

2024-01-11

Desarrollo temprano de la especie *Brycon moorei* (Steindachner 1878)

Carlos David Ruales

Corporación Universitaria Lasallista, c david@unilasallista.edu.co

Débora Machado-Fracalossi

Universidade Federal de Santa Catarina, revistamedicinaveter@lasalle.edu.co

Andrés Echeverri-Madrid

Empresa AFEAQUA, Medellín, revistamedicinaveter@lasalle.edu.co

Follow this and additional works at: <https://ciencia.lasalle.edu.co/mv>

Citación recomendada

Ruales CD, Machado-Fracalossi D y Echeverri-Madrid A. Desarrollo temprano de la especie *Brycon moorei* (Steindachner 1878). *Rev Med Vet.* 2024;(48):. doi: <https://doi.org/10.19052/mv.vol1.iss48.5>

This Artículo de investigación is brought to you for free and open access by the Revistas científicas at Ciencia Unisalle. It has been accepted for inclusion in Revista de Medicina Veterinaria by an authorized editor of Ciencia Unisalle. For more information, please contact ciencia@lasalle.edu.co.

Desarrollo temprano de la especie *Brycon moorei* (Steindachner 1878)*

Carlos David-Ruales¹; Débora Machado-Fracalossi²; Andrés Echeverri-Madrid³

Resumen

La dorada del Magdalena (*Brycon moorei*) es una especie endémica de la cuenca del río Magdalena en la que recae una fuerte presión pesquera comercial, deportiva y de consumo; sin embargo, el conocimiento de la ontogenia es escasa o inexistente. Por esta razón, el presente estudio describe y compara el desarrollo temprano en esta especie. Producto de la reproducción inducida seminatural se tomaron muestras desde la fertilización, hasta el día 15 después de la eclosión, en tiempos establecidos, para caracterizar las etapas de cigoto, clivaje, blástula, gástrula, segmentación, organogénesis, eclosión y juvenil temprana. Se encontró que el tiempo de latencia se presentó a las seis horas después de la segunda dosis, a 26 °C, y la eclosión se dio a las 13 horas posfertilización (HPF). En la etapa larval, el canibalismo empieza a las 22 horas poseclosión (HPE); la abertura bucal máxima se alcanzó a las 37 HPE con 1773,37 µm, y el saco vitelínico fue absorbido totalmente a las 37 HPE. Para la etapa de preflexión, el peso medio fue de 3,14±0,36 mg, y la longitud de 6,85±0,53 mm; en la etapa final de posflexión, el peso y longitud total promedio fue de 221,6±15,84 mg y 25,66±0,64 mm, respectivamente. Por último, juveniles con iguales características de un adulto se presentaron a las 326 HPE. Se concluye que el *Brycon moorei* presenta un desarrollo embrionario y larval semejante al de la mayoría de las especies del género *Brycon* y otros de la familia Characidae, pero con menor tiempo en el consumo de las reservas endógenas y con el tiempo más corto en iniciar el canibalismo.

Palabras clave: embriología; larva; ontogenia; dorada; río Magdalena

* Artículo original producto de la tesis de doctorado “Desarrollo temprano de la especie *Brycon moorei* – Steindachner, 1878 (dorada del Magdalena): aspectos embrionarios, morfométricos, histológicos e histoquímicos, parámetros productivos y actividad de las enzimas digestivas en función de la dieta”, patrocinada por el fondo de investigación y apoyo a la formación doctoral de la Universidad de los Llanos.

1 Corporación Universitaria Lasallista, Programa de Zootecnia, Caldas, Antioquia, Colombia

✉ cdavid@unilasallista.edu.co

<https://orcid.org/0000-0002-3071-9919>

2 Universidade Federal de Santa Catarina, Departamento de Acuicultura, Florianópolis, SC, Brazil

<https://orcid.org/0000-0002-2575-9027>

3 Empresa AFEAQUA, Medellín, Antioquia Colombia

<https://orcid.org/0000-0002-9542-3692>

Cómo citar este artículo: Ruales DC, Machado-Fracalossi D, Echeverri-Madrid A. Desarrollo temprano de la especie *Brycon moorei* (Steindachner 1878) Rev Med Vet. 2024;(48), e1465. <https://doi.org/10.19052/mv.vol1.iss48.5>

Early development of the species *Brycon moorei* (Steindachner 1878)

Abstract

Brycon moorei is an endemic species of the Magdalena River basin with a strong commercial, sports and consumption fishing pressure; however, knowledge of ontogeny is scarce or non-existent. For this reason, the present study describes and compares early development in this species. Product of semi-natural induced reproduction, at established times, samples were taken from fertilization until day 15 after hatching to characterize the stages of zygote, cleavage, blastula, gastrula, segmentation, organogenesis, hatching

and early juvenile. It was found that the latency time was 6 hours after the second dose at 26°C; hatching occurred at 13 hours post-fertilization (HPF). In the larval stage, cannibalism begins at 22 hours post-hatching (HPH); the maximum buccal opening was reached at 37 HPH with 1773.37 μm and the yolk sac was totally absorbed at 37 HPH. For the pre-bending stage, the mean weight was 3.14 ± 0.36 mg and the length were 6.85 ± 0.53 mm; in the final stage of post-flexion, the average weight and total length were 221.6 ± 15.84 mg and 25.66 ± 0.64 mm, respectively. Finally, juveniles with the same characteristics as an adult were presented at 326 HPH. It is concluded that *Brycon moorei* presents an embryonic and larval development, like most of the species of the genus *Brycon* and others of the Characidae family; but with the shortest time to consume endogenous reserves and with the shortest time to start cannibalism

Keywords: embryology, larvae, ontogeny, dorada, Magdalena River basin

INTRODUCCIÓN

Brycon moorei (mueluda o dorada del Magdalena) es una especie íctica de Colombia, presente en la cuenca del río Magdalena y sus afluentes, en la que recae una fuerte presión pesquera comercial, deportiva y de consumo. Mojica y colaboradores la reportan como una especie vulnerable (categoría A2c,d: nacional-En peligro crítico (A2c)-Regional) por su rápida reducción en tamaño poblacional en los últimos años (1), debido a que muchos de los ríos de las cordilleras Oriental y Central en las que se distribuye esta especie han sufrido fuertes alteraciones, principalmente por contaminación y erosión como consecuencia de la extracción de minerales (en especial el oro); la extracción, transporte y producción de hidrocarburos; la deforestación; el desarrollo urbano y social inequitativo; la agricultura y ganadería extensiva; además de la construcción de represas para la producción de energía eléctrica que cambian el régimen hidrológico de la cuenca y alteran determinantemente los ciclos reproductivos de los peces y biota acompañante (2).

Con este panorama, se necesitan estrategias que ayuden a mitigar el impacto sobre esta especie. Para ello, los estudios ontogénicos permiten mejorar su estatus en aspectos tales como: su preservación (3), validación de las estrategias para su producción en acuicultura (4), conservación de su estructura genética (5), preservación de ambientes (bioindicación) (6) y como biomodelos para todo tipo de investigaciones en el campo de la medicina humana y animal (7). En este sentido se han reportado trabajos sobre estrategias reproductivas en cautiverio y estudios sobre el desarrollo temprano para el género *Brycon*: *Brycon gouldingi* (8, 9); *Brycon orbignyanus* (10-13); *Brycon guatemalensis* (14); *Brycon hilaarii* (15); *Brycon cephalus* (16, 17); *Brycon orthotania* (18); *Brycon nattereri* (19); *Brycon amazonicus* (20-22); *Brycon insignis* (23) y para *Brycon moorei*. Dichos estudios hacen referencia a la reproducción en sistemas abiertos y cerrados (4, 24), las relaciones alométricas (25), la etiología del canibalismo y algunas etapas tempranas (26-30), incluyendo su ontogenia (31). Todos estos reportes sustentan la importancia de conocer,

entender y relacionar los estados del desarrollo embrionario, larval y juvenil para la reproducción de peces con fines de protección, sostenibilidad y producción; de esta manera, y reconociendo la importancia ecológica, pesquera y productiva de *Brycon moorei*, se planteó describir para esta especie el desarrollo embrionario, larval y juvenil temprano.

