



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

ESTRUCTURA HISTOLÓGICA DEL INTESTINO Y  
DE LA REGIÓN ANAL DEL TELEÓSTEO VIVÍPARO  
*Ataeniobius toweri* (Goodeidae) EN ETAPAS  
TEMPRANA Y AVANZADA DE GESTACIÓN.

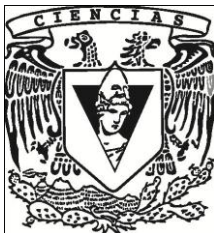
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA.

P R E S E N T A:

PAOLA IVONNE CERDA JARDÓN.



DIRECTOR DE TESIS:  
DRA. MA. CARMEN URIBE ARANZABAL.

MÉXICO, DF.

2015.



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

1. Datos del alumno.

Cerda  
Jardón  
Paola Ivonne.  
Universidad Nacional Autónoma de México.  
Facultad de Ciencias.  
Biología  
306129814

2. Datos del Tutor:

Dra.  
María del Carmen.  
Uribe  
Aranzabal

3. Datos del Sinodal 1.

Dr.  
Abraham  
Kobelkowsky  
Díaz

4. Datos del Sinodal 2.

Dra.  
Sandra Milena  
Guerrero  
Estévez

5. Datos del Sinodal 3.

M. en C.  
Víctor Antonio  
Mejía  
Roa.

6. Datos del Sinodal 4.

M. en C.  
De la Rosa  
Cruz  
Gabino

7. Datos de la tesis:

Estructura histológica del intestino  
y de la región anal del teleósteo vivíparo  
*Ataeniobius toweri* (Goodeidae) en etapas  
temprana y avanzada de gestación.  
52 p.  
2015



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
COMITÉ ACADÉMICO DE LA LICENCIATURA EN BIOLOGÍA  
UNIDAD DE ENSEÑANZA

OFICIO No. FCIE/CALB/U.E/0792/14

ASUNTO: Corrección en título.

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES**  
**P R E S E N T E**

Por este medio, el Comité Académico de la Licenciatura en Biología informa a usted que el día 15 de agosto de 2014, aprobó que la alumna:

**Paola Ivonne Cerda Jardón**

con número de cuenta 306129814, presentara el trabajo titulado:

**Estructura histológica del intestino y de la región anal del teleosteo vivíparo *Ataeniobius toweri* (Goodeidae) en etapas temprana y avanzada de gestación.**

como trabajo escrito correspondiente a la opción de **Tesis**.

Asimismo, este comité informa a usted que el tutor y los sinodales autorizados para la dirección y revisión del trabajo arriba señalado son:

**Presidente:** Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz  
**Vocal:** Dra. Sandra Milena Guerrero Estévez  
**Secretario:** Dra. María del Carmen Uribe Aranzabal  
**Tutor**  
**Suplente:** M. en C. Víctor Antonio Mejía Roa  
**Suplente:** M. en C. Gabino de la Rosa Cruz



En consecuencia, este comité solicita a usted se entregue a la citada alumna la papelería que conforme a la normatividad aplicable, debe llenar, se proceda a la elaboración de los votos aprobatorios y se dé inicio al proceso de revisión de estudios correspondientes.

**A T E N T A M E N T E**  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, D. F., a 4 de diciembre de 2014  
**EL COORDINADOR DE LA UNIDAD DE ENSEÑANZA**

**DR. LUIS FELIPE JIMÉNEZ GARCÍA**  
LFJG/ivb\*

FACULTAD DE CIENCIAS



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
EN BIOLOGÍA



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
Secretaría General  
División de Estudios Profesionales




Votos Aprobatorios

**DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ**  
Director General  
Dirección General de Administración Escolar  
**Presente**

Por este medio hacemos de su conocimiento que hemos revisado el trabajo escrito titulado:

**Estructura histológica del intestino y de la región anal del teleosteo vivíparo *Ataeniobius toweri* (Goodeidae) en etapas temprana y avanzada de gestación**

realizado por **Cerda Jardón Paola Ivonne** con número de cuenta **3-0612981-4** quien ha decidido titularse mediante la opción de **tesis** en la licenciatura en **Biología**. Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Propietario	Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz	
Propietario	Dra. Sandra Milena Guerrero Estévez	<i>Sandra M. Guerrero E.</i>
Propietario Tutora	Dra. María del Carmen Uribe Aranzabal	<i>Ma del Carmen Uribe</i>
Suplente	M. en C. Víctor Antonio Mejía Roa	
Suplente	M. en C. Gabino de la Rosa Cruz	

Atentamente  
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"  
Ciudad Universitaria, D. F., a 03 de diciembre de 2014  
EL JEFE DE LA DIVISIÓN DE ESTUDIOS PROFESIONALES

ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ

Señor sinodal: antes de firmar este documento, solicite al estudiante que le muestre la versión digital de su trabajo y verifique que la misma incluya todas las observaciones y correcciones que usted hizo sobre el mismo.  
MAG/MGM/mdm

# ÍNDICE

## DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS.

RESUMEN .....	1
ABSTRACT.....	2
ÍNDICE DE FIGURAS .....	3
ÍNDICE DE TABLAS Y MAPAS .....	3
1. INTRODUCCIÓN .....	4
2. ANTECEDENTES .....	6
2.1. Bases reproductoras de los vertebrados .....	6
2.1.1. La oviparidad en vertebrados .....	6
2.1.2. La viviparidad en vertebrados .....	7
2.1.2.1 Lecitotrofia .....	8
2.1.2.2 Matrotrofia .....	8
2.2. Viviparidad en peces .....	11
2.2.1. Características del aparato reproductor femenino de los teleósteos .	12
2.2.1.1. Histología del ovario .....	14
2.2.1.2. Tipos de gestación .....	14
2.2.2. Trofotenia .....	15
2.2.3. Epitelio intestinal .....	17
3. FAMILIA GOODEIDAE. SELECCIÓN SEXUAL Y VIVIPARIDAD .....	19
4. <i>Ataeniobius toweri</i> . MEXCALPILQUE COLA AZUL .....	20
4.1. Aspectos generales de su Biología .....	20
4.2. Clasificación .....	25
4.3. Conservación .....	26
5. OBJETIVOS .....	27
6. JUSTIFICACIÓN .....	28
7. METODOLOGÍA .....	28

<b>8. RESULTADOS .....</b>	<b>30</b>
<b>8.1. Ovario de <i>Ataeniobius toweri</i> .....</b>	<b>30</b>
<b>8.2. Tracto digestivo .....</b>	<b>31</b>
<b>8.3. Región anal del intestino .....</b>	<b>32</b>
<b>9. DISCUSIÓN .....</b>	<b>44</b>
<b>9.1. Tracto digestivo .....</b>	<b>44</b>
<b>9.2. Trofotenia .....</b>	<b>46</b>
<b>10. CONCLUSIONES .....</b>	<b>47</b>
<b>11. BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>49</b>

“No creas lo que tus ojos te dicen, sólo muestran limitaciones. Mira con tu entendimiento, descubre lo que ya sabes y hallarás la manera de volar”.

Richard Bach. Juan Salvador Gaviota.

¿Sabes que hay detrás de las montañas?

*A mi inigualable Familia.*



## **Agradecimientos.**

Quiero agradecer especialmente a mi Directora de Tesis, la Dra. María del Carmen Uribe Aranzabal por compartir su invaluable conocimiento, sus valores, su compromiso por el saber científico; por el interés, apoyo y disposición incondicional para la elaboración de este proyecto y por su paciencia ante mi inexperiencia. Gracias además por su esfuerzo incansable por el desarrollo de la ciencia, la docencia y la humanidad. Ha sido para mí un gran honor tener la oportunidad de trabajar bajo su asesoría. Mi más profundo respeto y admiración.

A los miembros del jurado: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz, Dra. Sandra Milena Guerrero Estévez, Dra. María del Carmen Uribe Aranzabal, M. en C. Víctor Antonio Mejía Roa, M. en C. Gabino de la Rosa Cruz, por su amable disposición en todo momento y por su tiempo para revisar y corregir este trabajo.

Agradezco al Laboratorio de Biología Acuática de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, por la donación de ejemplares de *Ataeniobius toweri* y por la gran labor científica y de conservación que hacen día con día.

A la Unidad de Servicio Académico, acuario, al M. en C. Ignacio Andrés Moreno Salas y a la M. en C. Estela Pérez Cruz, por su apoyo incondicional para mantener los organismos bajo condiciones controladas y de acuerdo a los requerimientos de la especie antes de procesarlos. Igualmente agradezco su compromiso y disposición diaria con los alumnos y con los proyectos que apoyan.

Al laboratorio de Biología de la Reproducción Animal por permitirme trabajar en sus instalaciones por todo el material y apoyo brindado, sobre todo por la calidez y compromiso con el que se trabaja y impulsa la labor universitaria y científica.

Gracias a la Dra. Marcela E. Aguilar Morales (✚) por su apoyo y enseñanzas en la elaboración de los cortes y tinciones que se muestran en este trabajo, me hubiera gustado aprender mucho más de usted.

Gracias al M. en C. Gabino de la Rosa Cruz por la asesoría y apoyo durante todo el trabajo, por sus consejos y paciencia ante mi inexperiencia en la elaboración de las técnicas histológicas y por compartir conmigo su experiencia y conocimiento en peces vivíparos, por brindarme su confianza y amistad.

Gracias a la M. en C. Adriana García Alarcón por su amable apoyo en la elaboración de cortes y tinciones, por compartir conmigo su experiencia, sus conocimientos sobre peces vivíparos por la confianza, consejos y amistad.

Gracias al M. en C. Juan Carlos Campuzano por su amable disposición en todo momento, por los consejos en la elaboración de las técnicas histológicas y por brindarme su confianza y amistad.

Gracias al M. en C. Omar Domínguez Castanedo por su amable disposición en todo momento y por brindarme la confianza y apoyo para la búsqueda de materiales bibliográficos.

Gracias al Biol. Hiram Castro Garibay y a Uriel Muciño Bautista por su apoyo en la elaboración del mapa y redacción del abstract que se muestran en este trabajo.

Gracias por brindarme su apoyo, confianza y amistad durante este tiempo, siempre con una sonrisa a Erwin Vásquez García y Perla Alejandra Román.

Gracias a mis amigos y compañeros, por todos los bellos momentos, particularmente gracias a Sire (Hiram Castro), Nallely Jiménez Taboada, Isaí Olalde Estrada, y Daniela Ramírez Ortega, me han enseñado mucho gracias por todo.

Gracias a Olga Bautista, Rogelio Martín, Roge, Gilse, Jorge, John y la pequeña Nay por todo el apoyo, compañía, experiencias y bellos momentos que me han permitido ir madurando a la par de la elaboración de esta tesis.

Gracias a mi prometido Bryan Díaz por todo tu apoyo, cariño y tolerancia sin ninguna condición, has sido un ángel para mí, gracias por estar en los días buenos y malos, por tu enorme corazón y por todo tu esfuerzo, por escucharme y acompañarme durante todo mi camino espero poder corresponderte en amor y apoyo siempre. V&B.

Gracias a mi madre Alejandra Ivonne Jardón Villegas, a mi padre Pablo Armando Cerda Martínez, a mi hemarno Pablo Alberto Cerda Jardón por esforzarse día con día, por todo lo que me han dado con tanto trabajo, por estar conmigo, apoyarme en todos los sentidos y confiar en cada uno de mis pasos, por darme el regalo de la libertad y del compromiso conmigo misma, siempre con su sabio consejo y su inigualable ejemplo de valores y corazón. Indudablemente son la mejor familia, mis mejores amigos y compañeros de vida a diario, sin ustedes no hubiera sido posible nada, los amo.

## **RESUMEN.**

*Ataeniobius toweri* es un pez de la clase Actinopterygii, subclase Neopterygii, división Teleostei, orden Cyprinodontiformes, familia Goodeidae. Pertenece a la subfamilia Goodeinae. Su nombre común en México es Mexclapique cola azul (Turner 1940). Tiene gran relevancia evolutiva y biológica dentro del grupo de vertebrados, así como de los peces teleósteos, por su tipo de gestación intraovárica e intraluminal y por el tipo de alimentación de los embriones mediante una mínima trofotenia, cuya presencia no había sido demostrada a nivel histológico. Considerando la tendencia evolutiva en relación con la estructura trofotencial tipo roseta, *A. toweri* ocupa una posición basal dentro del clado que lo agrupa en el género Goodea (Doadrio y Domínguez, 2003). El modo de alimentación de los embriones de *A. toweri* es más lecitotrófico que matrotrofico. Su tracto digestivo se encuentra histológica y fisiológicamente dividido en dos regiones: intestino anterior e intestino posterior. Para el desarrollo de esta investigación se utilizaron hembras gestantes de la primera mitad de gestación y de término de gestación, así como, individuos recién nacidos. Se obtuvieron ovarios gestantes con embriones de 11 a 14mm de longitud total. La región anal de *A. toweri* muestra una evaginación hacia el lumen ovárico con características histológicas similares al intestino posterior, bordeada por epitelio columnar con núcleos basales, citoplasma hialino y algunas microvellosidades en su borde apical que sugieren capacidad de absorción.

**Palabras clave:** *Ataeniobius toweri*, viviparidad, trofotenia, intestino posterior, matrotrofia, lecitotrofia.

## **ABSTRACT.**

*Ataeniobius toweri* is a fish from the class Actinopterygii, subclass Neopterygii, division Teleostei, order Cyprinodontiformes, family Goodeidae and subfamily Goodeinae. Its common name in Mexico is “Mexcalpilque cola azul” (blue tail fish) (Turner, 1940). It has great evolutionary and biological relevance in vertebrates and also in Teleosts because of its type of intraovarian and intraluminal gestation and the type of feeding of the embryos by a trophotaeniae, which until now, its presence had not been demonstrated at histological level. Considering the evolutionary trend related to the structure of the rosette type trophotaenia, *A. toweri* occupied a basal position within the clade composed of the genera *Goodea* and *Ataeniobius* (Doadrio y Dominguez-Dominguez, 2004). The type of feeding of the embryos of *A. toweri* is more lecithotrophic than matrotrophic. The digestive tract is histological and physiologically divided in two regions: cephalic and caudal. For the development of this investigation, pregnant females from the first half, end of pregnancy and newborns were used. Pregnant ovaries were obtained with embryos of 11 and 14mm of the total length. The anal region of *A. toweri* showed an evagination towards the ovarian lumen with similar histological characteristics of the next hindgut with columnar epithelium, which cells present basal nuclei, hyaline cytoplasm and microvilli that suggest an absorption capacity.

**Key words:** *Ataeniobius toweri*, viviparity, trophotaeniae, hindgut, matrotrophy, lecithotrophy.

## INDICE DE FIGURAS.

<b>Figura 1.</b> Trofotenia de un goodeido. Tomado de Turner (1940).....	16
<b>Figura 2.</b> Especímenes adultos de <i>Ataeniobius toweri</i> .....	23
<b>Figura 3.</b> Etapa avanzada de un embrión de <i>Ataeniobius toweri</i> .....	24
<b>Figura 4.</b> Ovarios gestantes de <i>Ataeniobius toweri</i> .....	30
<b>Figura 5A-D:</b> Ovario de <i>Ataeniobius toweri</i> . .....	34
<b>Figura 6A-H:</b> Esófago e intestino anterior de <i>Ataeniobius toweri</i> . .....	35
<b>Figura 7A-F:</b> Intestino posterior de <i>Ataeniobius toweri</i> .....	36
<b>Figura 8A-F:</b> Intestino de cría de 4hrs post-nacimiento.....	37
<b>Figura 9A-C:</b> Trofotenia de <i>Ataeniobius toweri</i> en la primera mitad de gestación.....	38
<b>Figura 10A-D:</b> Trofotenia de <i>Ataeniobius toweri</i> en la segunda mitad de gestación con recubrimiento epidérmico.....	39
<b>Figura 11A-C:</b> Esbozo trofotencial de <i>Ataeniobius toweri</i> en etapa avanzada de gestación...	40
<b>Figura 12A-E:</b> Esbozo trofotencial en embriones de <i>Ataeniobius toweri</i> en gestación avanzada.....	41
<b>Figura 13A-B:</b> Trofotenia de <i>Ataeniobius toweri</i> en cría de 4hrs post-nacimiento.....	42
<b>Figura 14A-E:</b> Ovocitos de la pared del ovario vaciando su contenido hacia el lumen ovárico.....	43

## ÍNDICE DE TABLAS. Y MAPAS.

<b>Tabla 1.</b> Tipos de trofotenia en goodeidos, de acuerdo con (Hubbs y Turner, 1939).....	17
<b>Mapa 1.</b> Distribución de <i>Ataeniobius toweri</i> .....	22

## 1. INTRODUCCIÓN.

La viviparidad es una característica adaptativa que ha tenido gran trascendencia evolutiva en vertebrados. La transición de oviparidad a viviparidad ha implicado el desarrollo de nuevas relaciones materno-embriónicas, que han originado nuevos procesos tróficos, osmorreguladores, excretorios, respiratorios, endocrinos e inmunológicos (Turner, 1940; Amoroso, 1960; Wourms, 2005). En vertebrados ocurren dos tipos de transferencia de nutrientes de la madre a las crías: lecitotrofia y matrotrofia. Ambos tipos nutricionales son considerados como los extremos de un continuo (Blackburn *et al.*, 1985, 2005). En la lecitotrofia la nutrición del embrión depende del vitelo, como en embriones ovíparos. En la matrotrofia cambia la lecitotrofia hacia una transferencia de nutrientes de la madre durante la gestación al interior del ovario materno (Turner, 1940; Wourms, 2005). La matrotrofia permite un incremento en la talla de la cría y en su grado de madurez al nacimiento (Turner, 1940).

