

## **VI. Barbillones sensoriales en el género *Mullus* (Mecano- y Quimiorrecepción)**



## VI.1. Antecedentes

### VI.1.1. Morfología de las papilas gustativas (TBs)

Una de las características más notables de la familia Mullidae, es su par de barbillones hioideos (Gosline, 1984). El primer estudio citológico de los barbillones en *Mullus* lo realizó Merkel (1880; en: Roule y Verrier, 1927) reconociendo que los órganos encontrados son similares a las papilas gustativas presentes en los mamíferos, sin embargo, basándose en la inervación, más que en la estructura histológica, les atribuye una función táctil al igual que a los órganos de la línea lateral. En 1890, Jourdan (en: Roule y Verrier, 1927) publicó un estudio morfológico de los barbillones de *Peristedion cataphractum*. Encontrando en el epitelio cuerpos ciatiformes, compuesto de elementos sensitivos y glandulares, observando que estas estructuras son muy parecidas a las presentes en *Mullus*, y menciona la posibilidad de un papel gustativo. Tomando en cuenta los trabajos anteriores, Herrick (1902; en: Roule y Verrier, 1927) en *Ameiurus melas*, les confiere un papel gustativo a este tipo de órganos, reforzando su opinión por un cierto número de observaciones de orden fisiológico sobre diversas especies: *Urophycis tenuis*, *Microgadus tomcod*, *Prionotus carolinus*, y *Menticirrus saxatilis*. Lo Bianco (1907-1908) describe la formación de los barbillones a partir del primer radio branquiostego, y utiliza la expresión de barbillones táctiles. Roule y Verrier (1927) en *Mullus*, basándose en su estudio histológico y el comportamiento sensitivo de estos órganos, les atribuyen una función gustativa. McCormick (1993) observó que el epitelio sensorial de los barbillones de *Upeneus tragula* tiene un origen común con el sistema gustativo, y que el epitelio aumenta su espesor a lo largo del desarrollo larval, asociado este incremento con el de las TBs.

Las células del gusto en los peces, como en otros vertebrados, están contenidas dentro de una estructura bien definida llamada papila gustativa (taste bud). Las papilas gustativas (TBs) se localizan en el epitelio, su ápice se pone en contacto con el agua del entorno vía el poro de la TB, y su parte basal se haya separada del *corium* por la membrana basal, formando sinapsis con las fibras sensoriales (Kinnamon, 1987;

Jakubowski y Whitear, 1990). Se ha observado, que una sola fibra gustativa puede formar sinapsis con más de una célula gustativa (receptora y o soporte), que no forzosamente tienen que localizarse en la misma *TB* (Sorensen y Caprio, 1998; Finger *et al.*, 1991). De esta forma, una célula gustativa puede contener diferentes receptores para diferentes estímulos cualitativos, lo que le permite a las *TBs* discriminar estímulos dentro de una amplia gama de impulsos (Kotrschal, 1991, 1995).

Diversos factores influyen en la morfología de las *TBs*: la longitud (30 a 80  $\mu\text{m}$ ), ancho (20 a 50  $\mu\text{m}$ ), diámetro del poro (2 - 22  $\mu\text{m}$ ), el espesor de la epidermis, la edad (Reutter *et al.*, 1974; Kiyohara *et al.*, 1980; Braford, 1986; Harvey y Batty, 1998; Jakubowski y Whitear, 1990; Gomahr *et al.*, 1992) y la condición de la *TB* (Zeni y Stagni-Caligiuri, 1992; Zeni *et al.*, 1995) varían según la especie. Se ha observado que las *TBs* experimentan renovaciones a partir de las células epiteliales postmitóticas que los rodean y que el tiempo requerido para la renovación depende de la temperatura (Raderman-Little, 1979; Zeni *et al.*, 1995).

### VI.1.2. Ultraestructura de las papilas gustativas (*TBs*)

Las papilas gustativas son órganos constituidos por tres tipos de células, las receptoras (células claras o células *t*), las de soporte (células oscuras o células *f*), y las basales (Reutter, 1978; Toyoshima *et al.*, 1984; Caprio, 1988; Sorensen y Caprio, 1998; Kotrschal 1996).

#### Células Receptoras

El número de células receptoras por *TB* varía de 10 a 100, las células receptoras son ovoides o en forma de pera con su eje longitudinal orientado verticalmente hacia la superficie epidérmica (de 30 a 80  $\mu\text{m}$  de altura y entre 20 y 50  $\mu\text{m}$  de ancho), presentan un microvello largo en su superficie apical (1.5 - 3  $\mu\text{m}$  de largo y 0.5  $\mu\text{m}$  de ancho) (Reutter, 1978; Toyoshima *et al.*, 1984; Sorensen y Caprio, 1998; Gomahr *et al.*, 1992). La característica principal de estas células es la presencia de vesículas claras (40 - 80 nm de diámetro), que tienden a acumularse en la fase citoplásmica de la conjunción con la fibra nerviosa adyacente, lo que indica la presencia de una sinapsis química entre la

membrana de las células receptoras y el nervio terminal opuesto (Reutter, 1978; Toyoshima *et al.*, 1984; Sorensen y Caprio, 1998).

### Células de Soporte

Las células de soporte presentan microvellosidades cortas cubiertas por una superficie membranosa (0.1 a 0.2  $\mu\text{m}$  de ancho y 0.5 a 1.0  $\mu\text{m}$  de largo) y su citoplasma se caracteriza por la presencia de numerosos filamentos de 10 nm de diámetro (Reutter *et al.*, 1974; Toyoshima *et al.*, 1984).

Este tipo de células encierran a la célula receptoras con procesos lobulares en la región distal de la papila gustativa y se les considera como células de soporte (Hirata, 1966; Crisp *et al.*, 1975; Grover-Johnson y Farbman, 1976). Sin embargo, Reutter (1978) indica que las células de soporte en *Ictalurus* también forman sinapsis con el nervio terminal dentro de la papila gustativa.

### Células Basales

El número de células basales varía según la especie, de una en ciprínidos a muchas en silúridos. Estas células tienen forma de disco y presentan un núcleo grueso central, su citoplasma presenta numerosas vesículas claras (40- 60 nm de diámetro), que tienden a agregarse en la fase citoplásmica de la unión del nervio terminal. Reutter (1978) y Toyoshima *et al.* (1984) consideran que las células basales tienen una función mecanoreceptora, es decir, se estimulan mecánicamente por la fricción entre la membrana plasmática y la lámina basal.

## VI.1.3. Tipos de papilas gustativas (TBs)

Reutter *et al.* (1974) describieron tres tipos de papilas gustativas, basándose en las diferencias morfológicas y neurohistoquímicas encontradas en las TBs presentes en la cavidad bucofaringea de *Xiphophorus helleri*.

TBs de tipo I: Se localizan en las válvulas respiratorias en la parte proximal de la cabeza del tracto digestivo (entrada a la boca) y su función es quimio y mecanoreceptora, se encuentran embebidos en papilas epidérmicas grandes que emergen con un

ángulo de 45° del epitelio circundante. La diferencia principal entre las *TBs* de tipo I se basa en el nivel relativo de las células epiteliales adyacentes, estos se encuentran rodeados por una depresión, visible incluso bajo el microscopio óptico. En la cima de la *TB* hay 3 a 4 células unidas formando un anillo. Las *TBs* de tipo I están inervadas por fibras derivadas del nervio facial (VII) (Reutter *et al.*, 1974). Las *TBs* externas encontradas en otras especies de peces están inervados por un brazo recurrente del nervio facial (Livingstone, 1987; Caprio, 1988; Finger, 1988; Gomahr *et al.*, 1992; Tiancheng y Yiming, 1994).

*TBs* de tipo II: Reutter *et al.* (1974) los interpretan como un tipo intermedio entre las papilas gustativas de tipo I y III, se concentran en la cavidad bucofaringea especialmente en la lengua, la faringe y los arcos branquiales, su función principal es quimiorreceptora, se sitúan en papilas epiteliales, se pueden apreciar en el microscopio electrónico de barrido a poco aumento, pero no son tan prominentes como las de tipo I, y no se encuentran rodeados por un foso en el que la base este hundida, no existe una clara demarcación entre el epitelio de la papila y la epidermis circundante y la base de las papilas es más ancha en comparación con loas de tipo I. Rooj (1994) encontró que los arcos branquiales y las branquiespinas de *Noemachelius rupicola* están cubiertos por epitelio de soporte cuboidal, que contiene una gran cantidad de glándulas mucosas y *TBs* de forma circular, cuyos poros se encuentran circundados por un anillo formado por 3 o 4 células epiteliales. Las *TBs* de tipo II están inervados por fibras derivadas del nervio vago (X). En algunos ciprínidos (Sibbing, 1984), clupeidos, y el pez africano, *Heterotis niloticus*. (Braford, 1986; Caprio, 1988; Finger, 1988), este tipo de *TBs* se encuentran asociadas a elaborados órganos relacionados con la alimentación.

*TBs* de tipo III: Se sitúan en la parte distal de la cabeza del estómago, especialmente entre los dientes metabranquiales de la cabeza del tracto digestivo y su función es quimiorreceptora, no sobresalen de la superficie de las células epiteliales vecinas, nunca alcanzan el nivel del epitelio circundante, no se proyectan sobre la superficie de las células epiteliales aledañas, y solo son visibles en el SEM a un gran aumento. Las *TBs* de tipo III solo se reconocen como poros epiteliales, el diámetro de estos poros es

de 5 - 8  $\mu\text{m}$ . Las células sensoriales no siempre son visibles, en mucho de los casos se sitúan por debajo del nivel del poro de la *TB*. Las *TBs* de tipo III están inervados por el nervio glosofaríngeo (IX) (Caprio, 1988; Finger, 1988).

#### VI.1.4. Distribución y densidad de las papilas gustativas (*TBs*)

Las *TBs* de los peces teleósteos se distribuyen generalmente dentro de la cavidad orofaríngea de forma aislada, o agrupados en estructuras bien definidas. En algunas especies, las *TBs* se extienden a la superficie externa del cuerpo, ya sea de forma aislada o agregándose en áreas de contacto y localización del alimento, como los labios, barbillones o aletas (Roule y Verrier, 1927; Kiyohara *et al.*, 1980; Braford, 1986; Livingstone, 1987; Caprio, 1988; Dimmick, 1988; Gomahr *et al.*, 1988; Laverack, 1988; McCormick, 1993).

La densidad de *TBs* en los teleósteos varía mucho dependiendo de la especie, la localización del campo receptivo, y el tamaño del espécimen. (Atema, 1971; Appelbaum y Schemmel, 1983; Braford, 1986; Dimmick, 1988; Finger, 1991; Gomahr *et al.*, 1992; McCormick, 1993; Tiancheng y Yiming, 1994; Appelbaum y Riehl, 1997). En ciprínidos, los patrones de distribución y densidad de las *TBs* está acorde con su estilo de vida, los ciprínidos de media agua presentan menos *TBs* y más ampliamente distribuidas que en las especies bentónicas, donde las *TBs* tienden a agrupar ventralmente y con una alta densidad relativa alrededor de la boca, lo que confirma el papel biológico de las *TBs* como buscadoras y seleccionadoras de alimento (Gomahr *et al.*, 1992).

#### VI.1.5. Comportamiento alimenticio

Tradicionalmente se ha supuesto que el sentido del olfato es responsable de la detección y búsqueda de la fuente alimenticia a distancia, mientras que el sentido del gusto es responsable en la captura e ingestión del alimento (Atema, 1971; Bromley, 1977; Appelbaum y Schemmel, 1983; Morita y Finger, 1988). Sin embargo, las respuestas gustativas de las *TBs* de los barbillones de *Clarias gariepinus* (Tiancheng y Yiming, 1994) e *Ictalurus* (Bardach *et al.*, 1967; Caprio, 1975, 1978, Davenport y Caprio,

1982) han demostrado la capacidad del sistema gustativo para orientarse hacia la fuente alimenticia.

La capacidad de las papilas gustativas para responder a espectros amplios de estímulos químicos y mecánicos se ha puesto de manifiesto en numerosos trabajos (Bardach y Atema, 1971; Caprio, 1980; Kiyohara *et al.*, 1980; Laverack, 1988; Kotrschal, 1991, 1995), esta combinación de sentidos (gusto y tacto), le confieren al pez la ventaja de una localización espacio temporal exacta de los estímulos químicos (Laverack, 1988; Kotrschal, 1991, 1992, 1995), sobre todo cuando la visión esta restringida. Livingstone (1987) encontró que los peces planos que presentan campos visuales no restringidos, utilizan la vista en la detección y orientación final justo antes de la ingestión, sin embargo, en las especies donde el campo visual esta restringido (ojos alejados del perfil anterior de la cabeza), si bien pueden detectar a su presa con la vista, la orientación final es dirigida exclusivamente por estímulos químicos y mecánicos.

La alteración en los patrones alimenticios a lo largo de la ontogenia de muchos peces teleósteos se refleja también en la secuencia de desarrollo de los órganos sensoriales relacionados con el comportamiento alimenticio. En *Cyprinus carpio*, durante el estado larvario, la visión juega un papel preponderante en la búsqueda y captura de las presas, mientras que los sistemas no visuales permanecen suplementarios y complementarios. Después de la metamorfosis, los peces se tornan gradualmente bentófagos, alimentándose sobre el substrato, donde la visión es limitada. En esta etapa de desarrollo, los sistemas quimiosensores y mecanorreceptores están bien diferenciados y juegan un papel primordial en la búsqueda y captura del alimento, mientras que la visión pasa a ser suplementaria (Appelbaum y Schemmel, 1983; McCormick, 1993).

### VI.1.6. Estudios Ecomorfológicos

Los estudios comparativos de las características morfológicas y su relación con los parámetros ambientales son importante para el entendimiento de las interacciones entre los organismos y su ambiente (Norton *et al.*, 1995). Dado que los organismos reciben estímulos ambientales (químicos, mecánicos, luminosos, eléctricos, etc.) a través de sus órganos sensoriales, el



estudio de estos últimos es esencial para explicar el mecanismo que regula la distribución espacio-temporal de las especies (Blaxter, 1988) y los fenómenos de competencia y depredación (Gomahr *et al.*, 1992) que definen su posición o nicho ecológico dentro de la comunidad.

En estudios ecomorfológicos de los órganos de los sentidos de los peces teleósteos, la relación entre los patrones de la diversidad morfológica de los sistemas quimiosensores y los patrones de diversidad ecológica han sido poco estudiadas (Norton *et al.*, 1995). Recientemente se ha comenzado a comparar la morfología de especies filogenéticamente cercanas con características ecológicas diferentes, sin embargo, éstas investigaciones están restringidas a peces dulceacuícolas (Gomahr *et al.*, 1992; Huber y Rylander, 1992; Cambay, 1994; Kotrschal, 1995). Poco se conoce de la relación entre la morfología de los mecano- y quimiorreceptores y el ambiente en peces marinos. Davis y Miller (1967) y Schmidt (1983) asociaron el tamaño de las papilas gustativas con la capacidad quimiorreceptora, y Teyke (1990) el tamaño de los neuromastos con su capacidad mecanosensora. Recientemente, los estudios se han enfocado a las células solitarias quimiosensibles (Kotrschal, 1992, 1995), los poros sensoriales de los radios de la aleta dorsal de Pleuronectiformes (Appelbaum *et al.*, 1983; Livingstone, 1987), y a las TBs de los barbillones hioideos de la familia Mullidae (McCormick, 1993).

## VI.2. Objetivos

Examinar las diferencias interespecíficas entre las dos especies del género *Mullus*, y su posible relación con la adaptación del sistema de TBs externas al uso del recurso trófico en diferentes substratos.

- Examinar la ultraestructura de los barbillones hioideos de dos especies cercanas filogenéticamente que presentan variaciones en sus hábitats.

- Determinar el desarrollo ontogénico de los barbillones hioideos mediante el estudio de los parámetros de la regresión y la

naturaleza de la relación de la longitud total ( $L_T$ ) vs: la longitud ( $L_B$ ) y el área del barbillón ( $A_B$ ).

- Describir la morfología, patrones de distribución y densidad de las papilas gustativas ( $TBs$ ), a lo largo del desarrollo ontogénico de *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*.

### VI.3. Material y métodos

Para el análisis de los barbillones, se colectaron 16 especímenes de *Mullus barbatus* con intervalos de 58 a 227 mm ( $L_T$ ) y 15 de *M. surmuletus* con intervalos de 56 a 287 mm ( $L_T$ ) durante la campaña del proyecto “**MEDITS-ES'95**”. Tan pronto los organismos llegaban a cubierta se registraba la longitud total ( $L_T$ ), longitud ( $L_B$ ) y ancho de la base del barbillón ( $W_B$ ). Posteriormente los barbillones se diseccionaron, cortaron en tres partes de igual longitud (Figura VI, 1) y se fijaron en una solución filtrada de glutaraldehído 2.5% neutralizada con tampón fosfato 0.2M.

#### VI.3.1. Microscopía electrónica

Las muestras fijadas se lavaron con una solución tampón de cacodilato sódico 0.05 M ajustada a pH 7.4 durante 1 hora.