MATERIALES Y MÉTODOS

Manejo en cautiverio y desarrollo embrionario

Reproductores de dorada del río Magdalena de un año, completamente adaptados al confinamiento (Piscícola Doradal, Municipio de Sonsón, Antioquia), fueron alimentados con alimento comercial concentrado del 38 % de proteína cruda (PC) para tilapia. El montaje reproductivo se llevó a cabo en un sistema de recirculación (SR) conformado por un sistema de filtración con desgasificador, filtro biomecánico y lámpara UV, el cual mantuvo las condiciones de calidad del agua en los rangos de confort para la especie: oxígeno disuelto (OD) ($5,5 \pm 0,5$ mg L⁻¹), pH ($6,5 \pm 0,8$), T °C ($26 \pm 0,4$), alcalinidad (Alk) y dureza (Dz) ($20,8 \pm 1,7$ mg L⁻¹ CaCO₃) y amoníaco (NH₃) ($0,002 \pm 0,00001$ mg L⁻¹). El registro de los anteriores parámetros de calidad del agua se hizo una vez al día (7:00 a. m.), usando un kit Hachh FF2 y una sonda multiparamétrica YSI (profesional plus).

Los reproductores fueron escogidos por sus características de madurez: las hembras por biopsia ovárica, abdomen abultado y papila enrojecida, y los machos por liberación de semen. Además, para encontrar los rangos y frecuencia de diámetros ovocitarios, una muestra de 50 ovocitos de cada hembra (biopsia) fueron preservados en formalina tamponada al 10 %, para su posterior medida. Posteriormente, los ejemplares fueron dispuestos en dos tanques de fibra de 6,5 m³ de volumen efectivo, con 4 hembras y 12 machos, los cuales estuvieron separados hasta la segunda dosis hormonal y fueron inducidos con extracto de hipófisis de carpa (EPC) usando 5,5 mg/kg de peso vivo (PV)

en hembras, distribuidos en dos dosis, con 12 horas de diferencia entre cada aplicación (10 % primera dosis y 90 % segunda dosis) y 2,5 mg/kg de PV en machos, la cual fue puesta con la segunda dosis de las hembras. El tiempo de latencia se presentó a las seis horas. El desove se hizo en seco y los ovocitos fertilizados se dispusieron en incubadoras de flujo vertical de 250 l (tipo Woynarovich), con las mismas condiciones ambientales del SR y, se mantuvieron hasta las 25 horas HPF (4).

Para el análisis del desarrollo embrionario, 10 huevos fecundados y 10 embriones del montaje reproductivo fueron colectados en diferentes tiempos, partiendo desde el momento de la fertilización como tiempo cero; luego, al 1 minuto (m) y 30 s; después, cada m hasta completar los primeros 10 m; posteriormente cada 5 m hasta completar los primeros 45 m; finalmente cada hora (H) hasta el momento de la eclosión de la larva. Este protocolo siguió las recomendaciones de varios autores (32, 33) con algunas modificaciones, principalmente en el registro en fresco de las muestras (en frío), el cual se hizo usando estereoscopio Zeiss Discovery V12, y luego su preservación (formalina tamponada al 10 %) para otros análisis.

Manejo de larvas y juveniles

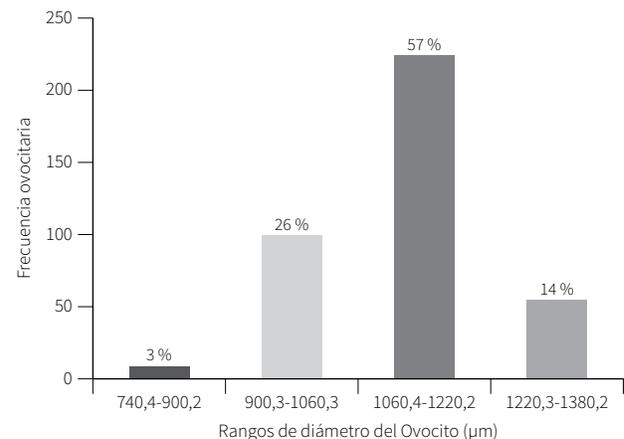
Las larvas (La) de 26 HPE fueron trasladadas de las incubadoras Woynarovich a 25 tanques plásticos de 60 l de volumen efectivo, donde fueron sembradas a una densidad de 17 La l⁻¹, en las mismas condiciones de manejo y con los mismos parámetros ambientales del SR usado en la reproducción. Además, se garantizó un caudal de entrada de cada tanque en 3,5 l min⁻¹, el cual fue controlado por medio de flujómetros (Parker MR) (24). A todas las larvas se les ofreció un protocolo alimenticio *ad libitum*, que en los tres primeros días incluyó larvas forrajeras de *Prochilodus magdalenae*, luego una combinación con nauplios de *Artemia salina* y, a partir de sexto día, una ración con alimento balanceado del 45 % de PC, que fue llevado hasta el día 15. La colecta de las muestras poseclosión siguió tiempos determinados, así: cada 3 horas hasta las 47 HPE, cada 4 horas hasta las 71 HPE, cada 6 horas hasta las

95 HPE, cada 8 horas hasta las 111 HPE, cada 12 horas hasta las 135 HPE, y una muestra diaria hasta el día 15 (8, 34). Para ello, de manera aleatoria se tomaron de los 25 tanques 10 larvas, las cuales fueron fijadas en formalina tamponada al 10 %, y luego fueron analizadas en estereomicroscopio Stereo Discovery.V12 (by Carl Zeiss) con analizador de imagen, teniendo en cuenta los trabajos de Nakatani y colaboradores (35). Se determinó también el volumen del saco de vitelo en μl , se midió su longitud y su altura en milímetros (mm), para luego ser calculado por la fórmula $V=(\pi/6)LH^2$; donde V es el volumen, L es la longitud y H es la altura (36).

RESULTADOS

Los ovocitos semidensos y esféricos de color azul agua marina, no adhesivos, fueron liberados seis horas después de la segunda dosis del extracto de hipófisis de carpa a $26\pm 0,5$ °C; con un diámetro de $1110,7\pm 97,3$ μm (antes de fertilizar, sin hidratar), y 3120 ± 116 μm al finalizar la hidratación. Como resultado de la biopsia ovárica de ocho hembras, se obtuvo los diámetros de los ovocitos en prefertilización en cada rango de clase específico (figura 1), presentando la mayor frecuencia (57 %) en el rango entre 1060,4 a 1220,2 μm .

Figura 1. Frecuencia de diámetros de ovocitos de *Brycon moorei* en cada rango de clases al tiempo de extrusión (n=400 ovocitos)



Fuente: elaboración propia.

El desarrollo embrionario a partir de fertilización hasta la eclosión se llevó a cabo en 13 horas y comprende las siguientes etapas:

Cigoto: el periodo de una célula —medido desde la fertilización— es marcado por la formación del polo animal y el vegetativo; además de un rápido incremento del espacio peri-vitelino resultado de la hidratación, el cual se comenzó a observar a partir de los cuatro minutos, llegando a una medida máxima de $0,71 \pm 0,13$ mm a 35 minutos de la fertilización, esto corresponde al 22,75 % del diámetro del ovocito; no se observaron gotas lipídicas en ninguna etapa del desarrollo embrionario.

Clivaje: es de tipo meroblástico discoidal. Comprende desde dos células hasta las 64 células. Va desde las 0,16 HPF hasta 1 HPF (figuras 2a y 2b).

Blástula: comprende desde las 128 células hasta la etapa de epibolia en un avance del 35 %, con cuatro estadios intermedios. Al inicio de la etapa se observan desde las 128 a las 512 células organizadas en varias capas que pueden variar entre 5 a 10 capas. Un primer estado intermedio, llamado *IK*, presenta incontables células (mórula); el segundo estado intermedio, denominado *alto*, marca el inicio del aplanamiento del blastodisco, con forma ligeramente elíptica; el tercer estado intermedio, llamado *oblonga*, presenta características similares a la etapa anterior, pero con un borde suave entre el blastodisco y el vitelo. En la última etapa intermedia, denominada *domo*, las células del vitelo empujan el polo animal hacia adentro, iniciando la epibolia. Esta etapa termina con la etapa de *epibolia al 35 %*, en la que el blastodermo comienza a cubrir ligeramente el polo vegetativo. Los tiempos en los que transcurren estos cambios van desde la 1,16 HPF hasta las 2,58 HPF (figuras 2c y 2d).

