

Mecanismo mandibular en *Cheirodon pisciculus* Girard, 1854 (Ostariophysi; Characidae)

Mandibular mechanism of *Cheirodon pisciculus* Girard, 1854
(Ostariophysi; Characidae)

EDUARDO DE LA HOZ y REBECA ALDUNATE

Laboratorio de Zoología, Universidad Católica de Valparaíso,
Av. Brasil 2950, Valparaíso, Chile

RESUMEN

Se realizó un análisis morfofuncional del mecanismo mandibular de *Cheirodon pisciculus* G., para lo cual se ha considerado a la región cefálica dividida en unidades mecánicas esqueléticas, determinadas por la función mecánica que ejecutan.

Como resultado se obtuvo un esquema de relaciones funcionales caracterizado por la influencia preponderante de algunas asociaciones mecánico-esqueléticas como el suspensorio, cuyos movimientos modifican la actividad de todas las otras unidades a excepción de la serie opercular y por la existencia de unidades como premaxilar y maxilar, las que dependen directamente de la acción de otras.

Las relaciones morfofuncionales de las estructuras esqueléticas y principalmente la influencia del suspensorio y la coordinación de sus movimientos determinan que el borde dentado de la mandíbula durante la aprehensión del alimento tenga una trayectoria circular, logrando así una acción de raspar sus presas.

Palabras claves: *Cheirodon*, mecanismo alimentario, miología, morfología funcional, osteología.

ABSTRACT

A morphofunctional analysis of the mandibular mechanism of *Cheirodon pisciculus* G. was made. For such analysis, we have divided the cephalic region into skeletal mechanical units, determined by their own activity.

A particular design of functional relations is attained, characterized by the major influence of some skeletal mechanical associations such as the suspensorium –its movements modify the activity of all the other units except for the opercular series– and by the existence of units such as premaxilla and maxilla that depend directly on the action of other units.

During food apprehension, the toothed edge of the lower mandible has a circular trajectory brought about by the morphofunctional relations of the skeletal structures, principally by the influence of the suspensorium and the coordination of movements, achieving a scraping action upon the prey of a certain size and consistency.

Key words: alimentary mechanism, *Cheirodon*, functional morphology, osteology, myology.

INTRODUCCION

La diversificación de la función alimentaria en teleósteos está básicamente relacionada con distintas modificaciones estructurales que generan mecanismos diferentes de captura e ingestión de alimentos (Schaeffer & Rosen 1961, Liem 1970, 1973, 1980, Liem & Osse 1975, Lauder 1982, 1983a, 1983b).

En la familia Characidae (Ostariophysi) la variedad de diseños, número y posiciones de dientes mandibulares (Eigenmann 1915, 1924, Roberts 1969, 1973, Weitzman & Fink 1983, Fink & Weitzman 1974) está sin duda relacionada con algún grado de especialización trófica (Alexander 1965,

1967, Gosline 1973). Sin embargo, no existen estudios sobre cinemática mandibular que permitan explicar los distintos tipos de dientes y su rol en la alimentación, aún considerando que sus funciones específicas van a depender directamente de la naturaleza de los mecanismos involucrados en su acción (Dullemeijer 1974, 1980).

Este trabajo sobre la región cefálica de *Cheirodon pisciculus* tiene como objetivo el determinar y analizar morfofuncionalmente la interacción dinámica de los componentes estructurales que determinan el mecanismo mandibular y su relación con los diseños dentarios.

MATERIALES Y METODOS

Las observaciones de osteología, miología y ligamentos fueron hechas en aproximadamente 100 especímenes de *Cheirodon pisciculus* colectados en los esteros Puangue (71°08'W – 33°25'S) y Limache (71°15'W – 32°59'S), con longitudes estándares entre 2,5 cm y 6,0 cm. Treinta ejemplares fueron macerados con solución de KOH al 1% y teñidos con alizarina. En tres especímenes se utilizó la técnica de Dingerkus & Uhler (1977) para tinción simultánea de cartílagos y huesos. Los restantes fueron utilizados para observaciones de músculos y ligamentos, para manipulación de especímenes frescos y para comparaciones.

Para las observaciones se utilizó un microscopio estereoscópico Wild M-5 y la correspondiente cámara lúcida para la confección de las figuras, las que corresponden a un espécimen de 5,0 cm de longitud estándar, capturado en el estero Puangue el 10 de junio de 1982.

Las interpretaciones del mecanismo mandibular están basadas, por una parte, en la manipulación de especímenes frescos y, por otra, en filmaciones de individuos mantenidos en acuarios. Las filmaciones fueron hechas con una cámara Bolex, con película Agfa Super 8, a una velocidad de 40 imágenes por segundo, las que fueron analizadas cuadro a cuadro bajo un microscopio estereoscópico. También se utilizaron filmaciones en video, hechas con una cámara Hitachi FP-10, adaptada a un microscopio estereoscópico Wild M-5 y grabadora Sony VO-4800.

En la nomenclatura utilizada se siguió a De la Hoz & Chardon (1984) en osteología y a Winterbottom (1974) en miología.

Para la determinación de las unidades mecánicas esqueléticas se utilizó el concepto definido por Chardon & De la Hoz (1977), donde se establecen como elementos esqueléticos asociados para participar como un todo, en la realización de una función mecánica.

RESULTADOS Y DISCUSION

Descripción y análisis de las unidades mecánicas esqueléticas

En la región cefálica de *Ch. pisciculus*, a excepción del aparato branquial y los rayos branquiostegales, todos los demás elementos esqueléticos intervienen directa o indi-

rectamente en el mecanismo mandibular en relación con la función alimentaria, distinguiéndose, así, diferentes conjuntos estructurales que participan como una unidad mecánica en la realización de dicha función. Como resultado de la observación de las relaciones espaciales de los elementos esqueléticos y considerando sus actividades de movimiento, en esta especie se distinguen las siguientes unidades: neurocráneo, serie opercular, suspensorio, mandíbula, maxilar y premaxilar.

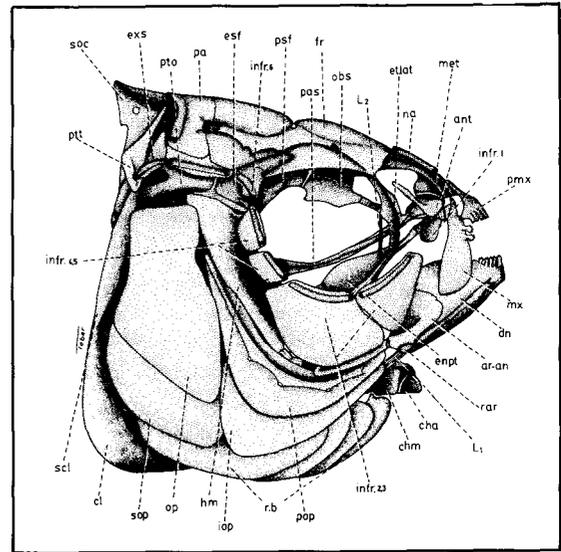


Fig. 1: Vista lateral de la región cefálica y cintura escapular.

Lateral view of the cephalic region and pectoral girdle.

Neurocráneo

Su forma general es tan alta como ancha, aguzada en la región anterior. La mayoría de los huesos articulan a través de bandas de cartílago, excepto en los casos de aquellas uniones de los huesos dérmicos frontal, parietal, vomer y parasfenoides (Figs. 2, 3 y 4). Estas articulaciones sincondrales no permiten movimiento entre los huesos que la forman, transformando al neurocráneo en una unidad bastante rígida que sirve de soporte para el resto de las estructuras del cráneo y musculatura asociada.

La región anterior del neurocráneo posee un mesetmoides que se proyecta en un proceso o espina que articula a ambos lados con los premaxilares (Figs. 2, 3 y 4). Ventralmente, el cartílago etmoidal se expande lateralmente quedando un amplio borde, donde articula la parte anterior del suspensorio.

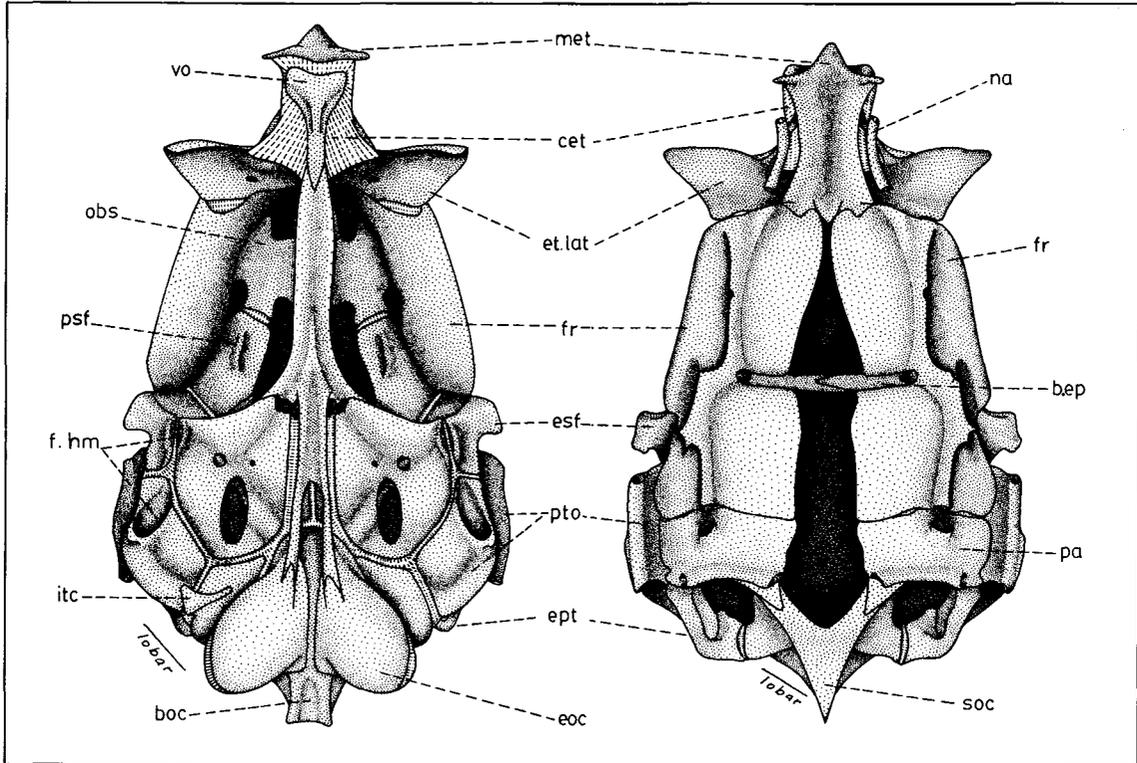


Fig. 2: Vista ventral del neurocráneo.
Ventral view of the neurocranium.

