

Potencialidades mecánicas del sistema de protracción premaxilar de *Austromenidia regia* (Teleostei-Atherinidae)

Mechanics of the premaxillary protrusion system of *Austromenidia regia* (Teleostei-Atherinidae)

EDUARDO DE LA HOZ y JOSEFINA VIAL

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

RESUMEN

Se describen las estructuras esqueléticas de *Austromenidia regia* directamente involucradas en el adelantamiento de los premaxilares, las que son consideradas como "unidades mecánicas esqueléticas" (neurocráneo, suspensorio, mandíbula, maxilar, premaxilar y cartílago rostral).

Se determina y analiza el mecanismo de protracción premaxilar de esta especie y se compara con el modelo general propuesto para Atheriniformes (Alexander, 1967a).

En *A. regia*, la protracción premaxilar puede ser provocada por dos sistemas mecánicos independientes: 1) por el descenso mandibular, que acciona sobre el premaxilar a través del ligamento premaxilo-mandibular; 2) por el desplazamiento posterior y ventral del maxilar, accionado por el fascículo A1 del músculo aductor mandibular, a través del ligamento premaxilo-maxilar. Estos dos mecanismos presentan características distintas en cuanto a modos de captura del alimento y tipo de presa.

El diseño y potencialidades mecánicas del aparato bucal de *A. regia* no se ajustan al modelo general descrito por Alexander (1967a).

Palabras claves: *Austromenidia*, biomecánica, mecanismo alimentario, morfología funcional, osteología.

ABSTRACT

The skeletal elements directly involved in the forward movement of the premaxilla of *Austromenidia regia* are described. These elements are considered as "skeletal mechanical units" (neurocranium, suspensorium, mandible, maxilla, premaxilla and rostral cartilage).

The mechanism of premaxillary protrusion is described, analysed and compared with the general model presented for Atheriniformes (Alexander, 1967a).

The protrusion of the premaxillaries of *A. regia* can be accomplished by two biomechanical pathways: 1) the lowering of the mandible, which pulls on the premaxilla by means of the premaxillo-mandibular ligament. 2) the posteroventral movement of the maxilla which is brought about by the contraction of the A1 division of the adductor mandibular muscle, through the premaxillo-maxillary ligament. These two mechanisms represent different features regarding to modes of feeding and types of prey.

The design of the buccal apparatus of *A. regia* and its mechanical possibilities do not fit the general model proposed by Alexander (1967a).

Key words: *Austromenidia*, biomechanics, feeding mechanism, functional morphology, osteology.

INTRODUCCION

La protracción premaxilar como mecanismo alimentario es un fenómeno que se presenta en aproximadamente un 50% de los teleosteos actuales (Gosline 1961, 1971, Alexander 1967a). Esta facultad de adelantar los premaxilares con respecto al

neurocráneo probablemente ha evolucionado independientemente repetidas veces, ya que el diseño de los elementos que participan en la protracción y por consiguiente los mecanismos alimentarios son diferentes en los distintos grupos (Schaeffer & Rosen 1961, Alexander 1967b, Gosline 1980). El significado de la complejidad

estructural en relación a un mecanismo alimentario puede ser entendido a través de un análisis y descripción del diseño de los elementos que realizan una actividad específica y de las interrelaciones entre éstos (Dullemeijer 1958, 1974).

Estudios morfofuncionales con respecto a la protracción premaxilar se han centrado tanto en el análisis mecánico de los movimientos (Alexander 1966, 1967c, 1969, 1970, Liem 1967, 1979, Ballintijn *et al.* 1972, Geistdoerfer 1977, Otten 1983, De la Hoz & Dyer 1984) como en la evolución y papel biológico de éstos (Gosline 1973, Rosen 1982, Lauder & Liem 1983, Osse 1985).

La familia Atherinidae presenta una gran variación en las capacidades de protracción premaxilar, fluctuando entre especies que no poseen esta facultad y otras con una gran protracción de dos tipos diferentes (Gosline 1981, Motta 1984). Sin embargo, estudios detallados de estructuras y mecanismos sólo se han realizado para *Atherina* (Alexander 1967a); un mayor conocimiento de tales mecanismos en otros grupos de la familia permitiría una mejor comprensión de la diversidad estructural del grupo.

En este estudio sobre la protracción premaxilar de *Austromenidia regia*, por una parte, se describen los elementos estructurales involucrados en los mecanismos y se analiza su funcionamiento durante la captura del alimento, y por otra, se compara el diseño y propiedades mecánicas de éste con el modelo general descrito por Alexander (1967a) para el Orden Atheriniformes.

MATERIALES Y METODOS

Se utilizaron 37 ejemplares de *Austromenidia regia* con longitudes estándares entre 11,2 y 20,0 cm., capturados en la Bahía de Valparaíso (V Región), en los años 1983 y 1984.

Para la descripción osteológica y comparaciones, 15 especímenes fueron macerados con una solución de KOH al 2% y teñidos con alizarina; a un ejemplar se le aplicó la técnica de Dingerkus & Uhler (1977), para tinción simultánea de cartílagos y huesos. Los ejemplares restantes fueron conservados en una solución de alcohol al 10% y glicerina al 15% y se utilizaron para observaciones de ligamentos,

músculos y para manipulación mecánica de piezas bucales.

Las observaciones se realizaron con un microscopio Wild M-5, al que se le adicionó un aparato de dibujo para la confección de las figuras adjuntadas. Modelos confeccionados a escala se utilizaron para el análisis de movimiento de piezas esqueléticas.

Para el análisis del mecanismo de protracción se utilizó el concepto de "unidad mecánica esquelética" (Chardon & De la Hoz 1977, Vandewalle 1978), definido como "elementos morfológicos esqueléticos que están íntimamente asociados para participar como un todo en la realización de una función (mecánica)". Los ligamentos que unen las piezas esqueléticas son considerados parte de ellas; músculos, tendones y ligamentos entre unidades se consideran como elementos conectores.

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

RESULTADOS

Los elementos estructurales cefálicos de *A. regia*, relacionados con los mecanismos de protracción premaxilar, conforman las siguientes unidades mecánicas esqueléticas: Neurocráneo, Suspensorio, Mandíbula, Maxilar, Premaxilar y Cartílago Rostral.

Neurocráneo

Formado por numerosos huesos firmemente articulados entre sí, de manera que conforman una unidad bastante rígida que sirve de soporte al resto de las estructuras del cráneo (Fig. 1).

La región anterior del neurocráneo (Fig. 2), la más directamente involucrada en los mecanismos de protracción, se caracteriza por la presencia de un gran cartílago etmoidal, un vómer bien desarrollado y un par de etmoides laterales ampliamente separados entre sí y conectados sólo con el vómer. La superficie dorsal no presenta osificaciones mesetmoidales y está cubierta posteriormente por los extremos anteriores de los frontales.

A cada lado de la región anterior del vómer, un cóndilo —dirigido dorsalmente— articula con el maxilar a través de un menisco submaxilar, de forma circular y biconcavo; dicho menisco está conectado al

