



Estudio morfométrico e histoquímico del tracto gastrointestinal de vizcaína *Curimata mivartii*

Diana Sofía Luna Gómez

Tesis de maestría presentada para optar al título de Magíster en Biología

Director

Jonny Andrés Yepes Blandón, Zoot, MSc, PhD

Codirector

Gersson Manuel Vásquez Machado, MVZ, MSc

Universidad de Antioquia

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Maestría en Biología

Medellín, Antioquia, Colombia

2025

Cita	(Luna-Gómez Diana Sofía, 2025)
Referencia	Luna-Gómez Diana Sofía (2025). <i>Estudio morfológico e histoquímico del tracto gastrointestinal de vizcaína Curimata mivartii</i> . [Tesis de maestría]. Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia.
Estilo APA 7 (2020)	



Maestría en Biología, Cohorte XL.

Grupo de Investigación en Organismos Acuáticos Nativos y Exóticos (GIOANE)

Centro de Investigación Agrarias (CIAG).



Biblioteca Carlos Gaviria Díaz

Repositorio Institucional: <http://bibliotecadigital.udea.edu.co>

Universidad de Antioquia - www.udea.edu.co

Rector: John Jairo Arboleda Céspedes.

Decana: Adriana Echavarría Isaza.

Jefe departamento: Ana Esperanza Franco.

El contenido de esta obra corresponde al derecho de expresión de los autores y no compromete el pensamiento institucional de la Universidad de Antioquia ni desata su responsabilidad frente a terceros. Los autores asumen la responsabilidad por los derechos de autor y conexos.

Dedicatoria

A todos a aquellos que me impulsaron continuar ante las dificultades, a la búsqueda de mi bienestar ante todas las cosas y siempre consciente de que más importante que llegar a la meta, lo verdaderamente valioso es el cómo se hace el recorrido para llegar a esta. A mi Familia, Amig@s, Asesores y Compañeros.

A Mani y a Nery

Agradecimientos

Expreso mis agradecimientos a:

ISAGEN S.A por permitir mi participación en los proyectos de investigación enmarcados en el programa de manejo para la protección del recurso íctico y pesquero del río Sogamoso y su plano inundable, en el convenio 33/121 con la Piscícola San Silvestre S.A.

Piscícola San Silvestre S.A, y al grupo de investigación en peces nativos GIPEN, de la misma institución, por su apoyo en infraestructura y equipos requeridos para el desarrollo del trabajo.

A la Universidad de Antioquia y al Instituto de Biología de dicha universidad por ser garante en mi proceso de formación y brindar todas las oportunidades necesarias para la finalización de este trabajo.

Especialmente, a mis directores de trabajo de grado, profesores Jonny Andrés Yepes Blandón y Gersson Manuel Vásquez Machado por su inconmensurable paciencia, guía y esfuerzos para la finalización de este proyecto

¡Gracias!

Tabla de contenido

Resumen.....	10
Abstract.....	11
Introducción	12
I. Planteamiento del problema.....	14
II. Objetivos.....	18
1. Objetivo general.....	18
2. Objetivos específicos	18
III. Hipótesis.....	19
IV. Marco teórico.....	20
Generalidades del orden.....	20
Adaptaciones del sistema digestivo	21
Boca.....	22
4.1.1. Esófago	25
Estómago	26
Ciegos pilóricos.....	30
Intestino	31
Moco gastrointestinal	34
Sobre la especie <i>Curimata mivartii</i>	35
V. Metodología.....	40
Sitio de estudio	40
Bienestar animal	40
Parámetros zootécnicos / Relaciones morfométricas / Índices corporales	40
Análisis histológicos e histoquímicos.....	41
Microscopía electrónica de Transmisión (MET).....	42

Análisis de resultados	42
VI. Resultados	43
Índices corporales y parámetros zootécnicos.....	43
Características macroscópicas del tracto gastrointestinal	44
Histología e histoquímica	48
Esófago	48
Estómago	52
Región cardial.....	52
Región fúndica.....	52
Región pilórica	53
Intestino	56
Microscopía electrónica de transmisión (MET).....	62
VII. Discusión.....	65
VIII. Conclusiones.....	74
Referencias.....	75

Lista de tablas

Tabla 1 Riqueza de especies de Characiformes en Colombia. Distribución determinada por familias.	20
Tabla 2 Rangos de Coeficiente intestinal. (C.I = longitud intestinal / longitud estándar) de acuerdo con la dieta en peces	32
Tabla 3 <i>Índices corporales para la muestra de C. mivartii. Longitud total (LT), longitud estándar (LE), factor de condición de (K), coeficiente intestinal (CI), índice gonadosomático (IGS), índice hepatosomático (IHS) y rendimiento de carcasa (RC).</i>	43
Tabla 4 <i>Índices corporales promedio determinados por sexo. Longitud total (LT), longitud estándar (LE), factor de condición de (K), coeficiente intestinal (CI), índice gonadosomático (IGS), índice hepatosomático (IHS) y rendimiento de carcasa (RC).</i>	44
Tabla 5 <i>Medidas del tracto gastrointestinal e índices intestinales. Coeficiente intestinal (CI), longitud intestinal relativa (LIR) y índice de Zihler (IZ).</i>	45
Tabla 6: Reacciones histoquímicas en mucosa del tracto gastrointestinal de <i>Curimata mivartii</i> .	50

Lista de figuras

- Figura 1** Órgano epibranchial de *S. notonota*. (B) vista posterior del órgano epibranchial conectado a los últimos arcos branquiales y al esófago; EF: esófago, IM: intestino medio, ET: estómago. (C) Vista interna del órgano epibranchial en el techo de la cavidad bucofaríngea, OE: órgano epibranchial, abIV: arco branquial IV. 24
- Figura 2** Microscopía electrónica de barrido de papilas gustativas en la superficie externa del órgano epibranchial de la carpa (*Hypophthalmichthys molitrix*). (B) y células quimiosensoriales en la intersección de las células epiteliales del órgano epibranchial (F). 25
- Figura 3** Formas de estómago en peces. (a, d) Forma sifonal tipo J, (b) forma sifonal tipo U, (c) forma de Y, (d, e) y pliegues longitudinales en estómago tipo J en trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*. 28
- Figura 4** Microscopía electrónica de barrido mostrando fositas gástricas del estómago fúndico de trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*. En (A) se aprecia las salidas de las fositas gástricas (flecha). En (B) se muestra la sección transversal de la mucosa del estómago y se aprecian las entradas de las fositas gástricas (flechas), el epitelio columnar (▲) y las glándulas gástricas tubulares (*). 29
- Figura 5.** Distribución geográfica de vizcaína (*Curimata mivartii*) en la cuenca Magdalena-Cauca en Colombia. 36
- Figura 6.** Sinapomorfia del complejo orofaríngeo característico del género *Curimata* propuesto por Vari (1989).Techo de la cavidad orofaríngea y porción anterior de los arcos branquiales en *Curimata cyprinoides* (el aparato hioide, la porción ventral de los arcos branquiales, los ojos y otros tejidos asociados están removidos), se muestran los pliegues primarios (MF y LF) y los pliegues secundarios (SF) (Izquierda). Histología de los pliegues de la cavidad orofaríngea de *Curimata cyprinoides* mostrando las capas de la superficie productora de moco (MPL)(Derecha). 37
- Figura 7:** Disección de tracto gastrointestinal de vizcaína. Mostrando: (a) intestino enrollado en espiral (IN), branquias (BR), vejiga natatoria (VN) y gónadas femeninas (GF); (b) tracto digestivo compuesto de: cavidad orofaríngea (CO), esófago (ES), ciegos pilóricos (CP), estómago cardinal (EC), estómago fúndico (EF), estómago pilórico (EP), intestino enrollado (IN) y recto (R). 46
- Figura 8** Características de tracto gastrointestinal de vizcaína. (a) órganos de TGI: cavidad orofaríngea (CO), esófago (ES), estómago tipo U indicando estómago cardinal (EC), fúndico (EF) y pilórico (EP), ciegos pilóricos (CP), intestino enrollado (IN) y recto (R); (b) estómago e intestino parcialmente desenrollado se puede diferenciar el estómago cardinal (EC), fúndico (EF) y pilórico (EP), ciegos pilóricos (CP), diámetro mayor en intestino anterior (IA) respecto a intestino posterior (IP) y recto (R); (c) pliegues de TGI en esófago (PE), estómago cardinal abierto (EC), estómago fúndico (EF) y pliegues anchos de estómago pilórico (PP). 47

Figura 9 Características histológicas e histoquímicas del esófago. (A) pliegues en la región craneal del esófago mostrando el epitelio (e), submucosa (sm), dos capas de músculo estriado esquelético con orientación longitudinal interna discontinua (ML) y circular externa (MC) de mayor grosor y túnica serosa (S) (tinción: H&E 10X); (B) capas histológicas en región media del esófago mostrando el epitelio (e) pseudoestratificado cilíndrico, submucosa (sm) y capa de músculo esquelético longitudinal (ML), se observan algunas células adiposas (*) entre la submucosa (sm) (tinción: H&E 40X); (C) túnica mucosa (m) resaltando la abundancia de células caliciformes (CC) entre las células del epitelio (e) (tinción: H&E 100X); (D) tinción diferencial de las capas histológicas del esófago mostrando el epitelio (e), glándulas acinares (ga) formadas por células caliciformes (CC), capa submucosa (sm), notar la ausencia de muscular de la mucosa, capa interna longitudinal (ML) de la túnica muscular formada por músculo estriado esquelético y túnica serosa (S) (tinción: tricrómica de Masson 40X). 49

Figura 10 Dinámica de mucinas de la mucosa del esófago. (A) Mucinas neutras en células caliciformes de la mucosa (fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (violeta) en células caliciformes (CC) del epitelio y de las glándulas acinares (ga) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (azul) en células caliciformes (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (azul) en células caliciformes (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) predominio de mucinas ácidas (azul) en células de caliciformes (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X). 51

Figura 11 Transición de esófago- estómago se observa un cambio de epitelio pseudoestratificado (ee) con presencia de células caliciformes (CC) a epitelio cilíndrico simple (ec) y ausencia de células caliciformes, submucosa (sm) y túnica muscular circular interna (MC) y longitudinal externa (ML) (tinción: H&E 40X). 53

Figura 12 Estómago glandular. (A) capa mucosa ancha con presencia de glándulas gástricas tubulares (GG) (tinción: H&E 40X), (B) células epiteliales cilíndricas (ec) de morfología alargada y núcleo (n) ovalado en el tercio basal (tinción H&E 100X), (C) fositas gástricas (f) (tinción H&E 100X), (D) glándulas gástricas tubulares (GG) compuestas por células oxintopépticas diferentes a células del epitelio cilíndrico (ec), propia-submucosa (lp/sm), notar ausencia de muscular de la mucosa, capa de músculo liso circular interna (MC) y longitudinal externa (ML), túnica serosa (S) y vasos sanguíneos (VS)(tinción: tricrómica de Masson 40X)... 54

Figura 13 Estómago muscular o pilórico. (A) capa tipo coilina (Co) sobre el epitelio (e), submucosa (sm), capa gruesa de músculo liso circular (MC) y túnica serosa (S) (tinción: H&E 10X); (B) epitelio cilíndrico simple (ec) se observan pliegues de la mucosa y capa tipo coilina (Co) (tinción: H&E 40X); (C) detalle de capa tipo coilina (Co) sobre el epitelio (e), submucosa (sm) y túnica de músculo liso circular (MC) (tinción: H&E 40X). 55

Figura 14 Tinción de mucinas de estómago glandular. (A) mucinas neutras en células epiteliales, en detalle (B) secreción de mucinas (*) en el extremo apical de la células cilíndricas, se observan los núcleos ovalados (n) en el extremo basal de las células (tinción: PAS 40X), (C) tinción negativa de mucinas ácidas (tinción: mucicarmina 40X), (D) tinción negativa para mucinas ácidas carboxiladas (tinción: AB pH 2.5 40X), (E) tinción negativa para mucinas ácidas sulfatadas (tinción: AB pH 1.0 40X), (F) mucinas exclusivamente neutras en secreción del extremo apical de células epiteliales (G) (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X). 56

Figura 15: Características histológicas del intestino. (A) pliegues helicoidales de intestino anterior y medio (tinción: H&E 10X); (B) pliegues del intestino anterior (tinción: tricrómica de Masson 40X); (C) pliegues de intestino medio (tinción: tricrómica de Masson 40X); (D) pliegues de intestino posterior, se observa la presencia de células caliciformes (CC) (tinción: tricrómica de Masson 40X); (E) y (F) detalle de capas histológicas en intestino anterior, se observa el epitelio simple formado por células cilíndricas o enterocitos (en), submucosa (sm), dos capas de músculo liso circular interna (MC) y longitudinal externa (ML), túnica serosa (S) (tinción: (e) H&E 100X, (f) tricrómica de Masson 40X). 58

Figura 16 Dinámica de mucinas en intestino anterior. (A) mucinas neutras (en fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (en violeta) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (en azul) (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (en azul) (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) asociación de mucinas ácidas y neutras con predominio de mucinas ácidas (azul), las flechas señalan células caliciformes con producción de ambos tipos de mucinas (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X). 59

Figura 17: Dinámica de mucinas en intestino medio. (A) mucinas neutras (en fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (en violeta) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (en azul) (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (en azul) (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) asociación de mucinas ácidas y neutras con predominio de mucinas ácidas (azul), las flechas señalan células caliciformes con marcación positiva para ambos tipos de mucinas, se observa baja presencia de células caliciformes (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X). 60

Figura 18 Dinámica de mucinas de intestino posterior. (A) mucinas neutras (en fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (en violeta) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (en azul) (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (en azul) (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) asociación de mucinas ácidas y neutras con predominio de mucinas ácidas (azul), las flechas señalan células caliciformes con marcación combinada para mucinas ácidas (azul) y neutras (rosado), en este segmento aumenta significativamente la presencia de células caliciformes (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X). 61

Figura 19 Ultraestructura del epitelio del esófago obtenida por MET. Se observan células epiteliales (CE) y núcleos (n), células caliciformes (CC) con vesículas de moco de diferente electrodensidad. La flecha indica las microcrestas en la zona apical de las células epiteliales que están en contacto con el lumen (L). 62

Figura 20 Ultraestructura de los enterocitos de intestino anterior (A), media (B) y posterior (C y D). Se observan células alargadas con núcleo basal (n). En el intestino posterior (C y D) se observan células caliciformes entre los enterocitos. El borde apical de las células en contacto con el lumen (L) presenta las microvellosidades tipo borde de cepillo característica de los enterocitos (flecha). 63

Figura 21 Ultraestructura del epitelio del estómago glandular de vizcaína (MET). Se observan vesículas con gránulos de moco (g) en el extremo apical de las células, la membrana apical también presenta microvellosidades más espaciadas en contacto con el lumen (L). 64

Resumen

La vizcaína, *Curimata mivartii* (Steindachner, 1878), es una especie detritívora endémica de la cuenca Magdalena-Cauca que se encuentra en grado de amenaza vulnerable por la sobrepesca y la pérdida del hábitat. El repoblamiento íctico es una de las estrategias de conservación de las especies nativas reglamentada en Colombia desde 2018 y para su adecuada implementación, es necesario desarrollar paquetes tecnológicos de producción y nutrición en cautiverio. Por lo tanto, para ahondar en el conocimiento sobre la fisiología del tracto gastrointestinal (TGI) de la especie, en este trabajo se caracterizó la morfometría y la histoquímica del TGI de 22 individuos adultos extraídos del medio natural con peso promedio de $177,5 \pm 27,9$ g; y talla de $23,3 \pm 2,6$ cm (LT) y $18,1 \pm 1,9$ cm (LE). El TGI de vizcaína corresponde a una especie de hábitos detritívoros, está compuesto de esófago corto, estómago tipo U con regiones cardial, fúndica y pilórica e intestino densamente enrollado. Se presentaron mucinas neutras, ácidas carboxiladas y ácidas sulfatadas en todo el TGI. El esófago presenta alta producción de moco tanto por células caliciformes como por glándulas acinares. En el estómago se encontraron mucinas exclusivamente neutras para la protección contra los jugos gástricos. El estómago pilórico está protegido contra la abrasión por una gruesa capa tipo coilina similar al ventrículo de las aves. A través de MET, se confirmó la ultraestructura de epitelio de los distintos órganos de TGI, el borde de cepillo de los enterocitos, las microcrestas de las células epiteliales del esófago y el estómago, y los gránulos de moco en las células caliciformes.

Palabras clave: peces, Characiformes, dulceacuícola, digestión, nutrición, conservación, histología.

Abstract

Vizcaína, *Curimata mivartii* (Steindachner, 1878), is a detritivorous species endemic to the Magdalena-Cauca basin, that is in a vulnerable to overfishing and habitat loss. As a strategy for the conservation of native species in Colombia, since 2018, ichthyic repopulation has been regulated and, for this purpose, it is necessary to develop technological packages for production and nutrition in captivity. Therefore, to deepen the knowledge about the physiology of the gastrointestinal tract (GIT) of the species, in this work we characterized the morphometry and histochemistry of the GIT of 22 adult individuals extracted from the wild with average weight of 177.5 ± 27.9 g; and size of 23.3 ± 2.6 cm (LT) and 18.1 ± 1.9 cm (LE). The GIT of vizcaina corresponds to a species of detritivorous habits, it is composed of short esophagus, U-type stomach with cardial, fundic and pyloric regions and a densely coiled intestine. Neutral, acid carboxylated and acid sulfated mucins were present throughout the GIT. The esophagus showed high mucus production by both goblet cells and acinar glands. In the stomach exclusively neutral mucins were found for protection against gastric juices. The pyloric stomach is protected against abrasion by a thick coilin-like layer similar to the ventricle of birds. Through TEM, the ultrastructure of epithelium of the different organs of GIT, the brush border of enterocytes, the microcristae of the epithelial cells of the esophagus and stomach and the mucus granules in goblet cells were confirmed.

Keywords: fish, Characiformes, freshwater, digestion, nutrition, conservation, histology.

Introducción

La cuenca Magdalena-Cauca es una de las más diversas del país con 233 especies que representan el 14% del total de especies dulceacuícolas de Colombia, además, se destaca por el alto grado de endemismo con un 68% de especies que son nativas (Jiménez-Segura & Lasso, 2020).

Este grado de diversidad ha permitido sostener la economía y seguridad alimentaria del 80% de la población colombiana que habita en la región, con la explotación de 91 especies para uso pesquero y ornamental (Jiménez-Segura & Lasso, 2020). Anualmente, se extraen del río Magdalena aproximadamente 14.312 toneladas (t) (año 2019), de las cuales 60% corresponde a especies endémicas como *Prochilodus magdalenae* (bocachico), *Pseudoplatystoma magdaleniatum* (bagre rayado), *Sorubim cuspicaudus* (blanquillo), *Pimelodus yuma* (barbul) y especies de menor captura como *Curimata mivartii* (vizcaína). Sin embargo, el deterioro del hábitat y la pesca extractiva sin controles eficientes está llevando a la reducción del desembarco en el Magdalena, que ha pasado de 81.653 t en 1975 a 26.132 t en 2016, además de incrementar el riesgo de extinción de las especies de la cuenca (Jiménez-Segura & Lasso, 2020).

En el año 2002 se publicó el primer Libro Rojo de las Especies Dulceacuícolas de Colombia, pero 10 años después, en la segunda edición del libro, no se registraron avances en la conservación de las especies. De las 45 especies listadas en el 2002, 23 se mantuvieron en la misma categoría de amenaza o evaluación, tres especies aumentaron en su categoría de casi amenazada a vulnerable, y las 19 especies que disminuyeron su categoría de amenaza, realmente fueron sinonimizadas a partir de los estudios taxonómicos, lo cual aumentó su distribución efectiva a nivel nacional (Sánchez-Duarte & Lasso, 2013). En la edición de 2012 del Libro Rojo se reportaron 81 especies amenazadas, una especie extinta, una en peligro crítico, cuatro en Peligro, 48 Vulnerables, 24 Casi Amenazadas y tres en Preocupación Menor (Mojica *et al.*, 2012).

Según Sánchez y Lasso (2013), la velocidad de cambio de los ecosistemas debido al crecimiento poblacional, la construcción de vías, la contaminación, la deforestación, la fragmentación de los ecosistemas, la pérdida de hábitats naturales y el cambio climático, hace que las medidas y estrategias de conservación planteadas en el río Magdalena desde 2002 no sean eficientes para frenar la pérdida de diversidad de las especies. Por tal razón, para 2012 se reformularon las estrategias de conservación a desarrollar, poniendo en primer lugar la protección

y restauración del ecosistema, seguido de los estudios de la biología y ecología de las especies amenazadas, y como medidas complementarias, el cumplimiento y establecimiento de medidas de regulación pesquera para especies amenazadas, y el establecimiento de acuerdos de pesca con países fronterizos.

El estudio de la biología básica de las especies nativas permite mejorar la eficiencia de las estrategias de conservación e identificar características promisorias de las especies nativas para la crianza en cautiverio, ya que las especies más adaptables a la acuicultura no son necesariamente las más capturadas.

El repoblamiento íctico es una de las estrategias de conservación implementadas en el país desde 2018 por la Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP) y ejecutadas por piscícolas certificadas como la Piscícola San Silvestre S.A., entidad a la cual está vinculado este trabajo de investigación. Esta estrategia consiste en la producción en cautiverio de alevinos y juveniles de especies nativas, a partir de reproductores capturados en el medio natural, y su posterior liberación en las ciénagas y humedales originarios del reproductor. Con ello se busca frenar la reducción del tamaño poblacional de las especies nativas y garantizar la seguridad alimentaria. Los principales retos del repoblamiento son garantizar la variabilidad genética y la supervivencia de los alevinos y juveniles liberados y para ello, se necesita conocer entre otros aspectos, las características nutricionales y la fisiología digestiva de las especies a repoblar.

La vizcaína, *Curimata mivartii*, es una de las especies nativas de la cuenca Magdalena-Cauca en categoría de extinción vulnerable y priorizadas en la Piscícola San Silvestre para los programas de repoblamiento íctico. Debido al escaso conocimiento en la biología básica de esta especie nativa y a la necesidad de desarrollar un paquete tecnológico para la producción en cautiverio como estrategia de conservación, en este estudio se realizó una caracterización morfológica e histoquímica del tracto digestivo de *Curimata mivartii*.

I. Planteamiento del problema

La cuenca Magdalena-Cauca es el sistema hidrográfico más importante de Colombia por su sistema ambiental, socioeconómico y cultural. Cuenta con un área de 257.400 km² (24% del territorio nacional) y recorre 1.528 km desde el Páramo de las Papas en el macizo colombiano a 3.678 msnm hasta Bocas de Ceniza donde desemboca en el mar Caribe. La cuenca se compone de un sistema de quebradas y ríos tributarios de importancia nacional como el río Cauca, el río Chicamocha o Sogamoso, el río Cesar, el río San Jorge, el río Saldaña y el río Bogotá, generando un caudal que fluctúa de 5.361 a 9.587 m³s⁻¹ en época seca y lluviosa respectivamente (Ramírez-Gil y Ajiaco-Martínez, 2011 en Lasso *et al.*, 2011; Restrepo, 2006; Duque-Escobar, 2021).

Además, su complejo sistema de humedales es uno de los reservorios de agua y biodiversidad más importantes de Suramérica, por lo cual se ha buscado su reconocimiento por la UNESCO como patrimonio de la humanidad (Restrepo, 2006; Jaramillo *et al.*, 2015; PGN, 2020). Es de igual importancia la biodiversidad que alberga el río Magdalena, pues ocupa el tercer lugar en diversidad de peces con 14,5% de las especies dulceacuícolas de Colombia. Según García-Alzate *et al.* (2020) se reconocen 233 especies de peces, de los cuales el 68% son endémicos de la cuenca Magdalena-Cauca. En términos taxonómicos, el 49% pertenecen al orden Siluriformes y el 38% al orden Characiformes y la familia Caracidae es la de mayor riqueza con 57 especies, seguida de Trichomycteridae, del orden Siluriformes, con 34 especies. (García-Alzate *et al.*, 2020).

Por otra parte, la importancia de la cuenca se debe a que en ella está asentado el 80% de la población colombiana, de esta relación derivan actividades económicas y culturales, como la agricultura, pesca, minería, turismo y producción de bienes y servicios como el agua y la energía. En términos económicos, Duque-Escobar (2021) afirma que el 86% del PIB de Colombia deriva de la producción hidroeléctrica, por otro lado, la actividad pesquera que es otra actividad económica representativa en la cuenca aporta menos del 0.3% al PIB del país, sin embargo, genera alrededor de 250.000 empleos directos e indirectos (MADR, 2021)

A pesar de la gran diversidad, la pesca continental está dominada por *Prochilodus magdalenae* (bocachico) con cifras de desembarco anuales de 5.610,6 toneladas (t), seguido por *Pimelodus yuma* (nicuro) con 1.786,1 t y *Megaleporinus muyscorum* (cuatro ojos) con 1.339,3 t, lo cual resalta la dependencia de la cuenca a la población de bocachico (Duarte *et al.*, 2019). Otras

especies nativas capturadas con cifras de desembarco menores a las mil toneladas y que se encuentran en algún grado de vulnerabilidad son: el bagre rayado (978,5 t), el blanquillo (640,8 t), la pacora (640,7 t), la vizcaína (247,4 t) y el capaz (215,0 t) (Duarte *et al.*, 2019; Mojica *et al.*, 2012).

La producción pesquera en la cuenca del Magdalena ha pasado de las 81.653 toneladas en 1975 a 14.250,3 toneladas en 2019, representando una reducción del 85% (Ramírez-Gil y Ajiaco-Martínez, 2011 en Lasso *et al.*, 2011; Duarte *et al.*, 2019). Durante estos años, y a lo largo de la historia del río Magdalena, la pesca ha sido de tipo extractiva y proviene en su totalidad de la pesca artesanal continental con 30.000 pescadores que dependen económicamente de ella (AUNAP, 2020). Este sistema único de producción pesquera ha dado como resultado la reducción de las poblaciones de especies por sobreexplotación, con 35 especies nativas en algún grado de amenaza de extinción (Mojica *et al.*, 2012).

Además, a pesar del aumento en el consumo de pescado en la última década y del crecimiento del sector piscícola en el país, la piscicultura aun es liderada por especies exóticas como la tilapia roja *Oreochromis sp* (61%) y la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (17%) las cuales, en ambientes naturales como el río, representan una amenaza para las especies locales. Por el contrario, la producción piscícola de las especies nativas como la cachama blanca *Piaractus brachypomus*, aportan un 19% de la producción nacional y las demás especies tan solo un 3% de la producción (MADR, 2017, 2019, 2021). De este modo, aunque las especies nativas ofrecen ventajas para la piscicultura por la adaptación climática y los hábitos de consumo de la población, son poco exploradas y su consumo aun depende de la pesca artesanal (Atencio-García, 2001).

En relación con la pérdida de especies dulceacuícolas de la cuenca, claramente, hay otros fenómenos asociados, como por ejemplo, la destrucción y fragmentación de hábitat por el desvío de caños para la construcción de carreteras y represas hidroeléctricas, la pérdida de humedales por la deforestación y la explotación masiva de madera a lo largo de la cuenca; y la contaminación por la minería y el efecto del crecimiento de las ciudades e industrias que vierten sus aguas a ríos tributarios sin un tratamiento adecuado, como el caso del río Bogotá, uno de los más contaminados del mundo (CAR, 2018), y el río Chicamocha el segundo más contaminado de Colombia (CORPOBOYACÁ, 2016). Esta sumatoria de efectos pone en riesgo tanto la biodiversidad como la seguridad alimentaria de los pueblos pesqueros de la cuenca.

