



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN
NICOLÁS DE HIDALGO**



**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES
AGROPECUARIAS Y FORESTALES**

**DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN DE LAS ESTRUCTURAS ASOCIADAS CON
LA ALIMENTACIÓN EN CUATRO ESPECIES DE PECES ATERINÓSIDOS
CON POTENCIAL PARA LA ACUICULTURA**

TESIS

QUE PRESENTA:

MARÍA DEL CARMEN AGUILAR VALDEZ

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ASESOR:

DR. CARLOS ANTONIO MARTÍNEZ PALACIOS

MORELIA, MICHOACÁN, MÉXICO

Marzo, 2012

ÍNDICE

1. Introducción.....	1
2. Antecedentes.....	8
3. Objetivo General.....	11
3.1. <i>Objetivos Particulares</i>	11
4. Materiales y Métodos.....	12
4.1 <i>Extracción y preparación de estructuras</i>	12
4.2 <i>Obtención de fotografías</i>	13
4.3 <i>Descripción de estructuras bucofaríngeas</i>	13
4.4 <i>Análisis Morfométrico</i>	13
4.4.1 <i>Morfología externa</i>	14
4.4.2 <i>Morfología interna</i>	14
5. Resultados.....	16
5.1 <i>Descripción morfológica</i>	16
5.1.1 <i>Boca y Dientes</i>	16
5.1.2 <i>Aparato Branquial</i>	19
5.2 <i>Análisis Morfométrico</i>	28
5.2.1 <i>Variables morfológicas externas</i>	28
5.2.2 <i>Variables morfológicas internas</i>	32
5.3. <i>Contenido estomacal basado en una revisión bibliográfica</i>	36
5.3.1 <i>Odontesthes bonariensis</i>	36
5.3.2 <i>Odontesthes hatcheri</i>	37
5.3.3 <i>Chirostoma estor</i>	38
5.3.4 <i>Chirostoma promelas</i>	39
5.3.5 <i>Componentes alimenticios</i>	39

6. Discusión.....	41
7. Conclusiones.....	50
8. Referencias.....	52

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1.	Ubicación de las marcas para la morfometría geométrica de la región cefálica (Morfología externa).....	14
Figura 2.	Ubicación de las marcas para las medidas de la morfometría geométrica (Morfología interna).....	15
Figura 3.	Ubicación de las marcas para la morfometría geométrica de los dientes del hueso faríngeo.....	15
Figura 4.	Ubicación y dirección de la boca.....	16
Figura 5.	Disposición de las mandíbulas.....	17
Figura 6.	Dientes del dentario de <i>Odontesthes</i>	18
Figura 7.	Dientes del dentario de <i>Chirostoma</i>	18
Figura 8.	Dientes del dentario (Esquemas).....	19
Figura 9.	Esquema que muestra la composición del aparato branquial...20	
Figura 10.	Faringobranquiales II, III y IV.....	21
Figura 11.	Aparato branquial de <i>Odontesthes</i>	22
Figura 12.	Aparato branquial de <i>Chirostoma</i>	22

Figura 13.	Esquema del quinto ceratobranquial y su dentición.....	23
Figura 14.	Regiones dentarias del quinto cerato branquial de <i>Odontesthes</i>.....	24
Figura 15.	Regiones dentarias del quinto cerato branquial de <i>Chirostoma</i>.....	24
Figura 16.	Dientes de la región uno del quinto ceratobranquial.....	25
Figura 17.	Dientes de la región dos del quinto ceratobranquial.....	25
Figura 18.	Dientes de la región tres del quinto ceratobranquial.....	26
Figura 19.	Dientes de la región cuatro del quinto ceratobranquial.....	26
Figura 20.	Dientes de la región cinco del quinto ceratobranquial.....	27
Figura 21.	Altura y longitud de la cabeza de las diferentes especies estudiadas.....	29
Figura 22.	Longitud mandibular de las diferentes especies estudiadas....	30
Figura 23.	Longitud de los dientes mandibulares de las diferentes especies estudiadas.....	31
Figura 24.	Apertura de boca de las diferentes especies estudiadas.....	31
Figura 25.	Longitud y espacios entre Branquiespínas.....	32

Figura 26. Longitud y espacios entre las Branquiespínulas de las diferentes especies estudiadas.....	34
Figura 27. Número de Branquiespínas y Branquiespinulas.....	35
Figura 28. Longitud y grosor de Dientes faríngeos del quinto ceratobranquial de las diferentes especies estudiadas.....	36

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Tamaño máximo y mínimo de presas que pueden capturar las cuatro especie de atherinópsidos.....	27
Tabla 2. Contenidos estomacales de <i>Odontesthes bonariensis</i> reportados por diferentes autores.....	37
Tabla 3. Contenidos estomacales de <i>Odontesthes hatcheri</i> reportados por diferentes autores.....	38
Tabla 4. Contenido estomacal de <u><i>Chirostoma</i></u> <i>estor</i> reportado por varios autores.....	38
Tabla 5. Contenido estomacal de <i>Odontesthes bonariensis</i> reportado por varios autores.....	39
Tabla 6. Características de los componentes alimenticios encontrados para las cuatro especies de atherinópsidos estudiadas.....	40

Resumen

La morfología de las estructuras orobranquiales es clave en el proceso alimentario en peces. De acuerdo a los hábitos alimentarios, pueden presentarse marcadas diferencias estructurales entre las diferentes especies, las cuales reflejan preferencias alimenticias distintas. En el presente trabajo se describen y comparan las estructuras orobranquiales de cuatro especies de peces aterinópsidos: el pez blanco de Pátzcuaro (*Chirostoma estor*), el charal boca negra de Chapala (*Chirostoma promelas*), el pejerrey argentino (*Odontesthes bonariensis*) y el pejerrey patagónico (*Odontesthes hatchery*), y se relaciona la morfometría orobranquial y la información existente de contenido intestinal de las cuatro especies con sus hábitos alimentarios. ***Chirostoma estor*** presenta boca en posición terminal y sus estructuras branquiales forman una malla con espacios pequeños (34.04 μ en promedio) que hace evidente los hábitos filtradores de esta especie. ***Chirostoma promelas*** además de poseer la boca terminal, tiene características morfológicas que le confieren mayor habilidad para consumir organismos de mayor tamaño respecto a las otras tres especies (en relación su tamaño). La boca de ***Odontesthes bonarioensis*** también terminal, pero sus estructuras branquiales forman una malla de mayor tamaño y más abierta (espacios enterbranquiales de 53.71 μ en promedio y branquiespinas del primer arco de 5.733 mm) que ***C. estor***, (branquiespínas del primer arco de 3.019 mm) por lo tanto la habilidad de filtración se ve reducida en esta especie. Su boca terminal le permite, al igual que a ***C. promelas***, alimentarse de organismos pelágicos. De acuerdo a la posición de la boca, y a las características morfológicas de sus estructuras orobranquiales, ***O. hatcheri*** puede considerarse como predador de organismos del bentos y una especie con menor habilidad de filtración que ***C. estor*** y ***O. bonariensis***, pero con mayor habilidad que ***C. promelas***. Finalmente, las especies del género ***Chirostoma*** tienen mayor capacidad para moler alimentos blandos y de tamaño pequeño, mientras que las especies del género ***Odontesthes*** presentan gran capacidad de triturar alimento de consistencia dura.

The morphology of orobranchial structures is key in the process and habits of fish feeding. Thus, according to the feeding habits, there may be marked structural differences between different species, that reflect different food preferences. This work describes and compares the orobranchial structures of four species of Atherinopsid fish : the white fish of Pátzcuaro (*Chirostoma estor*), the white fish of Chapala (*Chirostoma promelas*), the Argentinian pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) and Patagonian pejerrey (*Odontesthes hatchery*), and correlates the orobranchial structure and morphometry with existing information of gut contents and feeding habits. Our results show that **C. estor** presents a mouth in terminal position and gill structures that form a tight sieve (34.04 μ on average) that defines this species. On the other hand, **C. promelas** also presents a terminal mouth, however its morphological characteristics give it greater ability to consume larger size prey with respect to the other three species in relation to its size?. **O. bonarioensis** also features a terminal mouth, but crucially, its gill structures form a larger and open sieve (inter-branchial spaces 53.71 μ on average and the first branchial arc of 5733 mm) than in **C. estor**, (branchial arc of the first arc of 3.019 mm) therefore the ability of filtration is reduced in this *O. bonariensis*. In fact, its terminal mouth allows it, just as the **c. promelas**, to feed preferentially on pelagic organisms. According to the position of the mouth, and morphological characteristics of their orobranchial structures, *O. hatchery* can be considered as benthos predator and a species with lower filtration ability than **C. estor** and **O. bonarioensis**, but with more capacity than **C. promelas**. In brief, species of the *Chirostoma* genus have greater capacity to grind soft and smaller food while species of the genus *Odontesthes* have great capacity of crushing hard food items.

1.Introducción

Los peces, al ser un grupo numeroso y altamente diversificado muestran gran variedad de formas y tamaños que les permiten adoptar diferentes estrategias para sobrevivir en condiciones ambientales específicas (**Moyle & Cech, 2000**). Una de sus adaptaciones más sorprendentes es la alimentación ya que este proceso de adquisición de energía y nutrientes varía tanto como varían las estructuras alimentarias en los diferentes taxones (**Wetzel, 2001**); al mismo tiempo dichas estructuras cambian en función de la disponibilidad y el tipo de alimento y de las interacciones ecológicas de las poblaciones en un determinado ambiente, lo que les permite explotar numerosas fuentes de alimento y gran variedad de hábitats (**Moyle & Cech, 2000**).

El proceso de alimentación de los peces es amplio y complejo e involucra numerosos órganos y estructuras, pues utilizan las estructuras de la región cefálica, principalmente las de la cavidad bucofaríngea, las cuales directamente se relacionan con el tipo de alimento y los hábitos alimentarios (**Herpher, 1993**). El presente trabajo se enfoca en las estructuras bucofaríngeas asociadas con el proceso de captura e ingesta del alimento.

Conocer los hábitos alimentarios y el alimento adecuado de las especies con alto potencial para el cultivo, es un factor importante que contribuye a lograr el éxito en el manejo de las mismas, puesto que al optimizar la alimentación, por un lado se reduce la mortalidad de los organismos en cultivo, principalmente de larvas y juveniles, y por otro, se optimiza el crecimiento (**Watanabe y Kiron, 1994; Jones y Houde, 1986**).

La diversidad morfológica inter-específica resulta de la influencia del ambiente, en donde la supervivencia de las diferentes especies de un mismo hábitat depende de la manera en que éstas responden a los cambios del medio y a las interacciones ecológicas (**Reid & Wood, 1976**). Por lo tanto, la morfología de las estructuras asociadas a la captura de alimento, como son la dentición, la forma de la boca y branquiespínas, permiten inferir las características del

hábitat y el tipo de alimento que consumen los peces (**Lowe-McConnell, 1987**).

Existe una relación causal entre la morfología y el desempeño de los organismos al alimentarse, de tal manera que la morfología permite hacer aproximaciones bastante precisas sobre el nicho ecológico que ocupan las diferentes especies, el reparto de recursos y la estructura de las comunidades (**Beaumord, 2000**). La ecomorfología por lo tanto estudia la relación entre la morfología y el desempeño de los organismos y permite generar información importante sobre las estructuras alimentarias y su relación con los hábitos alimentarios.

Las estructuras morfológicas que guardan relación con las dietas de las diferentes especies pueden ser externas e internas. Dentro de las externas, se encuentra la boca y la cabeza, donde la posición de la boca revela información sobre el modo de captura del alimento y el tamaño de las presas consumidas. Así por ejemplo, bocas terminales en los peces se relacionan con hábitos omnívoros cuando presentan intestinos cortos (**Ramírez, 2004**) y se relacionan con hábitos insectívoros o perifitófagos cuando presentan intestino largo (**Gutiérrez, 2003**). También, se ha propuesto que el diámetro de la boca (correspondiente al ancho máximo de la cavidad) determina el tamaño óptimo de la presa (**Wainwrite & Bellwood, 2002**). La altura y longitud de la cabeza por su parte se relacionan con la ecología trófica al aportar información sobre el tipo de presa (**Bhat, 2005**).

Por otro lado bocas de tamaño pequeño se relacionan con alimento de tipo vegetal, plancton o animales bentónicos pequeños; mientras que bocas grandes principalmente se vinculan con el consumo de peces principalmente (**Wainwrite & Bellwood, 2002**).

Dentro de las estructuras bucales internas asociadas a la alimentación se encuentra la dentición, la cual puede variar ampliamente de una especie a otra y de un hábitat a otro, encontrándose adaptaciones sorprendentes (**Lagler et al. 1984**).

Los dientes son estructuras importantes en estudios de ecomorfología, puesto que su forma, tamaño y número aportan información sobre aspectos relacionados con la captura y la capacidad de sujetar y triturar alimento (**Köppel, 1970**). También se consideran importantes para establecer la correlación “dentición-hábitos alimentarios-alimento ingerido” (**Sánchez et al., 2003**).

De acuerdo a su localización los dientes proporcionan información sobre el tipo de dieta y se pueden clasificar en maxilares, premaxilares, dentarios, palatinos, linguales, vomerinos, paraesfenoideos, ectopterigoideos y faríngeos. Según las cúspides en su corona se dividen en unicúspides, bicúspides, tricúspides y multicúspides (**Winemiller, 1991**). Por lo general los dientes mandibulares unicúspides o cónicos se asocian al consumo de semillas y a la lepidofagia (consumo de escamas); los bicúspides se relacionan con el consumo de material vegetal, como tallos y hojas, mientras que los multicúspides se han encontrado en especies que principalmente consumen material alóctono (frutos, semillas e invertebrados) y en peces moluscívoros (que se alimentan de moluscos) (**Prieto, 2000; Linde et al., 2004**).

La forma, tamaño, distribución y densidad de los dientes presentan una alta correlación con el alimento consumido y los hábitos alimenticios (**Köppel, 1970; Sánchez et al., 2003**). Por ejemplo los peces con hábitos depredadores tienen dientes mandibulares bien desarrollados, puntiagudos y grandes, con los que punzan, detienen y en algunos casos desmenuzan a sus presas; un claro ejemplo es el pez tigre goliath (***Hydrocynus goliath***), depredador de gran tamaño del río Congo en África.

Contrario a los peces depredadores, los planctófagos por lo general llevan dientes mandibulares poco desarrollados o ausentes, sin embargo desarrollan otras áreas dentadas como la faringe donde los arcos branquiales juegan un importante papel durante la selección e ingesta del alimento, tal como lo demuestra **Hessen (1988)** con salmónidos de diferentes localidades del sur de Noruega, cuyos resultados demuestran que el número de branquiespínas de estas especies depende del tipo de alimentación, que pueden variar de manera

significativa entre ejemplares de la misma especie, principalmente cuando son planctófagas, y que en algunos casos el número y la morfología de estas estructuras revelan la presencia de competidores en el medio.

Los dientes también varían en forma y tamaño, y se clasifican en cardiformes o cónicos, viliformes, caninos, incisivos y molariformes (**Lagler et al., 1977**). Los primeros son numerosos, cortos, finos y puntiagudos. Los viliformes son alargados y presentan una relación longitud-diámetro similar a la que tienen las vellosidades intestinales. Los caninos son alargados y subcónicos, derechos o curvos y están adaptados para clavarse y sujetar a la presa, como se aprecia en el pez vampiro (***Hydrolycus scomberoides***) que habita el río Orinoco en Venezuela y recibe ese nombre debido a sus dos colmillos inferiores que pueden llegar hasta los 15 centímetros de longitud, su dieta principal son las pirañas a las que fijan con sus afilados colmillos a modo de gancho. Los incisivos son los dientes que tienen los extremos cortados en bisel, como los que se observan en las mandíbulas de los peces cirujanos, especies por lo general omnívoras (**Goulding et al., 1988; Lagler et al., 1977**).

Los dientes molariformes sirven para triturar y moler, en consecuencia, son algo aplanados, a menudo con amplias superficies rellenas, el pacú (***Piaractus mesopotamicus***) de los ríos de Sudamérica, presenta una dentición molar en sus mandíbulas, puesto que se alimenta principalmente de frutas y algas, y sus dientes son muy peculiares por la apariencia similar a los dientes humanos. Por lo general este tipo de dientes se asocian a la omnivoría (**Lagler et al. 1984**).

Sin embargo, los dientes más comunes entre los peces son los dientes faríngeos, que se originan en el quinto ceratobranquial (arco branquial modificado) y se emplean para moler y desmenuzar el alimento (**King, 1975**). La forma, el tamaño y la disposición de estos dientes, dependen del tipo de alimento que ingieren (**Trewavas, 1983**).

Además el grado de desarrollo de estos dientes se encuentra en función directa del tamaño y la dureza del alimento (**Barel, 1977**). De este modo los dientes faríngeos se relacionan con el grado de trituración del mismo (**Ramírez, 2004**),

y la forma puntiaguda e inclinada de su parte posterior les permite realizar dicha función con eficiencia (**Wainwrite and Bellwood, 2002**) por lo que son esencialmente importantes en peces que carecen de dientes en la premaxila, maxila y dentario.

Adicionalmente, se ha observado que en peces cuyas presas son duras poseen pocos dientes faríngeos y de gran tamaño, mientras que en peces que consumen presas blandas y pequeñas tienden a ser numerosos y de tamaño pequeño (**Huyseune, 1995**).

El aparato branquial es importante pues influye altamente en el tipo de alimento que habitualmente consumen los peces. Está compuesto por un conjunto de cuatro arcos branquiales anteriores a la faringe, que pueden presentar un elevado grado de desarrollo con numerosas ornamentaciones o proyecciones óseas denominadas branquiespínas o rastrillos branquiales, que a su vez pueden mostrar pequeñas estructuras denominadas dentículos o branquiespínulas (**Gerking, 1994**).

El grado de desarrollo de los arcos branquiales es mayor en aquellas especies que se alimentan por suspensión (filtración de pequeñas partículas suspendidas en el agua) separando el alimento dentro de la boca con dichas estructuras (**David, 1983; Hesen, 1988; Sanderson, 1996 y 1998**), o pueden tener un bajo o nulo desarrollo en aquellos peces que se alimentan de presas grandes como los peces carnívoros y piscívoros (**Moyle & Cech, 2000**).

El número y longitud de branquiespínas, así como la distancia entre ellas, son caracteres utilizados en la predicción de hábitos alimentarios (**Gerking, 1994**). De esta manera peces que consumen presas pequeñas optimizan los procesos de retención mediante largas branquiespínas y poco espaciadas, como sucede con los peces de hábitos detritívoros (**Hjelm et al., 2003**).

A partir de estudios ecomorfológicos del aparato branquial se ha establecido que especies con pocas branquiespínas y de longitud corta consumen organismos asociados al fondo, mientras que aquellas que llevan

branquiespínas numerosas, largas y poco espaciadas se encuentran asociadas a hábitos planctívoros (**Gerking, 1994**).

Un estudio realizado por **David et al. (1983)**, demostró que existe una relación entre los espacios entre las branquiespínas y el tamaño de alimento encontrando en el contenido estomacal de *Pomoxis annularis*, (comúnmente conocida como mojarra blanca).