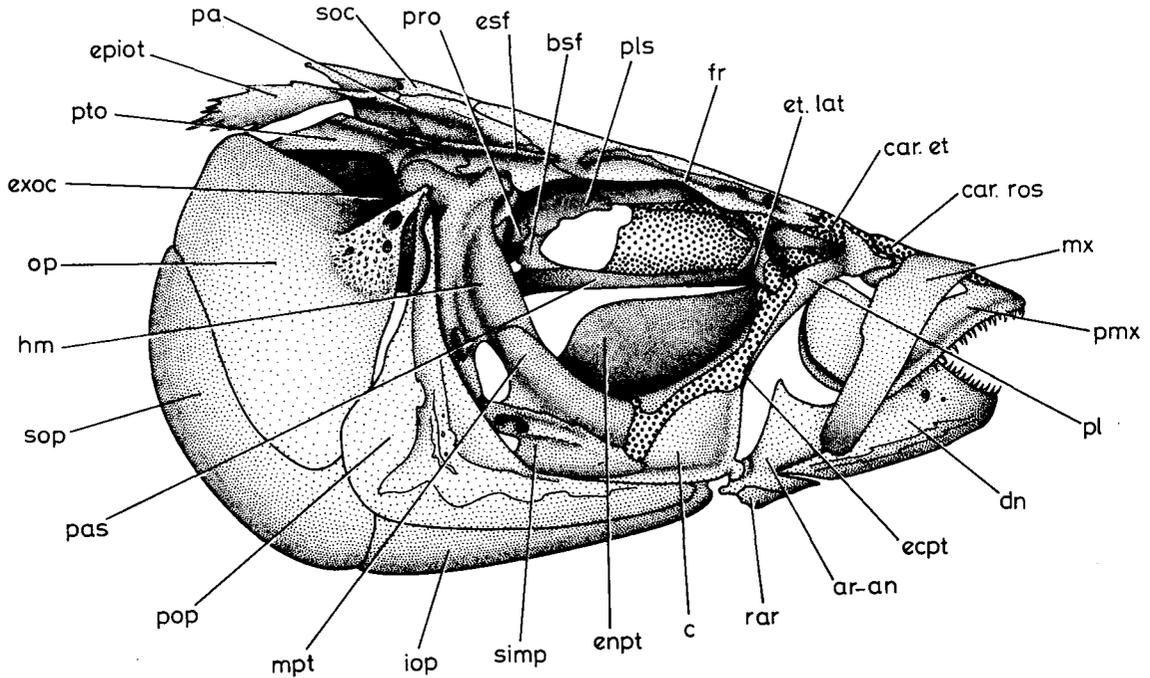


Fig. 1: Vista lateral de la región cefálica. Fueron removidos el nasal, infraorbitales y barra hioidea.

Lateral view of the cephalic region. Nasal, infraorbital bones and hyoid arch removed.

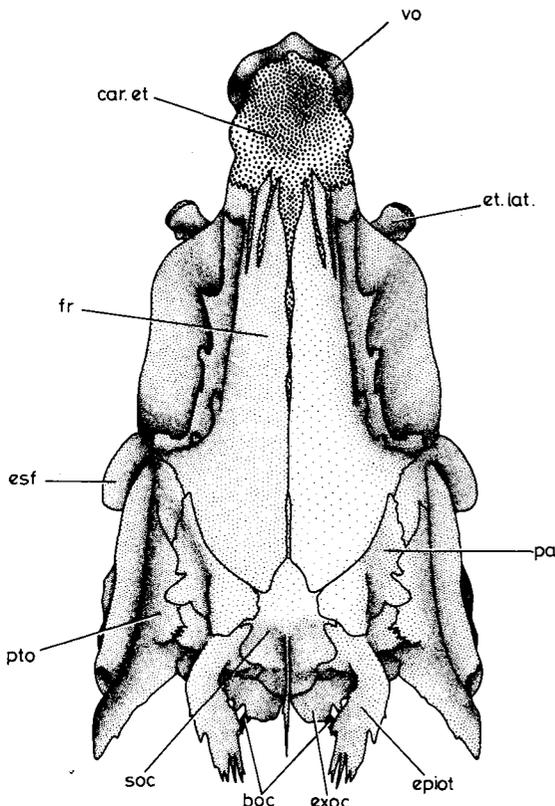


Fig. 2: Vista dorsal del neurocráneo.

Dorsal view of the neurocranium.

extremo anterior del neurocráneo por tejido conectivo fibroso (Figs. 2, 3). Ventralmente, se distinguen unos rebordes para la inserción de los ligamentos palatovomerinos posteriores (Fig. 3).

El cartílago etmoidal presenta expansiones laterales en donde articulan los extremos anteriores de ambos palatinos (Figs. 2, 3).

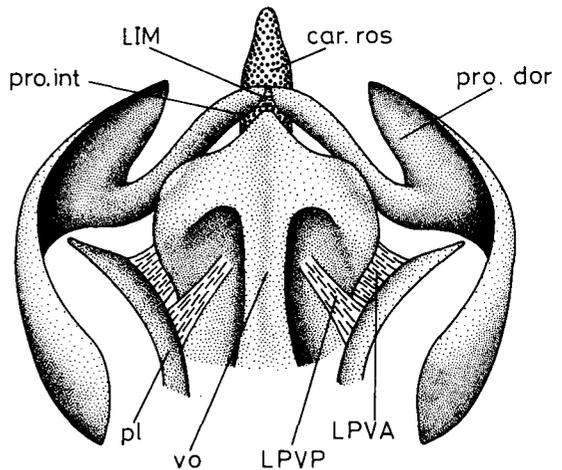


Fig. 3: Vista ventral del vómer y sus relaciones con el suspensorio y maxilares.

Ventral view of the vomer and its relationships with the suspensorium and maxilla.

Suspensorio

Constituido por los huesos: palatino, cuadrado, ectopterigoides, entopterigoides, metapterigoides, simpléctico, preopercular e hiomandibular (Fig. 1).

El suspensorio se conecta anterior y dorsalmente al neurocráneo por medio del palatino y ventralmente con la mandíbula inferior a través del cuadrado (Fig. 1).

Palatino con proceso maxilar poco desarrollado. Su extremo distal se ubica por detrás de la cabeza del maxilar y se conecta a esta última por un ligamento, que va desde la zona media del proceso palatino al proceso dorsal del maxilar (palatomaxilar) (Fig. 4). Posteriormente, un ligamento que cruza por sobre el ligamento palatomaxilar conecta ambos palatinos (interpalatino anterior) y pasa por sobre el cartílago rostral, al que está conectado a través de cortas fibras ligamentosas (Fig. 4).

Los procesos maxilares de ambos palatinos se conectan a través de un ligamento fuerte, que se extiende entre sus bordes interno-dorsales y que posee fibras que llegan al cartílago etmoidal (interpalatino posterior) (Fig. 4); el borde interno ventral de dicho proceso presenta un ligamento, que se inserta por detrás del cóndilo articular del vómer (palatovomerino anterior) (Fig. 3).

Mandíbula

De forma general triangular, más larga que alta y ligeramente convexa lateralmente. Constituida por los huesos dentario, articular-angular, retroarticular, coronomeckeliano y por el cartílago de Meckel (Fig. 5).

Sínfisis mandibular oblicua con respecto al eje longitudinal de la unidad, que permite un cierto grado de movilidad. Borde dorsal del dentario, soporta dos filas de dientes en su mitad anterior, continuándose posteriormente en un amplio proceso ascendente cuyo extremo dorsal se relaciona con el premaxilar (Fig. 5).

Posteriormente, la mandíbula se relaciona con el suspensorio por medio del articular-angular que articula con el cuadrado (Figs. 1, 3).

Maxilar

El maxilar, que constituye por sí solo una unidad mecánica esquelética, presenta una cabeza proximal y un brazo laminar distal (Figs. 1, 6).

Cabeza del maxilar con dos procesos: uno dorsal al que llega el ligamento palatomaxilar (Figs. 4, 6) y otro interno, con un cóndilo craneal en la cara posteroinferior, para la articulación con el neurocráneo. El

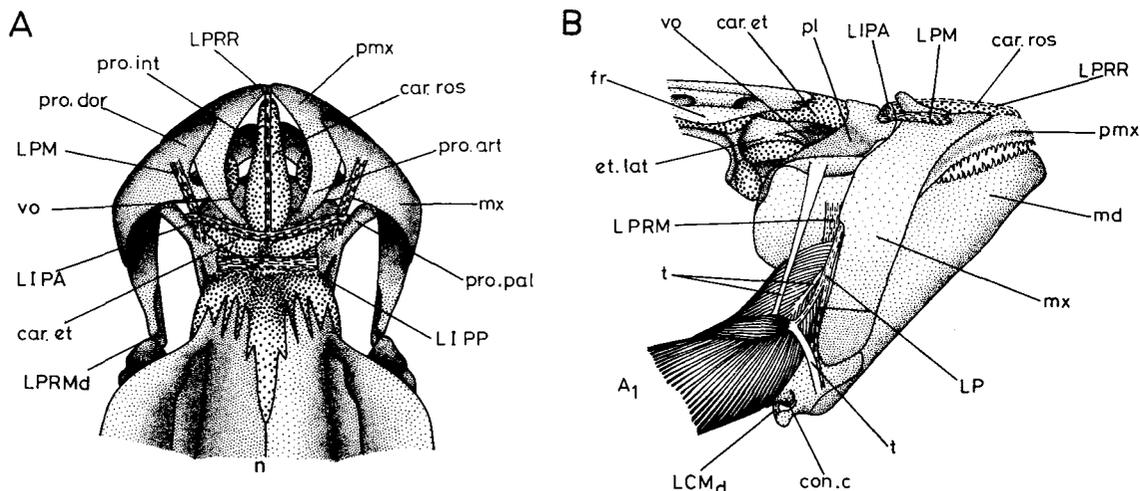


Fig. 4: Vistas A) lateral y B) dorsal de la región anterior del cráneo con boca cerrada. Fueron removidos el nasal e infraorbitales.

