

El mecanismo de mordida premaxilar en Atherinopsinae (Teleostei: Atheriniformes): aspectos estructurales relacionados con la transmisión de fuerzas

The mechanism of premaxillary bite in Atherinopsinae
(Teleostei: Atheriniformes): structural aspects related
to the transmission of forces

EDUARDO DE LA HOZ

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

RESUMEN

Se estudia en pejerreyes Atherinopsinae la potencialidad de ejercer fuerza de mordida premaxilar, a través de un modelo teórico de la transmisión de la fuerza que el fascículo A_1 del músculo aductor mandibular efectúa sobre el maxilar. Los factores estructurales involucrados en la transmisión corresponden a proporciones de brazos determinados por la inserción del tendón del músculo en el maxilar, y por la inserción del ligamento maxilo-premaxilar en el hueso premaxilar. También son determinantes de la magnitud de transmisión, el ángulo entre la línea de acción del músculo y el eje del maxilar, el ángulo entre el eje del maxilar y la línea de acción del ligamento maxilo-premaxilar, y el ángulo entre la línea de acción del ligamento y el brazo de acción del premaxilar. *Cauque brevianalis* posee la mejor transmisión de fuerzas debido a modificaciones estructurales que aumentan los valores de ambos factores: de brazos y de ángulos. Las especies de *Basilichthys* presentan la más baja transmisión, mientras que *Austromeniidia regia* posee valores intermedios. El factor más importante en *Basilichthys* corresponde a la proporción de brazos del maxilar, y en *A. regia* es el factor de ángulos.

Palabras clave: Atheriniformes, morfología funcional, mordida premaxilar.

ABSTRACT

The potential for exerting a premaxillary bite by the force of the A_1 fascicle of the adductor mandibulae muscle, is studied in Atherinopsinae fishes by a theoretical model of force transmission. The structural factors involved in the transmission of this force are the arm ratios determined by the point of insertion of the A_1 muscle tendon and the maxillo-premaxillary ligament. The angles defined by the position of the muscle and the ligament regarding the maxillary and premaxillary axis, are also important factors. *Cauque brevianalis* has better transmission values because of structural modifications that increase the values of both of the angle factor and the arm factor. The *Basilichthys* species present the lower transmission values and those of *Austromeniidia regia* have intermediate values. The most important factor in *Basilichthys* is the ratio of maxillary arms, whereas in *A. regia* it is the angle factor.

Key words: Atheriniformes, functional morphology, premaxillary bite.

INTRODUCCION

Una de las características de los sistemas de captura de presas que presentan los géneros de Atherinopsinae representados en Chile, es la capacidad que tienen los premaxilares no sólo de lograr una protracción, sino de poder ejercer sobre la mandíbula una fuerza que resulta en un mecanismo de mor-

didada premaxilar (De la Hoz & Vial 1988, 1994).

Esta movilidad de los premaxilares respecto del neurocráneo (protracción premaxilar) en Atherinopsinae, además de constituir un mecanismo que aumenta la eficiencia de un sistema de succión (Motta 1984, Osse 1985) aparece, entonces, con una nueva función que habilita a las especies para

realizar un mecanismo de captura de presas a través de una mordida, con participación mecánica activa de estas estructuras (De la Hoz 1994, De la Hoz & Aldunate 1994).

La actividad mecánica de los premaxilares es consecuencia de la acción del fascículo A1 del músculo aductor mandibular, inserto en el brazo del maxilar, acción que es transmitida al premaxilar por intermedio de un fuerte ligamento maxilo-premaxilar (De la Hoz & Vial 1988).

La inserción muscular en el maxilar y las conexiones ligamentosas entre éste y el premaxilar han sido relacionadas principalmente con la posibilidad de realizar una protracción premaxilar, con distintos grados de orientación y magnitud, además de permitir el cierre bucal con distintos grados de protracción asociado a mecanismos de manipulación bucal (Alexander 1967, Chu 1989, Gosline 1981, Liem & Osse 1975, Sibbing et al. 1986).

La efectividad de una acción de mordida con los premaxilares depende de las magnitudes de las fuerzas que puedan ejercerse en el borde dentado. Como el músculo que origina estas fuerzas se inserta en el maxilar, éstas son transmitidas al premaxilar mediante un sistema mecánico, cuya estructura cinemática es determinante en la magnitud de la fuerza transmitida desde el músculo a los dientes.

La utilización de modelos teóricos biomecánicos o biocinemáticos han permitido, por un lado, la comprensión de la relación entre las características de las funciones o actividades y los diseños de los elementos estructurales que las producen y, por otro, la predicción de las capacidades funcionales de determinados esquemas morfológicos (Aerts & Verraes 1984, Anker 1974, De la Hoz & Vial 1988, 1994, Otten 1983, Westneat 1990).

