

## Estudio morfológico del aparato mandibular en cinco especies del género *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae)

Amadora Rodríguez Ruiz, Carlos Granado Lorencio.

Departamento de Ecología. Universidad de Sevilla. Apartado 1095. 41080 Sevilla. España.

(Recibido el 26 de setiembre de 1986)

**Abstract:** We studied the buccal morphology in a total of 213 specimens of *Chirostoma consocium* (61), *Ch. chapalae* (65), *Ch. lucius* (22), *Ch. ocotlanae* (51) and *Ch. sphyraena* (14). A total of eight biometric variables of the lower jaw, ten of the upper jaw, and five complement variables were studied. Descriptive mathematical analysis (t-Student) and multivariable analysis (PCA and DFA) were applied to the data matrix.

We found differences between the five species. *Ch. lucius* and *Ch. sphyraena* have the maximum buccal aperture surface. *Ch. consocium* and *Ch. ocotlanae* have the maximum denticular density of jaws and maximum buccal aperture. Finally, *Ch. chapalae*, with a very peculiar denticulation has maximum protrusion.

Actualmente son numerosos los trabajos para la diferenciación de especies, con base en sus características morfológicas. Sin duda, estas diferencias son el resultado evolutivo de la acción de factores bióticos y abióticos presentes en el hábitat. Las características internas son inherentes a cada especie y por consiguiente, adquieren valor específico. Es evidente que algunas de las más importantes son las asociadas al aparato mandibular, ya que la diversificación de la función alimentaria en Teleósteos está básicamente relacionada con distintas modificaciones estructurales que generan mecanismos diferentes de captura o ingestión (Liem 1973, 1980; Liem y Osse 1975; Lauder 1982, 1983). Tanto la posición y orientación de la boca, como la variedad de diseños, número y posición de los dientes mandibulares, capacidad de protrusión y superficie bucal (Keast y Webbs 1966; Weitzman y Fink 1983; De la Hoz y Aldunate 1985), están sin duda relacionadas con el grado de especialización trófica (Alexander 1965, 1967; Gosline, 1973).

En este trabajo se ha realizado un estudio biométrico de cada una de las estructuras óseas que participan en la arquitectura bucal de cinco especies congénicas de *Chirostoma*, que coexisten en el Lago de Chapala (México), para diferenciarlas mediante características morfoló-

gicas internas, y las funciones determinadas por dichas variables.

### MATERIAL Y METODOS

Los ejemplares provienen de la pesca comercial realizada por la población ribereña del lago, mediante una red chinchorro, en Octubre de 1981.

Se han estudiado un total de 213 ejemplares: 61 *Ch. consocium*, 65 *Ch. chapalae*, 22 *Ch. lucius*, 51 *Ch. ocotlanae* y 14 *Ch. sphyraena*. A cada espécimen se le manipuló hasta conseguir obtener la máxima apertura bucal y medir entonces las variables (Cuadro 1). A continuación se procedió a la extracción del aparato mandibular, mediante la maceración de los individuos con agua hirviendo por un tiempo variable según el tamaño hasta que se lograba sacar la parte izquierda completa del aparato con unas pinzas. Se extrajo la mandíbula inferior y los huesos maxilar y premaxilar (Cuadro 2 y Fig. 1).

Los resultados fueron transformados en índices para evitar el efecto de la talla (Cuadro 3). A la matriz de índices se le aplicó análisis de tipo univariante y multivariante. Respecto al primero se realizaron comparaciones de medias mediante t-Student aplicando el programa

## CUADRO 1

*Medidas complementarias realizadas sobre cada ejemplar en su máxima apertura. A = Apertura máxima de la boca; B = Longitud de la mandíbula superior; C = Longitud de la mandíbula inferior*

| Variables                                 | Indices                     | Medida   |
|---|-----------------------------|--|
| Protusión/Longitud cefálica               | Prot/L. cef.                | Longitud desde la punta del morro al extremo del labio, con la boca en su mayor apertura (Van Hasselt 1979). |
| Apertura máxima bucal/Longitud cefálica   | Abert/L.cef.                | Diámetro bucal en máxima apertura.   |
| Superficie máxima bucal/Longitud cefálica | Superf. máx/L.cef.          | Superficie máxima que ocupa la boca del pez, en su máxima apertura.  |
| Angulo de giro                            | $\theta$                    | $\cos \theta = \frac{C^2 + B^2 - A^2}{2 BC}$   |
| Mandíbula inferior/Angulo de giro         | Mdb <sub>i</sub> / $\theta$ |  |

## CUADRO 2

*Variables medidas para cada estructura ósea bucal, en cada uno de los individuos*

| Variable   | Código         |
|--|----------------|
| Longitud total del dentario                              | AB             |
| Longitud total del dentario+artículo-angular             | AG             |
| Altura máxima de la apófisis ascendente                  | CD             |
| Anchura de la apófisis ascendente                        | EF             |
| Longitud máxima desde el extremo anterior de la apófisis | AE             |
| Altura máxima del articular-angular                      | HI             |
| Longitud de la placa dentada del dentario                | B <sub>D</sub> |
| Número de dientes de dicha placa                         |                |
| Longitud total del maxilar                               | AB             |
| Altura máxima del maxilar                                | CD             |
| Longitud total del premaxilar                            | AB             |
| Anchura de la apófisis ascendente distal                 | EF             |
| Longitud de dicha apófisis                               | CD             |
| Longitud máxima desde el extremo anterior a la apófisis  | AF             |
| Longitud máxima de la apófisis ascendente proximal       | PH             |
| Anchura de la misma                                      | PA             |
| Longitud de la placa dentada del premaxilar              | B <sub>D</sub> |
| Número de dientes de dicha placa                         |                |

BMDP 3S (Dixon 1981) e intervalos de confianza (Sokal y Rohlf 1979). Los análisis multivariantes fueron de componentes principales (ACP), aplicando el programa BMDP4M (Dixon 1975) y de función discriminante escalonado (AFD), mediante el programa BMDP7M (Dixon 1975).