Fig. 3: Vista dorsal del neurocráneo.
Dorsal view of the neurocranium.

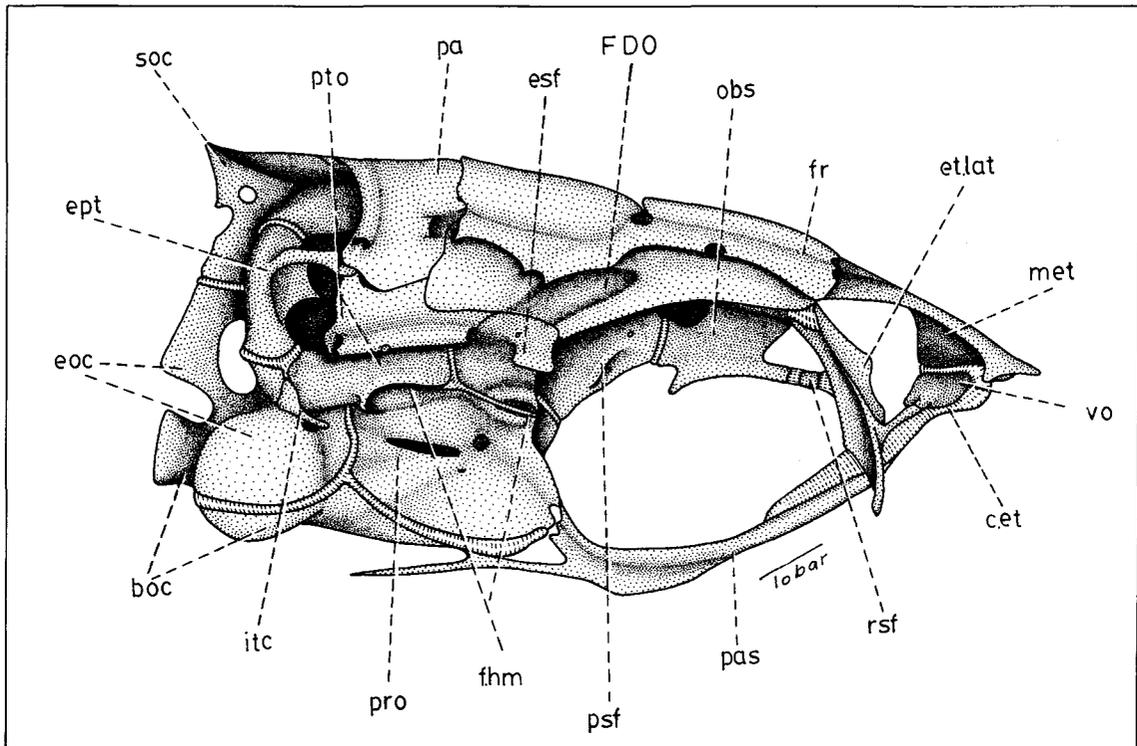


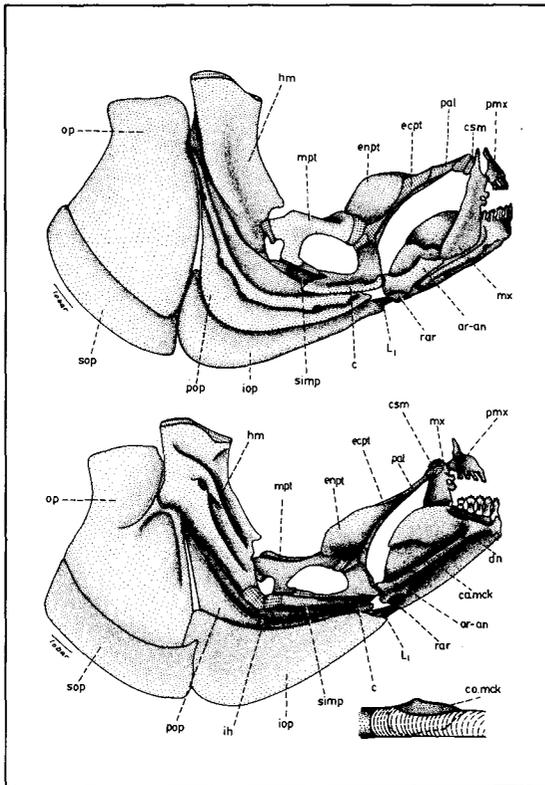
Fig. 4: Vista lateral del neurocráneo.
Lateral view of the neurocranium.

En la región media, el esfenótico se proyecta lateralmente en un proceso (Figs. 2, 3 y 4), donde se inserta el músculo elevador del arco palatino. Sobre esta proyección se forma la fosa para la inserción del músculo dilatador del opérculo. En la estructuración de la fosa articular, para el hiomandibular, participan el proótico, pterótico y esfenótico. Esta fosa articular determina que el eje de la articulación hiomandibular-neurocráneo tenga una orientación oblicua, de modo que en el plano frontal ambos ejes convergen anteriormente (Fig. 3) y, en el plano sagital, su proyección pasa a nivel de la inserción del ligamento pterigoetmoidal en el entopterigoides (Figs. 1 y 4).

Serie opercular

Está compuesta por los elementos óseos opercular, interopercular y subopercular, que se presentan como delgadas láminas convexas unidas por cortas fibras ligamentosas y por membranas (Figs. 5 y 6).

Estas tres estructuras óseas rotan conjuntamente alrededor del eje de la articulación opérculo-hiomandibular, en el plano sagital. Anteriormente se conectan a la mandíbula a través del ligamento mandíbulo-interopercular (Fig. 6).



Barra hioídea

Compuesta por los huesos hipohial, ceratohial anterior, ceratohial medio y ceratohial posterior, articulados entre sí sincondralmente, comportándose como una barra rígida más alta que ancha.

Anteriormente, ambas barras se conectan a través de los ceratohiales anteriores e hipohiales, conformando una articulación tipo bisagra (Figs. 7 y 9). La articulación del extremo posterior conecta a cada unidad con el suspensorio a través del interhial, hueso pequeño de cabezas cartilagosas que permite a la unidad trasladarse en el plano sagital.

Esta unidad se relaciona con la mandíbula mediante el músculo protractor hioídeo y a través del ligamento hioídeo-mandibular, que va desde la cara externa del ceratohial posterior al retroarticular, bajo la articulación cuadrato-mandibular (Fig. 9).

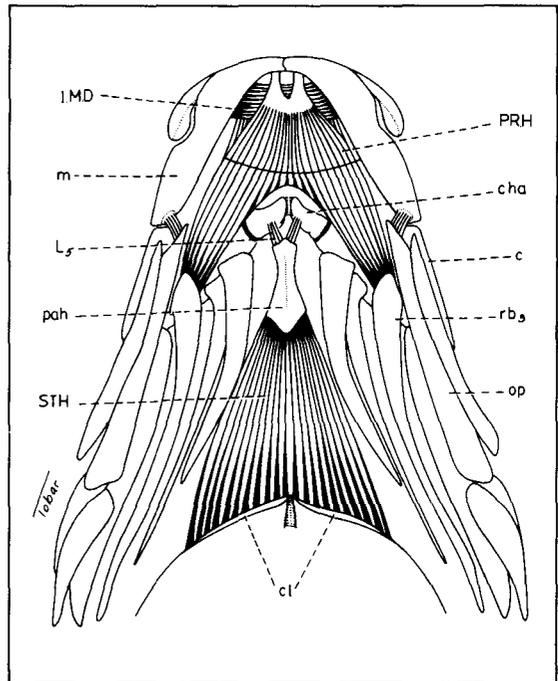


Fig. 7: Músculos ventrales del cráneo que se relacionan con el mecanismo mandibular.

Ventral view of the muscles related to the mandibular mechanism.

Fig. 5: Vista externa del esplanocráneo. Lateral view of the splanchnocranium.

Fig. 6: Vista interna del esplanocráneo. Medial view of the splanchnocranium.

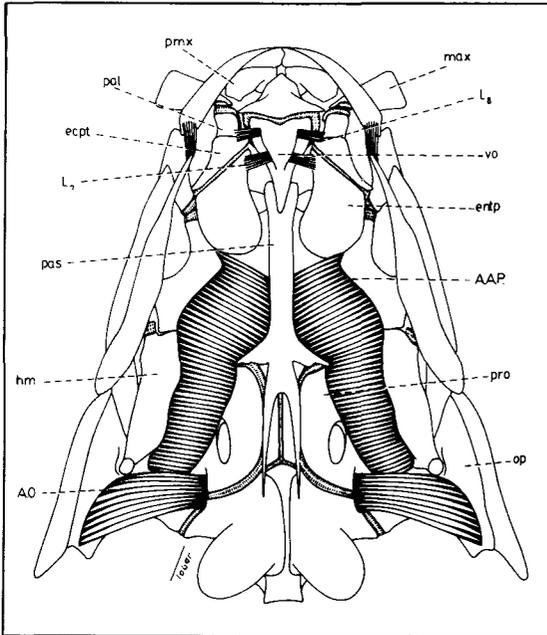


Fig. 8: Vista ventral del cráneo, donde se han extraído las barras hioideas, que muestra los músculos y ligamentos que conectan el neurocráneo con el suspensorio y con la serie opercular.

