

Diseño estructural bucal en Atherinopsinae sudamericanos (Teleostei, Atherinidae): modelo biocinemático de mecanismos de alimentación

Structural design of the buccal apparatus in South-American Atherinopsinae
(Teleostei, Atherinidae): kinematic model of feeding mechanisms.

EDUARDO DE LA HOZ y JOSEFINA VIAL

Laboratorio de Zoología. Universidad Católica de Valparaíso, Av. Brasil 2950, Casilla 4059,
Valparaíso, Chile

RESUMEN

La acción mecánica de las piezas esqueléticas bucales, como mecanismo de captura de presas, está determinada por las relaciones entre ellas y por el diseño estructural de cada uno de los elementos. En distintos géneros de pejerreyes sudamericanos, aunque mantienen un esquema estructural básico común, los mecanismos alimentarios presentan características funcionales distintas. Para relacionar los aspectos funcionales con las variaciones estructurales, se elaboró un modelo biocinemático teórico, considerando parámetros estructurales determinantes del mecanismo. El modelo posee como variables de entrada proporciones de forma y ángulos de la mandíbula, dimensiones de premaxilares, ligamentos rostrales y posiciones de la articulación cuadrato-mandibular respecto del palatino.

Las predicciones funcionales del modelo son la magnitud de protracción premaxilar, el diámetro máximo de apertura bucal, la capacidad de mordida premaxilar y los ángulos de dirección de protracción y mordida. Las predicciones teóricas del modelo, son comparadas con mediciones obtenidas en *Cauque brevianalis*, *Basilichthys microlepidotus* y *Odontesthes bonariensis*, corroborándose el valor predictivo del modelo.

Palabras claves: Atherinopsinae, mecanismo alimentario, modelo biocinemático, morfología funcional.

ABSTRACT

The mechanical action of the buccal structures, as a mechanism of prey capture, is determined by both the structural design of the elements and the relationships between them. In different genera of South-American silversides the feeding mechanisms show different functional features, in spite of maintaining a common basic structural pattern. In order to relate the functional aspects with the structural design, a kinematic model was constructed considering the major structural parameters that determine the functional abilities of the system.

The input parameters are the dimensions of the lower jaw, premaxilla and rostral ligaments, the distance between the quadrato-mandibular joint and the palatine head, and the distance between the palatine head and the anterior tip of the premaxilla. The model predicts functional aspects related with the prey capture mechanism such as the magnitude of the premaxillary protrusion, the maximum aperture of the mouth, the capacity of the premaxillary bite mechanism, and the angles of protrusion and premaxillary bite. The model predictions are compared with actual measurements obtained from fresh specimens of *Cauque brevianalis*, *Basilichthys microlepidotus* and *Odontesthes bonariensis*, corroborating the predictive value of the model.

Key words: Atherinopsinae, feeding mechanism, functional morphology, kinematic model.

INTRODUCCION

Los mecanismos de captura de presas han sido frecuentemente estudiados en diferentes grupos de teleósteos. Muchos estudios sobre morfología funcional de la alimentación en peces han tenido como objetivo la

determinación de las bases morfológicas de los mecanismos (Alexander 1967a, 1967b, 1969, 1970, De la Hoz & Dyer 1984, De la Hoz & Aldunate 1985, De la Hoz & Vial 1988, Lauder 1979, 1980, Liem 1980, Motta 1982, Muller & Osse 1984, Osse 1969, Westneat & Wainwright 1989).

El uso de modelos mecánicos en varios de dichos estudios ha clarificado la relación entre la configuración geométrica de los sistemas esquelético-musculares y las funciones que realizan. El valor predictivo de tales modelos ha sido manifiesto en relación a cuantificación de movimientos, diseños estructurales óptimos y potencialidad de diversificación funcional de esquemas morfológicos (Anker 1974, Barel 1983, Muller 1987, 1989, Westneat 1990). La mayoría de los análisis cinemáticos utilizan un sistema de cuatro barras, mediante el cual pueden determinarse de manera exacta los movimientos de los distintos elementos (Aerts & Verraes 1984, Aerts et al. 1987, Liem 1980).

Las especies de Atherinopsinae, pertenecientes a los géneros *Cauque*, *Odontesthes*

y *Basilichthys*, poseen un aparato bucal con elementos esqueléticos relacionados entre sí de manera que los movimientos son transmitidos entre ellos, determinando un sistema cinemático que permite la realización de los mecanismos de captura de presas (De la Hoz & Vial 1988, Gosline 1981). Aunque la configuración general de estos grupos es la misma, los elementos presentan diferencias en diseño y proporciones, especialmente *Basilichthys* respecto de *Cauque* y *Odontesthes*, que traen como consecuencia algunas diferencias en las características de los mecanismos que realizan.

Por la configuración estructural de los elementos esqueléticos bucales de estos géneros no es posible aplicar un sistema de cuatro barras, especialmente debido a la relativa independencia de los movimientos del extremo anterior del premaxilar respecto de la mandíbula.

El objetivo de este trabajo es la formulación de un modelo biocinemático del aparato bucal de estos pejerreyes que permita predecir sus características funcionales y analizar los parámetros estructurales determinantes de las variaciones de los distintos mecanismos.

MATERIALES Y METODOS

Se utilizó muestras de individuos de *Cauque brevianalis* (16 especímenes, entre 34 y 110 mm de longitud estándar (LS) y *Basilichthys microlepidotus* (15 especímenes, entre 27 y 81 mm de LS), colectados respectivamente en los Esteros Quintero y Limache, V Región, Valparaíso, Chile, durante los años 1989 a 1991, y de *Odontesthes bonariensis* (17 especímenes, con LS entre 31 y 150 mm), colectados en el Embalse Rapel, VI Región, Chile, durante los mismos años.

Los especímenes fueron diafanizados, siguiendo las técnicas descritas en Dingerkus & Ulher (1977) para observación y mediciones de las estructuras bucales. Las observaciones morfológicas se realizaron con un microscopio estereoscópico WILD M7, provisto de cámara lúcida.

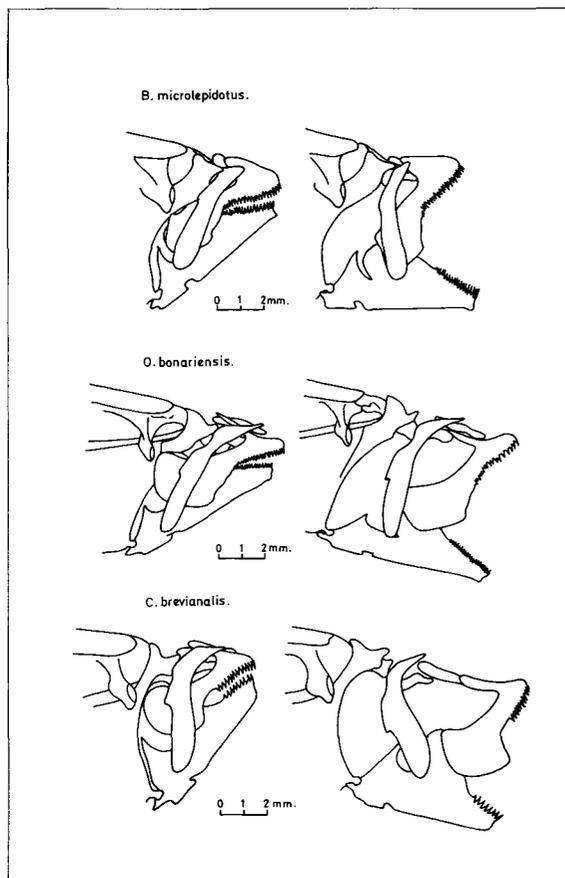


FIG. 1: Esquemas en vista lateral de las estructuras bucales de *B. microlepidotus*, *O. bonariensis* y *C. brevianalis*.

