

Desarrollo de la Aleta Caudal del Salmón (*Salmo salar*)

Salmon Caudal Fin Development (*Salmo salar*)

Mariana Rojas^{***}; Mario Pellón^{*} & Mariano del Sol^{****,*****}

ROJAS, M.; PELLÓN, M. & DEL SOL, M. Desarrollo de la aleta caudal del salmón (*Salmo salar*). *Int. J. Morphol.*, 33(2):514-521, 2015.

RESUMEN: Las patologías y traumas de la aleta caudal afectan la natación, dificultan la alimentación y la eficiencia de escape de los peces, además aumentan la susceptibilidad a las infecciones bacterianas y fúngicas. Los salmones adultos pueden regenerar rápida y completamente su aleta si esta es amputada. Sin embargo, se han reportado en el sur de Chile, alevines que expresan defectos anatómicos en la aleta caudal asociados a un alto índice de mortalidad donde no ocurre regeneración. Existen múltiples estudios sobre la aleta caudal de peces adultos pero esta descripción no concuerda con la morfología de la fase de alevín. Nuestro objetivo es describir la anatomía e histología de la aleta caudal del salmón de 15 mm, 30 mm y 60 mm para facilitar el diagnóstico de las patologías tempranas de la aleta caudal. Se trabajó con 60 salmones divididos en tres grupos de 20 en etapas de 15, 30 y 60 mm. Diez salmones de cada grupo fueron procesados con técnicas anatómicas de Hanken & Wassersug. Otros 10 alevines de cada grupo fueron procesados mediante técnicas H&E/azul de Alcian pH 2,5: para glicosaminoglicanos y técnica Histoquímica Picrosirius de Junqueira para colágeno I y III. Al momento de la eclosión de los peces (grupo 1) la aleta caudal no tiene su forma definitiva pero ha iniciado la formación de lepidotriquiás. En el grupo 2, la aleta caudal comprende entre 19-20 lepidotriquiás y se constituyen dos lóbulos uno dorsal y otro ventral, ambos bajo la notocorda. Los rayos de cada lóbulo crecen más rápido que los rayos que se encuentran entre los lóbulos y se forma un surco entre ellos. En el grupo 3 se observa claramente la aleta bilobulada, se mantienen 19 lepidotriquiás que ahora están en proceso de calcificación. Cada lepidotriquiá crece distalmente mediante la formación de articulaciones y segmentos. En el grupo 2 se consignó un promedio de 4-5 articulaciones por lepidotriquiá y en el grupo 3 han aumentado a 6-10 articulaciones. Esta descripción de la aleta del alevín normal facilita el diagnóstico de la aleta deformada y aporta conocimientos para comparar el desarrollo ontogenético con las fases de la regeneración después de la amputación de la aleta caudal.

PALABRAS CLAVE: Aleta caudal; Lepidotriquiás; Alevín; Salmón; Desarrollo; *Salmo salar*.

INTRODUCCIÓN

Las patologías y traumas de la aleta caudal afectan la natación, dificultan la alimentación y la eficiencia de escape de los peces, además aumentan la susceptibilidad a las infecciones bacterianas y fúngicas (Böckelmann *et al.*, 2010). Los teleosteos tales como el pez cebra tienen la capacidad de regenerar rápida y completamente su aleta si esta es amputada (Marí-Beffa *et al.*, 1999; Marí-Beffa & Murciano, 2010; Rolland-Lagan *et al.*, 2012). Debido a esta eficiencia la aleta caudal de los peces teleosteos se ha convertido en un modelo para el estudio de los mecanismos moleculares que regulan la regeneración debido a su bioestructura simple y accesibilidad a la amputación (Stoick-Cooper *et al.*, 2007). Se han reportado en el sur de Chile, alevines de salmón que expresan defectos anatómicos en la aleta caudal asociados

a un alto índice de mortalidad donde no ocurre regeneración y cuyo diagnóstico no es claro. Los estudios descriptivos sobre la morfología de la aleta caudal de salmón adulto (Becerra *et al.*, 1983, 1996) no concuerdan con la morfología de la fase de alevín, por lo tanto se requieren nuevos estudios circunscritos a esta etapa de desarrollo temprano. Nuestros objetivos fueron: 1) describir la anatomía de la aleta caudal del salmón en tres etapas del desarrollo: A los 15 mm, 30 mm y 60 mm, 2) reconocer las características histológicas de los rayos o lepidotriquiás y de los interrayos, para facilitar el diagnóstico de las patologías de la aleta caudal, como también para entregar mayor información que nos permita comparar el desarrollo ontogenético del alevín con las etapas de regeneración en salmón.

* Programa de Doctorado en Cs. Morfológicas, Universidad de La Frontera, Temuco, Chile.

** Programa de Anatomía y Biología del Desarrollo, ICBM, Facultad de Medicina, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

*** Centro de Excelencia en Investigaciones Morfológicas y Quirúrgicas - CEMyQ, Universidad de La Frontera, Temuco, Chile.

**** Centro de Investigación en Ciencias Biomédicas, Universidad Autónoma de Chile, Temuco, Chile.

MATERIAL Y MÉTODO

Se trabajó con 60 salmones divididos en tres grupos. Grupo I: 20 alevines recién eclosionados de 15 mm. Grupo II: 20 alevines de 30mm de LAC. Grupo III: 20 salmones de 60 mm de LAC. Todo el procedimiento fue realizado según las normas bioéticas de la Facultad de Medicina, Universidad de La Frontera, para la experimentación con animales de laboratorio.

