



Historias de vida

Ontogenia temprana de *Poblana letholepis* (Actinopterygii: Atherinopsidae)

Early ontogeny of Poblana letholepis (Actinopterygii: Atherinopsidae)

María Cecilia Hernández-Rubio^{a,*}, Tannia Cristina Frausto-Illescas^b y Gerardo Figueroa-Lucero^c

^a Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, Prolongación de Carpio y Plan de Ayala s/n, Col, Santo Tomás, 11340, Ciudad de México, México

^b Costasalvaje, A.C., Calle Chacah 410, 70989 La Cruzcita, Bahías de Huatulco, Oaxaca, México

^c Departamento de Hidrobiología, División de Ciencias Biológicas y de la Salud, Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Av. San Rafael Atlixco 186, Col, Vicentina, 09340, Cd. de México, México

Recibido el 16 de abril de 2015; aceptado el 22 de enero de 2016

Disponible en Internet el 6 de agosto de 2016

Resumen

Poblana letholepis es endémica del lago cráter La Preciosa, Puebla. La especie está amenazada debido a que su hábitat se encuentra bajo desecación por la deforestación, el sobrepastoreo y malas prácticas de riego. Se describe por primera vez el desarrollo temprano de *P. letholepis* desde la eclosión, incluyendo la metamorfosis hasta la fase juvenil, bajo la teoría de la ontogenia por saltos. Los peces se mantuvieron en agua semidura, a 20 °C y 2 ‰. Esta especie alcanza el período juvenil a los 50 días después de la eclosión bajo estas condiciones. La fase de embrión libre dura 2 después de la eclosión, en este tiempo se terminan de formar los órganos y sistemas, excepto el sistema reproductor, y la alimentación es endógena. El período larvario tiene una duración de 48 después de la eclosión, la alimentación es exógena (zooplancton), se diferencia el sexo, se desarrollan las aletas y se acelera el crecimiento. Este período concluye cuando los peces alcanzan el fenotipo definitivo (juvenil) y migran de la zona litoral a aguas abiertas del lago. La teoría de la ontogenia por saltos explica adecuadamente los procesos del desarrollo temprano de *P. letholepis* y define los puntos críticos de su sobrevivencia.

Derechos Reservados © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. Este es un artículo de acceso abierto distribuido bajo los términos de la Licencia Creative Commons CC BY-NC-ND 4.0.

Palabras clave: Desarrollo; Larva; Charal

Abstract

Poblana letholepis is endemic to La Preciosa lake-crater, Puebla, Mexico. The species is endangered because its habitat is under dessication by deforestation, overgrazing and poor irrigation practices. This study describes for the first time the early development of *P. letholepis* from hatching and metamorphoses, until juvenile phase under the theory of saltatory ontogeny. Fish were maintained in semi-hard water, at 20 °C and 2 ‰. This species reaches juvenile period after 50 dph under these conditions. The embryo free phase lasts 2 dph, at this time the organs and systems are formed, except the reproductive system, and its feeding is endogenous. The larval period lasts 48 dph, its feeding is exogenous (zooplankton), the sex is differentiated, the fins are developed, and the growth is accelerated. This period ends when the fish reach definitive phenotype (juvenile) and they migrate from littoral zone to open waters in the lake. Theory of saltatory ontogeny explains the early development processes of *P. letholepis* adequately and it defines critical points in the survival.

All Rights Reserved © 2016 Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biología. This is an open access item distributed under the Creative Commons CC License BY-NC-ND 4.0.

Keywords: Development; Larvae; Charal

* Autor para correspondencia.

Correo electrónico: cecheru@yahoo.com.mx (M.C. Hernández-Rubio).

La revisión por pares es responsabilidad de la Universidad Nacional Autónoma de México.

Introducción

Los peces blancos y charales (Atherinopsidae) de la Mesa Central, México, son de gran importancia económica y cultural ya que han sido fuente de alimento desde tiempos prehispánicos (Ezcurra, 1990). En 2007 se pescaron 975,529 kg en todo el país (Conapesca, 2014), lo que convierte a estos peces en un valioso recurso económico y de gran valor nutricional (NOM-043-SSA2-2005; Secretaría de Salud, 2006). Desafortunadamente, sus poblaciones se han visto seriamente amenazadas a causa de la introducción de especies exóticas, la contaminación de los cuerpos de agua y el descenso en el nivel de los mismos (Alcocer, Escolero y Marín, 2004; Mártir, 2006).