El objetivo del presente trabajo es determinar, a través de un modelo biomecánico teórico, el sistema de transmisión de la fuerza muscular desde el maxilar hacia el borde dentado del premaxilar para la realización del mecanismo de mordida, y analizar la dependencia de las magnitudes de fuerza ejercida de los aspectos estructurales involucrados en especies de los géneros *Austromenidia*, *Cauque* y *Basilichthys*.

MATERIALES Y METODOS

Se analizaron especímenes de las siguientes especies:

Austromenidia regia, 11 ejemplares, con longitudes estándar (LS) entre 92,0 y 139,1 mm, colectados en Valparaíso.

Basilichthys semotilus, 11 ejemplares, 77,4 a 110,3 mm de LS, del río Loa.

Basilichthys australis, 12 ejemplares, 98,2 a 114,2 mm de LS, del río Bío-Bío.

Basilichthys microlepidotus, 11 ejemplares, 75,1 a 142,2 mm de LS, del estero Limache.

Cauque brevianalis, 15 ejemplares, 73,5 a 110,8 mm de LS, del estero Quintero.

Los especímenes fueron fijados y conservados en formol al 10% y tratados para tinción de cartílagos y huesos según Dingerkus y Ulher (1977) para descripción y mediciones de las estructuras bucales. Las observaciones morfológicas se realizaron a través de un microscopio estereoscópico Wild M7, provisto de cámara lúcida para la confección de esquemas, los que fueron ingresados a través de una tarjeta digitalizadora HP SketchPro a un computador para la obtención de los datos morfométricos.

RESULTADOS Y DISCUSION

La posibilidad de realizar una acción de mordida de los premaxilares está determinada por su capacidad de movimiento respecto del neurocráneo (protractibilidad) y por la independencia de éste respecto de la movilidad de la mandíbula (Fig. 1); por otra parte, la conexión entre premaxilar y mandíbula permite un movimiento relativo entre los bordes dentados de ambas estructuras; la existencia del ligamento maxilo-premaxilar posibilita la transmisión del movimiento del maxilar hacia el premaxilar.

Modelo de transmisión de fuerza al premaxilar

La magnitud de la fuerza de mordida realizada por el premaxilar fue estimada como una proporción de la fuerza ejercida por el

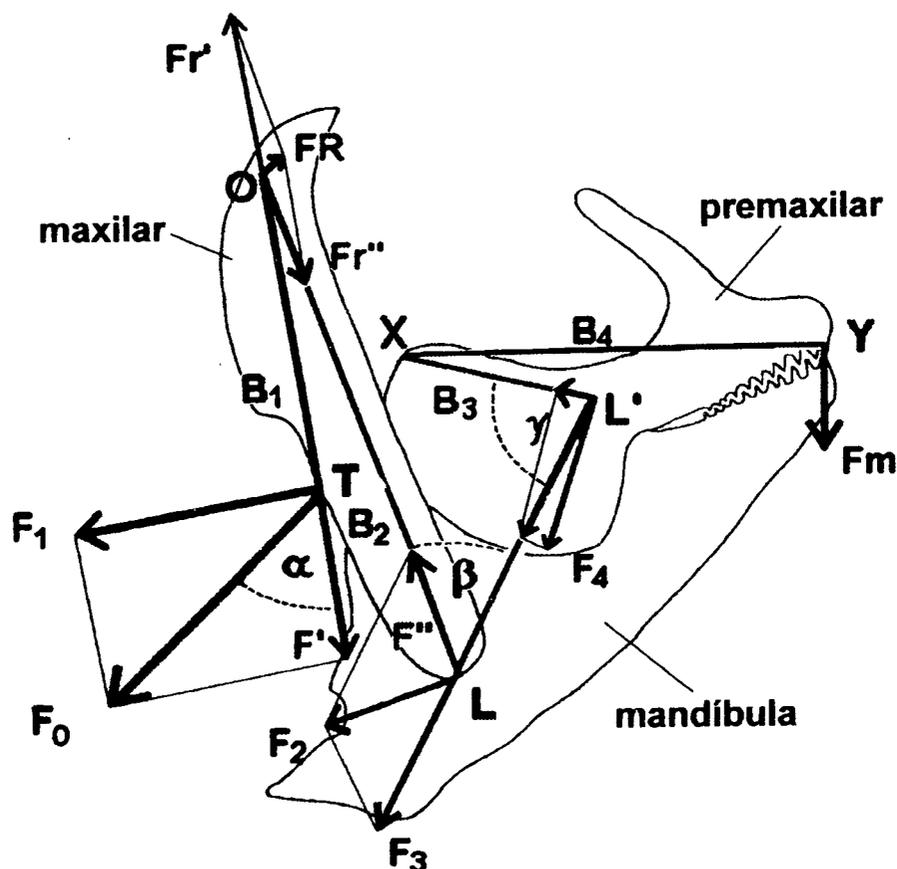


Fig. 1: Esquema de las estructuras esqueléticas bucales mostrando los elementos considerados en el modelo de transmisión de fuerzas. Explicación en el texto.