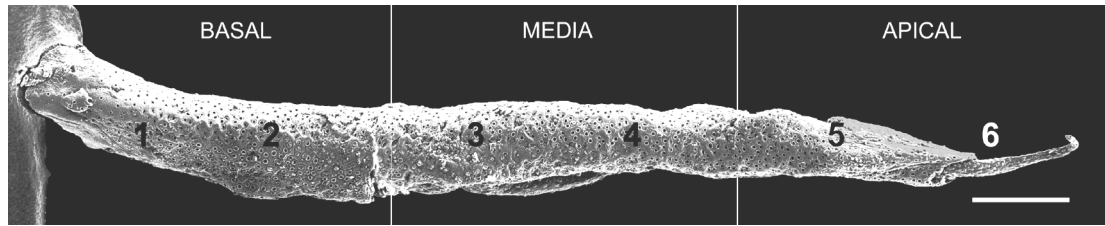
Las muestras lavadas se postfijaron con tetróxido de osmio ( $OsO_4$ ) al 1% en solución tampón durante 30 minutos

Lavado de 30 minutos en solución tampón renovada a los 15 minutos.

Las muestras postfijadas en tetróxido de osmio se deshidrataron pasando por una serie de alcoholes graduales (30%,10min; 50%,10min; 70%,5min; 70%,15min; 85%,15min; 96%,15min; 96%,15min; 100%,15min; 100%,15min; 100%,15min).

Los barbillones deshidratados se llevaron a punto crítico y se bañaron en oro, siguiendo el protocolo estándar para observar la superficie de órganos sensoriales (Popper 1977, Kotrschal 1992). Las muestras se observaron con un SEM HITACHI S570 operado a 15 KV, tomándose fotografías entre 300 y 500 aumentos en 6 puntos distribuidos a lo largo del barbillón, dos en la zona basal, dos en la zona media y dos en la zona apical (Figura VI, 1).

Figura VI, 1. Micrografía SEM del barbillón de *M. surmuletus*. Los números indican los diferentes sitios muestreados en la región basal (1 y 2), media (3 y 4) y apical (5 y 6). Barra = 5 mm.



El área del poro ( $A_P$ ) y el área de las papilas gustativas ( $A_{TB}$ ) (tomando en cuenta el contorno del cinturón de células epiteliales adyacentes al poro), se midió utilizando el sistema procesador de imágenes OPTIMAS 6.0 (Optimas Co.).

La densidad ( $\delta$ ) de las papilas gustativas ( $TBs/mm^2$ ) se estimó a partir del número de poros por unidad de área, descartándose los botones que no presentaban su poro completo.

### VI.3.2. Estimaciones

El número total de papilas gustativas por barbillón ( $N_{TB}$ ) se obtuvo a partir del producto del área lateral del barbillón ( $A_L$ ) por la densidad media ( $\delta$ ).

La superficie total del barbillón se calculó a partir de la fórmula del área lateral del cono ( $A_L$ ):

$$A_L = \pi r_B g$$

donde el  $r_B$  radio basal =  $W_B/2$ , y  $g$ :

$$g = \sqrt{L_B^2 + r_B^2}$$

### VI.3.3. Análisis estadístico

Las relaciones entre la longitud total ( $L_T$ ) vs superficie del barbillón ( $A_L$ ), densidad ( $\delta$ ) y número total de poros ( $N_{TB}$ ) se determinaron mediante el análisis de regresión (Nonlinear Estimation, STATISTICA 5.1 Stat Soft Inc. 1996), a partir de la ecuación potencial  $Y = \beta_0 X^{\beta_1}$  (ver Capítulo I).

Las pendientes de las curvas de regresión se compararon con el valor hipotético de isometría mediante la prueba de  $t$ , al igual que las comparaciones entre especies ( $t_s$ ) (ver Capítulo I).

Para evaluar las diferencias entre las regiones a lo largo del barbillón y entre especies, se realizó el análisis de covarianza (ANCOVA, STATISTICA 5.1 Stat Soft Inc. 1996) de dos vías con la especie y posición como efecto, y la longitud como covariante, diseñada para el  $N_{TB}$ ,  $\delta$ ,  $A_{TB}$ ,  $A_P$ , y la razón  $A_P/A_{TB}$ , permitiendo la evaluación de las diferencias de las variables respuesta entre especie y posición, o como un resultado de la interacción entre los factores considerados.

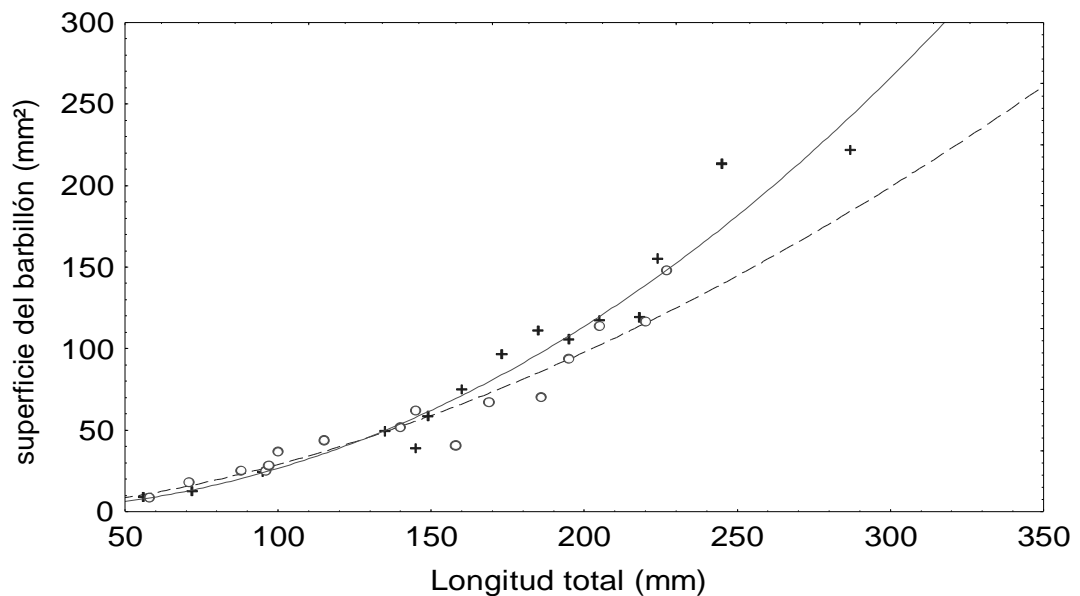
La naturaleza de las diferencias encontradas fueron examinadas con una prueba de Tukey (Spjøtvoll/Stoline test, STATISTICA 5.1 Stat Soft Inc. 1996) para muestras no homogéneas.

## VI.4. Resultados

### VI.4.1. Crecimiento del área de los barbillones

Del análisis de regresión de la longitud total  $L_T$  y la superficie del barbillón ( $A_B$ ) se obtuvieron los siguientes modelos: *Mullus barbatus*  $A_B=0.009 L_T^{1.754}$ , *M. surmuletus*  $A_B=0.0017 L_T^{2.097}$  (Figura VI, 2). En *M. barbatus* la tasa de incremento fue de carácter alométrico negativo ( $b=1.754\pm 0.078$ ,  $t=1.830$ ,  $P<0.05$ ), mientras que para *M. surmuletus* fue de carácter isométrico ( $b=2.097\pm 0.134$ ,  $t=1.238$ ,  $P>0.05$ ). La isometría se probó contra la pendiente hipotética  $b=2$ , al ser una relación longitud vs área. La comparación de las pendientes muestra que existe diferencia significativa entre ellas ( $t=2.35$ ,  $P<0.05$ ), en la Figura VI, 2 se observa que el tamaño relativo de la superficie del barbillón es mayor en *M. surmuletus* que en *M. barbatus*, resultando más evidente esta diferencia en organismos mayores de 140 mm.

Figura VI, 2. Relación entre la  $L_T$  y la superficie de los barbillones ( $A_B$ ) para ambas especies. La figura muestra los valores observados (+) y predichos (- -) de *Mullus barbatus* y los observados (o) y predichos (—) de *M. surmuletus*.



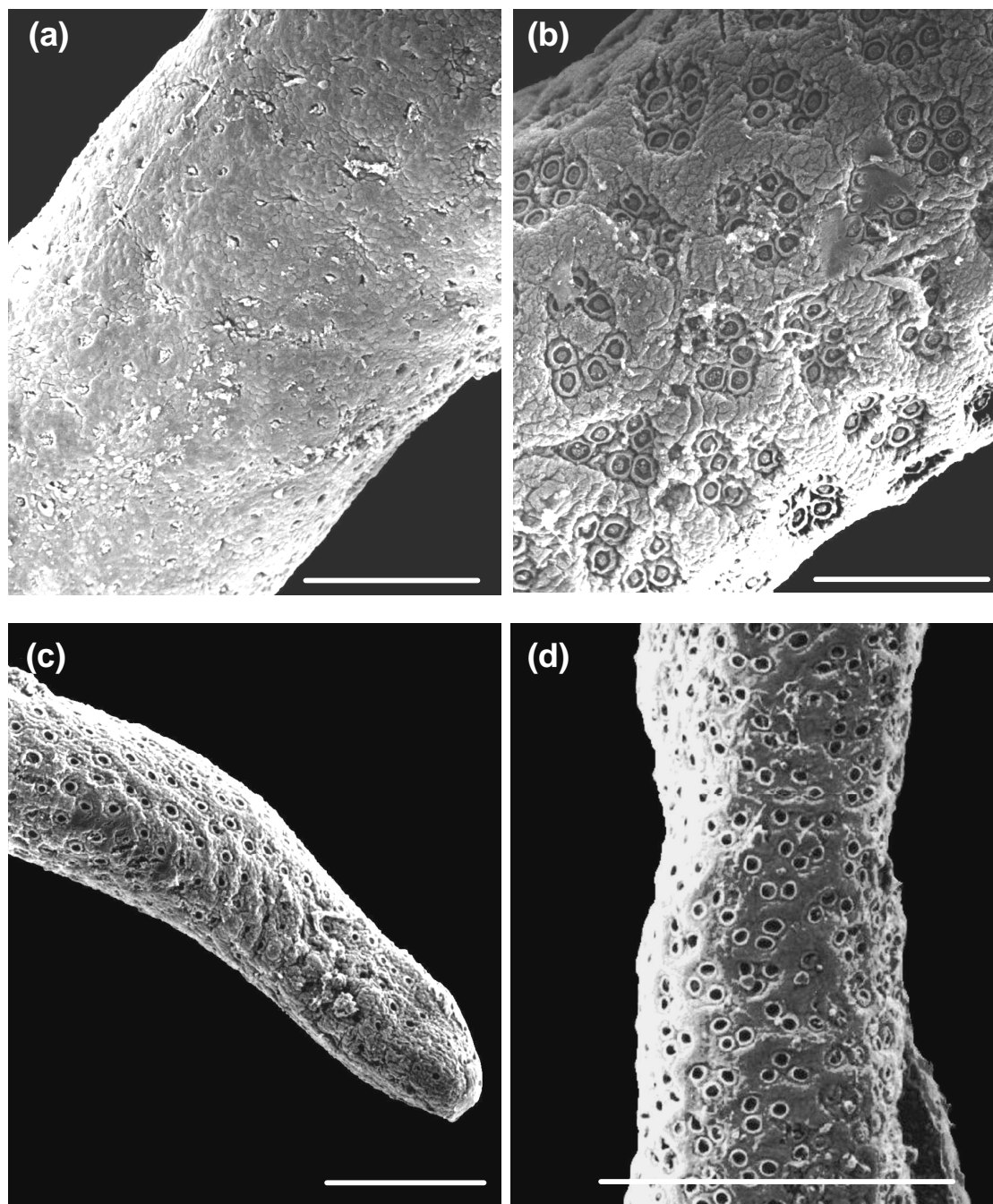
## VI.4.2. Descripción morfológica de las papilas gustativas (TBs)

### Microscopio electrónico SEM

La superficie de los barbillones de ambas especies, se encuentra cubierta por TBs. En la posición apical, las TBs se encuentran aisladas y dispuestas en hileras más o menos regulares orientadas perpendicularmente al eje del barbillón, las cuales se van tornando menos evidentes a medida que las TBs se alejan del área apical (Figura VI, 3).

Las TBs se presentan aisladas o en grupos, observándose una clara diferencia en los patrones de agrupación entre especie. En *Mullus surmuletus* las TBs se encuentran esparcidas a lo largo de la superficie del barbillón, mientras que en *M. barbatus* se observan agrupaciones de TBs bien definidas (Figura VI, 4). En *M. barbatus*, se observa una clara demarcación entre los grupos de TBs y el epitelio circundante, situándose por debajo del nivel medio del epitelio (Figura VI, 5a), mientras que en *M. surmuletus* no se observó este patrón (Figura VI, 5b). En ambas especies, los grupos de TBs se encuentran inervados por el mismo paquete de fibras nerviosas (Figura VI, 6).

Figura VI, 3. Distribución de las TBs a lo largo del barbillón en la región apical (a) y media (b) de *Mullus barbatus* (Barra = 0.15 mm), y en la región apical (c) y media (d) de *M. surmuletus* (Barra = 0.38 mm).



Estas diferencias se observan claramente con una comparación cuantitativa (Figura VI, 7). En *Mullus surmuletus* existe un mayor porcentaje de TBs aisladas (26.7%) y agrupaciones de 2 y 3 TBs, mientras que en *M. barbatus* son poco

frecuentes las *TBs* aisladas, la media de *TBs* por grupo se sitúa en 5 (26.6%), dentro de un intervalo del 2 a 9 *TBs* por grupo.

Las *TBs* de los barbillones son evidentes en el microscopio electrónico de barrido a muy poco aumento (Figura VI, 3). La base de las *TBs* se sitúa por debajo del epitelio circundante, observándose una clara demarcación entre estas y las células epiteliales adyacentes (Figura VI, 4). El poro de las *TBs* se sitúa en la cima y se halla circundado por un anillo formado de 6 a 8 células unidas entre sí (Figura VI, 5). En el interior de estos poros se agrupan las terminales de las células sensoriales, las cuales se sitúan por debajo del nivel del anillo.

Figura VI, 4. Distribución de las *TBs* en (a) *Mullus barbatus* y (b) *M. surmuletus*. Barra = 200  $\mu\text{m}$ .

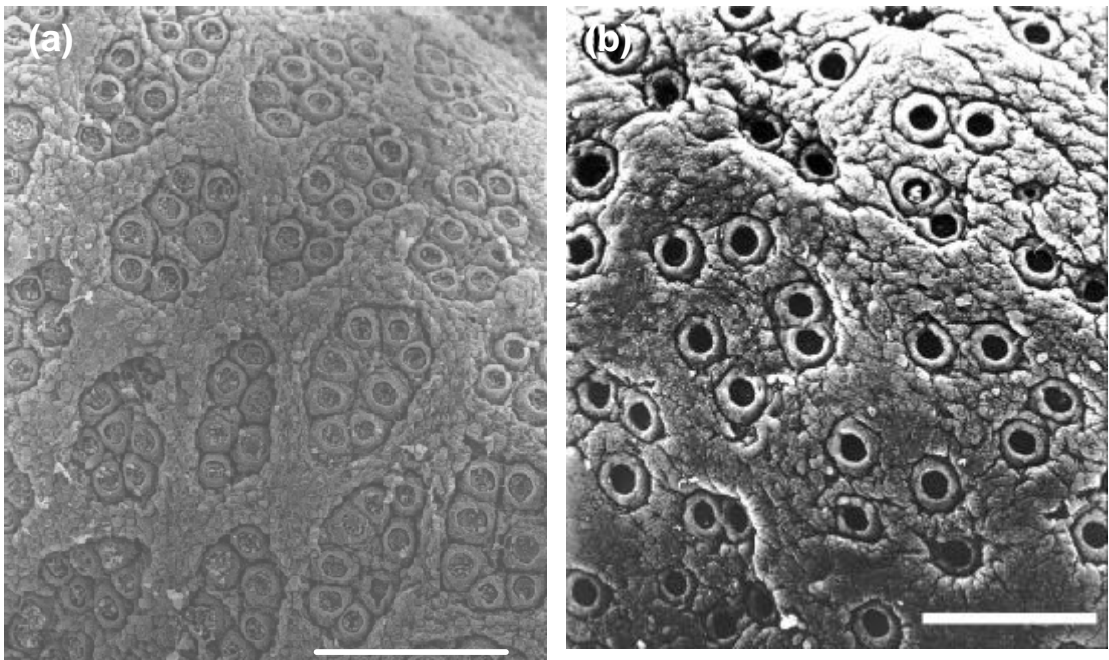


Figura VI, 5. Acercamiento de las *TBs* en (a) *Mullus barbatus* y (b) *M. surmuletus*. Barra = 60  $\mu\text{m}$  y 75  $\mu\text{m}$  respectivamente.

