



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS**



**MORFOLOGÍA Y DESEMPEÑO DEL APARATO
MANDIBULAR DE SEIS ESPECIES DE PECES
ICTIÓFAGOS DEMERSALES, ASOCIADOS A
LOS FONDOS BLANDOS DE LA PLATAFORMA
CONTINENTAL DE NAYARIT-SINALOA.**

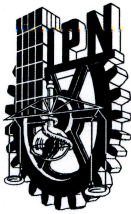
TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS
EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

ROCÍO ANDREA FRANCO MORENO

LA PAZ, B.C.S., ABRIL DE 2011



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 17 del mes de Mayo del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"MORFOLOGÍA Y DESEMPEÑO DEL APARATO MANDIBULAR DE SEIS ESPECIES

DE PECES ICTIÓFAGOS DEMERSALES, ASOCIADOS A LOS FONDOS BLANDOS

DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE NAYARIT - SINALOA"

Presentada por el alumno:

FRANCO

Apellido paterno

MORENO

materno

ROCÍO ANDREA

nombre(s)

Con registro:

A	0	9	0	2	8	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Director(a) de Tesis

DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

DR. DAVID AURIOLLES GAMBOA

DRA. CLAUDIA JANET HERNÁNDEZ CAMACHO

DR. SERGIO FRANCISCO MARTÍNEZ DÍAZ

DR. RENATO PEÑA MARTÍNEZ

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



**IPN
CICIMAR
DIRECCION**



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 23 del mes Mayo del año 2011
el (la) que suscribe BIOL. ROCIO ANDREA FRANCO MORENO alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A090285 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. VÍCTOR HUGO CRUZ ESCALONA

y cede los derechos del trabajo titulado:

"MORFOLOGÍA Y DESEMPEÑO DEL APARATO MANDIBULAR DE SEIS ESPECIES DE PECES ICTIÓFAGOS
DEMERSALES, ASOCIADOS A LOS FONDOS BLANDOS DE LA PLATAFORMA CONTINENTAL DE NAYARIT -
SINALOA"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: andrefra83@gmail.com - vicreshu@gmail.com

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

Rocio A. Franco
BIOL. ROCIO ANDREA FRANCO MORENO
nombre y firma

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	iii
ÍNDICE DE TABLAS	ix
GLOSARIO	xi
RESUMEN	xxvii
ABSTRACT	xxviii
1.INTRODUCCIÓN	1
2.ANTECEDENTES	4
3.HIPÓTESIS	9
4.OBJETIVO GENERAL	10
5.OBJETIVOS ESPECÍFICOS	10
6.METODOLOGÍA	11
6.1.ANÁLISIS TRÓFICOS	13
6.1.1. Tamaño de Muestra	14
6.1.2. Descripción de la Dieta	15
6.2.ANÁLISIS MORFOLÓGICOS	17
6.2.1.Análisis Osteológico	18
6.2.2.Análisis Morfométrico	24
6.3.ANÁLISIS BIOMECÁNICO	34
6.4.ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO	47
7.RESULTADOS	48
7.1.GENERALIDADES	48
7.2.ANÁLISIS TRÓFICOS	50
7.2.1.Descripción de la Dieta	52
7.2.ANÁLISIS MORFOLÓGICO	63
7.2.1.Análisis Osteológico	63
7.2.2.Análisis Morfométrico	64
7.3.ANÁLISIS BIOMECÁNICO	71
7.4.ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO	88
8.DISCUSIÓN	91

9.CONCLUSIONES	107
10.RECOMENDACIONES	108
BIBLIOGRAFÍA	109
APÉNDICE I	127

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio correspondiente a la plataforma continental de Sinaloa y Nayarit, con las correspondientes estaciones de muestreo.	11
Figura 2. Especies seleccionadas de peces ictiófagos.	12
Figura 3. Relación de los tres índices tróficos calculados para el análisis de la dieta. D : presas dominantes; R : presas raras; G : dieta generalista y E : dieta especialista.	16
Figura 4. Unidades funcionales básicas que conforman el cráneo de los peces óseos.	18
Figura 5. Principales estructuras óseas que intervienen durante la captura de presas en peces óseos.	21
Figura 6. Dientes de <i>Synodus evermanni</i> .	21
Figura 7. Dentario de <i>Selene peruviana</i> .	21
Figura 8. Articular de <i>Lutjanus guttatus</i> .	22
Figura 9. Cuadrado de <i>Centropomus robalito</i> .	22
Figura 10. Maxilar de <i>Centropomus robalito</i> .	22
Figura 11. Premaxilar de <i>Lutjanus guttatus</i> .	23
Figura 12. Hiomandibular de <i>Centropomus robalito</i> .	23
Figura 13. Procesos de (a) posición, (b) rotación y (c) escalamiento que son removidos mediante el análisis Procrustes.	25
Figura 14. Deformación de cada punto homólogo con respecto a la media en un espacio físico (placas finas de deformación).	27
Figura 15. Ubicación de la articulación cuadrado-articular, cuya rotación afecta la posición del dentario	29
Figura 16. Puntos homólogos ubicados para describir la forma del cráneo divididos en dos subconjuntos que incluyen: (a) la mandíbula inferior y el neurocráneo y (b) la región opercular y la hiomandíbula.	31

Figura 17. Palanca de tercer orden (a) . Su mecanismo (b) depende de la fuerza aplicada (F_a) y de la distancia existente entre el punto en el que se genera el esfuerzo y las fuerzas aplicadas (F_a ; I: palanca interna) y producidas (F_p ; E: palanca externa), y el punto de apoyo. A partir de esto se genera el desplazamiento (d) correspondiente (Tomado y modificado de: Herrel & Aerts, 2003).	35
Figura 18. Modelo de cuatro barras unidas (<i>four-bar linkage</i>) en el que (a) alrededor de una barra fija giran los tres elementos restantes, generando (b) una transmisión de movimiento (1-2-3-4-5) a lo largo de los elementos.	36
Figura 19. Movimiento de apertura y cierre que resulta del sistema de palanca generado en la mandíbula inferior.	36
Figura 20. Desarrollo del evento alimentario en peces óseos. Inicia con (a) la apertura de la cavidad bucal y continúa con (b) la rotación de la mandíbula inferior.	38
Figura 21. Desarrollo del evento alimentario en peces óseos que continúa con (c) la eversión de la premaxila y finaliza con (d) el cierre.	39
Figura 22. Disposición de los segmentos (a) A2 y (b) A3, de la serie de músculos aductores mandibulares.	41
Figura 23. Ubicación de (a) los principales puntos anatómicos a partir de los cuales se obtuvieron (b) las 12 medidas de longitud.	43
Figura 24. Ciclo de cierre mandibular representado desde la apertura total hasta el cierre, en intervalos de 5 grados de rotación. Se señalan los principales constituyentes de la mandíbula inferior.	45
Figura 25. Número de estómagos con alimento y vacíos analizados por especie.	48
Figura 26. Diversidad media acumulada de presas para cada una de las seis especies.	49
Figura 27. Grado de llenado estomacal de los depredadores y de digestión de las presas, registrados para (a) <i>Centropomus robalito</i> , (b) <i>Selene peruviana</i> , (c) <i>Lutjanus guttatus</i> , (d) <i>Synodus evermanni</i> , (e) <i>Synodus scituliceps</i> y (f) <i>Trichiurus nitens</i> , con sus respectivas horas de captura.	51

Figura 28. Relación de los tres índices tróficos calculados: Numérico (%N), Gravimétrico (%P) y de Frecuencia de Aparición (%FA), para las seis especies de peces ictiófagos. 54

Figura 29. Análisis de Coordenadas Principales basado en la matriz trófica numérica, resaltando en los recuadros las dos agrupaciones de presas generadas y dentro del círculo, especies de peces y crustáceos de menor importancia dentro de la dieta de los peces ictiófagos analizados. 55

Figura 30. Análisis de Coordenadas Principales basado en la matriz trófica gravimétrica, resaltando en los recuadros las dos agrupaciones de presas generadas y dentro del rectángulo amarillo, especies de peces y crustáceos de menor importancia dentro de la dieta de los peces ictiófagos analizados. 56

Figura 31. Análisis de Coordenadas Principales basado en la matriz trófica de frecuencia de aparición, resaltando en los recuadros las dos agrupaciones de presas generadas y dentro del círculo, especies de peces y crustáceos de menor importancia dentro de la dieta de los peces ictiófagos analizados. 56

Figura 32. Interacciones generadas entre los depredadores a partir de la relación de los Análisis de Coordenadas Principales realizados para las tres matrices tróficas, con la dieta de cada especie. **(a)** *Centropomus robalito*, **(b)** *Lutjanus guttatus*, **(c)** *Synodus scituliceps*, **(d)** *Synodus evermanni*, **(e)** *Trichiurus nitens* y **(f)** *Selene peruviana*. 58

Figura 33. Similitud de las dietas tomando como referencia la matriz trófica numérica, donde se muestran las agrupaciones generadas entre: **a)** *Lutjanus guttatus* y **b)** *Centropomus robalito*. **c)** *Synodus scituliceps* y **d)** *Trichiurus nitens* y finalmente **e)** *Synodus evermanni* y **f)** *Selene peruviana*. 61

Figura 34. Modelo conceptual generado a partir de los análisis tróficos, representando las interacciones generadas entre los depredadores. Inicia con *Centropomus robalito* (carcinófago especialista) y *Lutjanus guttatus* (carcinófago-ictiófago especialista) y continúa con *Synodus evermanni* (malacófago-ictiófago generalista) y la agrupación conformada por *Synodus scituliceps* y *Trichiurus nitens* (ictiófagos generalistas), para llegar finalmente a *Selene peruviana* (ictiófago especialista). 62

Figura 35. Placas finas de deformación con sus respectivos vectores de fuerza con respecto a la configuración consenso, obtenidos para el subconjunto 1. Se muestran los ejes de variación con sus respectivas torsiones relativas máximas positivas (TR1 (+) y TR2 (+)) y negativas (TR1 (-) y TR2 (-)), y las formas asociadas a éstas. 66

Figura 36. Placas finas de deformación con sus respectivos vectores de fuerza con respecto a la configuración consenso, obtenidos para el subconjunto 2. Se muestran los ejes de variación con sus respectivas torsiones relativas máximas positivas (TR1 (+) y TR2 (+)) y negativas (TR1 (-) y TR2 (-)), y las formas asociadas a éstas. 68

Figura 37. Relaciones de la morfología del cráneo generadas a partir de la combinación de las variables de forma de los dos subconjuntos, para las seis especies. 69

Figura 38. Palanca de tercer orden generada en la mandíbula inferior de las especies en estudio, con sus respectivos elementos constituyentes; **círculo amarillo:** punto de rotación, **esfera verde:** proceso ascendente del articular, **línea amarilla:** palanca de tercer orden y **línea roja punteada:** músculos aductores mandibulares. **(a)** *L. guttatus*, **(b)** *C. robalito*, **(c)** *S. peruviana*, **(d)** *S. evermanni*, **(e)** *S. scituliceps* y **(f)** *T. nitens*. 72

Figura 39. Visualizaciones de la apertura y cierre mandibular para cada especie, identificando: **A2** y **A3** (músculos aductores mandibulares); las palancas de apertura (**PA**) de A2 (**PA2**) y de A3 (**PA3**); el margen dorsal (**MD**) y ventral (**MV**), la articulación cuadrado-articular (**esfera verde**) y la inserción del ligamento interopérculomandibular (**esfera roja**). 74

Figura 40. Perfiles generados por especie para la fuerza aplicada, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3. 75

Figura 41. Perfiles generados por especie para la fuerza producida, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3. 76

Figura 42. Perfiles generados por especie para la velocidad angular, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3. 77

Figura 43. Perfiles generados por especie para la ventaja mecánica efectiva (VME), diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3. 78

Figura 44. Perfiles generados por especie para el poder de cierre mandibular, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3. 80

Figura 45. Perfiles generados por especie para el trabajo generado en la mandíbula inferior, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3. 81

Figura 46. Perfiles generados por especie para la contracción muscular, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3. 82

Figura 47. Perfiles generados para cada parámetro dinámico, tomando los valores obtenidos para cada especie. 87

Figura 48. Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS), generado a partir de la combinación de las variables osteológicas, morfométricas y biomecánicas calculadas. 90

APÉNDICE I

Figura 1. Esquema general del hueso hiomandibular con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda). 128

Figura 2. Esquema general del hueso premaxilar con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda). **130**

Figura 3. Esquema general del hueso maxilar con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda). **132**

Figura 4. Esquema general del hueso dentario con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda). **134**

Figura 5. Esquema general del hueso articular con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda). **136**

Figura 6. Esquema general del hueso dentario con sus partes constituyentes (parte superior), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (parte inferior). **137**

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Escala de proporción de llenado.	13
Tabla 2. Características empleadas para identificar los distintos grados de digestión de las presas.	13
Tabla 3. Puntos y semi-puntos homólogos ubicados para describir la forma de la región craneal de las seis especies analizadas.	32
Tabla 4. Principales puntos anatómicos requeridos para desarrollar el modelo biomecánico.	43
Tabla 5. Medidas de distancia (cm) y masa muscular (g), obtenidas a partir de la ubicación de los puntos anatómicos principales en la morfología craneal de los individuos.	44
Tabla 6. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado no paramétrico, para las tres matrices tróficas obtenidas.	58
Tabla 7. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado no paramétrico para cada una de las posibles combinaciones entre especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas.	59
Tabla 8. Correlaciones obtenidas para cada combinación de matrices, mediante la realización de pruebas de Mantel.	60
Tabla 9. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado no paramétrico, para cada una de las estructuras óseas evaluadas en las especies en estudio.	64
Tabla 10. Número de individuos fotografiados por especie.	64
Tabla 11. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado para la información morfométrica obtenida	71
Tabla 12. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado para cada una de las posibles combinaciones entre especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas	71
Tabla 13. Resultados de los Análisis de Varianza Multivariados realizados a partir de los valores obtenidos para cada parámetro dinámico, en cada segmento muscular (A2-A3)	83

Tabla 14. Resultados de los Análisis de Varianza obtenidos a partir de los valores del segmento involucrado en cada parámetro dinámico, para todas las especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas **84**

Tabla 15. Resultados del Análisis de Varianza para cada una de las posibles combinaciones entre especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas **85**

APÉNDICE I

Tabla 1. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso hiomandibular de las seis especies, donde **X = promedio; d= desviación estándar y C.V= coeficiente de variación** **138**

Tabla 2. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso premaxilar de las seis especies, donde **X = promedio; d= desviación estándar y C.V= coeficiente de variación** **139**

Tabla 3. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso maxilar de las seis especies, donde **X = promedio; d= desviación estándar y C.V= coeficiente de variación** **140**

Tabla 4. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso dentario de las seis especies, donde **X = promedio; d= desviación estándar y C.V= coeficiente de variación** **141**

Tabla 5. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso articular de las seis especies, donde **X = promedio; d= desviación estándar y C.V= coeficiente de variación** **142**

Tabla 6. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso cuadrado de las seis especies, donde **X = promedio; d= desviación estándar y C.V= coeficiente de variación** **143**

GLOSARIO

A continuación se presentan algunos de los conceptos más relevantes que se incluyen en el presente trabajo con sus respectivas definiciones. Para fines prácticos en la primera parte se enlistarán los términos generales y posteriormente, se mencionarán por separado los referentes al enfoque osteológico, a la aproximación de morfometría geométrica y finalmente los relacionados con los aspectos biomecánicos.

GENERALIDADES

COMPETENCIA: Se produce cuando las poblaciones de dos (o más) especies utilizan de la misma forma un recurso común que se encuentra limitado, interfiriendo entre sí de tal manera que el crecimiento de la población de una (ó algunas) de las especies disminuye (Pianka, 1976). Tilman (1982), define la competencia como el resultado del uso de un único recurso limitado entre dos o más especies, debido a que existe un equilibrio en los requerimientos de cada especie por ese recurso.

DESEMPEÑO: En términos de morfología funcional, se define como el resultado cuantificable de algún rasgo fisiológico o de comportamiento (Wainwright, 1991).

ECOMORFOLOGÍA: Una aproximación para poder entender la forma en que las especies se reparten los recursos se basa en la supuesta relación funcional entre la morfología de las estructuras asociadas a la alimentación y ciertas características del recurso utilizado, como el tamaño de las presas (Wainwright, 1994). La aproximación se fundamenta en la premisa de que algunas adaptaciones morfológicas de los organismos reflejan sus relaciones ecológicas (Van Valkenburgh, 1995).

FORMA: *En cualquier oración que describa un rasgo de un organismo, la forma sería la clase de predicados de composición material y de disposición, forma y apariencia de estos materiales, siempre que estos predicados no hagan mención al ambiente del organismo* (Bock Von Wahlert, 1965).

FUNCIÓN: La función de un rasgo es su acción; desde un punto de vista morfológico, se trata de cómo trabaja la estructura (Linde-Medina, 2006).

En cualquier oración que describa un rasgo de un organismo, sus funciones serían la clase de predicados que incluyen todas las propiedades físicas y químicas que emergen de su forma (es decir, del material y su disposición) incluyendo todas las propiedades que emergen del incremento en la organización, siempre que estos predicados no hagan mención al medio ambiente del organismo (Bock & Von Wahlert, 1965); esta palabra hace referencia a las propiedades emergentes de la forma de un rasgo, mientras que el uso que hace un organismo de las facultades que ofrece un rasgo se denominaría “papel biológico” o “función biológica” (Linde-Medina, 2006).

GREMIO TRÓFICO: Agrupaciones de especies que se generan únicamente bajo el criterio de presentar semejanzas en los recursos explotados dentro de un complejo competitivo, las cuales son generalmente identificadas *a priori* con base en estas similitudes (Root, 1973).

MORFOGÉNESIS: En biología, constituye el proceso por el cual se desarrollan órganos y estructuras diferenciadas, a partir de aquellas indiferenciadas (RAE, 2005).

MORFOLOGÍA: Es la rama de la biología que estudia la forma de los seres orgánicos y de las modificaciones o transformaciones que experimenta (RAE, 2005).

MORFOLOGÍA FUNCIONAL: Constituye el estudio de la relación entre la forma de las estructuras de un organismo y sus funciones (Alexander, 1967); dentro de los rasgos fenotípicos, se conforma el complejo forma-función (Linde-Medina, 2006). *En el mundo real que todos estudiamos -los organismos vivos- forma y función nunca se separan. La forma no existe de otra manera que no sea como resultado de la función. La forma no existe sin la función, y la función no existe sin una causa formal y un contexto ... Nuestra mente toma la forma y la función de manera independiente como un ejercicio de análisis: en nuestro mundo*

reduccionista, desarmamos las cosas para entender cómo funcionan” (Wainwright, 1988).

MORFOMETRÍA: Básicamente consiste en la medición de la forma de los organismos o de sus partes constituyentes. El estudio de la forma desde el punto de vista morfométrico, examina las tendencias centrales, la variación, las diferencias entre grupos y las asociaciones de esta forma con relación a grupos extrínsecos; tradicionalmente, se involucran medidas ó relaciones de distancia y ángulos. Sin embargo, este tipo de análisis generalmente no captura la disposición espacial completa de los puntos anatómicos en los que están basadas las medidas; a medida que se incluyen más puntos de referencia en los análisis, el número mínimo de distancias necesario para fijar las posiciones relativas de estos puntos aumenta, hasta volverse poco práctico (Slice, 2007).

NICHO: Término utilizado por Grinnell (1917), para designar una unidad de distribución dentro de un contexto espacial; sin embargo, Elton (1927) considera el nicho ecológico como la función y la posición de un organismo dentro de la comunidad.

El nicho de un organismo también ha sido definido como el conjunto de interacciones existentes entre sus rasgos y las fuerzas selectivas del medio ambiente (Linde-Medina, 2006). *El nicho de un organismo es definido como la suma de todos sus “synergs” (Bock & Von Wahlert, 1965).*

“synerg”: es el vínculo entre el organismo y su “umwelt”, formado por una fuerza selectiva del “umwelt” y el papel biológico de una “facultad” (Bock & Von Wahlert, 1965).

“umwelt”: constituye el hábitat específico de un organismo, y es definido como el conjunto de factores ambientales, biológicos y abióticos, que en un momento dado están interactuando con este (Linde-Medina, 2006).

“facultad”: *en cualquier oración que describa un rasgo biológico de un organismo, sus facultades serían aquella clase de predicados que incluyen una combinación de forma (composición material y disposición) y una función (propiedades físico-químicas) del rasgo, siempre que estos predicados no hagan mención al medio ambiente del organismo* (Bock & Von Wahlert, 1965).

RASGO: Constituye cualquier parte o característica del organismo, bien sea morfológica, fisiológica, comportamental, bioquímica, etc. Para el presente trabajo, se tienen en cuenta los rasgos morfológicos (estructuras), los comportamentales (tipo de reacciones que muestra el organismos frente a diferentes estímulos) y algunos fisiológicos (variables que caracterizan los procesos fisiológicos) (Linde-Medina, 2006). Un rasgo, también se puede definir como *cualquier parte o atributo de un organismo que figura como sujeto en una oración que describa a este organismo* (Bock & Von Wahlert, 1965).

OSTEOLOGÍA

ARTICULAR: Hueso par ubicado a cada costado de la mandíbula inferior, estructurado por una pieza en la que sobresalen tres apófisis principales, cada una dirigida hacia uno de los ángulos de un triángulo imaginario. El ángulo anterior se extiende en forma de rama triangular alargada que finaliza en punta roma, generalmente (Mejía – Mojica, 2007).

BRANQUIOCRÁNEO: Una de las dos unidades funcionales que constituyen el cráneo de los peces óseos, y se encuentra conformado por los componentes de las regiones hioidea, branquial, opercular y mandibular (Cervigón, 1980).

CÓNDILO: Prominencia redondeada en la extremidad de un hueso, que encaja en el hueco o cavidad glenoidea de otro hueso formando una articulación.

CORONOMECKELIANO: Fragmento cartilaginoso que se inserta en un surco amplio que recorre la cara interna del hueso articular.

CRESTA: Protuberancia, borde o elevación estrecha, alargada y de altura variable de un hueso.

CUADRADO: Hueso par ubicado por detrás de la mandíbula inferior, formando parte de la articulación que permite el movimiento de esta junto con el articular. Es de forma triangular, laminar y con el borde ventral de mayor grosor (Mejía-Mojica, 2007).

DENTARIO: Hueso par que conforma la mayor parte de la mandíbula inferior, con los bordes dorsales presentando una serie de dientes. Está formado por dos ramas posteriores alargadas, relativamente paralelas la una a la otra dorsal y ventralmente (Mejía – Mojica, 2007).

DIENTES CANINIFORMES: Dientes afilados ubicados a lo largo de las mandíbulas, que sirven para cortar o desgarrar los alimentos.

DIENTES VILIFORMES: Dientes cuya forma simula vellosidades.

ESCOTADURA: Corte o hueco a manera de invaginación sobre una superficie (Barrera-García, 2006).

FOSA: Depresión que existe en la superficie de algunos huesos (Barrera-García, 2006).

HIOMANDIBULAR: Hueso par, ubicado a cada costado de la caja craneal constituyendo el elemento más importante en la articulación del neurocráneo con el complejo mandibular. Generalmente es alargado, plano lateralmente y dispuesto en posición vertical (Mejía-Mojica, 2007).

INTEROPERCULAR: Hueso par semejante a un triángulo rectángulo, con el ángulo recto en la parte posteroventral y el ápice en el lado anterior; por su cara externa descansa el preopercular y por la interna se comunica con el subopercular.

LÁMINA: En los huesos, constituye la parte delgada y plana.

MAXILAR: Hueso par ubicado en la porción dorsal de la apertura bucal, encima del premaxilar y debajo de la fosa nasal; constituye una estructura alargada y plana que se dobla en su último tercio dorsal formando una “L” invertida (Mejía – Mojica, 2007).

METAPTERIGOIDES: Hueso par ubicado a cada costado de la cavidad bucal, por detrás del hiomandibular con el cual se articula. Es una estructura laminar, alargada dorsoventralmente y de forma rectangular (Mejía-Mojica, 2007).

NEUROCRÁNEO: Una de las dos unidades funcionales que constituyen el cráneo de los peces óseos, y se encuentra conformado por la caja craneana y los elementos relacionados con las cápsulas sensoriales (Bond, 1996).

OPERCULAR: Hueso par que constituye la estructura más grande de la serie opercular; es laminar o delgado de forma casi cuadrangular. Se une al hiomandibular por medio de un cóndilo que presenta en la superficie anterodorsal.

PLACA GULAR: En Osteichthyes, constituye una placa ósea que se extiende desde la cubierta branquial, abarcando parte de la mandíbula inferior (Allaby, 1999).

PREMAXILAR: Hueso par alargado y delgado que hace parte del branquiocráneo, cuya parte media sufre una torsión de 180° formando una figura en “L” con ambas ramas aproximadamente de la misma longitud. Una de éstas se encuentra dispuesta en sentido anterodorsal y rostralmente; la otra, hacia los costados del cráneo (Mejía – Mojica, 2007).

PREOPERCULAR: Hueso par que presenta un proceso grueso en forma de “L” invertida, con el brazo vertical largo y el horizontal corto, de los cuales se desprenden láminas en dirección posterior e inferior, que permiten la comunicación con el opérculo y el interopérculo, respectivamente.

PROCESO: En los huesos, es la prolongación o parte que sobresale del resto (Barrera-García, 2006). Para el caso, se menciona el proceso ascendente del hueso articular y el proceso nasal del hueso premaxilar.

PROLONGACIÓN: En los huesos, constituye la extensión del proceso (Barrera-García, 2006).

RETROARTICULAR: Hueso pequeño de origen dérmico, que se encuentra unido al articular (Deli-Antoni *et al.*, 2008) y que representa el cóndilo que se une a la apófisis anterior del hueso cuadrado (Mejía-Mojica, 2007).

REGIÓN HIOIDEA: Una de las regiones que compone el branquiocráneo, y que se encuentra conformada por los huesos hiomandibular, simpléctico y cuadrado (Mejía_Mojica, 2007).

REGIÓN MANDIBULAR: Una de las regiones que compone el branquiocráneo, y que se encuentra conformada por los huesos dentario, maxilar, premaxilar y articular.

REGIÓN OPERCULAR: Una de las regiones que compone el branquiocráneo, y que se encuentra conformada por los huesos opercular, interopercular, preopercular y subopercular.

SUPRAMAXILAR: Hueso perteneciente a la mandíbula superior y que se encuentra conectado con el maxilar. Para el presente trabajo, registrado solamente para el género *Synodus*.

MORFOMETRÍA

ANÁLISIS DE PROCRUSTES: Constituye el análisis de las coordenadas de la forma a partir de la superimposición de cada punto homólogo con su correspondiente, basado en la estimación de los mínimos cuadrados de la posición, rotación y escala que permiten alinear los grupos de puntos homólogos por parejas de especímenes (Slice, 2007).

ANÁLISIS PROCRUSTES GENERALIZADO: Constituye el análisis de las coordenadas de la forma a partir de la superimposición de cada punto homólogo con su correspondiente, basado en la estimación de los mínimos cuadrados de la posición, rotación y escala que permiten alinear los grupos de puntos homólogos para más de dos especímenes (Slice, 2007).

CENTROIDE: Constituye el centro de gravedad de un espécimen, de acuerdo a la configuración de puntos homólogos propuesta (Slice *et al.*, 1998). No responde a propiedades físicas del material sino a la forma y por esto no cambia a través del análisis (Zelditch *et al.*, 2004).

CONFIGURACIÓN CONSENSO: Grupo de puntos homólogos que representan la tendencia central de una muestra para el proceso de superimposición (Slice *et al.*, 1998).

DISTANCIAS PROCRUSTES: Corresponden a la raíz cuadrada de la suma de las diferencias al cuadrado, entre las posiciones de los puntos homólogos de dos configuraciones superimpuestas, al tamaño del centroide.

ENERGÍA DE TORSIÓN: Energía necesaria para ajustar una placa delgada recta a su nueva forma. Medida de la cantidad de diferencia en la forma, basada en la metáfora de las placas finas de deformación; así, la energía de torsión corresponde a la cantidad de energía necesaria para ajustar una placa de metal infinitamente delgada, a una amplitud dada entre los puntos escogidos. Los eigen valores de la matriz de energía de torsión, representan la cantidad de energía de deformación a lo largo de una única torsión principal; así, torsiones principales con eigen valores grandes representan más componentes de deformación, que torsiones principales con eigen valores pequeños (Zelditch *et al.*, 2004).

ESCALA: Uno de los efectos removidos por medio del análisis Procrustes. El efecto del tamaño de los objetos se remueve escalando los puntos a un tamaño del centroide igual a uno (Rohlf & Slice, 1990).

FORMA: Se define como *toda la información geométrica resultante, una vez los efectos de posición, escala y rotación han sido removidos de un objeto* (Kendall, 1989).

HOMOLOGÍA: Equivalencia o semejanza entre atributos que son derivados y que comparten dos o más especies; éstos pueden o no haberse modificado y tienen un ancestro común. El criterio de homología es la consideración primordial a la hora de seleccionar los puntos homólogos, ya que su ubicación solo toma sentido si realmente se presenta una correspondencia y ésta presenta un significado biológico (Zelditch *et al.*, 2004).

LÍNEA BASE: Constituye uno de los métodos planteados para eliminar los efectos de la posición, rotación y escala de los objetos al realizar análisis morfométricos. En éste, se convierten las coordenadas de forma en un conjunto exhaustivo de distancias o ángulos entre puntos homólogos, y el registro de los especímenes se lleva a cabo con respecto a una distancia o ángulo común, estandarizando de esta forma los conjuntos de coordenadas para la posición, rotación y escala (Slice, 2007).

MORFOLOGÍA LIBRE DE ROTACIÓN: Es la morfología obtenida, una vez el efecto de rotación del ángulo de articulación es removido de los análisis (Adams, 1999). El procedimiento se puede llevar a cabo de tres formas:

Método del Ángulo Fijo: En este método, se estandarizan todos los especímenes a un mismo ángulo de articulación. Las coordenadas de los puntos homólogos de los son registradas y se calcula el ángulo de articulación para cada espécimen, el cual es definido como el ángulo entre el punto de articulación y el centroide de cada uno. El conjunto de puntos homólogos se rota de manera que el ángulo de articulación tenga un valor fijo para todos; entonces, se hace el procedimiento de superimposición y visualización (Adams, 1999).

Método de Proyección Ortogonal: En este, se hace una estimación directa de la distorsión debida a los efectos del movimiento de la articulación, la cual es removida posteriormente de los datos; este procedimiento se realiza empleando proyecciones ortogonales, en el que se genera un espacio complementario al vector de tamaño y los especímenes son proyectados en este

espacio. El vector de tamaño entonces, se mantiene constante con respecto a la variación en las variables resultantes (Adams, 1999).

Método de Subconjuntos Independientes: En este los puntos homólogos se separan en dos subconjuntos, cada uno incluyendo el punto de articulación. Para cada subconjunto se hace el proceso de superimposición y visualización y la forma general de cada espécimen se determina por la combinación de los dos grupos de variables de forma, y una variable adicional que es la proporción del tamaño entre los dos subconjuntos (empleando el tamaño del centroide) (Adams, 1999).

MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA: Son métodos morfométricos, basados en las coordenadas Cartesianas de los puntos homólogos, que retienen toda la información geométrica de la forma a lo largo de los análisis (Slice, 2007).

PLACAS FINAS DE DEFORMACIÓN: Son herramientas de visualización, que se basan en la interpolación de las diferencias existentes entre la ubicación de un conjunto de puntos homólogos con respecto a sus equivalentes (Slice, 2007).

POSICIÓN: Uno de los efectos removidos a través del análisis Procrustes. Se desplaza el centroide del objeto al origen del plano de coordenadas (0, 0) y las posiciones relativas de los puntos siguen siendo las mismas, aunque varíen sus coordenadas (Rohlf & Slice, 1990).

PUNTOS HOMÓLOGOS: Constituyen marcas específicas ubicados sobre una forma biológica de acuerdo a una escala (Slice *et al.*, 1998); teniendo en cuenta el criterio de homología en el que se desarrollan, son biológicamente definibles y comparables entre especímenes. Se consideran tres tipos principales de puntos, que corresponden a tres formas de abordar las explicaciones epigenéticas (Bookstein, 1991) que son en principio, el objeto de estas mediciones:

Tipo I: Yuxtaposición de tejidos. Se incluyen puntos tradicionales en los que la homología se basa en una significación biológica (anatómica) robusta (suturas e inserciones de diferentes estructuras, entre otros) (Bookstein, 1991). Aunque su ubicación está limitada a los bordes de los componentes estructurales de la forma o a regiones definidas en donde se yuxtaponen diferentes tejidos, no se encuentra determinada por las características del contorno general (MacLeod, 2001).

Tipo II: Máxima curvatura u otros procesos morfogenéticos locales. En estos se incluyen los ápices de las protuberancias y los valles de las invaginaciones. También se encuentran incluidas las cúspides de los dientes y los ápices de procesos óseos donde se presenta adherencia muscular (Bookstein, 1991).

Tipo III: Puntos extremos. Incluyen puntos que caracterizan una región del diseño corporal, y que pueden incluir información de un número finito de regiones separadas (centroides, puntos extremos de un diámetro, intersecciones en segmentos encontrados entre puntos homólogos del tipo I). Aunque son considerados “deficientes” debido a que no presentan todas las coordenadas y no es común incluirlos en los análisis, su desplazamiento es significativo principalmente cuando se encuentran en segmentos o áreas de la estructura, cuyos límites están definidos por puntos homólogos del tipo I (Bookstein, 1991). Debido a que la naturaleza de los puntos de este tipo es tan variable y depende de una variedad muy amplia de condiciones, Bookstein, 1997 los re-denomina como semi-puntos homólogos (MacLeod, 2001).

ROTACIÓN: Uno de los efectos removidos por medio del análisis Procrustes, en el que se alinean los puntos bajo el criterio de mínimos cuadrados eliminando el movimiento del objeto alrededor de un eje. La ubicación relativa de los puntos es constante, aunque las coordenadas varían (Rohlf & Slice, 1990).

TAMAÑO DEL CENTROIDE: Se calcula como la raíz cuadrada de las sumas de las distancias al cuadrado, de un grupo de puntos homólogos a su centroide (Slice

et al., 1998). Constituye una medida de tamaño empleada para escalar una configuración de puntos homólogos.

TORSIONES PARCIALES: Constituyen proyecciones de las torsiones principales (Slice *et al.*, 1998) en un plano X-Y de los datos (Zelditch *et al.*, 2004); la diferencia de cada punto homólogo de un espécimen con respecto a su equivalente en la forma promedio, se denomina torsión parcial. Estas constituyen vectores ubicados en un plano de coordenadas que está constituido por ejes ortogonales de forma, y que representan todas las posibles deformaciones que pueden ocurrir tomando como referencia a la forma promedio.

TORSIONES PRINCIPALES: Constituyen los eigen vectores de la matriz de energía de torsión ubicados en un plano de coordenadas X-Y, que está constituido por ejes ortogonales de forma, que representan todas las posibles deformaciones que pueden ocurrir tomando como referencia a la configuración consenso. Las torsiones principales están ordenadas de menor a mayor energía de torsión (menor a mayor eigen valor), que corresponden de la menor a la mayor deformación localizada en el espacio (Zelditch *et al.*, 2004).

TORSIONES RELATIVAS: Corresponden a los componentes principales de los valores de las torsiones parciales, algunas veces ponderados para hacer énfasis en aquellos componentes en los que se presenta menor o mayor energía de torsión. Para efectos prácticos, las torsiones relativas se refieren al análisis de componentes principales de la distribución de la forma, en términos de las distancias Procrustes (Zelditch *et al.*, 2004).

VARIABLES DE FORMA: Variables geométricas que no varían de acuerdo a la posición, rotación o tamaño del espécimen. Las coordenadas superimpuestas de puntos homólogos correspondientes, son variables de forma (Slice, 2007).

BIOMECÁNICA

ACELERACIÓN: Magnitud vectorial que expresa el incremento de la velocidad en una unidad de tiempo.

BIOMECÁNICA: Es la disciplina que estudia la aplicación de las leyes de la mecánica a las estructuras y los órganos de los seres vivos (RAE, 2005). Tiene por objeto analizar las estructuras de carácter mecánico basándose en la mecánica, la ingeniería, la anatomía y la fisiología entre otras. A través de esta, se realiza una descripción precisa del movimiento de los sistemas que componen a los organismos vivos y se analizan las causas del mismo.

CICLO DE CIERRE MANDIBULAR: Comprende desde la apertura total hasta el cierre del aparato bucal, una vez que el organismo ha capturado una presa. Se determina a través de los grados de rotación de la mandíbula inferior, que van desde los 30° cuando la apertura bucal es total hasta los 0° cuando se ha capturado la presa. Para el presente trabajo, se toma en intervalos de cinco grados.

CINEMÁTICA: Corresponde a la rama de la mecánica clásica, que estudia las leyes del movimiento de los cuerpos sin tener en cuenta las causas que lo producen, limitándose esencialmente al estudio de la trayectoria en función del tiempo.

CONTRACCIÓN MUSCULAR: Es el proceso fisiológico en el que los músculos desarrollan tensión y se contraen o se expanden; se produce al recibir un estímulo nervioso y permite realizar una función, ya sea dinámica o estática.

EFICIENCIA: Capacidad para lograr un fin empleando los mejores medios posibles (RAE, 2005). Para el caso, corresponde a las modificaciones del aparato mandibular de las especies que permiten generar la captura de las presas.

ESFUERZO: Es el resultado de la división entre una fuerza y el área en la que se aplica (Departamento de Ingeniería Mecánica y Metalúrgica-Pontificia Universidad Católica de Chile, 1999).

FRICCIÓN: Constituye el roce de dos cuerpos en contacto (RAE, 2005). Fuerza resistente que actúa sobre un cuerpo, que impide o retarda el deslizamiento de este con respecto a otro o sobre la superficie con la que está en contacto.

FUERZA: Constituye la magnitud física que mide la intensidad del intercambio de momento lineal entre dos partículas o sistemas de partículas. Es todo agente capaz de modificar la cantidad de movimiento o la forma de los cuerpos materiales.

FUERZA APLICADA: Para el presente trabajo, se toma como la fuerza ejercida por la palanca que se presenta en la mandíbula inferior, generando el movimiento de cierre de la mandíbula al capturar la presa.

FUERZA PRODUCIDA: Para el presente trabajo, se toma como la fuerza resultante a partir movimiento generado por la palanca que se presenta en la mandíbula inferior.

MODELO DE CUATRO BARRAS UNIDAS (*Four-bar linkage*): Este modelo consta de cuatro cuerpos rígidos (barras), que se encuentran unidos formando un circuito cerrado. En el aparato mandibular de los peces, opera este modelo en el que hay un enlace (*link*) de entrada, en el cual se induce el movimiento y un enlace (*link*) de salida, a través del cual este movimiento pasa a la barra de acoplamiento y es transmitido hacia todo el sistema, hasta generar un movimiento resultante. Todos los elementos giran alrededor de una barra fija.

MÚSCULOS ADUCTORES: Constituyen músculos que producen la aducción o aproximación de una extremidad del cuerpo, respecto a su plano medio (RAE, 2005).

PALANCA: Se define como una barra rígida que puede girar libremente alrededor de un punto de apoyo, por la acción de dos fuerzas: la resistencia y la potencia. Cuando más cerca de la carga esté el punto de apoyo, menor será la fuerza que se necesitará para mover la carga.

Fulcro: Punto de apoyo alrededor del cual gira la palanca.

Potencia: Fuerza que se aplica. El punto de aplicación de la potencia es donde se aplica la fuerza para mover la carga; por su parte, la distancia desde el punto de apoyo a la recta de acción de la potencia es el brazo de potencia.

Resistencia: Fuerza que se requiere vencer. El punto de aplicación de la resistencia es el lugar donde se ubica la carga a mover; la distancia desde el punto de apoyo a la recta de acción de la resistencia es el brazo de resistencia.

Palanca de primer orden: Son aquellas en las que el punto de apoyo (fulcro) está ubicado entre el punto de aplicación de la fuerza (potencia) y el punto de aplicación del peso que se quiere mover (resistencia).

Palanca de segundo orden: Son aquellas en las que el peso (resistencia) se encuentra entre el punto de apoyo (fulcro) y el punto de aplicación de la fuerza (potencia).

Palanca de tercer orden: Son aquellas que se producen cuando el punto de aplicación de la fuerza (potencia) se encuentra entre el peso (resistencia) y el punto de apoyo (fulcro). Esta, es la encontrada en la mandíbula inferior de los peces óseos.

PODER: Es una medida producto de la fuerza producida por la velocidad.

TENDÓN: Constituye un haz de fibras conjuntivas que une los músculos a los huesos (RAE, 2005).

TRABAJO: Para el presente estudio, se considera como el producto entre la fuerza aplicada por la cantidad (distancia) de contracción del músculo, en el punto en que este se inserta en la mandíbula (Westneat, 2006).

VELOCIDAD: Constituye la relación entre la distancia recorrida y el tiempo empleado en recorrerla (RAE, 2005).

VELOCIDAD ANGULAR: Constituye la relación entre los grados de rotación del ángulo mandibular y el tiempo empleado en estas rotaciones (Westneat, 2006).

VENTAJA MECÁNICA EFECTIVA: Constituye una medida de la cantidad de fuerza efectiva por unidad de fuerza muscular (Biewener, 1989). Se puede calcular como la proporción entre la fuerza producida y la fuerza aplicada ó como el ángulo de inserción muscular en la mandíbula inferior por la ventaja mecánica de la palanca (Westneat, 2006).

RESUMEN

La morfología funcional permite evaluar la asociación entre la forma y la función de los organismos, relacionando la variación anatómica de diferentes estructuras con funciones específicas que se vinculan con la ecología de las especies. En este trabajo se determinó cómo se relacionan los hábitos de alimentación con la morfología craneal, la mecánica mandibular y el comportamiento alimentario de seis especies de peces ictiófagos demersales (*Centropomus robalito*, *Lutjanus guttatus*, *Selene peruviana*, *Synodus evermanni*, *Synodus scituliceps* y *Trichiurus nitens*) asociados a fondos blandos. A partir de los análisis tróficos se determinó que entre las especies se genera un gradiente trófico, que va de los organismos con menor ictiofagia hasta aquellos considerados ictiófagos estrictos. Éste inició con *C. robalito* y *L. guttatus* que en su mayoría consumieron crustáceos; después *S. evermanni*, *S. scituliceps* y *T. nitens* conformaron un conjunto que consumió en preferencia diferentes grupos de peces y finalmente *S. peruviana* que consumió exclusivamente engraulidos. En el análisis morfológico se confirmaron estas asociaciones y se determinó que la forma del cráneo de *S. peruviana* es la que presenta mayores diferenciaciones. El análisis biomecánico mostró que existen variaciones en el desempeño de la mordida (fuerza, velocidad y eficiencia) y que la morfología mandibular permite determinar estas variaciones. Los peces se diferencian cuando son clasificados de acuerdo a las características (evasión o dureza) de sus presas principales. Las especies modulan su desempeño al cambiar las estrategias durante la mordida, maximizando la fuerza cuando se alimentan de presas duras y poco evasivas (*C. robalito* y *L. guttatus*) y minimizándola cuando se alimentan de presas evasivas, para lo que su velocidad y eficiencia aumentan (*S. peruviana*). En algunos casos (*S. evermanni*, *T. nitens*) la fuerza y la velocidad se encuentran compensadas. Teniendo en cuenta todos los análisis se puede determinar que si bien a partir de la morfología se establecen algunas características del desempeño de los organismos, la compensación existente entre el mecanismo de alimentación y los patrones de locomoción además de la variación en el comportamiento, juegan un papel fundamental en la modulación del desempeño.

ABSTRACT

Functional Morphology allows the evaluation of associations between form and function, relating the anatomical variation of different structures with specific functions which are linked to species ecology. In this study the relation between feeding habits, cranial morphology, jaw mechanics and feeding behavior of six demersal piscivorous fishes (*Centropomus robalito*, *Lutjanus guttatus*, *Selene peruviana*, *Synodus evermanni*, *Synodus scituliceps* y *Trichiurus nitens*) was determined. Results from diet quantification and trophic analyses suggest the conformation of trophic gradient between species, from lowest ichthyophagous organisms to those considered as specialist. The gradient began with *C. robalito* and *L. guttatus* that feed mainly on crustaceans; *S. evermanni*, *S. scituliceps* and *T. nitens* formed an association with a preferential feeding on different fish groups and finally *S. peruviana* eating engraulids exclusively. Morphological analyses confirmed those associations and show that cranial shape of *S. peruviana* presents greater differences against other species.

Biomechanical analyses show variations in bite performance (force, velocity and efficiency) demonstrating that jaw morphology allows determine those variations and suggest fishes are differentiated on these features, when they are classified according to characteristics (evasion, hardness) of their most important preys. Species modulate its performance changing their bite strategies, maximizing force when they feed on hard and low evasive preys (*C. robalito* and *L. guttatus*) and minimizing it when they feed on high evasive preys, so their velocity and efficiency increased (*S. peruviana*). In some cases (*S. evermanni* and *T. nitens*) force and velocity are compensated. We could determine that despite through morphology some performance characteristics are established, the compensation between feeding mechanism and locomotion patterns besides behavior's variation, play an important role in performance modulation.

