



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

**Posgrado en Ciencias Biológicas
Facultad de Ciencias**

**“ANÁLISIS HISTOLÓGICO DE LOS ÓRGANOS QUE
INTERVIENEN EN LA NUTRICIÓN EMBRIONARIA
(SACO VITELINO, INTESTINO Y TROFOTENIA) EN
EL PEZ VIVÍPARO *Goodea atripinnis* (Goodeidae)”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA ANIMAL)

P R E S E N T A :

ADRIANA GARCÍA ALARCÓN

DIRECTORA DE TESIS: DRA. MARÍA DEL CARMEN URIBE ARANZÁBAL

MÉXICO D.F.

2012



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/167/12

ASUNTO: Asignación de Jurado

DR. ISIDRO ÁVILA MARTÍNEZ
DIRECTOR GENERAL DE ADMINISTRACIÓN ESCOLAR
P R E S E N T E

At'n: DR. MANUEL ENRIQUE VÁZQUEZ VALDÉS

Comunico a usted que el Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas ha asignado al(a) **BIÓL. ADRIANA GARCÍA ALARCÓN**, el jurado para presentar Examen de Grado de Maestro(a) en Ciencias (Biología Animal).

CARGO	GRADO	NOMBRE COMPLETO
PRESIDENTE	DR.	ABRAHAM KOBELKOWSKY DÍAZ
VOCAL	DR.	RENÉ DE JESÚS CÁRDENAS VÁZQUEZ
SECRETARIO	DRA.	MARICELA VILLAGRÁN SANTA CRUZ
SUPLENTE	M. EN C.	CLAUDIA KARINA TORRES VILLASEÑOR
SUPLENTE	M. EN C.	JUAN CARLOS CAMPUZANO CABALLERO

El trabajo aprobado como tesis es:

"ANÁLISIS HISTOLÓGICO DE LOS ÓRGANOS QUE INTERVIENEN EN LA NUTRICIÓN EMBRIONARIA (SACO VITELINO, INTESTINO Y TROFOTENIA) EN EL PEZ VIVÍPARO *Goodea atripinnis* (Goodeidae)"

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D. F., a 10 de abril de 2012
COORDINADORA DEL PROGRAMA

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA

MCAA/ASR/mnm*



AGRADECIMIENTOS

De manera muy especial agradezco a mi directora de tesis, Dra. María del Carmen Uribe Aranzábal, por su enorme calidad humana, por compartir conmigo sus conocimientos, por su paciencia y disposición en todo momento, por todo el apoyo brindado durante la elaboración de esta tesis de gran valor en este interesante, fascinante y sorprendente camino apenas iniciado en el estudio de la viviparidad en peces, pero ante todo le agradezco su amistad.

Mil gracias !!!

A los miembros del jurado: Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz, Dr. René de Jesús Cárdenas Vázquez, Dra. Maricela Villagrán Santa Cruz, M. en C. Claudia Karina Torres Villaseñor y M. en C. Juan Carlos Campuzano Caballero quienes con sus valiosos comentarios y sugerencias contribuyeron de manera muy importante al mejoramiento del presente trabajo.

Al M. en C. Gabino de la Rosa Cruz, por permitirme disponer de su valioso tiempo al apoyarme en la elaboración de las figuras. Gracias Gavinovich por tu amistad.

A la Dra. Marcela E. Aguilar Morales, por su valioso apoyo en la realización de técnicas de tinción, por su disposición para ayudarme siempre en todo, pero ante todo por su amistad.

A mis compañeros del Laboratorio de Biología de la Reproducción Animal: Julieta, Gabino, Arlette, Eva, Iris, Rosario, Tonatiuh, así como a la Dra. Patricia Rivas M. y a la Dra. Genoveva González M., por brindarme siempre su amistad.

Al M. en C. David Salinas Torres por su ayuda en los trámites finales de esta tesis, pero ante todo gracias por tu amistad y por siempre lograr arrancarme una sonrisa con tus ocurrencias. Gracias!.

✧ DEDICATORIA

*A mi papá, José R. García Flores (†)
Porque sé que le daría mucho gusto compartir conmigo este logro.*

*A mi mamá, Silvana Alarcón Medina,
por estar siempre dispuesta a escucharme, por su enorme fortaleza, pero ante todo por el
gran amor que siempre nos manifiesta.*

*A mis hermanos, hermanas y sobrinos,
por contar siempre con su apoyo y por compartir conmigo cada día.*

*A todas aquellas personas que de alguna manera contribuyeron para la conclusión del
presente trabajo.*

Tlaltipac tlamashuiliztli

Ximalhui tlen onca ipan tlalticpatli

Itla xicchihua

Xicintoca, ximetoca, xinepaltoca, xicuahtoca

Yuhqui ticpiaz tlen ticuaz, tlen ticoniz ihuan tlen timoquentiz

Yuhqui ticpiaz nelhuayotl ipan tlalticpatli

Cualli moicatlahtozqueh, mocenyelizhuan moicnihuan ihuan motechmatcahuan

Ica inon timonextiz iixpan cemanahuc.

Fragmento de Huehuetlahhtolli

El cuidado de las cosas de la tierra

Ten cuidado de las cosas que hay en la tierra

Haz algo

Siembra maíz, siembra maguey, siembra nopales, siembra árboles

Así tendrás que comer, que beber y que vestir

Así tendrás raíz sobre la tierra (serás un hombre verdadero)

Hablarán bien de ti tus familiares, tus amigos (hermanos) y tus conocidos
(vecinos)

Con esto te darás a conocer ante el mundo.

Fragmento anónimo de tradición oral

(La palabra de los sabios, de los ancianos)

INDICE

RESUMEN	3
ABSTRACT	4
LISTA DE FIGURAS	5
LISTA DE TABLAS Y ESQUEMAS	7
1. INTRODUCCIÓN	8
2. ANTECEDENTES	9
2.1. ORÍGENES DE LA VIVIPARIDAD EN PECES	10
2.2. TERMINOLOGÍA	11
2.3. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DEL SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO EN PECES VIVÍPAROS	13
2.4. VIVIPARIDAD EN TELEÓSTEOS	14
2.4.1. Tipos de gestación	14
2.4.2. Estructura del ovario	16
2.4.3. Relaciones materno-embriónicas	17
2.4.4. Patrones tróficos	19
2.4.4.1. Trofodermia	19
2.4.4.1.1. Saco vitelino	20
2.4.4.1.2. Pliegue de las aletas	21
2.4.4.1.3. Epitelio del intestino	22
2.4.4.2. Ovofagia-adelfofagia	22
2.4.4.3. Trofotenia	23
2.5. ASPECTOS GENERALES DE LA FAMILIA GOODEIDAE	26
2.6. CARACTERÍSTICAS DE <i>Goodea atripinnis</i>	27
2.7. ÁREA DE ESTUDIO	29
3. JUSTIFICACIÓN	32
4. OBJETIVOS	33
5. METODOLOGÍA	34
6. RESULTADOS	36
6.1. Estructura macroscópica del ovario	36
6.2. Estructura microscópica del ovario	36
6.3. Patrones tróficos	38
6.3.1. Trofodermia	39
6.3.1.1. Saco vitelino	39

6.3.1.2. Pliegue de las aletas	39
6.3.1.3. Intestino	40
6.3.2. Ovofagia-adelfofagia	41
6.3.3. Trofotenia	41
6.3.3. Figuras	43
7. DISCUSIÓN	56
7.1. Patrones tróficos	56
7.1.1. Trofodermia	57
7.1.1.1. Saco vitelino	57
7.1.1.2 Pliegue de las aletas	59
7.1.1.3. Intestino	59
7.1.2. Ovofagia-adelfofagia	61
7.1.3. Trofotenia	63
8. CONSIDERACIONES FINALES	65
9. CONCLUSIONES	67
10. BIBLIOGRAFÍA	68

RESUMEN

Goodea atripinnis es un pez vivíparo perteneciente a la subfamilia Goodeinae endémica de la Meseta Central Mexicana. Presenta gestación intraovárica e intraluminal lo que le confiere gran importancia biológica y evolutiva en el estudio de la evolución de la viviparidad en peces y en vertebrados. Sin embargo, son escasos los estudios sobre relaciones materno-embriónicas que regulan la nutrición de las crías. La presente investigación se realizó con ovarios de hembras gestantes de *G. atripinnis*, colectadas en el Lago de Cuitzeo, Michoacán. Se identificó y describió la estructura histológica de los órganos que los embriones desarrollan durante la gestación involucrados en la nutrición: saco vitelino, pliegue de las aletas, epitelio del intestino y trofotenia. El saco vitelino contiene vitelo homogéneo y fluido y se observó en embriones en etapa de neurulación y formación de somitas. El pliegue de las aletas estuvo presente en embriones en gestación intermedia y avanzada, está formado por epitelio escamoso y tejido conectivo laxo, muy vascularizado. El intestino de las crías se analizó en gestación avanzada y se dividió en las regiones anterior y posterior, de acuerdo con sus características morfológicas y fisiológicas. La afinidad tintórea de los contenidos del intestino mostró los procesos de ovofagia y adelfofagia. La trofotenia presentó epitelio con células escamosas a columnares, éstas últimas con abundantes microvellosidades en su superficie apical, el estroma es laxo con vasos sanguíneos. Se observó el acercamiento de la trofotenia al tejido materno. Adicionalmente, el ovario se observó durante el nacimiento de las crías. Los resultados permitieron definir a *G. atripinnis* como una especie moderadamente matrotrofica e hicieron evidente la matrotrofia que complementa a la lecitotrofia, paso esencial en el desarrollo vivíparo.

Palabras clave: peces, viviparidad, Goodeidae.

ABSTRACT

Goodea atripinnis is a viviparous fish, belonging to the subfamily Goodeinae endemic to the Mexican Central Plateau. *G. atripinnis* presents intraluminal ovarian gestation which gives it biological and evolutionary importance in the study of the evolution of viviparity in fish and vertebrates. However there are few studies of maternal-embryonic relationships related to the nutrition of the offspring. This research was conducted in ovaries of pregnant females of *G. atripinnis*. The specimens were collected in Cuitzeo Lake in Michoacan México. The histological analysis focused in the identification and description of the structures involved in embryonic nourishment as yolk sac, epithelium of fins, epithelium of the gut and trophotaeniae that embryos develop during pregnancy. The yolk sac was observed in embryonic neurulation stage. The epithelium of fins was present in embryonic stages of middle and late gestation. The gut of offspring was divided into cephalic and caudal regions according to their morphological and physiological characteristics. Adelphophagy and oophagy were identified from the staining properties of gut contents. The trophotaeniae presented squamous to columnar epithelium with abundant apical microvilli and stroma formed by vascularized loose tissue. The approach of trophotaeniae to the maternal tissue was evident. Additionally, the ovary was observed during the birth of the offspring. The results allowed to define *G. atripinnis* as a moderate matrotrophic species and it made clear that matrotrophy supplemented gut ecitotrophy, essential in the evolution of viviparity.

Keywords: fishes, viviparity, Goodeidae.

Lista de figuras:

Figura 1. Ubicación del Lago de Cuitzeo en el Estado de Michoacán, México.

Figura 2. Área de estudio, especímenes y ovario de *Goodea atripinnis*. A. Lago de Cuitzeo, Municipio de San Agustín del Pulque, Morelia, Mich. B. Hembra (H) y macho (M). Hembra, con la aleta anal (an) redondeada; macho con gonopodio (g). C1. Hembra gestante temprana, ovario (O); C2. Hembra gestante avanzada, ovario (O). D. Ovarios en diferentes etapas de gestación. D1. no gestante, D2, D3. gestantes tempranos, D4,D5. gestantes avanzados. En ovarios gestantes, se observan embriones (E) a través de la pared del ovario. B,C: Barra= 13 mm, D: Barra=12 mm.

Figura 3. Ovario no gestante de *Goodea atripinnis* en cortes transversales. A,B. Pared del ovario (P), pliegues del ovario (Po) con folículos (F) en diferentes grados de maduración. A-D. En el lumen (L), se observa el septo (S) muy plegado con tejido conjuntivo laxo (t) y vasos sanguíneos (Vs). C,D. Subyacente al epitelio (e) del septo, se observa la lámina basal (l). A: H-E, 40X, B: H-E, 100X; C: PAS, 400X; D: PAS, 1000X.

Figura 4. Ovario gestante temprano de *Goodea atripinnis* en etapa de saco vitelino. A,B. Ovario (O) con embriones durante la formación de la retina (r). C,D. Embriones (E) en etapa de néurula en el lumen (L). E,F. Detalle del saco vitelino (sv). En la periferia del vitelo (v) vasos sanguíneos (vs). A: Barra= 15 mm; B: Barra= 5 mm; C: PAS, 100X; D: H-E, 100X; E: PAS, 400X; F: H-E, 1000X.

Figura 5. Cría de *Goodea atripinnis* en gestación intermedia. A,B. En corte longitudinal se observa un remanente de vitelo (v) al interior del intestino posterior (i). C,D. En corte transversal, una porción de vitelo cerca del intestino posterior (i). A,B. Trofotenia (TR). A-D: H-E, A: 40X; B: 400X; C: 100X; D: 400X.

Figura 6. Ovario en gestación avanzada de *Goodea atripinnis*. A. Corte transversal de ovario. Crías (C) en etapa avanzada de gestación y ovocitos atrésicos (a). A,B. Pared del ovario (P). A-C. En el lumen ovárico (L) y entre el septo (S) adelgazado, se observan numerosas crías (C) en etapa avanzada de gestación, seccionadas a diferentes niveles. A: H-E, 100X; B: H-E, 20X; C. Tricrómica de Masson, 40X.

Figura 7. Pliegue de las aletas de *Goodea atripinnis*. A-D. Cría (C) a término extraída del ovario. Epitelio de las aletas (*) limitando al tejido muscular (m). La trofotenia (TR) es en forma de roseta. E. Corte longitudinal de ovario gestante avanzado. F. Estructura aereolar del pliegue de las aletas con amplios espacios (**). G,H. Periferia de las aereolas limitadas hacia el lumen por epitelio escamoso (es). Estroma (t) con vasos sanguíneos (vs), queratina (q) subyacente al estroma. A: Barra= 2.3 mm; B: Barra= 10 mm; C: Azul de metileno, 40X; D: Azul de metileno, 100X; E: Tricrómica de Masson, 8X; F: H-E, 100X; G: H-E, 400X; H: H-E, 1000X.

Figura 8. Intestino de crías de *Goodea atripinnis* en gestación avanzada. A,B. Regiones anterior (a) y posterior (p) del intestino en cortes longitudinales. C,D. Región anterior. Epitelio columnar (ec) con núcleos basales y entre ellas, algunas células caliciformes (ca) PAS positivas. A-E. En la luz (l) del intestino una masa amorfa e irregular semejante al vitelo, indica ovofagia (ov).

A,B: Tricrómica de Masson, A: 20X; B, 40X, C: H-E, 100X; D: Tricrómica de Mallory, 400X; E: PAS, 400X; F: Tricrómica de Mallory, 1000X.

Figura 9. Intestino embrionario de *Goodea atripinnis* (ovofagia). A. Región anterior (a) con pliegues (pl) abundantes y largos, y posterior (p) con pliegues (pl) escasos y cortos. B. Región posterior del intestino (P) que muestra varias secciones transversales. C-F. La región posterior con epitelio columnar (ec), abundantes microvellosidades (mi) en su región apical y núcleos basales. A: Tricrómica de Masson, 400X; B: H-E, 40X; C:H-E, 100X; D: Tricrómica de Masson, 1000X; E: H-E, 400X; F: H-E, 400X.

Figura 10. Región posterior del intestino embrionario de *Goodea atripinnis* (ovofagia). A,B. epitelio columnar (ec) muy alto con abundantes microvellosidades (mi). Ovocito (o) en desintegración en la luz (l) del intestino (ovofagia). B-E. El citoplasma de los enterocitos contiene abundantes glóbulos (gl), similares al vitelo. A: H-E, 400X; B: H-E, 1000X; C: H-E, 400X; D,E: H-E, 1000X.

Figura 11. Región posterior del intestino de crías de *Goodea atripinnis* en gestación avanzada. A-D. en la luz del intestino (l) contenido semejante a fibras musculares y colágenas (f) (adelfofagia). C,D. El epitelio del intestino es columnar alto (ec) con microvellosidades (mi). A-D: Tricrómica de Masson, A: 40X; B: 100X; C: 400X; D: 1000X.

Figura 12. Región posterior del intestino de crías de *Goodea atripinnis* (adelfofagia). A-F. Intestino con contenidos similares a fibras musculares (f) y células sanguíneas (s). Epitelio columnar (ec). A,B: Tricrómica de Masson, A: 100X; B: 400X, C-F: PAS azul alciano, C: 100X; D: 400X; E: 40X; F: 400X.

Figura 13. Trofotenia de *Goodea atripinnis*. A. Cría (C) en gestación a término, con trofotenia de tipo roseta (TR). B. Intestino (i) y trofotenia (TR) extraídos de un embrión. C. La trofotenia (TR) muestra procesos cortos, lobulados, plegados, irregulares en talla y forma. D. Cría que muestra la continuidad entre el intestino y la trofotenia. A: Barra=2.4 mm; B: Barra=2.7 mm; C: Barra= 1.2 mm; D: H-E, Barra= 2.3 mm.

Figura 14. Región posterior del intestino embrionario y trofotenia de *Goodea atripinnis*. A,B. continuidad del epitelio del intestino (i) y de la trofotenia (TR). C. El epitelio del intestino proximal al ano es columnar con microvellosidades (mi) y abundantes vasos sanguíneos (vs). D,E. La región dorsal de la trofotenia presenta epitelio escamoso (es) y la región ventral está cubierta por epitelio columnar alto con microvellosidades (mi). Límite entre ambos epitelios (↓). F. Porción de la trofotenia proximal al ano con epitelio cúbico (e). G. Porción de la trofotenia distal al ano con epitelio columnar (ec) con microvellosidades (mi), tejido conjuntivo muy laxo (tl) con grandes vasos sanguíneos (vs). A-G: H-E: A,B: 40X; C: 100X; D: 400X; E: 1000X; F: 100X; G: 1000X.

Figura 15. Ovario en gestación avanzada de *Goodea atripinnis*. A-D. Se observan diversos sitios de acercamiento (flecha) del epitelio de la trofotenia (et) al tejido materno (em). E. Embriones (E) en la luz del ovario, uno de ellos pasando a través del gonoducto (G). F. Durante el nacimiento, el gonoducto (G) se expande al exterior y el tejido conjuntivo (t) se observa muy laxo.

A: Tricrómica de Masson, 100X; B: H-E, 400X; C: H-E, 1000X; D: Tricrómica de Masson, 100X; E: H-E, 8X; F: H-E, 20X.

Lista de tablas:

Tabla 1. Ocurrencia de la viviparidad en vertebrados no mamíferos. (Tomado de Callard y Ho. 1987).

Tabla 2. Clase Osteichthyes con especies vivíparas (Tomado de Wourms *et al.* 1988). La especie *Goodea atripinnis*, seleccionada para este estudio, pertenece a la familia Goodeidae.

Lista de esquemas:

Esquema 1. Pliegue de la aleta en *Goodea atripinnis* (=luitpoldi) Tomado de Mendoza (1958).

Esquema 2: A) Trofotenia tipo listón de *Allophorus robustus*. Barra= 1mm; B) Trofotenia tipo roseta de *Goodea atripinnis*. Barra= 1mm. Tomado de Turner (1937).

1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la reproducción constituye un aspecto esencial en el conocimiento de las especies animales ya que define su permanencia en el hábitat, el control de sus poblaciones y es base del desarrollo ontogenético y evolutivo.

El estudio comparado de la estructura y función de los aparatos reproductores de diferentes grupos animales aporta elementos esenciales que permiten comprender los aspectos morfofisiológicos indispensables para que se lleve a cabo la reproducción, así como las adaptaciones específicas que varían de acuerdo con las características de la especie, sus condiciones de vida y su ubicación filogenética. Además, es necesario partir de la investigación básica de la biología reproductora, con el fin de conocer sus características y contribuir a los programas dirigidos a la conservación de estas especies.

En el estudio de la reproducción de vertebrados, el análisis de la viviparidad, es esencial por la trascendencia que este proceso ha tenido en la filogenia. Sin embargo, aún son pocos los trabajos que comparan, integran e interpretan los aspectos morfofisiológicos, ecológicos y evolutivos de la viviparidad en vertebrados.

2. ANTECEDENTES

La viviparidad es un modo de reproducción que ha evolucionado de manera independiente y repetida en los vertebrados, excepto en las aves, ya que todas las especies son ovíparas. En vertebrados no mamíferos, la viviparidad ha ocurrido en diversas ocasiones durante la evolución y en respuesta a determinados factores ecológicos que la han favorecido (Tabla 1).

Grupo de vertebrados	No. de familias con especies vivíparas (No. total de familias)	No. de géneros con especies vivíparas (No. total de géneros)	No. de especies vivíparas (No. total de especies)	%
Clase Condrichthyes Subclase: Elasmobranchi	40 (98)	90 (145)	420 (600)	70
Clase Osteichthyes Subclase: Teleostei	14 (425)	123 (3900)	510 (18,000)	2.8
Clase Anfibia	3 (27)	8 (278)	11 (3000)	0.37
Clase Reptilia Orden Squamata	21 (27)	120 (887)	275 (6005)	4.5

Tabla 1. Ocurrencia de la viviparidad en vertebrados no mamíferos. (Tomado de Callard y Ho. 1987)

Wourms (2005) actualiza los datos de Callard y Ho (1987) presentados en la Tabla 1 sobre el número de especies de peces, con un estimado de 900 especies de peces condríctios y de 25,000 de peces óseos; en tanto que Froese y Pauly (2011), estiman un total de 32,100 especies de peces.

En los vertebrados la viviparidad en los peces, constituye un grupo fundamental para comprender su evolución, no sólo porque fueron los primeros vertebrados vivíparos, sino también porque manifiestan la mayor diversidad en el grado de desarrollo de la relación materno-embrionaria (Wourms y Lombardi, 1992). La Tabla 2, enlista las 14 familias de peces óseos en los cuales ocurre viviparidad.