De igual manera, la pérdida de biodiversidad se refleja en el caso de la vizcaína (*Curimata mivartii*) una de las especies endémicas del Magdalena cuya explotación ha tomado fuerza en los últimos años a causa de las medidas contra la sobrepesca de bocachico, que han trasladado la presión de captura a otras especies nativas, pero con deficientes medidas de control (Mojica *et al.*, 2012). De acuerdo con las estadísticas de la AUNAP, las capturas de *C. mivartii* se han duplicado en los últimos años, pasando de 113,94 t en 2013 a 247,4 t en 2019, no obstante, en 2021 se reportaron 115,5 t de desembarco de enero a septiembre, lo cual puede indicar una tendencia a la disminución de captura cercana al 50% (De La Hoz-M *et al.*, 2013; Duarte *et al.*, 2019, 2021). Cabe aclarar que, la especie se encuentra en el Libro Rojo de las Especies Dulceacuícolas de Colombia desde el año 2002 (Mojica *et al.*, 2002, 2012), ya que su comportamiento como detritívoro, su hábitat en las ciénagas y las migraciones reproductivas que realiza, lo hacen particularmente sensible a los fenómenos de fragmentación de hábitat y cambio climático que afectan la cuenca, estimándose una disminución de la densidad poblacional mayor al 30%.

Frente a estas problemáticas, el país cuenta con tres entidades encargadas de la regulación de la actividad pesquera: La Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP), el Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural (MADR) y el Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible (MADS), estas se encargan de controlar los periodos de veda, las tallas mínimas de captura, las áreas de pesca y la comercialización (García-Alzáte *et al.*, 2020). Las tallas mínimas de captura se han establecido para dieciséis especies entre las que se encuentran algunas de las más capturadas en la cuenca del Magdalena como son: el bocachico, la dorada, la picuda y el nicuro (Resolución No. 025 del 27 de enero de 1971) y sobre las cuales también está regulada la extracción de alevinos y juveniles y su transporte entre afluentes (Resolución 00001924 de 3 noviembre de 2015- AUNAP).

El bagre rayado es la especie con más regulaciones por su estado de amenaza crítica, se ha determinado la talla mínima de captura (Resolución No. 430 del 19 de abril de 1982-INDERENA) y los periodos de veda (Resolución No. 0242 del 15 de abril de 1996 -INPA) (AUNAP, 2021). Sin embargo, el número de especies endémicas amenazadas es de 113 (García-Alzáte *et al.*, 2020) y algunas especies vulnerables como *C. mivartii* no están incluidas en los periodos de veda y no existe regulación sobre su talla mínima de captura, además esta especie enfrenta una fuerte presión sobre su potencial reproductivo ya que es muy apetecida por la alta producción de huevos (Mojica *et al.*, 2012).

La implementación de las medidas de regulación actuales, no han resultado eficientes para la sostenibilidad del recurso pesquero, por lo tanto la AUNAP bajo las resoluciones 2838 de 2018 y 417 de 2019 implementó la estrategia de repoblamiento íctico con los objetivos de recuperar especies cuyas poblaciones han desaparecido o disminuido, cambiar la composición íctica en apoyo al equilibrio ecológico, mejorar la composición genética de las poblaciones y aumentar la producción de los recursos pesqueros orientados hacia establecer una nueva pesquería y aumentar el reclutamiento. Las actividades de repoblamiento son ejecutadas por piscícolas certificadas y financiadas por corporaciones autónomas, gobernaciones y alcaldías de territorios ribereños, y empresas del sector hidroeléctrico en cumplimiento de las licencias ambientales (Merino *et al.*, 2013). En la cuenca del Magdalena Medio la Piscícola San Silvestre S.A., realiza el repoblamiento en especies como: bocachico, dorada, blanquillo y bagre, con liberación en las Ciénegas El Llanito, río Viejo, quebrada La Raya, embalse Topocoro y río Sogamoso. Se estima que el 5% de la producción pesquera en esta cuenca proviene de esta estrategia de conservación, cumpliendo con los objetivos de seguridad alimentaria y recuperación del ecosistema (Merino *et al.*, 2013; Aristizabal-Regino *et al.*, 2018).

Sin embargo, para establecer una producción en cautiverio es necesario que cada especie nativa cuente con un paquete tecnológico acorde a su biología, con estrategias específicas de manejo, de nutrición en cada fase de desarrollo y de reproducción inducida. Todo esto exige un sólido conocimiento en la biología de cada especie y un esfuerzo en investigación básica de las especies nativas. Para garantizar la variabilidad genética de la población liberada, se debe reducir al máximo el estrés de manejo del plantel de reproductores mediante la domesticación, la calidad del agua, la densidad de siembra y por supuesto la dieta; con ello se evita las disfunciones reproductivas y se asegura la producción de grandes cantidades de semilla viable (Atencio-García, 2001).

En este sentido, el conocimiento sobre el sistema digestivo de una especie permitirá tener un modelo referencial para inferir hábitos alimenticios, adaptabilidad a la dieta, reconocer patologías, determinar el estado de salud y desarrollar diferentes estrategias de protección y conservación.

II. Objetivos

1. Objetivo general

Caracterizar la morfología del sistema digestivo de vizcaína (*Curimata mivartii*) mediante descripción morfométrica, histológica e histoquímica.

2. Objetivos específicos

- Estimar los índices corporales asociados (Factor de condición, K; coeficiente intestinal, C.I; índice de Zihler, I.Z; índice gonadosomático, I.G.S; índice hepatosomático, I.H.S y rendimiento de carcasa, R.C) al tracto gastrointestinal de vizcaína (*Curimata mivartii*).
- Describir la morfoestructura macroscópica y microscópica de los diferentes segmentos (esófago, estómago, intestino anterior y posterior) del tracto gastrointestinal de vizcaína (*Curimata mivartii*).
- Caracterizar la distribución de mucinas ácidas y neutras del tracto gastrointestinal de vizcaína (*Curimata mivartii*).

III. Hipótesis

Las características histológicas e histoquímicas del tracto gastrointestinal de *Curimata mivartii* muestran características de un pez de hábitos de alimentación detritívoro.

IV. Marco teórico

Generalidades del orden

Los Characiformes son un orden de peces óseos (teleosteos) que habitan una gran variedad de ecosistemas de agua dulce y están distribuidos en África y América tropical desde Texas a Centro y Suramérica. El orden se subdivide en 24 familias con 520 géneros y alrededor de 2.300 especies (Froese & Pauly, 2022; Joseph Nelson *et al.*, 2016). La hipótesis filogenética sugiere que evolucionaron antes de la Pangea hace más de 100 millones de años y la mayor riqueza de especies se encuentra en el neotrópico con aproximadamente 2.100 más un estimado de 1.500 especies no descritas. Las familias con mayor riqueza de especies son: Characidae (1245), Anostomidae (151) y Curimatidae (119) (Froese & Pauly, 2022).

En Colombia existen 58 especies de Characiformes (**Tabla 1**) de 25 géneros y 6 familias, conforman el 33% de las especies explotadas como recurso pesquero en el país (Lasso *et al.*, 2011). Entre ellas las familias Characidae, Curimatidae y Prochilodontidae donde se encuentran especies como los yamús, bocones, cachamas y bocachicos, las cuales son importantes para la seguridad alimentaria y el comercio de las comunidades ribereñas como las poblaciones indígenas del Amazonas y la cuenca del río Magdalena (Jiménez-Segura & Lasso, 2020).

Tabla 1 Riqueza de especies de Characiformes en Colombia. Distribución determinada por familias.

Orden	Familias	Especies
Characiformes	Characidae	25
	Anostomidae	8
	Prochilodontidae	7
	Curimatidae	6
	Cynodontidae	6
	Erythrinidae	6

A nivel morfológico la mayoría de Characiformes se caracterizan por la presencia de escamas, así mismo, presentan una aleta adiposa, aleta pélvica de 5 a 12 radios y aleta anal de 45

radios máximo, no tienen bigotes, y la línea lateral es casi siempre decurvada e incompleta. Las especies carnívoras de este orden tienen dientes bien desarrollados y otros presentan dientes faríngeos no especializados. Los Characiformes poseen aparato de Weber para la agudeza auditiva y producen una hormona de alarma en respuesta a los depredadores. La mayoría de las especies de Characiformes son de tamaños medianos aproximadamente 35cm, con tamaños máximos de 1.3 m y mínimo de 1,4 cm (Nelson *et al.*, 2016).

A nivel reproductivo, la mayoría de Characiformes incluyendo la especie de este estudio realizan fertilización externa. En Suramérica, muchos Characiformes se caracterizan por realizar migraciones reproductivas en cardúmenes desde las zonas de alimentación a zonas de desove aguas arriba, estas migraciones dependen de la fluctuación de nivel del río y son conocidas como como “La subienda” en el río Magdalena y “Piracema” en Brasil (Menezes & Vazzoler, 1992).

Adaptaciones del sistema digestivo

La diversidad de hábitos alimenticios en los Characiformes, que les han permitido colonizar una amplia diversidad de nichos en el neotrópico (Lavoué *et al.*, 2017), son el resultado de múltiples adaptaciones y modificaciones en su sistema digestivo para optimizar la captura, ingestión, digestión y absorción de alimentos. Esto depende también del hábitat, el estado nutricional del pez y su ontogenia, por ejemplo, en estado larval y mientras desarrolla por completo su sistema digestivo la mayoría de los peces presentan hábitos planctívoros (Rotta, 2003).

Según su hábito alimenticio los peces pueden clasificarse en:

- **Herbívoros:** se alimentan de plantas, frecuentemente tienen preferencia hacia determinadas especies de plantas y obtienen el máximo valor nutricional del alimento a partir de la completa masticación, para lo cual cuentan con estructuras especializadas (Rotta, 2003).
- **Carnívoros:** consumen alimento de origen animal, pueden ser piscívoros, carcinófagos (camarones), malacófagos (moluscos), teutófagos (cefalópodos), insectívoros (insectos), invertívoros (invertebrados), hematófagos (sangre y moco) y lepidófagos (escamas de peces) (Da Silva, 2016).
- **Omnívoros:** poseen una dieta mixta tanto de origen animal como vegetal, no tienen estructuras especializadas, su dieta depende de la disponibilidad de alimento en el medio y se pueden

clasificar como omnívoros con tendencia a la carnivoría, tendencia a la herbivoría, tendencia a la insectivoría y tendencia a la frugivoría (Rotta, 2003).

- Detritívoros: se alimentan de materia orgánica en estados moderados de descomposición del fondo de los hábitats acuáticos (detrito). El detrito está compuesto de cuerpos de organismos muertos, excreciones, vegetales en descomposición ricos en celulosa y lignina, microinvertebrados, algas filamentosas, microorganismos y sedimentos inorgánicos como arena y minerales (Da Silva, 2016). Debido a la variabilidad de la composición del detrito, pueden clasificarse como iliófagos (comedores de lodo), perifitívoros (raspadores de biofilm) y detritívoros generalistas, especialistas o facultativos. En el orden Characiformes las especies de la familia Curimatidae son las únicas que consumen una dieta compuesta exclusivamente de detrito sin fuentes de alimento alternas o adicionales (Farago, 2018).

Teniendo en cuenta a Rotta, (2003) conocer las características y adaptaciones del tracto digestivo permite entender los mecanismos de absorción, digestión y excreción de nutrientes y desechos, y los hábitos alimenticios de las especies, aportando con ello a la preparación de dietas, el manejo alimenticio; la planeación de policultivos y el esclarecimiento de las alteraciones patológicas y fisiológicas relacionadas con infecciones, contaminación ambiental y dietas artificiales. Esta información biológica contribuye significativamente a programas de conservación de especies nativas, y a enriquecer la escasa información que existe sobre la ictiofauna neotropical (Da Silva, 2016; Alonso *et al.*, 2015; Burns, 2021; Guisande *et al.*, 2012).

A continuación, se describirán las adaptaciones más importantes del sistema digestivo encontradas en Characiformes de diversos hábitos alimenticios.

Anatómicamente, el sistema digestivo de los peces está dividido en: boca y cavidad bucofaríngea, esófago, estómago e intestino anterior, medio y posterior. Estas regiones están relacionadas con las funciones de agarrar, masticar y tragar, la digestión y absorción de nutrientes y la excreción (Rotta, 2003; Zavala-Camin, 1996). No obstante, existen muchas variaciones y especializaciones de los órganos y tejidos que ayudan al máximo aprovechamiento de nutrientes según la dieta del pez, además de otras variaciones ontogénicas y filogenéticas.

Boca

La estructura y las adaptaciones de la boca y la cavidad bucobranquial están directamente relacionadas con el tipo de alimento ingerido y el lugar de alimentación. En la familia curimatidae

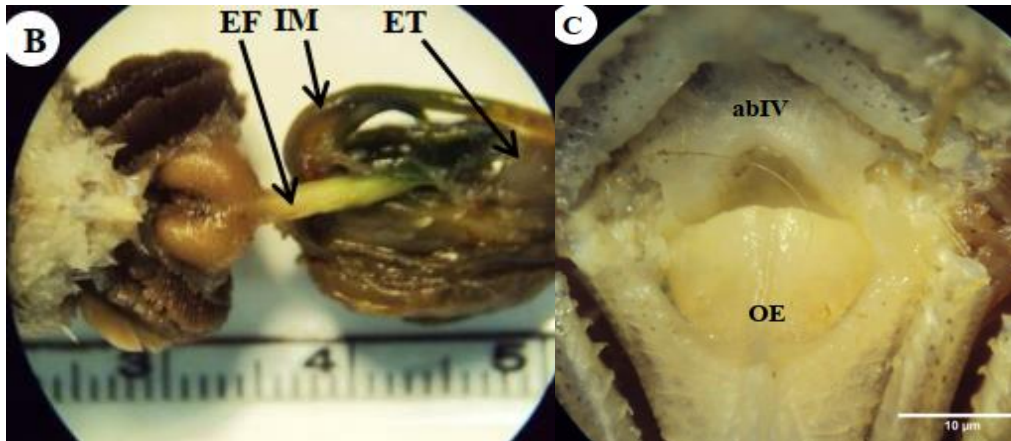
estas sinapomorfías aportan gran parte de información para la clasificación como grupo monofilético y son adaptaciones a los hábitos detritívoros, entre ellos la ausencia de dientes y lengua, la boca en posición terminal y el maxilar en forma de pala para escarbar en el lodo (Vari, 1989a, 1989b). Guisande *et al* (2012) destacan que la ausencia, presencia y el tipo de dientes es un carácter morfológico explicativo en la diversificación a nivel trópico de las familias de Characiformes. Los dientes multicúspide están asociados a los hábitos omnívoros en los géneros *Astyanax*, *Ctenobrycon*, *Stethaprion*, *Moenkhausia*, *Tetragonopterus* y *Hemibrycon*, los caninos a los hábitos carnívoros en familias como Cynodontidae y Ctenoluciidae, los dientes planos a la herbivoría en Anostomidae y la ausencia de dientes a la detritivoría en Curimatidae y Prochilodontidae (Guisande *et al.*, 2012); aunque en algunas especies de Prochilodontidae como *Semaprochilodus insignis*, *Prochilodus nigricans*, *Prochilodus lineatus* y *Prochilodus magdalenae* los dientes aparecen como pequeñas vellosidades en los labios que usan para raspar el biofilm de la superficie de plantas y rocas sumergidas (de Moraes *et al.*, 1997).

Otra adaptación son las modificaciones adicionales en los arcos branquiales para evitar la salida del alimento en la respiración branquial. Estas estructuras se denominan branquiespinas, pueden ser de formación ósea o cartilaginosa y se encuentran en la curvatura interna de los arcos branquiales para el direccionamiento y contención del alimento (Zavala-Camin, 1996), pueden presentarse en una o dos filas, y se relacionan con los hábitos planctívoros (Ferretti *et al.*, 1996; Zavala-Camin, 1996).

Algunas especies detritívoras no tienen branquiespinas como *Potamorhina latior*, *Potamorhina altamazonica*, *Psectrogaster rutiloides* y *Psectrogaster amazónica*, en ellas el proceso de pre-separación del alimento se realiza en los filamentos y las láminas branquiales (Farago, 2018). No obstante, las branquiespinas sí están presentes en detritívoros-iliófagos como *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae) (de Moraes *et al.*, 1997) y *Steindachnerina notonota* (Curimatidae). Dada la importancia de la selección de detrito algunas especies como *S. notonota*, *Curimata spilura* y *C. nitens* presentan múltiples papilas gustativas en las branquiespinas (Da Silva, 2016; Sazima & Caramaschi, 1989). En otras como *Prochilodus lineatus* (Makino, 2010), *Schizodon knerii* (Dos Santos *et al.*, 2015), *Prochilodus argenteus*, *Prochilodus costatus*, *Leporinus reinhardti* y *Brycon orthotaenia* las papilas se encuentran en los labios lo que permite identificar más rápido el alimento (Dos Santos *et al.*, 2015).

En herbívoros del género *Schizodon* (Anastomidae) la presencia de branquiespinas no se relacionan con la ingestión del alimento, estas especies presentan un segundo aparato de masticación ubicado en la faringe denominados dientes faríngeos. En *Schizodon* estas estructuras rasgan y ayudan a romper la cutícula y la pared celular de las hojas ingeridas mediante el movimiento peristáltico al pasar hacia el estómago (Ferretti *et al.*, 1996). En *Hoplias malabaricu* y otros ictiófagos como *Hoplias lacerdae*, *Salminus brasiliensis*, *Salmius maxillosus*, *Salmius hilarii*, *Acestrorhynchus lacustris* y *Acestrorhynchus britskii* los dientes faríngeos junto con la lengua relativamente móvil y la dentición bien desarrollada, ayudan a ingerir con rapidez presas ágiles y escurridizas evitando que escapen de la cavidad bucobranqueal y favoreciendo el tránsito hacia el estómago, además ayudan a rasgar la piel de los peces para exponer el tejido a las enzimas digestivas (Hassunuma *et al.*, 2013).

Figura 1 Órgano epibranchial de *S. notonota*. (B) vista posterior del órgano epibranchial conectado a los últimos arcos branquiales y al esófago; EF: esófago, IM: intestino medio, ET: estómago. (C) Vista interna del organo epibranchial en el techo de la cavidad bucofaríngea, OE: órgano epibranchial, abIV: arco branquial IV.

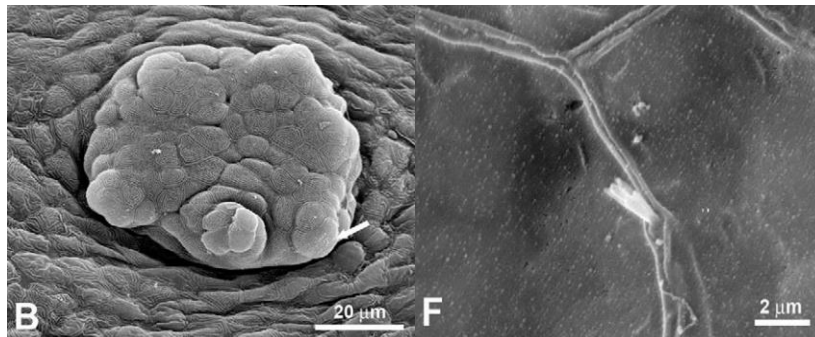


Nota. Fuente: Da Silva (2016).

El órgano epibraquial es otra adaptación en planctívoros filtradores y muy desarrollado en curimátidos, ayuda a la retención del alimento en los arcos branquiales mediante la producción de altas cantidades de moco. Es un órgano tubular bilateral que se encuentra incrustado en los últimos arcos branquiales y sobresale en el techo de la cavidad bucofaríngea (**Figura 1**) (J Nelson, 1967). En *S. notonota* es una adaptación al hábito iliófago, su función es acumular en el moco partículas de alimento muy pequeñas hasta formar un bolo alimenticio que puede ser conducido al esófago

(Da Silva, 2016 p92). La alta densidad de papilas gustativas en el tejido interno y externo del órgano epibranchial y las branquiespinas está asociado a funciones quimiosensoriales para activar la secreción de moco (**Figura 2**) (Hansen *et al.*, 2014).

Figura 2 Microscopía electrónica de barrido de papilas gustativas en la superficie externa del órgano epibranchial de la carpa (*Hypophthalmichthys molitrix*). (B) y células quimiosensoriales en la intersección de las células epiteliales del órgano epibranchial (F).



Nota. Fuente: Hansen et al (2014).

Esófago

En los teleósteos el esófago es un órgano tubular elástico de tamaño generalmente corto, ancho y recto con pliegues longitudinales extensibles que facilitan la ingestión de grandes cantidades de alimento y lo hacen adaptable a distintos hábitos alimenticios (Makino, 2010). Según Alonso *et al.* (2015) en Characiformes el tamaño y la cantidad de estos pliegues depende del tamaño de cada individuo y no está determinado por la especie.

El esófago presenta una capa muscular muy desarrollada que ayuda al movimiento rápido del alimento hacia el estómago, en la capa mucosa se encuentran abundantes células caliciformes que producen moco para lubricar el paso del alimento hasta el estómago, debido a la ausencia de glándulas salivales en los peces. En las células de la túnica mucosa del esófago pueden encontrarse microcrestas que mejoran la adhesión y flujo del moco por el epitelio, además de linfocitos y células enteroendocrinas (Alves *et al.*, 2021; Wilson & Castro, 2010). Histológicamente se diferencia una región anterior compuesta por epitelio estratificado escamoso y músculo estriado circular, y otra posterior de epitelio cilíndrico simple con la capa muscular estriada dispuesta circular y longitudinalmente (Makino, 2010). En los peces no existen válvulas que separen el esófago del estómago ni la faringe, pero en algunas especies puede presentarse un estrechamiento al iniciar el estómago (Rotta, 2003). Además, histológicamente en el paso de esófago al estómago se da un

cambio marcado de epitelio estratificado a cilíndrico simple y aparecen múltiples glándulas gástricas (Makino, 2010).

En algunas especies de Characiformes como *Alestes baremoze* (Alestidae) se presenta alta cantidad de glándulas tubulares en la lámina propia del esófago, lo que indica que la digestión inicia en este órgano (Kasozi *et al.*, 2017). En especies carnívoras como *Cheirodon interruptus* (Characidae) y *Salminus brasiliensis* (Bryconidae) el esófago presenta papilas gustativas para la selección del alimento, además, en el esófago y la primera parte del estómago se ha observado la presencia de músculo esquelético que posibilita la regurgitación de presas, esto se ha encontrado en otras especies de la familia Characidae asociado a la regurgitación de cantidades muy grandes de alimento y también en especies omnívoras como *Brycon siebenthalae* (Alonso *et al.*, 2015; Alves *et al.*, 2021; Londoño-Franco *et al.*, 201). Por el contrario, en *Brycon henni* la capa muscular se compone de músculo liso dispuesto trasversal y longitudinalmente y se infiere la ausencia de la capacidad de regurgitación en la especie (Londoño-Franco *et al.*, 2017). En *Serrasalmus nattereri* la capa muscular del esófago es reemplazada por una gruesa capa de colágeno bajo el epitelio, que brinda la protección y soporte en la ingesta de otros peces (Raji & Norouzi, 2010).

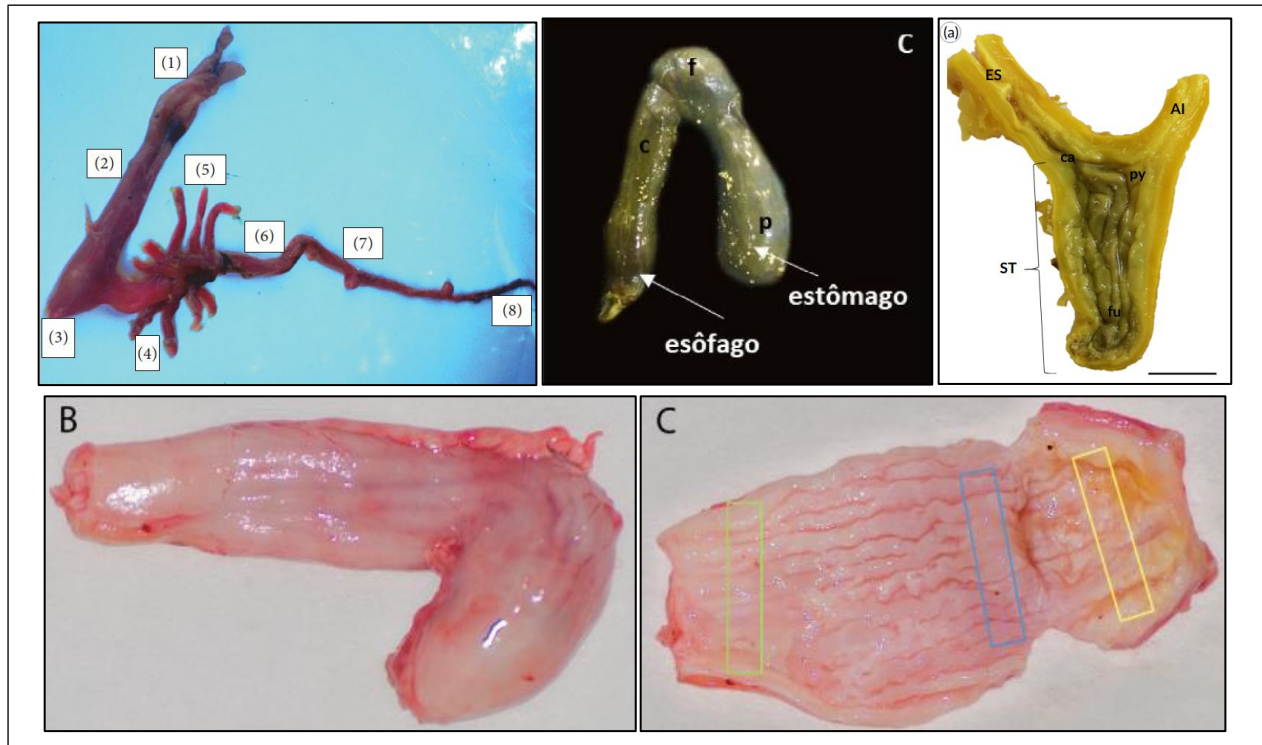
Estómago

La función del estómago es reducir el alimento a partículas muy pequeñas y uniformes para la acción de enzimas y para permitir el movimiento peristáltico por el tracto intestinal, además en este órgano ocurre la digestión acidopéptica. La forma y estructura del estómago también varía en función de los hábitos alimenticios. En peces se identifican tres formas de estómagos (**Figura 3**): recto (I), sifonal de tipo U o J y cecal (Y), el estómago recto es poco común y se encuentra en algunos Tetraodontiformes (Wilson & Castro, 2010), por el contrario, el estómago sifonal es el más común entre Characiformes (Sazima & Caramaschi, 1989) de diversos hábitos alimenticios como herbívoros de la familias anastomatidae (Dos Santos *et al.*, 2015; Ferretti *et al.*, 1996), piscívoros como *Serrasalmus marginatus* (Serrasalmidae), omnívoros como *Astyanax altiparanae* (Characidae) (Peretti & Andrian, 2008) y detritívoros de la familias Curimatidae y Prochilodontidae (Bowen, 1983, 2022).