1. INTRODUCCIÓN

La variabilidad fenotípica que se presenta entre individuos y especies, está relacionada directamente con diferencias en su ecología, y el análisis de esta relación (variación morfológica - ecología), permite comprender la naturaleza de la amplia diversidad de organismos existente. Así, se infiere que las diferencias morfológicas determinan estrategias ecológicas, dentro de las cuales se encuentra la forma de aprovechar los recursos alimenticios (Wainwright, 1994). Gran cantidad de factores determinan los patrones de consumo de las presas por parte de los depredadores, siendo dos los más importantes: la disponibilidad de las presas (presencia-ausencia en el ambiente) y la eficiencia del depredador, ya que solamente las presas que son localizadas, capturadas, trasladadas y digeridas pueden ser incluidas dentro de la dieta.

Estos dos factores interactúan determinando el tipo de alimento que consume el depredador. El primero se encuentra modulado por los factores ambientales y el segundo que es de mayor relevancia para el presente estudio, por las propiedades intrínsecas de los depredadores que son producto del diseño del sistema alimentario de cada organismo (Wainwright, 1994). Por lo anterior, es importante conocer no solamente la dieta de las especies coexistentes, sino también considerar otros aspectos de la ecología trófica que se relacionan con la morfología, habilidad y desempeño de las especies al momento de capturar ciertos tipos de presas (Labropoulou *et al.*, 1997), teniendo en cuenta que la variación en la forma corporal puede reflejar diferencias ecológicas y de comportamiento.

Con 35,000 especies diferentes y aproximadamente 450 millones de años de aparición, los peces representan poco más de la mitad de todas las especies de vertebrados actuales. Constituyen uno de los grupos más diversos en términos morfológicos que ocupa una amplia variedad de nichos ecológicos y que consume gran cantidad de recursos, lo cual se refleja en formas de alimentación muy variadas

(Motta *et al.*, 1995). Los procesos biológicos fundamentales subyacentes tales como la adaptación a factores locales, el desarrollo ontogénico y la diversificación evolutiva que son compartidos por todos los organismos vivos, generan diferencias en la forma general ó en partes específicas de los mismos, produciendo roles diferentes y varios tipos de respuesta ante una misma presión selectiva, lo que finalmente deriva en diferencias en los procesos de crecimiento y morfogénesis (Zelditch *et al.*, 2004).

Por lo anterior es importante conocer las relaciones entre las características anatómicas que influyen en el desempeño de especies asociadas, como un punto de referencia para comprender la variación del rol ecológico de las mismas; las diferencias en la morfología pueden reflejar plasticidad ante la temperatura (Loy *et al.*, 1996), salinidad (Rohlf *et al.*, 1996), estructura del hábitat, dieta (Wainwright *et al.*, 1991; Wimberger & De Queiroz, 1992; Robinson *et al.*, 1996; Day & McPhail, 1996), disponibilidad de alimento y repartición de los recursos entre las especies, expresada como la variación en las características tróficas (Ricklefs & Miles, 1994).

La variación en las estructuras que intervienen en la alimentación, también puede reflejar diferencias en la forma de capturar las presas y en factores ecológicos indirectos que afectan estas características como la competencia (Hulsey *et al.*, 2005), depredación (Ruehl & Dewitt, 2005) y condiciones ambientales (Robinson *et al.*, 1996; Ruehl & Dewitt, 2005). Las condiciones que afectan la morfología alimentaria, también pueden afectar rasgos no tróficos a través de efectos correlacionados con otros componentes morfológicos como la forma del cuerpo. En este sentido, un objetivo común en el análisis de la ecología trófica, es predecir la composición de la dieta de los individuos, teniendo en cuenta que los depredadores pueden consumir indistintamente la presa que se encuentre en mayor abundancia a su alrededor o pueden alimentarse selectivamente de presas específicas (Scharf *et al.*, 2000). Las diferencias de forma entre especies, reflejan una variabilidad en los patrones de utilización de los recursos (Collar & Wainwright, 2006) pero así mismo organismos diferentes tienden bajo presiones ambientales equivalentes, a desarrollar en su evolución características semejantes que les permiten explotar recursos similares generándose así, lo que conocemos como gremios alimentarios.

Los peces siendo un grupo tan extenso y uno de los más diversos en términos morfológicos entre los vertebrados, han sido agrupados en asociaciones tróficas generales; sin embargo la disposición y estructura de estos organismos dentro de cada asociación han sido escasamente estudiadas y por ende, se desconoce cómo especies con morfologías corporales diferentes hacen uso de un mismo recurso dentro de un ensamblaje de este tipo; particularmente en las comunidades de peces óseos asociadas a fondos blandos. Teniendo en cuenta lo anterior y que la diversificación de la función alimentaria está directamente relacionada con modificaciones estructurales que definen el mecanismo por el cual los individuos capturan a sus presas, en este trabajo se determinó la morfología y el desempeño del aparato mandibular de seis especies de peces ictiófagos asociados a fondos blandos, identificando las características morfológicas y la variación funcional, que permite a estos organismos explotar un mismo recurso.

2. ANTECEDENTES

La diversidad de formas de alimentación que exhiben los organismos en general, representa un campo amplio de estudio sobre las relaciones entre la forma y su papel ecológico. Sin embargo, para entender estas características se debe conocer la dieta y los hábitos alimentarios de las especies y a partir de esto, asociar el consumo de diferentes recursos con la forma y el desempeño de los sistemas involucrados en la alimentación. Dentro del estudio de hábitos alimentarios y las relaciones depredador-presa se destacan autores como Pinkas *et al.*, (1971), quienes desarrollaron el Índice de Importancia Relativa como una manera de ponderar la importancia de las presas dentro del contenido estomacal, debido a que las mediciones de número, volumen y frecuencia de aparición empleadas tradicionalmente en este tipo de análisis, subestimaban la importancia real de una presa dentro del contenido si se consideraba cada una por separado; organismos pequeños que generalmente son muy numerosos, solapan la importancia de aquellos que se encuentran en menor cantidad pero que son de mayor tamaño. Así mismo, las tasas diferenciales de digestión generadas por el tamaño y la consistencia de las presas distorsionan las mediciones volumétricas y los cálculos de la frecuencia de aparición son sensibles a los errores de muestreo.

Hyslop (1980) hizo una revisión acerca de la utilidad de los métodos empleados para el análisis de contenidos estomacales en peces y además de discutir sus posibles dificultades, enfatizó en la importancia de estos análisis para determinar la composición de la dieta, la estrategia alimentaria, la posición trófica y el flujo de energía entre el depredador y la presa. Ross (1986) propone emplear la información obtenida de los contenidos estomacales para evaluar cómo se lleva a cabo la repartición de los recursos. Labropoulou *et al.* (1997) destacaron la importancia de la morfología y habilidad de las especies para capturar ciertos tipos de presas y Cortés, 1997;1999, maximizó la información derivada del análisis de contenidos estomacales relacionando los tres índices tróficos principales (Índice Numérico, Índice Gravimétrico y Índice de Frecuencia de Aparición), en

representaciones que permiten identificar la importancia de las presas (dominantes-raras) y la estrategia alimentaria del depredador (generalista-especialista), llegando a inferencias acerca del nicho trófico de los organismos.

Diferentes estudios se han enfocado en examinar el establecimiento de estructuras tróficas por medio de la determinación de gremios alimentarios, teniendo en cuenta la importancia, el tipo y la localización de las presas en la columna de agua (Peláez *et al.*, 2005); la existencia de diferentes gremios tróficos permite una disminución en la competencia interespecífica por recursos alimenticios en zonas específicas. Estos gremios, se encuentran conformados por especies morfológicamente diferentes que explotan un mismo recurso alimentario de una manera similar sin importar su relación taxonómica, generando un complejo de competencia (Root, 1973) intraespecífica, y cuya identificación y análisis estructural han sido escasamente aplicados en las asociaciones de organismos marinos (Soto, 1996); por esto, el enfoque del estudio de la morfología y desempeño de las especies y su relación con el ambiente permite profundizar en la estructura de estos gremios.

Teniendo en cuenta que la forma está constituida por las propiedades geométricas que posee un objeto una vez que las diferencias debidas al tamaño, posición y orientación han sido eliminadas (Slice, 2007), muchos estudios analizan las relaciones entre las diferencias anatómicas y el desempeño de las especies. Estas variaciones nos permiten hacer inferencias ecológicas (Wainwright, 1994) y determinar los mecanismos que influyen en la utilización de los recursos por parte de los organismos, así como conocer los factores que determinan estas relaciones (ecomorfología) (Webb, 1977; Wainwright, 1994; Motta *et al.*, 1995; Bohórquez, 2009). Es así, que los estudios ecomorfológicos permiten establecer la correspondencia entre el fenotipo y el ambiente, teniendo en cuenta que la complejidad de la configuración morfológica determina en gran medida la amplitud del desempeño, ya que un sistema de alimentación estructuralmente simple, puede restringir el rango de presas que consume un individuo (Lauder, 1982).

El estudio de la forma desde el punto de vista morfométrico examina las tendencias centrales, la variación, las diferencias entre grupos y las asociaciones de la morfología en relación a grupos extrínsecos; este enfoque tradicional usualmente involucra la aplicación de estadística multivariada a medidas ó relaciones de distancia y ángulos. Sin embargo, este tipo de análisis generalmente no captura la disposición espacial completa de los puntos anatómicos en los cuales están basadas las medidas; a medida que se incluyen más puntos de referencia en los análisis, el número mínimo de distancias necesario para fijar las posiciones relativas de estos puntos aumenta, hasta volverse poco práctico (Slice, 2007).

Gran cantidad de métodos han sido propuestos para resolver estos inconvenientes, incluyendo la conversión de las coordenadas de cada punto de referencia a un conjunto exhaustivo o lo suficientemente completo de distancias entre los puntos o ángulos (Bookstein *et al*, 1985; Lele & Richtsmeier, 2001; Rao & Suryawanshi, 1996-1998), ó el registro de los especímenes con respecto a una línea base, para estandarizar los conjuntos de coordenadas a una misma posición, orientación y escala (Bookstein, 1986-1991). Sin embargo, el método más empleado en la actualidad que además presenta el mayor desarrollo teórico es el método de Procrustes, que alinea las coordenadas de puntos de referencia correspondientes entre especímenes basado en la estimación de los mínimos cuadrados (Dryden & Mardia, 1998; Gower, 1975, Gower & Dijksterhuis, 2004; Rohlf & Slice, 1990).

De esta forma cada espécimen se escala a un mismo tamaño de centroide, que constituye la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las distancias entre los puntos de referencia en una configuración con respecto a la ubicación promedio (Bookstein, 1991); esto permite que los puntos de referencia (marcas homólogas) de todos los especímenes que se ubican en puntos biológicamente definibles (e.g., la intersección de huesos), se incluyan dentro de un sistema común de coordenadas. Sus valores reflejarán las diferencias en la configuración de la forma y permitirán interpretaciones holísticas (Rohlf & Marcus, 1993) a partir del desarrollo de los análisis estadísticos correspondientes (Cardini & Elton, 2007).

Para peces la mayoría de estudios se han enfocado al análisis de la morfología de la mandíbula y su relación con el tipo de dieta que consumen los organismos; Motta (1988) encontró que las estructuras morfológicas asociadas a la alimentación en chaetodóntidos, están más correlacionadas con su forma de alimentación que con el tipo de alimento que consumen. Grossman (1986) planteó que el comportamiento puede ser más relevante que la morfología, en la utilización de las presas dentro de un ensamblaje íctico de un sistema arrecifal. Así mismo propuso que la similitud morfológica no permite llegar a predicciones acerca de las semejanzas en la dieta de un ensamblaje de peces ya que en algunos casos, especies muy similares morfológicamente presentan dietas muy diferentes y viceversa. Al igual que en el caso anterior, la mandíbula y la morfología del cráneo estuvieron relacionados con la forma de alimentación más que con el tipo de alimento consumido. Kotrschal (1989) concluyó que la morfología de la mandíbula no permite hacer predicciones sobre la ecología alimentaria de diferentes especies de peces pertenecientes a la familia Blennidae. Sin embargo el análisis conjunto de los rasgos más relevantes de la forma del cráneo y la mandíbula, junto con la evaluación del tamaño y forma de las principales estructuras asociadas con la alimentación (e.g. huesos dentario, articular y cuadrado) permite hacer inferencias acerca de las preferencias alimentarias de un organismo y comparaciones inter e intrapoblacionales.

En cuanto a la evaluación del desempeño de la mandíbula de los teleósteos, se han desarrollado modelos biomecánicos que se basan en un sistema de palanca. Arquímedes (300 AC) fue el primero en formular el principio básico de la palanca que consiste en un mecanismo de transmisión de fuerza a través de una vara rígida que se encuentra apoyada en un punto de rotación, cuyo efecto puede aumentar la fuerza o la velocidad resultantes. Se identifican principalmente tres tipos de palancas y la de tercer tipo en la que se adquiere ventaja en la velocidad, es la más comúnmente encontrada en la mandíbula animal. En cuanto a la aplicación de este mecanismo Barel (1983) evaluó la succión y la mordida en peces cíclidos, modelando el mecanismo de cierre de la mandíbula inferior como una palanca simple.

Anker (1974) y Aerts & Verraes (1984), analizaron las interacciones entre los elementos que presentan movimiento en el cráneo de los peces, tomando como referencia la teoría de las cuatro barras unidas. Propusieron que la unión opérculo-mandibular en teleósteos puede ser modelada a partir de esta teoría, si se considera que el neurocráneo, el opérculo, el interopérculo y el articular, se encuentran unidos conformando un sistema de este tipo en la mandíbula inferior. Muller (1987, 1989) basándose en esta misma teoría modeló el mecanismo de depresión del hioideo, que tiene en cuenta las conexiones que existen entre el cráneo, la hiomandíbula, el hioideo y el músculo esternohioideo. A partir de esto, se desarrolló el modelo para la apertura y el cierre mandibular, empleando la ventaja mecánica como una variable que se correlaciona con la dieta de los organismos, permitiendo la exploración de patrones evolutivos dentro del contexto filogenético (Westneat, 1994).

El movimiento generado en la mandíbula inferior, ha sido explorado además en diversos grupos de peces para comparar los mecanismos alimentarios entre taxa y a través de la ontogenia de las especies. En estos estudios se toman como punto de partida datos morfométricos de la anatomía craneal (Westneat, 1995; Aldunate y De La Hoz, 1993; De La Hoz y Vial, 1994; Herrel & Aerts, 2003; Hulsey *et al.*, 2005 y Duarte *et al.*, 2007, Habegger *et al.*, 2010), y como punto más importante la articulación cuadrado-articular alrededor de la cual giran los demás elementos óseos generando el mecanismo de palanca ya mencionado.

La mecánica del aparato mandibular es analizada entonces como un sistema complejo, que incluye la geometría y las propiedades de los músculos aductores para permitir el cierre bucal; también se tiene en cuenta la simulación de la mecánica muscular, la fuerza y el trabajo que se realiza durante el ciclo de cierre (Westneat, 2003).

3. HIPÓTESIS

Teniendo en cuenta que la morfología restringe mecánicamente el espectro de presas que un organismo pueda consumir, el determinar las relaciones de correspondencia entre el diseño bucal específico y la dieta permite establecer la correlación entre la forma del aparato mandibular y su desempeño durante la captura de las presas; la dieta de cada especie estará ligada a su diseño morfológico específico y al comportamiento empleado en la explotación de las presas. Teniendo en cuenta que las especies incluidas dentro del presente estudio se escogieron bajo el supuesto de conformar el mismo gremio alimentario pero presentan una morfología corporal diferente, se espera que su dieta se diferencie de acuerdo al tamaño y la morfología de las estructuras relacionadas con la alimentación y al comportamiento utilizado durante la captura de las presas.

4. OBJETIVO GENERAL

Analizar los rasgos morfológicos y el funcionamiento del sistema estructural involucrado en la captura de presas de seis especies de peces ictiófagos asociados a fondos blandos.

5. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- ◆ Caracterizar y cuantificar la composición de la dieta de *Lutjanus guttatus*, *Selene peruviana*, *Centropomus robalito*, *Synodus evermanni*, *Synodus scituliceps* y *Trichiurus nitens* a través del análisis de contenidos estomacales.
- ◆ Describir y evaluar la morfometría del cráneo de las seis especies de peces ictiófagos.
- ◆ Calcular el desempeño del aparato mandibular de las seis especies durante la captura de presas, mediante la implementación de modelos biomecánicos.
- ◆ Relacionar los rasgos morfológicos y los parámetros biomecánicos, con la alimentación de los individuos.

6. METODOLOGÍA

Los especímenes con los que se cuenta para la realización del presente estudio, pertenecen a la fauna íctica acompañante de la captura de camarón. Las muestras fueron obtenidas a partir de arrastres realizados en los fondos blandos de la plataforma continental de Nayarit y Sinaloa (Figura 1), a bordo de una embarcación perteneciente a la Universidad Autónoma de Nayarit durante el periodo comprendido entre septiembre de 2006 y marzo de 2007. Los arrastres se realizaron a profundidades comprendidas entre los 4 - 25 m para el estado de Nayarit, y 2 - 35 m para Sinaloa; una vez que la fauna íctica acompañante fue separada del camarón, se procedió con la identificación de los organismos. Se registró la talla y el peso de cada uno. Cada individuo fue fotografiado de su lado izquierdo y posteriormente se extrajeron los estómagos, los cuales fueron congelados y etiquetados para su posterior análisis en el laboratorio.

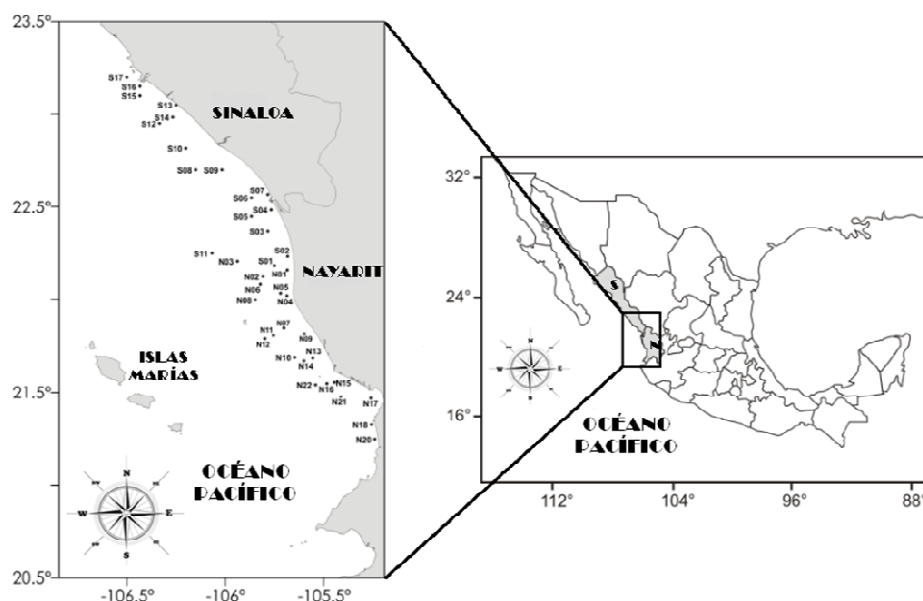


Figura 1. Área de estudio correspondiente a la plataforma continental de Sinaloa y Nayarit, con las correspondientes estaciones de muestreo.

Las especies de peces ictiófagos seleccionadas fueron: Pargo lunarejo (*Lutjanus guttatus*: Steindachner, 1969) (Figura 2 a), Papelillo (*Selene peruviana*: Guichenot, 1886) (Figura 2 b), Robalo (*Centropomus robalito*: Jordan & Gilbert, 1882) (Figura 2 c), Chile corto (*Synodus evermanni*: Jordan & Bollman, 1890) (Figura 2 d), Chile largo (*Synodus scituliceps*: Jordan & Gilbert, 1882) (Figura 2 e) y Cinto (*Trichiurus nitens*: Garman, 1899) (Figura 2 f).

Estas, se seleccionaron teniendo en cuenta las relaciones ecológicas de diferentes especies de peces ictiófagos demersales, reportadas en otras comunidades ícticas como las encontradas para el área de Veracruz y donde se reportan especies similares a las incluidas en el presente estudio (Peláez *et al*, 2005). Como antecedente directo, se tuvieron en cuenta los trabajos realizados por Bohórquez, 2009 y Tripp-Valdéz & Arreguín-Sánchez, 2010, en los que se evalúa la dieta de diferentes especies de peces asociados a fondos blandos y se confirma la ictiofagia de aquellas consideradas para esta investigación.

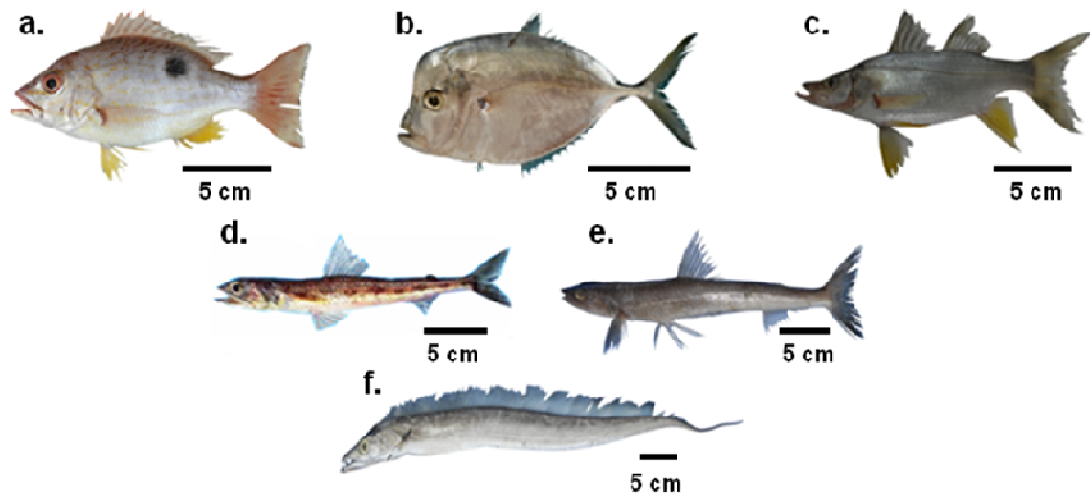


Figura 2. Especies seleccionadas de peces ictiófagos.

6.1 ANÁLISIS TRÓFICOS



Se registró el porcentaje de llenado para cada uno de los estómagos, determinando el espacio que las presas ocupaban con respecto al espacio total del estómago y se clasificaron de acuerdo a las siguientes categorías (Tabla 1):

Tabla 1. Escala de proporción de llenado.

CATEGORÍA	PROPORCIÓN DE LLENADO
1	1% - 25%
2	26% - 50%
3	51% - 75%
4	76% - 100%

Posteriormente, se llevó a cabo la disección de cada estómago para extraer todas las presas, a las cuales se les determinó el grado de digestión, teniendo en cuenta las categorías propuestas por Galván, 1989 (Tabla 2).

Tabla 2. Características empleadas para identificar los distintos grados de digestión de las presas.

GRADO DE DIGESTIÓN	CARACTERÍSTICAS
1	Individuos con todas las características morfológicas presentes
2	Individuos sin piel ni ojos, y músculos al descubierto pero aún conservan la estructura general
3	Individuos sin cabeza, sin aletas ó sin patas y solamente algunas partes del cuerpo presentes
4	Individuos incompletos, solo algunos restos del cuerpo, que generalmente son estructuras duras (otolitos, vértebras, mandíbulas de calamar, restos de conchas y télsons)

Después de esto, las presas fueron pesadas, medidas e identificadas hasta el nivel taxonómico más bajo posible, con la ayuda de claves taxonómicas específicas para cada tipo de presa (Boden *et al.*, 1955; Brusca, 1980; Salgado-Barragán y Hendrickx, 1986; Fischer *et al.*, 1995; Robertson y Allen, 2008).

6.1.1 TAMAÑO DE MUESTRA

Para determinar si el número de estómagos analizado era el adecuado para describir la dieta de cada especie se realizaron curvas acumulativas de especies presa, graficando el número de estómagos analizado respecto al número acumulado de presas nuevas (Ferry & Cailliet, 1996). La relación entre ambas variables se encuentra representada por la siguiente función matemática:

$$S_n f(n)$$

Donde S es el número de presas encontradas en un número (n) de estómagos analizados. Una vez que la curva alcanza la asíntota, se considera que el número de estómagos analizado es el adecuado para describir la dieta de cada especie. Sin embargo esta técnica posee un sesgo implícito debido a la forma en que se cuantifica el contenido, ya que generalmente los estómagos son abiertos y analizados ya sea en el orden de colección, o en un orden relacionado con alguna característica del diseño de muestreo.

Por esto, el llevar a cabo procesos de aleatorización permite determinar un número promedio de presas nuevas para cada estómago. Esta serie de procesos, se realizaron teniendo en cuenta la diversidad de presas (por medio del índice de Shannon-Wiener), llevando a cabo 500 permutaciones en el programa *MatLab* (Cruz-Escalona & Turrent, 2002 y Bohórquez, 2009). Se obtuvieron curvas promedio de diversidad acumulada con su respectiva desviación estándar y coeficiente de variación. Una vez realizado este proceso, se determinó que la dieta se encontraba caracterizada en un 95% una vez que el coeficiente alcanzó un valor de 0.05; esto debido a que el método anteriormente descrito suaviza la curva, dificultando la identificación del estómago en el cual se alcanzó la asíntota.

6.1.2 DESCRIPCIÓN DE LA DIETA

La descripción de la dieta de cada especie y la importancia de cada presa dentro del contenido estomacal, se calcularon a partir de diferentes índices tróficos: a) índice numérico (%N), en el cual se dividió el número de individuos de cada presa entre el número total de presas encontradas en los estómagos; b) índice gravimétrico (%P), que se calculó dividiendo el peso de todos los individuos pertenecientes a cada una de las presas entre el peso total de las presas encontradas en todos los estómagos; c) índice de frecuencia de aparición (%FA), en el que se dividió el número de estómagos en los que se encontraba presente cada presa, entre el número total de estómagos con contenido estomacal.

A partir de estos tres índices tróficos, se determinó el índice de importancia relativa (IIR) para cada una de las presas ponderando la relevancia de cada una de éstas dentro del contenido, teniendo en cuenta el planteamiento propuesto por Pinkas (1971):

$$IIR = (%N + \%P) * \%FA$$

Para el análisis conjunto de los tres índices tróficos, se construyeron esquemas tridimensionales siguiendo el trabajo realizado por Cortés (1997) (Figura 3), a partir de los cuales se determinó la estrategia alimentaria del depredador (especialista ó generalista) y la importancia de las presas (dominantes ó raras), y se infirió el nicho trófico de cada especie.

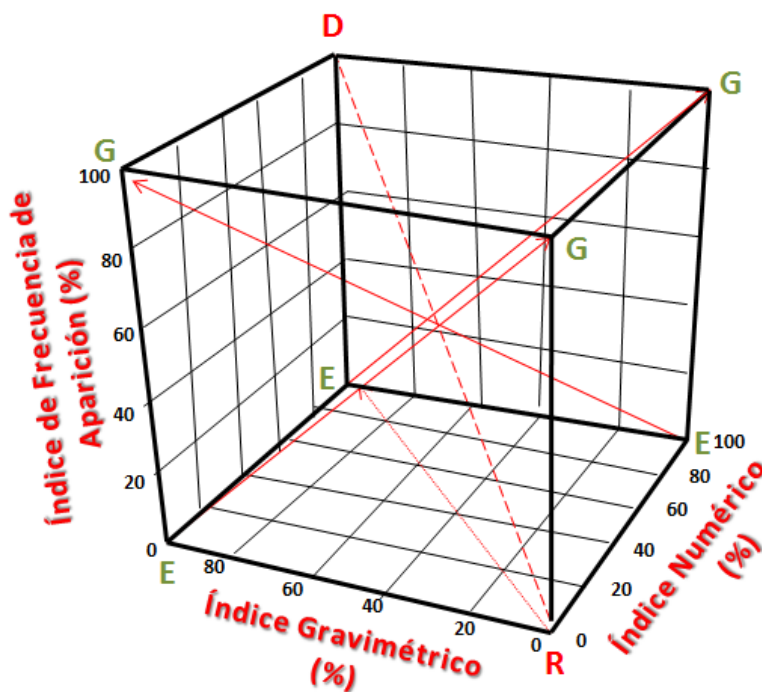


Figura 3. Relación de los tres índices tróficos calculados para el análisis de la dieta. **D:** presas dominantes; **R:** presas raras; **G:** dieta generalista y **E:** dieta especialista.

Las relaciones de aproximación entre las presas y el gradiente de distribución de los depredadores, se analizaron por medio de Análisis de Coordenadas Principales (ACoP) en el programa *PAST* (Paleontological Statistics, 2001), tomando como base las tres matrices tróficas calculadas (%N, %P y FA). El ACoP consiste en un método de ordenación que transforma las variables originales en un número menor de variables no correlacionadas; es equivalente al Análisis de Componentes Principales (ACP) pero en el ACoP se basa en las relaciones de distancia y se empleó debido al elevado número de ceros encontrado en las tres matrices.

Para determinar si había diferencias entre la dieta de las seis especies se utilizó un análisis de varianza (ANOVA), dándole robustez estadística a las relaciones de distancia obtenidas mediante los ACoP. Se realizó un análisis de varianza multivariado (MANOVA) no paramétrico con 10000 permutaciones, determinando

entre que especies se encontraban las diferencias en la dieta; estos procedimientos se realizaron en el programa *PAST* (Paleontological Statistics, 2001). Adicionalmente se utilizó una prueba de Mantel con 1.000 aleatorizaciones, para evaluar la significancia de la correlación entre los índices tróficos obtenidos, comparando las distancias euclidianas obtenidas por parejas de índices; este procedimiento se realizó en el programa *R* (R Development Core Team). Posteriormente se obtuvieron diagramas de agrupación basados en el Índice de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957) en el programa *PAST* (Paleontological Statistics, 2001), para evidenciar la conformación de las asociaciones tróficas.

6.2 ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Se llevó a cabo el análisis osteológico de las principales estructuras óseas relacionadas con la alimentación de los individuos y el análisis morfométrico de la forma general del cráneo de las especies.

El cráneo se preparó empleando un equipo de disección para separar la cabeza de cada uno de los individuos y extraer las escamas y la mayor parte del tejido muscular. Para agilizar la remoción del músculo y asegurar la limpieza total de las estructuras óseas, cada cráneo fue sumergido durante algunos minutos (el tiempo varió de acuerdo a la cantidad de tejido, al tamaño y estado en el que se encontraba cada espécimen) en una solución de Hipoclorito de Sodio; una vez que el cráneo se encontró sin ningún residuo muscular se sumergió en una solución de Agua Oxigenada durante pocos segundos, para obtener el blanqueamiento total de las estructuras. Cada cráneo fue fotografiado de su lado izquierdo continuando con la ubicación, separación y toma de fotografías de las estructuras óseas de importancia para el presente estudio.

6.2.1 ANÁLISIS OSTEOLÓGICO



El cráneo de los peces óseos además de estar altamente especializado (Kent & Carr, 2001), está constituido por dos unidades funcionales: el neurocráneo, que se encuentra formado por la caja craneana y los elementos relacionados con las cápsulas sensoriales (Bond, 1996) y el branquiocráneo conformado por los componentes de las regiones hioidea, branquial, opercular y mandibular (Cervigón, 1980; Lagler *et al.*, 1984) (Figura 4).

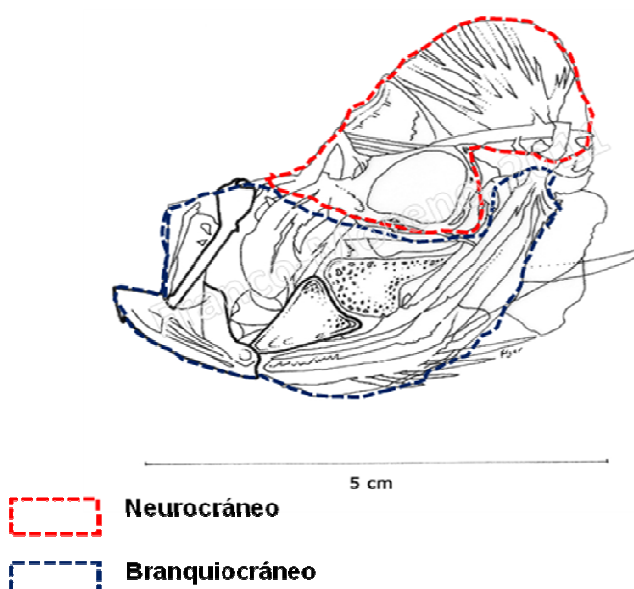


Figura 4. Unidades funcionales básicas que conforman el cráneo de los peces óseos.

De acuerdo a esto, los componentes osteológicos mencionados a continuación constituyen las principales estructuras que intervienen durante el evento alimentario en peces óseos y además presentan diferencias morfológicas y merísticas entre las especies analizadas; la descripción osteológica y la terminología empleada se basó en los estudios realizados por Gregory (1933), Kobelkowsky & Herrera (1995), Westneat (2003) y Segura & Díaz de Astarloa (2004) quienes

mencionan la mayoría de estructuras presentadas a continuación; así mismo se tuvo en cuenta el trabajo realizado por Hulsey *et al.* (2005) quienes enfatizan en la importancia de los huesos articular y cuadrado, cuya articulación constituye el punto de apoyo para el movimiento generado en la mandíbula inferior durante la captura de las presas. Cabe aclarar que este apartado se realizó para sustentar las diferencias morfológicas obtenidas a partir de los análisis morfométricos que se describirán posteriormente y para recopilar la mayor cantidad de información acerca de las relaciones entre la forma y la función de los componentes estructurales de estas especies.

Para llevar a cabo las comparaciones se escogieron diez individuos de cada especie, separando posteriormente las estructuras de importancia (Figura 5) y tomando las principales medidas de cada una mediante el empleo del software *ImageJ* (Image Processing and Analysis in Java). Este programa permite editar, analizar y procesar las imágenes digitalizadas de cada estructura, calculando medidas de área, distancias y ángulos entre otros. Para cada una de las estructuras se escogieron diferentes medidas, teniendo en cuenta la forma general y sus partes principales:

- ◆ **Dientes:** Longitud (en aquellas especies en las cuales se hizo posible la medición) (Figura 6); en el caso opuesto, solamente se menciona el tipo de dentición.
- ◆ **Dentario:** área total (AT), longitud total (LT) y altura (A) de la prolongación dorsal (PD), longitud total (LT) y altura (A) del brazo ventral (BV), ángulo ($^{\circ}$) entre los brazos dorsal y ventral (Figura 7)*.
- ◆ **Articular:** área total (AT), longitud total (LT) (tomada como la longitud del brazo ventral (BV)), altura (A) (desde la parte inferior del brazo ventral (BV), hasta el ápice del proceso ascendente

(PA)) y ángulo del proceso ascendente con respecto al brazo ventral (ángulo de la escotadura) (°) (Figura 8).

- ◆ **Cuadrado:** área total (AT), longitud total (LT) (desde el cóndilo hasta el ápice), altura (A) (Figura 9).
- ◆ **Maxilar:** área total (AT), longitud total (LT) (desde la región de inserción hasta el ensanchamiento dorso-ventral (EDV) incluyendo la escotadura), ancho ensanchamiento dorso-ventral (An), ancho región de inserción (An), ancho cuerpo del maxilar (An) (Figura 10)*.
- ◆ **Premaxilar:** área total (AT), longitud total (LT), ancho (An) (Figura 11)*.
- ◆ **Hiomandibular:** área total (AT), altura (A) (desde el inicio de la cresta (Cr) hasta el cóndilo anterior (CA)), ancho parte dorsal (An) (desde la lámina anterior (LA) hasta el cóndilo posterior (CP)), ángulo (°) (entre el cóndilo anterior (CA), la lámina anterior (LA) y el inicio de la cresta (Cr)). En este caso, esta estructura no se toma como una elipse debido a su forma diferencial entre las especies; así mismo, el ancho de la parte dorsal está sujeto a la ubicación diferencial del cóndilo posterior entre las especies analizadas (Figura 12).

Las medidas expuestas, están sujetas a modificaciones de acuerdo a la forma que presente cada estructura ósea en cada una de las especies. * Para *S. scituliceps* y *L. guttatus* las medidas mencionadas para el maxilar, premaxilar y dentario, se toman sin tener en cuenta los dientes. Para el dentario en el caso de la primera especie, se toma además la longitud del brazo medial.

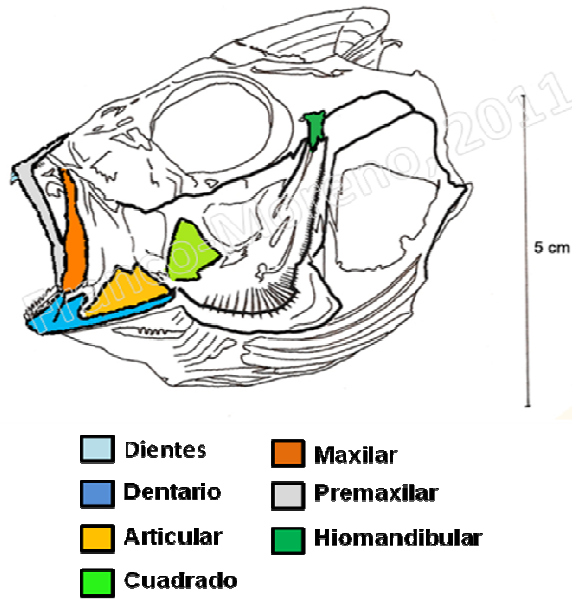
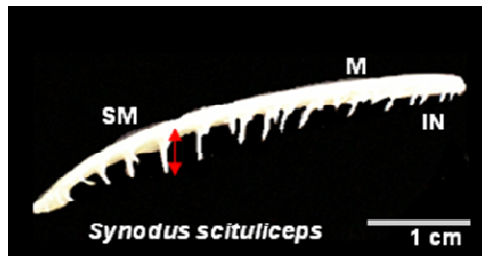


Figura 5. Principales estructuras óseas que intervienen durante la captura de presas en peces óseos.

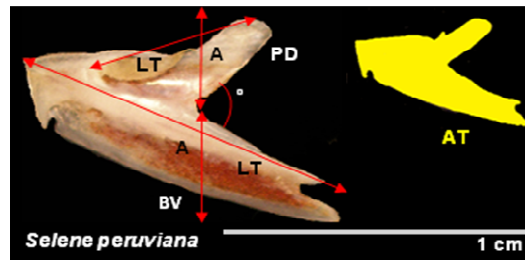
◆ Dientes



SM: Supramaxila
M: Maxila
IN: Inserción

Figura 6. Dientes de *Synodus evermanni*.

◆ Dentario



PD: Prolongación Dorsal
BV: Brazo Ventral
LT: Longitud Total
A: Altura
°: ángulo
AT: Área total

Figura 7. Dentario de *Selene peruviana*.

◆ Articular

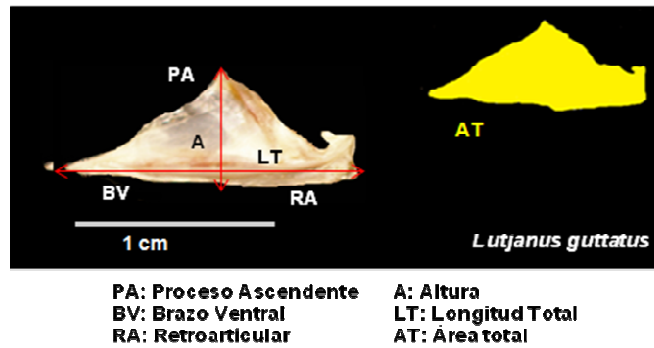


Figura 8. Articular de *Lutjanus guttatus*.

◆ Cuadrado

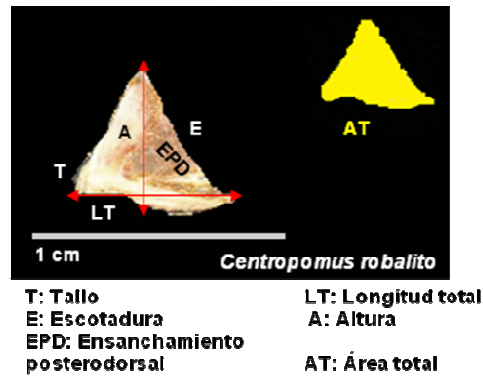


Figura 9. Cuadrado de *Centropomus robalito*.

◆ Maxilar

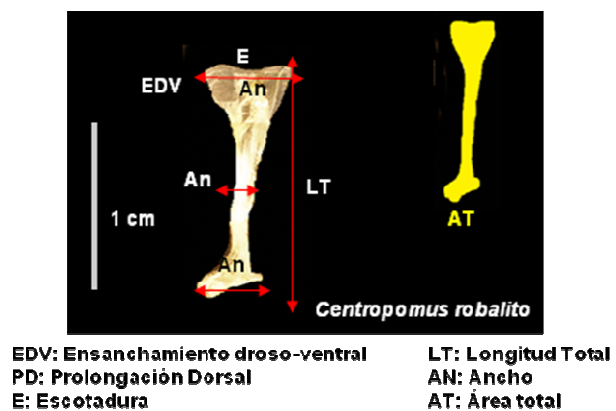


Figura 10. Maxilar de *Centropomus robalito*.

◆ Premaxilar

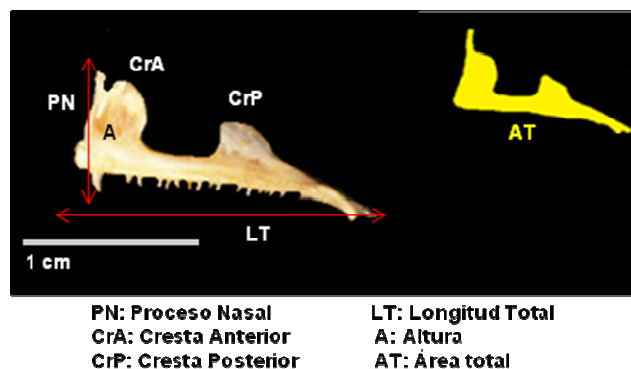


Figura 11. Premaxilar de *Lutjanus guttatus*.

◆ Hiomandibular

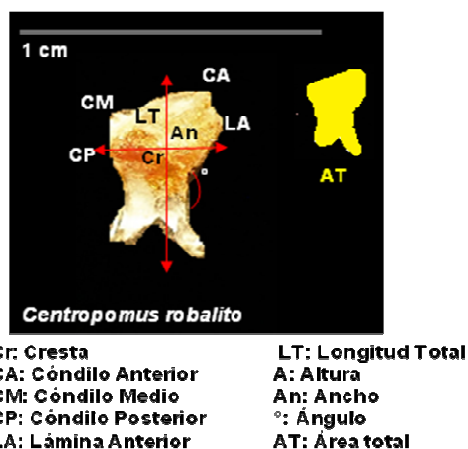


Figura 12. Hiomandibular de *Centropomus robalito*.

Una vez que se realizó la descripción detallada y se obtuvieron las mediciones, se determinó si se presentaban o no diferencias significativas entre el tamaño de las estructuras óseas mencionadas, llevando a cabo un análisis de varianzas multivariado (MANOVA). Para comprobar si se presentaban o no diferencias en la estructura ósea general (incluyendo todos los elementos) de las especies analizadas, se realizó un análisis de similitud (ANOSIM) en el programa PAST (Paleontological Statistics, 2001).

6.2.2 ANÁLISIS MORFOMÉTRICO



Aspectos Generales

Para evaluar si se presentaban diferencias en la forma general del cráneo entre las especies en estudio, se llevó a cabo un análisis morfométrico intentando identificar si las especies se agrupaban en morfos más generales o si por el contrario, cada una presentaba una morfología craneal característica y distintiva; cabe aclarar que dentro del desarrollo de este análisis no se pretendió identificar diferencias entre estructuras óseas específicas las cuales tienen una gran variación incluso dentro de una misma especie. Esta evaluación fue llevada a cabo por medio de la técnica de morfometría geométrica (Bookstein, 1991), la cual es una metodología que permite analizar la variación de la forma basándose en la ubicación de puntos homólogos (Adams *et al.*, 2004), los cuales son ubicados en zonas biológicamente definibles comparables entre los especímenes. Para cada individuo los puntos son dados en coordenadas (x, y) en un plano bidimensional; una vez que todos los puntos homólogos de todos los especímenes presentan correspondencia, las diferencias entre las coordenadas para cada punto pueden ser comparables.

Para esto se sobrepone la configuración de cada punto homólogo de un espécimen sobre otro de manera que coincidan tanto como sea posible (Rohlf & Marcus, 1993), removiendo de esta forma la variación que no sea debida a la forma y que se genera por los cambios en la posición, rotación y escala de los especímenes (Slice *et al.*, 1998) (Figura 13). El método más común de superimposición es el de mínimos cuadrados (también llamado análisis Procrustes) (Slice, 2001; Adams *et al.*, 2004), el cual estima los parámetros de posición y orientación minimizando la suma de cuadrados de las distancias existentes entre las configuraciones de dos puntos homólogos correspondientes (Bookstein, 1991).

Esto se hace trasladando el centroide de cada individuo al origen (0, 0) y escalándolo de acuerdo al tamaño del mismo; la superimposición finaliza rotando las configuraciones de cada punto, de manera que el cuadrado de las diferencias entre puntos correspondientes se minimice (Rohlf & Slice, 1990).

Para cada ejemplar se llevaron a cabo iteraciones del proceso obteniendo la media (referencia) de la forma (configuración consenso), la cual no podría ser estimada antes de realizar la superimposición; después de este proceso, las configuraciones de los puntos homólogos se ubican en un sistema común de coordenadas y éstas son empleadas como las variables de forma (Adams *et al.*, 2004).