Diagrams in lateral view of the buccal structures of *B. microlepidotus*, *O. bonariensis* and *C. brevianalis*.

Se utilizó un Tablero HP SketchPro, para ingreso de datos morfométricos y su posterior análisis, y se elaboró un programa para simulación de mecanismos, haciendo variar teóricamente cada uno de los parámetros involucrados en el modelo. Este mismo programa se utiliza para las predicciones de las características de los mecanismos en base a las mediciones realizadas de especímenes, las que son comparadas con aquéllas obtenidas por manipulación de los individuos diafanizados.

La precisión del modelo fue evaluada en base a regresiones lineares entre las variables. Las líneas de regresión para pares de variables entre predicciones y mediciones fueron comparadas por análisis de covarianza. Los tests de ANCOVA para diferencias entre pendientes e interceptos de las líneas de regresión entre valores teóricos y medidos fue realizado usando el programa SYSTAT (Wilkinson 1986). Debido a que muchos tests de significancia fueron realizados utilizando los mismos datos, se considera una probabilidad conservativa de $P < 0,01$ para las diferencias significativas (Westneat 1990).

RESULTADOS Y DISCUSION

Bases estructurales y funcionales del aparato bucal

El diseño estructural de los elementos esqueléticos de la región bucal de *Cauque*, *Basilichthys* y *Odontesthes*, posee características comunes que se refieren a los siguientes aspectos (Figura 1):

La mandíbula, de forma triangular, posee un dentario bien desarrollado con una lámina relativamente alta que constituye el vértice dorsal del triángulo. Este vértice del dentario se relaciona directamente con un punto del borde posterodorsal del extremo laminar distal del premaxilar, a través de un muy corto ligamento; esta conexión funciona a manera de articulación, permitiendo una rotación del premaxilar respecto de la mandíbula, y constituye el elemento de transmisión de los movimientos mandibulares para la protracción de los premaxilares (De la Hoz & Vial 1988).

Los premaxilares, de diseño característico aunque variable entre las distintas especies, están conectados proximalmente, por sus procesos ascendentes, con el cartílago rostral, a través de ligamentos de disposición distinta según el género (Figura 2); el cartílago rostral, a su vez, está unido al palatino y éste al cartílago etmoidal, también a través de ligamentos. La configuración de estas uniones ligamentosas determina el grado de movilidad de los premaxilares respecto del neurocráneo, posibilitando diversos grados de protracción según las especies.

Los maxilares poseen un extremo proximal o cabeza maxilar, la que por sus uniones a través de ligamentos al palatino, tiene suficiente libertad de movimientos para rotar y deslizarse por sobre la superficie de la región etmovomeriana. El extremo distal del maxilar se relaciona con la lámina distal del premaxilar a través de un ligamento, posibilitando así la transmisión de movimientos entre ambos. La inserción de un tendón del músculo aductor mandibular (A1) en el borde posterior del brazo lateral del maxilar, origina los movimientos de rotación del maxilar, los cuales determinan el movimiento del premaxilar alrededor de su "articulación" con el dentario, produciendo el mecanismo de "mordida premaxilar".

Aunque el esquema general de relaciones estructurales es común para las tres especies, algunas diferencias en cuanto a diseños, dimensiones y proporciones, especialmente en premaxilares, dentarios y ligamentos rostrales, determinan la existencia de una mayor similitud estructural entre *Cauque* y *Odontesthes*, respecto de *Basilichthys*.

La organización estructural del aparato bucal puede ser simplificada en un sistema de barras o elementos lineales, los que se visualizan en la figura 3. En ella se indican las posibilidades de los movimientos extremos que se pueden producir entre las estructuras en los dos tipos de mecanismos que se producen, de acuerdo a lo descrito para *Austromeniidae regia*, especie que posee el mismo esquema de relaciones estructurales y funcionales (De la Hoz & Vial 1988).

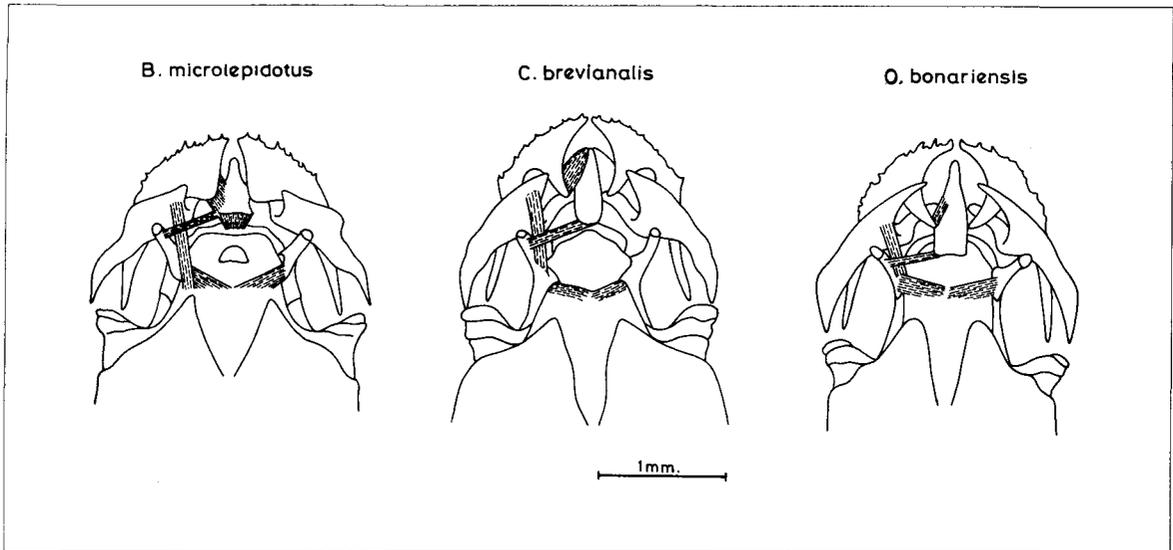


FIG. 2: Esquemas en vista dorsal de la región etmoidiana de *B. microlepidotus*, *C. brevianalis* y *O. bonariensis*, mostrando el sistema de ligamentos asociados al cartílago rostral y premaxilares.

Diagrams in dorsal view of the ethmoid region of *B. microlepidotus*, *C. brevianalis* and *O. bonariensis*, showing the ligaments associated with the rostral cartilage and premaxillaries.