Poblana letholepis Álvarez, 1950, es un atherinopsido endémico del lago cráter La Preciosa (19°22' N, 97°23' O, 2,333 m snm, superficie=0.78 km²) en la cuenca oriental, Puebla, México. La Preciosa, al igual que los otros lagos cráter de la cuenca, Alchichica, Atexcac, Quechulac, Tecuitlapa y Aljojuca, es de origen volcánico, entre el Terciario medio y el Cuaternario superior; las explosiones ocasionaron fallas y roturas en el manto freático de la región que con el tiempo llenaron los cráteres de agua. Estos lagos reciben el nombre local de «axalapazcos» y se encuentran en la región de los llanos de San Juan. El clima característico es templado seco, con una temperatura anual promedio de 12.8 °C y una precipitación anual de 425 mm (Ramírez-García y Novelo, 1984). La temperatura superficial de La Preciosa es de 17.8 °C, mientras que a 20 m de profundidad es de 14.9 °C, en promedio. En estos lagos, los cloruros, bicarbonatos y carbonatos son los aniones dominantes, mientras que el magnesio es el catión dominante en lugar del sodio (Armienta et al., 2008; Díaz-Pardo y Guerra-Magaña, 1990; Peralta, Escobar, Alcocer y Lugo, 2002; Ramírez-García y Novelo, 1984).

Bloom, Piller-Killey, Lyons, Mercado-Silva y Medina-Nava (2009) propusieron un clado monofilético llamado «México», al cual pertenecen todos los atherinopsidos de la Mesa Central (*Chirostoma* + *Poblana*); este clado, a su vez, contiene a los clados «Poblana» y «Chirostoma». En «Poblana» se encuentran las 4 especies de *Poblana* (*P. alchichica*, *P. letholepis*, *P. squamata* y *P. ferdebueni*) y 3 especies de *Chirostoma* (*C. riojai*, *C. arge* y *C. contrerasi*), y en el clado «Chirostoma» se ubican las especies restantes de *Chirostoma*. En el clado «Poblana» queda evidente la estrecha relación entre *Poblana* y *Chirostoma*, pero se reconoce a ambos como géneros independientes y se propone a *C. riojai* como la especie de *Chirostoma* más relacionado a *Poblana*.

P. letholepis es la única especie íctica nativa del lago sujeta a la pesca artesanal, pero recientemente se han introducido truchas, por lo que esta especie se encuentra amenazada (Contreras-Balderas, Almada-Villela, Lozano-Vilano y García-Ramírez, 2003; Semarnat, 2010). *P. letholepis*, se conoce con el nombre común de charal por la longitud que alcanza (76 mm) y se ha estimado una longevidad de 2 años. Los adultos y juveniles consumen principalmente larvas de insectos, aunque también se alimentan del zooplankton, como copépodos y cladóceros. Es una especie iteropara que se reproduce naturalmente de marzo a septiembre con un máximo reproductor en marzo y

abril, época en que el fotoperíodo se alarga (Flores-Negrete, 1998).

El conocimiento de la historia de vida temprana de los peces es la clave del éxito pesquero (Kamler, 1992), ya que todas las variables que influyen sobre el desove y los periodos embrionario, larvario y juvenil, repercuten en la talla y calidad del adulto, así como en la descendencia.

P. letholepis es un recurso importante que merece ser revalorado y protegido, por lo que es necesario generar información sobre su historia de vida temprana que contribuya al diseño de planes de conservación y de manejo sustentable adecuados.

Materiales y métodos

Se recolectaron reproductores de *P. letholepis* en el lago cráter La Preciosa, Puebla y se transportaron vivos en bolsas con agua del lago y oxígeno a presión. Una vez en el laboratorio se colocaron en acuarios con agua dura (2 g/l NaCl, 5 mg/l O₂ y a 20 °C). Se alimentaron con larvas de mosco (*Culex* sp., Culicidae) y alimento balanceado para trucha. Se hicieron recambios de agua con 30% diariamente. Se estableció un fotoperíodo de 12:12 h, se incrementó la temperatura a 22 °C en los acuarios de los reproductores y se mantuvo la misma alimentación para inducir la maduración gonádica de los mismos. Una vez que los peces eclosionaron, se mantuvieron en acuarios de 40 lt con agua semidura reconstituida a 2 g L⁻¹ de salinidad, 5 mg/l O₂ y a una temperatura de 20 °C. Las larvas se alimentaron con rotíferos (*Brachionus plicatilis*, Brachionidae) y nauplios de *Artemia* (Artemiidae). Se hicieron recambios totales del agua cada tercer día.

