

VARIACIONES DEL COMPLEJO TENDINOSO DEL FASCÍCULO A1 DEL MÚSCULO ADUCTOR MANDIBULAR Y SUS CONSECUENCIAS EN EL MECANISMO DE MORDIDA PREMAXILAR EN *Cauque*, *Austromeniida* y *Basilichthys* (TELEOSTEI, ATHERINIDAE).

EDUARDO DE LA HOZ¹ Y REBECA ALDUNATE¹

ABSTRACT: De la Hoz, E. & R. Aldunate. 1994. Variations of the tendinous complex of the A1 fascicle of the adductor mandibulae muscle and their consequences in the premaxillary bite mechanism, in *Cauque*, *Austromeniida* and *Basilichthys* (TELEOSTEI, ATHERINIDAE). Revista de Biología Marina, Valparaíso 29(2): 235-249.

The functional implications of the different designs of the tendinous system of the A1 fascicle of the adductor mandibulae muscle of Atherinopsinae genera, are analyzed through a biokinematic model.

All the genera studied present the A1 fascicle of the adductor mandibulae muscle connected to the maxilla, the mandible, and to the lachrymal. *Cauque* and *Austromeniida* are characterized by an additional connection between the adductor mandibulae muscle and the maxilla (L1), which is absent in *Basilichthys*. A primordial ligament is absent in *Cauque*.

The function of the L1 ligament is related to the transmission of a ventral force component to the maxilla, which is necessary for the premaxillary bite mechanism. The presence of this connection enables the species of *Cauque* and *Austromeniida* to perform a premaxillary biting at various positions of the jaw. The loss of the primordial ligament in *Cauque* produces a decoupling of the premaxillary biting activity regarding the mandibular movements, increasing the possibilities of manipulation during prey capture. *Basilichthys* presents a less capacity of premaxillary biting, which is coupled to the jaw closing, as in *Austromeniida*.

Key words: Atherinidae, functional morphology, premaxillary bite, feeding mechanism.

RESUMEN: De la Hoz, E. & R. Aldunate. 1994. Variaciones del complejo tendinoso del fascículo A1 del músculo aductor mandibular y sus consecuencias en el mecanismo de mordida premaxilar en *Cauque*, *Austromeniida* y *Basilichthys* (Teleostei, Atherinidae). Revista de Biología Marina, Valparaíso 29(2): 235-249.

Se elabora un modelo biocinémático, a través del cual se analiza las implicancias funcionales de las diferencias de diseño encontradas en el sistema tendinoso del fascículo A1 del músculo aductor mandibular en distintos géneros de Atherinopsinae.

Todos los géneros estudiados presentan el fascículo A1 del músculo aductor mandibular conectado tendinosamente al maxilar, a la mandíbula y al lacrimal. *Cauque* y *Austromeniida* se distinguen de *Basilichthys* por poseer una conexión adicional entre ese músculo y el maxilar (L1); un ligamento primordial existe sólo en los dos últimos géneros, estando ausente en *Cauque*.

La función de L1 se relaciona con la transmisión de una componente de bajada hacia el maxilar, indispensable para la realización del mecanismo de mordida premaxilar. La presencia de esta conexión habilita a las especies de *Cauque* y *Austromeniida* para realizar un mecanismo de mordida premaxilar en variadas posiciones de cierre mandibular. La pérdida del ligamento primordial en *Cauque*, independiza la actividad del maxilar en la mordida, respecto de los movimientos mandibulares, aumentando las posibilidades de manipulación en la captura de presas. *Basilichthys* presenta una menor capacidad de mordida premaxilar y acoplada, al igual que *Austromeniida*, con el cierre mandibular.

Palabras clave: Atherinidae, morfología funcional, mordida premaxilar, mecanismo alimentario.

¹ Laboratorio de Zoología, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile.