<div style="border: 1px solid black; padding: 5px; width: fit-content; margin: 0 auto;"> CLASE OSTEICHTHYES </div>	
<u>I Subclase Sarcopterygii</u>	
A. Orden Celacantiformes 1. Familia Latimeridae	
<u>II Subclase Actinopterygii</u>	
B. Orden Gadiformes 2. Familia Zoarcidae 3. Familia Parabrotulidae	E. Orden Cyprinodontiformes 7. Familia Goodeidae 8. Familia Anablepidae 9. Familia Poeciliidae
C. Orden Ophididiiformes 4. Familia Bythitidae 5. Familia Aphyonidae	F. Orden Scorpaeniformes 10. Familia Scorpaenidae 11. Familia Comephoridae
D. Orden Atheriniformes 6. Familia Hemiramphidae	G. Orden Perciformes 12. Familia Embiotocidae 13. Familia Clinidae 14. Familia Labrisomidae

Tabla 2. Clase Osteichthyes con especies vivíparas (Tomado de Wourms *et al.* 1988). La especie *Goodea atripinnis*, seleccionada para este estudio, pertenece a la familia Goodeidae.

2.1. ORÍGENES DE LA VIVIPARIDAD EN PECES

Los orígenes de la viviparidad en peces están ampliamente dispersos a lo largo del tiempo geológico. Long (2008), documenta un nuevo registro fósil de 380 millones de años, el más antiguo de un vertebrado vivíparo, el nuevo género y especie *Materpiscis attenboroughi*, placodermo ptycodóntido, proveniente del periodo Devónico tardío, de la era Paleozoica, de la Formación Gogo de Australia. Este registro fósil contiene un embrión intrauterino conectado por un cordón umbilical mineralizado, además de una masa cristalina amorfa cerca del cordón umbilical que presumiblemente representa el saco vitelino también conservado. Este registro confirma que algunos

placodermos tuvieron una biología reproductora notablemente avanzada, comparable a la de algunos tiburones y rayas modernos. Long (2008) destaca que este nuevo descubrimiento indica que la fertilización interna y la viviparidad en vertebrados se originó tempranamente en los placodermos. En los peces óseos, los orígenes más tempranos de la viviparidad están representados por fósiles del celacanto *Holophagus* y del actinopterigio *Saurichthyes*, ambos del Triásico superior, por lo que la viviparidad en Sarcopterygii y Actinopterygii parece datar de hace 240 millones de años. En otros casos, la viviparidad ha evolucionado más recientemente, por ejemplo, datos moleculares sugieren que las especies vivíparas de la subfamilia Goodeinae comienzan a diversificarse en el Mioceno, hace aproximadamente 14.5 millones de años (Webb, 1998).

2.2. TERMINOLOGÍA

Para comprender el paso de la oviparidad a la viviparidad es conveniente mencionar las diferentes definiciones de los términos oviparidad, ovoviviparidad y viviparidad referidos en la literatura.

Oviparidad, condición en la cual los huevos no son retenidos en el cuerpo materno y la fertilización puede ser externa ó interna; **ovoviviparidad** condición en la cual los huevos son retenidos dentro del cuerpo materno (útero u ovario) después de la fertilización interna, pero están equipados con abundante vitelo, de modo que la madre no provee o son escasos los materiales nutritivos que proporciona al embrión; y **viviparidad** condición en la cual la fertilización es interna y los embriones se desarrollan dentro del cuerpo materno (útero u ovario) y presentan estructuras placentarias con transferencia de nutrientes de la madre al embrión (Wourms, 1981; Wourms y Lombardi, 1992; Guillette, 1987).

La terminología anterior implica que cada condición es estática y que todos los casos deben corresponder a una u otra de estas categorías. Sin embargo, en condiciones naturales no hay una

clara distinción entre los diferentes tipos de reproducción debido a que en muchos grupos se observan características intermedias entre un tipo y otro, tal es el caso de los teleósteos. En vista de estos hechos, Wourms (1981), Guillette (1987) y Wourms *et al.* (1988), omiten el uso del término ovoviviparidad por considerarlo ambiguo y sólo utilizan los términos oviparidad y viviparidad.

Wourms y Lombardi (1992), definen oviparidad como la liberación de propágulos del tracto reproductor femenino hacia el exterior. Los propágulos están encerrados dentro de la envoltura del huevo, es decir, dentro de una cubierta gelatinosa o cascarón, eclosionando una cría de vida libre.

Existen tres tipos de oviparidad: **ovuliparidad**, **zigoparidad** y **embrioparidad**. La **ovuliparidad** se refiere a la liberación del óvulo desde el tracto reproductor femenino seguido por la fertilización en el exterior. Todos los organismos que presentan fertilización externa, incluyendo la mayoría de los teleósteos, son ovulíparos. La **zigoparidad** es el modo en el cual el ovocito es fertilizado internamente y después es liberado al ambiente externo. Este tipo de oviparidad caracteriza a algunas rayas, algunos tiburones y algunos teleósteos. La **embrioparidad** es el modo en el cual el huevo es fertilizado internamente y el embrión se desarrolla en el tracto reproductor de la madre hasta un estado embrionario, siendo así liberado al exterior en donde continúa su desarrollo antes de la eclosión (Blackburn *et al.*, 1985; Wourms *et al.*, 1988). En algunas especies la eclosión puede ocurrir en estados avanzados de la embrioparidad, entonces nacerá un neonato de vida libre en lugar de un embrión rodeado de una cubierta.

En otras especies de teleósteos ocurre el fenómeno conocido como viviparidad facultativa, es decir, especies que normalmente son ovíparas, por ejemplo, *Tomeurus gracilis*, *Orizyas latipes* y *Myoxocephalus quadricornis* (Wourms, 1981) presentan fertilización interna y los huevos fertilizados pueden ser retenidos dentro del cuerpo de la hembra hasta completar todo o parte de su desarrollo embrionario. Rosen (1962) menciona que la viviparidad facultativa con fertilización

interna y oviparidad embriópara, son de considerable interés, puesto que probablemente constituyen dos aspectos iniciales en la evolución de la viviparidad obligada (Wourms *et al.*, 1988).

En el contexto de los peces, la viviparidad es definida como un modo reproductor en el cual los huevos son fertilizados internamente y retenidos dentro del sistema reproductor materno hasta completar su desarrollo embrionario. La eclosión precede o coincide con el momento del parto y el resultado es un pez de vida libre (Wourms *et al.*, 1988; Wourms, 2005). Wourms *et al.* (1988) excluyen de su definición de viviparidad el mantenimiento de las crías en pliegues abdominales y en las cavidades orales de los teleósteos, ya que estos aspectos ocurren en el exterior, después de la salida del cuerpo de la madre.

2.3. CARACTERÍSTICAS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DEL SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO EN PECES VIVÍPAROS

Wourms y Lombardi (1992) consideran que en los peces ocurrieron cambios críticos para el éxito de la reproducción vivípara. El primero fue la innovación de las características estructurales y funcionales básicas del sistema reproductor femenino de los vertebrados, que se manifiesta en: 1) el patrón de desarrollo del tracto genital y su diferenciación sexual, 2) en los mecanismos neuroendocrinos involucrados en el control de la reproducción, y 3) en las funciones del ovario y del oviducto. En consecuencia, se innovaron características que incluyen: 1) el cambio de la fertilización externa a la interna; 2) la retención del embrión dentro del sistema reproductor femenino; 3) el uso del oviducto o del ovario como sitios de gestación; 4) las modificaciones estructurales y funcionales del embrión y del sistema reproductor de la madre para la gestación interna, 5) la relación que establece el embrión con el sistema reproductor de la madre; así como 6) la modificación de los mecanismos de regulación endócrina para la reproducción.

Sin embargo, entre los teleósteos vivíparos, existen especies que presentan características intermedias entre un estado primitivamente vivíparo, en el cual los embriones son metabólicamente autónomos durante la gestación, dependiendo del vitelo almacenado en el ovocito, con pocos cambios de las relaciones funcionales ovíparas, hasta un estado vivíparo especializado con alto grado de dependencia trófica de la madre, donde las estructuras maternas y fetales son considerablemente modificadas (Wourms y Lombardi, 1992).

2.4. VIVIPARIDAD EN TELEÓSTEOS

El análisis de la relación entre la viviparidad en peces y su distribución geográfica revela que la viviparidad puede ocurrir tanto en familias ampliamente distribuidas, como en pequeños grupos aislados con áreas geográficas muy limitadas.

Las especies de teleósteos vivíparos ocupan una amplia variedad de hábitats: en aguas dulce, salada y estuarinas, a lo largo de la costa o en arrecifes coralinos, en profundidades frías y sin luz del mar, en cuevas oscuras de agua dulce, en hábitats costeros ó en corrientes rápidas. Algunos se alimentan en el fondo, otros son nadadores de superficie y se alimentan de fitoplancton, otros son eficientes carnívoros (Turner, 1947; Meyer *et al.*, 1985; Wourms y Bayne, 1973).

Los goodeidos que habitan en aguas de la Meseta Mexicana, son ejemplos de grupos confinados a áreas restringidas (Turner, 1947).

2.4.1. Tipos de Gestación

La morfología del sistema reproductor en hembras determina el sitio de gestación. En los teleósteos, la viviparidad es única debido a que durante el desarrollo embrionario no forman conductos müllerianos, por lo que carecen de oviductos (Turner, 1939; Hoar, 1969; Wake, 1985; Wourms *et al.*, 1988; Wourms, 1994). En vertebrados, el término “oviducto” se refiere a una

estructura derivada del conducto mülleriano. Debido a lo anterior, Turner (1939); Hoar (1969); Wake (1985); Wourms y Lombardi (1992); Schindler y Hamlett (1993); Uribe *et al.* (2005) llaman a la región caudal del ovario gonoducto, porque no deriva del conducto mülleriano como ocurre con los oviductos del resto de los vertebrados. El gonoducto está formado por el crecimiento de la pared ovárica que se extiende caudalmente y se abre al exterior en el poro genital (Amoroso *et al.*, 1979; Dood, 1977; Hoar, 1969; Wourms, 1981; Nagahama, 1983; Wallace y Selman, 1990). Debido a la ausencia de conductos müllerianos, la viviparidad en teleósteos, ha implicado una adaptación única en vertebrados ocurriendo la gestación en el ovario. La gestación intraovárica, se lleva a cabo en el lumen ovárico (gestación intraluminal) ó en el interior del folículo ovárico (gestación intrafolicular). La gestación intraluminal ocurre en 10 de las 13 familias de teleósteos vivíparos, éstas son: Embiotocidae, Goodeidae, Bythidae y Aphyonidae (Ophidiodes), Parabrotulidae, Comephoridae, Anablepidae (en las especies del género *Jenynsia*), Hemiramphidae, Zoarcidae y Scorpaenidae. Mientras que la gestación intrafolicular, se presenta en las familias Clínidae, Labrisomidae, Poeciliidae y Anablepidae (en las especies del género *Anableps*) (Wourms *et al.*, 1988, Wourms, 2005).

Debido a la ausencia de conductos müllerianos y en consecuencia de oviductos, las funciones del ovario de teleósteos vivíparos son: no solamente producción de huevos, sino también recepción de espermatozoides, almacenamiento de espermatozoides (en las especies en que ocurre), fertilización, gestación y nacimiento de las crías (Hubbs y Turner, 1939; Wourms, 1981; Wourms *et al.*, 1988; Schindler y Hamlett, 1993; Uribe *et al.*, 2004, 2005).

2.4.2. Estructura del ovario

Los teleósteos vivíparos generalmente presentan un sólo ovario, resultado de la fusión del derecho e izquierdo durante su desarrollo. Solamente en *Sebastes rubrovinctus* el ovario es doble; y en *Dermogenys pusillus*, *Lucifaga subterraneus* y *Stygicola dentata* el ovario está fusionado parcialmente (Hubbs y Turner, 1939; Wourms, 1981; Wourms *et al.*, 1988, Lombardi y Wourms, 1985a). El ovario tiene forma alargada, está suspendido dorsalmente por el mesovario a la membrana pleuroperitoneal y ventralmente al mesogaster. El ovario está cubierto externamente por una membrana serosa y limitado internamente por epitelio luminal (Turner, 1933; Hubbs y Turner, 1939; Mendoza, 1940, 1965). El ovario es sacular ó cistovario formado por el plegamiento de la gónada embrionaria que se cierra y forma un saco, de modo que el epitelio luminal deriva del epitelio celómico (Wourms y Lombardi, 1992). En la mayoría de los teleósteos la pared interior del ovario forma plegamientos, llamados pliegues ovígeros o lamelas que se proyectan al lumen ovárico (Wourms y Lombardi, 1992). En algunas familias como Goodeidae, el ovario muestra un septo completo o parcial que divide al lumen en mitades derecha e izquierda (Hubbs y Turner, 1939).

Histológicamente, los pliegues ovígeros contienen elementos somáticos y germinales. La pared del ovario consta de mucosa (epitelio luminal y estroma), músculo liso y serosa. El epitelio luminal, consta de células somáticas y germinales como ovogonias. Subyacente al epitelio está el estroma formado por tejido conectivo laxo. Los ovocitos en diversos grados de desarrollo y sus células foliculares que integran los folículos, están localizadas en el estroma (Mendoza, 1940, 1965; Wourms, 1981; Hollenberg y Wourms, 1995; Uribe *et al.*, 2004, 2005). El músculo liso subyacente a la mucosa está situado de manera circular. A continuación del músculo liso está la capa serosa que contiene melanocitos.

En teleósteos vivíparos con gestación intrafolicular los ovocitos son fertilizados dentro del folículo ovárico y los embriones en desarrollo son retenidos dentro del folículo hasta el momento del parto. Mientras que, en teleósteos vivíparos con gestación intraluminal, la fertilización y el desarrollo embrionario empiezan en el folículo ovárico y culminan en el lumen ovárico. En las familias Goodeidae y Anablepidae (*Jenynsia*), los embriones son liberados de la envoltura folicular hacia la cavidad ovárica durante los estados tempranos de gestación (segmentación o neurulación) (Turner, 1940, 1947; Wourms, 1981; Wourms *et al.*, 1988). Solamente en zoárcidos y scorpénidos vivíparos la ovulación precede a la fertilización y en estas especies la gestación es también intraluminal (Lombardi y Wourms, 1988).

Cuando los embriones son liberados hacia la cavidad ovárica, las células del epitelio luminal incrementan su actividad secretora; aumenta la vascularización en el estroma subyacente al epitelio luminal del ovario y se incrementa la condición laxa del tejido conectivo debido al aumento en la retención de agua. Después del nacimiento de las crías se restauran las condiciones del ovario previas a la fertilización (Turner, 1947; Mendoza, 1940; Schindler y Hamlett, 1993).

En especies como *Goodea atripinnis*, con gestación intraluminal, la pared del ovario está muy vascularizada y el epitelio ovárico interno que reviste la cavidad ovárica produce y secreta el embriotrofo, el cual juega un papel muy importante como fuente principal de nutrientes para el embrión. De esta forma, los embriones en contacto con el embriotrofo asimilan sustancias vitales y ellos liberan desechos hacia este ambiente fluído (Schindler y Hamlett, 1993).

2.4.3. Relaciones materno-embrionarias

La transición de la oviparidad a la viviparidad condujo al establecimiento de complejas relaciones materno-embrionarias que regulan la nutrición de las crías (Knight *et al.*, 1985; Lombardi y Wourms, 1985; Wourms y Lombardi, 1985; Wourms *et al.*, 1988). Con base en las interacciones

tróficas que se establecen entre el embrión y la madre y considerando la fuente de abastecimiento de nutrientes para el desarrollo de los embriones, Wourms (1981) distingue dos tipos de relaciones tróficas: **lecitotrofia** y **matrotrofia**, en ambos casos, a través del tejido materno se regulan respiración, osmoregulación y excreción de los embriones. La lecitotrofia es la forma primitiva de viviparidad, en ella las necesidades del desarrollo embrionario son satisfechas por la reserva de nutrientes contenidos en el vitelo establecida durante la ovogénesis, como ocurre en pecílidos (Lombardi y Wourms, 1988).

Conforme la viviparidad evolucionó en los peces estuvo acompañada por adaptaciones que involucraron la reducción de la dependencia de la nutrición embrionaria de las reservas vitelinas y la dependencia de la transferencia de nutrientes maternos durante la gestación. Por lo tanto, en las formas de viviparidad matrotroficas, debido a la reducción del vitelo, la contribución materna a la nutrición de las crías toma lugar durante dos periodos distintos: a) durante la ovogénesis, almacenando vitelo (Wallace, 1978; Wallace y Selman, 1981) y b) durante el desarrollo embrionario proporcionando a las crías un aporte continuo de nutrientes derivados de la madre que complementa al vitelo (Wourms, 1981; Lombardi y Wourms, 1988). En consecuencia, durante la gestación, estos peces muestran un considerable incremento en su peso seco. Los embriones de teleósteos vivíparos exhiben diferentes grados de matrotrofia (Scrimshaw, 1944, 1945; Amoroso, 1960; Wourms, 1981). Algunos teleósteos matrotroficos como los goodeidos experimentan un enorme incremento en su peso embrionario en un intervalo de 8,000 a 34,000 % (Knight et al., 1985).

En la familia Goodeidae se presenta una especialización progresiva que va desde la lecitotrofia estricta, como ocurre en los géneros: *Empetrichthys* y *Crenichthys* que son ovíparos (Wourms, 1981), pasando por la matrotrofia moderada como en *Goodea atripinnis* y *Ataeniobius*

toweri (Lombardi y Wourms, 1988; Wourms, 2005) hasta el alto grado de matrotrofia como en *Girardinichthys* (= *Lermichthys*) *multiradiatus*, que presenta la máxima disminución del saco vitelino y el desarrollo temprano de la trofotenia (Turner, 1940; Wourms, 1981; Lombardi y Wourms, 1988).

2.4.4. Patrones tróficos

Durante la gestación, en los organismos matrotrofos, cuando los embriones tienen un pequeño suministro de vitelo, éste debe ser complementado con el intercambio de materiales entre el embrión y el ovario materno; para ello los embriones en desarrollo forman estructuras temporales, asociadas con el intercambio materno-embriionario (Wourms y Lombardi, 1992).

En peces vivíparos, Wourms *et al.* (1988), proponen un sistema de clasificación de los patrones tróficos indicando que las adaptaciones tróficas difieren en los componentes tisulares y en el grado de transferencia de nutrientes materno-fetales y reconocen 3 categorías de matrotrofia: (1) ovofagia y adelfofagia, (2) trofodermia, y (3) placentotrofia.

2.4.4.1. Trofodermia

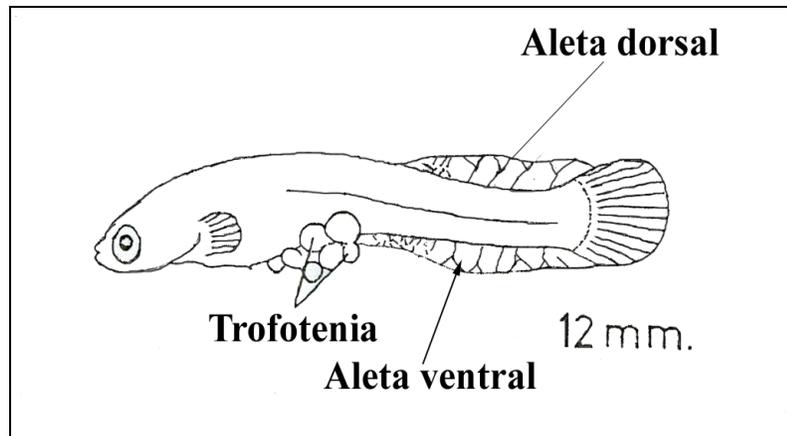
De acuerdo con Balon, 1981, esta categoría despliega una forma extrema de matrotrofia. La característica clave del concepto de Balon es que la transferencia de nutrientes materno-embriónicos se lleva a cabo a través de modificaciones en algún tipo de epitelio materno (uterino u ovárico) o un epitelio embrionario que puede ser (intestinal, branquial, epidermis, o de las aletas). Los goodeidos con gestación intraluminal pueden desarrollar una dermis altamente vascularizada como posible medio para absorber fluidos nutritivos a través de la epidermis (Turner, 1933, 1940; Mendoza, 1958). El grosor de la epidermis y la densidad de vascularización subepidérmica son adaptaciones morfológicas relacionadas con las funciones de intercambio de la piel (Schindler y Hamlett, 1993).

Wourms *et al.* (1988) restringen el término “trofodermia” a aquellos tipos de matrotrofia en los que los nutrientes maternos son transferidos a través de epitelios embrionarios que absorben y no están en aposición con tejidos maternos. En este proceso participan dos clases de superficies epiteliales embrionarias, el tegumento y el intestino. Debido a ello, Wourms y Lombardi (1985) los clasifican en dos tipos: dermatróficos (cuando los sitios de transferencia incluyen la superficie corporal y sus derivados como epitelio bucal, pliegues de las aletas, saco vitelino y saco pericárdico, y enterotróficos (cuando los sitios de transferencia incluyen el epitelio del intestino). Si bien, la trofotenia es un derivado del intestino, ésta se tratará como una tercera categoría.

2.4.4.1.1 Saco vitelino. El saco vitelino en peces es una estructura embrionaria que contiene el vitelo acumulado en el ovocito durante el proceso de ovogénesis. El vitelo contiene los elementos nutritivos que usará el embrión para su desarrollo. En peces vivíparos matrotróficos el vitelo se usará durante las fases tempranas de gestación y cuando se agota, el saco vitelino queda integrado al embrión formando parte del intestino.

En todos los goodeidos, el saco vitelino contiene una pequeña cantidad de vitelo que aporta nutrientes al embrión hasta la neurulación, es decir hasta el estado de 3.5-5 mm de longitud de acuerdo con la especie y al final del periodo de gestación el embrión mide entre 16-25 mm de longitud, también dependiendo de la especie (Mendoza, 1958; Schindler y De Vries, 1986a,b; Turner, 1940). El saco vitelino de mayor tamaño descrito en goodeidos es el de *Ataeniobius toweri* (1 mm), ligeramente menor lo presentan *Goodea atripinnis* y *G. gracilis* con un diámetro de 0.8 mm; en *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Xenotoca variata* y *Chapalichthys encaustus*, es de 0.2 mm de diámetro; mientras que *Girardinichthys multiradiatus*, presenta el menor de toda la familia Goodeidae, con 0.1 mm de diámetro (Turner, 1940; Mendoza 1958; Wourms *et al.*, 1988).