Ventral view of the cranium, illustrating the muscles and ligaments connecting the neurocranium with the suspensorium and opercular series. The hyoid arches have been removed.

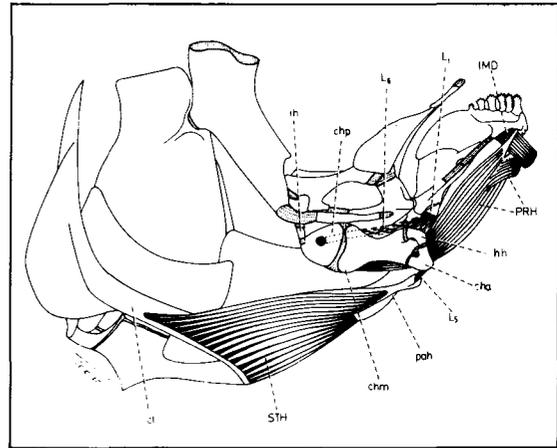
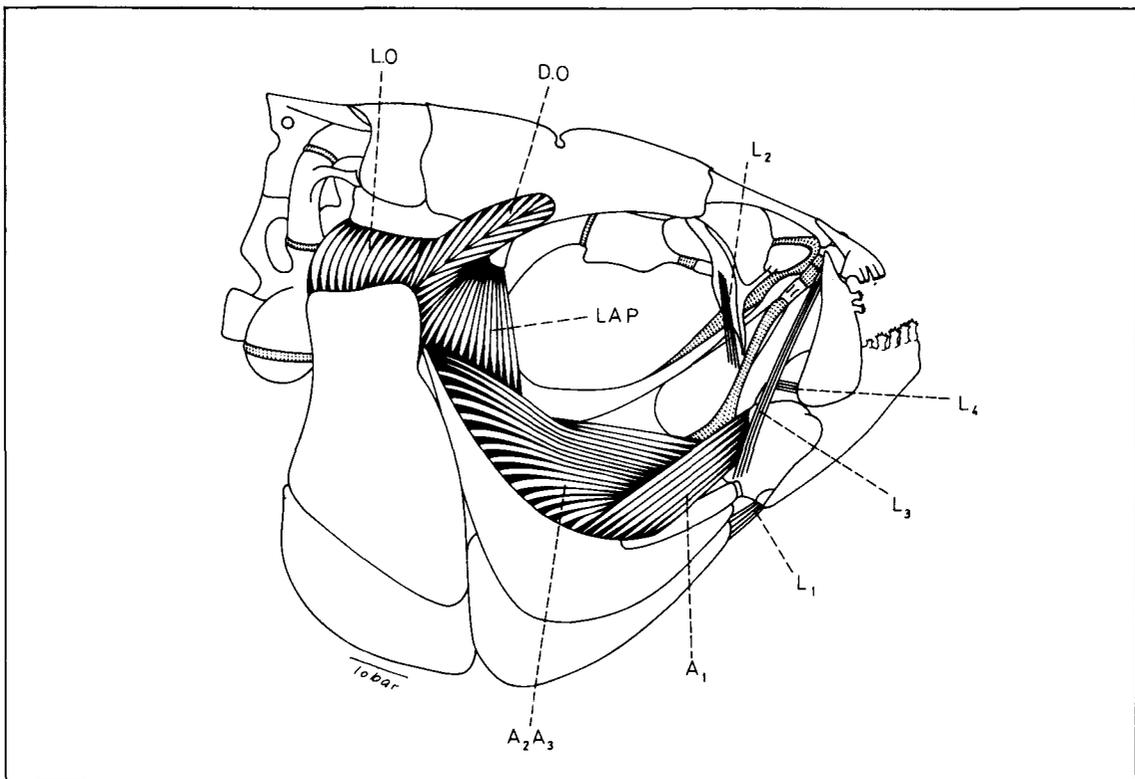


Fig. 9: Vista interna del esplancocráneo. Conexiones entre la barra hioidea, la mandíbula y el suspensorio.

Medial view of the splancocranium. Connections between the hyoid arch, the mandible and the suspensorium.

Fig. 10: Vista lateroexterna de los principales músculos que se relacionan con el mecanismo mandibular.

Lateral view of the main muscles and ligaments related to the mandibular mechanism.



Suspensorio

Compuesto por ocho elementos: preopercular, hiomandibular, simpléctico, cuadrado, metapterigoides, entopterigoides, ectopterigoides y palatino (Figs. 5 y 6).

La unidad está suspendida del neurocráneo por sus dos extremos: la región posterior, a través de la articulación del hiomandibular; anteriormente, el palatino se conecta articulando con la expansión lateral del cartílago etmoidal y a través del ligamento palatovomeriano; el entopterigoides también está relacionado con el neurocráneo por intermedio de dos ligamentos: el ptérigovomeriano y el ptérigoetmoidal (Figs. 1 y 9).

La presencia de zonas cartilaginosas entre algunos huesos, la existencia de articulaciones entre otros y la flexibilidad de algunos huesos laminares, determinan que existan movimientos relativos entre los elementos constituyentes de esta unidad.

Es posible, entonces, dividir el suspensorio en cinco subunidades:

- Hiomandibular, con movilidad en relación a su articulación con el preopercular y respecto del metapterigoides y simpléctico.
- Preopercular, móvil en relación al hiomandibular, al simpléctico y al cuadrado.
- El conjunto metapterigoides, simpléctico y cuadrado, que además de moverse con respecto a los dos anteriores, lo hace en relación al ectopterigoides y entopterigoides.
- Entopterigoides, con movimientos rela-

tivos a la subunidad anterior y al conjunto ectopterigoides y palatino.

– Ectopterigoides y palatino.

Mandíbula

Formada por los huesos articular-angular, dentario, retroarticular, coronomeckeliano y el cartílago de Meckel, los que no presentan movimientos entre ellos por estar firmemente unidos, transformándose así en una estructura rígida que gira en torno a su articulación posterior (Figs. 10 y 11).

Anteriormente, se une a la otra mandíbula por una sínfisis, oblicua con respecto al eje longitudinal de la unidad (Fig. 11), caracterizada por presentar una parte dorsal cartilaginosa y otra ventral dentada (Fig. 12), lo que permite que las mandíbulas roten en su eje longitudinal y que, además, puedan separarse una en relación a la otra.

Dorsalmente, se conecta al maxilar a través de gruesas membranas que van desde el borde del dentario, proyectado lateralmente al extremo distal del maxilar.

La cara interna de la mandíbula es cóncava, para alojar al fascículo Aw del músculo aductor mandibular (Fig. 14).

Posteriormente, se conecta al suspensorio mediante la articulación cuadrato-mandibular, cuya cara articular es perpendicular al borde posterior de la mandíbula. Bajo esta articulación, la unidad también se relaciona con otras dos unidades: con la barra hioídea a través del ligamento hioídeo-mandibular y del músculo protractor hioídeo, y con la serie opercular mediante el ligamento mandíbulo-interopercular (Figs. 9 y 10).

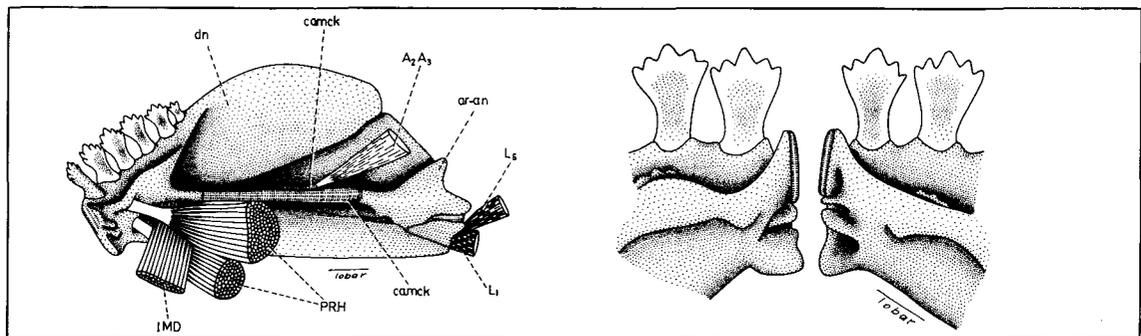


Fig. 11: Vista interna de la mandíbula derecha, que muestra los ligamentos y músculos que a ella llegan. Medial view of the right mandible, and related ligaments and muscles.

Fig. 12: Vista interna de la sínfisis mandibular; las mandíbulas se han separado para mostrar la orientación de las proyecciones de la porción digitada.

Medial view of the jaw symphysis; the mandibles have been separated to show the orientation of the digitiform projections.

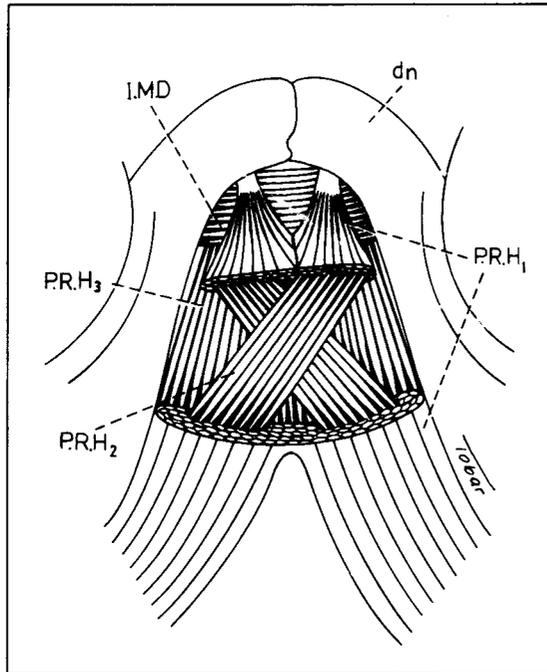


Fig. 13: Vista ventral del músculo protractor hioideo y su inserción anterior en las mandíbulas. PR.H1 = fibras ventrales. PR.H2 = fibras de la capa media. PR.H3 = fibras dorsales.
Ventral view of hyoid protractor muscle and the anterior insertion on the mandibles. PR.H1 = ventral fibres. PR.H2 = median fibres. PR.H3 = dorsal fibres.

