

Evolución morfológica del aparato digestivo de postlarvas y prejuveniles de Prochilodus lineatus (Val., 1847) (Pisces, Curimatidae) y su relación con la dieta (1)

Liliana M. Rossi (2)

RESUMEN

El sábalo (Prochilodus lineatus), una de las especies más importantes de la ictiofauna Paraná-Platense, es detritívoro en su estado adulto. En este trabajo se analiza la dieta de postlarvas y prejuveniles de sábalo, obtenidos en el río Salado (Santo Tomé, Argentina), y se la relaciona con los cambios producidos en la dentición y la morfología del tubo digestivo.

Cuando inician su alimentación externa las postlarvas son zooplancófagas, siendo los cladóceros la presa más importante en número y frecuencia de ingestión. El intestino es un tubo simple y corto, y los dientes orales y faríngeos son cónicos y se insertan sobre huesos.

Con el crecimiento se produce un cambio en la dieta: disminuye el número de microcrustáceos ingeridos y predominan las algas, rotíferos, protozoos y detritus. El tubo digestivo se alarga y adquiere la configuración del adulto, los dientes orales son espatulados y se disponen sobre los labios y los faríngeos inferiores son reabsorbidos. Las modificaciones del aparato filtrador branquial favorecen la retención de partículas pequeñas.

PALABRAS CLAVES: Peces — Curimatidae — Aparato digestivo — Morfología — Dieta — América del Sur.

ABSTRACT

MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF THE DIGESTIVE TRACT OF POSTLARVAE AND PREJUVENILES OF *PROCHILODUS LINEATUS* (VAL., 1847) (PISCES, CURIMATIDAE) AND ITS RELATION TO DIET

The «sábalo» (Prochilodus lineatus), is one of the most important species of the Paraná-Platense ichthyofauna. The adults are detritivore. The present work deals with the diet of postlarvae and juveniles of «sábalo» caught in the Salado River (Santo Tomé, Argentina) and its relation to the changes in the dentition and in the morphology of the digestive tract.

Postlarvae are zooplanktivorous when external feeding begins. At the time, cladocerans are the main prey in number and occurrence. In this stage the gut is a straight short tube; the oral and pharyngeal teeth are conical and attached to the bones.

As the fish grows, the diet changes. In juveniles the crustaceans decrease in number and algae, rotifers, protozoa and detritus become dominant. The digestive tract increases in length, the convolutions become more compli-

(1) Trabajo financiado por subsidio PID n° 3-0093800/88, Conicet.

(2) Instituto Nacional de Limnología (Conicet), José Maciá 1933, 3016 Santo Tomé. República Argentina.

ated and show the adult morphology. The oral teeth are spatulate and attached only to soft tissues of the lips. The lower pharyngeal teeth disappear. The changes in the filtering apparatus allow the retention of small particles.

KEY WORDS : Fishes — Curimatidae — Digestive Tract — Morphology — Diet — South America.

RÉSUMÉ

ÉVOLUTION MORPHOLOGIQUE DE L'APPAREIL DIGESTIF DES POST-LARVES ET PRÉJUVÉNILES DE *PROCHILODUS LINEATUS* (VAL., 1847) (PISCES, CURIMATIDAE); RELATION AVEC LE RÉGIME ALIMENTAIRE

Le « sábaló » (*Prochilodus lineatus*) est une des espèces les plus importantes de poissons du Paraná. Le régime alimentaire est détritivore chez l'adulte.

Cet article présente l'analyse du régime alimentaire des post-larves et préjuvéniles de *Prochilodus lineatus* capturés dans la rivière Salado (Santo Tomé, Argentina) et sa relation avec les changements dans la dentition et la morphologie de l'appareil digestif intervenant au cours de la croissance.

Au stade de post-larves, l'espèce est planctophage, les Cladocères étant la nourriture la plus importante en nombre et en occurrence. L'intestin est un tube simple et court et les dents orales et du pharynx sont coniques et insérées sur les os.

Le régime change avec la croissance : moins de microcrustacés et plus d'algues, de Rotifères, de Protozoaires et de détritus. L'appareil digestif s'allonge et présente la conformation de l'adulte ; les dents orales sont spatulées et fixées sur les lèvres et les dents pharyngiennes inférieures sont reabsorbées.

Les modifications dans l'appareil de filtration permettent la rétention de particules de petite taille.

MOTS CLÉS : Poissons — Curimatidae — Appareil digestif — Morphologie — Régime alimentaire — Amérique du Sud.

INTRODUCCIÓN

El estudio de la ecología trófica de una especie de pez es de fundamental importancia para el conocimiento de su biología. Una investigación integral de los hábitos alimentarios debe incluir consideraciones sobre la morfología funcional de las mandíbulas y el tubo digestivo (WEATHERLEY y GILL, 1987).