El uso de técnicas de análisis multivariante, tiene como objetivo hallar las relaciones que ligan unos caracteres morfométricos con otros, así como tratar de averiguar cuales caracteres

determinan la variabilidad morfológica de cada especie y su posible relación con el medio. En el análisis discriminante escalonado, se calculó la distancia generalizada mediante una prueba de F (Sokal y Rohlf, 1979) ya que al estar basadas estas distancias en dicho análisis, eliminan los efectos de la correlación entre los caracteres utilizados. La distancia generalizada explica las diferencias entre cada grupo con su centroide, es decir, su dispersión (Libosvářský y Kux, 1982). En esencia, dichas técnicas multivariantes se

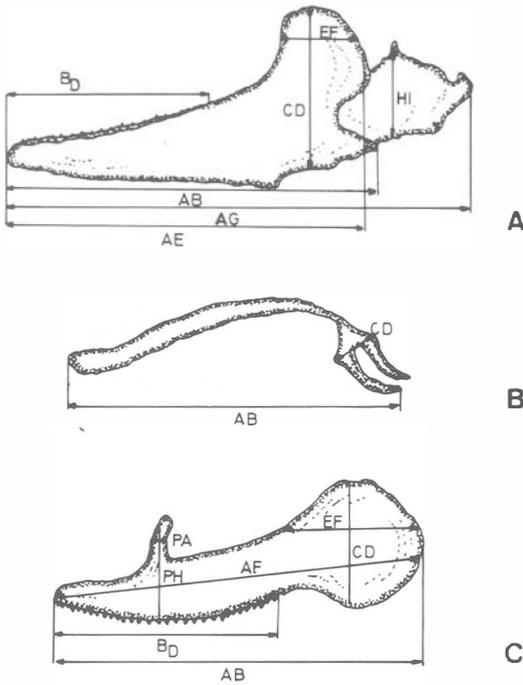


Fig. 1. Esquema y localización de las medidas biométricas en Mandíbula inferior (A), Maxilar (B) y Premaxilar (C).

apoyan en el cálculo de ponderaciones (subdivisión de varianza) para cada carácter, combinando ambos (ponderaciones y caracteres) en una misma dirección para cada especie. Se emplean de forma habitual en los casos en que las especies están muy próximas y los caracteres, por sí solos, no separan a todos los especímenes (Mc Allister et al., 1978).

## RESULTADOS

Si observamos las medias e intervalos de confianza (95%) para los índices  $CD/AG$ ,  $CD/AB$ ,  $HI/AG$  y  $CD/EF$ , se aprecia (Cuadro 4) la formación de tres grupos. *Ch. ocotlanae* (seguido muy de cerca por *Ch. consocium*) alcanza los valores más altos, diferenciándose ambos de forma significativa (t-test,  $P \leq 0.01$ ), y se enfrentan al grupo constituido por *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, que son las especies que alcanzan los valores más bajos. *Ch. chapalae* se sitúa en una posición intermedia.

La combinación de estos caracteres otorga a *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* un índice de apertura bucal (DDAG) máximo (t-test,  $P \leq 0.01$ ), ya que presentan una apófisis ascendente

bastante alta ( $CD/AG$ ) y estrecha ( $CD/EF$ ), encontrándose respecto a la mandíbula inferior en una situación adelantada ( $AE/AG$ ). La densidad denticular es estadísticamente más elevada en ambas especies (DDient) que en el resto (t-test,  $P \leq 0.01$ ).

La apófisis ascendente de *Ch. chapalae* es moderadamente alta y estilizada ( $CD/AG$ ,  $CD/AB$ ,  $CD/EF$ ), destacando una situación retrasada en la mandíbula inferior ( $AE/AG$ ). Esto le confiere una apertura bucal (DDAG) en situación intermedia. Respecto a su densidad denticular, se puede observar una densidad bastante inferior respecto al primer grupo (t-test,  $P \leq 0.01$ ).

Por último, aparecen *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, destacando la baja densidad denticular, y por presentar una apófisis ascendente baja ( $CD/AG$ ) y ancha ( $CD/EF$ ) con una ubicación retrasada ( $AE/AG$ ); su apertura bucal (DDAG) es la menor de todas las especies estudiadas (t-test,  $P \leq 0.01$ ).

Atendiendo a los resultados obtenidos a partir del análisis del premaxilar ( $PCD/AB$ ,  $AF/AB$ ,  $PCD/EF$ ,  $PA/PH$ ,  $PDient$ ), se observa de nuevo la formación de tres grupos bien distintos, coincidiendo con los tres grupos que se formaban con la mandíbula inferior; *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* alcanzan los valores más altos para  $PCD/AB$ ,  $PCD/EF$  y densidad denticular ( $PDient$ ), siendo los valores de las relaciones  $AF/AB$  y  $PA/PH$  los más bajos respecto al resto de las especies. Esto significa que ambas poseen una apófisis ascendente distal alta, estilizada y en una situación próxima respecto a la longitud del premaxilar. También es alargada la apófisis ascendente proximal y en cuanto a la densidad denticular se presenta doble y/o triple respecto a las otras tres especies restantes.

El otro grupo lo constituyen de nuevo *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, que presenta los índices  $PCD/AB$ ,  $PCD/EF$  y  $PDient$  con valores más bajos, junto con  $AF/AB$  y  $PA/PH$  que son los índices más elevados de las especies debido a que poseen una apófisis ascendente proximal menos estilizada, y la distal es más pequeña y ancha, además está situada mucho más lejos de la sínfisis de la mandíbula superior. Respecto a su densidad denticular, se observa claramente una disminución de éstas respecto a las anteriores, diferenciándose de forma significativa (t-test,  $P \leq 0.01$ ).