INTRODUCCION

El diseño estructural de la región mandibular de los géneros de pejerreyes sudamericanos, *Austromeniida*, *Basilichthys* y *Cauque* ha sido descrito por De la Hoz & Tosti-Croce (1987), De la Hoz & Vial (1988, 1994), descripción que ha sido enmarcada en la comprensión y comparación de los mecanismos de captura de presas. Los géneros señalados presentan un esquema estructural cefálico común; no obstante se encuentran diferencias, especialmente en *Basilichthys*, en cuanto a proporción de estructuras, puntos de conexión entre éstas y magnitud de desarrollo de los músculos mandibulares.

La configuración del sistema esquelético bucal de las especies de Atherinopsinae permite no sólo la protracción premaxilar, sino también, la posibilidad de morder directamente las presas, mediante una acción directa del premaxilar. Esta última acción estaría determinada por el carácter móvil del premaxilar respecto del neurocráneo y por la conexión ligamentosa que el hueso posee con el maxilar y con la mandíbula (De la Hoz & Vial, 1988). Las características funcionales del mecanismo de mordida premaxilar de estos pejerreyes fueron descritas y comparadas en dos modelos propuestos por De la Hoz & Vial (1994) y De la Hoz (1994).

La mordida premaxilar, considerada como una acción independiente del grado de adelantamiento o protracción premaxilar, dependerá de la posibilidad de transmitir la fuerza desde el fascículo A1 del músculo aductor mandibular inserto en el maxilar, de manera tal, que no se produzca el movimiento de ambos

huesos hacia una posición de boca cerrada retraída.

El fascículo A1 del músculo aductor mandibular ha sufrido varias modificaciones en los grupos Acantopterigios que presentan protracción premaxilar, las que han sido relacionadas con diferentes funciones que involucran movimientos del maxilar y, por intermedio de éstos, también al mecanismo de protracción premaxilar (Alexander 1967a, Osse 1969, Winterbottom 1974, Liem 1978 1980, Gosline 1981, Marino & Dooley 1982, Motta 1984).

El objetivo del presente trabajo es determinar el rol funcional de las modificaciones encontradas en el diseño del sistema de tendones y ligamentos asociados al fascículo A1 del músculo aductor mandibular en especies de los géneros *Cauque*, *Austromeniida* y *Basilichthys*.

MATERIALES Y METODOS

Se seleccionó una muestra representativa de ejemplares adultos de cada género, que incluyen las especies:

Austromeniida regia. 6 especímenes, con longitudes estándar (LS) entre 142 y 194 mm, recolectados en la bahía de Valparaíso.

Austromeniida gracilis. 5 ejemplares, con LS entre 113 y 150 mm, recolectados en el Archipiélago de Juan Fernández.

Cauque brevianalis: 15 ejemplares, con LS entre 86 y 114 mm, recolectados en las localidades de Río Santa Ana, Constitución, VII Región; Estero

Pachingo y Río Quilimarí, IV Región; Río Itata, VIII Región.

Basilichthys microlepidotus: 13 especímenes con LS entre 92 y 121 mm, recolectados en el Estero Limache, V Región.

Basilichthys semotilus: 10 ejemplares, con LS entre 81 y 110 mm, colectados en el Río Loa, II Región.

Para la observación, descripción y medición de las estructuras bucales, algunos especímenes fueron sometidos a procesos de tinción de huesos y cartílagos con alizarina y azul alcian respectivamente (Balon & Flegler-Balon, 1985); el resto fue disectado para observación de músculo y ligamentos. Los ejemplares teñidos fueron dibujados a través de un microscopio estereoscópico Wild M5 con aparato de dibujo y las mediciones se realizaron ingresando los dibujos a un computador Hewlett Packard Vectra ES, por intermedio de un digitalizador HP SketchPro y un programa AutoCad.

