



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Nutrición lecitotrófica a través de la vesícula vitelina y  
matrotrofica mediante la trofotenia en la gestación del  
teleósteo vivíparo *Xenotoca eiseni* (Goodeidae)**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**BIÓLOGA**

**P R E S E N T A :**

**Susana Areli Avila Zúñiga**



**DIRECTOR DE TESIS:  
Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal**

**Ciudad Universitaria, CD. MX.**

**Septiembre 2017**



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**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

Avila

Zúñiga

Susana Areli

58783476

Universidad Nacional Autónoma de

México

Facultad de Ciencias

Biología

308058671

2. Datos del tutor

Dra

María del Carmen

Uribe

Aranzábal

3. Datos del sinodal 1

Dr

Abraham

Kobelkowsky

Díaz

4. Datos del sinodal 2

Dra

Maricela

Villagrán

Santa Cruz

5. Datos del sinodal 3

M en C

Adriana

García

Alarcón

6. Datos del sinodal 4

M en C

María Guadalupe

Guzmán

Bárcenas

7. Datos del trabajo escrito

Nutrición lecitotrófica a través de la vesícula vitelina y matrotrofica mediante la trofotenia en la gestación del teleosteo vivíparo *Xenotoca eiseni* (Goodeidae)

59p

2006

(trofotenia, vesícula vitelina, viviparidad, gestación)

Las verdades de la ciencia y las bellezas del arte están tan amalgamadas en la histología que es imposible conocer si el histólogo tiene pasión por la ciencia o por sus adornos; por la belleza de la verdad o por la verdad de la belleza.

Pío del Río-Hortega

## *Agradecimientos*

*A mi madre por ser ejemplo de avanzar ante la adversidad y apoyarme en todo lo que he querido hacer. A mis hermanos por su apoyo y compañía desde siempre y hasta el fin. A mi pequeña sobrina por ser una razón para esforzarme en ser una mejor persona.*

*A Sergito por su entrega en cada instante que pasamos juntos y la esperanza de que logre convertirme en un caballero dorado, gracias por tu compañía, paciencia y comprensión durante todos estos años. A mis amigos de siempre y de ahora que son de lo mejor en la vida y a todas aquellas personas que he conocido y que han hecho leve esta pequeña y larga travesía de la tesis.*

*A mi tutora por sus conocimientos y enseñanzas en el mundo de la reproducción, la viviparidad en peces y todo lo que conlleva. A Lupita, el señor Sergio, Adrianita, Gabino y Juan Carlos por su gran compañía en el laboratorio y consejos para la realización de este trabajo.*

*A Fernando Ángeles por sus asesorías.*

*A todos los profesores que forjaron mi formación académica y un especial agradecimiento a aquellos que me han inspirado a realizar y optar por el camino del conocimiento.*

*A ser aceptada en la UNAM y haber cambiado mi vida para siempre.*

# Índice

|                                                   |    |
|---------------------------------------------------|----|
| Índice.....                                       | 3  |
| Resumen .....                                     | 5  |
| Introducción .....                                | 6  |
| Marco conceptual .....                            | 7  |
| I. Viviparidad en teleósteos.....                 | 7  |
| II. Ovario y gestación .....                      | 8  |
| III. Patrones tróficos durante la gestación ..... | 9  |
| III.I Lecitotrofia .....                          | 9  |
| III.II Matrotrofia.....                           | 11 |
| IV. Familia Goodeidae .....                       | 14 |
| IV.I <i>Xenotoca eiseni</i> .....                 | 15 |
| Antecedentes.....                                 | 16 |
| Hipótesis.....                                    | 18 |
| Objetivos.....                                    | 18 |
| Justificación .....                               | 19 |
| Método .....                                      | 19 |
| Material histológico.....                         | 19 |
| Análisis histológico .....                        | 20 |
| Resultados.....                                   | 21 |
| I. Lecitotrofia .....                             | 21 |
| Vesícula vitelina .....                           | 21 |
| Gestación temprana.....                           | 21 |
| Gestación media.....                              | 22 |
| Gestación avanzada .....                          | 23 |
| II. Matrotrofia .....                             | 23 |
| Trofotenia e intestino.....                       | 23 |
| Gestación media.....                              | 23 |
| Gestación avanzada .....                          | 25 |
| Presencia de otros tipos de matrotrofia .....     | 27 |
| Discusión .....                                   | 40 |
| I. Nutrición lecitotrófica .....                  | 40 |
| II. Nutrición matrotrofica .....                  | 42 |
| Trofotenia.....                                   | 42 |

|                                                     |    |
|-----------------------------------------------------|----|
| Intestino.....                                      | 47 |
| Placenta branquial.....                             | 47 |
| Trofotenia dentro de la cavidad branquial. ....     | 47 |
| III. Transición de lecitotrofía a matrotrofía. .... | 48 |
| Conclusiones .....                                  | 48 |
| Referencias. ....                                   | 49 |

## Resumen

El cambio de lecitotrofia a matrotrofia tiene gran trascendencia en la viviparidad considerándose como una relación de gran importancia evolutiva y fuente de adaptaciones tróficas. En los goodeidos, durante las primeras etapas de gestación la nutrición es lecitotrófica y posteriormente en las etapas media y avanzada es matrotrofica, esta última ocurre principalmente a través del desarrollo de una extensión del intestino de la cría hacia el exterior, llamada trofotenia, que permite la absorción de nutrientes. Este trabajo tiene como objetivo analizar las estructuras relacionadas con el proceso de la nutrición durante la gestación en una especie de la familia Goodeidae, incluyendo la etapa lecitotrófica y la etapa matrotrofica, identificando el origen de la trofotenia y su desarrollo a nivel histológico, utilizando como modelo a la especie *Xenotoca eiseni*. Se observó la sincronía de ambos modos de nutrición durante gestación media y avanzada. La nutrición del embrión durante la gestación media y avanzada es matrotrofica e implica al tracto digestivo y a la trofotenia. Los tipos de nutrición matrotrofica observados fueron: 1) histotrofia, a partir de la gestación media, etapa de copa óptica hasta cría madura; 2) histofagia y 3) placenta branquial a partir de la etapa de ojo medio y durante la gestación avanzada. En *X. eiseni* el cambio de lecitotrofia a matrotrofia es gradual y sincrónico en ambos tipos de nutrición durante la gestación media y avanzada.



## Introducción

La viviparidad ocurre en distintos linajes filogenéticos desde invertebrados hasta vertebrados, con múltiples variaciones y adaptaciones (Wourms et al., 1988; Blackburn, 2015; Kalinka, 2015), colocándola dentro de un campo de estudio de la reproducción de gran interés a todos los niveles como: biología comparada, molecular, evolutiva, fisiología entre otros. En los vertebrados, la viviparidad ha sido una adaptación de gran trascendencia en la evolución de su reproducción y es un modo especializado, derivado de la oviparidad, que ha requerido de diversos procesos adaptativos (Wourms, 2005).

La viviparidad es un modo de reproducción que implica inseminación y fertilización interna de los ovocitos, en la cual los embriones son retenidos y se desarrollan dentro del aparato reproductor femenino, hasta alcanzar una etapa avanzada de desarrollo; y posteriormente nacen crías de vida libre (Turner, 1947; Blackburn et al., 1985; Wourms et al., 1988; Wourms y Lombardi, 1992; Carter, 2008; Lodé, 2012; Bainbridge, 2014; Kalinka, 2015).

La viviparidad conlleva distintas interacciones que existen durante la gestación entre la madre y el embrión como: respiratorias, osmorreguladoras, endocrinológicas, inmunológicas y tróficas (Wourms et al., 1988).

La nutrición embrionaria durante la gestación se clasifica en dos tipos: lecitotrofia, en la cual los nutrientes provienen del vitelo del huevo y matrotrofia, en la cual la madre provee los nutrientes a la cría durante su gestación (Blackburn et al., 1985; Blackburn, 2015). El cambio de lecitotrofia a matrotrofia tiene gran trascendencia en la viviparidad considerándose como una relación de gran

importancia evolutiva y fuente de adaptaciones tróficas. Ambos modos de nutrición pueden existir en un individuo, como ha sido mencionado en algunas especies de goodeidos, en las cuales durante las primeras etapas de gestación la nutrición es lecitotrófica y posteriormente en las etapas media y avanzada es matrotrofica, esta última ocurre principalmente a través del desarrollo de una extensión del intestino de la cría hacia el exterior, llamada trofotenia, que permite la absorción de nutrientes (Wourms, 1981).

No se han realizado estudios en goodeidos que identifiquen, describan y definan el proceso del cambio de lecitotrofia a matrotrofia durante la gestación. Por lo cual este trabajo tiene como objetivo analizar las estructuras relacionadas con el proceso de la nutrición durante la gestación en una especie de la familia Goodeidae, incluyendo la etapa lecitotrófica (vesícula vitelina) y la etapa matrotrofica, identificando el origen de la trofotenia y su desarrollo a nivel histológico, utilizando como modelo a la especie *Xenotoca eiseni*.

## **Marco conceptual**

### **I. Viviparidad en teleósteos**

La viviparidad es un modo de reproducción que ocurre en muy pocas especies de teleósteos, se presenta en 510 especies agrupadas en 13 familias, las cuales corresponden a cerca del 2% de un estimado de 33,600 especies (Wourms et al., 1988; Wourms, 2005; Froese y Pauly, 2017). Los teleósteos vivíparos presentan una amplia diversidad de adaptaciones maternas y embrionarias que permitieron

su desarrollo y evolución (Turner, 1947; Wourms et al., 1988; Wourms y Lombardi, 1992).

En teleósteos la viviparidad se ha desarrollado con diferentes estrategias, por ejemplo: numerosas crías con saco vitelino amplio que al nacer se encuentran en un estado muy inmaduro (Scorpaenidae); crías con saco vitelino muy grande que son retenidos en el ovario hasta que nadan activamente y nacen sexualmente inmaduros (Poeciliidae); peces que retienen pocas crías en el ovario hasta que los embriones se encuentran en una etapa avanzada de desarrollo y al menos, los machos son sexualmente maduros y listos para la reproducción al nacer (Embiotocidae) (Amoroso, 1968); o embriones que presentan lecitotrofia durante el desarrollo temprano y posteriormente matrotrofia a través de extensiones intestinales y nacen en una etapa avanzada de desarrollo (Goodeidae) (Turner, 1933, 1940).

## **II. Ovario y gestación**

En teleósteos vivíparos, el ovario es un órgano único no pareado, sacular y ovoide, está orientado longitudinalmente y suspendido por un pliegue del peritoneo llamado mesovario (Amoroso, 1968; Wourms et al., 1988; Uribe et al., 2010). Bajo el mesovario se encuentra tejido conectivo densamente vascularizado y músculo liso. La superficie interior del ovario se pliega y forma lamelas que se proyectan al lumen ovárico, las cuales están revestidas por epitelio germinal y en la ovulación los ovocitos son liberados al lumen del ovario, en lugar del celoma como en otros vertebrados (Wourms et al., 1988). La pared del ovario se extiende caudalmente formando el gonoducto que se abre al exterior en el poro genital. El gonoducto se

caracteriza por la ausencia de células germinales (Campuzano-Caballero y Uribe 2014) y debido a que los teleósteos carecen de oviductos derivados del conducto de Müller, la gestación ocurre dentro del ovario y se denomina gestación intraovárica, que es única en los vertebrados (Wourms et al., 1988; Uribe et al., 2010). En el ovario de los teleósteos vivíparos, además de la ovogénesis ocurren diversas funciones como: inseminación, fertilización interna, gestación y parto (Uribe et al., 2010; Campuzano-Caballero y Uribe 2014).

La gestación intraovárica en los teleósteos vivíparos puede ser intrafolicular o intraluminal. La gestación intrafolicular ocurre en el interior del folículo ovárico, donde las crías permanecen durante su desarrollo y son liberados al lumen antes del nacimiento, como en la familia Poeciliidae. Las crías en la gestación intraluminal son liberadas del folículo al lumen ovárico durante la embriogénesis temprana (blastodisco), donde continúa la gestación hasta el nacimiento, como ocurre en la familia Goodeidae (Turner, 1947; Wourms, 1981; Wourms et al., 1988). En ambos tipos de gestación se desarrollan diferentes relaciones entre los tejidos maternos y embrionarios, mediante diferentes tipos de intercambio metabólico durante el desarrollo de las crías (Uribe et al., 2010).

### **III. Patrones tróficos durante la gestación**

#### ***III.1 Lecitotrofia***

El vitelo en la lecitotrofia es la fuente de nutrientes durante el desarrollo embrionario (Wourms et al., 1988; Uribe et al., 2005, 2009), el cual se digiere por la capa sincicial vitelina que es parte de la vesícula vitelina, una estructura embrionaria que lo rodea y lo agota antes o hasta el nacimiento de las crías,

aunque se han descrito casos con remanente de vitelo posterior al nacimiento (Kondakova y Efremov, 2014).

El vitelo es una reserva de nutrientes compuesta de una mezcla de lípidos y proteínas (Davenport, 1979; Arukwe y Goksøyr, 2003) que forma grandes estructuras densas designadas plaquetas vitelinas (Davenport, 1979) las cuales se pueden fusionar formando vitelo fluido, como ocurre en los goodeidos (Wourms et al., 1988). El vitelo es formado y acumulado durante la ovogénesis dentro del ovocito (Wourms et al., 1988), predominantemente contiene vitelogenina y lipoproteínas que son sintetizadas en el hígado bajo la regulación endocrina del eje hipotálamo-hipófisis-gónada-hígado (Callard y Ho, 1987; Arukwe y Goksøyr, 2003). La vitelogenina es una fosfolipoproteína (250-600 kDa) con grupos funcionales lipídicos, algunos carbohidratos y grupos fosfato que se unen al esqueleto de carbono de la proteína (Arukwe y Goksøyr, 2003).

En goodeidos, la disminución de vitelo durante la ovogénesis es una característica importante de la viviparidad que involucra la adaptación a la matrotrofia (Wourms et al., 1988; Uribe et al., 2005). Esto significa que en la gestación intraovárica las crías se alimentan inicialmente de vitelo y posteriormente la madre provee nutrientes (Mendoza, 1937, 1940; Turner, 1947; Wourms, 1981; Lombardi y Wourms, 1988; Wourms et al., 1988; Wourms y Lombardi, 1992).

### ***III.11 Matrotrofia.***

La madre en la matrotrofia provee nutrientes durante el desarrollo embrionario como secreciones del tejido del ovario (Wourms et al., 1988; Blackburn, 1999; Uribe et al., 2005, 2009).