Maxilar

El único hueso constituyente de esta unidad tiene un cuerpo distal laminar y una proyección proximal perpendicular al cuerpo, cuya sección sagital es ovoidal (Figs. 5 y 6).

El maxilar no presenta conexión directa con el neurocráneo, dorsalmente se relaciona con el premaxilar a través de una articulación ubicada en el borde anterior entre el cuerpo y la proyección proximal, y con el suspensorio mediante un cartílago submaxilar, ovoidal y biconcavo, que conecta el borde de la proyección proximal con la cabeza cartilaginosa del palatino (Figs. 5 y 6).

El maxilar también se relaciona con la mandíbula, a través de dos ligamentos: uno largo (ligamento primordial), que va desde el borde posterior opuesto a la articulación maxilopremaxilar a la cara externa del articular-angular, por sobre la articulación posterior de la mandíbula; el otro (ligamento maxilomandibular), va desde el extremo distal del maxilar al borde posterodorsal del dentario (Fig. 10). Existen igualmente

membranas de naturaleza fibrosa, que conectan todo el borde distal del maxilar y el borde dorsal de la mandíbula.

Premaxilar

El premaxilar, de forma triangular, está articulado al maxilar por su vértice lateral (Fig. 1) y su borde posterior articula oblicuamente con la espina del mesetmoides; la naturaleza de esta última articulación, junto con la libertad de la unión entre ambos premaxilares, permiten gran movilidad de estas unidades respecto del neurocráneo.

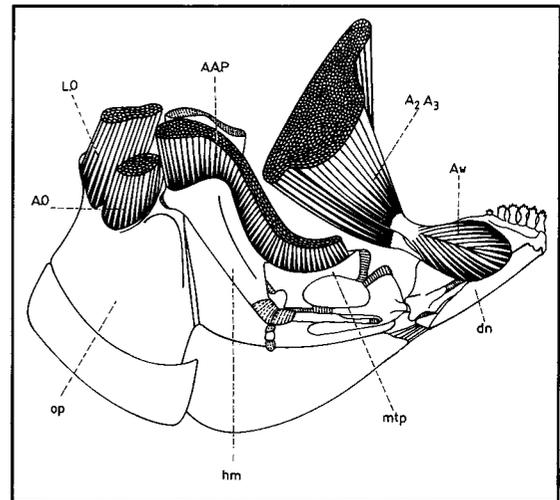


Fig. 14: Vista interna de los principales músculos que accionan el esplanocráneo.
Medial view of the main muscles that move the splanocranium.

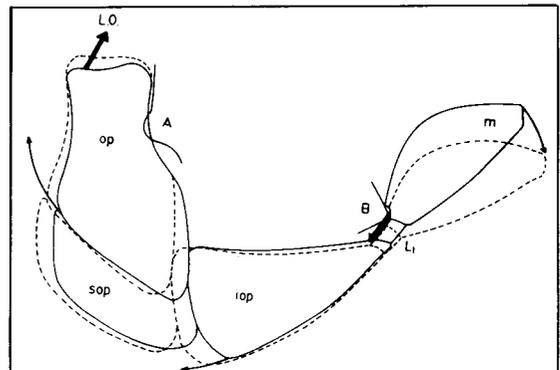


Fig. 15: Esquema en el plano sagital de los movimientos de la serie opercular y su acción sobre la mandíbula. La línea discontinua indica la posición de los elementos después de la acción del músculo elevador del opérculo.

Diagramme of the movements of the opercular series in the sagittal plane, and its action upon the mandible. Dashed lines indicate the position of the elements after the action of the elevator operculum muscle.

Miología y posibilidades de movimientos de las unidades mecánicas esqueléticas

Movimientos de la serie opercular

Los músculos que accionan esta unidad son el elevador del opérculo (L.O.), el dilatador del opérculo (D.O.) y el aductor del opérculo (A.O.).

El elevador del opérculo es el principal músculo que actúa directamente en relación al mecanismo mandibular; posee un cuerpo de sección transversal aplanada y sus fibras se disponen paralelas, con origen en la proyección lateral del pterótico e inserción en la región dorsoposterior de la cara interna opercular (Figs. 10 y 14). La contracción de este músculo ejerce una fuerza en sentido dorsoanterior sobre el opercular, provocando un movimiento de rotación en el plano sagital en torno a la articulación opérculo-hiomanibular.

La contracción de los músculos D.O. y A.O., por sus posiciones y diseños, tendría también una componente de acción en el plano del movimiento anteriormente descrito (Figs. 10 y 14).

Este movimiento de rotación o 'elevación' del opercular es transmitido vía ligamento al interopercular, el que a su vez acciona sobre la mandíbula a través del ligamento mandíbulo-interopercular, con una fuerza de dirección posterior bajo su punto de articulación con el suspensorio (Fig. 15), provocando la rotación y bajada de la mandíbula inferior.

El movimiento antagónico, al anterior, es producido por la subida de la mandíbula, que provoca una tracción anterior en la unidad, vía ligamento mandíbulo-interoper-

cular, lo que origina una rotación de la serie opercular en el eje de la articulación opérculo-hiomanibular.

Ambos movimientos pueden ser producidos independientemente de la posición o del movimiento del suspensorio.

Movimientos de la barra hioidea

Dos sistemas musculares antagónicos accionan esta unidad: el músculo esternohioideo, con origen en los cleitra e inserción en el parahial (Figs. 7 y 8) y el músculo protractor hioideo, de configuración compleja, caracterizado porque ambos extremos de inserción son móviles; su forma general es una Y, cuyo extremo anterior se inserta en los bordes de las mandíbulas a ambos lados de la sínfisis (Figs. 7 y 9) y sus extremos posteriores se insertan en la cara externa de los ceratohiales medios, bajo el tercer rayo branquiostegal (Fig. 9). Este músculo consta de tres capas, que no llegan a ser fascículos independientes: una ventral, de fibras que van paralelamente entre ambos puntos de inserción; otra mediana, de fibras que se cruzan en la zona impar del músculo y otra dorsal, también de fibras paralelas (Fig. 13).

La contracción del músculo esternohioideo, si se considera a los cleitra fijos (Fig. 16), produce una fuerza en sentido posteroventral sobre los extremos anteriores de las barras, lo que provoca tres tipos de movimientos en ellas:

1. Separación lateral de los extremos posteriores de ambas barras (abducción).
2. Traslación posterior y dorsal del extremo posterior.
3. Desplazamiento ventral y posterior del extremo anterior.

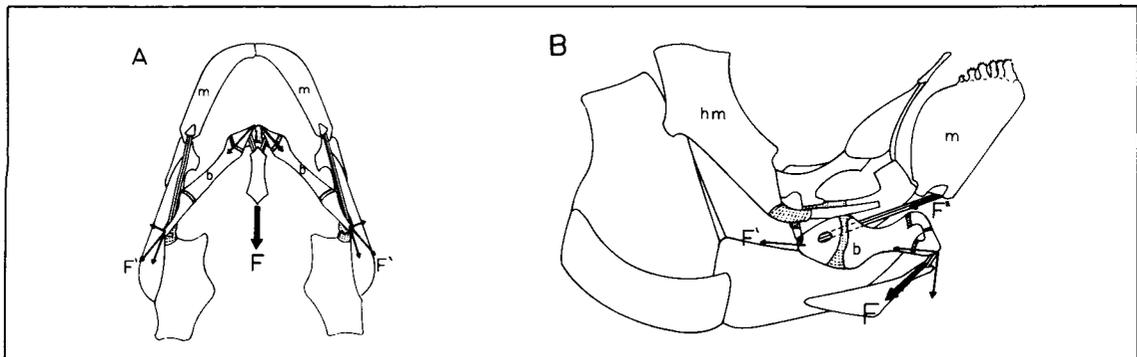


Fig. 16: Esquema que muestra la acción del músculo esternohioideo (F), que se transmite por cada barra como F'. A. Plano frontal. B. Plano sagital.

Diagramme illustrant l'action (F) du muscle sternohyoïdeus transmise par chaque barre comme F'. A. Plan frontal. B. Plan sagittal.

En el plano frontal (Fig. 16a) la fuerza ejercida por este músculo se transmite por cada barra hasta el extremo posterior, la que origina una componente lateral que provoca un desplazamiento lateroanterior del suspensorio, cuya trayectoria está determinada por el eje de la articulación hiomandibular-neurocráneo. En el plano sagital (Fig. 16b) la acción del músculo esternohioideo se transmite por cada barra, produ-

ciendo un desplazamiento posterior y dorsal en torno al eje articular del interhial con el hiomandibular; este movimiento de la barra acciona a la mandíbula a través del ligamento hioideo-mandibular con una fuerza de dirección posterior, lo que produce una rotación y bajada de la mandíbula, ya que su tracción se realiza por debajo del punto de articulación cuadratomandibular.

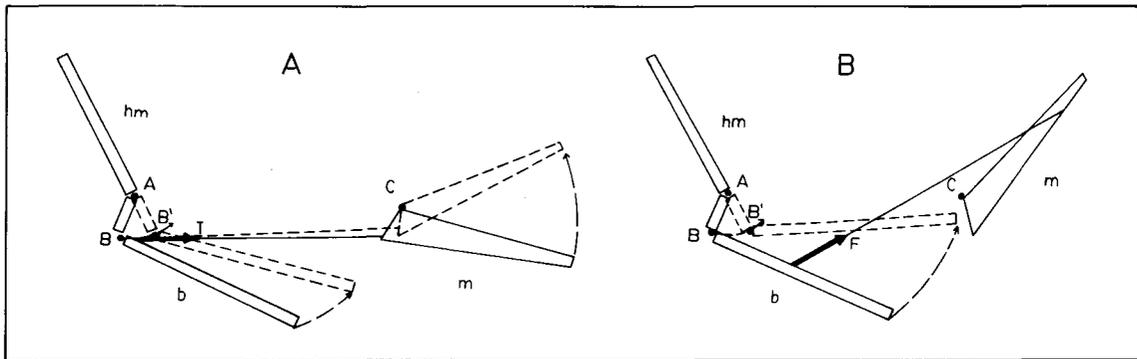


Fig. 17: Esquemas en el plano sagital. A. Acción de la mandíbula sobre la barra hioidea. T = acción de la mandíbula al subir, a través del L6. Segmento A-B = interhial. B. Acción del músculo protractor hioideo (F) cuando las mandíbulas están fijas.