RESULTADOS Y DISCUSION

Los movimientos de rotación del maxilar en el plano sagital, han sido descritos para diversos grupos de peces y pueden ser considerados como generalizados en teleosteos (Shaeffer & Rosen 1961, Alexander 1967b, Lauder 1979, De la Hoz & Aldunate 1985, Aerts & Verraes 1987). La rotación anterior es normalmente producida por la acción de la bajada de la mandíbula a través del ligamento primordial, que conecta a la mandíbula con el maxilar. La presencia de este ligamento ha sido relacionada con la coordinación y sincronización de la apertura

bucal con el adelantamiento del maxilar, de manera de cerrar lateralmente la apertura bucal o producir el adelantamiento de los premaxilares. La retracción del maxilar es conseguida principalmente por acción del fascículo A1 del músculo aductor mandibular.

En los géneros de Atherinopsinae analizados en este estudio, el maxilar presenta dos tipos de movimientos en el plano sagital: el primero, de rotación con respecto a su articulación con el vómer y el segundo, de bajada en dirección ventral (De la Hoz & Vial 1988).

Aunque la forma del maxilar presenta ciertas semejanzas, es notoria la diferencia de *Basilichthys*, respecto de *Cauque* y *Austromeniya*, teniendo el primero de los nombrados un brazo proporcionalmente de mayor longitud y una cabeza articular menos desarrollada (De la Hoz & Vial 1994). El diseño de las cabezas articulares y de los ligamentos asociados posibilita que el maxilar, junto con rotar en el plano sagital, se deslice anteriormente sobre la superficie etmoidiana y además baje encajándose en la escotadura del borde anterior del vómer; estos movimientos se ven facilitados por la presencia de un menisco cartilaginoso entre ambas superficies (De la Hoz & Vial 1988).

Un ligamento primordial (Lp), que une directamente el maxilar con la mandíbula, se encuentra presente en todas las especies analizadas con excepción de las de *Cauque*. El punto de origen en el maxilar se localiza en una escotadura del borde posterior; la inserción en la mandíbula en *Austromeniya* (Fig. 4) es cercana a la articulación con el cuadrado,

mientras que en *Basilichthys* (Fig. 2 y 3) ella se ubica cerca del extremo del pro-

ceso dorsal del articular-angular de la mandíbula.

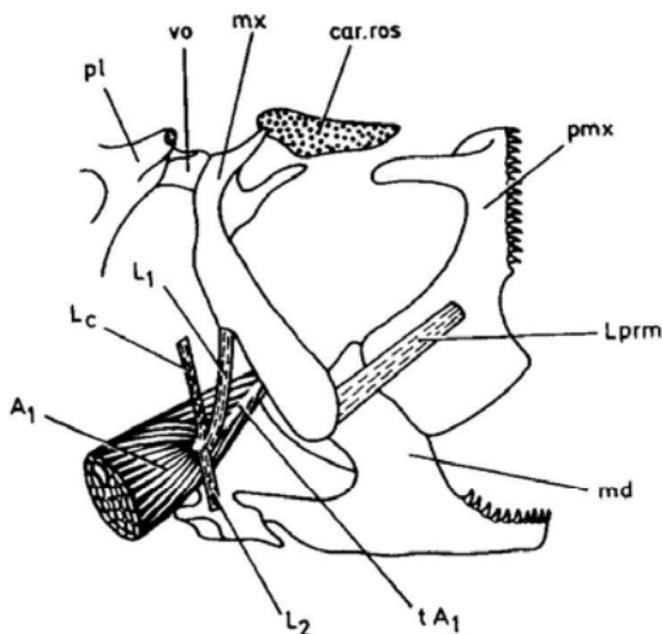


Fig. 1. Esquema en vista lateral de las estructuras bucales de un ejemplar de *Cauque brevianalis*. A1= fascículo A1 del músculo aductor mandibular; car.ros.= cartílago rostral; L1= ligamento entre A1 y maxilar; L2= ligamento entre A1 y mandíbula; Lc= ligamento entre A1 y lacrimal; Lprm= ligamento maxilo-premaxilar; md= mandíbula; mx= maxilar; pl= palatino; pmx= premaxilar; vo= vómer.