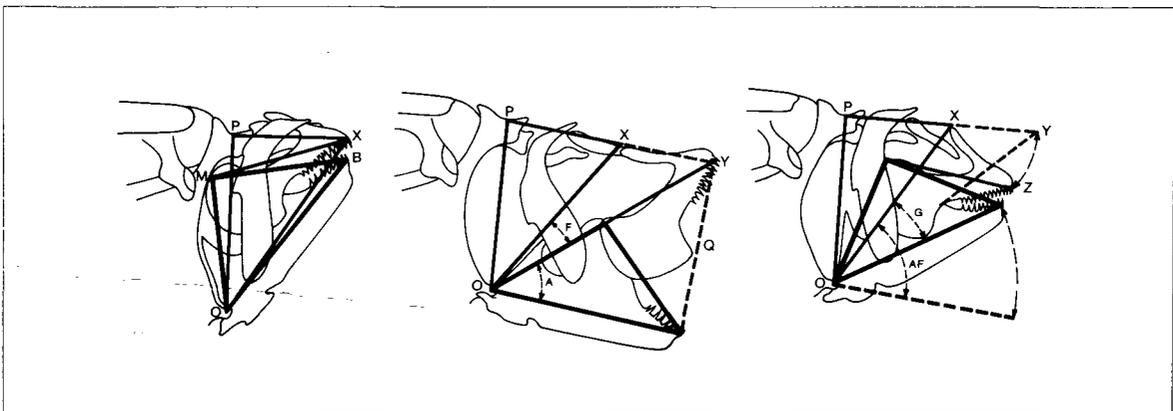


FIG. 3: Esquemas en vista lateral de las estructuras bucales de *Cauque brevianalis* en distintas posiciones del mecanismo alimentario, mostrando los elementos considerados en el modelo biocinématico. A= ángulo mandibular; AF=(A+F)= ángulo de máximo desplazamiento de la mandíbula; B= extremo anterior de la mandíbula; E= ángulo POX; F= ángulo XOY; G= ángulo de mordida premaxilar; M= punto de inserción del ligamento premaxilo-mandibular; O= centro de rotación de la articulación cuadrato-mandibular; P= punto de inserción de los ligamentos rostrales en el palatino; Q= diámetro de máxima apertura bucal; X= extremo anterior del premaxilar en posición de boca cerrada; Y= extremo anterior del premaxilar en posición de máxima protracción; Z= extremo anterior del premaxilar en posición de mordida con máxima protracción.

Diagrams in lateral view of the buccal structures of *Cauque brevianalis* in three different positions of the feeding mechanism, showing the elements considered in the kinematic model. A= mandibular angle; AF (=A+F)= angle of maximum mandibular rotation; B= anterior end of the mandible; E= XOP angle; F= XOY angle; G= premaxillary bite angle; M= point of attachment of the premaxilla-mandibular ligament; O= rotation point of the quadrate-mandibular joint; P= point of attachment of the rostral ligaments on the palatine; Q= mouth-opening diameter; X= anterior end of the premaxilla when mouth closed; Y= anterior end of the premaxilla when maximal protrusion; Z= anterior end of the premaxilla when premaxilla-mandibular bite.

Un esquema unificado de las relaciones entre los elementos estructurales y sus movimientos se presenta en la Figura 4. La mandíbula está representada por el triángulo OMB, donde OB es una medida de su longitud desde su punto de articulación hasta la base de sus dientes anteriores, siendo OM y MB sus bordes posterior y dorsal, respectivamente; la mandíbula puede rotar en torno al punto O hasta un ángulo máximo AF. El premaxilar es equivalente al trazo MX, unido a la mandíbula en M, punto alrededor del cual puede rotar; el extremo anterior del premaxilar puede desplazarse desde la posición retraída (punto X) hasta la posición de máxima protracción (punto Y), de acuerdo a las posibilidades dadas por los ligamentos rostrales; a partir de esta última posición, se puede producir la rotación del punto Y, junto a los ligamentos rostrales, en torno del punto P del palatino y simultáneamente en torno al punto M mandibular, determinando la posición más anterior posible de mordida premaxilar (punto Z). La condición para que se cumpla esta posición de mordida es la rotación de la mandíbula en O, hasta un ángulo G respecto del borde mandibular OB en posición de boca cerrada.

El trazo OP representa la distancia entre la articulación cuadrato-mandibular y el punto de inserción de los ligamentos rostrales en el palatino. PX es la distancia entre palatino y el extremo anterior del premaxilar y representa la dimensión, en posición de boca cerrada, del sistema de ligamentos rostrales y cartílago rostral retraídos.

El segmento XY corresponde a la magnitud máxima de desplazamiento del premaxilar desde su posición en boca cerrada (punto X) hasta la posición de máxima protracción (punto Y). La posición de XY se supone en línea con PX, por lo que la protracción premaxilar sólo se considera que tiene una orientación directamente anterior.

La distancia Q representa el diámetro máximo de apertura bucal; se asume que OY, que corresponde a la suma del borde posterior de la mandíbula (OM) más la longitud del premaxilar (MX), es una línea recta.

Formulación del modelo.

Dadas las relaciones geométricas entre los distintos elementos componentes del sistema esquematizado en la figura 4, cualquiera de ellos puede ser calculado en base de otros. Se ha elegido aquellos parámetros que tienen relación con los elementos que describen las características funcionales del sistema.

La apertura bucal máxima (Q) puede ser considerada como uno de los lados de un triángulo, cuyos otros lados corresponden a los segmentos OY y OB. Por lo tanto, el lado Q puede ser calculado utilizando el ángulo mandibular (A), por:

$$Q = \sqrt{(OB^2 + OY^2 - 2 * OB * OY * \cos(A))} \quad (1)$$

donde $OY = OM + MX$ (2)

Este cálculo del diámetro bucal máximo (Q) tiene como restricción el supuesto que OY es una recta, es decir, que el borde posterior de la mandíbula (OM) está alineado con el trazo que representa la longitud del premaxilar (MX); esta posición corresponde al máximo adelantamiento de los premaxilares. Sin embargo, en la

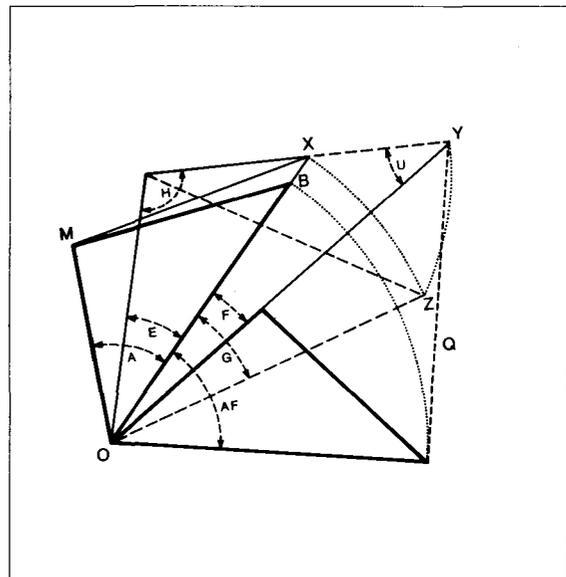


FIG. 4: Esquema simplificado y unificado de los parámetros involucrados en el modelo (ver texto). Schematic representation in lateral view of the parameters considered in the model (see text).

práctica es posible que OM y MX no estén en línea, posición en la que no sería posible determinar Q, a menos que se pueda definir el ángulo entre ambos segmentos.