Sagittal plane diagramme. A. Mandibular action upon the hyoid arch. T = action produced by the closing jaw through the L6. A-B segment = interhyal. B. Hyoid protractor muscle action (F) with fixed mandibles.

Los movimientos antagónicos, a los anteriormente descritos, pueden ser generados por distintos mecanismos:

1. La aducción de las barras puede ser causada por la acción del músculo protractor hioideo (Fig. 9) —siempre que las mandíbulas estén en posición fija—, y también directamente por la aducción del suspensorio.

2. El desplazamiento anterior y ventral del extremo proximal de las barras puede producirse por la tracción del ligamento hioideo-mandibular al subir la mandíbula (Fig. 17a) y por la acción del músculo protractor hioideo (Fig. 17b).

3. La traslación del extremo anterior de las barras, anterodorsalmente, se realiza fundamentalmente por la acción del músculo protractor hioideo, siempre que no actúe el músculo esternohioideo; la mayor cantidad de desplazamiento dependerá, entonces, del grado de cierre mandibular (Fig. 17b).

Movimientos del suspensorio

Los dos músculos, que accionan esta unidad, producen movimientos antagónicos. Uno, es el músculo elevador del arco palatino (Fig. 10), cuyo cuerpo muscular es de sección transversal oval y de fibras orientadas con una pequeña divergencia ventral, que se originan en la proyección lateral del esfenótico y se insertan en la superficie del hiomandibular, cubriendo casi la mitad superior de éste.

El segundo, es el músculo aductor del arco palatino (Figs. 7 y 14) con un cuerpo de sección transversal aplanada, más ancho que largo, de fibras dispuestas con una leve inclinación anterior en el plano frontal, más acentuada en la porción anterior del músculo. Se origina en la fosa subtemporal y zona media lateral del parasfenoides y su inserción se localiza en la cara interna del hiomandibular, bajo su línea de articulación con el neurocráneo y en la proyección interna del metapterigoides.

La contracción del músculo elevador del arco palatino hace girar al suspensorio en torno a su eje de articulación posterior con el neurocráneo, produciendo su abducción.

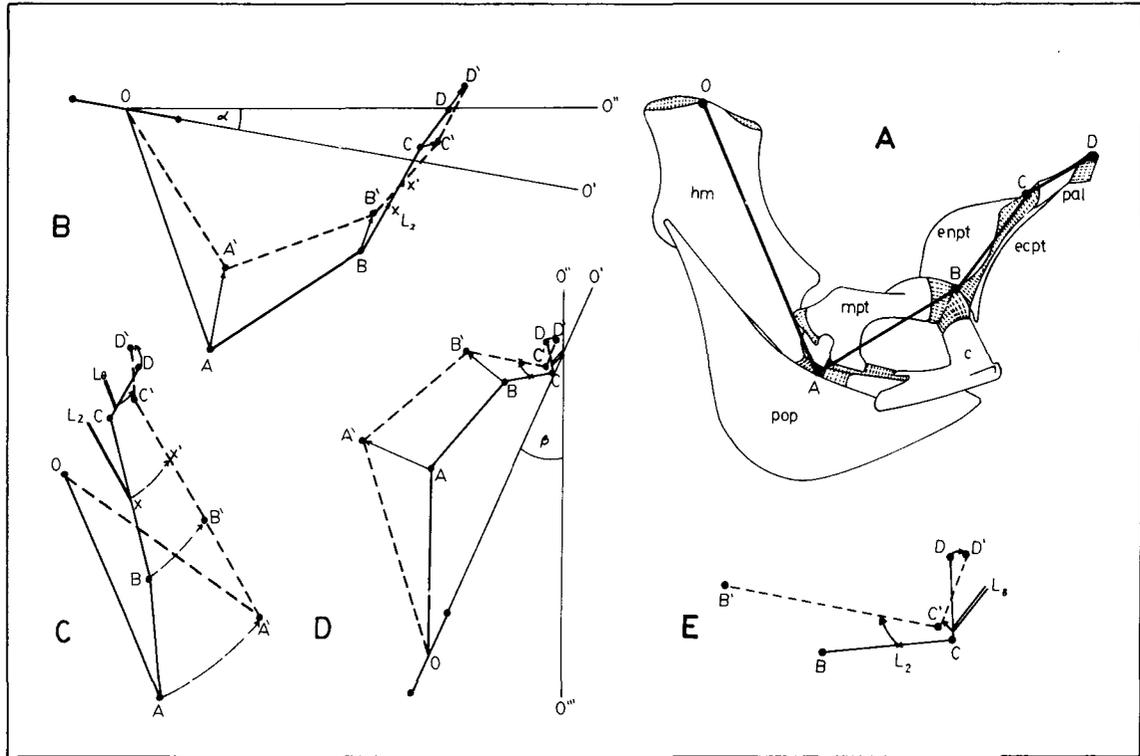


Fig. 18: Esquemas de los movimientos de las subunidades del suspensorio durante la abducción. A. Vista lateral del suspensorio con los puntos de flexión y segmentos considerados. B. Vista lateral en el plano del eje articular del hiomandibular. C. Vista posterior en el eje articular del hiomandibular. D. Vista dorsal en el plano del eje hiomandibular. E. Detalle ampliado de la zona anterior del esquema D. α = ángulo entre el eje articular del hiomandibular (O-O') y la línea que une las articulaciones anteriores y posteriores del suspensorio (O-O''). β = ángulo entre el eje articular del hiomandibular (O-O') y la línea longitudinal (O''-O'''). Las líneas punteadas representan las posiciones de abducción.

Diagrammes of the movements of the suspensory sub-units. A. Lateral view of the suspensory illustrating the segments, flexion points and articulations considered. B. Lateral view on the plane of the hyomandibular's articulation axis. C. Posterior view on the hyomandibular articulation axis. D. Dorsal view on the plane of the hyomandibular's articulation axis. E. Anterior segments. α = Angles between the hyomandibular's articulation axis (O-O') and the line connecting the posterior and anterior articulations of the suspensory (O-O''). β = Angle between the hyomandibular's articulation axis (O-O') and the median longitudinal line (O''-O'''). Dashed lines represent abduction position.

Como este eje de articulación posterior no coincide con la línea de articulación anterior del suspensorio —en el plano sagital divergen en 10° (Fig. 18b) y en el plano frontal en 24° (Fig. 18d)— el movimiento de esta unidad sólo es posible si se produce una flexión en algunos puntos en el interior de ella, ya que el movimiento en el extremo anterior está limitado y determinado por los ligamentos ptérgo-etmoidal, ptérgovomeriano y palatovomeriano (Figs. 1 y 8). Similares condiciones estructurales y funcionales del suspensorio se observan en otros grupos, como los gimnótidus *Sternopygus macrurus* (Bloch et Schneider) y *Eigenmania virescens* (Val.) (Chardon & De la Hoz 1977, De la Hoz & Chardon 1984).

En la Figura 18 se representan esquemáticamente los movimientos relativos de estas subunidades durante la abducción del suspensorio. En ella A, B y C representan los tres puntos de inflexión más importantes; O y D los puntos de articulación al neurocráneo. Este complejo movimiento del suspensorio durante su abducción determina que la articulación mandibular del cuadrado se desplace dorsal, lateral y anteriormente y que el palatino se deslice sobre el borde lateral del cartílago etmoidal, de manera que su extremo distal se mueve mesial, dorsal y anteriormente.

La contracción del músculo aductor del arco palatino produce la aducción simultánea de los 2/3 posteriores del sus-

pensorio, ya que la orientación de sus fibras (Figs. 7 y 14) le permite ejercer una acción posteromesial sobre éste.

Movimientos de la mandíbula

Sobre la mandíbula accionan los siguientes músculos:

Músculo aductor mandibular (Figs. 10 y 14). Dividido en tres fascículos bien diferenciados; el más externo, A1, se origina en la cara externa del extremo anterior del preopercular y parte del extremo posterior del cuadrado y se inserta en el borde superior del articular-angular, sobre la articulación posterior de la mandíbula; otro fascículo más interno y de mayor desarrollo, A2A3, posee fibras superficiales que se originan en la cara externa del preopercular y fibras más internas que nacen en el tercio anterior del hiomandibular, pasando sobre el foramen cuadrato-metapterigoideo; todas las fibras del A2A3 convergen en un ancho tendón que va a la cara interna de la mandíbula (Fig. 14), para, posteriormente, dividirse en dos tendones: el más ventral inserto en el coronomeckeliano (Figs. 11 y 14) y el más dorsal, conectado al fascículo Aw. Músculo intermandibular (Fig. 11) cuyas fibras conectan las caras internas en la zona anterior de ambas mandíbulas.

Los movimientos mandibulares de abducción o bajada pueden producirse:

- Por acción de la unidad mecánica esquelética 'serie opercular', vía ligamento interopérculo-mandibular.
- Por acción de las barras hioideas, vía ligamento hioideo-mandibular.
- Por acción del músculo protractor hioideo, siempre que las barras hioideas estén fijas, lo que se consigue cuando el músculo esternohioideo está actuando.

Los dos primeros mecanismos determinan un movimiento mandibular restringido, ya que los ligamentos que lo producen tienen poca posibilidad de movimiento. La acción del músculo protractor hioideo sí permite una gran amplitud de movimiento mandibular, dependiendo éste de la posición de las barras hioideas.