A) lateral and B) dorsal views of the anterior region of the skull with closed mouth. Nasal and infraorbital bones removed.

extremo anterior del proceso interno, dirigido mesialmente, se ubica por delante del vómer y está conectado al maxilar opuesto por un ligamento corto (intermaxilar) (Fig. 3); su superficie dorsal se relaciona con el premaxilar a través de un fino menisco que articula con el proceso articular de este hueso; dicho menisco está conectado al cartílago rostral mediante fibras ligamentosas. Dorsal al proceso interno del maxilar se ubica el cartílago rostral, al que está conectado por un ligamento corto de fibras no paralelas, que se inserta en la cara inferior del cartílago (Figs. 3, 4). Borde posterior de la cabeza maxilar con una leve concavidad, en donde articula el proceso maxilar del palatino mediante la superficie cartilaginosa de su extremo distal (Figs. 1, 4).

y una posterior, que se relaciona con el complejo tendinoso del fascículo A1 del músculo aductor mandibular (Fig. 4).

El músculo aductor mandibular A1 presenta un tendón central que pasa mesial al ligamento primordial y se inserta en el tercio distal del borde posterior del maxilar. Asociados al origen de dicho tendón y a un grupo de fibras superficiales, existen dos tendones: uno dorsal, que se relaciona con el lacrimal, y otro ventral, inserto en la mandíbula, próximo a la articulación con el cuadrado (Fig. 4).

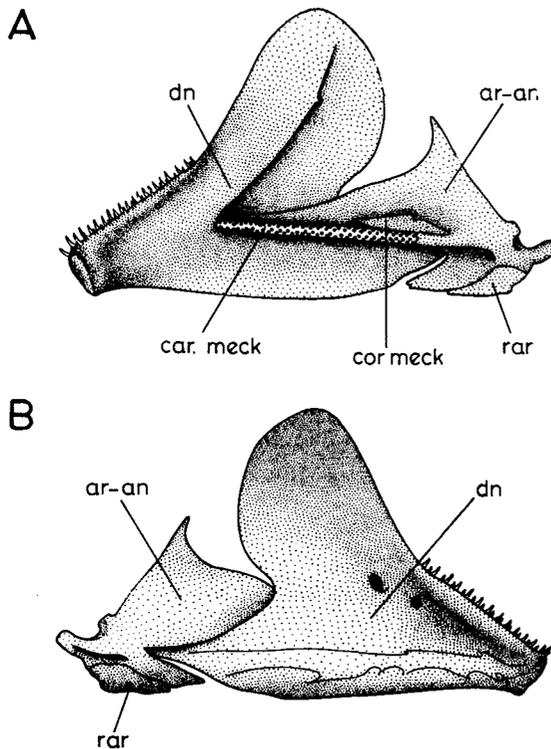


Fig. 5: Mandíbula inferior derecha. A) vista interna, B) vista externa.

Right lower jaw. A) inner view, B) outer view.

Brazo maxilar con una pequeña escotadura en el punto medio de su borde posterior, para la inserción del ligamento primordial (Figs. 4, 6); dicho ligamento se bifurca en dos ramas: una anterior, que llega a la cara externa del articular-angular,

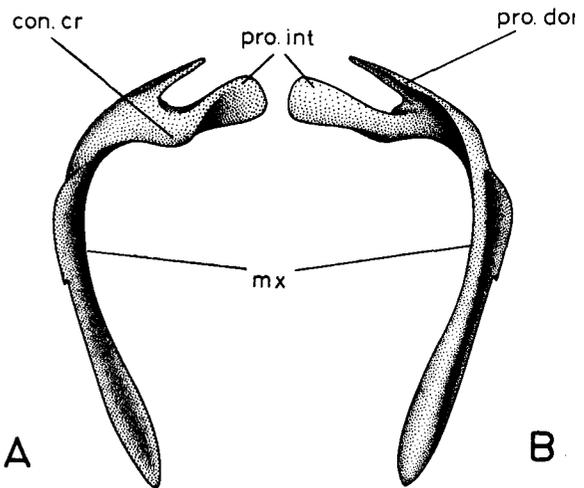


Fig. 6: Maxilar izquierdo. A) vista posterior, B) vista anterior.

Left maxilla. A) posterior view, B) frontal view.

Premaxilar

Cada premaxilar tiene un largo proceso articular y un brazo, que se ensancha distalmente formando una amplia placa. Su borde anteroventral soporta dos filas de dientes cónicos y curvos (Figs. 1, 4 y 7).

Esta unidad está relacionada al cartílago rostral por medio de un ligamento que va desde la sínfisis premaxilar y se extiende a través de la línea media dorsal del cartílago (premaxilorrostral), confluyendo posteriormente con el ligamento interpalatino anterior (Fig. 4).

El proceso articular, que en posición retraída se encuentra entre los procesos dorsal e interno del maxilar, está relacionado a este último a través del menisco maxilar y al cartílago rostral por medio de

un ligamento que se extiende entre su extremo distal y la superficie lateral del cartílago.

Un ligamento corto y fuerte, que va desde la cara externa del proceso ascendente del dentario a la cara interna del extremo posterodorsal del brazo premaxilar (premaxilomandibular), conecta ambas

estructuras y está relacionado con el adelantamiento de los premaxilares (Fig. 4).

El premaxilar y maxilar están conectados a través de un ligamento largo y ancho, que se extiende entre el punto medio del tercio posterior del premaxilar y la cara interna del extremo distal del maxilar (premaxilomaxilar) (Fig. 7).

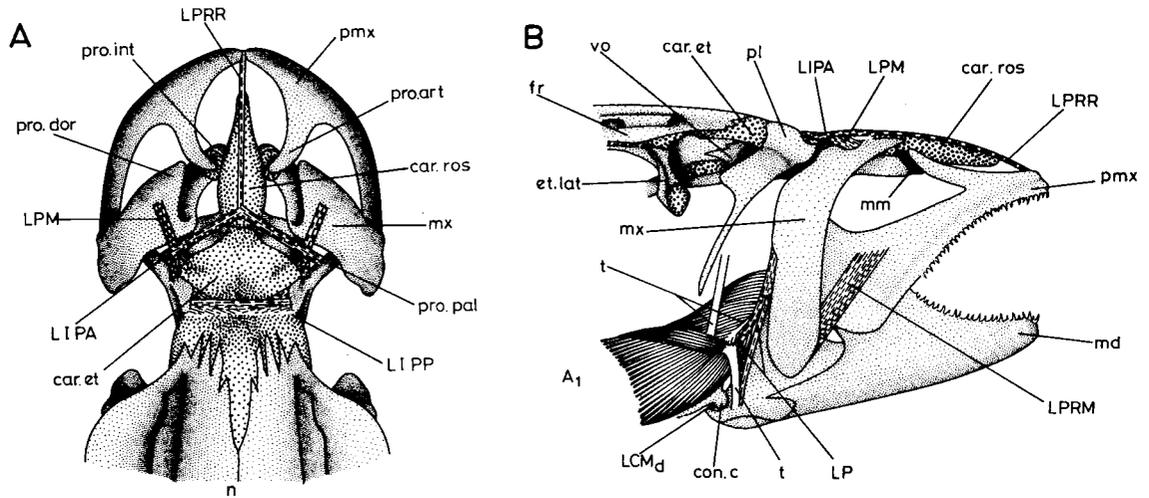


Fig. 7: Vistas A) lateral y B) dorsal de la región anterior del cráneo con apertura bucal intermedia.