En otros estudios se ha encontrado que la longitud y el grosor de las branquiespínas se relacionan con la longitud del tracto digestivo y a la vez con el tipo de dieta. De modo que branquiespínas con gran longitud y delgadas se presentan en peces con tracto digestivo largo, lo cual corresponde a especies principalmente planctófagas y herbívoras (**Amundsen et al., 2004; Ramírez et al., 2004; Cassemiro et al., 2003; Fugi et al., 2001**), mientras que branquiespínas cortas y gruesas se presentan en especies con tracto digestivo corto y es característico de especies omnívoras y carnívoras (**Ramírez et al., 2004**).

Por lo tanto, el uso que le dan a los recursos las diferentes especies, depende en gran medida de la morfología interna y externa, la cual determina el tipo de alimento que pueden ingerir y refleja el tipo de ambiente donde viven (**Wootton, 1992**).

Los patrones de uso de las presas también dependen de la disponibilidad del recurso en el ambiente, la habilidad de capturar y consumir las presas, la fisiología y el comportamiento del pez y de los efectos directos de la competencia con otras especies (**Wainwrite and Barton, 1995; Hart, 1997; Moyle y Cech, 2000**). En conjunto todos estos factores son determinantes para que se realice la selección, captura e ingesta de un determinado tipo de alimento (**Godin, 1997; Smith, 1997**).

Los hábitos alimentarios que los peces pueden adoptar de acuerdo a los diversos factores antes mencionados, pueden subdividirse en cuatro categorías ampliamente aceptadas: depredadores, ramoneadores, filtradores, succionadores y

parásitos (**Lagler et al. 1977**). La dieta de los peces puede variar de acuerdo al medio y podemos encontrar detritívoros, omnívoros, herbívoros y carnívoros (**Val y Almeida-Val, 1995**). Sin embargo se pueden clasificar en categorías más específicas, que caben dentro de las anteriores, tales como, zooplanctívoros, molucívoros, piscívoros, etc. (**Wootton, 1992**).

Debido a los taxa de peces no siempre están expuestos a las mismas condiciones ambientales y tienen diferentes estadios de desarrollo, poseen gran variabilidad en su alimentación. Por ello surgió una clasificación descriptiva de grupos de especies según la forma en cómo usan los recursos. En esta clasificación se encuentran los generalistas que hacen referencia a aquellas especies que no tienen preferencia alta por un recurso en particular, por lo tanto su alimentación puede variar según las condiciones del medio lo requieran y debido a esto tienen un amplio espectro trófico. Por otro lado, los especialistas son peces que tienen una preferencia marcada por uno o unos pocos recursos y difícilmente pueden variar de dieta; mientras que los oportunistas tienen la capacidad de tomar ventaja de los recursos que están en determinado momento a su disposición aunque estos no hagan parte de su dieta en forma normal (**Gerking, 1994**).

2. Antecedentes

En la familia Atherinopsidae se identifican cuatro especies de gran importancia para la acuicultura principalmente porque forman parte de pesquerías locales con importancia regional. Además son especies que culturalmente hacen parte importante de la gastronomía regional. Estas especies son ***Chirostoma estor*** y ***C. promelas***, del centro de México y ***Odontesthes bonariensis*** y ***O. hatcheri***, originarias de Sudamérica.

Los integrantes de esta familia son considerados de manera general, como forrajeros y consumidores de bajo y medio nivel trófico (**Castro-Aguirre y Espinosa-Pérez, 2006**). Al pejerrey (***O. bonariensis***) se le ubica principalmente como consumidor de plancton, que de manera secundaria ingiere de pleuston (grupo de plantas y animales macro y microscópicos que habitan en la superficie del agua) (**Destefanis et al., 1967 y 1969, Destefanis y Freyre, 1972**).

La mayoría de los autores consideran a esta especie como planctófaga en sus primeras etapas e incluso cuando alcanza tallas de primera madurez (**Escalante, 2000; Aquino, 1991**), mientras que otros autores son más específicos en su clasificación al considerarla zooplanctófaga (**Grosman et al., 1995; Dyer, 2003**). Sin embargo, cuando alcanza tallas que pasan los 20 cm, se convierte en ictiófaga (**De Buen, 1953; Cabrera, 1962; Cabrera et al., 1973; Burbidge et al., 1974; Ringuelet, 1975 y 1980; Bahamondes et al., 1979**).

Cuando escasea el plancton, estos peces son capaces de consumir gran diversidad de presas y pueden ser considerados como eurípagos. Además, con base en estudios de contenido estomacal, se ha encontrado que pueden existir cambios en el consumo preferencial del alimento, dependiendo de la oferta del mismo (**Ringuelet, 1975**). Por ejemplo, en sitios como Río de la Plata y Laguna Vitel en la Provincia de Buenos Aires, preferentemente consumen organismos del plancton como copépodos y cladóceros, mientras que en El Azulón,

provincia de Rioja, su principal alimento son peces pequeños de la misma especie, por lo que se caracterizan como ictiófagos.

En cuanto a *O. hatcheri*, la mayoría de los autores lo consideran como un taxón zoobentóforo con preferencia por los moluscos gasterópodos (**Ferriz, 1987 y 1993; Almirón et al., 1997; Machi et al., 2007; Alvear et al., 2007**). Sin embargo, **Dyer (2003)** considera a las especies pertenecientes al género *Odontesthes* como zooplanctófagas, que además incluyen en su dieta insectos y ocasionalmente caracoles.

En lo referente a la especies del Altiplano Mexicano el pez blanco de Pátzcuaro (*C. estor*), hasta el momento sin duda el componente más estudiado del género *Chirostoma*. Se había considerado por muchos autores como ictiófaga comedora de peces de la misma especie, ubicándola por ello como caníbal, excepto en sus estadios larvales y juveniles (**Solórzano, 1963; Rosas, 1970 y 1976; García de León, 1984; Paulo-Maya et al., 2000; Blancas et al., 2003**); sin embargo estos autores se basaron solo en análisis de sus contenidos intestinales. Contrario a lo que por años se había registrado **Ross et al. (2006)** con base no solo en contenidos intestinales, sino en un estudio de las diferentes estructuras orobranciales asociadas a la alimentación en conjunto con estudios histológicos del intestino, la ubican como zooplanctófaga no estricta, con la habilidad de consumir peces ocasionalmente.

Finalmente el charal pico negro (*C. promelas*), una de las especies menos estudiada, es clasificado también como ictiófago en estado adulto, pero zooplanctóforo en estadios larvales y juveniles (**Torres-Villegas, 1978; Rosas, 1970**).

Considerando lo anterior podemos decir que existen evidencias que sugieren que dichas especies deben presentar diferencias morfológicas que a su vez reflejan diferencias en su alimentación, principalmente porque en los peces existe una estrecha relación entre la morfología y el tipo de alimento ingerido.

Por lo tanto, este trabajo pretende encontrar diferencias importantes que caractericen a las cuatro especies en cuestión (***Odontesthes bonariensis***, ***Odontesthes hatcheri***, ***Chirostoma estor*** y ***Chirostoma promelas***), mediante la evaluación de las diferencias morfométricas presentes en la boca, las branquiespinas y dientes faríngeos, así como al evaluar la relación entre la morfología y el contenido intestinal registrado en la literatura.

3.Objetivo General

Analizar y describir las estructuras orobranquiales involucradas en la alimentación y su relación con los hábitos alimentarios de cuatro especies de atherinópsidos: ***Odontesthes bonariensis***, ***Odontesthes hatcheri***, ***Chirostoma estor*** y ***Chirostoma promelas***.

3.1. Objetivos Particulares

- a. Evaluar si hay diferencia significativa en la morfometría de estructuras externas e internas entre las cuatro especies.

- b. Establecer relaciones entre variables morfológicas externas (cabeza y boca) e internas (estructuras branquiales) con la dieta de las cuatro especies.

4. Materiales y Métodos

Se utilizaron ejemplares adultos de las cuatro especies: ***Odontesthes bonariensis***, ***Odontesthes hatcheri***, ***Chirostoma estor*** y ***Chirostoma promelas***. Todos los ejemplares se obtuvieron de centros de cultivo: ***O. bonariensis*** fue obtenida de la Universidad de Tokio y del INTECH en Chascomús, Argentina; ***O. hatcheri*** fue obtenida de la universidad de Tokio y del Centro de Investigación de Junin de los Andes, Argentina y, tanto ***C. estor*** como ***C. promelas***, fueron obtenidas del laboratorio de Acuicultura del Instituto de Investigaciones Agropecuarias y Forestales de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, en Morelia, México. Los especímenes de ***Odontesthes*** utilizados fueron preservados en formol, mientras que los ejemplares de ***Chirostoma*** fueron analizados en fresco.

4.1 Extracción y preparación de estructuras

Se extrajo el aparato branquial, el premaxilar y el dentario de cinco ejemplares de cada especie. Para tal fin se cortó la cabeza por detrás del opérculo a la altura de la faringe con ayuda de un bisturí, después se levantaron los huesos operculares haciendo presión hacia los extremos y colocándolos en posición contraria a la ubicación natural de los mismos para dejar expuesto al aparato branquial y poder hacer los cortes alrededor de la cavidad faríngea, donde se encuentra suspendido el aparato branquial y extraerlo por completo. El dentario y el premaxilar se extrajeron haciendo cortes en los tejidos que mantienen unidas a estas estructuras al aparato mandibular. A continuación se sometieron a un proceso de digestión química a base de hidróxido de sodio (NaOH) al 10%, para eliminar el tejido conectivo y la mucosidad que cubren las estructuras bucofaríngeas. Enseguida se lavaron con agua y una solución de detergente SDS al 10%.

Las muestras limpias y secas se montaron en placas metálicas de cobre o hierro con forma hexagonal (forma requerida para poder colocarlas dentro del microscopio electrónico de barrido), con un grosor no mayor a 1mm. Las piezas faríngeas secas se adhirieron y acomodaron sobre la superficie limpia de la

placa metálica con un pegamento especial para evitar que se movieran y se perdieran una vez dentro del microscopio.

4.2 Obtención de fotografías

Con un metalizador S150A SPUTTER COATER se cubrieron las piezas a analizar con iones de cobre y se procedió a observar y fotografiar con el microscopio electrónico de barrido (JMS-6400 SCANNING MICROSCOPE) (JEOL).

4.3 Descripción de estructuras bucofaríngeas

Sobre las impresiones fotográficas se realizaron observaciones para la descripción de las estructuras orobranquiales y poder caracterizarlas, con base en el trabajo de **Barel (1977)**. Las impresiones fotográficas también se emplearon para realizar el conteo de estructuras y el análisis morfométrico.

4.4 Análisis Morfométrico

Se usó la morfometría geométrica para comparar la forma de las estructuras bucofaríngeas (cabeza, branquiespinas y dientes faríngeos). Este análisis considera la morfología completa y la variación intra-específica y disminuye la variación producto del tamaño corporal. Para efecto de acomodar las impresiones fotográficas de las estructuras en posición adecuada, como es requerido para el análisis de morfometría geométrica, se obtuvieron esquemas a escala a partir de las fotografías del microscopio electrónico de barrido. Dichos esquemas fueron la base del análisis morfométrico.

Para minimizar las diferencias morfológicas producto de la ontogenia se trabajó solo con organismos adultos. El criterio para considerar a los organismos como adultos fue la talla de primera madurez (indicios de actividad reproductiva, como gónadas con huevos diferenciados) reportada para ***O. bonariensis*** y ***O. hatcheri*** (**Barros et al., 2004; Dománico et al., 2008**), la cual oscila alrededor de los 15 cm de longitud patrón, y para las especies del género ***Chirostoma***,

que oscila entre los 10 y 12 cm de longitud patrón (**Martínez-Palacios, datos inéditos**). La longitud patrón de los peces se midió mediante el uso de un vernier.

4.4.1 Morfología externa

Se utilizaron imágenes del lado izquierdo de la región cefálica y de las estructuras branquiales de cinco ejemplares por especie. Las imágenes se digitalizaron mediante el programa TPS dig y TPS útil. Se usaron 6 “landmarks” o marcas para medir las variables morfológicas externas (Figura 1).

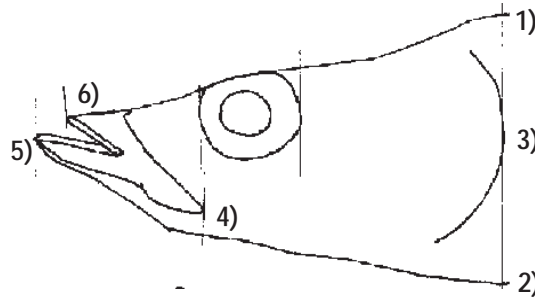


Figura 1. Ubicación de las marcas para la morfometría geométrica de la región cefálica (Morfología externa): a) Longitud cefálica (3,5); b) Altura máxima de la cabeza (1,2); c) Longitud de la mandíbula superior (6,4); d) Longitud de la mandíbula inferior (5,4).

4.4.2 Morfología interna

Las estructuras orobranquiales (branquiespínas, branquiespinulas, faringobranquiales y ceratobranquiales) que se utilizaron para el análisis fueron extraídas del lado izquierdo y se usaron 20 “landmarks” o marcas por cada una (Figura 2).

Las marcas de medición en las branquiespínas y branquiespinulas de los arcos branquiales 1 y 2 permitieron obtener los valores de longitud y distancia de dichas estructuras.

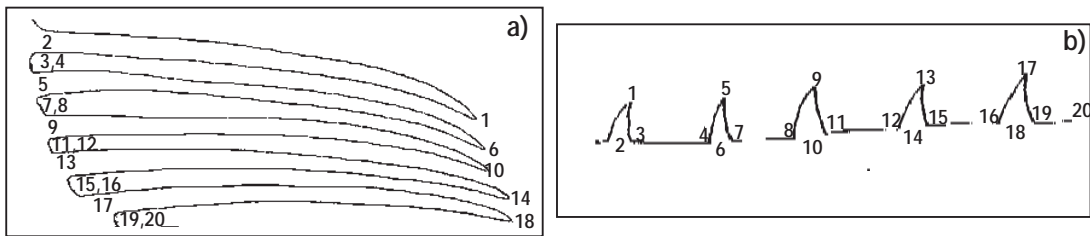


Figura 2. Ubicación de las marcas para las medidas de la morfometría geométrica. a) Branquiespínas. b) Denticulos o branquiespínulas: longitud (1, 2), (5,6), (9,10) (13,14); y distancia (3,4), (7,8), (11,12), (15,16), (19,20).

Otras estructuras internas que se analizaron fueron los dientes faríngeos (tres dientes por especie) de mayor tamaño del quinto ceratobranquial. Se utilizaron 12 marcas para obtener la longitud y grosor de estas estructuras (Figura 3).

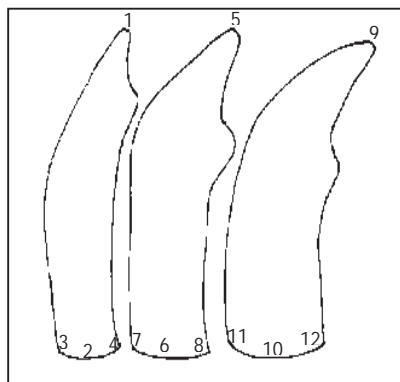


Figura 3. Ubicación de las marcas para la morfometría geométrica de los dientes del hueso faríngeo o quinto ceratobranquial: 1-2,5-6 y 9-10 (longitud); 3-4, 7-8 y 11-12 (grosor).

Las marcas fueron alineadas y reescaladas mediante el análisis generalizado de Procrustes usando los programas CoordGen6f y TmorphGen6 del paquete de computo “Integrated Morphometric Package (IPM)” (Sheets 2001). Finalmente, los valores obtenidos fueron estandarizados por medio de la siguiente fórmula: valor obtenido del programa (IPM)*(longitud patrón del pez analizado / 150mm). Posteriormente se realizó un análisis de varianza (Anova) a una vía y se compararon las medias mediante una prueba *post hoc* de Tukey con el programa JMP. Los datos se graficaron con el programa Sigmaplot.

5. Resultados

5.1 Descripción morfológica

5.1.1 Boca y Dientes

La posición de la boca en las cuatro especies es terminal; sin embargo es bastante notable que en ***Odontesthes bonariensis***, ***Chirostoma estor*** y ***Chirostoma promelas*** la boca se ubica en la parte superior por arriba del rostro y está dirigida en sentido ascendente. Mientras que en ***Odontesthes hatcheri*** se ubica en la parte inferior del rostro y su orientación es en sentido descendente (Figura 4).

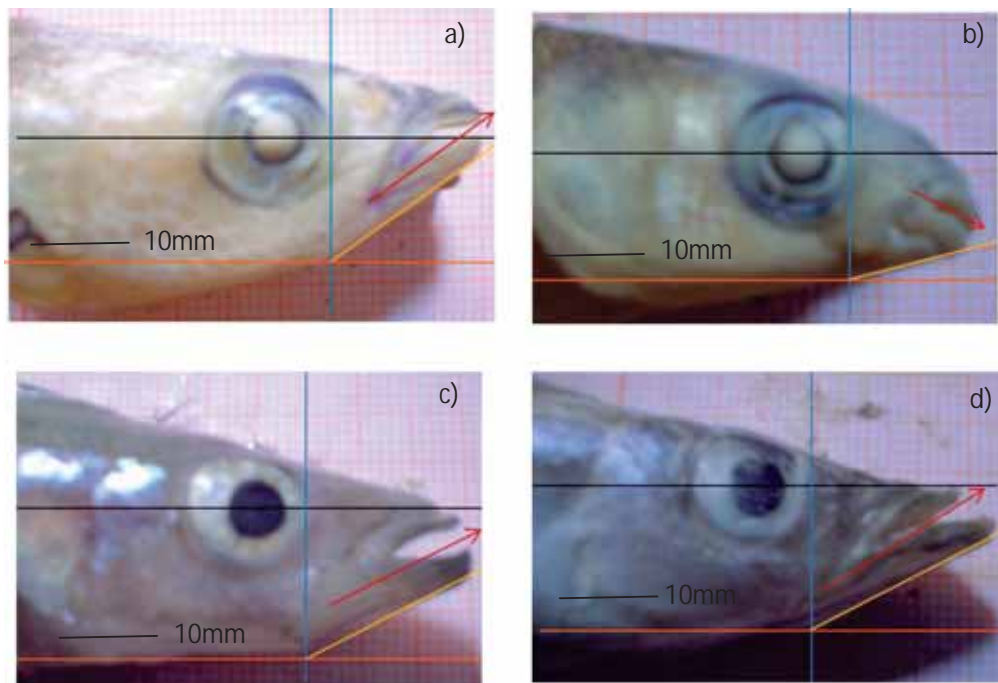


Figura 4. Ubicación y dirección de la boca. a) *O. bonariensis*, b) *O. hatcheri*, c) *C. estor* y d) *C. promelas*.

