

Calcificación de Filamentos Branquiales en *Salmo salar*: Perspectivas sobre Plasticidad y Función

Gill Filaments Calcification in *Salmo salar*: Perspectives on Plasticity and Function

Carolina Smok^{1,2}; Mariana Rojas² & Mariano del Sol¹

SMOK, C.; ROJAS, M. & DEL SOL, M. Calcificación de filamentos branquiales en *Salmo salar*: Perspectivas sobre plasticidad y función. *Int. J. Morphol.*, 43(1):244-249, 2025.

RESUMEN. Este estudio aborda la calcificación de los filamentos branquiales en alevines de salmón del Atlántico (*Salmo salar*), un proceso que podría interpretarse erróneamente como patológico. Utilizando diversas técnicas anatómicas e histoquímicas, se analizaron las branquias de 10 alevines clínicamente sanos provenientes de la industria de piscicultura en Chile. Nuestros resultados muestran que el proceso de calcificación se inicia en la base de inserción de los filamentos branquiales, avanzando hacia los ápices de dichas estructuras. Histológicamente, la calcificación se identificó en el pericondrio y en la matriz cartilaginosa. Este proceso, observado también en las branquiespinas y huesos de los arcos branquiales, guarda directa relación con la plasticidad morfológica de las branquias, subrayando la importancia de diferenciar entre respuestas biológicas de remodelación adaptativa y determinadas patologías de *Salmo salar* al momento de realizar diagnósticos productivos. Los hallazgos reportados en el presente trabajo contribuyen a mejorar el entendimiento de los procesos fisiológicos en salmones y su impacto en la calidad productiva.

PALABRAS CLAVE: Branquias; Filamentos branquiales; Plasticidad; Calcificación.

INTRODUCCIÓN

La salmonicultura constituye una de las principales actividades productivas en Chile, y como tal, ha sido un motor económico clave en el sur del país durante las últimas décadas (Bergoing & Doña, 2023). El consumo de salmón, rico en ácidos grasos poliinsaturados omega-3 tales como el ácido eicosapentaenoico (EPA) y el ácido docosahexaenoico (DHA), resulta fundamental para la salud humana, ya que estos compuestos contribuyen a la protección cardiovascular y al desarrollo de los sistemas nervioso y visual (Valenzuela & Nieto, 2001; Valenzuela, 2005). Organismos internacionales, como la OMS y la FAO, destacan su importancia al recomendar una ingesta diaria de 1,2-1,5 g de ácidos grasos poliinsaturados en adultos (FAO & OMS, 2015).

Con respecto al concepto de plasticidad fenotípica, este se define como la capacidad de un organismo para adaptar su fenotipo en respuesta a cambios ambientales, lo que implica variaciones en determinados aspectos morfológicos, así como posibles cambios en su ontogenia (Sommer, 2020). En el caso particular de los peces, las branquias, debido a su es-

trecho contacto con el agua, son estructuras muy sensibles a las condiciones ambientales y pueden experimentar cambios mediados por agentes infecciosos (Diler & Cinar, 2009), floraciones algales (Mardones, 2020) y situaciones de estrés para los peces, como contaminación, desbalances nutricionales, aumento de temperatura e hipoxia (Crespo *et al.*, 1988; Roa *et al.*, 2011; Rojas, *et al.*, 2024 a y b). Por dichas razones, la morfología de las branquias constituye un buen indicador tanto de la calidad del agua, así como de las condiciones sanitarias del sistema productivo en general.

Macroscópicamente, los arcos branquiales de los teleósteos se componen de dos series de cuatro holobranquias, las que conforman las paredes de la faringe. Cada holobranquia posee dos hemibranquias, que emergen desde el borde posterior del arco branquial, y están formadas por filamentos primarios ubicados muy próximos entre sí, cuyos extremos distales se interdigitan con los filamentos de la hemibranquia adyacente. Los filamentos primarios aumentan su superficie mediante la formación de re-

¹ Universidad de La Frontera, Facultad de Medicina, Programa de Doctorado en Ciencias Morfológicas, Temuco, Chile.

² Universidad de Chile, Facultad de Medicina, Instituto de Ciencias Biomédicas. Núcleo Interdisciplinario de Biología y Genética, Laboratorio de Embriología Comparada, Santiago, Chile.

pliegues denominados lamelas, que constituyen filamentos secundarios dispuestos en ángulo recto y regularmente distribuidos sobre toda la superficie dorsal y ventral de los filamentos primarios (Peñailillo, 2011; Roa *et al.*, 2011; Thiruppathy *et al.*, 2022; Turko *et al.*, 2020; West *et al.*, 2021).