2.4.4.1.2. Pliegue de las aletas. Es una estructura epidérmica y dérmica transitoria que se extiende a lo largo de la línea media desde la aleta dorsal hasta la aleta anal (Esquema 1). En especies ovíparas se le atribuye función para el nado e intercambio gaseoso, mientras que en especies vivíparas está relacionada con el intercambio gaseoso y la absorción de nutrientes (Mendoza, 1958; Geraudie y Chilmonczyk, 1976).



Esquema 1. Pliegue de la aleta en *Goodea atripinnis* (=luitpoldi)
Tomado de Mendoza (1958)

En *Goodea atripinnis*, el pliegue de las aletas es una estructura limitada a la fase intraovárica del desarrollo, consiste de una epidermis de células escamosas planas, con núcleos alargados finamente granulares, recubriendo un estroma conectivo laxo con fibrocitos dispersos y fibras colágenas. En la superficie del estroma, inmediatamente bajo el epitelio, hay un denso plexo capilar que se extiende a través del pliegue. Una vez que el pliegue es reabsorbido, los capilares se integran al plexo subepitelial del cuerpo (Geraudie y Chilmonczyk, 1976). La involución del pliegue involucra la incorporación de las células epiteliales a la epidermis de la cría antes del parto. Mendoza (1958), explica que en el parto, una acción mecánica de las contracciones súbitas para el paso del embrión a través del gonoducto puede reducir el pliegue, proceso que continúa después del nacimiento.

2.4.4.1.3. Epitelio del intestino.

En teleósteos se ha propuesto la participación del intestino embrionario en la absorción de nutrientes (Eigenmann, 1892). Varios autores han descrito en teleósteos vivíparos tales como Embiotócidos (Eigenmann, 1892), en el “eelpout” *Zoarces viviparus* (Kristofferson *et al.*, 1973) y en el escorpénido *Sebastes schlegeli* (Boehlert y Yoklavich, 1984) el intestino embrionario hipertrofiado y enfatizan su papel como un sitio principal de absorción de nutrientes. Similares hallazgos son reportados en *Anableps anableps* y *Anableps dowi*.

Los embriones que se encuentran en contacto con el embriotrofo, pueden ingerir este líquido y moverlo en el interior del intestino. Los nutrientes contenidos en el embriotrofo pueden incluir aminoácidos, monosacáridos, proteínas y polisacáridos.

En Goodeidos el intestino participa en la absorción y almacenamiento de material nutritivo durante el desarrollo embrionario. Los embriones utilizan la deglución del fluido ovárico como un mecanismo para ingerir y absorber nutrientes (Greven y Großherr, 1992; Schindler y Hamlett, 1993; Schindler, 2005; Turner 1933, 1937, 1940; Wourms y Kruger, 2002; Wourms, 2005). Mediante métodos citoquímicos, se ha demostrado que las proteínas trazadoras peroxidasa de rábano (HRP) y ferritina cationizada (CF), administrada en la cavidad ovárica son movidas a lo largo del lumen intestinal y se han observado en los enterocitos de goodeidos como *Xenophorus captivus* y *Ataeniobius toweri* (Schindler y Hamlett, 1993).

2.4.4.2. Ovocifagia y Adelfofagia.

Ovocifagia y adelfofagia son las formas menos especializadas de relaciones maternas embrionarias para la transferencia de nutrientes y constituyen vías importantes de obtención de alimento (Schindler y Hamlett, 1993). El embriotrofo que puede contener huevos y embriones en etapas muy

tempranas de gestación, es ingerido por los embriones sobrevivientes. Hollenberg y Wourms (1995) sugirieron que dichas adaptaciones surgen como dos fuentes posibles de obtención de nutrientes.

La ovofagia es la ingestión de huevos (que pueden ser ovulados durante la gestación) por los embriones en desarrollo. La ovofagia es una especialización primitiva que probablemente evolucionó para utilizar los huevos excedentes en animales vivíparos de grandes camadas. Se ha descrito la ovofagia en teleósteos con gestación ovárica intraluminal (Wourms 1981; Greven y Großherr 1992).

La adelfofagia ocurre cuando algunos embriones dominantes de una misma camada ingieren a sus hermanos como fuente de alimento mientras permanecen en el ovario. La adelfofagia es un derivado de la ovofagia en la que ocurre competencia por las fuentes disponibles de alimento y espacio. Greven y Großherr (1992) demostraron la presencia, tanto de ovocitos, como de embriones en el contenido intestinal embrionario del goodeido *Amea splendens*.

2.4.4.3.- Trofotenia.

Para enfatizar la particularidad funcional y evolutiva de la relación placentar en los organismos matrotrofos mediante la trofotenia, Wourms *et al.*, (1988) la proponen como una tercera categoría. Esta implica la transferencia de nutrientes al embrión vía una placenta. De acuerdo con Mossman (1937) y subsecuentemente, adoptado por Amoroso (1952, 1960) placenta se define como: “una íntima aposición de órganos fetales y maternos que permiten el intercambio fisiológico”.

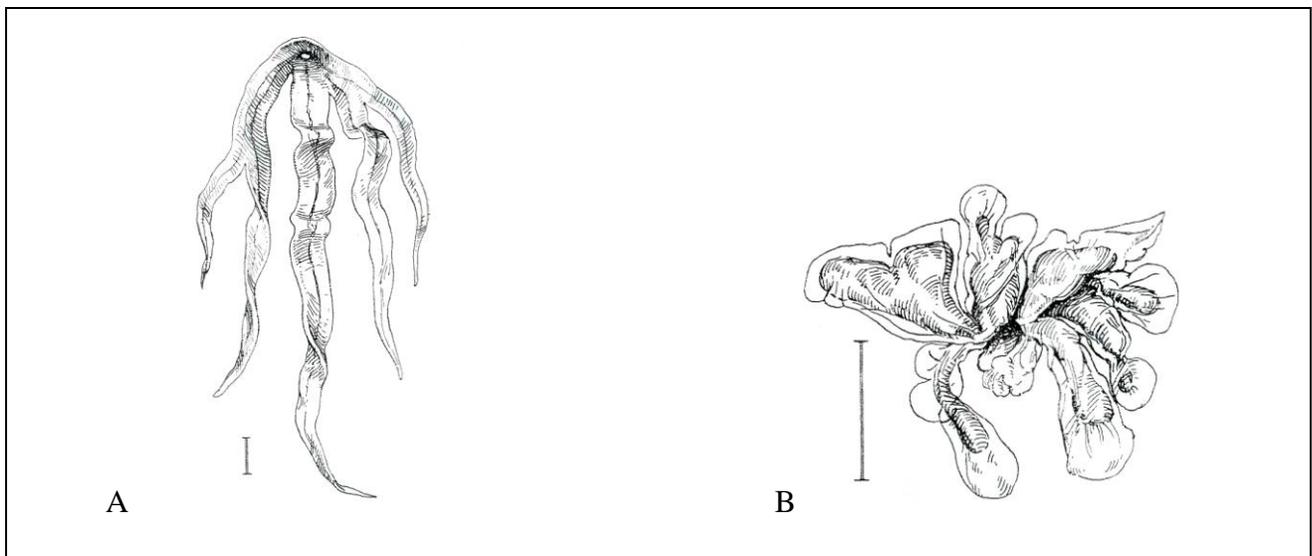
La trofotenia ha evolucionado en cuatro familias de teleósteos (Parabrotulidae, Aphyonidae, Goodeidae y Embiotocidae). La trofotenia se desarrolla, en todos los goodeidos, siendo muy reducida en *Ateniobius toweri*, en un parabrotulido, en dos géneros de brotulidos, *Grammonus* (= *Oligopus*) y *Microbrotula* y en el embiotócido *Rhacochilus* (Wourms, 2005). En goodeidos, cuando el vitelo se agota, la trofotenia se desarrolla y se vasculariza. Su vascularización está

sincronizada con el mayor intercambio materno-fetal (Turner, 1940). En *Goodea atripinnis* se desarrolla la placenta trofoténial (Turner, 1937; Lombardi y Wourms, 1992; Schindler y Hamlett, 1993).

La morfología de la trofotenia es específica para cada género y es un carácter usado en sistemática de goodeidos (Hubbs y Turner, 1939; Hollenberg y Wourms, 1994). Trofotenia, significa listón de alimentación (Turner, 1937; Wourms, 2005), son membranas que se extienden desde el intestino posterior embrionario hacia la cavidad ovárica (Lombardi y Wourms, 1988; Wourms, 2005). La trofotenia consiste de un epitelio simple absorbente, con microvellosidades que rodea un eje de tejido conectivo laxo vascularizado (Wourms, 1981; Lombardi y Wourms, 1988). Las células epiteliales varían en altura, van desde planas hasta columnares dependiendo de la fase de desarrollo embrionario y de la región del proceso trofoténial. El tejido conectivo contiene capilares, fibroblastos y algunos elementos fibrilares y está diferenciado en una capa de tejido esponjoso en la parte superior y una capa densa adyacente a la membrana basal (Hollenberg y Wourms, 1994; DeMarais, 2010). La formación de la trofotenia descrita en *Characodon eiseni* (Mendoza, 1965), *Ameca splendens* y *Goodea atripinnis* (Lombardi y Wourms, 1988) se inicia con el desarrollo de yemas perianales.

En los goodeidos se reconocen dos morfotipos de trofotenia: en roseta y en listón (Turner, 1937; Lombardi y Wourms, 1985b; Hollenberg y Wourms, 1994) (Esquema 2). La trofotenia en roseta, llamada así por su apariencia externa caracteriza a los géneros *Allotoca*, *Goodea*, *Neoophorus* y *Xenoophorus*. La trofotenia en roseta está formada por prolongaciones cortas, planas muy irregulares en tamaño, forma y lobulación secundaria, radiando a partir de un plano desde todas las direcciones del ano. La trofotenia en listón se presenta en los géneros *Allophorus*, *Ameca*, *Chapalichthys*, *Characodon*, *Girardinichthys*, *Hubbsina*, *Ilyodon*, *Skiffia*, *Xenotoca* y *Zoogoneticus*

(Lombardi y Wourms, 1988). La trofotenia en listón está formada por delgados procesos alargados que en algunas especies exceden la longitud total del embrión. El número de prolongaciones trofoteniales es variable, aún dentro de la misma especie. Fisiológicamente, la trofotenia en roseta solamente absorbe moléculas pequeñas (monosacáridos y aminoácidos), en tanto que la trofotenia en listón absorbe también moléculas grandes (polisacáridos y proteínas) ya que sus células epiteliales poseen un aparato endocitótico bien desarrollado. Con base en lo anterior, la trofotenia tipo roseta es considerada primitiva, mientras que la de tipo listón es derivada (Wourms, 2005).



Esquema 2. A) Trofotenia tipo listón de *Allophorus robustus*. Barra= 1mm. B) Trofotenia tipo roseta de *Goodea atripinnis*. Barra= 1mm. Tomado de Turner (1937).

Por muchos años, *Ataeniobius toweri* fue considerado el único goodeido cuyos embriones carecían de trofotenia. Recientemente, Wourms (2005) describió en embriones de *A. toweri* de 13 mm de longitud, una trofotenia rudimentaria formada por tres estructuras semiesféricas que rodean el ano y cuyas células tienen microvellosidades. Sin embargo, estas estructuras no experimentan crecimiento como ocurre en las trofotenias en roseta y en listón. Debido a estas características Wourms (2000, 2005); Wourms y Kruger (2002) consideran a esta trofotenia como un estado inicial en el desarrollo y evolución de la placenta trofotenia en teleósteos.

Hubbs y Turner (1939) describen la trofotenia de *Goodea atripinnis* como tipo roseta. Presenta de 8 a 10 lóbulos trofoteniales, cortos e irregulares. El epitelio de absorción es cuboidal o columnar simple con microvellosidades en su borde apical, es continuo en su región proximal con el epitelio de absorción que reviste al ano y limita un centro de tejido conectivo laxo altamente vascularizado (Hollenberg y Wourms, 1994, 1995; Kokala *et al.*, 1992). El resto del lóbulo trofotencial es epitelio escamoso epidérmico, continuo con la epidermis de la región ventral del cuerpo del pez. El denso borde en cepillo, abundantes mitocondrias y vesículas basales, sugieren un epitelio de transporte en el cual los nutrientes son absorbidos, empaquetados y exportados para su circulación. Por debajo del epitelio se observan capilares (Hollenberg y Wourms, 1994).

2.5. ASPECTOS GENERALES DE LA FAMILIA GOODEIDAE

La familia Goodeidae está conformada por 20 géneros y 44 especies dulceacuícolas, divididas en dos subfamilias, Empetrichthynae y Goodeinae (Parenti, 1981; Webb *et al.*, 2004; Doadrio y Domínguez-Domínguez *et al.*, 2004). Los Empetrichthynae se distribuyen en el suroeste de los Estados Unidos, contienen 4 especies distribuidas en 2 géneros, *Crenichthys* (*Crenichthys baileyi* y *Crenichthys nevadae*) y *Empetrichthys* (*Empetrichthys latos* y *Empetrichthys merriami*) (Parenti, 1981), presentan fertilización externa, son ovíparos, lecitotróficos y no desarrollan trofotenia. Mientras que los Goodeinae, son endémicos de la Meseta Central de México, donde se registra el mayor número de especies, extendiéndose hacia el sur a la Cuenca del Río Balsas por el Pacífico y hasta la del Río Pánuco por el Golfo de México, incluye 18 géneros y 40 especies (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005a,b). Las especies de esta subfamilia presentan fertilización interna, son vivíparas, matrotóxicas y desarrollan trofotenia (Miller y Fitzimons, 1971; Parenti, 1981; Wourms, 1981, 2005).

2.6. CARACTERÍSTICAS DE *Goodea atripinnis*

Goodea atripinnis Jordan, 1880, pertenece a la subfamilia Goodeinae, familia Goodeidae, orden Ciprinodontiformes, clase Actinopterygios. Es conocida localmente en la zona tarasca con el nombre común de “mojarrita”, “tiro” ó “chehua”. Su cuerpo es alargado y comprimido lateralmente; tiene cabeza ancha, cónica y corta; ojos grandes y muy separados, boca pequeña provista de dientes bífidos. Es de color verde olivo oscuro uniforme. Se alimentan de algas verdes filamentosas y de fauna asociada a éstas como microcrustáceos, moluscos y gusanos (Torres-Orozco, 1991). Es una especie vivípara que presenta dimorfismo sexual, los machos miden 66 mm de longitud total (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005b) y modifican los primeros 5 a 7 radios de la aleta anal formando el gonopodio que permite la transferencia de esperma a la hembra. El gonopodio consiste en una masa muscular piriforme que contiene el conducto urogenital; su extremo distal se sitúa entre el ano y la aleta anal. Durante el apareamiento, mediante contracciones musculares del gonopodio deposita los espermatozoides en el gonoporo femenino (Wourms, 1981). Los testículos se fusionan en su tercio cefálico (Kobelkowsky, 2005). Las hembras son más oscuras de color. Su talla es mayor, 83 mm de longitud total (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005b). Los ovarios se fusionan formando uno solo que conserva el septo intraovárico completo, lo que significa que va desde la pared dorsal hasta la ventral (Kobelkowsky, 2005). El septo es muy plegado y tiene tejido ovífero (Hubbs y Turner, 1939; Álvarez del Villar, 1970; Barragán y Magallón, 1994).

Goodea atripinnis, se encuentra ampliamente distribuida en cuerpos de agua de la vertiente del Pacífico de México Central. Se encuentra a lo largo de la cuenca Lerma-Santiago, incluyendo los lagos Chapala y Zacapu, en las cuencas endorreicas de Zirahuén, Cuitzeo, Pátzcuaro, en el afluente Cotija de la cuenca del Balsas en Michoacán, en las cuencas de Armería superior y Río Ameca en Jalisco, en la cuenca endorreica del valle de México (introducida) y en numerosos

remanentes aislados (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005a, b). Comparte el hábitat con otros goodeidos como *Xenotoca variata* y *Skiffia bilineata*, y con especies de otras familias de teleósteos nativas e introducidas como *Cyprinus carpio*, *Carassius auratus* y *Tilapia mossambica* (Soto Galera, 1989). Habita tanto sistemas lóticos como lénticos de fondos lodosos, cenagosos, pedregosos y ricos en vegetación acuática sumergida o flotante y emergente. Se encuentra en aguas lacustres poco profundas templadas o semicálidas (Tórres-Orozco, 1991).

Las especies de la familia Goodeidae carecen de importancia económica porque la gran mayoría son de tamaño pequeño. Sin embargo, estos peces tienen gran aceptación como alimento por parte de los pobladores locales por el sabor agradable de su carne. También se emplea como alimento fresco para ganado porcino y vacuno (Medina, 1997) ó bien como pescado seco en la elaboración de harina para complementar la dieta de ganado porcino y avícola, al integrarla en la producción de alimentos balanceados (Barragán y Magallón, 1994). Por su fácil adaptación y aclimatación, se emplea como especie de ornato por acuarófilos. En la actualidad, el interés por especies de la familia Goodeidae como peces de ornato se refleja en la existencia de siete organizaciones de acuaristas en países como Estados Unidos y Canadá en Norteamérica y Noruega, Suecia, Dinamarca, Alemania, Suiza, Inglaterra, Francia, Finlandia, Holanda y Checoslovaquia en Europa. En México, existe un programa de conservación de esta familia, que se desarrolla en el Laboratorio de Biología Acuática, de la Facultad de Biología en la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo en la ciudad de Morelia, Michoacán. En este sitio se tienen representadas todas las especies de la familia y son mantenidas en cautiverio y protegidas con fines científicos y para prevenir su extinción; a largo plazo se pretende identificar y proponer soluciones a los problemas ambientales en los hábitats que estas especies ocupan así como contribuir al repoblamiento de los habitats (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005a).

2.7. ÁREA DE ESTUDIO

Las zonas lacustres de Michoacán geológicamente están relacionadas con una serie de eventos tectónicos relativamente recientes asociados con fenómenos volcánicos. Algunas de ellas han evolucionado desde la creación de las cuencas lacustres, pasando por su relleno, hasta su desecación actual, ejemplos de esta evolución se observan en los lagos de Zacapu y Cuitzeo (INEGI, 1985; CONABIO, 1998).

El lago Cuitzeo se encuentra en la Región Hidrológica No. 12 (INEGI, 1985), forma parte de la gran cuenca Lerma-Chapala-Santiago entre los estados de Michoacán y Guanajuato, en el límite sur de la Altiplanicie Mexicana y al norte de la cordillera Neovolcánica. Está ubicado al norte del estado de Michoacán. Abarca parte de los municipios de Huandacareo, Chucándiro, Copándaro, Cuitzeo, Santa Ana Maya, Zinapécuaro y Alvaro Obregón y al sur del estado de Guanajuato en el municipio de Acámbaro entre las coordenadas $20^{\circ} 04' 34''$ - $19^{\circ} 53' 15''$ latitud norte y $101^{\circ} 19' 34''$ - $100^{\circ} 50' 20''$ longitud oeste, a una altitud de 1820 msnm, con una superficie aproximada de 35000 Has. El lago de Cuitzeo presenta una forma alargada que va de este a oeste con una longitud máxima de 50 Km y una amplitud máxima de 12 Km y mínima de 4 Km. La parte central del lago está cruzada de sur a norte por la carretera federal número 43, dividiendo al lago en dos vasos este y oeste (Fig.1, obtenida de: <http://www.travelbymexico.com/estados/michoacan>).

El lago de Cuitzeo se encuentra rodeado por varios cerros. En la región sureste de Cuitzeo se localizan pequeños manantiales termales de aguas salinas, hidratos de sosa y exhalaciones de hidrógeno sulfurado. El lago presenta una gran extensión superficial y poca profundidad, lo cual ha variado a través de los años. En 1946 tenía una superficie de 1260 Km^2 y una profundidad promedio de 3 a 4 m; para 1969 su extensión aproximada era de 384 Km^2 y una profundidad promedio de 2.5 m. Hacia los años 1976 y 1977, citan una superficie de 420 Km^2 con una profundidad promedio de

0.9 m, entre 1979 y 1981 registran una superficie de 420 Km² y una profundidad promedio de 0.67 m. Actualmente en la época de lluvias el lago de Cuitzeo presenta niveles que no sobrepasan 1 m de altura (INEGI, 1985; Arredondo Figueroa y Aguilar-Díaz, 1978).

Cuitzeo es un lago originalmente endorreico, pero actualmente se comunica con la laguna de Yuriria por medio de canales, que finalmente desembocan al río Lerma. Sin embargo, no deja de considerarse que el origen de su formación es debido a su estructura de cuencas cerradas, modificada por la apertura de dichos canales (INEGI, 1985).