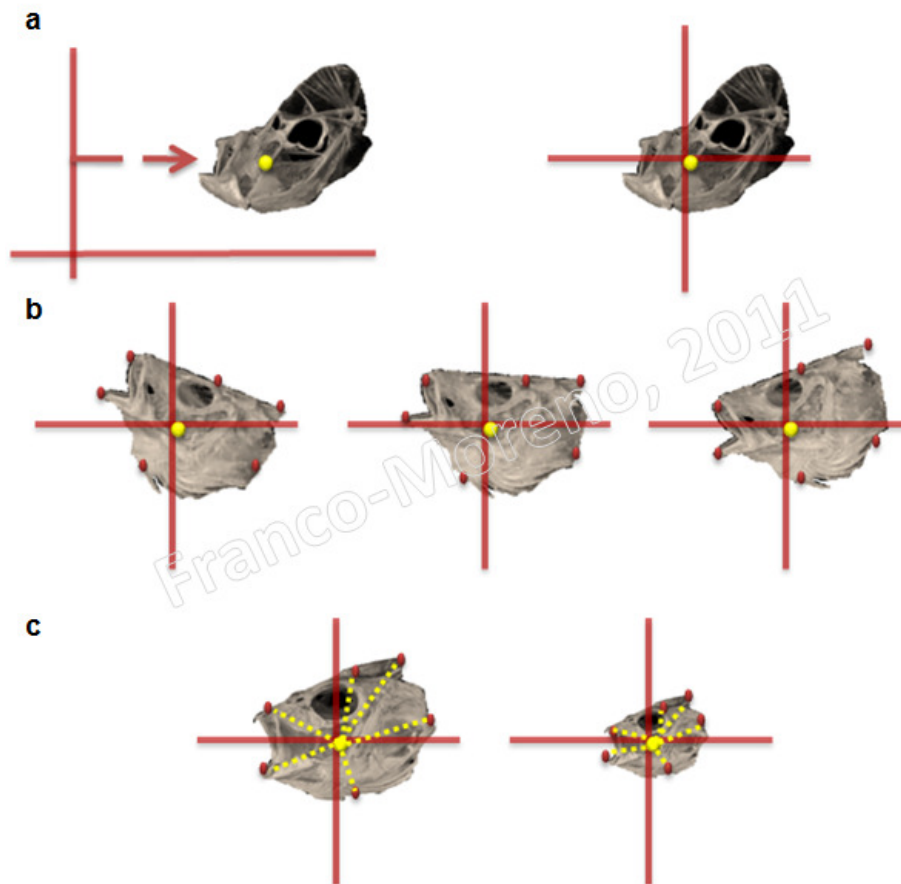


Figura 13. Procesos de (a) posición, (b) rotación y (c) escalamiento que son removidos mediante el análisis Procrustes.

Semi-puntos homólogos (Tipo III)

Teniendo en cuenta que la mayoría de diseños corporales están compuestos por curvas o bordes que definen en gran medida la forma de los organismos y constituyen zonas en las cuales se dificulta la ubicación de las marcas, el empleo de variables libres de homología permite tomar en cuenta este tipo de estructuras. Superficies como las mencionadas, han sido representadas por funciones matemáticas o por un número limitado de puntos discretos. En este caso el empleo de semi-puntos homólogos (que para el presente trabajo son considerados como los puntos homólogos tipo III, descritos por Bookstein (1991)), permite la incorporación de información sobre los bordes curvos basándose en el mismo formalismo de los puntos homólogos mencionados anteriormente (tipo I y II). Así, se genera la combinación de la información generada de los puntos homólogos, con aquella referente a las curvas o bordes en un solo análisis. Para la aplicación de los semi-puntos homólogos también se emplea el análisis de Procrustes pero en este caso además de escalar, trasladar y rotar, los semi-puntos se deslizan a lo largo de la curva hasta que coinciden tanto como sea posible con sus correspondientes (Bookstein, 1997).

Visualización de las diferencias morfológicas

El método más común para visualizar las diferencias de la forma entre especímenes son las placas finas de deformación. En una representación de este tipo, se asume que los puntos homólogos se encuentran sobre una placa de metal muy delgada que es indefinida; si se tienen dos especímenes, una de las configuraciones de puntos puede encontrarse en una placa recta mientras que para la otra, la placa tiene que deformarse para ajustarse a la configuración de la primera (Bookstein, 1991). La diferencia en la forma entre los dos especímenes, puede ser expresada como la energía necesaria para ajustar la placa recta a su nueva forma (energía de torsión).

Esto se puede visualizar más fácilmente si a manera de placa, se emplea una rejilla. La torsión de esta rejilla muestra donde se encuentra la variación entre especímenes, teniendo en cuenta que se toma la variación de cada punto homólogo por separado. Para cada punto la diferencia de un espécimen con respecto a la configuración consenso es denominada torsión parcial; estas torsiones parciales constituyen vectores ubicados en un plano de coordenadas definido como torsiones principales, el cual está constituido por ejes ortogonales de forma que representan todas las posibles deformaciones que pueden ocurrir tomando como referencia la configuración consenso.

Al representar las torsiones parciales en un análisis de componentes principales, la variación total de la forma se toma en cuenta, y las diferencias resultantes se denominan torsiones relativas. Estas, no son más que un análisis de componentes principales de la distribución de la forma en términos de las distancias Procrustes. Cada torsión relativa (tomada como un cambio en la dirección de la forma con respecto a la consenso), puede ser interpretada como la deformación en un espacio físico, de cada punto homólogo con respecto a la media (placas finas de deformación) (Figura 14).

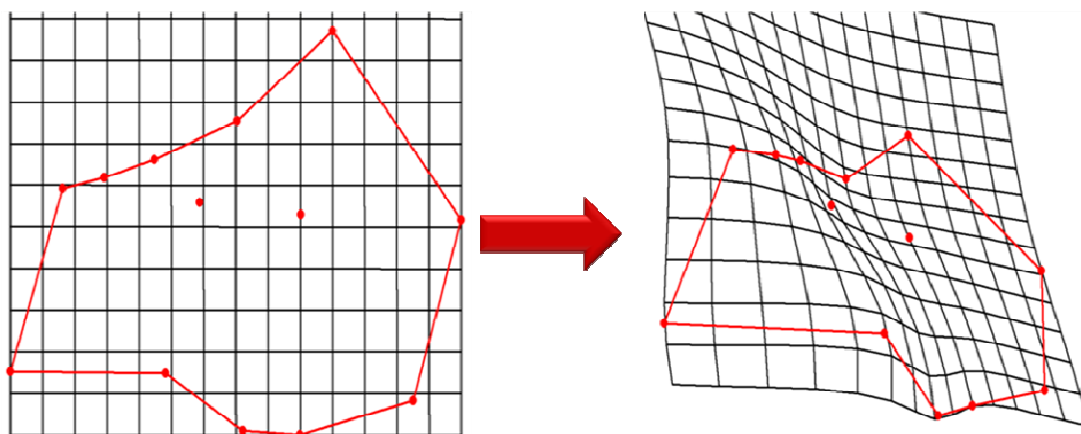


Figura 14. Deformación de cada punto homólogo con respecto a la media en un espacio físico (placas finas de deformación).

Tamaño de Muestra

Teniendo en cuenta que el efecto del error no es el mismo si se evalúa el tamaño que si se evalúa la forma, las estimaciones de esta última no son muy confiables en muestras pequeñas mientras que en muestras de tamaño medio siempre tienden a ser exactas y precisas. Sin embargo las desviaciones estándar de la forma no varían en gran medida cuando las muestras son pequeñas; esto indica que incluso si las estimaciones de la media muestral están lejos de la media de la población en este tipo de muestras, la variación alrededor de estas medias no es tan diferente con la observada en muestras grandes y a lo mejor, puede producir estimaciones válidas de la varianza de la población. Siendo así, las comparaciones de las diferencias en la forma entre especies pueden ser exactas incluso cuando las muestras son pequeñas (Cardini & Elton, 2007).

Tratamiento de Estructuras Articuladas

Tal como se describió anteriormente, morfometría geométrica permite la descripción de la forma de estructuras rígidas empleando una serie de variables que pueden ser analizadas estadísticamente; sin embargo cuando los puntos homólogos escogidos para llevar a cabo el análisis se ubican sobre estructuras cuya posición depende del movimiento de una articulación, se pueden obtener configuraciones aparentemente diferentes debido a la rotación arbitraria de la misma, generando interpretaciones equivocadas de la forma de los organismos (Adams, 1999).

Uno de los casos en los que se pueden generar estas interpretaciones lo constituye el análisis de la mandíbula inferior de los peces óseos, obteniendo resultados que aparentemente muestran diferencias en la forma del cráneo incluso dentro de una misma especie, los cuales son erróneos. Aunque para el presente estudio y como se aclaró anteriormente la técnica se emplea para evaluar la estructura craneal general, uno de los puntos homólogos ubicados se encuentra

constituido por el extremo anterior del dentario, cuya posición se ve afectada por la rotación de la articulación cuadrado-articular (Figura 15).

Para eliminar este error han sido desarrollados tres métodos que permiten ajustar las variables generando una morfología libre de rotación que puede ser empleada para los análisis estadísticos posteriores (Adams, 1999). Dentro de éstos, se encuentran el método del ángulo fijo, el método de proyección ortogonal y el método de subconjuntos independientes, que es el empleado en el presente estudio.

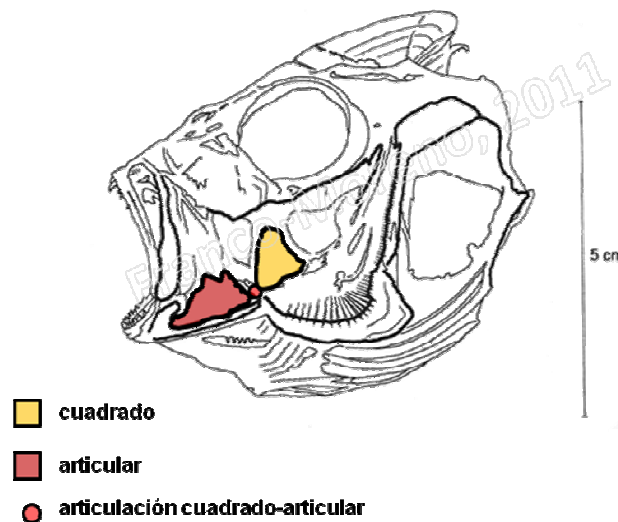


Figura 15. Ubicación de la articulación cuadrado-articular, cuya rotación afecta la posición del dentario.

A través de los subconjuntos independientes se analiza cada grupo de puntos homólogos por separado para finalmente combinar los resultados obtenidos de los dos análisis. Los puntos se separan en dos grupos incluyendo cada uno el punto de articulación; para cada subconjunto se lleva a cabo el procedimiento de superimposición y visualización por medio de placas finas de deformación. La forma general de cada espécimen se determina por la combinación de los dos grupos de variables de forma y una adicional constituida por la proporción del tamaño entre los dos grupos (empleando el tamaño del centroide: Bookstein, 1991) (Adams, 1999).

Se escogieron y agruparon 95 imágenes cada una perteneciente a un individuo y que incluyen las seis especies en el programa *tpsUtil* (Rohlf, 2008 c); todas las imágenes correspondieron a individuos adultos para evitar que se presentaran diferencias en la forma debido a la ontogenia. Posteriormente se ubicaron los puntos morfométricos que fueron considerados como los más importantes para describir el diseño del cráneo de las especies y poder llevar a cabo las posteriores comparaciones. Los puntos se separaron en dos grupos cada uno incluyendo la articulación cuadrado-articular. El primero estuvo constituido por 7 puntos homólogos y 2 semi-puntos homólogos (Figura 16, Tabla 3) y en este se incluyó la mandíbula inferior y el neurocráneo.

El segundo grupo se conformó por 3 puntos homólogos y 2 semi-puntos homólogos, caracterizando la región opercular incluyendo la hiomandíbula (Figura 16, Tabla 3); la ubicación de los puntos se realizó por medio del software *TpsDig2* (Rohlf, 2008a) y en este proceso fueron empleados puntos del tipo I, II y III ya que el emplear solamente puntos del primer tipo no siempre es suficiente, en especial cuando el diseño de la estructura a analizar está compuesto por superficies, curvas o bordes (como es el caso) en donde sería complicado ubicar marcas.

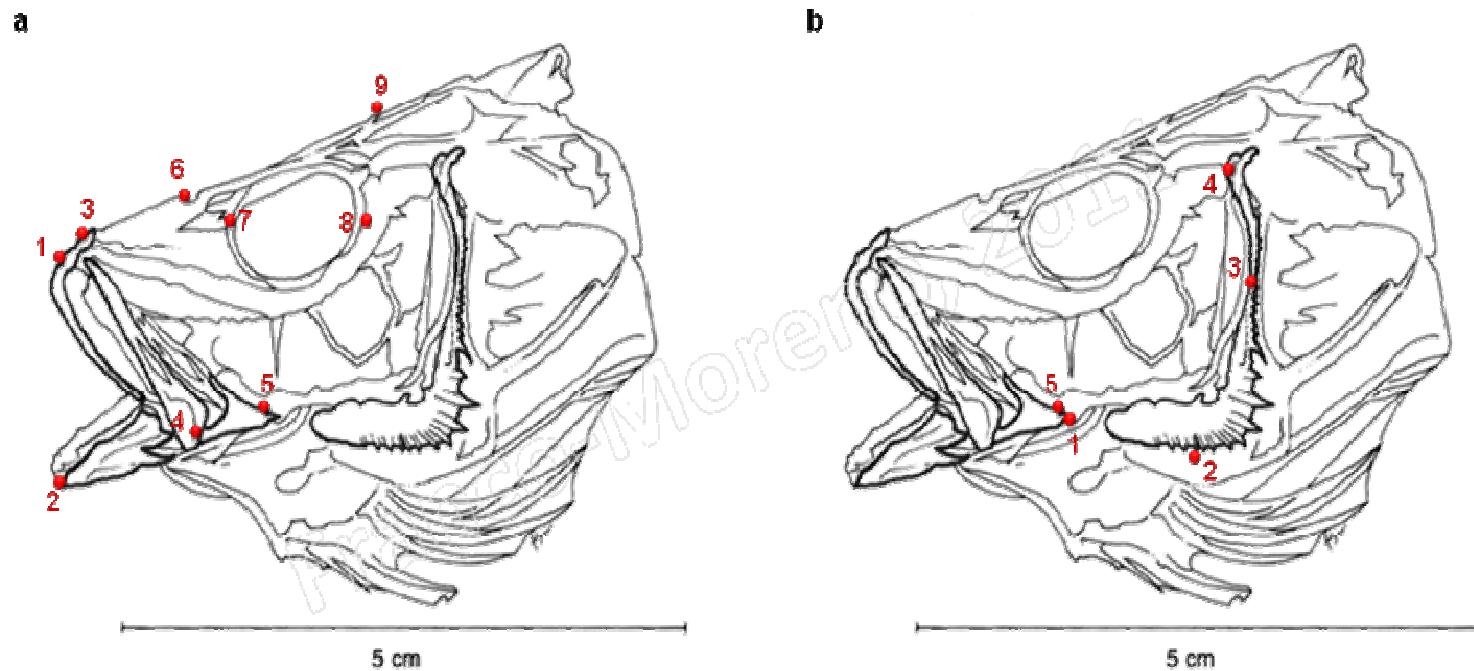


Figura 16. Puntos homólogos ubicados para describir la forma del cráneo divididos en dos subconjuntos que incluyen: **(a)** la mandíbula inferior y el neurocráneo y **(b)** la región opercular y la hiomandíbula.

Tabla 3. Puntos y semi-puntos homólogos ubicados para describir la forma de la región craneal de las seis especies analizadas.

PUNTOS HOMÓLOGOS SUBCONJUNTO 1		UBICACIÓN	TIPO
Puntos Homólogos			
1	Extremo anterior de la premaxila		II
2	Extremo anterior del dentario		II
3	Punto más visible del maxilar en la parte dorsal		I
4	Escotadura del maxilar en la parte ventral		I
5	Articulación cuadrado-articular		I
7	Punto más anterior de la órbita ocular		II
8	Punto más posterior de la órbita ocular		II
Semi-puntos homólogos (tipo III)			
6	Borde dorsal del cráneo (entre los puntos 3 y 5)		
9			
SUBCONJUNTO 2			
Puntos homólogos			
1	Margen postero-ventral del articular		II
4	Unión opérculo-hiomanibular		I
5	Articulación cuadrado-articular		I
Semi-puntos homólogos (tipo III)			
2	Borde postero-ventral del cráneo (borde del interopercular entre los puntos 1 y 4)		
3			

Para obtener las torsiones relativas de los puntos pertenecientes a cada subconjunto, se empleó el software *tpsRelw* (Rohlf, 2008 b) generando luego una matriz en la que se agruparon las variables de forma de cada análisis, y se obtuvo una variable adicional correspondiente a la relación entre el tamaño del centroide de ambos subconjuntos. En cuanto a las representaciones gráficas de las formas, se obtuvieron las placas finas de deformación para cada subconjunto, empleando el

software *tpsSplin* (Rohlf, 2004). Como se explicó anteriormente, a través de estas se visualizaron los cambios en la configuración de los puntos homólogos con respecto a la configuración consenso, a manera de deformaciones generadas en las rejillas cuando éstas intentan ajustarse a la forma promedio.

Una vez que se determinaron las variables morfológicas libres de rotación, se llevó a cabo el análisis de la información de la forma del cráneo de los especímenes. Para esto, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) el cual permite generar un conjunto de variables (componentes principales), que no se encuentran correlacionadas y son combinaciones lineales de las originales. Este nuevo conjunto es menos numeroso, pero tiene en cuenta la variación inherente a los datos; así, un nuevo espacio se genera y en este, los casos y las variables pueden ser proyectados y clasificados en categorías (Jambu, 1991). Este procedimiento fue realizado en el programa *R* (R Development Core Team, 2008).

Para determinar si las diferencias observadas en el ACP eran estadísticamente significativas o no, se llevó a cabo un Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA) en el programa *R* (R Development Core Team, 2008). Se realizaron comparaciones pareadas empleando las distancias euclidianas entre los promedios de los mínimos cuadrados para cada pareja de especies, corroborando así entre qué especies se presentaban las diferencias (Bohórquez, 2009); la significancia de las comparaciones pareadas que explican las diferencias en la forma de las especies, fue evaluada empleando un ajuste de Bonferroni, que es muy conservador a la hora de comparar un número alto de medias (Winer *et al.*, 1991).

6.3 ANÁLISIS BIOMECÁNICO



Para analizar el desempeño de cada especie durante la captura de las presas, se tomaron los cráneos descarnados y se emplearon las mismas imágenes que en el análisis morfométrico. Cabe aclarar que para esta parte del trabajo se ensayó la técnica de aclaramiento para observar los elementos óseos y musculares del cráneo de los individuos, pero se optó por llevar a cabo la remoción del tejido muscular manualmente, debido a que de esta forma hay una mejor observación, descripción y ubicación de los puntos anatómicos que conforman las palancas que permiten que se genere el evento alimentario en estos organismos.

Aspectos Generales

Para evaluar el desempeño del aparato mandibular durante la captura de las presas se desarrollaron modelos biomecánicos, los cuales esquematizan los principios físicos y fisiológicos que determinan las funciones en los organismos, permitiendo inferencias ecológicas y funcionales basadas en la morfología (Westneat, 2006). El cráneo de los peces incluye más de 20 elementos móviles que operan durante la alimentación, por lo que es considerado uno de los sistemas músculo-esqueléticos y cinemáticos más complejos de los vertebrados. Se encuentra conformado por componentes articulados cuyo movimiento es permitido por los músculos craneales, que provocan el cierre de la mandíbula durante la captura de las presas alrededor de un punto de rotación, generando un mecanismo de palanca de tercer orden (Westneat, 2003). En éste la potencia se encuentra entre la resistencia y el fulcro y se caracteriza porque la fuerza aplicada es mayor que la obtenida. Por esto se emplea cuando se requiere aumentar la velocidad transmitida a un objeto o la distancia recorrida por él (Figura 17 a).

La generación de fuerza y velocidad a través de un sistema de este tipo, depende de la fuerza aplicada (F_a) y de la distancia entre el punto en el que se genera el esfuerzo con respecto a las fuerzas aplicadas (F_a ; l : palanca interna) y producidas (F_p ; E : palanca externa) y al punto de apoyo. Todo lo anterior genera un desplazamiento (d) correspondiente (Figura 17 b) (Herrel & Aerts, 2003).

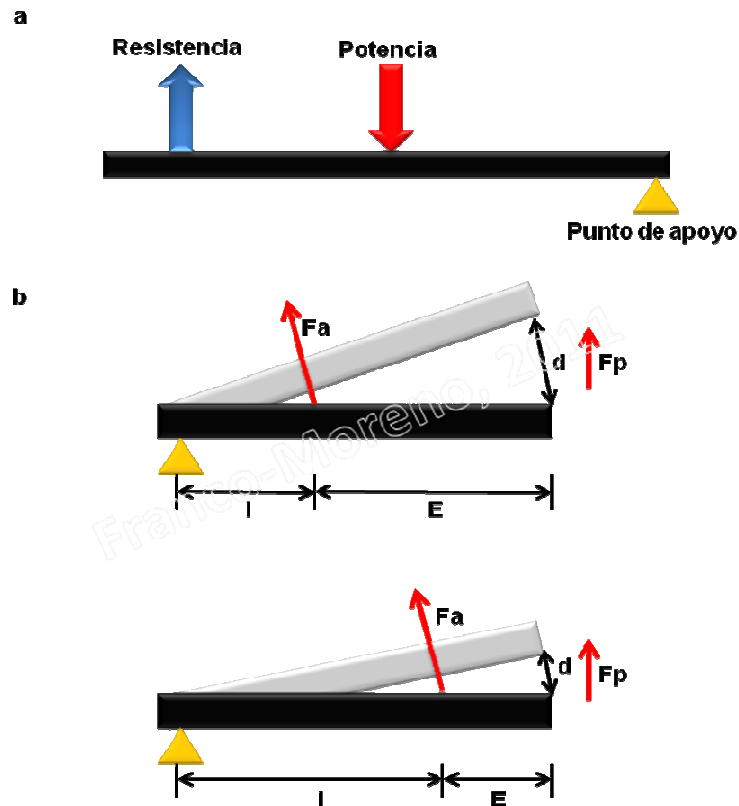


Figura 17. Palanca de tercer orden (a). Su mecanismo (b) depende de la fuerza aplicada (F_a) y de la distancia existente entre el punto en el que se genera el esfuerzo y las fuerzas aplicadas (F_a ; l : palanca interna) y producidas (F_p ; E : palanca externa), y el punto de apoyo. A partir de esto, se genera el desplazamiento (d) correspondiente (Tomado y modificado de: Herrel & Aerts, 2003).

El aparato de masticación en peces emula el modelo de cuatro barras unidas (*four-bar linkage*) (Figura 18), en el que alrededor de una barra fija giran los tres elementos restantes generando una transmisión de movimiento que para este caso, resulta en la apertura y cierre de la mandíbula durante el evento alimentario (Figura 19).

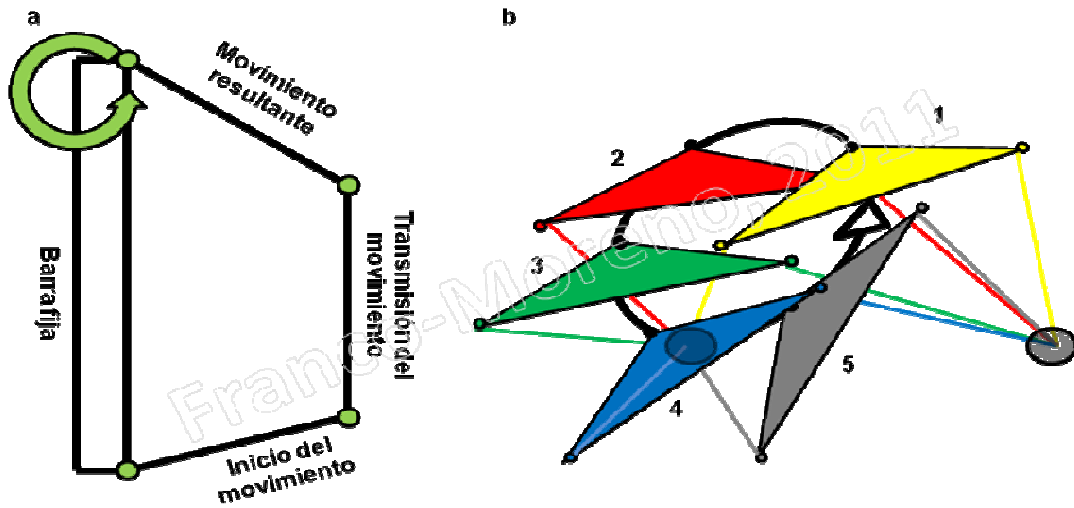
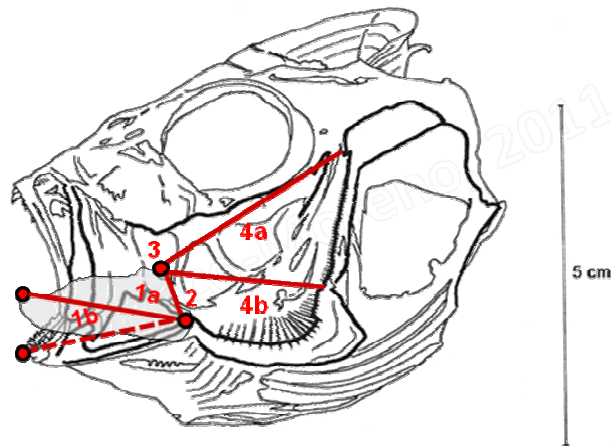


Figura 18. Modelo de cuatro barras unidas (*four-bar linkage*) en el que (a) alrededor de una barra fija giran los tres elementos restantes, generando (b) una transmisión de movimiento (1-2-3-4-5) a lo largo de los elementos.



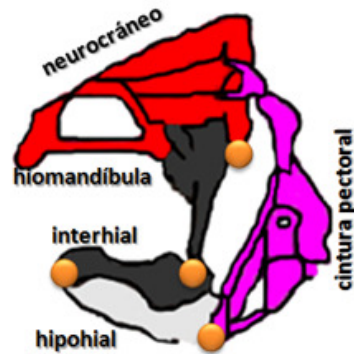
- 1 a: Longitud de la mandíbula inferior en posición de cierre
- 1 b: Longitud de la mandíbula inferior en posición de apertura
- 2: Articulación cuadrado-articular
- 3: Proceso ascendente del articular
- 4 a: Longitud muscular de A3
- 4 b: Longitud muscular de A2

Figura 19. Movimiento de apertura y cierre que resulta del sistema de palanca generado en la mandíbula inferior.

Generación del Evento Alimentario en Teleósteos

Para el desarrollo de los modelos biomecánicos se tomó como base la forma en la que se genera el evento alimentario en los peces, que inicia con la apertura mandibular que se produce por la contracción de la musculatura ventral. Este movimiento permite la elevación del neurocráneo que hala dorsalmente la hiomandíbula y produce que el sistema conformado por el hioideo se expanda abriendo la cavidad bucal (Figura 20a). Posteriormente se da una transmisión del movimiento hacia el sistema opercular, en el que el momento inicial se produce cuando el opérculo rota y a través de la transmisión que se genera por el interopercular, la mandíbula inferior rota ventralmente (Figura 20b). Esto hala la unión nasal-maxilar generando la eversión de la premaxila (Figura 21c). El evento alimentario finaliza con el cierre mandibular en el que intervienen los mismos elementos óseos que para la eversión premaxilar pero en este caso, el sistema conformado por el hioideo es halado por la serie de músculos aductores mandibulares (A1, A2 y A3), que constituyen los tres músculos craneales más importantes que controlan el cierre de la mandíbula en la mayoría de peces óseos (Figura 21d).

a



b

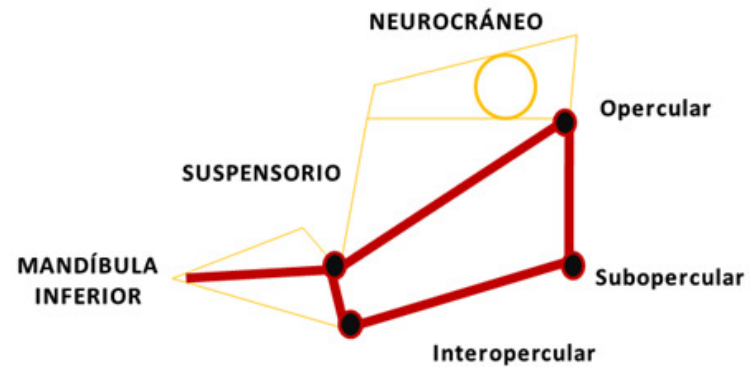
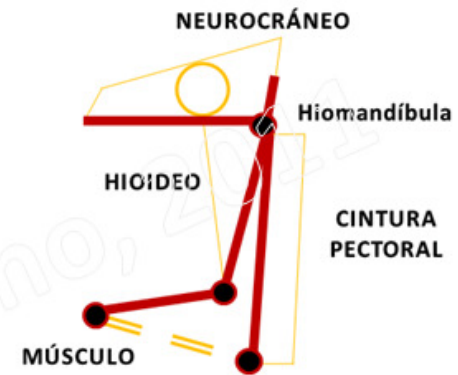
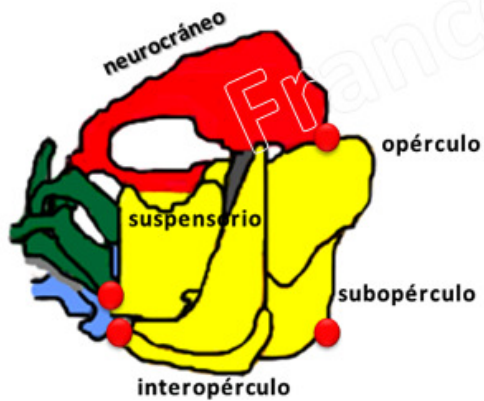


Figura 20. Desarrollo del evento alimentario en peces óseos. Inicia con **(a)** la apertura de la cavidad bucal y continúa con **(b)** la rotación de la mandíbula inferior.

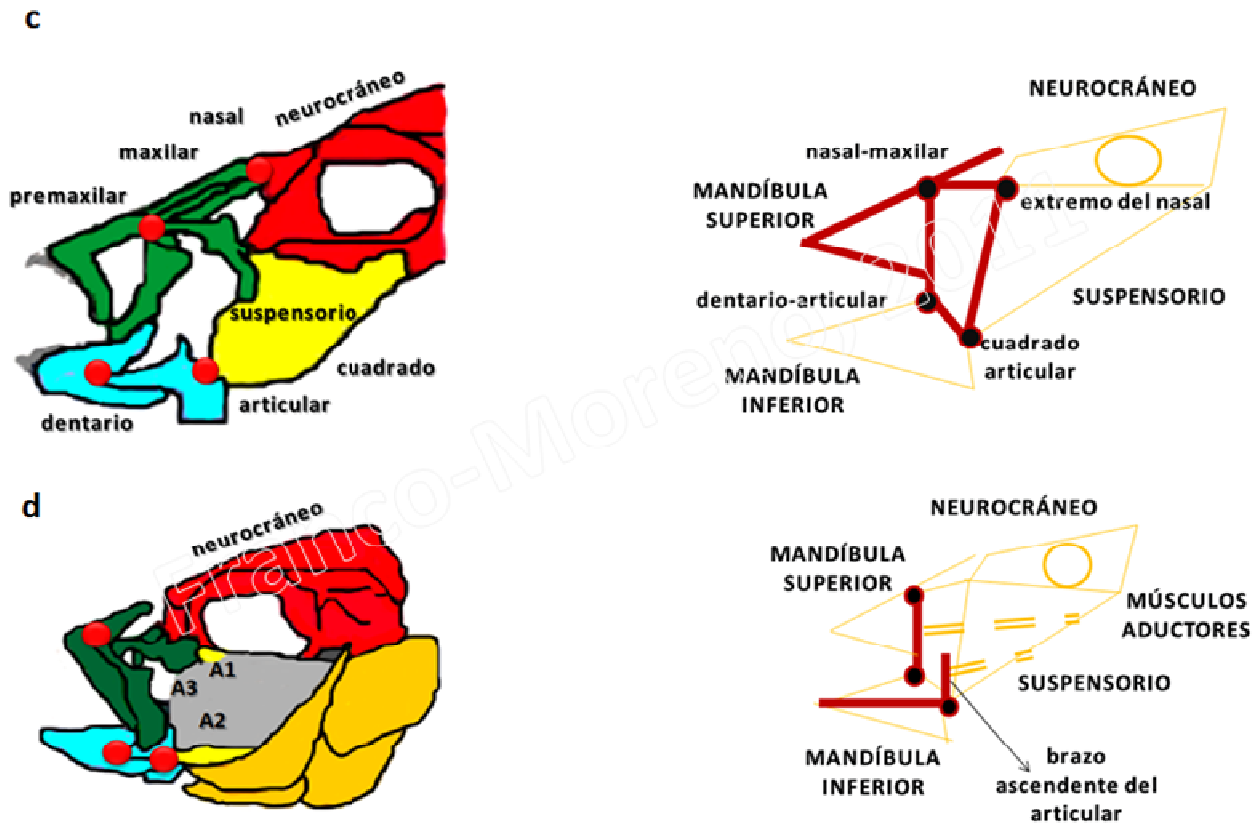


Figura 21. Desarrollo del evento alimentario en peces óseos que continúa con **(c)** la eversión de la premaxila y finaliza con **(d)** el cierre..

La serie de músculos aductores mandibulares se ubican en la parte superficial del cráneo (Winterbottom, 1974) y está constituida por tres segmentos, que se diferencian por la zona de inserción en el aparato mandibular:

- ◆ **A1: Aductor Mandibular 1**, que constituye el segmento más superficial y se inserta en la maxila. Debido a su inserción diferencial incluso dentro de una misma especie (Grubich *et al.*, 2008) y a que su función generalmente es halar la maxila hacia la parte posterior permitiendo la retracción de la mandíbula superior (Westneat, 1994), no es modelado como parte del mecanismo inherente a la mandíbula inferior.
- ◆ **A2: Aductor Mandibular 2**, que se encuentra debajo del segmento A1. Se origina en la superficie laterocaudal del preopérculo, insertándose en el proceso ascendente del articular. Este segmento se divide en dos paquetes (dorsal y ventral) cada uno con tendones separados de longitud similar, que cumplen una misma función (Westneat, 2003) (Figura 22).
- ◆ **A3: Aductor Mandibular 3**, que es el segmento más profundo del complejo muscular. Se encuentra dividido en tres paquetes que se fusionan formando un único tendón que se inserta en la parte medial de la mandíbula inferior (Maie *et al.*, 2009) (Figura 22).

Para efectos del modelo, se tienen en cuenta solamente los componentes A2 y A3 ya que son los que intervienen directamente al cierre mandibular en puntos diferentes de inserción, generando la fuerza para esta acción

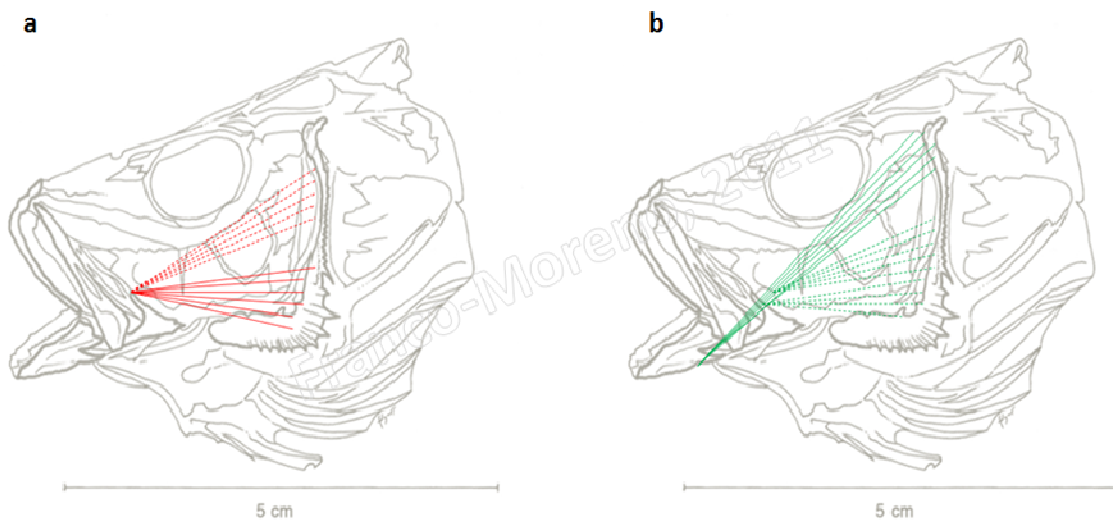


Figura 22. Disposición de los segmentos **(a)** A2 y **(b)** A3, de la serie de músculos aductores mandibulares.

Desarrollo de Modelos Biomecánicos

Para desarrollar y esquematizar las propiedades dinámicas de la función mandibular de las especies en estudio, se emplearon datos morfométricos de la anatomía mandibular y las proporciones musculares de los segmentos descritos en el inciso anterior. De esta forma se llevó a cabo la predicción del comportamiento y transmisión de la fuerza a través de la acción de la palanca generada en la mandíbula inferior. El punto de apoyo alrededor del cual giran los elementos óseos de la mandíbula inferior gracias a la acción muscular, está constituido por la articulación cuadrado-articular (Figura 19), que alcanza un máximo de 30° de rotación cuando la mandíbula se encuentra completamente abierta (Westneat, 2003), valor que es tomado por defecto en el modelo en el momento inicial de la captura de las presas (mandíbula con apertura total). Al momento de modelar el aparato mandibular de los individuos se tienen en cuenta tres premisas:

- ◆ La mandíbula puede cerrarse repentinamente sin encontrar una presa pero en este caso, el cierre no se da en su totalidad.
- ◆ Los vectores de fuerza muscular y de mordida son calculados por iteraciones en cada posición desde la apertura total de la mandíbula hasta el cierre, asumiendo que el organismo tiene una presa atrapada en esa posición. Esto implica que una vez que se tiene una apertura bucal total, se asume que esta se cierra con gran velocidad pero con un potencial de fuerza bajo contrario a lo que sucede en el momento en que se captura la presa, ya que disminuye la velocidad y aumenta la fuerza.
- ◆ Se asume que la mandíbula no tiene masa ni presenta fricción ó resistencia al agua. De esta forma en el instante en que la mandíbula comienza a cerrarse, alcanza un pico de velocidad sin tener que acelerar su masa o vencer la fricción del agua.

Los datos morfométricos requeridos para desarrollar el modelo estuvieron constituidos por 7 puntos anatómicos principales (Tabla 4), a partir de los cuales se obtuvieron 12 medidas de longitud (cm) y 2 de masa muscular (g) (Tabla 5, Figura 23). Se agruparon un total de 60 imágenes (10 para cada especie) en el programa *tpsUtil*, en las cuales a partir de los puntos se tomaron las medidas de distancia empleando el software *tpsDig2*. Estas medidas fueron agrupadas en una base de datos que posteriormente se ingresó a la plataforma *MandibLever 3.2* (Mandibular Lever Mechanics, 2006). Los parámetros dinámicos que se obtuvieron fueron Contracción Muscular (CM:%), Fuerza Máxima Aplicada (FMA:N)*, Fuerza Aplicada (FA:N), Fuerza Máxima de Mordida (FMMB:N)*, Fuerza de Mordida (FM:N), Trabajo (T:J), Poder (W), Velocidad Angular (VA:°/ms), Duración del cierre (DC:ms) y Ventaja Mecánica Efectiva (VME) que se tomó como la medida de la proporción de fuerza, calculada como Fuerza Resultante/Fuerza Aplicada (FR/FA). Estas medidas fueron obtenidas para cada segmento muscular (A1 y A2) por separado, a excepción de FMMB que se toma de forma bilateral.

*Constituyen valores teóricos. La primera es la fuerza máxima aplicada para generar el cierre, que en teoría podría ejercer ese individuo en esa posición. La segunda, es la fuerza máxima de mordida que podría presentar, tomada de forma bilateral en determinada posición; constituyen sobreestimaciones de lo que el individuo puede realizar, pero en el presente trabajo son tomadas como referentes.

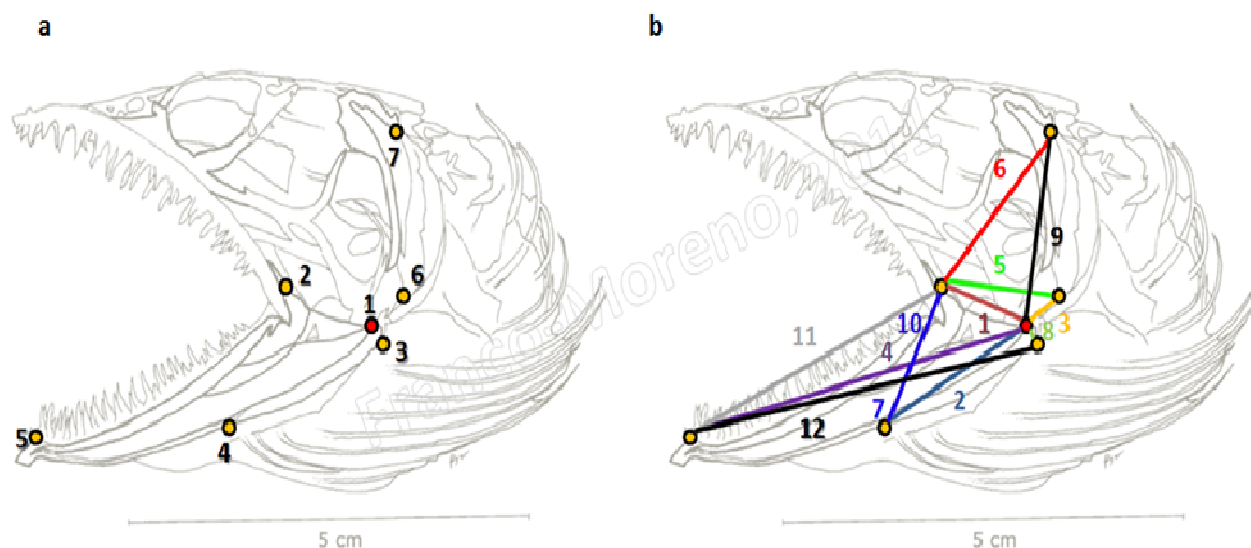


Figura 23. Ubicación de (a) los principales puntos anatómicos a partir de los cuales se obtuvieron (b) las 12 medidas de longitud.

Tabla 4. Principales puntos anatómicos requeridos para desarrollar el modelo biomecánico.

PUNTOS ANATÓMICOS PRINCIPALES	DESCRIPCIÓN
1	Articulación cuadrado-mandibular*
2	Proceso ascendente del articular
3	Margen postero-ventral del articular
4	Parte medial de la mandíbula
5	Punto más distal del dentario
6	Margen ventral del preopérculo (punto de origen del segmento A2)
7	Hiomandibular (punto de origen del segmento A3)

*Constituye el punto de rotación de la palanca que se genera para el cierre mandibular.

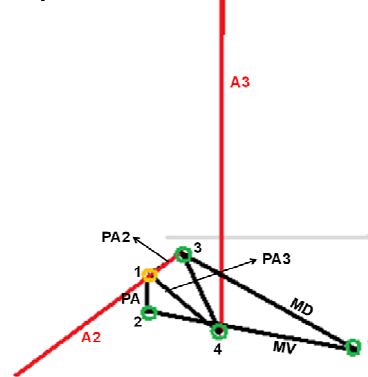
Tabla 5. Medidas de distancia (cm) y masa muscular (g), obtenidas a partir de la ubicación de los puntos anatómicos principales en la morfología craneal de los individuos.

MEDIDA	DESCRIPCIÓN	FUNCIÓN
1	Distancia desde la articulación cuadrado-articular hasta la inserción de A2, en el proceso ascendente del articular	Palanca generada por el segmento muscular A2
2	Distancia desde la articulación cuadrado-articular hasta la inserción de A3 en la parte medial de la mandíbula	Palanca generada por el segmento muscular A3
3	Distancia desde la articulación cuadrado-articular hasta la inserción del ligamento interopérculomandibular en el margen postero-ventral del articular	Palanca generada para la apertura mandibular
4	Distancia desde la articulación cuadrado-articular hasta el punto más distal del dentario	Palanca generada en la mandíbula inferior
5	Distancia desde el origen de A2 en el margen ventral del preopérculo hasta su inserción, en el proceso ascendente del articular	Longitud del segmento A2
6	Distancia desde el origen de A3 en el hiomandibular hasta su inserción, en el proceso ascendente del articular (incluyendo la longitud del tendón)	Longitud del segmento A3
7	Distancia desde el origen del tendón del segmento A3, al final de este segmento, hasta su inserción en el proceso ascendente del articular	Longitud del tendón del segmento A3
8	Distancia desde el origen del segmento A2 hasta la articulación cuadrado-articular	
9	Distancia desde el origen del segmento A3 hasta la articulación cuadrado-articular	
10	Distancia desde la inserción del segmento A2, hasta la inserción del segmento A3	
11	Distancia desde el ápice del proceso ascendente del articular, hasta el punto más distal del dentario	Longitud dorsal de la mandíbula inferior
12	Distancia desde el margen póstero-ventral del articular, hasta el punto más distal del dentario	Longitud ventral de la mandíbula inferior
13	Masa muscular del segmento A2	
14	Masa muscular del segmento A3	

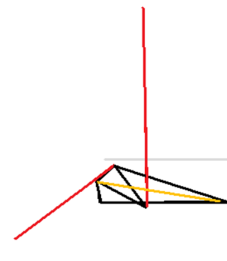
Visualización de la Función Mandibular

A partir de los datos morfométricos con los que se alimenta la plataforma además de obtener los parámetros dinámicos de la función mandibular (expuestos en el inciso anterior), se generaron representaciones gráficas del cierre que fueron tomadas en intervalos de 5 grados de rotación mandibular desde la apertura hasta el cierre total, cubriendo de esta forma el ciclo completo de cierre (Figura 24).

