

Diversidad trófica de *Cheirodon pisciculus* G. (Ostariophysi: Characidae): ¿consecuencia de una versatilidad del mecanismo alimentario?

Trophic diversity of *Cheirodon pisciculus* G. (Ostariophysi: Characidae):
a consequence of the versatility of the feeding mechanism?

REBECA ALDUNATE y EDUARDO DE LA HOZ

Laboratorio de Zoología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile

RESUMEN

La posibilidad de efectuar diferentes mecanismos de captura de presa fue estudiada para *Cheirodon pisciculus*. La ejecución del mecanismo de succión de presas individuales fue analizada utilizando datos estructurales cefálicos y filmaciones de individuos alimentándose. Se formuló un modelo cinemático para calcular el volumen máximo de expansión de la cavidad bucal. Durante el proceso de alimentación mediante succión, la expansión de la cavidad bucal es producida principalmente por depresión ventral de la barra hioídea, siendo mínima la abducción del suspensorio. *Cheirodon pisciculus* presenta un patrón único de coordinación de movimientos entre suspensorio, barra hioídea y mandíbula, que responde a estrictas demandas del mecanismo de raspado mandibular. La captura de presas móviles individuales sólo por succión está restringida a presas ubicadas cerca de la boca. La aparente diversidad trófica observada en los ítemes alimentarios de la especie, no correspondería a una versatilidad trófica funcional y estructural del mecanismo alimentario, sino que refleja la diversidad de recursos disponibles en el biofilm asociado a la vegetación acuática.

Palabras claves: Morfología, mecanismo alimentario.

ABSTRACT

The ability of *Cheirodon pisciculus* to carry out different mechanism of prey capture was studied. The possibility of individual-prey suction was analyzed based on the structural design of the head and on films of prey capture. A model for calculating maximum volume during buccal cavity expansion was formulated. During suction feeding, the expansion of the buccal cavity is mainly produced by ventral depression of the hyoids; the suspensorial abduction displacement is minimal. *Cheirodon pisciculus* presents a single pattern of coordination movements between the suspensorium, hyoid bar and mandible. This coordination responds to strict demands imposed by the feeding mechanisms of scraping; the capture of a single mobile prey by suction only is restricted to prey located close to the mouth. The trophic diversity observed in the alimentary items of this species does not correspond to any structural or functional versatility of the feeding mechanism and reflects the available alimentary resources of the biofilm associated to the aquatic vegetation.

Key words: Morphology, feeding mechanism.

INTRODUCCION

La versatilidad trófica de una especie, desde un punto de vista morfológico funcional, puede ser la consecuencia de la posesión de un diseño estructural que posibilite la realización de distintos mecanismos de captura de presas, o bien que permita modificar o variar un único mecanismo, ajustándolo a las características de distintos tipos de presa (Liem 1979, 1880, 1984; Barel 1983, Lauder 1983, Liem & Osse 1985, Chu 1989, Sanderson 1990).

Las especies del género *Cheirodon* poseen un diseño estructural cefálico característico,

que posibilita la realización de un especializado mecanismo mandibular que produce una acción simultánea de raspado y succión del alimento (De la Hoz & Aldunate 1985). De acuerdo al mecanismo de alimentación descrito, el borde dentado de la mandíbula durante su apertura y cierre describe una trayectoria circular, posibilitando una acción directa de los dientes mandibulares de raspado sobre diferentes tipos de presas.

Observaciones de contenidos estomacales de *Ch. pisciculus* muestran un amplio rango de ítemes alimentarios: algas microscópicas, microcrustáceos, larvas de insectos, ané-

lidos, moluscos y detritus. Esta variedad de presas sugiere para esta especie una gran versatilidad trófica, lo que podría significar la posesión de un diseño estructural y funcional capaz de realizar mecanismos para captura de presas de diferentes características y hábitat.

El objetivo del presente trabajo es analizar el diseño estructural cefálico de *Cheirodon pisciculus*, para determinar sus posibilidades biomecánicas de realizar un mecanismo de captura de presas individuales por succión, distinto a la acción mandibular directa.