Por último, aparece *Ch. chapalae*, cuyos índices siempre están situados en una posición

CUADRO 3

*Relación de los índices utilizados y significado morfológico*

| Índice   | Relación  | Significado   |
|--|---|---|
| DENTARIO<br>CD/AG                              | Altura y longitud total de la mandíbula inferior.   | A mayor altura de la apófisis permite una mayor apertura.                                     |
| CD/AB  | Altura y longitud total del dentario.   | A mayor altura de la apófisis permite una mayor apertura.                                     |
| AE/AG  | Posición relativa de la apófisis ascendente.  | Cuanto más atrás se encuentre la apófisis, mayor apertura bucal.                              |
| AG/EF  | Anchura de la apófisis ascendente y longitud total de la mandíbula inferior.                                | Da idea de la superficie de inserción del tejido.   |
| CD/EF  | Proporción relativa de la apófisis ascendente del dentario.   |   |
| HI/AG  | Altura del artículo-angular y longitud total de la mandíbula inferior.                                      | A mayor altura permite una mayor apertura bucal.  |
| HI/EF  | Altura del artículo-angular y anchura de la apófisis.   |   |
| $(CD + AE)/AG$<br>$(CD \times AE)/AG^2 = DDAG$ | Altura y posición relativa de la apófisis ascendente respecto a la longitud total de la mandíbula inferior. | A mayor índice (más alta y retrada la apófisis ascendente), permite una mayor apertura bucal. |
| DDient<br>PREMAXILAR.<br>PCD/AB                | Densidad denticular del dentario.   |   |
|  | Altura de la apófisis ascendente distal y longitud del premaxilar.  | A mayor altura de la apófisis permite una mayor protusión.                                    |
| AF/AB  | Posición relativa de la apófisis ascendente distal.   | Cuanto más atrás se localice la apófisis, mayor protusión.                                    |
| PCD/EF   | Proporciones relativas de la apófisis distal.   |   |
| PA/PH  | Proporciones relativas de la apófisis proximal.   |   |
| PDient<br>MAXILAR.                             | Densidad denticular del premaxilar.   |   |
| MCD/AB   | Altura relativa de la apófisis rostral.   | Grado protactil bucal.  |

intermedia entre los dos grupos descritos anteriormente. Las características descritas, tanto para la apófisis ascendente distal como proximal, se traducen en una posición intermedia entre el primer y segundo grupo.

Respecto a las medidas complementarias realizadas en cada uno de los ejemplares (Mdb↓/o, Prot./L.cef., Albert./L.cef., Superf.máx./L.cef., o), se puede observar que se da de nuevo una

separación por grupos. En cuanto al índice Mdb↓/o, y Superf. máx./L.cef. son *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* las especies que alcanzan los valores más elevados, separándose de las demás (t-test,  $P \leq 0.01$ ).

Bajo estos índices, *Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium* no forman el bloque homogéneo hasta ahora encontrado, sino que su comportamiento difiere de forma significativa (t-test,  $P \leq 0.01$ ),

CUADRO 4

Tamaño de la muestra (N), Media, Desviación estandar (SD), valores máximos y mínimos que toman los índices biométricos bucales y los límites inferior y superior de los intervalos de confianza (95%) para dichos índices en cada una de las cinco especies