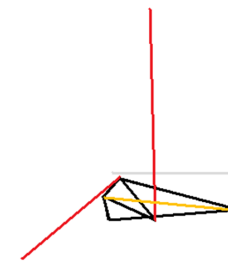
MANDÍBULA INFERIOR
Apertura



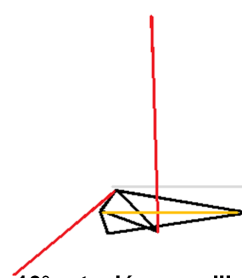
25° rotación mandibular



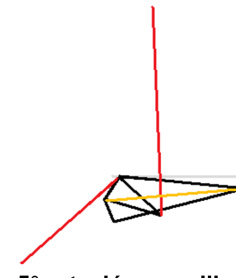
20° rotación mandibular



15° rotación mandibular

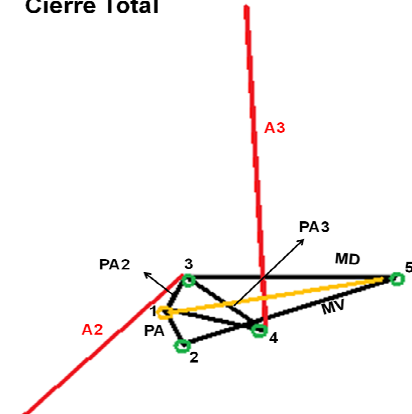


10° rotación mandibular



5° rotación mandibular

Cierre Total



PA: Palanca Apertura
PA2: Palanca A2
PA3: Palanca A3
MD: Margen Dorsal de la mandíbula inferior
MV: Margen Ventral de la mandíbula inferior

1: Articulación cuadrado-articular
2: Inserción ligamento interopérculomandibular
3: Inserción del segmento A2
4: Inserción del segmento A3
5: Punto más distal de la mandíbula inferior

Figura 24. Ciclo de cierre mandibular representando desde la apertura total hasta el cierre, en intervalos de 5 grados de rotación. Se señalan los principales constituyentes de la mandíbula inferior.

Así mismo, además de tener en cuenta los grados de rotación mandibular se obtiene el porcentaje de contracción muscular para los segmentos A2 y A3 generado durante el cierre. Para hacer las medidas comparables entre individuos y especies, éstas fueron normalizadas teniendo en cuenta la longitud total (LT) de cada espécimen; las medidas lineales se dividieron entre la longitud total y las de masa entre la longitud total al cubo (LT^3).

Perfiles de las Variables de Desempeño

A partir de los valores normalizados de las medidas se generaron perfiles de las variables de desempeño calculadas para los segmentos A2 y A3 por separado. Se identificó el comportamiento de cada variable durante el ciclo de cierre mandibular así como aquellas especies que mostraron un mayor desempeño. Para determinar si se presentaba o no una función diferencial entre estos dos segmentos, se realizaron perfiles por especie comparando los valores obtenidos para cada parámetro dinámico en cada segmento muscular. Los perfiles se realizaron con relación al ciclo total de cierre mandibular, tomando como en el caso de las visualizaciones gráficas desde la apertura total (30° de rotación mandibular) hasta el cierre (0° de rotación mandibular) en intervalos de 5 grados.

Para evaluar la significancia de la función diferencial presentada por los segmentos musculares, los valores de cada parámetro dinámico obtenido para los segmentos combinados (A2 y A3) fueron comparados por medio de un análisis de varianza multivariado (MANOVA). Para determinar si se presentaban o no diferencias significativas en el desempeño entre especies, los valores obtenidos para el segmento involucrado en cada parámetro fueron comparados empleando un análisis de varianza (ANOVA). Finalmente para determinar entre qué especies se presentaban las principales diferencias se realizaron pruebas *a posteriori* de Tukey.

6.4 ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO

Se realizó un Análisis de Escalamiento Multidimensional no Métrico (NMDS) para establecer las relaciones entre las variables osteológicas, morfométricas y biomecánicas calculadas con el gradiente generado a partir de los análisis tróficos. Este análisis se basa en la jerarquía de las variables más no en la magnitud de las mismas. Además se reducen las dimensiones de los datos sin llevar a cabo transformaciones *a priori* de los mismos (caso que se da en el Análisis de Componentes Principales), determinando las relaciones no lineales existentes entre éstos (James & McCulloch, 1990) y posicionando los objetos en el espacio Euclidiano. De esta forma las posiciones se asemejan a las originales (McCune & Grace, 2002).

Las variables que se tomaron en cuenta para la realización de este análisis fueron:

- ◆ **Osteológicas:** se tomó el tamaño (área total en cm²) de los huesos dentario, articular y cuadrado, que son los que se involucran directamente con el evento de captura de presas.
- ◆ **Morfométricas:** en este caso, se tuvo en cuenta la variable adicional que asocia a los dos grupos independientes de puntos homólogos, y que fue calculada a partir de la proporción del tamaño del centroide, de los dos subconjuntos generados por el tratamiento para estructuras articuladas.
- ◆ **Biomecánicas:** se tomaron en cuenta la fuerza aplicada, la velocidad angular y la ventaja mecánica efectiva, por considerarlas como los principales descriptores del desempeño y la eficiencia generados durante la captura de presas de cada especie.

7. RESULTADOS

7.1 GENERALIDADES

Se analizaron 653 estómagos pertenecientes a las seis especies en estudio. Para todas las especies se encontraron más estómagos con alimento que vacíos (Figura 25).

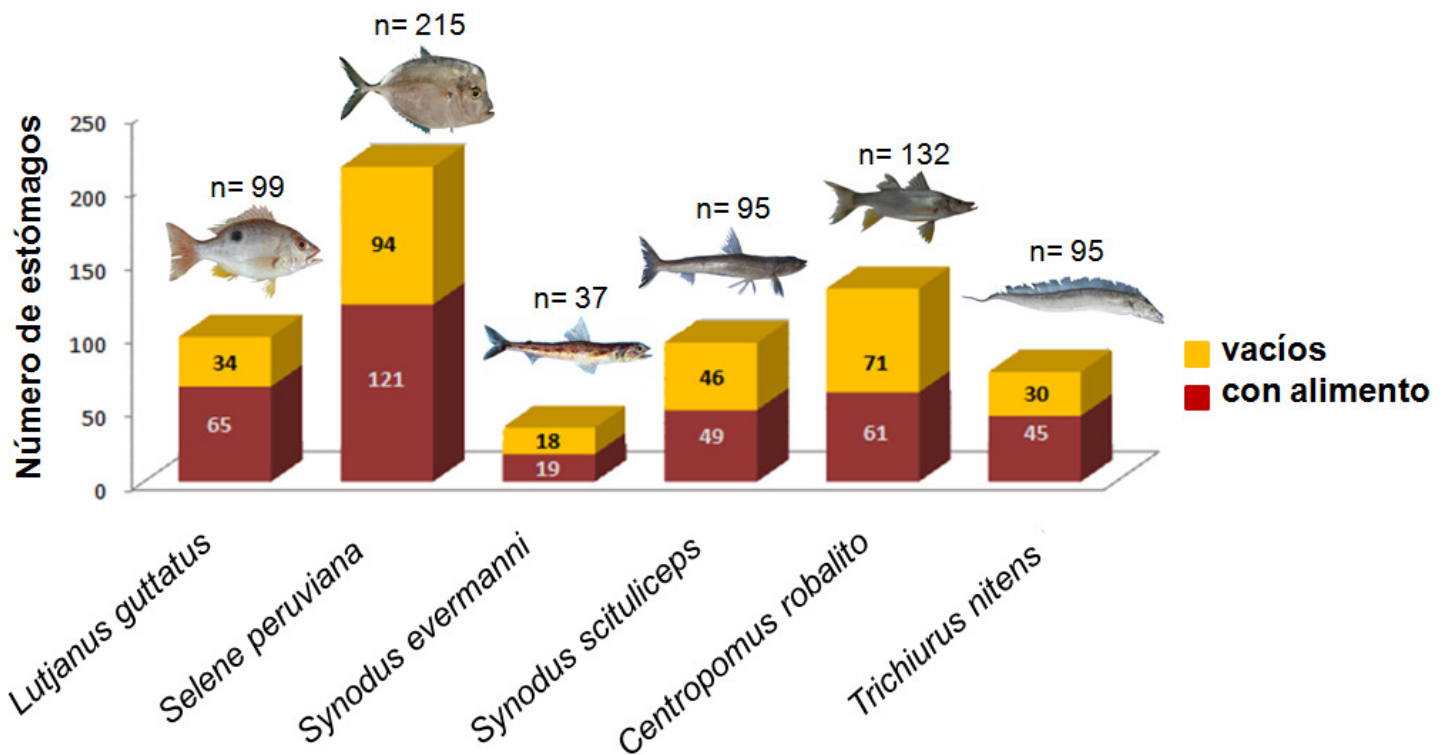


Figura 25. Número de estómagos con alimento y vacíos analizados por especie.

De acuerdo a la diversidad media acumulada, para todas las especies el número de estómagos analizado fue suficiente para describir la dieta en un 95% (Figura 26). En todos los casos se alcanzó un coeficiente de variación de 0.05.

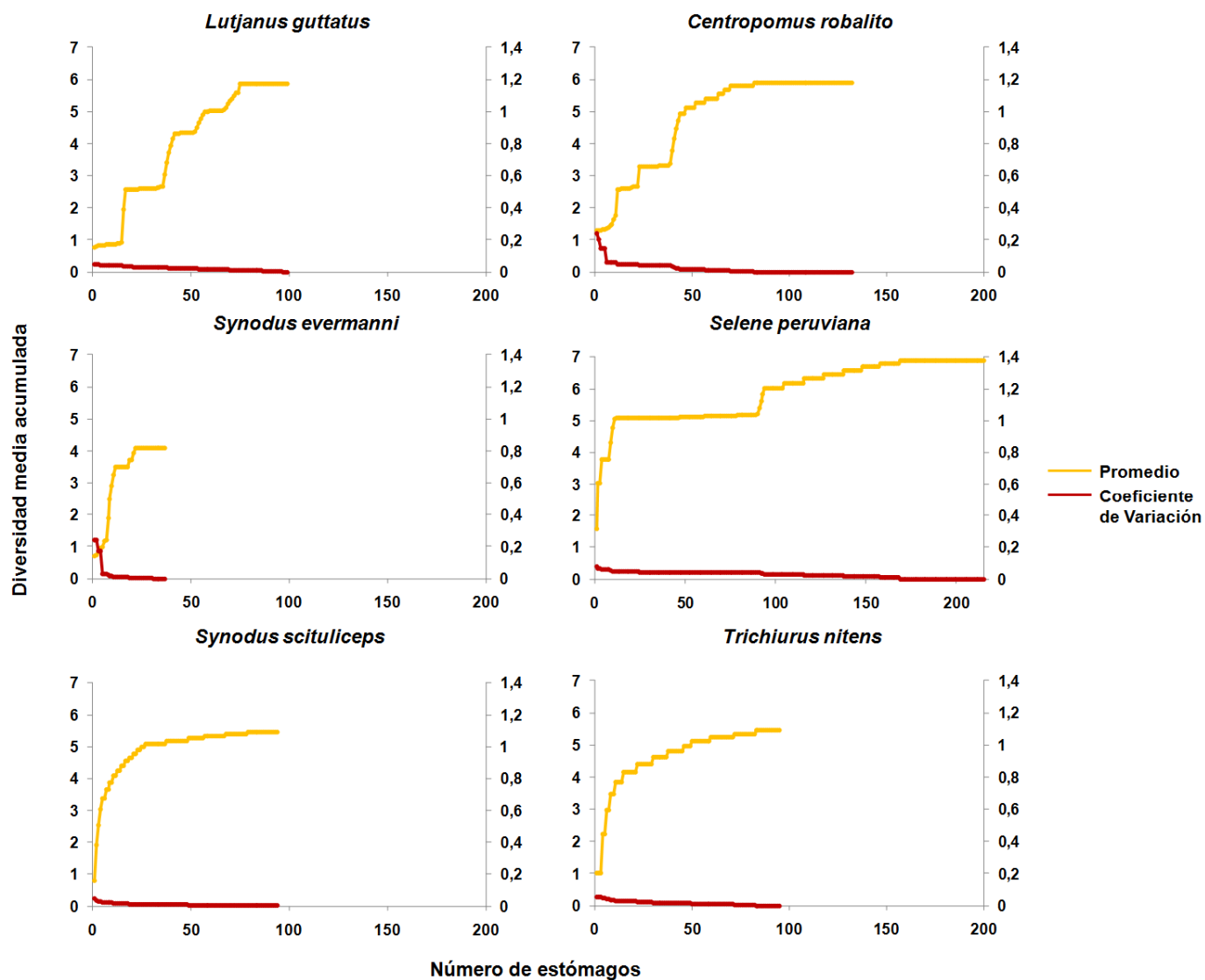


Figura 26. Diversidad media acumulada de presas para cada una de las seis especies.

7.2 ANÁLISIS TRÓFICOS



En cuanto al porcentaje de llenado *S. scituliceps* y *T. nitens* presentaron la mayoría de estómagos con una categoría de 4, indicando que estaban llenos en su totalidad. Las especies restantes presentaron un porcentaje de llenado entre 1-25% (Figura 27). En cuanto al grado de digestión de las presas, para *C. robalito* y *L. guttatus* la mayoría de estas se encontraron en las categorías 2 y 3 (Figura 27); para las especies restantes la mayor parte de las presas se encontraron en la categoría 2, en la que no hay piel ni ojos y se presentan músculos al descubierto (Figura 27).

A partir de estos índices y teniendo en cuenta las horas a las que fueron capturados los individuos, se obtuvieron los patrones de alimentación de las especies; *L. guttatus* es una especie que se alimenta principalmente en horas de la mañana, mientras que *S. peruviana*, aparentemente se alimenta en las primeras horas del día, ya que la mayoría de estómagos estaban llenos entre un 1-25% en el momento de la captura (entre las 9:00 y las 11:00 horas), y casi todas las presas mostraron algún grado de digestión (en su mayoría poco digeridas, pero se evidencia una cantidad considerable en un estado de digestión avanzado). Por su parte *C. robalito*, presenta una alimentación que se produce preferentemente en la noche, presentando los mayores grados de digestión en la mañana y en la tarde.

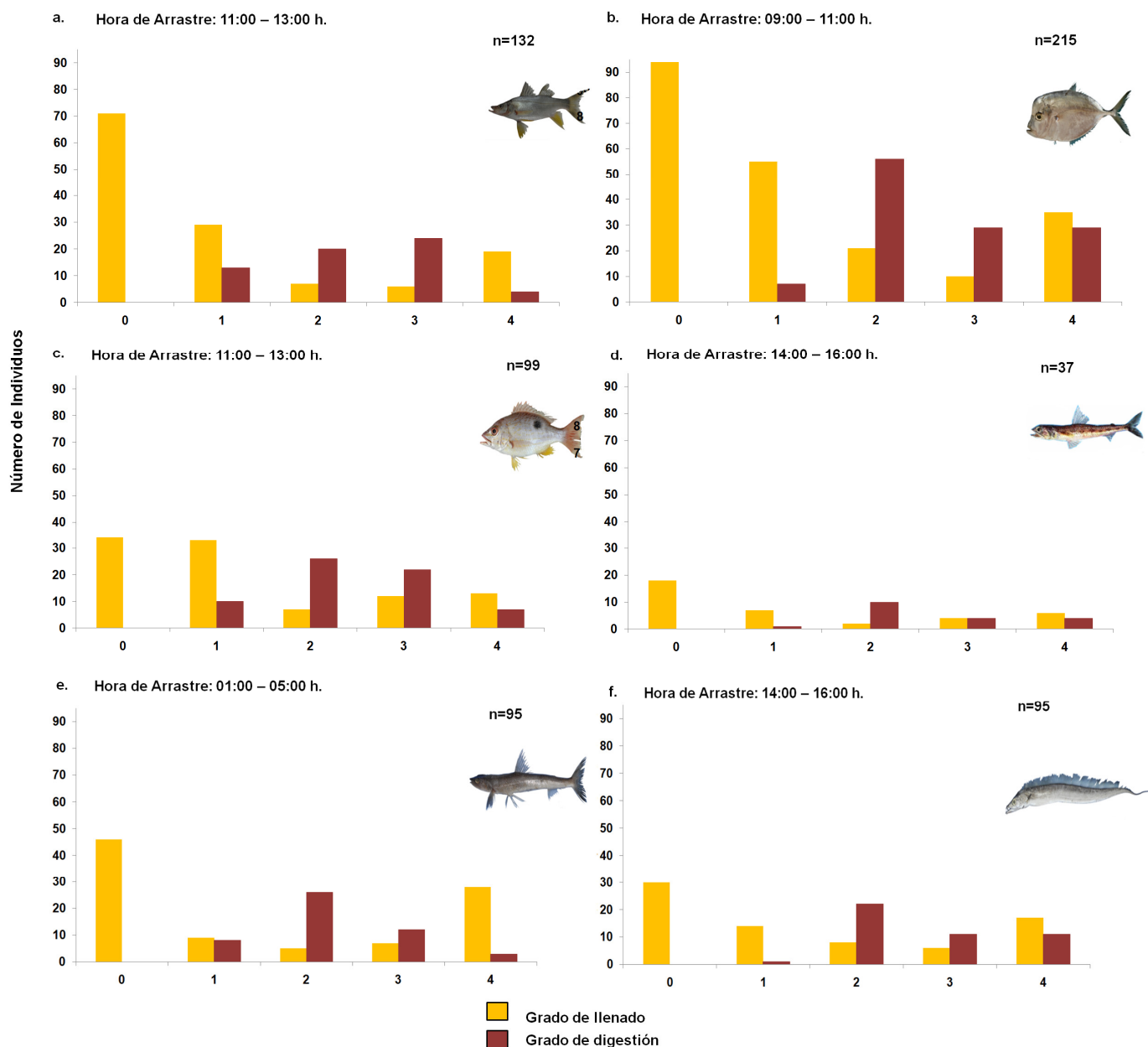


Figura 27. Grado de llenado estomacal de los depredadores y de digestión de las presas, registrados para **(a)** *Centropomus robalito*, **(b)** *Selene peruviana*, **(c)** *Lutjanus guttatus*, **(d)** *Synodus evermanni*, **(e)** *Synodus scituliceps* y **(f)** *Trichiurus nitens*, con sus respectivas horas de captura.

Los individuos pertenecientes a la especie *T. nitens* fueron capturados en un arrastre realizado en la plataforma de Nayarit entre las 14:00 y las 16:00 horas; teniendo en cuenta que la mayoría de sus estómagos se encontraron llenos y las presas no estaban totalmente digeridas (la mayoría en grados de digestión 2 y 3), se puede deducir que esta especie se alimenta hacia el medio día. *S. evermanni* al igual que en el caso anterior fue capturado en un arrastre realizado entre las 14:00 y las 16:00 horas, mostrando la mayoría de estómagos entre 1-25% de llenado pero también una cantidad representativa totalmente llenos; la mayoría de las presas se encontraron poco digeridas lo que podría estar indicando dos momentos de alimentación similares a los reportados para *S. peruviana*: uno en la mañana, y otro hacia el medio día. Finalmente *S. scituliceps* presentó individuos capturados en horas de la madrugada (entre la 1:00 y 5:00 horas) mostrando además la mayoría de estómagos completamente llenos y presas poco digeridas; esto indica que los organismos de esta especie tienden a alimentarse preferentemente en horas de oscuridad.

7.2.1 DESCRIPCIÓN DE LA DIETA

En cuanto a la dieta encontrada para cada especie, en el caso de *C. robalito* de las 15 presas identificadas los camarones fueron los más representativos dominando la dieta casi en su totalidad, aunque también se encontró la presencia de algunos estomatópodos de la especie *Squilla biformis* y de crustáceos no identificados, siendo estos últimos más representativos en cuanto a su abundancia con respecto a los estomatópodos (Figura 28 a). Para *L. guttatus* de los 26 ítems alimentarios identificados los crustáceos no identificados constituyeron la presa más importante, predominando notablemente con respecto a los demás grupos; se registró la presencia de individuos de la familia Ogyrididae y del género *Processa* spp y algunos teleósteos de la familia Engraulidae. Estos últimos grupos tuvieron una importancia similar en cuanto a los tres índices calculados (Figura 28 b). Para *S. peruviana* de las 15 presas identificadas los engráulidos se destacaron por ser los más representativos, aunque también se registró el consumo de camarones de la

familia Ogyrididae, crustáceos y teleósteos no identificados; los camarones fueron más importantes en cuanto a su presencia numérica, en comparación con los dos últimos grupos mencionados (Figura 28 c).

En el caso de *S. evermanni* de los 10 ítems identificados los cefalópodos de la familia Loliginidae, los engráulidos y teleósteos no identificados fueron las presas más importantes, encontrando además algunos individuos de la familia Scombridae dentro de la dieta; loliginidos y teleósteos no identificados tuvieron una importancia similar en su frecuencia de aparición, pero con respecto a la abundancia y aporte en peso los moluscos fueron más relevantes (Figura 28 d). *S. scituliceps* presentó 22 presas dentro de las que se destacaron peces del género *Anchoa* spp. e individuos de la especie *Engraulis mordax*, presentando una importancia similar en cuanto al número de individuos y la frecuencia de aparición, pero diferenciándose con respecto al aporte en peso ya que las anchoas presentaron mayor importancia; se encontraron en menor medida moluscos de la familia Loliginidae y algunos clupeidos (Figura 28 e).

Finalmente para *T. nitens* de los 14 ítems registrados, los teleósteos no identificados e individuos pertenecientes al género *Anchoa* spp. fueron los más importantes, siendo los primeros los que presentaron un mayor aporte en peso; sin embargo peces de las familias Engraulidae y Clupeidae también se destacaron dentro de la dieta de esta especie, encontrando además materia orgánica no identificada (MONI) (Figura 28 f).

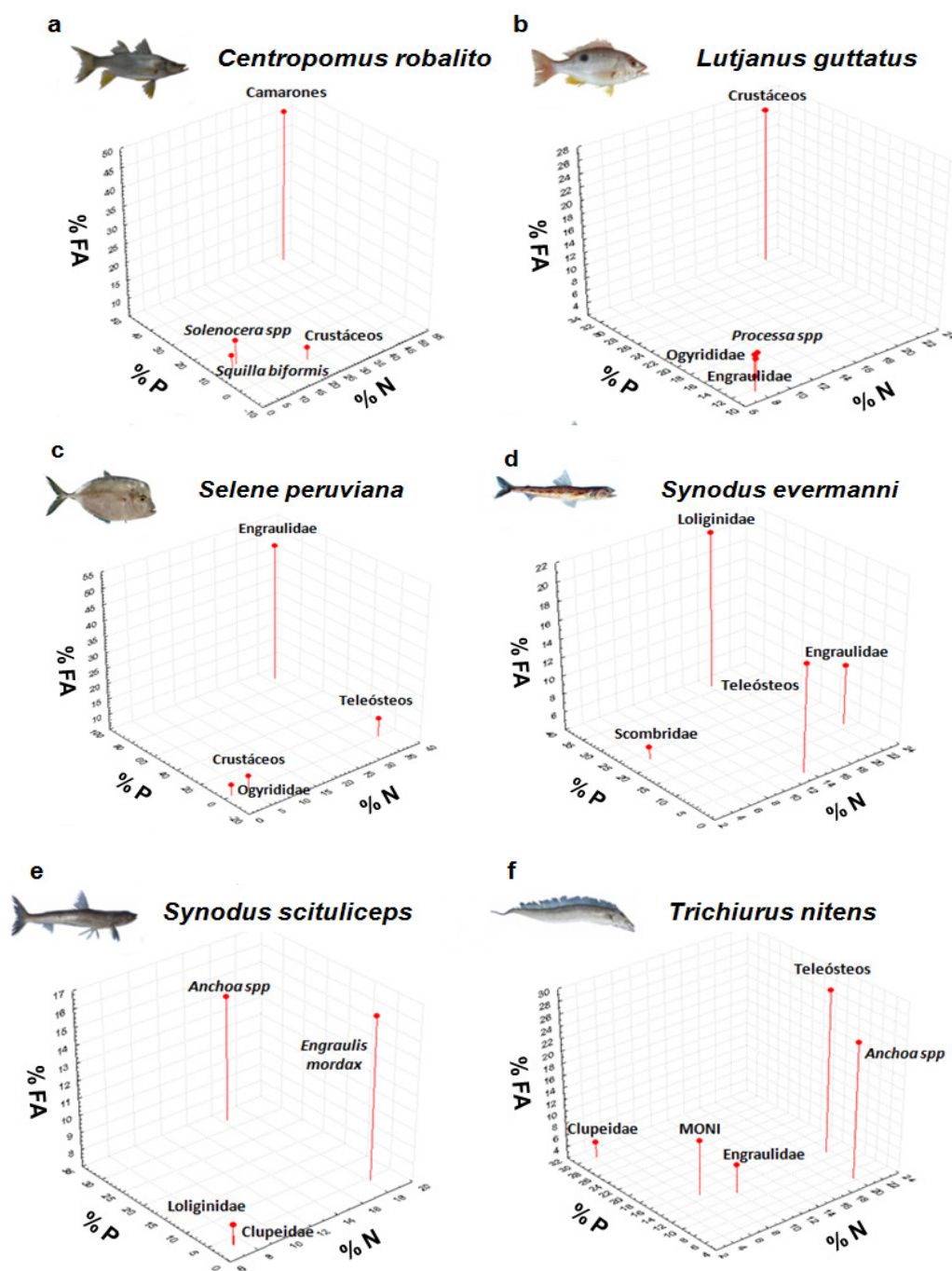


Figura 28. Relación de los tres índices tróficos calculados: Numérico (%N), Gravimétrico (%P) y de Frecuencia de Aparición (%FA), para las seis especies de peces ictiófagos.

El robalo (*C. robalito*), el pargo lunarejo (*L. guttatus*) y el papelillo (*S. peruviana*) presentaron dietas homogéneas dominadas casi en su totalidad por una sola presa, por lo que fueron considerados organismos especialistas. Por su parte el chile corto (*S. evermanni*), el chile largo (*S. scituliceps*) y el cinto (*T. nitens*) presentaron dietas más heterogéneas lo que los ubica como depredadores generalistas. Para identificar las posibles interacciones entre los depredadores a través de las relaciones entre la dieta, se realizaron análisis de coordenadas principales (ACoP) obteniendo:

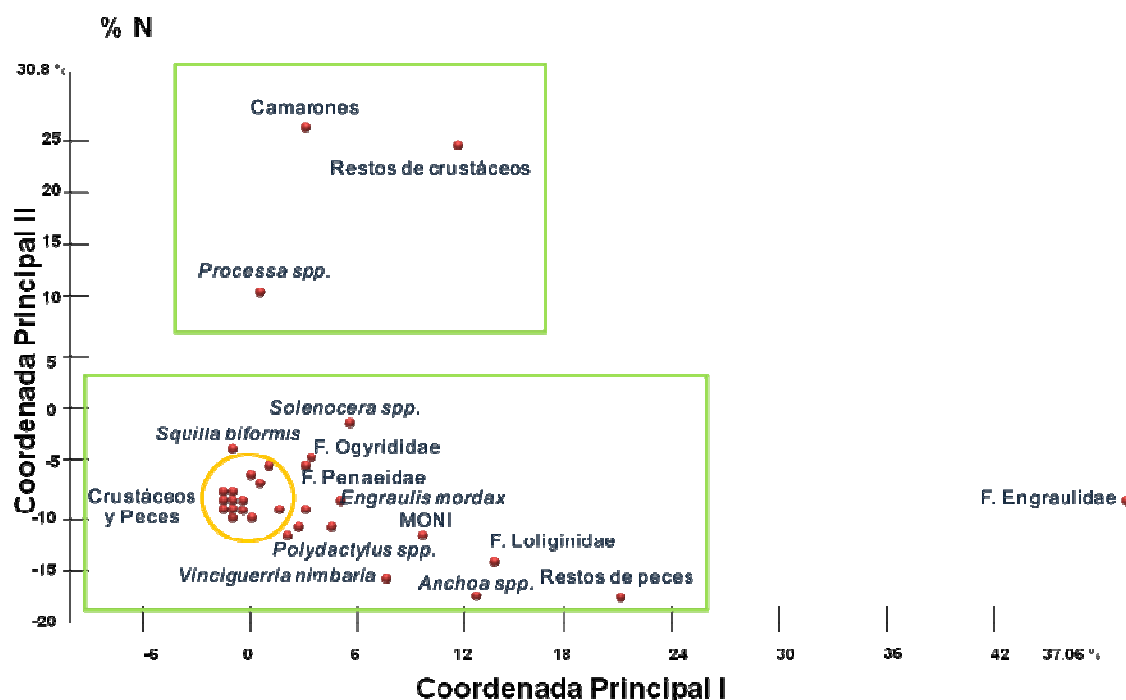


Figura 29. Análisis de Coordenadas Principales basado en la matriz trófica numérica, resaltando en los recuadros las dos agrupaciones de presas generadas y dentro del círculo, especies de peces y crustáceos de menor importancia dentro de la dieta de los peces ictiófagos analizados.

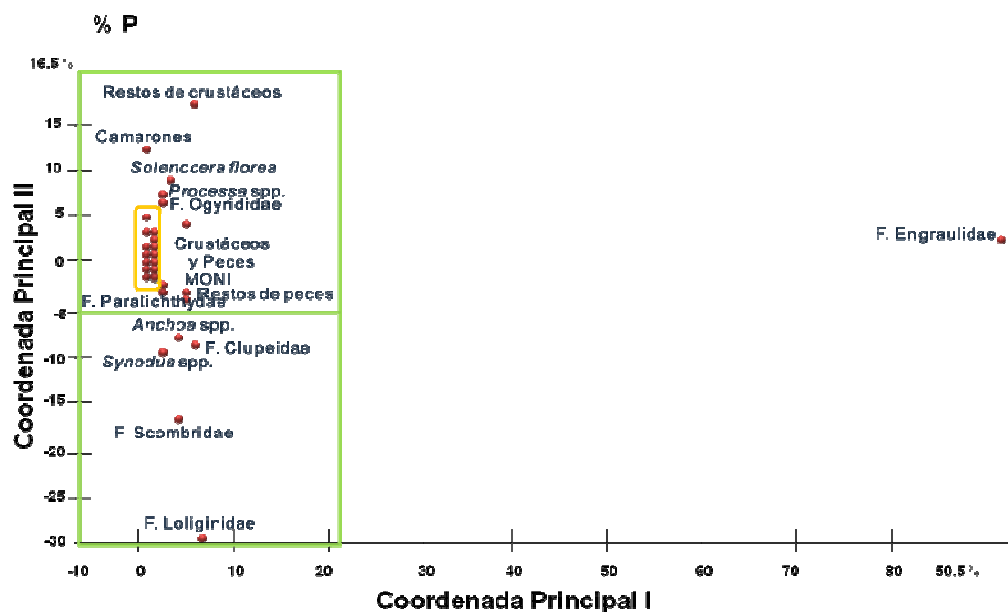


Figura 30. Análisis de Coordenadas Principales basado en la matriz trófica gravimétrica, resaltando en los recuadros las dos agrupaciones de presas generadas y dentro del rectángulo amarillo, especies de peces y crustáceos de menor importancia dentro de la dieta de los peces ictiófagos analizados.

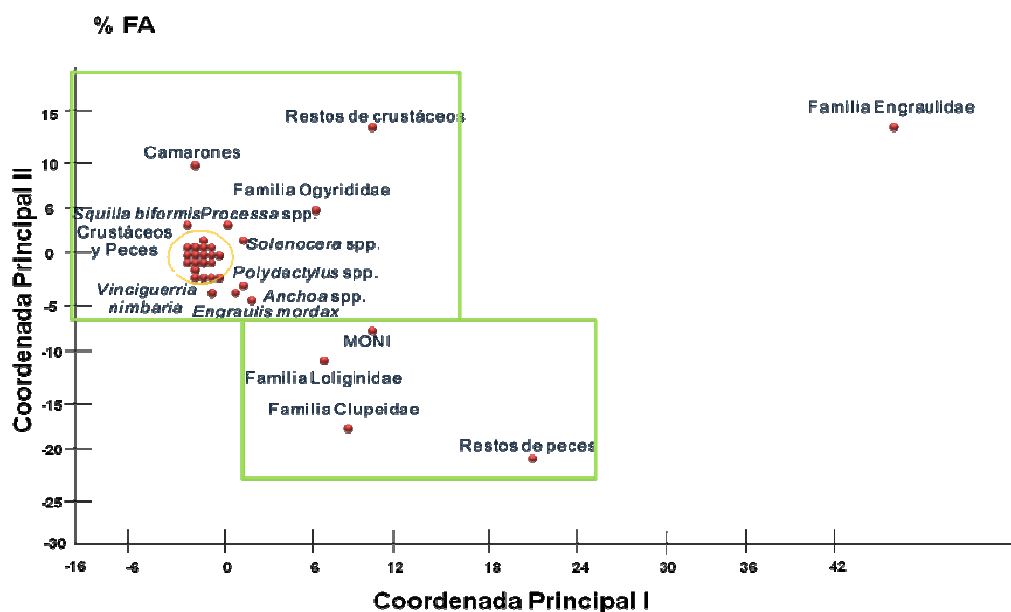


Figura 31. Análisis de Coordenadas Principales basado en la matriz trófica de frecuencia de aparición, resaltando en los recuadros las dos agrupaciones de presas generadas y dentro del círculo, especies de peces y crustáceos de menor importancia dentro de la dieta de los peces ictiófagos analizados.

que para las matrices tróficas numérica (Figura 29), gravimétrica (Figura 30) y de frecuencia de aparición (Figura 31) se encontró un consenso en las configuraciones obtenidas, ya que en los tres análisis se observó la formación de dos asociaciones; la primera conformada por diferentes grupos de crustáceos y la segunda, que principalmente estuvo constituida por varios grupos de peces y en la que algunos crustáceos, moluscos y MONI tuvieron menor importancia. El único ítem alimentario que no se encontró dentro de ninguna de estas dos asociaciones, fueron los peces de la familia Engraulidae.

Al relacionar estos resultados con la dieta presentada por cada una de las especies, se determinó que entre éstas se conforma un gradiente a lo largo de la coordenada principal II que va desde las especies que presentaron menor ictiofagia, hasta aquellas consideradas ictiófagas especialistas. Es así que los valores más altos para las tres matrices se relacionaron con la especie *C. robalito*, cuya dieta estuvo constituida casi en su totalidad por camarones; después de esta se encuentra *L. guttatus*, cuyo consumo se inclinó hacia los crustáceos no identificados y camarones del género *Processa* spp., pero que en su dieta (aunque con una representatividad muy baja) incluyó algunos restos de peces. A continuación y ubicándose desde la zona media hasta la parte final de la coordenada principal II, se identificó al grupo conformado por las dos especies de *Synodus* y *T. nitens*; *S. evermanni*, aunque incluyó con una representatividad alta varios grupos de peces, presentó una dieta inclinada hacia el consumo de moluscos de la familia Loliginidae.

S. scituliceps y *T. nitens* que se encontraron hacia la zona inferior, mostraron un consumo casi exclusivo de peces (incluyendo varios grupos de éstos) pero presentaron en sus dietas algunos moluscos y MONI, respectivamente. Finalmente encontramos a *S. peruviana* que se ubicó hacia los valores más altos de la coordenada principal I y fue considerada como ictiófaga especialista, mostrando una dieta dominada por peces de la familia Engraulidae que constituyó la única presa que no se incluyó en ninguno de los dos grupos mencionados (Figura 32).

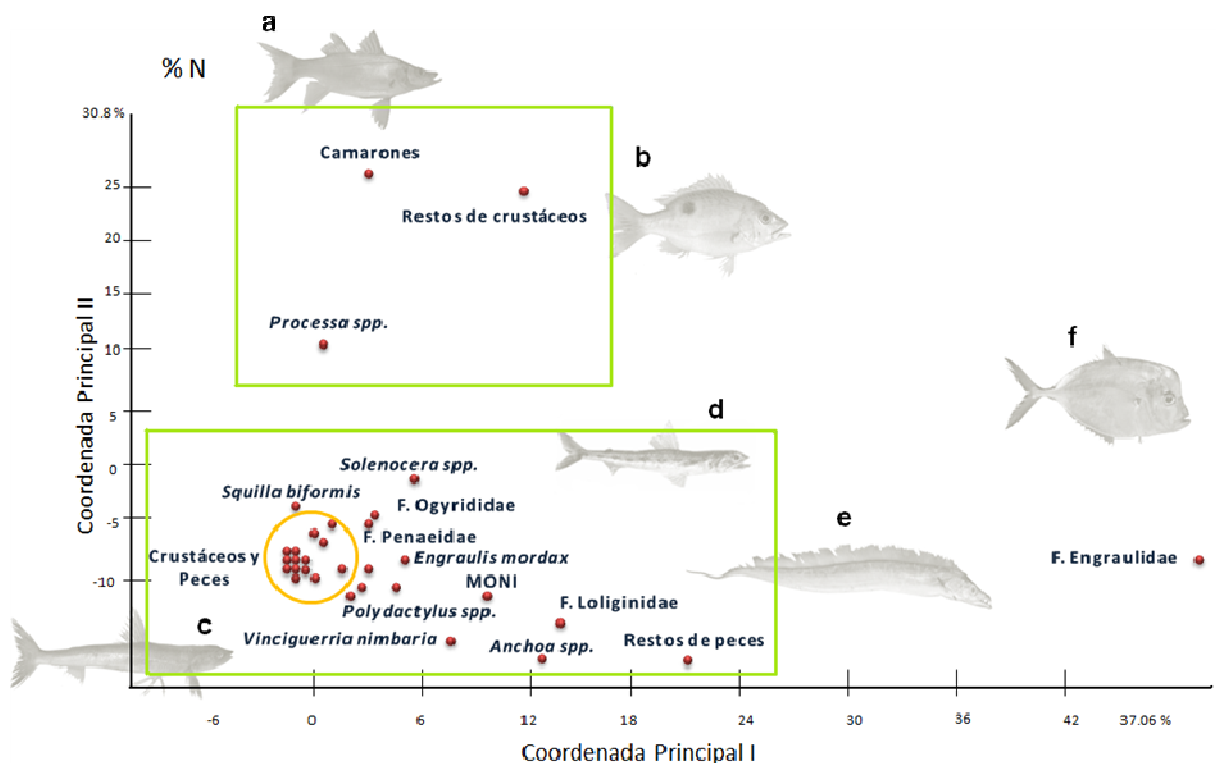


Figura 32. Interacciones generadas entre los depredadores a partir de la relación de los Análisis de Coordenadas Principales realizados para las tres matrices tróficas, con la dieta de cada especie. **(a)** *Centropomus robalito*, **(b)** *Lutjanus guttatus*, **(c)** *Synodus scituliceps*, **(d)** *Synodus evermanni*, **(e)** *Trichiurus nitens* y **(f)** *Selene peruviana*.

A partir de los Análisis de Varianza Multivariados no paramétricos se determinó que para las tres matrices se presentan diferencias significativas en la dieta de por lo menos una de las especies ($p < 0.05$) (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado no paramétrico, para las tres matrices tróficas obtenidas.

	SUMA DE CUADRADOS	P	F APROXIMADO
Matriz numérica	78.64	0.0058	2.812
Matriz Gravimétrica	81.29	0.0036	2.803
Matriz Frecuencia de Aparición	77.55	0.004	3.089

Para la matriz numérica las principales diferencias en la dieta se encontraron entre *S. evermanni* con respecto a *S. scituliceps* y *L. guttatus* y entre esta última con *T. nitens* ($p < 0.05$) (Tabla 7 %N). En cuanto a la matriz gravimétrica las principales diferencias fueron observadas entre *L. guttatus* con respecto a las demás especies; así mismo se encontraron diferencias significativas entre la dieta de *S. scituliceps* y *S. evermanni* y de esta última con *S. peruviana* ($p < 0.05$) (Tabla 7 %P). Por su parte para la matriz de frecuencia de aparición nuevamente *L. guttatus* mostró diferencias con respecto a la dieta de las demás especies, encontrando también un consumo diferencial de presas entre *S. evermanni* y *S. scituliceps* ($p < 0.05$) (Tabla 7 %FA).

Tabla 7. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado no paramétrico para cada una de las posibles combinaciones entre especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas.

% N	<i>Centropomus robalito</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>C. robalito</i>		0.5518	0.1759	0.1242	0.0501	0.824
<i>S. peruviana</i>			0.515	0.0795	0.0546	0.316
<i>S. evermanni</i>				0.0073	0.0011	0.2863
<i>S. scituliceps</i>					0.4952	0.0847
<i>L. guttatus</i>						0.0251
% P	<i>Centropomus robalito</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>C. robalito</i>		0.3495	0.3675	0.2194	0.0245	0.8576
<i>S. peruviana</i>			0.046	0.1418	0.0065	0.2236
<i>S. evermanni</i>				0.0194	0.0017	0.4966
<i>S. scituliceps</i>					0.2222	0.1297
<i>L. guttatus</i>						0.0077
% FA	<i>Centropomus robalito</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>C. robalito</i>		0.6167	0.185	0.1344	0.0248	0.972
<i>S. peruviana</i>			0.0509	0.1834	0.0488	0.4487
<i>S. evermanni</i>				0.0069	0.0003	0.2606
<i>S. scituliceps</i>					0.4261	0.0974
<i>L. guttatus</i>						0.0113

De acuerdo a lo anterior se evidencia que *L. guttatus* presentó una dieta característica que se diferenció de la presentada por los demás organismos. La dieta de las dos especies de *Synodus* presentó diferencias en los tres casos a pesar que conformaron un grupo evidente en los ACoP. Por lo anterior, se llevaron a cabo pruebas de Mantel para cada combinación de matrices calculando de esta forma la correlación lineal existente entre éstas mediante el método de Pearson, obteniendo que existe una correlación representativa entre todos los pares de matrices ($p < 0.001$; r cercano a 1) (Tabla 8), por lo que la información proveniente de cualquiera de los tres arreglos puede ser analizada e interpretada para describir la dieta de las especies y evaluar las relaciones de proximidad o distancia existentes entre las presas consumidas por las mismas.

Tabla 8. Correlaciones obtenidas para cada combinación de matrices, mediante la realización de pruebas de Mantel.

	Matriz Numérica	Matriz Gravimétrica	Matriz Frecuencia
Matriz Numérica		0.8132	0.8847
Matriz Gravimétrica	<0.001		0.837
Matriz Frecuencia	<0.001	<0.001	

Para evaluar la similitud trófica presentada entre las especies en estudio se realizó un análisis de agrupación tomando como base la matriz numérica, que con un punto de corte en 0.35 (35%) mostró la presencia de tres grupos: el primero conformado por *L. guttatus* y *C. robalito* (similitud=0.4) que consumieron gran cantidad de crustáceos; el segundo grupo lo conformaron las especies *S. scituliceps* y *T. nitens* (similitud=0.45) las cuales consumieron en común diferentes grupos de peces y MONI en abundancia. El último grupo que además fue el más similar estuvo constituido por *S. evermanni* y *S. peruviana* (similitud=0.62), que presentaron un alto consumo de engraulidos dentro de sus dietas (Figura 33).

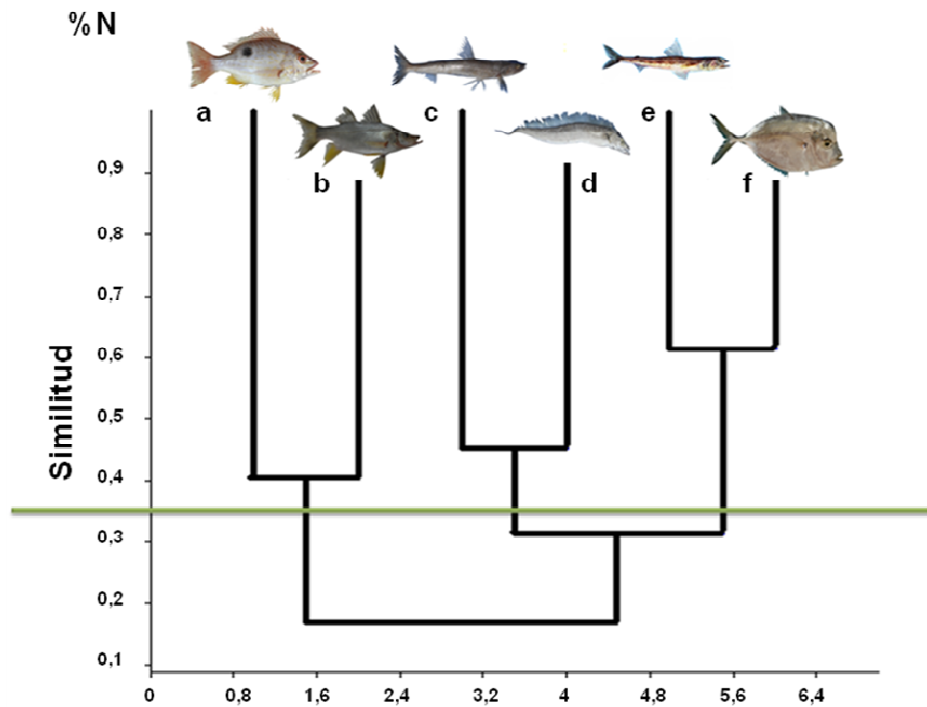


Figura 33. Similitud de las dietas tomando como referencia la matriz trófica numérica, donde se muestran las agrupaciones generadas entre: **a)** *Lutjanus guttatus* y **b)** *Centropomus robalito*. **c)** *Synodus scituliceps* y **d)** *Trichiurus nitens* y finalmente **e)** *Synodus evermanni* y **f)** *Selene peruviana*.