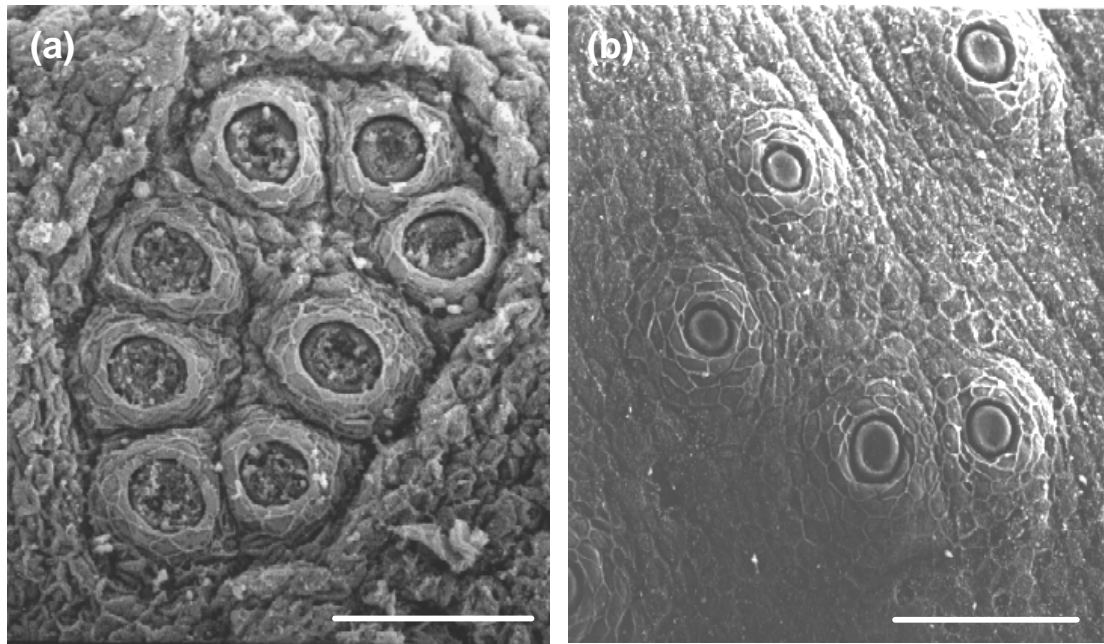


Figura VI, 6. Inervación de las TBs en (a) *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*. Barra = 60  $\mu$ m.

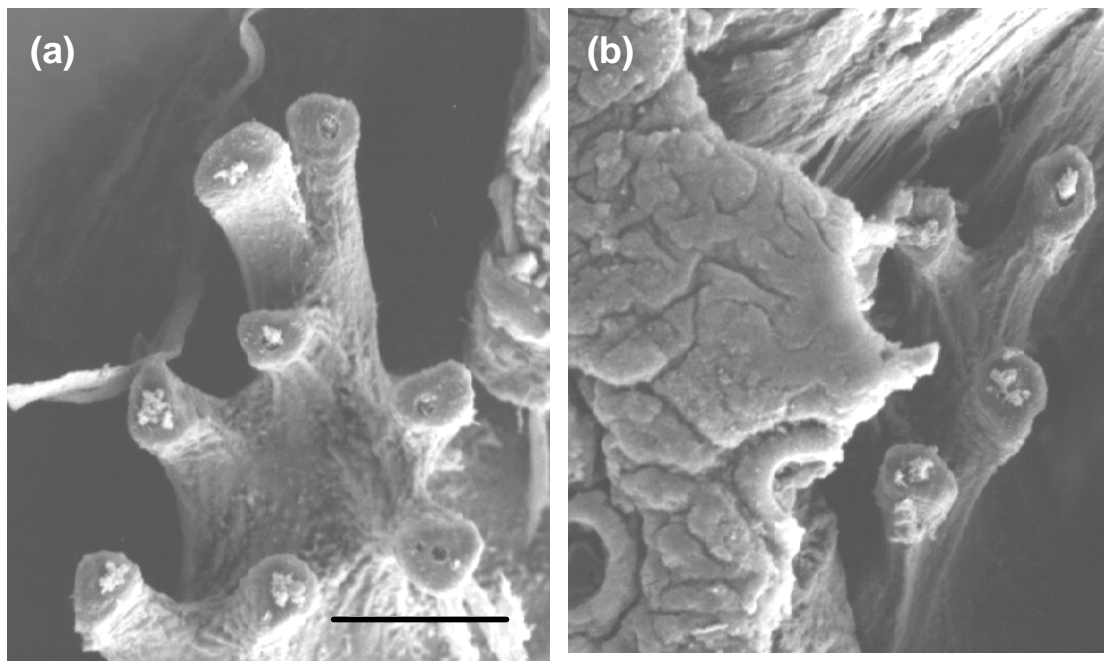
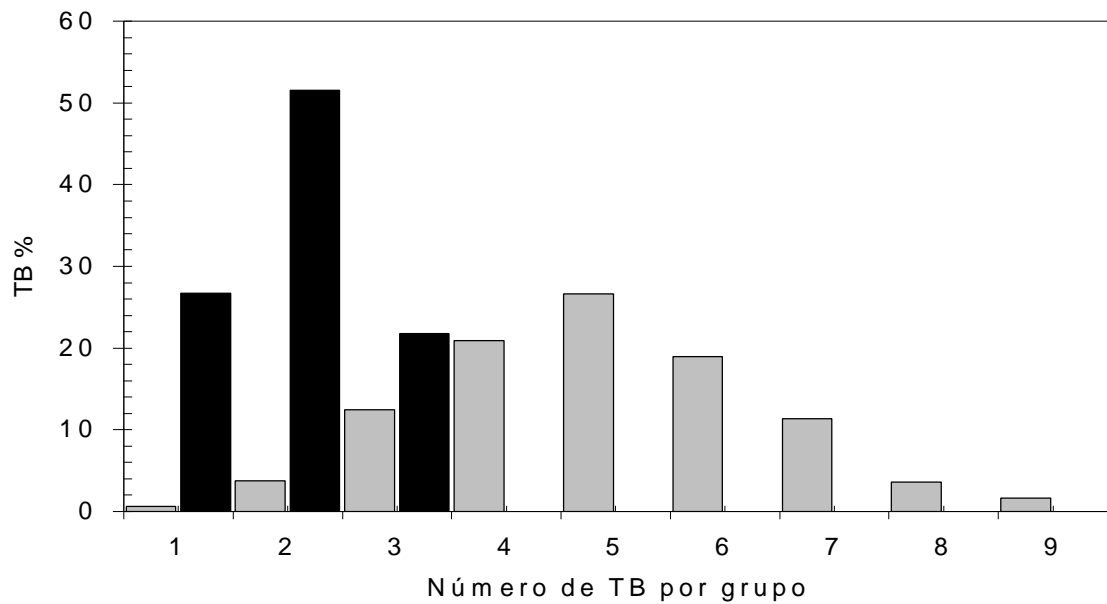


Figura VI, 7. Histograma de frecuencias de las agrupaciones de TBs para *Mullus barbatus* (gris) y *M. surmuletus* (negro).





### VI.4.3. Adición de papilas gustativas (*TBs*)

Después del período de asentamiento (50 mm  $L_T$ ), se observa un incremento en el número de *TBs* externas ( $N_{TB}$ ) a lo largo del desarrollo ontogénico de ambas especies (Figura VI, 8).

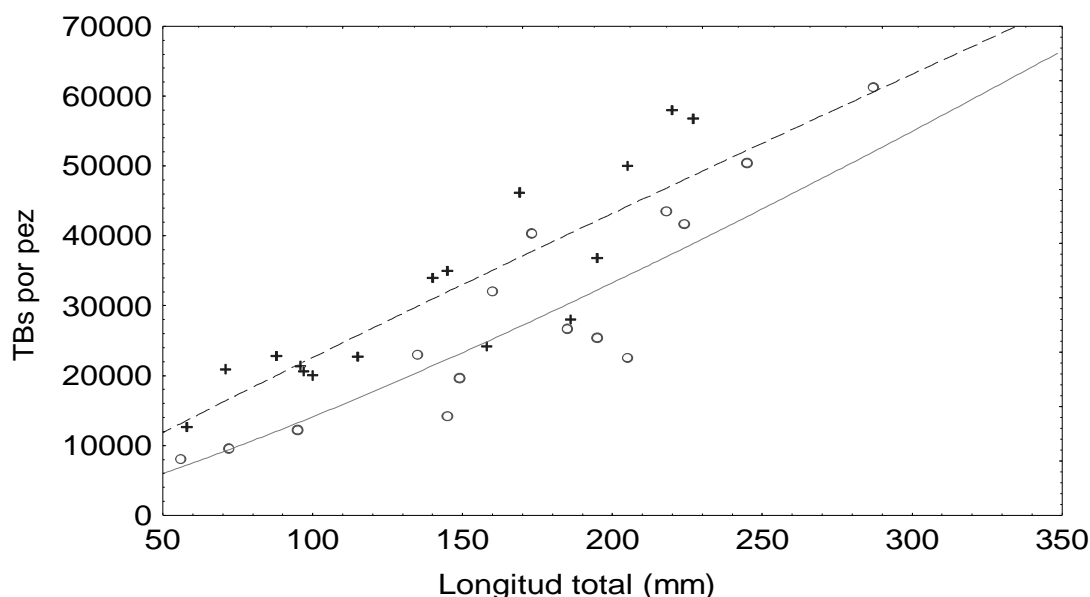
En *Mullus barbatus*, la relación entre el número de *TBs* y la longitud total es  $N_{TB}=304.099L_T^{0.936}$ . Siguiendo este modelo, el número de *TBs* se incrementa de 12664 *TB* en un espécimen de 58 mm a 56767 *TB* en un organismo de 227 mm ( $L_T$ ).

En *Mullus surmuletus*, la relación entre el número de *TBs* y la longitud total es  $N_{TB}=47.134L_T^{1.238}$ , incrementándose el número de *TBs* de 8069 *TB* en un organismo de 56 mm a 61228 *TB* en un espécimen de 287 mm ( $L_T$ ).

En *Mullus barbatus* la tasa de incremento en  $N_{TB}$  fue de carácter alométrico negativo ( $b=0.936\pm 0.1474$ ,  $t=7.222$ ,  $P<0.05$ ), mientras que para *M. surmuletus* fue de carácter alométrico positivo ( $b=1.238\pm 0.214$ ,  $t=3.561$ ,  $P<0.05$ ). La comparación de las pendientes muestra que existe diferencia significativa entre ellas ( $F=14.14$ ,  $P<0.05$ ), observándose un mayor número de *TBs* en *M. barbatus* que en *M. surmuletus*.

Figura VI, 8. Relación entre la  $L_T$  y el número de *TBs* por organismo para ambas especies. La figura muestra los valores observados (+) y

predichos (- -) de *Mullus barbatus* y los observados (o) y predichos (—) de *M. surmuletus*.

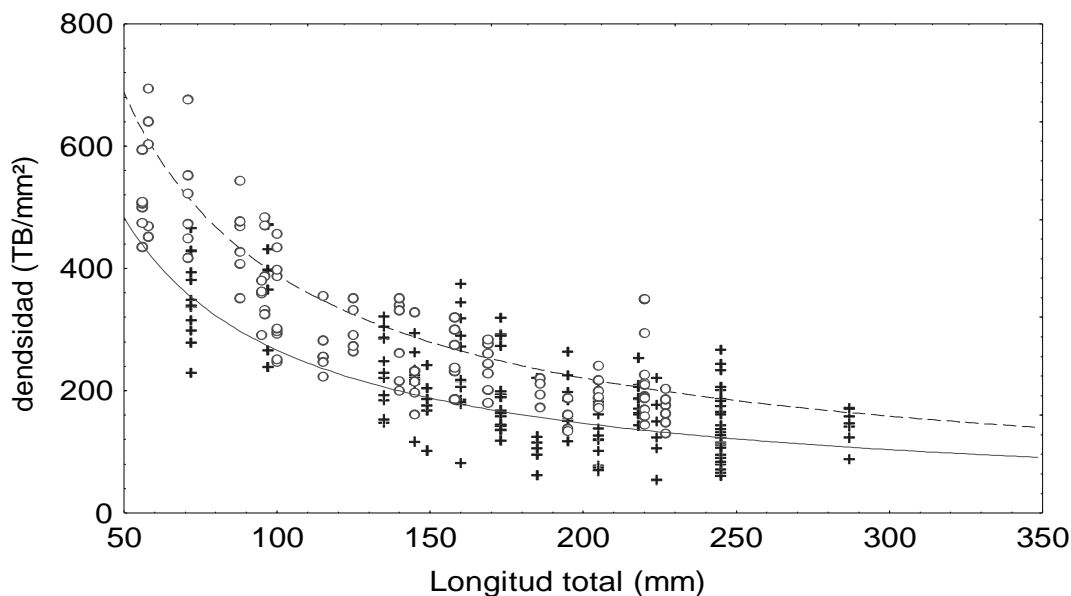


#### VI.4.4. Densidad de las papilas gustativas (TBs)

La relación de la longitud total  $L_T$  y la densidad de TBs ( $\delta_{TB}$ ) en *Mullus barbatus* fue  $\delta_{TB}=16932.67L_T^{-0.819}$ , y en *M. surmuletus*  $\delta_{TB}=13918.86L_T^{-0.859}$  (Figura VI, 9). En ambas especies, la  $\delta_{TB}$  (TB/mm<sup>2</sup>) decrece progresivamente a lo largo del desarrollo, siendo más pronunciada en las etapas tempranas del desarrollo. La comparación de las pendientes muestra que existe diferencia significativa entre ellas ( $F=9.380$ ,  $P<0.05$ ), observándose una mayor densidad de TBs en *M. barbatus* que en *M. surmuletus*.

Los resultados del análisis de varianza ( $F_{1,279}=365.3502$ ,  $P<0.05$ ), demuestran que el logaritmo natural de la talla ( $L_T$ ) tiene efecto sobre el logaritmo natural de la densidad de TBs ( $\delta$ ) (Tabla VI, 1), por lo que se prosiguió a realizar el análisis de covarianza de dos vías, con la especie (1) y la posición (2) como efecto y  $\ln L_T$  como covariante.

Figura VI, 9. Relación entre la  $L_T$  y la densidad de  $TBs$  para ambas especies. La figura muestra los valores observados (+) y predichos (- -) de *Mullus barbatus* y los observados (o) y predichos (—) de *M. surmuletus*.



Los resultados del análisis de varianza ( $F_{1,279}=365.3502$ ,  $P<0.05$ ), demuestran que el logaritmo natural de la talla ( $L_T$ ) tiene efecto sobre el logaritmo natural de la densidad de  $TBs$  ( $\delta$ ) (Tabla VI, 1), por lo que se prosiguió a realizar el análisis de covarianza de dos vías, con la especie (1) y la posición (2) como efecto y  $\ln L_T$  como covariante.

Tabla VI, 1. Prueba de significación de F, del efecto de  $\ln L_T$  sobre el  $\ln \delta$ .  $\alpha=0.05$ .

	Sum of Squares	fd	Mean Square	F	p-level
Effect	29.11298	1	29.11298	365.3502	0.000000
Error	22.23215	279	0.07969		

Los resultados del análisis de covarianza de dos vías, demuestran que no existe efecto de interacción de segundo orden ( $F_{5,279}=1.30105$ ,  $P>0.05$ ), mientras que para los factores: 1) posición ( $F_{5,279}=12.84760$ ,  $P<0.05$ ) y 2) especie ( $F_{1,279}=43.82645$ ,  $P<0.05$ ), si se observaron diferencias significativas de los efectos principales sobre el  $\ln A_P$  (Tabla VI, 2).

Tabla VI, 2. Prueba de significación de F, de los efectos, posición (1), especie (2) y su interacción (1 2) sobre el  $\ln \delta$ .  $\alpha=0.05$ .

Effect	fd Effect	MS Effect	fd Error	MS Error	F	p-level
1	5*	1.023763	279	0.079685	12.84760	0.000000*
2	1*	3.492317	279	0.079685	43.82645	0.000000*
1 2	5	0.103674	279	0.079685	1.30105	0.263563

Para evaluar las diferencias entre especies se elaboró la prueba de Tukey para N (número de observaciones) desiguales. Los contrastes indican que existen diferencias significativas en la densidad de TBs ( $\delta$ ) entre especies ( $P<0.05$ ). La densidad de TBs (Figura VI, 10, Tabla VI, 3) en *Mullus barbatus* ( $309.3307 \pm 129.5752$  TB/mm<sup>2</sup>) es mayor que la encontrada en *M. surmuletus* ( $197.0682 \pm 94.0616$  TB/mm<sup>2</sup>).

Figura VI, 10. Diagrama de caja por especie para el  $\ln \delta$ .