Los salmones fueron eutanasiados por exposición a 5% Benzocaina diluida en agua (Kalmagin 20®, Farquímica) y procesados con técnicas anatómicas de diafanización y tinción para cartílago y hueso de Hanken & Wassersug (1981). 10 alevines de cada grupo, fueron sometidos a digestión proteica (tripsina) y expuestos al colorante Alizarina que tiñe de color rojo las sales de calcio presentes en los tejidos osificados y al colorante Azul de Alcían, que tiñe azul los glicosaminoglicanos. Otros 10 alevines fueron procesados para microscopía, fueron incluidos en parafina sólida seccionados en cortes sagitales seriados de 5 µm de espesor, y procesados para microscopía con las siguientes técnicas 1) H & E/azul de Alcian pH 2,5: permite observar la disposición general de los tejidos y el depósito de glicosaminoglicanos. 2) Técnica Histoquímica Picrosirius de Junqueira (Junqueira *et al.*, 1979), que genera coloración diferencial entre los distintos tipos de fibras colágenas, en

base a la birrefringencia específica de la luz, que cada tipo de fibra produce al ser incidida por un haz de luz polarizada. Así, debido al grosor y organización de cada fibra colágena, las fibras tipo I presentan birrefringencia de coloración rojiza, mientras que el colágeno tipo III se muestra de coloración verdosa (Junqueira *et al.*). Los tejidos fueron observados en microscopio de luz (Axiostar Plus, Zeiss) que cuenta con un sistema de polarización para visualizar la tinción diferencial del colorante picrosirius y una cámara incorporada (Canon Power Shot A640). Se utilizó el programa Axiostar para realizar mediciones lineales de las lepidotriquiás de mayor longitud. Los valores obtenidos para las variables cuantitativas se describen a través de la media aritmética y la desviación estándar.

RESULTADOS

En la Tabla I se resumen las principales características de los tres grupos de peces estudiados, tales como cambios morfológicos, longitud, número de segmentaciones, de bifurcaciones de las lepidotriquiás, aspectos histológicos y de tinción.

Al momento de la eclosión de los peces (grupo I) se observa la presencia de la aleta mediana que es un indicador de las etapas tempranas del desarrollo (Fig. 1). En el grupo

Tabla I. Características generales y cambios de la aleta caudal de salmón durante el desarrollo post-eclosional.

Carácter	Grupo A. 15 mm	Grupo B. 30mm	Grupo C. 60 mm
Características del pez	Recién eclosionado, transparente, saco vitelino grande. Se mantiene inmóvil.	Larva con saco vitelino en involución. Presenta movimientos natatorios. Pierde transparencia	La piel presenta manchas a ambos lados del cuerpo (par).
Aleta mediana	Presente	Involucionando	Ausente
Aleta caudal	Ausencia de lóbulos	Dos lóbulos simétricos	Dos lóbulos simétricos
Nro de lepidotriquiás	11±2 rayos	18±1 rayos	18±1 rayos
Longitud de las lepidotriquiás más grandes en mm	18 ±2	43 ±0,5	60 ±0,5
Longitud lepidotriquiás más cortas (mediales)	18 ±2	40 ±0,2	56±0,4
Segmentaciones	0	6	10
Bifurcaciones	No	Si	Si
Histología	Interacciones epitelio-mesénquima y formación inicial de las lepidotriquiás.	Las lepidotriquiás presentan un blastema fuertemente Alcían positivo y se envuelven por tejido osteoide, que determina su aumento en espesor.	La calcificación de hueso progresa desde la región proximal a la distal.
Características observables con técnica de Hanken & Wassersug (1981).	Transparente	El azul de Alcían tiñe los GAGs del blastema de los lepidotriquiás.	La alizarina marca la calcificación progresiva y el azul de Alcían tiñe los GAGs del blastema de los lepidotriquiás.

II esta aleta está involucionando (Fig. 2) y en el grupo III está ausente (Fig. 3).

En el grupo I la aleta caudal no ha alcanzado su forma definitiva pero ha iniciado la formación de lepidotriquias (Fig. 1). En el grupo 2, la aleta caudal comprende entre 19-20 lepidotriquias y se constituyen dos lóbulos uno dorsal y otro ventral, ambos bajo la notocorda. Los rayos de cada lóbulo crecen más rápido que los rayos que se encuentran entre los lóbulos y se forma un surco entre ellos (Fig. 2). En el grupo 3 se observa claramente la aleta bilobulada, se mantienen 19 lepidotriquias pero ahora están en proceso de calcificación además se pueden reconocer con facilidad las articulaciones y bifurcaciones (Fig. 3).

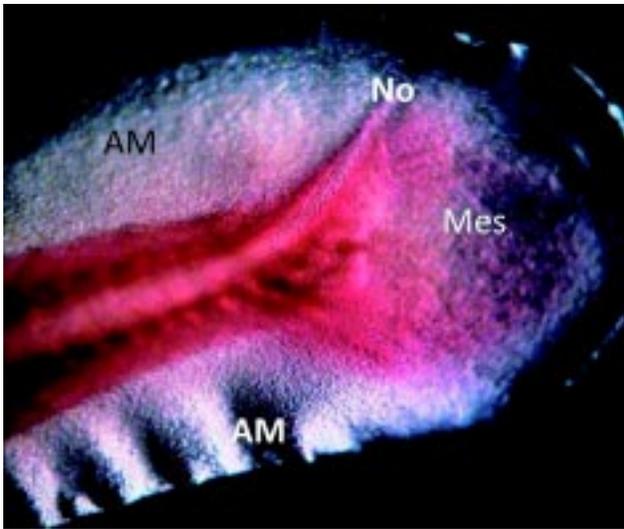


Fig. 1. Grupo 1, presencia de aleta mediana (AM), notocorda (No) mesénquima que forma los rayos bajo la notocorda (Mes). Tinción "in toto" con rojo Sirius. 50X.