En peces vivíparos se desarrollan diversas relaciones de matrotrofia en teleosteos de acuerdo a los mecanismos de alimentación embrionaria y adaptaciones en estructuras que facilitan la alimentación, de las cuales se distinguen cinco tipos: 1) ovofagia, los embriones se alimentan de ovocitos; 2) adelfofagia o embriofagia, los embriones se alimentan de sus hermanos en desarrollo; 3) histofagia, los embriones ingieren secreciones maternas a través del tubo digestivo; 4) histotrofia, los embriones absorben secreciones maternas denominadas "histótrofo" por medio de la epidermis de aletas, epitelio de la vesícula vitelina; y mediante extensiones caudales del intestino que forman la trofotenia; y 5) placentotrofia, la transferencia de nutrientes a los embriones es vía aposición de tejidos del embrión y la madre (Mendoza, 1937; Blackburn et al., 1985; Wourms et al., 1988; Uribe et al., 2010; Blackburn y Starck, 2015).

En las especies matrotroficas se incrementa la talla de la cría y su grado de madurez al nacimiento (Wourms, 1991). En los goodeidos debido a la reducción del tamaño del ovocito la matrotrofia es progresiva a lo largo de la gestación; en consecuencia, hay una reducción del saco vitelino y mayor absorción de nutrientes contenidos en el histótrofo a través de la trofotenia (Turner, 1940; Wourms, 1981).

### **III.II.I Histótrofo**

El histótrofo es una mezcla de secreciones y filtraciones desde el sistema vascular materno hacia al lumen ovárico, estas secreciones rodean al embrión y contienen los nutrientes necesarios para su desarrollo, células epiteliales descamadas, células del sistema inmune y otras sustancias en solución (Schindler y de Vries, 1988). El histótrofo funciona como transporte e intercambio de múltiples metabolitos, gases, nutrientes, electrolitos, desechos metabólicos e inmunoglobulinas del sistema vascular materno al embrión que es incubado dentro de un ambiente de fluidos (Gardiner, 1978; Schindler y de Vries, 1988; Schindler y Hamlett, 1993; Schindler, 2015).

### **III.II.II Trofotenia**

La trofotenia es una estructura formada por extensiones de la porción caudal del intestino del embrión que absorbe nutrientes. Estas extensiones trofoteniales se expanden al lumen ovárico y en ocasiones pueden estar en aposición al epitelio materno, formando una estructura placentaria, hasta el momento del parto donde ocurre su ecdisis (Mendoza, 1937, 1965, 1972; Wourms et al., 1988; Uribe et al., 2005, 2010). La trofotenia se compone de tejido conectivo laxo vascularizado, rodeado por epitelio columnar simple, similar al epitelio absorbente intestinal, con borde apical en forma de cepillo, característica que indica su actividad absorbente (Wourms et al., 1988; Uribe et al., 2005).

La trofotenia está presente en tres órdenes de teleósteos, en Ofidiiformes (*Microbotula*, *Oligopus*, *Parabrotula*), Perciformes (*Rhacochilus*) y Atheriniformes (goodeidos) (Turner, 1937; Wourms, 2005; Blackburn, 2015). Wourms (2005) menciona que la similitud de la trofotenia en estos grupos, es un ejemplo de

convergencia evolutiva de una adaptación trófica embrionaria que constituye la forma más compleja de matrotrofia en la evolución de la viviparidad en teleósteos. La trofotenia en los goodeidos es una adaptación que representa el cambio del modo reproductor de oviparidad con nutrición lecitotrófica a la viviparidad matrotrofica (Wourms et al., 1988).

Existen dos tipos de trofotenia de acuerdo a su forma: a) en roseta, en la que las extensiones trofoteniales son plegadas, cortas y lobuladas; se presenta en los géneros *Allotoca*, *Goodea*, *Neoophorus* y *Xenoophorus*; y b) en forma de listón, en la cual las extensiones son aplanadas, largas y delgadas; se presenta en los géneros *Allophorus*, *Ameca*, *Chapalichthys*, *Characodon*, *Girardinichthys*, *Ilyodon*, *Skkiffia*, *Xenotoca* y *Zoogoneticus* (Lombardi y Wourms, 1988; Uribe et al., 2005). La trofotenia en forma de listón se clasifica en dos tipos: envainado, con un centro de tejido conectivo laxo, rodeado por epitelio simple cúbico o columnar y un espacio entre estos dos tejidos; y desenvainado, sin espacio entre el epitelio y el tejido conectivo (Hubbs y Turner, 1939). La trofotenia de tipo listón amplifica su área de superficie producida por el alargamiento de sus extensiones a diferencia del tipo roseta (Lombardi y Wourms, 1988; Wourms et al., 1988).

Con base en su estructura se atribuyen funciones de intercambio de gases y absorción de nutrientes (Wourms y Lombardi, 1992). El epitelio de la trofotenia es de gran eficiencia en la absorción de los nutrientes que contiene el histótrofo, por medio de endocitosis de macromoléculas (proteínas) (Hollenberg y Wourms, 1985, 1986, 1994; Lombardi y Wourms, 1985a; Schindler y De Vries, 1987a; Schindler y



de Vries, 1988; Schindler, 1990) y de pequeñas moléculas (carbohidratos y ácidos grasos) (Hollenberg y Wourms, 1989).

La aposición de la trofotenia al epitelio ovárico establece una asociación placentaria entre el embrión y la madre que facilita la transferencia de nutrientes, la cual se denomina placenta trofotencial (Lombardi y Wourms, 1985a, 1985b, 1985c).

#### **IV. Familia Goodeidae**

La familia Goodeidae se compone de 18 géneros y 55 especies de peces (Froese y Pauly, 2017) de agua dulce y se divide en dos subfamilias: Empetrichthynae, con 10 especies ovíparas que habitan en el suroeste de Estados Unidos de América (Turner, 1937; Parenti, 1981; Froese y Pauly, 2017); y Goodeinae, con 45 especies vivíparas de 16 géneros (Froese y Pauly, 2017) restringidos y endémicos al Altiplano Central de México y algunas regiones adyacentes. La cuenca del Rio Lerma es el centro de su abundancia y donde la familia es dominante (Turner, 1937; Parenti, 1981).

La subfamilia Goodeinae, representa un grupo modelo en el estudio de las adaptaciones a la viviparidad en peces (Wourms, 2005), por lo que se considera un tesoro natural (Turner, 1937; Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007). Actualmente la subfamilia Goodeinae es considerada como uno de los grupos de peces con mayor riesgo de extinción en el mundo (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007).

#### ***IV.1 Xenotoca eiseni***

La especie *Xenotoca eiseni* pertenece a la subfamilia Goodeinae, es conocido comúnmente como mezclapique cola roja (en inglés Redtail Splitfin) (Piller et al., 2015), es un pez de acuario muy popular que ha sido estudiado por su comportamiento de cortejo (Fitzsimons, 1972). Su hábitat natural es en profundidades menores a 1m (Fitzsimons, 1972) en afluentes de los ríos Tamazula en Sinaloa; Grande de Santiago, Tepic y Compostela en Nayarit; Ameca y Tuxpan en Jalisco; Ayuquila en Jalisco y Colima; Coahuayana en Jalisco, Colima y Michoacán; y en la cuenca del lago endorreico de la Magdalena en la Ciudad de México (Fitzsimons, 1972; Domínguez-Domínguez et al., 2005). En estas localidades hay manantiales, pozas, lagos, arroyos y ríos turbios, que pueden estar severamente contaminados. El agua tiene un rango de temperatura de 15 a 32°C, la vegetación es escasa (principalmente algas verdes) o ausente dependiendo de la localidad (Fitzsimons, 1972). Es una especie omnívora que se alimenta en su mayoría de material vegetal (Fitzsimons, 1972) y también de gusanos, crustáceos, arañas e insectos acuáticos (Miller et al., 2005).

*X. eiseni* presenta dimorfismo sexual evidente en la longitud de las aletas, especialmente la anal y dorsal, que son más largas en machos (Fitzsimons, 1972); mientras que el tamaño del cuerpo en hembras es mayor (Miller et al., 2005). El color en ambos sexos es marrón olivo, denso en el dorso y se desvanece lateralmente hasta el vientre. Los machos presentan coloración naranja a rojo-naranja desde el pedúnculo caudal hasta la aleta caudal (característico de la

especie). En hembras se observan reflejos dorados en la superficie de la cabeza, nuca y superficie dorsal del pedúnculo caudal (Fitzsimons, 1972).

Sobre su reproducción y tiempo de gestación, solo se ha observado que las crías nacen en primavera y verano. En cautiverio, a una temperatura 24°-27°C, se presentan camadas todo el año (Miller et al., 2005). En otros goodeidos se ha mencionado que el tiempo de gestación es de 55 a 60 días, en especies del género *Allodontichthys* (Dawes, 1991; Wischnath, 1993; Lyons y Mercado-Silva, 2000); 56 días en *Allophorus robustus* (Miller et al., 2005); y 35 días, a una temperatura de 28°C en *Xenotoca variata* (García-Ulloa et al., 2011).

## **Antecedentes**

La subfamilia Goodeinae es conocida por presentar viviparidad matrotrofica, es decir, que durante la maduración del ovocito sólo se produce y acumula una pequeña cantidad de vitelo, la cual suministra nutrientes durante la gestación temprana (Riehl y Greven, 1993; Vega-López et al., 2007), por lo cual, durante la organogénesis se requiere de nutrientes adicionales que son provistos por la madre y que el embrión toma a través de la trofotenia (Turner, 1933). Estudios en diferentes goodeidos demuestran que el peso seco del embrión se incrementa de 2700% a 38700% y atribuyen que la trofotenia es el sitio principal de absorción de nutrientes (Wourms et al., 1988; Hollenberg y Wourms, 1995; Vega-López et al., 2007).

En cuanto a la lecitotrofia en goodeidos se ha descrito la longitud del diámetro de la vesícula vitelina en varias especies con un intervalo de 0.1mm a

~1mm (Turner, 1933, 1940), sin embargo, no hay estudios sobre su histología. Por otra parte se han realizado estudios histológicos de la trofotenia en *Goodea atripinnis* e *Ilyodon whitei* (Turner, 1933; Uribe et al., 2004, 2005); *X. eiseni* y *Girardinichthys viviparus* (Schindler, 1990); *Girardinichthys innominatus*, *Goodea bilineata*, *Zoogoneticus quitzeoensis* y *Lermichthys multiradiatus* (Turner, 1933); *Xenophorus captivus* (Schindler y De Vries, 1987b); y *Goodea atripinnis* (García-Alarcón, 2012).

En cuanto al origen y desarrollo de la trofotenia, Lombardi y Wourms (1988) analizaron el proceso morfogénico involucrado en la externalización y elongación de las extensiones trofoteniales en dos especies de goodeidos, *Ameca splendens* (tipo listón) y *Goodea atripinnis* (tipo roseta). Los autores proponen que el desarrollo se lleva a cabo en cinco fases, las cuales son: 1) formación del ano; 2) dilatación del ano e hipertrofia de los labios perianales, incluye la diferenciación del epitelio absorbente y formación del pedúnculo trofotencial; 3) expansión de los labios perianales, que da como resultado la formación de extensiones cortas a partir del pedúnculo trofotencial; 4) crecimiento continuo de las extensiones trofoteniales, que da como consecuencia la eversión y lobulación de las mismas, además se puede presentar función placentaria; y 5) elongación axial y ramificación dicotómica de los procesos trofoteniales. El tipo roseta difiere del tipo listón en el grado de elongación axial durante la última fase.

La trofotenia en *X. eiseni* se ha descrito morfológicamente como de tipo listón envainado con cuatro a seis extensiones e histológicamente con una masa central de tejido conectivo laxo cubierto por epitelio simple columnar como

extensión del epitelio intestinal y simple escamoso como extensión de la epidermis (Mendoza, 1965).

## **Hipótesis**

La vesícula vitelina de *X. eiseni* suministra nutrientes en la gestación temprana, la cual es consumida completamente y, en consecuencia, se sustituye con el desarrollo de la trofotenia que permite a la cría la absorción de nutrientes del histótrofo durante el resto de la gestación. La trofotenia presentará cambios histológicos correspondientes a las necesidades nutricionales de cada etapa de desarrollo.

## **Objetivos**

### **General**

Identificar y definir las estructuras de nutrición lecitotrófica y matrotrofica de *X. eiseni*, su relación con el tejido materno y sus cambios durante gestación temprana, media y avanzada.

### **Específicos**

- Describir la estructura histológica de la vesícula vitelina de las crías durante la gestación.
- Definir la etapa embrionaria en la que se consume la vesícula vitelina.
- Definir la etapa embrionaria en la cual se inicia la formación de la trofotenia.
- Identificar la relación de la trofotenia con el tracto digestivo.

- Comparar la estructura histológica de la trofotenia durante la gestación temprana, media y avanzada.

## **Justificación**

Las especies de la familia Goodeidae, endémicas de México, son un grupo clave en el estudio de la viviparidad matrotrofica de teleosteos, condición que determina la importancia esencial del estudio de goodeidos en el análisis de la evolución de la viviparidad en teleosteos. La descripción del cambio de lecitotrofia a matrotrofia contempla un aspecto esencial para comprender el origen y desarrollo de las estructuras y adaptaciones implicadas en este proceso. Por lo cual el presente estudio contribuye al análisis de la nutrición al describir la histología de las estructuras implicadas en el cambio de nutrición lecitotrofica (vesícula vitelina) a matrotrofica (trofotenia) y definir la etapa de desarrollo en la que ocurren durante la gestación del goodeido modelo *X. eiseni*.

## **Método**

### **Material histológico**

Se analizaron preparaciones histológicas de ovario de la especie *Xenotoca eiseni*, provenientes de 15 hembras en tres etapas de gestación: temprana (cinco), intermedia (cinco) y avanzada (cinco). Las preparaciones fueron teñidas con la técnica de hematoxilina-eosina, todas ellas procesadas por el Dr. Harry J. Grier y la Dra. María del Carmen Uribe en el Histology Lab. Fish and Wildlife Research Institute, St. Petersburg, Florida.

## **Análisis histológico**

Se identificó la etapa de desarrollo embrionario de acuerdo a la clasificación de Haynes (1995), quien estableció 11 etapas de desarrollo en el ciclo reproductor de poeciliidos. De estas etapas, las tres primeras (1) ovocito inmaduro, 2) ovocito vitelogénico temprano y 3) ovocito maduro corresponden a la maduración del ovocito por lo cual no se consideraron; sólo ocho se refieren al desarrollo de las crías y son: 4) discoblástula, 5) línea primitiva, 6) copa óptica, 7) ojo temprano, 8) ojo medio, 9) ojo tardío, 10) ojo muy tardío y 11) cría madura. Con base en esta clasificación se estableció la gestación temprana, con las etapas 4 discoblástula y 5 línea primitiva; gestación media, con las etapas 6 copa óptica, 7 ojo temprano y 8 ojo medio; y gestación avanzada, con las etapas 9 ojo tardío, 10 ojo muy tardío y 11 cría madura.

Se analizaron los cortes histológicos, se seleccionaron los campos y se tomaron fotomicrografías con una cámara digital Olympus C-5050 ZOOM, adaptada a un microscopio óptico Olympus CX31 y un microscopio estereoscópico Olympus SZX7.