Bowen (1983) propone el sistema digestivo de *Prochilodus platensis* como modelo de las adaptaciones de los detritívoros de Suramérica (familia Curimatidae y Prochilodontidae). En este el estómago es sifonal tipo U y se divide en región cardial y pilórica. La primera se encuentra contigua al esófago, es distensible y sirve como reservorio de alimento, la segunda es de tipo muscular muy rígido y cumple la función de triturar el alimento con ayuda de la arena ingerida similar a la molleja en las aves, algunos autores denominan estómago fúndico a la región curva de transición entre el estómago cardial y pilórico (Wilson & Castro, 2010). En la forma sifonal tipo J encontrada en especies como *Hoplias aff. Malabaricus* (Erythrinidae) y *Alestes baremoze*, la región pilórica es más corta que la región cardial y la región fúndica es corta y arredondeada, esta forma se ha estudiado en detalle en *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) (De Felice *et al.*, 2021; Kasozi *et al.*, 2017; Peretti & Andrian, 2008; Pinto *et al.*, 2022). Los pliegues de la mucosa en estómago tipo sifonal son longitudinales en la región cardial y pilórica, y transversales y menos numerosos en la región fúndica (de Moraes *et al.*, 1997).

En la familia Bryconidae el estómago de especies de hábitos carnívoros como *Salminus brasiliensis*, omnívoros como *Brycon amazonicus* y omnívoros con tendencia carnívora como *B. henni* tiene forma de Y (**Figura 3c**). Este tipo de estómago se describe como una bolsa asimétrica en forma de saco ciego, amplia en la porción anterior y estrecha hacia el fondo. En esta estructura la región cardial inicia en la unión entre el esófago y el estómago, la región fúndica es la porción central con forma de saco ciego y la región pilórica es la más próxima al intestino (Atencio García *et al.*, 2010). Los pliegues son longitudinales en la región cardial y pilórica, con dirección hacia el esófago y el estómago respectivamente, y en la región fúndica son más cortos (Vidal *et al.*, 2020). En *Salminus brasiliensis* la región fúndica es la más grande del estómago y en la base de los pliegues de la región fúndica presentan surcos profundos que aumentan el área superficial de la mucosa, además de una capa muscular bien desarrollada que posibilita la distensión (Alves *et al.*, 2021). Esta función del estómago fúndico permite a *Brycon amazonicus* almacenar grandes cantidades de comida durante las migraciones trópicas a las zonas de inundación de la cuenca del Amazonas (Vidal *et al.*, 2020).

Figura 3 Formas de estómago en peces. (a, d) Forma sifonal tipo J, (b) forma sifonal tipo U, (c) forma de Y, (d, e) y pliegues longitudinales en estómago tipo J en trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*.



Nota. Fuente: (De Felice et al., 2021; Farago, 2018; Kasozi et al., 2017; Vidal et al., 2020).

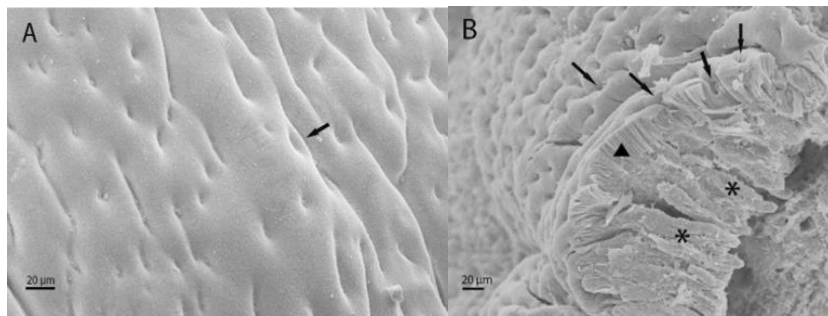
La presencia de glándulas gástricas es otra característica diferencial entre las regiones del estómago, las glándulas gástricas están compuestas principalmente por células oxinticopépticas, encargadas de la producción de pepsinógeno y ácido clorhídrico para la hidrólisis de proteínas, son abundantes en la región cardial y fúndica, pero están ausentes en la región pilórica del estómago (Wilson & Castro, 2010).

Por el contrario, la región pilórica está especializada en la digestión mecánica y mejora la asimilación de nutrientes en fuentes de alimento de difícil digestión. En *Prochilodus lineatus*, el estómago pilórico se considera una adaptación al hábito iliófago y mejora la eficiencia energética de la asimilación del biofilm; un recurso alimentario de bajo valor nutricional y de estructura compleja que se compone de: algas, bacterias y materia orgánica no viva. Esta especie ingiere como parte del detrito, partículas de arena y minerales que ayudan a formar dentro del estómago pilórico un tamiz que filtra el agua y las partículas más pequeñas hacia el intestino, mientras retiene las partículas grandes de difícil digestión como fibras vegetales compuestas de celulosa y quitina. La

arena también ayuda a la fricción mecánica del alimento reduciendo las partículas a tamaños menores a $<20\mu\text{m}$, con lo cual se mejora la asimilación de aminoácidos y se logra una eficiencia energética estimada de 5-12 mg de aminoácidos por KJ, esto permite alcanzar la tasa de crecimiento máximo de la especie (Bowen, 2022).

La mucosa del estómago puede presentar invaginaciones de la lámina propia denominadas fosas gástricas, estas se encuentran en la abertura de las glándulas gástricas y están revestidas de múltiples células epiteliales que producen grandes cantidades de mucinas neutras para la protección del tejido (Alves *et al.*, 2021). Estas estructuras se han encontrado en *Salminus brasiliensis* y en la piraña *Serrasalmus nattereri* asociado a la digestión ácida de proteínas y se han descrito en detalle en la trucha arcoíris como se muestra en la **Figura 4** (Alves *et al.*, 2021; De Felice *et al.*, 2021; Raji & Norouzi, 2010).

Figura 4 Microscopía electrónica de barrido mostrando fositas gástricas del estómago fúndico de trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*. En (A) se aprecia las salidas de las fositas gástricas (flecha). En (B) se muestra la sección transversal de la mucosa del estómago y se aprecian las entradas de las fositas gástricas (flechas), el epitelio columnar (\blacktriangle) y las glándulas gástricas tubulares (*).



Nota. Fuente: De Felice et al (2021).

En la región pilórica, a diferencia de la región cardial, es más común la presencia de esfínteres para controlar el paso del alimento y evitar el reflujo del alimento desde el intestino, como se ha encontrado en especies de varios géneros como *P. lineatus*, *Salminus affinis* y *S. notonota* (Makino, 2010).

Ciegos pilóricos

Los ciegos pilóricos son estructuras tubulares ciegas que se encuentran justo después del estómago de algunos peces, no se conoce una relación funcional de estas estructuras con los hábitos alimenticios (Atencio García *et al.*, 2010), sin embargo, la presencia de los ciegos es más común en peces carnívoros que en herbívoros (Wilson & Castro, 2010).

Dentro del orden de los Characiformes se presentan en las familias Curimatidae y Prochilodontidae de hábitos detritívoros, iliofagos de Anostomidae, herbívoros de Bryconidae y también en especies carnívoras como *Serrasalmus nattereri*. El número y tamaño de los ciegos pilóricos es muy variable: *Schizodon borelli* posee entre 16 y 25 ciegos pilóricos (Ferretti *et al.*, 1996)., *Potamorhina altamazonica*: 17, *Psectrogaster rutiloides* y *Potamorhina latior*: 14, *Psectrogaster amazónica*: 10 (Farago, 2018;). Algunos pueden ser ramificados como en *Salminus affinis* (Atencio García *et al.*, 2010) y en especies como *Brycon henni* se ha encontrado que las hembras presentan un mayor número de ciegos que los machos, 13 y 8 respectivamente (Londoño-Franco *et al.*, 2017) y *Prochilodus scroffa* tiene alrededor de 3000 ciegos de tamaño pequeño (Leite *et al.*, 1988). En las especies con alto número de ciegos no todos tienen apertura al intestino y las especies con pocos o ningún ciego tienen el intestino más largo o con la mucosa más desarrollada (Wilson & Castro, 2010).

La función de los ciegos pilóricos es ampliamente discutida, se sabe que no tienen un papel en la fermentación como el caso de las aves (Wilson & Castro, 2010). Algunos autores proponen que ayudan a formar pequeños aglomerados de alimento del tamaño del lumen de los ciegos para mejorar la acción enzimática al pasar al intestino, esta hipótesis se sustenta en que la secreción de sales biliares y del páncreas ocurre justo después de la cámara pilórica en el inicio del intestino (Bowen, 1983). Además, en la familia Characidae, mientras los pliegues del intestino son transversales, en los ciegos son longitudinales lo que ayudaría a su llenado y vaciado por peristaltismo retrogrado (Alonso *et al.*, 2015; Rønnestad *et al.*, 2000). De modo general, los ciegos pilóricos aumentan el área superficial del intestino, en *S. affinis* se ha estimado que la sumatoria de las longitudes de los ciegos alcanza el 19% de la longitud intestinal (Atencio García *et al.*, 2010).

Las características histológicas de los ciegos pilóricos son similares al intestino, pero con menos células caliciformes. Las funciones de absorción son discutidas en algunas especies, en *S. notonota* el epitelio de los ciegos tiene células de absorción y caliciformes que producen mucinas

ácidas y neutras (Dos Santos *et al.*, 2015), pero están ausentes en *P. lineatus* (Bowen, 1983). En *Schizodon altoparanae* y *Schizodon borellii* por la ausencia de alimento en los ciegos se infiere que están relacionados a funciones de secreción y no absorción (Ferretti *et al.*, 1996).

Otras funciones asociadas son: la digestión química, osmoregulación, almacenar comida, lipólisis, almacenamiento de lípidos y optimizar el PH para la digestión alcalina en el intestino (Sanz, 2009; Zavala-Camin, 1996). Ya que reciben la secreciones pancreáticas y biliares se presume que participan también en la absorción de aminoácidos, carbohidratos, lípidos, agua y iones. (Rota, 2003).

Intestino

La función principal del intestino es la digestión y absorción de nutrientes, aunque también está implicado en los procesos de respiración y osmorregulación. Por tal razón, sus formas y estructuras tienen como fin optimizar el área de absorción de la mucosa dentro de las limitaciones de la cavidad celómica (Wilson & Castro, 2010). Por ejemplo, entre la alta diversidad de formas corporales encontrada en los Characiformes, Burns (2021) encontró que en los peces de hábitos herbívoros y detritívoros existe evolución convergente hacia el desarrollo de intestinos muy largos y cavidades abdominales amplias, y que ocupando el mismo hábitat las especies herbívoras y detritívoras evolucionan a una cavidad abdominal más profunda que carnívoros y omnívoros, siendo el hábito alimenticio un carácter de selección para la forma corporal. Otra consecuencia de esta relación es que como los herbívoros necesitan intestinos grandes, los fenómenos de miniaturización son más probables a evolucionar en especies de dietas carnívoras (Alonso *et al.*, 2015).

En muchos estudios se ha tratado de establecer la relación entre la longitud intestinal y la dieta en rangos de coeficientes que asocian la longitud del intestino con la longitud corporal, tal como se evidencia en la **Tabla 2**. De manera general se ha establecido que los herbívoros desarrollan los intestinos más extensos seguido de omnívoros y carnívoros (Alonso *et al.*, 2015). Algunos autores sugieren que esta relación se debe a la cantidad de alimento ingerido más que de la complejidad nutricional del alimento (Rotta, 2003).

Tabla 2 Rangos de Coeficiente intestinal. ($C.I = \text{longitud intestinal} / \text{longitud estándar}$) de acuerdo con la dieta en peces

Dieta	(Kramer & Bryant, 1995)	(Borlongan <i>et al.</i> , 2002)	(Kasozi <i>et al.</i> , 2017)
Carnívoros	0.5 - 2.4	0.2 - 2.5	0.6 - 0.8
Omnívoros	0.8 - 4	0.6 - 8.0	0.8 - 1.0
Herbívoros	2 - 21	0.8 - 20.0	2.5 - 16.4

Sin embargo, los índices morfológicos son una estimación imprecisa del hábito alimenticio (Karachle & Stergiou, 2010; Kramer & Bryant, 1995) puesto que la longitud del intestino puede variar de acuerdo con otras características como el tamaño y la forma del pez, la ontogenia y filogenia, la presencia de órganos digestivos anexos como los dientes faríngeos y los ciegos pilóricos y el estado de alimentación del pez; dado que la mucosa del intestino tiene un carácter plástico para adaptarse a los cambios de dieta (Wilson & Castro, 2010; Zavala-Camin, 1996). Por ejemplo, en *Hoplias malabaricus*, al ser sometido a periodos de inanición, la longitud del intestino y el grosor de los ciegos pilóricos se reduce después de 30 días sin alimento, además, la longitud del intestino no se recupera con la realimentación, pero en compensación la longitud de los ciegos pilóricos aumenta respecto al tamaño original para recuperar la superficie de absorción (Rios *et al.*, 2004). También se ha observado que los herbívoros y omnívoros pueden alterar la estructura de la mucosa en función del alimento que ingieren, una adaptación que permite grandes variaciones en la composición de la dieta que no ocurre en carnívoros (Rotta, 2003).

Los pliegues intestinales también son adaptaciones para mejorar la absorción evitando el incremento de la longitud intestinal. Estos varían en forma y densidad a lo largo del intestino, por ejemplo, en *Prochilodus platensis* y *P. lineatus* los pliegues son más densos a partir del segundo tercio del tracto intestinal, son circulares en el primer tercio del intestino y son transversales en los dos tercios posteriores; donde se extienden hasta la mitad del lumen intestinal intercaladamente desde sitios alternos de la pared del intestino (Bowen, 1983; de Morales *et al.*, 1997). También ayudan a regular el tránsito intestinal; los pliegues transversales retardan el movimiento y los pliegues longitudinales favorecen el tránsito rápido (Rotta, 2003). Algunos *Prochilodus* y *Curimatidae* tienen intestinos relativamente cortos (coeficiente intestinal: 3-4), pero los pliegues

de la mucosa son muy complejos (Bowen, 1983) como en *S. notonota* que presenta pliegues helicoidales (Da Silva *et al.*, 2005) y en *Prochilodus scroffa* donde el tramo del cuarto bucle intestinal presenta pliegues circulares transversales muy gruesos, estos evitan el reflujo del alimento en el movimiento brusco durante las migraciones de la especie, además, esta especie tiene un intestino más corto que otros detritívoros (Nachi *et al.*, 1998). Los carnívoros de intestinos cortos tienen muchos más pliegues para mejorar la absorción (Rotta, 2003; Zavala-Camin, 1996).

El plegamiento del intestino dentro de la cavidad celómica también es importante en la digestión en cuanto interfiere en el tránsito intestinal. El número de asas (vueltas o bucles) intestinales se relacionan con la velocidad del tránsito de alimento; entre más asas el transporte es más lento. *Brycon henni* de hábito carnívoro tiene dos asas intestinales (Londoño-Franco *et al.*, 2017), *S. affinis* tres (carnívoro) (Atencio García *et al.*, 2010), omnívoros como el nicuro *Pimelodus blochii* tienen cinco asas y *Brycon orbygnianus* (omnívoros) nueve asas intestinales (Seixas Filho *et al.*, 2000). En los detritívoros el patrón de plegado de las asas es más complejo y se presentan como un circuito doble enrollado en espiral, estas especies necesitan aumentar la permanencia del alimento en el intestino ya que en el detrito los nutrientes sufren muchos cambios químicos en los sitios de reacción para hidrólisis enzimática (Bowen, 1983).

El intestino tiene tres regiones, en la primera se absorben moléculas pequeñas como monosacáridos, aminoácidos y ácidos grasos, en la segunda se absorben proteínas y moléculas más grandes por pinocitosis, y la región final que corresponde al recto absorbe agua y iones (Da Silva *et al.*, 2005; Zavala-Camin, 1996). El recto también se diferencia por presentar mayor cantidad de células de moco, menor vascularización y tiene una pared muscular más gruesa asociado a la distensión (Da Silva *et al.*, 2005; Seixas Filho *et al.*, 2000; Nachi *et al.*, 1998; Rotta, 2003).

El intestino tiene células especializadas en la absorción, con abundantes mitocondrias para la actividad metabólica, retículo endoplasmático y aparato de Golgi activos (Borlongan *et al.*, 2002). Se pueden encontrar cuatro tipos principales de células (Ray & Ringø, 2014; Wilson & Castro, 2010): los enterocitos, asociados a la absorción, de estructura alargada y núcleo en la base, que se caracterizan por presentar microvellosidades en cuya membrana se encuentran las enzimas digestivas; las células goblet o caliciformes, que son las productoras de moco cuya función principal es facilitar el tránsito intestinal y proteger el tejido epitelial; las células enteroendocrinas, se caracterizan por las vesículas secretoras y conforman junto al páncreas el sistema endocrino

liberando hormonas intestinales; y las células rodlet de forma ovoide, núcleo basal y capa fibrosa debajo de la membrana plasmática que se caracterizan por presentar grandes gránulos citoplasmáticos en forma de bastoncillos. Este último tipo de células se encuentran exclusivamente en peces teleósteos, su función no ha sido bien esclarecida, pero se asocian al transporte de electrolitos, control de PH, función sensorial y respuesta inmune (Alves *et al.*, 2021). En el intestino también se han observado linfocitos (Dos Santos *et al.*, 2015) y células zimogénicas y ciliadas en lampreas (Wilson & Castro, 2010).

Moco gastrointestinal

El mucus o moco es una secreción viscosa que recubre las superficies epiteliales que se encuentran en contacto con el ambiente como la piel, las agallas y el tracto gastrointestinal de los peces (Gona, 1979).

En el tracto gastrointestinal su función es permitir el flujo de sustancias, además, media la interacción con el ambiente y cumple funciones de osmorregulación, lubricación, protección mecánica, absorción de nutrientes, respiración y defensa contra patógenos (Salinas & Parra, 2015).

En los peces, al igual que en mamíferos, el moco está compuesto de agua en un 95% y 5% de proteínas altamente glicosiladas denominadas mucinas. Las mucinas son proteínas de alto peso molecular donde los azúcares aportan un porcentaje mayor al 70% de peso de la molécula y sus interacciones iónicas ayudan a la retención de agua para generar la viscosidad de esta secreción (Allen, 1983). Esta matriz viscosa también contiene otros factores como lectinas, péptidos antimicrobianos, toxinas e inmunoglobulinas que median la interacción con el ambiente, incluyendo la señalización con patógenos y microorganismos benéficos o comensales (Lazado & Caipang, 2014).

Las mucinas son producidas principalmente por las células caliciformes de epitelio y de acuerdo con la carga neta de la molécula, generada por el tipo de azúcares unidos a la proteína, las mucinas se clasifican en ácidas y neutras. Las mucinas neutras presentan cadenas de polisacáridos sin carga como fucosa y galactosa, y las mucinas ácidas presentan glicosilación con residuos de ácido siálico (sialomucinas) o sulfatos de ester (sulfomucinas) (Allen, 1983; Gona, 1979).

Para identificar los tipos de mucinas en peces se emplea la combinación de tinciones histoquímicas: ácido peryodico de Schiff (PAS) y Alcian Blue (AB) a distintos pH. Con esta combinación de tinciones (PAS/AB) las células caliciformes pueden teñirse en azul puro, rojo puro o una combinación de estos dos colores. En tinción PAS/AB pH 2.6, para las células teñidas de azul, se considera que producen predominantemente glicoproteínas ácidas (sialomucinas y sulfomucinas); y las teñida en rojo, predominantemente glicoproteínas neutras. En PAS/AB pH 1.0 solo se tiñen las glicoproteínas neutras (rojo) y las glicoproteínas ácidas que son sulfatadas (azul) (Fletcher et al., 1976).

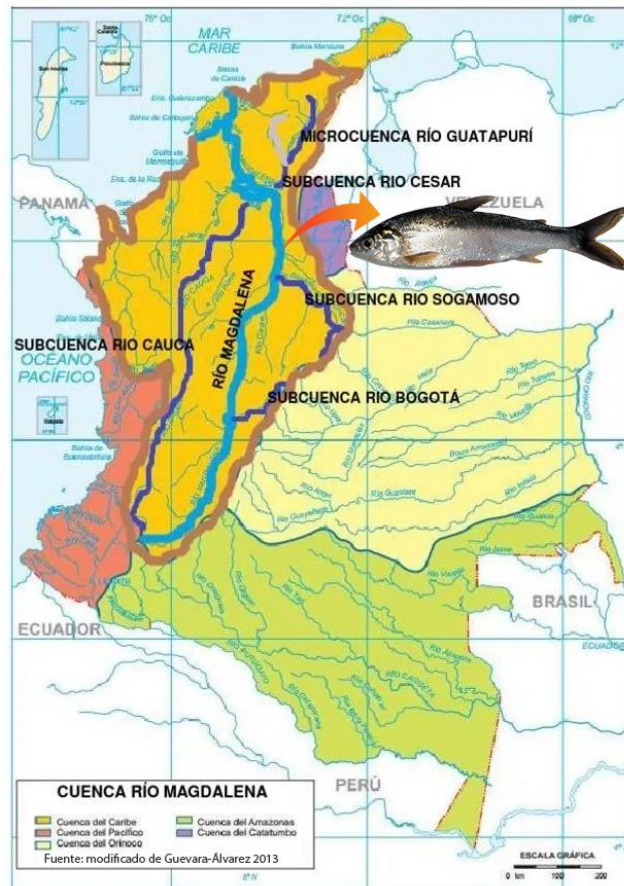
Sobre la especie *Curimata mivartii*

La vizcaína *Curimata mivartii* (Steindachner 1878), pertenece al orden Characiformes y familia Curimatidae, es una especie endémica de la cuenca del Magdalena-Cauca (ríos Sinú, Sogamoso, Cesár y San Jorge) (

Figura 5) y la única especie del género *Curimata* que se encuentra en la región trasandina (Vari, 1989b). Debido al aumento en la captura y la fragmentación de su hábitat, la especie se encuentra en la Lista Roja de las Especies Dulceacuícolas de Colombia (Mojica *et al.*, 2012) y en la Lista Roja de Especies Amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Jiménez-Segura, 2016), esto como consecuencia de los fenómenos de cambio climático, contaminación, deforestación, destrucción de sus hábitats y sobrepesca, por tal razón, se estima que la población de vizcaína ha disminuido en un 30%, lo cual la clasifica como una especie en riesgo de extinción vulnerable.

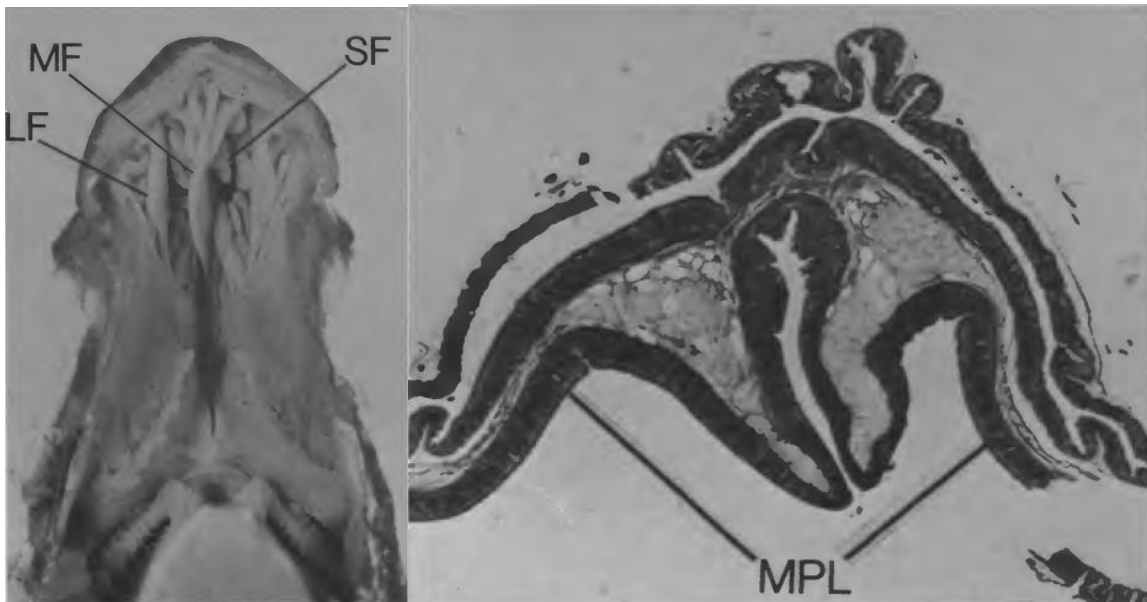
Es una especie de forma alargada y comprimida, de color plateado y tamaño mediano, de 24,5 cm en hembras y 25 cm en machos adultos (longitud total), se identifica por la ausencia de dientes y se diferencia de otras especies de *Curimata* por su forma corporal y la presencia de 11 a 12 radios en la aleta anal y de 63 a 76 escamas perforadas en la línea lateral hasta la articulación hipural (Vari, 1989b). Otras características que la identifican son la presencia de escamas pequeñas, la aleta caudal y anal sin escamas, los lóbulos de la aleta caudal más grandes que la cabeza con los radios centrales oscuros y la aleta dorsal de 11 radios, puntiaguda y equidistante entre la punta del hocico y la punta de la aleta adiposa (Mojica *et al.*, 2012).

Figura 5. Distribución geográfica de vizcaína (*Curimata mivartii*) en la cuenca Magdalena-Cauca en Colombia.



La cavidad orofaríngea de *Curimata mivartii* se describe con detalle en Vari (1989 y 1989b) como parte de las sinapomorfías de clasificación de la familia Curimatidae y el género *Curimata*. El complejo orofaríngeo presenta tres pliegues bucales primarios que se extienden ventralmente desde el techo de la cavidad bucal, y un número pliegues secundarios en la intersección de estos alineados paralelamente (**Figura 6 izq**). Las porciones dorsales de la cavidad orofaríngea y el paladar están formadas por tejido blando productor de moco, el cual probablemente ayuda a la formación del bolo alimenticio (**Figura 6 der**).

Figura 6. Sinapomorfia del complejo orofaríngeo característico del género *Curimata* propuesto por Vari (1989).Techo de la cavidad orofaríngea y porción anterior de los arcos branquiales en *Curimata cyprinoides* (el aparato hioide, la porcion ventral de los arcos branquiales, lo ojos y otros tejidos asociados estan removidos), se muestran los pliegues primarios (MF y LF) y los pliegues secundarios (SF) (Izquierda). Histología de los pliegues de la cavidad orofaríngea de *Curimata cyprinoides* mostrando las capas de la superficie productora de moco (MPL)(Derecha).



Nota: Fuente: (Vari, 1989).

C. mivartii es una especie detritívora que se alimenta de los fondos de las riberas de los ríos secundarios y en ciénagas de hasta menos de 4,5m de profundidad (Jiménez *et al.*, 2012). De acuerdo con Jiménez-Segura *et al.* (2020), se clasifica entre los detritívoros como “chupadores” de raíces sumergidas. Es una especie de migraciones cortas (menor a 100km) con una distancia de migración de 10.9 km (López-Casas *et al.*, 2016) y realiza dos migraciones anuales en los periodos de marzo-abril y julio-agosto. No obstante, *C. mivartii* no hace parte de las migraciones de la “subienda” del río Magdalena (enero-febrero), donde la mayoría de las especies de la cuenca realizan migraciones reproductivas a las zonas de desove en respuesta a la disminución del nivel de agua en las ciénagas, por el contrario, durante la temporada seca, *C. mivartii* permanece en las ciénagas sobreviviendo a condiciones de bajo profundidad (Mojica *et al.*, 2012).