Gástrula: inicia con el estado de *epibolia al 45%*, en la que el espesor del blastodermo se hace más uniforme y es ligeramente oval o redondeada; además, se presenta luego el estado intermedio denominado *escudo embrionario*, donde se hace visible y muestra el lado dorsal más grueso, que dará origen a la placa precordial y a la

notocorda del embrión en desarrollo. Después, siguen incrementos porcentuales de la *epibolia* (60-65-70-80-85-95-100 %), caracterizados porque el blastodermo comienza a cubrir más de la mitad del polo vegetativo hasta que lo cierra por completo. Al finalizar la gástrula se observa el estado de *brote de la cola*, que muestra el origen de la cola y la región cefálica. También se observa en el lado dorsal anterior a la yema de la cola la placa neural engrosada a lo largo de todo el eje embrionario. El tiempo transcurrido va desde las 1,83 HPF hasta las 5,92 HPF (figura 2e y 2f).

Segmentación: está marcada por el desarrollo de los paquetes musculares (somitas), y asociada al desarrollo de otras estructuras corporales. Los dos primeros somitas aparecen en la parte medial del embrión; luego, a los 4 somitas (parte medial del embrión), se observa un mayor engrosamiento de la región cefálica y mayor alargamiento del embrión; el desarrollo de los somitas muestra una tendencia hacia la parte posterior. En conjunto con los 10 somitas, se observa claramente el primordio óptico; después, cuando se contabilizan 20 somitas, se observan claramente el rudimento del cerebelo y las regiones romboméricas ubicadas posteriormente a la vesícula óptica y, en la región caudal, la vesícula de Kupffer. A los 25 somitas se observa claramente la vesícula ótica, además de los rombomeros. El acercamiento de la vesícula ótica (AVO) al margen del primordio óptico es del 13%; se termina esta etapa con 35 somitas, y se observa que el embrión se ha alargado y presenta una longitud total de $1,8 \pm 0,04$ mm y un 17 % AVO; en este momento se distingue claramente la vesícula ótica, sin otolitos. El tiempo de la segmentación se desarrolla entre las 6,66 HPF hasta las 9,58 HPF (figuras 2g y 2h).

Farínula-organogénesis: comprende tres etapas que se relacionan con el porcentaje de acercamiento de la AVO, al margen de esta. La primera etapa, denominada *embrión al 30 % AVO*, muestra al embrión sin pigmentación, y mide $1,87 \pm 0,09$ mm; en la segunda etapa, llamada *embrión al 35 % AVO*, la AVO presenta los otolitos y el embrión mide $1,91 \pm 0,05$ mm, presenta pigmentación temprana de la retina y de otras zonas

adyacentes a la vesícula óptica; asimismo, se observa el corazón latiendo con circulación incipiente, aparecen los primordios de las aletas pectorales, y se observan movimientos de la cola reducidos y gran extensión del vitelo. Por último, el *embrión al 50 % AVO*, mide $2,24 \pm 0,09$ mm y presenta mayor pigmentación de la retina y pigmentación temprana de la parte anterior del saco vitelínico; de igual forma, el corazón bate fuerte, se nota la circulación sanguínea y eritrocitos sobre la parte anterior del vitelo. Se observa la placa nasal, la boca y el sistema nervioso central establecidos, con aleta primigenia desarrollada; además, se reconoce la línea media lateral primordial y los brotes de las aletas pectorales son más prominentes. Los tiempos en faríngrula comprenden entre las 10 HPF hasta las 11,5 HPF (figuras 2i y 2j).

Eclosión: se reconocen cuatro etapas,

1. Larva inicial, cuya longitud total (LT) es de $3,04 \pm 0,23$ mm, y presentan características similares al embrión en 50 % AVO.
2. Pectoral larga, la larva mide $4,28 \pm 0,11$ mm de LT. Se observan claramente los arcos ranquiales y es clara la vascularización a lo largo del cuerpo y se nota la línea media lateral. Se puede observar la cloaca y primordio del tubo digestivo, además algunos melanóforos aparecen sobre la región medial del cuerpo. También, se observa la aleta embrionaria (primigenia) hialina, sin pigmentación y la boca comienza su apertura.
3. Aleta pectoral, la larva mide $4,63 \pm 0,16$ mm de LT. La cabeza está inclinada ligeramente hacia atrás, más que en la etapa anterior, y el brote de aleta pectoral comienza a dirigirse hacia la parte posterior del cuerpo. En la región cefálica se nota el surco de separación dentro de la vesícula ótica, que después generará las cámaras de cada otolito; también, se nota la prominente subdivisión cerebral transversal en el primordio del cerebelo, el cual separa el cerebro medio y el cerebro posterior. Todo, excepto la

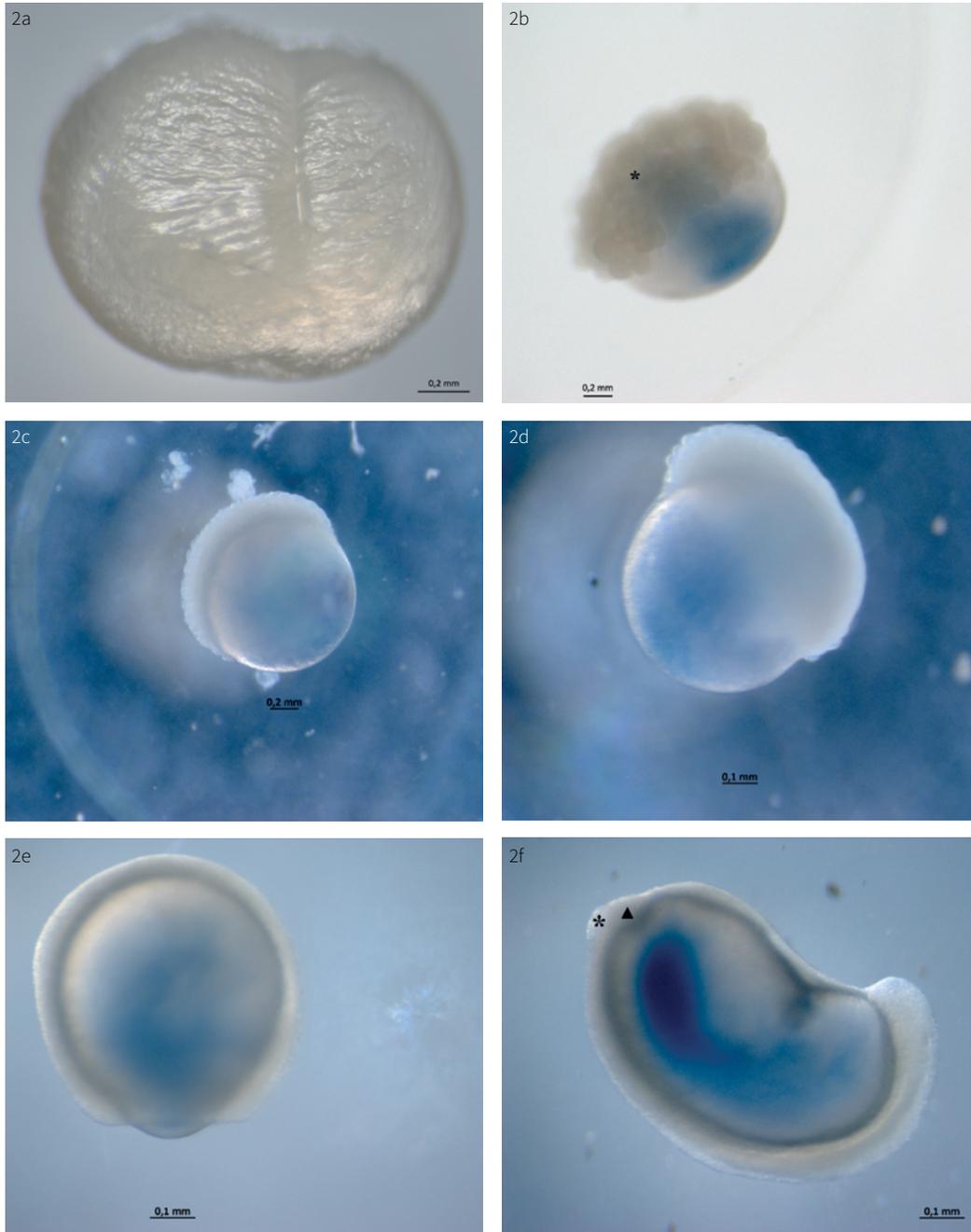
parte posterior del cerebro medio, está moldeado por un surco horizontal distintivo, el cual separa el tectum del cerebro medio en dos: el óptico, dorsal al surco, y el tegmentum, en posición ventral. Los rombómeros se orientan a la superficie dorsal del cerebro posterior, que es de aspecto más delgado, con apariencia grumosa, menor a la etapa anterior.