MATERIALES Y METODOS

Se realizó una detallada observación morfológica, la que se relaciona con el diseño, dimensión, posición y conexiones entre los distintos elementos cefálicos involucrados en los movimientos de expansión de la cavidad bucal. Esta información sirve de base para la formulación de un modelo biocinémático que permite describir y analizar las capacidades y características de los posibles mecanismos de succión. Diversos estudios de morfología funcional han demostrado la importante ventaja informativa que permite alcanzar la utilización de modelos biomecánicos (Scheid 1987, Homberger 1988). Estos modelos son formulados teóricamente, a partir de parámetros físicos y biológicos, y posteriormente es probada su validez mediante su aplicación en ejemplares reales.

Las observaciones morfológicas fueron realizadas en especímenes conservados en formalina, teñidos y diafanizados mediante las técnicas descritas por Dingerkus & Uhler (1977), utilizando un microscopio estereoscópico Wild M5.

Ciento veintisiete ejemplares (entre 450 y 600 mm de longitud estándar) fueron colectados en los esteros Limache y Quintero, V Región (Valparaíso), Chile; de los cuales 97 individuos colectados en el estero Quintero se utilizaron para analizar los contenidos estomacales.

La información morfométrica se obtuvo a partir de dibujos digitalizados y analizados a través de un tablero Digitalizador SketchPro Hewlett Packard y un computador Vectra ES Hewlett Packard.

Diez ejemplares mantenidos en acuarios y alimentados con *Artemia salina*, fueron filmados a 60 imágenes por segundo, con una Cámara de Video Panasonic Digital 5000 y una Vídeo Grabadora Sony VO-4800, donde se obtuvo detalles sobre los movimientos estructurales y su coordinación durante la captura de alimento.

RESULTADOS Y DISCUSION

Se formuló un modelo cinémático que determina las máximas capacidades de expansión de la cavidad bucal, el que requiere de la cuantificación de los siguientes parámetros: el radio máximo de apertura bucal (RB); el radio máximo de la cavidad bucal posterior o radio hioideo (RH) y la longitud de la cavidad bucal (L).

Durante el proceso de succión, la cavidad bucal adquiere forma de cono truncado, al alcanzar su máxima expansión (Figura 1) (Barel 1983, habla de forma cónica, Muller & Osse 1984, hablan de cono truncado), y cuyo volumen se ha calculado mediante la fórmula:

$$V = 1/3 \pi L (RH^2 + RB^2 \times RH + RB^2) \quad (1)$$

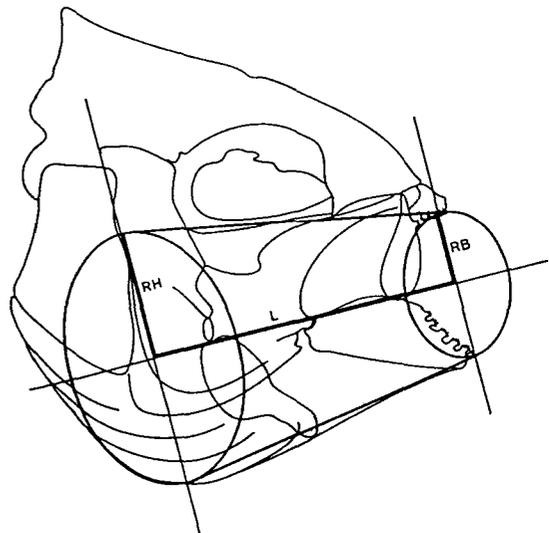


Fig. 1: Vista lateral de la región cefálica que muestra la configuración de la cavidad bucal en forma de cono truncado. RB = radio bucal; RH = radio hioideo; L = longitud de cavidad bucal.

Diagram of the skull, showing the buccal cavity configuration of a truncated cone. RB = buccal radius; RH = hyoid radius; L = length of buccal cavity.

donde el radio bucal máximo (RB) (Figura 2) es estimado considerando el largo del maxilar (MX) y la altura de la mandíbula (AM):

$$RB = (MX + AM)/2 \quad (2)$$

El radio hioídeo máximo (RH) se calcula suponiendo que la región posterior de la cavidad bucal en su máxima expansión tiene sección circular, conseguida tanto por la expansión lateral del suspensorio como por la bajada de la barra hioídea. La magnitud de RH es dependiente del ángulo de abducción del suspensorio (θ) (Figura 3); al aumentar el ángulo θ , se produce un incremento del radio lateral (X) y una disminución del radio vertical (Y). La condición requerida para la máxima expansión bucal es cuando $X = Y$, por lo que se debe computar el valor de estos radios hasta la igualdad, haciendo variar el ángulo θ , siendo:

$$X = (AC/2) + (HM \times \text{sen } \theta) \quad (3)$$

$$Y = (HM \times \text{cos } \theta) - HC \quad (4)$$

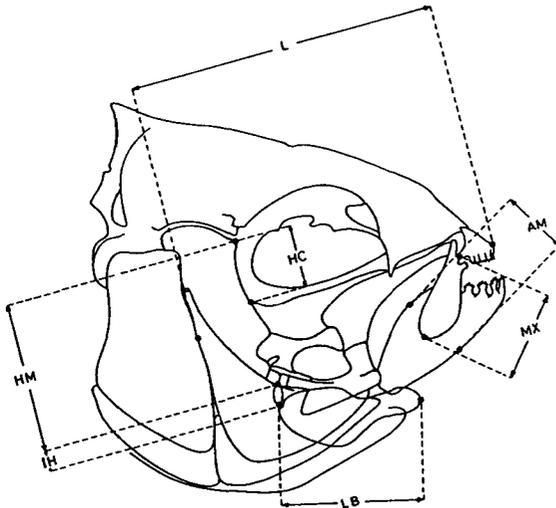


Fig. 2: Vista lateral de la región cefálica, mostrando las medidas utilizadas por el modelo. AM = altura de la mandíbula; HC = altura neurocráneo; IH = interhial; HM = hiomandibular; L = longitud cavidad bucal; LB = longitud barra hioídea; MX = longitud maxilar.

Lateral view of the cephalic region illustrating the structural data input of the model. AM = height of mandible; HC = neurocranium depth; IH = interhial; HM = hyomandibular; L = length of buccal cavity; LB = length of hyoid bar; MX = length of maxilla.

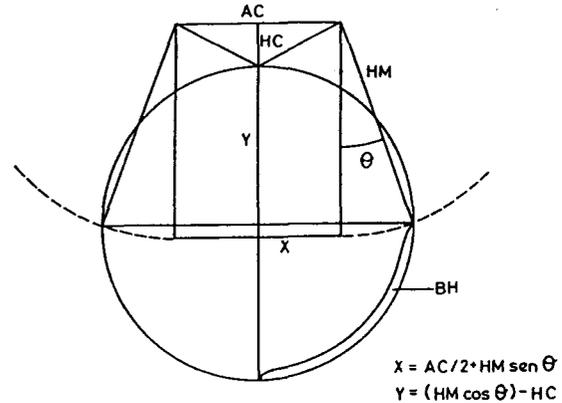


Fig. 3: Esquema en plano transversal de la región posterior de la cavidad bucal. AC = ancho neurocráneo; BH = barra hioídea; HC = altura neurocráneo; HM = hiomandibular; θ = ángulo abducción.

Diagram in cross-section of the posterior region of the buccal cavity. AC = neurocranium width; BH = hyoid bar; HC = neurocranium height; HM = hyomandibular; θ = abduction angle.

donde AC es el ancho del neurocráneo (estimado como la distancia entre los puntos de articulación del hiomandibular), HM es la longitud del hiomandibular más la longitud del interhial y HC es la distancia entre la articulación del hiomandibular y la base del neurocráneo.

La estimación del ángulo de desplazamiento ventral de la barra hioídea (μ) (Figura 4) se obtiene de:

$$\text{áng. } \mu = \text{arc. sen } (RH/PL) \quad (5)$$

siendo PL la proyección de las barras hioídeas en el plano sagital, calculada como:

$$PL = LB^2 - RH^2 \quad (6)$$

(LB = longitud de la barra hioídea).

Las relaciones de los parámetros involucrados y su variación teórica esperada para conseguir una sección posterior circular (máximo volumen), de acuerdo con el modelo, están representadas en la Figura 5. Se observa que para conseguir la sección circular, un incremento tanto en la proporción del ancho del neurocráneo (AC) como de la altura del neurocráneo (HC), respecto de la longitud del hiomandibular (HM) o ambas, se logra con menores ángulos de expansión lateral. Sin