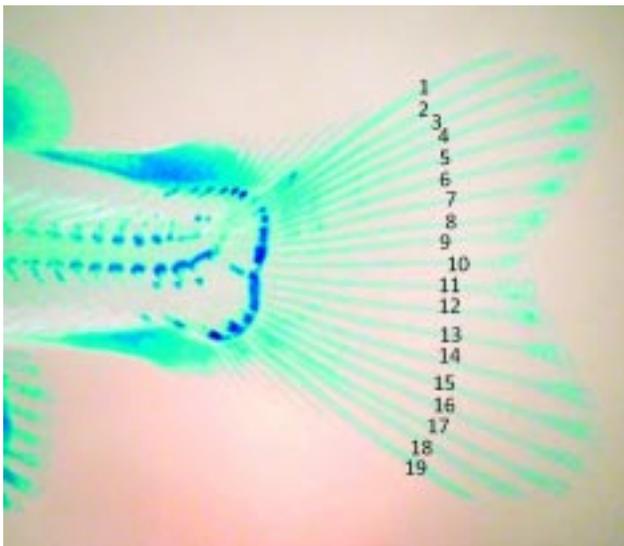


Fig. 2. Grupo 2, 19 lepidotriquias destacadas por azul de Alcían. Técnica de AAA para cartilago y hueso.

Anatomía de la aleta caudal. En el grupo I (15 mm) La aleta caudal se observa distalmente como un solevantamiento mesenquimático con formación inicial de rayos y revestido por epitelio. Estos rayos no son fácilmente detectables y no presentan segmentaciones ni bifurcaciones, tampoco se evidencian actinotriquias ni melanomacrófagos y no se reconoce lóbulos ni el surco entre lóbulos (Fig. 1) (Tabla I).

En el grupo II (30 mm) se identifican dos lóbulos que tienen un tamaño similar y están separados por un surco, En cada lóbulo se han constituido 9-10 rayos o lepidotriquias y tanto en sus extremos dorsal como ventral se ven lepidotriquias de longitud menor (Figs. 2 y 4). Las lepidotriquias son visibles con el azul de Alcían y no se tiñen con la alizarina (Fig. 4). Cada lepidotriquia esta formada por dos hemirayos simétricos y paralelos que presentan a su vez un promedio de 7 segmentos cortos separados por 6 articulaciones y conectadas una a la otra por ligamentos de colágeno. Cada rayo se bifurca en dos en la región más distal de la aleta (Figs. 2 y 4), Los interrayos permanecen transparentes y no se tiñen (Fig. 2) (Tabla I).

En el grupo III (60 mm) las lepidotriquias se han empezado a calcificar en una progresión que avanza desde proximal a distal (Figs. 3, 5 y 6). Esto es visible externamente por un color rojizo de la alizarina. La parte mas distal de las lepidotriquias se observa de color azul debido al predominio de glicosaminoglicanos. Las

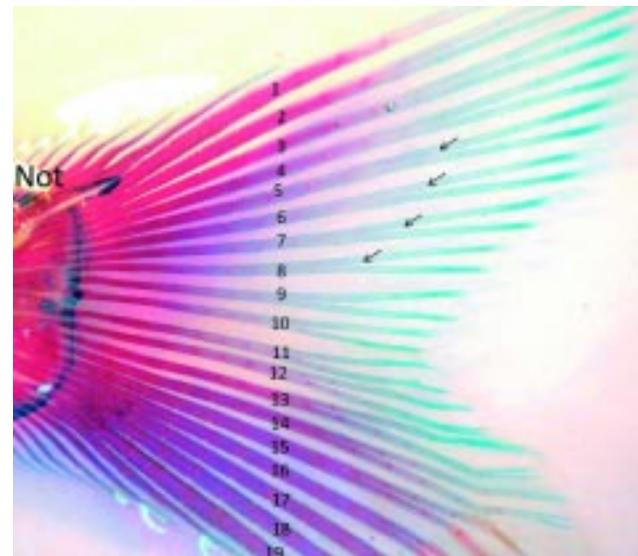


Fig. 3. Grupo 3, 19 lepidotriquias. Se identifica el avance de la osificación desde proximal a distal. Los rayos dorsales y más ventrales se encuentran más avanzados que los mediales. Se identifica además las bifurcaciones de los rayos (flechas). Técnica de AAA.

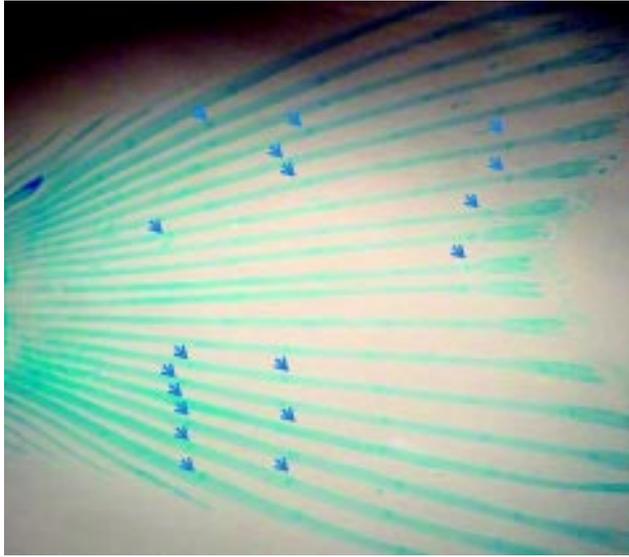


Fig. 4. Grupo 2, articulaciones (flechas) en lepidotriquias. Técnica de AA-A, 30X.