Para el cálculo de la magnitud de máxima protracción premaxilar, se debe considerar a XY como un segmento de uno de los lados del triángulo OPY. De las relaciones entre lados y ángulos de los triángulos OPY y OPX puede obtenerse el valor de los ángulos H y U:

$$H = \arccos((OP^2 + PX^2 - OX^2)/(2 * OP * PX)) \quad (3)$$

$$U = \arcsen((OP/OY) * \sen(H)) \quad (4)$$

Conociendo los ángulos H y U, el lado PY puede ser expresado como

$$PY = (OY * \sen(\pi - H - U)) / \sen(H) \quad (5)$$

El valor de XY, entonces, corresponde a:

$$XY = PY - PX \quad (6)$$

El desplazamiento máximo de rotación de la mandíbula, desde la posición de boca cerrada hasta la posición de máxima protracción premaxilar, está representado por el ángulo AF; éste corresponde a la suma del ángulo mandibular (A) y de un ángulo F que puede ser calculado a partir del triángulo OXY:

$$F = \arccos((OX^2 + OY^2 - XY^2)/(2 * OX * OY)) \quad (7)$$

La mordida premaxilar puede ser realizada en cualquier posición de protracción premaxilar. La posición de la mordida con la máxima protracción está representada por el punto Z, siendo PZ=PY y OZ=OX, y está expresada por el ángulo G. Utilizando el triángulo OPZ, el ángulo G puede calcularse a partir del ángulo GE (=G+E):

$$GE = \arccos((OP^2 + OZ^2 - PZ^2)/(2 * OP * OZ)) \quad (8)$$

El ángulo E puede, a su vez, ser obtenido de las relaciones del triángulo OPX, mediante la expresión:

$$E = \arccos((OP^2 + OX^2 - PX^2)/(2 * OP * OX)) \quad (9)$$

Todos los parámetros que caracterizan las magnitudes consideradas como propiedades funcionales de los mecanismos de captura de presas de los grupos estudiados, pueden, entonces ser calculados a partir de las magnitudes de algunos elementos del sistema.

Los parámetros de entrada al modelo corresponden a:

-longitud mandibular (OB)

-ángulo mandibular (A)

-longitud del borde posterior de la mandíbula (OM). El borde mandibular dorsal (MB) puede calcularse por:

$$MB = \sqrt{(OB^2 + OM^2 - 2 * OB * OM * \cos(A))}$$

-distancia cuadrato-palatino (OP)

-longitud del premaxilar (MX)

-distancia palatino-premaxilar (PX)

-distancia cuadrato-premaxilar (OX)

En principio, todos estos parámetros son susceptibles de variaciones en sus magnitudes. Para determinar el efecto en los parámetros de salida, de las modificaciones de cada uno de ellos, se confeccionó un programa computacional en lenguaje BASIC que permite la variación de cualquiera de los parámetros, expresados como proporción de la longitud mandibular (OB), exceptuando el ángulo A.

Predicciones del modelo y aplicación.

La Figura 5 indica los valores teóricos de la magnitud de protracción premaxilar (XY) obtenidos variando, en cada caso, la magnitud de los parámetros OP, OX y PX, para distintos valores del ángulo mandibular (A). El resto de los parámetros del modelo se mantienen constantes: OM=0,6 y, cuando corresponda: OP=0,9; OX=1,1 y PX=0,45. Todas las unidades corresponden a proporciones respecto de OB.

Se observa que para un ángulo A determinado, la variación de la magnitud de XY tiene un comportamiento distinto si se aumenta el valor de las variables consideradas; mientras el aumento de OX determina una disminución de

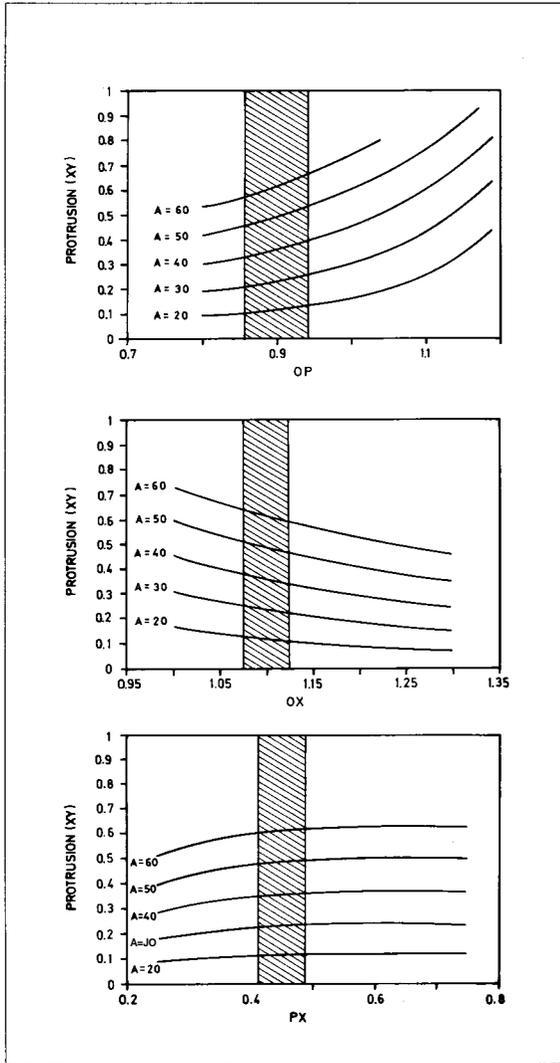


FIG. 5: Valores teóricos de protracción premaxilar (XY) para distintas magnitudes de ángulo mandibular (A), respecto de dimensiones de los parámetros OP, OX y PX. Todas las unidades corresponden a proporciones de OB. Las áreas achuradas corresponden a los rangos observados en todas las especies.

Theoretical values of premaxillary protrusion (XY) for different values of lower jaw angle (A), respect to dimensions of the parameters OP, OX and PX. Dashed areas represent the actual ranges of the parameters observed for all three species.

XY, el incremento en las variables OP y PX produce un aumento de la protracción, aunque con un comportamiento diferente.