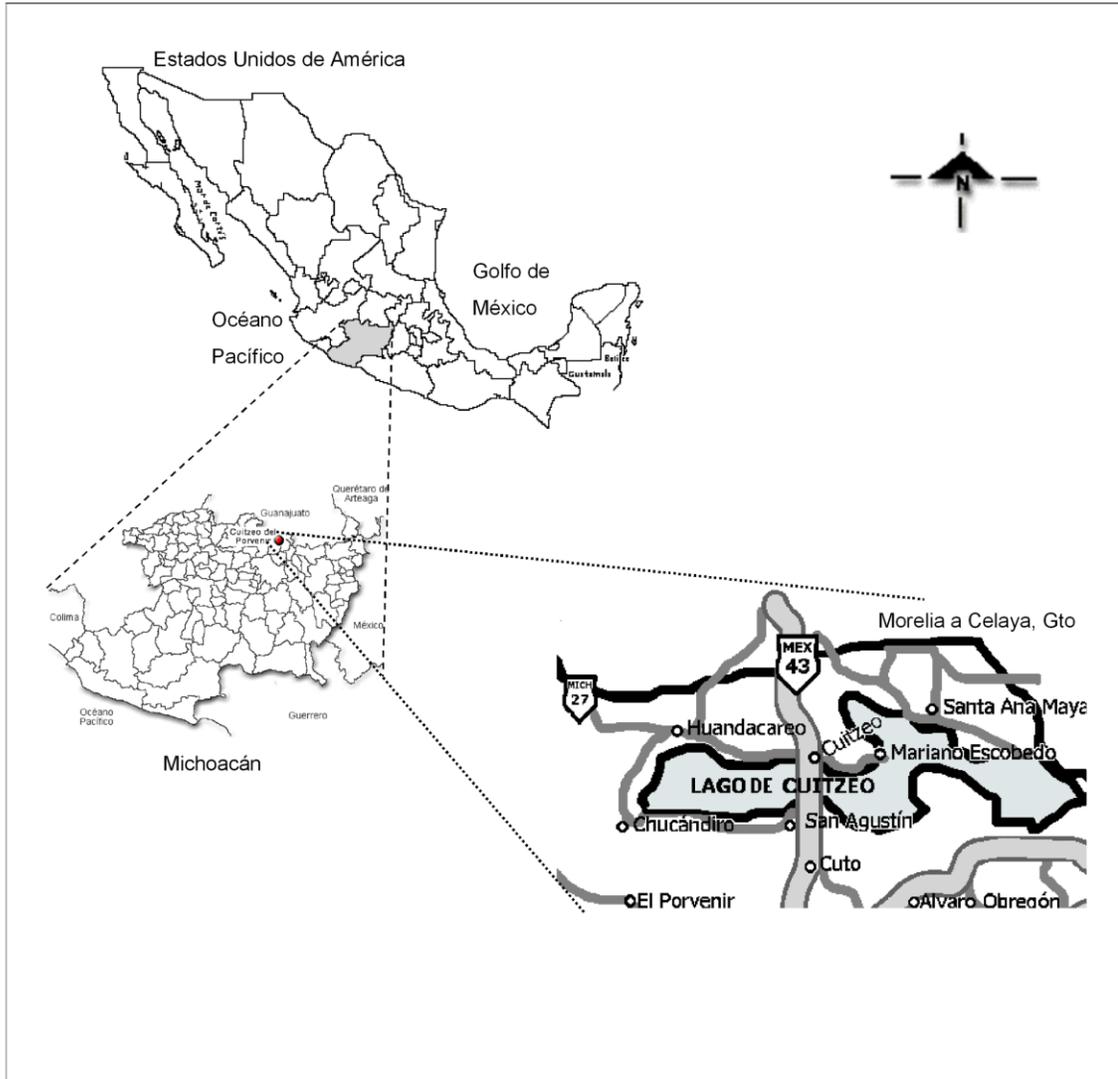


Figura 1. Ubicación del Lago de Cuitzeo en el Estado de Michoacán, México.

3. JUSTIFICACIÓN

Los teleósteos vivíparos de la subfamilia Goodeinae endémicos de los cuerpos de agua dulce de la Mesa Central Mexicana, son un conjunto de especies de gran relevancia desde el punto de vista evolutivo por las características de su biología reproductora. El proceso reproductor de esta subfamilia reúne aspectos de enorme importancia en el desarrollo de la viviparidad en teleósteos como son la fertilización interna, la gestación intraovárica de tipo intraluminal y su matrotrofia en diferentes niveles con el desarrollo de trofotenias. El conjunto de adaptaciones a la viviparidad que presentan los goodeidos, han sido consideradas como el grado más elevado de viviparidad en teleósteos (Wourms, 2005). Los aspectos antes mencionados ubican a las especies de goodeidos como excelentes modelos para el estudio de la viviparidad y de la diversidad de patrones tróficos en teleósteos vivíparos. Sin embargo, a excepción de la trofotenia son escasos los estudios que describen las características estructurales y fisiológicas de otros órganos que en conjunto con la trofotenia están relacionados con la nutrición embrionaria como son el saco vitelino, el epitelio de las aletas y el epitelio del intestino en donde, además de la absorción de embriotrofo, pueden ocurrir ovofagia y adelfofagia.

A pesar de que los goodeidos vivíparos son especies matrotroficas y de su enorme significado en el conocimiento de la evolución de la viviparidad en peces y en el resto de los vertebrados, ninguna especie de goodeido ha sido estudiada integrando las diversas formas de nutrición embrionaria, solo se cuenta con descripciones parciales. Por lo anterior, se ha seleccionado a *Goodea atripinnis* como especie modelo para la identificación y descripción del conjunto de órganos que toman parte en la nutrición embrionaria a lo largo de la gestación, lo que permitirá contribuir a una mejor comprensión e interpretación de aspectos esenciales de su adaptación a la viviparidad.

4. OBJETIVOS

GENERAL

Identificar y describir la estructura histológica de los órganos que intervienen en la nutrición embrionaria del teleosteo vivíparo *Goodea atripinnis* durante la gestación.

PARTICULARES

- ❖ Describir las características histológicas del saco vitelino.
- ❖ Describir las características histológicas del epitelio de las aletas.
- ❖ Describir las características histológicas del epitelio intestinal embrionario, en sus regiones anterior y posterior.
- ❖ Comparar las características histológicas del epitelio trofotencial y de la región posterior del intestino.
- ❖ Definir si ocurre ovofagia y adelfofagia.

5. METODOLOGÍA

En el Lago de Cuitzeo, Michoacán, México (Fig. 2A) se colectaron 24 hembras adultas de la especie *Goodea atripinnis* de 83 a 99 mm de longitud total, correspondientes a la talla adulta descrita para esta especie por Domínguez-Domínguez et al., (2005b). Se colectaron 6 ejemplares en cada una de las estaciones del año. El sexado se efectuó tomando en cuenta las características morfológicas de la aleta anal, la talla y el color de los especímenes (Fig. 2B). Se llevó a cabo el registro de la longitud total corporal (Lt), longitud patrón (Lp) y peso total (Wt). Los ejemplares fueron sacrificados realizando una punción en la parte posterior de la cabeza y se disecaron realizando un corte longitudinal ventral; se extrajo el ovario y se obtuvo su peso total del mismo. Se determinaron los estadios de gestación, utilizando la clasificación realizada en el goodeido *Allophorus robustus* propuesta por Acosta Santoscoy (1997), en gestación temprana (estadios 1-5), gestación intermedia (estadios 6-8) y gestación avanzada (estadios 9-12).

Los ovarios se fijaron en Bouin, durante un tiempo mínimo de 12 horas, con el propósito de conservar sus características estructurales para su procesamiento mediante la técnica histológica. Posteriormente, los ovarios se deshidrataron en alcoholes graduales (50°, 70°, 80°, 96° y 100°). Se aclararon en alcohol absoluto/xilol 1:1, y xilol. Se incluyeron en paraplast con punto de fusión 56-58°C, realizando los siguientes cambios de media hora cada uno: un cambio en paraplast/xilol 1:1, dos cambios en paraplast. Se colocaron en cajas con paraplast, dejándose enfriar a temperatura ambiente. Se realizaron cortes transversales y longitudinales de 5 µm de grosor en un microtomo de rotación American Optical modelo 820. Los cortes se tiñeron con las técnicas de hematoxilina-eosina (H-E), tricrómica de Masson, tricrómica de Mallory, ácido periódico-schiff (PAS) y azul alciano y se montaron con bálsamo de Canadá.

Se procedió a la observación y descripción al microscopio de las siguientes estructuras embrionarias: saco vitelino, epitelio de las aletas, epitelio del intestino y trofotenia, así como de las características de los contenidos intestinales para definir la ocurrencia de procesos como ovofagia y adelfofagia.

Utilizando el programa Image-Pro Express, se realizaron las siguientes mediciones (n= 20), en un mínimo de cuatro ejemplares: en crías en gestación temprana, el diámetro del saco vitelino; en crías en gestación avanzada, altura de los epitelios del intestino en sus regiones anterior y posterior, altura del epitelio trofotencial y del epitelio de las aletas.

Se tomaron fotomicrografías en un fotomicroscopio Zeiss III, con película para impresiones en color Fuji 100 ASA y en cámara digital Olympus C-5050 ZOOM, adaptada a microscopio óptico Olympus CX31 y a microscopio estereoscópico Olympus SZ61.

6. RESULTADOS

Las 6 hembras colectadas durante invierno fueron no gestantes (Fig. 2D1) y las 18 hembras colectadas durante primavera, verano y otoño fueron gestantes. Cuatro hembras gestantes correspondientes a primavera presentaron gestación temprana (neurulación, estadios: 4 y 5) (Fig. 2C1,D2,D3). Las 14 hembras restantes presentaron gestación avanzada y correspondieron a verano y otoño (pigmentación en la retina, estadios: 9-12) (Fig. 2C2,D4,D5)

Las observaciones macroscópica y microscópica de los ovarios no gestantes y gestantes de *G. atripinnis* mostraron las siguientes características morfológicas:

6.1. Estructura macroscópica del ovario.

El ovario de *G. atripinnis* es un solo órgano sacular, tiene forma de alargada y se encuentra dentro de la cavidad del cuerpo en posición dorsal y suspendido por el mesovario. En su región caudal, el ovario se comunica al exterior a través del gonoporo mediante un corto gonoducto. El peso registrado para los ovarios no gestantes fluctuó en un intervalo de 0.05-0.26gr., en gestación temprana de 0.50-1.20gr. y en gestación avanzada de 1.2-2.6gr.

El porcentaje que ocupa el ovario dentro de la cavidad abdominal de la hembra, varía de acuerdo con el estado de gestación, llegando a ocupar más del 70% de esta cavidad en gestación avanzada (Fig. 2C1,C2).

6.2. Estructura microscópica del ovario.

La estructura histológica del ovario de *Goodea atripinnis*, del interior al exterior, está integrada por las siguientes capas: mucosa (epitelio luminal y estroma), músculo liso y serosa. La mucosa forma pliegues llamados pliegues ováricos que se proyectan al lumen ovárico y constan de elementos

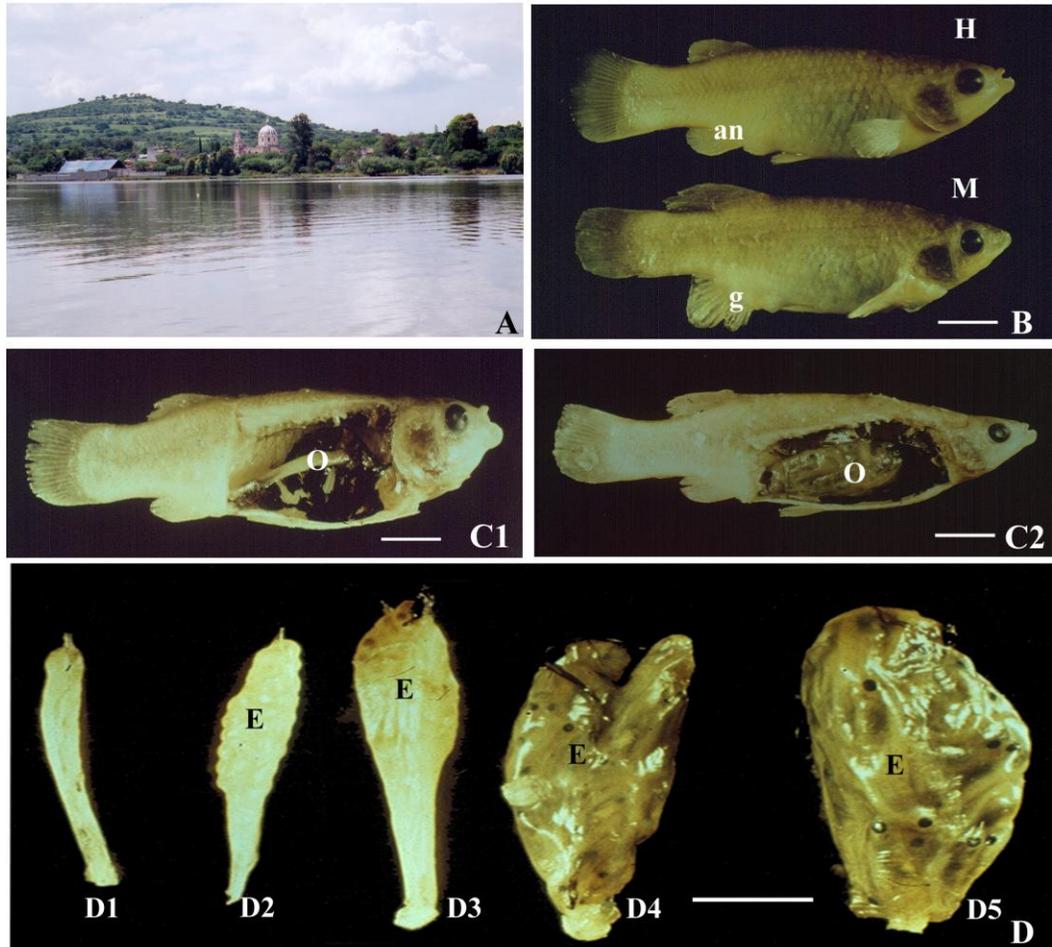


Figura 2. Area de estudio, especímenes y ovario de *Goodea atripinnis*. A. Lago de Cuitzeo, Municipio de San Agustín del Pulque, Morelia, Mich. B. Hembra (H) y macho (M). Hembra, con la aleta anal (an) redondeada; macho con gonopodio (g). C1. Hembra gestante temprana, ovario (O); C2. Hembra gestante avanzada, ovario (O). D. Ovarios en diferentes etapas de gestación. D1. no gestante, D2, D3. gestantes tempranos, D4, D5. gestantes avanzados. En ovarios gestantes, se observan embriones (E) a través de la pared del ovario. B, C: Barra= 13 mm, D: Barra= 12 mm.

somáticos epiteliales como células prefoliculares, foliculares y de elementos germinales como ovogonias y ovocitos primarios. El estroma subyacente al epitelio luminal, está formado por tejido conectivo laxo con vasos sanguíneos. Entre el estroma se localizan ovocitos rodeados por una capa de células foliculares integrando los folículos ováricos, en diversos estados de desarrollo. Adyacente al estroma se encuentra el músculo liso en disposición circular y longitudinal. En la periferia está la capa serosa que rodea la pared del ovario y contiene melanocitos dispersos. Internamente el ovario presenta un septo que lo divide en sentido dorsoventral formando dos compartimentos aproximadamente iguales, derecho e izquierdo, este septo representa las paredes fusionadas de los dos ovarios (Fig. 3A,B). El septo es completo, muy plegado (Fig. 3A-C), formado de tejido conectivo vascularizado, con algunos haces de músculo liso y está limitado por epitelio columnar bajo. El septo también contiene tejido germinal con folículos en diversos estadios de gestación (Figs. 3A-C).

En el lumen del ovario gestante se observaron embriones en el mismo estadio de gestación, temprana, en etapa de néurula durante la formación del tubo neural, retina y somitas (Fig. 4C,D) y avanzado (Fig. 6A-C) distribuidos en ambos lados del ovario. En los pliegues del ovario gestante avanzado, se observaron ovocitos en previtelogénesis y vitelogénesis temprana, éstos últimos mostraron características de atresia (Fig. 6A).

6.3. Patrones tróficos.

En embriones de *G. atripinnis* con gestación intraovárica e intraluminal, se identificó el desarrollo de diferentes estructuras que se relacionaron con patrones tróficos utilizados para la obtención de nutrientes, éstos son: trofodermia (saco vitelino, pliegue de las aletas y epitelio del intestino), ovofagia-adelfofagia y trofotenia.

6.3.1. Trofodermia

6.3.1.1. Saco vitelino.

El porcentaje que ocupa el ovario dentro de la cavidad corporal de la hembra de *Goodea atripinnis* en condición gestante temprana, es de aproximadamente el 20% (Fig. 4A). En el ovario se observaron embriones en desarrollo siendo evidente la formación de la retina (Fig. 4B).

El saco vitelino se localiza en posición ventral al embrión y contiene el vitelo generado durante el proceso de ovogénesis. Esta estructura es de forma esférica y rodea externamente al vitelo (Fig. 4C,D) y está ampliamente vascularizado (Fig. 4E-F). Al inicio de la gestación, el saco vitelino tiene un diámetro promedio de 0.8 mm. El vitelo contenido en el saco vitelino es fluido y muestra intensa acidofila. Esta estructura se observó en embriones hasta la neurulación y formación de somitas (estadios: 4 y 5) (Fig. 4C,D). El saco vitelino consiste de tejido conectivo con vasos sanguíneos y epitelio escamoso simple (Fig. 4. E,F). Posteriormente, al final de la gestación temprana (Fig. 5A,B) (estadio 5), el saco vitelino se reduce y desaparece. Al finalizar este estadio, la trofotenia inició su formación y solamente se observaron restos del vitelo localizados tanto en el interior del intestino posterior (Fig. 5B) como en la periferia del mismo (Fig. 5C,D).

6.3.1.2. Pliegue de las aletas.

Este pliegue se extiende en la región media del cuerpo, desde la aleta dorsal hasta la aleta anal y se dispone de manera continua (Fig. 7A-C). Los pliegues de las aletas se observaron en embriones en gestación intermedia (estadios 6-8), cuando el saco vitelino había sido reabsorbido totalmente y la trofotenia estaba presente (Fig. 7A,C); y en gestación avanzada (Fig. 7E) (estadios 9-12) correspondientes a la pigmentación de las vesículas ópticas. La altura del pliegue de las aletas aumenta durante los estadios 7 y 8 de gestación y muestra en el pliegue de la aleta dorsal una altura promedio de 67.9 μ m; mientras que en la aleta ventral la altura promedio fue de 116.8 μ m. Durante

los estadios 9-12 se observó un incremento en la altura del epitelio, alcanzando una altura promedio de 101.4 μ m, mientras que el pliegue ventral mostró una altura promedio de 146.1 μ m. Histológicamente, el pliegue está formado por epitelio escamoso, similar al que limita el exterior del cuerpo (Fig. 7G). Subyacente a las células epiteliales se localiza el estroma que contiene una estructura interna formada por trabéculas con amplios espacios llamados aereolas (Figs. 7F,G). Las trabéculas contienen vasos sanguíneos, tejido conectivo laxo y queratina (Fig. 7H).

6.3.1.3. Intestino.

El intestino de las crías de *G. atripinnis* en gestación avanzada (estadios 9-12), está dividido en dos regiones: anterior y posterior, de acuerdo a sus características morfológicas (Fig. 8A,B,9A). La mucosa de la región anterior muestra pliegues largos y delgados que alcanzan una altura promedio de 93.7 μ m (Figs. 8A-F,9A), en tanto que en la región posterior los pliegues son bajos y gruesos con una altura promedio de 41.8 μ m (Fig. 8A,B,9A-E). La pared del intestino, tanto en su región anterior como posterior, está integrada por la mucosa formada por epitelio, cuyas células son los enterocitos, y tejido conectivo laxo vascularizado (Fig. 8C-F,9D-F), células musculares dispuestas circularmente, y serosa limitada por epitelio escamoso. Las características morfológicas del epitelio de la mucosa varían en cada una de estas dos regiones (Fig. 9A).

El epitelio de la región anterior tiene una altura promedio de 18.5 μ m y está formado por células columnares con núcleos basales, entre estas células se localizan algunas células caliciformes PAS positivas lo que permite identificarlas como células secretoras (Fig. 8D,F).

El epitelio de la región posterior es columnar (Fig. 9D,F), su altura es mayor al de la región anterior, alcanzando un promedio de 33.8 μ m. En el borde apical de las células epiteliales se observaron abundantes microvellosidades (Fig. 9D,E). Los enterocitos de esta región mostraron en

su citoplasma abundantes glóbulos con contenidos similares al vitelo de los ovocitos observados en la luz, así como partículas de vitelo en contacto con la superficie apical del epitelio (Figs. 10A-E).

6.3.2. Ovocifagia-adelfofagia

En embriones a término, en la luz de la región posterior del intestino, se observaron contenidos en una masa amorfa (Fig. 8C-E,10A,B), con fibras y gránulos (Fig. 11A-C,12A-F). Por las características de tinción de estos contenidos con las técnicas de hematoxilina-eosina y PAS (Fig. 12C-F), algunos contenidos intestinales son semejantes al vitelo de los ovocitos observados en el ovario, los que pueden corresponder a ovocitos en proceso de digestión (ovocifagia) (Fig. 8D,E,10A,B); y otros son semejantes a tejidos embrionarios en desintegración (adelfofagia) que pudieran corresponder, por sus características morfológicas, a fibras musculares y de colágena, puestas en evidencia con las técnicas tricrómicas (Fig. 11A-C). El material fibroso fué abundante y se observó dispuesto en varias capas concéntricas (Fig. 11B,12A,C-F). También se observaron contenidos similares a células sanguíneas parcialmente desintegradas (Fig. 12B).

6.3.3. Trofotenia.

Los embriones de *G. atripinnis* desarrollan trofotenia de tipo roseta (Fig. 13A-D). Macroscópicamente, son prolongaciones cortas, lobuladas, plegadas, irregulares en talla y forma, que se extienden desde el ano hacia el exterior del cuerpo en todas direcciones (Fig. 5A,B,13D,14A,B). En consecuencia, las prolongaciones trofoteniales se extienden en el lumen ovárico quedando rodeadas por el embriotrofo.

A nivel histológico, las prolongaciones trofoteniales están rodeadas por epitelio y tejido conectivo subyacente muy laxo y vascularizado (Fig. 14D,E). El epitelio varía en los márgenes dorsal y ventral de la prolongación trofotencial. El epitelio de la región dorsal trofotencial está formado por células escamosas ó cúbicas (Fig. 14D,E). Este epitelio es similar al de la epidermis

embrionaria, con la cual se continúa. El epitelio de la región ventral trofotencial es columnar alto con núcleos esféricos, y altura promedio de $31.2\mu\text{m}$ (Fig. 14E,G). Este epitelio es similar al observado en el intestino posterior embrionario, desde el cual la prolongación trofotencial se continúa (Fig. 14A-C). La superficie apical de estas células está cubierta por abundantes microvellosidades (Fig. 14D,E,G). Subyacente a los epitelios de las prolongaciones trofotenciales, se observó estroma formado por tejido conectivo muy laxo (Fig. 14D-G), con vasos sanguíneos, algunos de los cuales se encuentran dispersos en la región central (Fig. 14F), pero la mayoría de ellos están dispuestos muy cerca de la base del epitelio (Fig. 14D,E,G). En algunas porciones de la trofotenia se observó el acercamiento al tejido materno en donde los epitelios trofotencial y ovárico se ponen en contacto (Fig. 15A-D).