Se hicieron mediciones del diámetro de la vesícula vitelina en la etapa 4 discoblástula de segmentación con el programa Image J. También se midió y calculó el promedio de la altura del epitelio del intestino anterior y posterior y la altura del epitelio trofoténico en la base de la trofotenia (zona proximal) y en zonas alejadas de la base (zona distal).

## Resultados

Las etapas de los embriones se determinaron de acuerdo en la clasificación de Haynes (1995). Cabe destacar que dentro del lumen del ovario las crías estaban en la misma etapa de desarrollo embrionario. Las etapas observadas durante la gestación temprana (Figura 1) fueron 4 discoblástula y 5 línea primitiva; en gestación media (Figuras 2-5), 6 copa óptica (Figura 2), 7 ojo temprano (Figuras 3 y 4) y 8 ojo medio (Figura 5); y en gestación avanzada (Figuras 6-8), las crías correspondieron a las etapas 9 ojo tardío (Figura 6), 10 ojo muy tardío (Figura 7) y 11 cría madura (Figura 8)

### I. Lecitotrofía

#### *Vesícula vitelina*

##### *Gestación temprana*

##### **Etapas 4 discoblástula**

En esta etapa se observaron cigotos y embriones en diferentes momentos de la segmentación dentro de la zona pelúcida. El vitelo forma una superficie semicircular acidófila con un diámetro aproximado de 650 $\mu$ m y se encuentra rodeado por una delgada capa de citoplasma de afinidad basófila de 70 $\mu$ m de grosor (Figura 1 A). El vitelo presenta vesículas de grasa de diferentes tamaños en la periferia y en el centro del vitelo. Se observó que en las células adyacentes al vitelo y en las células de las capas superiores se observaron pequeñas vesículas acidófilas, de afinidad similar al vitelo, dentro de su citoplasma.



### **Etapa 5 línea primitiva**

En esta etapa se forma la vesícula vitelina y se observan embriones en línea primitiva y neurulación. En esta etapa el vitelo es rodeado por una delgada capa citoplásmica con afinidad basófila sin evidencia de separación celular y contiene varios núcleos dispersos alrededor del vitelo, similar a un sincicio. Dentro de esta zona se observaron pequeñas inclusiones de vitelo y vesículas sin afinidad a la tinción Hematoxilina-Eosina (HE), que establece la capa sincicial vitelina (Figuras 1 C y D). Al final de la etapa de línea primitiva, se observan embriones en neurulación en la cual la vesícula vitelina es cubierta por tejido conectivo con abundantes vasos sanguíneos y epitelio escamoso simple, que comprende la pared de la vesícula vitelina. La capa sincicial vitelina tiene un grosor de 15µm y contiene múltiples inclusiones de vitelo de diferentes tamaños y de diferente afinidad acidófila (Figuras 1 E y F).

### ***Gestación media***

#### **Etapa 6 copa óptica**

La vesícula vitelina se encuentra debajo del saco pericárdico. La vesícula vitelina se reduce en tamaño y toma forma elíptica, pero aun con gran cantidad de vitelo, aumentan en número y tamaño los vasos sanguíneos en la pared de la vesícula vitelina e inclusiones vitelinas dentro la capa sincicial vitelina (Figura 2).

#### **Etapa 7 ojo temprano**

En esta etapa se observan embriones dentro y fuera de la zona pelúcida. La vesícula vitelina continua en forma elíptica, pero de menor tamaño y se observan grandes inclusiones de vitelo en la capa sincicial vitelina. Es evidente la unión de

la vesícula vitelina a la parte ventral del embrión por medio del epitelio escamoso simple circundante (Figura 3 y 4).

### **Etapa 8 ojo medio**

La vesícula vitelina se observa de menor tamaño, comprimida y alargada en el eje antero-posterior. En la región ventral anterior del embrión se concentra gran parte de la capa sincicial (Figura 5 A, B, D y E).

## ***Gestación avanzada***

### **Etapa 9 ojo tardío**

En esta etapa se observó un aglomerado similar a la capa sincicial de la vesícula vitelina con núcleos y probables restos de vitelo en la cavidad visceral de las crías muy cerca del corazón (Figura 6 A, B y C).

### **Etapa 10 ojo muy tardío**

En esta etapa se observó epitelio simple plano que rodea restos basófilos, lo que podría ser vestigios de la vesícula vitelina (Figura 7 A y C).

### **Etapa 11 cría madura**

En esta etapa no se observó vesícula vitelina (Figura 8).

## **II. Matrotrofia**

### ***Trofotenia e intestino***

#### ***Gestación media***

### **Etapa 6 copa óptica**

En esta etapa se observan extensiones engrosadas del intestino o labios perianales de 220µm hacia el exterior, lo que indica el primordio de la trofotenia (Figura 2 C, E y F).

El epitelio intestinal es columnar simple, mide en promedio 22 $\mu$ m de altura, tiene núcleos basales y microvellosidades en el ápice (Figuras 2 E y F; 9). La luz del intestino es cerrada.

El epitelio trofotencial es diferente al epitelio del ano por la hipertrofia de sus células, es columnar, mide en promedio 28 $\mu$ m de altura y presenta núcleos en posición variable. El tejido conectivo laxo subyace al epitelio trofotencial y a la epidermis, la cual tiene dos estratos uno escamoso (superior) y otro cúbico (inferior). El tejido conectivo está vascularizado y tiene células ovoides y alargadas (Figuras 2 E y F; y 9).

### **Etapa 7 ojo temprano**

El epitelio del intestino mantiene las mismas características que la etapa anterior con altura de 24 $\mu$ m (Figura 9). Los labios perianales o extensiones trofotenciales se alargan y se caracterizan por un estroma muy laxo. El epitelio de la trofotenia mide en promedio 26 $\mu$ m en la base o zona proximal y 21 $\mu$ m de altura en la zona distal a la base, contiene pequeñas vesículas claras y acidófilas en distintas zonas (Figuras 3 y 4). Se observa el epitelio trofotencial en aposición al epitelio ovárico en embriones fuera de la zona pelúcida, formando una relación placentaria (Figura 4). El tejido conectivo aumenta, se observa más laxo y vascularizado; y sus células se expanden a lo ancho de las extensiones trofotenciales (Figuras 3 y 4).

### **Etapa 8 ojo medio**

En esta etapa se observó la diferenciación del intestino en anterior y posterior. A partir de esta etapa se observaron contenidos con alta afinidad acidófila en el intestino anterior (Figura 5 A). El epitelio intestinal anterior presenta vesículas sin

afinidad a la tinción HE en su ápice, mide en altura promedio 23 $\mu$ m. El epitelio del intestino posterior mide en promedio 33 $\mu$ m, presenta vesículas sin afinidad a la tinción HE y vesículas acidófilas de diferentes tamaños desde el ápice de la célula hasta la mitad de la célula (Figura 9).

La zona proximal del epitelio trofotencial es columnar simple y mide 21 $\mu$ m de altura promedio y es similar al epitelio del intestino posterior, es como una zona de transición de epitelios; en zonas distales es de columnar a cúbico y mide 14 $\mu$ m de altura promedio, presenta vesículas claras en su mayoría y vesículas acidófilas pequeñas, más notorias cuando el epitelio trofotencial está adherido al epitelio ovárico (Figuras 5 C; y 9).

### ***Gestación avanzada***

#### **Etapa 9 ojo tardío**

La luz del intestino anterior y posterior presenta alta afinidad acidófila (Figura 6 A, B, D y E). El epitelio intestinal anterior mide en 26 $\mu$ m de altura promedio, contiene múltiples vesículas grandes sin afinidad a la tinción HE, núcleos a la mitad de la célula y pequeñas vesículas acidófilas en la base de las células. El epitelio del intestino posterior es similar al anterior, pero con mayor altura, entre 47 $\mu$ m y 70 $\mu$ m (Figura 6 E).

La trofotenia es muy alargada y se observan zonas envainadas en diferentes regiones (Figura 6 F y G). El epitelio trofotencial mide en la base 21 $\mu$ m y en zonas distales 15 $\mu$ m, es de columnar a cúbico en zonas envainadas, presenta vesículas acidófilas pequeñas cerca del ápice de la célula y vesículas medianas claras debajo del núcleo (Figuras 6 G; y 9).

### **Etapa 10 ojo muy tardío.**

Los pliegues del intestino anterior y posterior están bien definidos, no obstante, no son notorios cuando hay gran cantidad de contenidos intestinales (Figura 7 A-C). El epitelio del intestino anterior mide en promedio 23 $\mu$ m y llega a 34 $\mu$ m; presenta las mismas características que en la etapa anterior; se observan células caliciformes con ligera afinidad basófila y núcleos basales. El epitelio del intestino posterior mide en promedio 45 $\mu$ m y alcanza alturas de 58 $\mu$ m, presenta citoplasma acidófilo, vesículas claras de diferente tamaño ocupando casi todo el citoplasma, núcleos y vesículas pequeñas acidófilas basales (Figura 9).

El epitelio trofotencial varía en altura entre 11 y 27 $\mu$ m, en promedio mide 18 $\mu$ m, es de columnar a plano en zonas envainadas, presenta alta afinidad acidófila principalmente en la zona apical, vesículas sin afinidad a la tinción HE debajo rodeando al núcleo (Figura 9).

### **Etapa 11 cría madura**

Presenta las mismas características de la etapa anterior en el epitelio intestinal anterior y posterior, con un incremento de altura promedio de 31 $\mu$ m y 48 $\mu$ m respectivamente, debido al aumento de vesículas en el citoplasma de las células (Figuras 8 B; y 9).

La forma del epitelio trofotencial es de columnar a cúbica con bordes irregulares en la zona proximal y distal (Figura 4 K, L y N), varía en altura de 13 $\mu$ m a 26 $\mu$ m, en promedio mide 18 $\mu$ m, presenta alta afinidad acidófila en algunas regiones de la zona apical, el núcleo se encuentra en la zona media y por debajo

vesículas sin afinidad a la tinción HE y en otras zonas todas las células presentan vesículas sin afinidad a la tinción HE con núcleos en la base (Figura 8 B a E).

### ***Presencia de otros tipos de matrotrofia***

#### **Histofagia**

Al final de la gestación media, en etapa 8 ojo medio, los embriones ingieren grandes cantidades de histótrofo con afinidad acidófila, el cual se observó abundante dentro del intestino anterior y menos en el intestino posterior (Figuras 5 A y D; 6 B, D y E; 7 B y C; y 8 A).

#### **Placenta branquial**

A partir de la etapa 8 ojo medio y durante las etapas 9 ojo avanzado y 10 ojo muy avanzado, se observó dentro de la cavidad branquial y en aposición a las branquias de las crías pliegues de la mucosa ovárica (Figura 10).

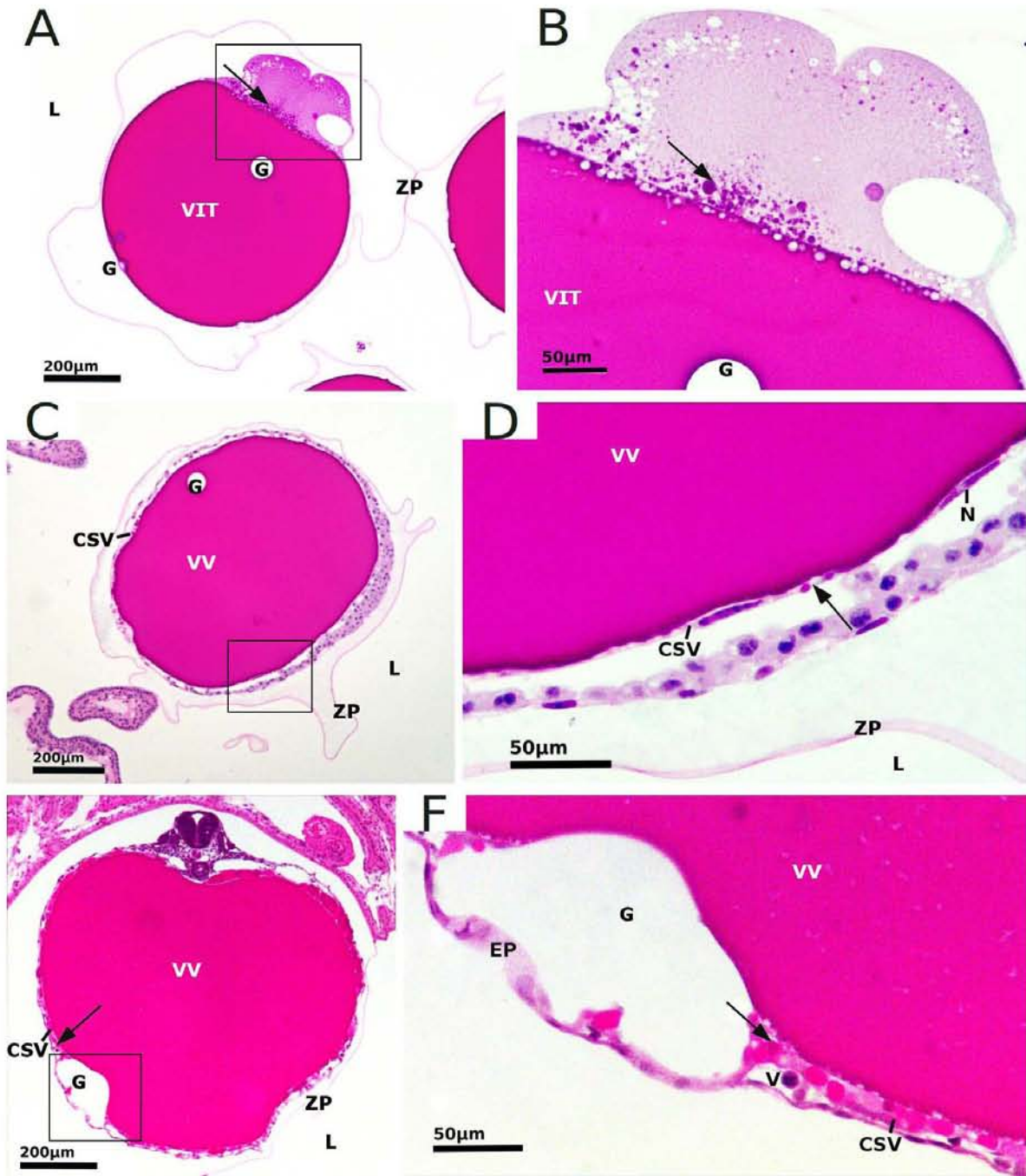
#### **Trofotenia en la cavidad branquial**

En algunos embriones en la etapa 10 ojo muy tardío se observó tejido trofoténial dentro de la cavidad branquial (Figura 11).