El área achurada de los tres gráficos, representa el rango de valores de los parámetros correspondientes, medidos

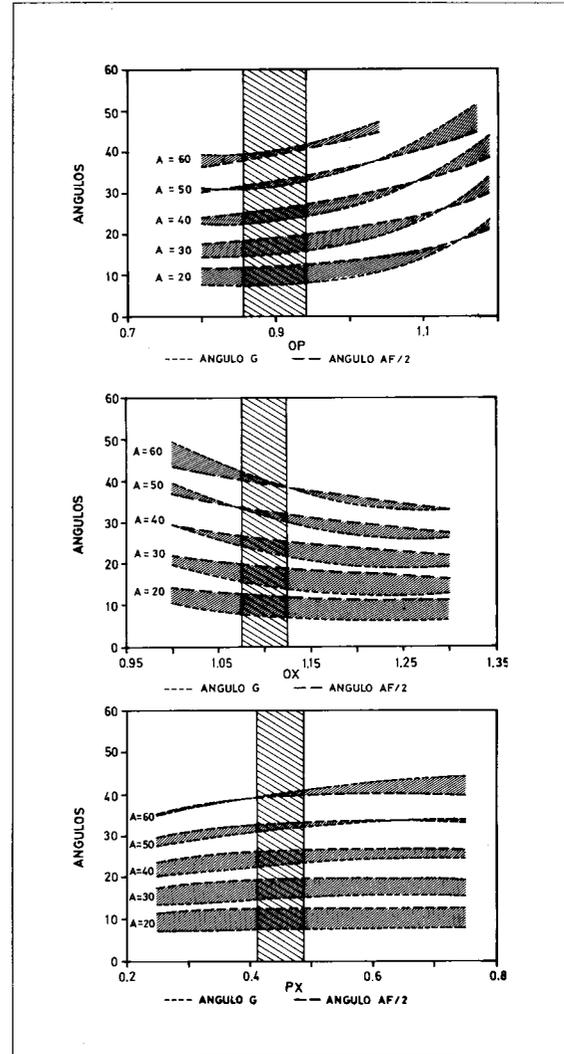


FIG. 6: Valores teóricos de los ángulos de mordida premaxilar (G) y de máxima rotación mandibular (AF/2) para distintas magnitudes de ángulo mandibular (A), respecto de dimensiones de los parámetros OP, OX y PX. Las áreas achuradas corresponden a los rangos observados.

Theoretical values of the premaxillary bite angle (G) and maximal lower jaw rotation (AF/2) for different values of lower jaw angle (A), respect to dimensions of the parameters OP, OX and PX. Dashed areas represent the actual ranges observed for all three species.

en especímenes de las especies estudiadas. Es importante destacar que las magnitudes reales encontradas en ejemplares de los 3 géneros coinciden en los rangos de OP, OX y PX, expresados como proporción de la longitud mandibular OB (ver Tabla 1).

TABLA 1

Valores de parámetros estructurales medidos en especímenes.
RANG= rango; PROM= media; DS= desviación estándar.

Values of the structural parameters measured on specimens.
RANG= range, PROM= mean; DS= standard deviation.

	<i>B. microlepidotus</i>			<i>C. brevianalis</i>			<i>O. bonariensis</i>		
	RANG	PROM	DS	RANG	PROM	DS	RANG	PROM	DS
LS(mm)	27,50-95,40	50,91	21,88	34,05-110,40	66,07	22,28	31,40-150,00	67,88	33,71
LC(mm)	7,00-18,90	11,92	4,38	9,02-25,60	16,40	5,31	6,32-31,80	14,76	7,44
OB(mm)	2,31-5,41	3,56	1,14	3,00-7,94	5,03	1,52	2,43-11,70	5,22	2,54
A	38-41	39,13	1,26	45-51	48,07	1,77	38-43	40,80	1,22
OM/OB	0,45-0,59	0,51	0,04	0,64-0,73	0,69	0,03	0,56-0,64	0,60	0,02
MB/OB	0,61-0,73	0,69	0,03	0,62-0,78	0,71	0,05	0,63-0,75	0,69	0,03
MB/OM	1,24-1,58	1,35	0,11	0,90-1,12	1,03	0,09	1,05-1,24	1,15	0,07
OX/OB	1,08-1,26	1,16	0,04	1,05-1,15	1,11	0,02	1,07-1,15	1,10	0,02
PX/OB	0,36-0,57	0,44	0,05	0,35-0,62	0,47	0,07	0,34-0,48	0,43	0,03
OP/OB	0,89-1,06	0,96	0,04	0,82-0,98	0,91	0,04	0,82-0,90	0,86	0,02

La Figura 6 visualiza los valores teóricos entregados por el modelo, para las magnitudes de los ángulos de mordida premaxilar (G) y de la mitad de los ángulos de máxima rotación de la mandíbula (AF). Se utiliza el valor AF/2, considerando que la condición óptima de la mordida premaxilar correspondería a iguales magnitudes de desplazamiento angular de mandíbula y de premaxilares. Las variables introducidas en el modelo son las mismas que en la Figura 5. Las áreas achuradas entre las líneas correspondientes a un mismo ángulo A, corresponden a la diferencia entre los valores de G y AF/2 encontrados. Se aprecia que la condición óptima descrita (mínima diferencia entre G y AF/2), en los tres casos sólo se alcanza para valores altos de ángulo A, considerando los valores reales medidos de las variables.

Considerando que una de las mayores diferencias estructurales encontradas entre las especies corresponde al diseño mandibular, se utilizó como variable la proporción entre el borde dorsal (MB) y el borde posterior (OM) de la mandíbula.

Las Figuras 7 a la 10 muestran los valores teóricos obtenidos, para diferentes valores de ángulo A, de los parámetros funcionales: diámetro bucal máximo (Q), magnitud de protracción premaxilar (XY), ángulo de mordida premaxilar (G) y del ángulo AF/2. Se ha incluido una línea vertical que visualiza la proporción MB/OM=1, corres-

pondiente a una mandíbula con diseño de triángulo isósceles. Las barras achuradas corresponden a los rangos de valores reales medidos de la proporción MB/OM, en las tres especies (ver Tabla 1); las zonas achuradas en el eje de las coordenadas representan los rangos de los valores teóricos de predicción que entrega el modelo, en base a los rangos observados de los ángulos mandibulares (A) de cada especie.

En todos los gráficos se observa que un aumento de los valores de MB/OM produce una disminución de los valores de los parámetros funcionales considerados, siendo este comportamiento más notorio en el caso de la protracción premaxilar (XY) y del ángulo de mordida (G). Además, el efecto de disminución es mayor con el aumento del ángulo mandibular (A).

En la Figura 7 se observa que *Cauque brevianalis* se distingue de las otras especies por alcanzar los más altos valores de protracción premaxilar, expresados como proporción de la longitud de la mandíbula, llegando a sobrepasar los 2/3 de esta última; mientras que en *Odontesthes bonariensis* y *Basilichthys microlepidotus* la capacidad de adelantamiento de los premaxilares es más reducida, alcanzando sólo 1/3 y 1/4 del largo mandibular respectivamente. Estas magnitudes de protracción premaxilar, expresadas como proporción de la longitud cefálica, corresponden en promedio a 19% para *Cauque*, 12% para *Odontesthes* y sólo 4% para *Basilichthys*.

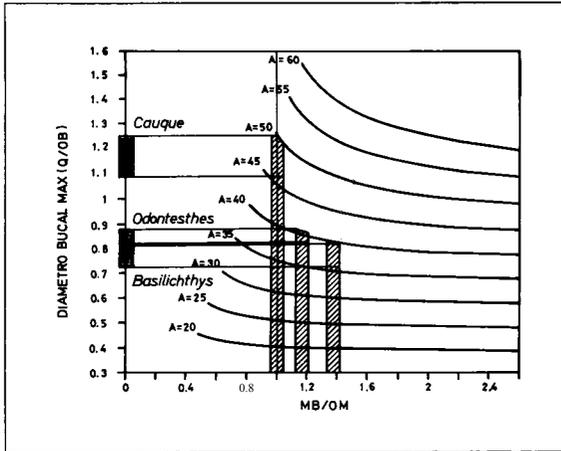


FIG. 7: Valores teóricos de diámetro bucal máximo (Q) respecto de la relación mandibular MB/OM, para distintos valores de ángulo mandibular (A). Las áreas achuradas en la coordenada indican los rangos teóricos obtenidos para las distintas especies, correspondientes a los rangos medidos de los ángulos A y proporciones MB/OM (barras achuradas).