El maxilar está directamente asociado al fascículo A1 del músculo aductor mandibular, que se inserta en el borde posterior del brazo (Fig. 1 a 4). En todas las especies, este fascículo se origina en la cara externa del preopercular y se inserta a través de un tendón central al borde posterior del maxilar; además del tendón directo hacia el maxilar, existe una conexión tendinosa hacia el lacrimal (Lc) y otra hacia la mandíbula (L2) que se

inserta muy cerca de la articulación con el cuadrado (L2) (Fig. 1 a 4). En las especies de *Cauque* y *Austromeniidae* existe además otra conexión con el maxilar (L1) que se origina en el tendón central y se inserta en la escotadura del borde posterior de este hueso. En *Basilichthys*, a diferencia de los otros dos géneros, el ligamento entre maxilar y el fascículo (A1) (L1) no se encuentra presente, si bien el resto del complejo es similar.

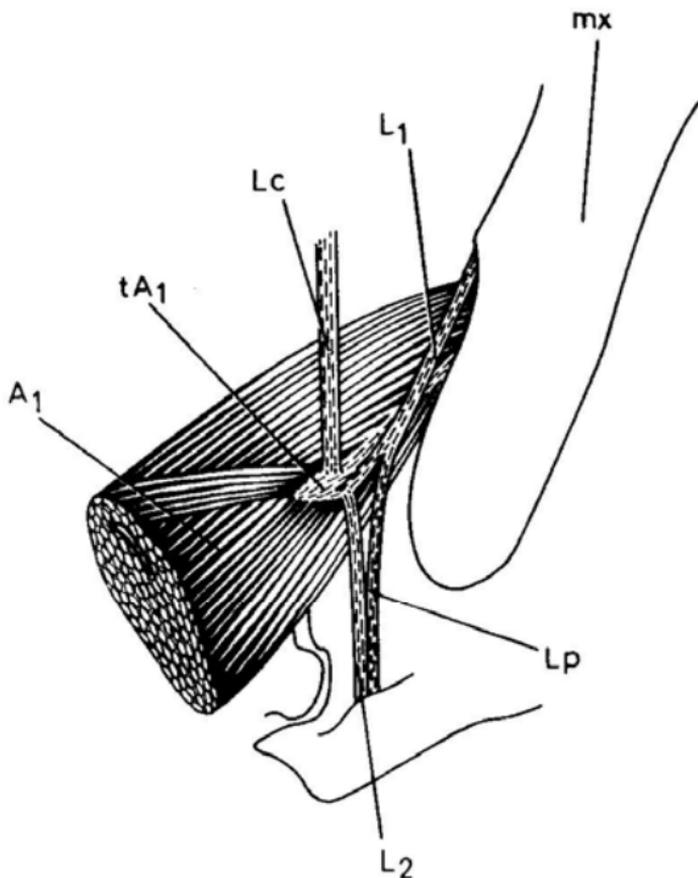


Fig. 2. Detalle en vista lateral de las estructuras bucales de un ejemplar de *Austromeniidae gracilis*. Lp = ligamento primordial (otras abreviaturas como en Fig. 1).

De acuerdo con observaciones y la manipulación de especímenes frescos, el rol del ligamento primordial y el diseño del complejo de ligamentos unidos al tendón del fascículo A1, aparecen como una modificación importante de evaluar para el grupo, en especial el determinar su relación con el mecanismo de mordida premaxilar.

De acuerdo con lo descrito por De la Hoz & Vial (1988), en *Austromeniidae regia* la bajada de la mandíbula provocaría una acción del ligamento primordial que determina la rotación en el plano sagital del maxilar; sin embargo, considerando la posición del punto de inserción de este ligamento en el maxilar, además de provocar la protracción maxilar, esta fuerza

FORMULACION DEL MODELO Y APLICACION.