En peces teleósteos vivíparos, el desarrollo de la matrotrofia ha implicado la participación del intestino embrionario en la absorción de nutrientes (Eigenmann, 1892 en García-Alarcón, 2012). Particularmente, esto se ha observado en los goodeidos (Turner, 1940, Wourms y Krueger, 2002; Wourms, 2005). Los goodeidos vivíparos son endémicos del Altiplano Central de México y presentan un alto grado de matrotrofia (Wourms, 2005; Turner, 1940). Sus embriones se desarrollan en la luz del ovario (gestación intraluminal), una vez que el embrión es expulsado hacia el lumen, a partir de la segmentación, quedando rodeados por el líquido contenido en el mismo (Wourms *et al.*, 1988; Uribe *et al.*, 2005; García-Alarcón, 2012). Al consumirse el vitelo, se desarrolla una estructura especializada en la absorción de nutrientes llamada trofotenia, formada por una evaginación de la región anal

del intestino (Turner, 1940; Wourms, 2005). La pared interior del ovario está cubierta por epitelio columnar simple secretor y tejido conectivo laxo vascularizado (Turner, 1940; Wourms, 2005). *Ataeniobius toweri* ha sido descrita como la única especie de la familia que carece de trofotenia (Hubbs y Turner, 1939; Turner, 1940; Wourms, 2000, 2005; Wourms y Krueger, 2002). Sin embargo, se ha sugerido la presencia de un rudimento trofotencial (Wourms, 2005), aunque no se ha demostrado el análisis microscópico que evidencie este esbozo y sus cambios durante la gestación. Siendo la trofotenia una estructura tan importante en la reproducción de los goodeidos vivíparos, es necesario profundizar en el estudio de su estructura, considerada esencial en la nutrición durante la gestación, y característica de las especies de esta familia.

## **2. ANTECEDENTES.**

### **2.1. Bases reproductoras de los vertebrados.**

Oviparidad y viviparidad son dos estrategias o modos de reproducción presentes en vertebrados. La oviparidad es la liberación o puesta de huevos, fertilizados o no fertilizados, protegidos por cascaras o bien por recubrimientos gelatinosos. La viviparidad es la retención y desarrollo embrionario dentro del cuerpo de la madre, ya sea a nivel del ovario o del útero (oviducto), implicando fertilización interna (Wourms y Lombardi, 1992, Blackburn, 2014). Anteriormente, se consideró otra condición, la ovoviviparidad, en la cual, después de la fertilización interna, los embriones son retenidos en la madre aunque el aporte de nutrientes de ésta al embrión durante la gestación es muy escaso, ya que el huevo cuenta con una reserva de vitelo muy abundante. Al considerarse ambigua esta última condición, pues hay una gran cantidad de grupos con características intermedias entre la oviparidad y la viviparidad, entre ellos los teleósteos, Wourms (1981) y Wourms *et al.* (1988) decidieron omitir el término.

#### **2.1.1. La oviparidad en vertebrados.**

Existen tres tipos de oviparidad: La ovuliparidad, en la que se da la liberación del ovocito desde el tracto reproductor femenino y, la fertilización es externa; la zigoparidad, en la cual el ovocito es fertilizado internamente y, posteriormente, es liberado al ambiente externo (algunas rayas, tiburones y teleósteos); y la embrioparidad, donde la fertilización también es interna y el desarrollo embrionario, así como la liberación al exterior, se da hasta cierto estado (Blackburn *et al.*, 1985; Wourms *et al.*, 1988).



### **2.1.2. La viviparidad en vertebrados.**

La viviparidad es una característica adaptativa que se ha desarrollado en todas las clases de vertebrados, excepto en aves (Callard y Ho, 1987). Esta característica está relacionada con sus condiciones ecológicas, en las cuales, la retención de las crías dentro del cuerpo de la madre proporciona protección y nutrición en su desarrollo. La viviparidad ha tenido 153 orígenes independientes con una gran cantidad de variantes y en numerosos grupos taxonómicos (Blackburn, 2014). Existen diversos estudios en vertebrados acerca de las implicaciones de la viviparidad, así como de las estructuras para el intercambio de gases o absorción de nutrientes presentes en los fluidos que bañan a las crías durante su desarrollo (Mendoza, 1937; Turner, 1940, 1947; Amoroso, 1960, 1968; Lombardi y Wourms, 1985; Callard y Ho, 1987; Wourms y Lombardi, 1992; Uribe *et al.*, 2005; Blackburn, 2014; Schindler, 2014).

Evolutivamente, al ocurrir la transición del modo reproductor ovíparo a vivíparo en peces, anfibios, reptiles y mamíferos ocurrieron diversos cambios en la naturaleza del huevo, así como en las estructuras maternas y fetales. Estas modificaciones implicaron una disminución en el número de huevos que se forman, una reducción en el almacenamiento de vitelo y por lo tanto del tamaño del huevo, una adecuación a la fertilización interna, la utilización del saco vitelino para la absorción de secreciones y nutrientes; además, de la participación de las glándulas endocrinas para extender el periodo de gestación y así retener los huevos en el tracto genital por un periodo más largo. Finalmente, en los mamíferos se ha requerido una nueva adaptación de control endocrino, el de la lactancia para la nutrición temprana del recién nacido (Amoroso, 1960).

En vertebrados ocurren dos tipos de transferencia de nutrientes de la madre a las crías: lecitotrofia y matrotrofia. Ambos tipos nutricionales son considerados como los extremos de un continuo (Blackburn, 1985, 2005, 2014). Wourms (2005) considera que la lecitotrofia y la matrotrofia son dos etapas en la evolución de la viviparidad y el establecimiento de las relaciones materno-embriónicas.

#### **2.1.2.1. Lecitotrofia.**

En la lecitotrofia el huevo es retenido en el tracto reproductor de la madre, dependiendo el embrión de las reservas de vitelo para su nutrición, como ocurre en los embriones ovíparos. La transición de oviparidad a viviparidad-lecitotrófica implica cambios sustanciales en la morfología, endocrinología y fisiología del sistema reproductor femenino (Wourms y Callard, 1992; Wourms, 2005). La viviparidad-lecitotrófica es la etapa última en la evolución de la viviparidad en algunos teleósteos como *Sebastes* y muchos poeciliidos (Wourms, 2005).

#### **2.1.2.2. Matrotrofia.**

Implica la transición de la lecitotrofia a la matrotrofia y un cambio en la nutrición autónoma del embrión, del vitelo hacia la dependencia de la transferencia de nutrientes de la madre durante la gestación. Bajo este panorama, el tamaño del embrión, al término de la gestación, no está limitado por el suministro inicial de vitelo, es decir, el tamaño del organismo materno y su habilidad de proveer nutrientes, así como regular el ambiente del embrión, se convierten en los factores limitantes en la regulación del crecimiento y la talla neonatal del mismo. Se

ha observado que la matrotrofia no sólo lleva a un incremento en la talla de la cría, sino además, a un incremento en su grado de madurez al nacimiento (Wourms, 2005).

El aporte nutricional por parte de la madre, que permitirá el incremento en la talla del embrión, y la nueva dependencia metabólica embrionaria, pudieron ser las condiciones evolutivas necesarias que favorecieron la selección de distintas especializaciones maternas y embrionarias, con dos funciones principales, el intercambio gaseoso y el transporte de nutrientes (Wourms, 2005; Wourms y Callard, 1992).

Se consideran seis tipos principales de matrotrofia,(Blackburn, 2014): 1) la ovofagia, donde la nutrición embrionaria se da por medio de ingestión de ovocitos hermanos; 2) la embriofagia o adelfofagia, que implica la ingestión de otros embriones en desarrollo; 3) la histofagia, en la cual hay ingestión de las secreciones maternas por medio de la boca, sin que se desarrollen tejidos embrionarios especializados; 4) La matrofagia o epiteliofagia, en la cual los embriones se alimentan activamente del tejido materno; 5) la histotrofia, en la cual tanto el consumo de nutrientes por el embrión, como el intercambio metabólico, tienen lugar a través de la epidermis donde los sitios de transferencia pueden ser la superficie del cuerpo, filamentos branquiales y pliegues de las aletas y otros tejidos como las superficies de sacos vitelino y pericárdico, como ocurre en algunos poeciliidos y goodeidos; o bien, a través del intestino (enterotrofia) que ocurre a través del epitelio intestinal o de sus derivados como la trofotenia; y 6) la placentotrofia, que se lleva a cabo por medio de la formación de una placenta. Estos modos de nutrición fetal no son completamente distintos; la ovofagia puede integrarse con la embriofagia, y la histotrofia con la placentotrofia. La trofotenia y otras asociaciones estrechas entre las superficies embrionarias y el revestimiento del folículo

ovárico o del lumen encajan en la definición de placenta (Callard y Ho, 1987; Wourms *et al.*, 1988; Wourms, 2005; Blackburn, 2014).

La ovofagia en los peces teleósteos ocurre en los clados vivíparos ophidiiformes, zenarchopteridae, goodeinae y posiblemente en anablepinae, sebastinae; la embriofagia o adelfofagia, también se presenta en los clados ophidiiformes y zenarchopteridae; la histofagia e histotrofia se presentan en los clados ophidiiformes, zenarchopteridae, poeciliinae, goodeinae, anablepinae, sebastinae, comephoridae, embiotocidae, clinidae, labrisomidae y zoarcidae; y la placentotrofia en los clados ophidiiformes, poeciliinae, goodeinae, anablepinae, embiotocidae.

En los clados ophidiiformes, embiotocidae y goodeinae ha ocurrido de forma convergente la aparición de una trofotenia (Blackburn *et al.*, 1985, 2014).

A pesar de que hay poca evidencia para afirmar que un tipo de matrotrofia es ancestral a otro, evolutivamente es muy interesante que las diferentes adaptaciones matrotróficas pudieron haber evolucionado en función de pre-adaptaciones y limitaciones, es decir, que la histotrofia trofotencial de los goodeidos pudo haber evolucionado de la histofagia, lo cual estaría basado en la heterocronía de los genes que regulan el desarrollo del intestino (Blackburn, 1985, 2014).

Cuando el huevo es retenido durante la gestación, se desarrollan asociaciones placentarias entre el embrión y el útero (Turner, 1947). Los mecanismos de nutrición que implican la formación de reservas de alimento en forma de vitelo son utilizados comúnmente entre los vertebrados no mamíferos (Callard y Ho, 1987). En un estado primitivo, los embriones son lecitotróficos y las reservas de vitelo son metabolizadas, como en las especies

ovíparas, lo que implica una pérdida neta de peso seco durante la gestación. En contraste, los embriones matrotrofos reciben un suplemento nutricional de la madre durante la gestación, aunque hay variaciones en cuanto al grado de matrotrofia entre las diversas especies. Los matrótrofos extremos presentan un gran incremento en su peso seco, en el caso de *Anableps*, por ejemplo, es de 900% (Wourms, 2005). Sin embargo, en todos los vertebrados vivíparos ha ocurrido una suspensión gradual de síntesis de proteínas de vitelo para favorecer los mecanismos uterinos (u ováricos) de soporte fetal, una vez que la especie se ha comprometido evolutivamente hacia la viviparidad (Callard y Ho, 1987).

En los vertebrados, no peces, como resultado de las asociaciones placentarias se desarrollan tres membranas extra-embriónicas involucradas en nutrición, respiración y excreción: **1)** el corion, involucrado en el desarrollo de la placenta (Turner, 1947); **2)** el amnios, que rodea y protege al embrión en desarrollo embebido en un líquido (líquido amniótico), proporcionándole amortiguamiento y evitando que se adhiera a otras membranas y, **3)** el alantoides, que surge como una prolongación del intestino posterior, cuya función es ser un órgano respiratorio (Turner, 1947).

## **2.2. Viviparidad en peces.**

Existen aproximadamente 32, 800 especies de peces en el mundo (Froese y Pauly, 2014), de las cuales aproximadamente 510 son vivíparas (Callard y Ho, 1987). En la búsqueda de una relación entre la viviparidad en peces de agua dulce y su distribución geográfica se ha observado que la viviparidad puede ocurrir en familias ampliamente distribuidas como los bacalaos roca y la familia brotulidae, o bien, en grupos aislados que cuentan con rangos de distribución muy limitados, por ejemplo, la familia comephoridae que se encuentran sólo en

el lago Baikal en Siberia, o los goodeidos que habitan sólo en aguas del Altiplano Central de México (Turner, 1947).

La viviparidad en teleósteos se ha desarrollado en diferentes grados: **a)** especies con abundantes embriones, que poseen un gran saco vitelino, como ocurre en la mayoría de peces ovíparos y sus embriones nacen en estado inmaduro, como en la familia Scorpaenidae; **b)** especies con viviparidad media, en la cual los embriones poseen un gran saco vitelino y son retenidos en el ovario hasta que alcanzan una natación activa, como en la familia Poeciliidae; y **c)** especies vivíparas en las que se desarrolla un número pequeño de peces, los cuales son retenidos en el ovario hasta que están en una etapa avanzada de desarrollo, los machos son sexualmente maduros y están listos para la reproducción al nacer, como en las familias Embiotocidae y Goodeidae (Amoroso, 1968).

### **2.2.1. Características del aparato reproductor femenino de teleósteos.**

El ovario es una estructura sacular denominada cistovario, que se forma cuando la gónada embrionaria se pliega y se cierra. La mayoría de teleósteos vivíparos cuenta con un sólo ovario derivado de la fusión de ambos (Hubbs y Turner, 1939; Wourms *et al.*, 1988; Nelson, 2006), excepto *Sebastes rubrovinctus*, que tiene doble ovario, y *Dermogenys pusillus*, *Lucifaga subterraneous* y *Stygicola dentata*, que tienen ovarios fusionados parcialmente. El ovario se encuentra dorsalmente suspendido por el mesovario de la membrana pleuroperitoneal, entre la vejiga natatoria y el intestino (Turner, 1947; Hubbs y Turner, 1939; Mendoza, 1937; Amoroso, 1960; Wourms *et al.*, 1988; Uribe *et al.*, 2005, 2009, 2010; García-Alarcón, 2012). Hubbs y Turner (1939) observaron que el ovarios de los goodeidos presenta un septo parcial o completo como remanente de la fusión de ambos ovarios, dicho

septo divide al ovario en una mitad derecha y una izquierda. Una característica de los teleósteos, única en vertebrados, es la carencia de oviductos, debido a la ausencia de los conductos de Müller (Turner, 1947; Amoroso, 1968; Campuzano-Caballero y Uribe, 2014), dando lugar, en especies vivíparas, a la gestación al interior del ovario (gestación intraovárica) (Wourms *et al.*, 1988 ; Amoroso, 1960). La pared del ovario se continúa caudalmente formando el gonoducto, el cual desemboca al exterior mediante el gonoporo (Campuzano-Caballero y Uribe, 2014).

Las funciones del ovario en especies vivíparas son la producción de huevos, la recepción y alojamiento (en algunas especies) de espermatozoides, la fertilización, la gestación y el nacimiento de las crías (Hubbs y Turner, 1939; Blackburn *et al.*, 1985; Wourms *et al.*, 1988; Uribe *et al.*, 2005, 2009, 2010; García-Alarcón, 2012). La fertilización interna puede ocurrir: **a)** mientras el ovocito está en el folículo ovárico, o **b)** en el lumen, después de ser liberado a la cavidad ovárica. Según Amoroso (1968), la fertilización interna podría considerarse como el paso inicial en la evolución de la viviparidad en teleósteos.

El siguiente paso importante en la evolución de la viviparidad fue la fertilización dentro del folículo ovárico, antes de la ovulación, en la cual, después de la inseminación a través del gonoducto, los espermatozoides permanecen vivos dentro del ovario (Turner, 1947; Amoroso, 1968) y, es el epitelio del ovario el que asume una función trófica ayudando incluso a su retención por un largo de tiempo (Turner, 1947).