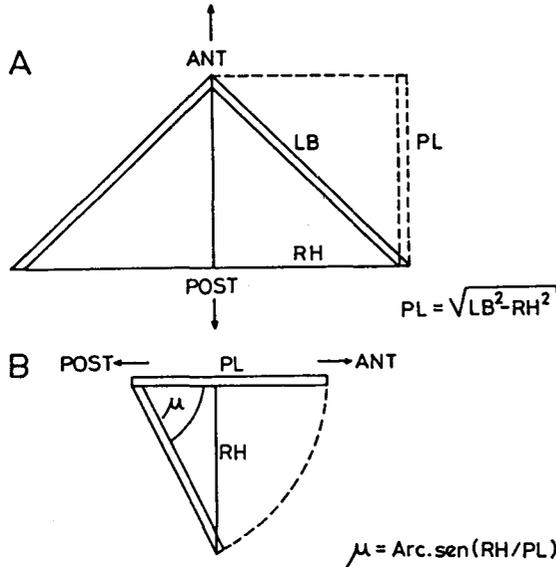


Fig. 4. A: Esquema en plano frontal de la posición de las barras hioideas (LB), y su proyección en el plano sagital (PL). B: Esquema en plano sagital de la posición de la barra hioidea. μ = ángulo bajada barras; RH = radio hioideo.

Diagram in frontal plane of the position of the hyoid bar (LB) and its lateral projection (PL) in the sagittal plane. B. Diagram of the hyoid bar in sagittal plane. μ = hyoid depression angle; RH = hyoid radius.

embargo, en relación a la magnitud del radio hioideo, el comportamiento de ambos parámetros es distinto; mientras que en la Figura 6 se observa que RH aumenta con el incremento de AC/HM, la Figura 7 muestra que las magnitudes mayores de HC/HM producen una disminución de RH. Las Figuras 6 y 7 indican además que, para una proporción dada de HC/HM, un aumento de AC/HM determina un RH mayor y conseguido con ángulos de abducción menores.

Una configuración estructural optimizada para conseguir máximos volúmenes debiera tender a poseer una proporción de altura de neurocráneo menor y una proporción de ancho de neurocráneo mayor, ambas respecto de la longitud del hiomandibular.

De acuerdo con el modelo propuesto, la magnitud del volumen máximo dependerá de la capacidad de expansión total de la cavidad bucal, lograda tanto por los movimientos de abducción lateral como ventral, así como también estará determinada estructuralmente por el diseño y dimensión de elementos esqueléticos cefálicos, como son el ancho del

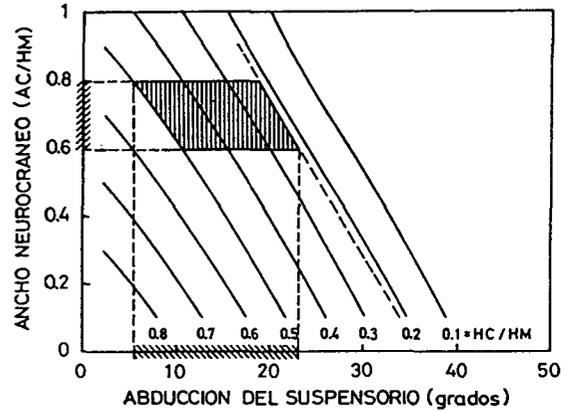


Fig. 5: Simulación de la variación en las magnitudes de los parámetros estructurales involucrados en el modelo, durante la abducción del suspensorio. Cada curva representa la variación de los parámetros ancho del neurocráneo (AC/HM) y altura del neurocráneo (HC/HM), ambos parámetros expresados como una proporción de la longitud del hiomandibular. El área achurada representa los rangos correspondientes a los valores de AC/HM y HC/HM y ángulos de abducción lateral, obtenidos a partir de las dimensiones estructurales de los ejemplares analizados.

Theoretical simulation of the variation of the structural input data of the model, during suspensorial abduction. Each curve represents the variation of the input parameters AC/HM and HC/HM, expressed as a ratio relative to hyomandibular length (HM). Dashed area represents the ranges occupied by real data obtained from specimens studied.

neurocráneo, altura del neurocráneo y longitud del hiomandibular e interhial.

Los resultados obtenidos al aplicar el modelo en diferentes ejemplares indican que durante el proceso de aumento del volumen bucal (succión), la abducción del suspensorio es de bajo rango, fluctuando entre los 5° y 23°. Estos resultados serían una consecuencia de la relación entre las dimensiones de AC/HM y HC/HM que esta especie presenta. En términos de diseño estructural, la obtención de bajos rangos de abducción lateral se logra con el aumento de AC/HM o con la disminución de HC/HM. En las Figuras 5, 6 y 7 se han indicado los rangos de abducción del suspensorio y radios hioideos esperados para cada ejemplar analizados, de acuerdo con sus respectivas dimensiones estructurales. El área achurada en la coordenada de la Figura 5 indica los rangos alcanzados de AC/HM, para determinados valores de HC/HM, de acuerdo con las dimensiones estructurales que éstos presentan