Nuevamente se evidenció el gradiente generado en los análisis anteriores, encontrando en principio a las dos especies cuyo consumo preferencial se encontró sobre los crustáceos (*C. robalito* y *L. guttatus*); después de estas, se encontraron aquellas especies cuya dieta fue más heterogénea dominada por varios grupos de peces (para el caso de *S. scituliceps* y *T. nitens*) y moluscos (*S. evermanni*), llegando finalmente a *S. peruviana* que a pesar de agruparse con *S. evermanni* en este análisis y presentar una similitud alta fue la única especie cuyo consumo estuvo enfocado a un solo grupo de peces (engraulidos), lo cual la ubicó en el tope del modelo conceptual presentado a continuación (Figura 34).

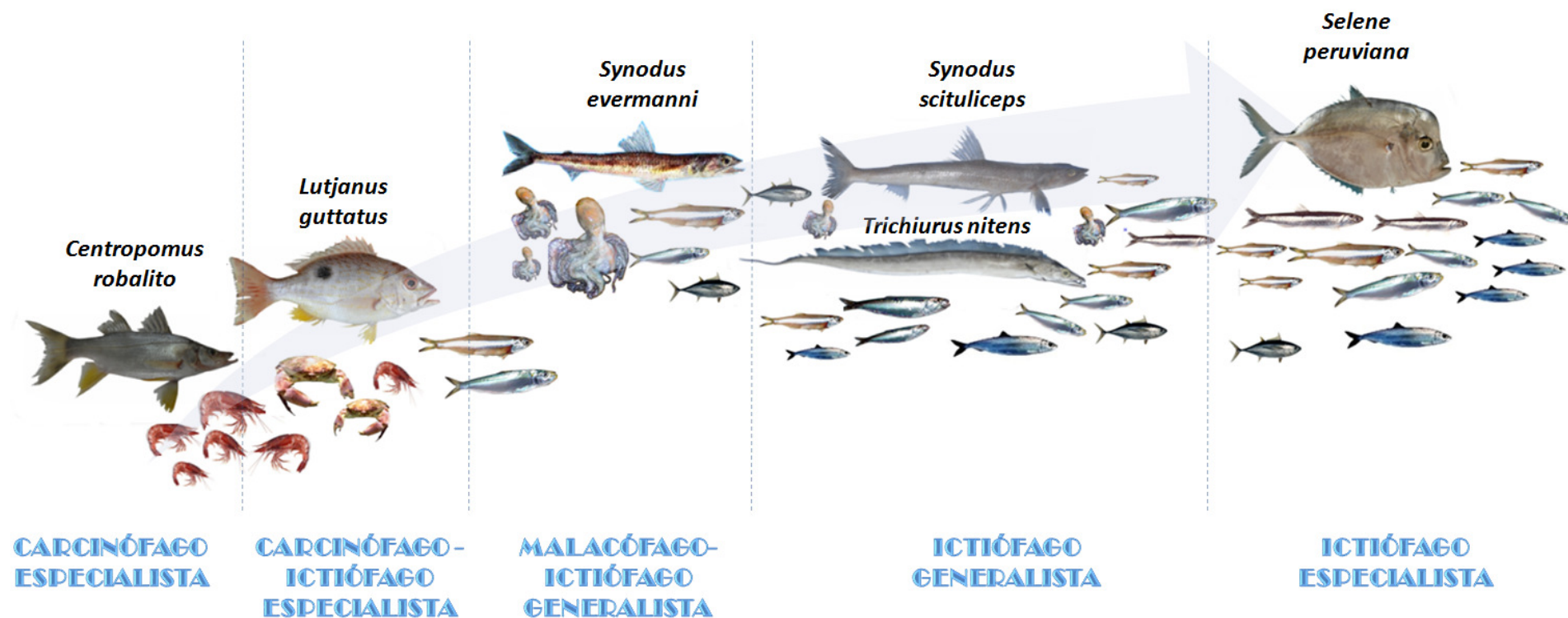


Figura 34. Modelo conceptual generado a partir de los análisis tróficos, representando las interacciones generadas entre los depredadores. Inicia con *Centropomus robalito* (carcinófago especialista) y *Lutjanus guttatus* (carcinófago-ictiófago especialista) y continúa con *Synodus evermanni* (malacófago-ictiófago generalista) y la agrupación conformada por *Synodus scituliceps* y *Trichiurus nitens* (ictiófagos generalistas), para llegar finalmente a *Selene peruviana* (ictiófago especialista).

7.3 ANÁLISIS MORFOLÓGICO

7.3.1 ANÁLISIS OSTEOLÓGICO



Se describieron, midieron y compararon los diferentes componentes osteológicos pertenecientes al branquiocráneo, que están involucrados en la captura de presas de las especies en estudio. Los resultados presentados a continuación se basan en las descripciones y mediciones encontradas en el Apéndice I del presente ejercicio.

Comparando las medidas obtenidas para cada una de las estructuras (Tabla 1 del Apéndice I) no se obtuvieron diferencias significativas entre las especies en estudio (Tabla 9); tampoco se presentaron diferencias importantes entre la estructura ósea general (involucrando todos los elementos óseos estudiados) de las especies analizadas (ANOSIM; $p > 0.005$, $R = -0.1323$). A pesar que en cuanto a las dimensiones las estructuras óseas tomadas en cuenta no presentaron diferencias robustas entre especies, a través del análisis descriptivo (Apéndice I) se evidencian variaciones importantes en cuanto a la forma y disposición de las mismas. Estas características permiten determinar que los elementos óseos de *C. robalito* y *L. guttatus* presentan similitudes (a excepción de la dentición presente en los huesos premaxilar y dentario en *L. guttatus* y del hiomandibular que fue mas estilizado en esta especie), pero se diferencian de los observados en las dos especies de *Synodus* cuya disposición fue muy característica: presentaron un maxilar fuertemente dentado y un premaxilar alargado (con respecto a las demás especies) en el que se encontró una porción adicional denominada supramaxila y que no presentó crestas. El cuadrado presentó una forma diferencial.

En cuanto a las estructuras de *T. nitens*, el dentario fue robusto y presentó dientes caninos (como en el caso de *Synodus*) pero en el caso del premaxilar (también dentado), se observó un mayor grosor y unos dientes frontales prominentes. El maxilar fue característico siendo el más pequeño entre todas las

especies. Aunque para *S. peruviana* el hiomandibular presentó algunas similitudes con el encontrado en *Synodus*, el dentario y el articular fueron diferentes a los de las demás especies.

Tabla 9. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado no paramétrico, para cada una de las estructuras óseas evaluadas en las especies en estudio.

MANOVA		
ARTICULAR	F	0.5028
	p	0.9079
CUADRADO	F	1.021
	p	0.4638
DENTARIO	F	0.6567
	p	0.8092
HIOMANDIBULAR	F	0.2734
	p	0.9843
MAXILAR	F	0.4173
	p	0.9163
PREMAXILAR	F	0.6138
	p	0.7679

7.3.2 ANÁLISIS MORFOMÉTRICO



Se digitalizaron un total de 99 imágenes para cada subconjunto (Tabla 10) ubicando en el primero 7 puntos homólogos y 2 semi-puntos homólogos (abarcando la región mandibular y el neurocráneo). En el segundo se ubicaron 3 puntos homólogos y 2 semi-puntos homólogos (abarcando la región opercular y la hiomandíbula).

Tabla 10. Número de individuos fotografiados por especie.

ESPECIE	Fotografías
<i>Centropomus robalito</i>	15
<i>Lutjanus guttatus</i>	15
<i>Selene peruviana</i>	15
<i>Synodus evermanni</i>	14
<i>Synodus scituliceps</i>	20
<i>Trichiurus nitens</i>	20

A continuación se presentarán los resultados obtenidos para la visualización gráfica (placas finas de deformación) de cada uno de los subconjuntos asignados. Posteriormente se plasmará la diferenciación de las formas teniendo en cuenta la agrupación de los dos subconjuntos, incluyendo la variable adicional mencionada en la parte metodológica (inciso 7.2.2).

Visualización Gráfica de las Formas

Subconjunto 1

Según las placas finas de deformación obtenidas para el primer subconjunto, el primer eje de variación se encontró definido por características como la ubicación del extremo anterior del dentario, el extremo anterior de la premaxila, la terminación de la rama horizontal del maxilar y la ubicación de la articulación cuadrado-articular. Los valores negativos de este eje (torsión relativa máxima negativa TR1 (-)), presentaron características típicas de la especie *S. peruviana* en la que se observó un maxilar alargado, el borde dorsal del cráneo elevado con respecto a las especies restantes y la articulación cuadrado-articular adelantada con respecto a los valores positivos del eje (torsión relativa máxima positiva TR1 (+)). En éstos se agruparon características asociadas con las dos especies de *Synodus*, que además de presentar un maxilar corto (con respecto a los observados en las otras especies), mostraron un dentario alargado que lleva consigo un retroceso de la articulación cuadrado-articular.

Por su parte, el segundo eje de variación se definió por características como la altura del borde postero-dorsal del cráneo y tal como sucedió con el primer eje, por la ubicación de la articulación cuadrado-articular; los valores positivos de este eje (torsión relativa máxima positiva TR2 (+)) presentaron características que agruparon a las especies *L. guttatus* y *C. robalito*, cuyos maxilares fueron alargados, presentaron el borde postero-dorsal del cráneo elevado y la articulación cuadrado-articular más cercana al extremo anterior del dentario (adelantada). Los valores

negativos de este eje (torsión relativa máxima negativa TR2 (-)), se asociaron con características presentadas por la especie *T. nitens* que a pesar de no presentar el borde craneal postero-dorsal tan elevado como las otras especies, si presentó un maxilar considerablemente alargado cuya escotadura no fue tan cercana a la articulación cuadrado-articular; el dentario en esta especie, presentó una longitud similar al de las dos especies de *Synodus* (ver Apéndice I).

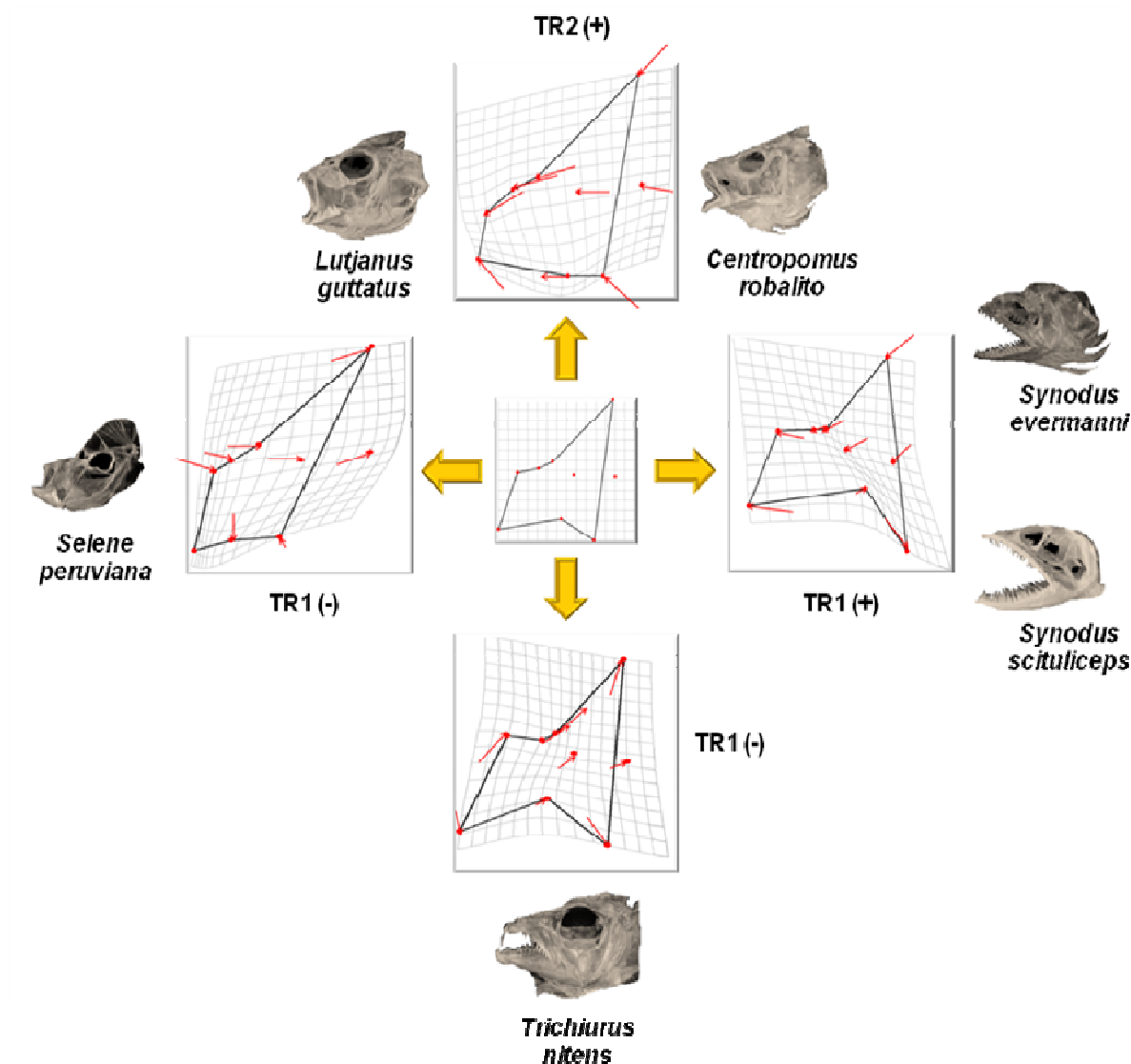


Figura 35. Placas finas de deformación con sus respectivos vectores de fuerza con respecto a la configuración consenso, obtenidos para el subconjunto 1. Se muestran los ejes de variación con sus respectivas torsiones relativas máximas positivas (TR1 (+) y TR2 (+)) y negativas (TR1 (-) y TR2 (-)), y las formas asociadas a éstas.

De acuerdo a las placas finas de deformación obtenidas con sus respectivos vectores de variación con respecto a la configuración consenso, *C. robalito* y *L. guttatus* fueron las especies que más se acercaron al promedio mientras que las restantes distaron de éste y presentaron características antagónicas entre sí (Figura 35).

Subconjunto 2

De acuerdo a las placas finas de deformación obtenidas para este grupo (Figura 36), el primer eje de variación se definió por características como el borde postero-ventral del hueso articular, el borde posterior del interopercular, la ubicación de la unión opérculo-hiomanibular y la ubicación de la articulación cuadrado-articular. Los valores negativos de este eje (torsión relativa máxima negativa TR1 (-)) mostraron características propias de la especie *S. peruviana* que presentó un cráneo alto y la articulación cuadrado-articular cercana al extremo anterior del dentario (adelantada). Por su parte los valores positivos (torsión relativa máxima positiva TR1 (+)), agruparon a las dos especies de *Synodus* y a *T. nitens* cuya región opercular fue estrecha y la articulación cuadrado-articular se encontró atrasada con respecto a las demás especies.

El segundo eje de variación se encontró definido por características como la ubicación de la unión opérculo-hiomanibular y el borde posterior del interopercular. Los valores positivos (torsión relativa máxima positiva TR2 (+)) mostraron características propias de la especie *L. guttatus*, mientras que los negativos (torsión relativa máxima negativa TR2 (-)) se relacionaron con la forma de la región opercular de *C. robalito* (Figura 35). En general la ubicación del hueso interopercular presentó una mayor variación interespecífica para este caso.

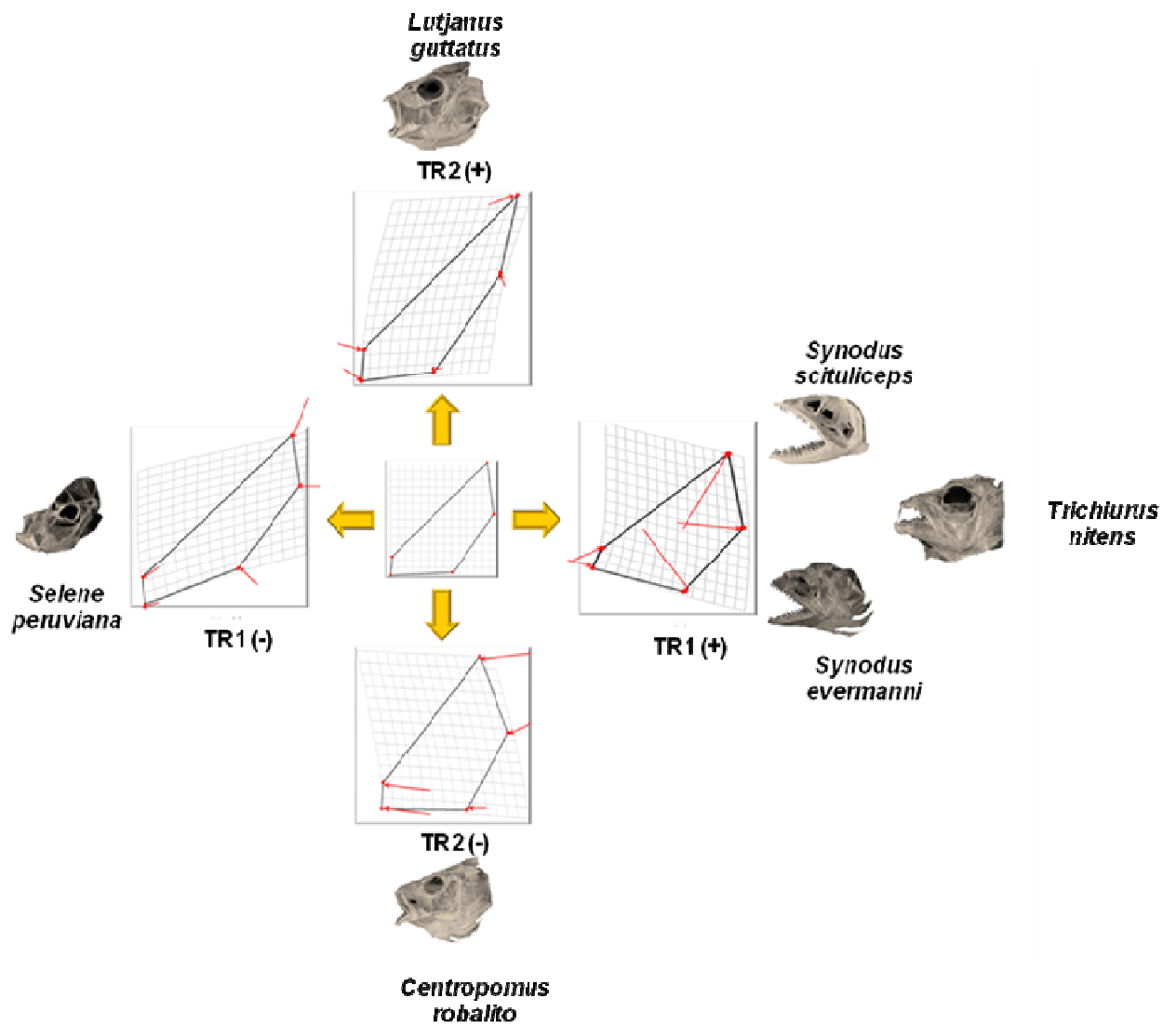


Figura 36. Placas finas de deformación con sus respectivos vectores de fuerza con respecto a la configuración consenso, obtenidos para el subconjunto 2. Se muestran los ejes de variación con sus respectivas torsiones relativas máximas positivas (TR1 (+) y TR2 (+)) y negativas (TR1 (-) y TR2 (-)), y las formas asociadas a éstas.

Diferenciación de las Formas

A partir de la combinación de las variables de forma de los dos subconjuntos asignados se generó un análisis de componentes principales (Figura 37). *S. peruviana*, *T. nitens* y *S. evermanni* fueron las especies que presentaron las formas craneales más distantes entre sí.

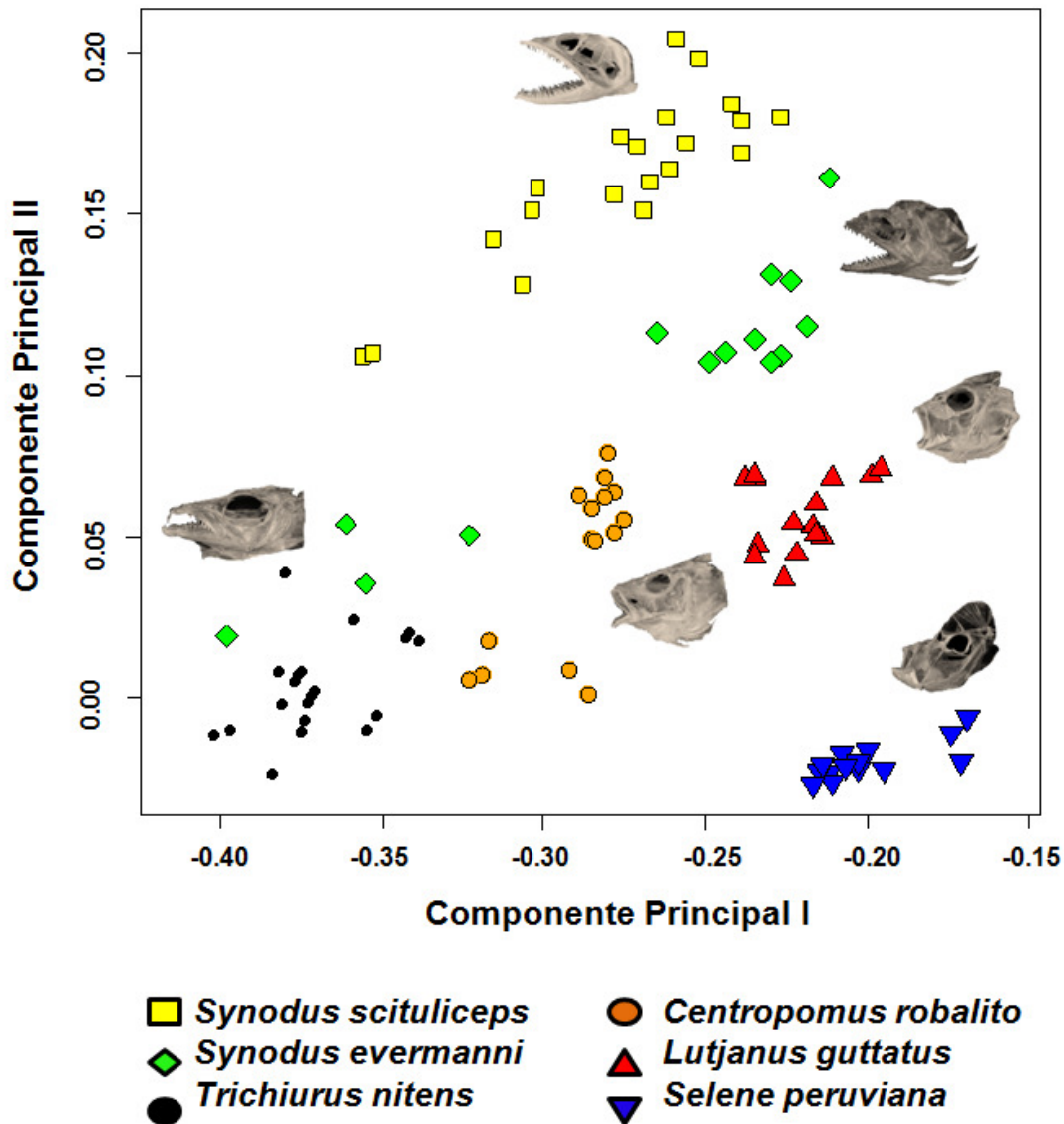


Figura 37. Relaciones de la morfología del cráneo generadas a partir de la combinación de las variables de forma de los dos subconjuntos, para las seis especies.

Por el contrario se observó una cercanía entre las especies de *Synodus* y de *C. robalito* con *L. guttatus*. Algunos especímenes de *S. evermanni* se agruparon con *T. nitens*. Para este análisis se generó un gradiente de forma (Figura 36) que inició a partir de las dos especies de *Synodus*, las cuales presentaron como características distintivas un dentario alargado (que genera un retroceso en la ubicación de la articulación cuadrado-articular), un maxilar corto (con respecto al maxilar de las especies restantes) y el borde dorsal craneal bajo. El gradiente continuó con *T. nitens* que compartió con *Synodus* la presencia de un dentario alargado y del borde dorsal craneal bajo, pero que junto con *C. robalito* y *L. guttatus* (que conformaron la siguiente agrupación) presentó un maxilar alargado. Estos últimos además de ésta, compartieron la característica de presentar el borde postero-dorsal del cráneo más elevado con respecto a las especies anteriores así como el dentario de menor tamaño (que genera un adelanto en la ubicación de la articulación cuadrado-articular). Finalizando el gradiente se encontró a *S. peruviana* que al igual que lo observado en las rejillas finas de deformación, presentó una configuración distintiva en la que se observa el borde dorsal del cráneo más elevado entre todas las especies, así como el menor tamaño en el dentario.

Se presentaron diferencias significativas en la forma general del cráneo de por lo menos una de las seis especies en estudio (Tabla 11). Según la matriz de distancias obtenida para cada pareja de especies (Tabla 12) y al ajuste de Bonferroni ($\alpha = 0.00416$), no se obtuvieron diferencias significativas entre la forma del cráneo de *C. robalito* y *L. guttatus*. La configuración de estas especies presenta las mayores semejanzas con respecto al consenso, conformando una evidente asociación a lo largo de los análisis. No se presentaron diferencias significativas entre *S. evermanni* con respecto a *S. scituliceps* y *T. nitens*. *S. peruviana* mostró ser la especie cuya configuración se diferencia significativamente de la presentada por los demás organismos, tal como se obtuvo para las rejillas finas de deformación y el ACP.

Tabla 11. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado para la información morfométrica obtenida.

	G.L	Coeficiente Prueba de Wilks	F aproximado	G.L numerador	G.L denominador	Pr(>F)
Especies	5	3.56 E ⁻⁷	43.153	145	326.26	<2.2 E ⁻¹⁶
Residuales	93					

Tabla 12. Resultados del Análisis de Varianza Multivariado para cada una de las posibles combinaciones entre especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas.

	<i>Centropomus robalo</i>	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>C. robalo</i>	1	0.0867	1.00E-04	0.0017	1.00E-04	1.00E-04
<i>L. guttatus</i>		1	1.00E-04	7.00E-04	1.00E-04	2.00E-04
<i>S. evermanni</i>			1	1.00E-04	0.2683	0.0141
<i>S. peruviana</i>				1	1.00E-04	1.00E-04
<i>S. scituliceps</i>					1	0.0017
<i>T. nitens</i>						1

A pesar que se encontraron similitudes en la configuración del cráneo de algunas especies, éstas no fueron agrupadas en morfos generales ya que se consideró que las configuraciones no se traslaparon lo suficiente, como para analizar el desempeño por asociaciones ecológicas.

7.4 ANÁLISIS BIOMECÁNICO



Para cada una de las especies, se ubicó la articulación cuadrado-articular identificando la palanca de tercer orden generada en la mandíbula de cada organismo, durante la captura de presas (Figura 38 a-f).

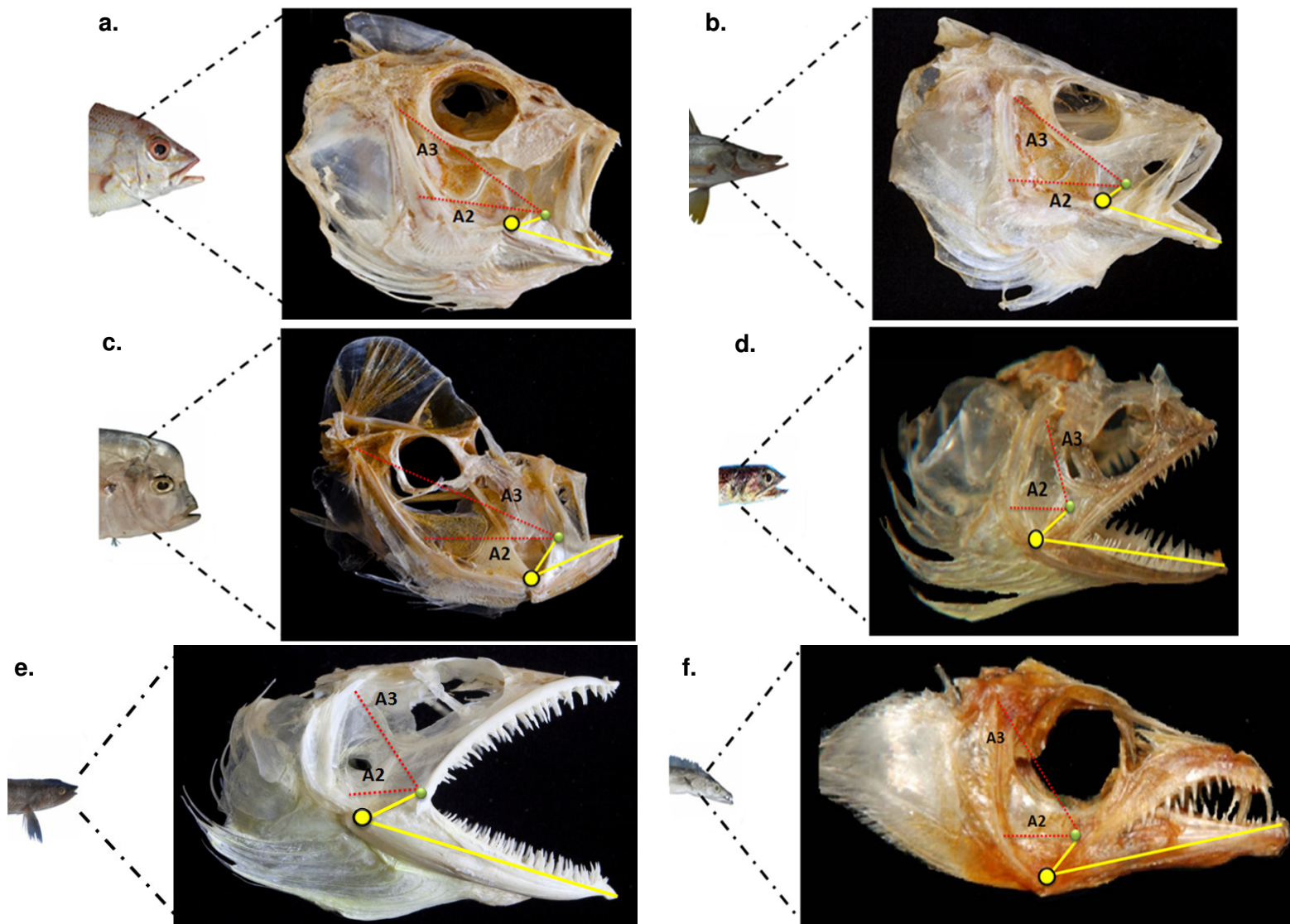
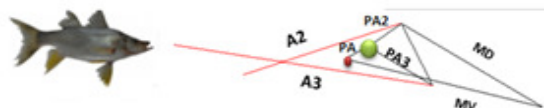


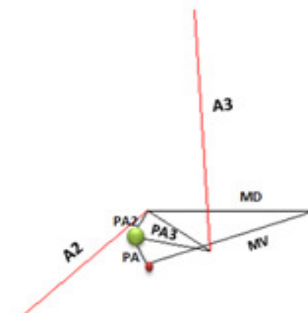
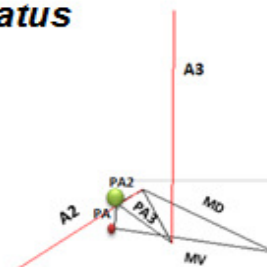
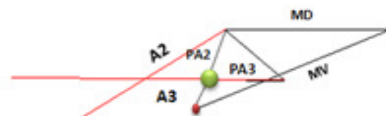
Figura 38. Palanca de tercer orden generada en la mandíbula inferior de las especies en estudio, con sus elementos constituyentes; **círculo amarillo:** punto de rotación, **esfera verde:** proceso ascendente del articular, **línea amarilla:** palanca de tercer orden y **línea roja punteada:** músculos aductores mandibulares. **(a)** *L. guttatus*, **(b)** *C. robalito*, **(c)** *S. peruviana*, **(d)** *S. evermanni*, **(e)** *S. scituliceps* y **(f)** *T. nitens*.

Una vez identificados y digitalizados los principales puntos anatómicos de cada especie, se generaron visualizaciones de cada momento del cierre mandibular para cada individuo, desde la apertura total hasta el cierre, identificando entre otros la posición de los músculos aductores mandibulares A2 y A3 (Figura 39).

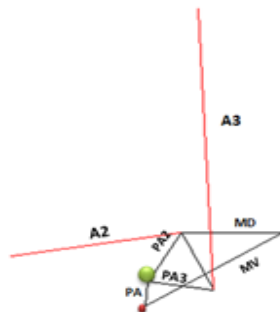
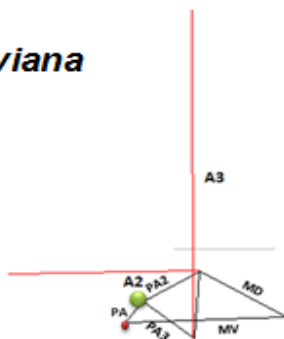
Centropomus robalito



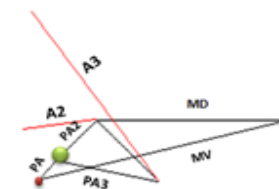
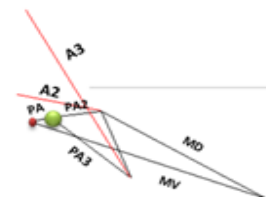
Lutjanus guttatus



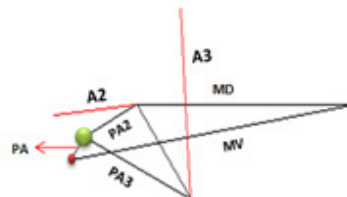
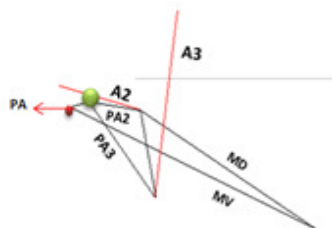
Selene peruviana



Synodus evermanni



Synodus scituliceps



Trichiurus nitens

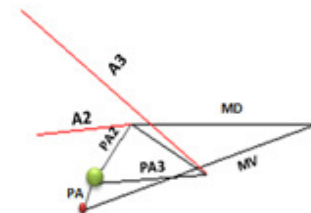
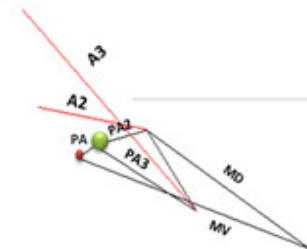


Figura 39. Visualizaciones de la apertura y cierre mandibular para cada especie, identificando: **A2** y **A3** (músculos aductores mandibulares); las palancas de apertura (**PA**) de **A2** (**PA2**) y de **A3** (**PA3**); el margen dorsal (**MD**) y ventral (**MV**), la articulación cuadrado-articular (**esfera verde**) y la inserción del ligamento interopérculo-mandibular (**esfera roja**).

A medida que se generó el ciclo de cierre mandibular, la fuerza aplicada y producida por los músculos aductores A2 y A3 incrementó para todas las especies; sin embargo, se presentó una función diferencial significativa entre ambos segmentos (MANOVA Fuerza Aplicada; $F=8.661$, $p<0.005$ – MANOVA Fuerza Producida; $F=8.741$, $p<0.005$) (Tabla 13) (Figuras 40 y 41), ya que aparentemente A3 se involucró con la fuerza aplicada y producida durante la mordida. Para *S. peruviana* esta función estuvo invertida, siendo el segmento A2 el que produjo mayor fuerza. Sin embargo no se observaron diferencias marcadas entre la función de A2 y A3. Para el caso de *C. robalito* y *T. nitens*, no se presentaron diferencias entre la fuerza aplicada por ambos segmentos (Figura 40).

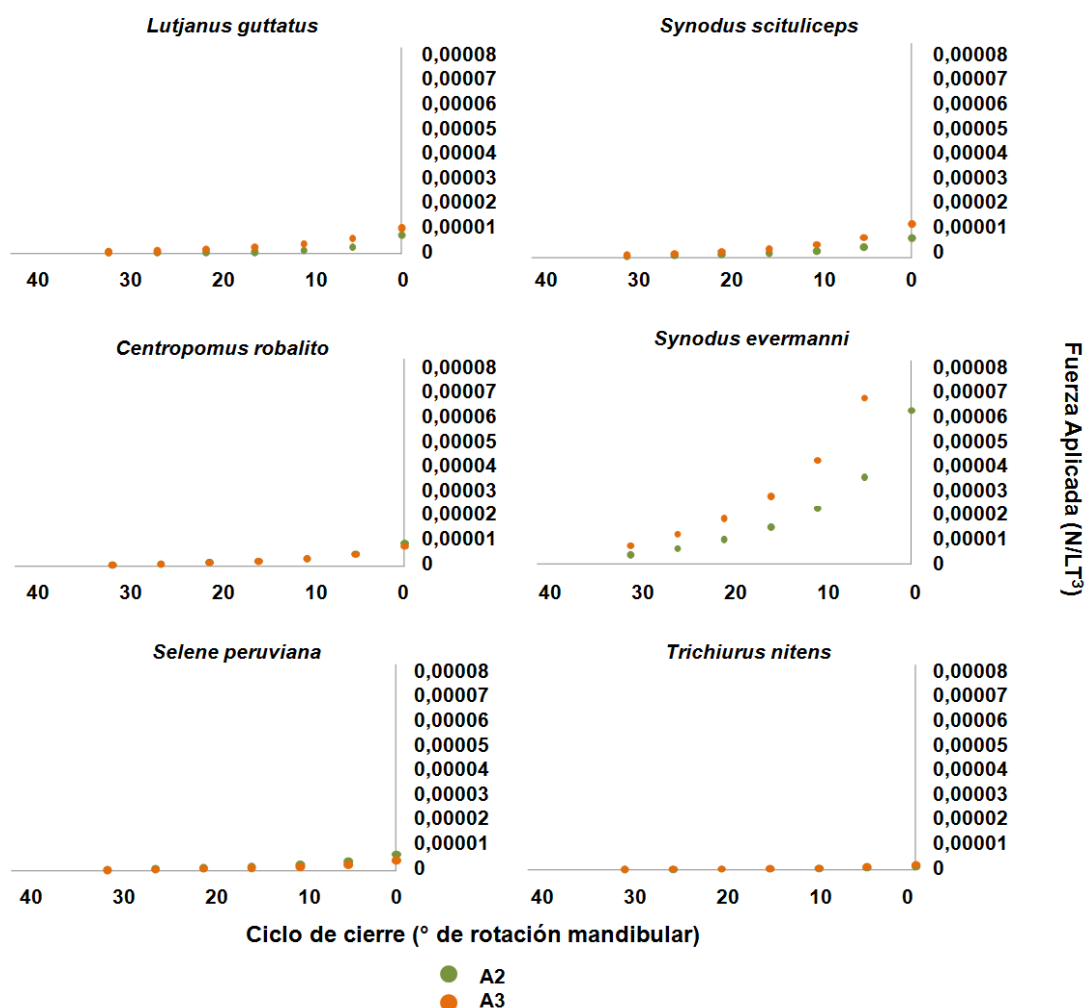


Figura 40. Perfiles generados por especie para la fuerza aplicada, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3.

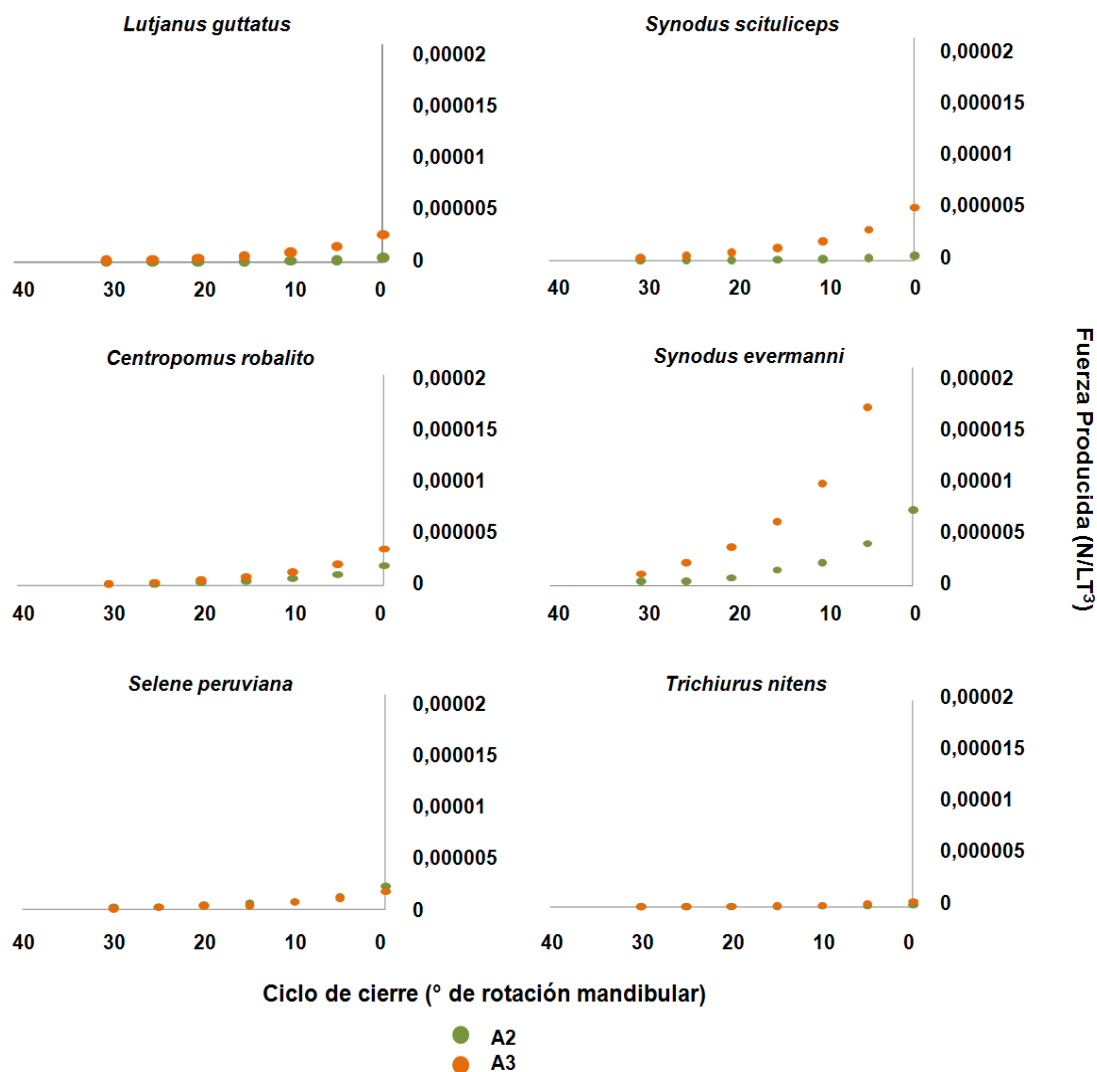


Figura 41. Perfiles generados por especie para la fuerza producida, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3.

La velocidad de la mordida durante la captura de las presas decreció a medida que se produjo el ciclo de cierre mandibular. Al igual que en el caso de la fuerza, se presentó una función diferencial significativa entre ambos segmentos (MANOVA; $F=13.9$; $p<0.005$) (Tabla 13). A2 se involucró directamente con esta propiedad. Tal como en el caso anterior, para *S. peruviana* y *T. nitens* esta función aparentemente no se encontró diferenciada entre segmentos (Figura 42).

L. guttatus presentó dos momentos de velocidad: 1) que transcurrió desde la apertura total de la mandíbula (30° de rotación) al inicio del ciclo, extendiéndose hasta la mitad del mismo en los 20° de rotación mandibular y 2) que inició a la mitad del ciclo de cierre en el cual la velocidad sufrió un aumento y fue disminuyendo hasta terminar en los 0° de rotación mandibular, al final del ciclo (Figura 42).