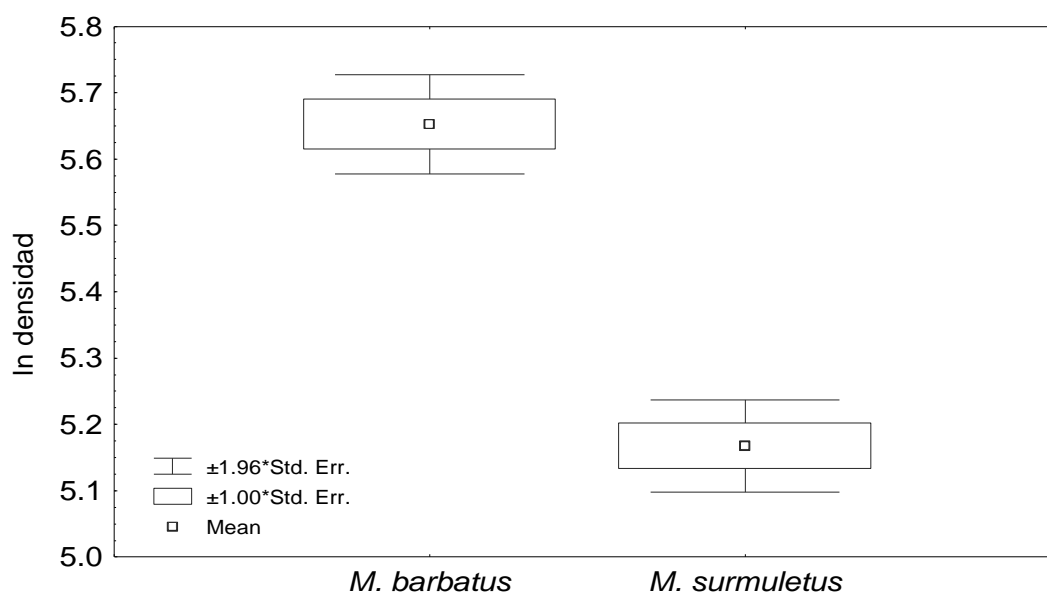


Tabla VI, 3. Media, desviación estándar y número de casos para las variables densidad ( $\delta$ ) y  $L_T$  por especie y para el total de la muestra.

Especie	Media		Desviación estándar		N
	$\delta$ (TB/mm <sup>2</sup> )	$L_T$ (mm)	$\delta$ (TB/mm <sup>2</sup> )	$L_T$ (mm)	
<i>M. barbatus</i>	309.3307	141.2832	129.5752	55.69952	113
<i>M. surmuletus</i>	197.0682	183.6000	94.0616	56.82745	180
Total	240.3640	167.2799	121.9007	59.96115	293

Para evaluar las diferencias entre posición se elaboró la prueba de Tukey para N (número de observaciones) desiguales (Tabla VI, 4). Los contrastes muestran que existen diferencias significativas entre especies en las posiciones correspondientes. No se encontraron diferencias significativas entre el segmento basal (posiciones 1 y 2) de *Mullus barbatus* con los segmentos medio (posiciones 3 y 4) y apical (posiciones 5 y 6) de *M. surmuletus*; ni entre el segmento medio de *M. barbatus* con la posición 6 de *M. surmuletus* ( $P>0.05$ ).

Tabla VI, 4. Prueba de Tukey por posición para ambas especies con N desiguales (Spjotvoll/Stoline test).  $\alpha=0.05$ . \* denota diferencia significativa.

Factor	1 {1}	1 {2}	1 {3}	1 {4}	1 {5}	1 {6}	2 {1}	2 {2}	2 {3}	2 {4}	2 {5}	2 {6}
media	5.4191	5.5604	5.6644	5.6402	5.7683	5.8763	4.9030	5.1214	5.1086	5.1721	5.2810	5.4293
1 {1}		0.9607	0.3666	0.5380	<u>0.0236</u>	<u>0.0005</u>	<u>0.0000</u>	0.1134	0.0798	0.3558	0.9669	1.0000
1 {2}	0.9607		0.9895	0.9996	0.4986	0.0910	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0005</u>	0.0601	0.9396
1 {3}	0.3666	0.9895		1.0000	0.9932	0.6552	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0001</u>	0.1254
1 {4}	0.5380	0.9996	1.0000		0.9764	0.4838	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0112</u>	0.5655
1 {5}	<u>0.0236</u>	0.4986	0.9932	0.9764		0.9966	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0115</u>
1 {6}	<u>0.0005</u>	0.0910	0.6552	0.4838	0.9966		<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0008</u>
2 {1}	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>		0.1250	0.1909	<u>0.0149</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>
2 {2}	0.1134	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.1250		1.0000	0.9999	0.6111	<u>0.0019</u>
2 {3}	0.0798	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.1909	1.0000		0.9993	0.4875	<u>0.0009</u>
2 {4}	0.3558	<u>0.0005</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0149</u>	0.9999	0.9993		0.9549	<u>0.0261</u>
2 {5}	0.9669	0.0601	<u>0.0001</u>	<u>0.0112</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.6111	0.4875	0.9549		0.7169
2 {6}	1.0000	0.9396	0.1254	0.5655	<u>0.0115</u>	<u>0.0008</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0019</u>	<u>0.0009</u>	<u>0.0261</u>	0.7169	

Los resultados de la Tabla VI, 4 indican que para ambas especies, la densidad de TBs ( $\delta$ ) depende de la ubicación de estas a lo largo del barbillón. En general, la densidad de TBs ( $\delta$ ) es mayor en los segmentos apicales (6 y 5) disminuye paulatinamente hacia los segmentos basales (Figura VI, 11).

En *Mullus barbatus* (Tabla VI, 4) la densidad de las TBs ( $\delta$ ) se mantiene más o menos constante a lo largo del barbillón, solo se encuentran diferencias significativas entre el segmento basal y los dos segmentos apicales, 1:5 (0.0236) y 1:6 (0.0005). La densidad de las TBs ( $\delta$ ) es mayor en el segmento apical ( $370.7913 \pm 104.4133$  TB/mm<sup>2</sup>) y va decreciendo paulatinamente hacia la zona basal, alcanzando su valor mínimo ( $240.8438 \pm 94.5863$  TB/mm<sup>2</sup>) en la zona basal (Tabla VI, 5).

Figura VI, 11. Diagrama de cajas por especie y posición para el  $\ln \delta$ .

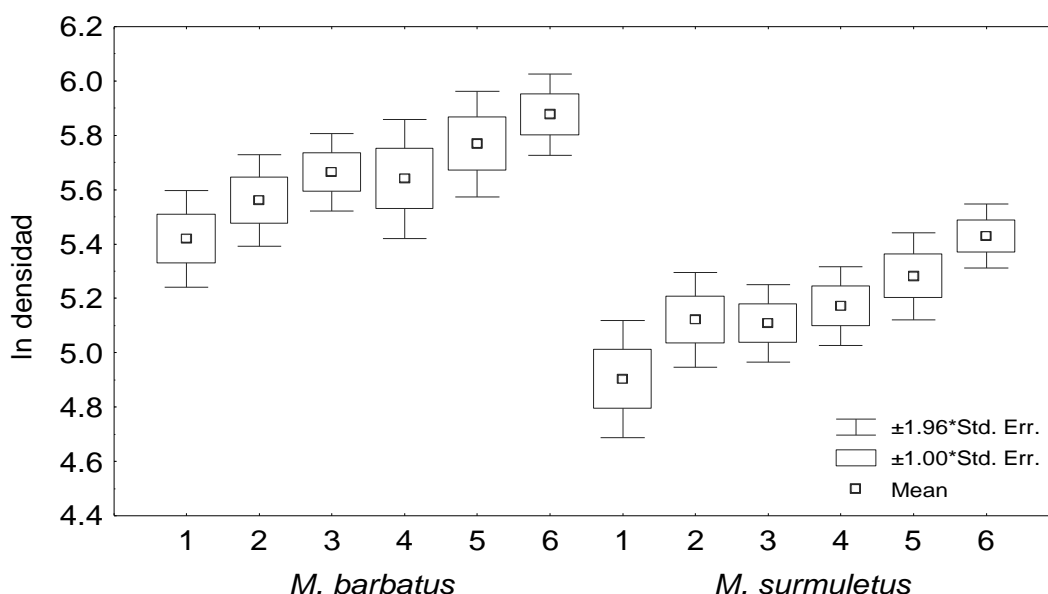


Tabla VI, 5. *Mullus barbatus*, media, desviación estándar y número de casos para las variables  $\delta$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

Posición	Media		Desviación estándar		N
	$\delta$ (TB/mm <sup>2</sup> )	$L_T$ (mm)	$\delta$ (TB/mm <sup>2</sup> )	$L_T$ (mm)	
{1}	240.8438	147.8125	94.5863	57.56181	16
{2}	279.2236	143.1905	105.9308	57.74567	21
{3}	307.9321	148.3600	118.9146	58.32158	25
{4}	312.0007	138.4118	150.0329	56.01457	17
{5}	351.2102	137.6842	164.2191	56.79501	19
{6}	370.7913	127.6667	104.4133	50.71301	15
Total	309.3307	141.2832	129.5752	55.69952	113

En *Mullus surmuletus* (Tabla VI, 4) la densidad de las TBs ( $\delta$ ) se mantiene más o menos constante a lo largo del barbillón, encontrándose diferencias significativas entre los pares: 1:4 (0.01499), 1:5 (0.0000) y 1:6 (0.0000), 2:6 (0.0019), 3:6 (0.0009),

4:6 (0.0261). La densidad de las *TBs* ( $\delta$ ) es mayor en el segmento apical ( $249.3060 \pm 94.7331$  *TB/mm*<sup>2</sup>) y va decreciendo paulatinamente hacia la zona basal, donde alcanza su valor mínimo ( $159.3909 \pm 96.0594$  *TB/mm*<sup>2</sup>) (Tabla VI, 6).

Tabla VI, 6. *Mullus surmuletus*, media, desviación estándar y número de casos para las variables  $\delta$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

Posición	Media		Desviación estándar		N
	$\delta$ ( <i>TB/mm</i> <sup>2</sup> )	$L_T$ (mm)	$\delta$ ( <i>TB/mm</i> <sup>2</sup> )	$L_T$ (mm)	
{1}	159.3909	178.1724	96.0594	60.31943	29
{2}	189.1942	181.5484	101.0549	60.97149	31
{3}	179.7248	182.7097	80.6155	56.81678	31
{4}	191.3672	184.8387	79.9663	54.57539	31
{5}	214.3529	189.0000	91.9493	56.83374	28
{6}	249.3060	185.5667	94.7331	55.47704	30
Total	197.0682	183.6000	94.0616	56.82745	180

El valor medio de la densidad de *TBs* (Tabla VI, 5, Tabla VI, 6) es menor en *Mullus surmuletus* ( $197.0682 \pm 94.0616$  *TB/mm*<sup>2</sup>) que en *M. barbatus* ( $309.3307 \pm 129.5752$  *TB/mm*<sup>2</sup>).

### Área del poro de la papila gustativa (*TB*)

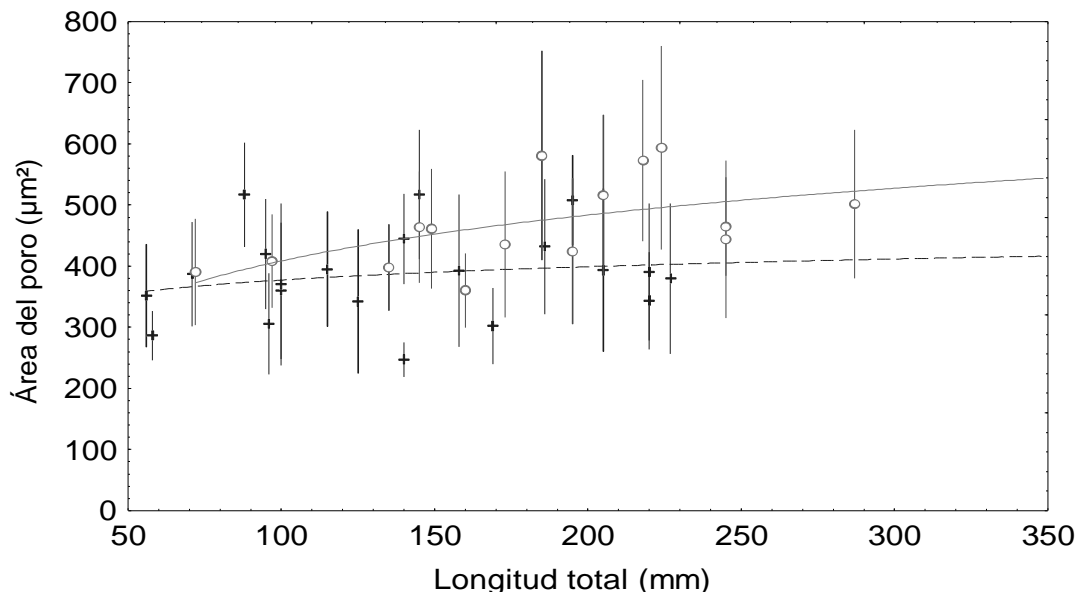
La relación de la longitud total  $L_T$  y el área del poro de las *TBs* ( $A_P$ ) en *Mullus barbatus* fue  $A_P = 306.33L_T^{0.0393}$ , y en *M. surmuletus*  $A_P = 136.49L_T^{0.2294}$  (Figura VI, 12). En ambas especies, el área del poro ( $A_P$ ) se incrementa ligeramente a lo largo de su desarrollo.

Los resultados del análisis de varianza ( $F_{1,1335} = 20.343$ ,  $P < 0.05$ ), demuestran que el logaritmo natural de la talla ( $L_T$ ) tiene efecto sobre el logaritmo natural de  $A_P$  (Tabla VI, 7), por lo que se prosiguió a realizar el análisis de covarianza de dos vías, con la especie (1) y la posición (2) como efecto y  $\ln L_T$  como covariante.

Tabla VI, 7. Prueba de significación de F, del efecto de  $\ln L_T$  sobre el  $\ln A_P$ .  $\alpha = 0.05$ .

	Sum of Squares	fd	Mean Square	F	p-level
Effect	1.33202	1	1.332023	20.343	0.000007
Error	87.41338	1335	0.065478		

Figura VI, 12. Relación entre la  $L_T$  y el área de los poros de las TBs para ambas especies. La figura muestra los valores observados (+) y predichos (- -) de *Mullus barbatus* y los observados (o) y predichos (—) de *M. surmuletus*.



Los resultados del análisis de covarianza de dos vías, demuestran que existe efecto de interacción de segundo orden entre los factores posición (1) y especie (2) sobre el  $\ln A_p$  ( $F_{5,1335}=10.6657$ ,  $P<0.05$ ), por lo que no se prueban los efectos principales de los factores por separado (Tabla VI, 8).

Tabla VI, 8. Prueba de significación de F, de los efectos, posición (1), especie (2) y su interacción (1 2) sobre el  $\ln A_p$ .  $\alpha=0.05$ .

Effect	fd	MS	fd	MS	F	p-level
Effect	Effect	Effect	Error	Error		
1	5*	4.693460*	1335*	0.065478*	71.6798*	0.000000*
2	1*	8.466640*	1335*	0.065478*	129.3048*	0.000000*
1 2	5*	0.698373*	1335*	0.065478*	10.6657*	0.000000*

Para evaluar las diferencias entre especie y posición, se elaboró la prueba de Tukey para N (número de observaciones) desiguales (Tabla VI, 9). Los contrastes muestran que no existen diferencias significativas entre especies en la posición 1 (0.7374) y en la posición 3 (0.2955), mientras que para los pares restantes 2, 4, 5 y 6 si se observan diferencias significativas ( $P<0.05$ ).



Tabla VI, 9. Prueba de Tukey por especie y posición con N desiguales (Spjotvoll/Stoline test).  $\alpha=0.05$ . \* denota diferencia significativa.

Factor	1 {1}	1 {2}	1 {3}	1 {4}	1 {5}	1 {6}	2 {1}	2 {2}	2 {3}	2 {4}	2 {5}	2 {6}
media	5.9213	5.9286	6.0572	6.0290	5.7993	5.4647	6.0049	6.2122	6.1404	6.1899	5.9737	5.8713
1 {1}		1.0000	<u>0.0007</u>	0.0804	<u>0.0158</u>	<u>0.0000</u>	0.7374	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.9836	0.9824
			*		*	*		*	*	*		
1 {2}	1.0000		<u>0.0004</u>	0.1425	<u>0.0070</u>	<u>0.0000</u>	0.8376	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.9954	0.9508
			*		*	*		*	*	*		
1 {3}	<u>0.0007</u>	<u>0.0004</u>		0.9997	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.9885	<u>0.0002</u>	0.2955	<u>0.0009</u>	0.6855	<u>0.0001</u>
	*	*			*	*		*		*	*	*
1 {4}	0.0804	0.1425	0.9997		<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	1.0000	<u>0.0000</u>	0.0588	<u>0.0002</u>	0.9749	<u>0.0034</u>
					*	*		*		*	*	*
1 {5}	<u>0.0158</u>	<u>0.0070</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>		<u>0.0000</u>	<u>0.0001</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0016</u>	0.7997
	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*	
1 {6}	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>		<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>
	*	*	*	*	*		*	*	*	*	*	*
2 {1}	0.7374	0.8376	0.9885	1.0000	<u>0.0001</u>	<u>0.0000</u>		<u>0.0000</u>	0.0750	<u>0.0011</u>	0.9999	0.0845
					*	*		*		*	*	*
2 {2}	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0002</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>		0.6026	1.0000	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>
	*	*	*	*	*	*	*				*	*
2 {3}	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.2955	0.0588	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.0750	0.6026		0.9326	<u>0.0034</u>	<u>0.0000</u>
	*	*			*	*				*	*	*
2 {4}	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0009</u>	<u>0.0002</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0011</u>	1.0000	0.9326		<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>
	*	*	*	*	*	*	*				*	*
2 {5}	0.9836	0.9954	0.6855	0.9749	<u>0.0016</u>	<u>0.0000</u>	0.9999	<u>0.0000</u>	<u>0.0034</u>	<u>0.0000</u>		0.3615
					*	*	*	*	*	*		*
2 {6}	0.9824	0.9508	<u>0.0001</u>	<u>0.0034</u>	0.7997	<u>0.0000</u>	0.0845	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.3615	
			*	*		*		*	*	*		

Los resultados de la Tabla VI, 9 indican que para ambas especies, el área de los poros ( $A_P$ ) depende de la ubicación de estos a lo largo del barbillón. En general, el área de las TBs es menor en los segmentos apicales (6 y 5) y tiende a aumentar hacia los segmentos basales (1 y 2) (Figura VI, 13).