El complejo de ligamentos asociados al tendón del A1 se considera como un sistema de elementos rígidos, cuyas dimensiones no se modifican y cuyos puntos de articulación corresponden a las inserciones de los ligamentos en el maxilar y el músculo (Fig. 5a). Este sistema de barras unidas por los puntos A, B, C y D, se relaciona con la mandíbula mediante el ligamento L2. El punto A corresponde a la inserción del ligamento L1 en el tendón del A1; B es el punto de inserción directo del tendón A1 en el maxilar; C es el eje de rotación del maxilar con respecto al neurocráneo, y el punto D representa el punto de inserción de L1 en el maxilar.

La fuerza inicial ejercida por el fascículo A1 (F_0), se asume con un valor arbitrario igual a 1, sin unidades reales, de manera de estimar la proporción de transmisión en el sistema.

La fuerza ejercida por el músculo en el punto A debe ser transmitida a través de las tres conexiones tendinosas.

La componente F_b (Fig. 5a) que actúa en la línea de acción del ligamento L1, representado por el segmento AD, es dependiente del ángulo γ y tendrá una magnitud igual a:

$$F_b = F_0 \times \cos \gamma \quad (1)$$

mientras que la otra componente (F_r) es equivalente a:

$$F_r = F_0 \times \sin \gamma \quad (2)$$

donde γ es el ángulo formado entre la línea de acción de A1 (barra A-B) y L1 (barra A-D) (Fig. 5 a y b).

El vector F_r puede resolverse en una componente que actúa en la línea del ligamento L2 y por lo tanto resistida por éste, y otra en la línea de acción del tendón (segmento AB), que es transmitida al punto B en el maxilar.

La magnitud de este último vector (F_2) puede calcularse a partir de los ángulos x , y , z (Fig. 5b):

$$F_r / \sin x = F_1 / \sin y = F_2 / \sin z \quad (3)$$

$$\text{donde } x = 180 - \epsilon, y = 90 - \gamma, z = \epsilon - \gamma - 90$$

siendo ϵ el ángulo medido entre el ligamento L2 y el tendón tA1 (AB en Fig. 5a).

Consecuentemente, el valor de la componente resistida por el ligamento L2 será:

$$F_1 = F_r \times \sin(90 - \gamma) / \sin(180 - \epsilon) \quad (4)$$

y la fuerza F_2 , transmitida al maxilar:

$$F_2 = F_r \times \sin(\epsilon + \gamma - 90) / \sin(180 - \epsilon) \quad (5)$$

Reemplazando (3) en (5):

$$F_2 = F_0 \times \sin \gamma \times \sin(\epsilon + \gamma - 90) / \sin(180 - \epsilon) \quad (6)$$

Si el ángulo α (Fig. 5a) es mayor que 90° , se origina, en el punto B del maxilar, una fuerza en la línea del segmento CB, que produce una bajada del maxilar respecto del neurocráneo. La magnitud de esta fuerza puede ser expresada, entonces, por:

$$F_b2 = F_2 \times \cos(180 - \alpha) \quad (7)$$

Reemplazando (6) en (7), se tiene que:

$$Fb2 = F_0 \times \text{sen } \gamma \times (\epsilon + \gamma - 90) \times \cos(180 - \alpha) / \text{sen}(180 - \epsilon).$$

La componente Fb (Fig. 5a) se transmite al maxilar a través del ligamento L1 (AD), y dado que la línea de acción del ligamento forma un ángulo (δ) con el segmento CD y que, a su vez, éste tiene un ángulo (β) respecto del segmento CB, la fuerza de bajada del maxilar transmitida vía L1 hacia C y expresada en la misma línea de acción que Fb2, puede ser calculada por:

$$Fb1 = F_0 \times \cos \gamma \times \cos \delta \times \cos \beta$$

El gráfico de la Fig. 6 muestra los valores de las componentes de bajada Fb1 y Fb2, obtenidos de la simulación de la variación teórica de las variables involucradas, considerando una fuerza inicial de $F_0=1$, $\delta=0^\circ$ y $\epsilon=120^\circ$. La abscisa corresponde a la variación del ángulo γ , parámetro común para ambas componentes y las curvas representan la variación esperada de ellas, para los diferentes valores de los ángulos α y β .