**Tabla 1. Altura de epitelio intestinal y trofotencial de *Xenotoca eiseni*.**

| Gestación       | Etapa de desarrollo embrionario (Haynes 1995) | Altura epitelial (µm) |           |                 |             |
|-----------------|-----------------------------------------------|-----------------------|-----------|-----------------|-------------|
|                 |                                               | Intestino             |           | Trofotenia      |             |
|                 |                                               | Anterior              | Posterior | Zona proximal   | Zona distal |
| <b>MEDIA</b>    | 6. Copa óptica                                |                       | 22        | 30              | 23          |
|                 | 7. Ojo temprano                               |                       | 24        | 26              | 21          |
|                 | 8. Ojo medio                                  | 23 (35)               | 33 (44)   | 21              | 14          |
| <b>AVANZADA</b> | 9. Ojo tardío                                 | 26 (35)               | 47 (70)   | 21              | 15          |
|                 | 10. Ojo muy tardío                            | 23 (34)               | 45 (58)   | 18 (de 11 a 27) |             |
|                 | 11. Cría madura                               | 31(42)                | 48 (58)   | 18 (de 13 a 26) |             |

Los valores fuera del paréntesis son el promedio de la altura del epitelio. Los valores entre paréntesis en las columnas del intestino indican las alturas máximas. Los valores entre paréntesis las columnas de la trofotenia indican del valor mínimo al máximo.



**Figura 1.** Gestación temprana de *X. eiseni*. **A)** Etapa 4 discoblástula, primera división con dos blastómeros contiene gran cantidad de inclusiones de vitelo (VIT) en degradación (flecha) y vesículas de grasa (G); **B)** acercamiento de A. **C)** Etapa 5 línea primitiva, embrión con vesícula vitelina (VV), el vitelo (VIT) es rodeado por una delgada capa sincicial vitelina (CSV); **D)** acercamiento de C, inclusiones de vitelo (flecha) y núcleos (N) de la capa sincicial vitelina (CSV). **E)** Etapa 5 línea primitiva, embrión en neurulación, aumentan las inclusiones de vitelo (flecha) en la capa sincicial vitelina (CSV) de la vesícula vitelina (VV); **F)** acercamiento de E, se observa la pared de la vesícula vitelina (VV) que comprende vasos sanguíneos (V) y epitelio simple plano (EP). Los embriones están rodeados por la zona pelúcida (ZP) en el lumen del ovario (L).



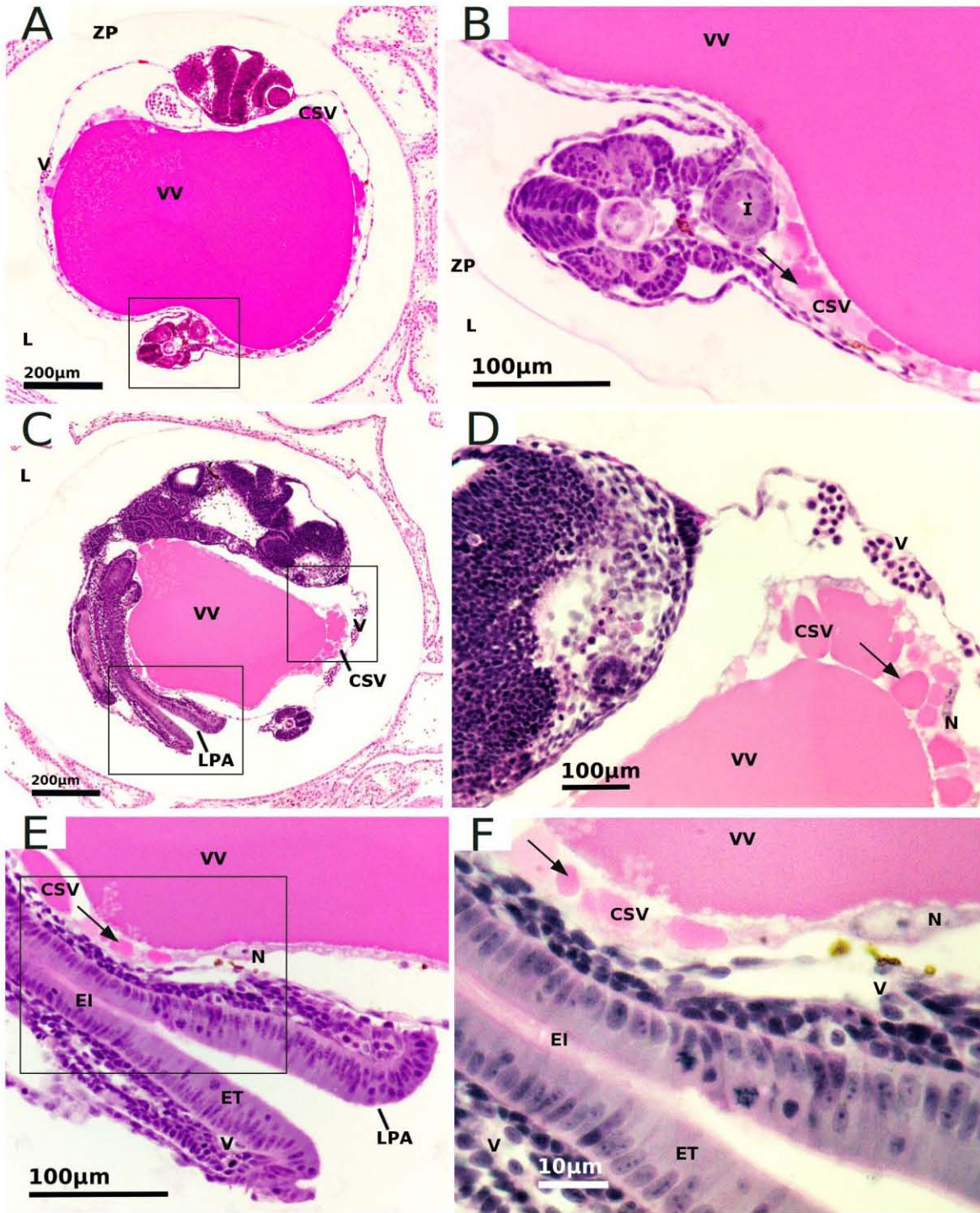


Figura 2. Gestación media de *X. eiseni*. Etapa 6 copa óptica. A) Corte transversal del embrión, gran cantidad de vitelo y vasos sanguíneos (V) en la vesícula vitelina (VV); B) Acercamiento de A, intestino cerrado (I) e incremento de inclusiones vitelinas en la capa sincicial vitelina (CSV). C) Corte sagital, engrosamiento de los labios perianales (LPA) y capa sincicial vitelina (CSV); D, E, y F acercamientos de C. D) Acercamiento a la capa sincicial vitelina (CSV), núcleos de la capa (N), inclusiones de vitelo (flecha) y vasos sanguíneos (V). E) Acercamiento a los labios perianales (LPA), diferenciación del epitelio intestinal (EI) en epitelio trofotelial (ET); F) acercamiento de E, células del epitelio intestinal (EI), trofotelial (ET), núcleos (N) de la capa sincicial vitelina (CSV), inclusiones de vitelo (flecha) y vasos sanguíneos (V). Los embriones están rodeados por la zona pelúcida (ZP) en el lumen del ovario (L).

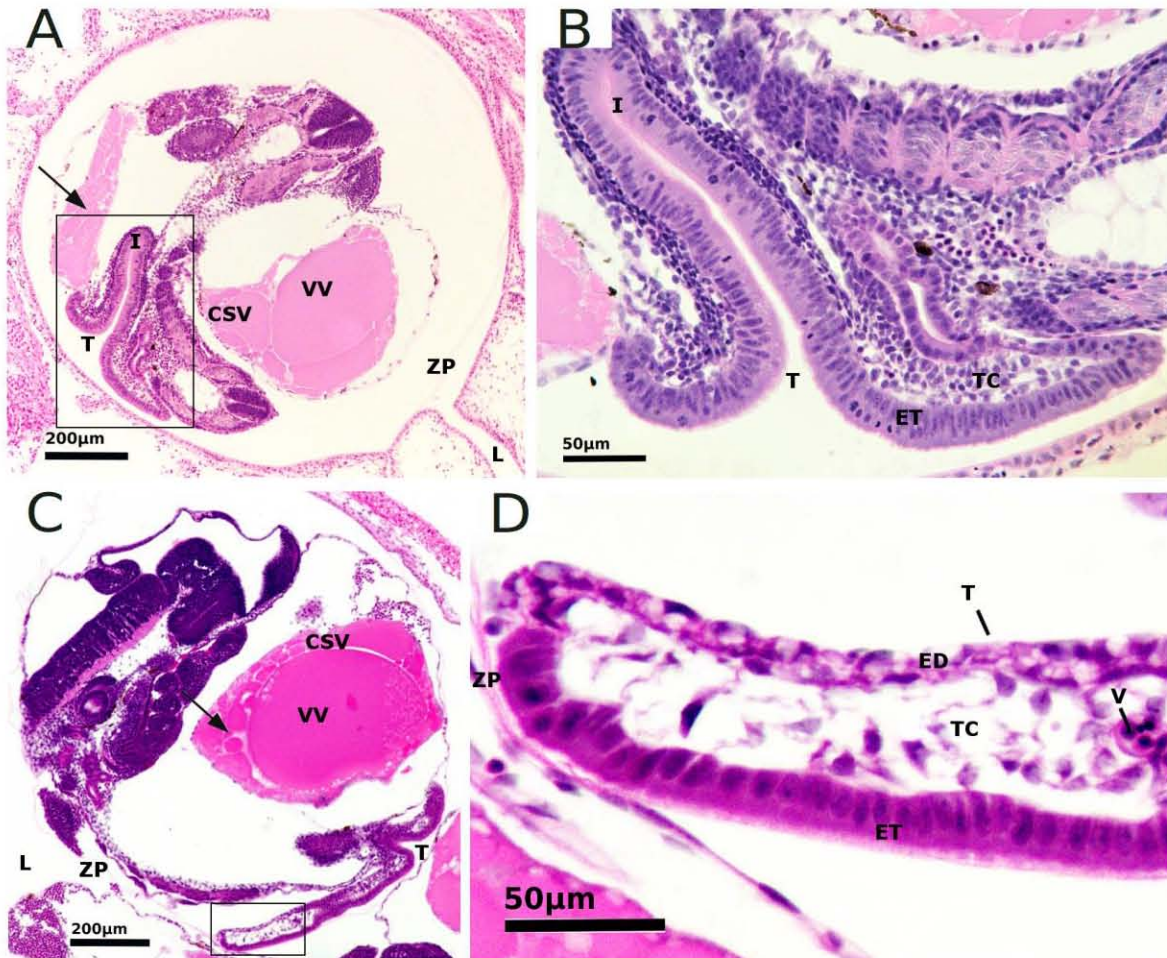


Figura 3. Gestación media de *X. eiseni*. Etapa 7 Ojo temprano. A) Corte transversal, intestino posterior (I), extensión de la trofotenia (T) y vesícula vitelina (VV) con grandes inclusiones de vitelo (flecha) en la capa sincial (CSV); B) acercamiento de A, epitelio trofotencial (ET) y aumento de tejido conectivo (TC) en la trofotenia (T). C) Corte oblicuo, vesícula vitelina (VV) con grandes inclusiones de vitelo (flecha) y trofotenia (T) en crecimiento; D), acercamiento de C, epitelio trofotencial (ET), epidermis (ED), tejido conectivo (TC) y vaso sanguíneo (V). Los embriones están rodeados por la zona pelúcida (ZP) en el lumen del ovario (L).

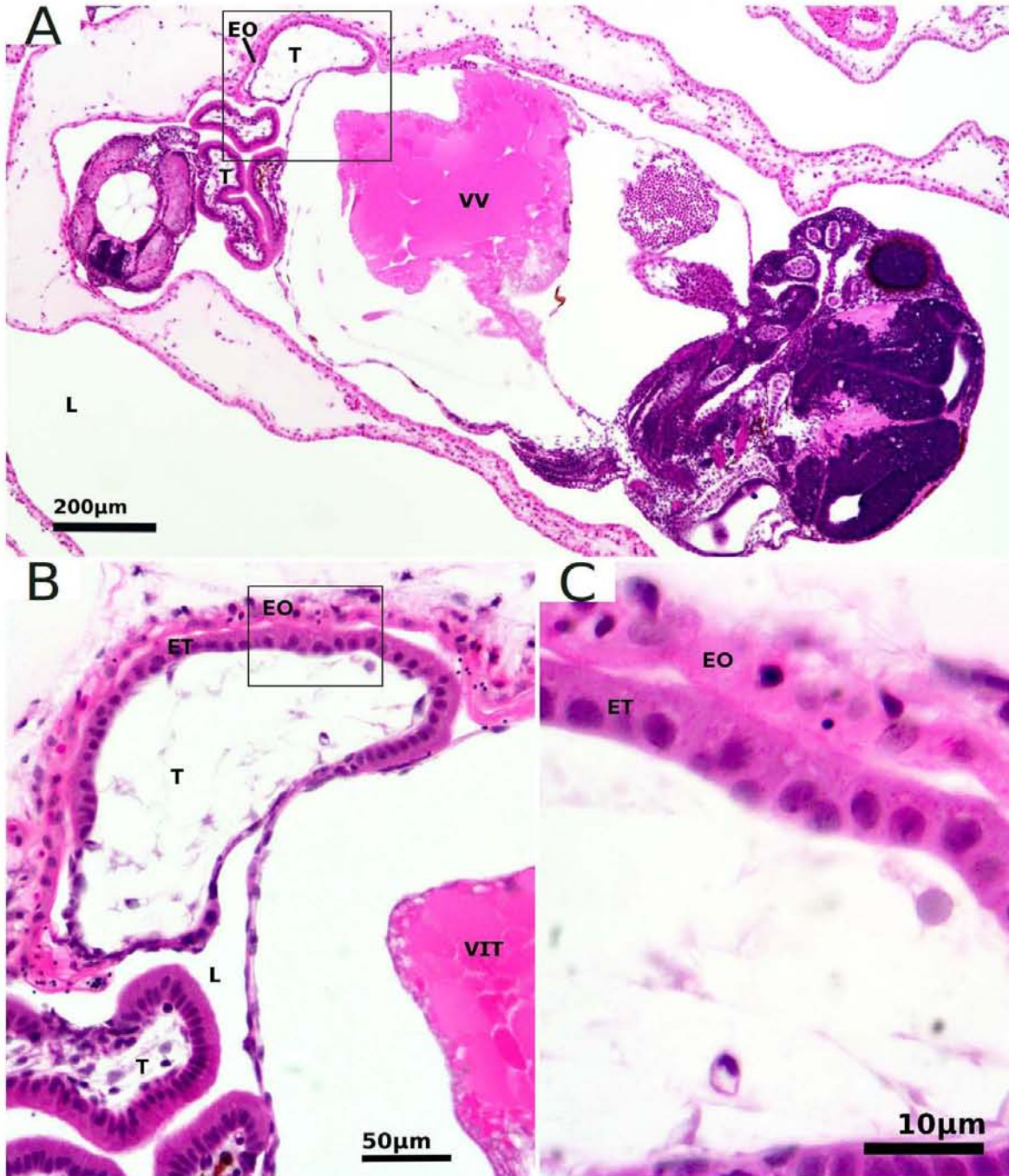


Figura 4. Gestación media de *X. eiseni*. Etapa 7 ojo temprano. A) Corte transversal, vesícula vitelina (VIT) aún con mucho vitelo, trofotenia (T) extendida con regiones adheridas al epitelio ovárico (EO) (relación placentaria). B) acercamiento de A, epitelio trofotencial (ET) adyacente al epitelio ovárico (EO) en condición placentaria; C) acercamiento de B. El embrión está en el lumen del ovario (L).