Anterior part of the cephalic region in A) lateral and B) dorsal views. Mouth is partly opened.

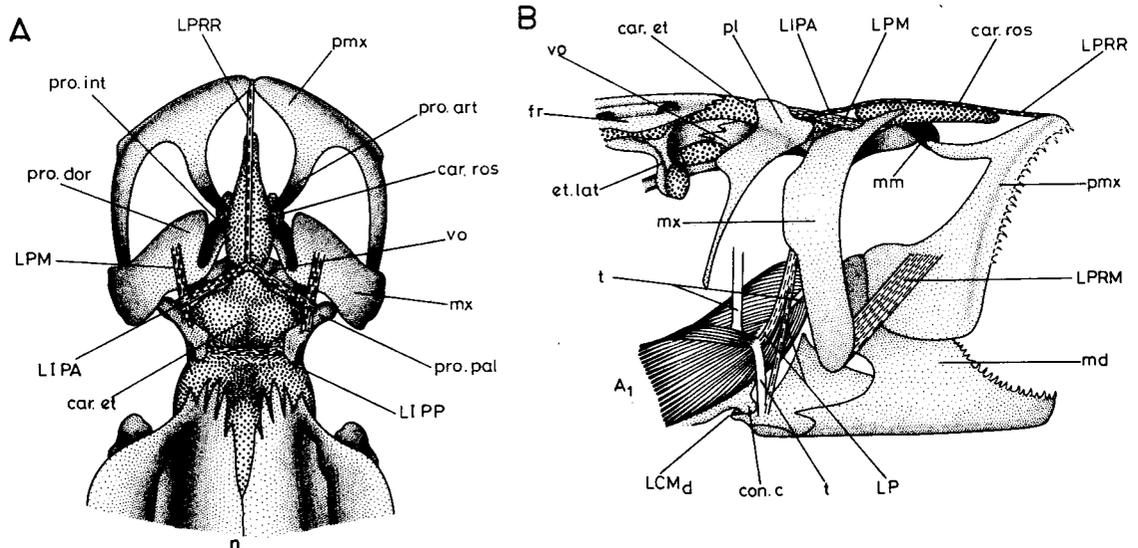


Fig. 8: Vistas A) lateral y B) dorsal de la región anterior del cráneo con máxima apertura bucal.

Anterior region of the skull in A) lateral and B) dorsal views. Mouth is widely opened.

Cartilago Rostral

Unidad constituida sólo por el cartilago rostral, de forma general más ancha que alta y con extremo anterior aguzado; en un corte transversal, su borde dorsal es ligeramente convexo, presentando una superficie ventral aplanada (Figs. 4, 7).

En posición de boca cerrada y premaxilares completamente retraídos, el cartilago rostral se ubica entre los procesos articulares de los premaxilares, con los que se relaciona por medio de tejido conectivo fibroso. Ventralmente, se conecta con los procesos internos de los maxilares a través del ligamento maxilorrostral y se relaciona también con el cartilago etmoidal y vómer. Dorsalmente, ligamentos en forma de T invertida conectan esta unidad con los premaxilares y palatinos (Fig. 4).

Análisis Funcional

En *A. regia*, la protracción premaxilar ocurre sólo durante la alimentación, al igual que en la generalidad de los teleósteos (Osse 1969). Si bien durante la respiración se produce un pequeño adelantamiento de los premaxilares con respecto al neurocráneo, la amplitud de los movimientos generados durante la alimentación es mucho mayor.

Se ha demostrado que en teleósteos las demandas funcionales impuestas por los mecanismos alimentarios tienen una influencia dominante en el diseño cefálico (Liem & Osse 1975, Elshoult-Oldenhave & Osse 1976, Vandewalle & Chardon 1981). El diseño de los elementos que participan de la protracción premaxilar, en esta especie, puede ser entendido principalmente en relación a la función alimentaria. La importancia de las otras funciones en la construcción cefálica no se niega, pero no es considerada en este estudio.

El máximo adelantamiento de los premaxilares con respecto al neurocráneo, medido en ejemplares frescos, es de un 17% del largo de la cabeza, lo que no es mucho si se considera que en otros peces acantopterigios se ha observado hasta un 33% (Lauder & Liem 1981).

A través de la manipulación mecánica de especímenes frescos y con la ayuda de modelos confeccionados a escala se constató que en esta especie la protracción premaxilar puede ser provocada por dos mecanismos independientes (mandibulo-

premaxilar y maxilopremaxilar). El diseño de las unidades mecánicas esqueléticas bucales no sólo permite el adelantamiento de los premaxilares con respecto al neurocráneo, sino también la posibilidad de mover los premaxilares estando protraídos.

Mecanismo Mandibulopremaxilar

La mayor magnitud de adelantamiento de los premaxilares con respecto al neurocráneo es alcanzada con este mecanismo, lográndose también una gran amplitud de apertura bucal que permite capturar el alimento por succión (Figs. 4, 7, 8).

El premaxilar tiene dos tipos de movimientos que se suceden uno al otro, pudiendo distinguirse dos etapas.

ETAPA I: En esta primera etapa se produce un adelantamiento del premaxilar con respecto al neurocráneo, movimiento que es provocado por la bajada de la mandíbula, desde una posición de boca cerrada a una posición de apertura intermedia; el ligamento premaxilomandibular actúa como elemento traccionador (Figs. 4, 7).

Durante el descenso de la mandíbula (Fig. 9A), los puntos de inserción del ligamento en el premaxilar y dentario siguen una trayectoria curva con centro de rotación en la articulación cuadratomandibular. El premaxilar es traccionado anterior y ventralmente desde su extremo posterodorsal.

En el curso de esta etapa el proceso articular del premaxilar se desliza anterior y ventralmente sobre el proceso interno del maxilar; este último orienta el movimiento del premaxilar y determina una trayectoria rectilínea del extremo anterior de este hueso, produciéndose la apertura bucal (Figs. 4, 7). El gran desarrollo de los procesos del maxilar y premaxilar se puede entender principalmente en relación a permitir la apertura bucal, ya que impide que el premaxilar siga el movimiento curvo de la mandíbula.

Al término de esta etapa el extremo anterior del premaxilar alcanza el máximo adelantamiento con respecto al neurocráneo, movimiento limitado por los ligamentos que conforman el complejo rostral. Simultáneamente, comienza un movimiento de rotación de esta unidad en el plano sagital, provocado por la tensión de los ligamentos rostrales (Figs. 6, 8).

ETAPA II: Se caracteriza por sólo el movimiento de rotación del premaxilar en

el plano sagital, que gira en un ángulo de 35° en torno a su extremo proximal (Fig. 9B). Este movimiento es provocado por dos factores que se dan simultáneamente: por una parte, el descenso de la mandíbula desde una posición intermedia hasta una apertura máxima determina que el extremo distal del premaxilar continúe su movimiento anterior y ventral y, por otra, la tensión de los ligamentos que conforman el complejo rostral limita el adelantamiento de la región proximal, obligando al premaxilar a rotar (Figs. 7, 8).

Durante la rotación del premaxilar (Figs. 8, 9B), su extremo anterior gira en torno al extremo posterodorsal de esta unidad, de manera que el extremo anterior se desplaza dorsalmente y la placa distal se adelanta y queda formando el borde de la boca. En el curso de este movimiento, el proceso articular del premaxilar se desencaja del proceso interno del maxilar, ubicándose por delante y a un nivel más bajo que este último.

La forma triangular de la mandíbula inferior junto al diseño del premaxilar con el brazo ensanchado distalmente permite que la conexión entre ambas estructuras esté en el punto más dorsal y posterior posible con respecto a la articulación cuadratomandibular (Fig. 4). Esta unión posterodorsal permite una gran amplitud de movimiento del premaxilar y determina también que la trayectoria del punto de tracción posterior de éste pase cercana a su centro de masa, de manera de minimizar el efecto de rotación cuando el premaxilar está adelantándose.