### **2.2.1.1. Histología del ovario.**

La pared del ovario forma pliegues ovígeros que contienen elementos germinales y somáticos. Los elementos germinales son ovogonias y ovocitos en diversos estados de desarrollo. Los elementos somáticos forman epitelio luminal y estroma (mucosa), músculo liso y serosa. El epitelio luminal está formado por células cúbicas, y entre ellas hay ovogonias. Subyacente al epitelio hay tejido conectivo laxo formando el estroma donde se encuentran ovocitos en diversos grados de desarrollo rodeados de células foliculares (Mendoza, 1940; Uribe *et al.*, 2005; García-Alarcón, 2012). Subyacente a la mucosa hay una capa de músculo liso circular, seguida por una capa serosa que contiene melanocitos (García-Alarcón, 2012). Durante la gestación se modifican las paredes del ovario para albergar los embriones. Entre dichas modificaciones están el aumento de la actividad secretora, la retención de agua y la vascularización del estroma (Turner 1947; Mendoza, 1940).

### **2.2.1.2. Tipos de Gestación.**

Después de la fertilización, el desarrollo de los embriones puede seguir dos caminos:

**a) Gestación intraluminal.** En algunas familias como Embiotocidae, Goodeidae, Bythitidae, Aphyonidae, Parabrotulidae, Comephoridae, Anablepidae (en las especies del género *Jenynsia*), Hemiramphidae, Zoarcidae y Scorpaenidae, así como en el orden Ophidiiformes, la gestación es intraluminal, es decir, los embriones se desarrollan en la cavidad ovárica después de haber permanecido algún tiempo dentro del folículo. En goodeidos y especies del género *Jenynsia*, los embriones se liberan hacia la cavidad ovárica en estados tempranos de gestación (segmentación o neurulación) y en zoarcidos y



scorpénidos, la ovulación precede a la fertilización (Wourms *et al.*, 1988; Wourms, 2005; Lombardi y Wourms, 1985).

**b) Gestación intrafolicular.** En otras familias como Clínidae, Labrisomidae, Poeciliidae y especies del género *Anableps*, la gestación es intrafolicular, lo que significa que los embriones se desarrollan en el interior del folículo ovárico hasta el momento del parto (Wourms *et al.*, 1988, Wourms, 2005; Lombardi y Wourms 1985).

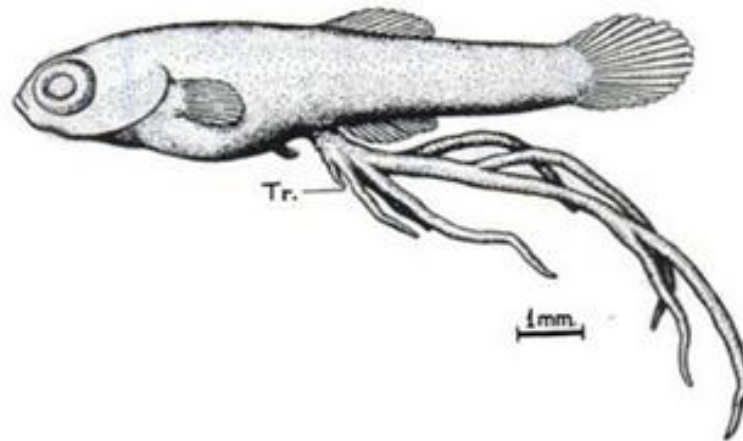
### **2.2.2. Trofotenia.**

Como se ha descrito antes, la trofotenia es una especialización histotrófica para la absorción de nutrientes maternos durante la gestación intraovárica que ha ocurrido de forma convergente en el orden Ophidiiformes y en las familias embiotocidae y goodeidae (Blackburn, *et al.*, 1985).

La trofotenia es una evaginación larga de la parte ventral del intestino embrionario, a la altura del ano (Turner, 1940), que se forma una vez que el embrión es expulsado hacia el lumen del ovario. La forma y el tamaño de la trofotenia varían de acuerdo con la especie (Hubbs y Turner, 1939). Los procesos que forman la trofotenia pueden ser dos d a 12 y varían, además, en longitud, forma, regularidad, simetría, tipo de ramificación e histología. La trofotenia está tapizada por epitelio simple absorbente que rodea al tejido conectivo vascularizado (Wourms, 2005). La trofotenia comienza a vascularizarse cuando el vitelo se agota y el saco pericárdico entra en regresión (Turner, 1940).

La formación de la trofotenia es un paso culminante en la secuencia de cambios adaptativos del intestino de los embriones. Dicha secuencia inicia con un intestino tubular simple que sufrió un alargamiento e hipertrofia de las vellosidades intestinales.

Posteriormente, hubo una exteriorización del intestino por la formación de una trofotenia que después se incrementó en número y longitud (Wourms, 2005; Uribe *et al.*, 2005).



**Figura 1.** Trofotenia de un goodeido. Tomado de Turner (1940).

Las diferencias en la estructura fina de los procesos trofoteniales ofrecen caracteres excelentes de significancia filética. De acuerdo con esto, se han establecido dos tipos de trofotenia (Tabla 1): en listón y en roseta. El primero, presenta procesos largos delgados y aplanados, como en *Allophorus*, *Ameca*, *Chapalichthys*, *Characodon*, *Girardinichthys*, *Ilyodon*, *Skiffia*, *Xenotoca* y *Zoogoneticus*. El segundo, es corto, lobulado y con procesos plegados, como en los géneros *Allotoca*, *Goodea*, *Neoophorus*, *Xenoophorus* (Hubbs y Turner, 1939; Lombardi, 1998; Wourms, 2005).

Los pliegues expandidos de la trofotenia están embebidos en el histótrofo, que contiene secreciones, células epiteliales descamadas, células del sistema inmune y otras

sustancias en solución originadas por la difusión de los vasos sanguíneos maternos (Uribe *et al.*, 2005).

Tabla 1. Tipos de trofotenia en goodeidos, de acuerdo con (Hubbs y Turner, 1939).

Tipo de trofotenia		Características	Ejemplo
L i s t ó n	<b>Desenvainado</b>	Se encuentra llena de estroma esponjoso abundante; no tiene una capa basal sólida diferenciada la cual no está separada por un buen tejido basal primario del epitelio externo. Está formada por epitelio simple y de altura muy irregular.	<i>Xenotoca variata</i> <i>Chapalichthys encaustus</i> <i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>
	<b>Envainado</b>	Viene del ovario más altamente especializado y es el tipo más desarrollado. Está rodeada por un amplio espacio de tejido basal primario y por eso está conectada por una estrecha capa de unión sobre un solo lado con el epitelio externo. Este tipo de trofotenia es bastante elongada cuando está completamente desarrollada (no mucho en <i>Lermichthys</i> ).	<i>Ilyodon whitei</i> <i>I. furcidens</i> <i>Girardinichthys</i> , (Dos especies) <i>Lermichthys</i> <i>Skiffia</i> <i>Ollentodon</i> <i>Neotoca</i> (Trofotenia de tridente regular)
	<b>Roseta</b>	Es llamada así por su apariencia externa. Se encuentra en la mayoría de los goodeidos. El estroma es diferenciado en una capa superior esponjosa y en una capa basal densa. La capa superior es separada del epitelio exterior por un espacio de tejido primario.	<i>Goodea atripinnis</i> <i>Neophorus diazi</i> <i>Allotoca dugésii</i> <i>Xenoophorus captivus</i>

### 2.2.3. Epitelio intestinal.

El tracto digestivo ha sido estudiado en diversas especies de teleósteos, tanto ovíparas como vivíparas. El aparato digestivo está involucrado en la adquisición, digestión y asimilación de nutrientes, esencial para el crecimiento y desarrollo de las larvas (en especies ovíparas) como de los embriones (en especies vivíparas) (Turner, 1940; Eigenmann, 1892; Wourms y Krueger, 2002).

El tubo digestivo de un vertebrado tiene una morfología parecida desde el esófago hasta el intestino posterior distinguiéndose cuatro capas o tunicas: mucosa, submucosa, muscular y serosa (Salinas, 2011), las cuales se describen a continuaci

**Mucosa.** Epitelio interno y tejido conectivo subyacente. El epitelio es la única parte del tubo formada por el endodermo. En las zonas limitantes anterior y posterior se forma un epitelio estratificado (esófago y ano).

**Submucosa.** Es una capa gruesa, de tejido conectivo con numerosos y pequeños vasos sanguíneos, células y fibras nerviosas.

**Muscular.** Incluye dos capas de fibras de músculo liso, una capa interna circular capaz de contraer el intestino y una capa externa longitudinal capaz de acortar su longitud. Estos músculos son especialmente bien desarrollados en el intestino anterior. Entre estas dos capas hay plexos de células y fibras del sistema nervioso autónomo.

**Serosa.** Consiste de epitelio celómico delimitado por tejido conectivo.

El intestino posterior se separa del intestino anterior mediante un esfínter llamado píloro o esfínter pilórico. El intestino de los teleósteos se divide en anterior y posterior, no existiendo una diferenciación en intestino grueso y delgado. La última porción del intestino es el recto, sus paredes son lisas y se abre al exterior mediante el ano. Esta abertura se abre directamente al exterior y no a una cloaca (Salinas, 2011).

En organismos como el goodeido *Characodon lateralis* se ha observado que a través de las aberturas operculares, el líquido ovárico penetra al canal alimenticio y está relacionado con la respiración y la absorción de nutrientes. Cuando el tracto alimenticio no es funcional, la trofotenia es la única estructura que puede absorber nutrientes en el momento en el que el vitelo se ha agotado. De igual manera en las últimas etapas de desarrollo, es por este medio

que se da la nutrición embrionaria, siendo la etapa de 7mm cuando comienza a entrar el líquido de la cavidad ovárica (Turner, 1940).

Se ha observado para *A. toweri* y otras especies como *Xenoophorus captivus*, por medio de electroforesis con enfoque isoeléctrico, que el suero de la sangre materna y el embriotrofo producen una banda cualitativamente similar, por lo que se ha planteado que las proteínas del embriotrofo provienen del suero materno, sin excluir la participación del epitelio ovárico interno en la producción de las macromoléculas del embriotrofo (Schindler *et al.*, 1988 ; Schindler, 2014).

### **3. FAMILIA GOODEIDAE. SELECCIÓN SEXUAL Y VIVIPARIDAD.**

Dentro de los teleósteos, la familia Goodeidae es comúnmente utilizada como modelo en la evolución de la viviparidad y en el desarrollo de caracteres asociados a la reproducción (como la matrotrofia, la morfología de las trofotenias y el septo del ovario), con fines filogenéticos (Doadrio y Domínguez-Domínguez, 2004).

Entre las adaptaciones para la viviparidad de la familia Goodeidae, comunes a otras familias, están la fertilización interna y la modificación de la aleta anal de los machos en forma de un lóbulo copulatorio, llamado gonopodio o espermatopodio (Domínguez *et al.*, 2007). Son características de esta familia las estrategias de selección sexual para lograr la fertilización que permitieron la diversificación de este grupo, el dimorfismo físico entre hembras y machos y la elaborada estrategia de cortejo, en algunas especies. Sin embargo, la característica que los distingue es la forma de nutrición embrionaria matrotrofica por medio de una placenta trofotencial (Domínguez-Domínguez y Pérez Ponce de León, 2007).

La familia Goodeidae comprende dos subfamilias: Empetrichtynae y Goodeinae. Las especies de la Subfamilia Empetrichtynae son los únicos goodeidos que no habitan en el Altiplano Mexicano y son ovíparas (Parenti, 1981). La Subfamilia Goodeinae, dentro de la que está *Ataeniobius toweri* comprende 18 géneros y 41 especies endémicas del eje volcánico de México (Domínguez-Domínguez y Pérez Ponce de León, en biodiversidad.gob.mx).

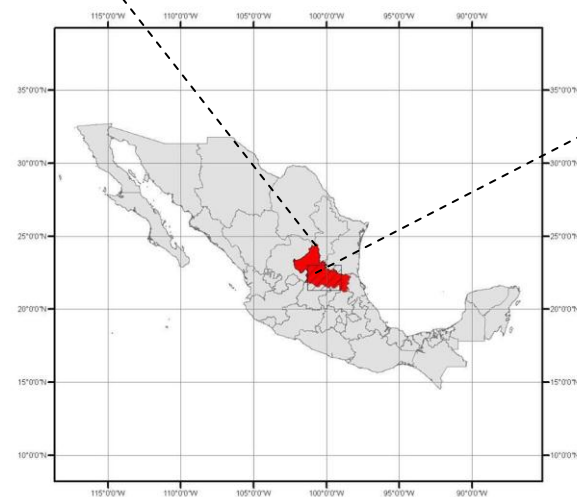
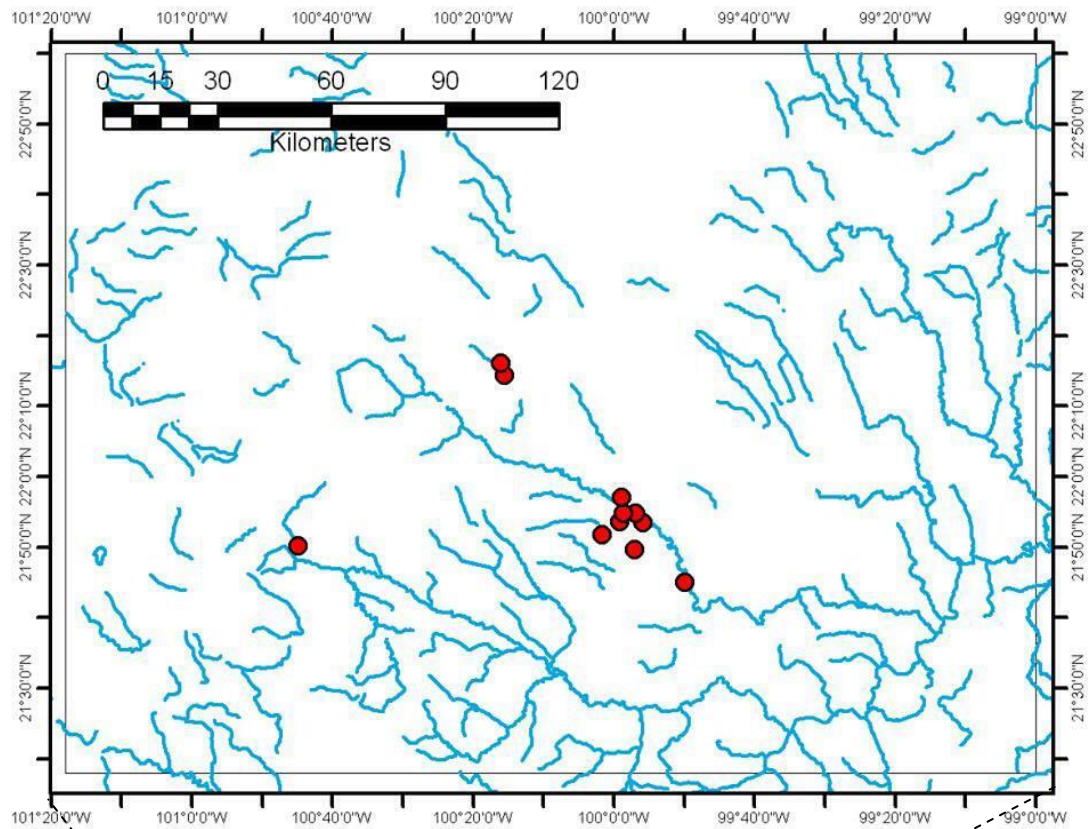
#### **4. *Ataeniobius toweri*, MEXCLAPIQUE COLA AZUL.**

##### **4.1. Aspectos generales de su Biología.**

Es un pez de la clase Actinopterygii, subclase Neopterygii, división Teleostei, orden Cyprinodontiforme, familia Goodeidae, subfamilia Goodeinae. Su nombre común es Mexclapique cola azul (Turner, 1940). Se distribuye en Río Verde (Laguna de Media Luna) a una altura de 1000-1100 msnm a 16 Km al sureste del Río Verde en San Luis Potosí, y en el río Pánuco (Mapa 1) (Doadrio y Domínguez-Domínguez, 2004; Domínguez-Domínguez *et al.* , 2005; Domínguez-Domínguez y Pérez Ponce de León, en biodiversidad.gob.mx). Ambas localidades también fueron descritas por Meek (1904). Vive en aguas tranquilas con poca corriente o sin corriente, en los márgenes de lagunas de aproximadamente 1m de profundidad, en pantanos y acequias, o bien, en arroyos con corrientes moderadamente fuertes. Los machos miden entre 6 y 8cm de longitud total y las hembras entre 8 y 10cm de longitud total. Son de color gris claro (algo de plata-gris) con dos líneas oscuras, una de ellas va del centro del ojo a la aleta caudal, la segunda va de la aleta pectoral al borde inferior de la aleta caudal, con zonas moteadas a los lados y un tono más oscuro y estrecho en el medio del pedúnculo caudal (Meek, 1904). Algunos ejemplares muestran un número

variable de barras verticales, de 4 a 11, en la mitad posterior del cuerpo, en el pedúnculo caudal, que va del extremo del abdomen hasta la aleta caudal (<http://www.goodeidworkinggroup.com>, 2014).