La especie realiza migraciones reproductivas desde las ciénagas al canal principal y la estrategia reproductiva es desovar durante el periodo de inundación del río para asegurar que los huevos y larvas sean arrastradas por la corriente nuevamente hasta las ciénagas y zonas de inundación. Por tal razón los desoves están sincronizados con los dos ciclos hidrológicos del río Magdalena (periodos de lluvia: noviembre-diciembre y mayo-junio) y la especie realiza dos desoves anuales en respuesta al incremento del nivel de agua en el cauce principal; con una fracción de la población reproduciéndose en cada ciclo hidrológico de la cuenca.

De acuerdo con Jiménez-Segura & Palacio J (2010) la dinámica de las migraciones reproductivas de *C. mivartii* depende de la duración de los periodos de sequía, ya que cuando los periodos de aguas bajas son más prolongados incrementa el número de adultos migrantes desde las ciénagas al cauce principal. Por tal razón, la tasa de desove de la especie es mayor en el periodo de principio de año donde las lluvias locales son menores. Además, como consecuencia de esta dinámica de migración, cuando existen taponamientos de los caños o el nivel de agua en las ciénagas no permite la entrada de agua de los tributarios, los huevos y larvas no alcanzan las zonas de criadero donde se desarrollan hasta alcanzar la madurez sexual y esto hace a la especie muy sensible a los fenómenos de deforestación y cambio climático (Jiménez-Segura *et al.*, 2010).

Aunque *C. mivartii* se clasifica como una especie de migraciones cortas, menor a 100 Km, (López-Casas *et al.*, 2016), en los estudios de genética de poblaciones de la especie se encontró flujo genético unidireccional entre poblaciones separadas por una distancia mayor a los 350 Km. Además, se encontró que en algunas ciénagas del Magdalena Medio las poblaciones se encuentran en un aparente cuello de botella por reducción reciente del tamaño poblacional. Los estudios indican que las ciénagas entre Puerto Parra-Santander y Puerto Berrio-Antioquia estuvieron desconectadas temporalmente y los autores sugieren que estos fenómenos se deben a los fuertes efectos del fenómeno de la niña de 2010-2011 que afectaron las precipitaciones a nivel mundial (Landínez-García & Marquez, 2018). Esto demuestra la vulnerabilidad de la población de vizcaína ante los fenómenos de cambio climático y resalta la necesidad de establecer estrategias de conservación.

A la fecha, para esta especie existen algunos estudios sobre la reproducción y crianza en cautiverio como los protocolos hormonales desarrollados por Montes-Petro *et al* (2019) y los estudios sobre el desarrollo ontogénico de Giraldo-Sarmiento (2022) donde se establece las fases

significativas desde el desarrollo embrionario hasta las etapas importantes de larvicultura y alevinaje, permitiendo conocer el momento idóneo para su liberación al medio natural. Sin embargo, los estudios publicados sobre la morfología e histología del tracto digestivo de peces adultos de *C. mivartii* son escasos, lo anterior representa un vacío de información que complemente los estudios anteriores para el mejoramiento del paquete tecnológico del manejo de la especie en condiciones de cautiverio, y de la misma manera contribuya a la estrategia de conservación por repoblamiento.

V. Metodología

Sitio de estudio

La investigación se realizó en la Piscícola San Silvestre S.A. (PSS), ubicada en la ciudad de Barrancabermeja (Santander) con coordenadas geográficas de 7°06'31 Norte, 73°51'23 Oeste a 75 m. s. n. m. y promedio anual de temperatura de 28,4°C y 75% de humedad relativa. La PSS, lleva en el territorio aproximadamente 37 años, se fundó para fortalecer la producción de peces (exóticos y nativos). Además, también promueven la estrategia de conservación a través del repoblamiento de alevinos nativos con fines de repoblamiento y seguridad alimentaria.

Bienestar animal

Todos los procedimientos que involucraron el manejo de animales se realizaron de acuerdo con los estándares para el uso de animales de laboratorio descritos por el Comité de Cuidado y Uso de Recursos de Animales de Laboratorio del Consejo Nacional de Investigación (Academias Nacionales, EE. UU.), octava Edición (Albus, 2012). Así como por la resolución 0955 de 27/mayo/2020, expedida por la AUNAP, mediante la cual se asignó el permiso de investigación a la empresa Piscícola San Silvestre.

Parámetros zootécnicos / Relaciones morfométricas / Índices corporales

Se seleccionaron 15 individuos de manera aleatoria que fueron anestesiados con eugenol UPS (10 ppm) y se sacrificaron mediante un corte en la región inmediatamente posterior al borde caudal del opérculo de la médula espinal para insensibilizar al pez.

Para la disección del tracto digestivo se realizó una incisión longitudinal a través de la región ventral y se extrajo el tracto gastrointestinal (esófago, estómago e intestino), hígado, gónadas y branquias, de los cuales se registró la longitud (cm) y el peso (g), haciendo uso de un ictiómetro y una balanza Ohaus, respectivamente.

Con las mediciones de peso corporal (PT), peso de gónadas (PG), peso hígado (PH), peso eviscerado (PE), longitud total (LT), y longitud intestinal (LI), se calcularon los siguientes índices morfométricos:

- $Factor\ de\ condición(K) = \frac{PesoTotal(P.T)}{LongitudTotalal^3 (L.T^3)} * 100$

- $Coeficiente\ Intestinal(C.I) = \frac{LongitudIntestinal(L.I)}{LongitudTotal(L.T)}$
- $Índice\ de\ Zihler(I.Z) = \frac{LongitudIntestinal(L.I)}{10 * \sqrt[3]{PesoTotal}}$
- $Índice\ Gonadosomático(I.G.S) = \frac{PesoGónadas(P.G)}{PesoTotal(P.T)} * 100$
- $Índice\ Hepatosomático(I.H.S) = \frac{PesoHígado(P.H)}{PesoTotal(P.T)}$
- $Rendimiento\ de\ carcasa(R.C) = \frac{PesoEviscerado(P.E)}{PesoTotal(P.T)}$

Análisis histológicos e histoquímicos

Para muestras histológicas se seleccionaron al azar 6 individuos siguiendo el protocolo de disección previamente descrito, se extrajo el tracto gastrointestinal (esófago, estómago, intestino), el hígado, las gónadas y las branquias y se fijaron en solución de formalina bufferado al 10% en una proporción de 1:10 durante 24 horas. El formol también se inyectó en los órganos en concentración 1:9 tejido/ formol para preservación.

Los tejidos fueron lavados con alcohol al 70% y deshidratados en soluciones seriadas de alcohol (de 30-100%) posteriormente se lavaron con tolueno para retirar el exceso de alcohol y se realizó la imbibición en parafina caliente. El moldeamiento y almacenamiento de los bloques se realizó a temperatura ambiente. De cada bloque de parafina se cortaron segmentos de 5-6 μ m con micrótopo rotatorio Leica, hasta agotar el bloque, estos cortes fueron teñidos con hematoxilina y eosina (H&E) para descripción de las capas histológicas y evaluación cualitativa de estructuras usando microscopio óptico OLIMPUS CX23 y cámara digital BASLER ACA54-17.

También se aplicaron las siguientes reacciones histoquímicas de acuerdo con Vidal *et al* (2020), para cada tipo de tinción se emplearon controles positivo y negativo de tinción.

- Tricrómica de Maisson para diferenciar tejido conectivo y muscular.
- Ácido Peryódico de Schiff (PAS) para detección de mucinas neutras (células calciformes PAS +)
- Alcian Blue (AB) pH 1.0 y pH 2.5 para detección de mucinas ácidas
- AB pH 2.5 seguida de PAS para detectar asociación de mucinas ácidas y neutras
- Kit de mucicarmina para visualizar mucopolisacáridos ácidos epiteliales (mucinas)

Microscopía electrónica de Transmisión (MET)

De los cortes semifinos se seleccionaron muestras de interés del epitelio. Un fragmento de tejido se fijó en glutaraldehído bufferado en PBS al 2,5%. Las muestras se post-fijaron en tetróxido de osmio al 1% y acetato de uranilo al 3%, se deshidrataron progresivamente, se infiltraron en resina plástica mezclada con acetona 1:1 y se incluyeron en resina SPURR (Electron Microscopy Sciences, Fort Washington, PA, EE. UU.). Los bloques plásticos se cortaron con un ultramicrotomo Sorvall MT2-B. Los cortes semifinos (1 μm) fueron teñidos con azul de toluidina y se evaluaron para identificar las áreas apropiadas para cortes ultrafinos. Estas áreas se cortaron con diamante a un grosor de 80–100 nm (color de interferencia amarillo-dorado) y se colocaron en rejillas de cobre 200 mesh (Graham & Orenstein, 2007). Posteriormente los cortes se contrastaron con acetato de uranilo y citrato de plomo y se examinaron y fotografiaron con un microscopio electrónico de transmisión JEOL 1400 Plus del Hospital Universitario Fundación Santa Fe de Bogotá, Departamento de Patología.

Análisis de resultados

Para el experimento se aplicó un diseño de clasificación experimental completamente aleatorizado. Se emplearon estadísticos descriptivos para caracterizar la muestra respecto a los parámetros morfológicos y zootécnicos, los parámetros e índices corporales fueron expresados como promedio \pm STD (desviación estándar).

Los resultados histoquímicos fueron interpretados con base a la intensidad de tinción del tejido para cada técnica de tinción. El nivel de intensidad se determinó mediante inspección visual y los resultados de intensidad de tinción se describieron mediante un cuadro de +/-, como fue determinado en Diaz *et al.*, 2008 y Vidal *et al.*, 2020. Las intensidades de tinción se expresaron de la siguiente manera: (-) tinción negativa, (+) tinción leve, (++) tinción media, (+++) tinción fuerte.

VI. Resultados

Índices corporales y parámetros zootécnicos

Se capturaron 15 especímenes (6 machos y 9 hembras) de *C. mivartii* con un peso promedio de $177,5 \pm 27,9$ g y talla de $23,2 \pm 2,6$ cm longitud total (LT) y $18,1 \pm 1,9$ cm longitud estándar (LE). La especie no presenta dimorfismo sexual y el sexo fue confirmado por la presencia de gónadas femeninas o masculinas al momento de la disección (**Tabla 3** y **Tabla 4**).

El factor de condición (K) promedio de la muestra tuvo un valor de $0,96 \pm 0,24$ con un espécimen por debajo de la media con un valor de 0,44.

El índice gonadosomático (IGS) presentó valores muy variables respecto al sexo, los valores más altos de IGS se registraron para las hembras con un promedio de $11,2 \pm 4,7$ (máx. 16; min 1,1) frente a $0,8 \pm 0,3$ (máx. 1,2; min 0,4) para los machos (**Tabla 4**).

El índice hepatosomático (IHS) fue de $4,1 \pm 2,9$ (máx. 9,5, min 1,1) y el rendimiento de carcasa (RC) promedio de $88,8 \pm 5,6$.

Tabla 3 Índices corporales para la muestra de *C. mivartii*. Longitud total (LT), longitud estándar (LE), factor de condición de (K), coeficiente intestinal (CI), índice gonadosomático (IGS), índice hepatosomático (IHS) y rendimiento de carcasa (RC).

Especimen	Sexo	Peso (g)	LT (cm)	LE (cm)	K	IGS	IHS	RC
VZ01	Macho	93,9	27,8	17,0	0,44	1,00	1,12	87,57
VZ02	Macho	90,6	21,5	17,0	0,91	0,61	2,65	89,71
VZ03	Macho	83,3	21,0	16,0	0,90	0,36	1,52	93,73
VZ04	Macho	109,6	21,5	17,5	1,10	0,92	6,09	83,95
VZ05	Macho	103,7	20,5	16,5	1,20	1,22	9,51	83,67
VZ06	Macho	140,1	24,8	19,7	0,92	0,91	6,33	88,78
VZ07	Hembra	136,7	24,5	18,5	0,93	15,52	2,04	77,32
VZ08	Hembra	113,6	19,3	16,2	1,58	9,37	1,81	81,92
VZ09	Hembra	91,8	22,5	17,5	0,81	9,40	1,16	80,49
VZ10	Hembra	134,9	24,0	19,0	0,98	11,19	2,50	82,43
VZ11	Hembra	118,2	23,4	18,0	0,92	14,73	1,92	78,62
VZ12	Hembra	144,4	25,1	20,2	0,91	9,17	2,15	77,76
VZ13	Hembra	135,4	23,8	19,5	1,00	15,97	7,86	74,10
VZ14	Hembra	182,0	28,0	23,0	0,83	14,71	7,71	75,82

VZ15	Hembra	84,1	21,0	16,0	0,91	1,07	6,71	85,61
Máximo		182,0	28,0	23,0	1,58	15,97	9,51	93,73
Mínimo		83,3	19,3	16,0	0,44	0,36	1,12	74,10
Promedio		117,5	23,2	18,1	0,96	7,08	4,07	82,77
Desviación		27,9	2,6	1,9	0,24	6,38	2,92	5,60

Tabla 4 Índices corporales promedio determinados por sexo. Longitud total (LT), longitud estándar (LE), factor de condición de (K), coeficiente intestinal (CI), índice gonadosomático (IGS), índice hepatosomático (IHS) y rendimiento de carcasa (RC).

Sexo	Machos (n=6)			Hembras (n=9)		
	Promedio	máximo	mínimo	Promedio	máximo	mínimo
Peso (g)	103,5±20,2	140,1	83,3	126,8±29,3	182,0	84,1
LT (cm)	22,9±2,9	27,8	20,5	23,5±2,5	28,0	19,3
LE (cm)	17,3±1,3	19,7	16,0	18,7±2,1	23,0	16,0
K	0,9±0,3	1,2	0,4	1,0±0,2	1,6	0,8
IGS	0,8±0,3	1,2	0,4	11,2±4,7	16,0	1,1
IHS	4,5±3,3	9,5	1,1	3,8±2,8	7,9	1,2
RC	87,9±3,8	93,7	83,7	79,3±3,6	85,6	74,1

Características macroscópicas del tracto gastrointestinal

El tracto gastrointestinal (TGI) de vizcaína está compuesto de cuatro regiones bien diferenciadas: cavidad orofaríngea, esófago, estómago e intestino (**Figura 7**). El esófago es un segmento tubular corto (1,3 cm en promedio) con una pared de mediano grosor (**Figura 8c**).

El estómago por su estructura macroscópica y su disposición en forma de U se puede clasificar como de tipo fúndico según lo reportado por de Moraes *et al.*, (1997) con tres regiones: cardial, fúndica y pilórica. La primera corresponde con una porción tubular posterior al esófago que posteriormente se dilata en una estructura sacular corta (parte media-región fúndica) y finalmente presenta una porción larga de pared bastante gruesa con una túnica muscular muy prominente (estómago muscular-región pilórica) como se muestra en la **Figura 7** y **Figura 8**.

Además, posterior al esfínter pilórico del estómago presenta ciegos pilóricos y estos están conectados con la porción anterior del intestino.

El intestino de vizcaína es una estructura larga y densamente enrollada que ocupa toda la cavidad celómica, se encuentra enrollado en forma de espirales dispuestos en forma pareada y curvados sobre sí mismos, presenta una longitud promedio de 144,14±38,49 cm con coeficiente intestinal (CI) de 6,21±1,44, longitud intestinal relativa (LIR) de 7,92±1,59 e índice de Zhiler de 2,94±0,63 (**Tabla 5**). Macroscópicamente, el segmento anterior presenta un diámetro ligeramente mayor que los otros segmentos (medio y posterior). En la **Tabla 5** se registran los valores de longitud y peso de los órganos que componen el TGI de vizcaína y algunos órganos anexos del sistema digestivo como el hígado, vesícula y bazo.

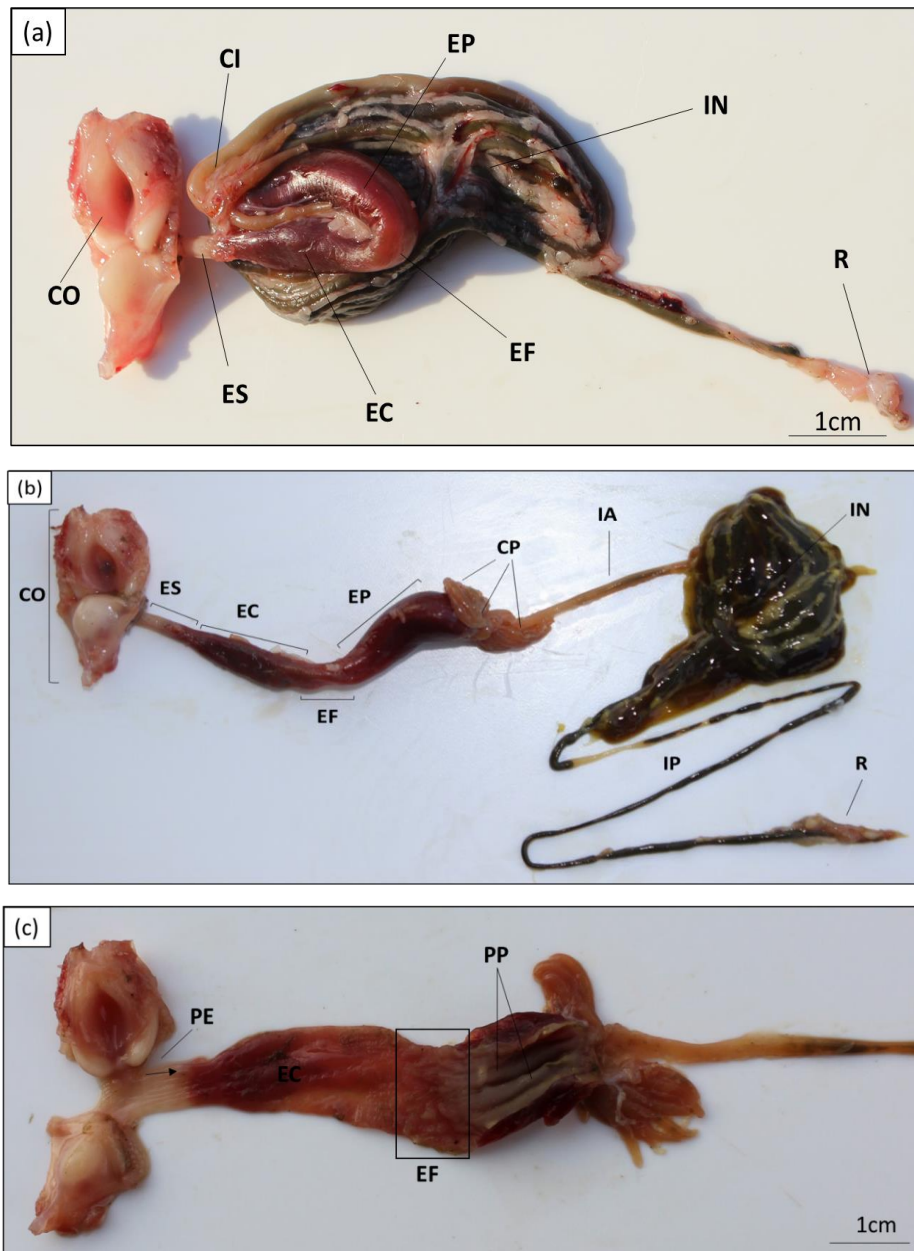
Tabla 5 Medidas del tracto gastrointestinal e índices intestinales. Coeficiente intestinal (CI), longitud intestinal relativa (LIR) y índice de Zihler (IZ).

Órgano	Promedio	Máximo	Mínimo
Esófago (g)	0,26±0,26	0,8	0,03
Esófago (cm)	1,26±0,95	3,5	0,1
Estómago (g)	0,78±0,32	1,7	0,44
Estómago (cm)	3,96±0,69	5,0	3
Intestino (g)	1,51±1,02	3,7	0,31
Intestino (cm)	144,14±38,49	242,0	102
Ciegos (g)	0,27±0,24	0,9	0,06
Hígado (g)	0,94±0,68	2,2	0,26
Vesícula (g)	0,22±0,13	0,5	0,07
Bazo (g)	0,15±0,13	0,4	0,03
CI	6,21±1,44	8,8	4,42
LIR	7,92±1,59	10,8	5,5
IZ	2,94±0,63	4,3	2,12

Figura 7: Disección de tracto gastrointestinal de vizcaína. Mostrando: (a) intestino enrollado en espiral (IN), branquias (BR), vejiga natatoria (VN) y gónadas femeninas (GF); (b) tracto digestivo compuesto de: cavidad orofaríngea (CO), esófago (ES), ciegos pilóricos (CP), estómago cardial (EC), estómago fúndico (EF), estómago pilórico (EP), intestino enrollado (IN) y recto (R).



Figura 8 Características de tracto gastrointestinal de vizcaína. (a) órganos de TGI: cavidad orofaríngea (CO), esófago (ES), estómago tipo U indicando estómago cardial (EC), fúndico (EF) y pilórico (EP), ciegos pilóricos (CP), intestino enrollado (IN) y recto (R); (b) estómago e intestino parcialmente desenrollado se puede diferenciar el estómago cardial (EC), fúndico (EF) y pilórico (EP), ciegos pilóricos (CP), diámetro mayor en intestino anterior (IA) respecto a intestino posterior (IP) y recto (R); (c) pliegues de TGI en esófago (PE), estómago cardial abierto (EC), estómago fúndico (EF) y pliegues anchos de estómago pilórico (PP).



Histología e histoquímica

En el TGI se pueden identificar cuatro capas histológicas concéntricas: 1) la túnica mucosa, que está en contacto con la luz de los órganos y está conformada a su vez por el epitelio, la lámina propia y la muscular de la mucosa, 2) la túnica submucosa, 3) la túnica muscular y 4) la túnica serosa que es la capa más externa. De acuerdo con la función de los órganos cada una de las capas puede presentar variaciones y/o estructuras celulares especializadas como se describirá a continuación.

Esófago

En esta región del TGI, la mucosa presenta algunos pliegues en la porción inicial y final, está revestida por epitelio pseudoestratificado cilíndrico y se observan abundantes células de moco o caliciformes de morfología ovalada en toda su longitud, además de glándulas acinares compuestas por células caliciformes. Debajo de la membrana basal del epitelio se encuentra una gruesa capa de tejido conectivo laxo que corresponde a la propia-submucosa puesto que no se observó una muscular de la mucosa, por lo tanto, no hay una separación entre la lámina propia y la túnica submucosa. Mas externamente se encuentra la túnica muscular conformada por dos capas de músculo estriado esquelético; la longitudinal interna que se ve de forma discontinua en algunas porciones y la circular externa que es la capa muscular más gruesa. Externa a la túnica muscular se presenta una capa delgada de tejido conectivo laxo que corresponde a la túnica serosa o adventicia (**Figura 9**).

Mediante técnicas de tinción histoquímica (**Figura 10**) se observó marcación para mucinas neutras, ácidas sulfatadas y ácidas carboxiladas. La tinción de mucinas ácidas con mucicarmina fue de intensidad moderada, pero en tinción con Alcian Blue (AB) la intensidad fue fuerte para mucinas ácidas carboxiladas y moderada para mucinas sulfatadas. En tinción combinada (PAS/AB) el predominio fue de mucinas ácidas (intensidad fuerte) y entre las mucinas ácidas la marcación más intensa fue para carboxiladas (**Tabla 6**), además, todas las tinciones se presentaron sobre las células caliciformes.

Figura 9 Características histológicas e histoquímicas del esófago. (A) pliegues en la región craneal del esófago mostrando el epitelio (e), submucosa (sm), dos capas de músculo estriado esquelético con orientación longitudinal interna discontinua (ML) y circular externa (MC) de mayor grosor y túnica serosa (S) (tinción: H&E 10X); (B) capas histológicas en región media del esófago mostrando el epitelio (e) pseudoestratificado cilíndrico, submucosa (sm) y capa de músculo esquelético longitudinal (ML), se observan algunas células adiposas (*) entre la submucosa (sm) (tinción: H&E 40X); (C) túnica mucosa (m) resaltando la abundancia de células caliciformes (CC) entre las células del epitelio (e) (tinción: H&E 100X); (D) tinción diferencial de las capas histológicas del esófago mostrando el epitelio (e), glándulas acinares (ga) formadas por células caliciformes (CC), capa submucosa (sm), notar la ausencia de muscular de la mucosa, capa interna longitudinal (ML) de la túnica muscular formada por músculo estriado esquelético y túnica serosa (S) (tinción: tricrómica de Masson 40X).