Prochilodus lineatus es una de las especies más importantes de la ictiofauna Parano-Platense por su número y biomasa (BONETTO *et al.*, 1969; BONETTO *et al.*, 1970; BONETTO *et al.*, 1971; OLDANI y OLIVEROS, 1984). Existen numerosos antecedentes sobre su alimentación y las características de su tracto digestivo en sus etapas juvenil y adulta, cuando su régimen es detritívoro y las estructuras branquiales y dentarias evidencian una notable especialización para este tipo de dieta (ANGELESCU y GNERI, 1949; GNERI y ANGELESCU, 1957; EMILIANI y BRANDI, 1971; OLIVEROS y OCCHI, 1972; BOWEN, 1983; BOWEN *et al.*, 1984; DOMITROVIC, 1983; DOMITROVIC y MOREIRA, 1984). Sin embargo, son escasos los trabajos referidos al estudio de estos aspectos en larvas y prejuveniles (BACHMANN, 1953; OLIVEROS y OCCHI, 1972).

El objetivo de este trabajo es analizar los cambios que se producen en la composición de la dieta, la

dentición y la morfología del tubo digestivo del sábaló, durante sus primeros estadios de vida.

MATERIAL Y MÉTODOS

Los peces fueron obtenidos en el río Salado (ribera derecha) frente al Instituto Nacional de Limnología (31° 40' S-60° 45' W). Se realizaron dos muestreos diarios a distintas horas, entre las 09.00 y las 18.00, durante enero y febrero de 1988.

Las capturas se efectuaron con una red de ictio-plancton en forma de cono, con una boca de 25 cm de diámetro y una malla de 0,5 mm de abertura, que se arrastró cuatro metros hacia la ribera en aguas superficiales (0,50 m de profundidad) y próximas a la vegetación marginal, compuesta principalmente por *Eichhornia crassipes*.

La fijación de los peces se realizó con formaldehído neutro al 5 % inmediatamente después de su captura.

Para su estudio se tomaron al azar de cada muestra hasta diez sábalos cuando fue posible, por lo que en total se analizaron 198 individuos cuyas longitudes totales estuvieron comprendidas entre 6,8 y 33,3 mm.