Los machos reproductores muestran la aleta caudal en azul y la aleta anal blanquecina, algunos machos se vuelven totalmente azulados a la luz. Tienen 11 radios en la aleta dorsal y 13 en la aleta anal (Figura 2) (Froese y Pauly, 2014). Se han reportado hasta 37 crías después de un periodo de gestación de 8 semanas. Las especies vegetales asociadas a *A. toweri* son de los géneros *Nymphaea*, *Scirpus*, *Juncus*, *Eichhornia* y algas verdes. Los sedimentos de su hábitat son lodo, barro, arena, grava y rocas. Entre las características óptimas para su mantenimiento están el pH: 7.9 y la temperatura entre 22°C y 30°C. (<http://www.fishbase.org>, 2012). No es un pez de interés para la industria pesquera, pero es considerado de interés para su comercialización como pez de acuario, así como para la investigación. *A. toweri* es un depredador de emboscada, esperando a que crustáceos pequeños se acerquen, pero, un intestino largo y gran cantidad de algas verdes filamentosas en el hábitat sugieren que sus hábitos alimenticios son omnívoros. A diferencia de las demás especies es de hábitos nocturnos y durante el día desaparece en cuevas (<http://www.goodeidworkinggroup.com>, 2014).



**Mapa 1.** En rojo se muestran registros de tres colecciones ictiológicas (IBUNAM, ENCB, OSUM) de *Ataeniobius toweri*, obtenidos a partir del portal Global Biodiversity Information Facility (GBIF). En azul se muestran las corrientes de agua reconocidas por el INEGI. 2014.

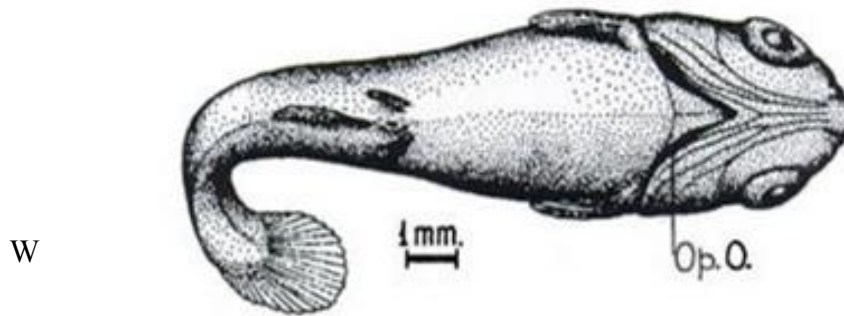




**Figura 2.** Especímenes adultos de *Ataeniobius toweri*, donados por el Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Macho adulto con modificación de la aleta anal formando un gonopodio (flecha). Hembra adulta con aleta anal redondeada.

*A. toweri* presenta el ovocito más grande de los goodeidos ya que alberga mayor cantidad de vitelo. El saco vitelino del ovocito maduro de *A. toweri*, mide un poco menos de 1mm de diámetro y aparentemente la cantidad de vitelo es poca para proporcionar nutrientes al embrión durante toda su gestación (Turner, 1940). *Goodea gracilis*, utilizado como modelo para explicar las características generales de la Familia y *Goodea atripinnis* cuentan con un óvulo maduro de 0.8mm de diámetro mientras que el de *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Xenotoca variata* y *Chapalichthys encaustus* mide 0.2mm. El óvulo maduro más pequeño con 0.1mm lo presenta *Girardinichthys multiradiatus* (Turner, 1940; Wourms *et al.*, 1988). Cuando el vitelo se agota el fluido del ovario se introduce en el tubo digestivo a través de las aperturas operculares, las cuales permanecen abiertas considerablemente (Turner, 1940).

Hasta hace algunos años se había considerado la ausencia de trofotenia en *A. toweri* (Figura 3) y por tanto se creía que los embriones debían absorber nutrientes por otros medios (Turner, 1940). Finalmente, Lombardi *et al.*, (1989) declararon que los procesos anales de los embriones tempranos, examinados por microscopía óptica y electrónica, tienen una trofotenia prototípica, sin embargo estas declaraciones están publicadas como *abstracts* de la reunión de la American Society of Zoology que se llevó a cabo en 1989. En dicha publicación no se ilustran los resultados de esta observación.



**Figura 3.** Etapa avanzada de un embrión de *Ataeniobius toweri*. Se observan las aberturas operculares así como la ausencia de trofotenia (Tomado de Turner, 1940).

Wourms (2000) y Wourms y Krueger (2002), señalaron que en la etapa media del desarrollo de los embriones (13mm) de *A. toweri* se presentaban tres estructuras hemisféricas rodeando la abertura anal. Sus células presentan microvellosidades capaces de endocitar grandes moléculas en contraste con las células epidérmicas adyacentes que pueden presentar o no micropliegues. En embriones a término (19mm), las estructuras hemisféricas entran en regresión y las células de la región perianal cuentan ahora con micropliegues. Aunque se desarrolla una trofotenia rudimentaria y sus células absorsoras están bien diferenciadas no forman trofotenias tipo roseta o listón. En realidad, estas estructuras podrían aparecer como

un estado intermedio en la evolución de la trofotenia (*abstracts* de la American Society of Zoology, 2002), sin embargo, no se ha demostrado de manera histológica, la presencia de una trofotenia o esbozo de ésta.

#### **4.2. Clasificación.**

La primera descripción de *A. toweri* la realizó Meek en 1904 con el nombre de *Goodea toweri* en Río Verde, San Luis Potosí. En 1907 fue descrito por Regan, y fue hasta 1909 que Eigenmann trabajó con la distribución de la especie. En 1924 fue enlistado por Hubbs y por Jordan; y por Evermann y Clark en 1930. Turner (1933) estudia su distribución; y Mendoza (1937) y Turner (1937) hacen referencia a la pérdida de la trofotenia.

El género *Ataeniobius* pertenecía a una nueva Subfamilia, la Ataeniobiinae, donde el género se derivaba de *Goodea*, ya que entre todos los goodeidos, se consideraba la pérdida de trofotenia, aunado a un mayor saco vitelino, como una compensación de este proceso nutritivo. Desde esta perspectiva, se consideró que tuvo una divergencia de un goodeido ancestral, antes que los otros géneros vivientes se diferenciaron (Turner, 1937). Aunado a que la especie habita el rango más oriental de los goodeidos y el más alejado en dirección del Río Lerma, el cual es el centro de distribución de esta Familia.

Un estudio realizado por Doadrio y Domínguez (2004) de las relaciones filogenéticas dentro de la Familia Goodeidae, basado en datos de secuencias del gen mitocondrial que codifica para el citocromo *b*, mostró que las poblaciones de *Goodea* se agrupan juntas y muestran homoplasias con respecto a la trofotenia como carácter morfológico, mientras que *A. toweri* que filogenéticamente ocupa una posición basal en este estudio, sigue siendo considerada con ausencia de trofotenia.

### **4.3. Conservación.**

De acuerdo con la NOM-059-ECOL-1994, *Ataeniobius toweri* se considera en peligro de extinción, ha desaparecido de tres de los siete sitios donde era históricamente conocido y las poblaciones en estas cuatro áreas restantes son pequeñas (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005).

El Altiplano Central de México es uno de los altiplanos tropicales más extensos. Está rodeado por sistemas montañosos y, según The World Conservation Monitoring Center, es una las regiones más importantes en el mundo para la conservación de los peces (Domínguez y Ponce, 2007 en biodiversidad.gob.mx). La mayor parte de los humedales del país se concentra en esta zona por lo que alberga una gran diversidad de familias de peces de agua dulce y, uno de los grupos más representativos de la región es la familia Goodeidae (Domínguez y Ponce, 2007 en biodiversidad.gob.mx).

## **5. OBJETIVOS.**

### **Objetivo General.**

Describir la estructura histológica del intestino anterior, posterior y región anal de *Ataeniobius toweri* en embriones de la primera y segunda mitad de gestación, y crías recién nacidas, y definir si presenta esbozo trofotencial, en cuyo caso, describir su estructura y compararla con la del intestino.

### **Objetivos particulares.**

- I. Definir la presencia de vitelo en la región ventral de los embriones de ambas etapas de gestación que indique lecitotrofia.
- II. Describir la histología del intestino anterior e intestino posterior en los embriones de gestación temprana y avanzada y crías recién nacidas.
- III. Identificar si la región anal de los embriones tiene alguna extensión o hipertrofia hacia el exterior.
- IV. Comparar la estructura de la región anal de los embriones con el intestino posterior y determinar si presenta características relacionadas con actividad de absorción.

## **6. JUSTIFICACIÓN.**

La familia Goodeidae es de gran relevancia biológica en el análisis de la viviparidad en teleósteos, ya que forma un grupo de especies aislado geográficamente de las otras familias

de Cyprinodontiformes, y posee características únicas que han derivado de manera independiente (Turner, 1940), en particular, la formación de trofotenia para la nutrición de las crías durante la gestación.

Dentro del interés por el estudio de los goodeidos, *Ataeniobius toweri*, es de especial importancia por ser descrita como la única especie que carece de trofotenia durante la gestación. A pesar de que se ha sugerido la presencia de un rudimento trofotencial, no se ha demostrado ni se hace referencia al mismo en publicaciones recientes. Hasta el momento, para muchos autores, *A. toweri* sigue siendo el goodeido sin trofotenia. (Lombardi *et al.*, 1989; Wourms, 2000; Wourms y Krueger, 2002; Schindler, 2014).

A pesar de la existencia de lugares de crianza de estas especies, es necesario el estudio de una especie en peligro de desaparecer, por sus características originales y su importancia como especie endémica de nuestro país y, por ende, como integrante de la megadiversidad del mismo.

## **7. METODOLOGÍA.**

Se utilizaron hembras no gestantes (N=3); gestantes de la primera mitad de gestación (N=6): estadio de blástula, y vesículas ópticas; de la segunda mitad de gestación (N=3); y, crías recién nacidas (4hrs post-nacimiento) (N=3).

Las hembras se anestesiaron agregando diez gotas por litro de agua de Tropical fish, Tranquilizer/Calmer, Sedate STK#3110. Se obtuvieron los ovarios, tres no gestantes; tres gestantes con embriones en estadio de blástula; de la primera mitad de gestación, con una longitud de 8-9mm, y un peso promedio de 0.66g. Los embriones de la primera mitad de gestación midieron en promedio 5mm de longitud total. Los tres ovarios de la segunda mitad

de gestación, tuvieron una longitud 14-16mm y un peso promedio de 3.04g (Figura 4 y 5), y los embriones midieron en promedio 13mm de longitud total. Las crías recién nacidas midieron 13mm de longitud total en promedio.

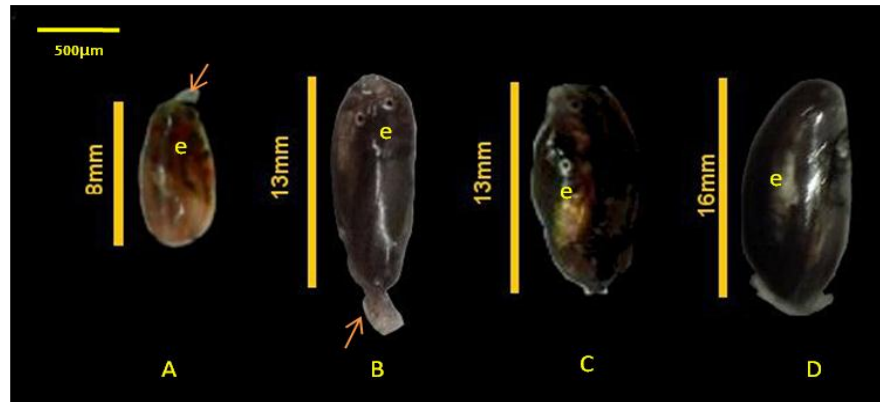
Las etapas se identificaron de acuerdo a la clasificación de Haynes (1995), quien establece ocho etapas en el ciclo reproductor de poeciliidos.

Los primeros ejemplares (parentales) se obtuvieron como donación del Laboratorio de Biología Acuática de la Facultad de Biología de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Los ejemplares se mantuvieron bajo condiciones controladas en la Unidad de Servicio Académico: Acuario, de la Facultad de Ciencias, UNAM. Se obtuvieron dos generaciones. Se disecaron los ovarios y fijaron en formol al 10%. Los ovarios de la primera mitad de gestación y dos de la segunda mitad se procesaron completos, y uno fue abierto longitudinalmente para extraer los embriones y procesarlos individualmente. Se obtuvieron diez crías, las cuales se fijaron de la misma forma. Los tejidos obtenidos se incluyeron en paraplast y se hicieron cortes de 7µm de grosor. Se tiñeron con cuatro técnicas: Hematoxilina-Eosina, ácido periódico de Shiff (PAS) y tricómicas de Masson y Mallory. Las preparaciones histológicas se analizaron y tomaron fotomicrografías con una cámara digital Olympus C-5050 ZOOM, adaptada a un microscopio de luz Olympus CX31 y un microscopio estereoscópico Olympus SZX7.

## **8. RESULTADOS.**

### **8.1. Ovario de *Ataenobius toweri*.**

El ovario de *Ataeniobius toweri* es una estructura no pareada, sacular, alargado y se encuentra suspendido dorsalmente por el mesenterio peritoneal o mesovario. Se encuentra conectado a través de un gonoducto con el exterior (Figura 4).



**Figura 4.** Ovarios gestantes de *Ataeniobius toweri*. A,B) Ovarios de la primera mitad de gestación. C-E) Ovarios de la segunda mitad de gestación. Se observan embriones en su interior. Embrión (e), gonoducto (flecha).

El ovario se encuentra integrado por tres capas periféricas: serosa, que rodea la pared del ovario, músculo liso longitudinal y circular, y mucosa, conformada por un epitelio luminal y estroma. La pared del ovario se proyecta hacia la luz formando pliegues irregulares. El lumen ovárico se encuentra dividido en una mitad derecha e izquierda por un septo plegado, grueso e incompleto (no atraviesa dorso-ventralmente el ovario en su totalidad). El epitelio ovárico germinal reviste tanto a la pared del ovario como al septo y contiene células somáticas y células germinales. El estroma contiene tejido laxo vascularizado y se encuentra separado del epitelio germinal por una lámina basal (Figura 5A-D). El ovario no gestante presenta folículos previtelogénicos y atrésicos, tanto en la pared como en el septo ovárico (Figura 5A).

En el lumen del ovario gestante temprano se observan embriones en estadio de blástula. El ovocito maduro de *A. toweri* mide en promedio 1.03mm (Figura 5B-D).



## 8.2. Tracto digestivo.

El tracto digestivo de *Ataeniobius toweri* está compuesto por cuatro capas escasamente desarrolladas en los embriones de gestación media y avanzada y bien desarrolladas en las crías de 4hrs. post-nacimiento: a) mucosa, (compuesta por un epitelio columnar con microvellosidades y tejido conectivo subyacente, separados por una lámina basal); b) submucosa, tejido conectivo con numerosos y pequeños vasos sanguíneos, células y fibras nerviosas; c) muscular, que forma capas de fibras de músculo liso, internamente una capa circular y una capa longitudinal externa capaces de acortar su longitud; y, d) serosa, compuesta por epitelio celómico delimitado por tejido conectivo (Figuras 6,7 y 8).

En los embriones analizados para las etapas tempranas y avanzadas de gestación el teleósteo *A. toweri* presenta un esófago corto que une la cavidad bucal desde las branquias hasta el inicio del intestino anterior, la mucosa del esófago está revestida por epitelio plano simple, además, se observa la presencia de células caliciformes (Figura 6A, B).

El tracto digestivo de *A. toweri*, en embriones en gestación temprana, gestación avanzada y crías de 4hrs post-nacimiento se encuentra dividido en dos regiones intestino anterior e intestino posterior, teniendo una diferenciación morfológica gradual en la transición entre ambos (Figuras 6C, D ; 7A, B ; 8A, B ).

El intestino anterior en embriones en gestación temprana, gestación avanzada y crías de 4hrs post-nacimiento muestra una gran cantidad de pliegues bien diferenciados y la mucosa está formada por epitelio columnar con microvellosidades en la región apical con presencia de células caliciformes. Las células presentan un núcleo basal y el citoplasma contiene glóbulos que muestran una coloración similar a la de sustancias que se encuentran en la luz (Figuras 6E-H; 8C, D).

El intestino posterior muestra menor cantidad de pliegues, la cantidad de células caliciformes en esta región es prácticamente nula en las etapas embrionarias. Las células columnares también muestran núcleos basales y su citoplasma muestra glóbulos con una sustancia de coloración similar a la que se encuentra en la luz (Figuras 7C, F; 8E, F).

La altura promedio del epitelio del tracto digestivo en los embriones de la primera mitad de gestación es de 18 $\mu$ m, con microvellosidades de aproximadamente 2 $\mu$ m.