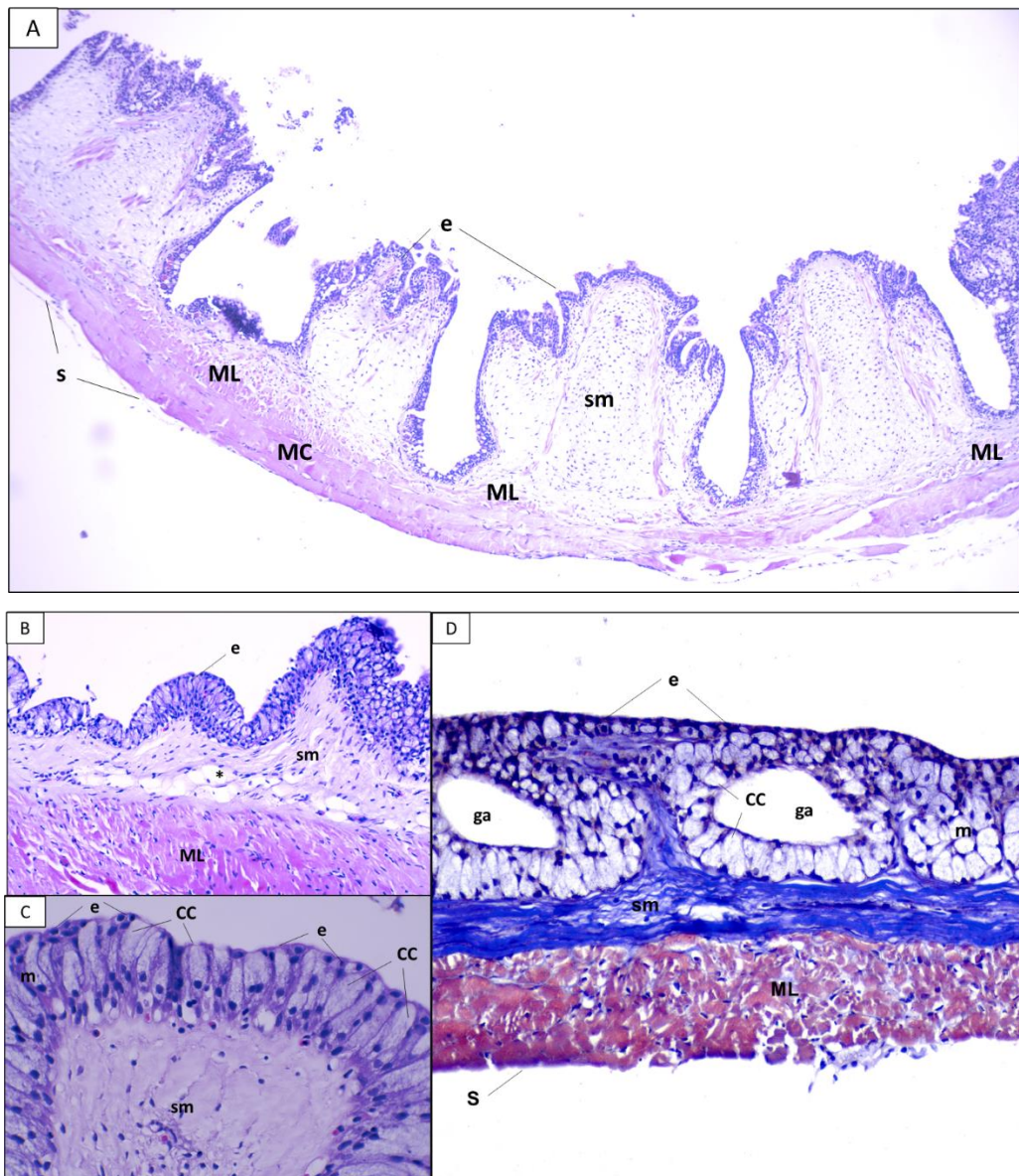
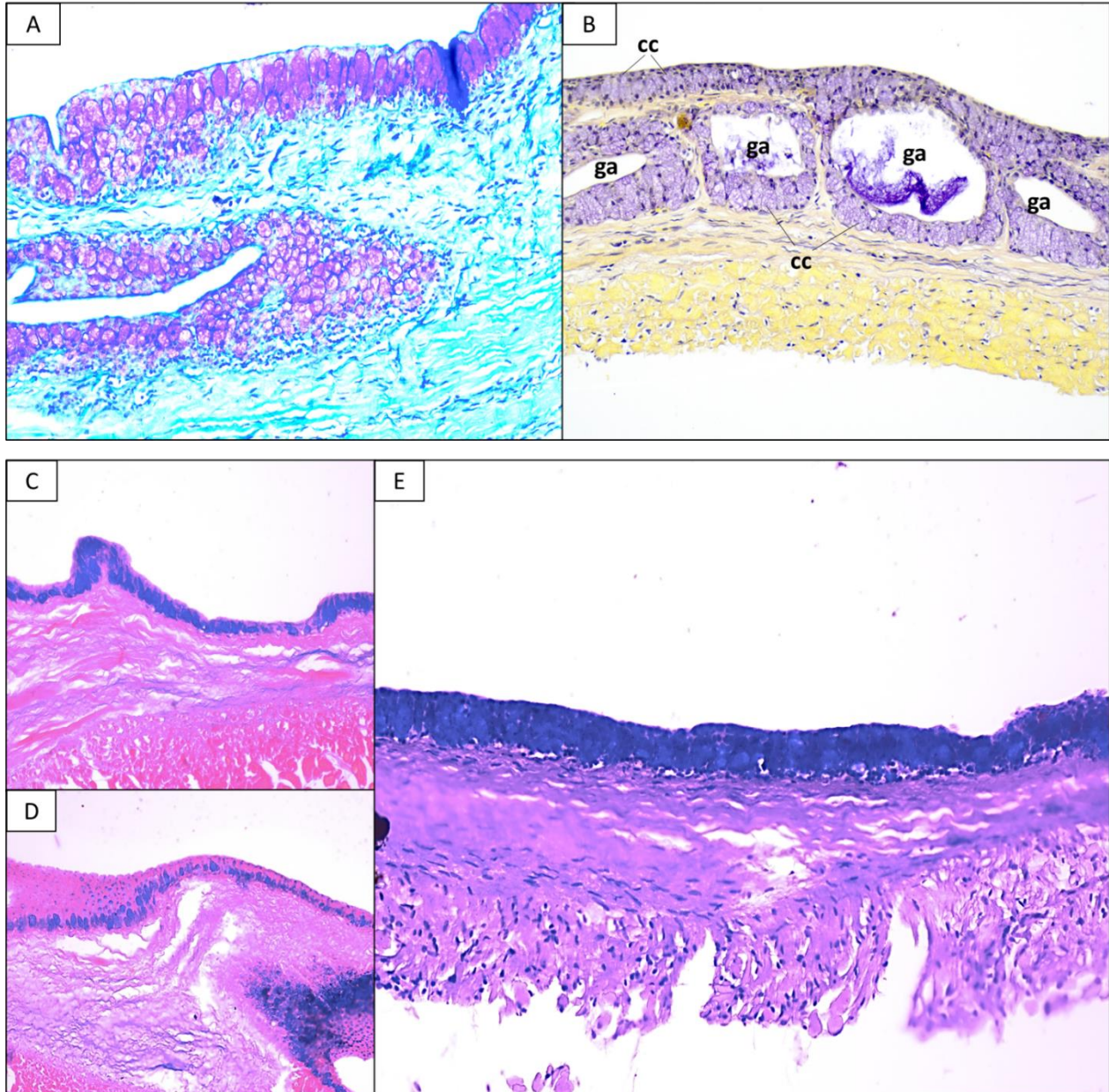


Tabla 6: Reacciones histoquímicas en mucosa del tracto gastrointestinal de *Curimata mivartii*

Técnica de tinción	Región								
	Esófago craneal	Esófago medio	Esófago caudal	Estómago antral	Estómago fúndico	Estómago o muscular	Intestino anterior	Intestino medio	Intestino posterior
PAS	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+	+	++
AB pH 1.0	++	++	++	-	-	-	++	++	++
AB pH 2.5	+++	+++	+++	-	-	-	++	++	+++
PAS/AB pH 2.5	+++	+++	+++	+++	+++	+++	++ A	++	++
	predominio de A	predominio de A	predominio de A	N	N	N	+ N	predominio de A	predominio de A
Mucicarmina	++	++	++	-	-	-	+	+	++
Tipo de célula	CC	CC	CC	epitelial	epitelial	Capa coilina	pocas CC	CC	CC

Intensidad de tinción: (-) negativa, (+) leve, (++) media, (+++) fuerte. Células caliciformes (CC). Ácido peryódico de Schiff (PAS), Alcian Blue (AB). Mucinas neutras (N), Mucinas ácidas (A)

Figura 10 Dinámica de mucinas de la mucosa del esófago. (A) Mucinas neutras en células caliciformes de la mucosa (fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (violeta) en células caliciformes (CC) del epitelio y de las glándulas acinares (ga) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (azul) en células caliciformes (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (azul) en células caliciformes (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) predominio de mucinas ácidas (azul) en células de caliciformes (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X).



Estómago

La transición del esófago al estómago está marcada por un cambio en el epitelio de revestimiento de la túnica mucosa de pseudoestratificado a cilíndrico simple (**Figura 11**). Las regiones del estómago definidas macroscópicamente como cardial, fúndica y pilórica también presentan una estructura histológica especializada, con dos regiones: glandular (**Figura 12**) y muscular (**Figura 13**) muy diferenciadas que corresponden a la región cardial y pilórica respectivamente, y una región de transición que corresponde a la región fúndica. Las características histológicas de cada región se describen a continuación.

Región cardial

La primera porción del estómago está compuesta por una túnica mucosa ancha que forma múltiples pliegues cortos que se proyectan hacia el lumen, está revestida por epitelio cilíndrico simple y presenta abundantes glándulas gástricas tubulares compuestas por células oxintopépticas (**Figura 12**). El tejido conectivo laxo que corresponde a la lámina propia es escaso entre las glándulas y se presenta como una capa delgada debajo de la túnica mucosa. Posteriormente, se encuentran dos capas de músculo liso, una circular interna y otra externa longitudinal, las cuales conforman la túnica muscular. Más externamente se encuentra una capa de tejido conectivo laxo que corresponde a la túnica serosa.

Región fúndica

La parte media corresponde a una zona de transición donde la túnica mucosa se hace más delgada puesto que desaparecen las glándulas que contenían las células oxintopépticas en el segmento anterior. La mucosa está tapizada por un epitelio cilíndrico simple, presenta algunos pliegues y fositas gástricas. Debajo de esta túnica se localiza una capa delgada de tejido conectivo laxo que corresponde a la lámina propia y presenta algunos vasos sanguíneos. Posteriormente, se presenta la túnica muscular con sus capas circular interna y longitudinal externa, y externa a esta, una delgada capa de tejido conectivo laxo correspondiente a la túnica serosa.

Región pilórica

El tercer segmento estomacal corresponde a una región con una gruesa pared muscular, está conformada por una túnica mucosa revestida por epitelio cilíndrico simple encima del cual se presenta una gruesa capa córnea similar a la capa de coilina observada en el ventrículo de las aves. Debajo del epitelio se encuentra una capa delgada de tejido conectivo laxo correspondiente a la lámina propia o propia-submucosa, pues no se observó una muscular de la mucosa que separe la lámina propia de la submucosa. Posteriormente, se observa una capa muy gruesa de músculo liso que conforma la túnica muscular, siendo esta la túnica más ancha en este segmento del estómago. Externa a la túnica muscular se encuentra una capa delgada de tejido conectivo laxo correspondiente a la túnica serosa (**Figura 13**).

La dinámica de mucinas en todas las regiones del estómago correspondió exclusivamente a mucinas neutras, la tinción se presentó sobre las células epiteliales y capa cornea (**Figura 14** y **Tabla 6**).

Figura 11 *Transición de esófago- estómago se observa un cambio de epitelio pseudoestratificado (ee) con presencia de células caliciformes (CC) a epitelio cilíndrico simple (ec) y ausencia de células caliciformes, submucosa (sm) y túnica muscular circular interna (MC) y longitudinal externa (ML) (tinción: H&E 40X).*

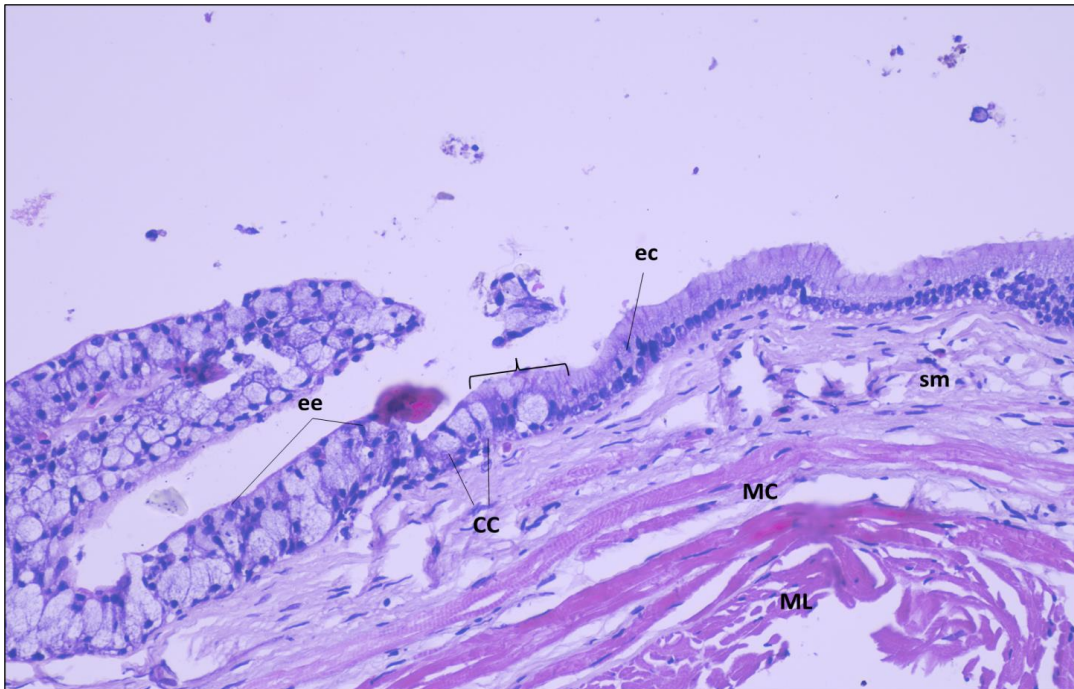


Figura 12 Estómago glandular. (A) capa mucosa ancha con presencia de glándulas gástricas tubulares (GG) (tinción: H&E 40X), (B) células epiteliales cilíndricas (ec) de morfología alargada y núcleo (n) ovalado en el tercio basal (tinción H&E 100X), (C) fositas gástricas (f) (tinción H&E 100X), (D) glándulas gástricas tubulares (GG) compuestas por células oxintopépticas diferentes a células del epitelio cilíndrico (ec), propia-submucosa (lp/sm), notar ausencia de muscular de la mucosa, capa de músculo liso circular interna (MC) y longitudinal externa (ML), túnica serosa (S) y vasos sanguíneos (VS) (tinción: tricrómica de Masson 40X).

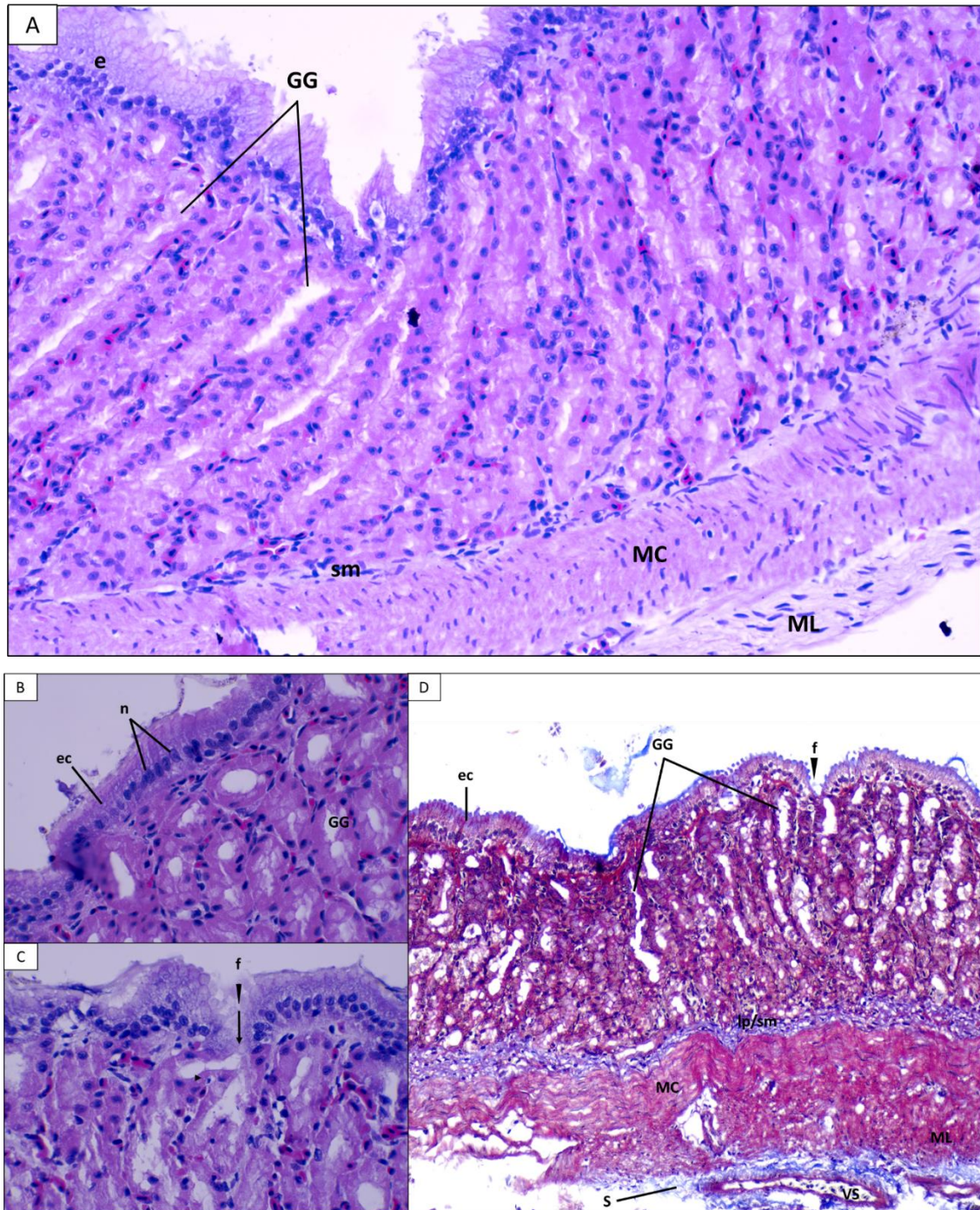


Figura 13 Estómago muscular o pilórico. (A) capa tipo coilina (Co) sobre el epitelio (e), submucosa (sm), capa gruesa de músculo liso circular (MC) y túnica serosa (S) (tinción: H&E 10X); (B) epitelio cilíndrico simple (ec) se observan pliegues de la mucosa y capa tipo coilina (Co) (tinción: H&E 40X); (C) detalle de capa tipo coilina (Co) sobre el epitelio (e), submucosa (sm) y túnica de músculo liso circular (MC) (tinción: H&E 40X).

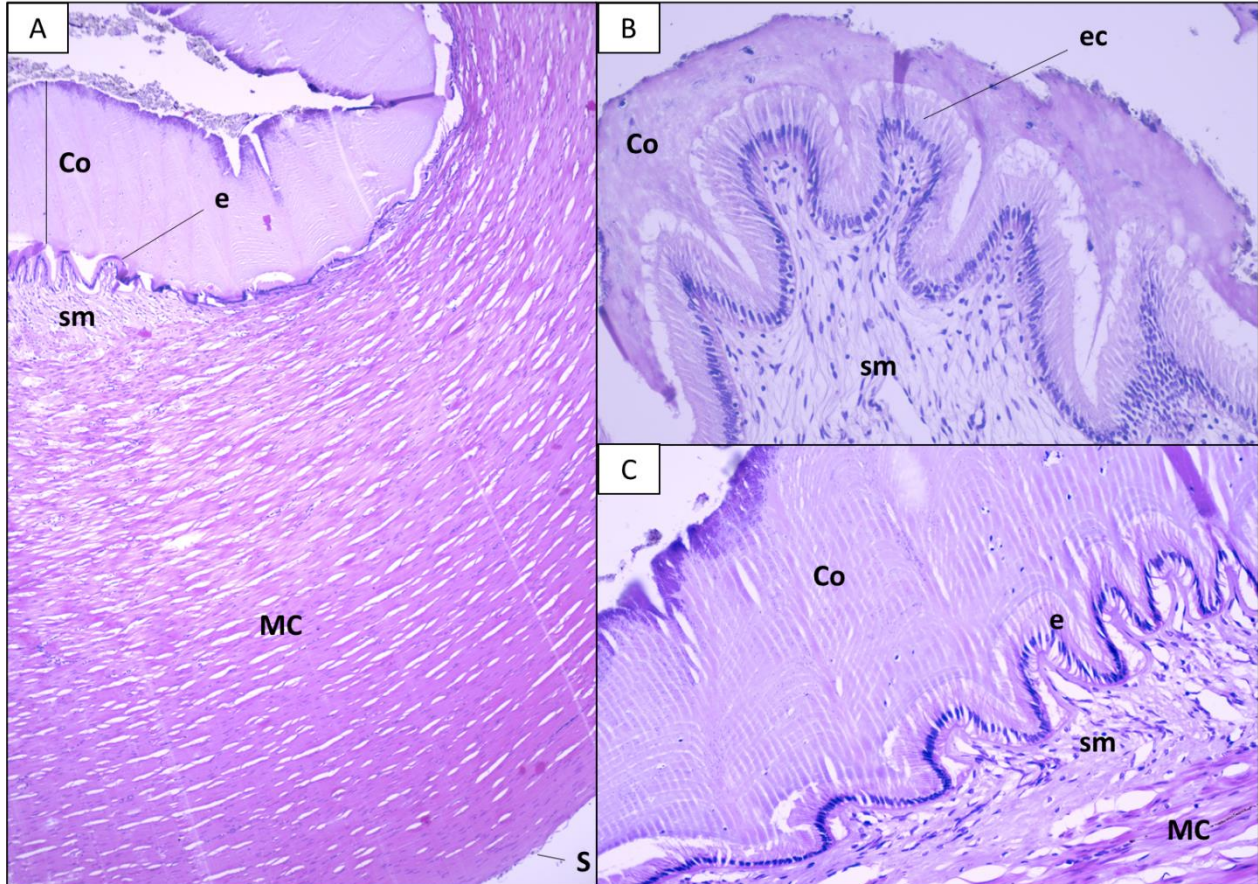
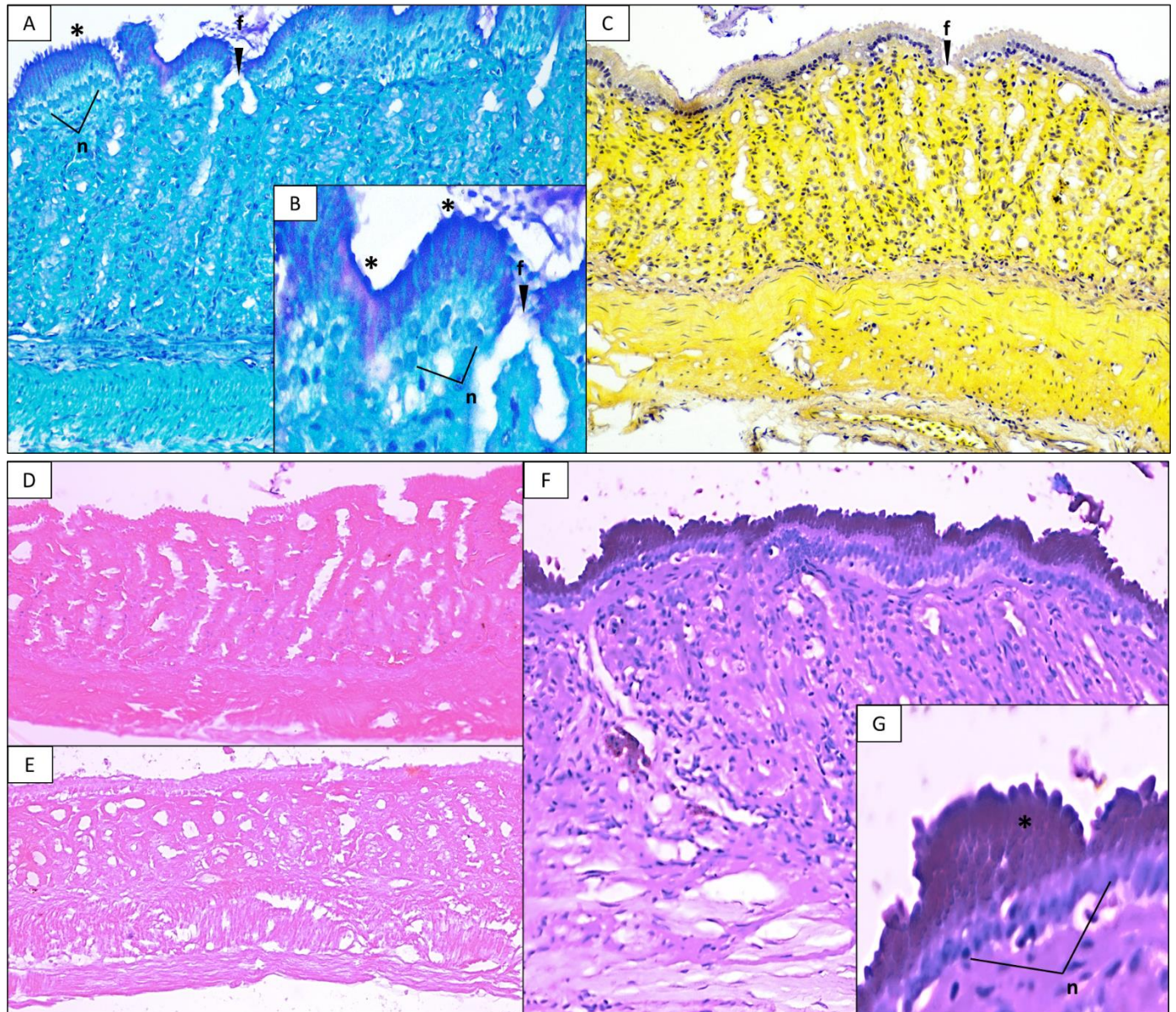


Figura 14 Tinción de mucinas de estómago glandular. (A) mucinas neutras en células epiteliales, en detalle (B) secreción de mucinas (*) en el extremo apical de la células cilíndricas, se observan los núcleos ovalados (n) en el extremo basal de las células (tinción: PAS 40X), (C) tinción negativa de mucinas ácidas (tinción: mucicarmina 40X), (D) tinción negativa para mucinas ácidas carboxiladas (tinción: AB pH 2.5 40X), (E) tinción negativa para mucinas ácidas sulfatadas (tinción: AB pH 1.0 40X), (F) mucinas exclusivamente neutras en secreción del extremo apical de células epiteliales (G) (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X).



Intestino

Histológicamente en el intestino se distinguen tres segmentos: anterior, medio y posterior, todos presentan una túnica mucosa con pliegues digitiformes que se proyectan hacia la luz del

intestino y son más cortos en el segmento posterior. En los segmentos anterior y medio algunos pliegues se ramifican y dan la apariencia de atravesar de un lado a otro la pared intestinal formando una hélice o espiral al interior del intestino. La túnica mucosa en todos los segmentos se encuentra revestida por epitelio cilíndrico simple con predominio de células cilíndricas o enterocitos, especialmente en los primeros segmentos, ya que en el segmento posterior el número de células cilíndricas se reduce y aumenta la cantidad de células caliciformes. Debajo del epitelio, se presenta una capa de tejido conectivo laxo correspondiente a la lámina propia o propia-submucosa y dos capas de músculo liso, la circular interna y la longitudinal externa las cuales conforman la túnica muscular. Posteriormente, se encuentra una capa delgada de tejido conectivo laxo correspondiente a la túnica serosa (**Figura 15**).

El análisis histoquímico (**Figura 16**, **Figura 17** y **Figura 18**) en el intestino mostró presencia de los tres tipos de mucinas: neutras, ácidas sulfatadas y carboxiladas. Todas las tinciones se presentaron sobre las células caliciformes que fueron escasas en los segmentos medio y anterior.

En tinción con mucicarmina la intensidad fue leve en el intestino anterior y medio y moderada en el intestino posterior. Sin embargo, en tinción con AB las intensidades aumentaron a moderada el intestino anterior y medio para mucinas ácidas carboxiladas y sulfatadas y en el intestino anterior a fuerte para mucinas carboxiladas y moderada para mucinas sulfatadas (**Tabla 6**).

La tinción combinada (AB/PAS) mostró un ligero predominio de mucinas ácidas el segmento anterior y en los segmentos medio y posterior predominio de mucinas ácidas principalmente carboxiladas.

Figura 15: Características histológicas del intestino. (A) pliegues helicoidales de intestino anterior y medio (tinción: H&E 10X); (B) pliegues del intestino anterior (tinción: tricrómica de Masson 40X); (C) pliegues de intestino medio (tinción: tricrómica de Masson 40X); (D) pliegues de intestino posterior, se observa la presencia de células caliciformes (CC) (tinción: tricrómica de Masson 40X); (E) y (F) detalle de capas histológicas en intestino anterior, se observa el epitelio simple formado por células cilíndricas o enterocitos (en), submucosa (sm), dos capas de músculo liso circular interna (MC) y longitudinal externa (ML), túnica serosa (S) (tinción: (e) H&E 100X, (f) tricrómica de Masson 40X).