4. Boca prominente, la larva mide $4,82 \pm 0,2$ mm de LT. Se asoman los primordios de dientes en la cavidad bucal, se nota el corazón con cavidades, la vena cardinal se observa transversal al vitelo, y la arteria caudal se hace notable muy cerca de la cola. Asimismo, se observa la apertura anal y la presencia de melanóforos dendríticos en la región dorsal. La eclosión se desarrolla a partir de las 13 HPF y va hasta las 22 HPF (10 HPE) (figuras 2k y 2l).

Periodo larval vitelino (LV): está comprendido desde las 13 HPE hasta las 24 HPE. La larva tiene una LT entre $5,09 \pm 0,16$ a $5,61 \pm 0,35$ mm; el volumen del saco vitelino se reduce de $0,54 \pm 0,05$ a $0,42 \pm 0,02$ mm³, presentando una disminución del 22 % en un periodo de 12 horas (figura 3).

Etapas de preflexión: está comprendida entre las 25 y 53 HPE. Las larvas presentaron una LT promedio de $6,85 \pm 0,53$ mm y un peso promedio de $3,14 \pm 0,36$ mg. La boca es amplia y terminal, con dientes bien desarrollados; hacia el final de la etapa, estos se forman en el dentario y premaxilas, típicamente en dos hileras de cada hueso, son de forma cónica. En esta etapa el canibalismo se exagera y se alcanza la máxima abertura bucal con $1773,37$ μm, se hace necesario suministrar larvas de *Prochilodus magdalenae*. Además, se observan vestigios de la aleta primigenia; la vejiga gaseosa se ve inflada, transparente y externamente pigmentada en su región dorsal (44 HPE); los patrones de pigmentación en el resto del cuerpo incrementan en la región ventral y cefálica; y el opérculo cubre toda la abertura branquial y llega hasta el brote de la aleta pectoral.

Figura 2. Descripción del desarrollo embrionario: 2a. Clivaje (0,16-1 HPE): dos células, se observan los blastómeros (**); 2b. Etapa final del clivaje con 64 blastómeros, se marca el polo vegetativo (*); Blástula (1,16-2,58 HPF): 2c. Huevo con 128 células; 2d. Epibolia a 35%; Gástrula (2,75-5,92 HPF): 2e. Epibolia del 95%; 2f. Brote de la cola (*), la cabeza de flecha negra indica donde la yema desaparece a medida que termina la epibolia; Segmentación (6,66-9 HPF): 2g. Embrión con dos somitas (**); 2h. Embrión con 34 somitas (*) placa nasal; cabeza de flecha negra muestra la vesícula óptica; Organogénesis (10,5-11,5 HPF): 2i y 2j; organogénesis con 16% de acercamiento de la vesícula ótica (AVO) y 50% de AVO respectivamente, (*) corion ha perdido su estructura; (*) aleta primigenia; cabeza de flecha negra indica la cloaca o ano aun cerrado; Eclosión (0 - 10 HPE): 2k. Larva con boca prominente (*); cabeza de flecha negra indica vesícula ótica y, el sistema nervioso central indicando el prosencéfalo (P); el primordio de glándula pineal (Ø); el mesencéfalo (M); α indica la prominente subdivisión cerebral transversal en el primordio del cerebelo (c), separando el mesencéfalo (M) del rombencéfalo (R) 2l. Larva con 10 HPE, note los arcos branquiales (*); la flecha negra indica el corazón; (Φ) primordio de la aleta pectoral. (•) indican el desarrollo de la pigmentación en la vesícula ótica



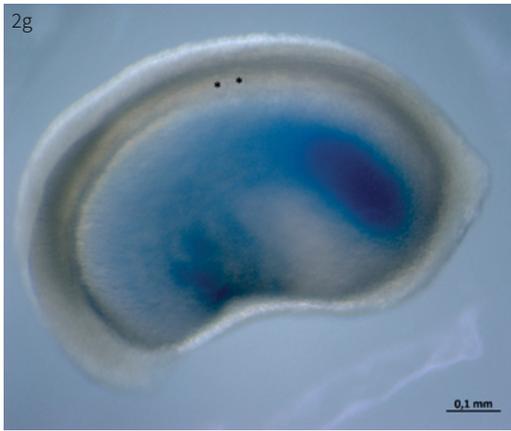
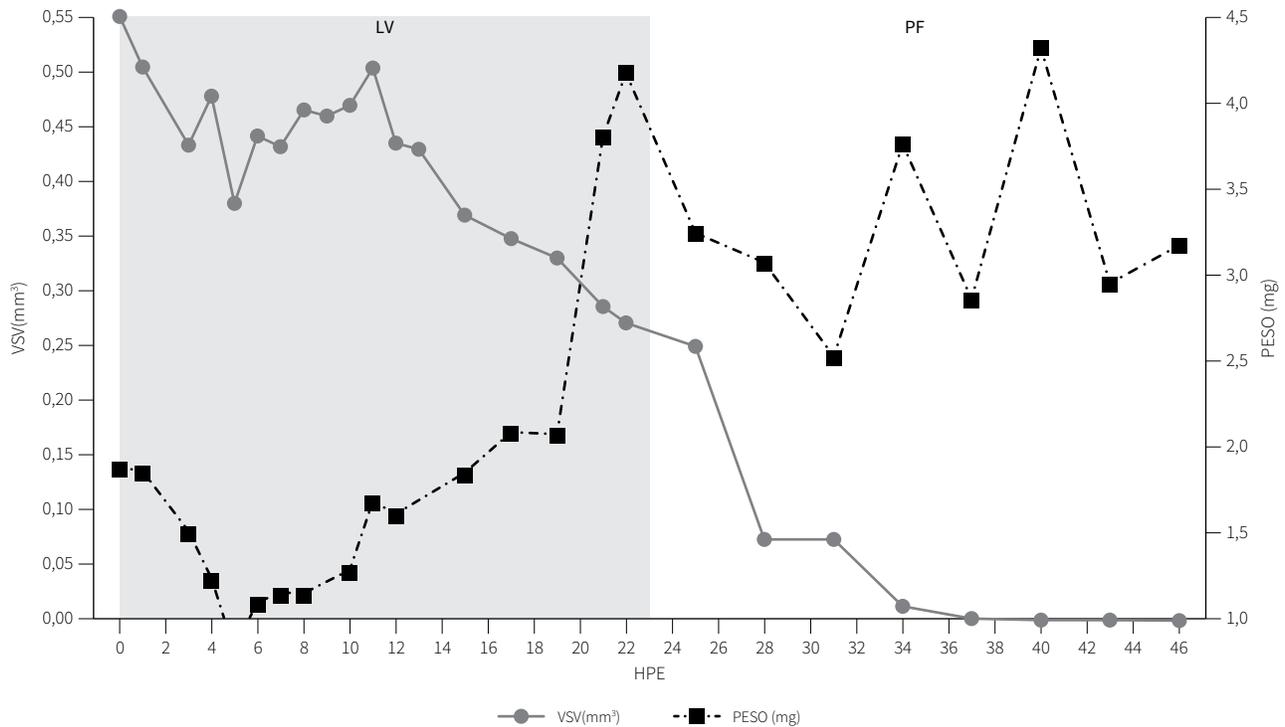


Tabla 1. Principales características y etapas del desarrollo embrionario desde la formación del blastodermo hasta la eclosión a una temperatura de $26\pm 0,4$ °C en *Brycon moorei*