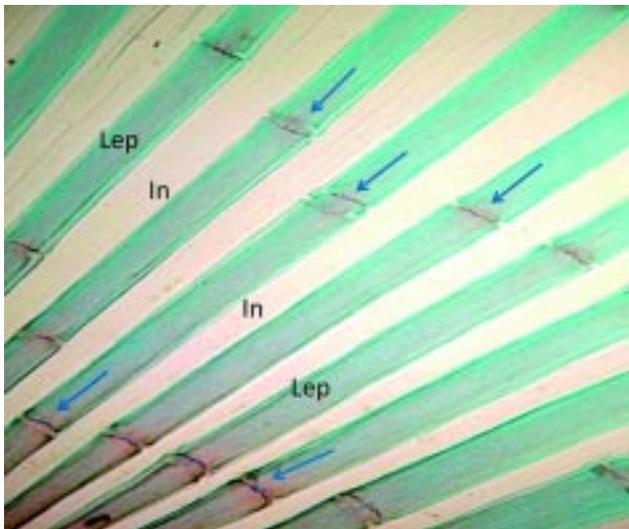


Fig. 5. Grupo 3, articulaciones (flechas) en lepidotriquias (Lep), e inter-rayos (In). Técnica de AAA 50X.

segmentaciones aumentaron a un promedio de 11 debido a que se han formado 10 articulaciones en las lepidotriquias de mayor longitud. En los extremos dorsales y ventrales se evidencian lepidotriquias de reducido tamaño inmersas en una matriz muy positiva al azul de Alcían (Fig. 6). Las bifurcaciones se observan claramente, pero las actinotriquias se observan con dificultad (Tabla I).

Histología de la aleta caudal. La aleta caudal está revestida por un epitelio de revestimiento pluriestratificado constituido por una capa de células basales, células intermedias y superficiales con muchas células calciformes ricas en GAGs. Entre el epitelio y mesénquima se evi-

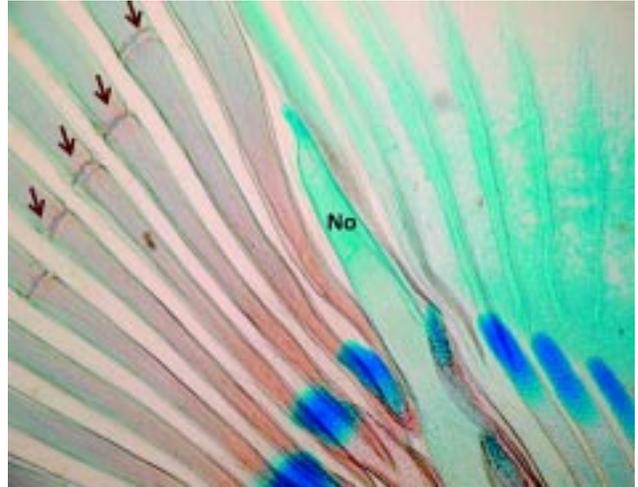


Fig. 6. Grupo 3, lepidotriquias de poco desarrollo dorsales a la notocorda (azules) y lepidotriquias propiamente tales ventrales a la notocorda (No) de color rosado que indica calcificación. Técnica de AA-A 50X.

dencia una membrana basal con colágeno I y III. Este epitelio se invagina formando columnas donde se ubicará las lepidotriquias (Fig. 7). La formación de las lepidotriquias se inicia por lo tanto en contacto con la epidermis y alcanza al interior de la dermis. En los grupos II y III, Los lepidotriquias están inmersas en un mesénquima laxo con características embrionarias (Fig. 7). En la interfase epitelio mesénquima se observa una membrana basal con resfuerzo de fibras colágenas tipo I y III y una matriz lepidotriquial formada por los escleroblastos (Fig. 7).

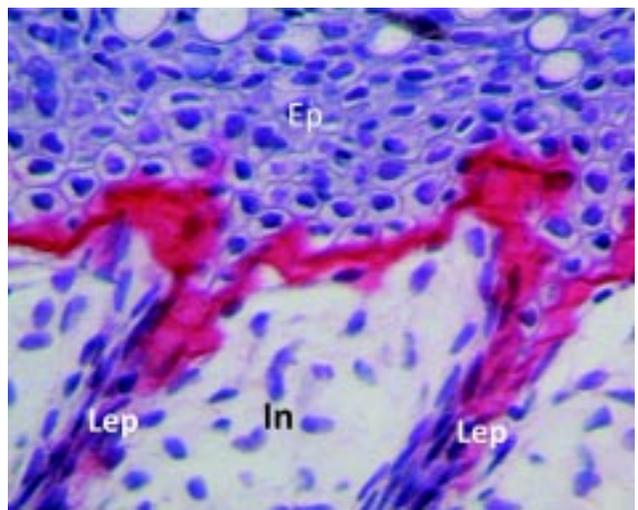


Fig. 7. Grupo 2. A) Región más distal de la aleta caudal. Se observa Epidermis (Ep) y formación inicial de lepidotriquias (Lep). En la interfase epitelio-mesénquima se observa la matriz elaborada por escleroblastos (color rojo) e interrayos (In), Técnica Rojo sirius sin polarizadores. 100X.

En el grupo III se evidencian bifurcaciones dicotómicas (Fig. 8) con muy poco colágeno tipo I (Fig. 9), en cambio en las articulaciones predomina el colágeno I (Figs. 9 y 10). El área interrayo presenta un tejido mesenquimal prácticamente sin fibras colágenas. Las lepidotriquiás tienen un núcleo interno constituido por células mesenquimales un blastema muy rico en GAGs, escasas fibras colágenas, y muchos vasos sanguíneos, lo cual está revestido por tejido óseo que forma dos hemirayos (Fig. 11), Estas lepidotriquiás se tiñen de color azul con el colorante azul de Alcían pero esto no corresponde a cartílago hialino, sino que al glicosaminoglicano del blastema que se encuentra al interior (Fig. 12). El hueso está revestido por células aplanadas y cúbicas que corresponden a los escleroblastos (Fig. 12). La calcificación de hueso ocurre lentamente desde la región proximal a la distal (Fig. 3). Los melanóforos se dispersan a través de la aleta caudal (Fig. 13).