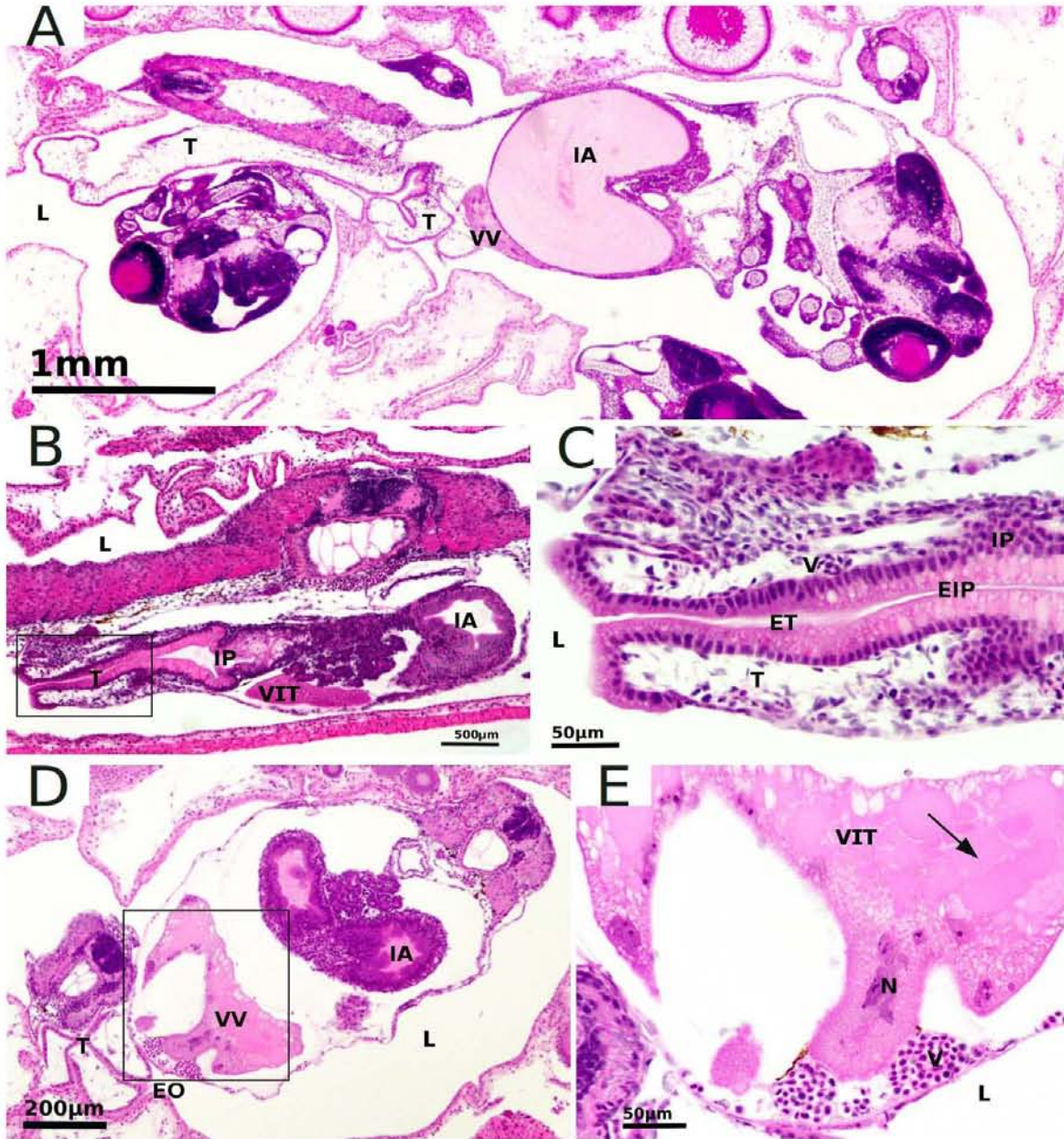
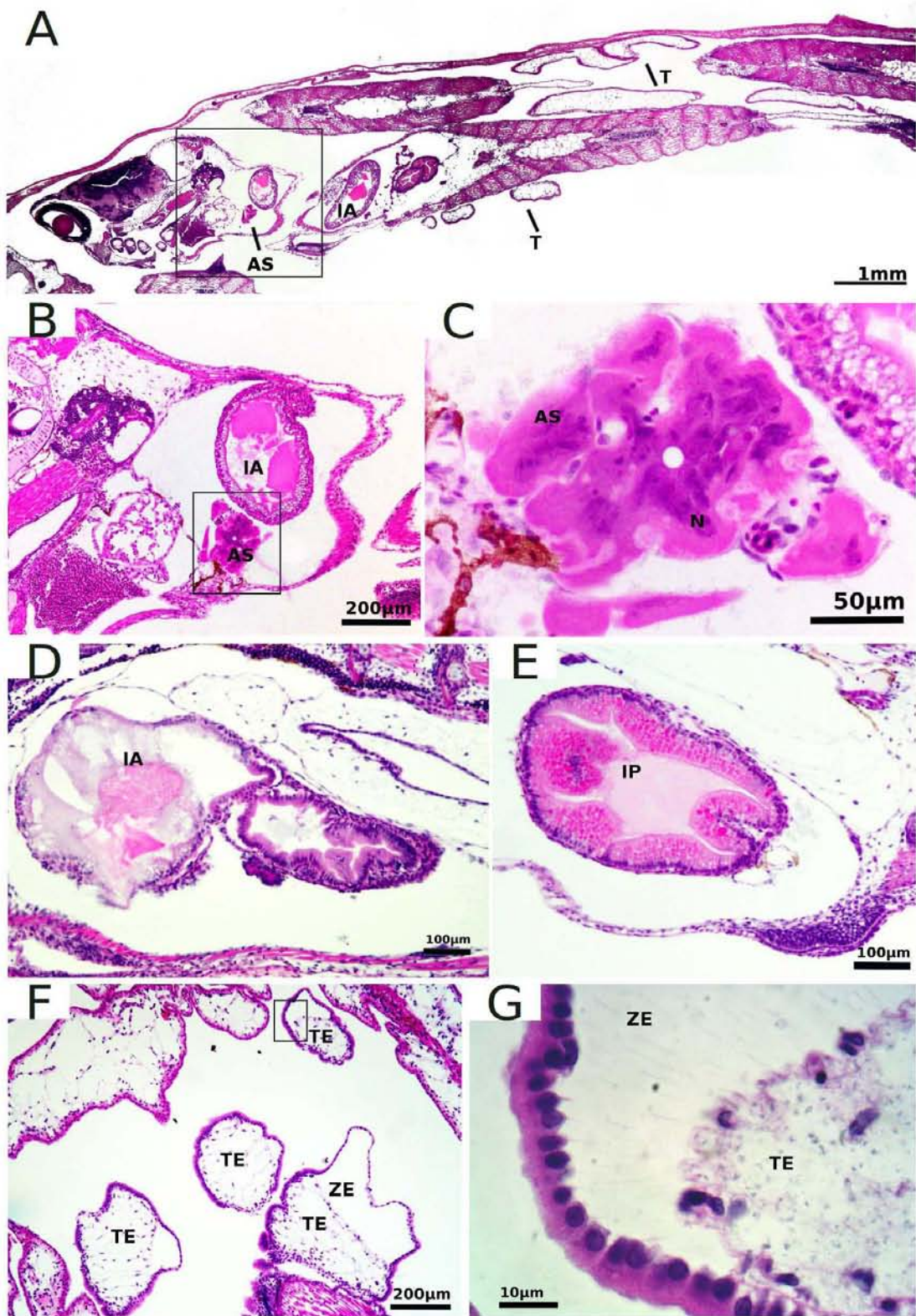


Figura 5. Gestación media de *X. eiseni*. Etapa 8 Ojo medio. A) Corte transversal, trofotenia (T), contenidos en el intestino anterior (IA) y vesícula vitelina (VV). B) Corte oblicuo, intestino anterior (IA) con contenidos, transición intestino posterior (IP) a trofotenia (T). C) Acercamiento de B, epitelio del intestino posterior (EIP) y trofoténial (ET), vasos sanguíneos (V) debajo del epitelio trofoténial. D) Corte transversal, vesícula vitelina (VV) aún con vitelo, trofotenia (T) adherida al epitelio ovárico (EO). E) Acercamiento de D, vasos sanguíneos (V), núcleos (N) de la capa sincicial vitelina y vitelo (flecha). L = luz del ovario.



**Figura 6.** Gestación avanzada de *X. eiseni*. Etapa 9 Ojo tardío. **A)** Corte longitudinal, el embrión presenta aglomerado sincicial similar a la capa sincicial vitelina (AS), trofotenia (T) e histótrofo dentro del intestino anterior (IA); **B)** acercamiento de A al nivel del intestino anterior; **C)** acercamiento de B, aglomerado sincicial con núcleos (N). **D)** Intestino anterior (IA) con histótrofo en la luz intestinal. **E)** Intestino posterior (IP) con histótrofo en la luz intestinal. **F)** Secciones de trofotenia envainada (TE), zonas envainadas (ZE). **G)** Acercamiento de F, zona envainada (ZE).

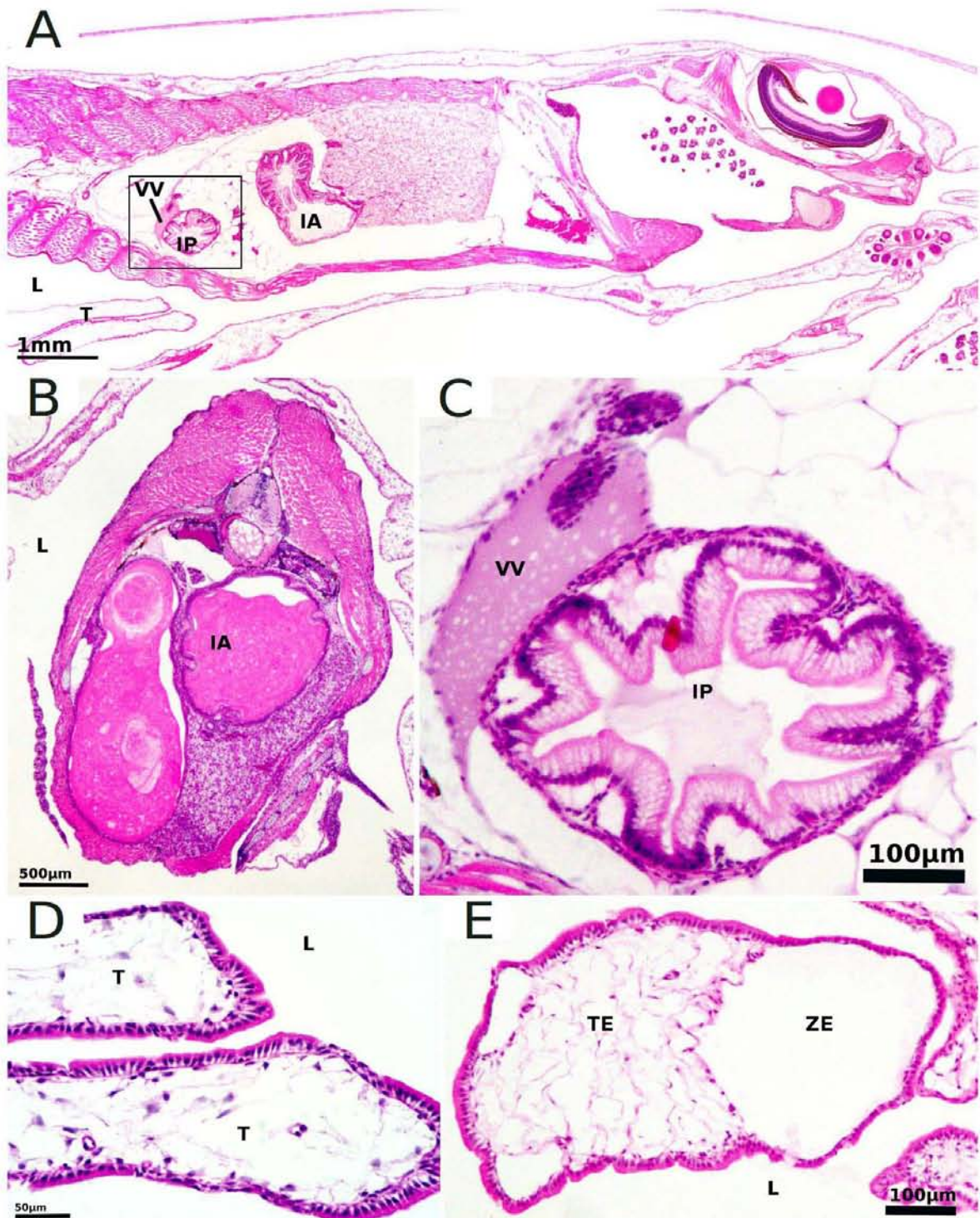


Figura 7. Gestación avanzada de *X. eiseni*. Etapa 10 Ojo muy tardío. A) Corte longitudinal, vesícula vitelina (VV) en degradación, trofotenia (T), intestino anterior (IA) y posterior (IP) con histótrofo dentro. B) Corte transversal, intestino anterior con gran cantidad de histótrofo. C) Acercamiento de A, intestino posterior y vesícula vitelina en degradación. D) Acercamiento de A, trofotenia (T) no envainada. E) Trofotenia envainada (TE), zona envainada (ZE). L = luz del ovario.