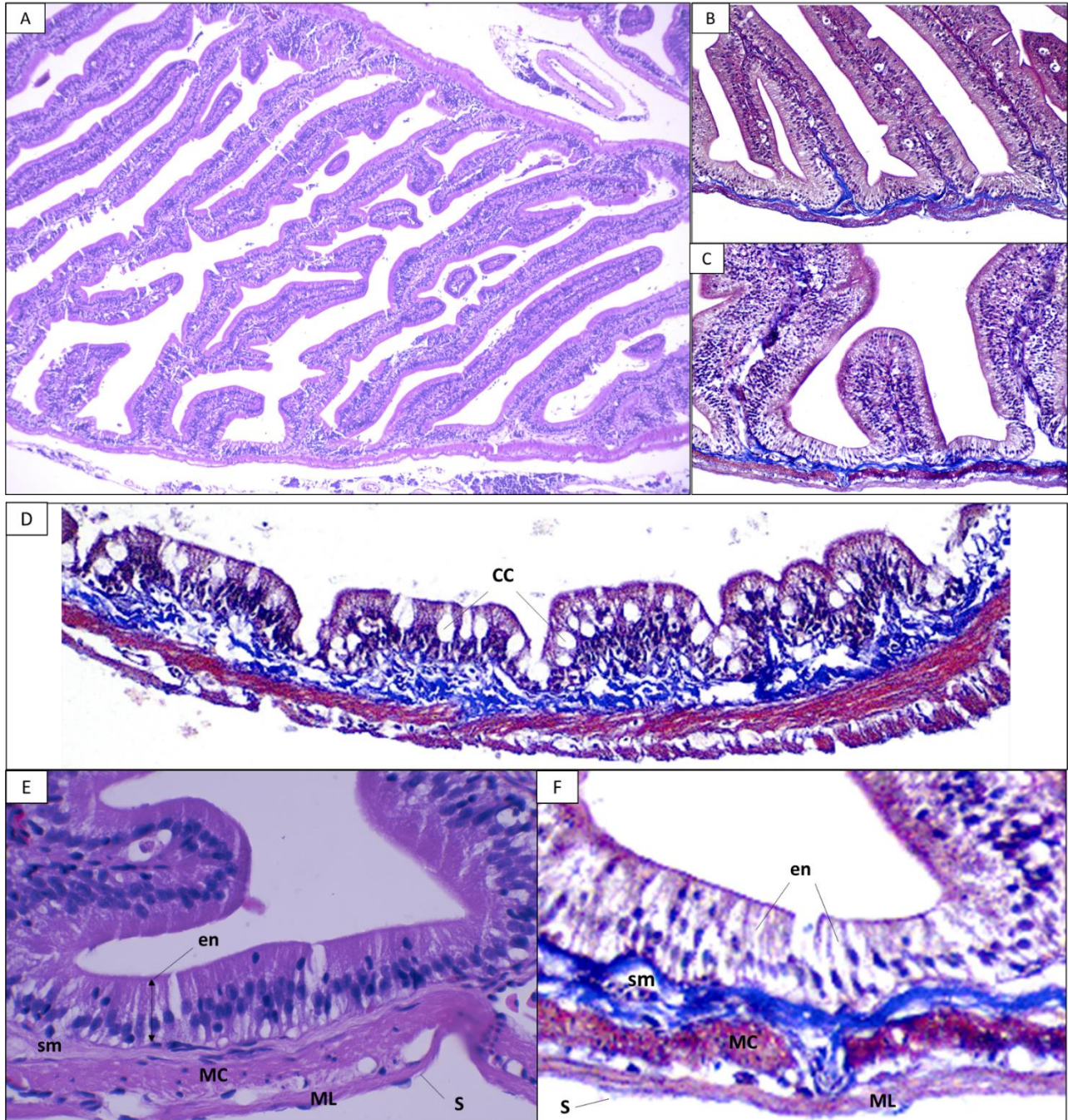


Figura 16 Dinámica de mucinas en intestino anterior. (A) mucinas neutras (en fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (en violeta) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (en azul) (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (en azul) (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) asociación de mucinas ácidas y neutras con predominio de mucinas ácidas (azul), las flechas señalan células caliciformes con producción de ambos tipos de mucinas (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X).

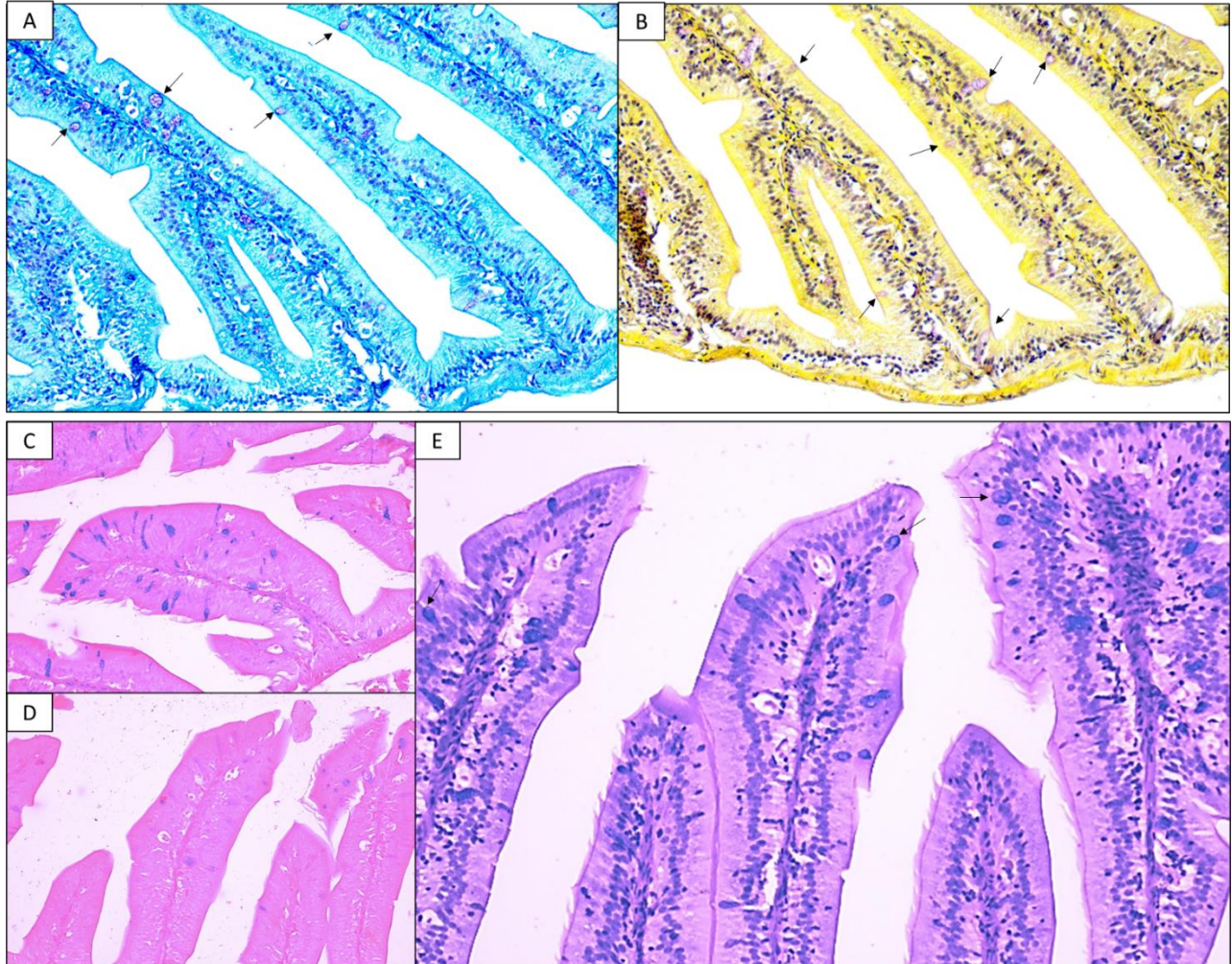


Figura 17: Dinámica de mucinas en intestino medio. (A) mucinas neutras (en fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (en violeta) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (en azul) (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (en azul) (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) asociación de mucinas ácidas y neutras con predominio de mucinas ácidas (azul), las flechas señalan células caliciformes con marcación positiva para ambos tipos de mucinas, se observa baja presencia de células caliciformes (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X).

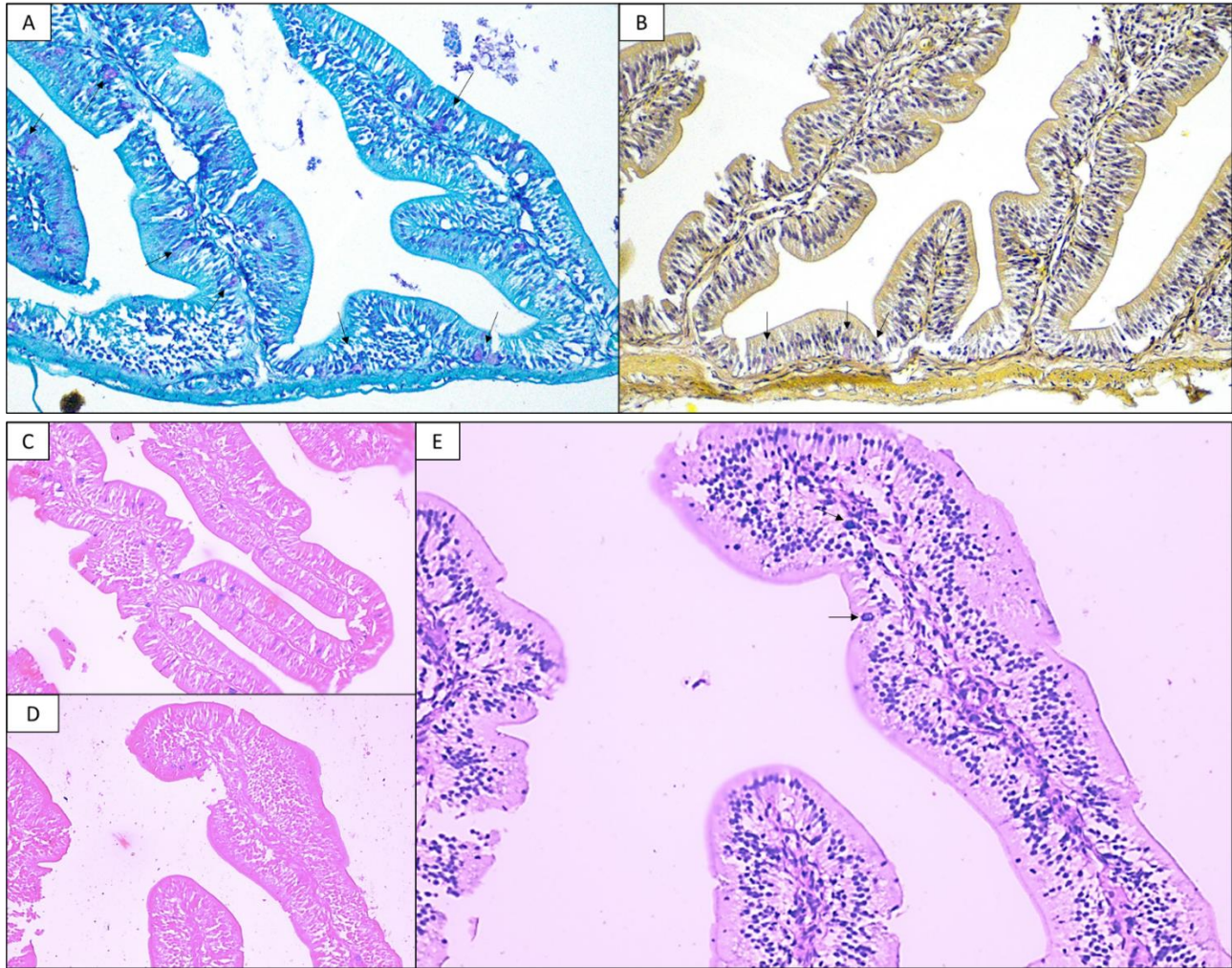
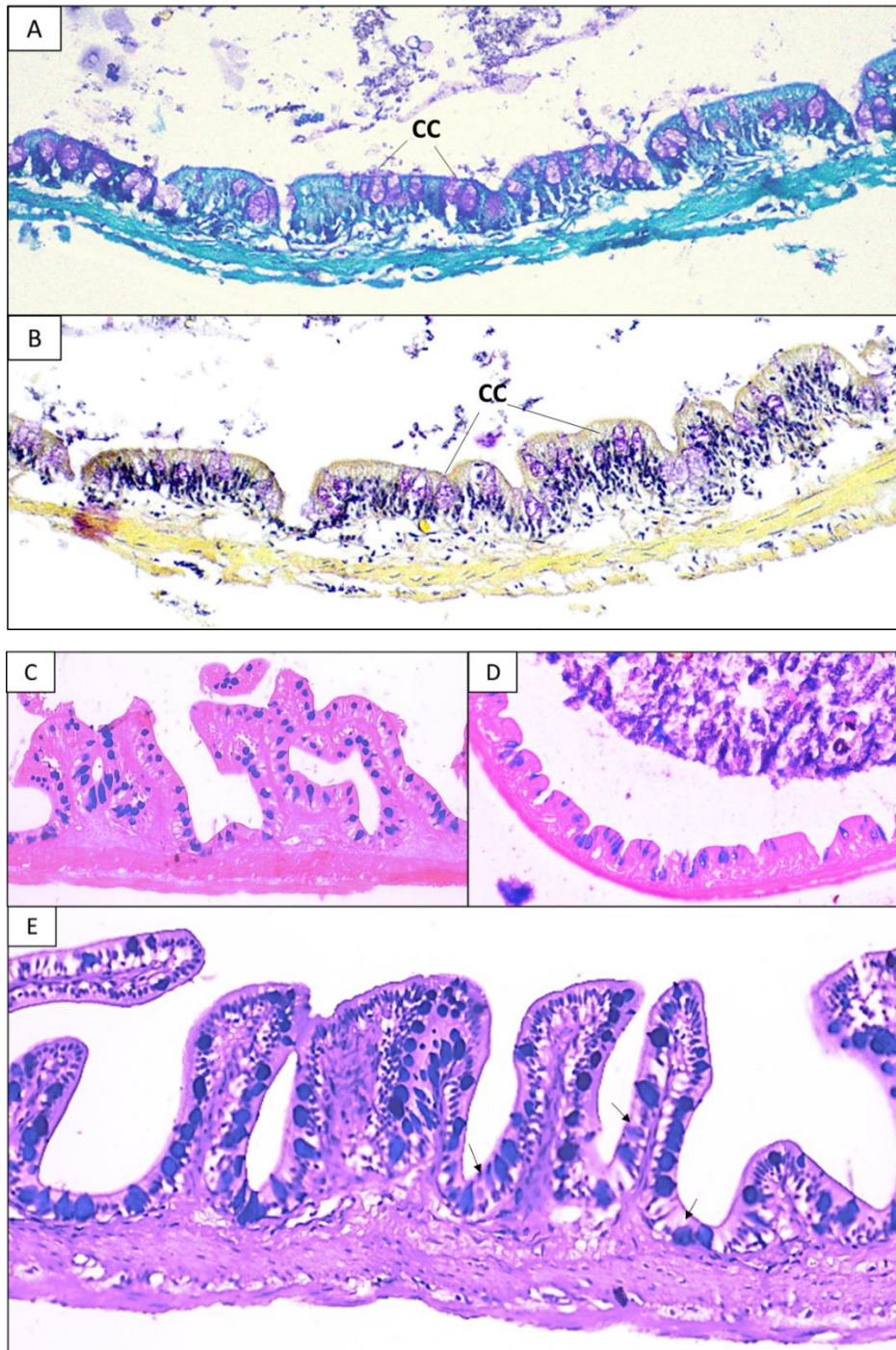


Figura 18 Dinámica de mucinas de intestino posterior. (A) mucinas neutras (en fucsia) (tinción: PAS 40X); (B) mucinas ácidas (en violeta) (tinción: mucicarmina 40X); (C) mucinas ácidas carboxiladas (en azul) (tinción: AB pH 2.5 40X); (D) mucinas ácidas sulfatadas (en azul) (tinción: AB pH 1.0 40X); (E) asociación de mucinas ácidas y neutras con predominio de mucinas ácidas (azul), las flechas señalan células caliciformes con marcación combinada para mucinas ácidas (azul) y neutras (rosado), en este segmento aumenta significativamente la presencia de células caliciformes (tinción: PAS/AB pH 2.5 40X).



Microscopía electrónica de transmisión (MET)

Las observaciones de microscopía electrónica de transmisión se realizaron sobre el epitelio de las distintas de regiones del TGI para confirmar la morfología de las células epiteliales de la mucosa.

En el esófago se detalla la presencia de epitelio pseudoestratificado cilíndrico y células caliciformes. Las células epiteliales presentan microcrestas y núcleos redondeados (**Figura 19**).

El estómago presenta epitelio cilíndrico con vesículas de moco, también se observan algunas microvellosidades más espaciadas en el extremo apical de las células (**Figura 20**).

En el intestino las células se caracterizaron por la presencia de microvellosidades tipo borde de cepillo, lo cual caracteriza a los enterocitos, los núcleos alargados de estas células se encontraron en el extremo basal. En el intestino posterior se observan células de moco intercaladas con enterocitos (**Figura 21**).

Figura 19 Ultraestructura del epitelio del esófago obtenida por MET. Se observan células epiteliales (CE) y núcleos (n), células caliciformes (CC) con vesículas de moco de diferente electrodensidad. La flecha indica las microcrestas en la zona apical de las células epiteliales que están en contacto con el lumen (L).

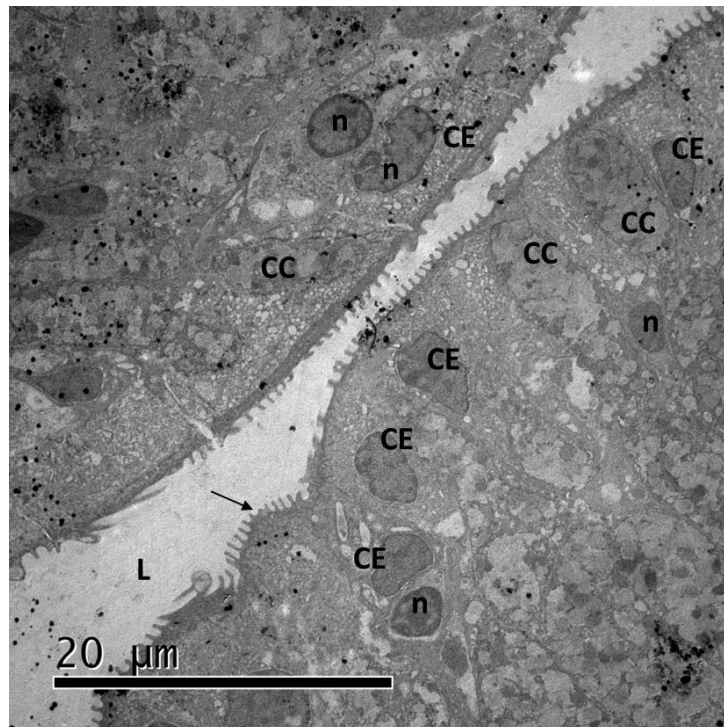


Figura 20 Ultraestructura de los enterocitos de intestino anterior (A), media (B) y posterior (C y D). Se observan células alargadas con núcleo basal (n). En el intestino posterior (C y D) se observan células caliciformes entre los enterocitos. El borde apical de las células en contacto con el lumen (L) presenta las microvellosidades tipo borde de cepillo característica de los enterocitos (flecha).

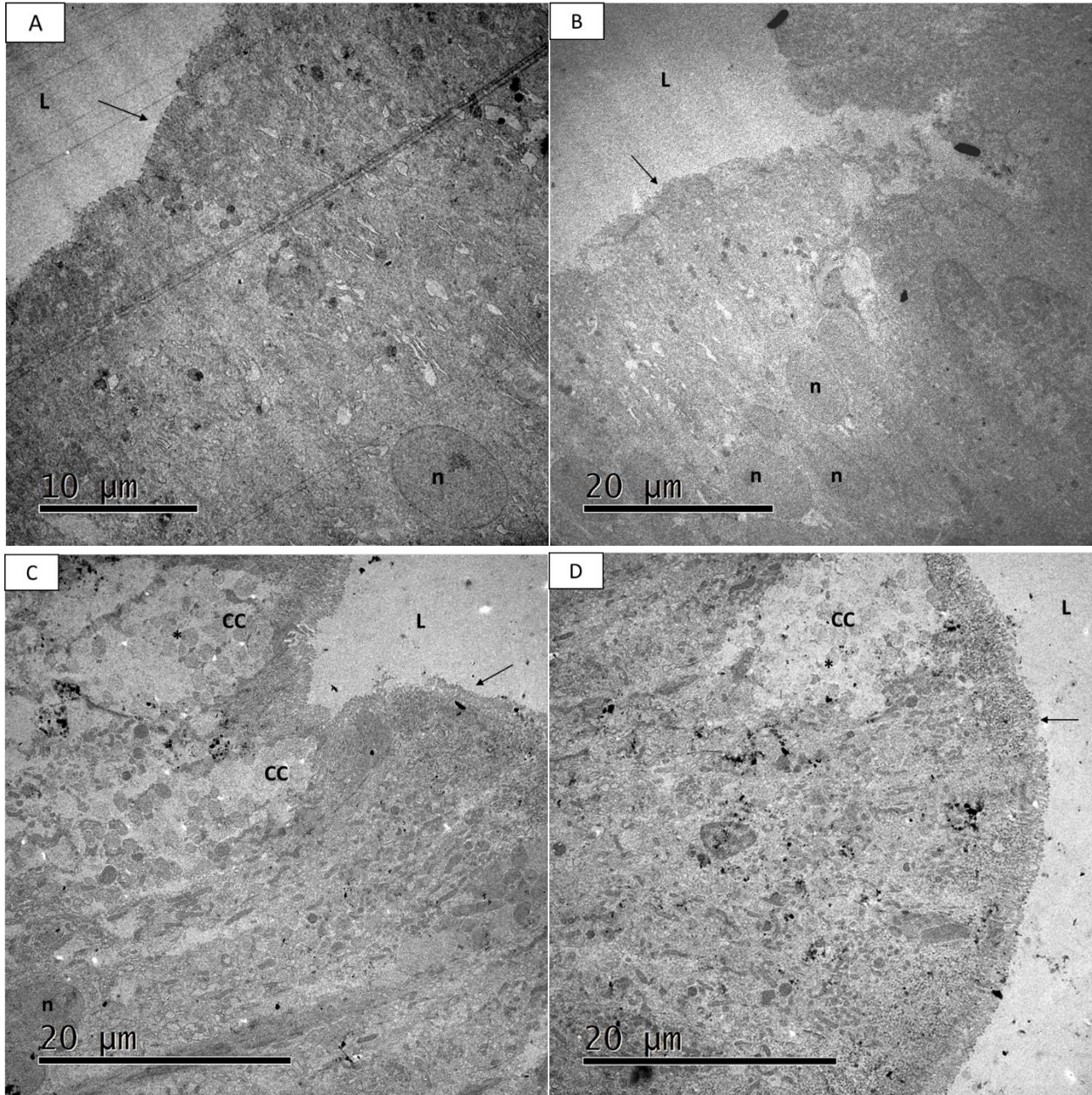
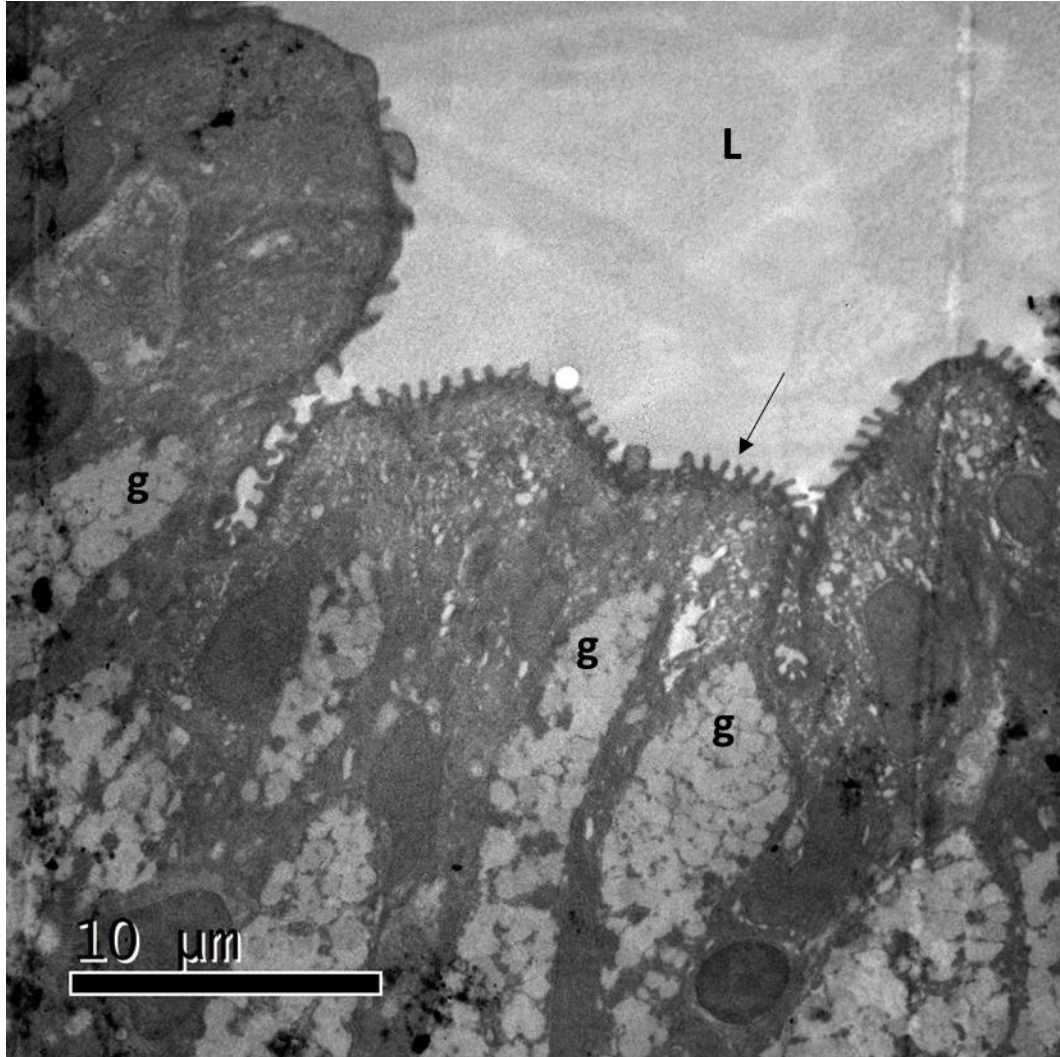


Figura 21 Ultraestructura del epitelio del estómago glándular de vizcaína (MET). Se observan vesículas con gránulos de moco (g) en el extremo apical de las células, la membrana apical también presenta microvellosidades más espaciadas en contacto con el lumen (L).



VII. Discusión

Los especímenes de vizcaína capturados para este estudio presentaron talla promedio de $23,2 \pm 2,6$ cm LT (máx. 28 cm; mín. 19,3 cm) y se encuentran en su mayoría (10 de 15) por debajo del rango de maduración sexual reportado en la literatura entre 22,5 y 26,5 cm LT (Mojica et al., 2012). Sin embargo, muchos de estos especímenes registraron valores altos de IGS ($11,2 \pm 4,7$ en hembras y $0,8 \pm 0,3$ en machos) indicando maduración sexual, lo cual se correlaciona con la época reproductiva del río Sogamoso (marzo de 2022), pero indica que la maduración gonadal en el lugar de captura está ocurriendo a tallas más bajas a las reportadas.