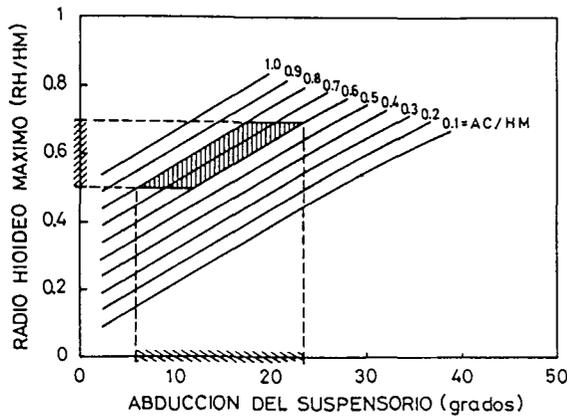


Fig. 6: Simulación de la variación en las magnitudes de los radios hioideos generados durante la abducción del suspensorio. Cada curva representa la variación de RH/HM para distintos valores de ancho del neurocráneo (AC/HM). El área achurada representa los rangos reales de los valores de RH/HM y AC/HM y los correspondientes ángulos de abducción lateral, obtenidos a partir de las dimensiones estructurales de los ejemplares analizados.

Theoretical simulation of the variation of hyoid radius generated during suspensorial abduction. Each curve represents the variation of the RH/HM for different magnitudes of AC/HM. Dashed area represents the ranges occupied by real data obtained from specimens studied.

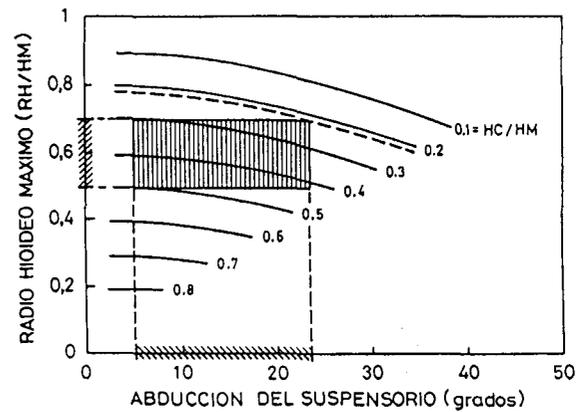


Fig. 7: Simulación de la variación en las magnitudes de los radios hioideos generados durante la abducción del suspensorio. Cada curva representa la variación de RH/HM para distintos valores de altura de neurocráneo (HC/HM). El área achurada representa los rangos reales de los valores de RH/HM y AC/HM y los correspondientes ángulos de abducción lateral, obtenidos a partir de las dimensiones estructurales de los ejemplares analizados.

Theoretical simulation of the variation of hyoid radius magnitudes generated during suspensorial abduction. Each curve represents the variation of the RH/HM for different values of the neurocranium depth (AC/HM). Dashed area represents the ranges occupied by real data obtained from specimens studied.

(área achurada vertical); los individuos analizados lograrían bajos rangos de abducción (área achurada en la abcisa), principalmente por el aumento del ancho del neurocráneo en proporción al largo del hiomandibular.

Se ha determinado también que al alcanzar la máxima expansión ventral, el desplazamiento angular de las barras hioideas (ángulo μ) alcanza entre los 41° y 79° (ecuaciones (5) y (6)).

Estos resultados permiten establecer que durante el proceso de succión en *Ch. pisciculus*, la máxima expansión de la cavidad bucal se logra principalmente por una depresión ventral con escasa participación de la expansión lateral. La participación de las barras hioideas y su acción sobre el mecanismo mandibular son analizados con mayor detalle en De la Hoz & Aldunate (en prensa).

La ejecución del mecanismo de alimentación descrito en De la Hoz & Aldunate (1985) impone estrictas demandas, no sólo en relación con el diseño estructural y funcional cefálico, sino también en la coordinación entre los mo-

vimientos de las estructuras involucradas. Este mecanismo es eficiente sólo cuando se realiza simultáneamente una acción de succión mientras se ejecutan repetidos movimientos mandibulares que accionan sobre la presa.