Adicionalmente, existe una marcada diferencia en cuanto a la disposición de las mandíbulas en cada uno de estos taxa, que se denota porque una sobresalga más que la otra. En ***O. bonariensis*** la diferencia entre la mandíbula

superior y la inferior es mínima, sin embargo la superior sobresale ligeramente sobre la inferior (Figura 5a).

En el caso de *O. hatcheri*, es evidente que la mandíbula superior se extiende en forma conspicua sobre la mandíbula inferior, como se observa en la figura 5b. En cambio, en las especies del género *Chirostoma*, la mandíbula inferior sobresale más que la superior, aunque en *C. promelas* este carácter es más conspicuo cuando se compara con *C. estor* (Figuras 5c y 5d).

Las cuatro especies tienen maxilares protractiles que se pueden expandir formando un embudo.

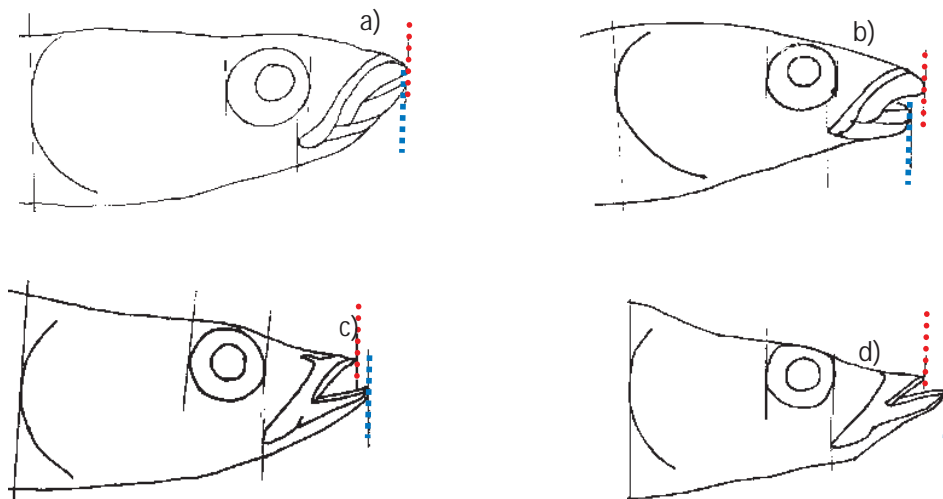


Figura 5. Disposición de las mandíbulas. a) *O. bonariensis*, b) *O. hatcheri*, c) *C. estor* y d) *C. promelas*.

En las mandíbulas de las cuatro especies se observa la presencia de dientes, los cuales se distribuyen en el dentario y premaxilar (Figura 6 y 7). Están acomodados en tres o cuatro filas y en todos los casos son unicúspides, excepto para *O. Bonariensis*, quien presenta una prominencia poco marcada en la corona del diente por lo que se consideran como dientes débilmente bicúspides. Esta diferencia morfológica no se observa en los otros tres taxa en quienes los dientes son cónicos, esbeltos y curvados en dirección aboral, como se aprecia en el esquema de la figura 8, donde se muestran los dientes

mandibulares en diferentes vistas (labial, lateral y superior) y se denota claramente la corona y sus diferencias entre las cuatro especies.

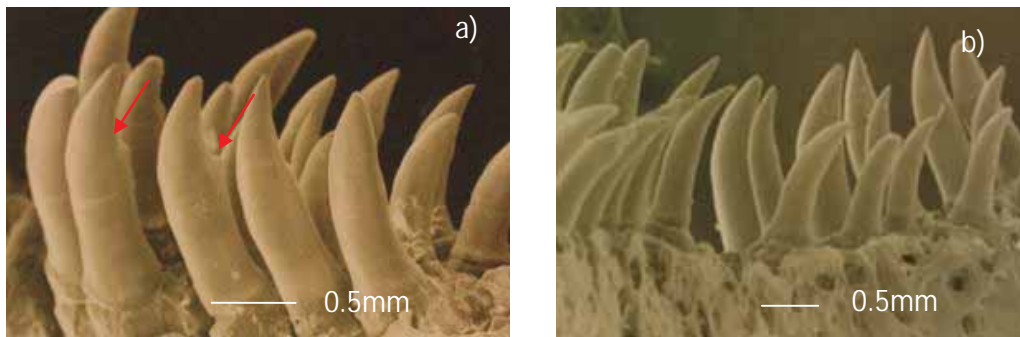


Figura 6. Dientes del dentario vistos en aumento de 100x. a) *O. bonariensis*, b) *O. hatcheri*.

Además de que difieren en la forma de la corona, los dientes de las especies de *Odontaspis* también son diferentes en tamaño lo cual se puede ver en la figura 23. Es evidente que los dientes de *C. estor* y *C. promelas* son muy parecidos en forma (Figura 7) e incluso en tamaño, puesto que no mostraron diferencias significativas ($p > 0.05$).

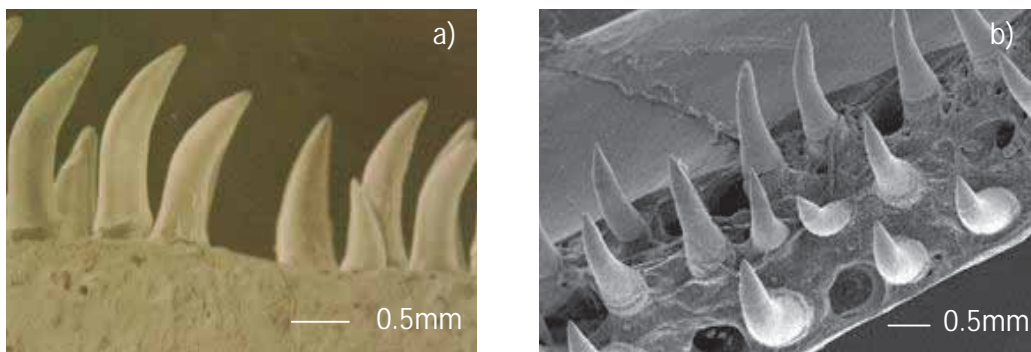


Figura 7. Dientes del dentario vistos en aumento 100x. a) *C. estor* y b) *C. promelas*.

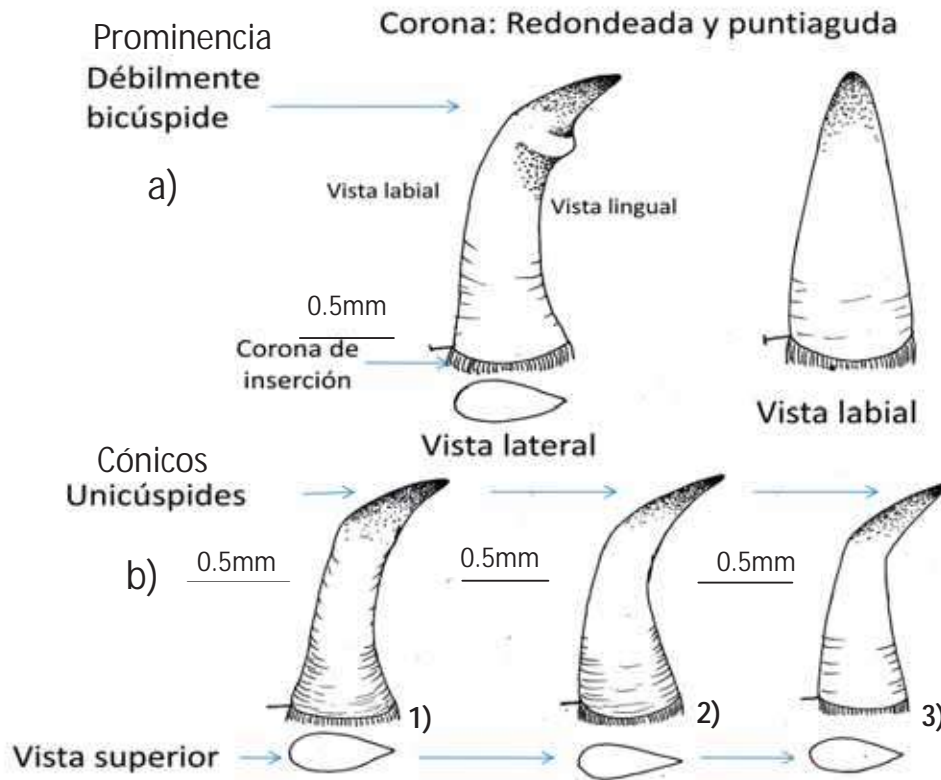


Figura 8. Dientes del dentario a) *O. bonariensis*, nótese la corona débilmente bicúspide; b) dientes cónicos de: 1 *O. hatcheri*, 2 *C. estor*, 3 *C. promelas*.

5.1.2 Aparato Branquial

El aparato branquial está ubicado en el branquiocráneo, suspendido en la cavidad faríngea por los huesos faringobranquiales desde la región ótica del neurocráneo (Figura 9). El aparato branquial está conformado de cinco tipos diferentes de piezas: Faringobranquiales (FB), Epibranquiales (EB), Ceratobranquiales (CB), Hipobranquiales (HB) y Basibranquiales (BB).

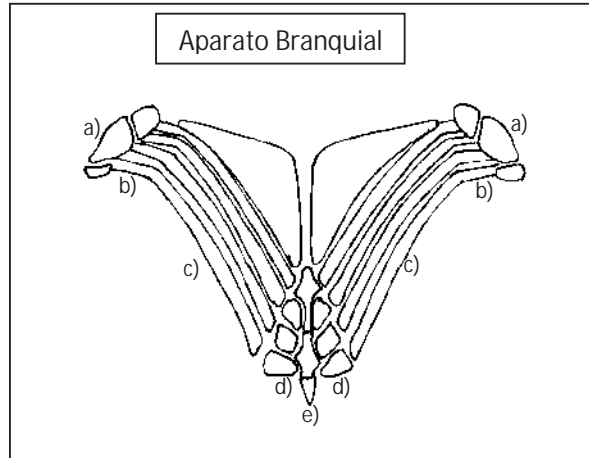


Figura 9. Esquema que muestra la composición del aparato branquial: a) faringobranquiales (FB), b) epibranchiales (EB), c) ceratobranquiales (CB), d) hipobranquiales (HB) y e) basibranchiales (BB).

En las cuatro especies es patente la ausencia del primer faringobranquial, sin embargo comparten la presencia del segundo, tercero y cuarto faringobranquial. El segundo hueso faringobranquial tiene sobre su margen posteroventral una placa de dientes (Figura 10.1).

En el caso de *O. bonariensis* todos los dientes del segundo hueso faringobranquial son bicúspides, curvados en dirección aboral, la cúspide mayor es puntiaguda y la segunda es amplia y de tipo molar (Figura 10.2b). *Odontesthes hatcheri*, *C. estor* y *C. promelas*, presentan dientes tanto bicúspides como unicúspides, los primeros son similares a los encontrados en *O. bonariensis* y los segundos son cónicos (Figura 10.2a).

El tercer hueso faringobranquial está fuertemente unido por su margen posterior al cuarto faringobranquial. Ambas piezas poseen una placa dentada en su región ventral. Los dientes del tercer faringobranquial son bicúspides y de mayor tamaño y grosor respecto a los dientes de los otros faringobranquiales y son muy parecidos entre las cuatro especies (Figura 10.3).

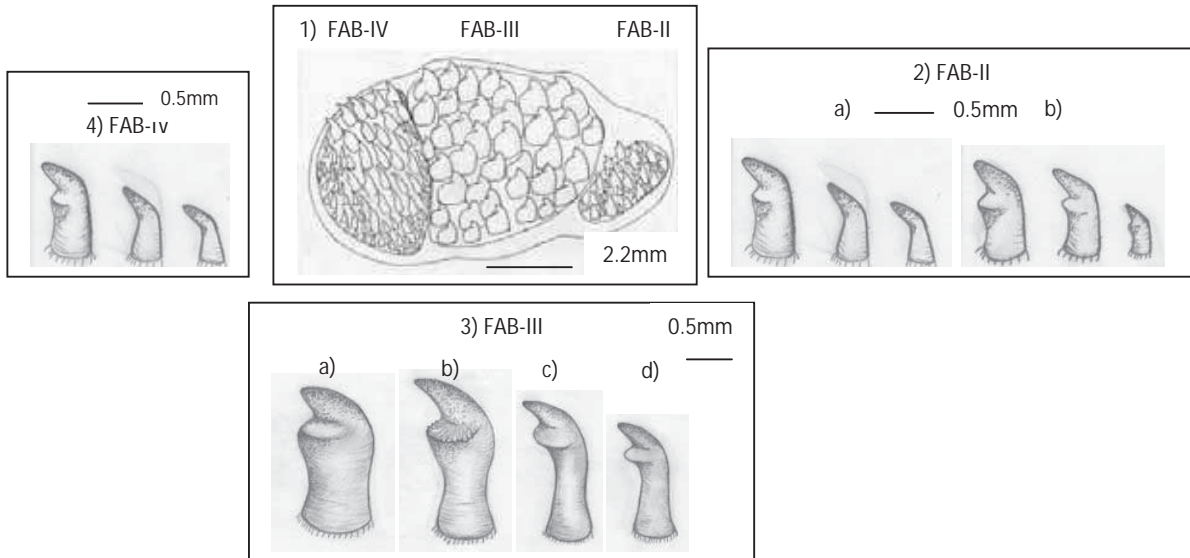


Figura 10. 1) Faringobranquiales II, III y IV. 2) Dientes del segundo faringobranquial: a) *O. hatcheri*, *C. estor* y *C. promelas*, b) *O. bonariensis*. 3) Dientes del tercer faringobranquial: a) *O. bonariensis*; b) *O. hatcheri*; c) *C. estor*; d) *C. promelas*. 4) Dientes del cuarto faringobranquial en las cuatro especies.

Los dientes del cuarto faringobranquial son de tamaño mediano y pequeños, estos últimos muy similares a los del segundo faringobranquial. En esta pieza los dientes son muy parecidos entre las cuatro especies como se muestra en la figura 10.4; los hay bicúspides por lo general, que son los de mayor tamaño, y unicúspides, los más pequeños.

Unidos a los huesos faringobranquiales, se encuentran los epibranchiales, de longitud mediana y que poseen unas cuantas branquiespínas en su cara interna. Posteriormente se localizan los huesos ceratobranquiales. Los cuatro primeros en todas las especies son alargados y curvos. Por su borde anteroventral se unen a los huesos hipobranquiales que son huesos pequeños que se articulan a su vez a los basibranchiales. Por el borde posterior los huesos ceratobranquiales se unen con los huesos epibranchiales (Figura 9).

En el margen externo del primer hueso ceratobranquial se encuentran branquiespínas largas que progresivamente disminuyen de tamaño hacia la región ventral. Sobre la cara interna de este primer ceratobranquial se encuentra una serie de placas pequeñas también llamadas branquiespínas

cortas con numerosos dentículos que recorren longitudinalmente la pieza. En los huesos ceratobranquiales II, III, y IV existen dos series de estas placas denticuladas, que se encuentran alternadas en forma de zigzag como se puede apreciar en las figuras 11 y 12.

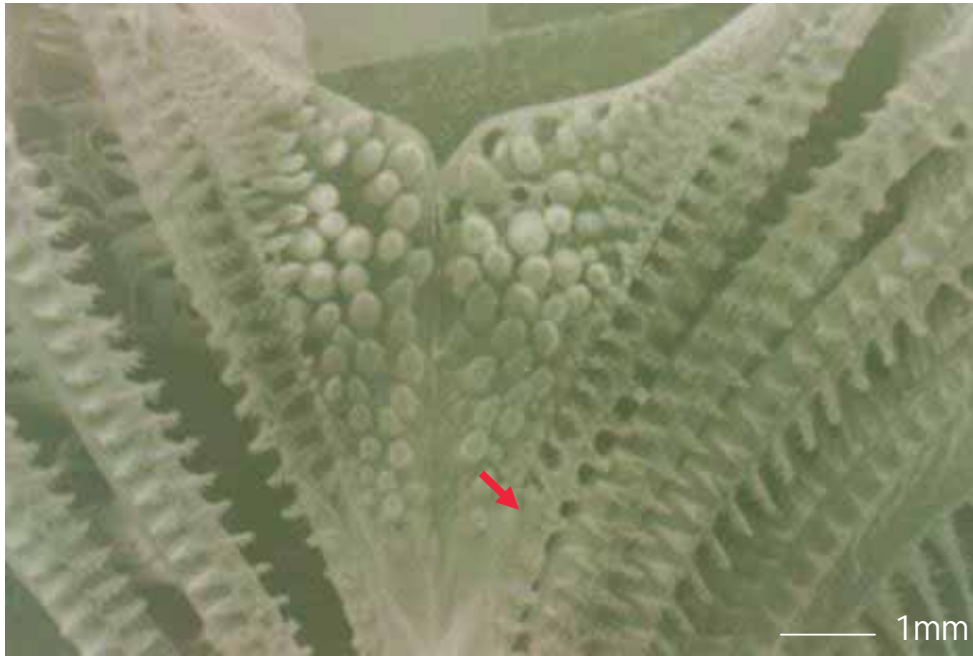


Figura 11. Aparato branquial de *Odontesthes* donde se muestra con una flecha la ausencia de la placa de dientes en forma oval encontrada en especies del género *Chirostoma*.

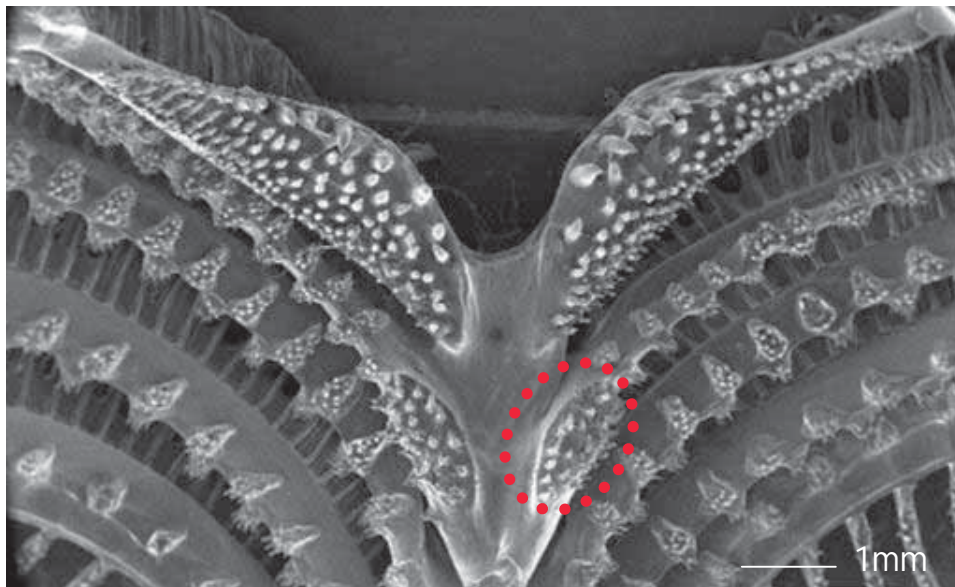


Figura 12. Aparato branquial de *Chirostoma* mostrando con un círculo la placa de forma oval con dentículos..