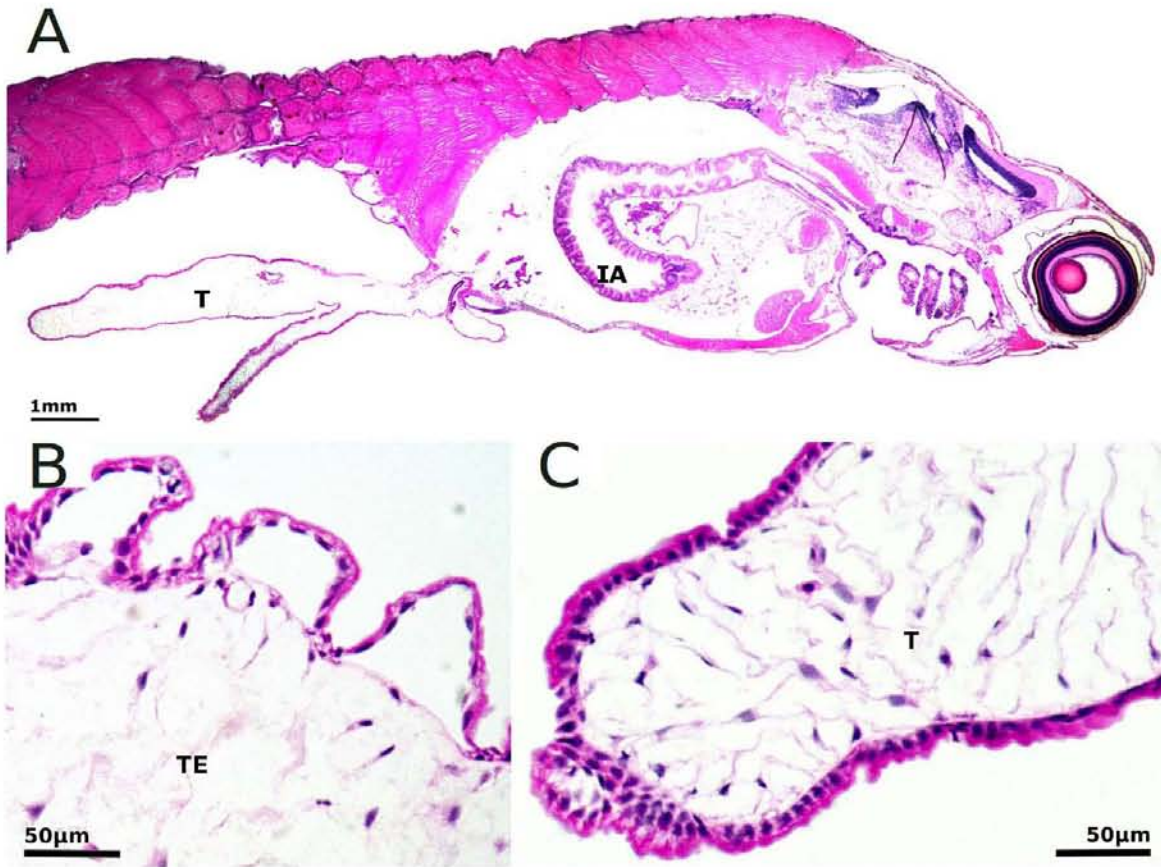
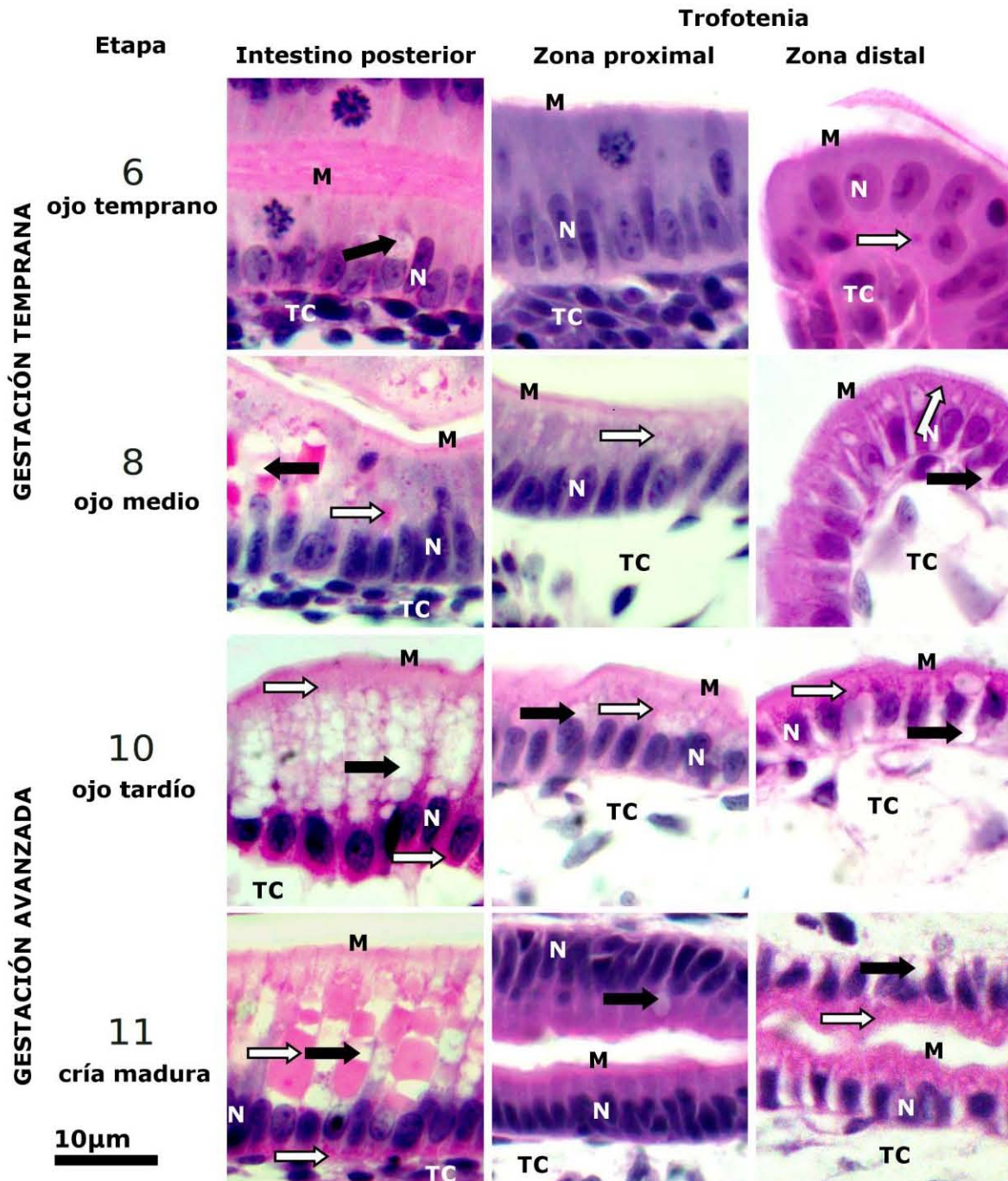


Figura 8. Gestación avanzada de *X. eiseni*. Etapa 11 Cría madura. A) Corte longitudinal, Intestino anterior (IA), trofotenia (T). B) Trofotenia envainada (TE) con bordes irregulares; C) Trofotenia no envainada con bordes irregulares.



**Figura 9.** Comparación del epitelio intestinal y trofoténico de *X. eiseni*. Se observan el epitelio del intestino posterior y el epitelio trofoténico en la zona proximal y la zona distal en diferentes etapas durante gestación media (etapa 6 copa óptica y etapa 8 Ojo medio) y avanzada (etapa 10 ojo muy tardío y etapa 11 cría madura). Se observa un aumento de vesículas acidófilas (**flecha blanca**) y vesículas sin afinidad a la tinción de hematoxilina-eosina (**flecha negra**) debajo del núcleo (N) o en el ápice de la célula en los tres epitelios. Microvellosidades = M; tejido conjuntivo = TC. La escala es la misma en todas las imágenes (10µm).



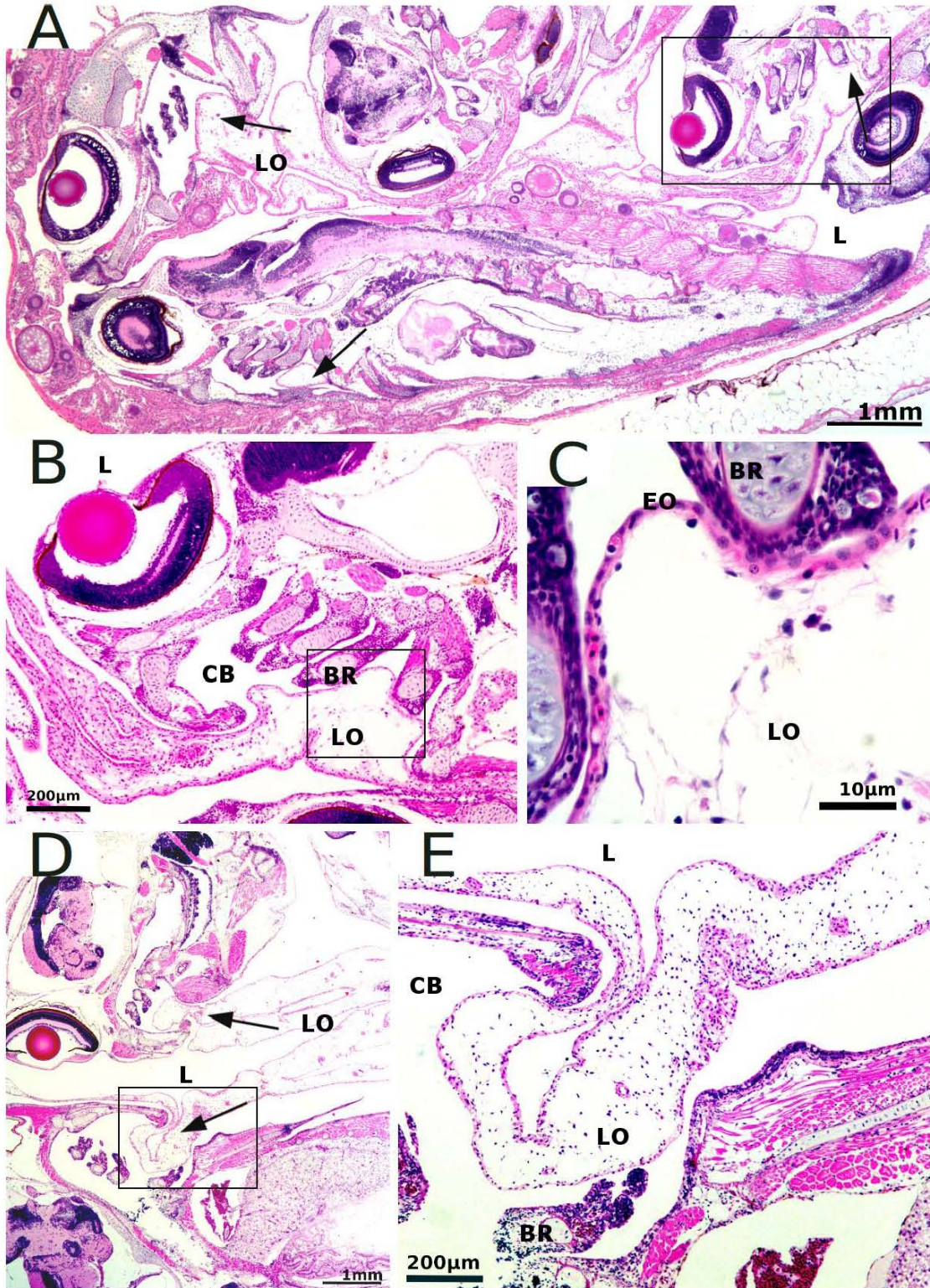


Figura 10. Placenta branquial de *X. eiseni*. A) Etapa 9 ojo tardío, placenta branquial (flecha) presente en varios embriones; B) acercamiento de A, lamelas del ovario (LO) dentro de la cavidad branquial (CB); C) acercamiento de B, epitelio ovárico (EO) en aposición a las branquias (BR). D) Etapa 10 Ojo muy tardío, placenta branquial en dos embriones (flechas). E) acercamiento de D, lamelas del ovario (LO) en aposición a las branquias (BR) dentro de la cavidad branquial (CB). L = luz del ovario.

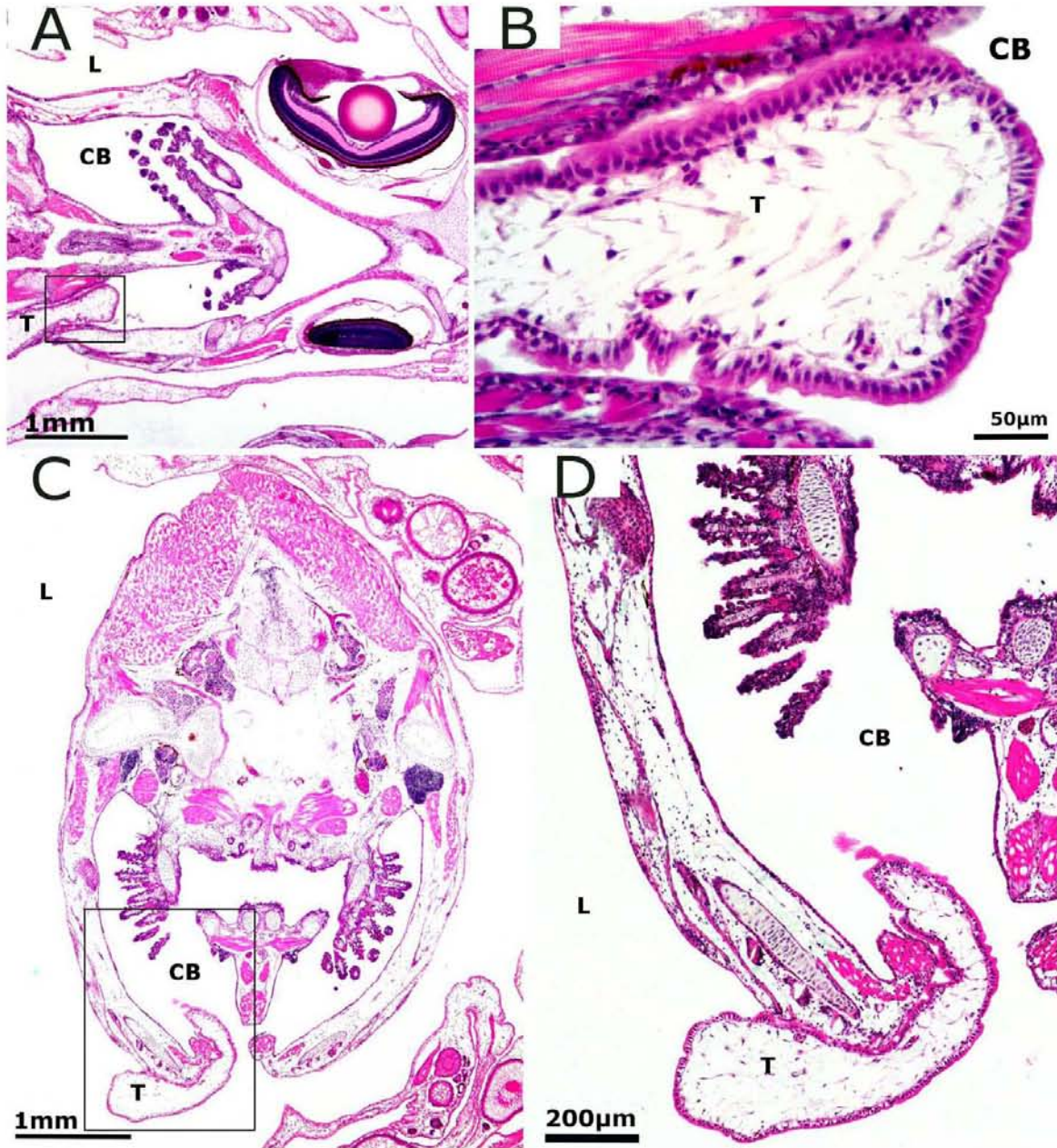


Figura 11. Trofotenia dentro de la cavidad branquial de *X. eiseni*. Embriones en etapa 10 ojo tardío dentro del lumen del ovario (L). A) Corte longitudinal, trofotenia dentro de la cavidad branquial; B) acercamiento de A. C) corte transversal a nivel de la cavidad branquial (CB), trofotenia (T); D) acercamiento de C.