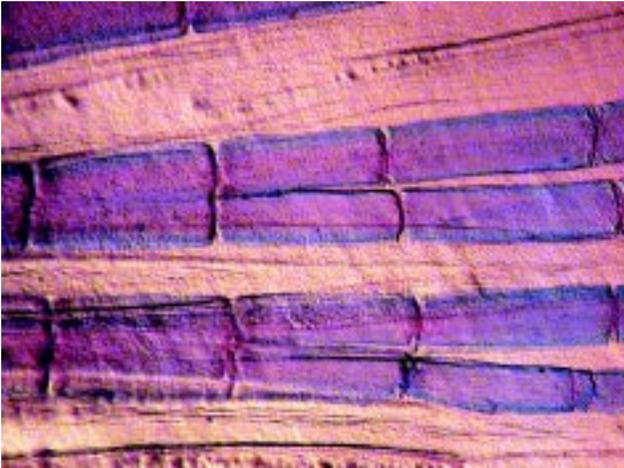


Fig. 8. Grupo 2, bifurcaciones de lepidotriquiás, Técnica de AAA 50X.

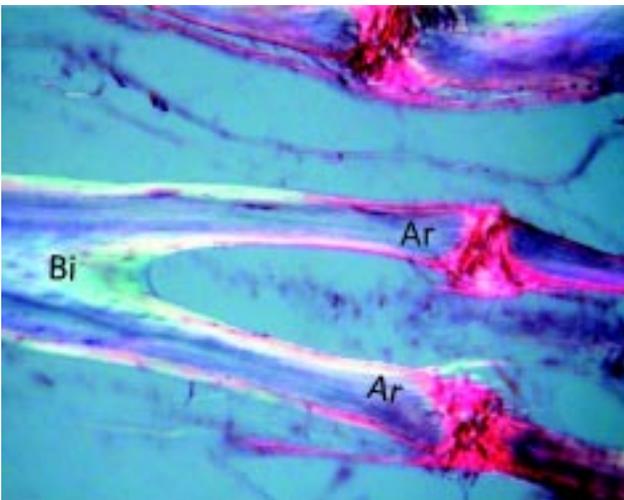


Fig. 9. Bifurcaciones (B) y articulaciones (Ar). Técnica Rojo Sirius de Junqueira. 50X.

Además de las lepidotriquiás propiamente tales se pueden observar pequeñas lepidotriquiás en las regiones más dorsales y ventrales de la aleta caudal, las cuáles no presentan bifurcaciones ni tampoco actinotriquiás (Fig. 14).

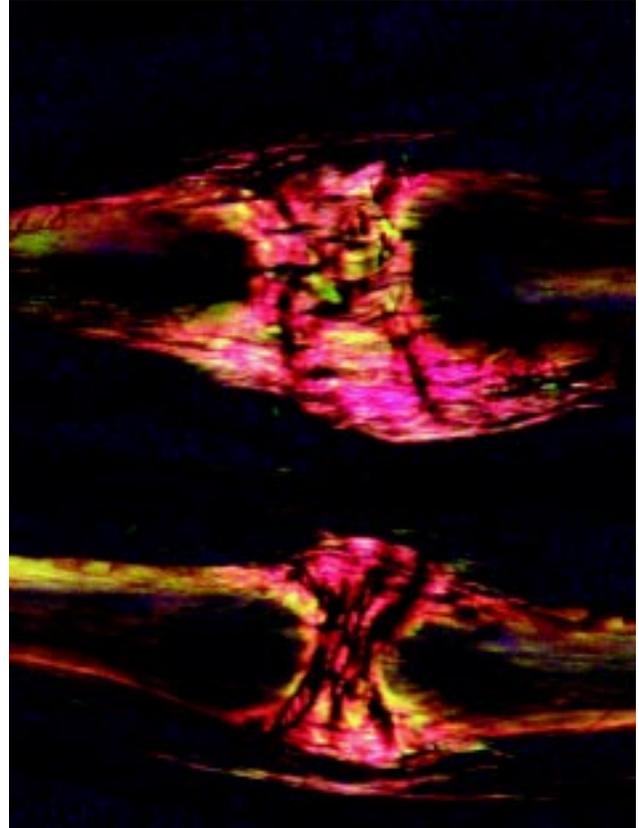


Fig. 10. Articulaciones constituidas principalmente por colágeno I. Técnica Rojo Sirius de Junqueira 400X.

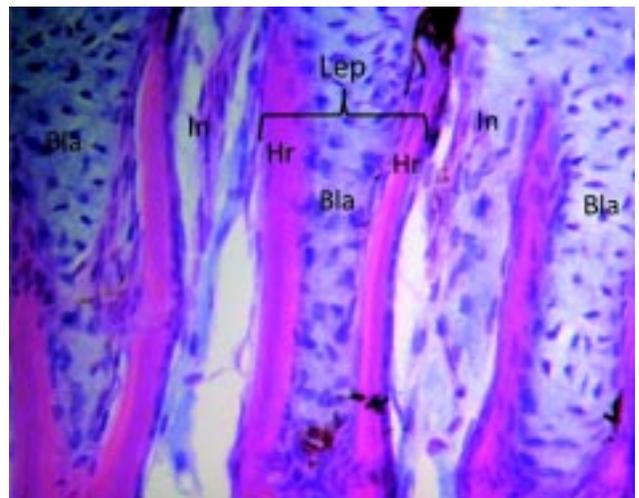


Fig. 11. Grupo 2, corte longitudinal de tres lepidotriquiás (Lep) constituido por un blastema de tejido mesenquimal que se tiñe intensamente con azul de Alcían (Bla) y dos semirayos óseos simétricos y paralelos (Hr) También se encuentra un blastema interrayo laxo con muchos vasos sanguíneos (In). Técnica H-E- azul de Alcían, 100X.