Los cuatro huesos ceratobranquiales en todas las especies son alargados y curvos. Sin embargo en las pertenecientes al género **Chirostoma** el cuarto ceratobranquial difiere de los tres ceratobranquiales anteriores por poseer en el primer cuarto anterior una placa de forma oval con dentículos, la cual no se observa en las especies del género **Odontesthes** (Figuras 11 y 12).

El quinto hueso ceratobranquial o faríngeo inferior en todas las especies es triangular con bordes redondeados, el extremo anterior se prolonga formando una ramificación se une a la parte posterior del basibranchial, mientras que el extremo posterior gira ligeramente hacia la región interna (Figura13).

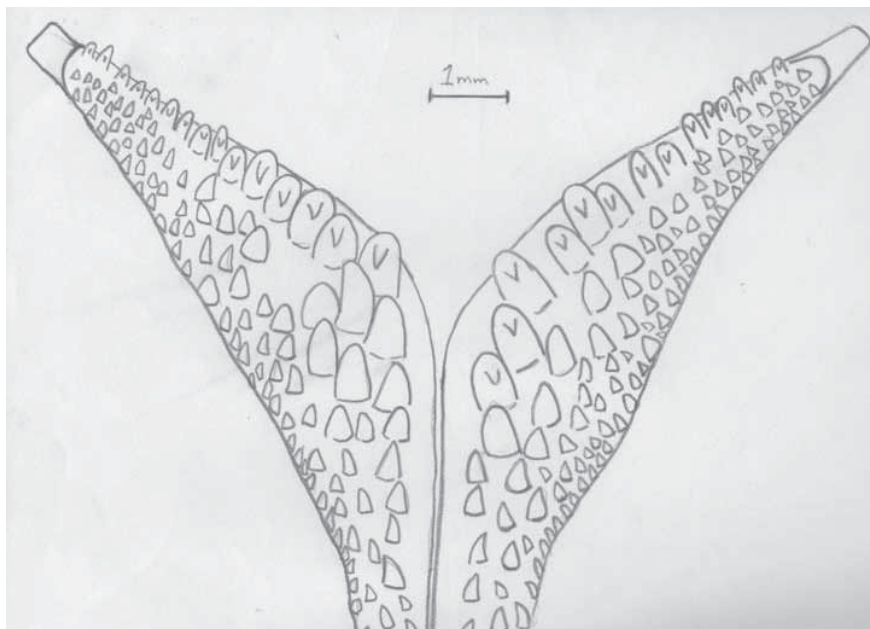


Figura 13. Esquema del quinto ceratobranquial y su dentición.

Su parte dorsal está cubierta por dientes que aumentan de tamaño y grosor a medida que se acercan hacia el eje de simetría y disminuyen al volverse más distales.

Los dientes en su mayoría son bicúspides; sin embargo, también los hay unicúspides y por lo general estos últimos son los dientes de menor tamaño. De acuerdo al tamaño y forma de los dientes se pueden reconocer diferentes regiones de distribución dentarias. En las especies pertenecientes al género ***Odontesthes*** se aprecian claramente cinco regiones dentarias (Figura 14) y en las especies del género ***Chirostoma*** cuatro regiones (Figura 15).

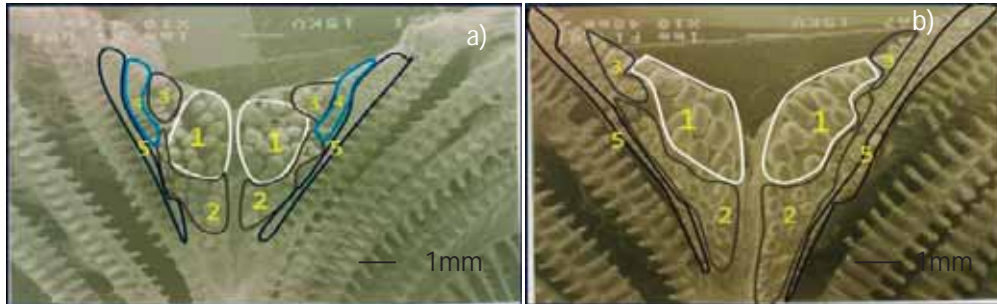


Figura 14. Regiones dentarias del quinto cerato branquial. a) *O. bonariensis*, b) *O. hatcheri*.

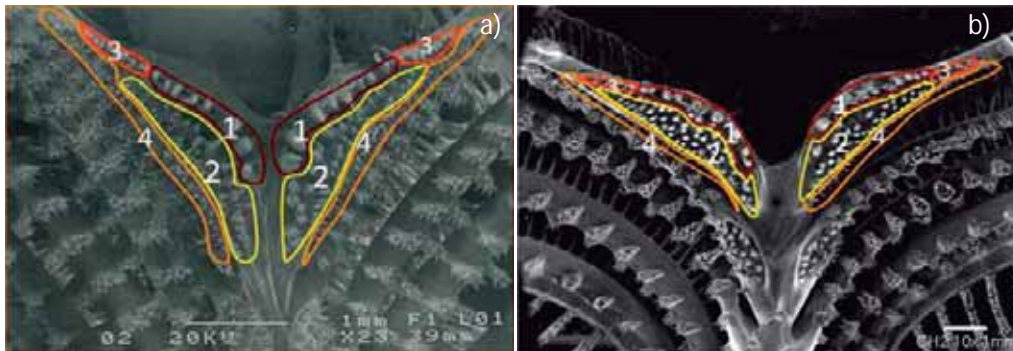


Figura 15. Regiones dentarias del quinto cerato branquial. a) *C. estor* y b) *C. promelas*.

En las cuatro especies los dientes de la región uno son bicúspides y tienen una prominencia molar, además son de mayor tamaño y grosor respecto a los dientes de las demás regiones.

Las especies de ***Odontesthes***, presentan en la región uno dientes más grandes y gruesos con respecto a las de ***Chirostoma*** y se caracterizan por ser amplios, rectos, bicúspides, con la cúspide mayor curvada en dirección aboral,

como se muestra en la figura 16. En cambio los dientes de **Chirostoma**, son amplios, de menor tamaño y grosor, son curvados en dirección aboral y con la cúspide mayor marcadamente puntiaguda (Figura 16).

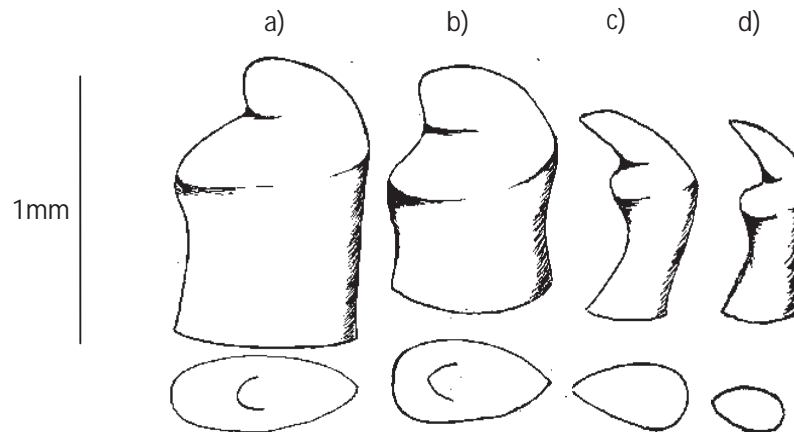


Figura 16. Dientes de la región uno del quinto ceratobranquial. a) *Odontesthes bonariensis*, b) *Odontesthes hatcheri*, c) *Chirostoma estor*, d) *Chirostoma promelas*.

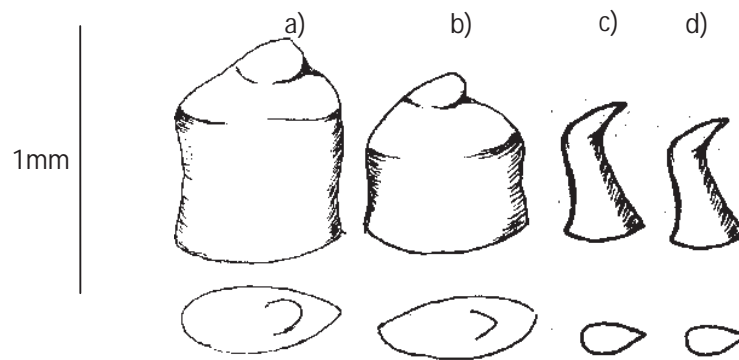


Figura 17. Dientes de la región dos del quinto ceratobranquial: a) *Odontesthes bonariensis*, b) *Odontesthes hatcheri*, c) *Chirostoma estor*, d) *Chirostoma promelas*.

Los dientes de la región dos (Figura 17) son amplios bicúspides y algunos débilmente bicúspides en **Odontesthes**. Por lo contrario, en los taxa de **Chirostoma** son cónicos y unicúspides. Todos los dientes en esta región presentan curvatura en dirección contraria a los de la primera región, de manera que quedan encontrados y en dirección a la faringe.

En la región tres los dientes se caracterizan por ser bicúspides y algunos débilmente bicúspides, son curvos en dirección aboral, de igual manera que los dientes de la región uno (Figura 18).

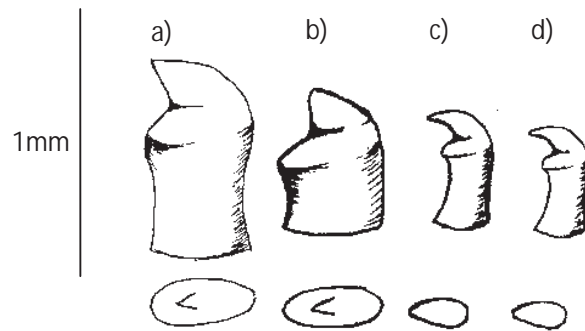


Figura 18. Dientes de la región tres del quinto ceratobranquial: a) *Odontesthes bonariensis*, b) *Odontesthes hatcheri*, c) *Chirostoma estor*, d) *Chirostoma promelas*.

En la región cuatro (Figura 19) se observan dientes por lo general unicúspides; sin embargo, también los hay débilmente bicúspides y son de tamaño relativamente pequeño. En el caso de las especies de *Chirostoma* son los dientes más pequeños en comparación con los dientes de las otras regiones.

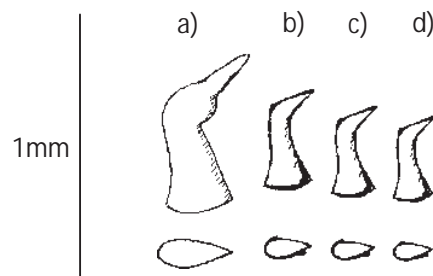


Figura 19. Dientes de la región cuatro del quinto ceratobranquial: a) *Odontesthes bonariensis*, b) *Odontesthes hatcheri*, c) *Chirostoma estor*, d) *Chirostoma promelas*.

Los representantes de *Odontesthes* presentan una quinta región (Figura 20) donde se observan los dientes más pequeños. En su mayoría son unicúspides, aunque se aprecian también dientes débilmente bicúspides.

Los dientes de las regiones cuatro y cinco son curvos en dirección a la faringe.

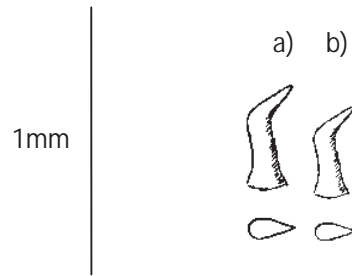


Figura 20. Dientes de la región cinco del quinto ceratobranquial: a) *Odontesthes bonariensis*, b) *Odontesthes hatcheri*.

Los dientes del quinto ceratobranquial, disminuyen de tamaño a medida que se hacen más distales, siendo la región cuatro y cinco las que presentan los dientes más pequeños en los géneros *Chirostoma* y *Odontesthes* respectivamente.

Las estructuras que muestran relación directa con en el tamaño máximo y mínimo de presas potenciales en las cuatro especies analizadas son los espacios entre branquiespinulas y la apertura de bucal. Los valores obtenidos para ambas estructuras se muestran en la tabla 1.

Tabla 1. Tamaño máximo y mínimo de presas que pueden capturar las cuatro especie de atherinópsidos.

Especies	Tamaño de Alimento	
	Espacio interbranquiales Tamaño mínimo	Apertura Bucal Tamaño máximo
<i>O. bonariensis</i>	> 53.71 μ	< 17.02 mm
<i>O. hatcheri</i>	> 52.96 μ	< 15.78 mm
<i>C. estor</i>	> 34.04 μ	< 16.58 mm
<i>C. promelas</i>	> 53.75 μ	< 17.32 mm

5.2 Análisis Morfométrico

La longitud patrón promedio de los ejemplares utilizados para este análisis osciló entre los 150 y 180 mm. De 18 variables morfológicas analizadas (cinco son externas y 13 internas) se encontraron diferencias significativas en 17 y solo una (distancia entre branquiespinas del primer arco) no presentó diferencia significativa entre los individuos de las cuatro especies.

5.2.1 Variables morfológicas externas

La longitud y altura de la cabeza es diferente entre las especies, tal como se muestra en la figura 21. *O. hatcheri* mostró la mayor diferencia en ambas variables con los valores más bajos respecto a las otras especies, siendo *C. promelas* la que presentó la mayor altura de la cabeza, seguida de *C. estor* y *O. bonariensis* respectivamente, aunque no existe diferencia significativa entre estos dos últimos taxa. Sin embargo, en cuanto a la longitud de la cabeza, *C. promelas*, *C. estor* y *O. bonariensis* no presentaron diferencia significativa ($P > 0.05$).

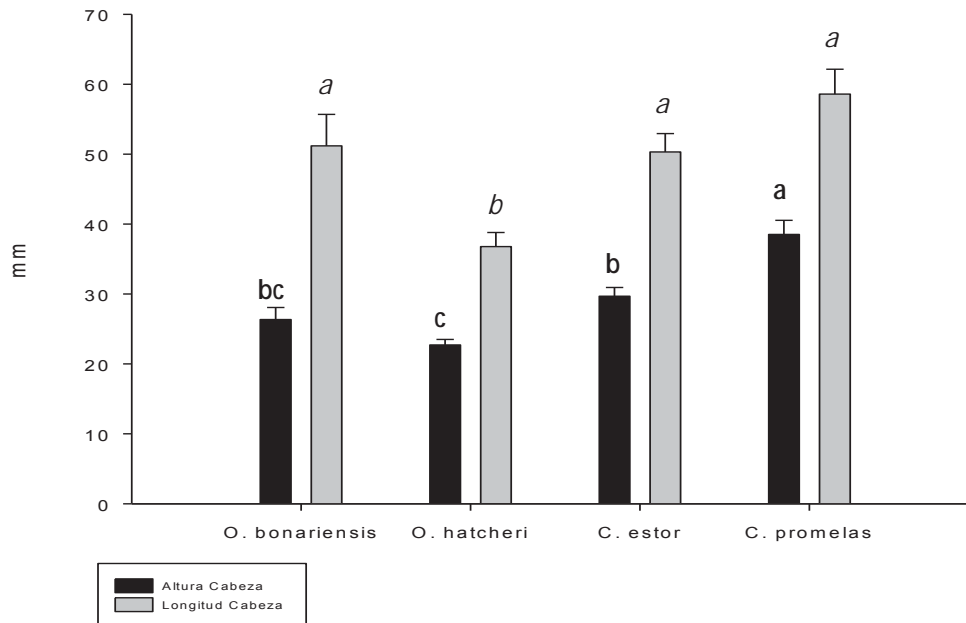


Figura 21. Altura y longitud de la cabeza de las diferentes especies estudiadas. Ambas variables se comparan por separado entre los taxa. Las letras negras distintas indican diferencias significativas en altura de la cabeza entre las cuatro especies y letras cursivas distintas indican diferencias significativas de longitud de la cabeza entre las cuatro especies.

Chirostoma promelas, a diferencia de las otras especies, presentó longitud mayor en ambas mandíbulas (superior e inferior). ***Odontesthes hatcheri*** difirió de las demás especies, mostrando los valores menores en ambas mandíbulas. ***Odontesthes bonariensis*** y ***C. estor*** no presentaron diferencia entre sí, sin embargo, con respecto a ***C. promelas***, ***C. estor*** difiere solo en la mandíbula inferior, mientras que ***O. bonariensis*** con respecto a ***O. hatcheri*** difiere también únicamente en cuanto a la mandíbula inferior (Figura 22).

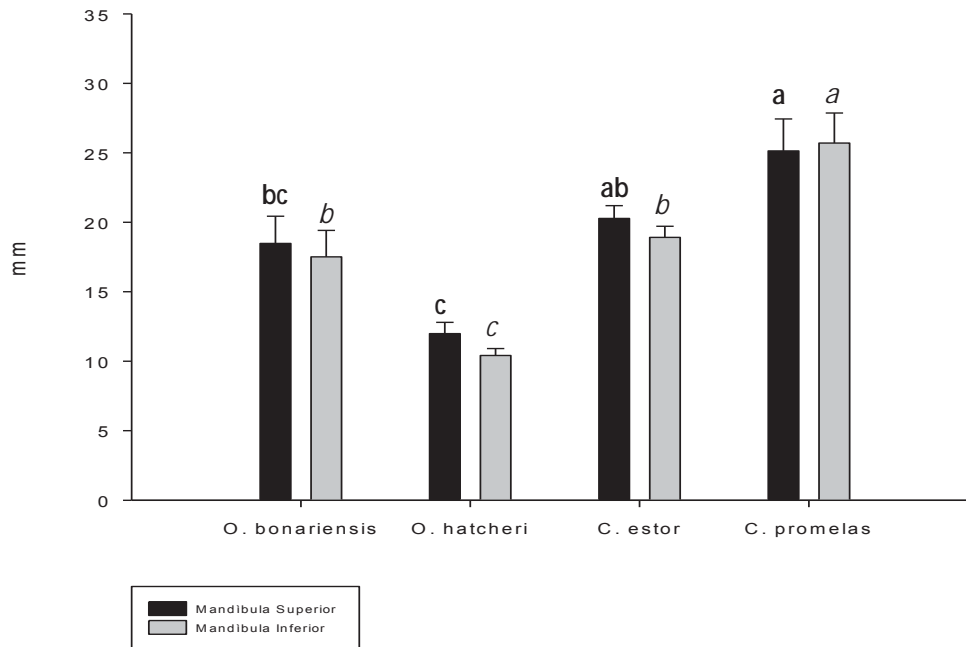


Figura 22. Longitud mandibular de las diferentes especies estudiadas. Ambas variables se comparan por separado entre los taxa. Las letras negritas distintas indican diferencias significativas en la mandíbula superior entre las cuatro especies y letras cursivas distintas indican diferencias significativas de longitud de la cabeza entre las cuatro especies.

Respecto al tamaño de los dientes mandibulares (Figura 23) y la apertura bucal (Figura 24) no se encontraron diferencias entre las especies *O. bonariensis*, *C. estor* y *C. Promelas* ($p > 0.05$), mientras que *O. hatcheri* presentó los valores más bajos en ambos caracteres ($p < 0.05$).