La posibilidad de realización de un mecanismo de succión está determinada por la magnitud y la velocidad de expansión de la cavidad bucal. Según Muller (1987) durante la succión en peces óseos, la cavidad bucal aumenta su volumen inicial en 6-10 veces en un período entre 25-100 mseg para individuos adultos.

En *Ch. pisciculus* el volumen máximo de expansión se logra principalmente por una depresión ventral o bajada de las barras hioideas, con escasa participación de la abducción del suspensorio. Este último aspecto puede ser explicado en el contexto del mecanismo alimentario descrito, en el cual los movimientos de expansión del suspensorio deben ser de una magnitud tal que no comprometa significativamente la posibilidad de ejecutar una trayectoria circular de la mandíbula (De la Hoz

& Aldunate 1985) y no afecte la componente efectiva del músculo elevador opercular, que permite la bajada mandibular vía serie opercular. Consecuentemente, el mecanismo alimentario descrito demanda que los movimientos de expansión lateral no sean de magnitudes importantes. No obstante, el mecanismo de alimentación será eficiente cuando el proceso de succión se mantenga constante durante la acción de los dientes mandibulares; esto es, cuando la cavidad bucal se encuentre en constante expansión durante la realización de movimientos de cierre mandibular.

Un mecanismo de captura de presas individuales sólo por succión debe presentar una coordinación de movimientos que determine que la máxima expansión de la cavidad se obtenga sincrónicamente con la máxima apertura bucal (Muller *et al.* 1982, Muller y Osse 1984, Van Leeuwen y Muller 1984, Muller 1989). Sin embargo, las observaciones obtenidas a través de filmaciones de ejemplares de *Ch. pisciculus* mantenidos en acuarios, alimentándose de *Artemia* ubicadas a media agua (Figura 8), indican que la coordinación de los movimientos del suspensorio y de la barra hioídea no varía respecto del mecanismo de raspado mandibular.

Del análisis de las imágenes de las filmaciones es posible distinguir dos momentos durante la expansión de la cavidad bucal: una primera etapa la constituye sólo la abducción del suspensorio, que se inicia durante la apertura de la boca; y la segunda, producida además por el movimiento de bajada de las barras hioídeas y que coincide con la subida de la mandíbula.

La segunda etapa, caracterizada por la acción del sistema hioídeo, es sin duda la más importante en cuanto a magnitudes de expansión de la cavidad bucal.

Aunque esta especie puede capturar presas individuales por succión, su posibilidad está restringida a presas relativamente pequeñas, muy poco móviles y localizadas a distancias muy cercanas, aprovechando el mismo sistema de succión presente en el mecanismo mandibular.

Observaciones de individuos, tanto en condiciones experimentales como en terreno, han permitido constatar que los ejemplares de *Ch. pisciculus* presentan un único mecanismo de alimentación que permite la obtención de flo-

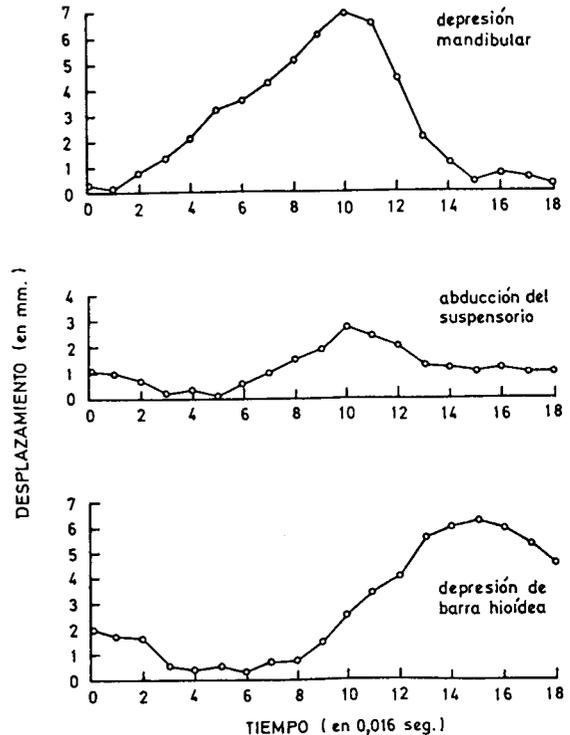


Fig. 8: Representación gráfica de los desplazamientos sincrónicos de la mandíbula, suspensorio y barra hioídea, en un ciclo de apertura y cierre mandibular.