La contracción del músculo aductor mandibular con sus diferentes fascículos produce la rotación y subida de la mandíbula en torno a la articulación con el cuadrado, movimiento antagónico a los anteriormente nombrados.

Las superficies de ambas articulaciones cuadratomandibulares se disponen oblicuas, tanto en el plano frontal como transversal, convergiendo posterior y dorsalmente. Sin embargo, dado que el diseño de cada articulación es un cono de vértice interno, el verdadero eje articular es prácticamente transversal. Este tipo de articulación cónica determina que las mandíbulas tengan también un movimiento de rotación en sus ejes longitudinales, de manera que, al bajar, los bordes dorsales de ellas se separan y al subir, se acercan.

La posición e inclinación de los ejes articulares mandibulares es modificada por los desplazamientos del suspensorio, cuya abducción provoca una separación de las mandíbulas y una rotación en sus ejes longitudinales acercando sus bordes dorsales; la aducción produce los movimientos inversos.

La acción del músculo intermandibular permite acercar a las mandíbulas en el plano frontal, movimiento antagónico al desplazamiento lateral de éstas.

Movimientos del maxilar

El maxilar rota alrededor del eje longitudinal de su proyección proximal, desplazándose posteroanteriormente en el plano sagital. Estos movimientos son provocados por la bajada o subida de la mandíbula, mediante los ligamentos primordial y maxilomandibular y a través de un cojinete membranoso ubicado entre el borde dorsal en la cara externa de la mandíbula y el borde ventral interno del cuerpo del maxilar.

En una primera etapa de la trayectoria de bajada de la mandíbula (Fig. 19a) ésta ejerce, a través del cojinete membranoso, una fuerza que empuja ventralmente al maxilar, provocando su rotación alrededor del eje longitudinal de su proyección proximal (Figs. 19d y 19e). Esta acción del cojinete explica la realización de sólo parte del movimiento, mientras permanece el contacto entre ambos.

La continuación de la bajada mandibular permite al ligamento primordial alcanzar una posición adecuada (Fig. 19b) para ejercer una fuerza que hace girar el extremo distal del maxilar, con una dirección posterior. En este extremo proximal, el

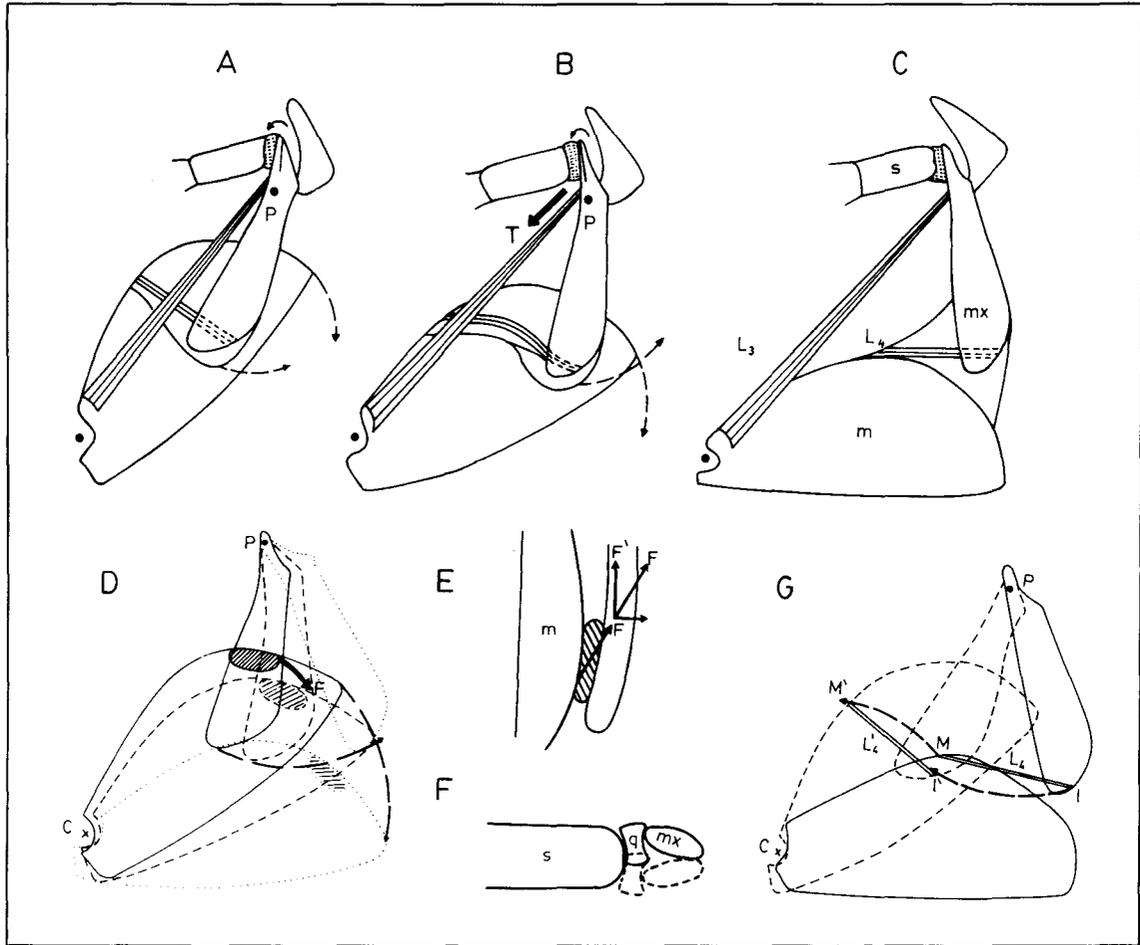


Fig. 19: Esquema de la acción mandibular sobre el maxilar. A.B.C.: Vista lateral de 3 posiciones sucesivas durante la apertura bucal. D. Vista lateral de la acción del cojinete (F) (área achurada). E. Corte frontal. F. Movimiento relativo del cartílago submaxilar (q) y del brazo proximal (mx) respecto del palatino (s). G. Vista lateral del movimiento del maxilar al subir la mandíbula. M-M' y L-L': trayectorias de los puntos de inserción del L4 en el dentario y maxilar, respectivamente.

Diagramme of the mandibular action upon the maxillary. A.B.C. Lateral view of three different positions during the mouth opening. D. Lateral view of the action (F) of the cushion (shaded area). E. Frontal section. F. Relative movements of the submaxillary cartilage (q) and the maxillary proximal arm (mx) related to the palatine (s). G. Lateral view of the maxillary movement in the mandibular adduction, M-M' and L-L': trajectories of L4 insertion points in the dentary and maxillary respectively.

desplazamiento es posterior y ventral sobre el cartílago submaxilar, ya que el suspensorio actúa como punto fijo (Fig. 19f), quedando así la proyección proximal del maxilar encajada entre este cartílago y el extremo lateral del premaxilar.

Por otra parte, la no existencia de una relación directa con el neurocráneo y su conexión con el palatino determinan que el maxilar también se desplace al moverse el extremo anterior del suspensorio (Fig. 20).

La retracción del maxilar se produce por la acción del ligamento maxilomandibular;

al subir la mandíbula (Fig. 19g) las trayectorias de los puntos de inserción en la mandíbula y maxilar permiten que siempre este ligamento mantenga una posición de accionar sobre el borde ventral del maxilar.

Movimientos del premaxilar

El movimiento del premaxilar puede ser provocado por dos mecanismos:

— El movimiento del extremo distal del maxilar en el plano sagital, que empuja dorsal y anteriormente al extremo lateral

del premaxilar en el punto de articulación con el maxilar (Fig. 20b).

- El movimiento anterior de la proyección proximal del maxilar (como consecuencia de la acción del palatino a través del cartílago submaxilar) que presiona sobre el borde posterior del premaxilar. Sin embargo, el movimiento del premaxilar, en esta situación, requiere de la fijación del extremo distal del maxilar (Fig. 20).

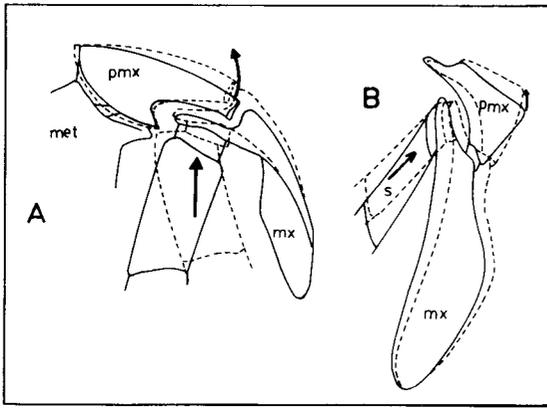


Fig. 20: Esquemas del efecto del movimiento del palatino (s) sobre el maxilar y premaxilar. A. Vista dorsal. B. Vista lateral.

Diagramme of the palatine action upon the maxillary and premaxillary. A. Dorsal view. B. Lateral view.

Ambos mecanismos producen un mismo tipo de movimiento del premaxilar: rotación en torno al eje de articulación oblicuo con el mesetmoides (Fig. 20a) y un pequeño deslizamiento siguiendo el eje articular, determinado por la estructura de la articulación y permitidos por la separación entre ambos premaxilares.

La diversidad de movimientos posibles descritos para cada unidad mecánica y la dependencia de éstas entre sí, en cuanto a constituir causa, limitación o modificación de la actividad de unas respecto a otras, hacen necesaria la determinación de una coordinación de los movimientos de dichas unidades. El conocimiento y comprensión de esta acción coordinada permitirán establecer la calidad y características de la función general en la que participan, como es el caso de la función alimentaria, en particular referida a la mecánica mandibular.

Basándose en filmaciones y observaciones directas de especímenes vivos se ha determinado una coordinación entre los mo-

vimientos de las unidades. La Fig. 21 muestra los desplazamientos simultáneos del extremo anterior de la mandíbula, de un punto de la zona media del maxilar, de un punto del suspensorio ubicado en el borde lateroexterno del palatino y del extremo anterior de la barra hioidea, durante un ciclo de movimientos de apertura y cierre mandibular.