La altura promedio del epitelio del tracto digestivo en los embriones de la segunda mitad de gestación es de 20 $\mu$ m, con microvellosidades de aproximadamente 2.5 $\mu$ m.

La altura promedio del epitelio del intestino anterior en las crías con 4hrs. post-nacimiento es de 22.5 $\mu$ m, con microvellosidades de aproximadamente 1 $\mu$ m; la del intestino posterior es de 33.5  $\mu$ m con microvellosidades de aproximadamente 3 $\mu$ m.

El tracto digestivo de las crías con 4hrs. post-nacimiento muestra mayor diferenciación morfológica, con un incremento en los pliegues tanto en el intestino anterior como en el intestino posterior, así como un incremento en la presencia de células caliciformes en el intestino anterior. El contenido intestinal de los organismos post-nacimiento evidencia una alimentación más compleja (Figura 8A-C, E).

### **8.3 Región anal del intestino.**

En etapas temprana y avanzada de gestación, *Ataeniobius toweri* presenta una extensión de la región anal con características histológicas y morfológicas que la identifican como una trofotenia (Figuras 9-13).

La trofotenia de *A. toweri*, en etapa temprana de gestación es una evaginación hacia el lumen ovárico de aproximadamente 200 $\mu$ m con morfología similar al intestino posterior.

Muestra algunos pliegues limitados por epitelio columnar, cuyas células presentan microvellosidades, lo que indica su capacidad de absorción (Figura 9A-C).

La trofotenia de embriones en gestación avanzada presenta, en algunos casos, un recubrimiento de piel de la región ventral de los embriones (Figura 10A-D). Este recubrimiento tiene una abertura que permite la comunicación del esbozo trofotencial con el líquido ovárico (Figura 10B-D).

La trofotenia de *A. toweri*, en etapas avanzadas de gestación, mide aproximadamente 250µm (Figura 11A-C). El recubrimiento epidérmico en algunos embriones está proyectado hacia el lumen ovárico dejando a la trofotenia en contacto con el líquido ovárico (Figuras 11 y 12). Los embriones de esta etapa continúan presentando características histológicas similares al intestino, con epitelio columnar, cuyas células presentan capacidad de absorción por la presencia de microvellosidades, citoplasma hialino y núcleos basales. Dicho epitelio descansa sobre una membrana basal con tejido conectivo subyacente, donde se observan vasos sanguíneos, fibroblastos y fibras de colágena (Figura 11A-E). Al nacer, las crías de *A. toweri* presentan trofotenia, formada por una estructura reducida, que apenas se proyecta hacia el exterior y con pliegues poco pronunciados. Esta estructura se encuentra formada por pliegues revestidos de epitelio cúbico y tejido conectivo vascularizado (Figura 13A-C).

Como observación adicional, se observaron en los ovarios de la primera mitad de gestación ovocitos vaciando su contenido hacia el lumen ovárico (Figura 14A-E).

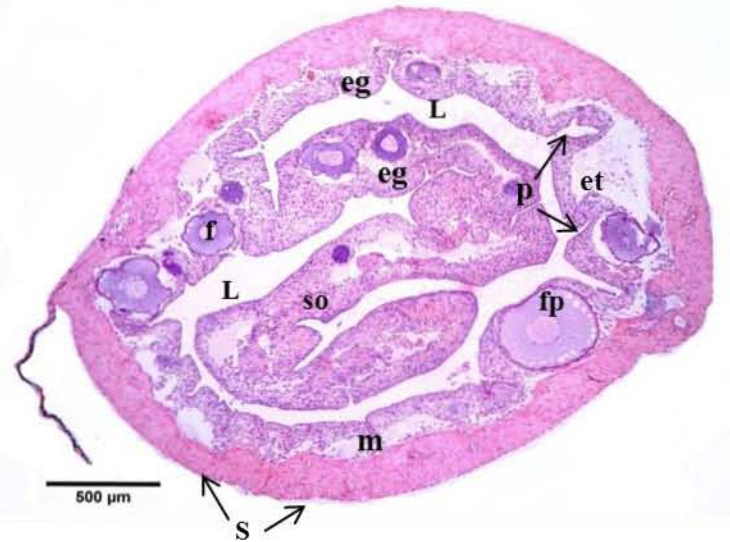


Fig.5A

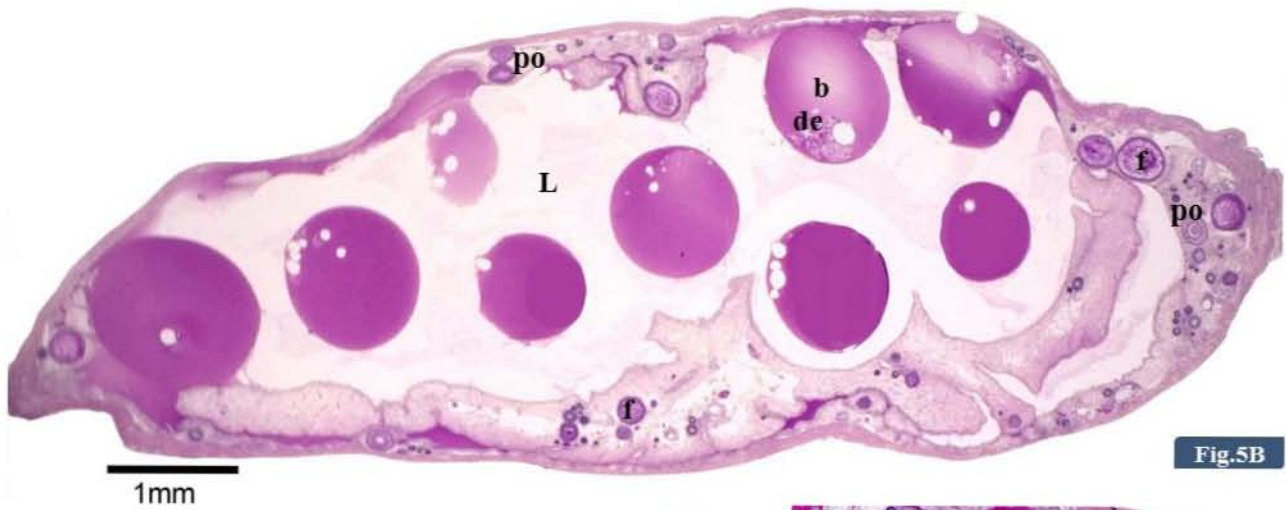


Fig.5B



Fig.5C

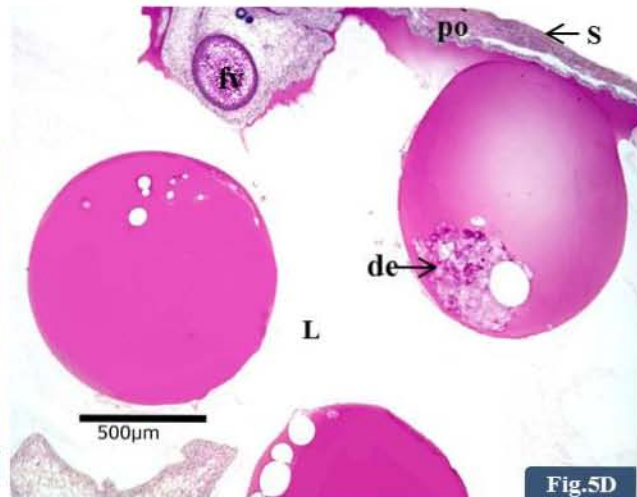
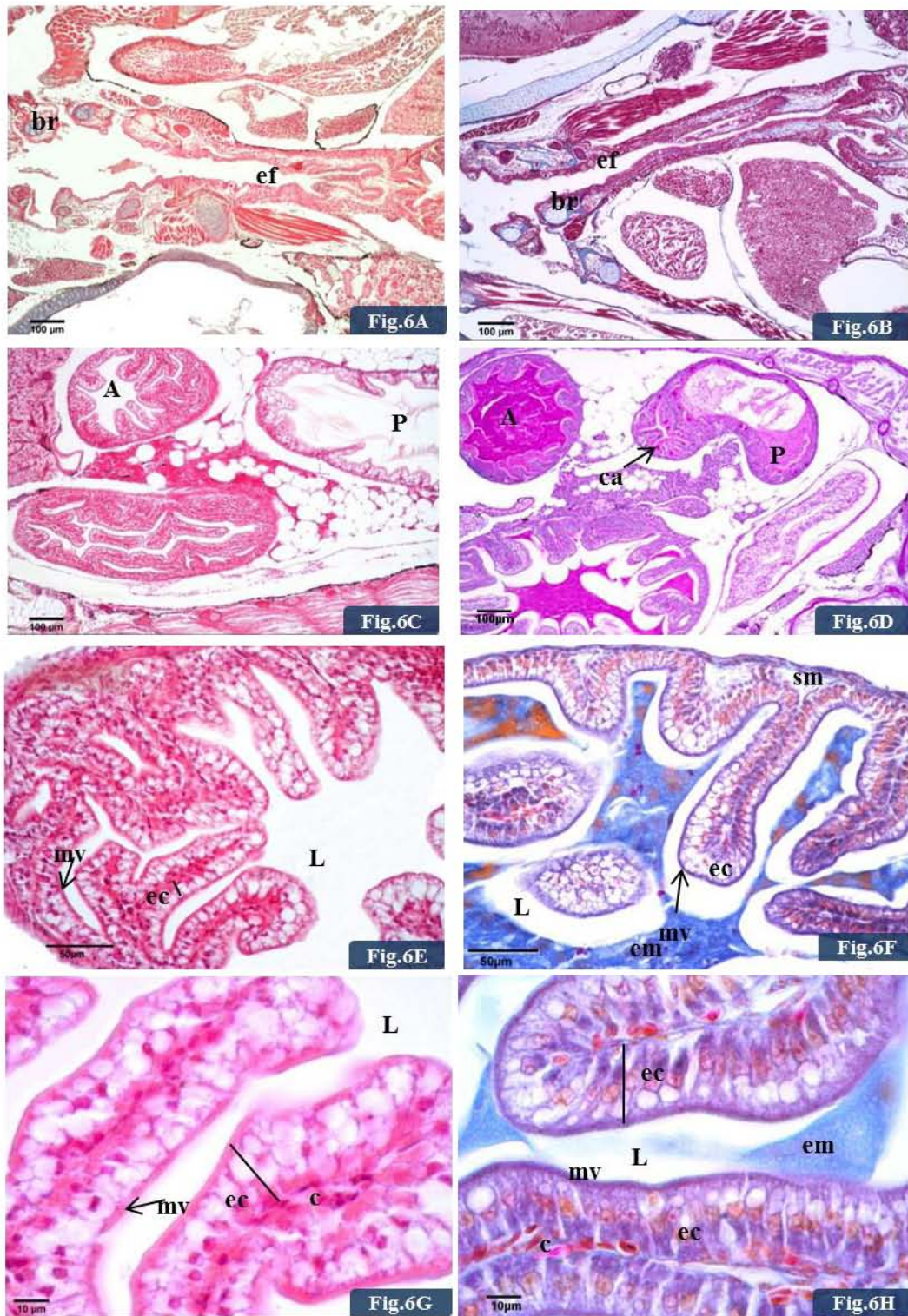


Fig.5D

**Figura 5A-D:** Ovario de *Ataeniobius toweri*. **A:** Corte transversal de ovario no gestante que muestra el septo ovárico y las capas de la pared ovárica: mucosa formada por epitelio germinal y estroma, submucosa, muscular y serosa. La pared forma pliegues y contiene folículos previtelogénicos y vitelogénicos. **B-D:** Corte longitudinal de ovario gestante temprano con embriones en blástula, se muestran algunos discos embrionarios. Folículos y lumen ovárico. **C-D:** Acercamiento de la Figura 5B. Blástula (b), discos embrionarios (de), epitelio germinal (eg), estroma (et), folículo (f), folículo previtelogénico (fp), lumen (L), muscular (m), pared ovárica (po), pliegues (p), septo ovárico (so), serosa (s), folículos vitelogénicos (fv). H-E.





**Figura 6A-H:** Esófago e intestino anterior de *Ataeniobius toweri*. Columna izquierda (A,C,E,G) primera mitad de gestación. Columna derecha (B,D,F,H), segunda mitad de gestación. **A-B:** Esófago con la unión de la cavidad bucofaringea y el intestino anterior. **C-D:** Panorama de cortes transversal y longitudinal de intestino anterior y posterior, así como su posición anatómica. **E-H:** Intestino anterior, con pliegues hacia el lumen, recubiertos por epitelio columnar, microvellosidades, tejido conectivo y submucosa. En el lumen se observa el embriotrofo. Branquias (br), células caliciformes (ca), embriotrofo (em), epitelio columnar (ec), esófago (ef), intestino anterior (A), intestino posterior (P), lumen (L), submucosa (sm), tejido conectivo (c). A,C,E,G: H-E. B: Tricrómica de Masson. D,F,H: Tricrómica de Mallory.