Los índices biológicos como el factor de condición K y el IHS reflejan el estado de bienestar nutricional de los peces. Varios autores reportan que los valores por encima de 1 se consideran aceptables para un estado saludable y ausencia de factores de estrés (Cifuentes *et al.*, 2012; Cruz-Esquivel & Marrugo-Negrete, 2020; Ramírez & Pinilla, 2012). En este estudio el promedio de K fue de $0,96 \pm 0,24$ acercándose al valor de bienestar y el IHS se registró en $4,1 \pm 2,9$ lo cual indica alta actividad metabólica por disponibilidad de nutrientes.

Los índices biológicos en una población pueden variar de acuerdo con la variación estacional, los periodos reproductivos, el desove, la migración de los individuos más robustos, la disponibilidad de alimento por aumento o reducción del caudal y la forma del pez (Cifuentes *et al.*, 2012; Ramírez & Pinilla, 2012). En *C. mivartii*, el tipo de crecimiento alométrico negativo (Zuluaga-Gómez *et al.*, 2014), en el cual el aumento de la longitud es más rápido que el incremento en peso, podría explicar los bajos valores de K observados en la muestra de este estudio.

La estructura anatómica del TGI de vizcaína, compuesta por esófago corto, estómago tipo U con regiones cardial, fúndica y pilórica, ciegos pilóricos e intestino enrollado, es similar a la encontrada en otras especies detritívoras de la familia Curimatidae como *Steindachnerina notonota* (Da Silva, 2016), *Psectrogaster amazonica*, *Ps. rutiloides*, *Potamorhina altamazonica* y *Po. latior* (Farago, 2018) y especies de la familia Prochilodontidae como *Prochilodus lineatus* (de Moraes *et al.*, 1997) y *P. scrofa* (Nachi *et al.*, 1998). En estas especies las principales adaptaciones macroscópicas al consumo de detrito son la presencia de un intestino largo y densamente enrollado y el estómago muscular o pilórico encargado de la digestión mecánica (Bowen *et al.*, 1983).

El esófago de vizcaína es corto como en la mayoría de los peces (Wilson & Castro, 2010) y presenta pliegues longitudinales que ayudan al direccionamiento del alimento hacia el estómago. El epitelio de revestimiento es de tipo pseudoestratificado cilíndrico, similar a *S. notonota* (Da Silva, 2016). Los epitelios estratificados y pseudoestratificados son comunes en el esófago de los peces por sus funciones de barrera y permiten la constante renovación de las células afectadas por daño mecánico en la ingestión del alimento (Wilson & Castro, 2010).

En especies como *P. lineatus* y *Schizodon knerii* el epitelio del esófago es estratificado plano y protege la mucosa contra la abrasión y la invasión bacteriana (Dos Santos *et al.*, 2015; Makino, 2010). En *Brycon henni* el epitelio de la mucosa se describe como estratificado cilíndrico (Londoño-Franco *et al.*, 2017) y en especies como *Semaprochilodus insignis* (Chaves & Vazzoler, 1984) y *Serrasalmus nattereri* (Raji & Norouzi, 2010) pasa de estratificado plano a cilíndrico simple en la región posterior. Por el contrario, en *C. mivartii* el cambio a epitelio cilíndrico simple ocurre de manera brusca en la transición hacia el estómago, reflejando la relevancia de la producción de altas cantidades de moco en el esófago para la digestión y solubilización del quimo.

El esófago presenta músculo estriado de acción voluntaria tanto en la capa interna longitudinal como en la circular externa, esta conformación de las capas de la túnica muscular es exclusiva del esófago de los peces y se invierte en los demás órganos del TGI a circular interna y longitudinal externa, además, la capa longitudinal interna en el esófago es discontinua (Kapoor *et al.*, 1975; Wilson & Castro, 2010). En *Salminus brasiliensis* la presencia de músculo estriado junto con abundantes papilas gustativas del esófago se relaciona con la capacidad de regurgitación para selección del alimento (Alves *et al.*, 2021). Por el contrario, el esófago de vizcaína no presenta papilas gustativas y el músculo esquelético se asocia con las contracciones para el paso del alimento hacia el estómago, para prevenir el reflujo de los contenidos gástricos (Dos Santos *et al.*, 2015) y con probables mecanismos de selección de detrito.

En la mucosa del esófago se presentan abundantes células de moco y glándulas acinares mucosas. Según Wilson y Castro (2010) la mayoría de los peces no presentan glándulas esofágicas como lo reportado en especies como *Prochilodus lineatus* (Makino, 2010) y *Hemisorubim platyrhynchos* (Faccioli, 2012), en las cuales la producción de moco es exclusiva de las células caliciformes epiteliales. Esta característica en *C. mivartii* puede representar una ventaja para el suministro de dietas concentradas en condiciones de cautiverio.

En el estómago de vizcaína el epitelio es de tipo cilíndrico simple y no presenta células de moco. En el estómago de los peces se presentan dos tipos de células, las columnares o cilíndricas que tienen actividad mucosecretora y remplaza la función de las células caliciformes, y las oxinticopépticas que producen la pepsina y el ácido clorhídrico para la digestión química (Wilson y Castro, 2010). En vizcaína las células oxinticopépticas solo se observaron en el estómago glandular formando las glándulas gástricas tubulares y están ausentes en el estómago pilórico como se ha reportado en *S. notonota* (Da Silva, 2016). Kasozi *et al* (2017) y Makino (2010) sugieren que el estómago cardial y fúndico cumplen funciones de almacenamiento lo cual permite una digestión química lenta en especies iliófagas y detritívoras. Por el contrario, en el estómago pilórico el tránsito del alimento es rápido ya que se encarga del vaciado gástrico al intestino, de allí su baja capacidad de almacenamiento.

La túnica muscular de toda la estructura estomacal, en las regiones cardial, fúndica y pilórica, está compuesta por músculo liso, similar a lo reportado en otras especies detritívoras con estómago tipo U como *Astyanax bimaculatus* (Cardoso, 2013), *S. knerii* (Dos Santos et al., 2015) y *S. notonota* (Da Silva, 2016). Esto contrasta con especies como *P. lineatus*, donde el músculo estriado esquelético del esófago se extiende hasta el primer tercio del estómago cardial, desde donde puede regurgitar voluntariamente el alimento no deseado (Makino, 2010). La capacidad de regurgitación en vizcaína parece ser limitada y los mecanismos de selección de alimento pueden responder a factores distintos no determinados en este estudio.

La selección del detrito es una adaptación adicional de los peces detritívoros para incrementar la eficiencia en la extracción de nutrientes (Bowen, 1983). Por esta razón, es importante relacionar estas características al TGI de *C. mivartii*. Aunque los mecanismos de selección de detrito en peces no están totalmente esclarecidos, se han discutido posibles mecanismos quimiosensoriales como la presencia de papilas gustativas en la cavidad bucal y otros mecanismos comportamentales como la selección del hábitat y la alimentación por suspensión, en todos ellos la producción de moco desempeña un rol fundamental (Ahlgren, 1996; Bowen, 1983; Lammons, 2009). En *C. mivartii*, es probable que el proceso de selección quimiosensorial ocurra en los arcos branquiales del aparato bucal, como se reporta en *S. notonota* (Da Silva, 2016), que es la especie estudiada más cercana filogenéticamente. Por lo tanto, para ampliar la comprensión de la digestión en *C. mivartii* es importante estudiar el aparato bucal en investigaciones futuras.

En el estómago pilórico la túnica de músculo liso incrementa significativamente en grosor, siendo la musculatura la principal característica de esta región estomacal, por lo cual se denomina también como estómago muscular. La gruesa capa de músculo liso circular en el estómago pilórico de vizcaína y los pliegues longitudinales anchos que reducen el lumen del órgano se asemejan morfológicamente con el ventrículo de las aves (**Figura 8 c**). Adicionalmente, en el estómago pilórico de vizcaína también se observó una gruesa capa tipo coilina sobre el epitelio para protección del tejido contra el daño mecánico.

En *S. notonota*, debido a la intensa tinción con PAS, la capa sobre el epitelio del estómago pilórico se describe como una capa de moco (Da Silva *et al.*, 2005; Da Silva, 2016). Sin embargo, la utilización de formol descrita en la metodología de este estudio diluye el moco superficial de los tejidos por lo cual descartamos la posibilidad de que corresponda a una capa de moco. Además, Akester (1986) afirma que la coilina es un complejo de proteína y polisacáridos, probablemente una muco-proteína, por lo cual también puede teñirse con PAS como se observó también en este estudio.

La capa interna tipo coilina también se ha descrito en el estómago tipo molleja de *Mugil cephalus* con una mayor densidad y fuerte tinción PAS en dietas de formulación comercial y basadas en soya, respecto a dietas con levadura (Luzzana *et al.*, 2005). Kapoor (1975) hace una revisión sobre las diferentes descripciones de esta capa interna del estómago pilórico en miembros de Clupeoidei, Chanoidei, algunos Characinoidei y Mugiloidei. En las aves la membrana de coilina es secretada por las glándulas tubulares del ventrículo, funciona como una superficie de molienda y se encuentra más desarrollada en aves que consumen dietas altas en fibra como insectos y granos (GRUJIC-INJAC *et al.*, 1977; Wilkinson *et al.*, 2018).

En el proceso de digestión mecánica del estómago pilórico, el alimento se tritura en partículas pequeñas para incrementar la superficie de contacto con las enzimas digestivas y maximizar la extracción de nutrientes del detrito. El funcionamiento del estómago pilórico depende de la acumulación de partículas minerales que se ingieren junto con el detrito. Estas partículas ayudan a triturar el alimento durante las contracciones musculares, y, además, forman un tamiz que impide el paso de partículas mayores a los 20 μm hacia el intestino, reteniendo aquellas que necesitan mayor tiempo de maceración para su asimilación. Mediante la acumulación de material particulado en el estómago pilórico, el porcentaje de asimilación de aminoácidos incrementa seis

veces respecto a su funcionamiento en ausencia de minerales (Bowen, 2022), lo cual hace evidente la necesidad de adicionar este tipo de material al alimento suministrado en cautiverio.

La diferenciación entre estómago glandular y muscular es una característica que ocurre temprano en el desarrollo embrionario de vizcaína y es necesario para la nutrición desde una fuente de alimento exógena. Las regiones glandular y muscular pueden identificarse histológicamente a los 15 días post eclosión (dpe) de las larvas, momento en el cual el aparato digestivo de los alevinos se encuentra suficientemente desarrollado para ingerir alimento del medio (Giraldo-Sarmiento, 2022).

El intestino de vizcaína, largo y enrollado para acomodarse en la cavidad celómica, presenta índices intestinales (CI= $6,21 \pm 1,44$; LIR= $7,92 \pm 1,59$; IZ= $2,94 \pm 0,63$) que se encuentran en el rango de peces con dietas basadas en detrito, para los cuales CI y LIR son mayores a 3 (Karachle & Stergiou, 2010). En otras especies detritívoras de la familia curimatidae como *Potamorhina altamazonica*, *Po. latior*, *Psectrogaster amazonica* y *Ps. rutiloides* se reportan índices intestinales en un rango de LIR entre 6 y 11 (Farago, 2018). Las diferencias pueden asociarse a la presencia de pliegues intestinales, ciegos pilóricos y la forma y tamaño del pez (Zavala-Camin, 1996). Además, los índices como el IZ están desarrollados específicamente para especies del orden Perciformes familia Cichlidae (Zihler, 1982) y en German & Horn (2006) se ha observado variación de estos rangos en especies marinas y en peces livianos. Las dietas con preferencia por un sustrato determinado, como selección de detrito animal o vegetal, también afectan el valor de estos índices (Karachle & Stergiou, 2010). En Farago (2018), por ejemplo, los índices bajos en *Potamorhina latior* se asocian a una dieta con menor cantidad de almidón y lípidos respecto a otras especies del mismo género.

El intestino de vizcaína puede diferenciarse histológicamente en regiones anterior, media y posterior. La región anterior está en contacto con el estómago y los ciegos pilóricos y recibe los nutrientes triturados de la digestión ácida y mecánica del estómago, por lo cual presenta un mayor diámetro. Las tres regiones presentan pliegues intestinales, pero en el intestino posterior son cortos y presentan abundantes células de moco para facilitar la excreción.

Los pliegues intestinales tienen como función aumentar el área superficial para la absorción de nutrientes y reducir la velocidad de paso del alimento para aumentar la asimilación de nutrientes (Seixas Filho *et al.*, 2000). En especies detritívoras se ha observado que el intestino está

constantemente lleno y que la presencia de estómagos con baja capacidad de almacenamiento indica que la digestión y asimilación ocurre principalmente en el intestino (Farago, 2018). Adicionalmente, entre el intestino anterior y medio se encuentra una región donde los pliegues son ramificados y atraviesan de lado a lado la pared intestinal. Una estructura similar se reporta en especies como *S. notonota* (Da Silva, 2016) y *Prochilodus scrofa* (Nachi *et al.*, 1998) y se asocia a la válvula espiral de los elasmobranquios (Wilson & Castro, 2010). Algunos autores relacionan la abundancia de pliegues intestinales a regiones con mayor actividad de absorción (Seixas Filho *et al.*, 2000), que en vizcaína correspondería a la región entre el intestino medio y anterior.

El epitelio del intestino está formado por células cilíndricas simples, cuya forma alta, angosta y con núcleos elongados ubicados debajo de la mitad de la célula se asocia a la morfología típica de los enterocitos (Wilson y Castro, 2010), como se comprueba en las imágenes de MET (**Figura 20**). Además, el epitelio presenta algunas células caliciformes que aumentan en abundancia en la región posterior. Este tipo de epitelio se observa también en los ciegos pilóricos por lo cual, en esta especie podrían estar asociados con funciones de absorción (Bowen, 1983; Nachi *et al.*, 1998).

La túnica muscular del intestino está conformada por dos capas de músculo liso, circular interna y externa longitudinal. Las capas musculares presentan igual grosor en todas las regiones del intestino, similar a *P. lineatus* y contrario a *Hemisorubim platyrhynchos* donde el grosor de la túnica muscular aumenta progresivamente hacia la región posterior (de Moraes *et al.*, 1997; Faccioli, 2012), y a *Astyanax bimaculatus* donde la túnica muscular es más delgada en el intestino posterior (Cardoso, 2013).

En todo el TGI de vizcaína, no se observó muscular de la mucosa, como se reporta en *S. notonota* (Da Silva, 2016). Por tal razón, no hay distinción entre la capa de tejido conectivo laxo que corresponde a la lámina propia y a la submucosa. En estos casos, algunos autores como Sayyaf Dezfuli *et al.* (2018) utilizan el término “propia-submucosa” para describir la capa de tejido conectivo laxo que se encuentra entre el epitelio y la túnica muscular. Wilson y Castro (2010) afirma que los teleósteos no presentan muscular de la mucosa, sin embargo, esta se observó en el estómago de *Colossoma macropomum* donde se asocia al vaciado de las glándulas gástricas (Mori, 2016). En *P. lineatus* la ausencia de muscular de la mucosa se compensa con la presencia de tres capas de músculo liso en la túnica muscular que dan soporte a la mucosa (de Moraes *et al.*, 1997).

La túnica serosa de todo el TGI estuvo conformada por una capa delgada de tejido conectivo laxo como se reporta para la mayoría de teleósteos (Wilson & Castro, 2010).

El tracto gastrointestinal de los peces está protegido por una capa de moco compuesta por diversos tipos de mucinas. La composición de las cadenas de polisacáridos en las mucinas puede variar de acuerdo con el tejido de origen y entre especies y regiones del tracto gastrointestinal, y una misma célula caliciforme puede producir diferentes tipos de mucinas (Díaz *et al.*, 2003; Mantle & Allen, 1981).

Los análisis histoquímicos reflejan la producción de diferentes cantidades de mucinas según la intensidad de tinción (Neuhaus *et al.*, 2007). En este estudio, la mayor producción de mucinas se observó en el esófago, estas son producidas por las células de moco y por las glándulas acinares mucosas. Las glándulas asociadas al esófago son un rasgo poco común en los peces (Wilson y Castro, 2010), se han observado en herbívoros como *S. knerii* de tipo tubuloacinares (Dos Santos *et al.*, 2015) y tubulares en piscívoros como *A. baremoze* (Kasozi *et al.*, 2017), pero por su ubicación en el esogaster se asocian principalmente con funciones de predigestión. En especies detritívoras cercanas a *C. mivartii* como *S. notonota* (Da Silva *et al.*, 2005) y *P. lineatus* (Makino, 2010), el esófago es aglandular y la producción de moco se da solamente en las células caliciformes.

La presencia de glándulas esofágicas en vizcaína garantiza una alta producción de moco y compensa la ausencia de glándulas salivales en los peces para lubricar el paso del alimento hacia el estómago (Faccioli *et al.*, 2014; Wilson & Castro, 2010). Además, la capa de moco altamente viscosa ayuda a la adhesión y solubilización de partículas de alimento aumentando la eficiencia de absorción de nutrientes. Este mecanismo se denomina digestión mediada por moco y ha sido estudiado en peces herbívoros de intestino corto como *Arrhamphus sclerolepis krefftii*, el cual logra un 100% de asimilación del recurso vegetal, pese a la escasa longitud de su intestino (Tibbetts, 1997).

La presencia de altas cantidades de moco en el esófago, es relevante en especies adaptables a la acuicultura ya que puede facilitar el consumo de alimento seco, como también se ha sugerido en *Colossoma macropomum* (Mori, 2016). Adicionalmente, en las imágenes con MET de las células epiteliales del esófago se observa la presencia de microcrestas cortas y espaciadas en el

extremo apical, estas estructuras ayudan a la adhesión del moco al epitelio y al flujo del contenido luminal (Wilson & Castro, 2010).

En el esófago se producen mucinas ácidas y neutras con nivel de intensidad fuerte y de manera homogénea en toda la longitud del esófago, contrario a lo encontrado en *Brycon amazonicus* donde en la región posterior del esófago se producen mucinas exclusivamente neutras (Vidal *et al.*, 2020). En las imágenes de MET de las células caliciformes del esófago se observan gránulos de moco con diferente electrodensidad correspondiente a la variabilidad de la estructura química de las mucinas. Las mucinas predominantes en el esófago de vizcaína fueron las mucinas ácidas, las cuales aumentan la viscosidad del moco y la resistencia a la degradación por patógenos (Verma *et al.*, 2020), esto asociado a la alta carga microbiana del detrito recién ingerido (Zimmer & Centre, 2019).

En el estómago la producción de mucinas fue exclusivamente neutras y contrario a las demás regiones del TGI, la tinción se observó en las células epiteliales. De acuerdo con Wilson y Castro (2010), las células columnares del estómago tienen actividad mucosecretora y los gránulos de moco son liberados por exocitosis, como lo observado en las imágenes con MET del epitelio del estómago. Las mucinas neutras protegen el epitelio de la autodigestión por el HCl y pepsina producido por las células oxinticopépticas en el estómago cardinal, además, proveen cofactores para la actividad enzimática (Anderson, 1986; Faccioli *et al.*, 2014).

El intestino anterior y medio fueron las regiones con menor producción de moco debido a la baja presencia de células caliciformes. Sin embargo, se presentó una mayor producción relativa de mucinas ácidas carboxiladas (sialomucinas). En trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), las mucinas sialiadas y disialiadas, se asocian con una mayor interacción con patógenos, beneficiando el sistema inmunológico del pez (Schauer, 2006; Thomsson *et al.*, 2022).

Las capas de moco también pueden proveer una matriz ideal para la adherencia y crecimiento de microorganismos benéficos o comensales, los cuales son importantes en la digestión de material vegetal (Bakke *et al.*, 2010). En detritívoros de la familia curimatidae, Farago (2018) evaluó la relación de enzimas endógenas y exógenas, verificando que la acción directa o indirecta de los microorganismos en el intestino ayuda a la asimilación de nutrientes del detrito. La selección de los microorganismos benéficos frente a patógenos está mediada por la composición de las mucinas principalmente ácidas (Gomez *et al.*, 2013). La presencia de microorganismos comensales

en el intestino de peces ha sido de interés en la acuicultura para el desarrollo de dietas con probióticos (Gomez *et al.*, 2013; Lazado & Caipang, 2014; Merrifield & Rodiles, 2015).

En el intestino posterior se presentó un marcado aumento de las células caliciformes, éstas se observaron en las imágenes de MET intercaladas a los enterocitos (**Figura 21**). Las mucinas producidas son principalmente ácidas, esto en relación con la lubricación para la excreción y también para la absorción de iones y agua. La absorción de iones está principalmente asociada a las mucinas sulfatadas que presentan mayor carga negativa (Domeneghini *et al.*, 2005; Faccioli *et al.*, 2014; Verma *et al.*, 2020). Adicionalmente, las imágenes de MET (**Figura 21**) evidenciaron presencia de abundantes microvellosidades en los enterocitos del intestino posterior, lo cual corrobora la actividad de absorción de esta región del intestino.

VIII. Conclusiones

Las características macroscópicas del tracto gastrointestinal de vizcaína como el intestino largo y densamente enrollado y el estómago pilórico están asociadas a especies de hábitos detritívoros. El estómago muscular o pilórico, encargado de la digestión mecánica, está protegido contra la abrasión por una gruesa capa tipo coilina similar a la descrita en el ventrículo de las aves. En estudios de tracto digestivo de especies de familia Curimatidae, esta capa se describe como una capa de moco y no se ha asociado previamente con una membrana de coilina. El grosor capa de coilina en el estómago pilórico se relaciona con altos consumos de fibra, lo cual es un indicador importante en la formulación de dietas para la crianza en cautiverio.

Este estudio permitió obtener una descripción detallada de la distribución de los diversos tipos de mucinas en todo el tracto gastrointestinal de *C. mivartii*. Las mucinas neutras se observaron en todo el tracto gastrointestinal y tal vez están cumpliendo funciones de lubricación, predigestión, homeóstasis y absorción. Las mucinas ácidas carboxiladas o sialomucinas son las más abundantes en el tracto gastrointestinal, particularmente en las regiones media y anterior del intestino, y se caracterizan por su rol en las interacciones microbianas benéficas. Las mucinas ácidas sulfatadas en el intestino posterior están asociadas a su capacidad de retención de iones. En el estómago se observaron mucinas exclusivamente neutras implicadas en la protección contra los jugos gástricos, estas son producidas por las células cilíndricas o columnares en ausencia de células caliciformes. En el esófago se observó una alta producción de moco tanto por células caliciformes como por glándulas acinares, lo cual puede beneficiar el suministro de alimento seco en condiciones de cautiverio.

La caracterización del tracto gastrointestinal de *Curimata mivartii* detallada en este estudio puede ser la base para estudios posteriores sobre patologías, adaptabilidad a las dietas y estado de salud nutricional de la especie, y contribuir al desarrollo protocolos para la crianza en cautiverio de la especie nativa.

En investigaciones futuras es importante incluir el aparato bucal por su importancia en los mecanismos de selección de detrito.

Referencias

- Ahlgren, M. O. (1996). Selective ingestion of detritus by a north temperate omnivorous fish, the juvenile white sucker, *Catostomus commersoni*. *Environmental Biology of Fishes*, 46(4), 375–381. <https://doi.org/10.1007/BF00005016>
- Akester, A. R. (1986). Structure of the glandular layer and koilin membrane in the gizzard of the adult domestic fowl (*Gallus gallus domesticus*). *Journal of Anatomy*, 147, 1–25. <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/3693065%0A>
- Albus, U. (2012). Guide for the Care and Use of Laboratory Animals (8th edn). *Laboratory Animals*, 46(3), 267–268. <https://doi.org/10.1258/la.2012.150312>
- Allen, A. (1983). Mucus- a protective secretion of complexity. *TIBS*, 1983(May), 169–173.
- Alonso, F., Mirande, J. M., & Pandolfi, M. (2015). Gross anatomy and histology of the alimentary system of characidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes) and potential phylogenetic information. *Neotropical Ichthyology*, 13(2), 273–286. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20140137>
- Alves, A. P. C., Pereira, R. T., & Rosa, P. V. (2021). Morphology of the digestive system in carnivorous freshwater dourado *Salminus brasiliensis*. *Journal of Fish Biology*, 99(4), 1222–1235. <https://doi.org/10.1111/jfb.14821>
- Anderson, T. A. (1986). Histological and cytological structure of the gastrointestinal tract of the luderick, *Girella tricuspidata* (pisces, kyphosidae), in relation to diet. *Journal of Morphology*, 190(1), 109–119. <https://doi.org/10.1002/jmor.1051900110>
- Atencio García, V. J., Hernández Muñoz, J., & Pardo Carrasco, S. C. (2010). Descripción morfológica del tubo digestivo de juveniles de rubio *Salminus affinis* (pisces: Characidae). *Acta Biologica Colombiana*, 13(3), 99–112.
- Atencio, V. (2001). Producción de alevinos de especies nativas. *Revista MVZ Córdoba*, 6(1), 9–14.
- [Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca \(AUNAP\). \(2020\). El 2022, considerado el año mundial de la pesca y la acuicultura artesanal. https://www.aunap.gov.co/2022/05/02/el-2022-considerado-el-ano-mundial-de-la-pesca-y-la-acuicultura-artesanal/](https://www.aunap.gov.co/2022/05/02/el-2022-considerado-el-ano-mundial-de-la-pesca-y-la-acuicultura-artesanal/)
- Bakke, A. M., Glover, C., & Krogdahl, Å. (2010). Feeding, digestion and absorption of nutrients.

- Fish Physiology*, 30(C), 57–110. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(10\)03002-5](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(10)03002-5)
- Borlongan, I. G., Coloso, R. M., & Golez, N. V. (2002). Feeding habits and digestive physiology of fishes. *Nutrition in Tropical Aquaculture: Essentials of Fish Nutrition, Feeds, and Feeding of Tropical Aquatic Species*, Chapter 3, 77–97.
- Bowen, S. H. (1983). Detritivory in neotropical fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, 9(2), 137–144. <https://doi.org/10.1007/BF00690858>
- Bowen, S. H. (2022). Digestion and assimilation of benthic biofilm by Sábalo, *Prochilodus lineatus*. *Journal of Fish Biology*, 100(1), 107–116. <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/epdf/10.1111/jfb.14924>
- Burns, M. D. (2021). Adaptation to herbivory and detritivory drives the convergent evolution of large abdominal cavities in a diverse freshwater fish radiation (Otophysi: Characiformes). *Evolution*, 75(3), 688–705. <https://doi.org/10.1111/evo.14178>
- Cardoso, N. das N. (2013). Aspectos histológicos , histoquímicos e imuno-histoquímicos do tubo gastrintestinal de *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus , 1758) nos Reservatórios : do Funil , Santa Cecília e Ilha dos Pombos. Universidad Federal Rural Do Rio de Janeiro.
- Chaves, C., & Vazzoler, G. (1984). Aspectos biológicos de peixes de peixes amazônicos. III – Anatomia microscópica do esôfago, estômago e cecos pilóricos de *Semaprochilodus insignis* (Characiforme: Prochilodontidae). *Acta Am*, 14(3), 343–353.
- Cifuentes, R., Gonzáles, J., Montoya, G., Jara, A., Ortíz, N., Piedra, P., & Habit, E. (2012). Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana Especial*, 75(2), 101–110.
- [Corporación Autónoma Regional de Boyacá \(CORPOBOYACÁ\). \(2015\). Diagnóstico del Plan de Ordenamiento Hídrico \(PORH\) de la Cuenca Media y Alta del Río Chicamocha. https://www.corpoboyaca.gov.co/cms/wp-content/uploads/2016/08/DIAGNOSTICO_RIO_CHICAMOCHA- V4-1.pdf](https://www.corpoboyaca.gov.co/cms/wp-content/uploads/2016/08/DIAGNOSTICO_RIO_CHICAMOCHA- V4-1.pdf)
- [Corporación Autónoma Regional de Cundinamarca \(CAR\). \(2018\). Río Bogotá: Problemática. https://www.car.gov.co/rio_bogota/vercontenido/5](https://www.car.gov.co/rio_bogota/vercontenido/5)
- Cruz-Esquivel, Á., & Marrugo-Negrete, J. (2020). Concentraciones de metilmercurio en *Prochilodus magdalena* (Teleostei: Curimatidae) y *Hoplías malabaricus* (Teleostei: Erythrinidae) en la cuenca baja del río Cauca-Magdalena , Norte de Colombia. *Acta Biologica*

Colombiana, 27(1), 28–35.