En su conformación histológica, los filamentos branquiales presentan un eje central de cartílago hialino y están recubiertos por un epitelio de revestimiento compuesto por los siguientes tipos celulares: i) células ricas en mitocondrias, encargadas de realizar el intercambio iónico (ionocitos), ii) células secretoras de mucus, iii) células indiferenciadas, iv) células neuroendocrinas quimiorreceptoras (CNE), además de tejido linfoide interbranquial (Bergoing & Doña, 2023; Emam *et al.*, 2022; Evans *et al.*, 2005; Luzio *et al.*, 2013; Pan *et al.*, 2022; Peñailillo, 2011; Roa *et al.*, 2011; West *et al.*, 2021). Las lamelas poseen un eje vascular central presentando células pavimentosas y células pilares, separadas del espacio interlamelar por una membrana basal (Evans *et al.*, 2005; Król *et al.*, 2020; Luzio *et al.*, 2013; West *et al.*, 2021). Las lamelas proporcionan un área aproximada de 0,1- 0,4 m² de superficie lamelar por kilogramo de masa corporal, dedicada tanto a la transferencia de oxígeno, como a la captación de sustancias tóxicas, independientemente de si estas son de origen natural o causadas por contaminantes artificiales (Król *et al.*, 2020).

En lo concerniente a las lamelas, Nilsson (2007) menciona que algunas especies de peces pueden alterar drásticamente la superficie lamelar a través de cambios morfológicos plásticos en la estructura de las branquias, denominando dichos cambios remodelación branquial. Este proceso es reversible y puede ocurrir en un rango de tiempo que va desde horas hasta días (Sollid *et al.*, 2003). La remodelación branquial responde a cambios en las necesidades de oxígeno, como los que se producen durante hipoxia, temperaturas elevadas o ejercicio, y su ocurrencia ha sido observada tanto en ciprínidos, anguilas, salmónidos y anabántidos, así como en killifish al emerger del agua al medio terrestre (Ghanizadeh-Kazerouni *et al.*, 2024; Nilsson *et al.*, 2012). Por otra parte, se ha sugerido que la calcificación de los filamentos branquiales mejoraría la función respiratoria acuática, pero que dicha calcificación no ocurriría en salmónidos (Turko *et al.*, 2020).

Dado que algunos laboratorios de diagnóstico podrían interpretar la presencia de calcificación de filamentos branquiales como un evento patológico o como un indicador negativo en la evaluación de los peces antes de su ingreso al mar y no como una adaptación o una remodelación plástica, hemos llevado a cabo el presente estudio con el objetivo de reconocer si los peces salmónidos experimentan calcificación en sus filamentos branquiales.

MATERIAL Y METODO

Se utilizaron 10 alevines de salmón del Atlántico (*Salmo salar*), clínicamente sanos, provenientes de una empresa de piscicultura ubicada en el sur de Chile. Los ejemplares se encontraban en la Fase Parr, con un promedio de 950 Unidades Térmicas Acumuladas (UTAs), equivalentes a tres meses de cultivo en agua dulce. Los alevines fueron sometidos a eutanasia mediante inmersión en una solución de benzocaína al 5 % (BZ-20R, Veterquímica, Chile) y posteriormente fijados en formalina tamponada al 10 % durante 48 h. La eutanasia se realizó siguiendo las regulaciones éticas para el uso de animales en investigación experimental, bajo la aprobación del Comité de Ética Científica en el ACTA N° 14321 del proyecto N° 072/21 de la Universidad de La Frontera. Los protocolos garantizaron que los peces no experimentaran dolor, estrés ni angustia.

Se obtuvo el segundo arco branquial del lado derecho de los 10 alevines y se sometieron al procedimiento de diafanización y los otros 10 arcos del lado izquierdo fueron procesados mediante las técnicas histoquímicas de tinción Hematoxilina-Eosina (HE)/Azul de Alcian (pH 2,5) y la reacción de von Kossa (Kiernan, 2015).