En *Mullus barbatus* (Tabla VI, 9) no se encontraron diferencias significativas entre los pares 1:2 (1.0000), 1:4 (0.0804), 2:4 (0.1425) y 3:4 (0.9997). El área del poro es menor en la parte apical ( $243.2478 \pm 59.4511 \mu\text{m}^2$ ) y se va incrementando hasta alcanzar su valor máximo ( $433.9110 \pm 76.7535 \mu\text{m}^2$ ) en la zona media basal (posición 3), decreciendo el tamaño del poro ( $389.6087 \pm 115.0657 \mu\text{m}^2$ ) hacia la zona basal (Tabla VI, 10).

Figura VI, 13. Diagrama de cajas por especie y posición, para el  $\ln A_P$ .

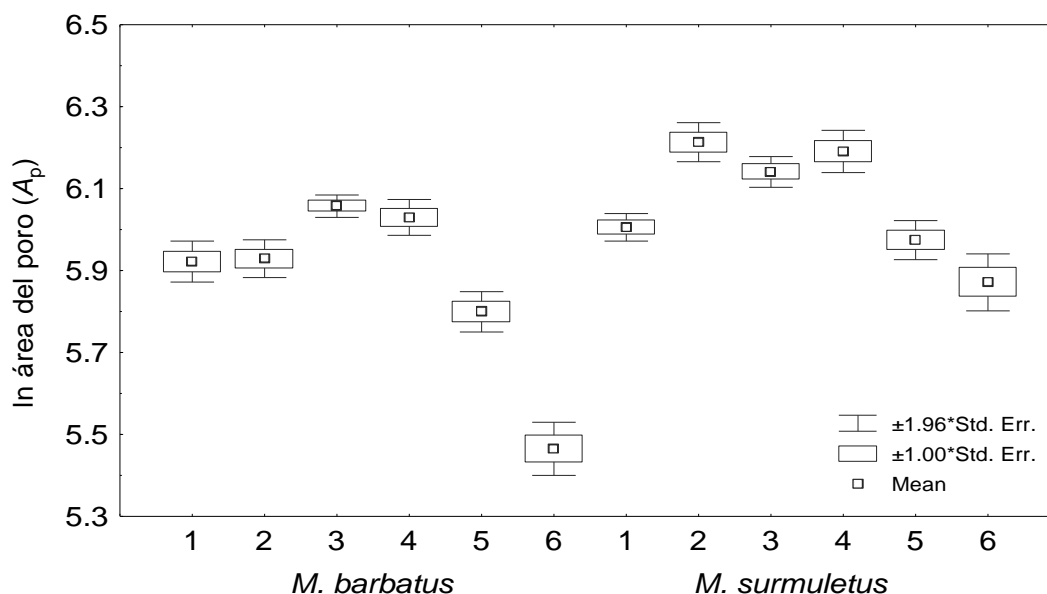


Tabla VI, 10. *Mullus barbatus*, media, desviación estándar y número de casos para las variables  $A_P$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

Posición	Media		Desviación estándar		N
	$A_P$ ( $\mu\text{m}^2$ )	$L_T$ (mm)	$A_P$ ( $\mu\text{m}^2$ )	$L_T$ (mm)	
{1}	389.6087	148.0815	115.0657	47.51811	135
{2}	392.3594	154.6812	117.4619	53.80040	160
{3}	433.9110	144.0061	76.7535	52.78008	164
{4}	426.2897	130.0367	97.7990	55.58059	109
{5}	342.3374	133.3130	93.7727	54.00412	115
{6}	243.2478	121.4000	59.4511	47.43245	55
Total	387.1939	141.6518	110.8441	53.16799	738

Los contrastes para *Mullus surmuletus* (Tabla VI, 9) muestran que no existen diferencias significativas entre los pares 1:3 (0.0750), 1:5 (0.9999), 1:6 (0.0845), 2:3 (0.6026), 2:4 (1.0000), 3:4 (0.9326) y 5:6 (0.3615). El valor mínimo del área del poro se registró en la zona apical ( $373.7885 \pm 121.4974 \mu\text{m}^2$ ), incrementándose paulatinamente hasta alcanzar sus valores máximos en la zona media, en las posiciones 4 ( $511.2169 \pm 158.1396 \mu\text{m}^2$ ), 3 ( $474.9467 \pm 103.0668 \mu\text{m}^2$ ) y 2 ( $515.9869 \pm 136.9784 \mu\text{m}^2$ ), decreciendo el área del poro ( $409.6453 \pm 59.0229 \mu\text{m}^2$ ) hacia la posición 1, sin alcanzar los valores mínimos del área de los poros apicales (Tabla VI, 11).

Tabla VI, 11. *Mullus surmuletus*, media, desviación estándar y número de casos para las variables  $A_P$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

Posición	$A_P$ ( $\mu\text{m}^2$ )	Media		Desviación estándar		N
		$L_T$ (mm)	$A_P$ ( $\mu\text{m}^2$ )	$L_T$ (mm)		
{1}	409.6453	173.8714	59.1524	59.02295	70	
{2}	515.9869	169.9130	136.9784	50.83851	115	
{3}	474.9467	182.0400	103.0668	48.47720	125	
{4}	511.2169	181.5971	158.1396	54.36560	139	
{5}	401.6050	169.4211	83.8115	53.67340	76	
{6}	373.7885	177.6353	121.4974	48.69606	85	
Total	460.2216	176.5295	132.7798	52.30933	610	

El valor medio del área de los poros (Tabla VI, 10, Tabla VI, 11) es mayor en *Mullus surmuletus* ( $460.2216 \pm 132.7798 \mu\text{m}^2$ ) que en *M. barbatus* ( $387.1939 \pm 110.8441 \mu\text{m}^2$ ).

### Área de las papilas gustativas (TBs)

La relación de la longitud total  $L_T$  y el área de la TB ( $A_{TB}$ ) en *Mullus barbatus* fue  $A_{TB} = 246.97L_T^{0.2973}$ , y en *M. surmuletus*  $A_{TB} = 69.488L_T^{0.5781}$  (Figura VI, 14). En ambas especies, el área de la TB ( $A_{TB}$ ) se incrementa a lo largo de su desarrollo.

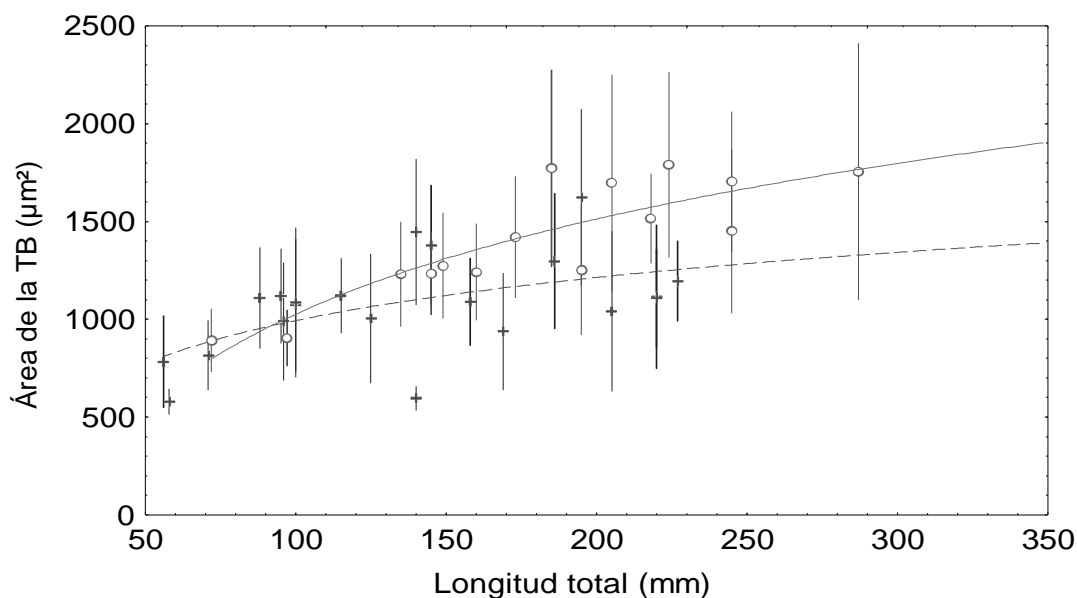
Los resultados del análisis de varianza ( $F_{1,1309} = 409.0027$ ,  $P < 0.05$ ), demuestran que el logaritmo natural de la talla ( $L_T$ ) tiene efecto sobre el logaritmo natural de  $A_{TB}$  (Tabla VI, 12), por lo que se prosiguió a realizar el análisis de covarianza de dos vías, con la especie (1) y la posición (2) como efecto y  $\ln L_T$  como covariante.

Tabla VI, 12. Prueba de significación de F, del efecto de  $\ln L_T$  sobre el  $\ln A_{TB}$ .  $\alpha = 0.05$ .

	Sum of Squares	fd	Mean Square	F	p-level
Effect	22.68057	1	22.68057	409.0027	0.000000
Error	72.58846	1309	0.05545		

Los resultados del análisis de covarianza de dos vías, demuestran que existe efecto de interacción de segundo orden entre los factores posición (1) y especie (2) sobre el  $\ln A_{TB}$  ( $F_{5,1309} = 18.3214$ ,  $P < 0.05$ ), por lo que no se prueban los efectos principales de los factores por separado (Tabla VI, 13).

Figura VI, 14. Relación entre la  $L_T$  y el área de las TBs para ambas especies. La figura muestra los valores observados (+) y predichos (- -) de *Mullus barbatus* y los observados (o) y predichos (—) de *M. surmuletus*.



Para evaluar las diferencias entre especies y posición, se elaboró la prueba de Tukey para N (número de observaciones) desiguales (Tabla VI, 14). Los contrastes muestran que existen diferencias significativas en las mismas posiciones entre especie ( $P < 0.05$ ).

Tabla VI, 13. Prueba de significación de F, de los efectos, posición (1), especie (2) y su interacción (1 2) sobre el  $\ln A_{TB}$ .  $\alpha = 0.05$ .

Effect	fd Effect	MS Effect	fd Error	MS Error	F	p-level
1	5*	6.13017*	1309*	0.055453*	110.5463*	0.000000*
2	1*	13.02259*	1309*	0.055453*	234.8385*	0.000000*
1 2	5*	1.01598*	1309*	0.055453*	18.3214*	0.000000*

Los resultados de la Tabla VI, 14 indican que para ambas especies, el área de los poros ( $A_{TB}$ ) depende de la ubicación de estos a lo largo del barbillón. En general, el área de los poros es menor en los segmentos apicales (6 y 5), tienden a aumentar hacia los segmentos medios (4 y 3) y disminuyen su área hacia las zonas basales (2 y 1), sin alcanzar los valores de los segmentos apicales (Figura VI, 15).

Tabla VI, 14. Prueba de Tukey por especie y posición con N desiguales (Sjotvoll/Stoline test).  $\alpha=0.05$ . \* denota diferencia significativa.

Factor	1 {1}	1 {2}	1 {3}	1 {4}	1 {5}	1 {6}	2 {1}	2 {2}	2 {3}	2 {4}	2 {5}	2 {6}
media	7.2027	6.9875	7.0614	6.9361	6.7724	6.3191	7.4478	7.1660	7.1922	7.2052	7.1824	6.9907
1 {1}		<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	0.9939	1.0000	1.0000	1.0000	<u>0.0000</u> *
1 {2}	<u>0.0000</u> *	-	<u>0.2136</u> *	<u>0.8825</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>1.0000</u> *
1 {3}	<u>0.0000</u> *	0.2136	-	<u>0.0027</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	0.0636	<u>0.0014</u> *	<u>0.0000</u> *	0.0810	0.8118
1 {4}	<u>0.0000</u> *	0.8825	<u>0.0027</u> *	-	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	0.9636
1 {5}	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	-	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *
1 {6}	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	-	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *
2 {1}	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	-	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *
2 {2}	0.9939	<u>0.0000</u> *	0.0636	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	-	0.9997	0.9895	1.0000	<u>0.0004</u> *
2 {3}	1.0000	<u>0.0000</u> *	<u>0.0014</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	0.9997	-	1.0000	1.0000	<u>0.0000</u> *
2 {4}	1.0000	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	0.9895	1.0000	-	1.0000	<u>0.0000</u> *
2 {5}	1.0000	<u>0.0000</u> *	0.0810	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	1.0000	1.0000	1.0000	-	<u>0.0000</u> *
2 {6}	<u>0.0000</u> *	1.0000	0.8118	0.9636	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0004</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	<u>0.0000</u> *	-

En *Mullus barbatus* (Tabla VI, 14) no se encontraron diferencias significativas entre los pares 2:3 (0.2136) y 2:4 (0.8825). El área de la TB es menor en la parte apical ( $559.027 \pm 68.1611 \mu\text{m}^2$ ) y se va incrementando hasta alcanzar su valor máximo ( $1421.451 \pm 458.1667 \mu\text{m}^2$ ) en la zona basal (Tabla VI, 15).

Los contrastes para *Mullus surmuletus* (Tabla VI, 9) muestran que no existen diferencias significativas entre los pares 2:3 (0.9997), 2:4 (0.9895), 2:5 (1.0000) y 4:5 (1.0000). El valor mínimo del área de la TB se registró en la zona apical ( $1110.695 \pm 1819.917 \mu\text{m}^2$ ), incrementándose paulatinamente hasta alcanzar su valores máximos en la zona basal ( $1819.917 \pm 598.6503 \mu\text{m}^2$ ) en la posición 1 (Tabla VI, 16).

Figura VI, 15. Diagrama de cajas por especie y posición, para el  $\ln A_{TB}$ .

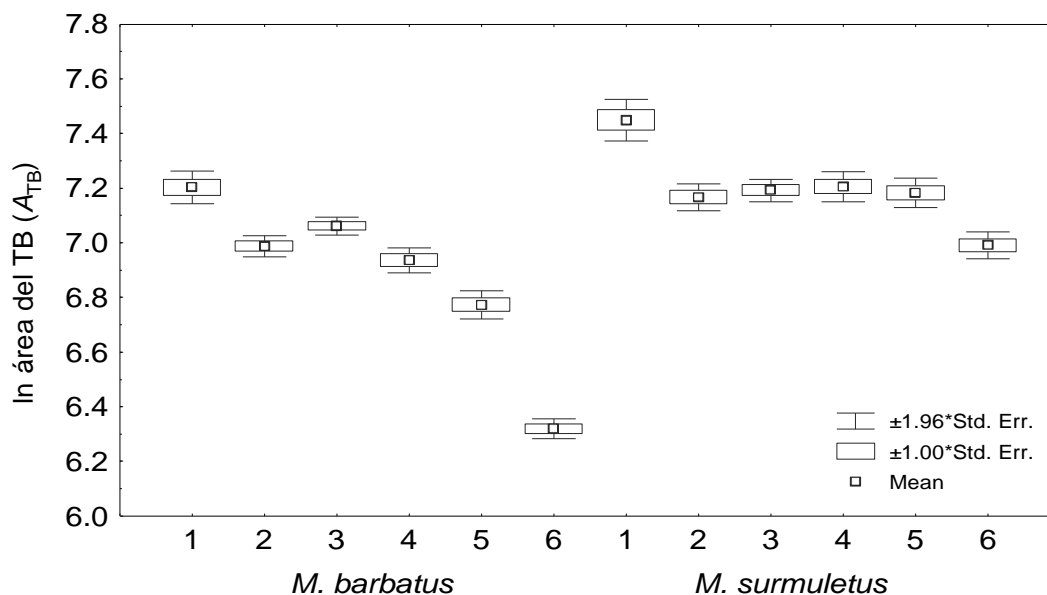


Tabla VI, 15. *Mullus barbatus*, media, desviación estándar y número de casos para las variables  $A_{TB}$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

Posición	Media		Desviación estándar		N
	$A_{TB}$ ( $\mu\text{m}^2$ )	$L_T$ (mm)	$A_{TB}$ ( $\mu\text{m}^2$ )	$L_T$ (mm)	
{1}	1421.451	143.8385	458.1667	46.41501	130
{2}	1113.318	154.5629	260.4817	52.18947	151
{3}	1195.168	145.4860	263.0738	51.51321	179
{4}	1061.158	137.3077	257.2719	56.05777	117
{5}	911.464	133.3016	264.2395	52.34383	126
{6}	559.027	122.1905	68.1611	51.79992	42
Total	1113.173	142.3799	363.0635	52.24489	745