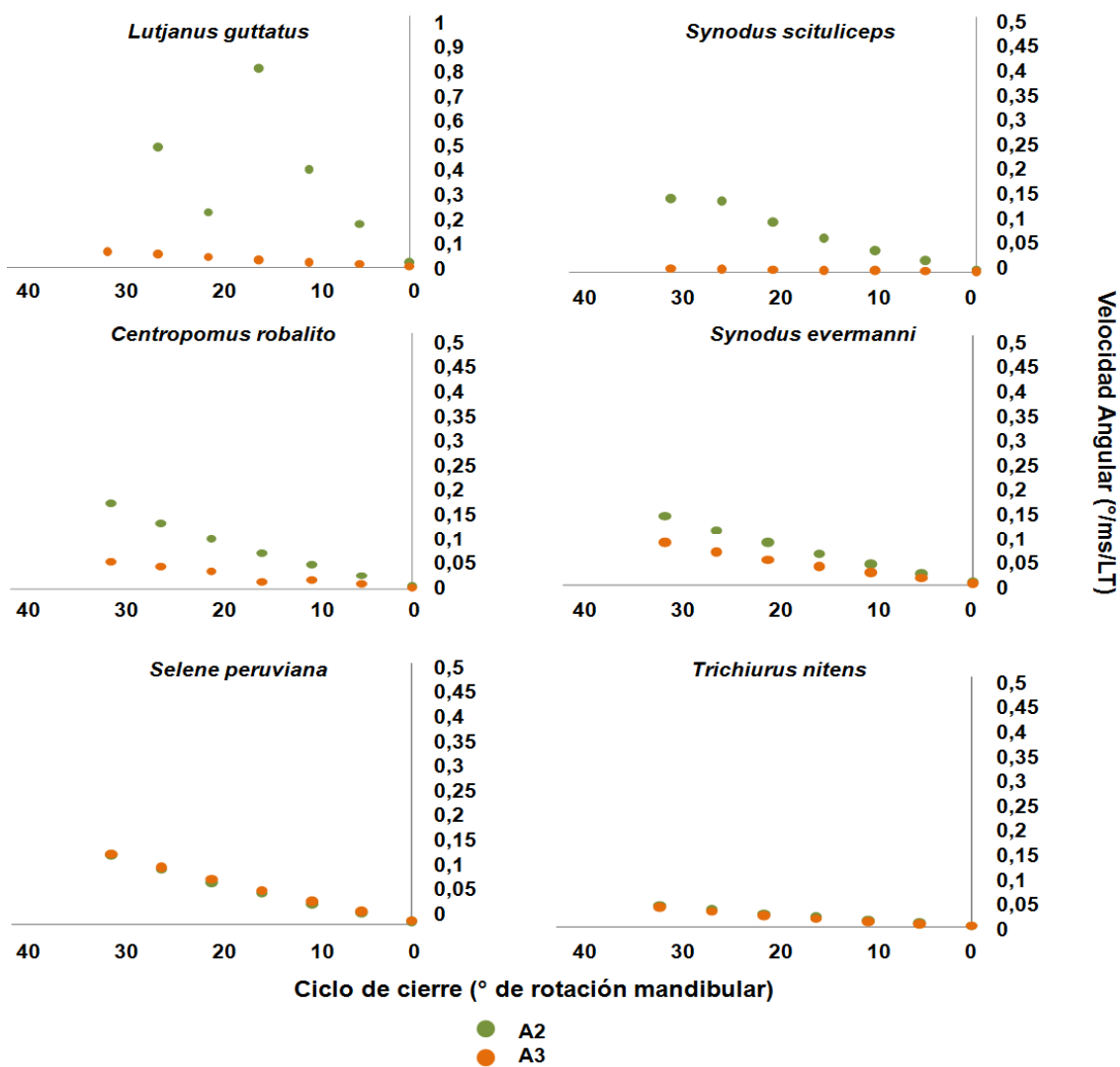


Figura 42. Perfiles generados por especie para la velocidad angular, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3

En contraste, la ventaja mecánica efectiva (VME) que permite evaluar la eficiencia de cada organismo durante la mordida se incrementó a medida que se produjo el cierre mandibular para los dos segmentos en todas las especies (Figura 43). Se presentó una función diferencial significativa en los segmentos (MANOVA; $F=32.11$; $p<0.005$); A3 se involucró directamente con la eficiencia generada en cada especie (Tabla 13).

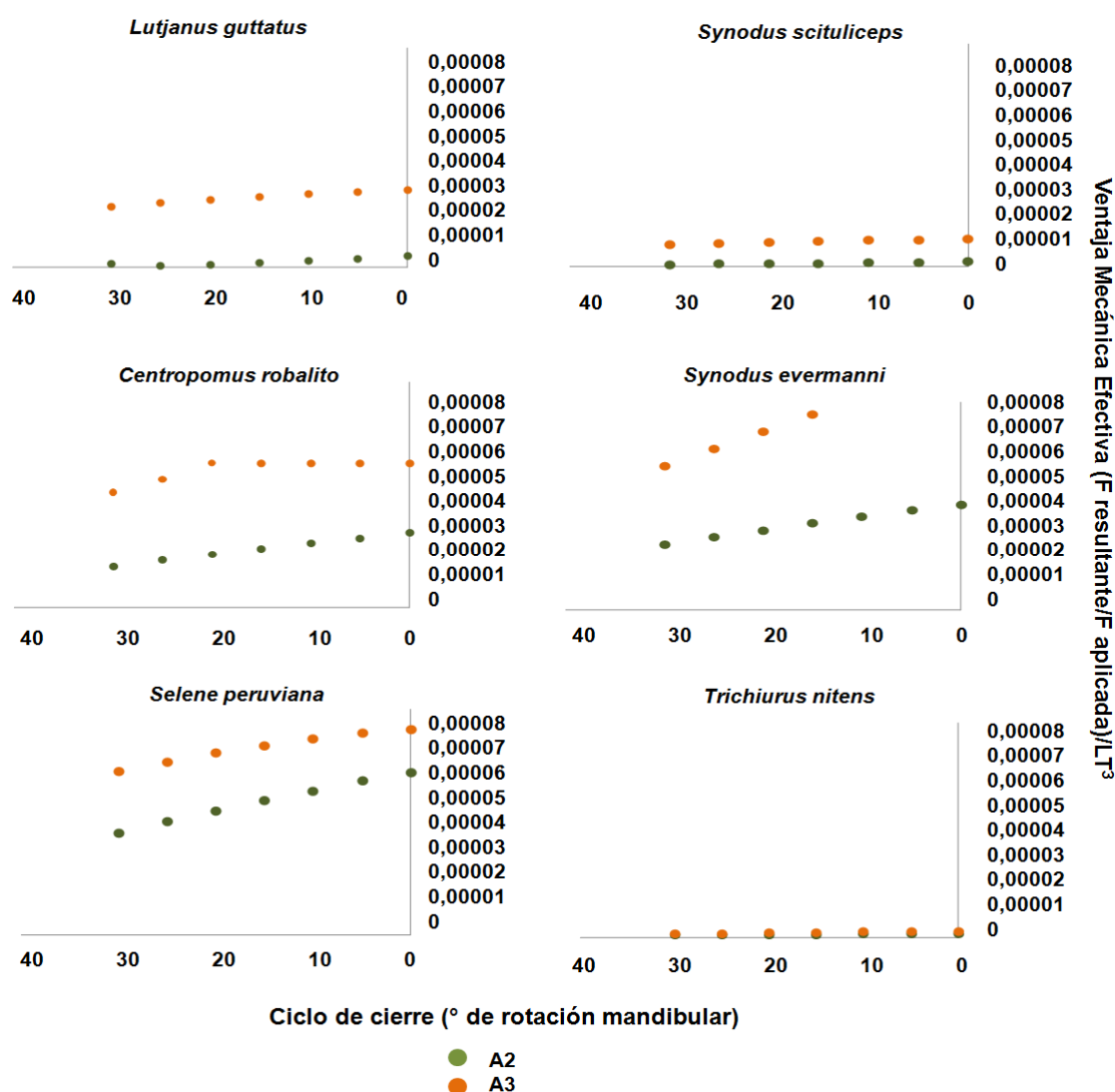


Figura 43. Perfiles generados por especie para la ventaja mecánica efectiva (VME), diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3.

Para *L. guttatus*, *S. scituliceps*, *C. robalito* y *S. peruviana*, la VMA alcanzó una meseta entre el primer tercio y la mitad del ciclo de cierre, mientras que para *S. evermanni* y *T. nitens* aumentó linealmente (Figura 43). En todos los casos los valores mínimos de VMA se presentaron al principio del ciclo y los valores máximos al final del mismo.

Debido a que el poder de cierre mandibular es producto de la fuerza producida y la velocidad (*i.e.* Poder = $F \cdot V$), los valores máximos se alcanzaron durante el curso del ciclo de cierre y no al inicio o al final de este proceso (Figura 44). El momento de poder máximo se produjo en el último tercio del ciclo de cierre para todas las especies a excepción de *S. scituliceps*, cuyo pico se alcanzó en el primer tercio a los 20° de rotación mandibular. En el caso de las demás especies, este momento varió en cuanto a los grados de rotación mandibular específicos para cada una; *L. guttatus*, *S. peruviana* y *T. nitens* exhibieron un poder máximo a los 10° de rotación mandibular. *S. evermanni*, presentó el pico máximo a los 15° de rotación y *C. robalito* alcanzó su máximo casi al final del ciclo de cierre, en los 5° de rotación mandibular (Figura 44). Se observó una diferenciación funcional entre los segmentos musculares (MANOVA; $F=9.22$; $p<0.005$) (Tabla 13), siendo A3 el que otorgó mayor poder durante la mordida.

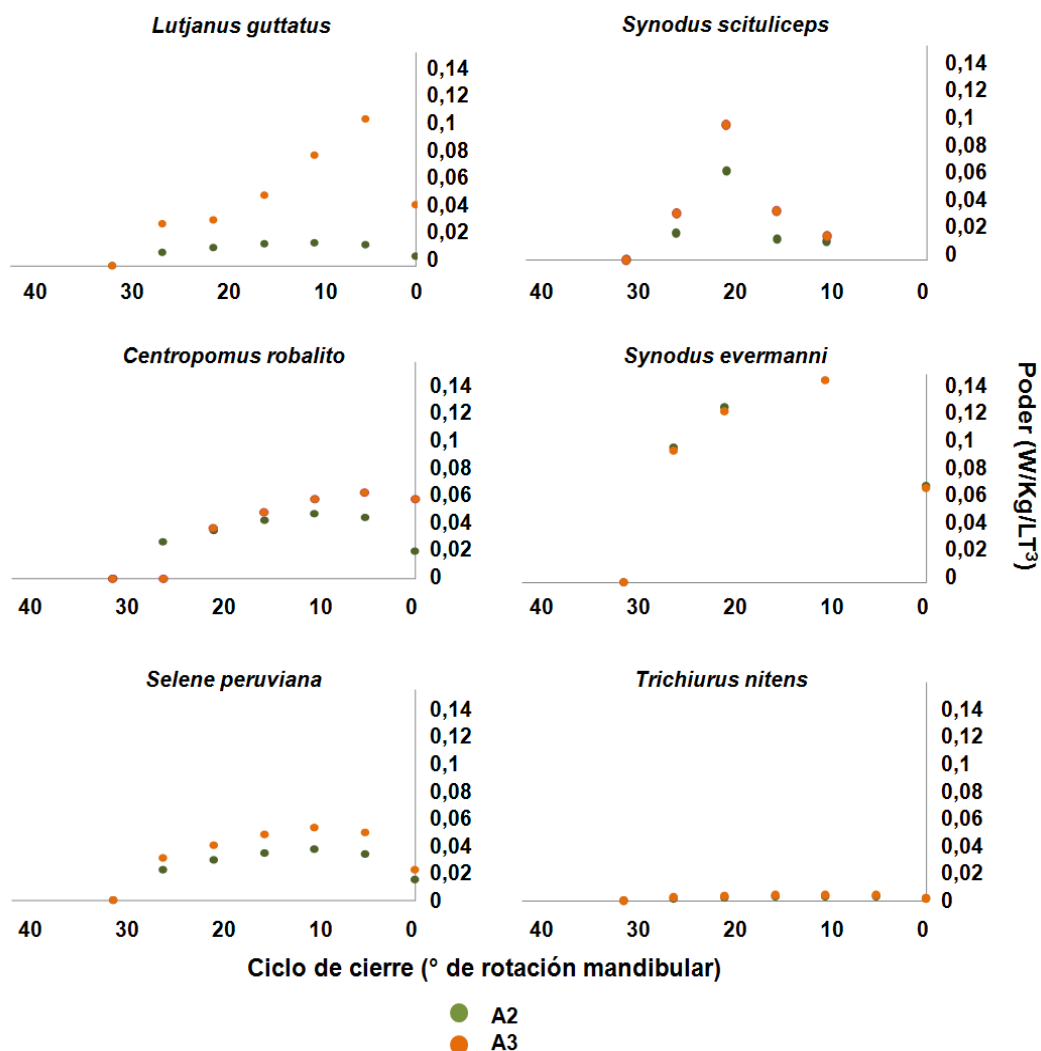


Figura 44. Perfiles generados por especie para el poder de cierre mandibular, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3.

El trabajo aumentó a medida que se produjo el ciclo de cierre; los valores máximos se presentaron cuando la mandíbula llegó a los 0° de rotación (Figura 45). A pesar que se evidenció una función diferencial entre segmentos (MANOVA; $F=9.402$; $p<0.005$) (Tabla 13), para *C. robalito* y *S. peruviana* no se observó tal diferenciación, con ambos segmentos generando un trabajo similar (Figura 45).

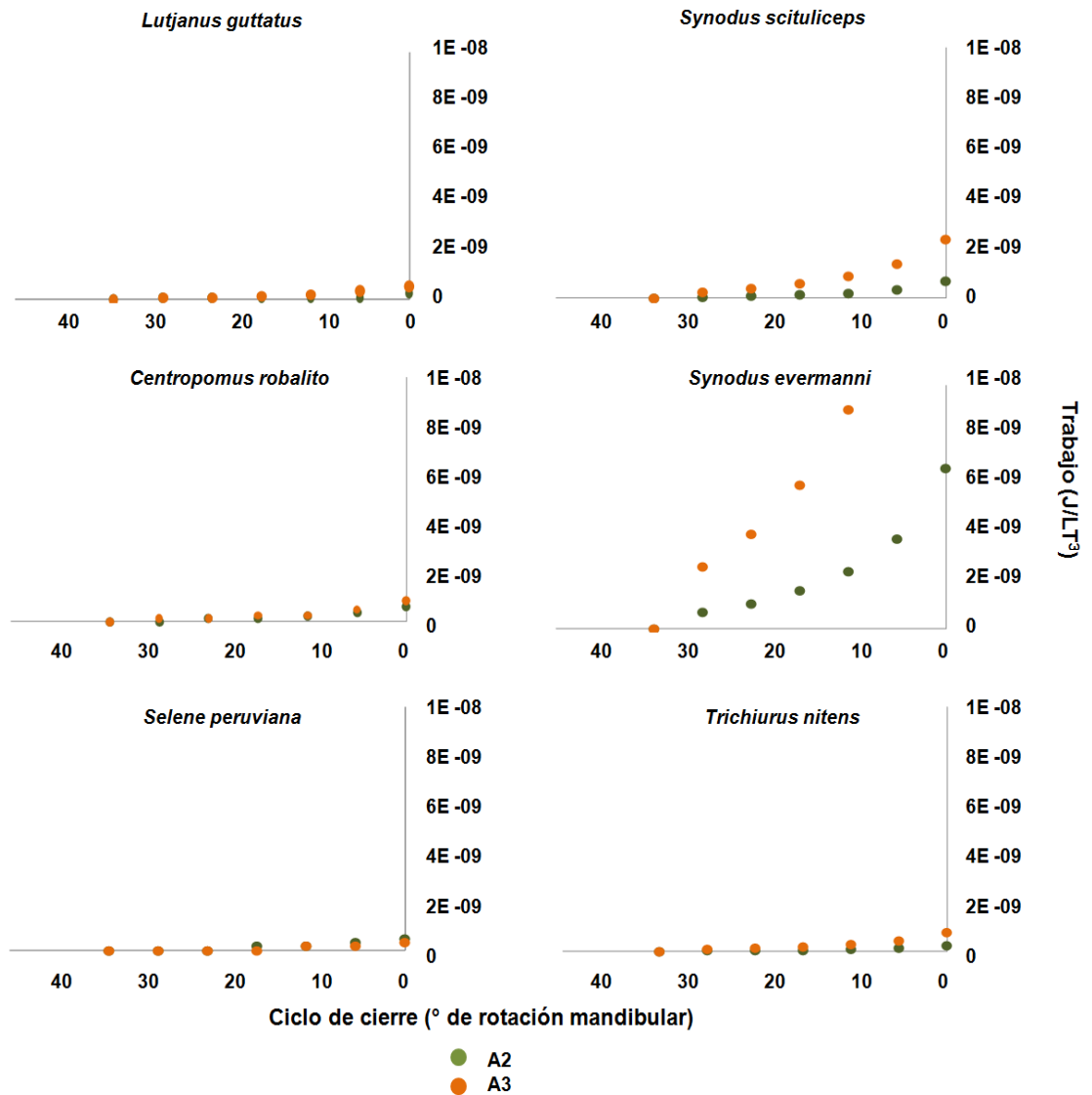


Figura 45. Perfiles generados por especie para el trabajo generado en la mandíbula inferior, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3.

La contracción muscular incrementó linealmente para ambos segmentos en todas las especies (Figura 46); el segmento A3 generó la mayor contracción para todos los casos (MANOVA; $F=10.83$; $p<0.005$) (Tabla 13) a excepción de *S. peruviana*, en la que la contracción generada por ambos segmentos fue muy similar (Figura 46).

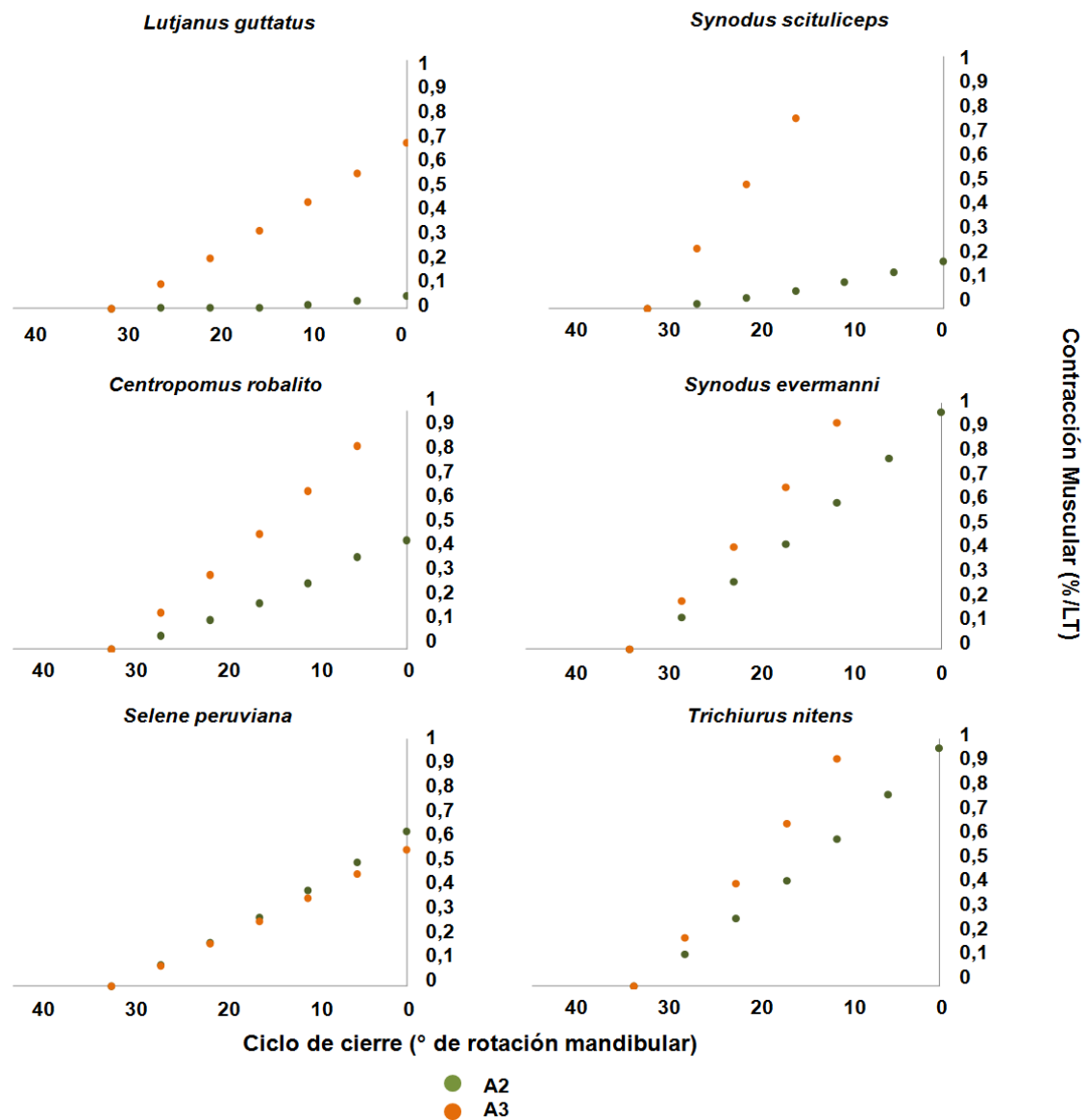


Figura 46. Perfiles generados por especie para la contracción muscular, diferenciando entre segmentos musculares A2 y A3.

Para el caso específico de *S. peruviana* (ictiófago especialista) no se presentó una diferenciación funcional marcada entre los segmentos musculares para ninguno de los parámetros; para la fuerza aplicada, el poder y el trabajo *C. robalito* no presentó una diferenciación evidente entre la función ejercida por A2 - A3 y por su parte, para *T. nitens* se observó este mismo comportamiento para la fuerza aplicada y la velocidad angular.

Tabla 13. Resultados de los Análisis de Varianza Multivariados realizados a partir de los valores obtenidos para cada parámetro dinámico, en cada segmento muscular (A2-A3).

A2-A3	G.L	Coeficiente Prueba de Wilks	MANOVA			p
			F	G.L	G.L	
			aproximado	numerador	denominador	
Fuerza Aplicada						
	6	0.548	8.661	6	63	7.07E ⁻⁰⁷
Fuerza Producida						
	6	0.545	8.741	6	63	6.26E ⁻⁰⁷
Velocidad Angular						
	6	0.4303	13.9	6	63	5.36E ⁻¹⁰
Ventaja Mecánica Efectiva (VME)						
	6	0.2464	32.11	6	63	2.18E ⁻¹⁷
Poder						
	6	0.5325	9.22	6	63	3.05E ⁻⁰⁷
Trabajo						
	6	0.5276	9.402	6	63	2.33E ⁻⁰⁷
Contracción Muscular						
	6	0.3462	19.83	6	63	7.41E ⁻¹³

Comparación entre Especies

Se presentaron diferencias significativas en la fuerza aplicada y producida por el segmento A3 entre especies (ANOVA FUERZA APLICADA; $F = 18.77$, $p < 0.005$ – ANOVA FUERZA PRODUCIDA; $F = 11.62$, $p < 0.005$) (Tabla 14), encontrando que *S. evermanni* presentó la mayor fuerza de mordida (Figura 47) y diferencias significativas con respecto a las demás especies en la fuerza aplicada (Tabla 15). Sin embargo en cuanto a la fuerza producida para *C. robalito* se obtuvieron valores mayores y diferencias significativas con respecto a *L. guttatus*, *S. peruviana* y *T. nitens* (Figura 47) (Tabla 15).

Tabla 14. Resultados de los Análisis de Varianza obtenidos a partir de los valores del segmento involucrado en cada parámetro dinámico, para todas las especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas.

	Fuerza Aplicada			
	G.L.	Suma de cuadrados total	F aproximado	p
A3	5	1.452E ⁻⁰⁷	18.77	2.48E ⁻¹⁵
	Fuerza Producida			
	G.L.	Suma de cuadrados total	F aproximado	p
A3	5	1.211E ⁻⁰⁸	11.62	6.92E ⁻¹⁰
	Velocidad Angular			
	G.L.	Suma de cuadrados total	F aproximado	p
A2	5	559.767	2.265	0.049
	Ventaja Mecánica Efectiva (VME)			
	G.L.	Suma de cuadrados total	F aproximado	p
A3	5	4.232E ⁻⁰⁷	109.7	7.53E ⁻¹⁶
	Poder			
	G.L.	Suma de cuadrados total	F aproximado	p
A3	5	310.253	0.9344	0.4597
	Trabajo			
	G.L.	Suma de cuadrados total	F aproximado	p
A3	5	8.035E ⁻¹⁵	17.89	1.07E ⁻¹⁴
	Contracción Muscular			
	G.L.	Suma de cuadrados total	F aproximado	p
A3	5	133.445	0.963	0.441

Aparentemente la especie que aplicó menor fuerza durante la mordida para capturar a sus presas fue *T. nitens*. Para la velocidad angular no se presentaron diferencias significativas en el segmento A2 entre especies (ANOVA; $F = 2.265$, $p > 0.005$) (Tabla 14). Sin embargo de acuerdo a los perfiles de velocidad obtenidos, se podría deducir que *S. peruviana* constituyó la especie con la mordida más veloz seguida por *S. evermanni* y *L. guttatus*, mientras que *S. scituliceps* fue la que demostró tener menor velocidad durante la captura de presas (Figura 47).

En cuanto a la Ventaja Mecánica Efectiva (VME), se presentaron diferencias estadísticamente significativas para el segmento A3 entre todas las especies (ANOVA; $F = 109.7$, $p < 0.005$) (Tabla 14), a excepción de *C. robalito* con *S. evermanni* (Tabla 15) y *S. scituliceps* con *T. nitens* (Tabla 15).

Sin embargo *C. robalito* se encontró asociada a *S. peruviana* y seguida por *S. evermanni*, aunque la proximidad entre estas no fue alta. *L. guttatus* se encontró cercana pero no agrupada con *S. scituliceps*, que si conformó una aparente asociación con *T. nitens* (Figura 47). *S. peruviana* fue la que presentó una mayor ventaja con respecto a las demás especies.

Tabla 15. Resultados del Análisis de Varianza para cada una de las posibles combinaciones entre especies. Los valores en rojo corresponden a diferencias significativas.

Fuerza Aplicada (A3)	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Centropomus robalito</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>L. guttatus</i>		0.4078	0.4601	0.9986	2.034E ⁻⁰⁵	0.996
<i>C. robalito</i>			1	0.1948	2.046E ⁻⁰⁵	0.1577
<i>S. scituliceps</i>				0.2304	2.041E ⁻⁰⁵	1
<i>S. peruviana</i>					2.034E ⁻⁰⁵	1
<i>S. evermanni</i>						2.034E ⁻⁰⁵
Fuerza Producida (A3)	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Centropomus robalito</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>L. guttatus</i>		0.002	0.154	1	2.067E ⁻⁰⁵	0.999
<i>C. robalito</i>			0.757	0.002	0.475	0.0007
<i>S. scituliceps</i>				0.146	0.021	0.0764
<i>S. peruviana</i>					2.063E ⁻⁰⁵	0.999
<i>S. evermanni</i>						2.039E ⁻⁰⁵
Ventaja Mecánica Efectiva (A3)	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Centropomus robalito</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>L. guttatus</i>		2.115E ⁻⁰⁵	0.00052	2.034E ⁻⁰⁵	7.862E ⁻⁰⁵	2.034E ⁻⁰⁵
<i>C. robalito</i>			2.034E ⁻⁰⁵	2.034E ⁻⁰⁵	0.969	2.034E ⁻⁰⁵
<i>S. scituliceps</i>				2.034E ⁻⁰⁵	2.034E ⁻⁰⁵	0.0137
<i>S. peruviana</i>					2.034E ⁻⁰⁵	2.034E ⁻⁰⁵
<i>S. evermanni</i>						2.034E ⁻⁰⁵
Trabajo (A3)	<i>Lutjanus guttatus</i>	<i>Centropomus robalito</i>	<i>Synodus scituliceps</i>	<i>Selene peruviana</i>	<i>Synodus evermanni</i>	<i>Trichiurus nitens</i>
<i>L. guttatus</i>		0.922	0.722	1	2.034E ⁻⁰⁵	1
<i>C. robalito</i>			0.998	0.908	2.034E ⁻⁰⁵	0.958
<i>S. scituliceps</i>				0.697	2.034E ⁻⁰⁵	0.803
<i>S. peruviana</i>					2.034E ⁻⁰⁵	1
<i>S. evermanni</i>						2.034E ⁻⁰⁵

Para el poder de mordida (función ejercida por el segmento A3) no se presentaron diferencias significativas entre las especies (ANOVA; $F = 0.9344$, $p > 0.005$) (Tabla 14). No obstante *S. evermanni* fue la especie que presentó un mayor poder en la mordida seguida de *C. robalito* y *S. peruviana*. Las especies restantes presentaron poderes moderados a bajos (con referencia a las ya mencionadas), con *T. nitens* mostrando los valores menores (Figura 47). Se presentaron diferencias significativas entre *S. evermanni* y las demás especies (Tabla 15) con respecto al trabajo ejercido por el segmento A3 (ANOVA; $F = 17.89$, $p < 0.005$) (Tabla 14). Después se encontró a *S. scituliceps* y a continuación se generó una agrupación entre las especies restantes (*C. robalito*, *L. guttatus*, *S. peruviana*, *C. robalito*, *L. guttatus*, *S. peruviana* y *T. nitens*), que presentaron los valores más bajos para este parámetro (Figura 47).

Finalmente para la contracción muscular no se presentaron diferencias significativas entre las especies (ANOVA; $F = 0.963$, $p > 0.005$) (Tabla 14), pero se determinó que se generan varias agrupaciones: la primera conformada por las dos especies de *Synodus*, que presentaron los valores más altos y similares en esta característica durante el ciclo de cierre mandibular. Después se encontró a la especie *C. robalito* que conformó una entidad independiente cuyos valores se acercaron a la primera asociación; posteriormente se encontró el grupo conformado por *L. guttatus* y *S. peruviana*, que aunque no presentaron la misma cercanía que la observada en las especies de la primera agrupación, si mostraron valores similares. Por último se encontró *T. nitens*, que presentó los valores más bajos en cuanto a esta característica (Figura 47).

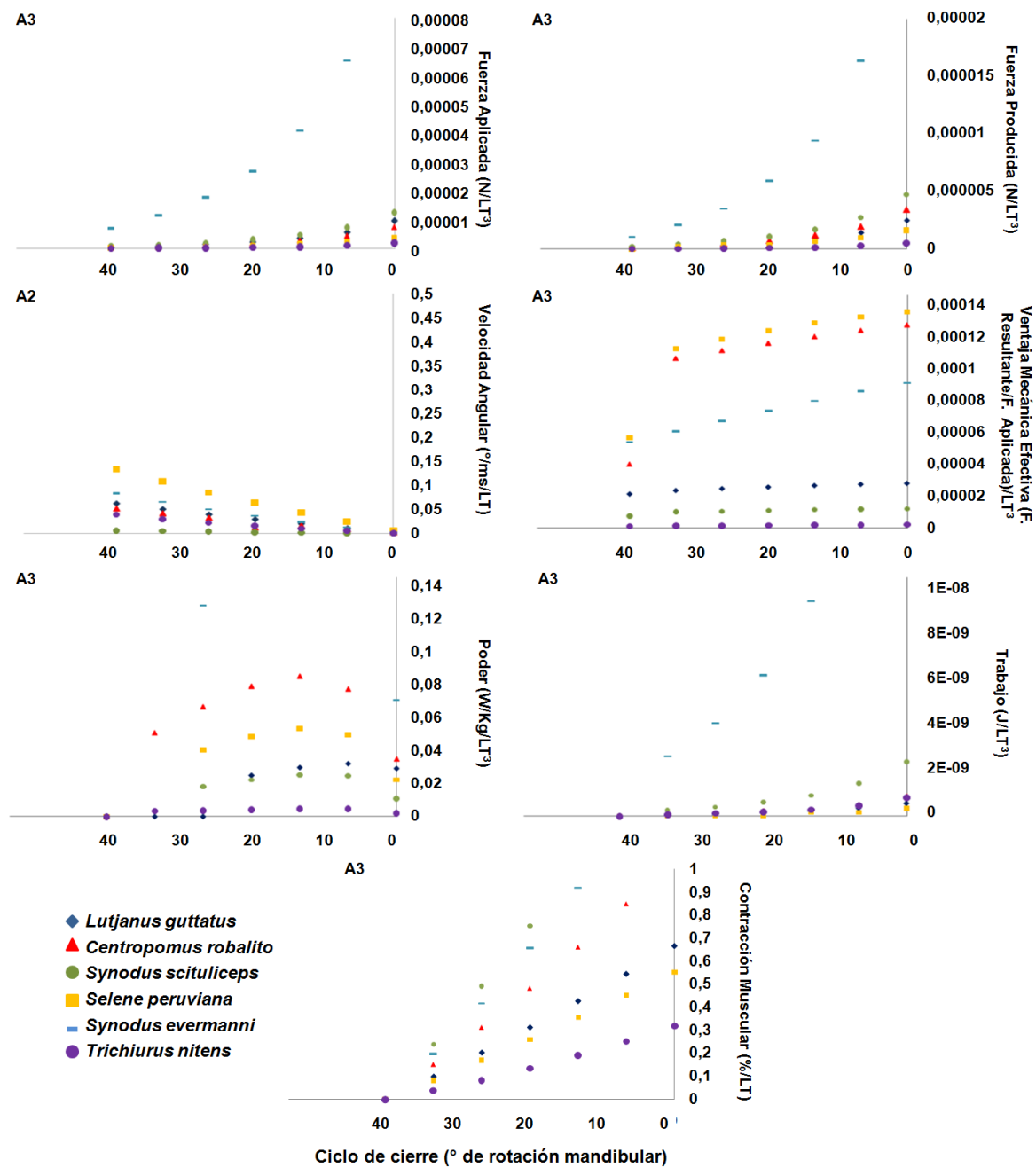


Figura 47. Perfiles generados para cada parámetro dinámico, tomando los valores obtenidos para cada especie.

7.5 ANÁLISIS DE ESCALAMIENTO MULTIDIMENSIONAL NO MÉTRICO

A partir de la combinación de las variables osteológicas (tamaño de los huesos: dentario, articular y cuadrado), morfométricas (proporción del tamaño entre los dos subconjuntos generados) y biomecánicas (fuerza producida, velocidad angular y ventaja mecánica efectiva), se generó un Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) (Figura 48), en el que se confirmaron las asociaciones generadas a lo largo del estudio. Se observó una agrupación entre las especies *S. evermanni* y *S. scituliceps* las cuales, además de presentar una morfología ósea (Análisis Osteológico) y craneal (Análisis Morfométrico) semejante, fueron catalogadas como ictiófagos generalistas, presentando una dieta similar (Análisis Coordenadas Principales). Sin embargo, a pesar que no presentaron diferencias significativas en la fuerza y velocidad generadas durante la captura de presas, la ventaja mecánica efectiva fue una característica que sí presentó variación entre estas dos especies, generando valores mayores para *S. evermanni* (Análisis Biomecánico).

Se presentó también una asociación entre las especies *C. robalito* y *L. guttatus* (Figura 48), en las que la disposición y forma de los huesos fue similar (Análisis Osteológico), presentando también semejanzas en cuanto a la forma general del cráneo (Análisis Morfométrico). *C. robalito* fue asignada como carcinófago especialista y *L. guttatus* se consideró como carcinófago-ictiófago especialista, con similitudes entre la dieta de ambas especies (Análisis Coordenadas Principales). La velocidad durante la captura de presas fue muy similar para ambas especies, pero la fuerza producida y la ventaja mecánica efectiva presentaron diferencias significativas, siendo mayores para *C. robalito* (Análisis Biomecánico). *S. peruviana* presentó una cercanía a la agrupación generada por *C. robalito* y *L. guttatus* (Figura 48). En los análisis osteológicos las diferencias en la forma y el tamaño de las estructuras óseas evaluadas, fueron evidentes con respecto a las demás especies (Análisis Osteológico).

Presentó una morfología craneal general característica y distintiva, que distó de la forma presentada por las demás especies y que la llevó a conformar el grupo más definido dentro de los generados a partir del análisis morfométrico (Análisis Morfométrico). Así mismo mostró una dieta característica compuesta casi exclusivamente por engraulidos, siendo la especie que constituyó el tope del gradiente trófico (ictiófago especialista) (Análisis de Coordenadas Principales). Aunque presentó la mayor velocidad de mordida y generó diferencias significativas con respecto a la ventaja mecánica efectiva considerándose la especie más eficiente, la fuerza mandibular fue muy similar a la producida por *C. robalito* y *L. guttatus* (Análisis Biomecánico), razón por la cual se podría explicar la cercanía encontrada hacia este grupo.

Finalmente, se observó a *T. nitens* conformando una entidad independiente, que no se encontró relacionada con alguna otra asociación (Figura 48). Al igual que en el caso de *S. peruviana*, en los análisis osteológicos se pudieron evidenciar las diferencias en la forma y el tamaño de las estructuras óseas evaluadas, con respecto a las presentadas por las demás especies (Análisis Osteológico). En cuanto al cráneo aunque presentó una morfología característica, se observaron semejanzas con algunos individuos de *S. evermanni* (Análisis Morfométrico) y fue catalogado como ictiófago generalista (Análisis de Coordenadas Principales). Finalmente para los parámetros biomecánicos, además de presentar diferencias significativas en cuanto a la fuerza producida, la velocidad de mordida y la ventaja mecánica efectiva con respecto a las demás especies, mostró los valores más bajos para estas características.

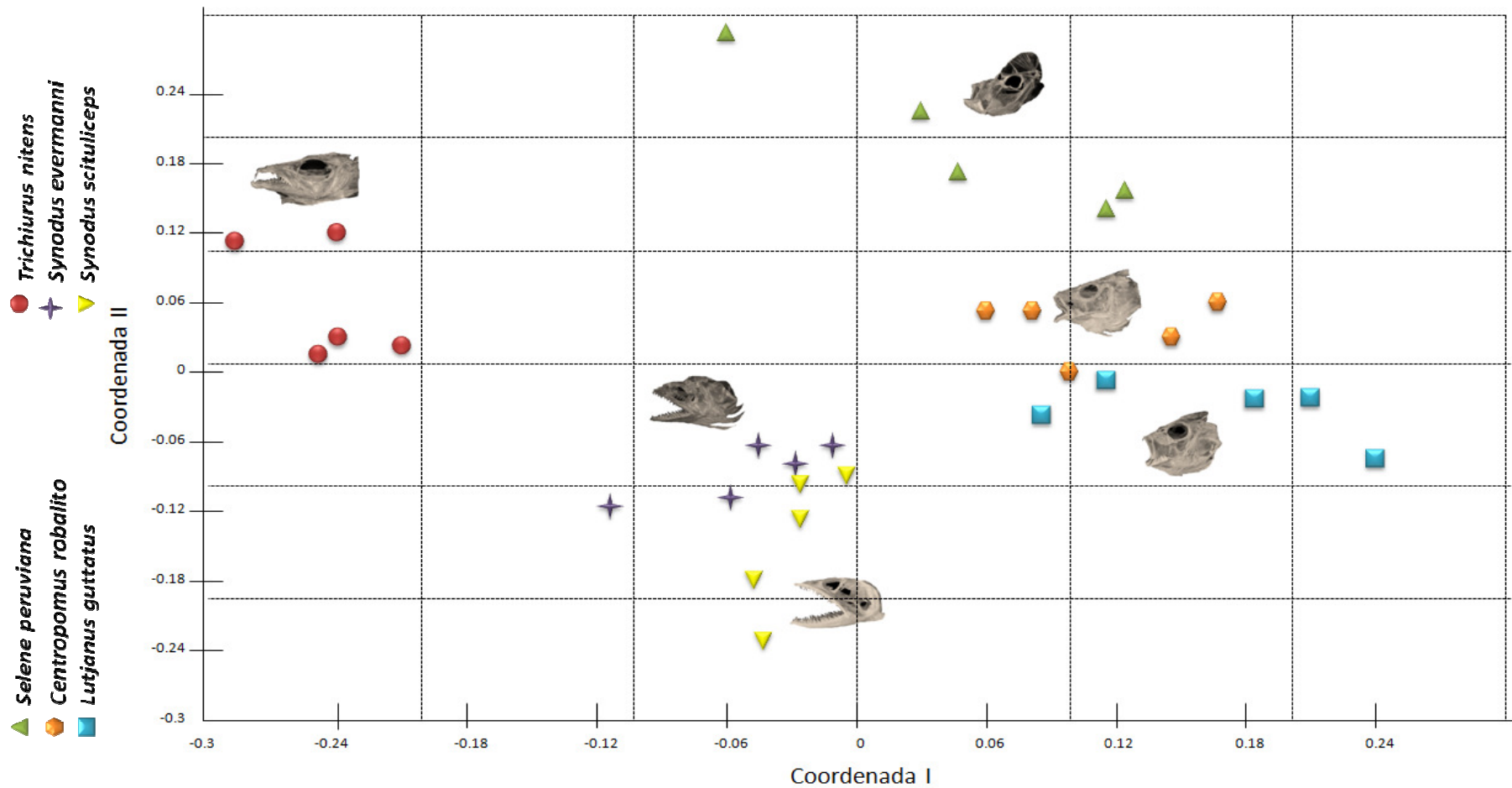


Figura 48. Análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) generado a partir de la combinación de las variables osteológicas, morfométricas y biomecánicas calculadas.

8. DISCUSIÓN

Dentro del estudio ecológico de las comunidades marinas, es de particular importancia el conocimiento de las relaciones tróficas entre los diferentes componentes y del papel que éstos desempeñan en la dieta alimentaria de las especies demersales (Olivier *et al.*, 1968). Estas comunidades se organizan básicamente a partir de tres fenómenos: simbiosis, competencia y depredación; esta última da lugar a la organización de las especies por niveles tróficos y cadenas alimenticias y la competencia entre estos niveles, controla la diversidad y abundancia de los organismos (Peláez, 1996). Para entender estos procesos las especies han sido agrupadas en categorías más amplias dentro de las que se encuentran los gremios tróficos. Éstos son considerados como agrupaciones de especies que se generan únicamente bajo el criterio de presentar similitudes en los recursos explotados dentro de un complejo competitivo, y que son típicamente identificados *a priori* basados en estas similitudes (Root, 1973).

Hábitos Alimentarios

Dentro del gremio trófico de los ictiófagos se encuentran asociados organismos que en común habitan un mismo espacio, explotan uno o varios grupos de peces y pueden o no incluir otro tipo de presas; bajo este criterio fueron seleccionadas las especies de teleósteos analizadas a lo largo del presente ejercicio. Los patrones de alimentación obtenidos a partir de los índices tróficos (porcentaje de llenado de los estómagos y grado de digestión de las presas) y en relación con las horas de captura de los individuos, permiten comprender las relaciones de competencia interespecífica que se generan dentro de este gremio alimentario. Las relaciones aquí planteadas se acotan a la zona y distribución de las especies durante la época de captura.

Lutjanus guttatus y *Selene peruviana* se alimentaron principalmente en horas de la mañana (Figura 27 b y c). Para estas especies se reportó previamente este comportamiento en la misma zona, y se menciona que presentan dos momentos de alimentación durante el día (mañana y tarde) en proporciones diferentes: *L. guttatus* se alimenta preferentemente en la mañana y *S. peruviana* lo hace principalmente en la tarde (Bohórquez-Herrera, 2009). Para *Synodus evermanni* (Figura 27 d) se podrían plantear dos momentos de alimentación similares a los reportados para *S. peruviana*.

Centropomus robalito y *Synodus scituliceps* se alimentaron principalmente en horas de la noche (Figura 27 a y e), con los mayores grados de digestión de las presas en la mañana y en la tarde; para *C. robalito* este resultado concuerda con el reportado por Bohórquez-Herrera (2009) quien encontró para la misma zona, que esta constituye una de las pocas especies que presenta una alimentación preferentemente nocturna. Aunque *Trichiurus nitens* se había reportado como una especie que se alimenta cerca a la superficie durante el día migrando hacia aguas más profundas durante las horas de oscuridad (Cheng *et al.*, 2001), para este estudio se reporta que se alimenta principalmente hacia el medio día en esta zona (Figura 27 f) y no hay evidencias que indiquen ningún otro momento de alimentación.

Teniendo en cuenta que los procesos de competencia están definidos por los recursos compartidos y las conductas de alimentación en el mismo espacio y tiempo por parte de los depredadores, se puede decir que a pesar de las similitudes reportadas en los patrones de alimentación para *L. guttatus*, *S. peruviana* y *S. evermanni*, no se presenta una competencia directa por los recursos. Aunque las tres especies explotan en común peces de la familia Engraulidae, no consumen este recurso en proporciones similares. Para *L. guttatus* los crustáceos no identificados predominaron notablemente sobre las demás presas, mientras que en el caso de *S. peruviana* los engraulidos constituyeron el componente casi exclusivo de la dieta (Figura 28 a y c). *S. evermanni* presentó como presas principales calamares loliginidos, engraulidos y otros teleósteos no identificados (Figura 28 d).

Estas diferencias se corroboraron con los resultados de los análisis de varianza multivariados (Tabla 7), en los que se demostró que *L. guttatus* presentó una dieta significativamente diferente de la reportada para las demás especies en cuanto a abundancia y peso. Por su parte *S. evermanni* presentó una dieta que se diferenció en cuanto a abundancia con la registrada para *S. peruviana*.

Estos resultados difieren con los obtenidos por Bohórquez-Herrera (2009), quien menciona que entre *L. guttatus* y *S. peruviana* se genera una competencia directa ya que ambas especies incluyen altas proporciones de engraulidos en su alimentación. Aunque para *L. guttatus* los teleósteos no fueron tan abundantes, si fueron representativos en cuanto al aporte en peso lo que indicaría una aparente preferencia ictiófaga. Otros autores mencionan que esta especie constituye un depredador oportunista bentónico, carnívoro y polífago (Rojas *et al.*, 2004) que incluye teleósteos y crustáceos como componentes importantes en su dieta, variando la proporción de acuerdo a la talla. La alimentación en tallas menores se basa principalmente en crustáceos, en tallas medianas se compone de proporciones similares de crustáceos y peces y en tallas mayores se basa principalmente en peces (Rojas Herrera & Chiappa Carrara, 2002). Aunque los estómagos analizados para este estudio correspondieron a individuos adultos, se registró una alimentación basada principalmente en crustáceos que confirmaría el oportunismo ya reportado para la especie.