## Discusión

### I. Nutrición lecitotrófica

En este estudio se describió la formación y el desarrollo de la vesícula vitelina en el goodeido *X. eiseni*. La nutrición lecitotrófica ocurre en la gestación temprana, media y avanzada. La formación de la vesícula vitelina ocurre desde la etapa 5 línea primitiva (gestación temprana) la cual se observa como una superficie semicircular de vitelo rodeada por la capa sincicial vitelina durante la gestación temprana de forma similar a lo descrito en los peces ovíparos *Danio rerio* y *Cyprinus carpio koi* (Kondakova y Efremov, 2014; Kondakova et al., 2016).

El tamaño del huevo de *X. eiseni* (0.65mm de diámetro) está dentro del intervalo definido para goodeidos por Turner (1940) (0.1 a 1mm de diámetro), es menor al intervalo de los teleósteos (1 a 10mm, en promedio de 1 a 2mm) mencionado por Wourms y Lombardi (1992). Esto coincide con la tendencia de la disminución de la etapa lecitotrófica por la reducción de vitelo y el inicio de la matrotrofia, característica por la que se ha considerado a los goodeidos como un grupo altamente matrotrofico (Wourms, 1981; Wourms et al., 1988).

El consumo de vitelo en la fase lecitotrófica es similar, tanto en teleósteos ovíparos como vivíparos (Turner, 1979; Shimizu y Yamada, 1980; Boulekbache, 1981; Schindler y de Vries, 1988). Lo anterior coincide con las características descritas para *X. eiseni*, como: formación de la capa sincicial vitelina a partir de la capa celular adyacente al vitelo, capa sincicial vitelina con núcleos muy grandes (mayores a las células blastodérmicas), inclusiones de vitelo con diferentes tonalidades de tinción dentro de la capa sincicial, engrosamientos y degradación

de la vesícula vitelina de manera similar a lo descrito en *Danio rerio*, pez ciplinodonto ovíparo (Kondakova y Efremov, 2014).

En *X. eiseni* la degradación del vitelo inicia desde la etapa 4 discoblástula; en la etapa 8 ojo medio, la vesícula vitelina se reduce, toma forma elíptica y aumenta el número de vasos sanguíneos, lo que indica mayor actividad metabólica y absorción de nutrientes necesarios para el desarrollo de la cría. Al final de esta etapa la vesícula vitelina tiene forma alargada, los núcleos de la capa sincicial se concentran en la parte anterior y el escaso vitelo en la posterior.

En las etapas 9 ojo tardío y 10 ojo muy tardío se observa un cúmulo sincicial similar a la vesícula vitelina pero de un tamaño drásticamente reducido y presenta características similares a las observadas en las etapas finales de la absorción de la capa sincicial de la vesícula vitelina en *Danio rerio* (Kondakova y Efremov, 2014; Kondakova et al., 2016). La absorción de la vesícula vitelina se ha descrito en otros goodeidos como: *Lermichthys multiradiatus* en la etapa de 35 somitas, que corresponde a la etapa 7 copa óptica, con un tamaño inicial de la vesícula vitelina de 0.1mm; en *Characodon lateralis* la vesícula vitelina (de ~0.8mm) se absorbe en embriones de ~3mm, que corresponde a la etapa 8 ojo medio; en *Goodea luitpoldii* y *Zoogoneticus quitzeoensis* el vitelo está presente en embriones de 4-5mm, que corresponde a las etapas 9 ojo tardío y 10 muy tardío, con vesícula vitelina de 0.8mm y 0.2mm respectivamente; en *Ataeniobius toweri* el vitelo está presente hasta en embriones de 5mm (Turner, 1940), que corresponden a las etapas 9 ojo tardío y 10 ojo muy tardío; y en *Ameca splendens* y *Goodea atripinnis* el vitelo se agota en embriones de 5 a 6mm, que corresponden a las etapas 9 ojo tardío y 10

muy tardío (Lombardi y Wourms, 1988). Esto indica que el vitelo contenido en el ovocito es suficiente para la mayor parte de la gestación de *X. eiseni*, de manera similar a *G. luitpoldii*, *G. atripinnis*, *Z. quitzeoensis*, *A. toweri* y *A. splendens*.

## **II. Nutrición matrotrofica**

En *X. eiseni* la nutrición matrotrofica ocurre durante la gestación media y avanzada, inicia en la etapa 6 copa óptica hasta la etapa 10 ojo muy tardío con histotrofia (trofotenia); histofagia y placenta branquial a partir de la etapa 8 ojo medio y hasta la etapa 10 ojo muy tardío.

### ***Trofotenia***

El desarrollo de la trofotenia en *X. eiseni* inicia como trofotenia no envainada en la etapa 6 copa óptica durante la gestación media y aún se observa gran cantidad de vitelo en la vesícula vitelina. Este inicio se observa por el engrosamiento de los labios perianales, lo que corresponde y coincide con la etapa 2, con dilatación del ano e hipertrofia de los labios perianales de Lombardi y Wourms (1988). Turner (1940) menciona que el caso más extremo en el inicio del desarrollo de la trofotenia en otros goodeidos se presenta en *Lermichthyes multiradiatus*, ya que la trofotenia se desarrolla tempranamente en la etapa de 25 somitas (embriones de 1.8mm), que corresponde a la etapa 6 copa óptica, con vesícula vitelina reducida; de manera similar en *Zoogoneticus quitzeoensis* y *Girardinichtys viviparous* la trofotenia se desarrolla en etapas tempranas en embriones de 1.2mm en etapa de 25 somitas; mientras que en *Goodea luitpoldii* los engrosamientos exteriores de la región anal aparecen en embriones de 2mm, que corresponde a la etapa 8 ojo medio. Lombardi y Wourms (1988) describen el desarrollo temprano de la

trofotenia en *Ameca splendens* y *Goodea atripinnis* como el engrosamiento de los labios perianales aún sin diferenciación intestinal y con gran cantidad de vitelo en la vesícula vitelina. Turner (1940) concluyó que la trofotenia se desarrolla tempranamente y llega a ser más voluminosa en *Lermichthys multiradiatus*.

En *X. eiseni* la zona pelúcida está presente hasta la etapa 7 ojo temprano de durante la gestación media. Por otra parte, la presencia de vesículas en el epitelio trofotencial podría indicar la absorción de nutrientes, en *X. eiseni* a partir de la etapa 7 ojo temprano aparecen pequeñas vesículas y en la etapa 8 ojo medio incrementa la presencia y tamaño de vesículas, así como el tamaño de las extensiones trofotenciales aumenta y se caracterizan por un estroma laxo. Lombardi y Wourms (1988) mencionan que una vez que los embriones son liberados al lumen ovárico, el epitelio trofotencial es externalizado y la masa embrionaria incrementa dramáticamente. Estos autores sugieren que la funcionalidad del epitelio absorbente es concomitante a estos eventos. Las observaciones anteriores coinciden con lo propuesto por los autores y sugieren que la presencia de la zona pelúcida marca la etapa lecitotrófica.

Por otro lado, Turner (1940) menciona que al inicio la trofotenia es poco funcional debido a su escasa vascularización y es hasta la etapa de 35 somitas (etapa 7 ojo temprano) en la cual es ampliamente vascularizada. En *X. eiseni* se observó que la vascularización de la trofotenia está presente desde el inicio de su desarrollo e incrementa en la gestación media y avanzada, lo que nos sugiere que la trofotenia ya es funcional ya sea para la función de absorción de nutrientes o la transferencia de gases.

El epitelio trofotencial mostró diferencias de afinidad, contenido de vesículas y altura, hasta la etapa de ojo muy tardío donde la altura del epitelio trofotencial es uniforme, en sus regiones distal y proximal, esto se debe a que la zona proximal es una zona de transición entre el epitelio del intestino posterior y el epitelio trofotencial, denominada pedúnculo trofotencial por Lombardi y Wourms (1988) quienes lo describen como, una zona gradual de transición entre las células columnares altas del intestino posterior embrionario y las células cúbicas del epitelio trofotencial, ambas con una capa uniforme de microvellosidades. Por otra parte no se observaron diferencias de altura y contenido en la zona distal y proximal durante la misma etapa, lo cual coincide con lo mencionado por Schindler y De Vries (1987b) en *Xenophorus captivus* quienes observaron que no existe diferenciación regional en las células absorsoras de la trofotenia, por lo que sugieren que la absorción de micromoléculas como macromoléculas son absorbidas por el mismo tipo de células.

En cuanto a las diferencias del epitelio trofotencial de *X. eiseni* entre las distintas etapas se encontró que algunas etapas mostraron similitud en la afinidad de citoplasma y presencia de vesículas: etapas 6 copa óptica con 7 ojo temprano; y las etapas 9 ojo tardío con 10 ojo muy tardío. Esto sugiere que en estas etapas la necesidad y la absorción de nutrientes es de manera similar. Por otra parte, la disminución de basofilia y el aumento de vesículas sin afinidad a la tinción HE en la zona proximal y distal son características notorias entre las etapas 6 copa óptica, 8 ojo medio, 9 ojo tardío y 11 cría madura (Figura 9). Esto indica los

cambios graduales de absorción de ciertas sustancias a lo largo del desarrollo embrionario y la similitud de las necesidades nutricionales en algunas etapas.

La presencia de zonas envainadas en la trofotenia mencionadas por Turner (1940), las diferencias de afinidad del citoplasma de las células del epitelio trofotencial y la cantidad de vesículas observadas entre las etapas de desarrollo sustentan mayor actividad de absorción de la trofotenia, como se observó en *X. eiseni*. Mendoza (1965) determinó que la trofotenia de *X. eiseni* es de tipo listón envainado, sin embargo, en este estudio las zonas envainadas de la trofotenia se observaron desde la etapa 9 ojo tardío hasta la etapa 10 ojo muy tardío de la gestación avanzada, lo que coincide con la drástica reducción de la vesícula vitelina. Las zonas envainadas son regiones de la trofotenia donde hay un espacio entre el tejido conectivo y el epitelio trofotencial, se han descrito en la trofotenia de *Lermichthys multiradiatus*, *Goodea bilineata* y *Girardinichthys viviparus* denominadas “espacio de tejido primario” (*primary tissue space*) (Turner, 1933).

Hubbs y Turner (1939), con base en esta característica, determinaron un nuevo carácter taxonómico y realizaron una sub-clasificación de la trofotenia de tipo listón, envainada y no-envainada. Esta característica además de tener importancia taxonómica indica un proceso fisiológico que ocurre en ciertas etapas de desarrollo donde hay alta absorción de nutrientes, por la presencia de múltiples vesículas claras y acidófilas dentro del epitelio trofotencial y zonas envainadas que podrían indicar su máximo funcionamiento. Turner (1933) menciona que las diferencias en la histología de los procesos trofotenciales entre los distintos géneros de goodeidos son indicadores de variaciones en el mecanismo de absorción y de



transporte de los productos a través del embrión y propone un mecanismo por el cual las sustancias son absorbidas por el epitelio trofotencial y descargadas en el espacio del tejido primario (zona envainada) de acuerdo a tres posibles vías: 1) el espacio comunica directamente con el intestino del embrión, 2) los vasos sanguíneos que circundan el estroma y 3) los vasos sanguíneos que se encuentran dentro del estroma; de acuerdo a los resultados observados es posible que estas vías ocurran en la trofotenia de *X. eiseni*. Estudios ultraestructurales del epitelio trofotencial demuestran que cuando la absorción es alta el espacio intercelular llega a ser muy grande, probablemente por la acumulación de fluidos, lo cual causa modificaciones en las células epiteliales adyacentes como reducción del tamaño celular, de los organelos, de las microvellosidades y puntos de anclaje a la membrana basal, mostrando pseudópodos cuando existe unión (Mendoza, 1972). En *Xenophorus captivus* se observaron grandes vesículas en la zona basal de las células trofotenciales, muy pronunciadas en embriones cercanos a término y casi ausentes en etapas tempranas de la gestación (Schindler y de Vries, 1988).

Aunque se ha mencionado que la trofotenia (histotrofia) es la principal estructura que absorbe nutrientes en la nutrición matrotrofica de goodeidos (Wourms, 1981; Wourms et al., 1988), Turner (1940) menciona que no es posible cuantificar cuan extensa es la nutrición por la trofotenia. En *X. eiseni* se observaron varios modos de nutrición, lecitotrofia y tres tipos de matrotrofia (histotrofia, histofagia y placenta branquial).

### ***Intestino***

El intestino juega un papel importante en la digestión del histótrofo a partir de la etapa 8 ojo medio de la gestación media, etapa en la cual comienza la ingestión del histótrofo. Durante la gestación media el epitelio del intestino anterior y posterior se diferencian principalmente por el aumento de altura del epitelio del intestino posterior y se observan abundantes vesículas en ambos epitelios intestinales. En la gestación avanzada el epitelio intestinal alcanza grandes alturas y los pliegues no son notorios cuando hay gran cantidad de histótrofo. Turner (1940) mencionó que se observa fluido ovárico dentro del tubo digestivo, el cual entra por las branquias, en la etapa avanzada de gestación de *Ataenobius toweri*, *Goodea luitpoldii*, *Zoogoneticus quitzeoensis* y *Girardinichthys viviparus* (embriones de 7mm), lo cual coincide con lo observado en *X. eiseni*.

### ***Placenta branquial***

En la placenta branquial de *X. eiseni* se observaron prolongaciones de la mucosa ovárica dentro de la cavidad branquial de las crías durante la gestación avanzada, como ocurre en *Ilyodon whitei* (Uribe et al., 2014). Mendoza (1956) indicó que los embriones examinados de *Hubsina turneri* presentan placenta branquial y le atribuye funciones tróficas de respiración y excreción, lo que sugiere que estas funciones se presentan en la placenta branquial de *X. eiseni*.

### ***Trofotenia dentro de la cavidad branquial.***

La presencia de la trofotenia de un embrión dentro de la cavidad branquial de otro embrión es una característica que no se ha observado anteriormente, por lo cual

debe de considerarse en estudios posteriores para probar si es una característica ocasional o adaptativa.