Tabla VI, 16. *Mullus surmuletus*, media, desviación estándar y número de casos para las variables  $A_{TB}$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

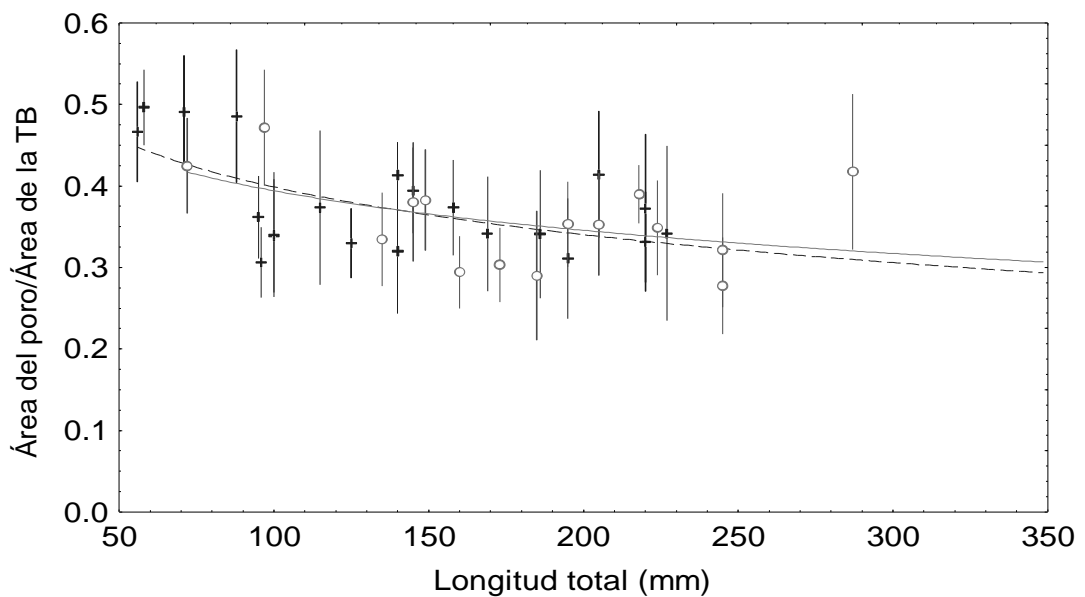
Posición	Media		Desviación estándar		N
	$A_{TB}$ ( $\mu\text{m}^2$ )	$L_T$ (mm)	$A_{TB}$ ( $\mu\text{m}^2$ )	$L_T$ (mm)	
{1}	1819.917	175.2738	598.6503	55.54990	84
{2}	1336.575	166.9515	332.8261	53.52503	103
{3}	1363.010	181.2931	312.0288	49.33171	116
{4}	1412.941	177.7500	443.0866	50.78967	128
{5}	1351.390	167.4384	308.9149	42.32906	73
{6}	1110.695	181.0137	234.0151	43.58278	73
Total	1402.492	175.2825	436.3545	50.01029	577

El valor medio del área de las TBs (Tabla VI, 15, Tabla VI, 16) es menor en *Mullus barbatus* ( $1113.173 \pm 363.0635 \mu\text{m}^2$ ) que en *M. surmuletus* ( $1402.492 \pm 436.3545 \mu\text{m}^2$ ).

### Razón área del poro: área de la papila gustativa ( $A_P/A_{TB}$ )

La relación de la longitud total  $L_T$  y la razón  $A_P/A_{TB}$  en *Mullus barbatus* fue  $A_P/A_{TB} = 1.2882L_T^{-0.2626}$ , y en *M. surmuletus*  $A_P/A_{TB} = 1.6042L_T^{-0.3073}$  (Figura VI, 16). En ambas especies, la razón  $A_P/A_{TB}$  decrece paulatinamente a lo largo de su desarrollo.

Figura VI, 16. Relación entre la  $L_T$  y la razón de  $A_P/A_{TB}$  para ambas especies. La figura muestra los valores observados (+) y predichos (- -) de *Mullus barbatus* y los observados (o) y predichos (—) de *M. surmuletus*.



Los resultados del análisis de varianza ( $F_{1,1180}=315.6955$ ,  $P<0.05$ ), demuestran que el logaritmo natural de la talla ( $L_T$ ) tiene efecto sobre el logaritmo natural de  $A_P/A_{TB}$  (Tabla VI, 17), por lo que se prosiguió a realizar el análisis de covarianza de dos vías, con la especie (1) y la posición (2) como efecto y  $\ln L_T$  como covariante.

Tabla VI, 17 Prueba de significación de F, del efecto de  $\ln L_T$  sobre el  $\ln(A_P/A_{TB})$ .  $\alpha=0.05$ .

	Sum of Squares	fd	Mean Square	F	p-level
Effect	12.01341	1	12.01341	315.6955	0.000000
Error	44.90348	1180	0.03805		

Los resultados del análisis de covarianza de dos vías, demuestran que existe efecto de interacción de segundo orden entre los factores posición (1) y especie (2) sobre el  $\ln(A_P/A_{TB})$ . ( $F_{5,1180}=4.88282$ ,  $P<0.05$ ), por lo que no se prueban los efectos principales de los factores por separado (Tabla VI, 18).

Tabla VI, 18. Prueba de significación de F, de los efectos, posición (1), especie (2) y su interacción (1 2) sobre el  $\ln(A_P/A_{TB})$ .  $\alpha=0.05$ .

Effect	fd	MS	fd	MS	F	p-level
	Effect	Effect	Error	Error		
1	5*	2.827833*	1180*	0.038054*	74.31145*	0.000000*
2	1*	0.555125*	1180*	0.038054*	14.58791*	0.000141*
1 2	5*	0.185810*	1180*	0.038054*	4.88282*	0.000199*

Para evaluar las diferencias entre especies y posición, se elaboró la prueba de Tukey para N (número de observaciones) desiguales (Tabla VI, 19). Los contrastes muestran que no existen diferencias significativas entre especies en las posiciones basales 1(0.4311) y 2 (1.0000) y en la posición medio proximal 3 (0.7284), mientras que para los pares restantes; medio distal (4), y apical (5 y 6) si se observan diferencias significativas ( $P<0.05$ ).

Los resultados de la Tabla VI, 19 indican que la razón  $A_P/A_{TB}$  depende de la ubicación de estos a lo largo del barbillón. En general, la magnitud de la razón  $A_P/A_{TB}$  cambia gradualmente a lo largo de la superficie del barbillón, siendo menor en los segmentos basales y mayor en la zona apical (Figura VI, 17).

En *Mullus barbatus* (Tabla VI, 19) no se encontraron diferencias significativas entre los pares 2:3 (0.3960), 3:5 (0.9604), 3:6 (0.0546), 4:5 (0.0737), 4:6 (1.0000) y 5:6 (0.4114). La razón  $A_P/A_{TB}$  es menor en la zona basal ( $0.2905\pm 0.0808$ ) y se va incrementando hasta alcanzar su valor máximo en la zona apical ( $0.4338\pm 0.0917$ ) (Tabla VI, 20).



Tabla VI, 19. Prueba de Tukey por especies y posición con N desiguales (Spjotvoll/Stoline test).  $\alpha=0.05$ . \* denota diferencia significativa.

Factor	1 {1}	1 {2}	1 {3}	1 {4}	1 {5}	1 {6}	2 {1}	2 {2}	2 {3}	2 {4}	2 {5}	2 {6}
media	-1.2713	-1.0541	-0.9989	-0.8750	-0.9620	-0.8576	-1.3541	-1.0400	-1.0495	-1.0207	-1.1448	-1.1117
1 {1}		<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.4311	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0177</u>	<u>0.0000</u>
		*	*	*	*	*		*	*	*	*	*
1 {2}	<u>0.0000</u>		0.3960	<u>0.0000</u>	<u>0.0211</u>	<u>0.0004</u>	<u>0.0000</u>	1.0000	1.0000	0.9740	0.2974	0.8389
	*			*	*	*	*					
1 {3}	<u>0.0000</u>	0.3960		<u>0.0004</u>	0.9604	0.0546	<u>0.0000</u>	0.9585	0.7284	0.9993	<u>0.0021</u>	<u>0.0283</u>
	*			*			*				*	*
1 {4}	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0004</u>		0.0737	1.0000	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>
	*	*	*				*	*	*	*	*	*
1 {5}	<u>0.0000</u>	<u>0.0211</u>	0.9604	0.0737		0.4114	<u>0.0000</u>	0.2203	<u>0.0377</u>	0.5100	<u>0.0000</u>	<u>0.0003</u>
	*	*					*		*		*	*
1 {6}	<u>0.0000</u>	<u>0.0004</u>	0.0546	1.0000	0.4114		<u>0.0000</u>	<u>0.0017</u>	<u>0.0006</u>	<u>0.0100</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>
	*	*					*	*	*	*	*	*
2 {1}	0.4311	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>		<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>
		*	*	*	*	*		*	*	*	*	*
2 {2}	<u>0.0000</u>	1.0000	0.9585	<u>0.0000</u>	0.2203	<u>0.0017</u>	<u>0.0000</u>		1.0000	1.0000	0.1180	0.5555
	*			*		*	*					
2 {3}	<u>0.0000</u>	1.0000	0.7284	<u>0.0000</u>	0.0377	<u>0.0006</u>	<u>0.0000</u>	1.0000		0.9944	0.2269	0.7591
	*			*	*	*	*					
2 {4}	<u>0.0000</u>	0.9740	0.9993	<u>0.0000</u>	0.5100	<u>0.0100</u>	<u>0.0000</u>	1.0000	0.9944		<u>0.0225</u>	0.1887
	*			*		*	*				*	
2 {5}	<u>0.0177</u>	0.2974	<u>0.0021</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.1180	0.2269	<u>0.0225</u>		0.9988
	*		*	*	*	*	*			*		
2 {6}	<u>0.0000</u>	0.8389	<u>0.0283</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0003</u>	<u>0.0000</u>	<u>0.0000</u>	0.5555	0.7591	0.1887	0.9988	
	*		*	*	*	*	*					

Los contrastes para *Mullus surmuletus* (Tabla VI, 19), muestra que no existen diferencias significativas entre los pares 2:3 (1.0000), 2:4 (1.0000), 2:5 (0.1180), 2:6 (0.5555), 3:4 (0.9944), 3:5 (0.2269), 3:6 (0.7591), 4:6 (0.1887), 5:6 (0.9988). La magnitud de la razón  $A_P/A_{TB}$  cambia a lo largo de la superficie del barbillón. Los valores más bajos se observan en la zona basal ( $0.2674 \pm 0.0746$ ) en la posición 1, el valor de la posición 2 se incrementa abruptamente ( $0.3627 \pm 0.0836$ ) y se incrementa paulatinamente hasta alcanzar su mayor valor en la posición 4 ( $0.3661 \pm 0.0661$ ) decreciendo ligeramente hacia el segmento apical (Tabla VI, 21).

El valor medio de la razón  $A_P/A_{TB}$  (Tabla VI, 20, Tabla VI, 21) es menor en *Mullus surmuletus* ( $0.3434 \pm 0.0802$ ) comparado con el observado en *M. barbatus* ( $0.3693 \pm 0.0901$ ).

Figura VI, 17. Diagrama de cajas por especie y posición, para el  $\ln(A_P/A_{TB})$ .

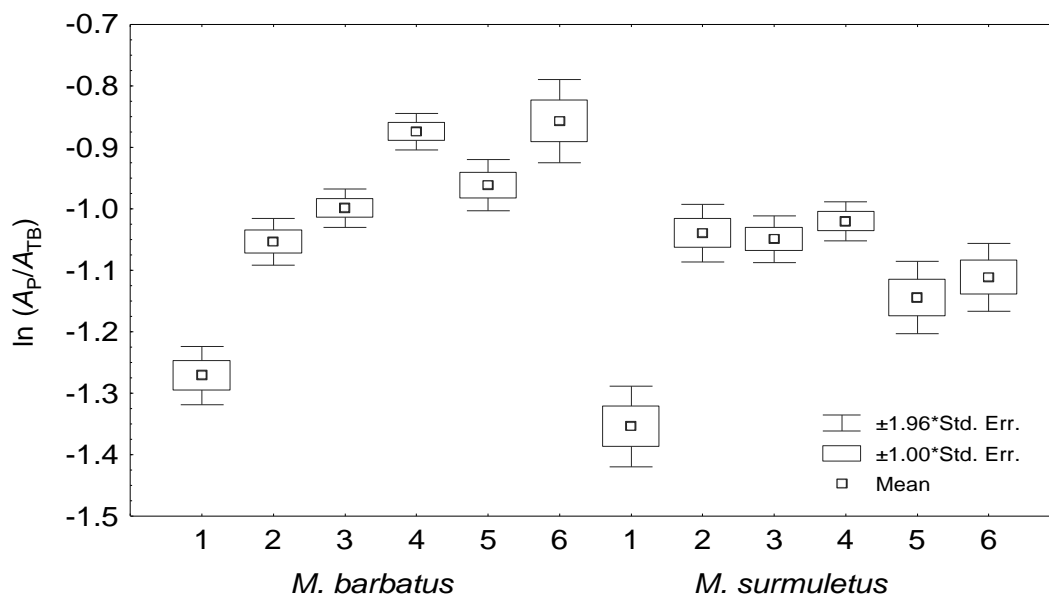


Tabla VI, 20. *M. barbatus*, medias, desviación estándar y número de casos para las variables  $A_P/A_{TB}$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

Posición	Media		Desviación estándar		N
	$A_P/A_{TB}$	$L_T$ (mm)	$A_P/A_{TB}$	$L_T$ (mm)	
{1}	0.2905	142.1653	0.0808	44.43335	121
{2}	0.3578	155.2877	0.0821	52.10360	146
{3}	0.3757	145.9608	0.0791	51.51212	153
{4}	0.4214	133.6566	0.0614	56.57182	99
{5}	0.3914	132.3304	0.0832	53.65714	112
{6}	0.4338	122.0500	0.0917	53.10751	40
Total	0.3693	141.7899	0.0901	52.38408	671

Tabla VI, 21. *Mullus surmuletus*, media, desviación estándar y número de casos para las variables  $A_P/A_{TB}$  y  $L_T$  por posición y para el total de la muestra.

Posición	Media		Desviación estándar		N
	$A_P/A_{TB}$	$L_T$ (mm)	$A_P/A_{TB}$	$L_T$ (mm)	
{1}	0.2674	167.8065	0.0746	56.7259	62
{2}	0.3627	166.8696	0.0836	55.1135	92
{3}	0.3576	180.4867	0.0745	49.5658	113
{4}	0.3661	176.8862	0.0661	51.0374	123
{5}	0.3265	161.4262	0.0721	41.6355	61
{6}	0.3378	181.2394	0.0764	44.1796	71
Total	0.3434	173.6073	0.0802	50.5707	522

## VI.4. Discusión

Las papilas gustativas (*TBs*) externas localizadas en los barbillones hioideos del género *Mullus*, corresponde a las del tipo I descritas por Reutter *et al.* (1974), las cuales están inervadas por el nervio facial y tienen una función quimiorreceptora y mecanorreceptora. En ambas especies del género *Mullus*, las células receptores de las *TBs* están protegidas por 6 a 8 células que forman el anillo del poro de las papilas. En *M. surmuletus*, las *TBs* sobresalen del nivel epitelial que los circunda, mientras que en *M. barbatus*, no sobrepasan el nivel del epitelio adyacente. Es posible que las *TBs* de *M. barbatus* estén más protegidos a la abrasión causada por el contacto con el substrato tal y como ocurre con los neuromastos del lado ciego de *Pleuronectes platessa*, Linnaeus 1758 y *Scophthalmus maximus* (Linnaeus, 1758) (Neave, 1986).

La superficie de los barbillones de ambas especies se encuentra cubierto por *TBs* que son evidentes a muy poco aumento (25x) bajo el microscopio electrónico de barrido. Existe una distribución diferencial a lo largo del barbillón, en la región apical, las *TBs* se presentan aisladas formando más o menos líneas orientadas perpendicularmente al eje del barbillón, después del primer tercio anterior del barbillón, la distribución de las *TBs* se torna irregular, observándose una mayor cantidad de agrupaciones de *TBs* poco definidas y no muy numerosas (2 a 3 *TBs*/botón) en *Mullus surmuletus*, mientras que en *M. barbatus* son numerosas (2 a 9 *TBs*/botón) y bien demarcadas por un foso ubicado entre las *TBs* y el epitelio adyacente (Figura VI, 5).

La ornamentación de los barbillones de ambas especies tiende a aumentar con la edad, reflejo del aumento de tamaño, número y agrupaciones de *TBs*. Existe una clara diferencia en la complejidad morfológica entre los barbillones de *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*. Las variaciones ultraestructurales encontrada en ambas especies del género *Mullus* sugieren que este carácter podría ser considerado taxonómicamente a nivel de especie, tal y como ocurre en ciprínidos (Schmidt, 1983; Dimmick, 1988) y soleidos (Tirelli, 1936, 1938, en: Appelbaum y Schemmel, 1983).