Graphs of the synchronic displacements of the mandible, suspensorium and hyopid bars during a cycle of mouth opening and closing.

ra y fauna, preferentemente asociadas a plantas acuáticas ubicadas en aguas tranquilas, denominada como "biofilm" o perifiton (Escalante 1983). El análisis de muestras de vegetales obtenidas en cursos fluviales y lacustres de la zona Central de Chile han permitido determinar que los organismos componentes del biofilm asociados a los vegetales acuáticos, consisten principalmente en algas filamentosas, protozoos (mayoritariamente protozoos ciliados sésiles, como *Vorticella* y *Stentor*), diatomeas, rotíferos, estados larvales de insectos (Chironomidae), anélidos y moluscos. Los contenidos estomacales analizados indican que las especies bentolitorales representan los mayores porcentajes con respecto al volumen total, siendo escasa la representación de elementos planctónicos, a pesar de la abundancia relativa de estas especies en el medio (Tabla 1). Cabe señalar que, dada la naturaleza de los componentes corporales de organismos como protozoos, nematodos y

TABLA 1

Abundancia relativa de especies presa en el estero Quintero y en contenidos estomacales de ejemplares de *Ch. pisciculus*, IND/L = Individuos por Litro.

X/IND = Número promedio de organismos por estómago

Relative abundance of prey species in the Quintero stream and in stomach contents of *Ch. pisciculus*
IND/L = Individuals per Liter. X/IND = mean of organism per stomach

	Agosto/1991		Septiembre/1991		Octubre/1991		Enero/1992	
	IND/L %	X/IND %	IND/L %	X/IND %	IND/L %	X/IND %	IND/L %	X/IND %
Especies planctónicas								
<i>Eucyclops macrurus</i>	43 17,41	2,00 14,93	82 40,59	1,10 12,64	55 23,11		0 0,00	
<i>Brachionus calyciflorus</i>	0 0,00		0 0,00		2 0,84		3 4,92	
<i>Brachionus plicatilis</i>	39 15,79		23 11,39		24 10,08		0 0,00	
<i>Keratella valga</i>	77 31,17		48 25,76		77 32,35		0 0,00	
<i>Monostyla ventralis</i>	0 0,00		0 0,00		0 0,00		4 6,56	
<i>Monostyla sp.</i>	3 1,21		6 2,97		4 1,68		31 50,82	0,40 2,34
<i>Testudinella patina</i>	19 7,69		23 11,39		14 5,88		5 8,20	
Especies bento-litorales								
<i>Alona pulchella</i>	3 1,21	9,40 70,15	2 0,99	4,60 52,87	2 0,84	117 70,78	4 6,56	9,40 54,97
<i>Chydorus sphaericus</i>	0		1 0,50	0,20 2,30	1 0,42	5,60 15,49	2 3,28	5,10 29,82
<i>Simosa vetula</i>	0		1 0,50		0		0	
<i>Chironomidae</i>	1 0,40	2,00 14,93	2 0,99	2,80 32,18	0 0,00	6,30 9,86	0 0,00	2,20 12,87

anélidos, éstos son digeridos fácilmente, lo que hace difícil su detección e identificación en contenidos estomacales.

En consecuencia, la posibilidad de un mecanismo especializado de captura de presas individuales por succión está restringida por la existencia de un único sistema de coordinación de movimientos mandibulares y de expansión de la cavidad bucal, propios del mecanismo mandibular de raspado, es por esto que la aparente versatilidad sugerida por la gran variedad de ítemes alimenticios de *Ch. pisciculus* no corresponde a una real posibilidad estructural y funcional, sino a la naturaleza del recurso alimentario disponible asociado a la vegetación. Esto se ve reafirmado cuando se considera que el mecanismo de captura y manipulación descrito no permite una selección de presas, ya que durante la acción de raspado mandibular la porción de biofilm es incorporada completamente a la cavidad bucal.