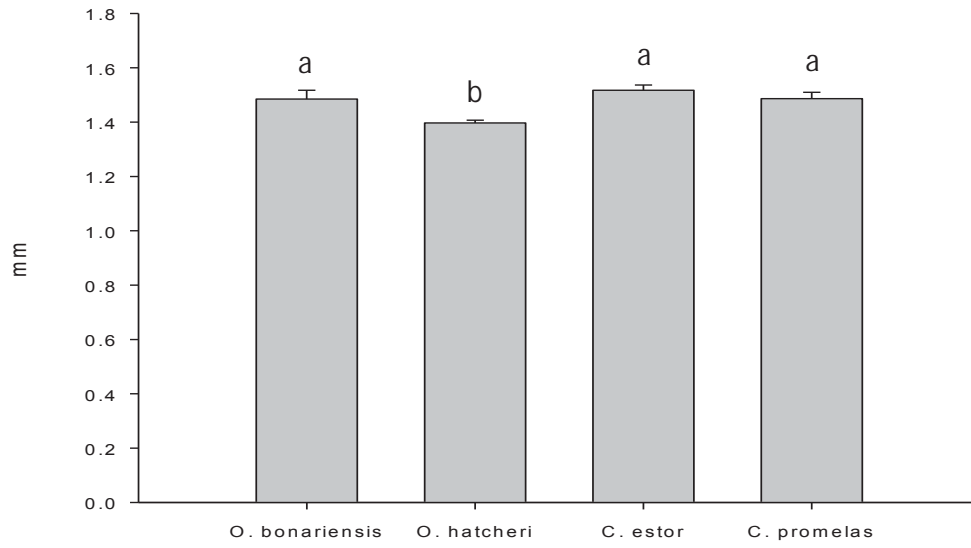


Figura 23. Longitud de los dientes mandibulares de las diferentes especies estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas.

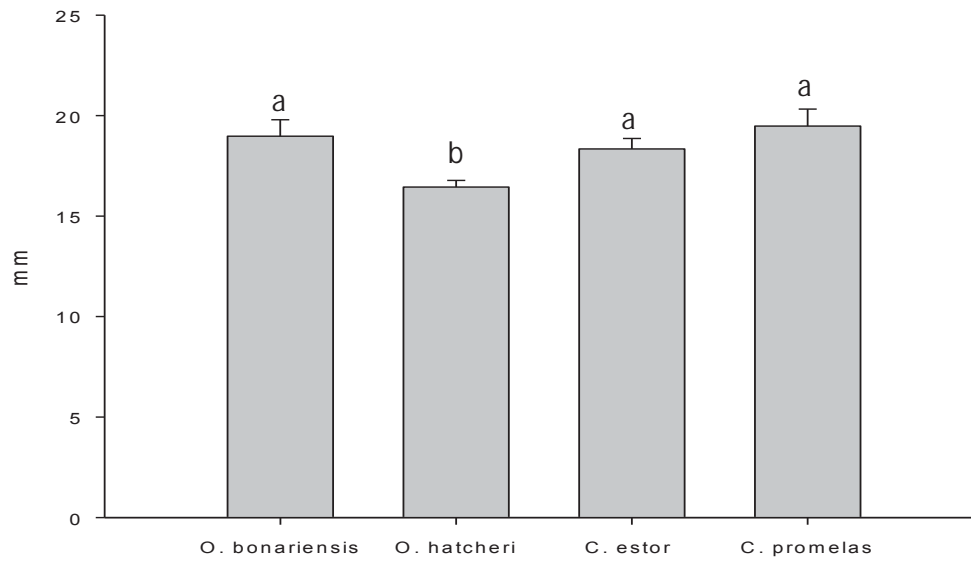


Figura 24. Apertura de boca de las diferentes especies estudiadas. Letras diferentes indican diferencias significativas.

5.2.2 Variables morfológicas internas

En las branquiespinas largas del primer arco, el valor más alto en longitud se encontró para *O. bonariensis* y el menor para *C. promelas*. No hubo diferencia significativa ($p>0.5$) entre *C. estor* y *O. hatcheri*. El valor de los espacios entre branquiespinas no es diferente significativamente ($p>0.5$) entre las cuatro especies.

La mayor longitud de branquiespinas cortas del segundo arco, se presentó en *C. estor* y *O. bonariensis* que difieren con *O. hatcheri* y *C. promelas*. Entre estas dos últimas especies, existe diferencia ya que el valor más bajo lo representa *C. promelas*.

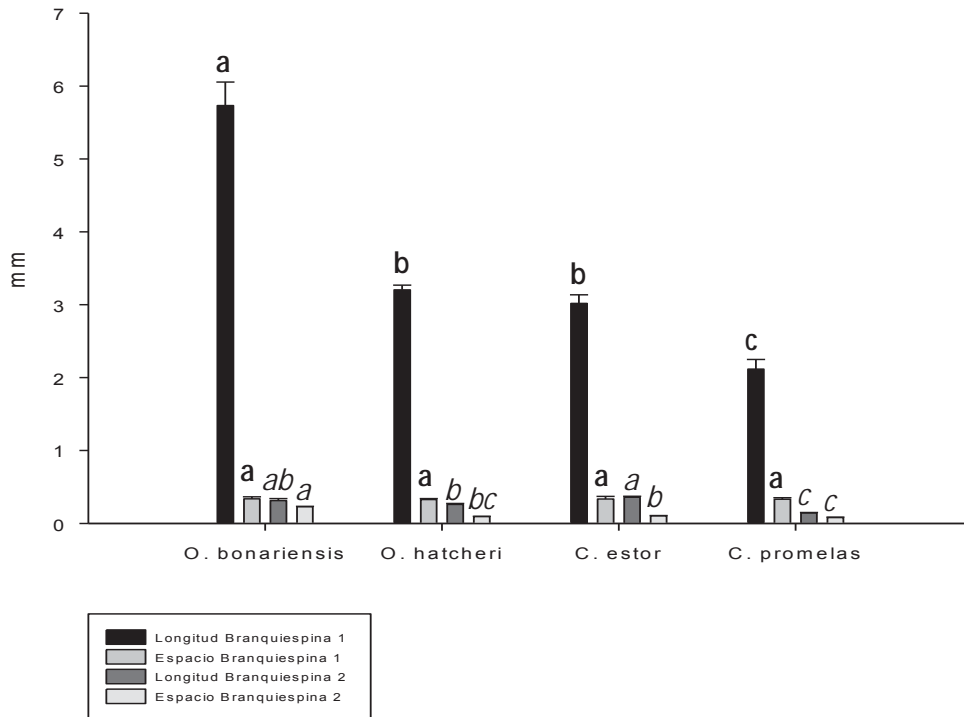


Figura 25. Longitud y espacios entre Branquiespinas. Las cuatro variables se comparan por separado entre los taxa. Letras negras indican variables del primer arco y letras cursivas indican variables del segundo arco. Las letras diferentes en barras del mismo color indican diferencias significativas de una sola variable.

Respecto a los espacios entre las branquiespinas del segundo arco, el menor valor se observó en **C. promelas**, sin embargo no difiere significativamente con **O. hatcheri** y la mayor en **O. bonariensis**, y entre **C. estor** y **O hatcheri**, no hubo significancia estadística ($p>0.05$).

La longitud de las branquiespinulas (dentículos) del primer arco branquial, difieren significativamente entre **O. bonariensis** y el resto de las especies, correspondiéndole el máximo valor. No existe diferencia significativa ($p>0.05$) entre las otras especies. Esta se presentó en los espacios entre branquiespinulas, el menor valor correspondió a **C. estor**, en orden creciente siguieron **C. promelas** y **O. hatcheri**, quienes no difieren significativamente ($p>0.05$) y por último, el valor máximo se presentó en **O. bonariensis**.

En las branquiespinulas del segundo arco branquial, su longitud en **O. bonariensis** y **C. estor** no muestra significancia y representan los valores más altos, mientras que los valores más bajos se encuentran en **O. hatcheri** y **C. promelas**, sin diferencia significativa ($p>0.05$).

En cuanto a los espacios entre branquiespinulas no hay diferencia, excepto para **C. estor**, quien presenta el menor valor ($p>0.05$) respecto a las demás especies, con excepción de **O. hatcheri** (Los resultados del análisis de las tres últimas variables se concentran en figura 26).

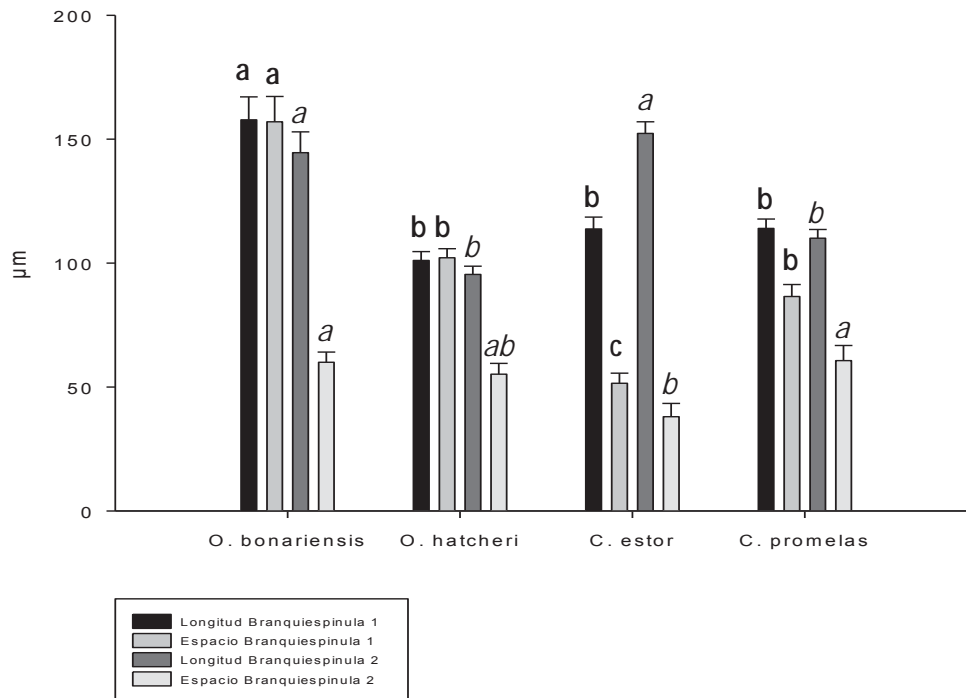


Figura 26. Longitud y espacios entre las Branquiespinulas de las diferentes especies estudiadas. Las cuatro variables se comparan por separado entre los taxa. Letras negritas indican variables del primer arco y letras cursivas indican variables del segundo arco. Las letras diferentes en barras del mismo color indican diferencias significativas de una sola variable.

El número de branquiespinas y branquiespínulas es significativamente distinto ($p > 0.05$) en las cuatro especies (Figura 27), de modo que ***O. bonariensis*** tiene el mayor número de branquiespínulas largas del primer arco, branquiespínulas cortas y branquiespínulas del segundo arco. Mientras que el número menor de branquiespínulas y branquiespínulas tanto del primero como del segundo arco, se encontraron en ***C. promelas***.

C. estor posee un número mayor de branquiespínulas largas del primer arco que ***O. hatcheri***, y por el contrario ***O. hatcheri*** tiene más branquiespínulas cortas que ***C. estor***. Por otro lado, ***C. estor*** presenta un mayor número de branquiespínulas en el primer arco respecto a las otras tres especies y en cuanto a las branquiespínulas del segundo arco ***O. hatcheri*** y ***C. promelas*** mostraron el menor número de branquiespínulas y como ***O. bonariensis*** tiene

el mayor número, difiere significativamente ($p>0.05$), con cifra encontrada en los otros taxa, en un nivel intermedio se encuentra **C. Estor** (Figura 27).

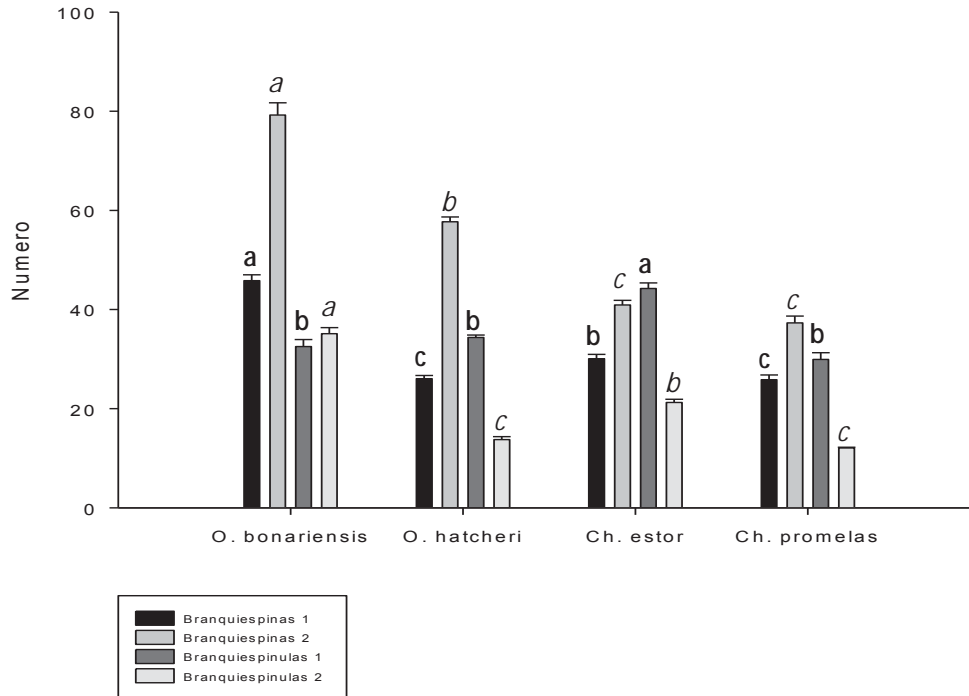


Figura 27. Número de Branquiespinas y Branquiespinulas. Las cuatro variables se comparan por separado entre los taxa. Letras negras indican variables del primer arco y letras cursivas indican variables del segundo arco. Las letras diferentes en barras de un mismo color indican diferencias significativas de una sola variable.

Los dientes faríngeos en las cuatro especies mostraron diferencias importantes (Figura 28). En orden descendente se encuentra en primer lugar **O. bonariensis** con los dientes más grandes y gruesos, en seguida **O. hatcheri** con dientes de menor tamaño y grosor en comparación con la primera, después **C. estor** y **C. promelas** que poseen dientes de menor tamaño y grosor en comparación con las especies del género **Odontesthes**. No obstante, los dientes faríngeos de **C. estor** no difieren significativamente ($p>0.05$) en tamaño con los de **O. hatcheri**.

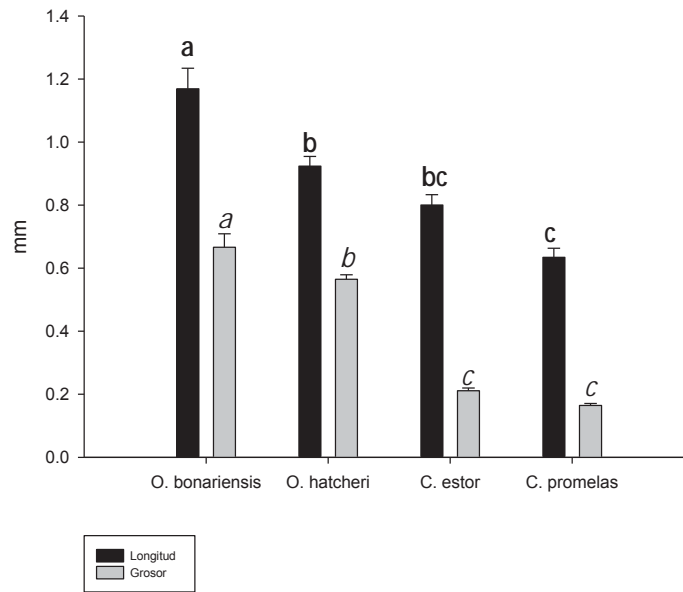


Figura 28. Longitud y grosor de Dientes faríngeos del quinto ceratobranquial de las diferentes especies estudiadas. Las dos variables se comparan por separado entre los taxa. Letras negras distintas indican diferencias significativas en longitud de dientes faríngeos y letras cursivas distintas indican diferencias significativas grosor de dientes faríngeos.

5.3. Contenido estomacal basado en una revisión bibliográfica

5.3.1 *Odontesthes bonariensis*

Peces con tallas de 14 a 20cm, de la especie *O. bonariensis* son considerados planctófagos por las presas encontradas en contenidos estomacales (De Buen 1953; Cabrera *et al.* 1962, 1973; Destéanos, 1967, 1969 y 1972; Bridge, 1974; Ringuelet, 1975; Baamondes *et al.*, 1979; Ringuelet, 1975, 1980; Aquino, 1991; Escalante, 2000;). Los peces mayores de 20 cm son ictiófagos estrictos, que pueden ingerir otros componentes alimenticios en forma accidental u ocasionales tales como micro crustáceos del zooplancton, insectos, larvas, gasterópodos, crustáceos, entre otros. Autores como Grosman *et al.* (1995) y Dyer (2003) en las publicaciones más recientes, consideran a la especie como zooplanctófaga (Tabla 2).

Tabla 2. Contenidos estomacales de *Odontesthes bonariensis* reportados por diferentes autores.

<i>Odontesthes bonariensis</i>					
Autor	Alimento Principal	Nicho Ecológico	Alimentación	Piscivoría	Otros componentes
De Buen (1953) Uruguay	Peces	Planctófago / Ictiófago	Eurífago	Si	Larvas insectos y copépodos
Cabrera (1962) Argentina	Peces	Planctófago / Ictiófago	Eurífago	Si	Insectos terrestres, copépodos
Destefanis <i>et al.</i> (1967, 1969, 1972)	Copépodos, Cladóceros	Planctófago	Eurífago	No	Gasterópodos, Crustáceos
Cabrera <i>et al.</i> (1973) Rio de la Plata	Copépodos, Cladóceros	Planctófago / Ictiófago	Eurífago	Si	Crustáceos, Pelecípodos y Diatomeas
Burbidge <i>et al.</i> (1974) Chile	Peces	Planctófago / Ictiófago	Eurífago	Si	Copépodos. Diatomeas
Ringuelet (1975, 1980)	Copépodos, Cladóceros / Peces	Planctófago / Ictiófago	Eurífago	Si	Diatomeas, Gasterópodos y crustáceos
Ringuelet (1975) Rio de La Plata, P.	Copépodos, Cladóceros	Planctófago	Eurífago	No	Insectos terrestres
Ringuelet (1975) Laguna Vitel, P. Buenos Aires	Pelecípodos, Copépodos	Planctófago	Eurífago	No	Diatomeas, Ninfas y Larvas Insectos
Ringuelet (1975) El Azulón, P. de Rioja	Peces	Ictiófago	Eurífago	Si	Crustáceos, Larvas y Ninfas de Insectos
Ringuelet (1975) Laguna el Comedero, P. de Juluy	Restos Vegetales	Planctófago	Eurífago	No	Larvas insectos y Diatomeas
Bahamondes <i>et al.</i> (1979)	Peces	Planctófago / Ictiófago	Eurífago	Si	Himenópteros, coleópteros
Escalante (2000) Rio Tercero, P. de Córdoba	Cladóceros	Planctófago	Eurífago	No	Gasterópodos, Ostrácodos
Aquino (1991) Cadillal, P. de Tucumán	Copépodos, Cladóceros	Planctófago	Eurífago	Si	Insectos terrestres, Ostrácodos
Grosman <i>et al.</i> (1995) Los Trapenses, Rio de la Plata	Copépodos, Cladóceros	Zooplactófago	Eurífago	No	Crustáceos, Insectos, Gasterópodos
Dyer (2003)	Copépodos, Cladóceros	Zooplactófago	Eurífago	No	Insectos, Gasterópodos

5.3.2 *Odontesthes hatcheri*

Se le considera una especie zoobentófaga que consume diversos organismos pero con preferencia por los gasterópodos. Entre los componentes alimenticios registrados por los diferentes autores se encuentran larvas y pupas de insectos y detritos, entre otros (**Alvear *eta al.*, 2007; Macchi *et al.*, 1997 y 2007; Ferriz, 1987 y 1993; Almiron *et al.*, 1997**). También se registra la ingesta de restos de peces, sin embargo no son considerados como un alimento prioritario en la alimentación de esta especie (Tabla 3).