En el caso de *S. peruviana* la alimentación basada principalmente en engraulidos coincide con la reportada por otros autores. López Peralta & Arcila (2002) encontraron que los engraulidos constituyen las presas más abundantes de esta especie para la costa Pacífica colombiana. Bohórquez-Herrera (2009) resalta una clara preferencia alimentaria por los engraulidos, que representan las presas con mayor aporte energético. Sin embargo, Ramírez Luna *et al.*, (2008) reportaron una preferencia por el consumo de larvas de decápodos para el Pacífico ecuatorial. Aunque en el presente trabajo también se registraron decápodos en la dieta de *S. peruviana*, su representatividad fue muy baja en comparación con la de los teleósteos.

Para *S. evermanni* los componentes más importantes dentro de la dieta fueron cefalópodos de la familia Loliginidae y peces engraulidos, que se destacaron en cuanto al aporte en peso y la frecuencia de aparición (Figura 28 d). Aunque la información con la que se cuenta acerca de la dieta de esta especie es muy limitada, se sabe que para el género se presenta un alto consumo de cefalópodos incluso con un consumo preferencial de algunas especies de este grupo (e.g. *Lolliguncula diomedae*) (Pérez España *et al.*, 2005). Para especies similares (e.g. *Synodus foetens*), se conoce que son depredadores voraces que se alimentan principalmente de peces pelágicos, bentónicos y bento-pelágicos incluyendo además como componente principal al calamar *Loligo pealei* (Peláez, 1996; Cruz Escalona *et al.*, 2005), lo cual corrobora en cuanto a género la información registrada para este estudio.

Al igual que en el caso de las tres especies ya mencionadas, a pesar que *C. robalito* y *S. scituliceps* se alimentaron en horas de oscuridad no se presenta un complejo de competencia ya que explotan recursos diferentes. Para *C. robalito* los camarones no identificados fueron el componente principal de la dieta (Figura 28 a), con un consumo casi exclusivo de estos; Bohórquez-Herrera (2009) menciona que estos organismos son parte esencial de la dieta de esta especie y dentro de éstos *Solenocera mutator* es la más representativa. También destaca que el estomatópodo *Squilla biformis* tiene un aporte significativo en la dieta. Díaz & Soto (1988) mencionan que los peneidos son la principal fuente de alimentación de la especie. Lo anterior, confirma lo registrado para el presente estudio.

Tal como se mencionó para *S. evermanni*, la información con la que se cuenta acerca de la dieta específica de *S. scituliceps* es limitada. En este caso los teleósteos del género *Anchoa* spp. fueron los más representativos en cuanto al peso y la frecuencia de aparición, y los pertenecientes a la especie *Engraulis mordax* fueron los más importantes en términos de abundancia (Figura 28 e). También se registró el consumo de cefalópodos de la familia Loliginidae, pero este fue poco representativo. Para la especie se menciona principalmente el consumo de otros peces y para el

género, se reporta una dieta compuesta por peces y moluscos (Pérez España *et al.*, 2005; Peláez, 1996; Cruz Escalona *et al.*, 2005).

La única especie que aparentemente se alimentó hacia el medio día fue *T. nitens*, incluyendo principalmente peces del género *Anchoa* spp. y teleósteos no identificados que aunque consumió en abundancia, no se destacaron en cuanto al peso. Clupeidos y materia orgánica no identificada (MONI) tuvieron un aporte energético importante y los engraulidos, aunque no fueron tan abundantes presentaron similitudes en peso con MONI (Figura 28 f). Diferentes autores destacan que esta constituye una especie esencialmente piscívora. Chiou *et al.*, (2006) mencionan que se alimenta principalmente de peces pelágicos y bentónicos, incluyendo algunos crustáceos y en menor proporción cefalópodos. Wojciechowsky (1972) hace referencia a que la composición de la dieta cambia con la ontogenia: especímenes juveniles se alimentan principalmente de crustáceos, mientras que los adultos consumen preferentemente peces y cefalópodos. La alta proporción de peces encontrada en este estudio corresponde según este autor, a la dieta de individuos adultos. Peláez (1996) destaca que se presenta un consumo preferencial de peces e invertebrados del estrato bentónico y pelágico, encontrando ocasionalmente calamares; sin embargo aquí se reporta la inclusión de MONI como un componente representativo dentro de la dieta, y no se registraron representantes del grupo de los cefalópodos.

Teniendo en cuenta que la distribución (homogénea ó heterogénea) de las presas en el ambiente se origina por el forzamiento generado gracias a las variables ambientales y por procesos inherentes a la comunidad como tal, esta estructura espacial juega un papel determinante dentro de los ecosistemas (Borcard & Legendre, 2002), afectando la presencia y la forma en que se distribuyen los depredadores. A partir de los resultados obtenidos para los análisis de coordenadas principales (Figuras 29, 30 y 31), se puede determinar que entre las especies en estudio no se presenta como tal una asociación trófica (gremio alimentario); por lo tanto es poco probable que se lleven a cabo procesos de competencia

intraespecífica. Es así que se conforma un gradiente trófico preferencial que va desde las especies que presentan una menor ictiofagia (*C. robalito* y *L. guttatus*; similitud=40%) (Figura 33), luego aquellas cuya dieta fue heterogénea y estuvo dominada por varios grupos de peces (*S. scituliceps* y *T. nitens*; similitud = 45%) (Figura 33) y moluscos (*S. evermanni*), llegando finalmente al tope del gradiente en el cual, a pesar de agruparse con *S. evermanni* (similitud=60%) (Figura 33) se encuentra la especie *S. peruviana* que fue el único organismo ictiófago especialista (Figura 32).

Morfología

La identidad ecológica de un organismo está determinada por la forma en la cual utiliza los recursos (Wainwright, 1994) y estos patrones, están reflejados en las variaciones morfológicas que se presentan en rasgos que son de importancia para la adquisición de los mismos. Parte de esta variación se puede atribuir a las respuestas diferenciales que tienen las especies ante determinados factores ambientales (e.g. alimento) (Travis, 1994). La versatilidad trófica que puede exhibir un individuo (en términos morfológicos) es consecuencia de un diseño bucal que facilite el desarrollo de diferentes mecanismos para capturar las presas, o que permita modificar uno único ajustándolo a las características de las presas encontradas en el ambiente (Aldunate & De la Hoz, 1993). En este estudio se enfatizó en el cráneo de las especies mencionadas y el cambio en el tamaño y la forma de algunos de sus elementos constituyentes, afectan invariablemente la mecánica de la alimentación entre estas (Hulsey *et al.*, 2005).

Al evaluar la morfología del cráneo de las seis especies analizadas, a partir del primer subconjunto (que abarcó la región mandibular y parte del neurocráneo) y a lo largo del primer eje de variación se generó una agrupación entre *S. evermanni* y *S. scituliceps* hacia los valores positivos, la cual se basa en la cercanía filogenética de las especies (pertenecientes al mismo género) que provee similitudes determinantes en su morfología. Las dos presentaron dietas que aunque en proporciones diferentes, estuvieron compuestas por elementos similares. Hacia los valores

positivos del segundo eje de variación se generó una agrupación entre las especies *C. robalito* y *L. guttatus*, cuya similitud en la región mandibular podría atribuirse a su dieta altamente especializada hacia el consumo de crustáceos, que las llevó a ser catalogadas como las especies que presentaron la menor ictiofagia dentro del estudio. Sin embargo se deben tomar con reserva estas similitudes ya que como se mencionó en la primera parte, para *L. guttatus* han sido reportados el oportunismo y el consumo especializado de peces durante la etapa adulta como comportamientos particulares que no se han registrado para *C. robalito*. Esto pondría en evidencia un consumo diferencial de los recursos que podría atribuirse a diferencias en rasgos morfológicos muy puntuales que no están siendo considerados en este ejercicio y son determinantes para la adquisición de las presas, o a que *L. guttatus* posee mecanismos diferenciales en su sistema muscular, que le permiten explotar con mayor eficiencia las presas que se encuentren disponibles en el ambiente.

Dentro de los aspectos que vale la pena resaltar para el primer subconjunto, es que para ambos ejes se observa un antagonismo entre las especies cuyo maxilar es alargado y presentan un dentario robusto y corto (TR1 (-): *S. peruviana*, TR2 (+): *C. robalito* y *L. guttatus*) (Figura 35), y las que por el contrario muestran un maxilar corto y un dentario delgado y alargado (TR1 (+): *S. evermanni* y *S. scituliceps*, TR2 (-): *T. nitens*) (Figura 35). Aunque la movilidad de la maxila es reducida, su rotación es común y usualmente se genera por la conexión existente con la mandíbula inferior (Westneat, 2004) de la cual forma parte principal el dentario. Las diferencias mencionadas se producen porque las características morfológicas específicas (e.g. longitud, robustez y formación de procesos, crestas o cóndilos) para determinados elementos osteológicos, son consecuencia de las funciones mecánicas en las que son empleados y en algunos casos de actividades específicas que dejan señales puntuales (Abu Dalou, 2007). Estos patrones que son resultado de actividades repetitivas que hacen parte del comportamiento de las especies, incluyen propiedades tales como el cambio en las dimensiones (longitud y robustez) de determinados huesos (Abu Dalou, 2007) que de acuerdo al antagonismo

mencionado, es el caso que se presenta para el maxilar y el dentario entre estas especies.

Para el segundo subconjunto (que abarcó la región opercular y la hiomandíbula) a lo largo del primer eje y hacia los valores positivos, se agruparon las especies *S. evermanni*, *S. scituliceps* y *T. nitens* (Figura 36). Tal como en el caso anterior la cercanía filogenética de las dos especies de *Synodus* provee la base de las similitudes encontradas en sus configuraciones que al igual que la de *T. nitens*, se caracterizan por presentar el opérculo atrasado con respecto a las especies restantes, el cual constituye un rasgo que se relaciona con la amplitud de la región suspensorio que para el caso de estas tres entidades es mayor. En este subconjunto una de las características que más varió entre las especies fue la forma de la zona interopercular (Figura 36); si bien se encuentra involucrada durante el proceso alimentario, se relaciona en mayor medida con la transmisión del movimiento desde la zona opercular hacia la mandíbula inferior para generar la apertura bucal (Hulsey *et al.*, 2005). Este no constituye un aspecto que se involucre directamente con la captura de las presas y por esta razón no se profundizará en las implicaciones de la variación de la forma en esta zona específica.

En general uno de los rasgos que presentó una mayor variación entre las especies en ambos subconjuntos fue la ubicación de la articulación cuadrado-articular (Figuras 35 y 36). Esta ubicación diferencial podría convertirse en un punto clave para evaluar el desempeño de cada especie durante la captura de las presas, ya que constituye el punto de rotación alrededor del cual giran los demás elementos óseos permitiendo la generación de movimiento en la mandíbula inferior (Westneat, 1994; 2003). Al combinar las variables de los dos subconjuntos y obtener el ACP (Figura 37) se mantienen las agrupaciones descritas; si dividimos virtualmente el plano de ordenación de forma oblicua, hacia la primera parte se genera una pendiente que inicia con la asociación entre *S. scituliceps* y *S. evermanni* y finaliza con *T. nitens*. Además de las relaciones ya mencionadas cabe recordar que en el análisis trófico las tres fueron catalogadas como depredadores generalistas,

registrando a los peces como componentes abundantes, frecuentes y con un aporte energético importante dentro de la dieta (Figura 28 d y e). Adicionalmente estas especies se caracterizan por presentar un cuerpo flexible de forma alargada que junto con la aleta caudal, les confiere una propulsión transitoria muy poderosa (**Body/caudal fin BCF transient propulsion** –*Propulsión transitoria generada por el cuerpo y la aleta caudal CAC*) característica de individuos que presentan momentos cinemáticos cortos que no son constantes (Webb, 1984). Estos son típicos consumidores de presas evasivas (e.g. peces) que deben producir una gran aceleración corporal.

La asociación entre las especies restantes (Figura 37) cuya base se encuentra constituida por *C. robalito* y *L. guttatus* que fueron catalogadas como depredadores especialistas (Figura 28 a y b), se caracteriza por similitudes en la forma, disposición y tamaño de los elementos óseos evaluados en particular y de manera general. *S. peruviana* constituye el ápice de la asociación ya que aunque presenta algunas características similares a *C. robalito* y *L. guttatus* (maxilar alargado y dentario corto y robusto), tiene una configuración craneal que se diferencia significativamente de la de todas las especies (Tabla 12). Esta también fue catalogada como un depredador especialista (ictiófago estricto).

Aunque las tres especies se consideran consumidores especialistas y presentan un cuerpo rígido, alto y de forma relativamente semilunar que permitiría agruparlas dentro de un mismo patrón de nado, solamente *S. peruviana* exhibe un pedúnculo caudal estrecho que le permite junto con la forma corporal, generar una propulsión periódica poderosa (**Body/caudal fin BCF periodic propulsion** –*Propulsión periódica generada por el cuerpo y la aleta caudal CAC*) que produce momentos cinemáticos cíclicos y constantes (Webb, 1984). Este constituye un modelo efectivo para capturar presas evasivas, pero con aceleraciones corporales considerablemente bajas. El pedúnculo caudal grueso de las dos especies restantes, podría relacionarse más con una propulsión poco poderosa generada por las aletas medias y pares (*Median and paired fin MPF propulsion* – *Propulsión generada por la*

zona medial y las aletas pareadas MAP), que produce momentos cinemáticos variables de baja velocidad (Webb, 1984) y son propios de consumidores de presas poco evasivas (e.g. crustáceos) que requieren mayor fuerza y maniobrabilidad para la captura.

Desempeño

El sistema generado en la mandíbula inferior de los peces depredadores, debe cumplir con dos rasgos fundamentales: 1) permitir el cierre rápido de la boca en el momento en que la presa entra a la apertura bucal ó cuando la presa puede ser capturada en algún punto entre los dientes y 2) producir una fuerza de mordida suficiente para lograr inmovilizar, triturar o desgarrar piezas de la presa (De Schepper *et al.*, 2008). Durante la alimentación los movimientos del sistema musculoesquelético de las mandíbulas, las aletas, el cuerpo y los ojos deben ser integrados y modificados para coordinar sus funciones, permitiendo la ubicación precisa de la presa y la sincronía en el momento de la captura y el mantenimiento del contacto visual; la asociación entre el movimiento de estos sistemas tiene consecuencias claves en el comportamiento, el desempeño, la ecología y la evolución de los peces (Rice & Westneat, 2005).

Al evaluar la cinemática muscular modelando el aparato mandibular a lo largo del ciclo de cierre de las seis especies analizadas, se deben tener en cuenta las tres premisas bajo las cuales funciona el modelo (Ver Desarrollo de Modelos Biomecánicos, Inciso 7.3) y las limitaciones implícitas en estas. Se podría pensar que para el caso de *S. evermanni* y *S. scituliceps* (ambos considerados generalistas), se activan los segmentos musculares diferencialmente al alimentarse de diferentes tipos de presas, lo cual les permitiría ampliar su espectro alimentario. Por esta razón estas especies presentarían una mayor diferenciación funcional entre ambos segmentos, en los parámetros evaluados. Por el contrario la menor diferenciación en la función ejercida por los segmentos A2 y A3 evidenciada en organismos especialistas como *C. robalito* y *S. peruviana*, se podría deber a la alta especialización en la dieta. Al respecto Maie *et al* (2009), determinan que posiblemente los peces puedan activar

los segmentos musculares de manera diferencial para alimentarse de diferentes presas, lo cual les permitiría explotar un espectro alimentario amplio. Por esto especies con una dieta diversa podrían mostrar una diferenciación funcional significativa entre los músculos A2 y A3. Por el contrario se esperaría una menor diferenciación en especies cuya dieta y comportamiento son especializados; esto, confirmaría lo obtenido para las especies en estudio.

A pesar que en el presente ejercicio para *L. guttatus* se registró una dieta especialista, los individuos de esta especie mostraron una diferenciación en la función ejercida por los dos segmentos musculares. Esta condición junto con los dos momentos de velocidad presentados durante su ciclo de cierre (Figura 42), podría presentarse por el cambio ontogénico en la dieta reportado para esta especie (Rojas Herrera & Chiappa Carrara, 2002); se generarían roles funcionales potencialmente diferentes entre músculos a medida que cambia el mecanismo de alimentación (Case *et al.*, 2008). También podría presentarse por el comportamiento oportunista (Rojas *et al.*, 2004) que necesariamente requeriría una activación diferencial de los músculos, dependiendo de la presa a consumir.

Otro caso fue el encontrado para *T. nitens*, que aunque incluyó varias presas como componentes importantes de su dieta (generalista), todas hicieron parte del grupo de los teleósteos evidenciando así una clara especialización hacia un comportamiento piscívoro, que trae consigo una menor diferenciación funcional entre los segmentos musculares. Junto con *S. evermanni* presentó una VME que aumentó linealmente a lo largo del ciclo (Figura 43), lo que posiblemente se genera porque se transmite la misma cantidad de fuerza durante la totalidad del ciclo. Esto no permitiría alcanzar una asíntota en algún punto del mismo como en el caso de las especies restantes.

Diferentes estudios han demostrado que un cierre rápido de la mandíbula o una mordida fuerte, son características que presentan diferentes demandas morfológicas (Westneat, 1994, 2004; DeSchepper *et al.*, 2008; Case *et al.*, 2008; Maie *et al.*, 2009). Peces que en su mayoría consumen presas evasivas presentan un

sistema de palanca en la mandíbula inferior, que favorece un cierre veloz tal como sucede con *S. peruviana* (Figura 47). Por el contrario aquellos organismos que se alimentan principalmente de presas duras con poca movilidad, presentan generalmente una configuración que permite generar grandes fuerzas de mordida pero velocidades relativamente bajas (Westneat, 1994, 2004); este es el caso de *C. robalito* y *L. guttatus* (Figura 47).

Algunos autores mencionan que de acuerdo al sistema de palanca de tercer orden que se genera en la mandíbula inferior, organismos que presentan mandíbulas alargadas tienden a presentar acciones rápidas de apertura y cierre y por el contrario, organismos con mandíbulas cortas se asocian con una mordida poderosa y muy fuerte (Herrel & Aerts, 2003). Otros refieren que en los peces de dentadura prominente (que generalmente presentan mandíbulas alargadas) la captura de las presas depende tanto de la velocidad a la cual el organismo pueda cerrar su mandíbula, como de la máxima fuerza con la que sus dientes puedan agarrar la presa (DeSchepper *et al.*, 2008). Este último es el caso de *S. evermanni*, que presentó la mayor fuerza y una de las velocidades de mordida más representativas y de *T. nitens* que constituyó el extremo opuesto, presentando la menor fuerza y una de las velocidades más bajas entre todas las especies (Figura 47); ambos presentaron correspondencia en estas características. Aunque para *S. scituliceps* se hubiera esperado un comportamiento similar, en este caso se obtuvo un antagonismo entre estos dos parámetros que se basó en una mordida significativamente fuerte contra una velocidad poco representativa, siendo incluso la menor entre sus pares (Figura 47).

Como aspecto a destacar *C. robalito* y *S. peruviana*, además de presentar un comportamiento especializado en el consumo de los recursos que las llevó a ubicarse en extremos opuestos del gradiente trófico (carcinófago-ictiófago), constituyeron las especies más eficientes al momento de capturar las presas, con los mayores valores para la ventaja mecánica efectiva (Figura 47). Después de estas *S. evermanni* que se ubicó hacia la parte media del gradiente, aparece como otra de las

especies eficientes presentando una mordida poderosa (Figura 47) que se caracteriza por ser fuerte y veloz. Al relacionar estas características con los mecanismos de locomoción (*CAC/propulsión periódica* y *MAP*), se podría plantear que *S. peruviana* y *C. robalito* constituyen organismos cuyo patrón corporal y diseño mandibular se acoplan de tal forma que les permiten desarrollar el evento alimentario de manera eficiente; presentan un comportamiento especializado hacia la captura de presas muy específicas. La habilidad de *C. robalito* para generar una mordida fuerte y capturar preferentemente presas duras (Figura 28 a), depende de la fuerza isométrica generada por los músculos aductores (DeSchepper *et al.*, 2008) (Figuras 40 y 41). La mordida veloz obtenida para *S. peruviana*, depende básicamente de los momentos de velocidad transitorios y cortos que producen simultáneamente estos músculos (Figura 42), y de la forma en que ésta es transmitida a través del sistema de palanca (DeSchepper *et al.*, 2008).

Aunque para *T. nitens* se propuso un patrón de locomoción del tipo ***CAC/propulsión transitoria*** típico de individuos con un cuerpo flexible y alargado que se desplazan por la acción de la aleta caudal (Webb, 1984), se menciona que esta especie se aproxima a su presa lentamente con una locomoción generada por el movimiento ondulante de la aleta dorsal (Figura 2), manteniendo el cuerpo rígido (DeSchepper *et al.*, 2008). Teniendo en cuenta que las presas (peces) son sensibles al tamaño, la forma y la velocidad de sus posibles depredadores, estas características (que le permitirían a *T. nitens* disminuir los movimientos ondulatorios laterales), pueden reducir o incluso eliminar completamente el reconocimiento visual por parte de los peces presa (Porter & Motta, 2004). También se considera que organismos con una forma craneal hidrodinámica (para el caso *S. evermanni*, *S. scituliceps* y *T. nitens*), pueden nadar a velocidades considerables y llegar muy cerca de la presa antes de que esta los reconozca, lo cual les conferiría ventajas en la locomoción y en la captura de las presas.

Sin embargo en algunos casos, el diseño craneal hidrodinámico no se complementa con un sistema mandibular óptimo que genere grandes fuerzas (DeSchepper *et al.*, 2008) o velocidades significativas, condición que minimizaría la eficiencia producida durante la captura de las presas tal como sucede con *T. nitens*, que fue la especie que mostró los menores valores para la ventaja mecánica efectiva (Figura 43). Especies que presentan fuerzas de mordida máximas (*C. robalito*, *S. evermanni* y *S. scituliceps*), necesariamente incrementan la longitud de la palanca (*C. robalito*: 0.84* cm; *S. evermanni*: 2.31* cm *S. scituliceps*: 1.76* cm) y disminuyen la longitud de los músculos aductores (*C. robalito* A2: 0.57* cm – A3: 0.8* cm; *S. evermanni* A2: 0.57* cm - A3: 1.66* cm y *S. scituliceps* A2: 0.51* cm – A3: 0.80* cm) (Van Wassenbergh *et al.*, 2005). Esto genera un ensanchamiento de la cabeza, que podría afectar la locomoción porque se incrementaría la resistencia (DeSchepper *et al.*, 2008).

En este caso el presentar un diseño craneal hidrodinámico compensaría las modificaciones generadas para maximizar la fuerza, como se presenta para *S. evermanni*. Sin embargo aunque *S. scituliceps*: 1) fue clasificada dentro del patrón de locomoción **CAC/propulsión transitoria**, 2) presenta un diseño craneal hidrodinámico y 3) genera una mordida fuerte, constituye una de las especies menos eficientes para capturar las presas, condición que se basaría en la baja velocidad registrada para su mordida (Figura 47).

A partir de la conjunción de las principales variables osteológicas, morfométricas y biomecánicas (Figura 48) se confirmaron las asociaciones generadas a lo largo de todo el estudio. Como primera medida aparece *C. robalito* con una morfología craneal y mandibular especializada para el consumo de crustáceos, presentando un ensanchamiento del cráneo producido por la modificación en el sistema músculo-esquelético que se genera para permitir este tipo de especialización. En éste la mordida presenta fuerzas máximas y velocidades bajas, típicas de especies que explotan presas duras de poco movimiento. Todas estas características hacen que *C. robalito* presente un diseño eficiente para el

consumo de crustáceos, ubicándolo como el punto de partida del gradiente generado entre las especies analizadas. Aunque *L. guttatus* compartió con *C. robalito*: 1) la dieta basada principalmente en crustáceos, 2) similitudes en los componentes a nivel osteológico así como en la forma general del cráneo y 3) la articulación cuadrado-articular adelantada y fuerzas de mordida significativas; presenta un cráneo menos ensanchado (con una palanca corta y los músculos aductores de mayor longitud con respecto a *C. robalito*) y una mordida relativamente veloz que permitiría la inclusión de algunos peces dentro de su dieta, tal como fue registrado (Figura 28 b). Esto implicaría una menor eficiencia durante la captura de presas y por ende, un comportamiento menos especializado que se basaría en el oportunismo y/o la ontogenia alimentaria de la especie que ya han sido documentados, generando una activación diferencial en los segmentos musculares (Figura 40 a 43).

A continuación se encuentran asociadas *S. evermanni* (ictiófaga-malacófaga) y *S. scituliceps* (ictiófaga), encontrando para ambas: 1) el mismo patrón de locomoción (**CAC/propulsión transitoria**), 2) gran similitud entre los componentes osteológicos independientes, 3) una morfología craneal muy semejante que las agrupó en los dos subconjuntos y fue catalogada como hidrodinámica, 4) una articulación cuadrado-articular atrasada, con la mandíbula alargada y dientes prominentes, 5) una función diferencial marcada entre segmentos musculares (A2-A3) y 6) fuerzas de mordida significativas. A pesar de estas similitudes la eficiencia de ambas especies presentó diferencias significativas, encontrando que *S. evermanni* presentó una mayor ventaja mecánica durante la captura de las presas al contrario de *S. scituliceps*, para la que se obtuvieron valores bajos (Figura 43). Como una entidad independiente pero relacionada en mayor medida con estas dos especies en el gradiente trófico y en ciertas características morfológicas (numerales 3 y 4), se encuentra *T. nitens*. Aunque presenta la mordida menos eficiente entre todas las especies, esto posiblemente se compensa con el patrón de locomoción característico que utiliza durante la captura de las presas, el cual es altamente eficiente (DeSchepper *et al.*, 2008).

Aunque cercana a la agrupación conformada por *C. robalito* y *L. guttatus*, finalmente se encuentra *S. peruviana* como otra entidad independiente, con una morfología craneal (altamente diferenciada) y mandibular que junto con el tipo de locomoción (*CAC/propulsión periódica*) y su forma corporal, le confieren una especialización hacia el consumo de engraulidos. El cráneo poco ensanchado y los momentos de velocidad transitorios, simultáneos y funcionalmente indiferenciados que producen sus músculos aductores, son característicos de individuos que presentan mordidas muy veloces y que se especializan en el consumo de presas evasivas. Aunque presentó una fuerza de mordida con valores similares a la de *C. robalito* y *L. guttatus*, esta especie constituye el tope del gradiente trófico y presenta un diseño general cuyos mecanismos de comportamiento (locomoción-alimentación) se acoplan de tal forma que hacen de esta, la especie con los hábitos ictiófagos más especializados.

Esto demuestra que se deben tener en cuenta no solamente los aspectos involucrados en la alimentación, sino también la compensación existente entre este mecanismo y los patrones de locomoción (DeSchepper *et al.*, 2008). La captura de las presas depende de: las condiciones morfológicas y el desempeño del depredador, las condiciones ambientales que pueden limitar su habilidad para encontrar y/o consumir las presas (Smee *et al.*, 2010) y de la habilidad de estas últimas para evadir a sus posibles depredadores.

9. CONCLUSIONES

- ◆ Entre *Centropomus robalito*, *Lutjanus guttatus*, *Synodus evermanni*, *S. scituliceps*, *Trichiurus nitens* y *Selene peruviana* se generan asociaciones tróficas para el área de estudio. No se presenta un complejo de competencia intraespecífica debido a que se conforma un gradiente trófico preferencial que va de las especies menos ictiófagas, hasta las ictiófagas especialistas.
- ◆ A partir de la evaluación de la forma del aparato cráneo-mandibular se determinó la relevancia de algunos rasgos anatómicos cuya variación morfológica, presenta consecuencias funcionales que definen el desempeño alimentario de las especies en estudio.
- ◆ La compensación existente entre el mecanismo de alimentación y los patrones de locomoción además de la variación en el comportamiento durante la captura de presas, juegan un papel fundamental en la modulación del desempeño.
- ◆ Los patrones obtenidos a partir de las variables biomecánicas (principalmente fuerza, velocidad y eficiencia de mordida) presentaron diferencias entre las seis especies evaluadas, lo cual permite suponer que el éxito de estos depredadores en el evento alimentario puede desarrollarse mediante diferentes estrategias. Estas especies pueden alcanzar un mismo papel ecológico en el ecosistema de fondos blandos, debido a que presentan un desempeño diferencial en su aparato mandibular.

10. RECOMENDACIONES

- ◆ Debido a que la composición de la dieta de algunas especies cambia con la ontogenia (e.g. *Lutjanus guttatus* y *Trichiurus nitens*), el realizar análisis morfológicos y biomecánicos del aparato mandibular para individuos juveniles y adultos, permitiría profundizar en la activación diferencial de los músculos mandibulares durante la captura de presas.
- ◆ El desempeño de la mordida depende de características fisiológicas, morfológicas y físicas de los organismos. Por esta razón sería recomendable evaluar otras variables (e.g. tensión y estrés), generando diferentes escenarios de carga en los que se tomen en cuenta la fricción y la masa de la mandíbula entre otros.

BIBLIOGRAFÍA

Abu Dalou, A.Y. 2007. The validity of morphological features and osteological markers in reconstructing habitual activities. Dissertation presented in partial fulfillment of the requirements for the degree Doctor of Philosophy. Faculty of the Graduate School. University of Missouri-Columbia. 249 pp.

Adams, D.C. 1999. Methods for shape analysis of landmark data from articulated structures. *Evolutionary Ecology Research*. 1: 959-970.

Adams, D.C., F.J. Rohlf & D.E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the "revolution". *Italian Journal of Zoology*. 71: 5-16.

Aerts, P. & W. Verraes. 1984. Theoretical analysis of a planar four bar system in the teleostean skull. The use of mathematics in biomechanics. *Annals Society of Zoology of Belgium*. 114: 273-290.

Aldunate, R. & E. De La Hoz. 1993. Diversidad trófica de *Cheirodon pisciculus* (Ostariophysi: Characidae): ¿consecuencia de una versatilidad del mecanismo alimentario?. *Revista Chilena de Historia Natural*. 66: 177-184.

Alexander, R.M. 1967. The functions and mechanisms of the protusible upper jaws of some acanthopterygian fish. *Journal of Zoology*. 151:43-64 pp.

Allaby, M. 1999. A Dictionary of Zoology. Disponible en línea [<http://www.encyclopedia.com/doc/108>].

Anker, G. 1974. Morphology and kinetics of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Transactions of Zoological Society of London*. 32: 311-416.

Barel, C.D. 1983. Toward a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes). *Netherlands Journal of Zoology*. 33: 357-424.

Barrera-García, A. 2006. Caracterización osteológica preliminar de las principales familias de peces teleósteos del Caribe Colombiano. Tesis para obtener

el grado de Biólogo Marino. Fundación Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano. 282 pp.

Bastir, M., A. Rosas. 2005. Hierarchical nature of morphological integration and modularity in the human posterior face. *American Journal of Physical Anthropology*. 128: 26-34.

Bastir, M., A. Rosas & P. O'Higgins. 2006. Craniofacial levels and the morphological maturation of the human skull. *Journal of Anatomy*. 209(5): 637-654.

Biewener, A.A. 1989. Scaling body support in mammals limb posture and muscle mechanics. *Science*. 245: 45-48.

Blondel, J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter?. *Oikos*. 100: 223-231.

Bock, W.J. & G. Von Wahlert. 1965. Adaptation and the form-function complex. *Evolution*. 19: 269-299.

Boden, B.P., M.W. Johnson & E. Brinton. 1955. The Euphausiacea (Crustacea) of the North Pacific. *Bulletin of Scripps Institution Ocean*. 6(8): 287-400.

Bohórquez, J. 2009. Ecomorfología alimentaria de algunas especies de peces asociadas a fondos blandos. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias con énfasis en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. 122 pp.

Bond, C. 1996. Biology of fishes. Second Edition. Thomson learning. Corvallis. 750 pp.

Bookstein, F.L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science*. 1: 181-242.

Bookstein, F.L. 1991. Morphometric tools for landmark data. Press Syndicate of the University of Cambridge. Cambridge University Press. 455 pp.

Bookstein, F.L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*. 1: 225-243.

Bookstein, F.L., B. Chernoff, R.L. Elder, J.M.J. Humphries, G.R. Smith & R.E. Strauss. 1985. Morphometrics in Evolutionary Biology. *Academy of National Science of Philadelphia*. 277 pp.

Bookstein, F.L., K. Schäfer, H. Prossinger, H. Seidler, M. Fieder, et al. 1999. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern *Homo* by morphometric analysis. *Anatomical Rec*. 257: 217-224.

Borcard, D. & P. Legendre. 2002. All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*. 153: 51-68.

Boughner, J.C. & M.C. Dean. 2004. Does space in the jaw influence the timing of molar crown initiation? A model using babbons (*Papio anubis*) and great apes (*Pan troglodytes*, *Pan paniscus*). *Journal of Human Evolution*. 46: 255-277.

Bray, J.R. & J.T. Curtis. 1957. An ordination of the upland forest communities of the southern Wisconsin. *Ecological Monographs*. 27: 325-349.

Bruner, E., G. Manzi, J.L. Arsuaga. 2003. Encephalization and allometric trajectories in the genus *Homo*: evidence from the Neandertal and modern lineages. *Proceedings of National Academy of Science*. 100: 15335-15340.

Brusca, R.C. 1980. Common intertidal invertebrates of the gulf of California. Arizona. The University of Arizona Press. 513 pp.

Bulgyna, E., P. Mitteroecker & L. Aiello. 2006. Ontogeny of facial dimorphism and patterns of individual development within one human population. *American Journal of Physical Anthropology*. 131: 432-443.

Cancino, C. & F. Burgos. 2009. Consideraciones ecomorfológicas del mecanismo de captura de presas en *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758). *Latin American Journal of Aquatic Research*. 37: 17-28.

Cardini, A. & S. Elton. 2007. Sample size and sampling error in geometric morphometric studies of size and shape. *Zoomorphology*. 126: 121-134.

Case, J.E., M.W. Westneat & C.D. Marshall. 2008. Feeding biomechanics of juvenile red snapper (*Lutjanus campechanus*) from the northwestern Gulf of Mexico. *Journal of Experimental Biology*. 211: 3826-3835.

Cervigón, F. 1980. Ictiología Marina Volumen I. Ed. Arte. Caracas. 359 pp.

Cheng, C.H., T. Kawasaki, K.P. Hiang & C.H. Ho. 2001. Estimated distribution and movement of hairtail *Trichiurus lepturus* in the Aru Sea, base don the logbook records of trawlers. *Fisheries Science*. 67: 3-13.

Chiou, W.D., C.Y. Chen, C.M. Wang & C.T. Chen. 2006. Food and feeding habits of ribbonfish *Trichiurus lepturus* in coastal waters of South-Western Taiwan. *Fisheries Science*. 72: 373-381.

Collar, M. & P.O. O'Higgins. 2001. Ontogeny and homoplasy in the papionin monkey face. *Evolutionary Development*. 3: 322-331.

Collar, D.C. & P.C. Wainwright. 2006. The effects of acute temperatura on prey capture kinematics in largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *Copeia*. 3: 437-444.

Cortés, E. 1997. A critical review of methods of sutdying fish feeding base don analysis of stomach contents: Application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. 54: 726-738.

Cortés, E. 1999. Standarized diet compositions and trophic levels of sharks. *Journal of Marine Science*. 56: 707-717.

Cruz-Escalona, V.H. & C. Turrent. 2002. Rutina para la obtención de curvas promedio de diversidad acumulada. *MatLab* (MathWorks, 2008).

Cruz-Escalona, V.H., M.S. Peterson, L. Campos-Dávila & M. Zetina-Rejón. 2005. Feeding habits and trophic morphology of inshore lizardfish (*Synodus foetens*) on the central continental shelf off Veracruz, Gulf of Mexico. *Journal of Applied Ichthyology*. 21: 525-530.

Day, T. & J.D. McPhail. 1996. The effect of behavioural and morphological plasticity on foraging efficiency in the threespina stickleback (*Gasterosteus* sp.). *Oecologia*. 108: 380-388.

De la Hoz, E. & J. Vial. 1994. Diseño estructural bucal en Atherinopsinae sudamericanos (Teleostei, Atherinidae): modelo biocinemático de mecanismos de alimentación. *Revista Chilena de Historia Natural*. 67: 35-47.

Delson, E., K. Harvati, D. Reddy, L.F. Marcus, K. Mowbray, et al. 2001. The Sambungmacan 3 *Homo erectus* calvaria: a comparative morphometric and morphological analysis. *Anatomical Rec*. 262: 380-397.

Departamento de Ingeniería Mecánica y Metalúrgica. 1999. Análisis del Esfuerzo Mecánico. Pontificia Universidad Católica de Chile. Disponible en línea [<http://www2.ing.puc.cl/~icm2312/apuntes/circulo/index.html>].

De Schepper, N., S. Van Wassenbergh & D. Adriaens. 2008. Morphology of the jaw system in trichiurids: trade-offs between mouth closing and biting performance. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 152: 717-736.

Díaz, G. & L.A. Soto. 1988. Hábitos alimenticios de peces depredadores del sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. 15: 97-123.

Dryden, I.L. & K.V. Mardia. 1998. Statistical Shape Analysis. Wiley Interscience. 376 pp.

Duarte, F., C. Ibáñez & J. Chong. 2007. Cambios en la morfometría bucal y su relación con la dieta de *Thyrsites atun* (Euphrasen, 1971) en el centro-sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*. 80: 407-417.

Elton, C. 1927. Animal Ecology. En: S. Greenstreet, L. Robinson, H. Reiss, I. Kröncke, R. Callaway, P. Snelgrove, M. Costello, M. Bergmann, J. Hiddink, H. Fraser, J. Craeymeersch, S. Degraer, A. Goffin & J. Lancaster. 2007. Review of Theoretical Community Ecology: Implications for Marine Communities. Fisheries Research Services, Marine Laboratory, Crown Copyright. 20 p.

Ferry, L.A. & G.M. Cailliet. 1996. Sample size and data analysis: Are we characterizing and comparing diet properly?. En: D. MacKinlay & K. Shearer. Feeding ecology and Nutrition in Fish, International Congress of the Biology of Fishes. American Fisheries Society, Bethesda. 71-80 pp.

Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer & K.E. Carpenter. 1995. Guía FAO para la Identificación de Especies para los Fines de la Pesca: Pacífico centro-oriental. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. Vol. III Vertebrados, parte 2: 1201-1813 pp.

Galván, G., H. Nienhuis & P. Klimley. 1989. Seasonal abundance and feeding habits of sharks of the lower gulf of California, Mexico. *Fisheries and Game*. 75: 74-84.

Gower, J.C. 1975. Generalized Procrustes analysis. *Psychometrika*. 40: 33-51. En: D.E. Slice. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology*. 36: 261-281.

Gower, J.C. & G.B. Dijksterhuis. 2004. Procrustes Problems. Oxford University Press. En: D.E. Slice. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology*. 36: 261-281.

Gregory, W.W. 1933. Fish Skulls: A study of the evolution of natural mechanisms. *Transactions of American Philosophical Society*. Florida. 23: 75-481 pp.

Grinnell, J. 1917. The niche relationships of the California thrasher. En: S. Greenstreet, L. Robinson, H. Reiss, I. Kröncke, R. Callaway, P. Snelgrove, M. Costello, M. Bergmann, J. Hiddink, H. Fraser, J. Craeymeersch, S. Degraer, A. Goffin

& J. Lancaster. 2007. Review of Theoretical Community Ecology: Implications for Marine Communities. Fisheries Research Services, Marine Laboratory, Crown Copyright. 20 p.

Grossman, G.D. 1986. Food resource partitioning in a rocky intertidal fish assemblage. *Journal of Zoology of London*. 1: 317-355.

Grubich, J.R., A.N. Rice & M.W. Westneat. 2008. Functional morphology of bite mechanics in the great barracuda (*Sphyrna barracuda*). *Zoology*. 111: 16-29.

Guy, F., M. Brunet, M. Schmittbuhl & L. Viriot. 2003. New approaches in hominoid taxonomy: morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*. 121: 198-218.

Habegger, M.L., P.J. Motta, D.R. Huber & S.M. Deban. 2010. Feeding biomechanics in the Great Barracuda during ontogeny. *Journal of Zoology*. 283: 63-72.

Hammer, O., D.A. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*. 4(1): 9 pp. Disponible en línea [http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/tissue1_01.htm].

Hartman, S.E. 1989. Stereophotographic analysis of occlusal morphology of extant hominoid molars: phenetics and function. *American Journal of Physical Anthropology*. 121: 198-218.

Harvati, K. 2003. Quantitative analysis of Neanderthal temporal bone morphology using three-dimensional geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*. 120: 323-338.

Herrel, A. & P. Aerts. 2003. Biomachanical studies of food and diet selection. En: Nature Encyclopedia of Life Sciences. 2005. Nature Publishing Group. Macmillan Reference Ltd. [<http://www.els.net/>].

Hulsey, C.D., G.J. Fraser & T. Streelman. 2005. Evolution and Development of Complex Biomechanical Systems: 300 Million Yearsof Fish Jaws. *Zebrafish*. 2: 243-257.

Hutchinson, G.E. 1959. Hommage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals?. *American Naturalist*. 93: 145-159.

Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and ther application. *Journal of Fish Biology*. 17: 411-429.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI). 2010. Información por Entidad Federativa. Nayarit – Sinaloa. Disponible en línea [<http://inegi.gob.mx>]

Jambu, M. 1991. Exploratory and multivariate data analysis. Academic Press. Boston. 474 pp.

James, F. & C. McCulloch. 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: panacea or pandora's box?. *Annual review of Ecology and Sistematics*. 21: 129-166.

Karpouzi, V.S. & K.I. Stergiou. 2003. The relationships between mouth size and shape and body length for 18 species of marine fishes and their trophic implications. *Journal of Fish Biology*. 62: 1353-1365.

Kendall, D.G. 1989. A survey of the statistical theory of shape (with discussion and rejoinder). En: F.L. Bookstein. 1991. Morphometric tools for landmark data. Press Syndicate of the University of Cambridge. Cambridge University Press. 455 pp.

Kent, G. & R. Carr. 2001. Comparative Anatomy of the Vertebrates, 9th edition. Ed. Mc Graw Hill. 524 pp.

Knudson, D. 2007. Fundamentals of Biomechanics. Second Edition. Springer Science+Business Media, LLC. 343 pp.

Kobelkowsky, A. & M. Herrera. 1995. Osteología del pargo lunarejo *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 46: 121-136.

Kotrschal, K. 1989. Trophic ecomorphology in eastern Pacific blennioid fishes: carácter transformation of oral jaws and associated change of their biological role. *Environmental Biology of Fishes*. 24: 199-218.

Krebs, C.J. 1978. Ecología. Estudio de la distribución y la abundancia. Segunda Edición. Ed. Harla, México. 753 pp.

Krebs, C.J. 1989. Ecological Methodology. Harper and Row, New York. 550 pp.

Labropoulou, M., A. Machias, N. Tsimenides & A. Eleftheriou. 1997. Feeding habits and ontogenetic diet shift of the striped red mullet, *Mullus surmuletus*. *Fisheries Research*. 31: 257-267.

Lagler, F., J. Bardach, R. Millar & D. Passino. 1984. Ictiología. AGT Editor S.A. México. 489 pp.

Lauder, G.V. 1982. Historical Biology and the problem of Design. *Journal of Theoretical Biology*. 97: 57-67.

Lele S.R. & J.T. Richtsmeier. 2001. An Invariant Approach to Statistical Analysis of Shapes. Chapman Hall. 328 pp. En: D.E. Slice. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology*. 36: 261-281.

Liem, K.F. 1973. Evolutionary strategies and morphological innovations: cichlid pharyngeal jaws. *Systematic Zoology*. 22: 425-441.

Liem, K.F. 1980. Adaptive significance of intra and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *American Zoology*. 20: 295-314.

Linde-Medina, M. 2006. Adaptaciones, exaptaciones y el estudio de la forma. Memoria presentada para optar al grado de Doctor en Biología. Ed. Palma. Universitat de les Illes Balears. 103 pp.

Lockwood, C.A., J.M. Lynch & W.H. Kimbel. 2002. Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: an approach using geometric morphometrics. *Journal of Anatomy*. 201: 447-464.

López-Peralta, R.H. & C.A.T. Arcila. 2002. Diet composition of fish species from the southern continental shelf of Colombia. *WorldFish Center Q.*, Naga. 25: 23-29.

Loy, A., L. Ferrucci, S. Cataudella & E. Ciccotti. 1996. An application of automated feature extraction and geometric morphometrics: temperatura related changes in body form of *Cyprinus carpio*. *Aquacultural Engineering*. 15: 301-311.

MacLeod, N. . Landmarks, localization and the use of morphometrics in phylogenetic analysis. Department of Palaeontology. The Natural History Museum. London. 18 pp.

Maie, T., H.L. Schoenfuss & R.W. Blob. 2009. Jaw lever analysis of Hawaiian gobioid stream fishes: A simulation study of morphological diversity and functional performance. *Journal of Morphology*. 270: 976-983.

Martinon-Torres, M., M. Bastir, J.M.B. DeCastro, A. Gomez, S. Sarmiento, et al. 2006. Hominin lower second premolar morphology: evolutionary inferences through geometric morphometric analysis. *Journal of Human Evolution*. 50: 523-533.

McCune, B. & J. Grace. 2002. Analysis of Ecological Communities. Cap. 16: Escalamiento Multidimensional No Métrico. 300 pp.