Diagram of the skeletal structures of the mouth, showing the elements considered in the force transmission model. See text for explanation.

fascículo A₁ del músculo aductor mandibular sobre el maxilar y transmitida vía una cadena cinemática hasta el borde dentado anterior del premaxilar.

La fuerza inicial (F₀) ejercida sobre el maxilar en el punto T (Fig. 1), puede resolverse en una componente F₁ que provoca la rotación del maxilar en torno al punto O ubicado en el cóndilo que articula con la región etmoidal. El valor de F₁ será igual al producto de la fuerza inicial ejercida por el fascículo muscular por el seno del ángulo formado entre el eje de rotación maxilar y F₀ (α):

$$F_1 = F_0 \times \text{sen } \alpha \quad (1)$$

La fuerza que produce la rotación del maxilar en torno al punto O y localizada en el punto de inserción del ligamento maxilo-premaxilar (L) es estimada como:

$$F_2 = F_1 \times B_1/B_2 \quad (2)$$

donde B₁ y B₂ corresponden a los brazos de acción y de resistencia en el maxilar, respectivamente.

Reemplazando (1) en (2) se obtiene que:

$$F_2 = F_1 \times \text{sen } \alpha \times B_1/B_2 \quad (3)$$

Una componente de esta fuerza (F₃), en línea con el ligamento maxilo-premaxilar, es transmitida a través de éste sobre el premaxilar, cuya magnitud será igual al cociente entre la componente F₂ y el seno del ángulo (β) formado entre el brazo de resistencia del maxilar (B₂) y el ligamento (Figura 1):

$$F_3 = F_2/\text{sen } \beta \quad (4)$$

Reemplazando (3) en (4) se obtiene:

$$F_3 = F_0 \times (\text{sen } \alpha / \text{sen } \beta) \times (B_1 / B_2) \quad (5)$$

El ligamento transmite hacia el premaxilar la fuerza F_3 , cuya componente de rotación (F_4) tiene una magnitud que dependerá del producto entre F_3 y el seno del ángulo (γ) formado entre el brazo de acción premaxilar (B_3) y el ligamento:

$$F_4 = F_3 \times \text{sen } \gamma \quad (6)$$

Al reemplazar (5) en (6) se obtiene:

$$F_4 = (F_0 \times \text{sen } \alpha \times \text{sen } \gamma / \text{sen } \beta) \times B_1 / B_2 \quad (7)$$

Al tirar del premaxilar, éste puede rotar en torno a X, punto de articulación entre el premaxilar y la mandíbula (Fig. 1). Esta posibilidad de rotación premaxilar determina que el borde anterior, donde se ubican los dientes, pueda aplicarse contra la mandíbula, ejerciendo la acción de mordida con una fuerza final (F_m) en el punto más anterior (Y), cuyo valor depende del producto entre la componente de rotación del premaxilar (F_4) y el cociente entre los brazos de acción y resistencia del premaxilar B_3 y B_4 , respectivamente:

$$F_m = F_4 \times B_3 / B_4 \quad (8)$$

Reemplazando (7) en (8) se obtiene que la proporción de la fuerza de mordida ejercida en el extremo anterior del premaxilar es igual a:

$$F_m = (F_0 \times \text{sen } \alpha \times \text{sen } \gamma / \text{sen } \beta) \times (B_1 / B_2 \times B_3 / B_4) \quad (9)$$

La componente F' en el punto T, en el eje longitudinal del maxilar, es resistida en el punto X por una fuerza (Fr') de igual magnitud y sentido contrario, la que sumada a la fuerza Fr'' que anula la acción de F'' ejercida en L, determinan una pequeña fuerza FR en la cabeza del maxilar. La condición estática del sistema se consigue, especialmente en *Cauque* y *Austromenidia*, por la especial configuración del ligamento primordial que está siendo simultáneamente traccionado durante la contracción del fascículo A_1 (De la Hoz & Aldunate, 1994). La componente en

el eje XL' (Fig. 1) contribuye a la fuerza de subida mandibular ejercida por los fascículos A_2 y A_3 del músculo aductor mandibular y que contrarresta la acción de F_m .

De acuerdo a lo planteado, la fuerza ejercida por el premaxilar durante la mordida se ha estimado como una componente de la fuerza inicial del fascículo A_1 del músculo aductor mandibular, la cual para los efectos de cálculos se utiliza con un valor de 1.