### **III. Transición de lecitotrofía a matrotrofía.**

En *X. eiseni* el cambio de lecitotrofía a matrotrofía es gradual y hay sincronía de ambos tipos de nutrición durante la gestación media y la gestación avanzada, las cuales comprenden a las etapas 6 copa óptica, 7 ojo temprano, 8 ojo medio, 9 ojo tardío y 10 ojo muy tardío (Haynes 1995). Lo anterior contrasta la hipótesis que sugiere que la formación de la trofotenia es posterior al término del vitelo como un proceso consecutivo y no transicional como se observó en *X. eiseni* el cambio de lecitotrofía a matrotrofía por lo que se aporta un nuevo panorama en el estudio de la viviparidad en goodeidos. Lombardi y Wourms (1988) observaron en *Goodea atripinnis* y *Ameba splendens* gran cantidad de vitelo al inicio del desarrollo de la trofotenia, al igual que lo observado en *X. eiseni* esto sugiere que esto ocurre en varias especies de goodeidos. La matrotrofía se manifiesta por la trofotenia, histofagia y placenta branquial en la gestación avanzada de *X. eiseni*, por lo que se propone que la nutrición del embrión es por las tres vías mencionadas de matrotrofía.

## **Conclusiones**

- ❖ La lecitotrofía se observa de manera similar a peces ovíparos. La degradación del vitelo inicia desde la discoblástula por los blastómeros adyacentes al vitelo y a partir de la línea primitiva por medio de la vesícula vitelina. El vitelo se agota en la etapa 10 ojo muy tardío.

- ❖ En *X. eiseni* la matrotrofia está representada por trofotenia, histofagia y placenta branquial.
- ❖ La trofotenia comienza a desarrollarse en la etapa de copa óptica (gestación temprana) con el engrosamiento de los labios perianales, está ampliamente desarrollada en la gestación media y su mayor desarrollo ocurre en la gestación avanzada. Se observaron cambios durante las tres etapas de gestación, en la altura, afinidad y formación de zonas envainadas de la trofotenia.
- ❖ En *X. eiseni* el cambio de lecitotrofia a matrotrofia es gradual y sincrónico en ambos tipos de nutrición durante la gestación media y avanzada.

## Referencias

- Amoroso EC. 1968. The Evolution of Viviparity. Proc R Soc Med 61:1188–1200.
- Arukwe A, Goksøyr A. 2003. Eggshell and egg yolk proteins in fish: hepatic proteins for the next generation: oogenetic, population, and evolutionary implications of endocrine disruption. Comp Hepatol 2:4.
- Bainbridge DRJ. 2014. The evolution of pregnancy. Early Hum Dev 90:741–745.
- Blackburn DG. 2015. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: A quantitative and qualitative analysis. J Morphol 276:961–990.
- Blackburn DG, Evans HE, Vitt LJ. 1985. The evolution of fetal nutritional adaptations. Fortschr Zool 30:437–439.
- Blackburn DG, Starck JM. 2015. Morphological specializations for fetal maintenance in viviparous vertebrates: An introduction and historical retrospective. J Morphol 276:E1–E16.

- Boulekbache H. 1981. Energy metabolism in fish development. *Integr Comp Biol* 21:377–389.
- Callard I, Ho S. 1987. Vitellogenesis and viviparity. En: Chester J,, Inglenton P,, Phillips J, editores. *Fundamentals of Comparative Vertebrate Endocrinology*. New York: Plenum. p. 255–282.
- Campuzano-Caballero JC, Uribe MC. 2014. Structure of the Female Gonoduct of the Viviparous Teleost *Poecilia reticulata* ( Poeciliidae ) During Nongestation and Gestation Stages. *J Morphol* 275:247–257.
- Carter a. M. 2008. What Fossils Can Tell Us About the Evolution of Viviparity and Placentation. *Placenta* 29:930–931.
- Davenport R. 1979. *An outline of animal development*. Addison-Wesley Publishing, Inc. 412 p.
- Dawes J. 1991. *Livebearing fishes. A guide to their aquarium care, biology and classification*. Londres: Blanford Publishers. 240 p.
- Domínguez-Domínguez O, Mercado-Silva N, Lyons J. 2005. Conservation status of mexican goodeids: problems, perspectives, and solutions. En: Uribe MC,, Grier HJ, editores. *Viviparous Fishes Homestead, Florida: New Life Publications*. p. 515–524.
- Domínguez-Domínguez O, Pérez-Ponce de León G. 2007. Los goodeidos, peces endémicos del centro de México. *Biodiversitas* 75:12–15.
- Fitzsimons JM. 1972. A Revision of Two Genera of Goodeid Fishes ( Cyprinodontiformes , Osteichthyes ) from the Mexican Plateau Author ( s ): John Michael Fitzsimons Published by : American Society of Ichthyologists and Herpetologists ( ASIH ) Stable URL : <http://www.jstor.org>. *Copeia* 4:728–756.

- Froese R, Pauly D. 2017. FishBase. World Wide Web electronic publication. [WWW Document]. URL <http://www.fishbase.org/>
- 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). Universidad Nacional Autónoma de México. 77 p.
- García-Ulloa M, Álvarez-Gallardo MP, Torres-Bugarín O, Buelna-Osben HR, Zavala Aguirre JL. 2011. Influencia de la temperatura en la reproducción de *Xenotoca variata* Bean , 1887 (Pisces, Goodeidae). Av en Investig Agropecu 15:61–67.
- Gardiner DM. 1978. Cyclic changes in fine structure of the epithelium lining the ovary of the viviparous teleost, *Cymatogaster aggregata* (Perciformes: Embiotocidae). J Morphol 156:367–380.
- Haynes JL. 1995. Standardized classification of poeciliid development for life-history studies. Copeia 1:147–154.
- Hollenberg F, Wourms JP. 1985. Comparative ultrastructure and protein uptake of trophotaenial cells of two goodeid fishes. Am Zool 25.
- Hollenberg F, Wourms JP. 1986. Relationships of embryonic hindgut epithelium to trophotaenial absorptive cells in two goodeid fishes. Am Zool 26.
- Hollenberg F, Wourms JP. 1989. Comparative studies of small molecule uptake by the trophotaenial placentae of goodeid fishes. Am Zool 29.
- 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.
- Hollenberg F, Wourms JP. 1995. Embryonic Growth and Maternal Nutrient

- Sources in Goodeid Fishes (Teleostei, Cyprinodontiformes). *J Exp Zool* 271:379–394.
- Hubbs CL, Turner CL. 1939. Studies of the fishes of the Order Cyprinodontes. XVI. A revision of the Goodeidae. *Misc Publ Mus Zool* 42:3–80.
- Kalinka AT. 2015. How did viviparity originate and evolve? Of conflict, co-option, and cryptic choice. *BioEssays* 37:721–731.
- Kondakova EA, Efremov VI, Nazarov VA. 2016. Structure of the yolk syncytial layer in Teleostei and analogous structures in animals of the meroblastic type of development. *Biol Bull* 43:208–215.
- Kondakova EA, Efremov VII. 2014. Morphofunctional transformations of the yolk syncytial layer during zebrafish development. *J Morphol* 275:206–216.
- Lodé T. 2012. Oviparity or viviparity? That is the question... *Reprod Biol* 12:259–264.
- Lombardi J, Wourms JP. 1985a. The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. III: Protein uptake by trophotaeniae, the embryonic component. *J Exp Zool* 236:165–179.
- Lombardi J, Wourms JP. 1985b. The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. I. Ultrastructure of the internal ovarian epithelium, the maternal component. *J Morphol* 184:277–292.
- Lombardi J, Wourms JP. 1985c. The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. II. Ultrastructure of trophotaeniae, the embryonic component. *J Morphol* 184:293–309.
- Lombardi J, Wourms JP. 1988. Embryonic growth and trophotaenial development in goodeid fishes (Teleostei: Atheriniformes). *J Morphol* 197:193–208.

- Lyons J, Mercado-Silva N. 2000. Peces dulceacuícolas mexicanos XVIII. *Allodontichthys* (Cyprinodontiformes: Goodeidae). *Zool Inf* 43:3–16.
- Mendoza G. 1937. Structural and vascular changes accompanying the resorption of the proctodaeal processes after birth in the embryos of the Goodeidae, a family of viviparous fishes. *J Morphol* 61:95–125.
- Mendoza G. 1940. The reproductive cycle of the viviparous teleost *Neotoca bilineata*, a member of the family Goodeidae. II. The cyclic changes in the ovarian stroma during gestation. *Biol Bull* 78:349–365.
- Mendoza G. 1956. Adaptations during gestation in the viviparous cyprinodont teleost, *Hubbsina turneri*. *J Morphol* 99:73–95.
- Mendoza G. 1965. The ovary and anal processes of “*Characodon*” *eiseni*, a viviparous cyprinodont teleost from Mexico. *Biol Bull* 129:303–315.
- Mendoza G. 1972. The fine structure of an absorptive epithelium in a viviparous teleost. *J Morphol* 136:109–115.
- Miller RR, Minckley WL, Norris, Mark S. 2005. *Freshwater Fishes of Mexico*. Michigan, USA: Museum of Zoology, University of Michigan. 652 p.
- Parenti LR. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull Am Museum Nat Hist* 168:335–357.
- Piller KR, Kenway CS, Kenway-Lynch CS, Camak DT, Domínguez-Domínguez O. 2015. Phylogeography and Population Structure of the Imperiled Redtail Splitfin (Goodeidae: *Xenotoca eiseni*): Implications for Conservation. *Copeia* 103:440–454.
- Riehl R, Greven H. 1993. Fine structure of egg envelopes in some viviparous goodeid fishes, with comments on the relation of envelope thinness to viviparity. *Can J Zool* 71:91–97.



- Schindler JF. 1990. Retrograde trafficking of tracer protein by the internal ovarian epithelium in gravid goodeid teleosts. *Anat Rec* 226:177–186.
- Schindler JF. 2015. Structure and function of placental exchange surfaces in goodeid fishes (Teleostei: Atheriniformes). *J Morphol* 276:991–1003.
- Schindler JF, de Vries U. 1988. Maternal-embryonic relationships in the goodeid teleost, *Xenoporus captivus* - The vacuolar apparatus in trophotaenial absorptive cells and its role in macromolecular transport. *Cell Tissue Res* 253:115–128.
- Schindler JF, De Vries U. 1987a. Protein uptake and transport by trophotaenial absorptive cells in two species of goodeid embryos. *J Exp Zool* 241:17–29.
- Schindler JF, De Vries U. 1987b. Maternal-embryonic relationships in the goodeid teleost, *Xenoporus captivus* Embryonic structural adaptations to viviparity. *Cell Tissue Res* 247:325–338.
- Schindler JF, Hamlett WC. 1993. Maternal-embryonic relations in viviparous teleosts. *J Exp Zool* 266:378–393.
- Shimizu M, Yamada J. 1980. Ultrastructural aspects of yolk absorption in the vitelline syncytium of the embryonic rockfish, *Sebastes schlegeli*. *Japanese J Ichthyol* 27:56–63.
- Terner C. 1979. Metabolism and energy conversion during early development. VIII:261–278.
- Turner CL. 1933. Viviparity superimposed upon ovo-viviparity in the Goodeidae, a family of cyprinodont teleost fishes of the Mexican Plateau. *J Morphol* 55:207–251.
- Turner CL. 1937. The trophotaeniae of the Goodeidae, a family of viviparous 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. *Sci Mon* 65:508–518.
- Uribe M, Aguilar-Morales M, De la Rosa-Cruz G, García-Alarcón, A Campuzano-Caballero, JC Guerrero-Estévez S. 2010. Ovarian Structure and Embryonic Traits Associated with Viviparity in Poeciliids and Goodeids. En: Uribe M,, Grier H, editores. *Viviparous Fishes II Homestead, Florida: New Life Publications*. p. 211–229.
- Uribe M, Grier H, De La Rosa-Cruz G, García-Alarcón A. 2009. Modifications in ovarian and testicular morphology associated with viviparity in teleosts. En: Jamieson B, editor. *Reproductive biology and phylogeny of fishes (Agnathans and Bony Fishes)*. Enfield, NH: Science Publishers. p. 85–117.
- Uribe MC, De la Rosa-Cruz G, García-Alarcón A. 2005. The Ovary of Viviparous Teleost. Morphological Differences between the Ovaries of *Goodea atripinnis* and *Ilyodon whitei* (Goodeidae). En: Uribe MC,, Grier HJ, editores. *Viviparous Fishes Homestead, Florida: New Life Publications*. p. 217–236.
- Uribe MC, De la Rosa-Cruz G, García-Alarcón A. 2014. Branchial placenta in the viviparous teleost *Ilyodon whitei* (Goodeidae). *J Morphol* 275:1406–1417.
- Uribe MC, De la Rosa-Cruz G, Guerrero-Estévez SM, García-Alarcón A, Aguilar-Morales ME. 2004. Estructura del ovario de teleósteos vivíparos. Gestación intraovárica: intraluminal en *Ilyodon whitei* (Goodeidae), e intrafolicular en *Poeciliopsis gracilis* (Poeciliidae). En: Lozano-Vilano M de L,, Contreras-Balderas A de J, editores. *Homenaje al Doctor Andrés Reséndez Medina Monterrey, México: Universidad Autónoma de Nuevo León*. p. 31–45.
- Vega-López A, Ortiz-Ordóñez E, Uría-Galicia E, Mendoza-Santana EL, Hernández-Cornejo R, Atondo-Mexia R, García-Gasca A, García-Latorre E, Domínguez-López ML. 2007. The role of vitellogenin during gestation of

*Girardinichthys viviparus* and *Ameioba splendens*; two goodeid fish with matrotrophic viviparity. *Comp Biochem Physiol - A Mol Integr Physiol* 147:731–742.

Wischnath L. 1993. Atlas of livebearers of the world. Neptune City, Nueva Jersey, USA: TFH Publications. 336 p.

Wourms J. 2005. Functional morphology, development, and evolution of trophotaeniae. En: Uribe MC,, Grier HJ, editores. *Viviparous Fishes* Homestead, Florida: New Life Publications. p. 217–242.

Wourms JP. 1981. Viviparity: the maternal - fetal relationship in fishes. *Am Zool* 21:473–515.

Wourms JP. 1991. Reproduction and development of *Sebastes* in the context of the evolution of piscine viviparity. *Environ Biol Fishes* 30:111–126.

Wourms JP, Grove BD, Lombardi J. 1988. The Maternal-Embryonic Relationship in Viviparous Fishes. En: Hoar WS,, Randall DJ, editores. *Fish Physiology* San Diego: Academic Press. p. 1–134.

Wourms JP, Lombardi J. 1992. Reflections on the evolution of piscine viviparity. *Integr Comp Biol* 32:276–293.



*Xenotoca eiseni*, imágenes de conabio banco de imágenes en:  
<http://www.naturalista.mx>