A partir del día 0 después de la eclosión (dde), los organismos se fijaron en formol fosfato a 10% (Moser et al., 1984), 5 individuos cada 24 h. A partir del día 5 dde se fijaron 5 organismos cada 5 días (Hernández-Rubio, Figueroa-Lucero, Barriga-Sosa, Arredondo-Figueroa y Castro-Barrera, 2006), hasta su transformación a juveniles, para la caracterización del desarrollo larvario.

La longitud del cuerpo se midió desde la punta de la boca hasta el fin de la notocorda (longitud notocordal [LN]) antes de la flexión y hasta el margen posterior de los huesos hipurales después de la flexión; la longitud cefálica (LC) se midió desde la punta de la boca hasta el margen posterior del opérculo; así mismo, el tamaño de la boca (B) se determinó a través del método de Shirota (1970). Las mediciones se realizaron con una exactitud de 0.1 mm usando un estereomicroscopio (Wild^{MR}).

Se determinaron los cambios en la longitud del saco vitelino y de la gota de aceite. Tanto en los embriones libres (EL) como en las larvas, la LN, la LC y B vs. el tiempo y las relaciones entre LN vs. LC, LN vs. B y LC vs. B se analizaron a través de modelos de regresión.

La primera alimentación exógena, la apertura del ano, el tiempo de formación de las aletas, los cambios en la flexión, el patrón de pigmentación y la aparición de las escamas se determinaron observando a los peces a través de un estereomicroscopio (Wild^{MR}). Se registró la duración de la fase de embrión libre y del período larvario en dde y los días grado efectivos (D[°]_{ef} = °C*t, donde °C = 20, t = dde) (Kamler, 1992).

Se describió el desarrollo desde la eclosión (embrión libre, EL) hasta la transformación a juvenil, con base en el modelo de la teoría de la ontogenia por saltos propuesta por Balon (1985). El período larvario se dividió en 2 fases: larvas con aleta embrionaria (apterolarva) y larvas con aletas (pterolarvas). La forma corta de designación para cada fase sigue el sistema propuesto por Balon (1985). Las letras mayúsculas EL, L1 y L2 denotan embrión libre, apterolarva y pterolarva, respectivamente. El superíndice denota el paso dentro de una fase y el número subsecuente denota el paso en la secuencia total de la ontogenia.

Resultados

Poblana letholepis es un pez ovíparo con desarrollo indirecto y sin cuidados parentales. Sus huevos son telolécitos, esféricos (1.18 ± 0.05 mm diámetro), el corion es liso y transparente; los huevos tienen un número variado de gotas pequeñas de aceite, al inicio del período embrionario y en la fase de embrión, terminan condensadas en una gran gota en la región anterior a la boca; los huevos tienen un solo zarcillo con el cual se sujetan a las raíces de las plantas que se encuentran en la orilla del lago. El tiempo de desarrollo desde la eclosión, hasta que 50% de los peces se transformó en juveniles, fue de 50 días a 20 °C. La fase de embrión libre consistió de 2 pasos (EL¹ 1 y EL² 2) y el período larvario de 2 fases (apterolarva y pterolarva).

Fase de embrión libre

Paso EL¹ 1 (0 dde) (LN = 5.4 ± 0.40 mm). Este paso inicia con la eclosión y se caracteriza por el llenado de la vejiga gaseosa y la alimentación endógena. Los EL, al eclosionar, no muestran una buena capacidad de nado, se ubican en el fondo del recipiente y son fotofóbicos; sin embargo, la habilidad de los EL de abrir la boca desde la eclosión les permite llenar la vejiga gaseosa y nadar activamente en la columna de agua durante las primeras 24 h después de la eclosión.