Theoretical values of the buccal diameter (Q) relative to the MB/OM ratio derived from the kinematic model for different values of the mandibular angle (A). The shaded areas on the Y axis show the theoretical ranges obtained for each species, that correspond to the ranges of angles A and proportions MB/OM obtained from the specimens (shaded bars).

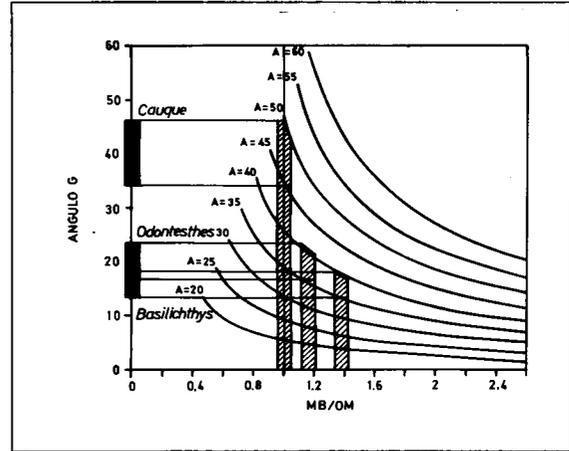


FIG. 9: Valores teóricos de ángulo de mordida premaxilar (G) respecto de la relación MB/OM, para distintos valores de ángulo mandibular (A). Las áreas achuradas en la coordenada indican los rangos teóricos obtenidos para las distintas especies, correspondientes a los rangos medidos de los ángulos A y proporciones MB/OM (barras achuradas).

Theoretical values of premaxillary bite angle (G) relative to the MB/OM ratio derived from the kinematic model for different values of the mandibular angle (A). The shaded areas on the Y axis show the theoretical ranges obtained for each species, that correspond to the ranges of angles A and proportions MB/OM obtained from specimens (dashed bars).

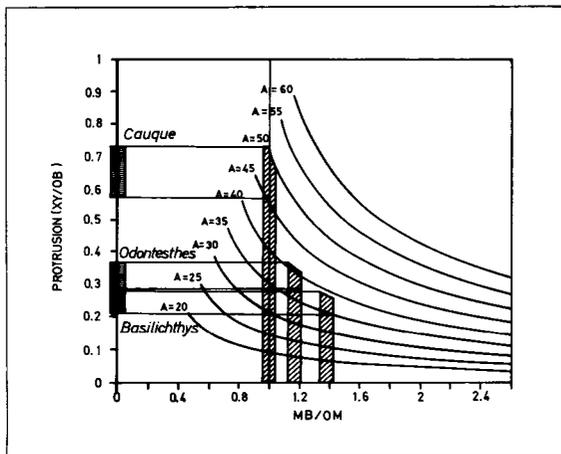


FIG. 8: Valores teóricos de protrusión premaxilar (XY) respecto de la relación mandibular MB/OM, para distintos valores de ángulo mandibular (A). Las áreas achuradas en la coordenada indican los rangos teóricos obtenidos para las distintas especies, correspondientes a los rangos medidos de los ángulos A y proporciones MB/OM (barras achuradas).

Theoretical values of premaxillary protrusion (XY) relative to the MB/OM ratio derived from the kinematic model for different values of the mandibular angle (A). The shaded areas on the Y axis show the theoretical ranges obtained for each species, that correspond to the ranges of angles A and proportions MB/OM obtained from the specimens (dashed bars).

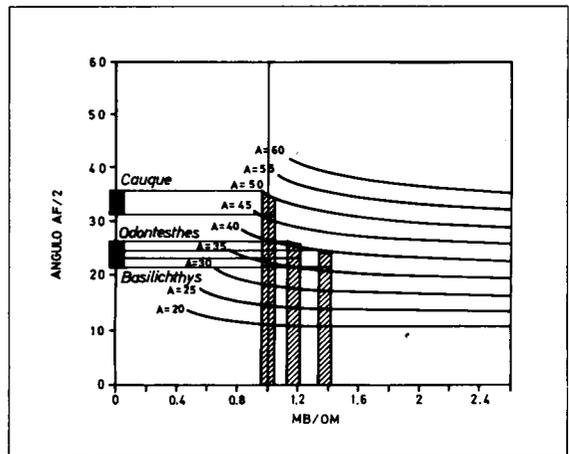


FIG. 10: Valores teóricos de la mitad del ángulo de máxima rotación mandibular (AF/2) respecto de la relación MB/OM, para distintos valores de ángulo mandibular (A). Las áreas achuradas en la coordenada indican los rangos teóricos obtenidos para las distintas especies, correspondientes a los rangos medidos de los ángulos A y proporciones MB/OM (barras achuradas).

Theoretical values of half of the angle of maximum mandibular rotation (AF/2) relative to the MB/OM ratio derived from the kinematic model for different values of the mandibular angle (A). The shaded areas on the Y axis show the theoretical ranges obtained for each species, that correspond to the ranges of A angles and proportions MB/OM obtained from the specimens (dashed bars).

La misma diferencia se aprecia respecto del diámetro bucal máximo (Figura 8). *Cauque* puede alcanzar un diámetro bucal que sobrepasa la longitud mandibular, en tanto que *Odontesthes* y *Basilichthys* sólo logran tener una apertura bucal un poco mayor que la mitad de la longitud de su mandíbulas. Sin embargo, estos valores expresados como porcentaje de la longitud cefálica indican para *Cauque* un 27%, para *Odontesthes* un 31% y para *Basilichthys* un 30%.

En el caso de las magnitudes de los ángulos de mordida premaxilar (G) (Figura 9), comparados con los ángulos AF/2 (Figura 10, Tabla 2), *C. brevianalis* es la única especie en la que el ángulo G sobrepasa al ángulo AF/2, lo que indicaría una opción de morder utilizando principalmente los premaxilares, pudiendo entonces localizar esta actividad en dirección más ventral; esta capacidad se corresponde con los hábitos alimentarios sobre presas bentónicas que posee esta especie (Zúñiga & Escobar 1991).

Al comparar, en general, los valores teóricos entregados por el modelo con las mediciones de los mismos parámetros medidos en especímenes, a través de manipulaciones, existe una notoria correspondencia entre ellos (Tabla 2).

En las Figuras 11 a la 13 se muestran los valores medidos y calculados de los parámetros funcionales en las diferentes especies, junto a las líneas de regresión correspondientes, en relación a las magnitudes de longitud mandibular (OB). En ellos se

aprecia, por un lado la similitud de las regresiones entre valores medidos y valores teóricos entregados por el modelo; por otra parte, se visualiza las diferencias de magnitudes de los aspectos funcionales considerados entre las distintas especies: los más altos valores encontrados corresponden a *Cauque brevianalis*, para todas las características funcionales del mecanismo de captura de presas.