Las unidades mecánicas barra hioidea, suspensorio y maxilar tienen velocidades de desplazamiento más o menos constantes durante todo el ciclo, comparadas con la de la mandíbula, en la que, en la primera etapa de su descenso (hasta el tiempo 5 de la Fig. 21), la velocidad es constante y después bruscamente llega a la máxima apertura, para luego volver velozmente al punto inicial.

Los movimientos de abducción y aducción del suspensorio son casi sincrónicos con el desplazamiento ventral y dorsal, respectivamente, de la barra hioidea; así como también la bajada de la mandíbula coincide con el desplazamiento anterior del maxilar y la subida de la mandíbula con la retracción de éste.

Sin embargo, los ciclos de la mandíbula y del suspensorio (y, por lo tanto, también de las barras hioideas) están desfasados en el tiempo: cuando la mandíbula inicia su apertura hasta el tiempo 5 de la Fig. 21, el suspensorio está terminando de aducirse, como también las barras con cierto retraso; en la etapa siguiente, la mandíbula entra en su fase de máxima apertura al mismo tiempo que el suspensorio empieza a abducirse y las barras hioideas a descender. Posteriormente, la mandíbula sube velozmente (etapas 8 y 9) mientras que el suspensorio y las barras hioideas continúan sus desplazamientos, alcanzando el máximo de sus trayectorias al mismo tiempo (en algunos casos después) que se produce el cierre de la boca. Desde ese instante, el suspensorio y las barras hioideas inician su etapa de aducción y subida, respectivamente, mientras que la mandíbula permanece cerrada.

Los movimientos del premaxilar están totalmente coordinados con los del maxilar y cuando este último se desplaza anteriormente produce también un movimiento anterior y dorsal del primero; desplazamiento que sería ampliado por los movimientos dorsal y anterior del palatino.

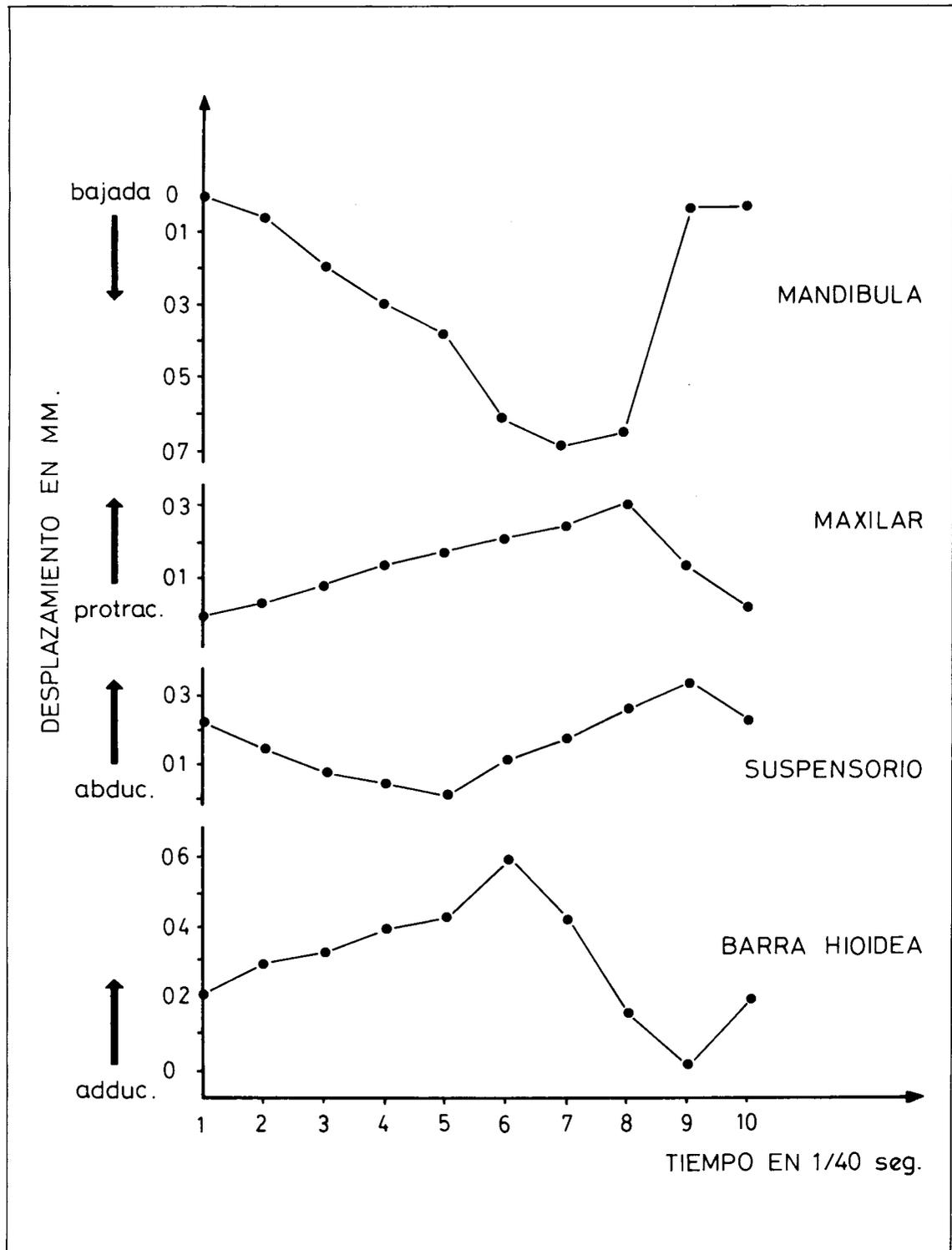


Fig. 21: Representación gráfica de los desplazamientos sincrónicos de la mandíbula, maxilar, suspensorio y barra hioidea, en un ciclo de movimiento de apertura y cierre mandibular. Distancias recorridas de las respectivas unidades al punto inicial de actividades, medidas cada 1/40 segundos.

Graphic representation of synchronic displacements of the mandible, maxillary, suspensory and hyoid arch, during a cycle of mouth opening and closing. Travelling distances of each mechanic unit related to an initial point of activity, controlling each 1/40 seconds.

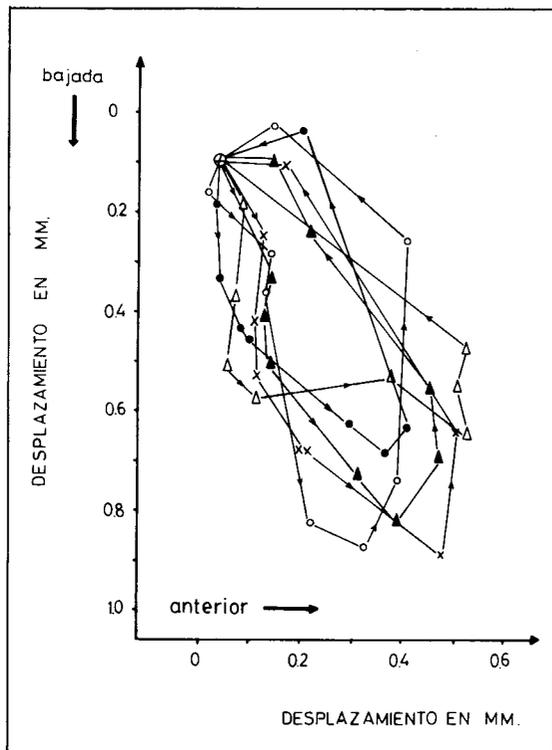


Fig. 22: Representación gráfica de las trayectorias que describe un punto anterior de la mandíbula en 5 ciclos distintos de movimiento de apertura y cierre bucal.

Graphic representation of the mandibular circular trajectory during 5 different cycles of mouth opening and closing.

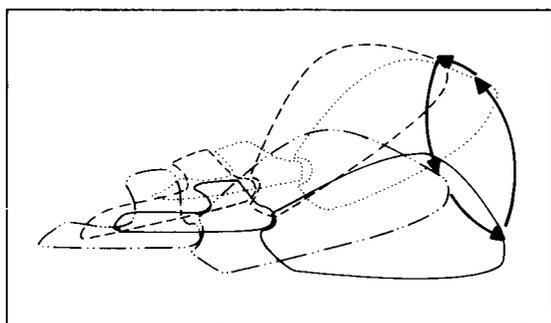


Fig. 23: Esquema de los movimientos sincronizados del cuadrado y de la mandíbula, relativos al neurocráneo, que explican la trayectoria circular del borde dentado mandibular.

Diagramme of the synchronic movements of the quadrate and mandible, illustrating the circular trajectory of the mandibular toothed edge.

La coordinación de los movimientos de las unidades descritas tiene como consecuencia dos aspectos importantes en el

mecanismo de alimentación de *Ch. pisciculus*.

El primero se relaciona con la trayectoria espacial que describe la mandíbula en su apertura y cierre, y el segundo con la producción de las variaciones de volúmenes y presiones de la cavidad bucal relacionadas con la generación de flujos de agua.

La trayectoria del borde dentado de la mandíbula en relación al cráneo depende, por una parte, del movimiento de rotación de ella respecto del cuadrado y, por otra, del desplazamiento del suspensorio que modifica la posición del cuadrado con respecto del neurocráneo. La coordinación del movimiento de ambas unidades determina que la mandíbula, durante su bajada, realice una trayectoria curva adelantándose en la última fase de apertura; durante el cierre mandibular, la curva trazada es inversa, por lo que se consigue que la mandíbula se desplace posteriormente en la etapa final, determinándose así una trayectoria de tipo circular (Figs. 22 y 23).

Este desplazamiento anteroposterior del borde dentado de la mandíbula durante el cierre de la boca determina que los dientes, dispuestos con una leve inclinación anterior (Fig. 11), tengan una línea de acción prácticamente perpendicular a sus ejes.