Los EL son fusiformes; la aleta embrionaria recorre el tronco del cuerpo desde la región dorsal a la altura del ano, hasta la región ventral posterior al ano; asimismo, presentan los primordios de las aletas pectorales y los ojos pigmentados, la alimentación es endógena; la longitud del saco vitelino es de 0.44 ± 0.1 mm. La gota de aceite se ubica en la región anterior del saco, que se consume durante las 48 h después de la eclosión. Los organismos son transparentes; tienen 35 miotomos y 5 grupos de melanóforos dendríticos: a) en la región dorsal de la cabeza, donde presentan el mayor tamaño; b) en la región dorsal hasta la región caudal, c) en la base del pliegue de la aleta en la región ventral, d) en la región ventral del saco vitelino y e) en la región dorsal de la vejiga gaseosa.

Paso EL² 2 (1 dde) (LN = 5.4 ± 0.46 mm). Alimentación endógena. A 1 dde, los EL se distribuyen a lo largo de la columna de agua, y son fototácticos. El saco vitelino se ha reducido a 0.33 ± 0.01 mm y la alimentación sigue siendo endógena. Los melanóforos dendríticos incrementan su ramificación y tamaño, sobre todo aquellos de la región cefálica y del saco vitelino. Al final del día 1 dde la gota de aceite se ha consumido.

Período larvario

Fase apterolarva (L¹ 3 (2-9 dde) (LN = 5.8 ± 0.2 mm). Esta fase inicia con la alimentación exógena y termina con la flexión de la notocorda y la alimentación exclusivamente exógena. En el día 2 dde, la presencia de *Brachionus plicatilis* en el tubo digestivo indicó el inicio de la alimentación exógena; en virtud de que todavía consumen el vitelo, a este paso se le denomina de alimentación mixta (endógena-exógena). Con estos eventos termina el período embrionario e inicia el período larvario. El ano se abrió en el día 3 dde. El vitelo persistió hasta el día 4 dde, lo que marca el término de la alimentación endógena. La alimentación exógena en esta fase del desarrollo es de importancia vital, ya que la inanición prolongada causaría que las larvas lleguen a un punto crítico conocido como punto de no retorno, en el que aunque se les suministrara alimento externo no sobrevivirían. Las apterolarvas en el día 4 dde presentan una nutrición completamente exógena.

Los miotomos y los melanóforos aumentan en número y es evidente la presencia de melanóforos dendríticos sobre la línea lateral. Desde el inicio de esta fase, hasta el inicio de la flexión, se observa la acumulación de melanóforos en la región caudal. A partir de esta edad (4 dde), se define el patrón de pigmentación y los melanóforos solo incrementan su tamaño.

Fase Pterolarva. L² 4 (10-50 dde). Esta fase se caracteriza por el desarrollo de las aletas y el incremento en tamaño. Inicia con la flexión de la notocorda y termina con el desarrollo de las escamas y el inicio de la osificación. En la metamorfosis a juvenil, los individuos alcanzan el fenotipo definitivo de la especie. La flexión de la notocorda se presentó a los 10 dde, este evento da origen a la formación de la aleta caudal. La flexión concluyó a los 15 dde con la formación de los huesos hipurales, el extremo posterior de la notocorda forma un ángulo de 45° con respecto al eje principal, lo que origina una aleta homocerca; los radios, generalmente 18, se muestran bien definidos a los 20 dde.

La segunda aleta dorsal y la anal inician su desarrollo a los 15 dde, se define el número total de radios en cada aleta en el día 30 dde: 1 espina y 10 radios en la segunda dorsal y 1 espina y 16 radios en la anal; sin embargo, hasta los 35 dde se completa su desarrollo. Las aletas pectorales se forman desde la fase de embrión, no obstante, sus radios inician su desarrollo el día 20 dde y el día 35 dde alcanzan un número definido de 11 radios. Las aletas pélvicas inician su desarrollo a los 25 dde y a los 45 dde se definen 5 radios y una espina en cada una de las aletas. La primera aleta dorsal es la última en iniciar su desarrollo, 35 dde, sin embargo, es la que se forma más rápido ya que a los 45 dde se definen 5 radios. El vestigio de la aleta embrionaria se conserva entre las aletas pectorales y la anal hasta el día 35 dde, pero a los 40 dde ninguna larva lo presenta.

A lo largo del desarrollo de *P. letholepis*, las características morfológicas que se conservan son la forma alargada del cuerpo, una longitud cefálica menor a una cuarta parte de la longitud patrón y una boca oblicua, superior, pequeña y prognata. Desde la metamorfosis hasta la fase juvenil, se presentó a los 50 dde en por lo menos 50% de la cohorte, con una LN = 18.35 ± 2.4 mm y se identificó por el crecimiento de las escamas, localizándose las primeras en el pedúnculo caudal, y la presencia de la línea lateral

Tabla 1

Incremento en LN entre las fases de *P. letholepis* desde la eclosión hasta la transformación a la fase juvenil.