Se observa un comportamiento inverso para Fb1 y Fb2 en relación con el ángulo γ ; es decir, a medida que γ aumenta, Fb1 disminuye y Fb2 aumenta. Los valores máximos de Fb1 se obtienen cuando los ángulos β y γ son mínimos; en cambio Fb2 se incrementa con γ y α cercano a 80° y 180° , respectivamente.

En la simulación teórica no se ha incluido la variación del ángulo δ , ya que se ha considerado al maxilar en una posición intermedia donde su valor es 0° . La manipulación de ejemplares ha determinado que la rotación total del maxilar no supera los 50° , lo que implicaría que γ no

supera los 25° en posiciones de máximo y mínimo adelantamiento. De acuerdo con estimaciones durante eventos de alimentación, el rango de rotación maxilar en otras especies de teleósteos ha sido descrito entre 35° - 38° (Lauder 1979, Aerts & Verraes 1987, para trucha arcoiris, *Oncorhynchus mykiss*); valores semejantes se han obtenido experimentalmente para *Cheilinus* (Westneat 1990) y *Perca fluviatilis* (Osse 1969).

La fig. 7, muestra el efecto de la variación teórica del ángulo ϵ sobre la magnitud de la componente de bajada Fb2. El rango de valores de ϵ medidos en los especímenes analizados se ubica entre los 103 y 140 grados (Tabla 1), por lo que siempre existe una componente positiva de Fb2.

Los valores de Fb1 y Fb2 obtenidos al aplicar el modelo con los datos estructurales medidos (Tabla 1), se indican en la Fig. 6. Los valores de las curvas teóricas de Fb2 se han calculado considerando un valor promedio de $\epsilon = 120^\circ$, mientras que en los valores correspondientes a cada individuo se utiliza el correspondiente ángulo.

Cauque y *Austromeniidae* muestran una tendencia similar. En ambos géneros los valores de Fb1 son muy superiores a los de Fb2, lo que indica que la fuerza que permite la bajada y encaje del maxilar, se transmite fundamentalmente por la conexión tendinosa L1 y muy poco a través del tendón directo del fascículo A1 del músculo.