También se observó el ovario de *G. atripinnis* durante el nacimiento de las crías. Durante este proceso, las paredes del gonoducto se observan muy laxas, muestran dilatación e hidratación y se extienden brevemente al exterior (Fig. 15E,F).

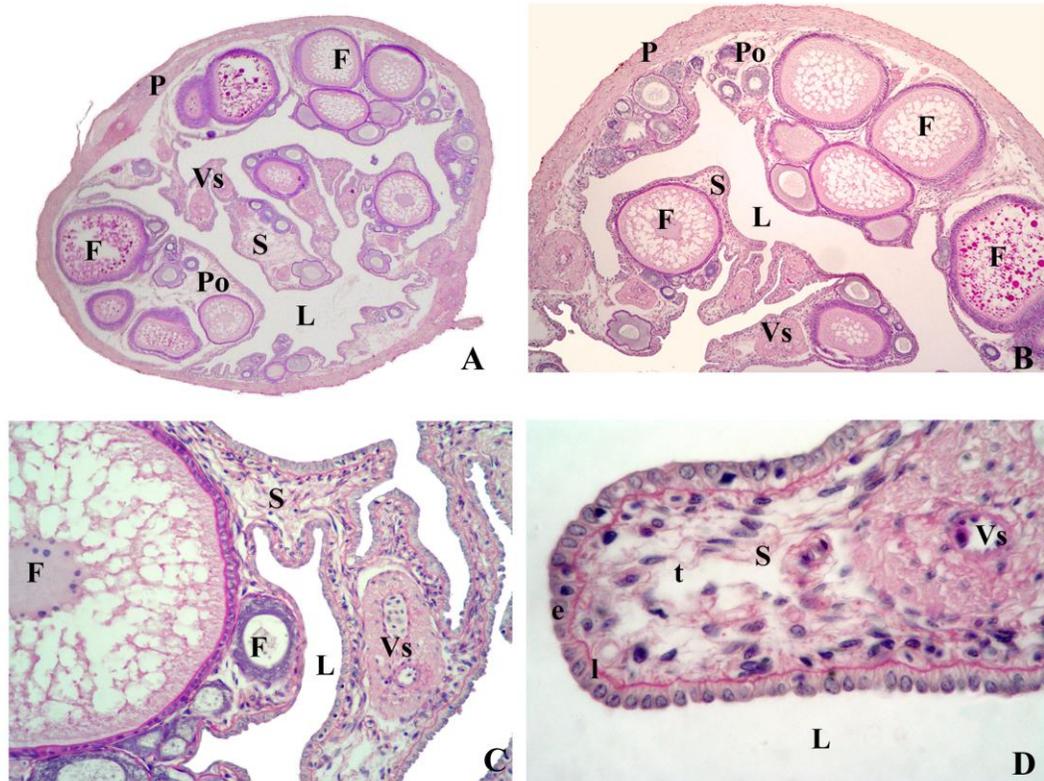


Figura 3. Ovario no gestante de *Goodea atripinnis* en cortes transversales. A,B. Pared del ovario (P), pliegues del ovario (Po) con folículos (F) en diferentes grados de maduración. A-D. En el lumen (L), se observa el septo (S) muy plegado con tejido conjuntivo laxo (t) y vasos sanguíneos (Vs). C,D. Subyacente al epitelio (e) del septo, se observa la lámina basal (l). A: H-E, 40X; B: H-E, 100X; C: PAS, 400X; D: PAS, 1000X.

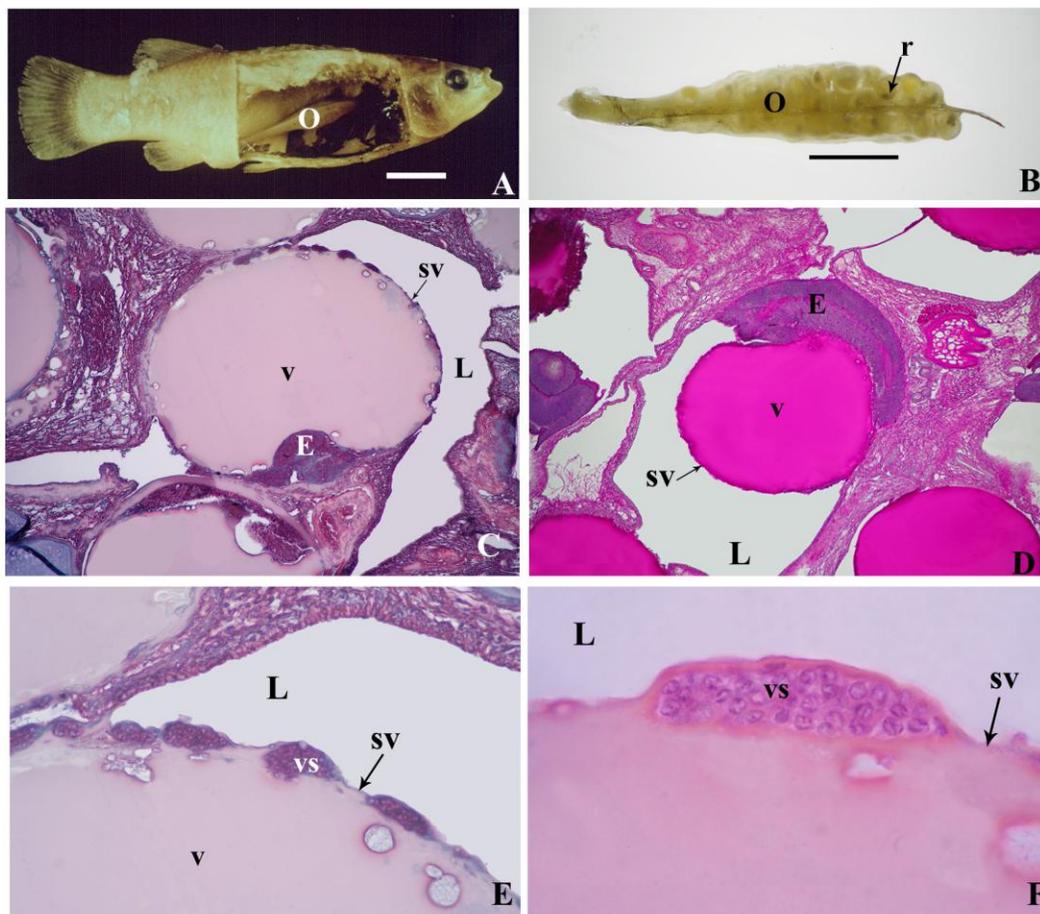


Figura 4. Ovario gestante temprano de *Goodea atripinnis* en etapa de saco vitelino. A, B. Ovario (O) con embriones durante la formación de la retina (r). C, D. Embriones (E) en etapa de néurula en el lumen (L). E, F. Detalle del saco vitelino (sv). En la periferia del vitelo (v) vasos sanguíneos (vs). A: Barra= 15mm; B: Barra= 5 mm; C: PAS, 100X; D: H-E, 100X; E: PAS, 400X; F: H-E, 1000X.

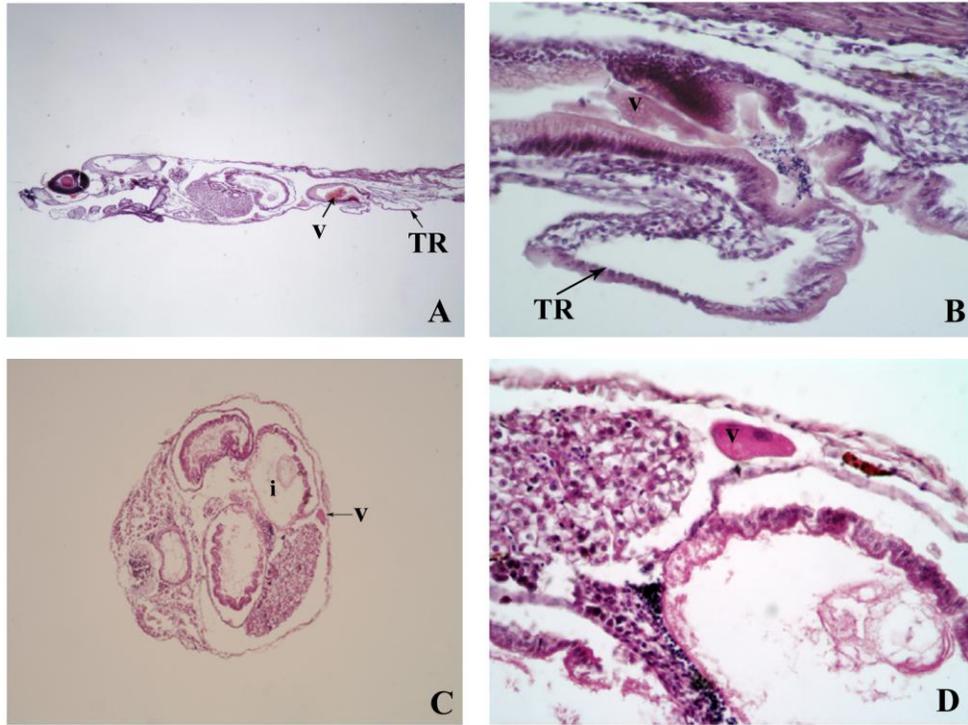
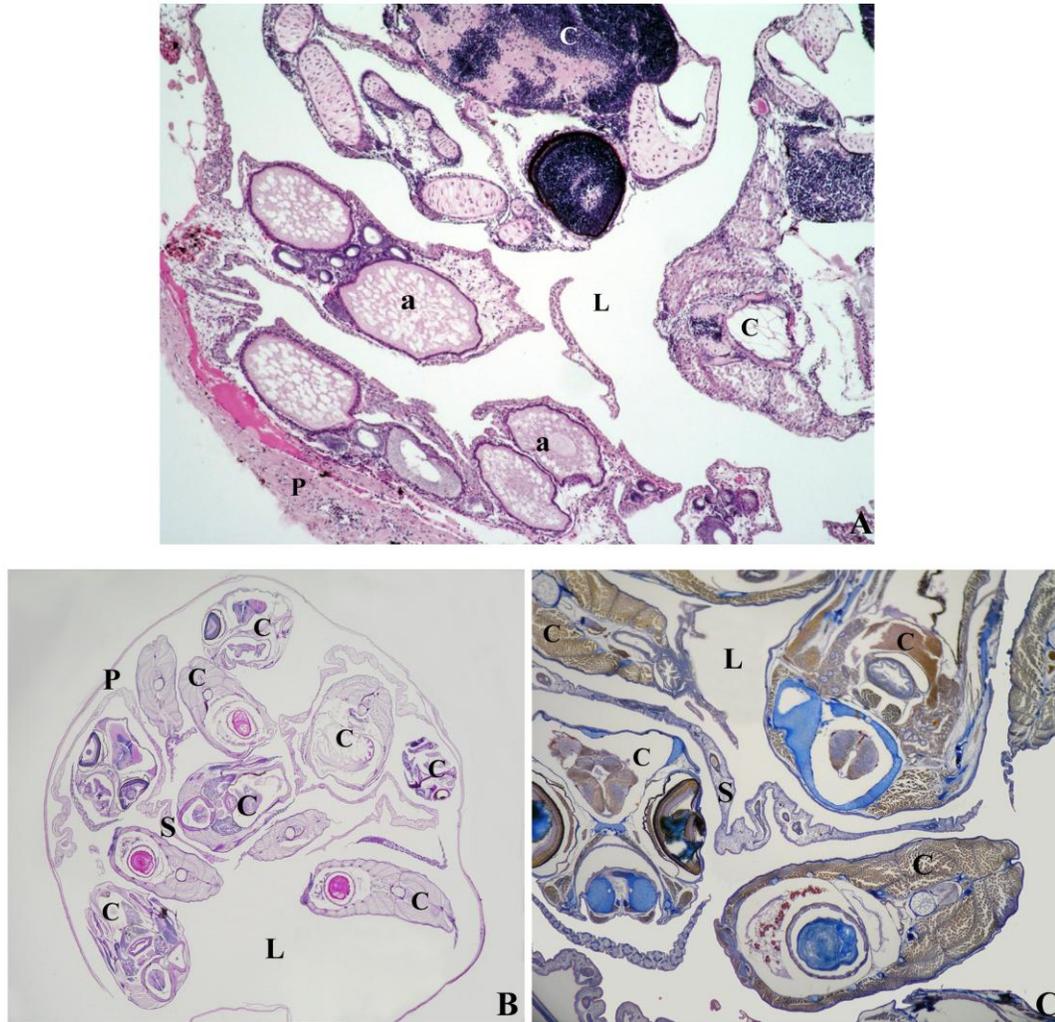


Figura 5. Cría de *Goodea atripinnis* en gestación intermedia. A, B. En corte longitudinal se observa un remanente de vitelo (v) al interior del intestino posterior (i). C,D. En corte transversal, una porción de vitelo cerca del intestino posterior (i). A,B. Trofotenia (TR). A-D: H-E; A:40X; B: 400X; C: 100X; D: 400X.



**Figura 6. Ovario en gestación avanzada de *Goodea atripinnis*. A. Corte transversal de ovario. Crías (C) en etapa avanzada de gestación y ovocitos atrésicos (a). A, B. Pared del ovario (P). A-C. En el lumen ovárico (L) y entre el septo (S) adelgazado, se observan numerosas crías (C) en etapa avanzada de gestación, seccionadas a diferentes niveles.
A: H-E, 100X; B: H-E, 20X; C: Tricrómica de Masson, 40X.**

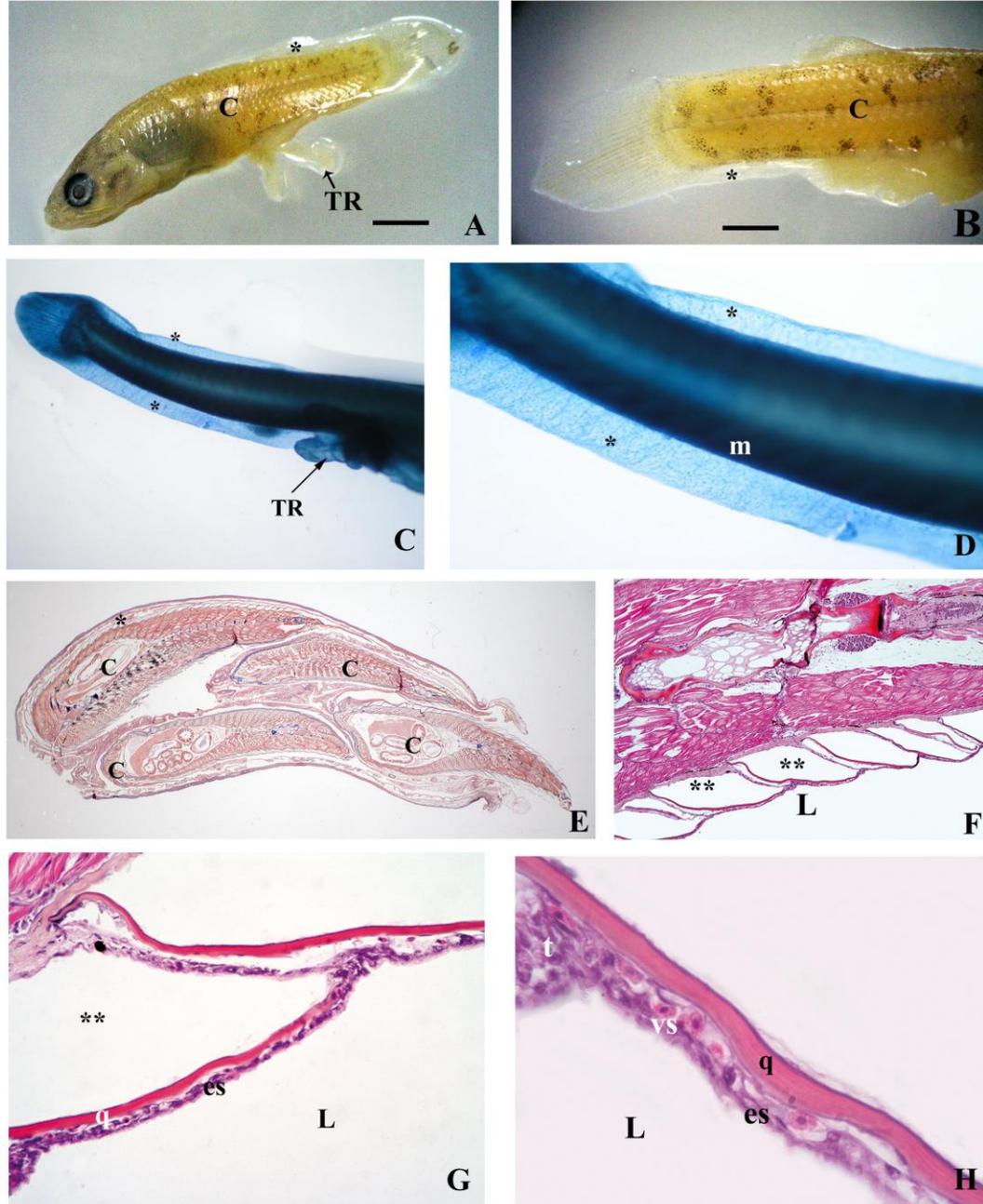


Figura 7. Pliegue de las aletas de *Goodea atripinnis*. A-D. Cría (C) a término extraída del ovario. Epitelio de las aletas (*) limitando al tejido muscular (m). La trofotenia (TR) es en forma de roseta. E. Corte longitudinal de ovario gestante avanzado. F. Estructura areolar del pliegue de las aletas con amplios espacios (**). G, H. Periferia de las areolas limitadas hacia el lumen (L) por epitelio escamoso (es). Estroma (t) con vasos sanguíneos (vs), queratina (q) adyacente al estroma. A: Barra=2.3 mm; B: Barra=10 mm; C: Azul de Metileno, 40X; D: Azul de metileno, 100X; E: Tricrómica de Masson, 8X; F: H-E, 100X; G: H-E, 400X; H: H-E, 1000X.

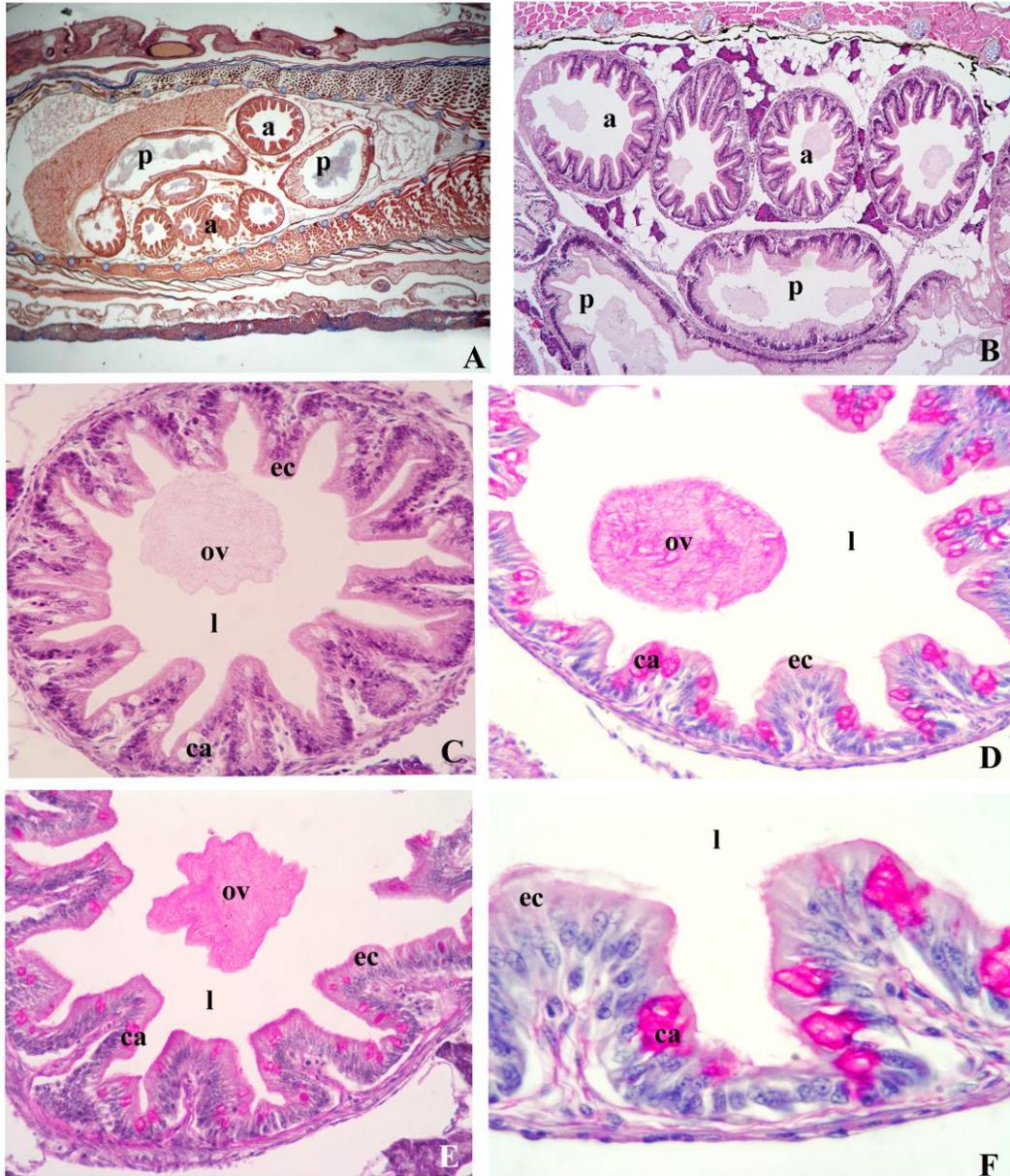


Figura 8. Intestino de crías de *Goodea atripinnis* en gestación avanzada. A, B. Regiones anterior (a) y posterior (p) del intestino en cortes longitudinales. C, D. Región anterior. Epitelio columnar (ec) con núcleos basales y entre ellas, algunas células son caliciformes (ca) PAS-positivas. A-E. En la luz (l) del intestino, una masa amorfa e irregular semejante al vitelo, indica ovofagia (ov).
 A, B: Tricrómica de Masson, A: 20X; B: 40X; C: H-E, 100X; D: Tricrómica de Mallory, 400X; E: PAS, 400X; F: Tricrómica de Mallory, 1000X.