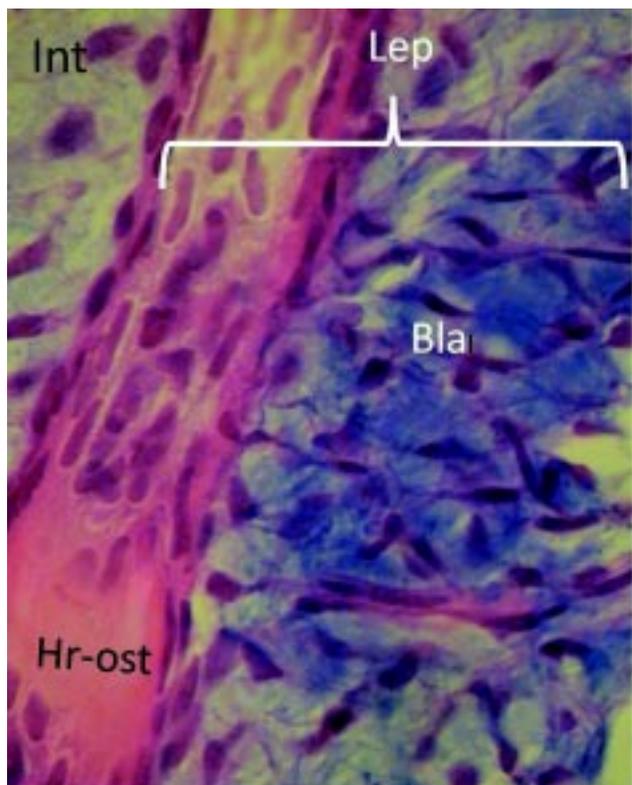


Fig. 12. Hemirayo con escleroblastos (Hr-ost), encerrando una matriz de tejido mesenquimal muy afín al azul de Alcían (Bla). Ambos constituyen una lepidotriquia (Lep). Int: blastema interrayo. Técnica H-E/azul de Alcían, 400X.

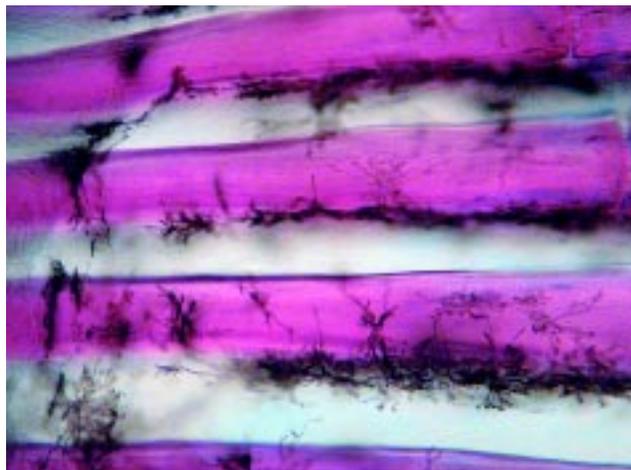


Fig. 13. Grupo 3, lepidotriquias calcificadas y revestidas con melanomacrófagos. Técnica AAA "in toto" 200X.

DISCUSIÓN

La anatomía de la aleta caudal del salmón en las tres etapas estudiadas es similar a la secuencia que se encuentra en el pez cebra (Rolland-Lagan *et al.*), sin embargo hay

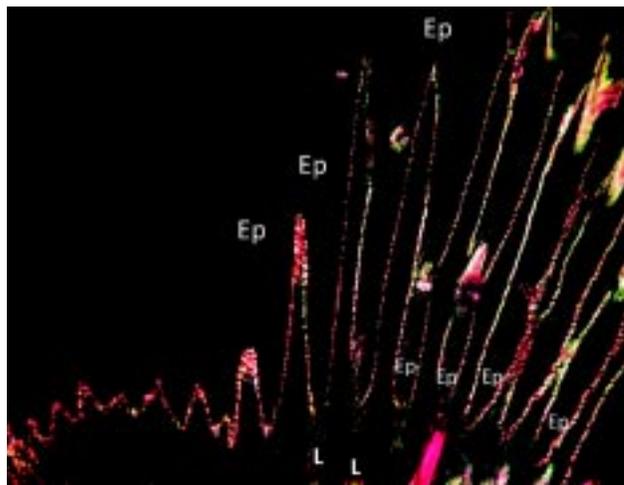


Fig. 14. Grupo 2, variaciones de tamaño de las pequeñas lepidotriquias más dorsales y las propiamente tales. En la interfase epitelio mesénquima se observa una membrana basal con resfuerzo de fibras colágenas I y III. (50X) Rojo Sirius.

importantes diferencias cronológicas entre ambas especies. Los segmentos son mas largos dentro de un rayo en las posiciones proximales que en posiciones distales y los segmentos son mas largos y numerosos en las lepidotriquias que componen los lóbulos comparados con aquellos que se encuentran en el surco interlobar, esto es similar a lo observado en pez cebra por Iovine & Johnson (2000).

La piel que reviste la aleta caudal del alevín de salmón está constituida por epidermis de epitelio estratificado y dermis constituida por tejido con características mesenquimales. El análisis morfológico nos permite describir que existe una relación entre la capa basal de la epidermis y la formación de las lepidotriquias. Esto está de acuerdo con los estudios sobre regeneración de la epidermis en pez cebra y de carpa adultos realizadas por Akimenko *et al.* (1995, 2003) y Böckelmann *et al.* y que indican que la epidermis tiene un papel fundamental en el proceso de formación de lepidotriquias.