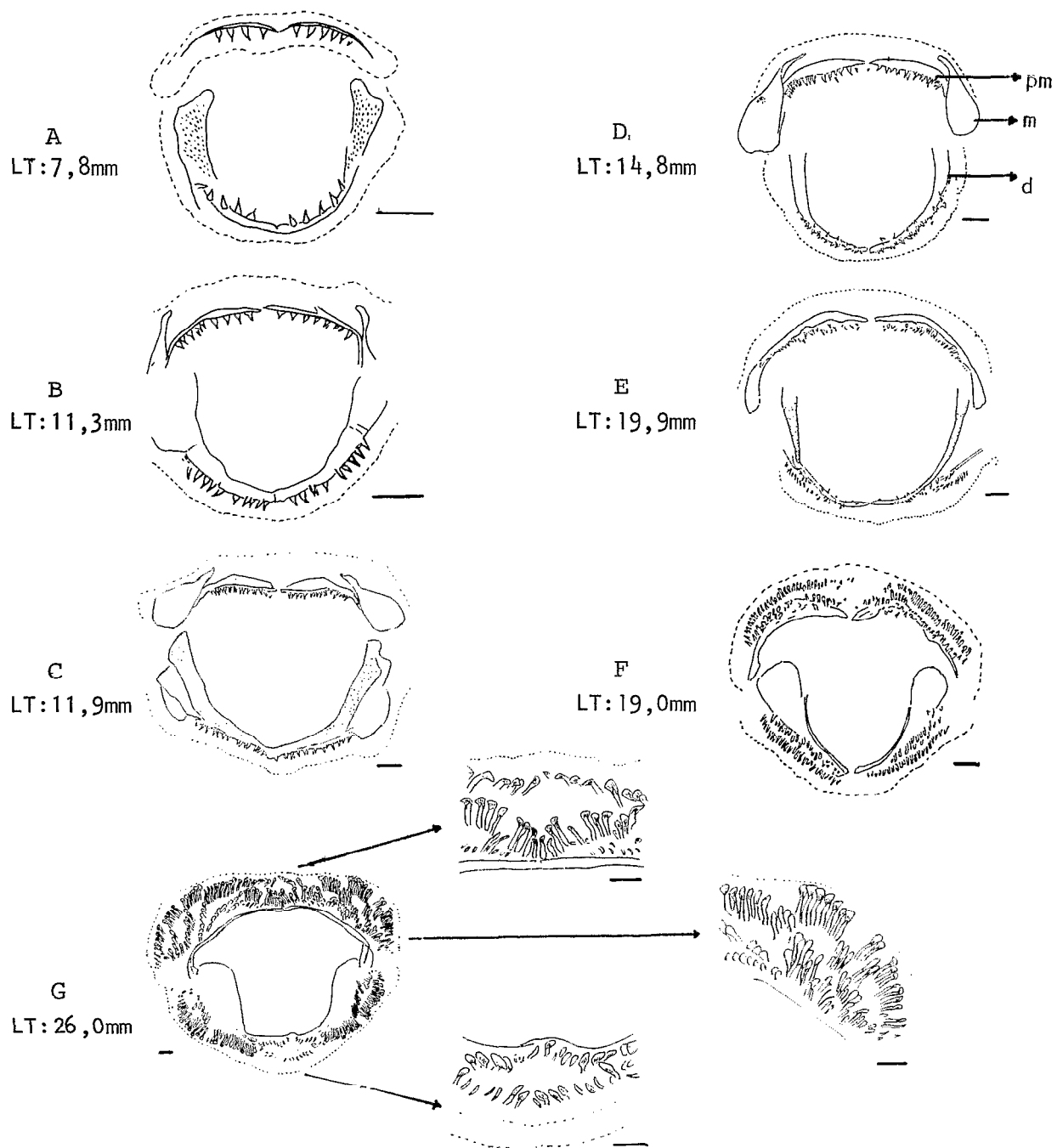


FIG. 1. — Desarrollo de la dentición oral en *Prochilodus lineatus*. pm : premaxilar; m : maxilar; d : dentario. ---- borde de los labios; LT : Longitud total del pez. Escala (barra) = 0,2 mm.
 Developmental sequence of the oral dentition in *Prochilodus lineatus*. pm : premaxilla; m : maxilla; d : dentary. ---- rim of lips. LT : total length of the fish. Scales (bars) depict 0.2 mm.

En la denominación de los distintos estados de desarrollo se siguió el criterio de Muñiz Saavedra (com. per.) que considera : larva vitelina : individuos con saco vitelino y sin alimentación externa ; post-larva : cuando comienza la alimentación externa ; prejuvenil : a partir de la aparición de los radios de las aletas impares y la flexión de la notocorda y juvenil : cuando el complemento de los radios es igual al del adulto.

Para la observación de las estructuras dentarias, las branquictenias y el tubo digestivo se utilizaron 30 ejemplares a los que luego de extraerles el intestino, se los clarificó con HOK y tiñó con alizarina, según la técnica de DAVIS y GORE (1947) y en parte HOLLISTER (1934). El recuento de los dientes orales se hizo sobre las hemimandíbulas superior e inferior izquierdas.

En la confección de los dibujos se utilizó una cuadrícula ocular montada en microscopio binocular.

El coeficiente intestinal se calculó como la relación entre la longitud del tubo digestivo (desde el esófago hasta el ano) y la longitud estándar del pez.

Para el estudio de la ingesta se realizó el análisis individual de cada intestino. En postlarvas con tubo digestivo no diferenciado se analizó el contenido total y en los individuos más desarrollados se estudió sólo el contenido estomacal. Los ítems hallados en cada caso fueron identificados y contados. Se calcularon luego los porcentajes de numerosidad y frecuencia de ingestión. El coeficiente de vacuidad (Albertini-Berhaut, 1974), se calculó como $NV/NE \times 100$, donde NV = número de intestinos vacíos y NE = número de intestinos analizados.

RESULTADOS

Estructuras dentarias

DIENTES ORALES

Al comenzar su alimentación externa las postlarvas poseen dientes cónicos que se insertan sobre los huesos. Inicialmente, sobre el premaxilar y el dentario de cada hemimandíbula, se disponen cinco dientes en una sola hilera (fig. 1.A) y posteriormente con el desarrollo su número aumenta (fig. 1.B-D), habiéndose observado en un ejemplar de 12,9 mm de longitud total catorce dientes sobre cada hemimandíbula, dispuestos en dos hileras irregulares.

En una segunda etapa los dientes se disponen sobre los huesos y fuera de ellos (fig. 1.E). Escasos dientes cónicos permanecen implantados sobre el borde interno de los huesos, y numerosos dientes agudos y con una corona de mayor tamaño, se ubican sobre los labios en 3 hileras, siendo la anterior funcional.

En una etapa posterior, en la que ninguno de los dientes presenta inserción ósea, pueden observarse dientes ligeramente espatulados que se disponen muy próximos al borde de los labios y pequeños dientes agudos que se insinúan cerca de la línea media del maxilar superior y que darán origen a la hilera accesoria (fig. 1.F).

En individuos con tallas superiores a los 26 mm se presentan los característicos dientes espatulados descritos por MAGO LECCIA (1972) y ROBERTS (1973) para el género *Prochilodus*. Su disposición es seme-