Fase de desarrollo	LN (mm) $\mu \pm \text{s.e.}$	Incremento entre fases mm	Tiempo de desarrollo (días)
EL1	5.4 ± 0.40		0
EL2	5.4 ± 0.46	0.0	1
L1	5.8 ± 0.2	0.4	2
L2	6.80 ± 0.35	1.0	10
Juvenil	18.35 ± 2.4	11.55	50

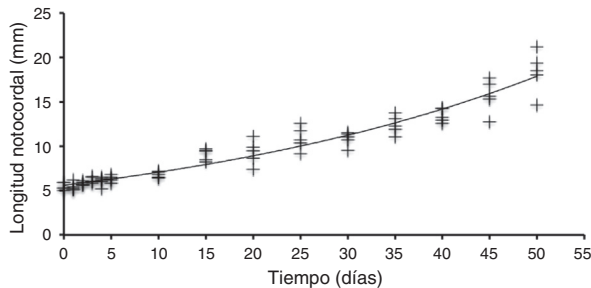


Figura 1. Crecimiento absoluto (mm/dde) en LN de embriones libres y larvas de *P. letholepis*.

Tabla 2

Crecimiento relativo del embrión libre y la larva de *P. letholepis*.

Embriones libres (CV%)	Larvas
CL = 7.5	CL = $0.34\text{LN} - 1.32$, $R^2 = 0.98$
LN = 7.9	B = $0.06\text{LN} - 0.07$, $R^2 = 0.90$
B = 19.4	B = $0.18\text{CL} - 0.15$, $R^2 = 0.93$

plateada, característica de la familia. Esto indica que el fenotipo se ha expresado por completo y lo que requiere el organismo para alcanzar el período adulto, es aumentar en talla y madurar sexualmente, eventos que suceden en el período juvenil.

Crecimiento absoluto. La LN varió desde un no crecimiento de los EL, hasta un incremento acelerado en la fase de pterolarva (tabla 1); el crecimiento desde la eclosión hasta la transformación a la fase juvenil tuvo un ajuste exponencial ($\text{LN} = 5.6e^{0.02t}$, $R^2 = 0.94$) (fig. 1).

Crecimiento relativo. Los EL no presentaron variaciones de ninguna de las variables determinadas debido a que no crecieron, sin embargo, la mayor variabilidad se presentó en el tamaño de la boca ($0.18\text{--}0.32\text{ mm} = 19.4\%$), en tanto que la LN y la LC presentaron un CV bajo (7.9 y 7.5% , respectivamente), lo que refleja un crecimiento homogéneo de la cohorte.

En las larvas, el crecimiento alométrico negativo se presentó en todos los casos (LN vs. LC, LN vs. B y LC vs. B). La LC tiene una mayor velocidad de crecimiento en relación con la LN (tabla 2).

Discusión

Este trabajo constituye la primera descripción del desarrollo temprano, desde la eclosión hasta la transformación a la fase juvenil de *P. letholepis* y del género. Los resultados obtenidos

permiten conocer las características del mismo, así como distinguir las larvas de *P. letholepis* del resto de las demás especies del género.

P. letholepis es una especie con una estrategia reproductora altricial (Balon, 1985) debido a que tiene un desarrollo indirecto (presenta forma larvaria), fecundación externa, huevos pequeños con poco vitelo y un período larvario prolongado. Aunque la fertilidad no es alta, no hay cuidados parentales, por lo que los embriones están expuestos directamente a la variación de las condiciones ambientales, principalmente de la temperatura (Balon, 1981). El componente principal de los huevos es el vitelo, el cual está compuesto de glucógeno y lípidos. El glucógeno es la fuente principal de energía de los embriones empleada para llevar a cabo los procesos de glucólisis y respiración (Boulekbache, 1981). La calidad y cantidad del vitelo, además de la temperatura, son los factores que determinan la sobrevivencia de los peces durante la alimentación endógena (Kamler, 1992).