Técnicas anatómicas de diafanización

El proceso de diafanización se realizó en concordancia con lo establecido en el protocolo de Hanken & Wassersug (1981). Esta técnica histológica consiste en sumergir las muestras en una solución de KOH al 5 % durante 24 h, seguido de una transferencia gradual a glicerina al 100 % para su preservación y observación. Posteriormente, dichas muestras fueron teñidas con alizarina, un colorante que se une a las sales de calcio presentes en los tejidos osificados, generando una tinción de coloración roja. Las estructuras diafanizadas se observaron bajo lupa estereoscópica (Stemi DV4, Zeiss) con el propósito de evaluar la organización estructural de las branquias. Un conjunto de imágenes de dichas muestras fue digitalizado para su análisis posterior (detalles en subsección “Digitalización y análisis”).

Técnicas histoquímicas

Las muestras destinadas al análisis histoquímico fueron deshidratadas, incluidas en parafina y la región branquial del alevín fue seccionada en cortes transversales de 5 µm de grosor. Se realizaron cortes seriados, utilizando un microtomo marca Microm, seleccionando una de cada diez secciones, para obtener un total de 10 cortes histológicos por portaobjeto, procesando dos portaobjetos por muestra (20 cortes por cada alevín).

Tinciones histológicas

HE/Azul de Alcian (pH 2,5): Permite observar la disposición general de los tejidos, así como la identificación de glicosaminoglicanos mediante la coloración azul específica para este propósito.

Reacción de von Kossa: Permite demostrar la presencia de depósitos de calcio en los tejidos mediante la sustitución de iones calcio (Ca^{++}) por plata (Ag^+), formando compuestos amarillos que, al exponerse a la luz solar o ultravioleta, se reducen químicamente dando lugar a depósitos de color café o negro (Kiernan, 2015).

Digitalización y análisis

Las muestras procesadas fueron escaneadas utilizando un microscopio NanoZoomer XR C12000 series (Hamamatsu Photonics, Hamamatsu, Japón), generando imágenes en formato Whole Slide Image (WSI). El análisis digital se llevó a cabo con el software NDP.view2 (NanoZoomer Digital Pathology viewer 2.0, Hamamatsu Photonics, Hamamatsu, Japón), evaluando los siguientes parámetros:

- i) Número total de filamentos branquiales.
- ii) Longitud total de los filamentos.
- iii) Longitud de la zona calcificada.
- iv) Longitud de la zona no calcificada[DD1].

RESULTADOS

Calcificación de filamentos en las distintas etapas de la vida del salmón

En todos los alevines de *S. salar* Fase Parr fue posible reconocer la presencia de filamentos branquiales calcificados. La calcificación se inicia en la base de inserción de los filamentos y progresa avanzando en dirección apical (Fig. 1). En las edades juveniles, la longitud promedio de los filamentos branquiales fue de $6,8 \pm 0,7$ mm. Se observó que el proceso de calcificación abarcó una longitud promedio de $3,0 \pm 0,3$ mm, mientras que la porción no calcificada fue de $3,8 \pm 0,8$ mm (Tabla I). Además, se evidenció calcificación en las branquiespinas y en los huesos de los arcos branquiales.

Tabla I. Número y longitud total de filamentos branquiales de alevines fase Parr y número total y longitud de zona calcificada y no calcificada de los filamentos branquiales.

	Promedio	D. S.
Número total de filamentos branquiales	61	10
Longitud total de los filamentos (mm)	6,8	0,7
Longitud de la zona calcificada (mm)	3	0,3
Longitud de la zona no calcificada (mm)	3,8	0,8

El análisis histológico evidencia que el filamento branquial está constituido por vasos sanguíneos y cartílago hialino revestido por pericondrio. El proceso de calcificación comienza en la zona del pericondrio y avanza hacia el interior del filamento, presentando un cambio de afinidad tintorial (Fig. 2). A ambos lados del filamento se identifican las lamelas con vasos sanguíneos y presencia de varios tipos celulares, destacando las células secretoras de mucus, identificadas gracias a su afinidad con el colorante Azul de Alcian.