En posición final (Fig. 8), la placa distal del premaxilar queda cerrando lateralmente la entrada de la boca, formándose una apertura bucal circular; tal diseño estaría relacionado con una mayor eficiencia en la succión (Lauder 1979, Muller & Osse 1984, Van Leeuwen & Muller 1984).

El maxilar presenta un movimiento complejo provocado por la bajada mandibular, que puede ser interpretado como la

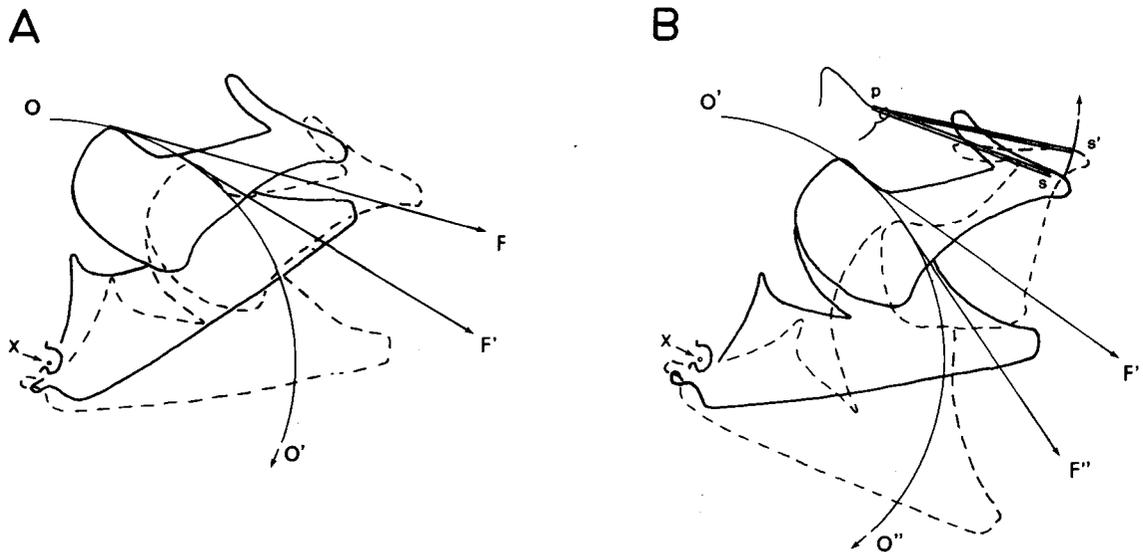


Fig. 9: Esquema en vista lateral de los movimientos del premaxilar durante el descenso mandibular. A) movimiento de adelantamiento (etapa I). B) movimiento de rotación en el plano sagital (etapa II). Línea discontinua: posición final del premaxilar y mandíbula. F, F', F'': dirección de la fuerza de acción transmitida por el ligamento, en tres estados de descenso mandibular. O-O'-O'': trayectoria que describe el ligamento premaxilo-mandibular. P: inserción del ligamento interpalatino anterior. P-S: ligamentos del complejo rostral. S-S': trayectoria del punto de inserción del ligamento premaxilorrostral en el premaxilar. X: punto de rotación de la mandíbula.

Diagram in lateral view of the premaxilla movements during the lower jaw depression. A) forward movement of the premaxilla (first stage). B) rotation movement in a sagittal plane (second stage). Broken line: final position of the premaxilla and lower jaw. F, F', F'': direction of the force transmitted by the ligament in three stages of jaw depression. O-O'-O'': trajectory described by the maxillo-mandibular ligament. P: insertion of the anterior interpalatine ligament. P-S: ligaments of the rostral complex. S-S': trajectory of the insertion point of the premaxillo-rostral ligament in the premaxilla. X: rotation point of the lower jaw.

realización conjunta de tres movimientos: uno de péndulo posteroanterior en el plano sagital, otro de desplazamiento dorsoventral, también en el plano sagital, y un tercero, de rotación sobre un eje longitudinal ubicado entre el extremo distal y el proceso dorsal de esta estructura (Figs. 4, 7, 8).

Al bajar la mandíbula, el punto de inserción del ligamento primordial en el articular-angular se desplaza siguiendo una trayectoria curva en torno a la articulación cuadratomandibular (Fig. 10). La tracción de este ligamento transmite una fuerza en dirección ventral sobre el borde posterior del maxilar. En una primera etapa, dicha fuerza produce fundamentalmente un movimiento pendular del maxilar, girando su extremo distal en torno al punto de inserción del ligamento palatomaxilar.

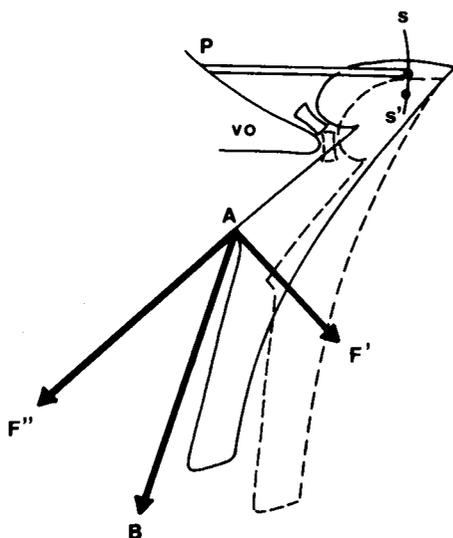


Fig. 10: Esquema en vista lateral de la acción del ligamento primordial (A-B) sobre el maxilar, durante la bajada mandibular. Línea discontinua: posición final del maxilar. F', F'': componentes anterior y ventral, respectivamente, de la fuerza transmitida por el ligamento primordial. P: punto de inserción del ligamento palatomaxilar en el palatino. S-S': trayectoria de la inserción del ligamento palatomaxilar en el maxilar. vo: vómer.

Diagram in lateral view of the primordial ligament action (A-B) upon the maxilla, during the lower jaw depression. Broken line: final position of the maxilla. F', F'': anterior and ventral components respectively, of the force transmitted by the primordial ligament. P: insertion point of the palato-maxillary ligament in the palatine. S-S': trajectory of the palato-maxillary ligament in the maxilla. vo: vomer.

El movimiento dorsoventral del maxilar es impedido por la posición del punto de contacto del cóndilo craneal del maxilar con la superficie dorsal del vómer. Dada la configuración asimétrica de la superficie articular de la cabeza maxilar, a medida que el movimiento pendular anterior se va produciendo, la cabeza maxilar se desplaza anteriormente por sobre el vómer, posibilitando su movimiento de bajada; el máximo descenso del maxilar ocurre cuando el cóndilo craneal alcanza el borde anterior del vómer.

En la primera etapa de descenso mandibular el movimiento de rotación es reducido y está determinado por el diseño del cóndilo craneal, el que al producirse el movimiento pendular es desplazado hacia la línea media. Como el ligamento intermaxilar impide la separación anterior de los procesos internos de los maxilares, la posibilidad de rotación de los maxilares está determinada por el acercamiento mesial de los cóndilos (Fig. 11). El máximo de torsión se produce una vez que el cóndilo se coloca por delante del borde del vómer.

El adelantamiento del proceso interno del maxilar tracciona al cartílago rostral anteriormente, por medio del ligamento maxilorrostral. Este movimiento del cartí-

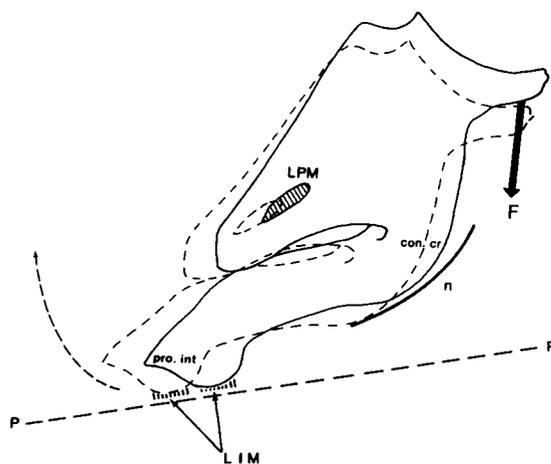


Fig. 11: Vista en el eje longitudinal del maxilar derecho, mostrando la acción del ligamento primordial (F) sobre el maxilar. P-P': eje longitudinal corporal. Línea discontinua: posición final del maxilar.