HPF	Etapas	Características principales
0 a 0,15	Cigoto	Formación del polo animal y el polo vegetativo
0,16 a 1	Clivaje	Sucesivas divisiones para formar los blastómeros
0,16	2 células (cél)	Dos blastómeros
0,33	4 cél	Arreglo de blastómeros 2x2
0,5	8 cél	Arreglo de blastómeros 2x4
0,66	16 cél	Arreglo de blastómeros 4x4
0,83	32 cél	Dos capas de blastómeros en arreglo 2x8
1	64 cél	Tres capas de blastómeros
1,16 a 2,58	Blástula	
1,16-1,5	128-512 cél	Várias capas de células (5 a 10 capas)
1,66	1K células	Masa celular incontable o mórula
1,83	Alto	Inicio del aplanamiento del blastodisco
2,16	Oblonga	Borde suave entre el blastodisco y el vitelo
2,25	Domo	Inicio de la epibolia
2,58	Epibolia 35 %	Polo vegetativo cubierto en un 35 %
1,83 a-5,92	Gástrula	
2,75	45 % Epibolia	Blastodermo más uniforme y de forma oval
3	Escudo embrionario	Origen de la placa precordial
3,33 a 5,5	60 a 100 % Epibolia	El blastodermo cubre el polo vegetativo
5,92	Brote de la cola	Se observa claramente el brote de la parte caudal
6,66 a 9,58	Segmentación	
6,66	2 somitas	Se presentan en la parte medial del embrión
6,98	4 somitas	Tendencia a desarrollarse hacia la cola
7,5	10 somitas	Se observa claramente el primordio óptico
8	20 somitas	Se observa vesícula de Kupffer
8,75	25 somitas	Se observa vesícula ótica
9	35 somitas	El embrión mide $1,8\pm 0,04$ mm
10 a12	Farínula – organogénesis (embrión- E)	
10,5	E 30 % AVO	El embrión mide $1,87\pm 0,09$ mm
11	E 35 % AVO	El embrión mide $1,91\pm 0,05$ mm
11,5-12	E 50 % AVO	El embrión mide $2,24\pm 0,09$ mm
13 HPF-	Eclosión Tiempo 0 HPE	
0,5	Larva inicial	La larva mide $3,04\pm 0,23$ mm de LT
5	Pectoral larga	La larva mide $4,28\pm 0,11$ mm de LT
8	Pectoral fin	La larva mide $4,63\pm 0,16$ mm de LT
10	Boca prominente	La larva mide $4,82\pm 0,2$ mm de LT apertura anal, primordios dentales

Fuente: elaboración propia.

Figura 3. Relación volumen saco vitelino (VSV mm^3) con respecto al peso de la larva, al tiempo en HPE y el periodo LV y larva en PF



Fuente: elaboración propia.

La larva al inicio de la flexión (56 a 71 HPE) tiene una LT promedio de $7,89 \pm 0,14$ mm, un peso promedio de $4,73 \pm 0,27$ mg, y conserva las mismas características morfológicas de la etapa anterior, pero con ligera pigmentación puntiforme a nivel caudal.

Etapa de flexión: está comprendida entre las 82 a las 110 HPE. Las larvas presentaron una LT promedio de $9,85 \pm 0,09$ mm y un peso promedio de $10,92 \pm 0,57$ mg. La notocorda alcanza la flexión total a las 95 HPE, siendo visible en el pedúnculo caudal con incremento notorio de la pigmentación dendrítica y puntiforme rodeando la notocorda y los radios de la aleta caudal primigenia; además, las aletas dorsal y anal comienzan su desarrollo. Se observa también las aberturas nasales de forma alargada. Al inicio de la posflexión (123 a 182 HPE), las larvas tienen una LT promedio $13,81 \pm 0,12$ mm y un peso promedio de $32,14 \pm 3,55$ mg; la aleta

primigenia ha sido absorbida en su gran mayoría, solo se observa una tira delgada en el segmento preanal. Asimismo, es evidente un ensanchamiento en la base del pedúnculo caudal que formará la aleta adiposa, además las aletas anal, dorsal y caudal presentan radios; se observan pliegues y estrías a nivel del sistema digestivo.

Etapa de posflexión: entre las 206 y 254 HPE. La larva tiene una LT promedio de $15,82 \pm 0,41$ mm y un peso promedio de $60,9 \pm 10,1$ mg. Se mantienen la mayoría de las características morfológicas descritas en la etapa anterior. Hacia el final de la posflexión, se puede considerar ya un juvenil, alcanzando una LT promedio de $25,66 \pm 0,64$ mm y un peso promedio de $221,6 \pm 15,84$ mg, etapa que se desarrolla desde las 278 HPE en adelante. Se observan escamas y todas las estructuras nataatorias bien desarrolladas, incluyendo la aleta adiposa; también, se observa el punto negro característico en la

base del pedúnculo caudal, con proyecciones rojizas sobre la aleta caudal e iridiscencias en todo el cuerpo, típicas en esta especie (figuras 4).

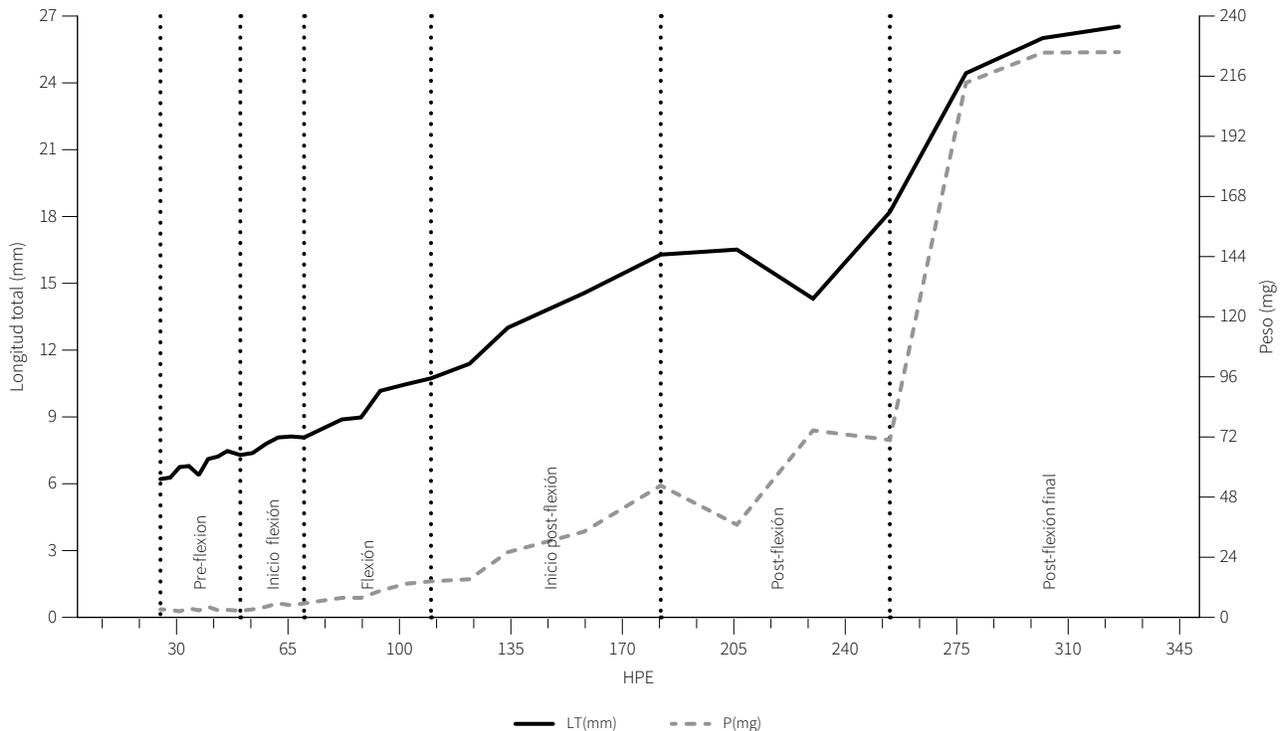
DISCUSIÓN

Los teleósteos neotropicales de agua dulce, migradores, en general presentan similitudes en su ontogenia, las cuales se relacionan con tiempos cortos, poco vitelo, ausencia de pigmentación y larvas poco desarrolladas a la eclosión, entre otras características (29). Para *Brycon moorei* las características del huevo, el desarrollo embrionario y larval siguen patrones similares observados en especies del mismo género, entre ellas: *Brycon gouldingi* (8, 9, 37, 38); *Brycon guatemalensis* (14); *Brycon orbignyanus* (10, 11, 13); *Brycon hilarii* (15); *Brycon*

orthotaenia (18); *Brycon amazonicus* (20–22, 39, 40); *Brycon nattereri* (19); *Brycon insignis* (41, 42) y *Brycon cephalus* (16, 17); además de algunos reportes para la misma especie (27, 29, 43) y para otras especies pertenecientes a la familia Characidae (23, 44).