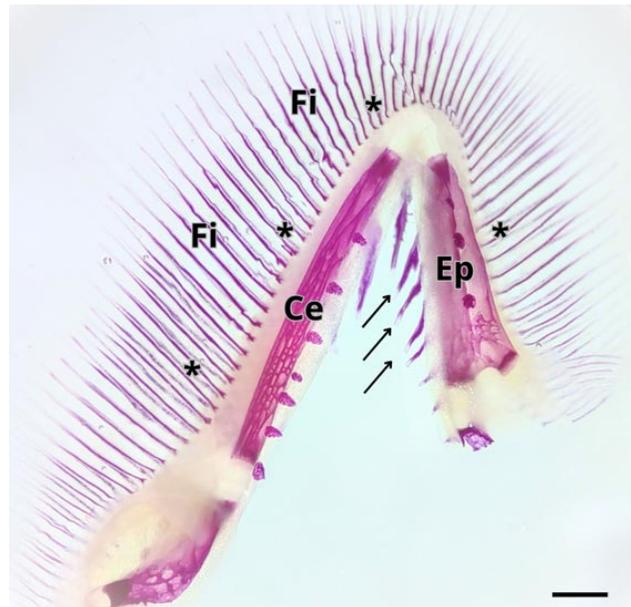


Fig. 1. Arco branquial de *S. salar* en vista ventral. Los huesos epibranchial (Ep) y ceratobranchial (Ce) se aprecian claramente, junto con ambas hemibranchias. Se distingue calcificación en el tercio basal de los filamentos (asteriscos). Se observan, además, las branquiespinas (flechas). Técnica de diafanización (Wassersug); Barra de calibración: 2 mm.

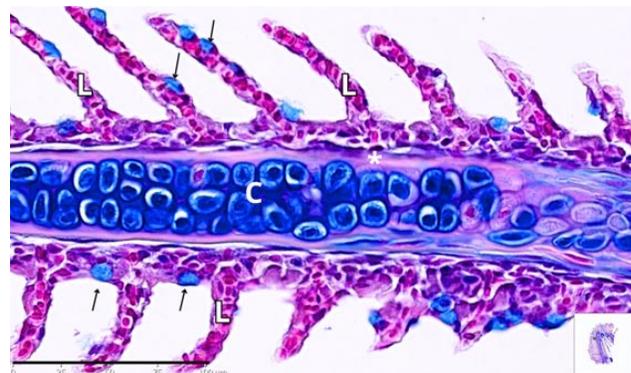


Fig. 2. Histología de un filamento branquial de *S. salar*. En la región central se aprecia distintivamente el tejido cartilaginoso hialino teñido intensamente de color azul, conformado por condrocitos (C) y matriz extracelular. Se observa el pericondrio e inmediatamente subyacente a él se aprecia la zona de calcificación (asterisco). Las lamelas (L) presentan numerosas células secretoras de mucus (flechas) Técnica H-E/Azul de Alcian; Barra de calibración: 100 μm

Mediante la técnica de von Kossa fue posible reconocer y confirmar la calcificación de los filamentos branquiales (Fig. 3). Dicha calcificación se observó a nivel medial o lateral, generalmente desde la base de inserción de los filamentos y asociado a lesiones de las branquias.

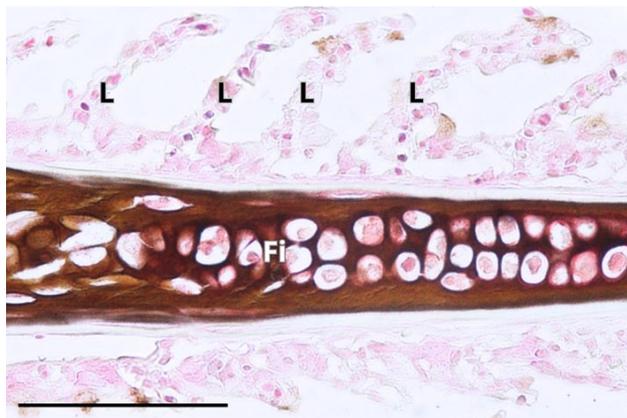


Fig. 3. Calcificación de un filamento branquial de *S. salar*. El eje central del filamento (Fi) está completamente calcificado, indicado por el intenso color café de la técnica utilizada. Se observa la conformación característica del cartilago hialino, además de las lamelas (L) desplegadas a cada lado del filamento. Técnica de von Kossa; Barra de calibración: 100 μ m.

DISCUSION

Los resultados obtenidos en este estudio confirman la existencia de calcificación en los filamentos branquiales de *S. salar*, hecho constatado en ejemplares de 950 UTAs, que corresponden aproximadamente a tres meses post-eclosión. Esta observación contradice lo reportado por Turko *et al.* (2020), quienes no documentaron calcificación en salmónidos, mientras que sí lo hicieron en otras especies como los ciprinodontiformes. Esta discrepancia puede explicarse en parte por la diferencia en las etapas de desarrollo en las que se realizaron ambos estudios, ya que nuestra investigación se llevó a cabo en alevines jóvenes, en tanto que Turko *et al.* (2020) estudió ejemplares adultos.