Tabla. 3. Contenidos estomacales de *Odontesthes hatcheri* reportados por diferentes autores.

<i>Odontesthes hatcheri</i>					
Autor	Alimento Preferencial	Nicho Ecológico	Alimentación	Piscivoría	Otros componentes
Ferriz (1987, 1993)	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago		Larvas y pupas I.
Almirón <i>et al.</i> (1997) Región Patagónica	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago	Si	Detritos, Copépodos
Macchi <i>et al.</i> (1999, 2007) Región Patagónica	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago	Si	Larvas Insectos, Detritos
Dyer (2003)	Copépodos, Cladóceros	Zooplancatófago	Eurífago	No	Insectos, Gasterópodos
Alvear <i>et al.</i> (2007) Arg. Río Negro, C. Gral. Conesa	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago	Si	Larvas y Pupas I. Detritos
Alvear <i>et al.</i> (2007) Arg. Río Negro, C. Guardia Mitre	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago	Si	Larvas y Pupas I. Detritos
Alvear <i>et al.</i> (2007) Arg. Río Negro, C. Allen	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago	Si	Larvas y Pupas I. Diatomeas
Alvear <i>et al.</i> (2007) Arg. Río Negro, C. Villa Regina	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago	Si	Larvas y Pupas I., Detritos, Microfitas
Alvear <i>et al.</i> (2007) Arg. Río Negro, C. Choele Choel	Moluscos (Gasterópodos)	Zoobentófago	Eurífago	Si	Larvas y Pupas I. Detritos, Insectos

5.3.3 *Chirostoma estor*

En un principio, con base en estudios del contenido intestinal, varios autores en ubicaron a *Chirostoma estor* como una especie carnívora que se alimenta principalmente de peces. Entre los componentes alimenticios más frecuentemente reportados se encuentran organismos del zooplancton, como los copépodos, cladóceros y ostrácodos; también se registra la presencia de decápodos, anfípodos, larvas y pupas de insectos, entre otros (Solórzano, 1963; Rosas, 1970 y 1976; García de León, 1984; Paulo- Maya *et al.*, 2000; Blancas *et al.*, 2003; Moncayo *et al.*, 2003). En 2006, Ross *et al.*, describen a esta especie como zooplancatófaga con habilidades para consumir diversas presas, por las características morfológicas de su cavidad faríngea. La Tabla 4 resume la información bibliográfica obtenida.

Tabla 4. Contenido estomacal de *Chirostoma estor* reportado por varios autores.

<i>Chirostoma estor</i>					
Autor	Ítem Alimenticio Preferencial	Nicho E.	Alimentación	Piscivoría	Otros componentes
Solórzano (1963)	Peces	Ictiófago	Eurífago	Si	Ostrácodos, Cladóceros y Copépodos
Rosas (1970, 1976)	Peces	Ictiófago	Eurífago	Si	Larvas y Pupas de Insectos
García de León (1984)	Peces	Ictiófago	Eurífago	Si	Copépodos, Cladóceros
Paulo -Maya <i>et al.</i> (2000)	Peces	Ictiófago	Eurífago	Si	Ostrácodos, Cladóceros y Copépodos
Blancas <i>et al.</i> (2003)	Peces	Ictiófago	Eurífago	Si	Copépodos, larvas Insectos
Moncayo <i>et al.</i> (2003)	Peces	Ictiófago	Eurífago	Si	Decápodos
Ross <i>et al.</i> (2006)	Zooplancton	Zooplancatófago	Eurífago	Si	Insectos, Decápodos, Peces.

5.3.4 *Chirostoma promelas*

Aparece en la NOM-059-ECOL-2001 (**Díaz-Pardo 2002**), categoría que mantiene hasta la actualidad (NOM-059-SEMARNAT-2010). Aunque existe poca información respecto a esta especie (Tabla 5), se ha descrito como un pez ictiófago (**Rosas, 1976**), y como un carnívoro estricto, que en estado adulto ingiere cladóceros y larvas de peces, estos últimos como componente alimenticio principal (**Torres-Villegas, 1978**).

Tabla 5. Contenido estomacal de *Odontesthes bonariensis* reportado por varios autores.

Autor	Ítem Alimenticio Preferencial	Nicho E.	Alimentación	Piscivoría	Otros componentes
Rosas (1976)	Peces	Ictiófago		Si	Insectos
Torres - Villegas (1978)	Peces	Ictiófago		Si	Cladóceros

Es muy importante mencionar que todos los autores coinciden en que las cuatro especies presentan cambios en su alimentación con el desarrollo ontogénico y además tienen un amplio espectro trófico.

5.3.5 Componentes alimenticios

De las especies de organismos encontrados en el tubo digestivo de estas especies, la mayoría son invertebrados y varios pertenecen a los artrópodos (microcrustáceos como copépodos, cladóceros, ostrácodos, anfípodos) larvas de insectos (quironómidos, ninfas de odonatos, y efemerópteros); crustáceos decápodos (como el acocil, *Cambarellus sp.*, y malacostráceos) todos ellos se caracterizan por poseer un exoesqueleto quitinoso (Tabla 6).

También ingieren microalgas principalmente diatomeas y moluscos particularmente en las especies del género *Odontesthes*. Los gasterópodos se registran con mayor frecuencia, aunque también se encuentran pelecípodos, estos últimos ocurren más comúnmente en *O. hatcheri* (Tabla 6).

Tabla 6. Características de los componentes alimenticios encontrados para las cuatro especies de aterinópsidos estudiadas.

Alimentos	Tamaño		Estructura Protección.	Composición	Hábitat	Especie
	< 0.1 mm	> 1 mm				
Diatomeas	< 0.1 mm	> 1 mm	Pared celular	Sílice (dióxido de silicato hidratado)	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i> <i>C. estor</i> .
Copépodos	0.3 mm	2 mm	Cutícula	Quitina	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i> <i>C. estor</i> .
Cladóceros	0.5 mm	> 1 mm	Caparazón	Quitina	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>C. estor</i> , <i>C. promelas</i>
Ostrácodos	0.1 mm	2 mm	Valvas	Quitina	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>C. estor</i> .
Quironómidos	< 1 mm	1 cm	Cutícula	Quitina	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i> <i>C. estor</i> , <i>C. promelas</i>
Ninfas odonatos	5 mm	2 cm o >	Cutícula	Quitina	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i> <i>C. estor</i> , <i>C. promelas</i>
Ninfas de efemerópteros	5 mm	2 cm o >	Cutícula	Quitina	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i> <i>C. estor</i> , <i>C. promelas</i>
Decápodos	> 0.5 mm	> 5 cm	Cutícula	Quitina	Bentónico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i> <i>C. estor</i> .
Gasterópodos	> 0.5 mm	> 5 cm	Concha	Carbonato cálcico	Bentónico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i>
Pelecípodos	1 mm	> 5 cm	Valvas	Carbonato cálcico	Bentónico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i>
Peces	5 cm	8 cm o >	Escamas	Calcificadas	Pelágico	<i>O. bonariensis</i> , <i>O. hatcheri</i> <i>C. estor</i> , <i>C. promelas</i>

6. Discusión

Los estudios de morfología funcional se han utilizado en numerosos grupos de peces, donde han sido de gran importancia para explicar la relación que existe entre el hábitat y la expresión fenotípica de las especies. (**Gatz, 1981; Blake, 2004**). La morfología, por lo tanto, está estrechamente relacionada con el hábitat y el tipo de alimentación puesto que puede influir en la habilidad de los organismos para alimentarse limitando el tamaño de presas que pueden ser capturadas o consumidas (aún cuando exista cierta flexibilidad dentro de este límite) o puede influir en la eficiencia con la cual un pez captura y consume una presa en particular (**Chojs, 1970; Wanwrite and Barton, 1995**).

Los resultados de este trabajo muestran diferencias morfológicas importantes que se relacionan con los hábitos alimentarios de estas especies. Una de las más notables por ser externa, es la posición de la boca; esta característica permite inferir el tipo de ambiente donde preferencialmente se alimentan estos peces. *O. hatcheri* se destacó notablemente por presentar una boca situada en posición terminal pero dirigida en forma descendente, característica que le permite alimentarse de organismos del bentos, concordando con lo descrito por (**Keast and Webb, 1966; Herpher, 1993**). Además, los resultados de los análisis del contenido del tracto digestivo realizados por numerosos autores (Tabla 2) sugieren que efectivamente esta especie tiene gran habilidad para alimentarse de organismos que habitan en el fondo.

Odontesthes bonariensis, *C. estor* y *C. promelas*, tienen boca terminal dirigida en sentido ascendente. Este tipo de boca es funcional en diversos niveles de la columna de agua (**Norton, 1991; Blake, 2004**). Por lo tanto, de acuerdo a la posición de la boca, la alimentación de estas tres especies evidentemente es diferente a la del bentófago *O. hatcheri*, pues esas tres poseen una clara tendencia al consumo de organismos pelágicos. Además, los diversos autores que han analizado el tracto digestivo de estos peces han encontrado que los principales componentes alimenticios son precisamente organismos pelágicos (Tablas 2, 4 y 5).

Además del tipo y posición de la boca, las diferencias en la disposición de las mandíbulas favorece la captura de alimento en los diferentes ambientes donde se desenvuelven estos animales. Las especies del *Chirostoma* estudiadas, por tener la mandíbula inferior más sobresaliente que la superior, tienen mayor capacidad para capturar organismos que se encuentran al frente, sobre la columna de agua y en la zona superficial; mientras que en *O. hatcheri*, la prolongación de la mandíbula superior sobre la inferior le confiere mayor capacidad para sujetar y manipular presas del fondo. Sin embargo, *O. bonariensis* no presenta esta marcada prolongación de la mandíbula superior, por lo que sus presas potenciales principalmente habitan en la columna de agua. A pesar de ello, no se limita al consumo de estos organismos, puesto que en su tracto digestivo se han encontrado caracoles bentónicos tal como ocurre con *O. hatcheri*, lo que definitivamente debe hacer posicionando su cuerpo en forma perpendicular al fondo, tal como ha sido observado en *C. estor* y *C. promelas* en tanques de cultivo cuando el alimento se encuentra en el fondo.

Caracteres como la longitud y altura de la cabeza, así como la apertura bucal se relacionan directamente con el tamaño de las presas (Bhat, 2005), aunque son caracteres también relacionados a la ontogenia (Chen, 2002; Mallaney and Gale, 1996). De acuerdo a los resultados de este trabajo, las diferencias interespecíficas existentes se relacionan de manera importante con la capacidad de ingerir presas de diversos tamaños. Así, *C. promelas*, *O. bonariensis* y *C. estor* tienen mayor capacidad para consumir presas de gran tamaño, mientras que en *O. hatcheri* es menor de acuerdo a la apertura bucal (Figura 24).

La longitud de las mandíbulas también se relaciona con la ontogenia. Sin embargo, según Barel (1983), están directamente relacionadas con la facultad de protrusión, especialmente la mandíbula inferior. Al tener mayor proyección del hocico, los peces adquieren más habilidad y mayor velocidad para atacar a presas evasivas. La capacidad de proyectar el hocico, por lo tanto, es mayor para *C. promelas* y menor para *O. hatcheri*, mientras que *O. bonariensis* y *C. estor* se mantienen en un nivel intermedio.

Lo anterior tiene relación directa con los componentes alimenticios de estas especies, puesto que presas como los copépodos, cladóceros y otros peces, frecuentemente encontrados en *O. bonariensis*, *C. estor* y *C. promelas*, son organismos de movimientos de escape rápidos. Mientras que los caracoles bentónicos comúnmente ingeridos por *O. hatcheri* se desplazan con movimientos relativamente lentos.

Por lo tanto, las diferencias en la longitud de las mandíbulas en estas especies, les confieren diferentes capacidades para capturar su alimento. Lo que concuerda con estudios morfofuncionales realizados en especies de *Chirostoma* del lago de Chapala, que demuestran que las diferencias en el aparato mandibular de especies simpátricas, les permite explotar de manera diferencial los componentes alimenticios (**Rodriguez-Ruiz y Granado-Lorencio, 1988 a y b**).

Por otro lado, los dientes mandibulares de las especies estudiadas, no difieren estadísticamente en tamaño, excepto para *O. hatcheri* quien presentó el menor valor (Figura 23). Sin embargo, *O. bonariensis* muestra una diferencia cualitativa en la corona de los dientes, al ser estos débilmente bicúspides y cuya cúspide inferior no se aprecia en los dientes de las demás especies. Es difícil determinar con precisión la funcionalidad de este tipo de dientes; sin embargo, posiblemente tengan relación con la captura de alimento, puesto que peces con dientes mandibulares de más de una cúspide, se alimentan de material alóctono de consistencia dura carácter que también se ha encontrado en peces moluscívoros (**Gerking, 1994; Prieto, 2000; Linde et al., 2004**). Considerando que en *O. bonariensis* se ha registrado el consumo de caracoles e insectos que son de consistencia dura, es posible que las características de los dientes favorezcan la captura este tipo de alimento. Aunque todavía no hay una conclusión definitiva.

Una de las principales diferencias en estructuras como los huesos faringobranquiales y el quinto ceratobranquial, se observó en el tipo y distribución de dientes de ambas piezas. Estos son de mayor tamaño a medida

que se acercan al eje de simetría y son más pequeños mientras más distales sean, por lo que es probable que la masticación del alimento sea más intensa en el área del eje de simetría, puesto que posiblemente, es ahí donde inicia dicho proceso. Posteriormente se dirige a áreas más distales en forma de cascada, triturando partículas ya más pequeñas provenientes del eje de simetría.

Los huesos faringobranquiales y el quinto ceratobranquial están estrechamente relacionados entre sí, puesto que al parecer, participan de manera importante en el proceso de masticación (**Chernoff, 1986; Liem, 1986; Iliadou and Anderson, 1998**). Ambas estructuras embonan una sobre otra para que los dientes trituren el alimento que se encuentra exactamente en medio de ellas. Además, el funcionamiento se da de manera armónica y conjunta para actuar como una sola estructura, al estar asociadas a una morfología funcional (**Galis et al., 1994**).

Los dientes del tercer faringobranquial, en las cuatro especies representan los dientes de mayor tamaño, al igual que los dientes de la región uno del quinto ceratobranquial. Aunque las características morfológicas de todos ellos son similares, estadísticamente son diferentes, de manera que los dientes de las especies del género ***Odontesthes*** son más gruesos y grandes, por lo que es de esperar que sean más fuertes, evidentemente para moler alimentos bastantes duros como insectos y moluscos. Contrario a lo que se observa en los dientes de las especies de ***Chirostoma***, que aunque son amplios, comparados con los taxa de ***Odontesthes***, son estructuras más esbeltas y de menor tamaño, con apariencia de ser más frágiles que favorecen el consumo de organismos de consistencia relativamente más blanda como por ejemplo los cladóceros, copépodos y anfípodos. Los dientes en estas estructuras por lo tanto, se relacionan con el tipo de alimento que consumen (**Barel, 1977; Iliadou y Anderson, 1998**).

Las características de los componentes alimenticios de estas especies guardan relación directa con el aparato orobranquial. Sin embargo, los dientes faríngeos

se relacionan directamente con la dureza del alimento, la cual depende particularmente de la composición de las presas.

En las cuatro especies la mayoría de sus presas son invertebrados y un gran número de estas pertenecen a los artrópodos, caracterizados por poseer un exoesqueleto o cutícula que contiene quitina que le otorga rigidez (**Armengol et al., 1986**).

El grosor de la cutícula varía en los distintos grupos de artrópodos y depende del tamaño y de la especie, así que puede ser de menos de 1µm en larvas de mosquitos (quironómidos) o puede ser más gruesa de 3 mm como en el caso del cangrejo herradura (***Limulus sp.***). La cutícula recién formada es flexible y elástica pero se va endureciendo mediante el proceso de esclerificación (placas o escleritos). De este modo, los organismos de mayor tamaño y edad presentan un exoesqueleto de consistencia más dura que larvas, pupas y organismos de tamaño pequeño. Además en los crustáceos principalmente en langostas y decápodos esta calcificado al depositarse sustancias minerales como carbonato de calcio y fosfato de calcio, lo que aumenta su rigidez (**Armengol et al., 1986**).

Por lo tanto es de esperar que los distintos componentes alimenticios tengan una consistencia diferente y de acuerdo a su composición los podemos ordenar en forma ascendente de grado de dureza colocando en primera instancia a los microcrustáceos como ostrácodos, cladóceros, copépodos; después larvas y ninfas de insectos y por último los crustáceos. Sin embargo, de acuerdo a las características de los dientes faríngeos de las cuatro especies en estudio, no les resulta difícil triturar estas presas.

Una de las presas encontradas en el contenido estomacal de estas cuatro especies, según diversos autores son los peces principalmente de la misma especie, quienes tienen escamas como protección externa de consistencia dura ligeramente calcificadas y adquieren una disposición imbricada donde la epidermis se pliega para rodearlas. La secuencia y grosor de las capas, y la

manera cómo están unidos, son clave en la preservación de una fortaleza mecánica y resistencia a la penetración.

Los dientes faríngeos de las cuatro especies no presentan las características morfológicas ni el tamaño adecuado para realizar la molienda de presas como peces, no obstante son ingeridos completos y parcialmente triturados y las escamas de protección no representan ningún inconveniente para ello.

En estos peces también se registran microalgas principalmente diatomeas; estas son unicelulares y su pared celular está formada de sílice (dióxido de silicato hidratado), que les confiere rigidez (**Mann, 1999**), pero de ningún modo representa una dificultad para ser trituradas por los diferentes dientes faríngeos encontrados en los peces estudiados. Además, es muy posible que su ingesta sea meramente accidental.