#### VI.4.5. Área total del poro de las *TBs* ( $A_P$ )

En organismos mayores de 60 mm  $L_T$ , el área del poro ( $A_P$ ) se incrementa ligeramente con la edad tanto en *Mullus barbatus* como en *M. surmuletus*. Quitando el efecto de la longitud el ANCOVA, muestra diferencias significativas entre los valores del  $A_P$  dependiendo su ubicación en el barbillón y entre las posiciones correspondientes de la otra especie.

La diferencia de tamaño en el  $A_P$  a lo largo del barbillón, podría ser el reflejo de los diferentes grados de desarrollo de las *TBs*. Harvey y Batty (1998) encontraron en *Gadus morhua* que las menores  $A_P$  se presentan en las *TBs* más jóvenes. Lo anterior hace suponer que en ambas especies del género *Mullus*, los valores más bajos del  $A_P$  encontrados en la zona apical de los barbillones, corresponden a la presencia de *TBs* de nueva generación, el incremento del  $A_P$  hacia la zona media, al desarrollo y madurez de las *TBs*, y el decaimiento del  $A_P$  hacia la base de los barbillones, a la senectud de las *TBs* observándose la obliteración de los poros debido al crecimiento del espesor del anillo del poro. Tomando en cuenta que durante la búsqueda del alimento la zona apical presenta un continuo desgaste debido al contacto de esta con el substrato, es de esperar la presencia de *TBs* de formación reciente con  $A_P$  menores en esta zona. Por otro lado, la diferencia en el tamaño del  $A_P$  entre especies, podría estar ligado a los diferentes tipos de fondos habitados por cada especie, de esta forma, *M. barbatus* que presenta  $A_P$  menores y habita fondos más finos podría evitar la obstrucción de sus poros.

#### VI.4.6. Área total de las *TBs* ( $A_{TB}$ )

En organismos mayores de 60 mm  $L_T$ , el área total de la *TBs* ( $A_{TB}$ ) se incrementa ligeramente con la edad tanto en *Mullus barbatus* como en *M. surmuletus*. Quitando el efecto de la longitud el ANCOVA muestra diferencias significativas entre los valores del  $A_{TB}$  dependiendo su ubicación en el barbillón y entre las posiciones correspondientes de la otra especie.

En el género *Mullus* se ha observado que el espesor del epitelio aumenta de la zona apical a la zona basal (Roule y Verrier, 1927). El aumento del tamaño de la *TB* a lo largo del crecimiento

ha sido asociado al incremento del espesor de la capa epitelial de los barbillones de *Upeneus tragula* Richardson, 1846 (McCormick, 1993) y de *Ictalurus punctatus* (Rafinesque, 1818) (Zeni y Stagni-Caligiuri, 1992). De acuerdo con lo anterior, se puede inferir que el espesor de dicha capa aumenta con el diámetro del barbillón, tal y como se observa en las láminas de Roule y Verrier (1927), si lo anterior se cumple, el incremento en el  $A_{TB}$  de la zona apical a la zona basal de los barbillones en *M. barbatus* y *M. surmuletus*, es el reflejo del aumento del espesor de la capa epitelial.

#### VI.4.7. Tasa $A_P/A_{TB}$

En organismos mayores de 60 mm  $L_T$ , el valor de la tasa  $A_P/A_{TB}$  se incrementa ligeramente con la edad tanto en *Mullus barbatus* como en *M. surmuletus*. Quitando el efecto de la longitud, el ANCOVA muestra diferencias significativas entre los valores del  $A_P/A_{TB}$  dependiendo su ubicación en el barbillón y entre las posiciones correspondientes de la otra especie.

Si bien, el significado fisiológico de la variabilidad del  $A_{TB}$  y el  $A_P$  se desconoce, en el sistema de la línea lateral de los peces ciegos de las cavernas (*Astyanax*), se ha demostrado que el tamaño de la cúpula de los neuromastos es importante para determinar su sensibilidad (Teyke, 1990), y en los neuromastos libres de *Pseudotrematomus bernacchii*, (Boulenger, 1902), se han encontrado que las diferencias en el tamaño y forma corresponden a diferencias fisiológicas (Coombs y Montgomery, 1994). Basado en lo anterior, es posible que el incremento en  $A_{TB}$  o el  $A_P$  sea un mecanismo para mejorar la sensibilidad. Si bien el  $A_{TB}$  se incrementa de la parte apical a la basal del barbillón, el  $A_P$  presenta una función inversa, por lo que el significado de estos parámetros resulta ambiguo. La relación entre  $A_P/A_{TB}$  parece ser un mejor indicador de la funcionalidad de los  $TBs$ , tal y como postula Gauldie (1988) para el sentido del oído. De acuerdo a lo anterior, es posible que las variaciones regionales en la tasa  $A_P/A_{TB}$  observadas en ambas especies del género *Mullus* correspondan a diferencias fisiológicas en las propiedades de la frecuencia de respuesta de las fibras inervadas.

En *Mullus barbatus* se observan diferencias significativas entre la zona apical, media y basal, mientras que en *M.*

*surmuletus*, la tasa  $A_P/A_{TB}$  se mantiene constante a lo largo del barbillón y solo se observan diferencias significativas en la zona basal (Figura VI, 17). Las diferencias en los patrones de distribución de los valores de  $A_P/A_{TB}$  podrían estar ligadas al comportamiento alimenticio y los tipos de fondo que habita cada especie. La utilización de los barbillones durante la búsqueda y localización de las presas, provoca la remoción del fondo y la reducción del campo visual. Los tipos de substrato que habita *M. barbatus* son más turbios, por lo que la diferencia de los valores de la tasa  $A_P/A_{TB}$  en los barbillones hioideos podría permitir la localización diferencial de estímulos gustativos y táctiles durante la localización precisa de sus presas en los momentos en que el campo visual es nulo.

#### VI.4.8. Adición de TBs

Los valores estimados de la relación  $L_T$  vs  $\delta_{TB}$  en *Mullus barbatus*  $\delta_{TB}= 16932.67L_T^{-0.819}$  y en *M. surmuletus*  $\delta_{TB}= 13918.86L_T^{-0.859}$  muestran que la  $\delta_{TB}$  en peces pequeños es mayor que en peces grandes. Roule y Verrier (1927) encontraron que el número de TBs en el género *Mullus* aumenta con la edad. En *M. barbatus*, la  $\delta_{TB}$  media del grupo de edad 0 (351 TB/mm<sup>2</sup>) es dos veces mayor a la del grupo de edad 2 (147 TB/mm<sup>2</sup>), y en *M. surmuletus*, la  $\delta_{TB}$  media del grupo de edad 0 (470 TB/mm<sup>2</sup>) es dos veces mayor a la del grupo de edad 2 (207 TB/mm<sup>2</sup>).

El decremento en la densidad a lo largo del desarrollo ontogénico, es el resultado del incremento de la superficie del barbillón en función del cuadrado de la  $L_T$  y la adición de TBs es una función lineal. Finger *et al.* (1991) atribuyen este decremento a problemas respecto a los cambios compensatorios en el sistema nervioso, debido a que el sistema nervioso necesita proveer inervaciones para incrementar grandes áreas y volúmenes sin una correspondencia con el incremento desmesurado en el número de neuronas.

Durante el desarrollo postembrionario de *Mullus barbatus* y *M. surmuletus* se observa un incremento significativo en el número de TBs en el par de barbillones hioideos. A partir de la edad estimada por otolitos (Sánchez *et al.*, 1983; Reñones *et al.*, 1995) o por el análisis de frecuencia modal (Sánchez *et al.*, 1995), y el

número total de *TBs*, es posible estimar el promedio de la adición de *TBs* en ambas especies. Dependiendo del método utilizado para estimar la edad, la adición de *TBs* varía entre 17.5 y 44.9 *TB d*<sup>-1</sup> en *M. surmuletus* y entre 19.4 y 51.84 *TB d*<sup>-1</sup> en *M. barbatus*. Debido a que los *TBs* están constituidos por un grupo de células sensoriales (Caprio, 1988; McCormick, 1993; Reutter, 1994), la tasa de adición de células sensoriales es muy alta. Este incremento es mucho mayor en especímenes juveniles, como lo indica la relación alométricamente negativa entre el número de *TBs* y la  $L_T$  del pez y por la gran cantidad de *TBs* en los organismos inmaduros. Finger *et al.* (1991) observaron este mismo fenómeno en *Ictalurus punctatus*, sin embargo, las tasas de adición en juveniles (51 mm  $L_T$ ) fue de 35 *TB d*<sup>-1</sup> y de 5 *TB d*<sup>-1</sup> en organismos adultos (395 mm  $L_T$ ), las cuales están muy por debajo de las tasas de adición encontradas en ambas especies del género *Mullus*.

Los patrones observados en el aumento del número de *TBs* en ambas especies de *Mullus*, la inervación común por botón (Figura VI, 6) y la capacidad de regeneración de las células receptoras de los *TBs* (Zeni *et al.*, 1995) hace suponer que los nuevos *TBs* se originan a partir de las células epiteliales postmitóticas del *TB* "madre", tal como ocurre en ciprínidos (Gomahr *et al.*, 1992), silúridos (Finger *et al.*, 1991) y en los neuromastos de la línea lateral de *Oreochromis niloticus* (Linneo, 1758) (Münz, 1979). Braford (1986), reporta que el órgano epibranchial de *Heterotis niloticus* (Cuvier, 1829) incrementa su tamaño y complejidad a medida que los especímenes incrementan su edad y talla, existiendo un incremento continuo en el número de terminaciones sensoriales que portan información a los *TBs*. Se ha observado en *Ictalurus punctatus* que a medida que el pez se desarrolla, el número de fibras nerviosas por *TB* decrece mientras que el número de *TBs* inervadas por fibra aumenta (Finger *et al.*, 1991). El aumento de la inervación de *TBs* por fibra nerviosa, quizá permita que los botones actúen como unidad sensorial funcional, aumentando su capacidad discriminadora de una amplia gama de estímulos (Kotrschal, 1992, 1995), incrementando la sensibilidad o habilidad del sistema para localizar la fuente alimenticia (Reutter *et al.*, 1974; Reutter y Breipohl, 1975; Finger *et al.*, 1991). De esta forma los *TBs* integran la información de la calidad química y mecánica con la localización espacio temporal

exacta.

Se ha descrito un incremento en el número de *TBs* en las primeras etapas de desarrollo del *Upeneus tragula*, hasta su asentamiento (McCormick, 1993). Este estudio muestra que el incremento es continuo a lo largo de la vida del pez, aún después de la madurez (120 a 150 mm  $L_T$ ). Algunos autores consideran que el incremento de las células sensoriales a lo largo del cuerpo esta relacionado con una compensación de la estructura sensorial en respuesta a los cambios morfológicos y ecológicos sufridos a lo largo de la ontogenia. (Corwin, 1983; Popper *et al.*, 1988; Sorensen y Caprio, 1988; Mas-Riera, 1991; Lombarte y Popper, 1994; Appelbaum y Riehl, 1997).

El continuo crecimiento postembrionario de las células receptoras es comparable con lo observado en otros sistemas sensoriales de peces teleósteos, como es el caso de la capa fotoreceptora y el epitelio pigmentado de las retinas de *Merluccius* (Mas-Riera, 1991) o para las células ciliadas mecanoreceptoras de los órganos terminales del oído interno de *Astronotus ocellaris* (Popper y Hoxter, 1984) y *Merluccius merluccius* (Linnaeus, 1758) (Lombarte y Popper, 1994).

El incremento en la sensibilidad a lo largo del desarrollo ontogénico le permite al pez detectar fuentes alimenticias a mayor distancia, que aunado al aumento de la capacidad de locomoción, la disminución al riesgo de depredación y el aprendizaje, le permiten ampliar su esfera de efectividad competitiva (Finger *et al.*, 1991). El hecho que los especímenes mayores de una misma especie puedan vivir en aguas más profundas (Suau y Vives, 1957; Reñones *et al.*, 1995; Recasens *et al.*, 1998) soportan la hipótesis que el incremento en las células sensoriales está relacionado con un incremento de ciertas habilidades sensoriales que compensan la limitación del campo visual (Mas-Riera, 1991; Lombarte y Fortuño, 1992; Lombarte y Popper, 1994) de esta forma a lo largo del ciclo de vida de una especie existe una amplia distribución de recursos.

Appelbaum y Schemmel (1983) observaron una alteración en los patrones alimenticios de *Cyprinus carpio*, Linnaeus, 1758, reflejo del cambio de hábitat y la secuencia de desarrollo de los órganos sensoriales envueltos en el comportamiento alimenticio,



encontrando que a medida que los peces se tornan más bentónicos los sistemas quimiorreceptores y mecanorreceptores van relevando a la visión hasta dejarla en un segundo término. El incremento en el tamaño de los barbillones, número de *TBs* y la superficie sensorial a lo largo del desarrollo de *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*, indica la habilidad de los sentidos del gusto y del tacto en tomar la posición dominante en la búsqueda y localización del alimento, como señal de adaptación a su bentivoría compensando la reducción de la visibilidad.

#### VI.4.9. Densidad de *TB* ( $d$ )

La densidad media de *TBs* en *Mullus barbatus* ( $309 \pm 130$  *TB/mm*<sup>2</sup>) fue mayor que en *M. surmuletus* ( $197 \pm 94$  *TB/mm*<sup>2</sup>). En ambas especies se observa una alta variabilidad de la  $\delta_{TB}$ , este mismo fenómeno ha sido observado en ciprínidos (Kiyohara *et al.*, 1980; Gomahr *et al.*, 1992), silúridos (Atema, 1971; Tiancheng y Yiming, 1994) gádidos (Harvey y Batty, 1998) y soleidos (Appelbaum y Schemmel, 1983; Livingston, 1987).

Tanto en *Mullus barbatus* como en *M. surmuletus*, la  $\delta_{TB}$  media cambia a lo largo del barbillón, observándose un decremento paulatino de la zona apical a la zona basal (Figura VI, 11). En *M. barbatus* se observaron diferencias significativas entre los segmentos basales y apicales (Tabla VI, 6), mientras que en *M. surmuletus* existen diferencias entre los segmentos basales y el resto del barbillón (Tabla VI, 7). La menor densidad encontrada en los segmentos basales de ambas especies, es el resultado del aumento de la superficie del barbillón y del decremento en la tasa de adición de nuevas *TBs*. Gomahr *et al.* (1992) encontraron que la densidad de *TBs* varía entre las diferentes áreas del cuerpo y proponen que las comparaciones se realicen entre áreas particulares, más que utilizar la densidad media tomada de diferentes áreas.

La distribución a lo largo de los barbillones de *Mullus barbatus* y *M. surmuletus* es muy parecida a la observada por Roule y Verrier (1927) en el género *Mullus*, McCormick (1993) en los barbillones de *Upeneus tragula* y por Harvey y Batty (1998) en *Gadus morhua*. Al parecer, este patrón de distribución tiende a mejorar la detección de las pequeñas diferencias en las

concentraciones químicas (Harvey y Batty, 1998). El número y los patrones de distribución de las *TBs* se han relacionado con la habilidad de los organismos para localizar eficazmente fuentes alimenticias (Bardach *et al.*, 1967; Kiyohara *et al.*, 1980; Braford, 1986; Finger, 1988; Laverack, 1988; Sorensen y Caprio, 1988; Rooj, 1994).

#### VI.4.10. Significado funcional de las diferencias morfológicas

Los barbillones se consideran estructuras asociadas a mecanismos compensatorios en aguas turbias, donde existe una reducción del campo visual (Davis y Miller, 1967) y de la distancia de reacción de los peces depredadores (Benfield y Minello, 1996). En algunos ciprínidos se ha encontrado que existe una relación proporcional de la longitud del barbillón y la turbidez del agua (Davis y Miller, 1967; Schmidt, 1983), sin embargo, *Mullus surmuletus* habita áreas menos turbias y presenta barbillones más largos que los de *M. barbatus*. Cambray (1994) encontró que en el género *Pseudobarbus* (ciprínido de río) las especies que habitan aguas claras presentan barbillones mayores, sugiriendo que la densidad de las *TBs* es más importante que la longitud del barbillón para la localización de la fuente alimenticia en ambientes con campos visuales restringidos. La mayor sensibilidad de *M. barbatus*, asociada a su mayor densidad y complejidad de *TBs* (Davis y Miller, 1967; Schmidt, 1983; Cambray, 1994), le facilita la localización de las presas en fondos fangosos, que son más turbios (Ros *et al.*, 1985), donde la visibilidad es menor (Benfield y Minello, 1996), y donde los estímulos químicos y mecánicos son la fuente más importante de información que en las áreas rocosas que habita *M. surmuletus*.