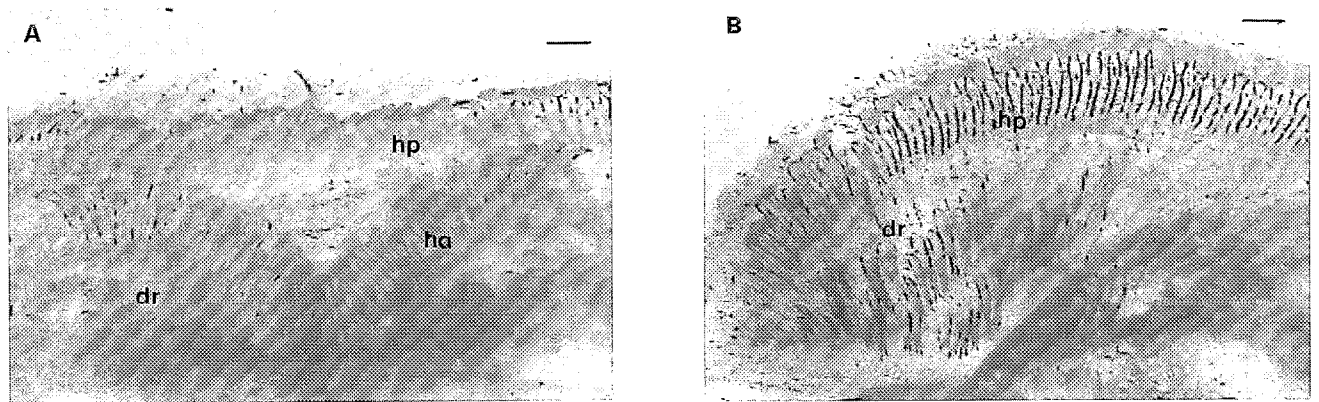


FIG. 2. — Estructuras dentarias en *P. lineatus*. LT : 33,3 mm.

A : detalle de la hemimandíbula superior derecha ; B : detalle de la zona central de la mandíbula superior ; hp : hilera principal (funcionales) ; ha : hilera accesoria (funcionales) ; dr : dientes de reemplazo. Escala (barra) = 100 μ .

Teeth of prejuvenile of P. lineatus. TL : 33.3 mm.

A : detail of the upper right hemimandible ; B : detail of the central zone of upper mandible ; hp : teeth of the main row (functional) ; ha : teeth of the secondary row (functional) ; dr : replacement teeth. Scales (bars) depict 100 μ .

jante a la mencionada para juveniles y adultos por ANGELESCU y GNERI (1949) y OLIVEROS y OCCHI (1972), ubicándose en una hilera principal (anterior) y una accesoria (posterior) que presenta forma de V con abertura y vértice sobre la línea media (fig. 1.G y fig. 2). Pueden distinguirse además numerosos dientes de recambio.

DIENTES FARÍNGEOS

Estos dientes son cónicos e inicialmente se observan en las caras superior e inferior de la faringe posterior.

Los dientes faríngeos superiores forman dos placas dentigeras (fig. 3.A) que se ubican a ambos lados de la línea media y se insertan en huesos faríngeos articulados con los epibranchiales del cuarto arco branquial. Se dirigen hacia atrás y su número aumenta con la talla, habiéndose observado en prejuveniles de 30 mm de longitud total 21 dientes en cada placa (fig. 3.C).

Los dientes faríngeos inferiores se ubican sobre el borde interno del quinto ceratobranquial (fig. 3.B). A medida que su número aumenta se forman dos placas que crecen en sentido posterior y alcanzan su máximo desarrollo en sábalos de 24 mm que presentan 9 dientes orientados hacia atrás, en cada ceratobranquial. Comienza luego su reabsorción, la que se completa alrededor de los 32 mm de longitud (fig. 3.D).

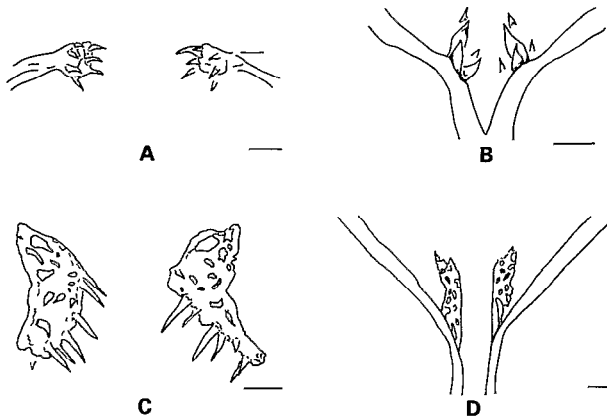


FIG. 3. — Dientes faríngeos de *P. lineatus*.

A : dientes superiores. LT : 11,3 mm ; B : dientes inferiores. LT : 11,3 mm ; C : dientes superiores. LT : 25,4 mm ; D : dientes inferiores (reabsorbidos). LT : 32,0 mm ; Escalas (barras) = 100 μ .

Pharyngeal teeth of P. lineatus.

A : upper teeth. TL : 11.3 mm ; B : lower teeth. TL : 11.3 mm ; C : upper teeth. TL : 25.4 mm ; D : lower teeth (reabsorbed). TL : 32.0 mm ; Scales (bars) depict 100 μ .

BRANQUICTENIAS

Las variaciones morfológicas del aparato filtrador branquial durante la ontogenia y a partir de ejemplares de 13 mm de longitud a la furca, han sido descritas por OLIVEROS y OCCHI (1972). En nuestros ejemplares se observaron en la cara externa del primer arco branquial las formaciones que estos autores denominan «procesos digitiformes». Inicialmente estos presentan forma de mamelones y luego, alrededor de los 25 mm de longitud total, adquieren aspecto lobulado hallándose en su base pequeños denticulos que con el crecimiento forman 2 placas rectangulares. En individuos de esta misma longitud y en la cara interna se encuentran pliegues blandos cubiertos de mamelones.