|                               | CD/AG | AE/AG | AG/EF | CD/EF | HI/AG | CD+AE<br>/AG | DDAG  | CI/AB | DDient | PCI/AB | AF/AB | PCD/EF | PA/PH | PDient | ICD/AB | Mdb±θ | Prot.   | Albert. | Superf. | Angulo |
|-------------------------------|-------|-------|-------|-------|-------|--------------|-------|-------|--------|--------|-------|--------|-------|--------|--------|-------|---------|---------|---------|--------|
|                               |       |       |       |       |       |              |       |       |        |        |       |        |       |        |        |       | L. cef. | L. cef. | L. cef. |        |
| <i>Ch. lucius</i> (N=22)      |       |       |       |       |       |              |       |       |        |        |       |        |       |        |        |       |         |         |         |        |
| Media                         | 0.292 | 0.792 | 4.665 | 1.339 | 0.190 | 1.123        | 0.23  | 0.428 | 5.459  | 0.302  | 0.922 | 0.925  | 0.245 | 6.543  | 0.306  | 0.559 | 0.154   | 0.33    | 0.509   | 44.466 |
| SD                            | 0.017 | 0.024 | 0.357 | 0.105 | 0.015 | 0.175        | 0.022 | 0.026 | 1.987  | 0.026  | 0.032 | 0.066  | 0.034 | 3.692  | 0.033  | 0.187 | 0.015   | 0.04    | 1.589   | 5.275  |
| Máximo                        | 0.320 | 0.850 | 5.500 | 1.560 | 0.220 | 1.890        | 0.26  | 0.470 | 10.400 | 0.360  | 0.980 | 1.050  | 0.310 | 14.870 | 0.380  | 0.990 | 0.190   | 0.38    | 8.260   | 53.310 |
| Mínimo                        | 0.250 | 0.750 | 4.000 | 1.200 | 0.170 | 1.030        | 0.21  | 0.370 | 2.710  | 0.270  | 0.850 | 0.800  | 0.180 | 3.080  | 0.240  | 0.300 | 0.120   | 0.23    | 1.940   | 35.800 |
| Inferior                      | 0.284 | 0.782 | 4.506 | 1.313 | 0.184 | 1.046        | 0.22  | 0.416 | 4.578  | 0.291  | 0.908 | 0.896  | 0.230 | 4.906  | 0.292  | 0.476 | 0.148   | 0.31    | 3.805   | 42.12  |
| Superior                      | 0.299 | 0.803 | 4.824 | 1.406 | 0.197 | 1.201        | 0.24  | 0.439 | 6.340  | 0.314  | 0.936 | 0.954  | 0.260 | 8.180  | 0.321  | 0.642 | 0.161   | 0.34    | 5.214   | 46.80  |
| <i>Ch. sphyraena</i> (N=14)   |       |       |       |       |       |              |       |       |        |        |       |        |       |        |        |       |         |         |         |        |
| Media                         | 0.306 | 0.809 | 4.554 | 1.398 | 0.169 | 1.116        | 0.25  | 0.433 | 4.676  | 0.292  | 0.919 | 0.920  | 0.225 | 4.641  | 0.273  | 0.410 | 0.166   | 0.32    | 3.527   | 45.644 |
| SD                            | 0.016 | 0.037 | 0.485 | 0.137 | 0.021 | 0.044        | 0.02  | 0.031 | 1.027  | 0.016  | 0.033 | 0.045  | 0.040 | 0.664  | 0.026  | 0.086 | 0.009   | 0.04    | 1.004   | 6.561  |
| Máximo                        | 0.340 | 0.850 | 5.720 | 1.720 | 0.200 | 1.180        | 0.29  | 0.480 | 6.270  | 0.320  | 0.960 | 0.980  | 0.310 | 5.540  | 0.330  | 0.590 | 0.190   | 0.39    | 5.350   | 55.730 |
| Mínimo                        | 0.270 | 0.730 | 3.980 | 1.220 | 0.120 | 1.040        | 0.21  | 0.370 | 2.660  | 0.260  | 0.860 | 0.820  | 0.170 | 3.090  | 0.230  | 0.300 | 0.150   | 0.26    | 2.290   | 34.070 |
| Inferior                      | 0.297 | 0.787 | 4.274 | 1.319 | 0.157 | 1.090        | 0.24  | 0.415 | 4.084  | 0.283  | 0.900 | 0.894  | 0.202 | 4.264  | 0.258  | 0.361 | 0.160   | 0.30    | 2.948   | 41.85  |
| Superior                      | 0.316 | 0.830 | 4.833 | 1.477 | 0.181 | 1.141        | 0.26  | 0.451 | 5.269  | 0.302  | 0.939 | 0.946  | 0.248 | 5.019  | 0.288  | 0.459 | 0.171   | 0.35    | 4.107   | 49.43  |
| <i>Ch. consociatum</i> (N=61) |       |       |       |       |       |              |       |       |        |        |       |        |       |        |        |       |         |         |         |        |
| Media                         | 0.401 | 0.777 | 4.239 | 1.666 | 0.217 | 1.179        | 0.31  | 0.603 | 14.990 | 0.407  | 0.877 | 1.271  | 0.160 | 16.180 | 0.278  | 0.132 | 0.146   | 0.28    | 0.994   | 47.024 |
| SD                            | 0.064 | 0.058 | 0.750 | 0.195 | 0.035 | 0.103        | 0.06  | 0.094 | 4.373  | 0.055  | 0.062 | 0.216  | 0.030 | 5.765  | 0.047  | 0.061 | 0.014   | 0.05    | 0.433   | 8.823  |
| Máximo                        | 0.520 | 0.930 | 6.570 | 2.420 | 0.280 | 1.400        | 0.45  | 0.790 | 25.000 | 0.690  | 0.980 | 2.400  | 0.240 | 31.250 | 0.490  | 0.340 | 0.170   | 0.37    | 1.870   | 61.190 |
| Mínimo                        | 0.240 | 0.630 | 2.780 | 1.310 | 0.110 | 0.950        | 0.17  | 0.390 | 5.000  | 0.320  | 0.670 | 0.940  | 0.110 | 5.230  | 0.230  | 0.060 | 0.120   | 0.15    | 0.340   | 24.620 |
| Inferior                      | 0.385 | 0.762 | 4.047 | 1.616 | 0.208 | 1.153        | 0.30  | 0.579 | 13.870 | 0.392  | 0.861 | 1.216  | 0.153 | 14.700 | 0.266  | 0.116 | 0.143   | 0.27    | 0.883   | 44.76  |
| Superior                      | 0.418 | 0.792 | 4.431 | 1.716 | 0.226 | 1.206        | 0.33  | 0.627 | 16.110 | 0.421  | 0.893 | 1.326  | 0.168 | 17.650 | 0.291  | 0.147 | 0.150   | 0.29    | 1.105   | 49.28  |
| <i>Ch. ocotlanae</i> (N=51)   |       |       |       |       |       |              |       |       |        |        |       |        |       |        |        |       |         |         |         |        |
| Media                         | 0.428 | 0.757 | 3.870 | 1.654 | 0.238 | 1.193        | 0.32  | 0.663 | 20.560 | 0.410  | 0.895 | 1.231  | 0.162 | 23.160 | 0.267  | 0.155 | 0.144   | 0.35    | 2.239   | 59.495 |
| SD                            | 0.025 | 0.027 | 0.394 | 0.166 | 0.023 | 0.071        | 0.03  | 0.048 | 4.272  | 0.023  | 0.041 | 0.124  | 0.021 | 4.564  | 0.018  | 0.037 | 0.012   | 0.03    | 0.387   | 5.771  |
| Máximo                        | 0.480 | 0.820 | 4.860 | 2.060 | 0.350 | 1.590        | 0.38  | 0.760 | 29.640 | 0.460  | 0.970 | 1.760  | 0.220 | 36.360 | 0.310  | 0.360 | 0.170   | 0.42    | 3.000   | 73.250 |
| Mínimo                        | 0.370 | 0.700 | 3.170 | 1.280 | 0.200 | 1.110        | 0.28  | 0.550 | 12.100 | 0.360  | 0.800 | 1.060  | 0.100 | 15.810 | 0.230  | 0.110 | 0.110   | 0.25    | 1.090   | 43.430 |
| Inferior                      | 0.421 | 0.749 | 3.759 | 1.607 | 0.232 | 1.172        | 0.31  | 0.649 | 19.340 | 0.404  | 0.884 | 1.196  | 0.156 | 21.860 | 0.262  | 0.144 | 0.140   | 0.34    | 2.129   | 57.85  |
| Superior                      | 0.435 | 0.764 | 3.982 | 1.701 | 0.245 | 1.213        | 0.33  | 0.676 | 21.770 | 0.417  | 0.907 | 1.266  | 0.168 | 24.450 | 0.272  | 0.165 | 0.147   | 0.36    | 2.349   | 61.13  |
| <i>Ch. chapalae</i> (N=65)    |       |       |       |       |       |              |       |       |        |        |       |        |       |        |        |       |         |         |         |        |
| Media                         | 0.349 | 0.813 | 3.974 | 1.392 | 0.214 | 1.166        | 0.28  | 0.501 | 9.626  | 0.319  | 0.905 | 1.163  | 0.190 | 8.128  | 0.282  | 0.140 | 0.180   | 0.33    | 1.464   | 50.225 |
| SD                            | 0.034 | 0.059 | 0.395 | 0.216 | 0.021 | 0.058        | 0.03  | 0.083 | 3.782  | 0.024  | 0.044 | 0.083  | 0.028 | 2.881  | 0.024  | 0.037 | 0.015   | 0.03    | 0.471   | 4.722  |
| Máximo                        | 0.440 | 0.910 | 4.890 | 2.110 | 0.290 | 1.350        | 0.35  | 0.790 | 25.000 | 0.390  | 1.000 | 1.400  | 0.260 | 15.380 | 0.380  | 0.180 | 0.210   | 0.39    | 2.310   | 65.020 |
| Mínimo                        | 0.280 | 0.680 | 3.290 | 1.100 | 0.160 | 1.020        | 0.21  | 0.410 | 5.000  | 0.280  | 0.790 | 1.000  | 0.120 | 4.510  | 0.240  | 0.060 | 0.140   | 0.23    | 0.260   | 40.450 |
| Inferior                      | 0.341 | 0.798 | 3.877 | 1.339 | 0.208 | 1.152        | 0.28  | 0.481 | 8.689  | 0.313  | 0.894 | 1.143  | 0.183 | 7.414  | 0.276  | 0.131 | 0.176   | 0.324   | 1.348   | 49.05  |
| Superior                      | 0.358 | 0.827 | 4.072 | 1.446 | 0.219 | 1.180        | 0.29  | 0.522 | 10.560 | 0.325  | 0.916 | 1.184  | 0.197 | 8.842  | 0.288  | 0.149 | 0.184   | 0.340   | 1.581   | 51.39  |