Debido a que la piel de los peces es vital como defensa frente al ambiente externo (Quilhac & Sire, 1999) el tiempo de regeneración de la piel debe ser muy rápido para mantener la protección frente a hongos, bacterias y protozoos. La presencia de esta capa epidérmica es importante con el fin de estimular la regeneración de otras estructuras perdidas de la aleta (Becerra *et al.*, 1996; Bechara *et al.*, 2000, 2003; Böckelmann & Bechara, 2004). Internamente se observan 19 rayos elongados de origen dérmico que corren de proximal a distal en la aleta caudal, esto es diferente a lo descrito por Akimenko *et al.* (2003) para pez cebra que reporta un promedio de 15–18 lepidotriquias. Cada

lepidotrichia se compone de dos hemirayos opuestos y concavos con tejido mesenquimático intra-rayo central y está de acuerdo a lo observado por Montes *et al.* (1982) en el pez adulto. Con azul de Alcian se reconoce los glicosaminoglicanos presentes en el mesénquima en todas las regiones del blastema, sin embargo, el blastema más periférico se relaciona con células formadoras de lepidotriquiás. Los escleroblastos se encuentran en los compartimentos laterales donde ellos secretan directamente matriz ósea, esto es similar a lo observado por Santamaria *et al.* (1992). Las articulaciones consisten en huesos de extremos redondeados que se enfrentan entre sí. El compartimento mesenquimal sigue siendo continuo y la articulación física se produce sólo en la matriz ósea. Esto es consistente con la caracterización previa de las articulaciones como "fibroso" (Borday *et al.*, 2001), y con las definiciones que dicen que las articulaciones están conectadas por tejido conectivo (Iovine, 2007). En este estudio no se observaron con facilidad las espículas fusiformes llamados actinotriquiás. Esto es diferente a lo observado por (Böckelmann & Bechara, 2009) quienes observaron que después de la amputación de la cola son estas estructuras las que muestran una capacidad regenerativa extremadamente rápida

Bechara *et al.* (2003) observaron que la aspirina, un antiinflamatorio no esterooidal inhibe la formación de actinotrichia, y esto sugiere que su inhibición se puede deber a que la aspirina probablemente interfiere con la vía de señales Sonic hedgehog (Shh). Böckelmann & Bechara (2009) observaron que durante el proceso de regeneración de actinotrichia, naproxeno, no interfiere con la síntesis de actinotrichia durante el proceso regenerativo de la aleta caudal. Esto puede ocurrir porque naproxeno no influye en

la expresión de genes requeridos para el proceso de regeneración, tales como Shh el cual está involucrado en la formación de actinotrichia. El blastema inter-rayos es laxo, también tiene apariencia mesenquimal y muchos vasos sanguíneos. similar a lo que ocurre en pez cebra (*Danio rerio* Hamilton-Buchanan). Murciano *et al.* (2002, 2007) han presentado evidencia que sugiere que el blastema interrayo es necesario para una bifurcación adecuada de cada rayo durante la regeneración. El tejido circundante y la epidermis interrayo pueden modular la longitud del rayo.

El grupo A, la aleta caudal está poco desarrollada, las lepidotriquiás son del mismo tamaño, por lo tanto no se han constituido los lóbulos, esto se relaciona con el estudio de Hernández *et al.* (2013), que indica que no hay movimientos natatorios de los peces en esta fase post-eclosional debido a que durante esta época los alevines con saco vitelino, permanecen en el fondo del tanque. Según estos autores al momento de la eclosión, el sistema nervioso está muy indiferenciado, y durante las primeras semanas de vida del alevín ocurre la diferenciación de las neuronas y neurogénesis (Hernández & Rojas, 2013). En el grupo B, las lepidotriquiás han crecido en forma diferente y se constituyen dos lóbulos de similar tamaño. Cuando quedan muy pocos nutrientes en el saco vitelino, los peces se elevan a la superficie y se adhieren a las plantas. En el grupo C las lepidotriquiás han crecido en longitud y se puede reconocer los segmentos, las bifurcaciones y el inicio de la calcificación. Los peces nadan con facilidad. Este estudio permite un mayor conocimiento de la histogénesis normal de la aleta caudal en fase de alevinaje facilitando el diagnóstico de patologías y aporta información para estudios comparativos entre la ontogenia de la aleta caudal y la regeneración después de la amputación total de la cola en salmones.

ROJAS, M.; PELLÓN, M. & DEL SOL, M. Salmon caudal fin development (*Salmo salar*). *Int. J. Morphol.*, 33(2):514-521, 2015.

SUMMARY: Caudal fin pathologies and traumas can affect swimming, impede food and exhaust efficiency, and also increase susceptibility to bacterial and fungal infections. Adult salmon can regenerate their fin quickly and completely if it is amputated. However, yolk sac fry expressing anatomical defects in the caudal fin have been reported in southern Chile and are associated to a high mortality rate where regeneration does not occur. There are many studies on adult salmon but this description does not match the morphology of the juvenile phase. We describe the anatomy and histology of the caudal fin in salmon 15mm, 30 mm and 60 mm to facilitate the early diagnosis of diseases of the caudal fin. We worked with 60 salmon divided into three groups of 20 in steps of 15, 30 and 60 mm. 10 salmon from each group were processed with Hanken & Wassersug anatomical techniques. Another 10 fry from each group were processed using H&E/Alcian blue pH 2.5 techniques: for glycosaminoglycans and technical histochemistry Picrosirius Junqueira for collagen I and III. Upon hatching of fish (group 1) the caudal fin has no definitive form but has commenced training ray or lepidotriquiás. In group 2, the caudal fin comprises from 19 to 20 lepidotriquiás and two lobes one dorsal and one ventral, both are constituted under the notochord. Each lobe ray grows faster than the rays that lie between the lobes and a groove is formed between them. In group 3 clearly shows the bilobed flap, 19 lepidotriquiás that are now in the process of calcification are maintained. Each lepidotriquiá grows distally by forming joints and segments. In group 2 an average of 4–5 lepidotriquiá joints were recorded and in group 3 there was an increase at 6–10 joints. This description of normal fry flap facilitates comparative study of the deformed fin.