Morfología del tubo digestivo

En la figura 4 se muestra el desarrollo morfológico del tubo digestivo de *P. lineatus* durante el crecimiento.

Cuando las postlarvas inician su alimentación externa, el tracto digestivo presenta la forma de un tubo simple, ensanchado en su parte media (fig. 4.A-D).

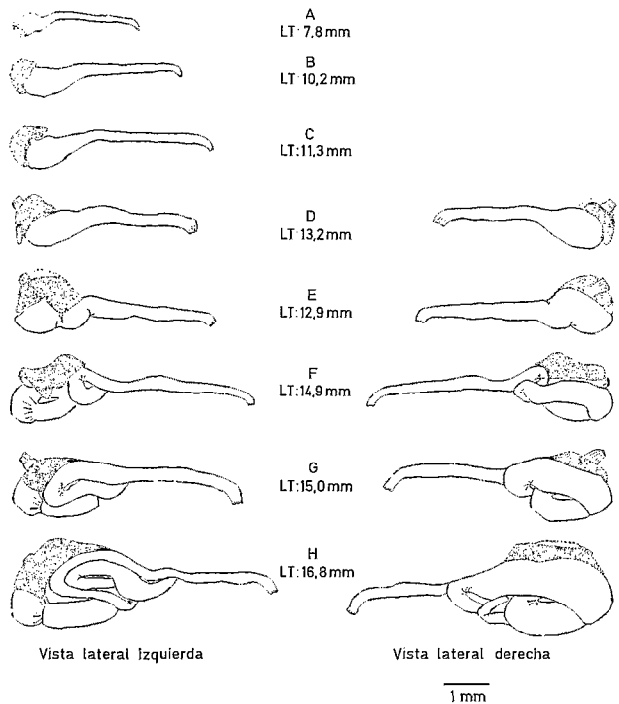


FIG. 4. — Desarrollo morfológico del tubo digestivo de *P. lineatus*. LT : Longitud total del pez. *Developmental sequence of the alimentary tract in P. lineatus.* LT : Total length of the fish.

Con el aumento de talla, el intestino aumenta en longitud y cuando los individuos alcanzan los 13 mm de longitud total, se inicia el plegamiento pudiéndose observar una incipiente flexión (fig. 4.E). Alrededor de los 15 mm se distingue un aumento de grosor en la capa muscular de la porción pilórica del estómago y el intestino presenta 3 codos de inflexión (fig. 4.F y G). El aumento en longitud del tracto digestivo se produce rápidamente desde los 16,8 mm (longitud total), con cuatro codos de inflexión (fig. 4.H) hasta los 20 mm, en donde su número es igual al del adulto (con cinco curvas dobles y una simple). En los individuos de esta talla se distinguen pequeños ciegos intestinales que desembocan en la cámara pilórica.

Los coeficientes intestinales demuestran la magnitud del incremento en longitud producido durante estas etapas (fig. 5).

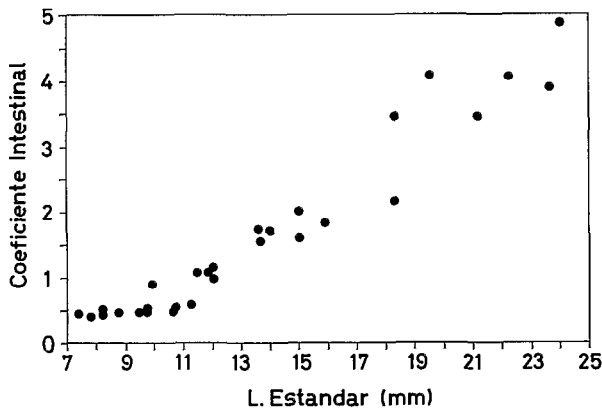


FIG. 5. — Relación entre el coeficiente intestinal y la longitud estandar en postlarvas y prejuveniles de *P. lineatus*.
Relationship between gut coefficient and fish standard length for postlarvae and prejuveniles of *P. lineatus*.