El tamaño de los huevos de *P. letholepis* es pequeño, dentro del intervalo de variación descrito para otros miembros de la tribu Menidiini. En el extremo inferior se encuentra *Menidia beryllina* con huevos de 0.8 mm (Wang, 1974) y en el superior los huevos de *Chirostoma humboldtianum* con 1.36 mm (Hernández-Rubio, 2009; Hernández-Rubio et al., 2006). Dentro del género, los huevos de *P. letholepis* son más grandes (1.18 mm) que los huevos de *P. alchichica* (1.09 mm) (obs. pers.). Por el contrario, los embriones libres de *P. letholepis* son mayores (5.4 mm) al eclosionar, que los de *C. humboldtianum* (4.7 mm) y *C. riojai* (4.3 mm) incubados a 20°C a pesar de presentar huevos más pequeños (Hernández-Rubio, 2009; Hernández-Rubio et al., 2006) y mayores que los de *C. estor* (25°C) $4.5\text{--}5\text{ mm}$ (Martínez-Palacios, Comas-Morte, Tello-Ballinas, Toledo-Cuevas y Ross, 2004), *M. beryllina* $3.5\text{--}4\text{ mm}$ y *M. menidia* $3.8\text{--}5\text{ mm}$ (Wang, 1974) que tienen huevos de tamaño semejante.

Los huevos de *P. letholepis* presentan un solo zarcillo con el que se fijan al sustrato, esta condición limita su capacidad de desplazamiento; sin embargo, la relación superficie/volumen ($1.1:0.9$) les proporciona una gran superficie de contacto, lo que permite un eficiente intercambio gaseoso en sitios con un aporte limitado de oxígeno como pueden ser las raíces de la vegetación de la orilla del lago donde los peces desovan (Pelster, 2008).

Al igual que en las especies del género *Chirostoma*, al final de la fase de embrión se presentan los ojos pigmentados y desde el momento de la eclosión, los peces presentan la boca abierta y los primordios de las aletas pectorales, lo cual revela su capacidad de capturar presas y escapar de los depredadores, lo que les confiere una gran ventaja adaptativa (Watson, 1996).

El embrión, al eclosionar, aún no consume alimento exógeno debido principalmente a que el sistema enzimático del aparato digestivo no está bien desarrollado, por lo que la alimentación en esta fase continúa siendo endógena (Figueroa-Lucero et al., 2004). Se ha determinado que el incremento en la temperatura acelera la velocidad en que se consume el vitelo y la gota de aceite (Kamler, 1992). En esta especie, la gota de aceite y el vitelo se consumen por completo entre los 2 y 4 dde, respectivamente, al igual que en *C. riojai*, mientras que en

C. humboltium se consumen entre 4-5 dde a 20°C (Hernández-Rubio, 2009) y en *C. estor estor* 3-4 dde (Martínez et al., 2004), esta respuesta indica que a los 4 dde en promedio, el sistema digestivo es funcional en este grupo de especies.

La fase de EL de *P. letholepis* es breve debido a que los peces tienen un saco vitelino pequeño y por tanto, deben recibir alimento exógeno en corto tiempo. Así mismo, los organismos no incrementan su talla debido a que la energía se emplea en terminar de desarrollar órganos y sistemas (Balon, 1985). El umbral entre embrión libre y apterolarva se define por cambios fisiológicos que se reflejan en el agotamiento de la gota de aceite, el consumo de alimento exógeno (zooplankton) y por un cambio en el comportamiento, ya que los peces comienzan a moverse en cardumen.

Por otro lado, en cada fase se observa una gran variabilidad en el tamaño de la boca, un mayor tamaño permite aumentar la variabilidad de presas y su consumo (Pinder y Gozlan, 2004), es por ello la variación en el crecimiento que presenta la cohorte, así, los organismos de boca más grande son los que consumirán presas de mayor tamaño y con ello obtendrán mayor energía que les permitirá alcanzar tallas grandes en un menor tiempo. En el período larvario se conforma un patrón de pigmentación característico; se sabe que la pigmentación está altamente relacionada con el metabolismo y el incremento de hormonas específicas, lo que involucra un gran gasto de energía (Al Hazza y Hussein, 2007). El incremento en la pigmentación conforme avanza el desarrollo se asocia con el cambio de ambiente de los peces, ya que durante la metamorfosis y hasta la fase juvenil, los peces migran de la orilla donde hay vegetación que les proporciona refugio y alimento, a aguas abiertas que son más profundas y donde no existen refugios.