El diseño de estos dientes multicúspides de *Ch. pisciculus* está adaptado para la realización de una función de raspar (a manera de rastrillo) y no a un 'shearing', como propone Alexander (1965) para dientes semejantes de *Cretochanes affinis* Gunther. La acción de cortar requiere de un ajuste perfecto de los bordes de los dientes mandibulares con los de los dientes premaxilares; en *Ch. pisciculus*, aunque existe una cierta correspondencia entre las cúspides superiores e inferiores, ellas nunca encajan entre sí; además, el movimiento anteroposterior de los dientes mandibulares hace imposible un mecanismo de corte tipo cizalla.

Además de la importancia en la determinación de una mecánica específica, el funcionamiento coordinado de las distintas unidades mecánicas consideradas está relacionado con la generación de flujos de agua, cuya existencia no sólo es condición especial para la función respiratoria, sino

también interviene, en la gran mayoría de los peces, en el mecanismo alimentario.

La participación de un flujo en la función alimentaria es particularmente necesaria durante la etapa de la acción de la mandíbula sobre el alimento, para así incorporarlo a la cavidad bucal.

De acuerdo con el gráfico de la Fig. 21, el cierre mandibular coincide con los movimientos de abducción del suspensorio y descenso de las barras hioideas, lo que produce un aumento considerable del volumen de la cavidad bucal, disminuyendo su presión y provocando la entrada de agua que arrastra consigo el alimento.

La primera fase de la bajada de la mandíbula está coordinada con la aducción del suspensorio y con un desplazamiento de la barra hioidea (Fig. 21); esta última circunstancia haría que el volumen bucal disminuyera, aumentando la presión interna, por lo que el agua tendería a salir por la boca entreabierta. No obstante, esto es impedido por la existencia de válvulas orales que están muy desarrolladas.

El mecanismo funcional descrito para *Ch. pisciculus* no debe ser considerado como un esquema rígido; observaciones realizadas tanto en condiciones experimentales como naturales permiten constatar un cierto grado de variación, ya sea en las magnitudes de los movimientos, como en los grados de coordinación entre las distintas unidades. Tales variaciones responden a ajustes frente a condiciones diferentes del recurso alimenticio, como por ejemplo: tamaño, posición, movilidad, etc. Esta capacidad de ajuste se traduce en una mayor eficiencia del mecanismo. La variabilidad funcional de los mecanismos alimentarios también ha sido descrita, entre otros, por Lauder (1981) en los Characoideos *Lebiasina beruca* (Bussing), *Hoplias malabaricus* (Bloch) y *Chalceus macrolepidotus* (Cuv.), por Liem (1978, 1979) en Cichlidae y por Elshould-Oldenhavé & Osse (1976) en *Gymnocephalus cernua* (L).

ABREVIATURAS

A1: fascículo del m. aductor mandibular. *Aw*: fascículo Aw del m. aductor mandibular. *A2A3*: fascículo A2A3 del m. aductor mandibular. *A.A.P.*: m. aductor del arco palatino. *A.O.*: m. aductor del opercular. *ant*: antorbital. *ar-an*: articular-angular. *b*: barra hioidea. *b.ep*: barra epifisaria. *boc*: basioccipital. *c*: cuadrado. *ca.meck*: cartilago de Meckel. *cha*: ceratohial anterior.

chm: ceratohial medio. *chp*: ceratohial posterior. *cl*: cleitrum. *comck*: coronomeckeliano. *esm*: cartilago submaxilar. *dn*: dentario. *D.O.*: m. dilatador del opérculo. *ecpt*: ectopterigoides. *enpt*: entopterigoides. *ept*: epiótico. *esf*: esfenótico. *et. lat*: etmoides lateral. *eoc*: exoccipital. *exs*: extraescapular. *f.D.O.*: fosa para el dilatador del opercular. *f.hm*: fosa articular del hiomandibular. *fr*: frontal. *hh*: hipohial. *hm*: hiomandibular. *ih*: interhial. *IMD*: m. intermandibular. *infr*: infraorbitales. *iop*: interopercular. *itc*: intercalar. *L1*: ligamento interoperculo-mandibular. *L2*: ligamento ptérido-etmoidal. *L3*: ligamento primordial. *L4*: ligamento maxilomandibular. *L5*: ligamento hioideo-parahial. *L6*: ligamento hioideomandibular. *L7*: ligamento pterigovomeriano. *L8*: ligamento palatovomeriano. *L.A.P.*: m. elevador del arco palatino. *L.O.*: m. elevador del opercular. *m*: mandíbula. *met*: mesetmoides. *mpt*: metapterigoides. *mx*: maxilar. *na*: nasal. *obs*: orbitosfenoides. *op*: opercular. *pa*: parietal. *pah*: parahial. *pal*: palatino. *pas*: parasfenoides. *pmx*: premaxilar. *pop*: preopercular. *PR.H.*: m. protractor hioideo. *psf*: pleurosfenoides. *pto*: pterótico. *ptt*: posttemporal. *rar*: retroarticular. *rb*: rayos branquiostegales. *rsf*: rinosfenoides. *s*: suspensorio. *sc*: supraclitrum. *simp*: simplético. *sop*: subopercular. *soc*: supraoccipital. *STH*: m. esternohioideo. *vo*: vomer.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER RMcN (1965) Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American characoid fish. *Journal of Zoology* 305: 169-190.
- ALEXANDER RMcN (1967) Functional design in fishes. Hutchinson University Library, London.
- CHARDON M & E DE LA HOZ (1977) Remarques anatomiques et fonctionnelles à propos du suspensorium et de la série operculaire chez *Sternopygus macrurus* (Bloch & Schneider) et *Eigenmannia virescens* (Val.) (Teleostei: Gymnotoidei). *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 106 (2-4): 177-191.
- DE LA HOZ E & M CHARDON (1984) Skeleton, muscles, ligaments and swimbladder of a gymnotid fish, *Sternopygus macrurus* (Bloch & Schneider) (Ostariophysi: Gymnotoidei). *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège* 53e année 1: 9-53.
- DINGERKUS G & LD UHLER (1977) Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52 (4): 229-232.
- DULLEMEIJER P (1974) Concepts and Approaches in Animal Morphology. Van Gorcum and Comp. B.V., Assen, The Netherlands.
- DULLEMEIJER P (1980) Functional Morphology and Evolutionary Biology. *Acta Biotheoretica* 29 (3/4): 151-250.
- EIGENMANN CH (1915) The Cheirodontinae, a subfamily of minute characid fishes of South America. *Memoirs of the Carnegie Museum* 7 (1): 1-98.
- EIGENMANN CH (1924) The fresh-water fishes of Chile. *National Academy of Sciences* XXII: 1-63.
- ELSHOULD-OLDENHAVE M & JWM OSSE (1976) Functional Morphology of the Feeding System in the Ruff *Gymnocephalus cernua* (Teleostei: Percidae). *Journal of Morphology* 150: 399-422.
- FINK W & SH WEITZMAN (1974) The so-called cheirodontin fishes of Central America with descriptions of two new species (Pisces: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 172: 1-46.

- GIRARD C (1854) Abstract of a report to Lient. Jas. M. Gillis U.S.N. upon the fishes collected during the U.S.N. Astronomical Expedition to Chile. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 7: 197-199.
- GOSLINE WA (1973) Considerations regarding the Phylogeny of Cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding. Copeia 4: 761-776.
- LAUDER GV JR (1981) Intraspecific Functional Repertoires in the Feeding Mechanism of the Characoid Fishes *Lebiasina*, *Hoplias* and *Chalceus*. Copeia 1: 154-168.
- LAUDER GV JR (1982) Patterns of Evolution on the Feeding Mechanism of Actinopterygian Fishes. American Zoologist 22: 275-285.
- LAUDER GV JR (1983a) Functional and Morphological Bases of Trophic Specialization in Sunfishes (Teleostei, Centrarchidae). Journal of Morphology 178: 1-21.
- LAUDER GV JR (1983b) Functional design and Evolution of the Pharyngeal Jaw Apparatus in Euteleostean Fishes. Zoological Journal of the Linnean Society 77: 1-38.
- LIEM KF (1970) Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei). Fieldiana: Zoology 56: 1-166.
- LIEM KF (1973) Evolutionary Strategies and Morphological Innovations; Cichlid Pharyngeal Jaws. Systematic Zoology 22: 425-441.
- LIEM KF (1978) Modulatory Multiplicity in the Functional Repertoire of the Feeding Mechanism in Ichlid Fishes. Journal of Morphology 158: 323-360.
- LIEM KF (1979) Modulatory Multiplicity in the Feeding Mechanism in Cichlid Fishes, as Exemplified by the Invertebrate Pickers of Tanganyika. Journal of Zoology 189: 93-125.
- LIEM KF (1980) Adaptive Significance of Intra- and Interspecific Differences in the Feeding Repertoires of Cichlid Fishes. American Zoologist 20: 295-314.
- LIEM KF & JWM OSSE (1975) Biological Versatility, Evolution and Food Exploitation in African Cichlid Fishes. American Zoologist 15 (2): 427-454.
- ROBERTS T (1969) Osteology and relationships of the characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrorhynchus*. Proceedings of California Academy of Sciences ser. 4, 36 (15): 391-500.
- ROBERTS T (1973) Interrelationships of Ostariophysans. In PH Greenwood, RS Miles & C Patterson (Eds.) Interrelationships of Fishes. Academic Press, London: 373-395.
- SCHAEFFER B & DE ROSEN (1961) Major adaptive levels in the evolution of the acanthopterygian feeding mechanism. American Zoologist 1: 187-204.
- WEITZMAN SH (1962) The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. Stanford Ichthyological Bulletin 8 (1): 1-77.
- WEITZMAN SH & WL FINK (1983) Relationships of the Neon-Tetras, a group of South American Freshwater Fishes (Teleostei, Characidae) with comments on the Phylogeny of the New World Characiformes. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology 150 (6): 339-395.
- WINTERBOTTOM R (1974) A descriptive synonymy of the striated muscles of Teleostei. Proceedings of Academy of Natural Sciences of Philadelphia 125: 225-317.