Composición de la dieta

El inicio de la alimentación se observó a partir de los 7,5 mm de longitud total. El espectro trófico se detalla a continuación :

Algae

Cyanophyceae : *Anabaena*, *Nostoc*

Chlorophyceae : *Ankistrodesmus*, *Chlamydomonas*, *Oocystis*,
Pediastrum, *Scenedesmus*, *Tetraspora*,
Tetrastrum

Zygothyceae : *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrum*, *Staurastrum*

Euglenophyceae : *Euglena*, *Lepocinclis*, *Phacus*, *Trachelomonas*

Diatomophyceae : *Cyclotella*, *Melosira*, *Navicula*, *Surirella*,
pennales no identificadas

Dinophyceae : *Peridinium*

Fungi

Protozoa

Arcellidae : *Arcella*

Diffugiidae : *Diffugia*, *D. pleustonica*

Rotifera

Bdelloidea

Ploima

Brachionidae : *Brachionus*, *B. caudatus*, *Keratella*, *K. cochlearis*, *K. tropica*, *Lepadella*, *Platylas*,
Trichotria

Lecanidae : *Lecane*, *L. monostyla*

Huevos de rotíferos no identificados

Cladocera

Moinidae : *Moina*, *M. micrura*, *M. minuta*, *Moinodaphnia*

Sididae : *Pseudosida*

Chydoridae : *Leydigia*

Copepoda

Calanoida

Cyclopoida

Insecta

Chironomidae : *Parachironomus*

Detritus.

En postlarvas y prejuveniles con tallas inferiores a los 14 mm, los ítems dominantes en la ingesta fueron los cladóceros que presentaron elevados porcentajes de numerosidad y frecuencia de ingestión (fig. 6.A). Entre éstos, la especie más importante fue *Moina micrura*, ya que se encontró en el 61 % de los intestinos con alimento. Los copépodos ciclopoideos presentaron una frecuencia de ingestión del 5,7 % y sólo el 2 % de numerosidad, y los calanoideos así como las larvas de quironómidos, se encontraron en forma ocasional. En esta etapa el coeficiente de vacuidad fue de 11 ($n = 176$), y el mayor número de presas halladas en un sáballo fue de 24 (todos cladóceros) en un individuo de 12,6 mm.

En los prejuveniles con tallas superiores a los 14 mm, la dieta estuvo compuesta por algas, hongos, protozoos, rotíferos, microcrustáceos y detritus (fig. 6.B). Diatomofíceas y Euglenofitas fueron las algas más abundantes, siendo *Cyclotella* el ítem más frecuente en los contenidos analizados. Entre los rotíferos predominaron las formas litorales como *Trichotria* y *Bdelloidea*. Su abundancia superó a la de los microcrustáceos en esta etapa, los que tuvieron porcentajes de numerosidad inferiores al 1 %. El coeficiente de vacuidad para los individuos que presentaron este tipo de dieta fue igual a cero ($n = 22$).

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

En su etapa adulta *Prochilodus lineatus* es detritívoro y posee un alto grado de especialización en su

aparato digestivo, que se evidencia en la configuración de todos sus órganos (ANGELESCU y GNERI, 1949).

En una primera etapa, cuando los sábalos poseen una longitud total próxima a los 8 mm, la ingesta está representada por microcrustáceos planctónicos que las postlarvas capturan con la ayuda de dientes cónicos. En la manipulación y transporte de las presas contribuyen los dientes faríngeos, de acuerdo con la función que LAUDER (en MOTTA, 1985) atribuye a estas estructuras. Las branquictenias son simples mamelones y el tracto digestivo se presenta como un tubo simple y relativamente corto (propio de los carnívoros) con un coeficiente intestinal de 0,4; valor que en este estadio presentan numerosos peces dulceacuícolas (STROBAND y DABROWSKI, 1979).

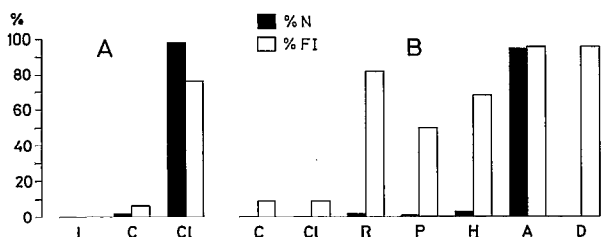


FIG. 6. — Composición de la dieta de *P. lineatus*.

A : ejemplares con tallas inferiores a los 14 mm (n = 176); B : ejemplares con tallas superiores a los 14 mm (n = 22); %N : porcentaje numérico; %FI : porcentaje de frecuencia de ingestión; I : insectos; C : copépodos; Cl : cladóceros; R : rotíferos; P : protozoos; H : hongos; A : algas; D : detritus.

Composition of the diet of *P. lineatus*.

A : specimens total length < 14 mm; B : specimens total length > 14 mm; %N : percentage composition by number; %FI : frequency of occurrence; I : insects; C : copepods; Cl : cladocerans; R : rotifers; P : protozoan; H : fungi; A : algae; D : detritus.

En una etapa posterior, cuando los prejuveniles tienen una longitud próxima a los 14 mm, se produce un cambio en la dieta, la que se compone de pequeños organismos litorales y asociados a la vegetación flotante (principalmente algas y rotíferos). Los dientes orales y faríngeos son más numerosos. En el tubo digestivo se inicia el plegamiento y su longitud duplica a la de la etapa anterior, con un coeficiente intestinal igual a 1. Este aumento coincide con la incorporación de algas en la ingesta y ha sido observado también en larvas de *P. reticulatus* (GIRALDO y DE FEX, 1987).