La fase de pterolarva en *P. letholepis*, al igual que en la mayoría de los peces con desarrollo indirecto, es la fase más prolongada; en ella se diferencia el sexo del individuo, lo que implica el desarrollo de todo un mecanismo hormonal (Conover y Fleisher, 1986). El tiempo en que esta especie alcanza la metamorfosis y la fase juvenil (50 dde) es mayor al observado en otras especies de la tribu, bajo condiciones semejantes. *Chirostoma riojai* es la especie genéticamente más cercana al género *Poblana* (Bloom et al., 2009); sin embargo, el tiempo del desarrollo temprano es muy diferente, esta especie es juvenil a los 37 dde a la misma temperatura a pesar de ser de tamaño y longevidad semejantes (2 años en promedio) (Hernández-Rubio, 2009).

Así mismo, se ha determinado que los cambios en el patrón de crecimiento relativo ayudan a definir umbrales (Copp y Kovac, 1996). El umbral entre el EL y la larva es uno de los más evidentes, ya que pasa de una no variación en el crecimiento a una aceleración en el mismo, principalmente de la LC con respecto a la LN; por otra parte, la boca crece a mayor velocidad con respecto a la LC que en relación con la LN, la cabeza grande favorece un mayor desarrollo de las branquias y permite pasar de una respiración tegumentaria en los EL, a una branquial en las larvas.

La fase de pterolarva se caracteriza por la aceleración en el crecimiento y el desarrollo de las aletas, esto implica un cambio ecomorfológico ya que se incrementa la capacidad de

desplazamiento, que mejora la búsqueda y localización de más y mejores presas (Pinder y Gozlan, 2004), esta aceleración en el crecimiento se refleja en un crecimiento exponencial.

El umbral entre el período larvario y la metamorfosis a juvenil se define por la estabilidad del crecimiento relativo, en el que la velocidad con la que se incrementan las diferentes partes del organismo lo hacen de manera isométrica, lo cual indica que el organismo ha alcanzado sus proporciones definitivas, es decir, es igual al adulto, solo le falta incrementar su talla; además, se inicia la osificación, se hacen evidentes estructuras del adulto como las escamas y por último, los organismos cambian de hábitat ya que los peces dejan la zona litoral y se desplazan hacia aguas abiertas (Copp y Kovac, 1996).

Agradecimientos

Los autores agradecen el financiamiento recibido de la Secretaría de Investigación y Posgrado-IPN a través del proyecto de investigación SIP-20140914.

Referencias

- Alcocer, D., Escolero, A. y Marín, L. (2004). Problemática del agua de la cuenca Oriental, estados de Puebla, Veracruz y Tlaxcala. En B. Jiménez y L. Marín (Eds.), *El agua en México vista desde la academia* (pp. 57–77). Cd. de México: Academia Mexicana de Ciencias.
- Al Hazza, R. y Hussein, A. (2007). Larval development of Himri, *Barbus luteus* (Cyprinidae: Cypriniformes) reared in the laboratory. *Turkish Journal of Zoology*, 31, 27–33.
- Armienta, A., Villalaz, G., de la Cruz-Reyna, Ramos, S., Cenicerros, N., Cruz, O., et al. (2008). Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 178, 249–258.
- Balon, E. (1981). Saltatory processes and antricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *American Zoologist*, 21, 573–596.
- Balon, E. (1985). *Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives*. The Hague, The Netherlands: Dr. W. Junk Publishers.
- Bloom, D., Piller-Killely, R., Lyons, J., Mercado-Silva, N. y Medina-Nava, M. (2009). Systematics and biogeography of the silverside tribe Menidiini (Teleostomi: Atherinopsidae) based on the mitochondrial ND2 gene. *Copeia*, 2, 408–417.
- Boulekbache, H. (1981). Energy metabolism in fish development. *American Zoologist*, 21, 377–389.
- Conapesca (Consejo Nacional de Acuicultura y Pesca). (2014). Operación de centros acuícolas federales. (consultado 14 Dic 2015). Disponible en: http://CONAPESCA.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_centros_acuicolas.
- Conover, D. O. y Fleisher, M. H. (1986). Temperature-sensitive period of sex determination in the atlantic silverside *Menidia menidia*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 514–520.
- Contreras-Balderas, S., Almada-Villela, P., Lozano-Vilano, M. y García-Ramírez, M. (2003). Freshwater fish at risk or extinct in México, a checklist and review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12, 241–251.
- Copp, G. H. y Kovac, V. (1996). When do fish with indirect development become juveniles? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 746–752.
- Díaz-Pardo, E. y Guerra-Magaña, C. (1990). Peces dulceacuícolas mexicanos II: *Poblana alchichica* (Mugiliformes: Atherinidae). *Zoología Informa*, 17-18, 50–57.
- Ezcurra, E. (1990). *De las chinampas a la megalópolis. El medio ambiente en la cuenca de México*. Cd. de México: Secretaría de Educación Pública, Fondo de cultura económica y Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.
- Figueroa-Lucero, G., Hernández-Rubio, M. C., Meza, O., Arredondo-Figueroa, J. L., Castro, T., Barriga-Sosa, I. D. L. A., et al. (2004). Effect of food type on