Da Silva, L. T. (2016). Adaptações morfológicas do trato digestório do peixe neotropical *Steindachnerina notonota* (Characiformes , Curimatidae) ao hábito alimentar detritívoro (Tesis de Maestría, Brasil).

Da Silva, N., Gurgel, H., & Santana, M. (2005). Histologia do sistema digestório de sagüiru, *Steindachnerina notonota* (Miranda Ribeiro, 1937) (Pisces, Curimatidae), do rio Ceará Mirim, Rio Grande do Norte, Brasil. *Bol Inst Pesca*, 31(1), 1–8.

[De Felice, E., Palladino, A., Tardella, F. M., Giaquinto, D., Barone, C. M. A., Crasto, A., & Scocco, P. \(2021\). A morphological, glycohistochemical and ultrastructural study on the stomach of adult Rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *European Zoological Journal*, 88\(1\), 269–278. <https://doi.org/10.1080/24750263.2021.1881630>](#)

De La Hoz-M, J., Narváez, J. C., Manjarrés-Martínez, L., Nieto A., L., Rivera, L., Cuello, F., & Álvarez, T. (2013). Boletín Estadístico Enero-Diciembre de 2013.

de Moraes, M., Barbola, I. F., & Guedes, É. A. C. (1997). Alimentação e relações morfológicas com o aparelho digestivo do " curimbatá", *Prochilodus lineatus* (Valenciennes)(Osteichthyes, Prochilodontidae), de uma lagoa do sul do Brasil. *Revista brasileira de zoologia*, 14(1), 169–180.

Díaz, A. O., García, A. M., & Goldemberg, A. L. (2008). Glycoconjugates in the mucosa of the digestive tract of *Cynoscion guatucupa*: A histochemical study. *Acta Histochemica*, 110(1), 76–85. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2007.08.002>

Díaz, A. O., García, A. M., Devinenti, C. V., & Goldemberg, A. L. (2003). Morphological and histochemical characterization of the mucosa of the digestive tract in *Engraulis anchoita*. *Anatomia, Histologia, Embryologia*, 32(6), 341–346. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0264.2003.00490.x>

Domeneghini, C., Arrighi, S., Radaelli, G., Bosi, G., & Veggetti, A. (2005). Histochemical analysis of glycoconjugate secretion in the alimentary canal of *Anguilla anguilla* L. *Acta Histochemica*, 106(6), 477–487. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2004.07.007>

Dos Santos, M. L., Arantes, F. P., Santiago, K. B., & Dos Santos, J. E. (2015). Morphological characteristics of the digestive tract of *Schizodon knerii* (Steindachner, 1875) (Characiformes: Anostomidae): An anatomical, histological, and histochemical study. *Anais da Academia*

- Brasileira de Ciências, 87(2), 867–878. <https://doi.org/10.1590/0001-3765201520140230>
- Duarte, L. O., Cuervo, C., Vargas, O., Gil-Manrique, B., Cuello, F., León, G. de, Isaza, E., Tejada, K., Salazar-Pérez, C., Manjarrés-Martínez, L., & Reyes-Ardila, H. (2021). Estadísticas de desembarco y esfuerzo de las pesquerías artesanales de Colombia 2021.
- Duarte, L. O., Manjarrés-Martínez, L., & Reyes-Ardila, H. (2019). Estadísticas de desembarco y esfuerzo de las pesquerías artesanales e industriales de Colombia entre febrero y diciembre de 2019.
- Duarte, L. O., Manjarrés-Martínez, L., & Reyes-Ardila, H. (2019). *Estadísticas de desembarco y esfuerzo de las pesquerías artesanales e industriales de Colombia entre febrero y diciembre de 2019*. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP), Servicio Estadístico Pesquero de Colombia (SEPEC).
- Duque-Escobar, G. (2021). *La construcción del territorio y la hidrovía; las problemáticas y opciones de la gran cuenca; la pérdida de sus ecosistemas forestales y la amenaza del cambio climático*. Documento para el Contexto de CTS, Universidad Nacional de Colombia, Manizales, 10-02-2021.
- Faccioli, C. K. (2012). Estudios morfológicos e histoquímicos do tubo digestivo de *Hemisorubim platyrhynchos* Universidade Estadual Paulista.
- Faccioli, C. K., Chedid, R. A., Amaral, A. Ô. C. do, Franceschini Vicentini, I. B., & Vicentini, C. A. (2014). Morphology and histochemistry of the digestive tract in carnivorous freshwater *Hemisorubim platyrhynchos* (Siluriformes: Pimelodidae). *Micron*, 64, 10–19. <https://doi.org/10.1016/j.micron.2014.03.011>
- Farago, T. L. B. (2018). *Utilização do detrito por espécies de peixes amazônicas : assimilação diferencial e partilha de recurso Utilização do detrito por espécies de peixes amazônicas : assimilação diferencial e partilha de recurso*.
- Ferretti, C. M. L., Adrian, I. de F., & Torrente, G. (1996). Dieta de dos especies de *Schizodon* (Characiformes, Anostomidae) en la planicie de inundación del Alto río Paraná y sus relaciones con aspectos morfológicos. *B. Inst. Pesca*, 23, 171–186.
- Fletcher, T. C., Jones, R., & Reid, L. (1976). Identification of glycoproteins in goblet cells of epidermis and gill of plaice (*Pleuronectes platessa* L.), flounder (*Platichthys flesus* (L.)) and rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). 8, 597–608.

[Froese, R., & Pauly, D. \(2022\). FishBase. World Wide Web electronic.
https://fishbase.mnhn.fr/summary/FamilySummary.php?ID=111](https://fishbase.mnhn.fr/summary/FamilySummary.php?ID=111)

García-Alzate, C., DoNascimento, C., Villa-Navarro, F. A., García-Melo, J. E., & Herrera-R., G. (2020). Diversidad de peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia. In Jiménez-Segura, L., & Lasso, C. A. (Eds.), *Peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia: diversidad, conservación y uso sostenible* (pp. 85–113). Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. <https://doi.org/10.21068/B2020RRHHXIX02>

[German, D. P., & Horn, M. H. \(2006\). Gut length and mass in herbivorous and carnivorous prickleback fishes \(Teleostei: Stichaeidae\): Ontogenetic, dietary, and phylogenetic effects.
Marine Biology, 148, 1123–1134. https://doi.org/10.1007/s00227-005-0149-4](https://doi.org/10.1007/s00227-005-0149-4)

Giraldo-Sarmiento, R. (2022). *Desarrollo ontogénico y morfofuncional de alevinos de Prochilodus magdalenae y Curimata mivartii con fines de conservación y seguridad alimentaria*. Universidad de Córdoba.

Gomez, D., Sunyer, J. O., & Salinas, I. (2013). The mucosal immune system of fish: The evolution of tolerating commensals while fighting pathogens. *Fish and Shellfish Immunology*, 35(6), 1729–1739. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2013.09.032>

Gona, O. (1979). Mucous glycoproteins of teleostean fish : a comparative histochemicat study. *Histochemical Journal*, 11(1979), 709–718.

[Graham, L., & Orenstein, J. \(2007\). Processing tissue and cells for transmission electron microscopy in diagnostic pathology and research.
Nature Protocols, 2, 2439–2450.
https://doi.org/10.1038/nprot.2007.304](https://doi.org/10.1038/nprot.2007.304)

Grujic-Injac, B., Dimitrijevic, M., Lajsic, S., Stefanovic, D., & Micovic, I. (1977). The Structure of a New Phospholipid from the Koilin-Glandular Layer of Chicken Gizzard. *Physiol. Chem.*, 358(April), 499–504.

Guisande, C., Pelayo-Villamil, P., Vera, M., Manjarrés-Hernández, A., Carvalho, M. R., Vari, R. P., Jiménez, L. F., Fernández, C., Martínez, P., Prieto-Piraquive, E., Granado-Lorencio, C., & Duque, S. R. (2012). Ecological factors and diversification among Neotropical characiforms. *International Journal of Ecology*, 2012. <https://doi.org/10.1155/2012/610419>

[Hansen, A., Ghosal, R., Caprio, J., Claus, A. W., & Sorensen, P. W. \(2014\). Anatomical and physiological studies of bigheaded carps demonstrate that the epibranchial organ functions as a pharyngeal taste organ. *Journal of Experimental Biology*, 217, 3945–3954. <https://doi.org/10.1242/jeb.107870>](#)

[Hassunuma, R., Stipp, A., Heubel, M., Cestari, T., Ceolin, D., Nakamura, R., Rosseti, P., & Assis, G. \(2013\). Tooth morphology, implantation, and replacement system of *Hoplias malabaricus* \(Teleostei, Characiformes, Erythrinidae\). *Revista Brasileira de Zoociências*, 73\(4\), 783–789. <https://doi.org/10.1590/S1519-698420130004000014>](#)

Hincapié-Cruz, J. P., & Márquez, E. J. (2021). Phenotypic variation of the fishes *curimata mivartii* (Characiformes: Curimatidae) and *pimelodus grosskopfii* (siluriformes: Pimelodidae) in lotic and lentic habitats. *Revista de Biología Tropical*, 69(2), 434–444. <https://doi.org/10.15517/rbt.v69i2.41708>

Jaramillo, U., Cortés-Duque, J., & Flórez, C. (2015). *Colombia anfibia. Un país de humedales. Volumen 1*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá D.C., Colombia.

[Jiménez, L. F., Granado, C., Gulfo, A., Carvajal, J., Hernandez-Serna, A., Álvarez, F., Márquez, V., Moreno, C., Palacio, J., Echeverry, J., & Martinez, A. \(2012\). Uso tradicional de los recursos naturales pesqueros y conservación de la biodiversidad en regiones tropicales en desarrollo: hacia un modelo de Ecología de la Reconciliación. *ResearchGate*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.15413.06880>](#)

Jiménez-Segura, L. (2016). *Curimata mivartii*, Vizcaína. *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://doi.org/e.T167634A61472671>.

Jiménez-Segura, L. F., Palacio, J., & Leite, R. (2010). River flooding and reproduction of migratory fish species in the Magdalena River basin, Colombia. *Ecology of Freshwater Fish*, 19(2), 178–186. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2009.00402.x>

Jiménez-Segura, L., & Lasso, C. A. (2020). XIX. *Peces de la cuenca del río Magdalena, Colombia: diversidad, conservación y uso sostenible. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia*.

Kapoor, B. G., Smit, H., & Verighina, I. A. (1975). The alimentary canal and digestion in Teleost. *Adv. Mar. Biol*, 13, 109–239.

- Karachle, P. K., & Stergiou, K. I. (2010). Intestine morphometrics of fishes: A compilation and analysis of bibliographic data. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 40(1), 45–54. <https://doi.org/10.3750/AIP2010.40.1.06>
- Kasozi, N., Degu, G. I., Mukalazi, J., Kato, C. D., Kisekka, M., Owori Wadunde, A., Kityo, G., & Namulawa, V. T. (2017). Histomorphological Description of the Digestive System of Pebbly Fish, *Alestes baremoze* (Joannis, 1835). *Scientific World Journal*, 2017. <https://doi.org/10.1155/2017/8591249>
- [Kramer, D. L., & Bryant, M. J. \(1995\). Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet—the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes*, 42\(2\), 129–141. <https://doi.org/10.1007/BF00001991>](#)
- Lammons, M. L. (2009). *Mud and Mucus: Feeding Selectivity in a Suspension-Feeding Detritivorous Fish*. 109. <https://doi.org/10.21220/s2-gbgr-2f33>
- Landínez-García, R. M., & Marquez, E. J. (2018). Microsatellite loci development and population genetics in Neotropical fish *Curimata mivartii* (Characiformes: Curimatidae). *PeerJ*. <https://doi.org/10.7717/peerj.5959>
- Lasso, C. A., Córdoba, E. A., Jiménez-Segura, L. F., Ramírez-Gil, H., Morales-Betancourt, M., Ajiaco-Martínez, R. E., Gutiérrez, F. de P., Oviedo, J. S. U., Torres, S. E. M., & Ochoa, A. I. S. (2011). *I. Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia. Serie Editorial Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros Continentales de Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH).
- Lavoué, S., Arnegard, M. E., Rabosky, D. L., McIntyre, P. B., Arcila, D., Vari, R. P., & Nishida, M. (2017). Trophic evolution in African citharinoid fishes (Teleostei: Characiformes) and the origin of intraordinal pterygophagy. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 113, 23–32. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.05.001>.
- Lazado, C. C., & Caipang, C. M. A. (2014). Mucosal immunity and probiotics in fish. *Fish and Shellfish Immunology*, 39(1), 78–89. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2014.04.015>
- Leite, R. G., Barbieri, R. L., & Hernandez-Blazquez, F. J. (1988). Morfologia do trato digestivo do curimatá, *Prochilodus scrofa*, II, Merofometria. *Boletim do Instituto de Pesca*, 15(2), 221–227.

- Londoño-Franco, L. F., Laverde-Trujillo, L. M., & Muñoz-García, F. G. (2017). Descripción Anatómica e Histológica del Aparato Digestivo de la Sabaleta (*Brycon henni*), Antioquia, Colombia. *Revista de Investigaciones Veterinarias Del Perú*, 28(3), 490. <https://doi.org/10.15381/rivep.v28i3.13354>
- López-Casas, S., Jiménez-Segura, L. F., Agostinho, A. A., & Pérez, C. M. (2016). Potamodromous migrations in the Magdalena River basin : bimodal reproductive patterns in neotropical rivers. *Journal of Fish Biology*, 1–15. <https://doi.org/10.1111/jfb.12941>
- Luzzana, U., Valfre, F., Mangiarotti, M., Domeneghini, C., Radaelli, G., Moretti, V. M., & Scolari, M. (2005). Evaluation of different protein sources in fingerling grey mullet *Mugil cephalus* practical diets. *Aquaculture International*, 13, 291–303. <https://doi.org/10.1007/s10499-004-3099-9>
- Makino, L. C. (2010). Estrutura, ultraestrutura e histoquímica do aparelho digestório do *Prochilodus lineatus*. Análise da diversidade da microbiota intestinal de *Prochilodus lineatus* e *Pterygoplichthys anisitsi*. São Paulo State University - Aquaculture Center, 111.
- Mantle, M., & Allen, A. (1981). Isolation and characterization of the native glycoprotein from pig small-intestinal mucus. *Biochem. J*, 195, 267–275.
- [Menezes, N. A., & Vazzoler, A. E. A. D. M. \(1992\). Reproductive characteristics of Characiformes. In Reproductive biology of South American vertebrates \(pp. 60–70\). Springer. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-2866-0_4](https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4612-2866-0_4)
- Merrifield, D. L., & Rodiles, A. (2015). The fish microbiome and its interactions with mucosal tissues. In *Mucosal Health in Aquaculture*. Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417186-2/00010-8>
- [Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. \(2017\). Cifras del sector: Dirección de cadenas pecuarias, pesqueras y acuícolas – Cadena de la acuicultura. https://sioc.minagricultura.gov.co/Acuicultura/Documentos/2020-03-31%20Cifras%20Sectoriales.pdf](https://sioc.minagricultura.gov.co/Acuicultura/Documentos/2020-03-31%20Cifras%20Sectoriales.pdf)
- Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. (2019). *Política agropecuaria y de desarrollo rural 2018–2022: Estrategia de política para el sector de pesca y acuicultura*.
- [Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. \(2021\). Cifras del sector: Dirección de cadenas pecuarias, pesqueras y acuícolas – Cadenas de la acuicultura. https://sioc.minagricultura.gov.co/Acuicultura/Documentos/2021-03-31%20Cifras%20Sectoriales.pdf](https://sioc.minagricultura.gov.co/Acuicultura/Documentos/2021-03-31%20Cifras%20Sectoriales.pdf)

<https://sioc.minagricultura.gov.co/Acuicultura/Documentos/2020-03-31%20Cifras%20Sectoriales.pdf>

Mojica, J. I., Usma, J. S., Álvarez-León, R., & Lasso, C. A. (2012). *Libro Rojo de Peces Dulceacuículas de Colombia (2012)*.

Montes-Petro, C., Atencio-García, V., Estrada-Posada, A., & Yepes-Blandón, J. (2019). *Reproducción en cautiverio de vizcaína Curimata mivartii con extracto pituitario de carpa* *Captivity reproduction of vizcaina Curimata mivartii induced with extract of carp pituitary* *Reprodução em cativeiro de vizcaína Curimata mivartii com extrato de hip.* 23(2), 63–70.

Mori, R. (2016). Análises morfológicas, histoquímicas e ultraestruturais do tubo digestivo de tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816). *Aleph*, 68 f. : il.

Nachi, A. M., Hernandez-Blazquez, F. J., Barbieri, R. L., Leite, R. G., Ferri, S., & Phan, M. T. (1998). Intestinal histology of a detritivorous (iliophagous) fish *Prochilodus scrofa* (characiformes, prochilodontidae). *Annales Des Sciences Naturelles - Zoologie et Biologie Animale*, 19(2), 81–88. [https://doi.org/10.1016/s0003-4339\(98\)80002-6](https://doi.org/10.1016/s0003-4339(98)80002-6)

Nelson, J. (1967). Epibranchial organs in lower teleostean fishes. *Journal of Morphology*, 121, 71–89.

[Nelson, J., Grande, T., & Wilson, M. \(2016\). *Fishes of the World \(5th ed.\)*. <https://doi.org/10.1002/9781119174844>](https://doi.org/10.1002/9781119174844)

Neuhaus, H., Van Der Marel, M., Caspari, N., Meyer, W., Enss, M. L., & Steinhagen, D. (2007). Biochemical and histochemical study on the intestinal mucosa of the common carp *Cyprinus carpio* L., with special consideration of mucin glycoproteins. *Journal of Fish Biology*, 70(5), 1523–1534. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01438.x>

[Ortí, G., & Vari, R. P. \(1997\). *Characiformes. Tetras, piranhas, hatchetfishes, headstanders, pencilfishes, and their relatives. The Tree of Life Web Project.* <http://tolweb.org/Characiformes/15062/1997.01.27>](http://tolweb.org/Characiformes/15062/1997.01.27)

[Peretti, D., & Andrian, I. F. \(2008\). *Feeding and morphological analysis of the digestive tract of four species of fish \(Astyanax altiparanae, Parauchenipterus galeatus, Serrasalmus marginatus and Hoplias aff. malabaricus\) from the upper Paraná River floodplain, Brazil.* *Brazilian Journal of Biology*, 68\(3\), 671–679. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000300027>](https://doi.org/10.1590/S1519-69842008000300027)

[Pinto, K. S., de Melo, L. F., de Aquino, J. B., Filho, J. V. D., Miglino, M. A., Rici, R. E. G., & Schons, S. de V. \(2022\). Ultrastructural study of the esophagus and stomach of *Arapaima gigas* \(Schinz 1822\), juvenile paiche, created in an excavated tank. *Acta Scientiarum - Biological Sciences*, 44. <https://doi.org/10.4025/actascibiolsci.v44i1.58699>](#)

[Procuraduría General de la Nación-PGN. \(2020\). Procurador respalda proyecto para la inclusión del río Magdalena en la lista de patrimonio mundial de la UNESCO. <https://www.procuraduria.gov.co/portal/-Procurador-respalda-proyecto-para-la-inclusion-del-rio-Magdalena-en-la-lista-de-patrimonio-mundial-de-la-UNESCO.news>](#)

Raji, A. R., & Norouzi, E. (2010). Histological and histochemical study on the alimentary canal in Walking catfish (*Claris batrachus*) and piranha (*Serrasalmus nattereri*). *Iranian Journal of Veterinary Research*, 11(3), 255–261.

Ramírez, A., & Pinilla, G. (2012). Hábitos alimentarios, morfometría y estados gonadales de cinco especies de peces en diferentes periodos climáticos en el río Sogamoso (Santander, Colombia). *Acta Biologica Colombiana*, 17(2), 241–258.

Ramírez-Gil, H., & Ajiaco-Martínez, R. E. (2011). Diagnóstico de la pesquería en la cuenca del Orinoco. In Lasso, C. A., de Paula Gutiérrez, F., Morales-Betancourt, M. A., Agudelo, E., Ramírez-Gil, H., & Ajiaco-Martínez, R. E. (Eds.), *II Diagnóstico de la Pesquería en la Cuenca del Orinoco* (pp. 168-198).

[Ray, A. K., & Ringø, E. \(2014\). The gastrointestinal tract of fish. In *Aquaculture Nutrition: Gut Health, Probiotics and Prebiotics* \(pp. 1–13\). <http://ebookcentral.proquest.com/lib/unal/detail.action?docID=1762793>](#)

Restrepo, J. D. (2006). *Los sedimentos del Magdalena: reflejo de la crisis ambiental*. Fondo Editorial Universidad EAFIT. Disponible en: <https://books.google.es/books?id=HKV1j3wKT2wC>

Rios, F. S., Kalinin, A. L., Fernandes, M. N., & Rantin, F. T. (2004). Changes in gut gross morphology of traíra, *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Erythrinidae), during long-term starvation and after refeeding. *Brazilian Journal of Biology*, 64(3B), 683–689.

Rønnestad, I., Rojas-García, C. R., & Skadal, J. (2000). Retrograde peristalsis; a possible mechanism for filling the pyloric caeca? *Journal of Fish Biology*, 56(1), 216–218.

- Rotta, M. A. (2003). Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura. *Journal of Chemical Information and Modeling*, 53(9), 1689–1699.
- Salinas, I., & Parra, D. (2015). Fish mucosal immunity: Intestine. *Mucosal Health in Aquaculture*, 135–170. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-417186-2.00006-6>
- Sánchez-Duarte, P., & Lasso, C. A. (2013). Evaluación del impacto de las medidas de conservación del Libro Rojo de peces dulceacuícolas (2002-2012) en Colombia. *Biota Colombiana*, 14(2).
- Sayyaf Dezfuli, B., Manera, M., Bosi, G., Merella, P., Depasquale, J. A., & Giari, L. (2018). Intestinal granular cells of a cartilaginous fish , thornback ray *Raja clavata*: Morphological characterization and expression of different molecules. *Fish and Shellfish Immunology*, 75(January), 172–180. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.02.019>
- Sazima, I., & Caramaschi, E. P. (1989). Comportamento alimentar de duas espécies de *Curimata*, sintópicas no Pantanal de Mato Grosso (Osteichthyes, Characiformes). *Revista Brasileira de Biologia*, 49, 325–333.
- Schauer, R. (2006). Sialic acids: fascinating sugars in higher animals and man. *Zoology*, 107(2004), 49–64. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2003.10.002>
- Seixas Filho, J. T., Moura Brás, J., & Mendonça Gomide, T. A. (2000). Anatomia funcional e morfometria dos intestinos e dos cecos pilóricos do Teleostei (Pisces) de água doce *Brycon orbignyanus* (Valenciennes, 1849). *Revista Brasileira de Zootecnia*, 29(2), 313–324.
- Thomsson, K. A., Benktander, J., Quintana-hayashi, M. P., Sharba, S., & Lind, K. (2022). Mucin O -glycosylation and pathogen binding ability differ between rainbow trout epithelial sites. *Fish and Shellfish Immunology*, 131(June), 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2022.10.012>
- Tibbetts, I. R. (1997). The distribution and function of mucous cells and their secretions in the alimentary tract of *Arrhamphus sclerolepis krefftii*. *Journal of Fish Biology*, 50(4), 809–820. <https://doi.org/10.1006/jfbi.1996.0347>
- Vari, R. P. (1989a). A Phylogenetic Study of the Neotropical Characiform Family Curimatidae (Pisces : Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology*, 471.
- Vari, R. P. (1989b). Systematics of the Neotropical Characiform Genus *Curimata* Bosc (Pisces: Characiformes). In *Smithsonian contributions to zoology* (Issue 474).

- Verma, C. R., Gorule, P. A., Kumkar, P., Kharat, S. S., & Gosavi, S. M. (2020). Morpho-histochemical adaptations of the digestive tract in Gangetic mud-eel *Ophichthys cuchia* (Hamilton 1822) support utilization of mud-dwelling prey. *Acta Histochemica*, 122(7), 151602. <https://doi.org/10.1016/j.acthis.2020.151602>
- Vidal, M. R., Gardinal, M. V. B., Vicentini, I. B. F., Santos, D. D., Jesus, F. L. De, & Vicentini, C. A. (2020). *Morphological and histochemical characterisation of the mucosa of the digestive tract in matrix ~ a Brycon amazonicus (Teleostei : Characiformes)*. August 2019, 251–260. <https://doi.org/10.1111/jfb.14217>
- Wilkinson, N., Dinev, I., Aspden, W. J., Hughes, R. J., Christiansen, I., Chapman, J., Gangadoo, S., Moore, R. J., & Stanley, D. (2018). Ultrastructure of the gastro intestinal tract of healthy Japanese quail (*Coturnix japonica*) using light and scanning electron microscopy. *Animal Nutrition*, 4(4), 378–387. <https://doi.org/10.1016/j.aninu.2018.06.006>
- Wilson, J. M., & Castro, L. F. C. (2010). Morphological diversity of the gastrointestinal tract in fishes. In *Fish Physiology* (First Edit, Vol. 30, Issue C). Elsevier Inc. [https://doi.org/10.1016/S1546-5098\(10\)03001-3](https://doi.org/10.1016/S1546-5098(10)03001-3)
- Zavala-Camin, L. . (1996). Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes. Editora da Universidade Estadual de Maringá.
- Zihler, F. (1982). Gross morphology and configuration of digestive tracts of *Cichlidae* (Teleostei, Perciformes): Phylogenetic and functional significance. *Netherlands Journal of Zoology*, 32(4), 544–571.
- Zimmer, M. (2019). Detritus. In *Encyclopedia of Ecology: Volume 1-4, Second Edition* (Vol. 3, Issue November 2017, pp. 292–301). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-409548-9.10918-2>
- Zuluaga-Gómez, A., Giarrizzo, T., Andrade, M., & Arango-Rojas, A. (2014). Length-weight relationships of 33 selected fish species from the Cauca River Basin, trans-Andean region, Colombia. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(5), 1077–1080. <https://doi.org/10.1111/jai.12435>