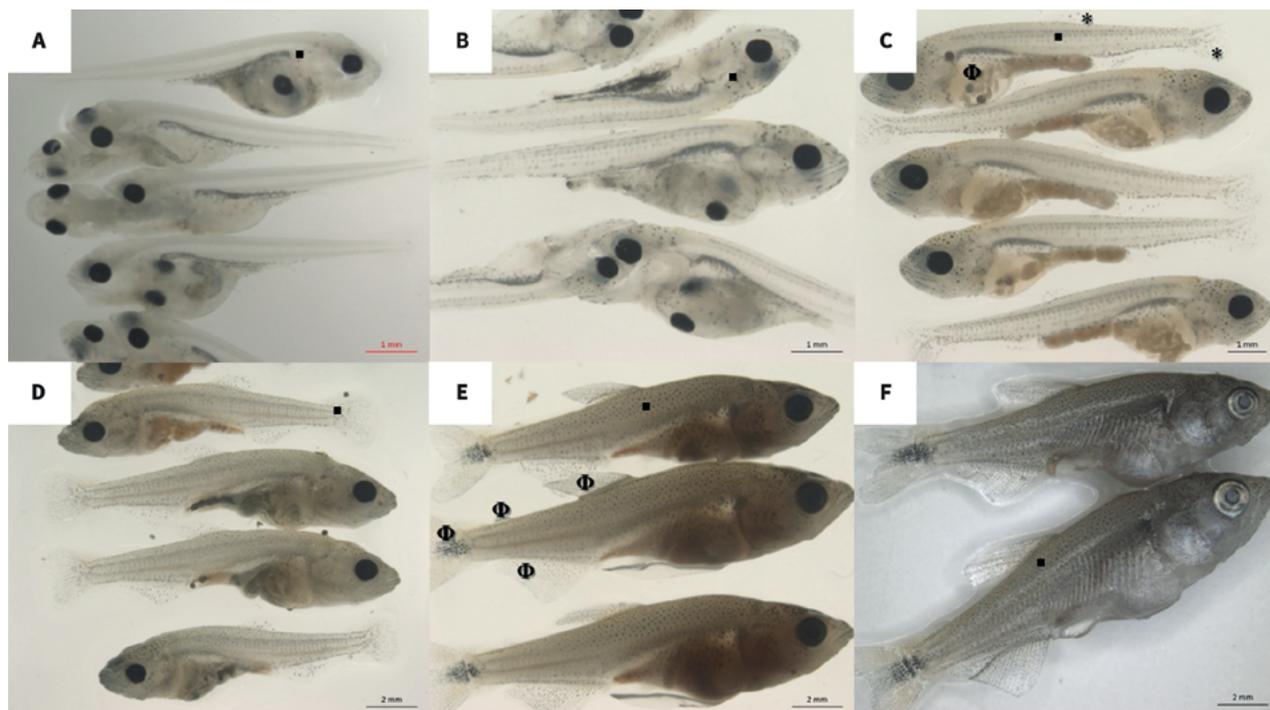
En el presente estudio, *Brycon moorei* presenta uno de los menores diámetros ovocitarios: el rango de diámetro encontrado en mayor porcentaje fue de 1,06 a 1,2 mm, con el 57 % de ovocitos desovados; valores similares se registran para *B. amazonicus* (1,1-1,2 mm, 47,5 %, respectivamente) (20) y *B. gouldingi* (1,1-1,2, 54 %) (38). El espacio perivitelino fue grande, mayor al 20 % del diámetro total del ovocito (35), mayor al reportado para la misma especie, incluyendo el diámetro ovocitario poshidratación (31), estas diferencias podrían explicarse por los protocolos de toma de la muestra y

Figura 4. Relación de la etapa de desarrollo larval respecto al peso (mg) y a la longitud total (mm). Etapa de preflexión (25-50 HPE); inicio de flexión (54-70 HPE); flexión (82-110 HPE); inicio de posflexión (122-182 HPE); posflexión (206-254 HPE); y final de posflexión (278-326 HPE)



Fuente: elaboración propia.

Figura 5. Características externas del desarrollo larval en *B. moorei*. A. Larvas en preflexión a las 50 HPE, en canibalismo. B. Larvas en inicio de flexión a las 70 HPE (*) vejiga gaseosa inflada; (▪) indica el patrón de pigmentación, el cual incrementa a medida que avanza el tiempo de desarrollo. C. Larvas en flexión a las 110 HPE, se observa aleta dorsal, anal y flexión total de la notocorda (*); se observa al interior del estómago, nauplios recién eclosionados de artemia salina y algunos cistos (Φ). D. Larvas al inicio de la posflexión (182 HPE). E. Larvas en posflexión a las 254 HPE, se observa el punto negro típico en el pedúnculo caudal y demás aletas bien conformadas, incluyendo la adiposa (Φ). F. Juveniles con iguales características de un adulto a las 326 HPE.



análisis de estas, así como por los inherentes al estado de madurez de las hembras escogidas para el evento reproductivo. A su vez, el espacio perivitelino es prácticamente igual al reportado para *B. orbignyanus* (0,71 mm) (45). En *B. moorei* el plano que genera la primera división que origina los dos blastómeros ha sido identificado anteriormente en otras especies tales como: *Danio rerio* (32) y *Carassius auratus* (33), el cual inicia desde el centro hacia los bordes, seguida por continuos clivajes hasta alcanzar los 64 blastómeros, característica que se mantiene en todos los bryconidos reportados anteriormente, salvo pequeñas diferencias en los tiempos en los que se presentan las divisiones, incluyendo la misma especie (31); otros carácidos como *Prochilodus lineatus* (46) y *Piaractus brachypomus* (47) también presentan este tipo de división. La epibolia empezó al final de

la blástula y continuó hasta la gástrula, notándose la formación del escudo embrionario y terminando con la distinción de la región caudal de la cefálica, similares hallazgos fueron reportados para la misma especie (31), con menos detalles, probablemente, debido al protocolo de muestreo; para coespecíficos como: *B. orbignyanus* (48), *B. cephalus* (17) y otras especies (27, 42), también se reportan estas etapas. Para los estadios finales que incluyen la segmentación (neurulación), la organogénesis y la eclosión, salvo pequeñas diferencias en los tiempos de cada etapa, se presentan las mismas características ontogénicas, sugiriendo mecanismos conservados (50, 51).

En *B. moorei* el tiempo de eclosión es uno de los más rápidos registrados para este género; siendo menor

solo para *B. cephalus* (11 HPF) (16), con un registro de temperatura experimental entre los 26 a 27 °C. Este parámetro ambiental puede variar entre los 19 °C en *B. nattereri* (19), lo que explica su mayor tiempo en eclosionar y en gastar sus reservas endógenas, hasta los 28 °C en *B. amazonicus* (22). Al respecto es conocido el efecto de la temperatura acelerando el metabolismo de los peces (52, 53).

B. moorei presenta el menor tiempo para iniciar el canibalismo (22 HPE), rasgo por el cual ha sido catalogada como la especie de mayor canibalismo registrado en peces (27, 29, 30, 43). Para la misma especie fue reportado un tiempo mayor (29 HPE) (31), esta diferencia puede ser explicada por variaciones en la temperatura del manejo de las larvas. Aunque es típico en este género, dos especies no presentan canibalismo: *B. guatemalensis* (14) y *B. nattereri* (19); a su vez, *B. moorei* presentó una rápida apertura bucal y absorbió ligeramente el vitelo comparada con todas las especies citadas. Estas diferencias son especie específicas (50, 54) y pueden ser explicadas por factores genéticos y ambientales (55).

A partir de la organogénesis y el periodo de eclosión, se observa claramente la especialización del tubo neural dirigido al desarrollo de las tres vesículas cerebrales (prosencefalo; mesencefalo y rombencefalo) y la espina cordal (56), corroborado por los reportes para *B. cephalus* (17) y *B. gouldingi* (37). También, se observa el primordio de la glándula pineal, dorsal e intermedia al prosencefalo y mesencefalo, reportado igualmente para *B. gouldingi* (32).

En *B. moorei* los patrones de pigmentación inician en la vesícula óptica (11 HPF), desde la zona más externa hacia el cristalino, incrementándose después de la eclosión hacia las demás zonas del cuerpo; similares hallazgos se reportan para la misma especie (31). Además, se reconoce que la rápida pigmentación de los ojos implica agudeza visual, esencial para el estado larval (37), siendo fundamental en *B. moorei* que, por su precocidad en el desarrollo, presenta eventos casi simultáneos junto con la apertura bucal, los cuales

están íntimamente relacionados con el inicio de la alimentación exógena (57). Así, el período mixotrófico podría asegurar habilidades para incrementar la eficiencia alimenticia antes de que las reservas endógenas se terminen; estas habilidades ocurren a la par con el periodo de mayores cambios morfológicos (22).