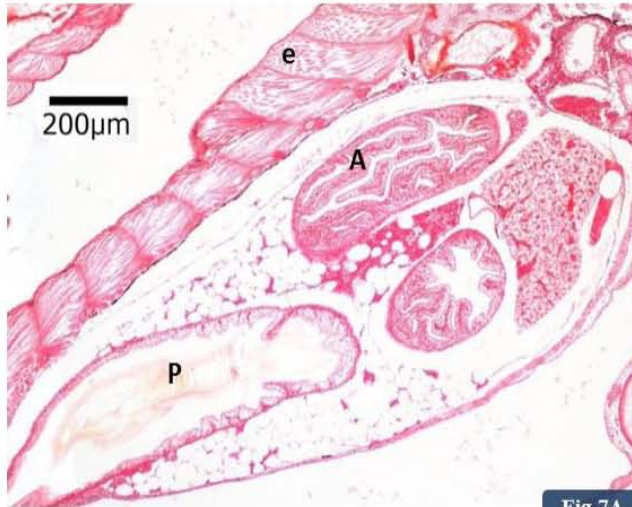


Fig.7A

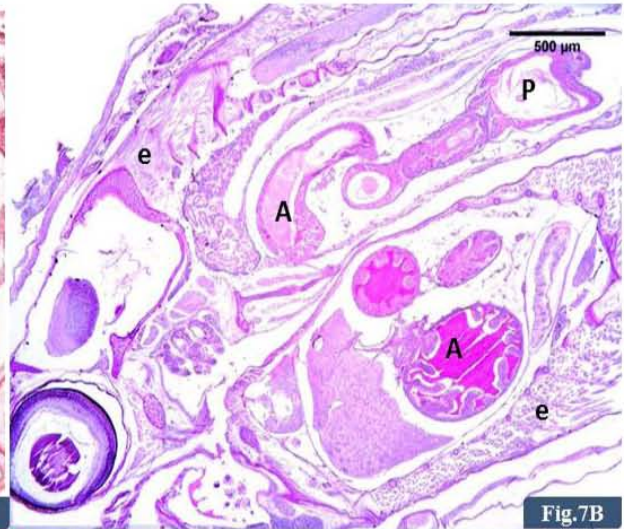


Fig.7B

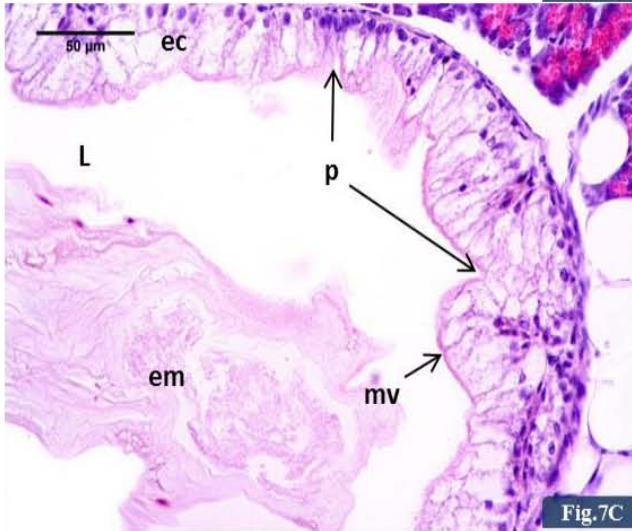


Fig.7C

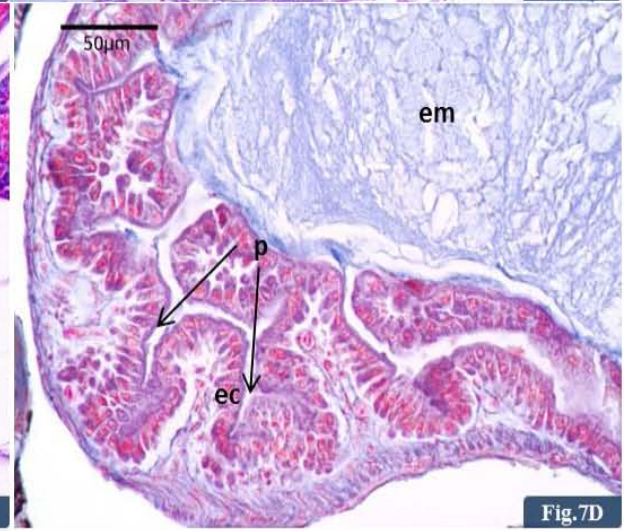


Fig.7D

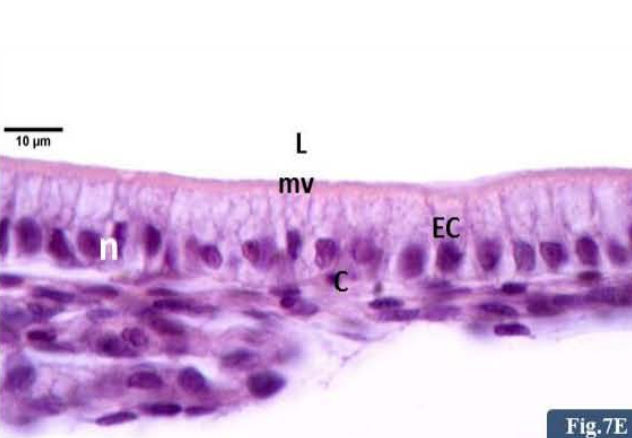


Fig.7E

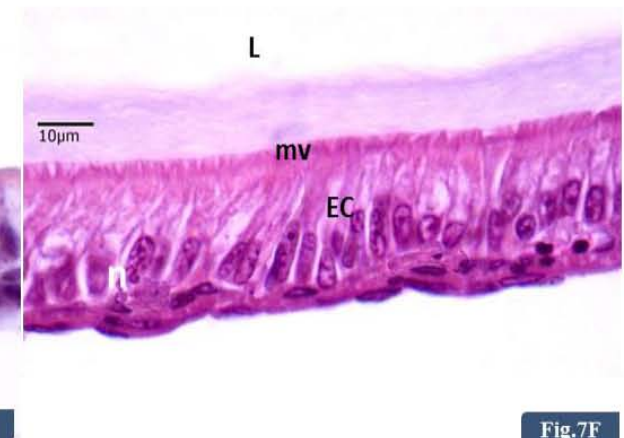
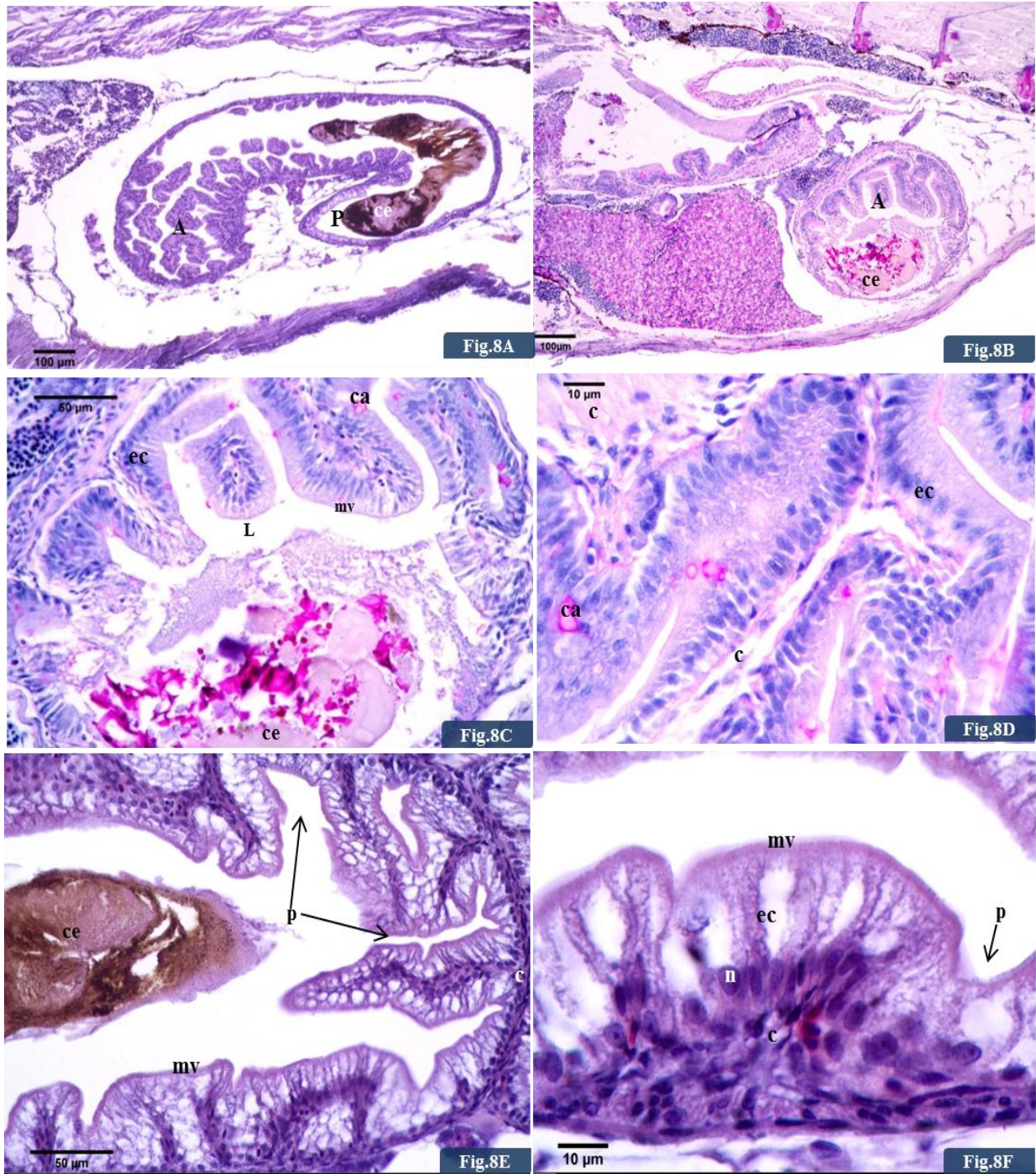


Fig.7F

**Figura 7A-F:** Intestino posterior de *Ataeniobius toweri*. Columna izquierda (A,C,E) primera mitad de gestación. Columna derecha (B,D,F) segunda mitad de gestación. **A-B:** Panorama de cortes transversal y longitudinal de intestino anterior y posterior y su posición anatómica. **C-D, E-F:** Intestino posterior, muestra pliegues proyectados hacia el lumen, recubiertos por epitelio columnar, microvellosidades y tejido conectivo subyacente. En el lumen se observa el embriotrofo. Tejido conectivo (c), embriotrofo (em), epitelio columnar (ec), intestino anterior (A), intestino posterior (P), lumen (L), núcleo basal (n), pliegues intestinales (p). A,C,E,F,G: H-E. B: PAS. D: Tricrómica de Mallory.





**Figura 8A-F:** Intestino de cría de 4hrs post-nacimiento. **A-B:** Panorama de un corte longitudinal de intestino anterior y posterior. **C-D:** Intestino anterior con pliegues proyectados hacia el lumen, recubiertos por epitelio columnar con células caliciformes, microvellosidades y tejido conectivo. **E-F:** Intestino posterior con pliegues menos largos hacia el lumen, recubiertos por epitelio columnar, microvellosidades y tejido conectivo. En el lumen se observa contenido diferente al embriotrofo. Células caliciformes (ca), contenido intestinal (ce) epitelio columnar (ec), intestino anterior (A), intestino posterior (P) lumen (L), microvellosidades (mv), núcleo basal (n), pliegues intestinales (p) tejido conectivo (c). A,E,F: H-E. B-D: PAS.



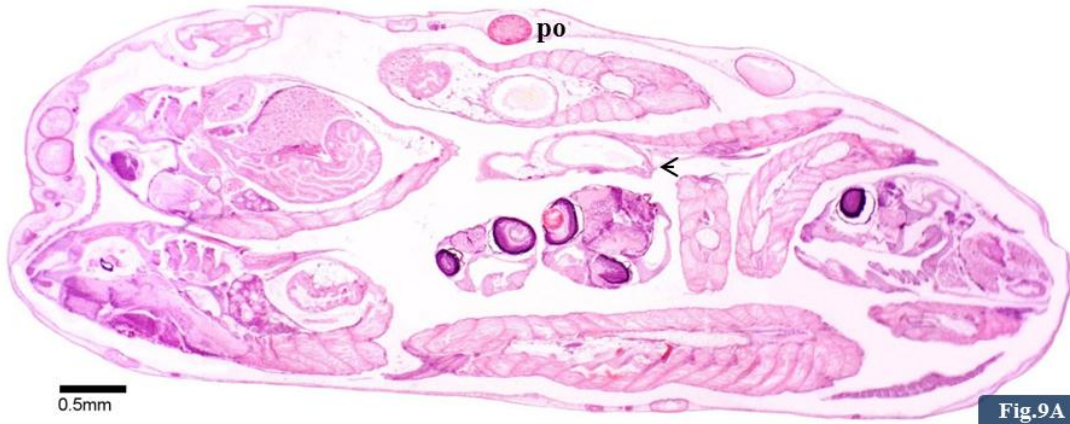


Fig.9A

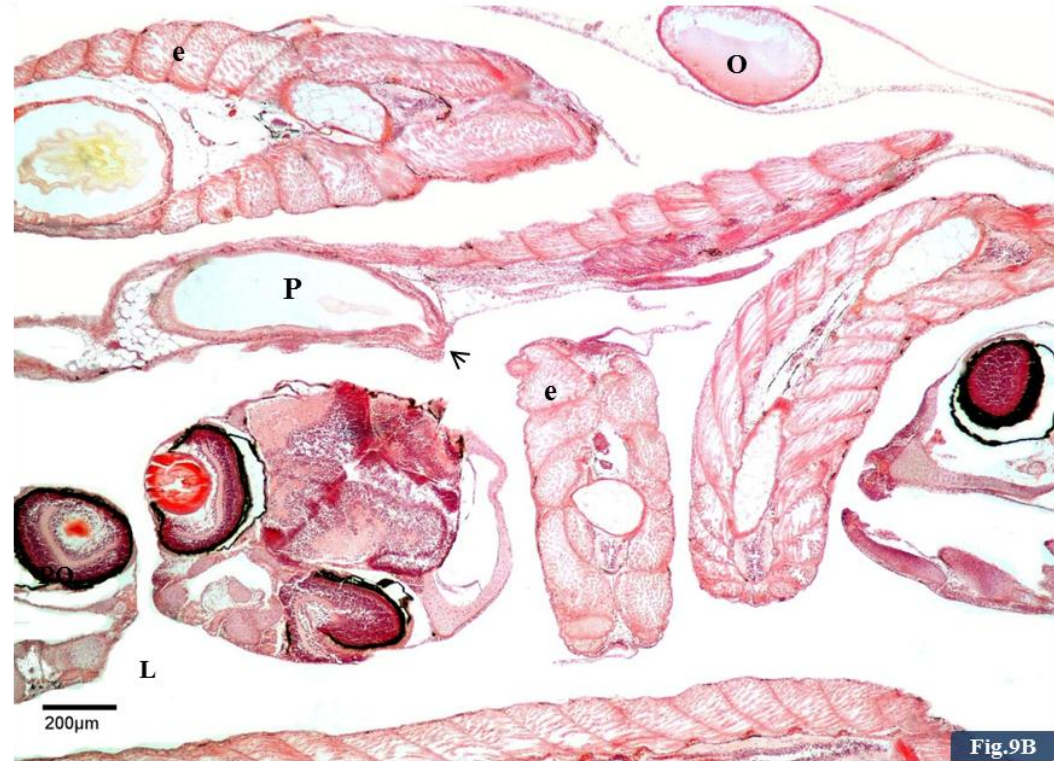


Fig.9B



Fig.9C

**Figura 9A-C:** Trofotenia de *Ataeniobius toweri* en la primera mitad de gestación. **A-B:** Corte longitudinal de ovario en gestación temprana con embriones con esbozo trofotencial hacia el lumen. **C:** Embrión en gestación temprana con esbozo trofotencial. La pared del ovario contiene ovocitos en diferentes etapas de desarrollo. Embrión (e), esbozo trofotencial (cabeza de flecha), Intestino anterior (A), intestino posterior (P), lumen (L), ovocito (O), pared del



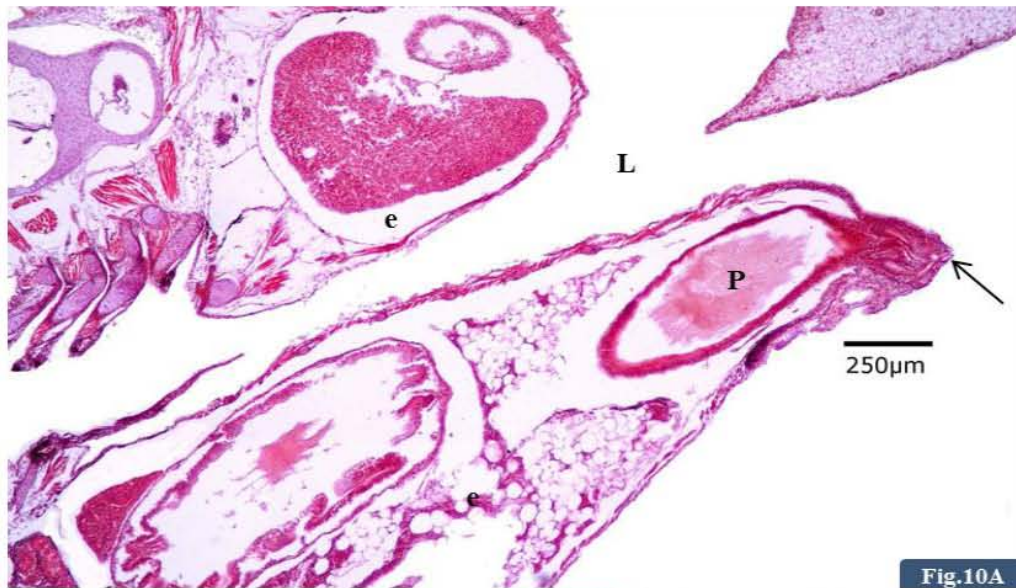


Fig.10A

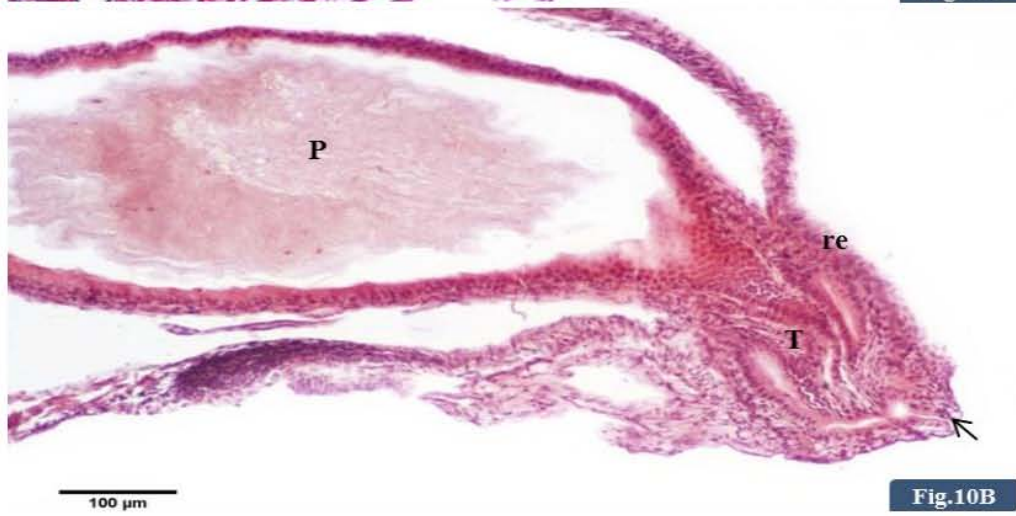


Fig.10B



Fig.10C

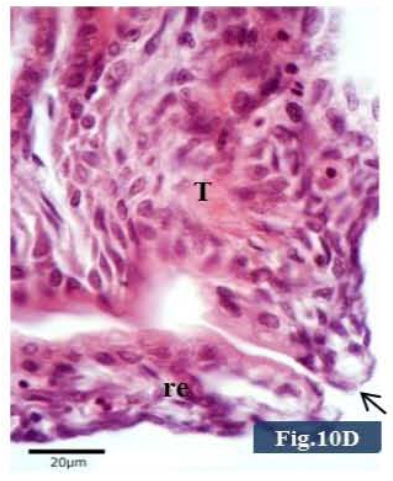


Fig.10D

**Figura 10A-D:** Trofotenia de *Ataeniobius toweri* en la segunda mitad de gestación con recubrimiento epidérmico. **A:** Corte longitudinal de embrión en el ovario con esbozo trofotencial saliendo de la región anal con recubrimiento epidérmico proveniente de la región ventral del embrión dejando una abertura que permite la comunicación de la trofotenia con el líquido ovárico. **B-D:** Aumento del esbozo trofotencial. Abertura (flecha), embrión (e), esbozo trofotencial (T), intestino posterior (P), recubrimiento epidérmico (re). H-E.