Considerando las variables funcionales respecto de OX, es decir, la distancia entre el eje de rotación mandibular (O) y el extremo anterior del premaxilar en posición de boca cerrada (X), las regresiones son más ajustadas (Tabla 3) y con valores de correlación (R^2) mayores.

Los tests de significancia tanto para los interceptos como para las pendientes de las regresiones, se entregan en la Tabla 4. Para todas las variables funcionales consideradas, los valores de P son superiores a 0,01, indicando una similitud entre los valores medidos y los valores teóricos de predicción del modelo.

Finalmente, la aplicabilidad general del modelo para especies pertenecientes a distintos géneros de Atherinopsinae, permite no solamente apreciar y explicar las diferencias funcionales en relación a los mecanismos de captura de presas, sino también posibilita la corroboración de la existencia de un patrón estructural básico común para el grupo. Las diferencias tanto estructurales como funcionales pueden, en consecuencia, ser entendidas como modificaciones evolutivas hacia líneas adaptativas di-

TABLA 2

Valores medidos y calculados (*) de los parámetros funcionales.
RANG= rango; PROM= media; DS= desviación estándar.

Measured and calculated (*) values of the functional parameters.
RANG= range, PROM= mean; DS= standard deviation.

	B. microlepidotus N=15			C. brevianalis N=16			O. bonariensis N=17		
	RANG	PROM	DS	RANG	PROM	DS	RANG	PROM	DS
XY	0,17-0,89	0,40	0,22	1,83-5,29	3,21	1,05	0,57-4,20	1,54	1,09
XY*	0,22-1,06	0,52	0,26	1,74-5,38	3,10	1,10	0,64-4,14	1,64	1,07
Q	2,22-5,25	3,37	1,15	2,52-8,45	4,78	1,89	2,18-10,29	4,29	2,31
Q*	1,92-4,99	3,03	1,10	2,51-9,21	5,31	2,21	1,95-11,49	4,60	2,71
G				29-38	32,75	2,82	18-25	21,06	1,89
G*	15-19	17,14	1,39	32-40	35,22	2,49	18-25	21,96	2,11
AF/2	20-23	20,97	1,07	30-39	34,16	2,57	20-29	24,18	1,96
AF/2*	23-27	24,76	1,24	28-36	31,62	2,34	22-30	25,66	2,23

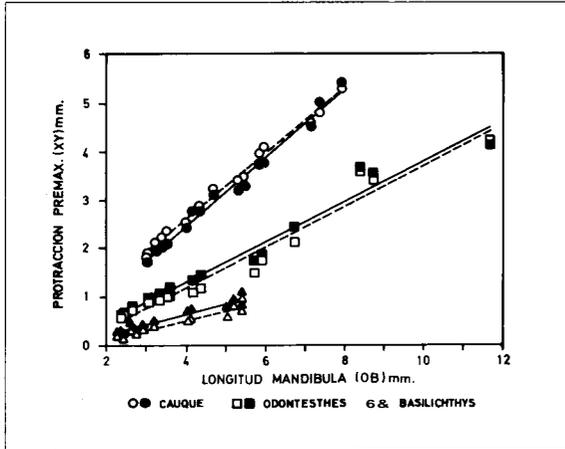


FIG. 11: Rectas de regresión lineal de valores teóricos (línea continua y símbolos rellenos) y valores medidos (línea discontinua y símbolos vacíos) de protracción premaxilar (XY), respecto de la longitud mandibular (OB), para *C. brevianalis* (círculos), *O. bonariensis* (cuadrados) y *B. microlepidotus* (triángulos).

Regression lines of the theoretical values (continuous line and full symbols) and measured values (dashed line and empty symbols) of premaxillary protrusion (XY), relative to the mandibular length (OB) for each species: *C. brevianalis* (circles), *O. bonariensis* (squares) and *B. microlepidotus* (triangles).

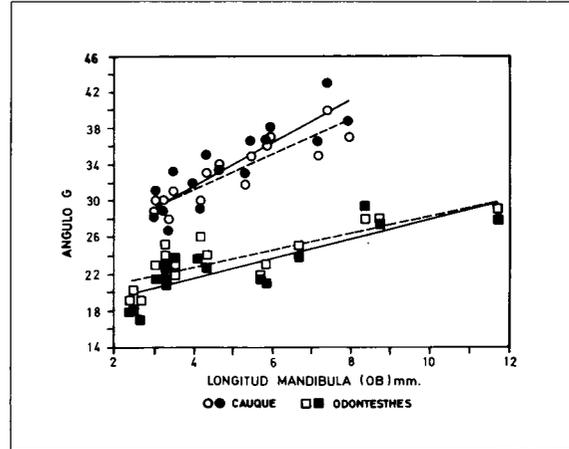


FIG. 12: Rectas de regresión lineal de valores teóricos (línea continua y símbolos rellenos) y valores medidos (línea discontinua y símbolos vacíos) de ángulos de mordida premaxilar (G), respecto de la longitud mandibular (OB), para *Cauque brevianalis* (círculos) y *Odontesthes bonariensis* (cuadrados).

Regressions lines of the theoretical values (continuous line and full symbols) and measured values (dashed line and empty symbols) of the angles of premaxillary bite (G), relative to the mandibular length (OB) for the species: *C. brevianalis* (circles) and *O. bonariensis* (squares).

ferentes, relacionadas con adquisición de distintas modalidades de mecanismos de captura de presas.

En los tres géneros estudiados es posible apreciar tres tendencias adaptativas diferentes, que conducen a distintas características funcionales en relación a mecanismos de captura de presas. Estas líneas evolutivas están caracterizadas por distintas transformaciones estructurales que, de acuerdo al modelo cinemático propuesto, serían las determinantes en la adquisición de las capacidades funcionales.

Entre los elementos estructurales dominantes está el diseño de la mandíbula, cuyo ángulo (A), su longitud (OB) y las magnitudes de sus bordes (OM y MB), son factores importantes en la determinación de las magnitudes de protracción premaxilar (XY), diámetro bucal máximo (Q) y ángulo de mordida premaxilar (G). La reducción de la protractibilidad premaxilar en *Basilichthys* está causada por una mandíbula con ángulo A reducido; un aumento del ángulo mandibular en *Odontesthes* y *Cauque* produce una mayor magnitud de

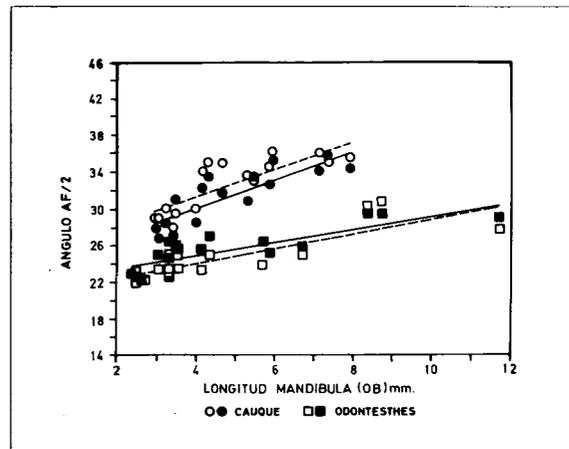


FIG. 13: Rectas de regresión lineal de valores teóricos (línea continua y símbolos rellenos) y valores medidos (línea discontinua y símbolos vacíos) de ángulos de máxima rotación mandibular (AF/2), respecto de la longitud mandibular (OB), para *Cauque brevianalis* y *Odontesthes bonariensis*.