- growth and survival of *Chirostoma riojai* Solórzano y López, 1965 (Atheriniformes: Atherinopsidae) during early development. *Journal of Biological Research*, 2, 93–99.
- Flores-Negrete, E. (1998). *Estudio poblacional de tres especies de Poblana (Pisces: Atherinopsidae) en tres lagos de cráter de Puebla, México. Tesis de maestría*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. de México.
- Hernández-Rubio, M. C. (2009). *Historia de vida temprana de Chirostoma humboldtianum y Chirostoma riojai (Atheriniformes: Atherinopsidae) bajo la teoría de la ontogenia por saltos. Tesis de doctorado*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Cd. de México.
- Hernández-Rubio, M. C., Figueroa-Lucero, G., Barriga-Sosa, I. D. L. A., Arredondo-Figueroa, J. L. y Castro-Barrera, T. (2006). Early development of the shortfin silverside *Chirostoma humboldtianum* (Valenciennes, 1835) (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Aquaculture*, 261, 1440–1446.
- Kamler, E. (1992). *Early life history of fish: an energetics approach*. London, UK: Chapman and Hall.
- Martínez-Palacios, C. A., Comas-Morte, J., Tello-Ballinas, J., Toledo-Cuevas, M. y Ross, L. (2004). The effects of saline environments on survival and growth of eggs and larvae of *Chirostoma estor estor* Jordan 1880 (Pisces: Atherinidae). *Aquaculture*, 238, 509–522.
- Mártir, A. M. (2006). La Acuicultura como estrategia de desarrollo de zonas costeras y rurales de México. *Ra Ximhai*, 2, 769–793.
- Moser, H. G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. y Richardson, S. L. (1984). *Ontogeny and systematics of fishes*. Lawrence: Allen Press.
- Pelster, B. (2008). Gas exchange. En R. N. Finn y B. G. Kapoor (Eds.), *Fish larval physiology* (pp. 91–118). Enfield, EUA: Science Publishers.
- Peralta, L., Escobar, E., Alcocer, J. y Lugo, A. (2002). Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central Mexico: species composition, density and biomass. *Hydrobiologia*, 467, 109–116.
- Pinder, A. C. y Gozlan, R. E. (2004). Early ontogeny of sunbleak. *Journal of Fish Biology*, 64, 762–775.
- Ramírez-García, P. y Novelo, A. (1984). La vegetación vascular de seis lagos-cráter del estado de Puebla, México. *Boletín de la Sociedad Botánica, México*, 46, 75–88.
- Secretaría de Salud (2006). Norma Oficial Mexicana. (2006). NOM-043-SSA2-2005, Servicios básicos de salud. Promoción y educación para la salud en materia alimentaria. Criterios para brindar orientación. Diario Oficial de la Federación. (Primera Sección), 23 de enero de 2006. México.
- Semarnat (2010). Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-2010, Protección ambiental-Especies nativas de México de flora y fauna silvestres-Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio-Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de la Federación. (Segunda Sección), 6 de marzo de 2002. México.
- Shirota, A. (1970). Studies on the mouth size of fish larva. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 36, 353–368.
- Wang, J. (1974). Atherinidae-silverside. En A. J. Lippson y L. Moran (Eds.), *Manual of identification of early development stage of fishes of the Potomac River estuary* (pp. 143–151). Maryland: Environmental Technology Center.
- Watson, W. (1996). Atheriniformes. En H. G. Moser (Ed.), *The early stages of fishes in the California current region* (pp. 608–620). La Jolla, California: Allen Press.