La magnitud de esta componente F_m será directamente proporcional a los valores de los brazos de acción tanto premaxilar como maxilar (B_1 y B_3) e inversamente proporcional a los brazos de resistencia (B_2 y B_4), así como también depende directamente de las magnitudes de los ángulos α y γ , e inversamente al valor del ángulo β .

Un diseño estructural que optimice la potencia en la mordida premaxilar deberá tender a:

1. Aumentar las proporciones de brazos B_1/B_2 y B_3/B_4 , esto implica colocar más distalmente el punto de inserción del tendón del músculo A_1 en el maxilar, y alejar el punto de inserción del ligamento maxilo-premaxilar en el premaxilar, respecto del punto de la articulación premaxilo-mandibular.
2. Aumentar la magnitud de los ángulos α y/o γ . Esto significa que la línea de acción del fascículo A_1 del músculo aductor mandibular logre un ángulo de 90° , como máximo, respecto del eje longitudinal del maxilar, y que la línea de acción del ligamento maxilo-premaxilar tenga como máximo un ángulo de 90° respecto de la línea entre su punto de inserción en el premaxilar y el punto de articulación premaxilo-mandibular. Las figuras 2 y 3 muestran las variaciones teóricas estimadas de la fuerza, debidas a las variaciones de los tres ángulo considerados, para una proporción fija de brazos.
3. Disminuir el ángulo β . La orientación del ligamento maxilo-premaxilar respecto del eje longitudinal del maxilar es dependiente directamente de la posición del maxilar y del premaxilar y mandíbula en el momento de la mordida. Esto significa que la fuerza estática de mordida será mayor en posiciones de mandíbula más elevadas o

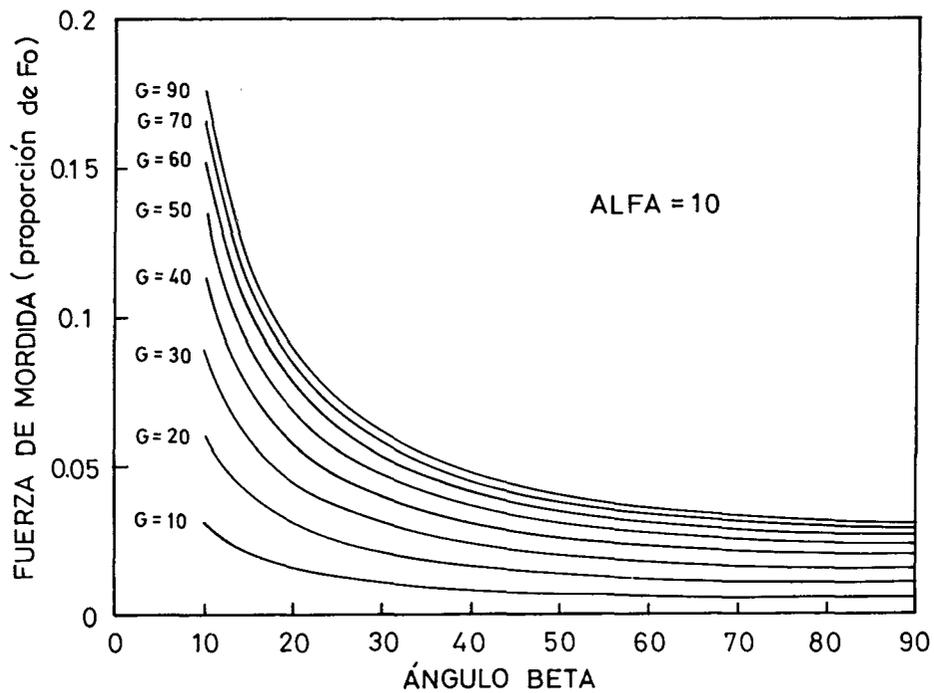


Fig. 2: Gráfico de la variación teórica de la fuerza de mordida al variar la magnitud del ángulo β , para distintos valores de ángulo γ . Las proporciones de brazos y un valor de ángulo $\alpha = 10^\circ$ son mantenidos constantes.

Graph of the theoretical variation of the biting force through variation of the β angle and different values of the γ angle. The arm ratios and the angle $\alpha = 10^\circ$, are kept constant.