KEY WORDS: Development; Caudal fin; Lepidotrichia; Juvenile salmon; *Salmo salar*.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akimenko, M. A.; Johnson, S. L.; Westerfield, M. & Ekker, M. Differential induction of four *msx* homeobox genes during fin development and regeneration in zebrafish. *Development*, 121(2):347-57, 1995.
- Akimenko, M. A.; Marí-Beffa, M.; Becerra, J. & Géraudie, J. Old questions, new tools, and some answers to the mystery of fin regeneration. *Dev. Dyn.*, 226(2):190-201, 2003.
- Becerra, J.; Montes, G. S.; Bexiga, S. R. & Junqueira, L. C. Structure of the tail fin in teleosts. *Cell Tissue Res.*, 230(1):127-37, 1983.
- Becerra, J.; Junqueira, L. C.; Bechara, I. J. & Montes, G. S. Regeneration of fin rays in teleosts: a histochemical, radioautographic, and ultrastructural study. *Arch. Histol. Cytol.*, 59(1):15-35, 1996.
- Bechara, I. J.; Joazeiro, P. P.; Marí-Beffa, M.; Becerra, J. & Montes, G. S. Collagen-affecting drugs impair regeneration of teleost tail fins. *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.*, 32(2):273-80, 2000.
- Bechara, I. J.; Böckelmann, P. K.; Montes, G. S. & Cruz-Höfling, M. A. Inhibition of caudal fin actinotrichia regeneration by acetylsalicylic acid (aspirin) in teleosts. *Braz. J. Morphol. Sci.*, 20(2):67-74, 2003.
- Böckelmann, P. K. & Bechara, I. J. Effect of naproxen on tail fin regeneration in teleost. *J. Submicrosc. Cytol. Pathol.*, 36(1):55-64, 2004.
- Böckelmann, P. K. & Bechara, I. J. The regeneration of the tail fin actinotrichia of carp (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758) under the action of naproxen. *Braz. J. Biol.*, 69(4):1165-72, 2009.
- Böckelmann, P. K.; Ochandío, B. S. & Bechara, I. J. Histological study of the dynamics in epidermis regeneration of the carp tail fin (*Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758). *Braz. J. Biol.*, 70(1):217-23, 2010.
- Borday, V.; Thaëron, C.; Avaron, F.; Brulfert, A.; Casane, D.; Laurenti, P. & Géraudie, J. *evx1* transcription in bony fin rays segment boundaries leads to a reiterated pattern during zebrafish fin development and regeneration. *Dev. Dyn.*, 220(2):91-8, 2001.
- Hanken, J. & Wassersug, R. The visible skeleton. A new double-stain technique reveals the native of the 'hard' tissues. *Funct. Photogr.*, 16:22-6, 1981.
- Hernández, H. & Rojas, M. Development of Spinal Cord of the Salmon (*Salmo salar*) during the period post eclosional. *Int. J. Morphol.*, 31(1):172-6, 2013.
- Iovine, M. K. Conserved mechanisms regulate outgrowth in zebrafish fins. *Nat. Chem. Biol.*, 3(10):613-8, 2007.
- Iovine, M. K. & Johnson, S. L. Genetic analysis of isometric growth control mechanisms in the zebrafish caudal fin. *Genetics*, 155(3):1321-9, 2000.
- Junqueira, L. C.; Bignolas, G. & Brentani, R. R. Picrosirius staining plus polarization microscopy, a specific method for collagen detection in tissue sections. *Histochem. J.*, 11(4):447-55, 1979.
- Marí-Beffa, M.; Palmqvist, P.; Marín-Girón, F.; Montes, G. S. & Becerra, J. Morphometric study of the regeneration of individual rays in teleost tail fins. *J. Anat.*, 195(Pt. 3):393-405, 1999.
- Marí-Beffa, M. & Murciano, C. Dermal skeleton morphogenesis in zebrafish fins. *Dev. Dyn.*, 239(11):2779-94, 2010.
- Montes, G. S.; Becerra, J.; Toledo, O. M.; Gordilho, M. A. & Junqueira, L. C. Fine structure and histochemistry of the tail fin ray in teleosts. *Histochemistry*, 75(3):363-76, 1982.
- Murciano, C.; Fernández, T. D.; Durán, I.; Maseda, D.; Ruiz-Sánchez, J.; Becerra, J.; Akimenko, M. A. & Marí-Beffa, M. Ray-interray interactions during fin regeneration of *Danio rerio*. *Dev. Biol.*, 252(2):214-24, 2002.
- Murciano, C.; Pérez-Claros, J.; Smith, A.; Avaron, F.; Fernández, T. D.; Durán, I.; Ruiz-Sánchez, J.; García, F.; Becerra, J.; Akimenko, M. A. & Marí-Beffa, M. Position dependence of hemiray morphogenesis during tail fin regeneration in *Danio rerio*. *Dev. Biol.*, 312(1):272-83, 2007.
- Quilhac, A. & Sire, J. Y. Spreading, proliferation, and differentiation of the epidermis after wounding a cichlid fish, *Hemichromis bimaculatus*. *Anat. Rec.*, 254(3):435-51, 1999.
- Rolland-Lagan, A. G.; Paquette, M.; Tweedle, V. & Akimenko, M. A. Morphogen-based simulation model of ray growth and joint patterning during fin development and regeneration. *Development*, 139(6):1188-97, 2012.
- Santamaría, J. A.; Marí-Beffa, M. & Becerra, J. Interactions of the lepidotrichial matrix components during tail fin regeneration in teleosts. *Differentiation*, 49(3):143-50, 1992.
- Stoick-Cooper, C. L.; Moon, R. T. & Weidinger, G. Advances in signaling in vertebrate regeneration as a prelude to regenerative medicine. *Genes Dev.*, 21(11):1292-315, 2007.

Dirección para Correspondencia:
Mariana Rojas Rauco
Programa de Anatomía y Biología del Desarrollo
Universidad de Chile
Independencia 1027
Santiago
CHILE

Email: mrojas@med.uchile.cl

Recibido : 11-01-2015

Aceptado: 27-03-2015