CUADRO 5

Localización del centroide y la medida de la distancia de Mahalanobis, en cada una de las cinco especies.  
Tamaño de la muestra = N; Desviación estándar = SD; Nivel de significación para la prueba F = NS

| Especie              | N  | Situación del centroide | Distancia de Mahalanobis-centroide | SD    | NS |
|----------------------|----|-------------------------|------------------------------------|-------|----|
| <i>Ch. consocium</i> | 61 | (-1.74, 0.27)           | 14.46                              | 13.23 | 95 |
| <i>Ch. ocotlanae</i> | 51 | (-2.25, 1.71)           | 6.10                               | 5.07  |    |
| <i>Ch. lucius</i>    | 22 | ( 5.71, 2.13)           | 11.54                              | 9.22  | 95 |
| <i>Ch. sphyraena</i> | 14 | ( 4.39, 0.48)           | 5.20                               | 2.66  |    |
| <i>Ch. chapalae</i>  | 65 | ( 0.39,-2.39)           | 5.37                               | 4.65  |    |

mostrándose *Ch. ocotlanae*, con valores de los índices mayores que para *Ch. consocium* y *Ch. chapalae*, que bajo estas últimas relaciones, se muestran de forma análoga. En cuanto a la protusión es *Ch. chapalae* quien alcanza los valores mayores (t-test,  $P \leq 0.01$ ), seguida por *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, y por último el tercer grupo formado por *Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium*.

Aplicándole a la matriz de índices bucales, un análisis discriminante escalonado, asumiendo los resultados obtenidos en dicho análisis, se puede obtener un 87% de acierto en separar las cinco especies estudiadas, utilizando los siguientes índices:

Mdb↓/o, PDient, Prot./L. cef, o AG/EF, PCD/AB, HI/EF y DDAG.

Este porcentaje de éxito corresponde con un 50% para *Ch. lucius*, 93% para *Ch. sphyraena*, 80% para *Ch. consocium*, 97% para *Ch. ocotlanae* y 95% para *Ch. chapalae*.

Obteniendo la media de las distancias de Mahalanobis de cada especie a su centroide (Cuadro 5), se analizaron la dispersión de cada especie mediante una prueba de F, se aprecia que entre *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* existen diferencias en su dispersión ( $P \leq 0.05$ ), siendo ésta mucho mayor en la primera especie. Del mismo modo *Ch. lucius* se dispersa más que *Ch. sphyraena* ( $P \leq 0.05$ ).

A esta misma matriz se le aplicó un análisis de componentes principales. Obtenemos un total de cinco factores con eigenvalores mayores a 1 (Cuadro 6). Los tres primeros absorben una varianza conjunta del 59.74%. De ésta, el primer eje explica un 25.59% de la varianza absorbida, el segundo lo hace en un 17.55% contribuyendo el tercero en un 16.59%. Los índices que

determinan el primer eje son Prot./L.cef. (en la parte negativa del eje) frente a PCD/AB, PDient, CD/EF y DDient (en la parte positiva). El segundo eje está establecido por Mdb↓/o y Superf.máx/L.cef.; y por último, el tercer eje lo define los índices DDAG y (CD+AE)/AG.

Así pues, el primer eje separa los individuos con mayor protusión mandibular frente a los que tengan una mayor abertura bucal y mayor densidad denticular en ambas mandíbulas. El segundo eje diferencia aquellos con mayor superficie bucal y Mdb↓/o frente a los que los tengan menor; y el tercer eje separa aquellos individuos de mayor apertura bucal frente a los de menor. Puesto que esta información está integrada en la obtenida por el primer eje, y siendo éste el que mayor varianza absorbe, solo representamos el eje I frente al eje II, absorbiendo un total del 41.50% de varianza.