View of the right maxilla from its longitudinal axis showing the action of the primordial ligament (F) upon the maxilla. P-P': longitudinal axis of the body. Broken line: final position of the maxilla.

lago es simultáneo al desplazamiento anterior del premaxilar; sin embargo, este último se mueve más rápido, de manera que la distancia entre la sínfisis premaxilar y el cartílago rostral aumenta hasta alcanzar una posición en que el ligamento premaxilorrostral se tensa (Figs. 4, 7).

Debido a que el premaxilar continúa adelantándose, su movimiento es transmitido al cartílago vía ligamento, traccionándolo desde su superficie dorsal y desplazándolo anteroventralmente. El adelantamiento del cartílago rostral, y por consiguiente el del premaxilar, es limitado por el ligamento interpalatino anterior (Figs. 4, 7). Finalizado este movimiento, el cartílago rostral queda ubicado por delante del cartílago etmoidal, formando un puente entre el neurocráneo y los premaxilares protraídos (Fig. 8).

Mecanismo Maxilopremaxilar

Este mecanismo provoca una rotación dorsoventral del premaxilar en el plano sagital, que permite modificar la posición de éste con respecto al neurocráneo y cerrar la boca en distintos estados de bajada mandibular (Fig. 12). Esto posibilita, por una parte, una aprehensión directa de la presa con los premaxilares adelantados y, por otra, sujetar y manipular el alimento. El diseño y tamaño de los dientes pueden ser entendidos en relación con este mecanismo.

El movimiento del premaxilar es producido por la contracción del fascículo A1 aductor mandibular y accionado a través del ligamento premaxilomaxilar (Fig. 12).

La contracción del fascículo A1 transmite una fuerza al borde posterior del maxilar, que lo desplaza posterior y ventralmente. El movimiento del maxilar tracciona al ligamento premaxilomaxilar, provocando la rotación del premaxilar en torno a su punto de unión con el dentario (Fig. 12).

Este mecanismo sólo es posible en estados intermedios de descenso mandibular, en los que las conexiones del premaxilar con las demás unidades (mandíbula y cartílago rostral) permiten el movimiento de rotación de éste en el plano sagital. Alcanzada la máxima depresión mandibular, la rotación del premaxilar implicaría un adelantamiento del extremo proximal de éste, lo que es impedido por los ligamentos que conforman el complejo rostral (Fig. 8).

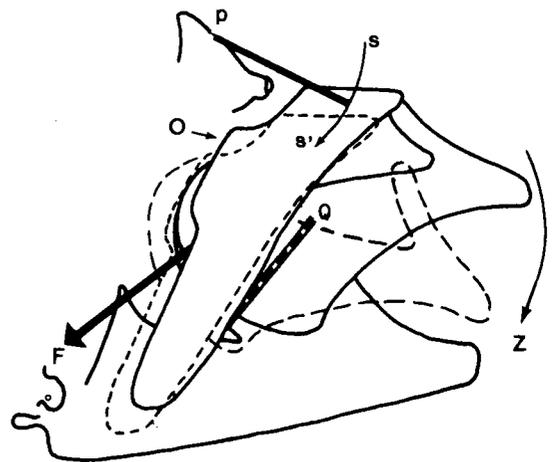


Fig. 12: Esquema en vista lateral, representando la acción del maxilar sobre el premaxilar, al contraerse el fascículo A1 del músculo aductor mandibular. Línea discontinua: posición final de las unidades mecánicas esqueléticas. F: fuerza de acción transmitida por el ligamento primordial. P: punto de inserción del ligamento palatomaxilar en el palatino. Q: punto de inserción del ligamento premaxilo-maxilar en el maxilar. S-S': trayectoria del punto de inserción del ligamento palatomaxilar en el maxilar. Z: trayectoria del extremo anterior del premaxilar en torno al punto de conexión con el dentario (O).

Diagram in lateral view showing the action of the maxilla upon the premaxilla when A1 part to the adductor mandibular muscle contracts. Broken line: final position of the skeletal mechanical units. F: action force transmitted by the primordial ligament. P: insertion point of the palato-maxillary ligament in the palatine. Q: insertion point of the premaxillo-maxillary ligament in the maxilla. S-S': trajectory of the insertion point of the palato-maxillary ligament in the maxilla. Z: trajectory of the anterior end of the premaxilla around its connection point with the lower jaw (O).

La bajada mandibular hasta una apertura intermedia, y la consiguiente acción de esta unidad sobre el premaxilar, es común para ambos mecanismos (ETAPA I mec. mandibulopremaxilar), de manera que el maxilar acciona sobre el premaxilar cuando este último ya está algo protraído.

La inserción del ligamento premaxilomaxilar por delante del punto de rotación del premaxilar (Figs. 7, 8) se puede entender como un compromiso entre el brazo de potencia y la amplitud de movimiento dorsoventral del premaxilar.

DISCUSION

En las especies de la familia Atherinidae que poseen la facultad de adelantar los premaxilares con respecto al neurocráneo se pueden distinguir dos tipos de mecanismos (Gosline 1981, Motta 1984). Uno es el descrito por Alexander (1967a), basado en *Atherina presbyter* y *Melanotaenia maccullochi*, quien lo incorpora dentro de un modelo general propuesto para el orden Atheriniformes, y el otro, es el citado por Gosline (1981) para los géneros *Atherinops*, *Chirostoma*, *Craterocephalus* y *Menidia*. Este último autor, si bien reconoce el mecanismo de estos géneros como distinto del propuesto por Alexander, no hace una descripción de las estructuras que participan ni un análisis de su funcionamiento, mencionando solamente aquellos aspectos que no se ajustan al modelo general que postula Alexander (1967a) para Atheriniformes.

En *A. regia*, el diseño y relaciones de las unidades mecánicas esqueléticas y su funcionamiento muestran diferencias importantes con lo descrito por Alexander (1967a) para Atherinidae y se asemeja en algunos aspectos a lo mencionado por Gosline (1981) y Motta (1984), para *Atherinops*, *Chirostoma*, *Craterocephalus* y *Menidia*.

A. presbyter y *M. maccullochi* presentan premaxilares con procesos articulares relacionados con el maxilar y procesos ascendentes unidos en la línea media y ubicados dorsal al cartílago rostral. Este último está conectado a los procesos ascendentes a través de ligamento, de modo que durante la protracción los premaxilares y cartílago rostral funcionan como una sola unidad. Por el contrario, en *A. regia* los premaxilares poseen sólo un par de largos procesos articulares, ubicados lateral al cartílago rostral. Esta situación se presenta también en *A. gracilis*, *Cauque brevianalis*, *C. mauleanum*, *Odontesthes bonariensis* (obs. personales), *Menidia beryllina* (Rosen 1964) y *Coleotropis blackburni* (Ruiz & Yáñez-Arancibia 1978).

Esta diferencia estructural es relevante en el mecanismo de *A. regia*, ya que la conexión entre premaxilares y cartílago rostral determina una gran libertad de movimiento entre estas unidades, que hace posible la realización de los dos mecanismos de protracción.

El ligamento premaxilomandibular, que en *A. regia* acciona directamente sobre el premaxilar provocando la protracción, no está descrito para *A. presbyter* y *M. maccullochi* (Alexander 1967a). En estas especies el premaxilar está conectado al dentario sólo por tejido conectivo (labio), no siendo el descenso mandibular causa directa del adelantamiento de los premaxilares. La bajada mandibular como causa directa de la protracción se ha descrito para *Atherinops*, *Chirostoma*, *Craterocephalus* y *Menidia* (Gosline 1981). Este autor menciona que la acción de la mandíbula sobre el premaxilar es a través de una conexión membranosa del extremo ventral del premaxilar y no mediante un ligamento bien definido. Sin embargo, en *Menidia beryllina*, *Chirostoma estor* y *Ch. lucius* (obs. personales), se ha encontrado dicho ligamento a semejanza de *A. regia*.

La presencia del ligamento premaxilomandibular determina una mayor dependencia entre los movimientos de estas unidades. Esto permite que la protracción sea provocada directamente vía mandíbula y no por intermedio del maxilar como en el caso de *A. presbyter* y *M. maccullochi*.