Posteriormente se producen modificaciones en la dentición y en el aparato filtrador branquial, que aumentan la eficiencia en la retención de partículas pequeñas. En los sábalos cuyas tallas superan los

26 mm, los dientes orales son semejantes a los que presentan estados más avanzados de desarrollo. Su forma espatulada y su disposición en el borde de los labios (más desarrollados y móviles, pero no protráctiles) contribuyen a la obtención del alimento. La intensa actividad de recambio de esta etapa refleja el marcado desgaste de estos dientes, que sería producido por el raspado del bioderma desarrollado sobre hojas y raíces sumergidas (OLIVEROS y OCCHI, 1972). Este comportamiento también ha sido observado en larvas de *Semaprochilodus insignis* (ARAUJO LIMA y HARDY, 1987). Los dientes faríngeos inferiores, que ya no son necesarios para la manipulación de las presas, son reabsorbidos, por lo que no han sido hallados en juveniles y adultos de *P. lineatus*. En el aparato filtrador branquial los procesos digitiformes más desarrollados facilitan la retención de microorganismos y detritus, y el tubo digestivo que ya tiene una conformación semejante a la del adulto, presenta numerosos ciegos intestinales funcionales.

Diversos autores han estudiado estos aspectos en larvas y juveniles de ésta y otras especies del género *Prochilodus*.

Los cambios en la dentición oral fueron observados en *P. scrofa* y *P. vimboides* (GODOY, 1975), *P. argenteus* (AZEVEDO y BORGES VIEIRA, 1938) y *Prochilodus* sp. (ROSA JUNIOR y SCHUBART, 1945); no habiéndose encontrado antecedentes sobre el estudio de la dentición faríngea. La sustitución de los dientes larvales cónicos por los labiales espatulados fue hallada en estas especies en ejemplares con longitudes totales entre 20 y 28 mm, rango dentro del cual también se presentó en *P. lineatus*.

Las modificaciones producidas en la dieta de larvas mantenidas en cautiverio con alimento natural, fueron analizadas por AZEVEDO y BORGES VIEIRA (1938), BACHMANN (1953), FONTENELE (1953), GIRALDO y DE FEX (1987), IHERING y AZEVEDO (1934), ROSA JUNIOR y SCHUBART (1945), quienes también hacen referencia a los cambios en la morfología intestinal. La ingesta de zooplancton y la posterior incorporación de algas fue también hallada por estos autores, a excepción de IHERING y AZEVEDO (1934) que mencionan como primer alimento de *P. argenteus* protozoarios y algas.

El análisis de los datos obtenidos en postlarvas y prejuveniles de *P. lineatus* revela que durante el crecimiento se producen numerosos cambios morfológicos especíalmamente en la dentición, forma y longitud del tubo digestivo que se corresponden con los producidos en la dieta y que evidencian una progresiva especialización hacia el «tipo detritívoro». Este patrón de cambio es semejante al que presentan otras especies del género *Prochilodus* durante su ontogenia.

AGRADECIMIENTOS

A las Prof. Olga OLIVEROS y Clarice PIGNALBERI DE HASSAN por la lectura crítica del manuscrito y sus útiles sugerencias.

Al señor Jorge CASABLANCA por la confección de las fotografías y al señor Aldo PAIRA por su colaboración en el armado de las figuras.