Observando la Figura 2, se aprecia una clara separación de las especies. *Ch. chapalae*, se sitúa en la parte negativa del eje I, frente a *Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium*, que se localizan en la zona positiva del mismo eje. *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, no se sitúan de forma determinada en dicho eje.

Respecto al eje II, se observa por el contrario la situación predominante de *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena* en la parte positiva del eje frente a las demás especies. Se puede decir que en realidad *Ch. ocotlanae* también se sitúa en la parte positiva. *Ch. consocium* y *Ch. chapalae*, opuestamente a las otras tres especies, están ubicadas en la zona negativa del eje.

Así pues, *Ch. chapalae* viene determinada por la protusibilidad de su mandíbula; *Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium* están determinadas por una mayor apertura bucal y número de

CUADRO 6

*Carga de cada índice biométrico bucal sobre los cinco componentes principales con eigenvalores mayores a uno*

| Variables                          | COMPONENTES |        |        |        |        |
|------------------------------------|-------------|--------|--------|--------|--------|
|                                    | I           | II     | III    | IV     | V      |
| CD/AG                              | 0.642       | -0.296 | 0.648  | 0.061  | -0.119 |
| AE/AG                              | -0.641      | 0.147  | 0.576  | -0.095 | 0.140  |
| AG/EF                              | 0.078       | 0.065  | -0.712 | -0.158 | 0.504  |
| CD/EF                              | 0.745       | -0.317 | 0.082  | -0.041 | 0.372  |
| HI/AG                              | 0.462       | -0.192 | 0.447  | 0.159  | -0.297 |
| (CD + AE)/AG                       | 0.057       | -0.020 | 0.837  | -0.074 | 0.043  |
| DDAG                               | 0.367       | -0.232 | 0.869  | -0.001 | -0.047 |
| CD/AB                              | 0.756       | -0.331 | 0.424  | 0.142  | -0.033 |
| DDient                             | 0.727       | -0.370 | 0.044  | 0.225  | -0.173 |
| PCD/AB                             | 0.767       | -0.362 | 0.270  | 0.000  | -0.058 |
| AF/AB                              | -0.281      | 0.355  | 0.231  | 0.117  | 0.051  |
| PCD/EF                             | 0.282       | -0.677 | 0.167  | 0.090  | 0.096  |
| PA/PH                              | -0.390      | 0.689  | -0.091 | 0.006  | 0.180  |
| PDient                             | 0.765       | -0.293 | -0.038 | 0.222  | -0.086 |
| ICD/AB                             | -0.107      | 0.159  | -0.070 | 0.014  | 0.776  |
| Mdb↓/o                             | -0.120      | 0.888  | -0.118 | -0.214 | 0.129  |
| Prot./L.cef.                       | -0.815      | -0.248 | -0.095 | 0.191  | 0.051  |
| Abl./L. cef.                       | -0.108      | 0.157  | -0.058 | 0.956  | 0.028  |
| Superf. máx/Lcef.                  | -0.019      | 0.874  | -0.108 | 0.331  | 0.130  |
| o                                  | 0.310       | -0.135 | 0.103  | 0.885  | -0.076 |
| VP                                 | 5.119       | 3.510  | 3.319  | 2.101  | 1.249  |
| Varianza explicada por componentes | 25.595      | 17.550 | 16.595 | 10.505 | 6.245  |

dientes en ambas mandíbulas más elevados. En *Ch. ocotlanae*, dichas características son más notables que en *Ch. consocium*. Y por último *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, son las especies con una mayor superficie bucal y un índice Mdb↓/o más elevado que en ninguna otra especie, apreciándose valores más acentuados en *Ch. lucius* que en *Ch. sphyraena*.

## DISCUSION

Con los resultados descritos se nos forman de manera clara tres agrupaciones de especies. Por un lado *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*; por otro *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* y el tercer grupo solo lo constituye *Ch. chapalae*. Si el tamaño, forma y posición de los elementos es-