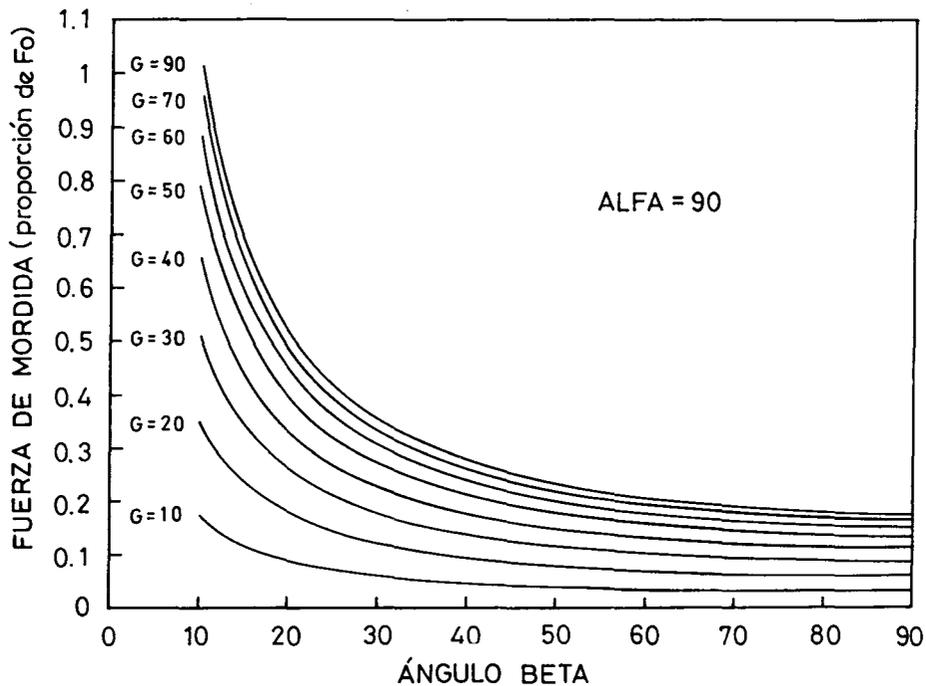


Fig. 3: Gráfico de la variación teórica de la fuerza de mordida al variar la magnitud del ángulo β , para distintos valores de ángulo γ . Las proporciones de brazos y un valor de ángulo $\alpha = 90^\circ$ son mantenidos constantes.

Graph of the theoretical variation of the biting force through variation of the β angle for different values of the γ angle. The arm ratios and the angle $\alpha = 90^\circ$ are kept constant.

con menor protracción premaxilar; sin embargo, la transmisión dinámica se ve disminuida con ángulos pequeños, debido a que se obliga a un desplazamiento ventral del maxilar. Se estima que el ángulo β no debiera ser inferior a 20° si se requiere de una componente dinámica en la mordida.

Análisis comparativo de los aspectos estructurales en las distintas especies

Los distintos géneros de Atherinopsinae estudiados presentan distintas configuraciones estructurales de sus aparatos bucales, que determinan distintas capacidades en las magnitudes de la fuerza de mordida premaxilar. En la figura 4 se muestran esquemas de la región bucal de especies representativas de los tres géneros, en los que se aprecian diferencias en los diseños de premaxilares, maxilares y mandíbulas, así como en las inserciones, posiciones y magnitudes del tendón A_1 y ligamento maxilo-premaxilar.

En la Tabla 1 se presentan los valores calculados de la fuerza de mordida premaxilar (F) expresada como proporción de la fuerza ejercida por el fascículo A_1 del músculo aductor mandibular sobre el maxilar. Dado que la posición relativa de la mandíbula y premaxilar modifica los valores de F a través de la variación del ángulo β , el cálculo de la fuerza se realizó, en cada caso, en la posición de mordida más ventral posible, es decir, con la mayor magnitud de protracción premaxilar posible.

Cauque brevianalis se distingue por la mayor magnitud de la fuerza transmitida, equivalente a un tercio de la fuerza ejercida sobre el maxilar; las especies de *Basilichthys*