El consumo de moluscos particularmente se da en las especies de ***Odontesthes***, en quienes la mayor frecuencia de consumo corresponde a los gasterópodos, pero también pelecípodos; los últimos son más comunes en ***O. hatcheri***. Estos organismos poseen una estructura de protección (concha y valvas) con una composición que le otorga dureza principalmente por el carbonato cálcico que se deposita en esta. (**Marsh and Sass, 1981**).

Por lo tanto, es claro que estos organismos presentan una protección más dura en comparación con el resto de los componentes alimenticios antes mencionados, por lo que para los taxa de ***Chirostoma***, evidentemente representan un problema para ser triturados, mientras que para integrantes de ***Odontesthes***, en especial la especie ***O. hatcheri***, no lo es. Esto también se hace evidente en los dientes del tercer faringobranquial donde resalta en estos dientes una cúspide inferior con marcas aserradas que posiblemente contribuyan a una masticación o trituración más eficiente para alimentos de consistencia dura.

Mientras tanto, de acuerdo a la forma, tamaño y grosor, los dientes faríngeos de ***Chirostoma*** en especial ***C. estor***, son más aptos para la molienda de

microcrustáceos. Por otro lado, el hecho de encontrar con frecuencia gran cantidad de microcrustáceos en el contenido estomacal de estas especies, refleja la existencia de una morfología branquial que permite el consumo de estos pequeños organismos. Estructuras como branquiespínas y branquiespínulas son las responsables de que estos peces tengan la habilidad para consumir estos pequeños organismos (**Sanderson et al., 1996, 2001, 2002; Hoogenboezem, 1991; Braided, 2001**). Sin embargo, de acuerdo a los resultados, el grado de desarrollo entre las especies varía, encontrándose diferencias importantes del aparato branquial que se reflejan en la función y la capacidad de retener partículas o presas de un determinado tamaño.

Los resultados indican que ***O. bonariensis*** con respecto a las demás, presenta la mayor cantidad de branquiespínas y branquiespínulas (de estas últimas excepto las del primer arco), además de que son de mayor longitud. Por el contrario, ***C. promelas*** representa la especie con menor número y longitud de estas estructuras. Algunos estudios morfológicos en tilapias señalan que la presencia de branquiespínas largas se relaciona con una alta habilidad de retención de partículas pequeñas y, a medida que aumenta el tamaño de éstas, aumenta la capacidad de filtración de los peces (**Trewavas, 1983**). Por lo tanto es evidente que entre estos dos taxa, la capacidad de filtración es mayor en ***O. bonariensis***.

Chirostoma estor respecto a ***O. hatcheri*** presenta mayor número de estructuras branquiales excepto en branquiespínas del segundo arco y mayor longitud en branquiespínas y branquiespínulas del segundo arco. Lo que deja en claro que el primero tiene mayor capacidad de filtración. El hecho de que ***O. hatcheri*** tenga un mayor número de branquiespínas en el segundo arco, no reduce los espacios interbranquiales pues muestra un menor número de branquiespínulas en dichas estructuras, y por lo tanto esta conformación no le confiere mayor habilidad de filtración. Además, aunque los valores de longitud de las branquiespínas y branquiespínulas del primer arco branquial, que son muy importantes en la retención de partículas, son similares entre estas dos especies, ***C. estor*** presenta un mayor número, lo que le permite reducir los espacios y por lo tanto aumenta su capacidad para filtrar.

La distancia entre las estructuras branquiales es un factor de gran importancia para la formación de una criba cerrada que optimice los procesos de retención mediante espacios cortos (Hjelm *et al.*, 2003). Entre *O. bonariensis* y *C. estor* existen diferencias importantes que sugieren que la capacidad de filtración es mayor para *C. estor*, aunque *O. bonariensis* presentó los valores más altos de longitud y número. Si se comparan las distancias entre las estructuras branquiales de estas especies encontramos que efectivamente son menores en *C. estor*, por lo que su criba es mucho más cerrada y la capacidad de filtración también es mayor. *Odontesthes bonariensis* se encuentra en segundo lugar mientras que *O. hatcheri* y *C. promelas* en tercero y cuarto respectivamente. Esto principalmente se debe a que *C. promelas* presenta los valores más bajos en número y longitud de estructuras branquiales y la mayor distancia entre ellas.

Sin embargo, no cabe duda de que las cuatro especies tengan características estructurales para realizar la filtración de alimento, pero en diferentes grados, lo cual depende de la morfología de la criba (Hessen, 1988; Sanderson *et al.*, 1998 y 1999).

Aunque la morfología del aparato orobranquial es importante, no es determinante en la conducta alimentaria. La capacidad de un pez para capturar cualquier alimento está principalmente limitada por el tamaño de apertura bucal y en el caso de las cuatro especies en estudio, el tamaño mínimo de las presas está influido por los espacios interbranquiales. Por lo tanto, las tallas de las presas de esos cuatro taxa son acordes con la estructura de la criba. La presencia de peces en el contenido estomacal de estas especies, que son relativamente grandes, (entre 5 y 8 cm de longitud) en comparación con la apertura máxima encontrada, se explica mediante el hecho de que su captura se realice por la parte frontal y más ancha del cuerpo (cabeza), misma que alcanza un valor máximo alrededor de 15mm, lo que permite ingerir peces de un longitud considerable.

Es importante conocer los valores del tamaño máximo y mínimo del alimento que pueden ingerir las especies con potencial para la acuicultura porque permite proporcionar un tamaño ideal para evitar pérdidas económicas en el gasto de alimento y contribuye también a mantener las condiciones adecuadas de sanidad del medio acuático donde se cultivan dichas especies.

7. Conclusiones

1. La morfología de las estructuras de la boca y del aparato branquial en las cuatro especies muestran características de peces filtradores.
2. Los componentes alimenticios encontrados en el tracto digestivo de las cuatro especies permitan determinar que son peces carnívoros.
3. Existen diferencias morfológicas que se relacionan con la alimentación y les permiten ser selectivamente distintas.
4. La posición de la boca permite ubicar a ***O. bonariensis***, ***C. estor***, ***C. promelas*** como consumidores de organismos pelágicos y a ***O. hatcheri*** como consumidor de organismos del bentos.
5. La longitud de las mandíbulas, en especial de la mandíbula inferior es mayor en ***C. promelas*** por lo que tiene mayor capacidad de protrusión.
6. El aparato branquial de ***Chirostoma estor*** tiene espacios interbranquiales mas cortos por lo que la malla que forma es más cerrada y con ello tiene mayor capacidad de filtrar organismo pequeños.
7. La forma de los dientes faríngeos, la posición y el tamaño de la boca de ***O. hatcheri*** le permiten ser eficiente en la captura de gasterópodos.
8. Los taxa de ***Odontesthes*** tienen capacidad de triturar alimento de consistencia dura, la cual aumenta en ***O. hatcheri*** por poseer dientes con marcas aserradas en la corona y con procesos endurecidos.
9. Las especies de ***Chirostoma*** tienen mayor capacidad de moler alimentos blandos y de tamaño pequeño.
10. Las estructuras branquiales, la posición, apertura y protrusión de la boca de ***O. bonariensis*** le permiten consumir organismos del plancton;

mientras que el grosor de los dientes faríngeos le permiten consumir organismos de consistencia dura como los gasterópodos.

11. Facultativamente las cuatro especie tienen la capacidad de consumir peces, sin embargo la característica que les confiere tal habilidad es únicamente la apertura de la boca y la habilidad de protrusión.
12. La morfología juega un papel importante en la alimentación de las especies, pero no es determinante para estas cuatro especies.
13. Las cuatro especies analizadas consumen presas con características de tamaño y consistencia similares o iguales como microcrustáceos, insectos, larvas de insectos, decápodos y peces, las cuales son consumidas independientemente de dichas características morfológicas de la boca y aparato branquial. Lo que sugiere que existen otros factores que intervienen durante la alimentación y que también son importantes.

8.Referencias

Aguilar-Valdez M. C. 2004. Características morfométricas y estructuras bucofaríngeas de larvas y juveniles de pez blanco (*Chirostoma estor estor* Jordán 1879) y su relación con los mecanismos de alimentación. Tesis de licenciatura. IIAF. U.M.S.N.H.50p.

Al-Hussaini, A. H. 1947. The feeding habits and the morphology of alimentary tract of some teleosts living in the neighbourhood of the marine biological station. Ghardaqa. Red Sea. Publ. Mar. Biol. Stn. Fouad I Univ.5: 1- 61 pp.

Almirón A., M. Azpelicueta., J. Casciotta., A. Lopez- Cazorla. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilic and Austral subregions in South America, Argentina. Biogeographica 73:23-30.

Alvear A. P., Rechenco M., Macchi J. P., Alonso F. M., Lippoly E G., Denegri A. M., Navone G., Zattara E.E., Garcia – Asorey M. I., Vigliano H. P. 2007.

Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del Rio Negro, Patagonia Argentina. Ecología Austral. Asociación Argentina de Ecología. 17:231-246.

Amundsen, P-A., Bohn T. y Vagas G. H., 2004. Gill raker morphology and feeding ecology of two sympatric morphs of European whitefish *Coregonus lavaretus*. Ann Zool. Fennici. 41 : 291-300.

Aquino A.E. 1991. Alimentación de *Odontesthes bonariensis* (Cuv. & Val. 1835) (Osteichthyes, Atherinidae) en el embalse El Cadillal (Tucumán, Argentina). Biol. Acuática 15: 176-177.

Armengol, J., 1986. Artròpodes (I). *Història Natural dels Països Catalans*, 9. Enciclopèdia Catalana, S. A., Barcelona, 437 pp.

Armijo, O. y Sasso, Y. L., 1976. Observaciones preliminares en acuarios sobre incubación y alevinaje de aterinidos (*Chirostoma ssp.*) del Lago de Pátzcuaro, Mich. Fideicomiso para el desarrollo de la fauna acuática (3):13 pp.

Baigún, C. & R. Delfino. 2001. Consideraciones y criterios para la evaluación y manejo de pesquerías de pejerrey en lagunas pampásicas. In: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey. F. Grosman (Ed.). Ed. Astyanax, Azul, Buenos Aires. 132-145 pp.

Bahamondes I., Soto D., I. Villa. 1979. Hábitos alimentarios de los pejerreyes (Pisces: Atherinidae) del Embalse Rapej, Chile. Medio Ambiente 4(1): 3-18.

Barel, C.D.N., van Oijen, M.J.P., Witte, F. & Witte-Maas, E. 1977. An introduction to the taxonomy and morphology of the *haplochromine* Cichlidae from Lake Victoria. Netherlands Journal of Zoology, 27, 333–389.

Barel C.D.N. 1983. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Percoformes). Netherlands Journal of zoology. 33 (4): 357-424.

Barros, E. S., Regidor H., Iwaszkiw, J., 2004. Biología pesquera del pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Cuvier y Valenciennes, 1835) en el subtrópico de Argentina. AcuaTIC.20: 32-37pp.

Bhat, A. 2005. Ecomorphological correlates in tropicals stream fishes of Suothern India. Enviromental Biology of Fishes. 73: 20-25.

Beaumord C. A. 2000. The ecology and ecomorphology of fish assemblages of the Paraná – Paraguay Rivers Basin in Brasil. University of California, Santa Barbara. Pp. 106.

Berasain, G. E.; Velasco, C. A. M. y M. S. Chiclana. 2004. Historia de la piscicultura del Pejerrey en Argentina. In: Jornadas del Pejerrey: aspectos básicos y acuicultura. Chascomús, Argentina. 29 pp.

Blake R. W. 2004. Fish functional desing and swimming performance. Journal of Fish Biology. 65: 1193-1222.

Blancas A. G. A., G. Figueroa L., I. de los A. Barriga S., J. L. Arredonde F. 2003. Aportaciones al cultivo de pez blanco *Chirostoma* (Pisces: Atherinopsidae). En historia y avances del cultivo de pescado blanco. Instituto Nacional de la Pesca. 155- 168.

Boschi, E.E. y M.L. Fuster de Plaza. (1959). Estudio biológico pesquero del Pejerrey del Embalse del Río Tercero (*Basilichthys bonariensis bonaerensis*). Secretaría de Agricultura y Ganadería. Dept. Invest. Pesqueras. 8:1-61 pp.

Braided E. L. 2001. Caught in the crossflow. Macmillan Magazines Nature. 412: 387-388.

Burbidge R.G., Carrasco M.C., Brown P.A. 1974. - Age, growth, lengthweight relationship, sex ratio and food habits of the Argentine pejerrey, *Basilichthys bonariensis* (Cuv. et Val.), from Lake Peñuelas, Valparaiso, Chile. J.Fish. biol. 6 (2) : 299-306.

Cabrera S.E. 1962. - La alimentación natural del pejerrey del Río de La Plata. Dir. Gral. Pesca, Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 28 p.

Cabrera S.E. 1962. - Crecimiento del pejerrey del río de La Plata y algunos datos ecológicos sobre la especie *Basilichthys bonariensis* (Cuv. et Vcl.). Dir. gral. Pesca, Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 53 p.

Cabrera S.E., Balz M., Christiansen R.E., Candia C.R., 1973. - Algunos aspectos biológicos de las especies de ictiofauna de la zona de Punta Lara (río de La Plata). Alimentación natural del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*). Servo Hidrogr. nav., Buenos Aires, 29 p.

Calvo, J. y L. Dadone. (1972). Fenómenos reproductivos en el Pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) I. Escala y tabla de madurez. Rev. Museo de La Plata. XI:153-163 pp.

Calvo, J. y E.R. Morriconi. (1972). Fenómenos reproductivos en el Pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) III. Estudio de la fecundidad, época y número de desoves. Anal. Com. Invest. Cient. Pcia. De Bs. As., CXCI: 75-83 pp.

Cassemiro S., F. A., Hahn N. S., Valle de Britto Rangel T. F. L. 2003. Diet and trophic morphology of the silverside *Odontesthes bonariensis* of the Salto Caxias Reservoir Rio Iguacu, Paraná, Brazil. Neotropical Ichthyology. 1(2): 127-131.

Castro-Aguirre J. L., Espinoza-Pérez H. 2006. Los peces de la familia Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes) de las aguas costeras neutras e hipersalinas de Mexico. Hidrobiologica. 61 (1): 89-101.

Chen, Li-Shun. 2002. Post-Settlement Diet Shift of *Chlorurus sordidus* and *Scarus schlegelii* (Piscis: Scaridae). Zoological Sdtuides. 41(1): 47-58.

Chernoff B. 1986. Phylogenetic relationship and reclassification of Menidiinae silverside fishes with emphasis on the tribe Membradini. Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia. 138 (1):189-249.

Choys R. J. 1970. Functional desing in fishes. Hutchinson University. Pp. 150.

Crisci J. V., López- Armengol M. F. 1983. Introduccion a La teoría y práctica de La taxonomía numérica. Organización de Estados Americanos, Washington. 132p.

Darrigran G., Mirta L. 2005. Moluscos litorales del estuario del Rio de la Plata-Argentina. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. ProBiota FCNyM, UNLP. Serie Técnica Didáctica, No. 8.40p.

David, I. W., O'Brien, J. W. and Luecke, C. 1983. A new Estimate of zooplankton retention by gill rakers and its ecological significance. American fishes society 112. Kansas. 638-66 pp.

De Buen, F. 1940. Huevos, crías y juveniles de *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro. Estación Limnológica de Pátzcuaro. (3):15 pp.

De Buen, F. de, 1953 Las familias de peces de importancia económica. 1. Santiago, Chile, Oficina Regional para América Latina, 331 p.

Del Valle A. Cría de pejerrey en Japón. Informe Técnico 10. Centro de Ecología Aplicada del Neuquén. Subsecretaría de Producción Agraria-Neuquén, Argentina y Agencia de Cooperación Internacional de Japón, 1991:45-51 pp.

Destefanis S., L. Freyre., R. Iriart, 1967. Régimen alimentario de peces de la laguna de Chascomús. En: Trabajos Técnicos, 3ra. Etapa (1967), 4. Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata (mimeog.). (Cap. I).

Destefanis S., L. Freyre., R. Iriart. 1969. Régimen alimentario de peces de la laguna de Chascomús. En: Trabajos Técnicos, 4ta. Etapa (1968-69). Convenio Estudio Riqueza Ictícola, La Plata (mimeog.). (Cap. I)

Destéfanis, S. y L. Freyre. 1972. Relaciones tróficas de los peces de la laguna Chascomús con un intento de referenciación ecológica y tratamiento bioestadístico del espectro trófico. Acta. Zool. Lilloana 29: 17-33.

Díaz Pardo, E. 2002. *Chirostoma promelas*. Peces en riesgo de la Mesa Central de México. Laboratorio de Ictiología y Limnología, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Bases de datos SNIB-CONABIO. Proyecto W039. México. D.F.

Domanico A. A., Freyre., R. Lauce. 2008. Aspectos reproductivos del pejerrey patagónico (*Odontesthes hatcheri* Eigenmann 1909), en el embalse Ezequiel

Ramos Mexia (Argentina). Universidad de Córdoba Colombia. Revista MVZ Córdoba. Vol 13 (3): 1446-1455.

Dyer, B.S., 2003. Atherinopsidae (Neotropical silversides). p. 515-525. In: R.E. Reis, S.O. Kullander and C.J. Ferraris, Jr. (eds.) Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America. Porto Alegre: EDIPUCRS, Brasil.

Dyer, B. S. H. 2006. Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). BIOCELL, 30(1): 69-88 pp.

Escalante A.H. (2002). Alimentación natural del pejerrey. En: Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey (ed. Grosman F.), pp. 69-79. Editorial Astyanax, Azul, Buenos Aires, Argentina.

Escalera, G. C. y Moncayo, E. R. 2002. Hábitos alimenticios de *Chirostoma labarcae* (Meek 1902) en el Lago de Chapala, México. Trabajo presentado en el VII Congreso Nacional de Ictiología, Universidad del Mar Campus Puerto Ángel, Oaxaca, México. 25p.

Evermann B. W. y W. C. Kendall. 1906. Notes on a collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of three new species. Proc US Natl. Mus., 31: 67-108.

Ferriz R.A. and G. R. Lopez. 1987. *Jenynsia lineata* (Jenyns) (Teleostei, Cyprinodontiformes, Jenynsilidae. Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. Hidrobiología 6 (4): 23- 27.

Ferriz R. A. 1993/1994. Algunos aspectos de la dieta de cuatro especies ícticas del río Limay (Argentina). *Revista- de Ictiología*, 2/3:1-7.

Fugi R., Agostinho A. A. and Hanh N. S. 2001, Trophic morphology of Five benthic- feeding fish species of a tropical floodplain. Rev. Brasil. Biol. 61 (1): 27-33.

Galis F., A. Terluow., J. W. Osse. 1994. The relation between morphology and behaviour during ontogenetic and evolutionary changes . Journal of Fish Biology. 45 (Supplement A.) 13-26p.

García de León F. J. 1984. Ecología pesquera alimentación y ciclo gonádico de *Chirostoma estor* Jordan y *Micropterus salmoides* Lacepede en el Lago de Pátzcuaro, Michoacán México. Tesis de Biología. UANL. 172p.

Gatz J. A. 1981. Morphology inferred niche differentiation in stream fishes. American Midland Naturalist. 106 (1): 10-21.