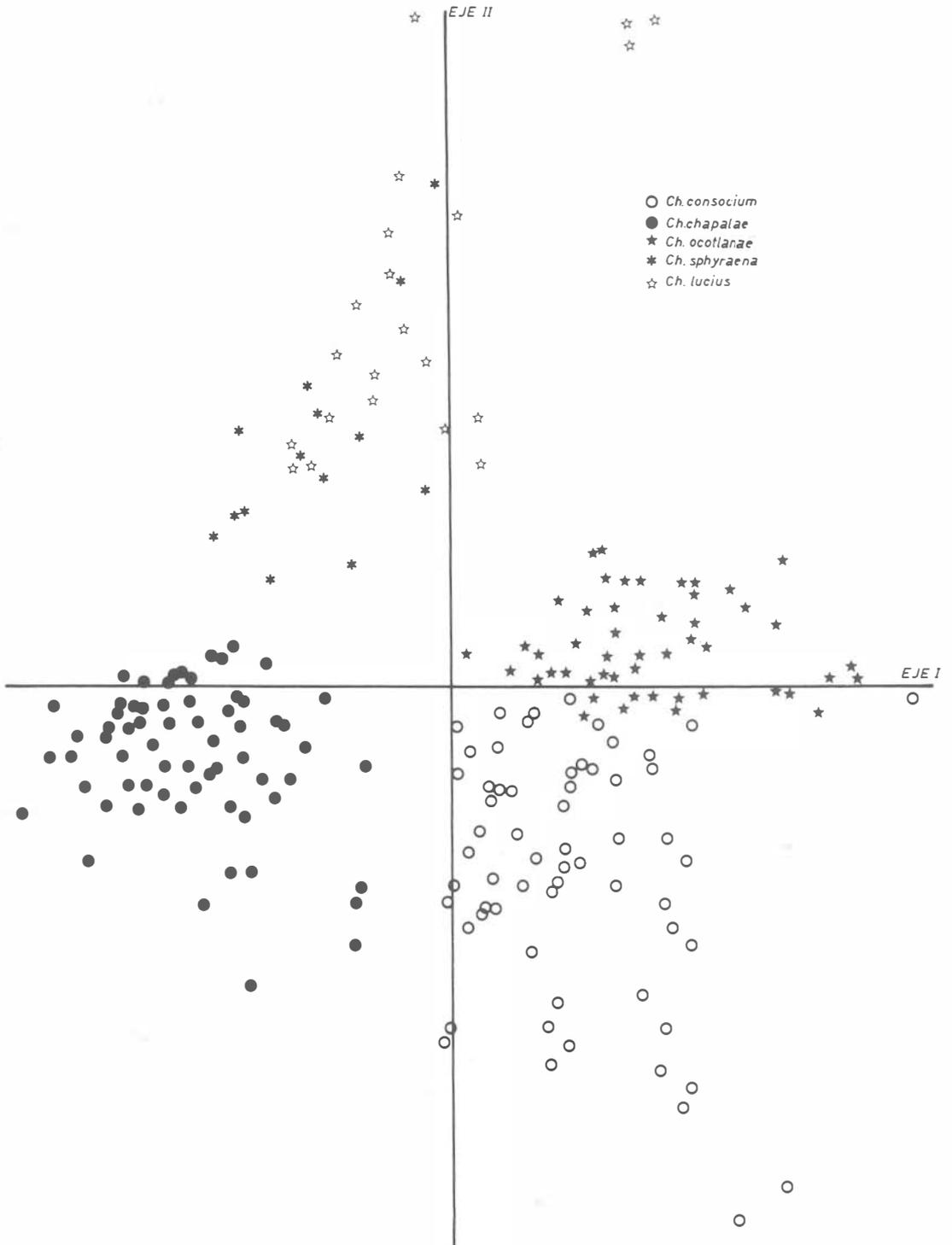


Fig. 2. Distribución en el espacio definido por los ejes I y II del Análisis de Componentes Principales sobre los ejemplares de *Ch. consocium*, *Ch. chapalae*, *Ch. ocotlanae*, *Ch. sphyraena* y *Ch. lucius*. (Ver texto).

estructurales del aparato bucal determinan dicha agrupación, es obvio pensar que sus demandas de alimentación tendrán direcciones paralelas.

Tres características, respecto al aparato bucal, están patentes en el Género *Chirostoma*: la posición dorso-terminal de la boca, el carecer de barbillas bucales y poseer dientes en sus mandíbulas; estos caracteres parecen ventajosos para peces comedores de aguas libres y de superficie (Matthes 1963; Dutta 1979), siendo desventajosa dicha posición si se tuviera que alimentar del fondo, ya que el individuo tendría que succionar mucha más cantidad de agua para obtener un alimento o bien dirigirse a éste con un ángulo mucho mayor (Alexander 1967).

Según Matthes (1963) y Keast y Webbs (1966), aquellos peces que presentan una boca en posición dorso-terminal, mandíbulas fuertes, dientes robustos y superficie bucal grande, presentan un amplio espectro de especializaciones estructurales para un modo de vida piscívoro. Fijándonos en las características de *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, se manifiestan con propiedades óptimas para dicho tipo de nutrición. Ambas especies presentan un mayor índice de  $Mdb \downarrow / o$  y una superficie máxima bucal, a la vez que su boca tiene una posición dorso-terminal, las mandíbulas están provistas de dientes grandes, fuertes y cónicos bastante distanciados entre sí y en un número muy reducido. A pesar de existir un alto grado de similitud entre estas especies, se pueden apreciar también diferencias sustanciales, tales como presentar *Ch. lucius* las mandíbulas asimétricas, frente a la simetría mandibular que muestra *Ch. sphyraena*; por otro lado, en cuanto a la variable ángulo de giro del dentario, no encontramos diferencias significativas entre estas especies, y sin embargo, si las hay en el índice  $Mdb \downarrow / o$ , esto se traduce (en función de su alimentación) en que para un mismo ángulo de giro, la orientación de la boca de *Ch. lucius* es más dorsal (dirigida hacia arriba), que la de *Ch. sphyraena*. También se diferencia de forma significativa en la mayor protusibilidad de *Ch. sphyraena*. Esto probablemente es debido al grado de inclinación que posee la apófisis ascendente de la cabeza articular en *Ch. sphyraena* (respecto al plano horizontal del premaxilar), inclinación que no posee *Ch. lucius*.

El otro grupo que se forma respecto a los índices analizados son *Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium*, que se caracterizan por tener mayor apertura bucal que el resto, como consecuencia de poseer una apófisis del dentario más alta y

estrecha (CD/AG, CD/AB, CD/EF), además de poseer el artículo-angular de mayor altura (HI/AG), lo que facilita su apertura bucal (DDAG). Además se caracterizan por presentar una densidad denticular, en ambas mandíbulas, muy superior al resto de las especies analizadas.

El presentar ambas cuerpos pequeños y comprimidos; numerosos, diminutos y apretados dientes, y una amplia apertura bucal, les confiere características que corresponden con un hábitat planctónico (Keast y Webbs 1966; Werner 1977; Werner y Hall 1977); puesto que mientras nadan van succionando y, cuanto mayor apertura tengan, es mayor la posibilidad de tomar el alimento (Matthes 1963; Keast y Webbs 1966). A la vez, al poseer pequeños dientes y branquispinas en rastrillo, actúan como eficaz filtro mecánico (Drenner *et al.*, 1984).

*Ch. ocotlanae* y *Ch. consocium*, aunque muy parecidos en morfología y forma, incluyen una serie de variables distintivas correlacionadas con diferentes modos de vida, niveles de alimentación, o bien, clase de alimento (Keast y Webbs, 1966). A nivel de densidad denticular, en las dos especies son superiores al resto de las otras, pero *Ch. consocium* posee menor densidad que *Ch. ocotlanae*. Otra característica propia de esta última es su asimetría mandibular. Esta peculiaridad, entre otras características morfológicas, va a contribuir a determinar los niveles tróficos en la cadena de la comunidad, el tipo de alimento ingerido (tamaño, localización, evasibilidad...).