REFERENCIAS

- ALBERTINI-BERHAUT (J.), 1974. — Biologie des stades juveniles de teleostéens mugilidae *Mugil auratus* Risso 1810, *Mugil capito* Cuvier 1829 et *Mugil saliens* Risso 1810. *Aquaculture* 4 : 13-27.
- ANGELESCU (V.) y GNERI (F.), 1949. — Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio en algunos peces del río Uruguay y río de la Plata. I. Tipo omnívoro e iliófago en representantes de la familia Loricariidae y Anostomatidae. *Rev. Inst. Nac. Invest. Cs. Nat. Ciencias Zoológicas* 1 (6) : 161-272.
- ARAUJO LIMA (C. A. R. M.) y HARDY (E.), 1987. — Biological aspects of Amazonian Fishes 8. The food of the jaraqui, *Semaprochilodus insignis*, alevins. *Amazoniana* 10 (2) : 127-136.
- AZEVEDO (P.) y BORGES VIEIRA (B.), 1938. — Contribuição para o catalogo biologico dos peixes fluviais do nordeste do Brasil. *Bol. do 1º trim. 1938. Insp. Federal de Obras contra as secas*, Rio de Janeiro 13 p.
- BACHMANN (A.), 1953. — Sábalo, *Prochilodus lineatus* (Val.) (Fam. Anostomatidae). *Ichthys* 1 (3) : 1-5.
- BONETTO (A.), CORDIVIOLA DE YUAN (E.), PIGNALBERI (C.) y OLIVEROS (O.), 1969. — Ciclos hidrológicos del río Paraná y las Poblaciones de Peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis* 29 (78) : 213-223.
- BONETTO (A.), CORDIVIOLA DE YUAN (E.) y PIGNALBERI (C.), 1970. — Nuevos datos sobre Poblaciones de Peces en ambientes leníticos permanentes del Paraná Medio. *Physis* 30 (80) : 141-154.
- BONETTO (A.), PIGNALBERI (C.), CORDIVIOLA DE YUAN (E.) y OLIVEROS (O.), 1971. — Informaciones complementarias sobre migraciones de peces de la cuenca del Plata. *Physis* 30 (81) : 505-520.
- BOWEN (S. H.), 1983. — Detritivory in neotropical fish communities. *Environ. Biol. Fishes* 9 (2) : 137-144.
- BOWEN (S. H.), BONETTO (A.) y AHLGREN (M. O.), 1984. — Microorganisms and detritus in the diet of a typical neotropical riverine detritivore, *Prochilodus platensis* (Pisces, Prochilodontidae). *Limnol. Oceanogr.* 29 (5) : 1120-1122.
- DAVIS (D.) y GORE (V.), 1947. — Clearing and staining skeletons of small vertebrates. *Fieldiana Technique* n° 4 : 3-16.
- DOMITROVIC (H.), 1983. — Histología del tracto digestivo del sábalo (*Prochilodus platensis*, Holmberg, Pisces Prochilodontidae). *Physis Sec. B* 41 (101) : 57-67.
- DOMITROVIC (H.) y MOREIRA (J.), 1984. — Microscopía electrónica de varredura do tracto digestivo do «sábalo» (*Prochilodus platensis* Holmberg, Pisces Prochilodontidae). *Rev. Bras. Cienc. Morfol.* 1 (2) : 21-30.
- EMILIANI (F.) y BRANDI (R.), 1971. — Microflora del sábalo (*Prochilodus platensis*, Holmberg). II. Microflora del fango y su relación con la nutrición del sábalo. *Rev. Latinoamer. de Microbiol.* 13 : 245-248.
- FONTENELE (O.), 1953. — Contribuição para o conhecimento da Biologia da curimata pacu «*Prochilodus argenteus*» Spix & Agassiz (Pisces : Characidae, Prochilodontinae). *Rev. Bras. Biol.* 13 (1) : 87-102.
- GIRALDO (R. M.) y DE FEX (R.), 1987. — Producción masiva de larvas de bocachico (*Prochilodus reticulatus magdalenae* Steindachner, 1878). CVS-Colciencias 26 p., 13 fig., 5 tablas (mimeografiado).
- GNERI (F.) y ANGELESCU (V.), 1957. — La Nutrición de los peces iliófagos en relación con el metabolismo general del ambiente acuático. *Rev. Inst. Nac. Invest. Cs. Nat. Ciencias Zoológicas*. II (1) : 1-47.
- GODOY (M. P.), 1975. — *Peixes do Brasil. Suborden Characoidei. Bacia do rio Mogi Guassú*. 1 ed. Piracicaba, Ed. Franciscana. v 4 : 631-815.
- HOLLISTER (G.), 1934. — Clearing and dyeing fish for bone study. *Zoologica* 13 (10) : 81-101.
- IHERING (R. V.) y AZEVEDO (P.), 1934. — A curimatá dos acudes nordestinos (*Prochilodus argenteus*). *Arquivos do Inst. Biol.* 5 : 143-183.
- MAGO LECCIA (F.), 1972. — Consideraciones sobre la sistemática de la familia Prochilodontidae (Osteichthyes, Cypriniformes) con una sinopsis de las especies de Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 8 (1) : 1-47.
- MOTTA (P. J.), 1985. — Functional morphology of the head of Hawaiian and Mid-Pacific butterfly-fishes (Perciformes, Chaetodontidae). *Environ. Biol. Fishes*, 13, 4 : 253-276.
- OLDANI (N.) y OLIVEROS (O.), 1984. — Estudios ecológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná, XII : Dinámica temporal de peces de importancia económica. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 15 (2) : 175-183.

- OLIVEROS (O.) y OCCHI (R.), 1972. — Estudio de la cavidad bucofaringea del sábalo (*Prochilodus platensis* Holmberg) con especial referencia a las estructuras dentarias y el aparato filtrador branquial. *Acta Zool. Lilloana* 29 : 121-140.
- ROBERTS (T. R.), 1973. — Osteology and relationships of the Prochilodontidae, a South American family of Characoid fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 145 (4) : 213-235.
- ROSA JUNIOR (H.) y SCHUBART (O.), 1945. — Anotações sobre a biologia do curimbatá (*Prochilodus* sp.) do rio Mogi Guassú. Sao Paulo. *Rev. Bras. Biol.* 5 (4) : 541-555.
- STROBAND (H. W. J.) y DABROWSKI (K. R.), 1979. — Morphological and physiological aspects of the digestive systems and feeding in fresh-water fish larvae. En : *Nutrition des poissons*. Ed. M. Fontaine : 355-374.
- WEATHERLEY (A. H.) y GILL (H. S.), 1987. — The Biology of Fish Growth. Academic Press. 443 p.