Nuestra confirmación de la calcificación mediante técnicas histológicas (cartilago hialino central y calcificación pericondral periférica) y de von Kossa (identificación del depósito de calcio mediante la sustitución de Ca^{++} por Ag^+) aporta evidencia robusta de que este proceso sí ocurre en salmónidos y es probablemente una adaptación funcional, vinculada posiblemente con la mejora de la eficiencia respiratoria. A este respecto, Turko *et al.* (2020) han propuesto que la calcificación aumenta la rigidez de los filamentos branquiales, minimizando la pérdida de agua a través de derivaciones no respiratorias, hecho que resulta especialmente relevante en ambientes acuáticos con alta demanda metabólica. Nuestros resultados apuntan a que

esta adaptación también está presente en *S. salar*, contradiciendo la supuesta ausencia de este fenómeno en salmónidos.

Diversos estudios previos que describen el desarrollo branquial en salmones (Rombough, 1998; Wells & Pinder, 1996) respaldan nuestra observación de que la calcificación de los filamentos branquiales ocurre después que las branquias han alcanzado un nivel de madurez funcional. Durante las etapas tempranas del desarrollo hay un incipiente desarrollo branquial y, como consecuencia, predomina la respiración cutánea. Sin embargo, a medida que los filamentos y laminillas branquiales se desarrollan y la superficie branquial aumenta, las branquias asumen progresivamente su rol como el principal lugar de intercambio de gases (Peñailillo, 2011). El proceso de desarrollo branquial culmina con la aparición de calcificación, que podría ser clave para garantizar la funcionalidad estructural necesaria para la respiración en ambiente acuático en estadios más avanzados.

Cabe destacar que el proceso de calcificación de los filamentos branquiales se alinea con la plasticidad fenotípica observada en las branquias de diversas especies de peces. Como se ha documentado previamente, la remodelación branquial puede responder a condiciones ambientales adversas como hipoxia, temperaturas elevadas y ejercicio (Nilsson, 2007; Sollid *et al.*, 2003). Aunque en el presente estudio no se evaluó directamente la participación de factores ambientales, los resultados obtenidos permitirían sugerir que la calcificación constituye una forma de adaptación morfológica que permitiría optimizar la función respiratoria en entornos productivos intensivos.

Finalmente, es importante destacar que la identificación de calcificación en los filamentos branquiales puede tener implicancias prácticas en el diagnóstico del estado de salud de peces en etapas previas a su transferencia al mar. Algunos laboratorios de diagnóstico podrían interpretar erróneamente la calcificación como una patología en lugar de reconocerla como una adaptación funcional normal. Esto subraya la importancia de comprender mejor este proceso en salmónidos, tanto para evitar diagnósticos incorrectos como para desarrollar estrategias de manejo que optimicen la salud y el bienestar de los peces en la industria acuícola.

En conclusión, este estudio proporciona nuevas perspectivas sobre la calcificación de los filamentos branquiales en *S. salar*, destacando su papel adaptativo y funcional en el contexto de la ontogenia y la plasticidad fenotípica de la especie. Nuestros hallazgos enriquecen el conocimiento sobre las adaptaciones morfológicas que presentan los sal-

mones y enfatizan la importancia de considerar este fenómeno como un componente clave en el manejo y diagnóstico de los peces en la industria acuícola. Específicamente, se reporta que los filamentos branquiales de *S. salar* se calcifican durante la fase de agua dulce, en el estado Parr, un proceso potencialmente influido por las condiciones ambientales y los factores que afectan el bienestar del salmón.

SMOK, C.; ROJAS, M. & DEL SOL, M. Gill filament calcification in *Salmo salar*: Perspectives on plasticity and function. *Int. J. Morphol.*, 43(1):244-249, 2025.

SUMMARY: This study addresses gill filament calcification in Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry, a process that could erroneously be interpreted as pathological. Using various anatomical and histochemical techniques, the gills of 10 clinically healthy fry from the fish farming industry in Chile were analyzed. Our results show that the calcification process begins at the base of insertion of the gill filaments, advancing towards the apices of these structures. Histologically, calcification was identified in the perichondrium and in the cartilaginous matrix. This process, also observed in the gill rakers and bones of the gill arches, is directly related to the gills' morphological plasticity, highlighting the importance of differentiating between biological responses of adaptive remodeling and certain pathologies of *Salmo salar* at the time productive diagnoses are made. The findings reported in this work contribute toward improving the understanding of the physiological processes in salmon and their impact on productive quality.