El último "grupo" estructural (y por tanto funcional) está formado por una sola especie, *Ch. chapalae*. En cuanto a apertura bucal, se mantiene en una posición intermedia por la apófisis ascendente del dentario (altura, anchura y posición), y la altura del artículo-angular. Respecto a las variables de superficie máxima, ángulo de giro del dentario y el índice  $Mdb \downarrow / o$  se sigue manteniendo en una posición intermedia respecto a los dos grupos estructurales vistos anteriormente. Por el contrario, quien alcanza los valores más elevados en cuanto a la capacidad de protusión es *Ch. chapalae*, debido a que tiene la apófisis ascendente proximal del premaxilar (que forma parte de la cabeza articular del mismo) con mayor inclinación, respecto al eje horizontal del hueso, siendo además una de las apófisis con mayor longitud y menor anchura.

En resumen, *Ch. chapalae* se caracteriza por presentar una boca dorso-terminal de mandíbu-

las simétricas. Sus placas dentadas están constituidas por dientes grandes y fuertes en la fila exterior y, numerosos, desordenados y pequeños en las filas interiores. Su mandíbula superior, en la parte proximal y en segunda fila, presenta tres dientes homodontos. Según Matthes (1963), Keast y Webbs (1966), Werner (1977) y Werner y Hall (1977), por tener la boca en posición dorso-terminal, con una gran diferenciación de dos tipos de dientes y alta protusibilidad, tiene las características necesarias para desenvolverse en habitats superficiales.

### RESUMEN

Se estudia morfológicamente 213 ejemplares del género *Chirostoma*: *Ch. consocium* (61), *Ch. chapalae* (65), *Ch. lucius* (22), *Ch. ocotlanae* (51) y *Ch. sphyraena* (14). Se midieron ocho variables biométricas de la mandíbula inferior, diez de la superior y cinco variables complementarias en cada uno de los ejemplares. Se obtuvo una matriz de índices bucales, y se le aplicaron métodos comparativos (t-Student) y análisis multivariante (análisis de componentes principales y análisis de función discriminante escalonado).

Se obtuvo la separación de las cinco especies, apreciándose valores máximos en *Ch. lucius* y *Ch. sphyraena*, para la superficie máxima bucal. *Ch. consocium* y *Ch. ocotlanae* obtienen valores más elevados para la densidad denticular de ambas mandíbulas y una mayor apertura bucal. *Ch. chapalae*, con una denticulación muy peculiar, posee la máxima protusión.

### REFERENCIAS

- Alexander, R.McN. 1965. Adaptation in the skulls and cranial muscles of South American characinoid fish. *J. Zool.* 305: 169-190.
- Alexander, R.McN. 1967. The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopteygian fish. *J. Zool.* 151: 43-64.
- Dixon, W.J. 1975. BMDP. Biomedical Computers Programs. University of California Press. USA. 791 p.
- Dixon, W.J. 1981. BMDP. Statistical Software. University of California Press. USA. 344 p.
- Drenner, R.W.; J.R. Mummert; F. De Noyelles & D. Kettle. 1984. Selective particle ingestion by a filter-feeding fish and its impact on phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 29: 941-948.
- Dutta, H. M. 1979. Form and function of jaws during feeding: *Ctenopoma acutirostre*, *Anabas testudineus* and *Macropodus opercularis*. *Acta Morphol. Neerl-Scand.* 17: 119-132.
- Gosline, W.A. 1973. Considerations regarding the phylogeny of Cypriniform fishes, with special reference to structures associated with feeding. *Copeia*, 4: 761-76.
- De la Hoz & R. Aldunate. 1985. Mecanismo mandibular en *Cheirodon pisciculus* Girard, 1854 (Ostariophysii; Characidae). *Rev. Chilena Hist. Nat.* 58: 139-155.
- Keast, A. & D. Webbs. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake, Lake Opinicon, Ontario. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 23: 1845-1877.
- Lauder, G.V., Jr. 1982. Patterns of evolution on the feeding mechanism of Actinopterygian fishes. *Amer. Zool.* 22: 275-285.
- Lauder, G.V., Jr. 1983. Functional and morphological bases of trophic specialization in Sunfishes (Teleostei, Centrarchidae). *J. Morph.* 178: 1-21.
- Libosvářsky, J. & Z. Kux. 1982. Multivariate analysis of five morphometric characters in the Genus *Gobio*. *Folia Zool.* 31: 83-92.
- Liem, K.F. 1973. Evolutionary strategies and morphological innovations; Cichlid pharyngeal jaws. *Systm. Zool.* 22: 425-441.
- Liem, K.F. 1980. Adaptative significance of intra and interspecific differences in the feeding repertoires of Cichlid fishes. *Amer. Zool.* 20: 295-314.
- Liem, K.F. & J.W.M. Osse. 1975. Biological Versatility. Evolution and food exploitation in african Cichlid fishes. *Amer. Zool.* 15: 427-454.
- Matthes, H. 1963. A comparative study of the feeding mechanisms of some african Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes). *Bijdr. Dierk.* 33: 1-36.
- Mc Allister, D.E.; R. Murphy & J. Morrison. 1978. The complete minicomputer cataloging and research system for a museum. *Curatui* 21: 63-91.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. Ed. Blume. Madrid. 832 p.
- Van Hasselt, M.J.F.M. 1979. Relationship between movement and structure in the jaw apparatus of some Labridae (Pisces, Perciformes). Tesis Doctoral. University Leiden. The Netherlands.
- Weitzman, S.H. & W.L. 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. *Bull. Museum Comp. Zool.* 150: 339-395.
- Werner, E.E. 197. Species packing and niche complementary in there sunfishes. *Amer. Nat.* 3: 553-578.
- Werner, E.E. & D.J. Hall. 1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). *Ecology.* 58: 869-876.