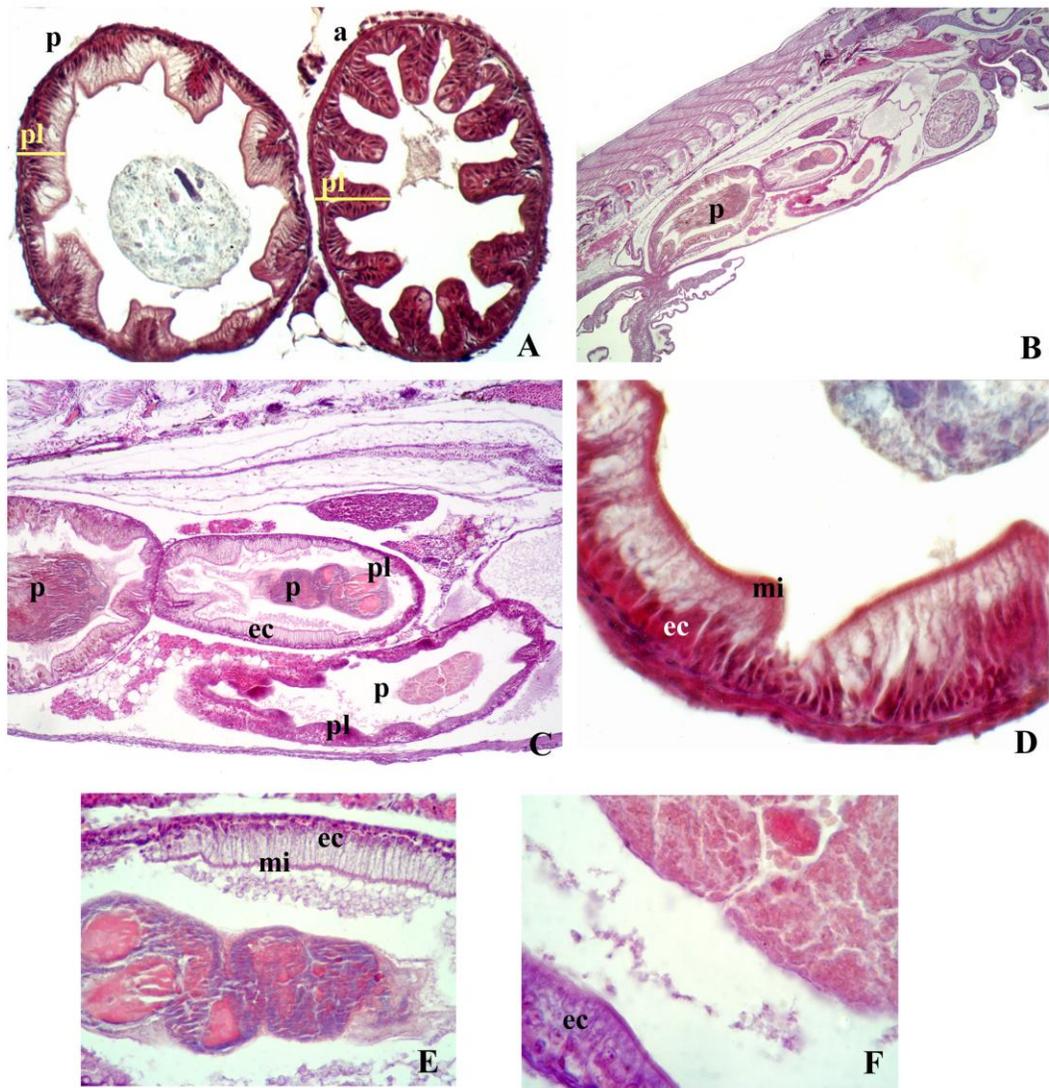


Figura 9. Intestino embrionario de *Goodea atripinnis* (ovofagia). A. Región anterior (a) con pliegues (pl) abundantes y largos, y posterior (p) con pliegues (pl) escasos y cortos B. Región posterior del intestino (P) que muestra varias secciones transversales. C-F. La región posterior con epitelio columnar (ec), abundantes microvellosidades (mi) en su región apical y núcleos basales.

A: Tricrómica de Masson, 400X; B: H-E, 40X; C: H-E, 100X; D: Tricrómica de Masson, 1000X; E: H-E, 400X; F: H-E, 400X.

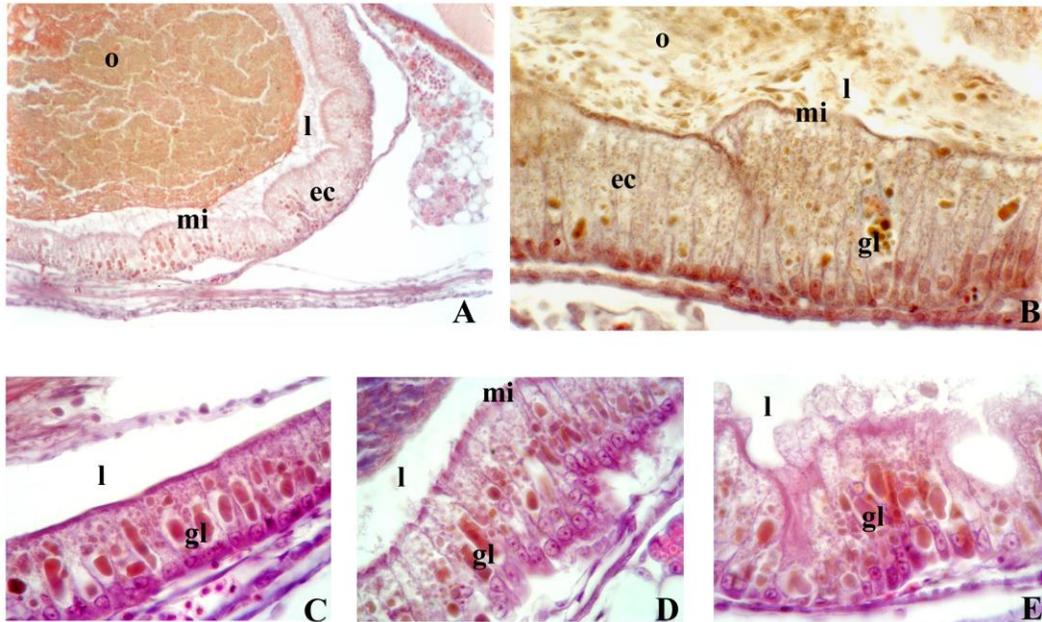


Figura 10. Región posterior del intestino embrionario de *Goodea atripinnis* (ovofagia). A,B. Epitelio columnar (ec) muy alto con abundantes microvellosidades (mi). Ovocito (o) en desintegración en la luz (l) del intestino (ovofagia). B-E. El citoplasma de los enterocitos contiene abundantes glóbulos (gl), similares al vitelo.
 A: H-E, 400X; B: H-E, 1000X; C: H-E, 400X; D, E: H-E, 1000X.

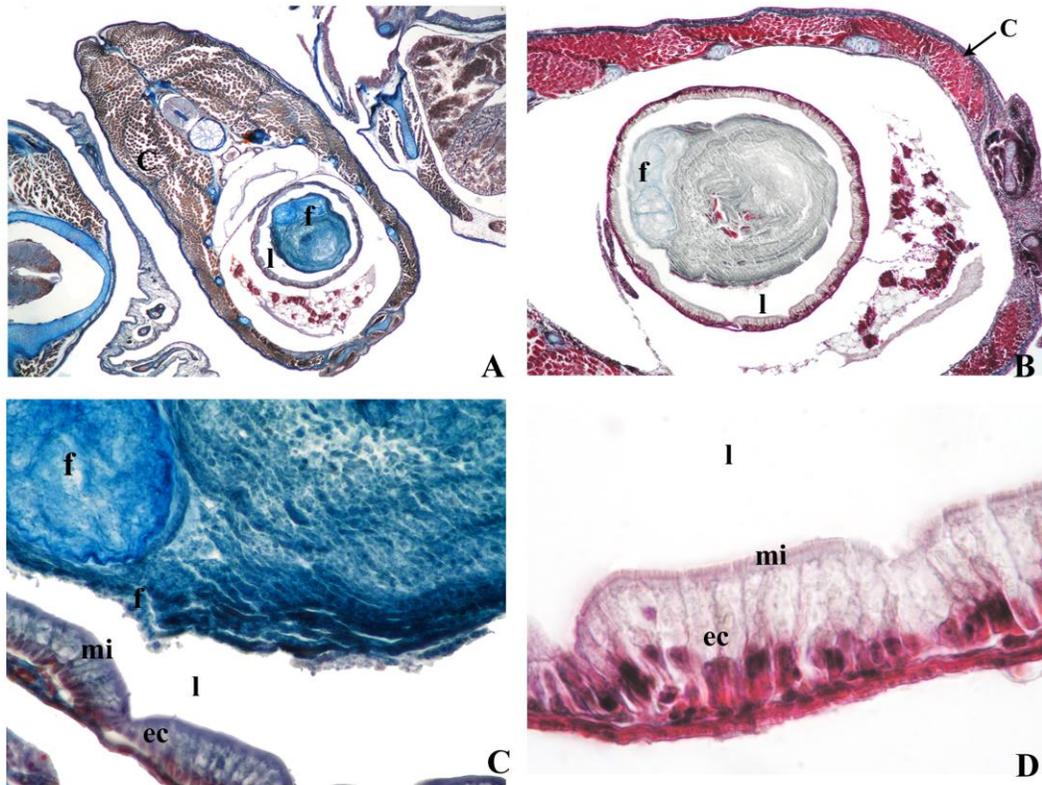


Figura 11. Región posterior del intestino de crías de *Goodea atripinnis* en gestación avanzada. A-D. En la luz del intestino (l) contenido semejante a fibras musculares y colágenas (f) (adelfofagia). C, D. El epitelio del intestino es columnar alto (ec) con microvellosidades (mi). A-D: Tricrómica de Masson, A: 40X; B: 100X; C: 400X; D: 1000X.

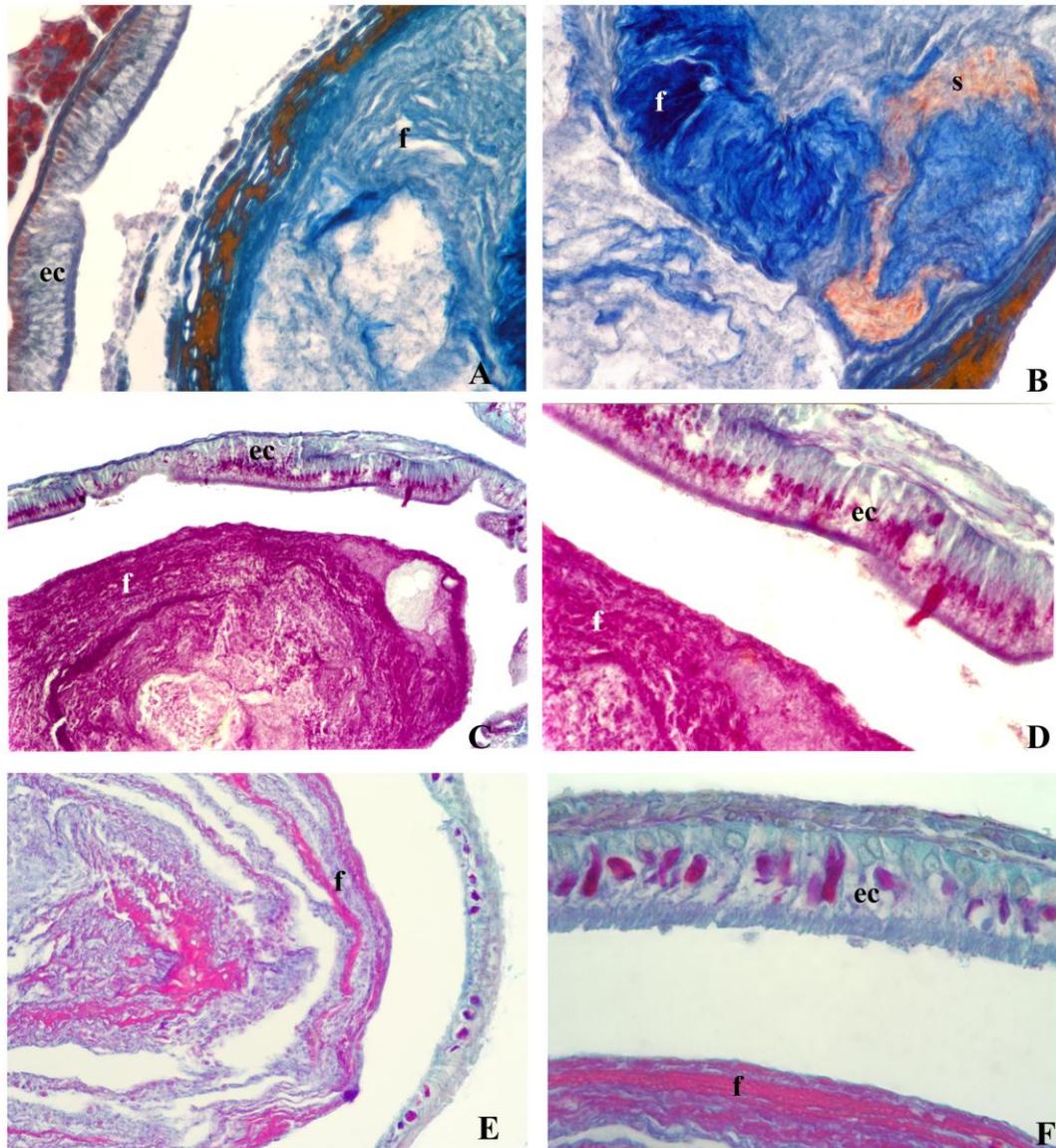


Figura 12. Región posterior del intestino de crías de *Goodea atripinnis* (adelfofagia). A-F. Intestino con contenidos similares a fibras musculares (f) y células sanguíneas (s). Epitelio columnar (ec).

A, B: Tricrómica de Masson, A: 100X; B: 400X; C-F: PAS-azul de alciano, C: 100X; D: 400X; E: 40X; F: 400X.

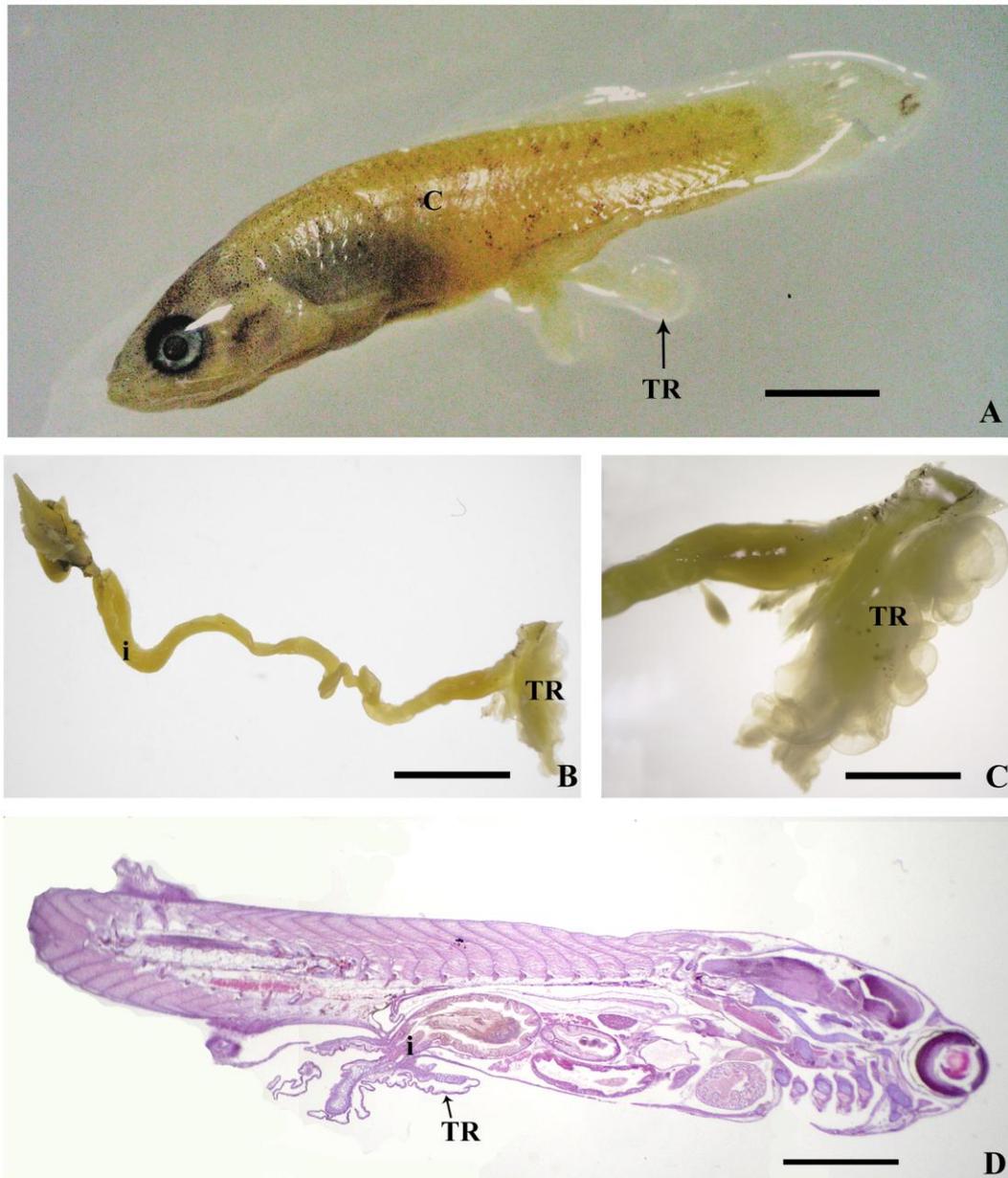


Figura 13. Trofotenia de *Goodea atripinnis*. A. Cría (C) en gestación a término, con trofotenia de tipo roseta (TR). B. Intestino (i) y trofotenia (TR) extraídos de un embrión. C. La trofotenia (TR) muestra procesos cortos, lobulados, plegados, irregulares en talla y forma. D. Cría que muestra la continuidad entre el intestino y la trofotenia. A: Barra= 2.4 mm; B: Barra= 2.7 mm; C: Barra= 1.2 mm; D: H-E, Barra=2.3 mm.

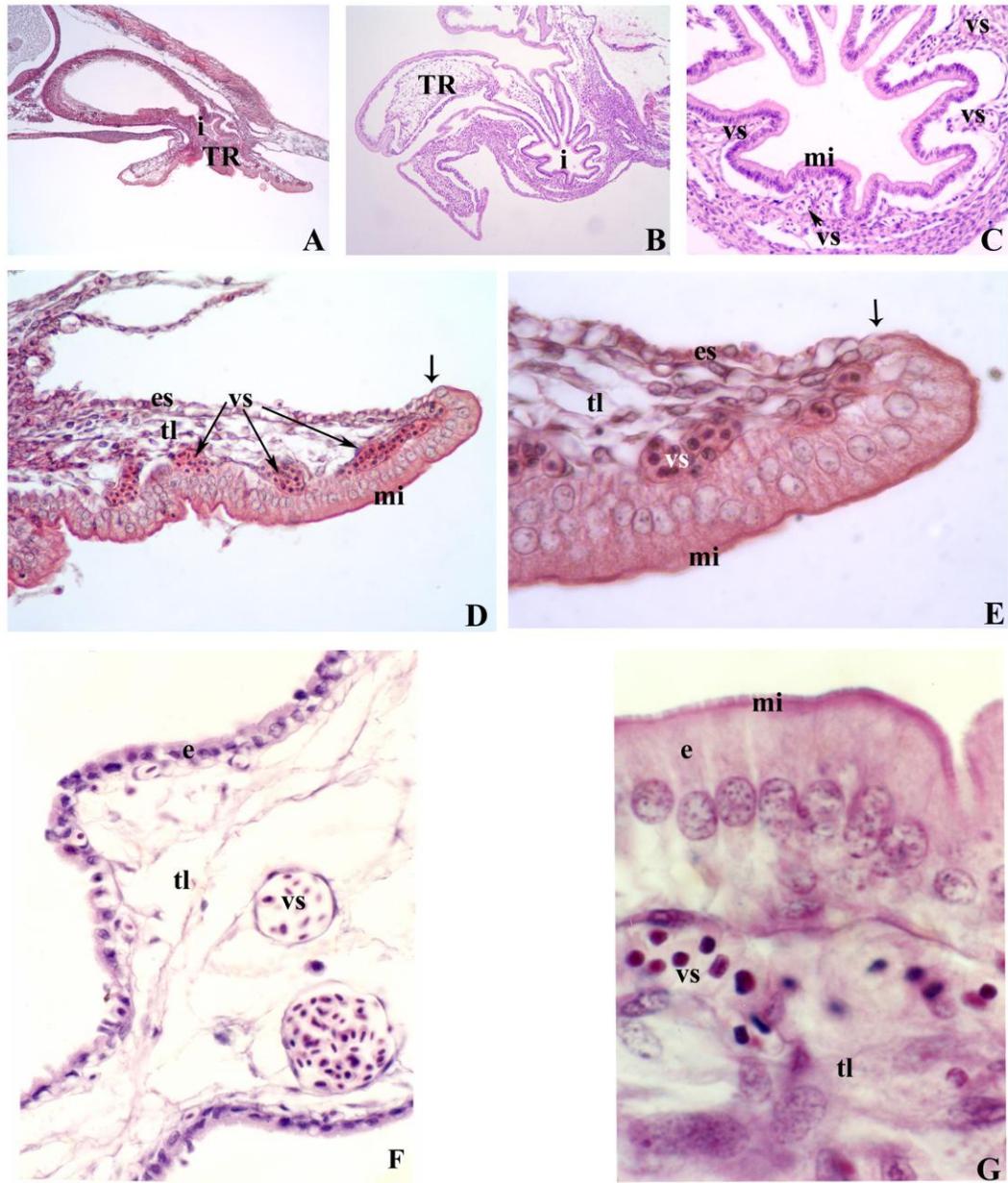


Figura 14. Región posterior del intestino embrionario y trofotenia de *Goodea atripinnis*. A, B. Continuidad del epitelio del intestino (i) y de la trofotenia (TR). C. El epitelio del intestino proximal al ano es columnar con microvellosidades (mi) y abundantes vasos sanguíneos (vs). D, E. La región dorsal de la trofotenia presenta epitelio escamoso (es) y la región ventral está cubierta por epitelio columnar alto con microvellosidades (mi). Límite entre ambos epitelios (l). F. Porción de la trofotenia proximal al ano con epitelio cúbico (e). G. Porción de la trofotenia distal al ano con epitelio columnar (ec) con microvellosidades (mi), tejido conjuntivo muy laxo (tl) con grandes vasos sanguíneos (vs). A-G: H-E A,B: 40X; C: 100X; D: 400X; E: 1000X; F: 100X; G: 1000X.