KEY WORDS: Gills; Gill filaments; Plasticity; Calcification.

REFERENCIA BIBLIOGRÁFICAS

- Bergoeing, R. & Doña, J. E. *Aporte económico y social de la salmicultura en Chile y contribución al desarrollo. Regional European Medicines Agency.* Trends in the sales of veterinary antimicrobial agents in nine European countries; Reporting period: 2005-2009, 2023.
- Crespo, S.; Padros, F.; Sala, R. & Marlasca, M. J. Gill structure of cultured *Salmo trutta fario* related to sampling techniques. *Dis. Aquat. Org.*, 4:219-21, 1988.
- Diler, D. & Cinar, K. A Histochemical Study of Glycoconjugates in the Gills of the Sea Bass (*Dicentrarchus labrax* L. 1758). *G.U. J. Science*, 22:257-61, 2009.
- Emam, M.; Caballero-Solares, A.; Xue, X.; Umasuthan, N.; Milligan, B.; Taylor, R. G.; Balder, R. & Rise, M. L. Gill and Liver Transcript Expression Changes Associated With Gill Damage in Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Front. Immunol.*, 13, 2022. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2022.806484>
- Evans, D. H.; Piermarini, P. M. & Choe, K. P. The Multifunctional Fish Gill: Dominant Site of Gas Exchange, Osmoregulation, Acid-Base Regulation, and Excretion of Nitrogenous Waste. *Physiol. Rev.*, 85(1):97-177, 2005. <https://doi.org/10.1152/physrev.00050.2003>
- FAO & OMS. *Programa conjunto fao/oms sobre normas alimentarias comité del codex sobre nutrición y alimentos para regímenes especiales.* Trigésima séptima reunión Bad Soden am Taunus (Alemania), 2015.
- Ghanizadeh-Kazerouni, E.; Wilson, J. M.; Jones, S. R. M. & Brauner, C. J. Characteristics of a gill resection – Regeneration model in freshwater laboratory-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 579, 2024. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.740210>
- Hanken, J. & Wassersug, R. J. The visible skeleton. A new double-stain technique reveals the native of the 'hard' tissues. *Funct. Photog.*, 16: 22-6, 1981.
- Kiernan, J. *Histological and Histochemical Methods, theory and practice.* 5th ed. J. Kiernan, Scion Publishing Ltd., 2015.
- Król, E.; Noguera, P.; Shaw, S.; Costelloe, E.; Gajardo, K.; Valdenegro, V.; Bickerdike, R.; Douglas, A. & Martin, S. A. M. Integration of Transcriptome, Gross Morphology and Histopathology in the Gill of Sea Farmed Atlantic Salmon (*Salmo salar*): Lessons From Multi-Site Sampling. *Front. Genet.*, 11, 2020. <https://doi.org/10.3389/fgene.2020.00610>
- Luzio, A.; Monteiro, S. M.; Fontainhas-Fernandes, A. A.; Pinto-Carnide, O.; Matos, M. & Coimbra, A. M. (2013). Copper induced upregulation of apoptosis related genes in zebrafish (*Danio rerio*) gill. *Aquat. Toxicol.*, 128-9, 183-9, 2013. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2012.12.018>
- Mardones, J. I. Screening of Chilean fish-killing microalgae using a gill cell-based assay. *Lat. Am. J. Aquat. Res.*, 48(2):329-35, 2020. <https://doi.org/10.3856/vol48-issue2-fulltext-2400>
- Nilsson, G. E. Gill remodeling in fish – a new fashion or an ancient secret? *J. Exp. Biol.*, 210(14):2403-9, 2007. <https://doi.org/10.1242/jeb.000281>
- Nilsson, G. E.; Dymowska, A. & Stecyk, J. A. W. New insights into the plasticity of gill structure. *Resp. Physiol. Neurobiol.*, 184(3):214-22, 2012. <https://doi.org/10.1016/j.resp.2012.07.012>
- Pan, W.; Godoy, R. S.; Cook, D. P.; Scott, A. L.; Nurse, C. A. & Jonz, M. G. Single-cell transcriptomic analysis of neuroepithelial cells and other cell types of the gills of zebrafish (*Danio rerio*) exposed to hypoxia. *Sci. Rep.*, 12(1), 2022. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-13693-1>
- Peñailillo, P. *Estudio morfológico de branquias de alevines Salmo salar sometidos a hipoxia.* Universidad de Chile, 2011.
- Roa, I. Castro, R. & Rojas, M. Deformación de Branquias en Salmónidos: Análisis Macroscópico, Histológico, Ultraestructural y de Elementos. *Int. J. Morphol.*, 29(1):45-51, 2011. <https://doi.org/10.4067/S0717-95022011000100007>
- Rojas, M.; Hernández, H.; Smok, C.; Pellón, M.; Sandoval, C.; Salvatierra, R.; Birditt, K. & Castro, R. Effect of hypoxia in the post-hatching development of the salmon (*Salmo salar* L.) spinal cord. *Front. Mar. Sci.*, 11, 2024. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1451254>
- Rojas, M.; Salvatierra, R.; Smok, C.; Sandoval, C.; Souza-Mello, V. & del Sol, M. Effect of hypoxia on the post-hatching growth of the body of the fry and the caudal fin of the Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Fron. Mar. Sci.*, 2024 11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1425671>
- Rombough, P. J. Partitioning of Oxygen Uptake between the Gills and Skin in Fish Larvae: A Novel Method for Estimating Cutaneous Oxygen Uptake. *J. Exp. Biol.*, 201(11):1763-, 1998. <https://doi.org/10.1242/jeb.201.11.1763>
- Sollid, J.; De Angelis, P.; Gundersen, K. & Nilsson, G. E. Hypoxia induces adaptive and reversible gross morphological changes in crucian carp gills. *J. Exp. Biol.*, 206(20):67-3673, 2003. <https://doi.org/10.1242/jeb.00594>
- Sommer, R. J. Phenotypic Plasticity: From Theory and Genetics to Current and Future Challenges. *Genetics*, 215(1):1-13, 2020. <https://doi.org/10.1534/genetics.120.303163>