De este primer reporte detallado sobre la ontogenia de *B. moorei* se puede concluir lo siguiente: la hembra de *Brycon moorei* puede ser escogida para eventos reproductivos cuando su diámetro ovocitario preinducción esté por encima de 1060,4 μm. Hembras y machos responden al protocolo con EPC (5,5 mg/kg PV y 2,5 mg/kg PV); la hembra ovula a las 6 horas después de la última dosis de EPC a 26±0,5 °C. *B. moorei* presenta un desarrollo embrionario y larval semejante a la mayoría de las especies del género *Brycon* y otros de la familia Characidae, notando que a las 5,5 HPF se da el cierre del blastoporo y la eclosión a las 13 HPF. Además, presenta menor tiempo en el consumo de las reservas endógenas (37 HPE) y con un tiempo más corto en iniciar el canibalismo (22 HPE). Tener en cuenta estas características es importante para mejorar el manejo de la especie en cautiverio y mejorar la sobrevivencia.

REFERENCIAS

1. Mojica J., Usma R, Álvarez-León R, Lasso C., editores. Libro rojo de peces dulceacuicolas de Colombia. 1ª ed. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, WWF Colombia y Universidad de Manizales; 2012. <https://bit.ly/3qe2XTo>.
2. Agostinho A, Pelicice F, Gomes L. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol.* 2008;68(4 suppl):1119-32. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000500019>
3. Baumgartner G, Nakatani K, Gomes LC, Bialezki A, Sanches PV, Makrakis MC. Fish larvae from the upper Paraná river: Do abiotic factors affect larval density? *Neotrop Ichthyol.* 2008;6(4):551-8. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252008000400002>

4. David-Ruales CA. Manual de producción de mueluda o dorada del Magdalena (*Brycon moorei*) (Steindachner, 1878). 1ª ed. Caldas: Editorial Lasallista; 2018.
5. Filho VAM, Freitas MV, Ariede RB, Lira LVG, Mendes NJ, Hashimoto DT. Genetic applications in the conservation of Neotropical freshwater fish. En: Ray S, editor. Biological Resources of Water. Rijeka: IntechOpen; 2018. <https://doi.org/10.5772/intechopen.73207>
6. Sibly RM, Baker J, Grady JM, Luna SM, Kodric-Brown A, Venditti C, Brown JH. Fundamental insights into ontogenetic growth from theory and fish. *Proc Natl Acad Sci.* 2015;112(45):13934-13939. <https://doi.org/10.1073/pnas.1518823112>
7. Wang J, Cao H. Zebrafish and medaka: Important animal models for human neurodegenerative diseases. *Int J of Mol Sci.* 2021;22(19):10766. <https://doi.org/10.3390/ijms221910766>
8. Faustino F. Desenvolvimento embrionário e larval de *Brycon gouldingi* (Teleostei, Characidae). [Tesis de maestría]. São Paulo: Universidad Estadual Paulista; 2010. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/86681>
9. Faustino F, Nakaghi LSO, Neumann E. *Brycon gouldingi* (Teleostei, Characidae): aspects of the embryonic development in a new fish species with aquaculture potential. *Zygote.* 2011;19(4):351-363. <https://doi.org/10.1017/S0967199410000535>
10. Reynalte-Tataje D, Zaniboni-Filho E, Esquivel J. Embryonic and larvae development of piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849 (Pisces, Characidae). *Acta Sci Biol Sci.* 2004;26(1):67-71. <https://doi.org/10.4025/actascibiols.v26i1.1660>
11. Ganeco LN, Franceschini-Vicentini IB, Nakaghi LSO. Structural analysis of fertilization in the fish *Brycon orbignyanus*. *Zygote;*17(02):93-99. <https://doi.org/10.1017/S0967199408005030>
12. Alves Correia M, Reis Raposo CMM, da Silva Nascimento L, Maciel Júnior A. Ontogenia da pigmentação das larvas de três espécies de characiformes, criadas em incubatório. *Enciclopédia Biosf.* 2010;6(11):1-14. <https://bit.ly/3BZEC6p>
13. Bettinelli-Nogueira L, Lima-Godinho A, Pereira-Godinho H. Early development and allometric growth in hatchery-reared characin *Brycon orbignyanus*. *Aquac Res.* 2014;45(6):1004-1011. <https://doi.org/10.1111/are.12041>
14. Molina Arias A. Desarrollo larval de *Brycon guatemalensis* (Regan, 1908) (Pisces: Characidae). *Brenesia.* 2017;(66):31-36.
15. Oliveira FG de, Bialetzki A, Gomes LC, Santin M, Taguti TL. Desenvolvimento larval de *Brycon hilarii* (Characiformes, Characidae). *Iheringia Sér Zool.* 2012;102(1):62-70. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212012000100009>
16. Romagosa E, Narahara MY, Fenerich-Verani N. Stages of embryonic development of the “Matrinxã”, *Brycon cephalus* (Pisces, Characidae). *Bol Inst Pesca.* 2001;27(1):27-32.
17. Sversut de Alexandre J, Ninhaus-Silveira A, Verssimo-Silveira R, Buzollo H, Senhorini JA, Penteadochaguri M. Structural analysis of the embryonic development in *Brycon cephalus* (Günther, 1869). *Zygote.* 2010;18(2):173-182. <https://doi.org/10.1017/S0967199409990190>
18. Zeferino-Gomes R, Sato Y, Rizzo E, Bazzoli N. Early development of *Brycon orthotaenia* (Pisces: Characidae). *Zygote.* 2011;21(1):11-20. <https://doi.org/10.1017/S0967199411000311>
19. Maria AN, Ninhaus-Silveira A, Orfão LH, Viveiros ATM. Embryonic development and larval growth of *Brycon nattereri* Günther, 1864 (Characidae) and its implications for captive rearing. *Zygote.* 2017;25(6):711-718. <https://doi.org/10.1017/S0967199417000594>
20. Osakada Nakaghi LS, Neumann E, Faustino F, Ribeiro Mendes JM, de Braga FM. Moments of induced spawning and embryonic development of *Brycon amazonicus* (Teleostei, Characidae). *Zygote.* 2014;22(4):549-557. <https://doi.org/10.1017/S0967199413000130>
21. da Silva CR, Pereira Dos Santos M, Senhorini JA, Faria Paes MC, Nogueira Valentin F, Fujimoto T, et al. The effect of temperature on the initial development of *Brycon amazonicus* Spix & Agassiz, 1829 as tool for micromanipulation of embryos. *Zygote.* 2017;25(5):637-651. <https://doi.org/10.1017/S096719941700051X>
22. Neumann E, Paes MCF, Mendes JMR, Braga FMS, Nakaghi LSO. Larval development of *Brycon amazonicus* (Teleostei, Bryconidae) with a focus on locomotory, respiratory and feeding structures. *J Fish*