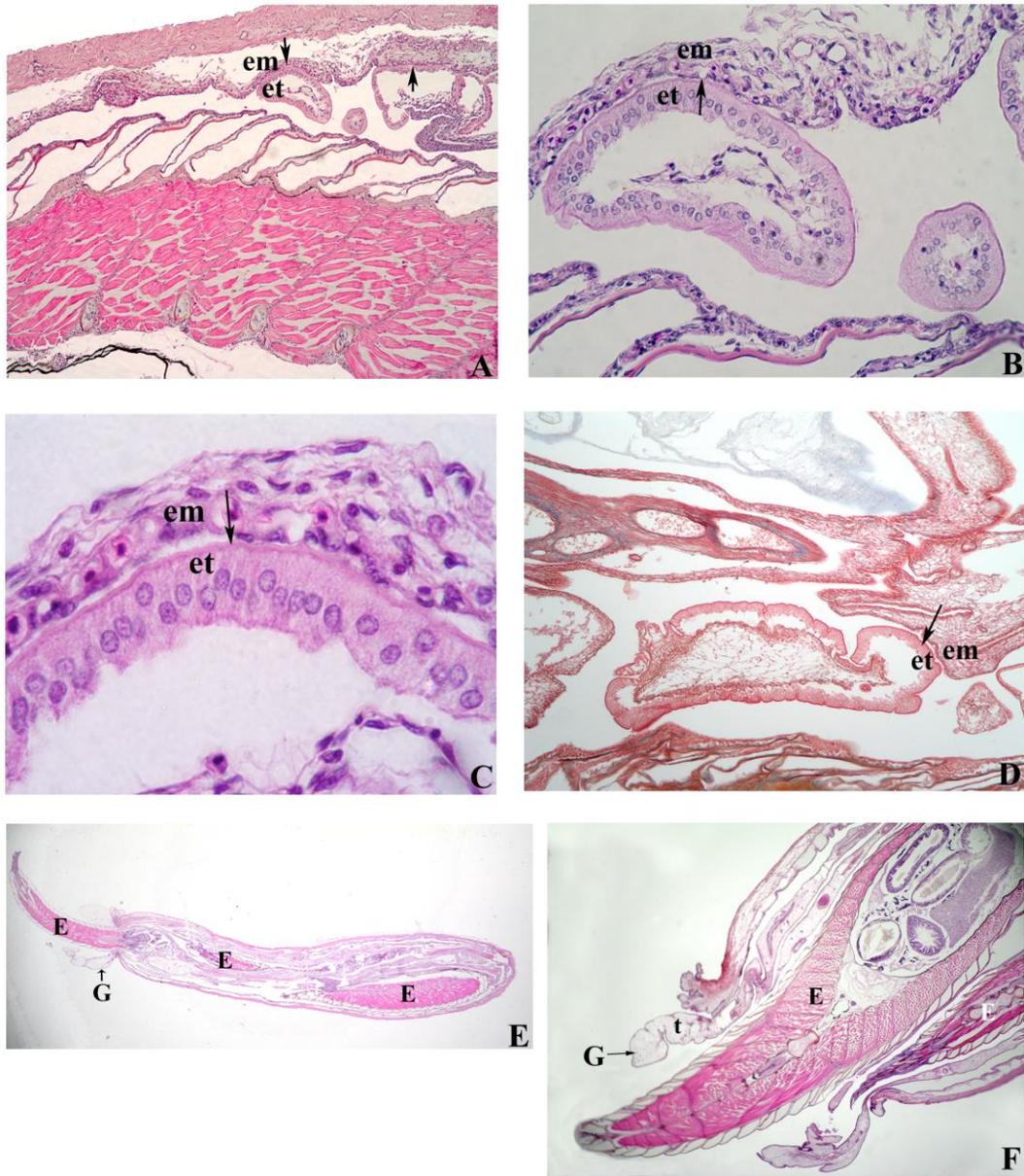


Figura 15. Ovario en gestación avanzada de *Goodea atripinnis*. A-D. Se observan diversos sitios de acercamiento (↓) del epitelio de la trofotenia (et) al tejido materno (em). E. Embriones (E) en la luz del ovario, uno de ellos pasando a través del gonoducto (G). F. Durante el nacimiento, el gonoducto (G) se expande al exterior y el tejido conjuntivo (t) se observa muy laxo.
 A: Tricrómica de Masson, 100X; B: H-E, 400X; C: H-E, 1000X; D: Tricrómica de Masson, 100X;
 E: H-E 8X; F: H-E 20X.

7. DISCUSIÓN

En goodeidos vivíparos con gestación intraluminal y viviparidad matrotrofica, han evolucionado estrategias que incluyen cambios morfofisiológicos en la relación materno-fetal. La matrotrofia, constituye el tipo de nutrición embrionaria en la que el embrión se alimenta de nutrientes que toma de los tejidos maternos, en contraste con la lecitotrofia, tipo de nutrición a partir del vitelo almacenado en el ovocito durante la ovogénesis (Turner 1933, 1940; Wourms 1981; Wourms *et al.*, 1988; Lombardi y Wourms 1988; Wourms y Lombardi 1992; Greven y Großherr 1992; Schindler y Hamlett 1993; Wourms 2005; Uribe *et al.*, 2009; Uribe *et al.*, 2010).

En *Goodea atripinnis*, especie con gestación intraluminal y moderadamente matrotrofica, las escasas reservas de vitelo acumuladas durante la ovogénesis solamente son suficientes para sostener la gestación temprana (estadios 1-5). Los requerimientos nutricionales posteriores, cuando la reserva vitelina se ha agotado, son provistos a través de la sangre de la madre, secretados por el epitelio ovárico interno hacia el lumen y obtenidos por los embriones a partir del embriotrofo en el que se encuentran embebidos (Mendoza, 1958; Geraudie y Chilmoczyk 1976; Schindler y Hamlett 1993; Wourms 2005). Por ello, durante el periodo de gestación, de aproximadamente mes y medio, el embrión desarrolla diferentes estructuras que le permiten establecer una relación estrecha de intercambio con la madre. Estas estructuras participan en los diferentes procesos de nutrición y se suceden durante la gestación intraovárica conforme a los requerimientos nutricionales de los embriones en desarrollo.

7.1 Patrones tróficos

En embriones de *G. atripinnis*, se definieron estructuras que participan en la obtención de nutrientes por los embriones en gestación y corresponden a patrones tróficos como trofodermia, ovofagia-adelfofagia y trofotenia.

7.1.1. Trofodermia

7.1.1.1 Saco vitelino

El saco vitelino está estrechamente relacionado con la nutrición de los embriones en gestación. En los embriones de *G. atripinnis* al igual que en los demás goodeidos, la reducción del saco vitelino, es una característica vinculada con la matrotrofia (Wourms *et al.*, 1988). Durante las fases tempranas del desarrollo embrionario, el saco vitelino es esférico y contiene el vitelo fluído y homogéneo correspondiente al estadio de maduración del ovocito, característico de peces ovíparos y vivíparos (aterinomorfos) (Mendoza 1940, 1943; Dodd y Sumpter 1984; Parenti y Grier 2004; Uribe *et al.*, 2009).

Entre los goodeidos, se han documentado diferencias en el diámetro del ovocito relacionado con las especies. El ovocito de *G. atripinnis* midió 0.8 mm de diámetro, tamaño similar al que anteriormente fue descrito en esta especie por Turner (1940) y Wourms *et al.* (1988). Este tamaño es similar al de *Characodon lateralis*; mientras que el de *Ataeniobius toweri* es ligeramente mayor, mide 1 mm de diámetro, es decir, estas especies, se encuentran entre los goodeidos vivíparos que presentan los ovocitos más grandes (Turner, 1940). Sin embargo, en las especies descritas de goodeidos, el término de las reservas vitelinas ocurre en etapas tempranas del desarrollo, al término de la neurulación (estadio 5), (Mendoza, 1958; Turner, 1933; Turner, 1940; Wourms *et al.* 1988; Uribe *et al.* 2009). En *G. atripinnis* al igual que en otros goodeidos vivíparos el saco vitelino contiene los materiales que contribuirán a la nutrición embrionaria durante el inicio de la gestación, constituyendo la fuente principal de nutrientes para sostener el desarrollo hasta neurulación. La nutrición en embriones en gestación temprana ocurre mediante la absorción de sustancias del saco vitelino y su transporte a través de los vasos sanguíneos vitelinos hacia el embrión en desarrollo. Cuando el vitelo se agota, la transferencia de nutrientes desde los tejidos maternos es indispensable

para continuar la gestación (Turner, 1940). El saco vitelino de *G. atripinnis* estuvo presente hasta el estadio 5 de gestación. Posteriormente, solo se observaron restos de vitelo cerca del intestino posterior.

Adicionalmente, al papel que tiene el saco vitelino en la nutrición embrionaria de *G. atripinnis* es también el sitio de origen, *in situ*, de los primeros eritrocitos que permiten el intercambio gaseoso entre el embrión y la madre. En *G. atripinnis* esta estructura, al igual que en el resto de los vertebrados, es la primera fuente de células sanguíneas del embrión (Wourms *et al.*, 1988).

Los embriones de goodeidos con gestación intraluminal cuando pasan de los folículos hacia la cavidad ovárica quedan rodeados del embriotrofo. Mendoza (1958) menciona que los embriones de *G. atripinnis* al nacer alcanzan una longitud aproximada de 25mm; sin embargo, el vitelo se agota cuando el embrión tiene 5mm de longitud, lo que coincide con lo observado en este trabajo en embriones en el estadio 7 de gestación, concluyendo la etapa de nutrición lecitotrófica. A partir de ese momento, los embriones necesitan crecer 4 veces más en longitud y 100 veces en masa corporal antes de nacer. Durante esta etapa de crecimiento, la nutrición es matrotrofica y la fuente de alimento es el embriotrofo.

Debido a lo observado en embriones de *G. atripinnis*, al final de la fase lecitotrófica, cuando se reduce el saco vitelino continúa el paso de nutrientes maternos hacia el embrión provenientes del embriotrofo a través de diversas superficies epiteliales como las del pliegue de las aletas, a lo largo del intestino y de la trofotenia similar a lo descrito en otros goodeidos vivíparos (Wourms 1981, 2005; Schindler y Hamlett 1993).

7.1.1.2. Pliegue de las aletas.

Durante los estadios 9-12 de gestación de los embriones de *G. atripinnis*, se observó el desarrollo de un pliegue desde la aleta dorsal hasta la anal, limitado por epitelio escamoso, que coincide con las observaciones hechas por Mendoza (1958) en *G. atripinnis* (= *luitpoldi*).

Debido a que en goodeidos con gestación intraluminal, el epitelio de las aletas de los embriones se encuentra expuesto al embriotrofo, Geraudie y Chilmonczyk (1976) Wourms *et al.* (1988); Schindler y Hamlett (1993) y Schindler y Greven (2010), han sugerido que este epitelio funciona como una superficie de intercambio tanto gaseoso como en la absorción de nutrientes. Estos autores mencionan que la función llevada a cabo por este epitelio en embriones de goodeidos, es posible, debido a sus características histológicas ya que los capilares se encuentran ubicados inmediatamente por debajo de la delgada epidermis, es decir, los elementos sanguíneos solamente están separados del embriotrofo por el endotelio de los capilares y la delgada epidermis de las aletas medias, por lo tanto, el grosor de la barrera de permeabilidad sangre embrionaria-embriotrofo es muy estrecha. Nuestras observaciones de este epitelio en embriones de *G. atripinnis*, coinciden con la descripción hecha por Geraudie y Chilmonczyk (1976).

7.1.1.3. Intestino

Las características observadas en el epitelio intestinal de *G. atripinnis* indican su activa secreción y absorción de nutrientes, tanto por las células caliciformes y los contenidos de la luz intestinal, como por las partículas incluídas en las células epiteliales y la presencia de microvellosidades en el extremo apical.

El embriotrofo descrito por Schindler y Hamlett (1993) como una mezcla compleja que incluye diversas sustancias nutritivas en solución como aminoácidos, monosacáridos, proteínas, polisacáridos y lípidos, originadas por la difusión de los vasos sanguíneos maternos, así como

células epiteliales descamadas y células del sistema inmunológico, puede ser tomado por los embriones en desarrollo en etapa posterior a la lecitotrofía.

Con base en su estructura microscópica, el intestino de las crías de *G. atripinnis* en gestación avanzada, se dividió en dos regiones claramente diferenciadas: anterior y posterior. La región anterior presenta características secretoras, indicadas por la presencia de epitelio cúbico con células caliciformes PAS positivas, lo que sugiere su capacidad digestiva, mientras que la región posterior con epitelio columnar muy alto y abundantes microvellosidades, tiene características de absorción. Schindler y de Vries (1990); Greven y Großherr (1992); Schindler y Hamlett (1993) mencionan que el epitelio del intestino anterior es una superficie muy eficiente en la secreción, pero también en la absorción de pequeñas moléculas; en tanto que el epitelio del intestino posterior muestra capacidad de absorción de macromoléculas, vía endocitosis. Al respecto, Wourms *et al.* (1988) mencionan que en embriones de *Allophorus robustus* el segmento posterior del intestino toma peroxidasa de rábano de la misma forma que la trofotenia. Coincidiendo con lo mencionado por Greven y Großherr (1992) en *A. splendens*, en embriones de *G. atripinnis*, observamos contenidos intestinales, siendo abundantes en la región posterior y durante etapas avanzadas de gestación, identificándose además tipos de tejidos embrionarios en digestión. Por su parte, Schindler (2005) señaló que el intestino embrionario es considerado un sitio de actividad digestiva y demostró la presencia de hidrolasas en los segmentos del intestino embrionario en *Xenoophorus captivus* y *Ataeniobius toweri*. Así mismo, el autor menciona que la trofotenia, como derivado intestinal, es capaz de fragmentar varios substratos debido a la expresión de múltiples aminopeptidasas abundantes en el epitelio intestinal. Esto, además apoya el concepto de que la trofotenia constituye un segmento evertido del intestino posterior embrionario (Turner, 1940; Wourms, 1981 y Schindler y Hamlett, 1993).

7.1.2. Ovocifagia-adelfofagia

La presencia de abundante vitelo en el intestino posterior de *G. atripinnis*, tanto en contacto con la superficie apical de las células epiteliales, como en su citoplasma, y de los ovocitos observados en la luz del intestino indican su capacidad de ovocifagia durante la gestación avanzada. Mediante la ovocifagia los embriones ingieren ovocitos a partir del embriotrofo y complementan al escaso vitelo almacenado en el ovocito durante la ovogénesis, el cual se agota durante el desarrollo temprano. Estas características han sido observadas por Greven y Großherr (1992) en *A. splendens*.

Adicionalmente a la ingesta de ovocitos, en embriones de *G. atripinnis* en gestación avanzada, también se observó el proceso de adelfofagia, es decir, la ingesta de embriones en desarrollo por embriones de la misma camada dentro del ovario. En goodeidos este comportamiento no es frecuente (Wourms *et al.*, 1988). Sin embargo, Turner (1933, 1940), sugirió adelfofagia en embriones de varios goodeidos como *Girardinichthys multirradiatus*, *Skiffia bilineata*, *Zoogoneticus quitzeoensis*, *Ilyodon whitei* y *Girardinichthys viviparous*, debido a que observó mucus y desechos celulares en el intestino de estos embriones en estados avanzados de desarrollo (antes de nacer). Dichos contenidos aparentemente provenían de la ingesta de embriones intraováricos que posiblemente presentaron problemas en la eficiente utilización del vitelo y/o en la movilización de las reservas nutritivas necesarias en estadio 1-5 de gestación (Hoar, 1969), por lo cual los embriones no continuaron su desarrollo contribuyendo de esta manera al enriquecimiento del embriotrofo. Así, al tomar el fluido intraovárico (embriotrofo), el embrión digiere y utiliza este material. Por su parte, Greven y Großherr (1992), coinciden con las observaciones de Turner (1933, 1940), describiendo adelfofagia en embriones de *Ameca splendens*, mostrando contenidos en el tracto intestinal, que de acuerdo a su morfología pudieran corresponder a embriones en proceso de digestión. Sin embargo, estos autores no identificaron tejidos embrionarios específicos. Schindler

(2005), menciona que las proteínas embriotróficas necesitan ser degradadas para ser utilizadas en los requerimientos de aminoácidos de los embriones en desarrollo y menciona que el proceso de adelfofagia en embriones de goodeidos es posible, debido a que en el embriotrofo, mediante enzimas proteolíticas contenidas en el mismo y en combinación con aminopeptidasas, que son constituyentes integrales en la membrana plasmática de epitelios de absorción, ocurre la degradación extracelular de materiales sólidos como fragmentos de tejidos y de embriones muertos. La adelfofagia, al igual que la ovofagia observadas en este trabajo en *G. atripinnis*, se revelaron mediante las tinciones histológicas utilizadas, en particular la presencia de tejido muscular y fibras de colágena que la técnica tricrómica pone en evidencia. La presencia de estos materiales, en esta región del intestino, indica la presencia de embriones parcialmente digeridos. Estas observaciones permiten sugerir que la ovofagia y la adelfofagia, son procesos que ocurren en embriones de *G. atripinnis* durante el desarrollo embrionario. Estos patrones tróficos son posibles en condiciones de gestación intraluminal, característico de esta especie, coincidiendo con Turner (1940) y Mendoza (1958).

Por su parte, Schindler y Hamlett (1993), mencionan que si el canibalismo intraovárico para la obtención de nutrientes es un fenómeno común en algunas especies de la familia Goodeidae, el intestino tiene que tomar no solamente desechos celulares y productos de la descomposición de huevos y embriones, sino también embriones y huevos intactos. Al respecto, Greven y Großherr (1992) plantean varias preguntas de las cuales aún no se tiene respuesta 1) si ¿la adelfofagia y la ovofagia son patrones tróficos facultativos u obligados?, 2) ¿cuándo ocurre la adelfofagia en los embriones?, 3) ¿cómo es regulada la adelfofagia, por competencia, por fuentes de alimento y /o espacio?, 4) si ¿estos patrones están sujetos a cambios ambientales e influenciados en ocasiones por cambios en la disponibilidad de alimento a la hembra?, y finalmente otra pregunta derivada de este

patrón trófico en goodeidos es, 5) ¿cómo los embriones resuelven el problema de eliminación de desechos?. Al respecto, Schindler y Hamlett (1993), mencionan que del intestino embrionario no necesariamente deben ser evacuados los desechos del interior hacia el embriotrofo, sino que, pueden ser concentrados, lo cual es puesto en evidencia por la presencia de un tapón fecal compacto en el intestino posterior embrionario de goodeidos casi a término. En nuestras observaciones del intestino posterior en embriones de *G. atripinnis* en etapa de gestación avanzada, dicho tapón no se observó. Por su parte, Turner (1940), menciona que al momento del nacimiento, la acumulación de desechos celulares no es considerable, por lo que probablemente el material no absorbido en el tracto alimentario, sea evacuado de vez en cuando hacia la cavidad ovárica; sin embargo, el mismo autor considera que como ocurre en los anablépidos, *Anableps anableps* y *A. dowi*, cuyo intestino medio se hipertrofia, cabe la posibilidad de que este órgano también pueda ser utilizado para el almacenamiento transitorio de productos de desecho.

7.1.3. Trofotenia

La característica más notable entre las adaptaciones de los embriones de todas las especies vivíparas de la familia Goodeidae es el desarrollo de extensiones del intestino posterior embrionario que constituyen la trofotenia.

G. atripinnis al igual que en todas las especies de los géneros *Allotoca*, *Goodea*, *Neoophorus* y *Xenoophorus*, desarrolla la trofotenia de tipo roseta (Turner, 1937; Lombardi y Wourms, 1985a, b; c; Kokkala *et al.*, 1992; Wourms *et al.*, 1988; Greven *et al.*, 1993; Hollenberg y Wourms, 1994; Wourms, 2005; Uribe *et al.*, 2010). Morfológicamente, la trofotenia de *G. atripinnis*, al igual que en todas las especies con trofotenia de tipo roseta, se observa formada por procesos cortos, lobulados y plegados. En lo que respecta a la organización histológica de la trofotenia de los embriones de *G. atripinnis*, nuestros resultados coinciden con lo mencionado por

Hollenberg y Wourms (1994), para esta misma especie, es decir, la trofotenia de tipo roseta de *G. atripinnis*, está compuesta de dos tipos de epitelios: un epitelio escamoso epidérmico continuo con la pared corporal ventro-lateral y un epitelio con células de absorción que cubren el resto del lóbulo. Ambos epitelios son continuos y el cambio entre un tipo de epitelio y otro es abrupto. El epitelio epidérmico presenta dos capas de células; mientras que el epitelio de absorción es cúbico a columnar alto con microvellosidades.