Fig.11A

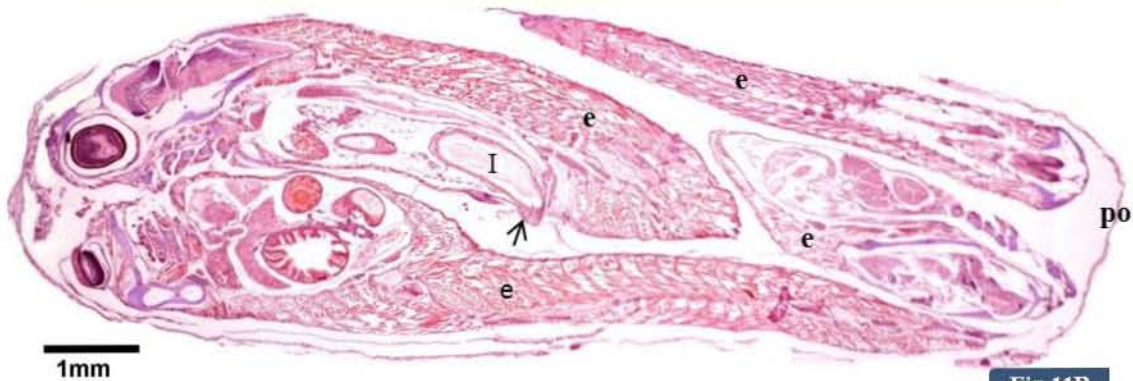


Fig.11B



Fig.11C

**Figura 11A-C:** Esbozo trofotencial de *Ataeniobius toweri* en etapa avanzada de gestación. **A:** Embrión de gestación avanzada con esbozo trofotencial. **B-C:** Corte longitudinal de un ovario gestante avanzado con embriones que presentan un esfozo trofotencial sin recubrimiento epidérmico. Embrión (e), intestino posterior (P), pared del ovario (po), esbozo trofotencial (flecha). A: fijación con Bouin. B: H-E. C: PAS.



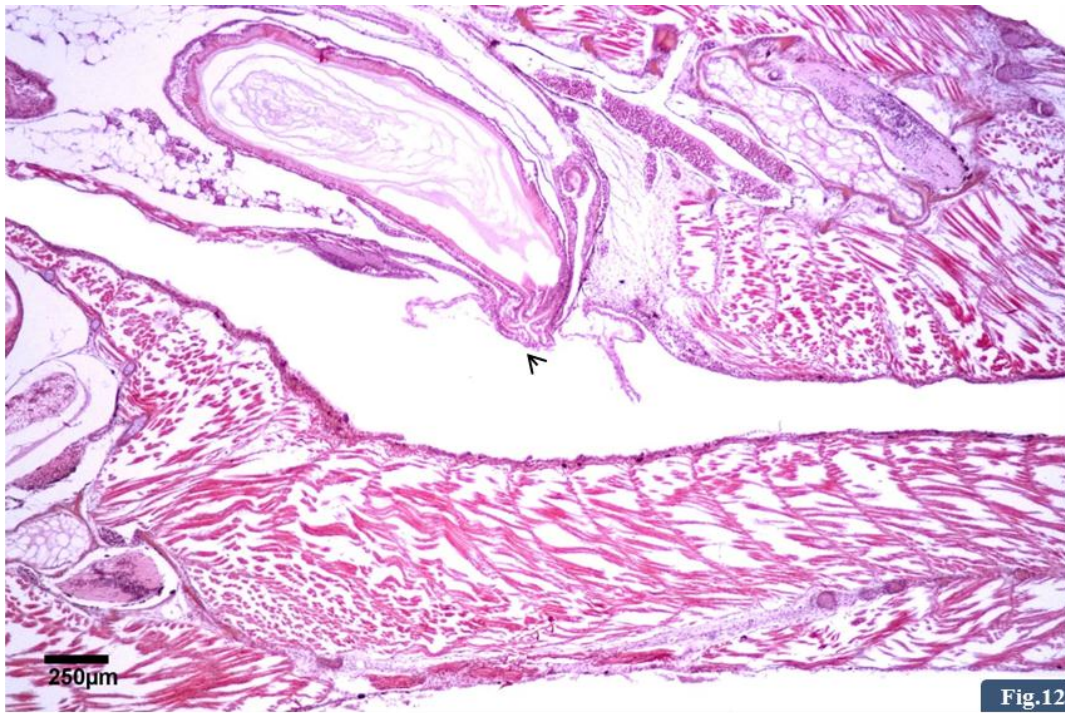


Fig.12A

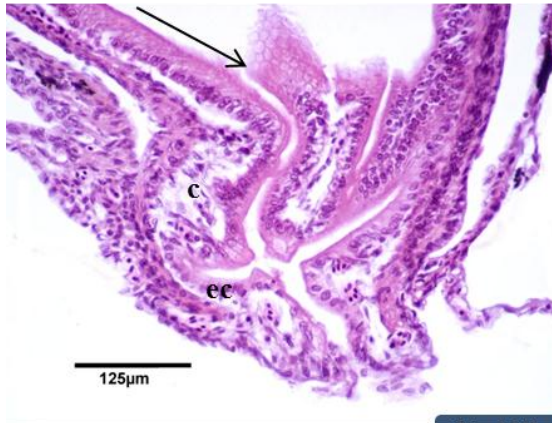


Fig.12B

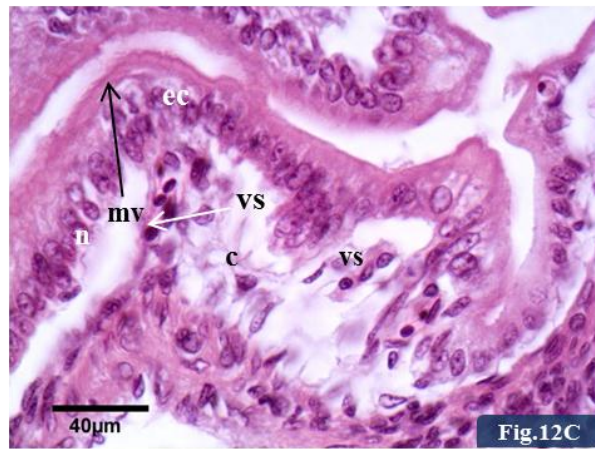


Fig.12C

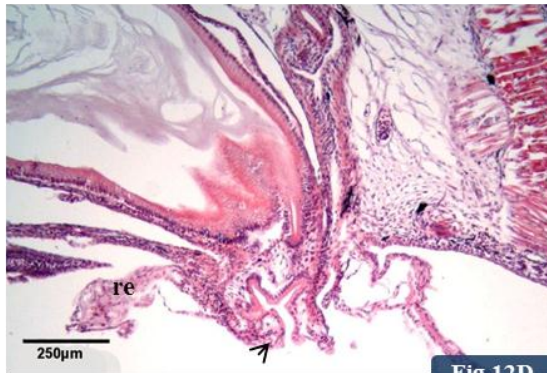


Fig.12D

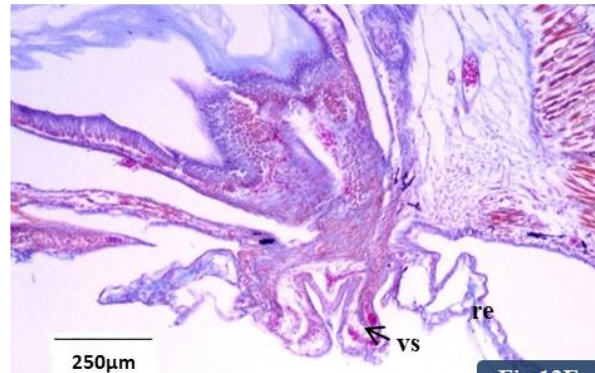
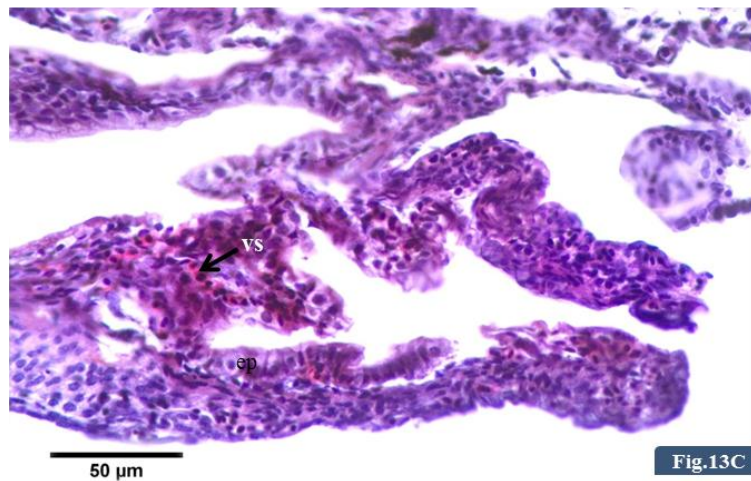
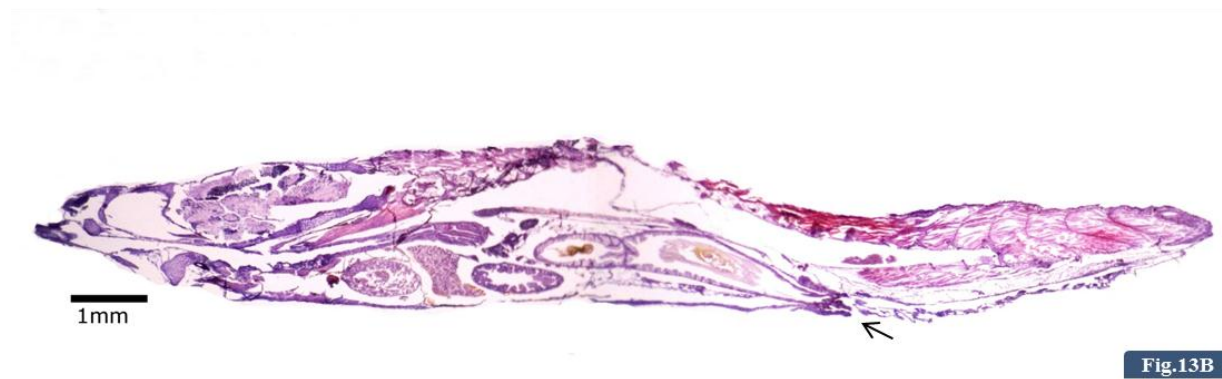
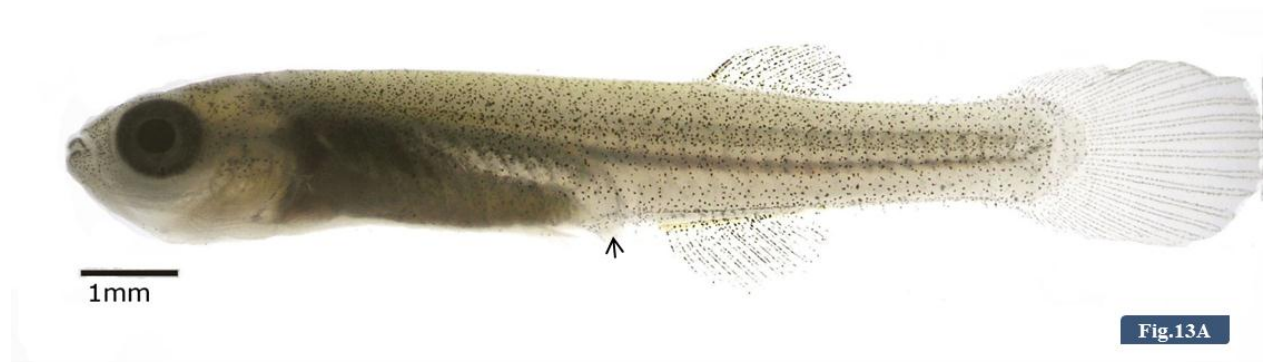


Fig.12E

**Figura 12A-E:** Esbozo trofotencial en embriones de *Ataeniobius toweri* en gestación avanzada. **A-B:** Continuidad entre el epitelio del intestino posterior y el epitelio trofotencial **C:** Epitelio de la trofotenia con células columnares con núcleos basales, citoplasma hialino y microvellosidades. **D-E:** Trofotenia que surge como prolongación de la región anal del intestino con vasos sanguíneos en el tejido conectivo subyacente al epitelio trofotencial y tejido epidérmico proveniente de la región ventral del embrión que se proyecta hacia la luz del ovario sin cubrir por completo la trofotenia. Continuidad entre el epitelio intestinal y trofotencial (flecha), epitelio columnar (ec), microvellosidades (mv), núcleo basal (n), tejido conectivo (c), tejido epidérmico de la región ventral (re), trofotenia (cabeza de flecha), vasos sanguíneos (vs). A-D: H-E. E:Tricrómica de Mallory.



**Figura 13A-B:** Trofotenia de *Ataeniobius toweri* en cría de 4hrs post-nacimiento. **A:** Esbozo trofotencial reducido. **B:** Corte longitudinal de cría de 4hrs post-nacimiento con trofotenia reducida. **C:** Acercamiento de B, muestra la trofotenia reducida formada por pliegues limitados por epitelio cúbico y tejido conectivo vascularizado. Epitelio cúbico (ep), trofotenia reducida (flecha), vasos sanguíneos (vs). A: Cría fijada con Bouin. B y C: H-E.



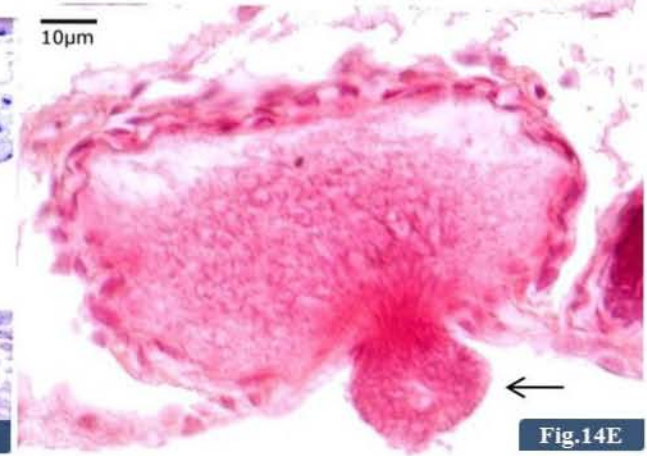
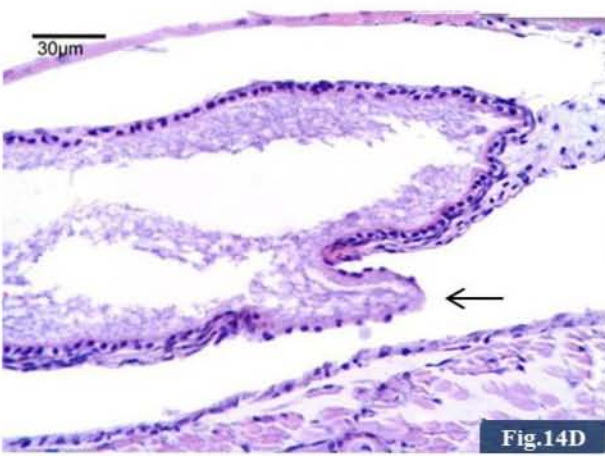
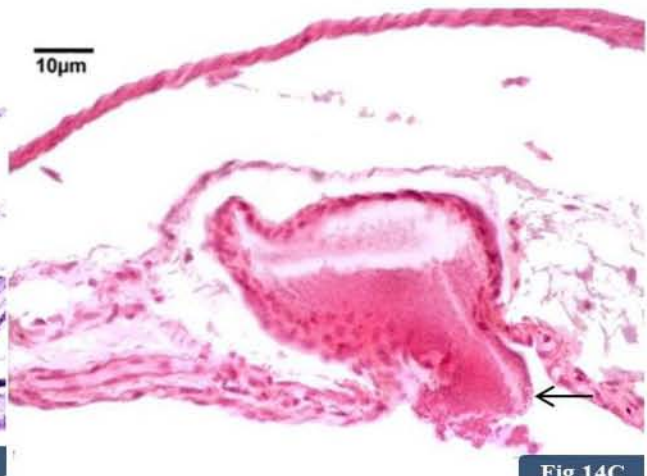
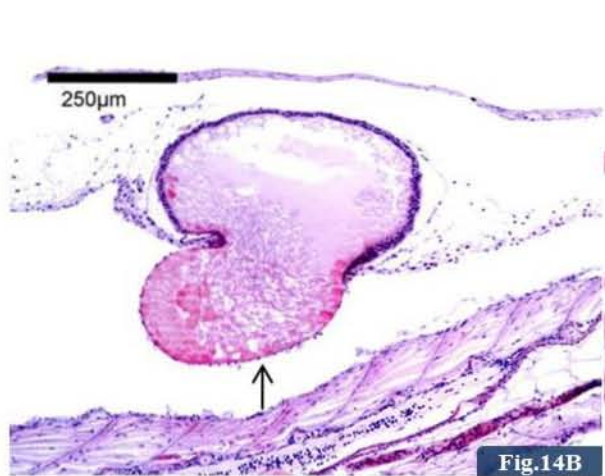


Figura 14A-E: Ovocitos de la pared del ovario vaciando su contenido hacia el lumen ovárico (flecha).