En *A. regia* la amplitud de movimiento pendular del maxilar es bastante restringida en comparación con *A. presbyter* y *M. maccullochi* (Alexander 1967a). Esta diferencia funcional se debe a que en *A. regia* al igual que *A. gracilis*, *C. brevianalis*, *C. mauleanum* y *O. bonariensis* (obs. personales) la inserción del ligamento primordial en el maxilar se ubica más distalmente que en las especies citadas por Alexander (1967a), en las cuales se inserta lateral al cóndilo craneal (condición que determina una mayor amplitud de movimiento). La inserción distal del ligamento primordial en el maxilar ha sido también descrita para Atherinidae por Rosen (1964) y es mencionada por Gosline (1981), para aquellas especies en que la protracción es provocada directamente por la bajada mandibular.

Para la realización del mecanismo premaxilomaxilar es importante que el movimiento pendular del maxilar sea restringido, de modo que el ligamento premaxilomaxilar esté siempre tenso y al contraerse el músculo aductor mandibular A1 toda la fuerza muscular se traduzca en movimiento del premaxilar. En caso contrario, al no estar dicho ligamento en posición activa, la fuerza de contracción del A1 se

traduciría en un movimiento del maxilar, sin afectar al premaxilar. En las especies descritas por Alexander (1967a) la gran amplitud de movimiento pendular del maxilar está asociada con la ausencia de dicho ligamento, no siendo posible mecánicamente provocar protracción premaxilar al contraerse el fascículo A1 del músculo aductor mandibular.

El diseño estructural de *A. regia* y aparentemente el de los géneros citados por Gosline (1981) no se ajusta entonces al modelo general que postula Alexander (1967a), existiendo para la familia Atherinidae al menos dos mecanismos distintos, cuyas potencialidades mecánicas determinarían estrategias diferentes en cuanto a modos de captura y tipo de presa.

Una de las diferencias fundamentales del modelo morfológico y funcional descrito por Alexander (1967a), con respecto al diseño y posibilidades mecánicas de *A. regia*, es que esta última presenta dos vías cinemáticas independientes que gobiernan el movimiento de los premaxilares. Liem (1978, 1980) y Lauder (1981, 1982a, 1982b) plantean que un aumento en el número de vías mecánicas de provocar protracción está correlacionado con un aumento en la diversidad de los elementos estructurales bucales. Esto permitiría una mayor independencia mecánica y posicional de las unidades mecánicas esqueléticas, posibilitando la diferenciación de múltiples vías cinemáticas y, por lo tanto, una mayor versatilidad de estrategias alimentarias.

El modelo que postula Alexander (1967a) presenta un menor número de conexiones entre los elementos (en comparación con *A. regia*) y una mayor dependencia entre éstos. Los movimientos del maxilar y premaxilar están acoplados en un sistema mecánico, gobernado por la depresión mandibular. Esto determina un mecanismo de protracción indirecto, en donde la bajada mandibular provoca un movimiento de torsión del maxilar, el que a su vez causa la protracción. La interdependencia entre los movimientos del maxilar y premaxilar determina un mecanismo de protracción único, no existiendo una vía alternativa de acción sobre los premaxilares (Fig. 13).

En *A. regia*, el diseño de las unidades mecánicas esqueléticas involucradas en los mecanismos de protracción y el mayor número de conexiones entre éstas (compa-

rado con el modelo de Alexander) están correlacionados con un aumento de las vías de provocar protracción (Fig. 13).

Desde el punto de vista funcional, el diseño estructural de *A. regia* se caracteriza por su gran versatilidad; ello permite la realización de una variedad de mecanismos que pueden ir desde un sistema de succión con distintos grados de amplitud y orientación de la apertura bucal, a un mecanismo de aprehensión directa de las presas,

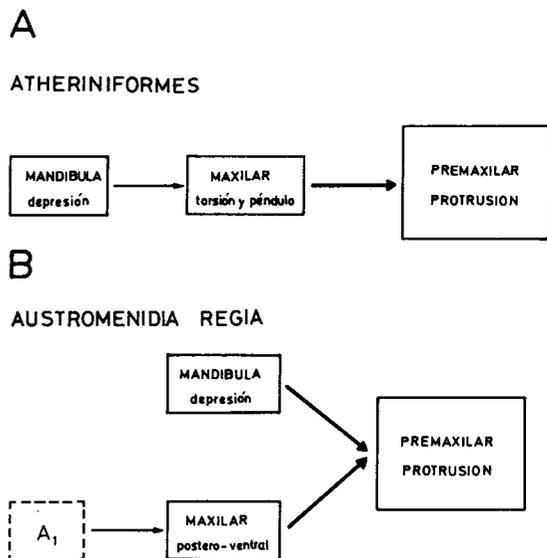


Fig. 13: Esquema que muestra las vías mecánicas que gobiernan la protracción premaxilar en Atherinidae. A: modelo propuesto por Alexander (1967a); acción indirecta sobre el premaxilar, mediante los movimientos de la mandíbula y maxilar. B: *Austromenidia regia*; dos vías alternativas de producir adelantamiento del premaxilar: acción directa de la bajada mandibular sobre el premaxilar y vía maxilar, accionado al contraerse el fascículo A1 del músculo aductor mandibular. Rectángulos en líneas continua y discontinua representan las unidades mecánicas esqueléticas y sus movimientos y los músculos, respectivamente. Flechas indican acción sobre las unidades.

Diagram showing the biomechanical pathway governing the premaxillary protrusion in Atherinidae. A: Alexander's model (1967a); indirect action upon the premaxilla through lower jaw and maxilla movements. B: *Austromenidia regia*; two alternate pathways to produce jaw protrusion: direct action of the lower jaw depression upon the premaxilla and by the maxilla movement accomplished by the contraction of the A1 part of the adductor mandibular muscle. Rectangles drawn with solid and broken lines represent the skeletal mechanical units and their movements and the muscles respectively. The arrows indicate the action upon the units.

mordiendo firmemente con mandíbulas y premaxilares. Estas distintas estrategias de alimentación posibilitarían aumentar el rango de recursos utilizables; observaciones preliminares han mostrado que esta especie incluye en su dieta desde presas móviles como pequeños crustáceos y peces, hasta presas que se encuentran en el sustrato como moluscos y anélidos (obs. personales). Un estudio más exhaustivo acerca de los ítemes alimentarios de *A. regia*, como también de especies de *Cauque* y *Odontesthes*, podrá corroborar las potencialidades reales de sus diseños estructurales en relación a alimentación.

De acuerdo a la información actualmente disponible y a las observaciones realizadas, el modelo morfofuncional de *A. regia* estaría presente en distintas subfamilias de Atherinidae: Atherinopsinae (*Austromenidia*, *Cauque*, *Odontesthes*, *Atherinops*), Menidiinae (*Chirostoma*, *Menidia*, *Coleotropis*) y Taeniomembrasinae (*Craterocephalus*). Sin embargo, un análisis preliminar de estos géneros indica un cierto grado de variedad del modelo dentro de la familia; un estudio comparativo más completo de los mecanismos pudiera contribuir a un mejor entendimiento de la diversidad y relaciones dentro del grupo.

Por otra parte, este modelo, al menos en sus principios generales, no sería exclusivo de Atherinidae, ya que está descrito o sugerido para otras familias como Phallostethidae (Gosline 1981) y aún para el orden Cyprinodontiformes (Gosline 1981, Motta 1984, obs. personales) y el orden Belontiiformes (Gosline 1981, Motta 1984), lo que confirma en parte la inclusión de todos estos grupos en Atherinomorpha. Aparentemente, la presencia más generalizada del modelo, en comparación con el de *Atherina*, permitiría hipotetizarlo como la condición primitiva del grupo.

AGRADECIMIENTOS

Trabajo financiado por la Dirección General de Investigaciones de la Universidad Católica de Valparaíso, mediante proyecto 122-789-83.