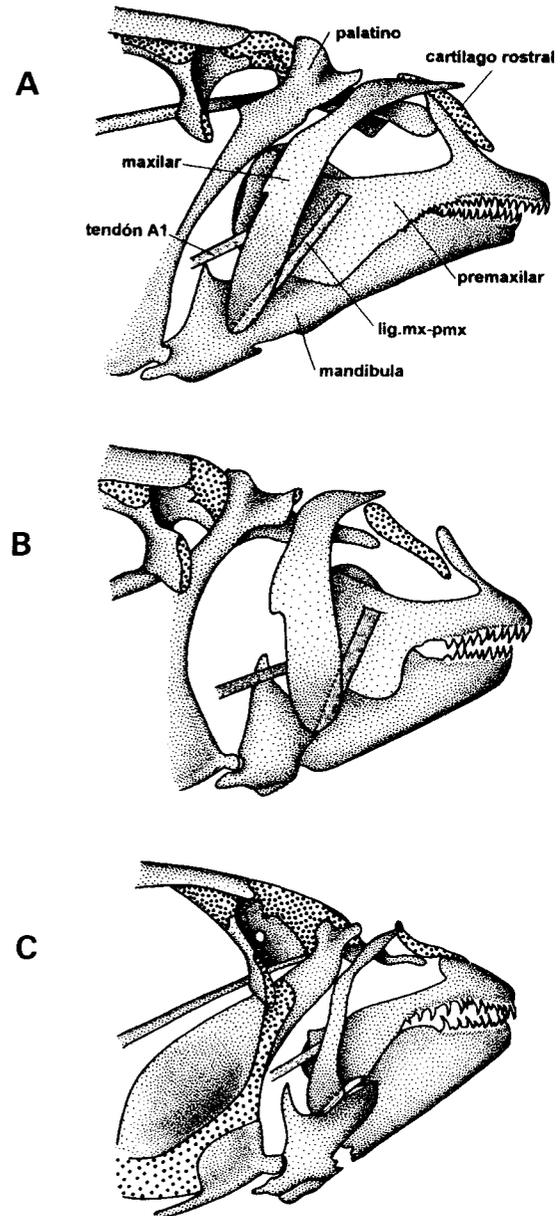


Fig. 4: Vista lateral de la región bucal mostrando los elementos óseos, tendones y ligamentos: A) *Austromenidia regia*, B) *Cauque brevianalis* C) *Basilichthys microlepidotus*.

Lateral view of the buccal region showing the bones, tendons and ligaments: A) *Austromenidia regia*. B) *Cauque brevianalis* C) *Basilichthys microlepidotus*.

TABLA 1

Valores promedio y desviación estándar (DS) de la fuerza de mordida premaxilar (F).
N = número de individuos

Mean values and standard deviations (DS) of the premaxillary bite force (F). N = number of specimens

Especie	N	F	DS
<i>A. regia</i>	10	0,151	0,010
<i>C. brevianalis</i>	15	0,311	0,023
<i>B. australis</i>	14	0,085	0,011
<i>B. semotilus</i>	11	0,085	0,011
<i>B. microlepidotus</i>	11	0,082	0,014

son las que poseen menor fuerza de mordida, mientras que *Austromenidia regia* presenta valores intermedios.

Al analizar comparativamente la influencia de los dos tipos de factores involucrados, de ángulos: $[\text{sen } \alpha \times \text{sen } \gamma / \text{sen } \beta]$, y de brazos: $[(B_1/B_2) \times (B_3/B_4)]$, se observa que en

Cauque la mayor magnitud de la fuerza de mordida es debida a la alta participación de ambos factores (Figs. 5, 6 y 7). En cambio, en *Austromenidia* es más importante el factor de ángulos, mientras que en las especies de *Basilichthys* el parámetro más importante es el factor de brazos.

La alta influencia del factor de ángulos en *Cauque* es debida fundamentalmente a la posesión de un ángulo α muy elevado, alrededor de 50° , y al gran ángulo γ (85°)

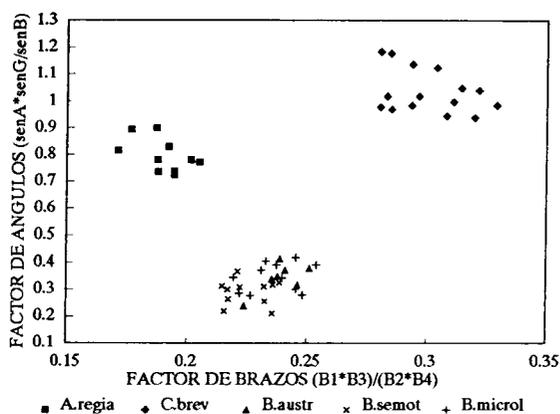


Fig. 5: Gráfico que muestra la relación de las magnitudes de los factores de ángulos y de brazos del modelo de transmisión de fuerzas, obtenidas de diferentes individuos de todas las especies consideradas.

Graph showing the relationship between the values of the arm factor and the angle factor of the model, for different specimens of all the species studied.

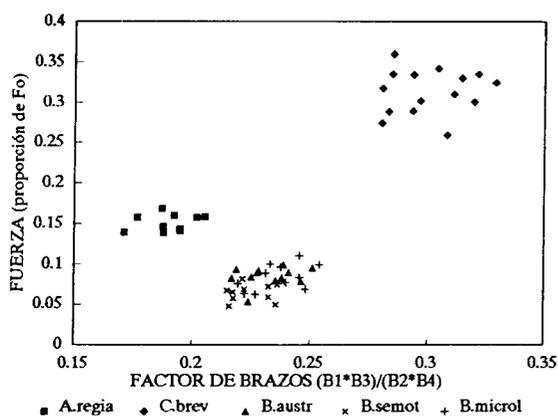


Fig. 6: Gráfico que muestra la relación de las magnitudes del factor de brazos del modelo de transmisión de fuerzas, de todas las especies, con las magnitudes de la proporción de fuerzas calculadas.

Graph showing the relationship between the arm factor of the model and the forces calculated.