Gerking S. D. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. San Diego California. Pp. 416.

Godin, J. G. J. 1997. Evading predators. In: Godin, J. G. J. (Ed.) Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford University Press. E.E.U.U. 191-236 pp.

Grosman F., G Rudzik. 1990. Análisis de la dieta del pejerrey patagónico Patagonina *hatcheri* Eigenmann, 1909, Atherinidae, de la laguna Terraplén, Chubut, Argentina. Biota 6: 71-88.

Grosman F. 1995. El pejerrey. Ecología, cultivo, pesca y explotación. Ed. Astyanax, Azul, Bs As. 132p.

Grosman F. (Ed.). 2001. Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey. Editorial Astyanax, Buenos Aires. 209 pp.

Grosman, F., M. Mancini. 2001. Alcances socioeconómicos de la pesca deportiva del pejerrey. Realidad Económica 184: 106-121.

Graham, A. M. 2001. Comparative study of proteolytic enzymes in the digestive tract of the sub-species of pez blanco (*Chirostoma estor estor* and *Chirostoma estor copandaro*) (Pisces: Atherinidae). BSc. (Hon) Aquaculture Project. Institute of Aquaculture, University of Stirling. 35pp.

Gutiérrez C., A. L. 2003. Análisis de algunos aspectos tróficos y reproductivos de la comunidad de peces de un caño de aguas negras amazónicas en cercanías a Leticia (Amazonia Colombia). Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología Bogotá. Pp. 140.

Hart, P. J. B. 1997. Foraging tactics. In: Godin, J. G. J. (Ed.) Behavioural ecology of teleost. Oxfrd University Press. E.E.U.U.104-133 pp.

Herpher, B. 1993. Nutrición de peces comerciales en estanques. Primera Edición. Editorial Limusa. México. 406p. Kapoor, B. G., Smit, H. and Verighina, I. A. 1976a. The alimentary canal and digestion in teleosts. Adv. Mar. Bio., 13. 109-239 pp.

Hessen D. O., Andersen, R., Hindar, K., Skurdal, J. 1988. Food selection and competition in salmonids as reflected by gill-raker number and morphology. J. Appl. Ichthyol. 4: 121-129 pp.

Hjelm J., Van de Weerd G. H. and Sibbing F.A. 2003. Functional link between foraging performance, functional morphology and diet shift in roach (*Rutilus rutilus*). Canadian Journal of fisheries and Aquatic Sciences 60 (6): 700-708.

Hoogenboezem W., Van den Boogaart J. G. M., Sibbing F. A., Lammens E. H. R. R., Terlouw A., Osse W. M. 1991. A new of particle retention and branchial sieve adjustment in filter-feeding Bream (*Abramis brama*, Cyprinidae). J. Fish Aquat. Sci. 48: 7-19.

Hughes, R. N. 1997. Diet selection. In: Godin, J. G. J. (Ed.) Behavioural ecology of teleost fishes. Oxfrd University Press. E.E.U.U.134-162 pp.

Huysseune A. 1995. Phenotypic plasticity in the lower pharyngeal jaw dentition of *Astatoreochromis alluaudi* (Teleosti: Cichlidae). Archs oral Biol. 40 (11): 1005-1014.

Iliadou K., M. J. Anderson. 1998. Morphometric comparative analysis of pharyngeal bones of the genus *Scardinius* (Pisces: *Cyprinidae*) in Greece. *Journal of Natural History*. 32: 923-941.

Iwaszkiw, J.M. y L.R. Freyre. (1980). Fecundidad del Pejerrey *Basilichthys bonariensis bonaerensis* (Pisces Atherinidae) del Embalse Río Tercero, Córdoba. *Limnobiós*, 22(1):36-49 pp.

Jones, A., Houde, E. D., 1986. Mass rearing of fish fry for aquaculture. In: Bilio, M. Rosenthal, H. & C. F. Sindermann (Eds.), *Realism in Aquaculture: Achievements, constraints and perspectives*. European Aquaculture society, Bredene. 351-373 pp.

Keast A. and Webb D. 1966. Mouth and body form relative to feeding ecology in the fish fauna of a small lake. Lake Opinicon, Ontario. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*. 23 (12): 1845-1874.

King, A. S. & McLelland, J. 1975. *Outlines of Avian Anatomy*. London, Bailliere Tindall, p.154.

Kleerekoper, H. 1945. *Os pejerrey*. Servicio Informativo Agrícola, Ministerio Agricultura, Rio de Janeiro, 98pp.

Knöppel H. 1970. Food of Central Amazonian Fishes: contribution to nutrient ecology of Amazonian rain-forest streams. *Amzoniana* 2 (3): 257-352.

Lagler, K., Bardach, E., Miller, R. and D. May Passino. 1977. *Ictiology*. John Wiley and Sons, Second Edition. USA. 506 pp.

Lagler F. F., Bardach J. E., Miller R. R., Passino D. R. M. 1984. *Ictología*. AGT Editor S. A. Primera edición en español. México. 489p.

Liem K. F. 1986. The pharyngeal jaw apparatus of the Embiotocidae (Teleostei): A functional and evolutionary perspective. *Coeia*. 2: 311-323.

Linde M., Palmer M. and Gómez-Zurita J. 2004. Differential correlates of diet and phylogeny on the shape of the premaxilla and anterior tooth in sparid fishes (Perciformes: Sparidae). *Evol. Biol.* 17: 941-952.

López, H.L., García, M. L., Togo, C. Bibliografía de los pejerreyes argentinos de agua dulce. Situación ambiental de la Pcia. de Buenos Aires. A. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental. CIC 1991; I(6).

López, H. L.; Baigún, C. R. M.; Iwaszkiw, J. M.; Delfino, R. L. y O. H. Padin. 2001. La cuenca del Salado: Uso y posibilidades de sus recursos pesqueros. Editorial de la Universidad de La Plata. Argentina. 89p.

López, H. L.; Menni, R. C.; Donato, M. y A. M. Miquelarena. 2008. Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical Regions): an analysis using freshwater fishes. doi:10.1111/j.1365- 2699.2008.01904.x.

López, H. L.; Miquelarena, A. M. y J. Ponte Gómez. 2005. Biodiversidad y Distribución de la Ictiofauna Mesopotámica: 311-354. En: Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II. F. G. Aceñolaza (Coordinador). INSUGEO, Miscelánea, 14. 550 pp.

Lowe- McConnell R. H. 1987. Ecological studies in Tropical fish communities. Cambridge University Press. USA. New York. Pp. 382.

Mallaney M. D., Gale L. D. 1996. Ecological relationships in Ontogeny: Anatomy and diet in Gag, *Mycteroperca microlepis* (Pisces: Serranidae). *Copeia.* (1): 167-180.

Mann D. G. 1999. The species concept in diatoms. *Phycologia* 38, 437-495.

Marsh M. E., Sass R. L. 1981. Matrix-mineral relationship in the scallop hinge ligament. *Journal of Ultrastructure Research.* 76: 57-70.

Martínez-Palacios, C. A. y Lindsay- Ross G. 1994. Biología y cultivo de la mojarra latinoamericana *Cichlasoma urophthalmus*. CONACYT. México. 87-91pp.

Martínez Palacios, C.A., Barriga Tovar, E., Taylor, J.F., Ríos Durán, G., and Ross, L.G. 2001. Effect of temperature on growth and survival of *Chirostoma estor estor*, Jordan 1879, monitored using a simple video technique for remote measurement of length and mass of larval and juvenile fishes. *Aquaculture*. 209, (1-4), 369-377.

Martínez Palacios, C.A., Ríos Duran, M.G., Toledo Cuevas, M., Aguilar Valdez, M.C. and Ross, L.G. 2002. Progreso en cultivo del Pescado Blanco de Patzcuaro, *Chirostoma estor estor*. *Ciencia Nicolaita*. 32: 73-90.

Martínez-Palacios, C.A., Ríos Duran, Ma. G., Campos Mendoza, A., Toledo Cuevas, M., Aguilar Valdez, Ma de C. and Ross, L.G. 2003. Desarrollo tecnológico alcanzado en el cultivo del pez blanco de Patzcuaro. In: Historia y avances del cultivo de pescado blanco. p169-190. Ed: Patricia Rojas Carrillo. SAGARPA. Instituto Nacional de la Pesca. México. ISBN 968-800-540-1. 290pp.

Martínez-Palacios, C.A., Comas Morte, J., Tello-Ballinas, J.A., Toledo -Cuevas. M, and Ross, L.G. 2004. The effects of saline environments on survival and growth of eggs and larvae of *Chirostoma estor estor* Jordan 1879. (Pisces: Atherinidae). *Aquaculture*. 238: 509-522.

Martínez-Palacios, C.A., L Ambriz-Cervantes, L. Ríos-Durán, M.G., Ross, L.G. & Jauncey. K. 2007. Dietary protein requirement of juvenile Mexican Silverside (*Chirostoma estor estor* Jordan 1879), a stomachless zooplanktophagous fish. *Aquaculture Nutrition*. 13: 304-310.

Martínez-Palacios, C.A., Ross, L.G., Racotta-Dimitrov, I, Ríos Durán, M., Palacios Metchenov, E., Toledo Cuevas, M. and Ross, L.G., 2006. Advances in

applied research for the culture of Mexican silversides (*Chirostoma*, Atherinopsidae). BIOCELL. 30: (1), 137-148.

Martínez-Palacios, C.A., Salgado-García, R.L., Racotta, I.S., Campos-Mendoza, A. and Ross, L.G. 2007. The effects of salinity on eggs, larvae and juveniles of silverside (*Chirostoma promelas* Jordan and Snyder 1899) from Lake Chapala, Mexico. In press. North American Journal of Aquaculture.

Martínez-Palacios, C.A., Chávez-Sosa, J.C., Santoyo-Guzmán, V.O., Campos-Mendoza, A., Martínez-Chavez, C.C. and Ross, L.G. 2007. The effect of photoperiod on the reproduction of *Chirostoma estor estor* Jordan 1879 from Lago de Pátzcuaro, Mexico. Journal of Applied Ichthyology.

Moncayo E. R., C. escalera G., V. Segura G. 2003. Los pescados Blanco del Lago de Chapala. Características generales, en: historia y avances del cultivo del pescado blanco. Instituto Nacional de la Pesca. 51-77p.

Moyano, F. J., Días, M., Alarcón, F. J. and M. C. Sarasquete. 1996. Characterization of digestive enzymes activity during larval development of gilthead seabream (*Sparus aurata*). Fish Physiol. Biochem., 15: 121-130 pp.

Moyle, P. B. and Cech Jr. 2000. Fishes. An introduction to Ichthyology. Fourth Edition. Prentice Hall, Inc. USA. 612p.

Norton S. F., Luczkovich J. J. and Motta P. J. 1991. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. Environmental Biology Fishes. 43: 287-304.

Paulo Maya J., 2000. Situación actual sobre el conocimiento de la Biología del género *Chirostoma* Swainson (Pisces: Atherinopsidae). Ejercicio predoctoral. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México. 175 p.

Paulo-Maya J., G. Figueroa L., Soria- Barreto M. 2000. Peces dulceacuícolas mexicanos XIX *Chirostoma humboldtianum* (Atheriniformes: Atherinopsidae). ENCB-IPN. Zoología informa. 43: 59-74.

Prieto E. 2000. Estudio Ictiológico de un caño de aguas negras de la Amazonía Colombiana Leticia (Amazonía Colombiana). Tesis de pregrado. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Departamento de Biología. Bogotá. 89p.

Ramírez L. F. 2004. Morfología del aparato bucal y digestivo y su relación con la dieta de algunas especies de peces en una quebrada de aguas negras (Amazonia Colombia). Trabajo de grado. Pontificia Universidad Javeriana. Facultad de Ciencia. Biología. Bogotá. 124p.

Reid G. K. and R. D. Wood. 1976. Ecology of Inland Waters and Estuaries, 2ed., D. Van Nostrand Company. New York.

Ríos- Durán, Ma. G. 2000. Actividad proteolítica en larvas de pez balnco *Chirostoma esto copandaro* (PISCES: ATHERINIDAE): Implicaciones para su cultivo. Tesis de Maestría. U.M.S.N.H. 53pp.

Ríos-Durán, Ma. G., Hernández-Téllez, A.R., Martínez-Palacios, C.A. and Ross, L.G. 2006. The effect of transportation stress on tissue ascorbic acid levels of Mexican silverside (*Chirostoma estor estor* Jordan, 1979). BIOCELL. 30: (1), 149-155.

Riegel, H. 1960. Observaciones sobre la fauna ictiológica de las aguas dulces chilenas. Actas y Trabajos, Primer Congreso Sudamericano Zoología, 1: 141-144.

Ringuelet, R.A., 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2(3):1-122. (Cap. VI) (Cap. IX) (Cap. XI) (Cap. XVII).

Ringuelet, R.A., R. Iriart y A.H. Escalante. 1980. Alimentación del Pejerrey (*Basilichthys bonariensis bonariensis*, Atherinidae) en la laguna Chascomús (Buenos Aires, Argentina): Relaciones Ecológicas de Complementación y Eficiencia Trófica del Plancton. *Limnobiós*, 1(10).

Rodríguez-Ruiz A., Granado Lorencio C. 1988^a. Características Del aparato bucal asociadas al régimen alimenticio en cinco especies coexistentes Del género *Chirostoma* (Lago de Chapala, México). *Revista Chilena de Historia Natural*. 61: 35-51.

Rodríguez-Ruiz A., Granado Lorencio C. 1988^b. Características morfofuncionales de *Chirostoma consocium*, Ch. Chapalae y Ch. Ocotlanae Del Lago de Chapala, México. (Pisces: Atherinidae). *Anales Del Centro de Ciencias Del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México. 15 (2) 265-272.

Rojas, C. P. y Mares, B. L. G. 1988. Cultivo de pescado blanco. Informe de labores. Centro Regional de Investigación Pesquera, Pátzcuaro, Mich., México. 8-18 pp.

Rosas- Moreno M. 1970. Pescado blanco (*Chirostoma estor*) su fomento y su cultivo en México. *SCI. INST. Nal. de Inv. Biol. y Pesq.* 79 p.

Rosas- Moreno M. 1976. Peces dulceacuícolas en México y datos sobre su cultivo *SIC*, inst. Nal. de Inv. Biol. y Pesq. 41p.

Ross, L.G., Aguilar Valdez, Ma. del C., Martínez-Palacios. C.A., Beveridge, M.C.M. and Chavez Sánchez, Ma. C. 2006. Determination of feeding mode in fish: the importance of using structural and functional feeding studies in conjunction with gut analysis in a selective zooplanktivore *Chirostoma estor* Jordan 1880. *Journal of Fish Biology*. 68: 1782-1794.

Ross, L.G., Carlos A. Martínez-Palacios., Antonio Campos-Mendoza., y Maria Luisa Rodríguez de Sousa. 2006. The Darwin Initiative and the whitefish

Chirostoma estor estor: a link between aquaculture, biodiversity and rural livelihoods. BIOCELL. 30: (1), 119-120.

Ross, L.G., Sánchez Blanco, J., Martínez-Palacios, C.A., Racotta, I.S. and Toledo Cuevas, M. 2007. Anaesthesia, sedation and transportation of juvenile *Chirostoma estor estor* Jordan 1879 using benzocaine and hypothermia. Aquaculture Research. 38: 909-917

Sánchez R. M., Galvis G. y Victoriana P. F. 2003. Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimenticios de peces del Río Yucao sistema del Río Meta Colombia. Guyana. Concept. (online). 67(1): 75-86p. [http://www.scielo.\(Consulta10dejunio2010\)](http://www.scielo.(Consulta10dejunio2010)).

Sanderson S. L. Stebar, M. C., Ackermann K. L., Jones S. H., Batjakas I. E., Kaufman, I. 1996. Mucus entrapment of particles by a suspension – feeding tilapia (Pisces: Cichlidae). Journal of experimental Biology. 199: 1743- 1756 pp.

Sanderson S. L., Mort M. E., Cech J. J. Jr. 1998. Particle retention by non-suspension-feeding cyprinid fishes. Can J. Fish. Aquat. Sci. 55: 161-168.

Sanderson S. L., Goodrich J. S., Batjakas I. E., Kaufman L. S. 1999 Branchial arches of suspension- feeding *Oreochromis esculentus*: sieve or sticky filter? Journal of Fish Biology. 56: 858-875.

Snaderson, S. L., Cheer, A. Y., Goodrich, J. S., Gaziano, J. D., and W. T. Callan. 2001. Crossflow filtration in suspension- feeding fishes. Nature 412:439-441 pp.

Sanderson S. L., Callan W. T. 2002. Feeding mechanisms in carp: crossflow filtration, palatal protrusions and flow reversals. Department of Biology. 10p.

Sheets H. D. 2001. CoordGen6f, CVAGen6m, PCAGen6n, Rrgress6k, Tmorphogen6a disponible en IMP. Dep. Of Physics, VCanisius College, Buffalo,

NY. 14208, Dep. Of Geology, SUNY at Buffalo, Buffalo NY 14260.
WWW.canisius.edu/-sheets/morphosoft.html.

Smith, R. J. F. 1997. Avoiding and deterring predators. In: Godin, J. G. J. (Ed.) Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford University Press. E.E.U.U. 163-190 pp.

Solorzano, P. A. 1963. Algunos aspectos biológicos del pescado del Lago de Pátzcuaro, Mich. Sia. de Ind. y Com. Dir. Gra. de Pesca 15p.

Torres-Villegas, J. R. 1978. *Anatomía e histología del tubo digestivo de *Chirostoma promelas** con análisis de los hábitos alimenticios. Tesis de Licenciatura en Biología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México.

Tortonese, E. 1985. Interesse scientifico e pratico di una famiglia di Pesci ossei: gli atherinidi. Quaderni dell'Ente Tutela Pesca, Riv. di Limnol., 10: 1-40.

Trewavas, E. 1983. Tilapine fishes of the genera *Sarotherodon*, *Oreochromis* and *Danakilia*. British Museum (Natural History). Comwell Road, London SW7 5BD. 583p.

Urbano- Ampila, H. 2002. Selectividad por el zooplankton de *Chirostoma jordani* (Solorzano y López 1995) en el Embalse Ignacio Ramírez. Trabajo presentado en el VII Congreso Nacional de Ictiología, Universidad del Mar Campus Puerto Ángel, Oaxaca, México. 26p.

Val A. L. and Almeida-Val V. M. F. 1995. The fishes of the Amazon and their environment. Springer. Germany. 244p.

Verma S.R., Tyagi, M. P. y Dalela, R. C. 1974. Morphological variations in the stomach of a few teleost fishes in relation to food and feeding habits. Morphol. Jahrb., 120, 367-80 pp.

Wainwright P. C., Bellwood D. R. 2002. Coral Reef Fishes. In: Ecomorphology of feeding in Coral Reef Fishes. Chapter 2. Academic Press.

Watanabe, T., Kiron, V., 1994. Prospects in larval fish dietetics. *Aquaculture* 124: 223-251.

Winemiller O. K. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*. 61 (4): 346-365.