Mejía-Mojica, H. 2007. Osteología craneal de las especies del género *Cichlasoma* (Pisces: Cichlidae) de la vertiente del Pacífico Mexicano. Tesis para

obtener el grado de Maestro en Ciencias con énfasis en Biología de Sistemas y Recursos Acuáticos. Universidad Nacional Autónoma de México. 134 pp.

Mitteroecker, P., P. Gunz, G.W. Weber & F.L. Bookstein. 2004a. Regional dissociated heterochrony in multivariate analysis. *Annual review of Anatomy-Anatomischer Anzeiger*. 186: 463-470.

Motta, P.J. 1988. Functional morphology of the feeding apparatus of ten species of Pacific butterflyfishes (Perciformes: Chaetodontidae): An ecomorphological approach. *Environmental Biology of Fishes*. 22: 39-67.

Motta, P.J., K.B. Clifton, P. Hernández & B.T. Eggold. 1995. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. En: Luczkovich, J.J., P.J. Motta, S.F. Norton & K.F. Liem. 1995. *Ecomorphology of Fishes*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 312 pp.

Motta, P.J., S.F. Norton & J.J. Luczkovich. 1995. Perspectives on the ecomorphology of bony fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 44: 11-20.

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 volumen changes of the mouth during feeding in teleost fishes. *Journal of Zoology*. 217: 639-661.

Neves, W.A., M. Hubbe, M.M.M. Okumura, J.R. González, L. Figuti, et al. 2005. A new early Holocene human skeleton from Brazil: implications for the settlement of the New World. *Journal of Human Evolution*. 48(4): 403-414.

Oliver, R.S., R. Bastida & M.R. Torti. 1968. Sobre el ecosistema de las aguas litorales del Mar del Plata. Niveles tróficos y cadenas alimentarias, pelágico-demersales y bentónico-demersales. En: Peláez-Rodríguez, E. 1996. *Relaciones ecológicas de los peces ictiófagos demersales de la zona de pesca comercial de*

camarón de Alvarado, Veracruz. Tesis para obtener el título de Biólogo. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 84 pp.

Peláez-Rodríguez, E. 1996. Relaciones ecológicas de los peces ictiófagos demersales de la zona de pesca comercial de camarón de Alvarado, Veracruz. Tesis para obtener el título de Biólogo. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 84 pp.

Peláez-Rodríguez, E., J. Franco-López, W.A. Matamoros, R. Chávez-López & N.J. Brown-Peterson. 2005. Trophic relationships of demersal fishes in the shrimping zone off Alvarado Lagoon, Veracruz, Mexico. *Gulf and Caribbean Research*. 17: 157-167.

Pérez-España, H., M. Saucedo-Lozano & A.R. Raymundo-Huizar. 2005. Trophic ecology of demersal fishes from the Pacific shelf off Central Mexico. *Bulletin of Marine Science*. 77: 19-31.

Pianka, E. R. 1976. Competition and niche theory. En: S. Greenstreet, L. Robinson, H. Reiss, I. Kröncke, R. Callaway, P. Snelgrove, M. Costello, M. Bergmann, J. Hiddink, H. Fraser, J. Craeymeersch, S. Degraer, A. Goffin & J. Lancaster. 2007. Review of Theoretical Community Ecology: Implications for Marine Communities. Fisheries Research Services, Marine Laboratory, Crown Copyright. 20 p.

Pinkas, L., M.S. Oliphant & I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters. California Department of Fish and Game. *Fish Bulletin*. 152: 1-105.

Porter, H.T. & P.J. Motta. 2004. A comparison of strike and prey capture kinematics of three species of piscivorous fishes: Florida gar (*Lepisosteus platyrhincus*), redbfin needlefish (*Strongylura notata*), and great barracuda (*Sphyrnaena barracuda*). *Marine Biology*. 145: 989-1000.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Viena, Austria. Versión 2.11.1 ISBN 3-900051-07-0. Disponible en línea [<http://www.R-project.org>].

Ramírez-Luna, V., A.F. Navia-López & E.A. Rubio. 2008. Food habits and feeding ecology of an estuarine fish assemblage of northern Pacific Coast of Ecuador. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*. 3: 361-372.

Rao, C.R. & S. Suryawanshi. 1996. Statistical analysis of shape of objects base on landmark data. *Proceedings of Natural Academic Science*. 99: 12132-12136. En: D.E. Slice. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology*. 36: 261-281.

Rao, C.R. & S. Suryawanshi. 1998. Statistical analysis of shape through triangulation of landmarks: a study of sexual dimorphism in hominids. *Proceedings of Natural Academic Science*. 95: 4121-4125. En: D.E. Slice. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology*. 36: 261-281.

Rasband, W. 2010. Image J: Image Processing and Analysis in Java. Research Servies Branch, National Institute of Mental Health. Bethesda, Maryland, USA. Versión 1.44. Disponible en línea [<http://rsb.info.nih.gov/ij/download.html>].

Real Academia Española (RAE). 2005. Diccionario de la lengua española. Versión electrónica. Disponible en línea en: <http://buscon.rae.es/drael>.

Rice, A.N. & M.W. Westneat. 2005. Coordination of feeding, locomotor, and visual systems in parrotfishes (Teleostei: Labridae). *Journal of Experimental Biology*. 208: 3503-3518.

Ricklefs, R.E. & D.B. Miles. 1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: an ecology perspective. En: P.C. Wainwright & S.M. Reilly. *Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology*. Chicago University Press. 358 pp.

Robertson, D.R. & G.R. Allen. 2008. Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific, online information system. Disponible en línea [www.stri.org/sfstep].

Robinson, W.B., D.S. Wilson & G.O. Shea. 1996. Trade-offs of ecological specialization: an intraspecific comparison of pumpkinseed sunfish phenotypes. *Ecology*. 77: 170-178.

Rohlf, F.J. 2004. *tpsSpln*, Versión 1.20. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>].

Rohlf, F.J. 2008a. *tpsDig2*, Versión 2.12. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>].

Rohlf, F.J. 2008b. *tpsRe/w*, Versión 1.46. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>].

Rohlf, F.J. 2008c. *tpsUtil*, Versión 1.41. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html>].

Rohlf, F.J. & D.E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*. 39: 40-59.

Rohlf, F.J. & L.F. Marcus. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends of Ecological Evolution*. 8: 129-132.

Rohlf, F.J., A. Loy & M. Corti. 1996. Morphometric analysis of Old World Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial warp scores. *Systematic Biology*. 45: 344-362.

Rojas, J.R., E. Maravilla & F. Chicas. 2004. Hábitos alimentarios del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en Los Cóbano y Puerto La Libertad, El Salvador. *Revista de Biología Tropical*. 52: 163-170.

Rojas-Herrera, A. & X. Chiappa-Carrara. 2002. Hábitos alimenticios del flamenco *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en la costa de Guerrero, México. *Ciencias Marinas*. 28: 133-147.

Root, R.B. 1973. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: The fauna of collards (*Brassica oleracea*). *Ecological Monographs*. 43: 95-124 pp.

Ruehl, C. & J. DeWitt. 2005. Trophic plasticity and fine-grained resource variation in populations of western mosquitofish, *Gambusia affinis*. *Evolutionary Ecology Research*. 7: 801-819.

Salgado-Barragán, J. & M.E. Hendrickx. 1986. Los estomatópodos (Crustacea: Hoplocarida) del Pacífico Mexicano. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. México. 236 pp.

Scharf, F.S., F. Juanes & R. Rountree. 2000. Predator size prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic niche breadth. *Marine Ecology Progress Series*. 208: 220-248.

Segura, V. & J.M. Díaz de Astarloa. 2004. Análisis osteológico de la saraca *Brevoortia aurea* (Spix) (Actinopterygii: Clupeidae) en el Atlántico suroccidental. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 39: 37-52.

Singleton, M. 2002. Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *Journal of Human Evolution*. 42: 547-578.

Singleton, M. 2005. Functional shape variation in the cercopithecine masticatory complex. En: D.E. Slice. 2005b. Modern Morphometrics In Physical Anthropology. Kluwer Academy, New York.

Slice, D.E. 2001. Landmark coordinates aligned by Procrustes analysis do not lie in Kendall's shape space. *Systematical Biology*. 50: 141-149.

Slice, D.E. 2007. Geometric Morphometrics. *Annual Review of Anthropology*. 36:261-281 pp.

Slice, D.E., F.L. Bookstein, L.F. Marcus & F.J. Rohlf. 1998. A glossary for geometric morphometrics. Publicación número 944 de los estudios de posgrado en Ecología y Evolución. State University of New York at Stony Brook. Disponible en línea [<http://life.bio.sunysb.edu/morph/glossary/gloss1.html>].

Smee, D.L., M.C. Ferner & M.J. Weissburg. 2010. Hydrodynamic sensory stressors produce nonlinear predation patterns. *Ecology*. 91: 1391-1400.

Soto, R. 1996. Estructura gremial de un ensamble de depredadores de la zona intermareal rocosa en Chile central. *Investigaciones Marinas*. 24: 97-105.

Tilman, D. 2007. Interspecific competition and multispecies coexistence. En: R. May & A. McLean. 2007. Theoretical Ecology: Principles and Applications. Oxford University Press. 84 p.

Travis, J. 1994. Evaluating the adaptive role of morphological plasticity. En: Wainwright, P.C. & S.M. Reilly. 1994. Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology. The University of Chicago Press. 99-122 pp.

Tripp-Valdez, A. 2010. Comparación de dos enfoques metodológicos para el análisis de la estructura de la ictiofauna de fondos blandos de las costas de Nayarit, México. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ciencias Marinas. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Instituto Politécnico Nacional. 131 pp.

Van Wassenbergh, S., P. Aerts, D. Adriaens & A. Herrel. 2005. A dynamical model of mouth closing movements in clariid catfishes: the role of enlarged jaw adductors. *Journal of Theoretical Biology*. 234: 49-65.

Wainwright, P.C. 1988. Morphology and ecology: the functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. *Ecology*. 69: 635-645 pp.

Wainwright, P.C. 1991. Ecological morphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *American Zoologist*. 31: 680-693.

Wainwright, P.C. 1994. Functional Morphology as a tool in ecological research. En: P.C. Wainwright & S.M. Reilly. Ecological Morphology: Integrative Organismal Biology. Chicago University Press. 42-59 pp.

Wainwright, P.C. 2007. Functional versus morphological diversity in macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution & Systematics*. 38: 381-401.

Wainwright, P.C., C.W. Osenberg & G.G. Mittelbach. 1991. Trophic polymorphism in the pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): environmental effects on ontogeny. *Functional Ecology*. 5:40-55.

Webb, P.W. 1977. Fast-start performance and body form in seven species of teleost fish. *Journal of Experimental Biology*. 74: 211-226.

Webb, P.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*. 24: 107-120.

Westneat, M.W. 1990. Feeding mechanics of teleost fishes (Labridae: Perciformes): A test of four-bar linkage models. *Journal of Morphology*. 205: 269-295.

Westneat, M.W. 1991. Linkage biomechanics and evolution of the jaw protrusion mechanism of the sling-jaw wrasse, *Epibulus insidiator*. *Journal of Experimental Biology*. 159: 165-184.

Westneat, M.W. 1994. Transmission of force and velocity in the feeding mechanism of labrid fishes. *Zoomorphology*. 114: 103-118.

Westneat, M.W. 1995. Feeding, function and phylogeny: Analysis of historical biomechanics and ecology in labrid fishes using comparative methods. *Systematical Biology*. 44: 361-383.

Westneat, M.W. 2003. A biomechanical model of muscle force, motion and power output in the lower jaws of fishes. *Journal of Theoretical Biology*. 223:269-281.

Westneat, M.W. 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanism of fishes. *Integrative and Comparative Biology*. 44: 000-000.

Westneat, M.W. 2006. Mandibular Lever Mechanics, MandibLever 3.2. Department of Zoology. Field Museum of Natural History. Chicago. 13 pp.

Winer, B.J., D.R. Brown & K.M. Michaels. 1991. Statistical principals in experimental design. Tercera Edición. Ed. McGraw Hill, New York.

Wimberger, P.H. & A. De Queiroz. 1996. Comparing behavioral and morphological characters as indicators of phylogeny. En: Martins, E.P. 1996. Phylogenies and the comparative method in animal behavior. Oxford University Press, Inc. 206-233 pp.

Winterbottom, R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the teleostei. *Proceedings of Academy of Natural Science of Philadelphia*. 125: 225-317.

Wojciechowski, J. 1972. Observations on the biology of cutlassfish *Trichiurus lepturus* L. (Trichiuridae) of Mauritania shelf. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*. II: 67-75.

Zelditch, M.L., D.L. Swiderski, H.D. Sheets & W.L.Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, New York. 444 pp.

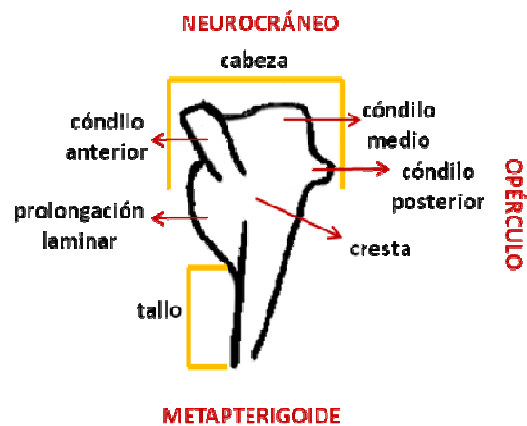
APÉNDICE I

A continuación se presentan los resultados obtenidos para el Análisis Osteológico. En la primera parte se realiza una descripción general y comparación de cada estructura entre especies y en la segunda, se presenta un análisis cuantitativo que incluye las principales medidas obtenidas para cada elemento óseo.

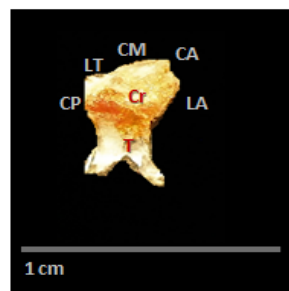
DESCRIPCIÓN GENERAL

◆ **Hiomandibular** (par): Para todas las especies esta estructura presentó un patrón formado por una porción compacta llamada cabeza, constituida por tres cóndilos de los cuales el anterior y el medio se comunicaron con el neurocráneo y el posterior se conectó con el opérculo. Para *S. evermanni* y *S. scituliceps* este cóndilo posterior se localizó a un nivel más bajo que los dos cóndilos restantes. Para las demás especies (*C. robalito*, *L. guttatus*, *S. peruviana* y *T. nitens*) se encontró localizado casi a la misma altura.

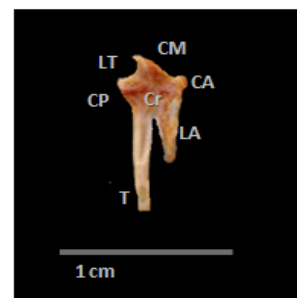
La porción inferior (tallo) fue más angosta y se comunicó con el metapterigoide. El cóndilo anterior se encontró unido al tallo mediante una prolongación laminar redondeada, rodeada por dos escotaduras que terminaron en la base del tallo (para *Synodus*) ó a modo de punta triangular pero con los lados irregulares (para las especies restantes). El cóndilo medio se encontró cerca del anterior (para *Synodus*) mientras que para el caso de las demás especies, se ubicó cerca al cóndilo posterior y unido a éste mediante una lámina en forma de punta triangular. El cóndilo posterior presentó una escotadura semilunar con una cresta en su cara externa, que inició sobre la base del cóndilo anterior desvaneciéndose a lo largo del tallo terminando casi en su base (para *Synodus*) ó en su parte media (para las restantes). Al pasar a la altura del cóndilo posterior la cresta presentó una concavidad marcada. El tallo de *T. nitens* fue el más estrecho entre todas las especies y presentó un pequeño orificio en la base del cóndilo medio (Figura 1).



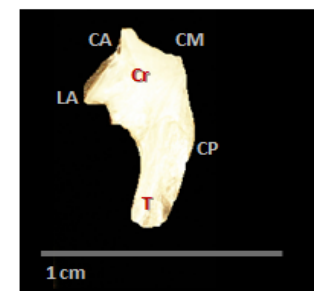
Centropomus robalito



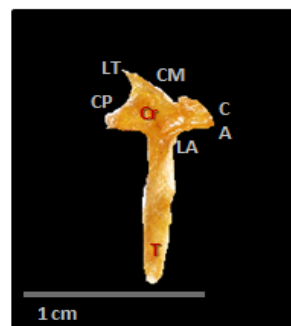
Lutjanus guttatus



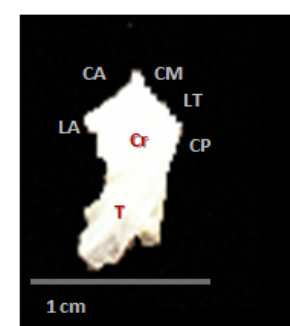
Syngnathus evermanni
Syngnathus scituliceps



Trichiurus nitens



Selene peruviana



Cr: Cresta
CA: Cóndilo Anterior
CM: Cóndilo Medio
CP: Cóndilo Posterior

LA: Lámina Anterior
LT: Lámina Triangular
T: Tallo

Figura 1. Esquema general del hueso hiomandibular con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda).

- ◆ **Premaxilar** (par): Para el caso de *Synodus* esta estructura constituyó un hueso alargado y horizontal, que en su borde inferior presentó varias hileras de dientes caniniformes. La parte posterior fue angosta con una terminación en punta, mientras que la parte anterior fue más ancha y presentó una escotadura corta en la parte anterior y una pequeña cresta dorsal triangular que formó una escotadura posterior.

Para las especies restantes (*C. robalito*, *L. guttatus*, *S. peruviana* y *T. nitens*) el premaxilar se constituyó por una porción alargada con una terminación redondeada dirigida ventralmente y una pequeña cresta dorsal. En la parte interna anterior se presentó una fosa; a partir de esta región se originó el proceso nasal que es vertical y se estilizó hacia su parte dorsal seguido por una cresta alta (cresta anterior). Esta porción presentó una fosa en su cara externa y una de menor tamaño en su cara interna; sobre el borde inferior se encontraron externamente dos hileras de dientes e internamente varias hileras. Para el caso específico de *T. nitens*, se observaron unos dientes frontales robustos y de mayor tamaño, en comparación con las demás especies.

Como características representativas para *C. robalito* y *L. guttatus* se observó una cresta posterior ancha y en forma de meseta (Kobelkowsky & Herrera, 1995), con dientes viliformes (para *C. robalito*) y caniniformes (para *L. guttatus*). Como características compartidas entre *C. robalito* y *S. peruviana*, se encontró un proceso nasal reducido con una prolongación anterior en su base (reducida para *S. peruviana*) y altura similar a la de la cresta anterior. La cresta anterior y el proceso nasal presentaron una leve separación (Kobelkowsky, 2004) (Figura 2).

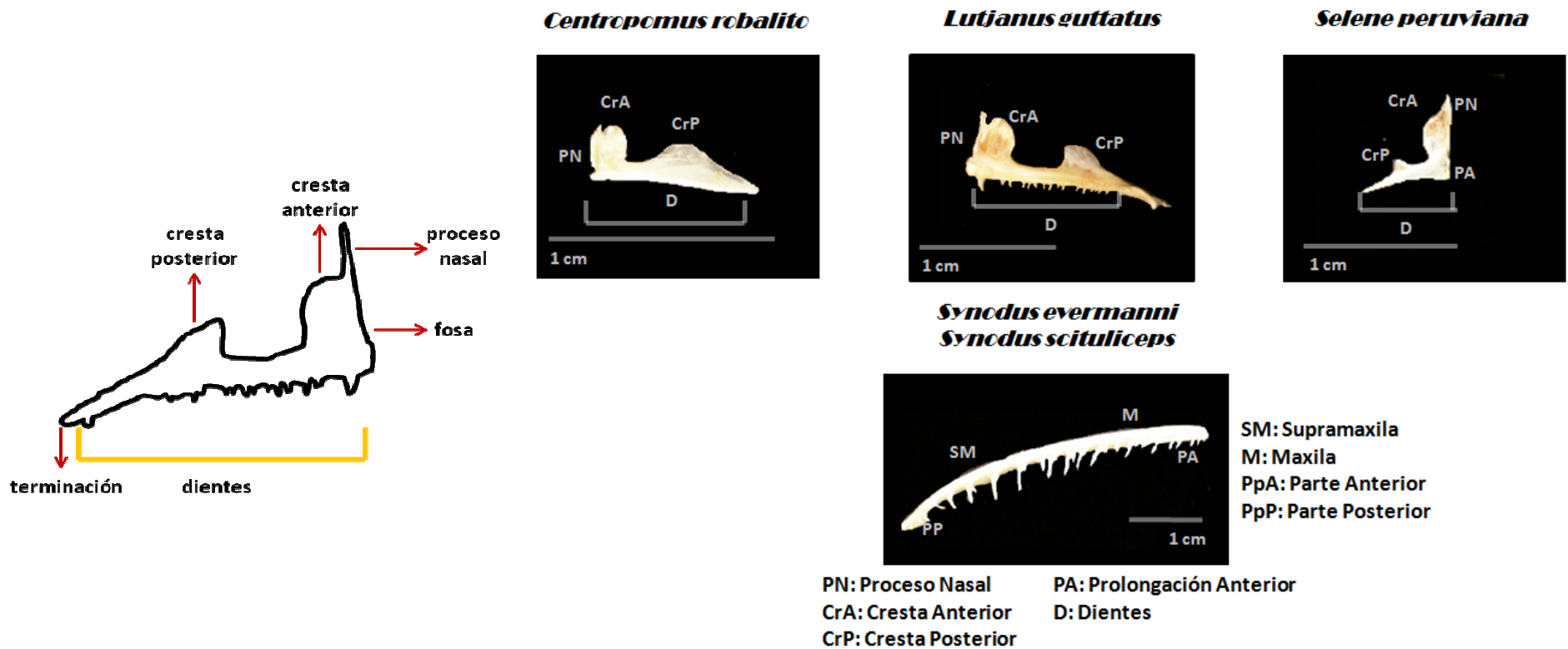
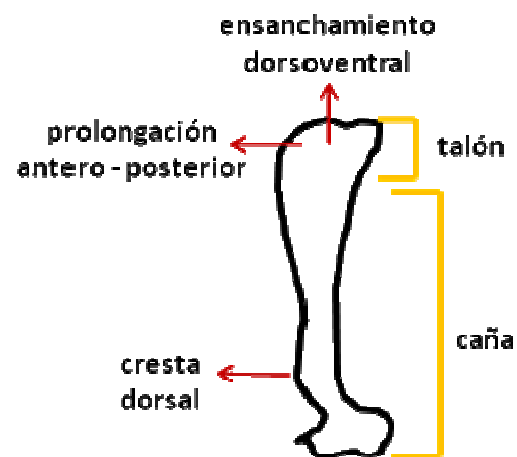


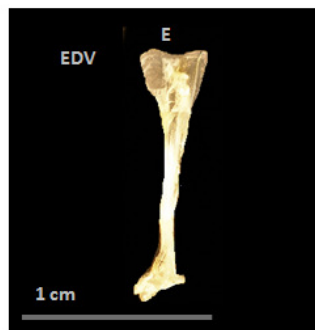
Figura 2. Esquema general del hueso premaxilar con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda).

◆ **Maxilar** (par): Para todas las especies este constituyó un proceso largo formado por dos ramas de las cuales, la rama horizontal (caña) constituyó la mayor parte del hueso. Para *Synodus* esta rama horizontal se dirigió posteriormente hasta su terminación (talón), que en su extremo presentó un ensanchamiento a manera de cresta terminal; en la parte anterior, se unió la rama dorsal que presentó dos crestas con una escotadura en medio, de las cuales la escotadura anterior fue redondeada y formó un pliegue al cual se unió la premaxila. Así mismo, el borde interior de esta rama horizontal presentó varias hileras de dientes caniniformes. En el caso específico de estas dos especies, la cresta dorsal presentada en la parte anterior del maxilar fue reducida y la supramaxila se encontró unida a este hueso.

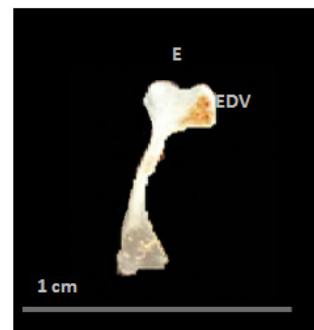
Para *C. robalito*, *L. guttatus*, *S. peruviana* y *T. nitens* la parte anterior de la rama horizontal (caña) se unió a la rama dorsal pero en estos casos, esta parte presentó forma de gancho con un surco al cual se unió la premaxila. En el caso de las tres primeras especies el talón (terminación de la rama horizontal) presentó una prolongación interna y un ensanchamiento dorsoventral debido a una cresta terminal inferior y curvada (Kobelkowsky & Herrera, 1995). *T. nitens* presentó la caña (rama horizontal) con una cresta dorsal mínima, debido a que para esta especie el hueso como tal es muy pequeño (Figura 3).



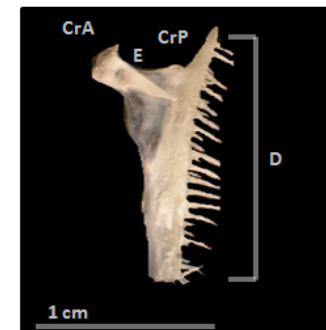
Centropomus robalito



Lutjanus guttatus



Synodus evermanni
Synodus scituliceps



Selene peruviana



EDV: Ensanchamiento dorso-ventral

E: Escotadura

CrA: Cresta Anterior

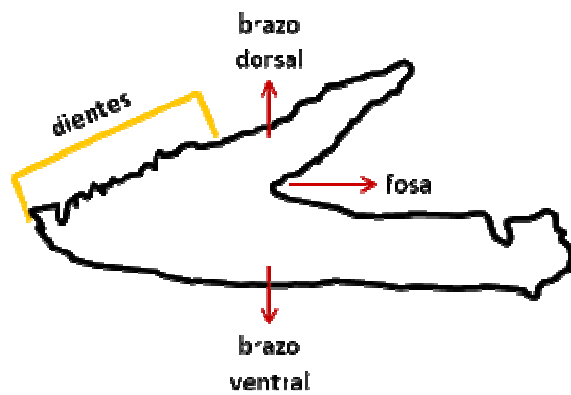
CrP: Cresta Posterior

D: Dientes

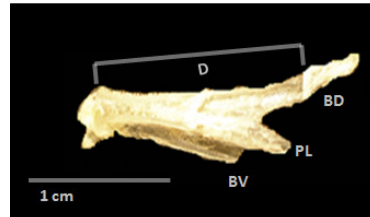
Figura 3. Esquema general del hueso maxilar con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda).

◆ **Dentario** (par): Para todas las especies esta estructura se encontró formada por dos brazos (dorsal y ventral), que en su parte anterior se encontraron unidos. El brazo dorsal presentó en su borde superior dos hileras de dientes viliformes ó caninos (según la especie); el brazo ventral se desprendió oblicuamente del dorsal, formando en su parte media un ángulo cuyo vértice originó una fosa a la que se encontró unido el hueso articular. Para *Synodus* el brazo dorsal no presentó una cresta en la terminación y se encontró completamente constituido por dientes; el brazo ventral fue más corto y presentó una lámina interna semejante a la placa gular, con unas fosas en la parte anterior (Gregory, 1993). Para estas especies se tuvo en cuenta la presencia de lo que en el presente trabajo se denominó brazo medial.

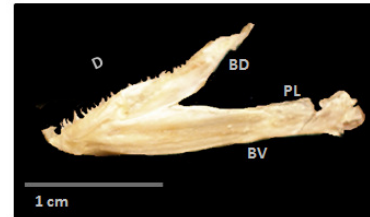
C. robalito, *L. guttatus* y *T. nitens* no presentaron una curvatura en el brazo dorsal, pero si presentaron una prolongación laminar del brazo ventral que se extendió hacia la parte interna. *S. peruviana* presentó una prolongación dorsal del brazo dorsal con un ensanchamiento posterior (Figura 4).



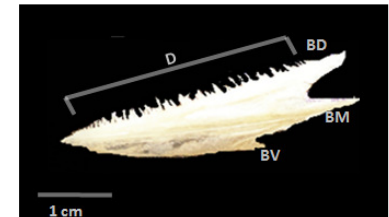
Centropomus robalito



Lutjanus guttatus



Syndus evermanni
Syndus scituliceps



Selene peruviana



BD: Brazo Dorsal
BM: Brazo Medial
BV: Brazo Ventral
PD: Prolongación Dorsal
PL: Prolongación Laminar
D: Dientes

Figura 4. Esquema general del hueso dentario con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda).

◆ **Articular** (par): Constituyó el hueso que articula la mandíbula inferior con la superior (Allaby, 1999). En su parte media dorsal presentó un proceso ascendente con una terminación en punta, que encajó con la porción posterodorsal del dentario; en la parte posterior del brazo ventral se encontró unido el retroarticular, que es una porción alargada hacia el eje horizontal. En la cara interna se insertó el coronomeckeliano, el cual es un fragmento muy pequeño y de forma irregular (Segura & Díaz de Astarloa, 2004). El brazo ventral y el proceso ascendente se encontraron unidos por una lámina que en su parte media generó un ángulo, permitiendo la inserción al dentario. Para las especies en estudio esta estructura presentó una forma triangular irregular con el proceso ascendente terminando en una punta redondeada a excepción de *S. peruviana*, que presentó un ápice agudo en la terminación (Figura 5).

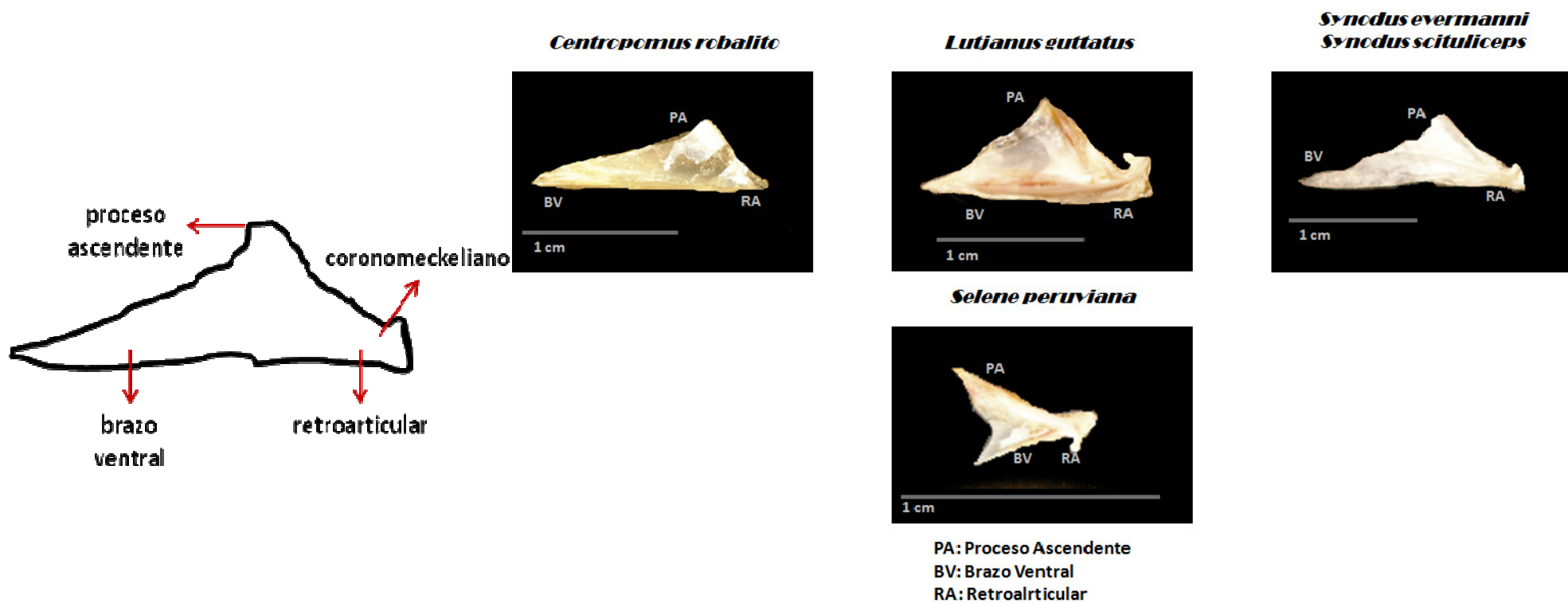


Figura 5. Esquema general del hueso articular con sus partes constituyentes (derecha), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (izquierda).

◆ **Cuadrado** (par): Constituyó una estructura ubicada entre la base de la mandíbula inferior y el cráneo. En todas las especies mostró una forma triangular típica, en cuyo vértice inferior se presentó un cóndilo permitiendo la articulación con el hueso articular (Segura & Díaz de Astarloa, 2004). Para *Synodus* se observó una escotadura hacia la parte media dorsal y para todas las especies, el ápice fue redondeado (Figura 6).

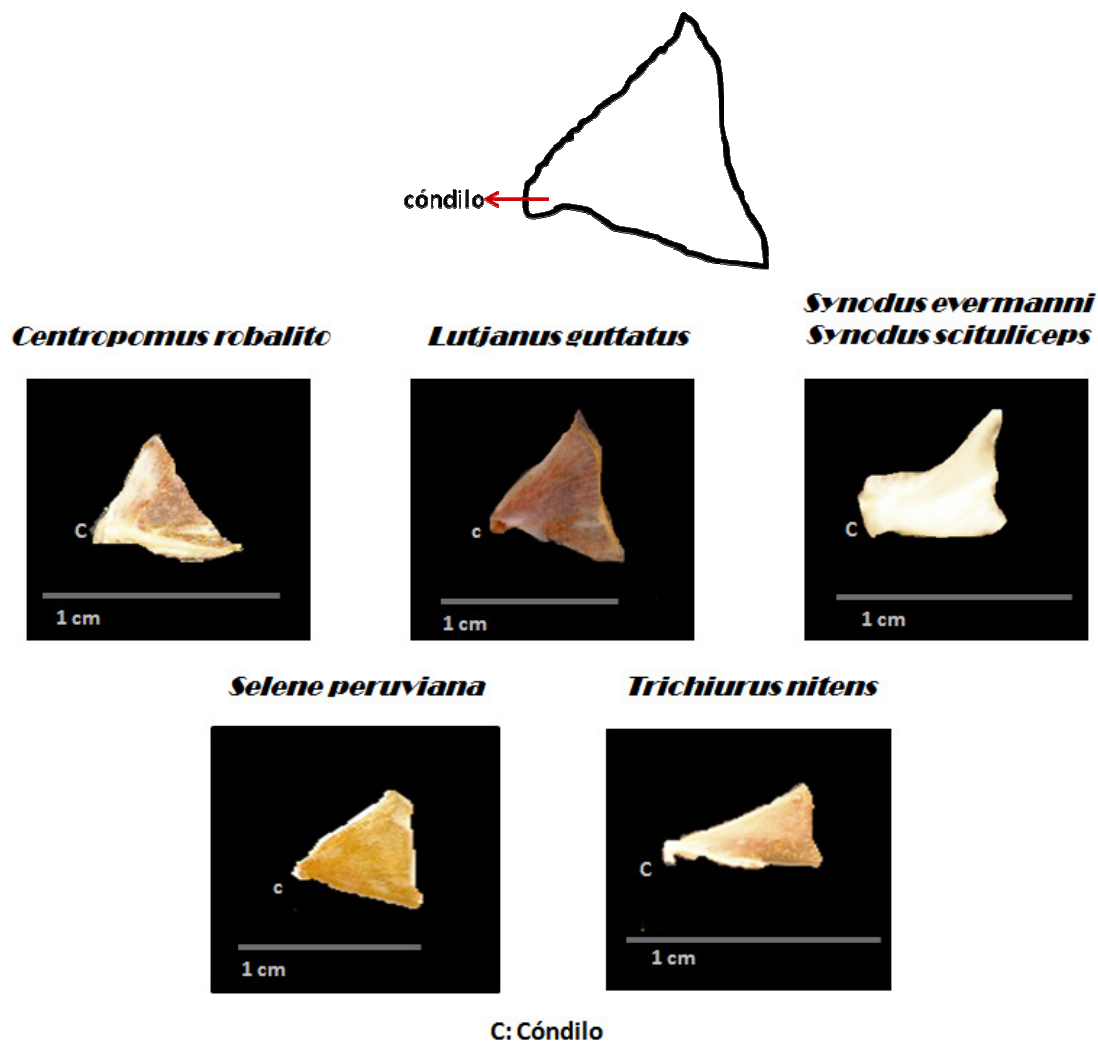


Figura 6. Esquema general del hueso dentario con sus partes constituyentes (parte superior), e imágenes específicas para cada una de las especies en estudio (parte inferior)

ANÁLISIS CUANTITATIVO

A continuación se presentan los resultados de las principales medidas morfométricas tomadas para cada uno de los elementos óseos de importancia en cada especie (Tablas 1 a 6).

Tabla 1. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso hiomandibular de las seis especies, donde **X = promedio**; **d= desviación estándar** y **C.V= coeficiente de variación**.

HIOMANDIBULAR		Área (cm ²)	Altura (cm)	Ancho (cm)
<i>C. robalito</i>	X	0.056	0.375	0.254
	d	0.033	0.108	0.099
	C.V	0.602	0.288	0.391
<i>L. guttatus</i>	X	0.077	0.545	0.304
	d	0.043	0.148	0.094
	C.V	0.568	0.271	0.310
<i>S. evermanni</i>	X	0.130	0.644	0.391
	d	0.050	0.161	0.105
	C.V	0.385	0.251	0.268
<i>S. scituliceps</i>	X	0.059	0.426	0.243
	d	0.040	0.140	0.111
	C.V	0.676	0.330	0.457
<i>T. nitens</i>	X	0.352	1.121	0.866
	d	0.052	0.091	0.166
	C.V	0.148	0.081	0.191
<i>S. peruviana</i>	X	0.292	0.955	0.651
	d	0.115	0.228	0.149
	C.V	0.396	0.238	0.229

Para *S. peruviana* y *T. nitens* se registraron los valores mayores en cuanto a todas las medidas, evidenciando que en estas dos especies el hiomandibular es robusto; contrario a esto *C. robalito* y *S. scituliceps* presentaron las menores dimensiones.

Tabla 2. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso premaxilar de las seis especies, donde **X** = promedio; **d**= desviación estándar y **C.V**= coeficiente de variación.

PREMAXILAR		Área (cm²)	Altura (cm)	Ancho (cm)
<i>C. robalito</i>	X	0.084	0.654	0.261
	d	0.061	0.224	0.082
	C.V	0.721	0.342	0.313
<i>L. guttatus</i>	X	0.133	0.712	0.458
	d	0.196	0.166	0.159
	C.V	1.470	0.233	0.347
<i>S. evermanni</i>	X	0.231	1.944	0.288
	d	0.109	0.510	0.110
	C.V	0.472	0.262	0.383
<i>S. scituliceps</i>	X	0.095	1.277	0.146
	d	0.043	0.348	0.064
	C.V	0.454	0.272	0.441
<i>T. nitens</i>	X	0.375	1.901	0.518
	d	0.092	0.156	0.125
	C.V	0.247	0.082	0.241
<i>S. peruviana</i>	X	0.349	1.393	1.350
	d	0.161	0.427	0.467
	C.V	0.460	0.306	0.346

Para el premaxilar, nuevamente *S. peruviana* y *T. nitens* presentaron los valores mayores en cuanto al área total. En cuanto a la longitud *S. evermanni* fue más representativa y para *S. scituliceps* también se registraron valores significativos.

Tabla 3. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso maxilar de las seis especies, donde **X** = promedio; **d**= desviación estándar y **C.V**= coeficiente de variación.

MAXILAR		Área (cm²)	Longitud (cm)	Ancho Dorsal (cm)	Ancho Cuerpo (cm)
<i>C. robalito</i>	X	0.076	0.782	0.211	0.095
	d	0.057	0.309	0.078	0.025
	C.V	0.758	0.395	0.369	0.271
<i>L. guttatus</i>	X	0.162	0.728	0.278	0.152
	d	0.162	0.282	0.078	0.038
	C.V	1.000	0.388	0.281	0.251
<i>S. evermanni</i>	X	0.135	1.253	0.288	0.119
	d	0.047	0.323	0.061	0.029
	C.V	0.348	0.258	0.213	0.246
<i>S. scituliceps</i>	X	0.050	0.779	0.370	0.118
	d	0.023	0.224	0.183	0.029
	C.V	0.472	0.288	0.495	0.247
<i>T. nitens</i>	X	0.142	1.030	0.454	0.135
	d	0.044	0.233	0.104	0.024
	C.V	0.310	0.226	0.228	0.180
<i>S. peruviana</i>	X	0.368	1.662	0.534	0.220
	d	0.196	0.495	0.158	0.068
	C.V	0.532	0.297	0.296	0.311

S. peruviana presentó el maxilar con las mayores dimensiones entre todas las especies. Después de esta, *L. guttatus* y *T. nitens* se destacaron por el tamaño de esta estructura. Para *C. robalito* se registró el maxilar de menor tamaño.

Tabla 4. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso dentario de las seis especies, donde **X** = promedio; **d**= desviación estándar y **C.V**= coeficiente de variación.

DENTARIO		Área (cm ²)	Longitud brazo dorsal (cm)	Altura brazo dorsal (cm)	Longitud brazo ventral (cm)	Altura brazo ventral (cm)	Longitud brazo medial (cm)
<i>C. robalito</i>	X	0.095	0.662	0.255	0.690	0.206	*
	d	0.045	0.307	0.324	0.296	0.188	*
	C.V	0.483	0.464	1.272	0.428	0.916	*
<i>L. guttatus</i>	X	0.160	0.661	0.338	0.936	0.169	*
	d	0.076	0.375	0.111	0.475	0.069	*
	C.V	0.474	0.567	0.330	0.507	0.409	*
<i>S. evermanni</i>	X	0.502	1.954	0.272	2.531	0.211	2.011
	d	0.147	0.297	0.057	0.410	0.050	0.395
	C.V	0.294	0.152	0.210	0.162	0.240	0.196
<i>S. scituliceps</i>	X	0.226	1.278	0.280	1.405	0.457	0.793
	d	0.220	0.655	0.137	0.413	1.109	0.353
	C.V	0.974	0.512	0.488	0.294	2.424	0.445
<i>T. nitens</i>	X	1.124	2.130	0.454	3.011	0.390	*
	d	0.113	0.170	0.044	0.195	0.088	*
	C.V	0.100	0.079	0.097	0.065	0.227	*
<i>S. peruviana</i>	X	0.746	1.230	0.683	1.751	0.577	*
	d	0.328	0.330	0.164	0.459	0.175	*
	C.V	0.440	0.268	0.240	0.262	0.304	+

T. nitens presentó el dentario más robusto entre todas las especies, destacándose por tener el brazo ventral con la mayor longitud. Después de esta *S. peruviana* aparece con un área total destacable para esta estructura, contrario a lo obtenido para *C. robalito* y *L. guttatus* para los que se registraron los valores menores.

Tabla 5. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso articular de las seis especies, donde **X** = promedio; **d**= desviación estándar y **C.V**= coeficiente de variación.

ARTICULAR		Área (cm ²)	Longitud (cm)	Altura (cm)
<i>C. robalito</i>	X	0.063	0.627	0.219
	d	0.055	0.245	0.074
	C.V	0.876	0.391	0.341
<i>L. guttatus</i>	X	0.072	0.620	0.236
	d	0.035	0.143	0.052
	C.V	0.486	0.231	0.221
<i>S. evermanni</i>	X	0.087	0.210	0.145
	d	0.053	0.075	0.048
	C.V	0.608	0.359	0.330
<i>S. scituliceps</i>	X	0.097	0.774	0.264
	d	0.076	0.321	0.101
	C.V	0.787	0.414	0.381
<i>T. nitens</i>	X	0.761	2.560	0.668
	d	0.105	0.154	0.065
	C.V	0.137	0.060	0.098
<i>S. peruviana</i>	X	0.406	1.188	0.649
	d	0.236	0.489	0.262
	C.V	0.581	0.411	0.403

T. nitens presentó el articular de mayor tamaño seguido por *S. peruviana*. Para las especies restantes esta estructura se caracterizó por tener un tamaño pequeño, con longitudes variables y una altura similar.

Tabla 6. Principales medidas morfométricas tomadas para el hueso cuadrado de las seis especies, donde **X** = promedio; **d**= desviación estándar y **C.V**= coeficiente de variación.

CUADRADO		Área (cm²)	Longitud (cm)	Altura (cm)
<i>C. robalito</i>	X	0.053	0.314	0.323
	d	0.022	0.060	0.054
	C.V	0.410	0.191	0.167
<i>L. guttatus</i>	X	0.086	0.429	0.406
	d	0.068	0.151	0.170
	C.V	0.797	0.353	0.419
<i>S. evermanni</i>	X	0.090	0.475	0.350
	d	0.038	0.113	0.096
	C.V	0.421	0.239	0.275
<i>S. scituliceps</i>	X	0.043	0.342	0.229
	d	0.041	0.144	0.099
	C.V	0.956	0.421	0.433
<i>T. nitens</i>	X	0.268	0.685	0.702
	d	0.070	0.086	0.061
	C.V	0.263	0.126	0.087
<i>S. peruviana</i>	X	0.470	1.047	0.789
	d	0.243	0.341	0.260
	C.V	0.517	0.326	0.330

Finalmente para el hueso cuadrado *T. nitens* y *S. peruviana* se destacaron por presentar las mayores dimensiones, mientras que *S. scituliceps* mostró el menor tamaño en esta estructura entre todas las especies.