Tradicionalmente, se considera que las especies bentónicas y bentófagas están plenamente equipadas con *TBs* externas, mientras que las especies que habitan aguas claras presentan una densidad mucho menor. En general, en ciprínidos dulceaquícolas se ha encontrado una relación entre el grado de bentivoría y la densidad de *TBs* externas, sin embargo, se ha observado que más que la extensa distribución de las *TBs* es más importante su densidad y ubicación (Gomahr *et al.*, 1992). Las dos especies del género *Mullus* muestran similitudes ecológicas y morfológicas a los ciprínidos bentívoros. Ambos grupos presentan una alta

densidad de *TBs* en sus barbillones o en áreas cercanas a la cabeza, lo que les confiere una alta sensibilidad a estímulos químicos y mecánicos (Gosline, 1984; Gomahr *et al.*, 1992; McCormick, 1993). En las especies que viven en hábitats con visibilidad restringida, el sistema de *TBs* externas actúa como mecanismo compensatorio en el proceso de detección y captura de las presas (Atema, 1971; Bardach y Atema, 1971; Huber y Rylander, 1992), vía localización y discriminación de los estímulos químicos que no se pueden percibir con el sistema del olfato, o con el sistema de *TBs* orales y faringeadas durante el ciclo normal de respiración (Harvey y Batty, 1998).

*Mullus barbatus* presenta características morfológicas (agrupaciones de *TBs* numerosas, perfil de la cabeza corto y ausencia de color en las aletas) y ecológicas (fondos limosos, turbios y con poca visibilidad) que difieren de otros múlidos estudiados. Las adaptaciones morfológicas de los barbillones pueden estar relacionadas con otras tendencias morfológicas de *M. barbatus*, como el contorno de su cabeza, que presenta un perfil angular y la ausencia de color en su aleta dorsal (Hureau, 1986). Gosline (1984) sugiere que el perfil de la cabeza es una adaptación de los músculos responsables en formar el chorro de agua utilizado para agitar el fondo. La pérdida del color en la aleta dorsal se relaciona también a fondos turbios donde el campo visual es muy limitado. *M. surmuletus* muestra características morfológicas (distribución de *TBs* aisladas o en agrupaciones pequeñas de 2 a 3 *TBs*, perfil de la cabeza alargado, aleta dorsal coloreada) que son similares a las de otras especies menos especializadas como *Upeneus tragula*, habitantes de aguas claras (Gosline, 1984; McCormick, 1993).

#### VI.4.11. Integración con el sistema fotoreceptor

Se considera que las especies que dependen de la visión presentan ojos grandes y prominentes, mientras que los que las especies que dependen de estímulos no visuales presentan ojos pequeños (Kiyohara *et al.*, 1980). El mayor tamaño de ojos en *Mullus surmuletus* hace suponer que esta especie depende más de estímulos visuales que *M. barbatus*, sin embargo, estas diferencias podrían ser solo el reflejo de la diferencia de tamaño de las dos especies (Johnsen y Teeter, 1980).

Si bien, el ojo de *Mullus surmuletus* (3.5 en  $L_C$ ) como el de *M. barbatus* (3.3 en  $L_C$ ) está bien desarrollado (permite la detección de las presas no miméticas y/o nadadoras a gran distancia), su ubicación, en la parte superior y alejados del perfil anterior de la cabeza, restringe el campo visual al frente de la boca, por lo que la orientación final del pez con respecto a su presa justo antes de la ingestión esta dirigida por los sentidos del gusto y el tacto, utilizando las *TBs* de los barbillones en la localización exacta de la posición de la presa. Livingstone (1987) observó este proceso en soleidos.

En ambas especies del género *Mullus*, sus presas son bentónicas con baja movilidad y en su mayoría son miméticas o se encuentran enterradas en el substrato (Gharbi y Ktari, 1979; Guillén y Martínez, 1995), por lo que su detección visual es muy baja, aunado a esto, la continua remoción del substrato resultado del movimiento de los barbillones durante el proceso de forrajeo, provoca un aumento en la turbidez del agua. La presencia de un sistema de *TBs* bien desarrollado y de ojos grandes, le permite a ambas especies del género *Mullus* tener un amplio campo sensorial, utilizando los estímulos químicos y mecánicos en la detección y captura de sus presas, y los estímulos visuales en el análisis de su entorno, maximizando de este modo la eficiencia de forrajeo y disminuyendo el riesgo de depredación (Kamil, 1988).

Cuando las presas son detectadas utilizando la visión, la presencia de barbillones y/o aletas pélvicas equipadas con *TBs* externas, incrementan la probabilidad de detectar y localizar presas miméticas, enterradas, en campos con poca visibilidad, o pequeñas partículas de comida que serian imposibles de detectar de otra forma. Johnsen y Teeter (1980) encontraron que *Ictalurus nebulosus* (Lesueur, 1819) puede responder apropiadamente a pequeñas diferencias en la concentración de estimulantes aplicados simultáneamente en ambos barbillones maxilares. Esto hace suponer que un mapa de concentraciones químicas puede ser generado por las *TBs* (Harvey y Batty, 1998).

En conclusión, las dos especies del género *Mullus*, se han especializado en una alimentación basada en invertebrados bentónicos, adaptándose evolutivamente a hábitats diferentes, de acuerdo a la tendencia de las especies del mismo origen para

minimizar la competencia y la depredación. El desarrollo de estructuras sensoriales distintas, en este caso las TBs en los barbillones hioideos, juegan un papel importante en este proceso de diferenciación específica.

## VI.5. Bibliografía

- Appelbaum, S. y Schemmel, Ch. 1983. Demersal Sense Organs and their Significance in the Feeding Behaviour of the Common Sole *Solea vulgaris*. Marine Ecology Progress Series 13:29-36.
- Appelbaum, S. y Riehl, R. 1997. Scanning Electron Microscopic Observations of the Chemo- and Mechanoreceptors of Carp Larvae (*Cyprinus carpio*) and their Relationship to Early Behaviour. Aquatic Living Resources 10: 1-12.
- Atema, J. 1971. Structures and Functions of the Sense of Taste in the Catfish (*Ictalurus natalis*). Brain Behavior and Evolution 4: 273-294.
- Bardach, J. E., Todd, J. H. Y Crickmer, R. 1967. Orientation by Taste in Fish of the Genus *Ictalurus*. Science 155: 1276-1278.
- Bardach, J. E. y Atema J. 1971. The Sense of Taste in Fishes. In: Beidler LM (ed) Handbook of sensory physiology. Springer-Verlag, Heidelberg, p 293-336.
- Benfield, M. y Minello, T. J. 1996. Relative Effects of Turbidity and Light Intensity on Reactive Distance and Feeding of an Estuarine Fish. Environmental Biology of Fishes 46:211-216.
- Braford, M. R. 1986. *De Gustibus Non Est Disputandum*: A Spiral Centre for Taste in the Brain of the Teleost Fish, *Heterotis niloticus*. Science 232:489-491.
- Cambray, J. A. 1994. Effects of Turbidity on the Neural Structures of Two Closely Related Redfin Minnows *Pseudobarbus afer*, y *P. asper*, in the Gamtoos River System, South Africa. South African Journal of Zoology 29:126-131.

- Caprio, J. 1988. Peripheral Filters and Chemoreceptor Cell in Fishes. *In Sensory Biology of Aquatic Animals*. Atema, J., Fay, R. R. Popper A. N. and Tovolga W. N. (eds.) pp. 313-338. New York: Springer Verlag.
- Coombs, S. y Montgomery, J. 1994. Function and Evolution of Superficial Neuromasts in an Antarctic Notothenioid Fish. *Brain Behavior and Evolution* 44:287-298.
- Corwin, J. T. 1983. Postembryonic Growth of the Macula Neglecta Auditory Detector in the Ray, *Raja clavata*: Continual Increases in Hair Cell Number, Neural Convergence, and Physiological Sensitivity. *Journal of Comparative Neurology* 217: 345-356.
- Davis, B.J. y Miller, R.J. 1967. Brain Patterns in Minnows of the Genus *Hybopsis* in Relation to Feeding Habits and Habitat. *Copeia* 1967: 1-39.
- Dimmick, W. W. 1988. Ultrastructure of North American Cyprinid Maxillary Barbels. *Copeia*. 72-80.
- Finger, T. E. 1988. Organization of Chemocensory Systems Within the Brains of Bony Fishes. *In Sensory Biology of Aquatic Animals*. Atema, J., Fay, R. R. Popper A. N. and Tovolga W. N. (eds.) pp. 339-363. New York: Springer Verlag.
- Finger, T. E., Drake, S. K., Kotrschal, K. Womble, M. y Dockstader, K. C. 1991. Postlarval Growth of the Peripheral Gustatory System in Channel Catfish, *Ictalurus punctatus*. *Journal of Comparative Neurology* 314: 55-66.
- Gauldie, R. W. 1988. Function, form and time-keeping properties of fish otoliths. *Comp.Biochem.Physiol.* 91A: 395-402.
- Gharbi, H. Ktari, M.H. 1979. Régime Alimentaire des Rougets (*Mullus barbatus* Linnaeus, 1758 et *Mullus barbatus* Linnaeus, 1758) du Golfe de Tunis. *Bull Inst natn scient tech Océanogr Pêche Salammbô* 6: 41-52.

- Gomahr, A., Palzenberger, M. y Kotrschal, K. 1992. Density and Distribution of External Taste Buds in Cyprinids. *Environmental Biology of Fishes* 33:125-134.
- Guillén, J. E. y Martínez. M. 1995. *Mullus surmuletus* (L. 1758): Decapoda Selective Predation. Rapport Commission Internationale pour L'Exploration Scientifique de la Mer Méditerranée 34: 244.
- Harvey, R. y Batty, R. S. 1998. Cutaneous taste buds in cod. *Journal of Fish Biology* 53: 138-149.
- Huber, R. y Rylander, M.K. 1992. Brain Morphology and Turbidity Preference in *Notropis* and Related Genera (Cyprinidae, Teleostei). *Environmental Biology of Fishes* 33: 153-165.
- Hureau, J. C. 1986. Mullidae. In: Whitehead PJP, Bauchot ML, Hureau, J.C., Nielsen, J. y Tortonese, E. (eds) *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. Vol. 2. UNESCO, Paris, p. 877-882.
- Johnsen, P. B. y Teeter, J. H. 1980. Spatial Gradient Detection of Chemical Cues by Catfish. *Journal of Comparative Physiology A* 140: 95-99.
- Kamil, A. C. 1988. Behavioral Ecology and Sensory Biology. In *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Atema, J., Fay, R. R. Popper A. N. and Tovolga W. N. (eds.) pp. 189-201. New York: Springer Verlag.
- Kiyohara, S. Yamashita, S., y Kitoh, J 1980. Distribution of taste buds on the lips and inside the mouth in the minnow, *Pseudorasbora parva*. *Physiological Behaviour*. 24: 1143-1147.
- Kotrschal, K. 1992. Quantitative Scanning Electron Microscopy of Solitary Chemoreceptor Cells in Cyprinids and other Teleosts. *Environmental Biology of Fishes* 35:237-282.
- Kotrschal, K. 1995. Ecomorphology of Solitary Chemosensory Systems in Fish: A Review. *Environmental Biology of Fishes* 44: 143-155.

- Kotrschal, K. 1996. Solitary Chemosensory Cell: Why do Primary Aquatic Vertebrates Need Another Taste System? *Tree* 11: 110-114.
- Laverack, M. S. 1988. The Diversity of Chemoreceptors. *In Sensory Biology of Aquatic Animals*. Atema, J., Fay, R. R. Popper A. N. and Tovolga W. N. (eds.) pp. 287-312. New York: Springer Verlag.
- Livingstone, M. E. 1987. Morphological and Sensory Specializations of Five New Zealand Flatfish Species, in Relation to Feeding Behaviour. *Journal of Fish Biology* 31: 775-795.
- Lombarte, A. y Fortuño, J. M. 1992. Differences in Morphological Features of the Sacculus of the Inner Ear of two Hakes (*Merluccius capensis* and *M. paradoxus*) Inhabits from Different Depth of Sea. *Journal of Morphology* 213: 97-107.
- Lombarte, A. y A. Popper. 1994. Quantitative Analyses of Postembryonic Hair Cell Addition in the Otolithic Endorgans of the Inner Ear of the European Hake, *Merluccius merluccius* (Gadiformes, Teleostei). *The Journal of Comparative Neurology*. 345:419-428.
- Mas-Riera, J. 1991. Changes during growth in the retinal structure of three hake species, *Merluccius* spp. (Teleostei: Gadiformes), in relation to their depth distribution and feeding. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 152:91-104.
- McCormick, M. I. 1993. Development and Changes at Settlement in the Barbel Structure of the Reef Fish, *Upeneus tragula* (Mullidae). *Environmental Biology of Fishes* 37:269-282.
- Münz, H. 1979. Morphology and innervation of the lateral line system in *Sarotherodon niloticus* (L.) (Cichlidae, Teleostei). *Zoomorphology* 93: 73-86.
- Neave, D.A. 1986. The development of the Lateral Line System in Plaice (*Pleuronectes platessa*) and Turbot (*Scophthalmus maximus*). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 66:683-693.



- Popper, A. N. y Hoxter, B. 1984. Growth of a Fish Ear. Iyer. Quantitative Analysis of Sensory Hair Cell and Ganglion Cell Proliferation. *Hearing Research* 15: 133-142.
- Popper, A. N., Rogers, P. H., Saidel, W. M. y Cox, M. 1988. Role of the Fish Ear in Sound Processing. In: Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N. y Tavolga, W. N. (eds) *Sensory biology of aquatic animals*. Springer-Verlag, New York, p 687-710.
- Recasens, L. Lombarte A. Morales-Nin, B. y Torres, G. J. 1998. Spatiotemporal Variation in the Population Structure of the European hake in the NW Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 53: 387-401.
- Reñones, O., Massuti, E. y Morales-Nin, B. 1995. Life History of the Red Mullet *Mullus surmuletus* from the Bottom -Trawl Fishery off the Island of Majorca (north-west Mediterranean). *Marine Biology* 123: 411-419.
- Reutter, K. 1994. Comparative Aspects of Vertebrate Taste Cell Microvillar Structures. *Advances in the Biosciencias* 93: 3-9.
- Reutter, K., Breipohl, W. y Bijvank, G. J. 1974. Taste Bud Types in Fishes II. Scanning Electron Microscopical Investigations on *Xiphophorus helleri* Heckel (Poecillidae, Cyprinodontiformes, Teleostei). *Cell and Tissue Research* 153:151-165.
- Rooj, N. C. 1994. Light and Scanning Electron Microscopic Studies on the Gill Rakers and Taste Buds of Two Indian Hill-Stream Fishes. *Punjab Univ. Journal of Zoology* 9: 59-66.
- Ros, J., Romero, J., Ballesteros, E. y Gili, J. M. 1985. Diving in Blue Water. The Benthos. In: Margalef, R. (ed) *Key Environments: Western Mediterranean*. Pergamon Press Ltd, Oxford, England, p 233-295.
- Roule, M. L. y Verrier, M. L. 1927. Etude sur les Barbillons des Rougets-barbets (G. *Mullus*). *Annales de la Station Océanographique de Salammbô*. III: 1-16.
- Sánchez, P., Morales-Nin, B, y Martín, P. 1983. The Mulletts (*Mullus surmuletus* L. 1758, *Mullus barbatus* L. 1758) of the

- Catalan Coast: Biological and Fishing Aspects. Int Counc Explor Sea Comm Meet (Demersal Fish Comm) 27: 1-19.
- Sánchez, P., Alvarez, F., de Ranieri S, y Sartor, P. 1995. Evaluation and Analysis of the Interaction of Fishing Gears in the Demersal Fisheries of Western Mediterranean. Rapport final. EC FAIR (mimeo) 333 p.
- Schmidt, R. E. 1983. Variation in Barbels of *Rhinichtys cataractae* (Pisces: Cyprinidae) in Southeastern New York with Comments on Phylogeny and Functional Morphology. 239-246.
- Secor, D.H. y Dean, J.M. 1989. Somatic Growth on the Otolith-Fish Size Relationship in Young Pond-Reared Striped Bass, *Morone saxatilis*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46: 113-121.
- Sorensen, P. W. y Caprio, J. 1998. Chemoreception XV. In The Physiology of Fishes (2<sup>nd</sup> ed). Ed. Evans, D. H. CRC Press, New York 375-405.
- Suau, P. y Vives, F. 1957. Contribución Al Estudio del Salmonete de Fango (*Mullus barbatus* L.) del Mediterráneo Occidental. Inv. Pesq. 9: 97-118.
- Teyke, T. 1990. Morphological Differences in Neuromasts of the Blind Cave Fish *Astyanax hubbsi* and the Sighted River Fish *Astyanax mexicanus*. Brain Behavior and Evolution 35: 23-30.
- Tiancheng, L. y Yiming, H. 1994. Gustation and Taste Organ in the Barbel of the African Catfish. Acta Hydrobiologica Sinica 18: 316-326.
- Toyoshima, K., Nada, O. y Shimamura, A. 1984. Fine Structure of Monoamine - Containing Basal Cell in the Taste Buds on the Barbels of Three Species of Teleosts. Cell Tissue Res. 235: 479-484.

- Zeni, C. y Stagni-Caligiuri, A. 1992. Morphological and Ultrastructural Changes Induced by Sublethal Concentrations of an Anionic Detergent on *Ictalurus* Species Barbel Taste Buds. *Microbios* 69: 41-52.
- Zeni, C., Stagni-Caligiuri, A. y Bovolenta, M. R. 1995. Damage and Recovery of *Ictalurus* sp. Barbel Taste Buds Exposed to Sublethal Concentrations of an Anionic Detergent. *Aquatic Toxicology* 31: 113-123.