Finalmente, las distintas especies del género *Cheirodon* presentan un patrón de diseño cefálico notoriamente similar (Géry 1977, Weitzman y Fink 1983, Miquelarena 1986) en especial en lo referente a estructuras mandi-

bulares, característica que también se observa en descripciones de estructuras cefálicas de otros grupos de caracoídeos (Weitzman 1962, Alexander 1965, Roberts 1967, Fink y Weitzman 1974, Fink 1976, Howes 1976). De acuerdo con esto se podría hipotetizar que el mecanismo alimentario descrito para *Ch. pisciculus* se presentaría también en las otras especies del género e incluso en otros grupos de caracoídeos. Más aún, la adquisición de este particular mecanismo de captura y manipulación de presas es un elemento predominante en la mantención de un esquema estructural generalizado, donde las posibilidades de diversificación estarían restringidas, dadas las estrictas demandas estructurales que el esquema funcional exige.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el proyecto FONDECYT 491-90. Los autores agradecen a la dibujante científica señora Carmen Tobar M. por la transcripción de figuras y al señor Francisco Flores por el apoyo y colaboración en el trabajo de terreno.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- ALEXANDER RMcN (1965) Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fish. *Journal of Zoology* 305: 169-190.
- BAREL CDN (1983) Towards a Constructional Morphology of Cichlid Fishes (Teleostei, Perciformes). Netherlands *Journal of Zoology* 33: 357-424.
- CHU CT (1989) Functional design and prey capture dynamics in an ecologically generalized surfperch (Embiotocidae). *Journal of Zoology (London)* 217: 441-448.
- DE LA HOZ E & R ALDUNATE (1985) Mecanismo mandibular en *Cheirodon pisciculus* Girard, 1884 (Ostariophysi; Characidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 139-155.
- DE LA HOZ E & R ALDUNATE (en prensa). El sistema hioideo-mandibular de *Cheirodon* (Ostariophysi, Characidae): una innovación funcional. *Anales del Museo de Historia Natural, Valparaíso*.
- DINGERKUS G & LD UHLER (1977) Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52: 229-232.
- ESCALANTE AH (1983) Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. *Limnobiós* 2: 379-402.
- FINK WL (1976) Phylogenetic analysis and detection of ontogenetic patterns. En: "Heterochrony in Evolution". Michael L Kinney (ed). Plenum Publishing Corporation.
- FINK WL & 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.
- GERY J (1977) *Characoids of the world*. 672 pp. Neptune City, New Jersey: TFH Publications.
- HOMBERGER DG (1988) Models and tests in functional morphology: The significance of description and integration. *American Zoologist* 28: 217-231.
- HOWES GJ (1976) The cranial musculature and taxonomy of characoid fishes of the Tribes Cynodontini and Characini. *Bulletin of the British Museum of Natural History (Zoology)* 29: 201-248.
- LAUDER GV Jr (1983) Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei, Centrarchidae). *Journal of Morphology* 178: 1-21.
- LIEM KF (1979) Modulatory multiplicity in the feeding mechanism in cichlid fishes, as exemplified by the invertebrate pickers of Lake Tanganyika. *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 (1984) Functional versatility, speciation and niche overlap: are fishes different? En "Trophic interaction within aquatic ecosystems". Meyers, DG & JR Strickler (Ed.) AAAS Selected Symposia, 269-305.
- LIEM KF & JWM OSSE (1985) Biological versatility, evolution and food exploitation in african cichlid fishes. *American Zoologist* 15: 427-454.
- MIQUELARENA AM (1986) Estudio de la dentición en peces caracoideos de la República Argentina. *Biología Acuática* 8: 1-60.
- MULLER M (1987) Optimization principles applied to the mechanism of neurocranium levation and mouth bottom depression in bony fishes (Halecostomi). *Journal of Theoretical Biology* 126: 343-368.
- MULLER M (1989) A quantitative theory of expected volume changes of the mouth during feeding in teleost fishes. *Journal of Zoology (London)* 217: 639-661.
- MULLER M & JWM OSSE (1984) Hydrodynamics of suction feeding in fish. *Transactions of the Zoological Society of London* 37: 51-135.
- MULLER M, JWM OSSE & JH VERHAGEN (1982) A quantitative hydrodynamical model of suction feeding in fish. *Journal of Theoretical Biology* 95: 49-79.
- ROBERTS T (1967) Tooth formation and replacement in Characoid Fishes. *Stanford Ichthyology Bulletin* 8: 231-247.
- SANDERSON L (1990) Versatility and specialization in Labrid fishes: ecomorphological implications. *Oecologia* 84: 272-279.
- SCHEID P (1987) The use of models in physiological studies. En: "New directions in ecological physiology". Feder ME, AF Bennett, WW Burggren & RB Huey (Ed). Cambridge University Press.
- VAN LEEUWEN JL & M MULLER (1984) Optimum sucking techniques for predatory fishes. *Transactions of the Zoological Society of London* 37: 137-169.
- WEITZMAN SH (1962) The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin* 8: 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: 339-95.