La trofotenia de *G. atripinnis*, además presenta escaso tejido conectivo laxo, con amplios espacios, fibroblastos que se encuentran dispersos a través de todo el tejido conectivo, los capilares se encuentran debajo del epitelio en muchos lugares y también se observaron vasos sanguíneos más grandes como es característico en esta especie (Kokkala *et al.*, 1992, Hollenberg y Wourms 1994) .

La trofotenia, siendo una estructura derivada del intestino posterior embrionario y por presentar un denso borde en cepillo, indica su capacidad de absorción como lo menciona Mendoza (1972), Lombardi y Wourms (1985b,c); Kokkala *et al.* (1992), Hollenberg y Wourms (1994), Schindler (2005). No obstante, de acuerdo con Schindler y de Vries (1987a, 1988b), la trofotenia tipo roseta en *G. atripinnis*, carece de un complejo apical endocitótico bien desarrollado, por lo que solamente es capaz de absorber pequeñas moléculas tales como glucosa, aminoácidos y lípidos presentes en el fluido ovárico de goodeidos. De esta manera, los nutrientes son tomados por la trofotenia a partir del embriotrofo, el cual contiene diversas sustancias en solución originadas por la difusión de los vasos sanguíneos maternos y/o secretadas por el epitelio ovárico interno.

Otro aspecto observado en el presente estudio, fue el acercamiento entre el tejido materno (epitelio del ovario) y el tejido embrionario (epitelio de la trofotenia) durante la gestación. El acercamiento entre ambos epitelios facilita el intercambio fisiológico con la madre, debido a la

proximidad de ambos vasos sanguíneos, lo que coincide con lo descrito en goodeidos por Lombardi y Wourms (1988).

Así mismo, varios autores como Turner (1947); Mendoza (1940, 1965, 1972); Schindler y De Vries (1987 a, b); Schindler y De Vries (1988 a, b); Wourms *et al.* (1988); Wourms y Lombardi (1992); Wourms (2005), afirman que en teleósteos vivíparos con gestación intraluminal, el desarrollo de la trofotenia para el intercambio metabólico entre tejidos embrionarios y maternos, es el sistema más complejo de relación entre la madre y los embriones. Wourms (2005), considerando la importancia de la trofotenia en goodeidos, describe el proceso de desarrollo de esta estructura como la culminación de una secuencia de cambios, de las adaptaciones del intestino posterior embrionario.

Adicionalmente, en la presente investigación se observó el ovario de *G. atripinnis* durante el nacimiento de las crías. Durante este proceso, las paredes del gonoducto muestran dilatación e hidratación y se extienden brevemente al exterior.

8. CONSIDERACIONES FINALES.

A partir del estudio realizado en embriones de *G. atripinnis*, se sugieren los siguientes aspectos relevantes: a) Se considera a *Goodea atripinnis* como un modelo válido para el análisis de la evolución de la viviparidad en teleósteos y en los demás vertebrados, al permitir identificar las fuentes alternativas tróficas que desarrollan los embriones (derivado de la escasez de vitelo) para la obtención de alimento, b) Permite la identificación de los patrones tróficos que utilizan los embriones para la obtención de alimento durante la gestación, c) su contribución al estudio de la viviparidad en goodeidos identificando y describiendo los órganos embrionarios (saco vitelino,

pliegue de las aletas, epitelio del intestino y trofotenia) que contribuyen en la nutrición en condiciones de gestación intraovárica e intraluminal.

En síntesis, el conjunto de estructuras descritas en el presente trabajo, relacionadas con la nutrición embrionaria en *G. atripinnis*, pone en evidencia uno de los aspectos de mayor trascendencia en las adaptaciones a la viviparidad en teleósteos; ésto es, la provisión de nutrientes provenientes de la madre que, durante la gestación, se filtran a través de los vasos sanguíneos y forman el embriotrofo, complementando al vitelo depositado durante la ovogénesis, antes de la fertilización. Es decir, la matrotrofia que complementa a la lecitotrofia ha significado un paso esencial en el desarrollo vivíparo. A partir de los resultados obtenidos en este trabajo, se identifica a *G. atripinnis* como una especie con matrotrofia moderada, definida no solamente a partir de estudios previos sobre trofotenia, sino también con la identificación y análisis de otras fuentes de nutrientes en una especie que, en el conjunto de los goodeidos endémicos de México, constituye un enorme valor en el estudio de la evolución de la viviparidad.

9. CONCLUSIONES

- ✚ *Goodea atripinnis* es una especie que acumula escasas reservas de vitelo durante la ovogénesis.
- ✚ La gestación temprana es intrafolicular hasta el estadio 5 y posteriormente es intraluminal.
- ✚ La alimentación de los embriones es lecitotrófica hasta el estadio 5, seguida de matrotrofica hasta el final de la gestación.
- ✚ Durante la gestación los embriones desarrollan saco vitelino, pliegue de las aletas, intestino y trofotenia para la obtención de alimento.
- ✚ El saco vitelino está presente hasta el estadio 5 de gestación.
- ✚ El pliegue de las aletas, está presente hasta los estadios 9-12 de gestación y permite el intercambio gaseoso y la absorción de nutrientes.
- ✚ El intestino embrionario muestra dos regiones: anterior y posterior, relacionadas con diferencias fisiológicas. Con células secretoras en la región anterior y de absorción en la región posterior.
- ✚ Durante la gestación avanzada, estadios 9-12, los embriones presentan ovofagia y adelfofagia.
- ✚ La trofotenia tiene forma de roseta y su epitelio está compuesto por células escamosas, cúbicas y columnares con borde en cepillo.
- ✚ La trofotenia tiene tejido conectivo laxo vascularizado, fibroblastos dispersos, abundantes capilares debajo del epitelio y amplios espacios con contenido hialino.
- ✚ Las microvellosidades del epitelio de la trofotenia sugiere su capacidad de absorción.
- ✚ Las regiones de aposición de tejidos fetales y maternos facilitan el intercambio materno-embrionario.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Acosta Santoscoy SB. 1997.** Ciclo reproductivo de *Allophorus robustus* (Bean, 1892) (Pisces: Goodeidae). Tesis Profesional. ENCB. Instituto Politécnico Nacional. 56 p.
- Álvarez J. 1970.** Peces mexicanos (claves). Serie Investigación Pesquera, Estudio No.1. Inst Nal Inv Biol Pesq Méx. 166 p.
- Amoroso EC. 1952.** Placentation. *In:* AS Parkes (editor) Marshall' Physiology of Reproduction 2, pp:127-311. Longmans Green, New York.
- Amoroso EC. 1960.** Viviparity in fishes. *Symp Zool Soc (London).* 1:153-181.
- Amoroso EC, Heap RB, Renfree MB. 1979.** Hormones and the evolution of viviparity. *In:* EJW Barrington (editor), Hormones and evolution. Vol. 2, pp:925-989. Ac Press, New York.
- Arredondo-Figueroa JL, Aguilar-Díaz C. 1978.** Bosquejo histórico de las investigaciones limnológicas, realizadas en lagos mexicanos, con especial énfasis en su ictiofauna. *En:* Contribuciones en Hidrobiología. Gómez S, Arenas V (editores). Universidad Nacional Autónoma de México. pp:91-134.
- Balon EK. 1981.** Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Environ Biol Fish* 6:377-389.
- Barragán J, Magallón BS. 1994.** Peces dulceacuícolas mexicanos X. *Goodea atipinnis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae). *Zool Informa* 28:27-36.
- Blackburn D., Evans HE, Vitt LJ. 1985.** The evolution of fetal nutritional adaptations. *Fortschr Zool* 30:437-439.
- Boehlert GW, Yoklavich MM. 1984.** Reproduction embryonic energetic, and the maternal-fetal relationship in the viviparous genus *Sebastes*. *Biol Bull* 167:354-370.

- Callard IP, Ho SM. 1987.** Vitellogenesis and viviparity. *In:* Chester Jones I, Ingelton PM, Phillips JG (editors). *Fundamentals of Comparative Vertebrate Endocrinology*. pp:255-282. Plenum. New York.
- CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1998.** La diversidad biológica de México, estudio de país. CONABIO. México. 220 p.
- DeMarais A. 2010.** Molecular Mechanisms of Maternal/Fetal Nutrient Transfer in Viviparous Poeciliid Fishes –A Role for β -catenin? *In:* Uribe MC, Grier HJ (editors). *Viviparous fishes II*. pp:259-266. New Life Publications, Homestead, Fl, USA.
- Doadrio I, Domínguez-Domínguez O. 2004.** Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae base on cytochrome b secuence data. *Mol Phylogenet Evol.* Vol. 31(2):416-430.
- Dodd JM. 1977.** The structure of the ovary of nomammalian vertebrates. *In:* Zuckerman S and Weir BJ (editors). *The ovary*. Vol. 1:219-263. Ac Press. New York.
- Dood JM, Sumpter JP. 1984.** Fishes. *In:* Lamming GE, (editor). *Marshall's physiology of reproduction*. Churchill Livingstone. London. Vol.1 Chapter 1:1-126.
- Domínguez-Domínguez O, Mercado-Silva N, Lyons J. 2005a.** Conservation status of Mexican goodeids: problems, perspectives, and solutions. *In:* Uribe MC, Grier HJ (editors). *Viviparous fishes*. pp:515-524. New Life Publications, Homestead, Fl. USA..
- Domínguez-Domínguez O, Mercado-Silva N, Lyons J, Grier HJ. 2005b.** The viviparous goodeid fishes. *In:* Uribe MC, Grier HJ (editors). *Viviparous fishes*. pp:525-569. New Life Publications, Homestead, Fl. USA.
- Eigenmann CH. 1892.** *Cymatogaster aggregatus* Gibbson: A contribution to the ontogeny of viviparous fishes. *Bull US Fish Comm.* 12:401-478.

- Fitzsimons JM. 1972.** A revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican Plateau. *Copeia*. 1972:728-756.
- Froese R, Pauly D. 2011.** (editors). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (08/2011).
- Geraudie J, Chilmonczyk S. 1976.** Étude comparative du repli natatoire d'un embryon de téléostéen ovipare (*Salmo gairdneri*) et d'un embryon de téléostéen vivipare (*Goodea atripinnis*). *Bull Soc Zool France*. 101(3):481-489.
- Greven H, Großherr M. 1992.** Adelphophagy and oophagy in *Ameva splendens* Miller and Fitzsimons, 1971 (Goodeidae: Teleostei). *Z Frischk*. 1:193-197.
- Greven H, Passia D, Marani E. 1993.** CD15 in trophotaeniae of viviparous goodeid fish *Xenotoca eiseni* (Cyprinodontiformes, Teleostei). *Eur J Morphol*. 31(4):267-273.
- Guillette LJ. 1987.** The evolution of viviparity in fishes, amphibians and reptiles: an endocrine approach. *In*: Norris DO and Jones RE (editors). *Hormones and reproduction in fishes, amphibians and reptiles*. pp:523-562. Plenum Press, New York-London.
- Hoar WS. 1969.** Reproduction. *In*: Hoar WS, Randall DJ (editors). *Fish physiology*. Vol 3:1-72. Ac Press. New York.
- 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*. 27:379-394.
- Hubbs CL, Turner CL. 1939.** Studies of the Fishes of the order Cyprinodontes. XV1. A revision of the Goodeidae. *Mis Publ Mus Zool Univ Mich*. 42:1-80.

- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1985.** Síntesis geográfica del estado de Michoacán. México DF. 316 p.
- Knight FM, Lombardi J, Wourms JP, Burns JR. 1985.** Follicular placenta and embryonic growth of the viviparous Four-Eyed Fish (*Anableps*). J Morphol. 185:131-142.
- Kokkala I, Bodine AB, Wourms JP. 1992.** Determination of N-acetyl-b-D-glucosaminidase and cathepsin B activity in trophotaenial placental cells of goodeid fishes. Comp Biochem Physiol B 105:289-292.
- Kobelkowsky A. 2005.** General anatomy and sexual dimorphism of *Goodea atripinnis* (Teleostei: Goodeidae). In: Uribe MC, Grier HJ (editors). Viviparous fishes. pp:483-498. New Life Publications, Homestead, Fl. USA.
- Kristofferson R, Broberg S, Pekkarinen M. 1973.** Histology and physiology of embryotrophe formation, embryonic nutrition, and growth in the eelpout, *Zoarces viviparous*. Ann Zool Fenn 10:457-477.
- Lombardi J, Wourms JP. 1985a.** 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. 1985b.** The trophotaenial placenta of a viviparous goodeid fish. II. Ultrastructure of trophotaeniae, the embryonic component. J Morphol. 184:293-309.
- Lombardi J, Wourms JP. 1985c.** 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. 1988.** Embryonic growth and trophotaenial development in goodeid fishes (Teleostei: Atheriniformes). J Morphol. 197:193-208.
- Long JA. 2008.** Live birth in the Devonian period. Nature. 453:650-652.

- Mapa de Cuitzeo. 2011.** <http://www.travelbymexico.com/estados/michoacan>.
- Medina Nava M. 1997.** Ictiofauna de la subcuenca del río Angulo de la cuenca del Lerma-Chapala, Michoacán. *Zoología Informa*. 35:25-52.
- Mendoza G. 1940.** The reproductive cycle of viviparous teleost, *Neotoca bilineata*, a member of the family Goodeidae. II. The cyclic changes in the ovarian soma during gestation. *Biol Bull*. 78:349-365.
- Mendoza G. 1943.** The reproductive cycle of the viviparous teleost *Neotoca bilineata* a member of the family Goodeidae. IV. The germinal tissue. *Biol Bull*. 84:87-97.
- Mendoza, G. 1958.** The fin fold of *Goodea luitpoldii*, a viviparous cyprinodont teleost. *J Morph*. 103:539-560.
- 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 viviparous fish. *J Morphol*. 136:109-130.
- Meyer MK, Wischnath L, Foerster W. 1985.** Lebendgebärende Zierfische. Arten der Welt. pp:23-393. Herausgeber: HA Baensch. Mergus.
- Miller RR, Fitzsimons JM. 1971.** *Ameca splendens*, a new genus and species of goodeid fish from western Mexico, with remarks on the classification of the Goodeidae. *Copeia*. 1971(1):1-13.
- Mossman HW. 1937.** Comparative morphogenesis of fetal membranes and accessory uterine structures. *Contrib. Embryol. Carnegie. Inst*. 26:129-246.

- Mossman HW. 1974.** Structural changes in vertebrate fetal membranes associated with the adoption of viviparity. *In: De Winn RM (editor). Obstetric and Gynecology Annual. Vol. 3:7-32* New York. Appleton-Crofts.
- Nagahama Y. 1983.** The functional morphology of teleost gonads. *In: Hoar WS, Randall DJ, Donaldson EM (editors). Fish Physiology Vol. IX, pp:223-275* .Ac Press, New York, USA.
- Parenti LR. 1981.** A phylogenetics and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei: Atherinomorfa). *Bull Am Mus Nat Hist. 168:355-557.*
- Parenti LR, Grier HJ. 2004.** Evolution and phylogeny of gonad morphology in bony fishes. *Integr Comp Biol. 44:333-348.*
- Rosen DE. 1962.** Comments on the relationships of the North American cavefishes of the family Amblyopsidae. *Amer Mus Novitates N° 2109. pp:1-35.*
- Schindler JF. 2005.** Digestion of embryotrophic proteins in goodeid teleost. *In: Uribe MC, Grier HJ (editors). Viviparous fishes. pp:263-272.* New Life Publications, Homestead, Fl. USA.
- Schindler JF, De Vries U. 1986a.** Ultrastructure of embryonic anal processes in *Girardinichthys viviparus* (Cyprinodontiformes, Osteichthyes). *J Morphol. 188:203-224.*
- Schindler JF, De Vries U. 1986b.** Surface ultrastructure of trophotaeniae, placental analogues appening to goodeid embryos. *Z Mikrosk Anat Forsch. 100(6):939-949.*
- 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 *Xenophorus captivus*. Embryonic structural adaptations to viviparity. *Cell Tissue Res. 247:325-338.*

- Schindler JF, De Vries U. 1988a.** Ovarian structural specializations facilitate aplacental matrotrophy in *Jenynsia lineata* (Cyprinodontiformes, Osteichthyes). *J Morphol.* 198:331-339.
- Schindler JF, De Vries U. 1988b.** Endocytosis at 0°C, 5°C, and 10°C in trophotaenial absorptive cells of goodeid embryos (Teleostei). *Cell Tissue Res.* 254:399-402.
- Schindler JF, De Vries U. 1990.** Membrane differentiations of an absorptive epithelium covering embryonic trophotaeniae in a goodeid teleost. *Cell Tissue Res.* 259:321-330.
- Schindler JF, Hamlett WC. 1993.** Maternal-embryonic relations in viviparous teleosts. *J Exp Zool.* 266:378-393.
- Schindler JF, Greven H. 2010.** Respiratory strategies in goodeid and jenynsiid embryos: morphologic correlates of cutaneous gas exchange. *In:* Uribe MC, Grier HJ (editors). *Viviparous fishes II.* pp:267-276. New Life Publications, Homestead, FL., USA.
- Scrimshaw NS. 1944.** Embryonic growth in the viviparous poeciliid *Heterandria Formosa*. *Biol Bull* 87:37-51.
- Scrimshaw NS. 1945.** Embryonic development in poeciliid fishes. *Biol Bull* 88:233-246.
- Soto-Galera E. 1989.** Estudio ictiofaunístico de la Sub-cuenca del río Turbio-Silao-Guanajuato. Tesis Profesional. ENCB- Instituto Politécnico Nacional. México, DF. 56 p.
- Torres-Orozco BR., 1991.** Los peces de México. AGT. México. 200 p.
- Turner CL. 1933.** Viviparity superimposed upon ovoviparity in 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 the viviparous cyprinodont fishes. *J Morphol.* 61:495-523.

- Turner CL. 1939.** The Pseudo-amnion, pseudo-chorion, pseudo-placenta and other foetal structures in viviparous cyprinodont fishes. *Science* 90:42-43
- Turner CL. 1940.** Pericardical sac, trophotaeniae and alimentary tract in embryos of goodeid fishes. *J Morphol.* 67:271-289.
- Turner CL. 1947.** Viviparity in teleost fishes. *Scientific Monthly.* 65:508-518.
- Uribe MC, De la Rosa-Cruz G, Guerrero-Estévez SM, García-Alarcón A, y Aguilar-Morales ME. 2004.** Estructura del ovario de teleósteos vivíparos. Gestación intraovárica: intraluminal en *Ilyodon whitei* (Goodeidae), e intrafolicular en *Poeciliopsis gracilis* (Poeciliidae). In: Lozano Vilano ML y Contreras Balderas AJ (editors). Homenaje al Dr. Andrés Reséndes Medina, pp:31-45. UANL México.
- 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*. In: Uribe MC and Grier HJ (editors). *Viviparous fishes.* pp:217-235. New Life Publications, Homestead, FL, USA.
- Uribe MC, Grier, H.J., De la Rosa Cruz G., García Alarcón A. 2009.** Modifications in ovarian and testicular morphology associated with viviparity in teleost. In: Jamieson, B.G.M. (editors). *Reproductive biology and phylogeny of fishes (Agnathans and bony fishes).* Volume 8A. pp:85-117. Science Publisher, Enfield, NH, USA.
- 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. In: Uribe MC, Grier HJ (editors). *Viviparous fishes II.* pp:211-230. New Life Publications, Homestead, FL., USA.

- Wake WH. 1985.** Oviduct structure and function in nonmammalian vertebrates. *Fortschr Zool* 30:427-435.
- Wallace RA. 1978.** Oocyte growth in nonmammalian vertebrates. *In: Jones RE (editor). The vertebrate ovary.* pp: 469-502. Plenum Press, New York.
- Wallace RA, Selman K. 1981.** Cellular and dynamic aspects of oocyte growth in teleost. *Am Zool.* 21:325-343.
- Wallace RA, Selman K. 1990.** Ultrastructural aspects of oogenesis and oocyte growth in fish and amphibians. *J Electron Micr Tech* 16:175-201.
- Webb SA. 1998.** A phylogenetic analysis of the Goodeidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). PhD Thesis. Univ Mich. Ann Arbor, USA. 280 p.
- Webb SA, Graves JA, Macías-García C, Magurran AE, Foighil DO, Ritonje MG. 2004.** Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes), *Mol Phylogenet Evol.* 30:527-544.
- Wourms JP. 1981.** Viviparity: The maternal-fetal relationship in fishes. *Am Zool.* 21:473-515.
- Wourms JP. 1994.** The challenges of piscine viviparity. *Israel J Zool.* 40:551-568.
- Wourms JP. 2000.** Rudimentary trophotaeniae of *Ataniobius* embryos: an evolutionary intermediate of teleost trophotaenial placentae. *Amer Zool.* 40: 1266.
- Wourms JP. 2005.** Functional morphology development, and evolution of trophotaeniae. *In: Uribe MC, Grier HJ (editors). Viviparous fishes.* pp:237-262. New Life Publications, Homestead, Fl. USA.
- Wourms JP, Bayne O. 1973.** Development of the viviparous brotulid fish, *Dinematichthys ilucoeteoides*. *Copeia* 1973:32-40.

- Wourms JP, Lombardi J. 1985.** Prototypic trophotaeniae and other placental structures in embryos of the pile perch, *Rhacochilus vacca* (Embiotocidae). *Amer Zool.* 25:95A.
- Wourms JP, Grove BD, Lombardi J. 1988.** The maternal embryonic relationship in viviparous fishes. *In:* Hoar WS, Randall DJ (editors). *Fish physiology*, Vol. 11B. pp:1-134. New York: Ac Press.
- Wourms JP, Lombardi J. 1992.** Reflections on the evolution of piscine viviparity. *Am Zool.* 32:276-293.
- 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).