- Thiruppathy, M.; Fabian, P.; Gillis, J. A. & Crump, J. G. Gill developmental program in the teleost mandibular arch. *ELife*, 2022. 11. <https://doi.org/10.7554/eLife.78170>
- Turko, A. J.; Cisternino, B. & Wright, P. A. Calcified gill filaments increase respiratory function in fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sci.*, 287(1920)2020. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2796>
- Valenzuela B, A. El Salmón: un banquete de salud. *Rev. chil. nutr.*, 32(1):8-17, 2005. <https://doi.org/10.4067/S0717-75182005000100001>
- Valenzuela B, A. & Nieto, M. S. Acido docosahexaenoico (DHA) en el desarrollo fetal y en la nutrición materno-infantil. *Rev. méd. Chile*, 129(10):1203-11, 2001. <https://doi.org/10.4067/S0034-98872001001000015>
- Wells, P. R. & Pinder, A. W. The Respiratory Development of Atlantic Salmon: I. Morphometry of Gills, Yolk Sac and Body Surface. *J. Exp. Biol.*, 199(12):2725-36, 1996. <https://doi.org/10.1242/jeb.199.12.2725>
- West, A. C.; Mizoro, Y.; Wood, S. H.; Ince, L. M.; Iversen, M.; Jørgensen, E. H.; Nome, T.; Sandve, S. R.; Martin, S. A. M.; Loudon, A. S. I. & Hazlerigg, D. G. Immunologic Profiling of the Atlantic Salmon Gill by Single Nuclei Transcriptomics. *Front. Immunol.*, 12, 2021. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2021.669889>

Dirección para correspondencia:

Dr. Mariano del Sol
Facultad de Medicina
Universidad de La Frontera
Temuco
CHILE

E-mail: mariano.delsol@ufrontera.cl

ORCID: 0000-0003-3686-6757

Dirección para correspondencia:

Dra. Mariana Rojas R.
Universidad de Chile
Facultad de Medicina
Instituto de Ciencias Biomédicas
Núcleo Interdisciplinario de Biología y Genética
Laboratorio de Embriología Comparada
Santiago
CHILE

E-mail: mrojasr@u.uchile.cl
dramrojas@hotmail.com

ORCID: 0000-0001-5053-2994

Carolina Smok
ORCID: 0009-0000-8685-4952