- Biol. 2018;93(6):1141-1150. <https://doi.org/10.1111/jfb.13832>
23. Souza G, Caramaschi EP, Monteiro LR. Morphometrics and allometry of the larvae of five Characiformes species in the Paraíba do Sul River Basin. *Zygote*. 2017;25(4):507-518. <https://doi.org/10.1017/S096719941700034X>
 24. David-Ruales C., Castañeda-Álvarez G. Recirculation system for larviculture stage of *Brycon moorei* Evaluation of a recirculation system for Dorada (*Brycon moorei*-Steindachner 1878) larvae in the Magdalena River. *Rev Ces Med Vet*. 2014;9(2):179-189.
 25. David-Ruales CA, Machado-Fracalossi D, Betancur-González EM, Rodríguez-Franco N, Castañeda-Álvarez G, Flórez-Restrepo C, et al. Relaciones alométricas en estadios tempranos de la especie *Brycon moorei* Steindachner (Characidae), en condiciones controladas. *Actual Biol*. 2020;42(113):1-21. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v42n113a02>
 26. Baras E, Ndao M, Maxi MYJ, Jeandrain D, Thomé JP, Vandewalle P, et al. Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. I. Ontogeny, dynamics, bioenergetics of cannibalism and prey size selectivity. *J Fish Biol*. 2000;57(4):1001-1020. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02207.x>
 27. Baras E, Jobling M. Dynamics of intracohort cannibalism in cultured fish. *Aquac Res*. 2002;33(7):461-479. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.2002.00732.x>
 28. Baras E. Minimización del canibalismo en especies de peces con larvas piscívoras: estrategias y éxitos con el carácido *Brycon moorei*. En: Renno JF, García C, Duponchelle F, Nuñez J, editores. *Biología de las poblaciones de peces de la amazonía y piscicultura*. Iquitos: Red de Investigación sobre la Ictiofauna Amazónica; 2005. p. 227-233.
 29. Vandewalle P, Germeau G, Besancenet P, Parmentier E, Baras E. Early development of the head skeleton in *Brycon moorei* (Pisces, Ostariophysi, Characidae). *J Fish Biol*. 2005;66(4):996-1024. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2005.00656.x>
 30. Baras E, Lucas MC. Individual growth trajectories of sibling *Brycon moorei* raised in isolation since egg stage, and their relationship with aggressive behaviour. *J Fish Biol*. 2010;77(4):985-997. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02740.x>
 31. Villada-Agudelo JA., Castañeda-Álvarez GD., Jiménez-Segura LF. Descripción del desarrollo ontogénico inicial de la Dorada *Brycon moorei* (Characiformes: Bryconidae). *Actu biol*. 2022; 44(117): 1-17. <https://doi.org/10.17533/udea.acbi.v44n117a01>
 32. Kimmel CB, Ballard WW, Kimmel SR, Ullmann B, Schilling TF. Stages of embryonic development of the zebrafish. *Dev Dyn*. 1995;203(3):253-310. <https://doi.org/10.1002/aja.1002030302>
 33. Tsai HY, Chang M, Liu SC, Abe G, Ota KG. Embryonic development of goldfish (*Carassius auratus*): A model for the study of evolutionary change in developmental mechanisms by artificial selection. *Dev Dyn*. 2013;242(11):1262-1283. <https://doi.org/10.1002/dvdy.24022>
 34. Neumann E. Desenvolvimento inicial de jatuarana, *Brycon amazonicus* (Teleostei, Characidae). [Tesis de doctorado]. São Paulo: Universidade Estadual Paulista; 2008. <https://repositorio.unesp.br/handle/11449/100202>
 35. Nakatani K, Agostinho, AA, Baumgartner G, Bialezki A, Sanches P.V., Makrakis, MC, et al. Ovos e larvas de peixes de agua doce: desenvolvimento e manual de identificação. EDUEM/Nupélia, editor. Maringá: UEM-Nupélia, Eletrobrás; 2001.
 36. Blaxter JHS. 4 Development: eggs and larvae. En: Hoar WS, Randall DJ, editores. *Fish Physiology*. Vol. 3. Nueva York: Academic Press; 1969. p. 178-252. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(08\)60114-4](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(08)60114-4)
 37. Faustino F, Makino LC, Neumann E, Satiko L, Nakaghi-Okada LS. Histological description of the larval development of *Brycon gouldingi* Lima, 2004 (Teleostei, Characidae). *Int J Aquat Biol*. 2018;6(2):75-87. <https://doi.org/10.22034/ijab.v6i2.361>
 38. Faustino F, Makino LC, Neumann E, Nakaghi LSO. Morphological and morphometric aspects of early life stages of piabanha *Brycon gouldingi* (Characidae). *J Fish Biol*. 2015;86(5):1491-1506. <https://doi.org/10.1111/jfb.12652>
 39. Sampaio-Nakauth ACS, Villacorta-Correa MA, Figueiredo MR, Bernardino G, França JM. Embryonic

- and larval development of *Brycon amazonicus* (SPIX & AGASSIZ, 1829). *Braz J Biol.* 2016;76(1):109-116. <http://dx.doi.org/10.1590/1519-6984.13914>
40. Pardo-Carrasco S, Arias-Castellanos JA, Suárez-Mahecha H, Cruz-Casallas PE, Vázquez-Torres W, Atencio-García V, et al. Inducción a la maduración final y ovulación del yamú *Brycon amazonicus* con EPC y mGnRH-a. *Rev Colomb Cienc Pecu.* 2006;19(5):160-166.
 41. Andrade-Talmelli EF, Tahira Kavamoto E, Yamame Narahara M, Fenerich-Verani N. Reprodução induzida da piabanha, *Brycon insignis* (Steindachner, 1876), mantida em cativeiro. *Rev Bras Zootec.* 2002;31(2):803-811. <https://doi.org/10.1590/S1516-35982002000400001>
 42. Andrade-Talmelli EF, Tahira Kavamoto E, Romagosa E, Fenerich-Verani N. Embryonic and larval development of the “piabanha”, *Brycon insignis*, Steindachner, 1876 (Pisces, Characidae). *Bol Inst Pesca.* 2001;27(1):21-27.
 43. Baras E, Maxi MYJ, Ndao M, Mélard C. Sibling cannibalism in dorada under experimental conditions. II. Effect of initial size heterogeneity, diet and light regime on early cannibalism. *J Fish Biol.* 2000;57(4):1021-1036. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2000.tb02208.x>
 44. Souza G, Melo EJT, Caramaschi EP, Andrade DR, Monteiro LR. Early development and allometric growth patterns of the grumatã (*Prochilodus vimbooides* Kner, 1859). *Zygote.* 2016;24(3):428-441. <https://doi.org/10.1017/S0967199415000350>
 45. Reynalte-Tataje D, Zaniboni-Filho E, Esquivel JR. Embryonic and larvae development of piracanjuba, *Brycon orbignyanus* Valenciennes, 1849 (Pisces, Characidae). *Acta Sci Biol Sci.* 2004;26(1):67-71. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsoci.v26i1.1660>
 46. Botta P, Sciarra A, Arranz S, Murgas LDS, Pereira GJM, Oberlender G. Study of the embryonic development in sábalo (*Prochilodus lineatus*). *Arch Med Vet.* 2010;42(2):109-114. <https://doi.org/10.4067/S0301-732X2010000200014>
 47. Díaz Olarte J, Marciales-Caro LJ, Cristancho Vásquez F, Cruz-Casallas PE. Comparación del desarrollo embrionario de *Piaractus brachypomus* (Serrasalminae) y *Pseudoplatystoma* sp. (Pimelodidae). *Int J Morphol.* 2010;28(4):1193-1204. <https://doi.org/10.4067/S0717-95022010000400033>
 48. Ganeco LN (2003). Análise dos ovos de piracanjuba, *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849), durante a fertilização e o desenvolvimento embrionário, sob condições de reprodução induzida. Universidade Estadual Paulista; 2003.
 49. Ninhaus-Silveira A, Foresti F, de Azevedo A. Structural and ultrastructural analysis of embryonic development of *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Characiforme; Prochilodontidae). *Zygote.* 2006;14(3):217-229. <https://doi.org/10.1017/S096719940600373X>
 50. Balon EK. Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *Am Zool.* 1981;21(2):573-596. <https://doi.org/10.1093/icb/21.2.573>
 51. Cloutier R. The fossil record of fish ontogenies: Insights into developmental patterns and processes. *Semin Cell Dev Biol.* 2010;21(4):400-413. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2009.11.004>
 52. Schulte PM. The effects of temperature on aerobic metabolism: Towards a mechanistic understanding of the responses of ectotherms to a changing environment. *J Exp Biol.* 2015;218(12): 856-1866. <https://doi.org/10.1242/jeb.118851>
 53. Brett, J.R., Groves TDD. Physiological Energetics. En: Hoar, W.S., Randall DJ, editores. *Fish Physiology*. Vol 8. Nueva York: Academic Press Inc; 1979. p. 280-344.
 54. Balon EK. Types of feeding in the ontogeny of fishes and the life-history model. *Environ Biol Fishes.* 1986;16(1-3):11-24. <https://doi.org/10.1007/BF00005156>
 55. Falk-Petersen IB. Comparative organ differentiation during early life stages of marine fish. *Fish Shellfish Immunol.* 2005;19(5):397-412. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.03.006>
 56. Timmermans LPM. Early development and differentiation in fish. *Sarsia.* 1987;72(3-4):331-339. <https://doi.org/10.1080/00364827.1987.10419731>
 57. Lasker R, Feder HM, Theilacker GH, May RC. Feeding, growth and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. *Mar Biol.* 1970;5:345-353. <https://doi.org/10.1007/BF00346901>