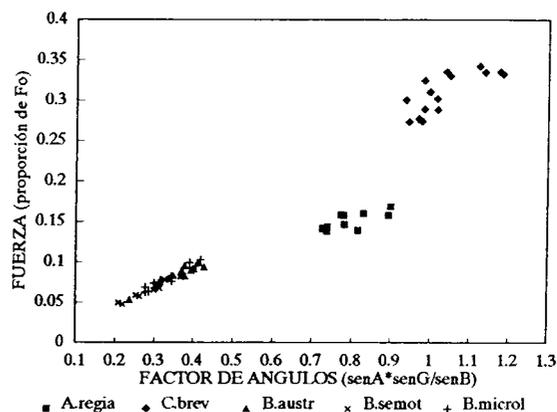


Fig. 7: Gráfico que muestra la relación de las magnitudes del factor de ángulos del modelo de transmisión de fuerzas, de todas las especies, con las magnitudes de la proporción de fuerzas calculadas.

Graph showing the relationship between the angle factor of the model and the forces calculated.

(Tabla 2). Las especies de *Basilichthys* poseen los más bajos valores de α y γ además de los más altos valores de β . *Austromenidia regia*, a pesar de presentar un ángulo γ cercano a los 90° y el menor ángulo β , el efecto del factor ángulos se ve disminuido respecto de *Cauque* por los bajos valores del ángulo γ .

De los elementos participantes en el factor de brazos, en todas las especies analizadas, la mayor influencia la presenta la proporción de brazos del maxilar (Fig. 8 y Tabla 3). La mayor proporción del brazo maxilar se presenta en *Cauque* y *Basilichthys*, con valores entre 0,65 y 0,8, siendo en promedio levemente superiores los del primero de estos géneros; mientras que en *Austromenidia* ella sólo alcanza valores alrededor de 0,55. *Cauque brevianalis* presenta la proporción más alta de brazos del premaxilar, en cambio, *Austromenidia regia* y todas las especies de *Basilichthys* tienen proporciones similares y relativamente más bajas.

El sistema de transmisión hacia el premaxilar de la fuerza ejercida por el fascículo A_1 del músculo aductor mandibular sobre el maxilar presenta, en consecuencia, distintos grados de eficiencia mecánica, que pueden conseguirse mediante diferentes modificaciones estructurales de las piezas esqueléticas bucales y ligamentos asociados.

TABLA 2

Valores promedio y desviación estándar (DS) de los ángulos α , β y γ . N = número de individuos
Mean values and standard deviations (DS) of angles α , β and γ . N = number of specimens

Especie	N	a (DS)	b (DS)	g (DS)
<i>A. regia</i>	10	26,4 (2.538)	33,8 (3.092)	91,2 (5.390)
<i>C. brevianalis</i>	15	49,9 (5.476)	46,6 (3.702)	84,8 (8.142)
<i>B. australis</i>	14	20,1 (2.139)	52,2 (2.719)	56,7 (3.300)
<i>B. semotilus</i>	11	16,5 (2.189)	53,6 (3.141)	55,3 (4.070)
<i>B. microlepidotus</i>	11	17,7 (2.453)	52,5 (3.577)	64,2 (4.019)

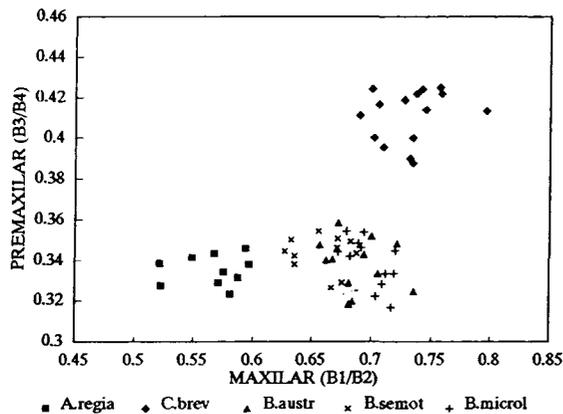


Fig. 8: Gráfico que muestra las proporciones de brazos del maxilar y del premaxilar en las distintas especies estudiadas.

Graph showing the arm ratios of the maxilla and premaxilla of all the species studied.

Los tres géneros estudiados presentan esta posibilidad de ejercer una cierta magnitud de fuerza con el borde dentado del premaxilar, siendo ésta particularmente importante en las especies del género *Cauque*. Esta mayor capacidad de mordida se encuentra incrementada por el mayor desarrollo en masa del fascículo A_1 en este género, en comparación con los otros (De la Hoz et al. 1994).

Observaciones de individuos alimentándose en condiciones de laboratorio han permitido corroborar esta capacidad de mordida premaxilar, manifestada especialmente por un firme cierre bucal en distintos grados de protracción premaxilar seguidos de bruscos movimientos de cabeza y cuerpo, logrando fuertes tracciones sobre la presa aprisionada entre los dientes. Este comportamiento se observó incluso en las especies de *Basilichthys*, que presentan el menor grado de transmisión de fuerza.