## 9. DISCUSIÓN.

En los vertebrados vivíparos el aporte nutricional de la madre incrementa la talla del embrión y la nueva dependencia metabólica embrionaria. Bajo este panorama, se puede suponer una selección y cooptación de distintas especializaciones maternas y embrionarias, con dos funciones principales, el intercambio gaseoso y el transporte de nutrientes, sin dejar de lado las diversas especializaciones en el sistema reproductor de las hembras (Wourms, 2005; Wourms y Callard, 1992).

Una de estas especializaciones se da a través de la histotrofia o trofodermia que se refiere a las asociaciones intestinales para la transferencia de nutrientes, o bien, la enterotrofia, donde la transferencia se da a través del epitelio intestinal o sus derivados, como la trofotenia (Wourms, 2005).

### 9.1. Tracto digestivo.

El tracto digestivo de *A. toweri* muestra dos regiones histológicamente diferenciadas: intestino anterior e intestino posterior, se observa además un patrón de enrollamiento que, posterior al hígado, se vuelve recto como lo descrito para *Goodea atripinnis* (Kobelkowsky, 2010).

El epitelio columnar del intestino anterior sugiere actividad secretora debido a la presencia de células caliciformes, así como capacidad de absorción, por las microvellosidades en su región apical y núcleo basal de sus células.

Debido a que el intestino posterior presenta menor cantidad de células caliciformes, y pliegues y microvellosidades más prominentes, que incrementan su superficie, esta región debe tener menor actividad secretora y mayor actividad de absorción que la región anterior.

Los resultados anteriores son congruentes con lo descrito por Schindler y de Vries (1990) y Schindler y Hamlett (1993), quienes mencionan la actividad absorsora, pero mayormente secretora del intestino anterior, y por otro lado, la actividad principalmente absorsora del intestino posterior.

En ambas regiones se puede observar a las células columnares endocitando fluidos de la luz del ovario como parte del embriotrofo descrito por Schindler y Hamlet (1993), y el cual, de acuerdo con Schindler (2014), proviene del suero de la sangre materna principalmente en el caso de *A. Toweri*.

La altura de las células y microvellosidades en los embriones de la primera y segunda mitad de gestación es la misma a lo largo de todo el tracto digestivo. Sin embargo, el contenido intestinal y la evidencia de endocitosis sugieren su actividad durante la gestación y por tanto su importancia en la nutrición embrionaria.

En las crías con 4hrs post-nacimiento se observa una mayor actividad y diferenciación del tracto digestivo. Los epitelios de intestino anterior e intestino posterior presentan alturas diferentes tanto en sus células como en las microvellosidades apicales, evidenciando la función secretora del intestino anterior y la absorsora del intestino posterior.

Wourms y Krueger (2002), mencionan que el glucógeno parece tener un papel importante en la nutrición de los embriones de *A. toweri*. Por medio de microscopía electrónica de transmisión observaron extensos depósitos de rosetas de glucógeno y algunas inclusiones lipídicas en las células epiteliales del ovario materno así como en el líquido ovárico, el cual es tomado por las células del intestino. Son los epitelios del intestino y la trofotenia, los que están involucrados en la endocitosis de glucógeno. El intestino anterior también podría estar involucrado en la absorción de lípidos.

## 9.2. Trofotenia.

Los resultados obtenidos en este trabajo en *Ataeniobius toweri* muestran el desarrollo de un esbozo trofotencial con capacidad de absorción, durante la gestación temprana, lo que indica, considerando que esta especie cuenta con el ovocito de mayor talla de los goodeidos (Turner, 1947) y por tanto, con mayor cantidad de vitelo para alimentar a los embriones, menor nutrición matrotrofica comparada con el resto de los goodeidos. La cantidad de vitelo no es determinante en el tamaño y nutrición embrionaria entre los peces vivíparos, es en realidad la nutrición matrotrofica la que permite incremento en el tamaño de las crías como se ha visto evolutivamente en la transición de oviparidad a viviparidad (Wourms, 2005).

Para la descripción del esbozo trofotencial de *A. toweri*, se utilizó como modelo la trofotenia tipo roseta de *Goodea atripinnis* (García-Alarcón, 2012) por la semejanza que muestran ambas trofotencias. Este tipo de trofotenia se presenta además en las especies de los géneros *Allotoca*, *Goodea*, *Neophorus* y *Xenophorus* (tabla 2), aunque como han mencionado Wourms y Krueger (2002), en el caso de *A. toweri* es más rudimentaria, lo que coincide con nuestros resultados.

La superficie de absorción que presenta la trofotenia de *A. toweri*, presenta el característico borde en cepillo en el epitelio trofotencial que mencionan Lombardi y Wourms (1985); Wourms y Lombardi (1992) y Hollenberg y Wourms (1994). De igual forma que en *G. atripinnis*, el tejido conectivo laxo es poco abundante y se observan fibroblastos y vasos sanguíneos que evidencian la irrigación sanguínea hacia la trofotenia, que favorece la matrotrofia una vez que la etapa lecitotrofica ha concluido (Turner, 1940).

Es importante considerar un análisis complementario de formas de nutrición que ocurran en *A. toweri* en otros niveles, por ejemplo, paso de nutrientes a través de branquias, aletas, epidermis, que han sido descritas en otras especies como *Goodea atripinnis* (García-



Alarcón, 2012) e *Ilyodon whitei* (Uribe *et al.*, 2014), o bien un complemento nutricional relacionado con observaciones realizadas en este trabajo, como los ovocitos vaciando su contenido hacia el lumen ovárico.

Por otro lado, para contribuir a explicar de igual manera el esbozo de trofotenia, se debe considerar además un análisis comparativo entre *A. toweri* y otras especies, referente a la talla al nacimiento de las crías, tomando en cuenta que el momento del nacimiento no es el mismo en la ontogenia para todas las especies, o bien, referente al porcentaje de matrotrofia comparando el peso seco, o la talla del ovocito, contra el tamaño del recién nacido, si hay un incremento sustancial, hay una evidencia clara de matrotrofia (Blackburn, 2014).

Evolutivamente, se puede considerar que las condiciones ecológicas de *A. toweri* han favorecido y seleccionado el tamaño del ovocito y otras formas de nutrición y no el desarrollo mayor de una trofotenia.

## 10. CONCLUSIONES.

- 1) El tracto digestivo de *Ataeniobius toweri* presenta dos regiones que se diferencian claramente a nivel histológico en etapas temprana y avanzada de gestación: intestino anterior e intestino posterior.
- 2) El intestino anterior de *A. toweri* presenta actividad, principalmente secretora, aunque también tiene actividad de absorción; la presencia de células caliciformes PAS positivas es mayor que en el intestino durante la gestación y después del nacimiento.
- 3) El intestino posterior de *A. toweri* presenta mayor actividad de absorción que el intestino anterior.

- 4) Finalmente se demuestra la presencia de una estructura trofotencial en *A. toweri* de aproximadamente 200 $\mu$ m de longitud en la etapa temprana de gestación y de aproximadamente 250 $\mu$ m de longitud en la etapa avanzada de gestación.
- 5) La trofotenia de *A. toweri* está formada por pliegues limitados por epitelio columnar con microvellosidades, similar al epitelio trofotencial descrito en otros goodeidos con trofotenia.

## **BIBLIOGRAFÍA:**

- Amoroso EC. 1960. Viviparity in fishes. Symp Zool Soc (London) 1:153-181.
- Amoroso EC. 1968. The evolution of viviparity. Proc Roy Soc Med 61:1188-1200.
- Blackburn D, Evans HE, Vitt LJ. 1985. The evolution of fetal nutritional adaptations. Fortschr Zool 30:437-439.
- Blackburn D. 2014. Evolutionary origins of viviparity in fishes. En: Uribe MC, Grier HJ (Editores). Viviparous Fishes. New Life Publications. Homestead, FL. USA pp:303-317.
- Blackburn D. 2014. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis. J Morphol 000:000-000.
- Callard IP, Ho SM. 1987. Vitellogenesis and viviparity. En: Chester JI, Ingelton PM, Phillips JG (Editores). Fundamentals of Comparative Vertebrate Endocrinology. Plenum. NY pp:255-282.
- Campuzano-Caballero JC, Uribe MC. 2014. Structure of the female gonoduct of the viviparous teleost *Poecilia reticulata* (Poeciliidae) during non-gestation and gestation stages. J Morphol 275:247-257.
- Doadrio I, Domínguez O. 2004. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. Mol Phylogenet Evol 31(2):416-430.
- Domínguez-Domínguez O, Mercado-Silva N, Lyons J. 2005. A conservation status of Mexican goodeids: Problems, perspectives, and solutions. En: Uribe MC, Grier HJ (Editores). Viviparous Fishes. New Life Publications. Homestead, FL. USA pp:515-524.
- Domínguez-Domínguez O, Pérez Ponce de León G. 2007. Los goodeidos, peces endémicos del centro de México. CONABIO. Biodiversitas 75:12-15 (en biodiversidad.gob.mx).
- Eigenmann CH. 1892. *Cymatogaster aggregata*, Gibbons: A contribution to the ontogeny of viviparous fishes. Bull US Fish Comm 12:401-478.
- García-Alarcón A. 2012. Análisis histológico de los órganos que intervienen en la nutrición embrionaria (saco vitelino, intestino y trofotenia) en el pez vivíparo *Goodea atripinnis* (Goodeidae). Tesis de Maestría en Ciencias. Biología Experimental. Facultad de Ciencias, UNAM. México. 77p.
- Govoni JJ, George WB, Watanabe Y. 1986. The physiology of digestion in fish larvae. Environmental Biology of Fishes 16:59-77.

- Haynes JL. 1995. Standardized classification of poeciliid development for life-history studies. *Copeia* 1995 (1):147-154.
- Hollenberg F, Wourms JP. 1994. Ultrastructure and protein uptake of the embryonic trophotaeniae of four species of Goodeid fishes (Teleostei: Atheriniformes). *J Morphol.* 219:105-129.
- Hubbs CL, Turner CL. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of Goodeidae fishes (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Mis Publ Mus Zool Univ Mich.* 42:1-80.
- Kristofferson R, Broberg S, Pekkarinen M. 1973. Histology and physiology of embryotrophe formation, embryonic nutrition, and growth in eelpout, *Zoarces viviparous*. *Ann Zool Fenn* 10:457-477.
- Kobelkowsky A. 2010. General Anatomy and Sexual Dimorphism of *Goodea atripinnis* (Teleostei Goodeidae). En: Uribe MC, Grier HJ (Editores). *Viviparous Fishes II*. New Life Publications. Homestead, FL. USA pp:483-497.
- Lombardi J. 1998. Comparative vertebrate reproduction. Kluwer Acad Publ. Boston, Dordrecht, London pp:1-469.
- Lombardi J, Wine RN, Schindler J. 1989. Ultrastructure of anal processes in embryos of the viviparous goodeid fish *Ataeniobius toweri*. *Amer Zool.* 29(4):118a (Abstract).
- Lombardi J, Wourms JP. 1985. The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. II. Ultrastructure of trophotaeniae, the embryonic component. *J Morphol.* 184:293-309.
- Mendoza G. 1937. Structural and vascular changes accompanying the resorption of the proctodeal processes after birth in the embryos of the Goodeidae, a family of viviparous fishes. *J. Morphol.* 61(1):95-125.
- Nelson JS. 2006. *Fishes of the world*. 4ª edición. John Wiley & Sons Inc, NY. 624 p.
- Parenti LR. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull Am Mus Nat Hist* 168:341-557.
- Roa I, Smok SC, Prieto GR. 2012. Placenta: Anatomía e Histología. *Int J Morphol.* 30(4):1490-1496.
- Salinas LD. 2011. El sistema digestivo de los peces teleósteos. Tesis de Maestría en Ciencias. Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos. Facultad de Ciencias, UNAM.
- Schindler JF, Hamlett WC. 1993. Maternal-embryonic relations in viviparous teleost. *J Exp Zool.* 266:378-393.

- Schindler JF, De Vries U. 1990. Membrane differentiations of an absorptive epithelium covering embryonic trophotaeniae in goodeid teleost. *Cell Tissue Res.* 259:399-492.
- Schindler JF. 2014. Structure and function of placental exchange surfaces in goodeid fishes (teleostei: atheriniformes). *J Morphol.* 000:000-000.
- Turner CL. 1933. Viviparity superimposed upon ovoviviparity in the Goodeidae, a family of cyprinodont teleost fishes of the Mexican Plateau. *J Morphol* 61:495-523.
- Turner CL. 1937. The trophotaeniae of the Goodeidae, a family of viviparous fishes cyprinodont fishes. *J Morphol* 61:495-523.
- Turner CL. 1940. Pericardial sac, trophotaeniae and alimentary tract in embryos of goodeid fishes. *J Morphol* 67:271-289.
- Turner CL. 1947. Viviparity in teleost fishes. *The Scientific Monthly* 65:508-518.
- Uribe MC, De la Rosa-Cruz G, García-Alarcón A. 2005. The ovary of viviparous teleosts. Morphological differences between the ovaries of *Goodea atripinnis* and *Ilyodon whitei* (Goodeidae) En: Uribe MC, Grier HJ (Editores). *Viviparous Fishes*. New Life Publications. Homestead, FL. USA pp:217-236.
- Uribe MC, Grier HJ, De La Rosa Cruz G, García Alarcón A. 2009. Chapter 3. Modifications in ovarian and testicular morphology associated with viviparity in teleosts. In: Jamieson B. (Editor). *Reproductive Biology and Phylogeny of Fish (Agnatha and Bony Fishes)*. Science Publishers, Inc Enfield. NH, USA; Plymouth, UK pp:85-117.
- Uribe MC, Aguilar-Morales M, De la Rosa-Cruz G, García-Alarcón A, Campuzano-Caballero JC, Guerrero-Estévez SM. 2010. Ovarian structure and embryonic traits associated with viviparity in Poeciliids and Goodeids. En: Uribe MC, Grier HJ (Editores). *Viviparous Fishes II*. New Life Publications. Homestead, FL. USA pp:211-229.
- Uribe MC, De la Rosa-Cruz G, García-Alarcón A. 2014. Branchial placenta in the viviparous teleost *Ilyodon whitei* (Goodeidae). *J Morphol.* 275(12):1406-1417.
- Villagrán M. 1993. El huevo amniota y la evolución de los vertebrados. *Revista Ciencias. México, D.F.* pp:55-62.
- Webb SA, Graves JA, Macias-García C, Magurran AE, Foighil DO, Richie MG. 2003. Molecular phylogeny of the live bearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Mol Phylogenet Evol* 30(3):527-543.

- Wourms JP, Grove BD, Lombardi J. 1988. The maternal-embryonic relationship in viviparous fishes. En: Hoar WS, Randall DJ (Editores). Fish Physiology. Academic Press Inc. USA. 11: 90- 95.
- Wourms JP, Callard IP.1992. A retrospect to the symposium on evolution of viviparity in vertebrates. Amer Zool 32:251-255.
- Wourms JP, Lombardi J. 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity. Amer Zool 32:276-293.
- Wourms JP. 2000. Rudimentary trophotaeniae of *Ataeniobius* embryos: an evolutionary intermediate of teleost trophotaenial placentae. AmerZool 40:1266 (Abstract)
- Wourms JP, Krueger D. 2002. Glycogen in gut based embryonic nutrition of *Ataeniobius toweri*, a viviparous goodeid fish with rudimentary trophotaeniae. Integr Comp Biol 42(6):1339 (Abstract)
- Wourms JP. 2005. Functional morphology, development, and evolution of trophotaeniae. En: Uribe MC, Grier HJ (Editores). Viviparous Fishes. New Life Publications, Homestead, FL, USA pp:217-242.
- Froese R, Pauly D. (Editors). 2012. FishBase. World Wide Web electronic publication.[www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (06/2012)
- Froese R, Pauly D. (Editors). 2014. Fish Base. World Wide Web electronic publication.[www.fishbase.org](http://www.fishbase.org), version (06/2014)
- <http://www.goodeidworkinggroup.com>, tomado el 20 de junio de 2012.
- [http://www.desertfishes.org/dfc/na/goodeida/ataeniob/atoweri\\_/atoweri2.jpg](http://www.desertfishes.org/dfc/na/goodeida/ataeniob/atoweri_/atoweri2.jpg), tomado el 18 de junio de 2012.