Regressions lines of the theoretical values (continuous line and full symbols) and measured values (dashed line and empty symbols) of the angles of maximum mandibular rotation (AF/2), relative to the mandibular length (OB), for the species *C. brevianalis* (circles) and *O. bonariensis* (squares).

TABLA 3

Regresiones entre variables funcionales y distancia OX.
(*)= valores calculados.

Linear regressions of functional variables and OX.
(*)= calculated values.

	VARIABLE	CONSTANTE	COEFICIENTE	R ²
<i>B. microlepidotus</i> (N=15)	XY	-0,207	0,148	0,840
	XY*	0,015	0,238	0,813
	Q	-0,471	0,968	0,922
	Q*	0,402	0,841	0,969
	AF/2	19,129	0,943	0,810
	AF/2*	19,641	1,059	0,798
<i>C. brevianalis</i> (N=16)	XY	0,001	0,587	0,990
	XY*	-0,232	0,609	0,980
	Q	-1,490	1,189	0,966
	Q*	-1,419	1,220	0,970
	G	27,390	1,180	0,748
	G*	25,907	1,584	0,818
	AF/2	27,177	1,065	0,672
AF/2*	26,611	0,985	0,686	
<i>O. bonariensis</i> (N=17)	XY	-0,547	0,386	0,965
	XY*	-0,423	0,383	0,972
	Q	-0,644	0,947	0,993
	Q*	-0,663	0,975	0,993
	G	18,580	0,470	0,550
	G*	19,270	0,459	0,554
	AF/2	20,704	0,752	0,707
	AF/2*	22,054	0,657	0,678

TABLA 4

Valores de P para interceptos y pendientes según análisis de varianza de regresiones lineales de valores medidos y calculados de parámetros funcionales, respecto de OX. (P<0,01= diferencia significativa).

P values for intercepts and slopes from analysis of covariance performed on linear regressions of measured and calculated values of functional parameters with respect to OX. (P<0,01= significant differences).

	Parámetro Parameter	P(Intercepto) P(Intercept)	P(Pendiente) P(Slope)
<i>B. microlepidotus</i> (N=15)	XY	0,134	0,013
	Q	0,788	0,047
	AF/2	0,434	0,439
<i>C. brevianalis</i> (N=16)	XY	0,033	0,217
	Q	0,477	0,085
	G	0,080	0,011
	AF/2	0,478	0,562
<i>O. bonariensis</i> (M=17)	XY	0,016	0,633
	Q	0,784	0,026
	G	0,077	0,855
	AF/2	0,016	0,263

protracción premaxilar. La mayor capacidad de mordida premaxilar de *Cauque* es consecuencia de la proporción entre los bordes dorsal y posterior de la mandíbula, que es cercana a 1; mientras que en *Basilichthys*, que posee una reducida mordida, la proporción es alrededor de 1.4, quedando *Odontesthes* en una posición intermedia con una proporción de 1.2.

En relación al diámetro bucal máximo, éste está determinado fundamentalmente por las dimensiones del borde posterior de la mandíbula y de las longitudes del premaxilar y de la mandíbula, así como del ángulo mandibular. *Cauque* posee ángulos mandibulares mayores que los otros géneros, por lo que su diámetro bucal aparente,

en proporción a la mandíbula, es mayor; sin embargo, las mayores dimensiones de la mandíbula y premaxilar de *Odontesthes* y *Basilichthys* en relación a la longitud cefálica, determinan una apertura bucal mayor que *Cauque*, si se considera como proporción del largo de la cabeza.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado a través de los Proyectos FONDECYT 326-89 y UCV DGI 122.797/90. Los autores agradecen a la Sra. Carmen Tobar, Dibujante Científico del Instituto de Biología de la Universidad Católica de Valparaíso, por la confección de figuras y gráficos.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- AERTS P & W VERRAES (1984). Theoretical analysis of a planar four bar linkage in the teleostean skull. The use of mathematics in biomechanics. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique* 114:273-290.
- AERTS P, JWM OSSE & W VERRAES (1987). Model of Jaw Depression During Feeding in *Astatotilapia elegans* (Teleostei:Cichlidae): Mechanism for Energy Storage and Triggering. *Journal of Morphology* 194:85-109.
- ALEXANDER RMcN (1967a). The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish. *Journal of Zoology (London)* 151:43-64.
- ALEXANDER RMcN (1967b). Mechanisms of the jaws of some atheriniform fish. *Journal of Zoology (London)* 151: 233-255.
- 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.
- ANKER GC (1974). Morphology and kinetics of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Transactions of the Zoological Society of London* 32: 311-416.
- BAREL CDN (1983). Towards a Constructional Morphology of Cichlid Fishes (Teleostei, Perciformes). *Netherlands Journal of Zoology* 33(4): 357-424.
- 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 & B DYER (1984). Mecanismo de protrusión premaxilar en *Helicolenus lengerichi* (Pisces, Scorpaenidae). *Investigaciones Marinas (Valparaíso)* 12:27-50.
- DE LA HOZ E & J VIAL (1988). Potencialidades mecánicas del sistema de protracción premaxilar de *Austromeniidae regia* (Teleostei, Atherinidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 61:163-176.
- DINGERKUS G & LD UHLER (1977). Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52(4): 229-232.
- GOSLINE WA (1981). The evolution of the premaxillary protrusion system in some teleostean fish groups. *Journal of Zoology (London)* 193:11-23.
- LAUDER GV JR (1979). Feeding mechanism in primitive teleosts and the halecomorph fish *Amia calva*. *Journal of Zoology (London)* 187:543-578.
- LAUDER GV JR (1980). Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: A functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia*. *Journal of Morphology* 163:283-317.
- LIEM KF (1980). Adaptive Significance of Intra- and Interspecific Differences in the Feeding Repertoires of Cichlid Fishes. *American Zoologist* 20:295-314.
- MOTTA PJ (1982). Functional morphology of the head of the inertial suction feeding butterflyfish *Chaetodon miliaris* (Pisces:Chaetodontidae). *Journal of Morphology* 174:283-312.
- 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.
- OSSE JWM (1969). Functional morphology of the head of the perch (*Perca fluviatilis*): An electromyographic study. *Netherlands Journal of Zoology* 10:289-392.
- WESTNEAT MW (1990). Feeding mechanics of Teleost fishes (Labridae;Perciformes). A test of four-bar linkage models. *Journal of Morphology* 205:269-295.
- WESTNEAT MW & PC WAINWRIGHT (1989). The Feeding Mechanics of *Epibulus insidiator*: Evolution of a novel functional system. *Journal of Morphology* 202:129-150.
- WILKINSON L (1986). SYSTAT: The System for Statistics. Evanston, Illinois: Systat Inc.
- ZUÑIGA L & P ESCOBAR (1991). Selectividad alimentaria de estados juveniles de *Cauque mauleanum* (Pisces, Atherinidae) en la Laguna de Quintero: Valparaíso, Chile. *Acta Limnológica Brasiliensia*. (En prensa).