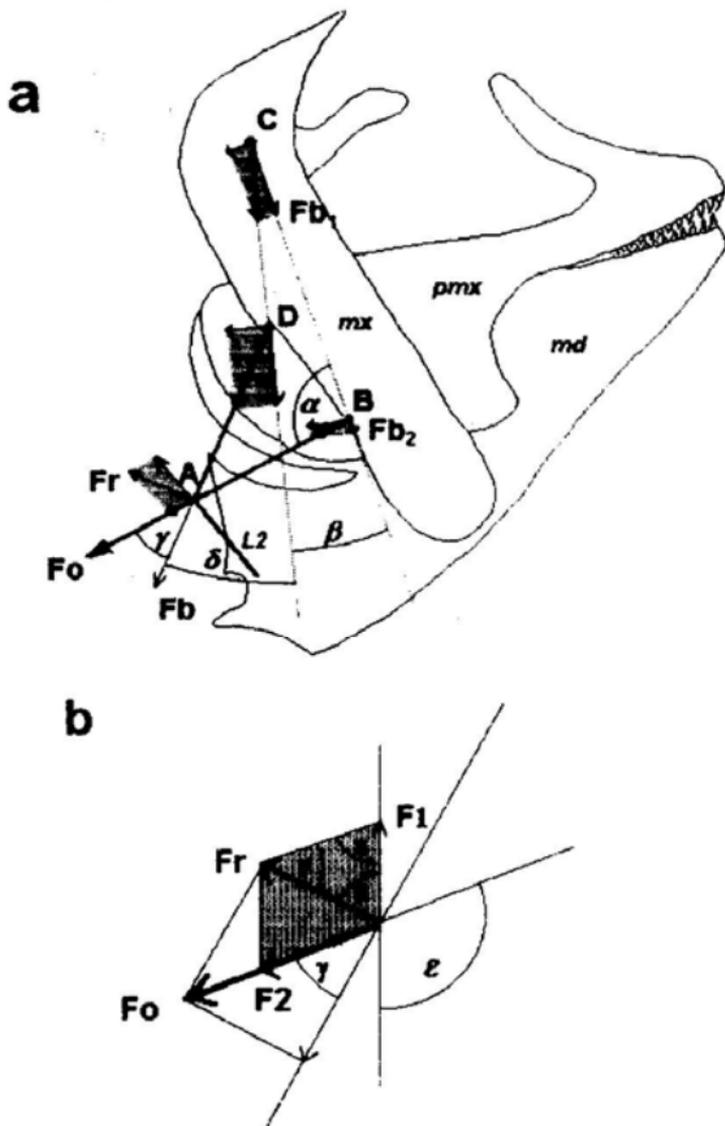


Fig. 5. a: Esquema lateral de las estructuras bucales mostrando los elementos considerados en el modelo biocinemático. F_o = fuerza inicial del fascículo A1. F_r = componente de retracción del maxilar. F_b = componente de bajada que se transmite por la barra A-D (puntos de inserción de L1). F_{b1} = componente de bajada transmitida en el punto de rotación del maxilar (C). F_{b2} = componente de bajada transmitida en el punto de inserción del tendón del A1 (B). md = mandíbula. mx = maxilar. pmx = premaxilar. b: Detalle del esquema anterior, para cálculo de F_{b2} (ver texto).

Tabla 1. Valores de ángulos medidos y de magnitudes de Fb1 y Fb2 calculadas por el modelo cinemático.

ESPECIE	α	β	γ	δ	ϵ	Fb1	Fb2
<i>Austromeniidia regia</i>	143	15	22	16	134	0.90	0.38
	147	10	23	5	140	0.91	0.49
	159	8	14	7	131	0.96	0.25
<i>Austromeniidia gracilis</i>	153	9	17	6	124	0.94	0.24
	156	10	14	5	113	0.96	0.14
	163	6	11	8	102	0.98	0.07
<i>Cauque brevianalis</i>	127	12	41	15	124	0.74	0.46
	133	14	34	5	125	0.80	0.43
	134	9	37	0	122	0.79	0.46
	134	13	34	6	119	0.86	0.32
	139	10	31	0	110	0.84	0.32
	144	8	28	0	122	0.87	0.39
	145	9	26	0	117	0.89	0.32
	148	10	22	0	125	0.91	0.33
	149	8	23	0	103	0.91	0.20
	151	7	22	0	129	0.92	0.37
	152	6	22	8	112	0.92	0.25
	161	5	14	0	127	0.97	0.22