TABLA 3

Valores promedio de relaciones de brazos del maxilar (B_1/B_2) y del premaxilar (B_3/B_4).
N = número de individuos, DS = desviación estándar

Mean values of the arm ratio of the maxilla (B_1/B_2) and the premaxilla (B_3/B_4).
N = number of specimens, DS = standard deviation

Especie	N	B_1/B_2 (DS)	B_3/B_4 (DS)
<i>A. regia</i>	10	0,5667 (0,026)	0,3352 (0,007)
<i>C. brevianalis</i>	15	0,7315 (0,027)	0,4109 (0,013)
<i>B. australis</i>	14	0,6854 (0,024)	0,3379 (0,012)
<i>B. semotilus</i>	11	0,6583 (0,021)	0,3430 (0,009)
<i>B. microlepidotus</i>	11	0,7068 (0,035)	0,3350 (0,010)

El diseño estructural bucal de este grupo de especies de Atherinopsinae posibilita no solamente la realización de una importante protrusión premaxilar, que las habilita para desarrollar una eficiente succión como mecanismo de captura de presas, sino también debido a la existencia de un efectivo sistema mecánico de transmisión de fuerzas, pueden ejecutar una acción de mordida con los premaxilares.

La efectividad de la mordida premaxilar depende directamente de la eficiencia cinemática del sistema de transmisión de fuerzas, la que a su vez está determinada por las magnitudes, proporciones y posiciones de los elementos óseos y ligamentosos. Las diferencias estructurales encontradas entre los géneros y analizadas a través del modelo biomecánico descrito, permiten predecir distintas capacidades de fuerzas de mordida. Estas capacidades constituyen una propiedad importante para la realización de un mecanismo de captura de presas especializado, que permiten ampliar en distintos grados el espectro trófico potencial que poseen estas especies.

AGRADECIMIENTOS

Trabajo financiado mediante el Proyecto FONDECYT 721-92.

LITERATURA CITADA

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 Royal Zoologique 114: 273-290.

- ALEXANDER RMcN (1967) Mechanisms of the jaws of some atheriniform fish. *Journal of Zoology (London)* 151: 233-255.
- ANKER GCh (1974) Morphology and kinetics of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Transactions of the Zoological Society of London* 32: 311-416.
- CHU ChT (1989) Functional design and prey capture dynamics in a ecologically generalized surfperch (Embiotocidae). *Journal of Zoology (London)* 217: 417-440.
- DE LA HOZ E (1994) Aspectos cinemáticos del mecanismo de mordida premaxilar en los géneros *Cauque*, *Basilichthys* y *Austromenidia* (Teleostei, Atherinidae). *Investigaciones Marinas (Valparaíso)* 22: 31-37.
- DE LA HOZ E & R ALDUNATE (1994) Variaciones del complejo tendinoso del fascículo A₁ del músculo aductor mandibular y sus consecuencias en el mecanismo de mordida premaxilar en *Cauque*, *Austromenidia* y *Basilichthys* (Teleostei, Atherinidae). *Revista de Biología Marina* 29: 235-249.
- DE LA HOZ E, C CANCINO & E OJEDA (1994) Capacidades de modulación y plasticidad funcional de los mecanismos de captura de alimento en Atherinopsinae sudamericanos (Teleostei, Atherinidae). *Investigaciones Marinas (Valparaíso)* 22: 45-65.
- DE LA HOZ E & J VIAL (1988) Potencialidades mecánicas del sistema de protracción premaxilar de *Austromenidia regia* (Teleostei-Atherinidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 61: 163-176.
- DE LA HOZ E & J VIAL (1994) Diseño estructural bucal en pejerreyes sudamericanos (Atherinidae-Atherinopsinae): modelo biocinemático de mecanismos de alimentación. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 35-47.
- DINGERKUS G & LD UHLER (1977) Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology* 52: 229-232.
- GOSLINE WA (1981) The evolution of the premaxillary protrusion system in some teleostean fish groups. *Journal of Zoology (London)* 193: 11-23.
- MOTTA PJ (1984) Mechanics and function of jaw protrusion in teleost fishes: a review. *Copeia* 1984: 1-18.
- LIEM KF & JWM OSSE (1975) Biological versatility, evolution and food resource exploitation in african Cichlid fishes. *American Zoologist* 15: 427-454.
- 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.
- SIBBING FA, JWM OSSE & A TERLOUW (1986) Food handling in the carp (*Cyprinus carpio*): its movement patterns, mechanisms and limitations. *Journal of Zoology (London)* 210: 161-203.
- WESTNEAT MW (1990) Feeding mechanics of teleost fishes (Labridae; Perciformes): a test of four-bar linkage models. *Journal of Morphology* 205: 269-295.