ABREVIATURAS

Al: fascículo del músculo aductor mandibular. *ar-an*: articular-angular. *boc*: basioccipital. *bsf*: basisfenoides. *c*: cuadrado. *car. et*: cartílago etmoidal. *car. meck*: cartílago de Meckel. *car. ros*: cartílago rostral. *con. c*: cóndilo del cuadrado. *con. cr*: cón-

dilo craneal. *corneck*: coronomeckeliano. *dn*: dentario. *ecpt*: ectopterigoides. *enpt*: entopterigoides. *epiot*: epiótico. *esf*: esfénótico. *et lat*: etmoides lateral, *exoc*: exoccipital. *fr*: frontal. *hm*: hiomandibular. *iop*: interopercular. *LCMd*: ligamento cuadratomandibular. *LIM*: ligamento intermaxilar. *LIPA*: ligamento interpalatino anterior. *LIPP*: ligamento interpalatino posterior. *LP*: ligamento primordial. *LPM*: ligamento palatomaxilar. *LPRM*: ligamento premaxilomaxilar. *LPRMMd*: ligamento premaxilomandibular. *LPRR*: ligamento premaxilorrostral. *LPVA*: ligamento palatovomerino anterior. *LPVP*: ligamento palatovomerino posterior. *md*: mandíbula. *mm*: menisco maxilar. *mpt*: metapterigoides. *msm*: menisco submaxilar. *mx*: maxilar. *n*: neurocráneo. *op*: opercular. *pa*: parietal. *pas*: parasfenoides. *pl*: palatino. *pls*: pleurosfenoides. *pmx*: premaxilar. *pop*: preopercular. *pro*: proótico. *pro. art*: proceso articular. *pro. dor*: proceso dorsal. *pro. int*: proceso interno. *pro. pal*: proceso palatino. *pto*: pterótico. *rar*: retroarticular. *simp*: simpléctico. *soc*: supraoccipital. *sop*: subopercular. *t*: tendón. *vo*: vómer.

LITERATURA CITADA

- ALEXANDER RMcN (1966) The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of two species of cyprinid fish. *Journal of Zoology*, London 149: 288-296.
- ALEXANDER RMcN (1967a) Mechanisms of the jaws of some atheriniform fish. *Journal of Zoology*, London 151: 233-255.
- ALEXANDER RMcN (1967b) Functional design in fishes. Hutchinson. University Library, London.
- ALEXANDER RMcN (1967c) The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish. *Journal of Zoology*, London 151: 43-64.
- ALEXANDER RMcN (1969) Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish. *Journal of Zoology*, London 159: 1-15.
- ALEXANDER RMcN (1970) Mechanics of the feeding action of various teleost fishes. *Journal of Zoology*, London 162: 145-156.
- BALLINTIJN CM, A VAN DER BERG & BP EGBERINK (1972) An electromyographic study of the adductor mandibulae complex of a free-swimming carp (*Cyprinus carpio* L.) during feeding. *Journal of Experimental Biology* 57: 261-283.
- 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 & CHARDON (1984) Skeleton, muscles, ligaments and swim-bladder of a gymnotid fish, *Sternopygus macrurus* Bloch & Schneider (Ostariophysi-Gymnotoidei). *Bulletin de la Société des Sciences de Liège*, 53e année 1: 9-53.
- DE LA HOZ E & B DYER (1984) Mecanismo de protrusión premaxilar en *Helicolenus lengerichi* (Pisces-Scorpaenidae). *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 12: 27-50.
- 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 (1958) The mutual structural influence of the elements in a pattern. *Netherlands Journal of Zoology* 13: 74-88.
- DULLEMEIJER P (1974) Concepts and approaches in animal morphology. Van Gorcum, Assen, The Netherlands.
- ELSHOULD-OLDENHAVE MJW & JWM OSSE (1976) Functional morphology of the feeding system in the ruff, *Gymnocephalus cernua* (Teleostei-Percidae). *Journal of Morphology* 150: 399-422.
- GEISTDOERFER P (1977) Etude biomécanique du mouvement de fermeture des mâchoires chez *Ventrifossa occidentalis* et *Coelorhynchus coelorhynchus* (Macrouridae-Gadiformes). *Bulletin du Museum National d'Histoire Naturelle*, 3^a Serie 481: 993-1020.
- GOSLINE WA (1961) Some osteological features of modern lower teleostean fishes. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 142 (3): 1-42.
- GOSLINE WA (1971) Functional morphology and classification of teleostean fishes. The University Press of Hawaii, Honolulu, 208 pp.
- GOSLINE WA (1973) Considerations regarding the phylogeny of cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding. *Copeia* 4: 761-776.
- GOSLINE WA (1980) The evolution of some structural systems with reference to the interrelationships of modern lower teleostean fish groups. *Japanese Journal of Ichthyology* 27: 1-28.
- GOSLINE WA (1981) The evolution of the premaxillary protrusion system in some teleostean fish groups. *Journal of Zoology*, London 193: 11-23.
- LAUDER GV (1979) Feeding mechanics in the primitive teleosts and the halecomorph fish *Amia calva*. *Journal of Zoology*, London 187: 543-578.
- LAUDER GV (1981) Form and function: structural analysis in evolutionary morphology. *Paleobiology* 7 (4): 430-442.
- LAUDER GV (1982a) Patterns of evolution in the feeding mechanism of actinopterygian fishes. *American Zoologist* 22: 275-285.
- LAUDER GV (1982b) Historical biology and the problem of design. *Journal of Theoretical Biology* 97: 57-67.
- LAUDER GV & KF LIEM (1981) Prey capture by *Luciocephalus pulcher*: Implications for models of jaw protrusion in Teleost fishes. *Environmental Biology of Fishes* 6 (3/4): 257-268.
- LAUDER GV & KF LIEM (1983) The evolution and interrelationships of actinopterygian fishes. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 150 (3): 95-197.
- LEEUEWEN JL VAN & M MULLER (1984) Optimum sucking techniques for predatory fish. *Transactions of the Zoological Society of London* 37 (2): 137-169.
- LIEM KF (1967) Functional morphology of the head of the anabantoid teleost fish *Helostoma temminckii*. *Journal of Morphology* 121: 135-158.
- LIEM KF (1978) Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes. I: Piscivores. *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 Lake Tanganyica. *Journal of Zoology*, London 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 resource exploitation in African cichlid fishes. *American Zoologist* 15 (2): 427-454.
- MOTTA PJ (1984) Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review. *Copeia* 1: 1-18.
- MULLER M & JWM OSSE (1984) Hydrodynamics of suction feeding in fish. *Transactions of the Zoological Society of London* 37: 51-135.
- OSSE JWM (1969) Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis* L.): An electromyographic study. *Netherlands Journal of Zoology* 19 (3): 289-392.
- OSSE JWM (1985) Jaw protrusion, an optimization of the feeding apparatus of teleosts? *Acta Biotheoretica* 34: 219-232.
- OTTEN E (1983) The jaw mechanism during growth of a generalized *Haplochromis* species: *H. elegans* Trewavas, 1933 (Pisces-Cichlidae). *Netherlands Journal of Zoology* 33: 55-98.
- ROSEN DE (1964) The relationships and taxonomic position of the halfbeaks, killifishes, silversides and their relatives. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 127 (5): 219-267.
- ROSEN DE (1982) Teleostean interrelationships, morphological function and evolutionary inference. *American Zoologist* 22: 261-273.
- RUIZ LJ & A YAÑEZ-ARANCIBIA (1978) Osteología comparada de dos especies de atherínidos *Atherinomorus stipes* (Muller & Troschel) y *Coleotropsis blackburni* Schultz (Pisces-Atherinidae). *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, México* 5 (1): 27-54.
- SCHAEFFER B & DE ROSEN (1961) Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism. *American Zoologist* 1: 187-204.
- VANDEWALLE P (1978) Analyse des mouvements potentiels de la région céphalique du goujon, *Gobio gobio* (L.) (Poisson-Cyprinidae). *Cybiurn* 3^e Série 3: 15-33.
- VANDEWALLE P & M CHARDON (1981) Réflexions sur les rapports entre la forme, structure et fonction chez des poissons de la famille des Cyprinidae. *Cybiurn* 3^e Série 5: 67-70.
- WINTERBOTTOM R (1974) A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 125: 225-317.