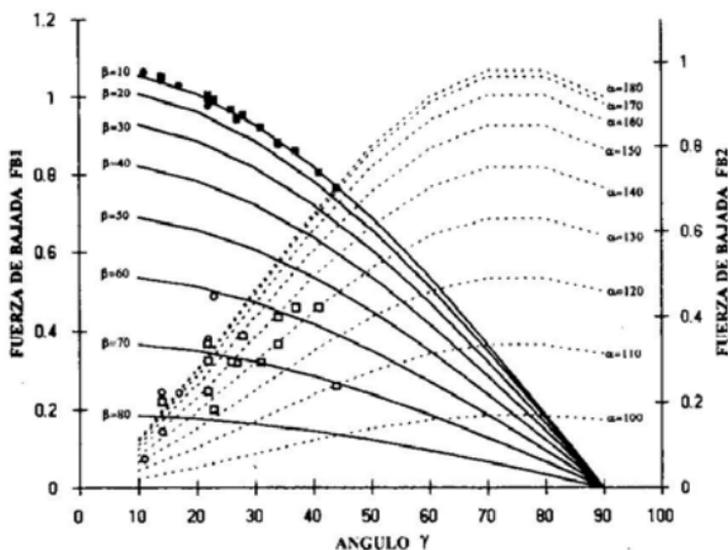


Figura 6. Gráfico que muestra la variación teórica de las componentes de bajada Fb1 y Fb2, con respecto a los ángulos α , β y γ , considerando $F_0=1$, $\delta=0^\circ$ y $\epsilon=120^\circ$. Los puntos representan los valores calculados de Fb1 y Fb2, obtenidos a partir de datos medidos en ejemplares de *Cauque* (■=Fb1; □=Fb2) y *Austromeniidia* (●=Fb1; ○=Fb2).

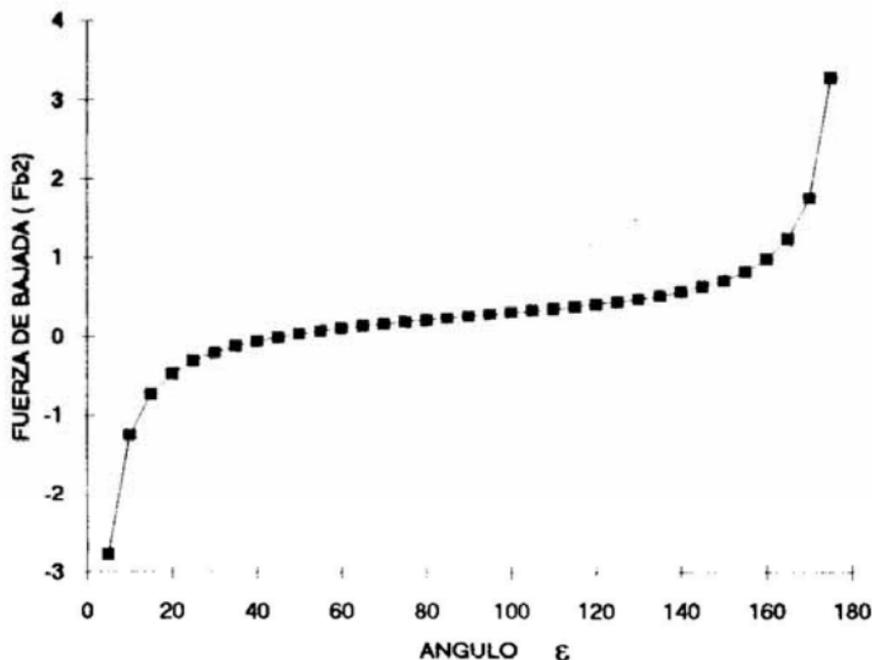


Fig. 7. Variación teórica de la componente de bajada Fb2, con respecto al ángulo ϵ .

EL ROL FUNCIONAL DEL LIGAMENTO MAXILAR L1.

En los géneros de *Atherinopsinae* estudiados, el diseño estructural bucal permite no sólo la ejecución de un mecanismo de protracción premaxilar, sino que también, la posibilidad de realizar movimientos de acción directa sobre presas por una mordida premaxilar (De la Hoz & Vial 1988, 1994). Los movimientos del premaxilar para esta actividad son producidos por la rotación posterior del

maxilar. Para que este sistema funcione eficientemente, el punto de rotación de la cabeza maxilar en el neurocráneo debe mantenerse fijo, para lo cual debe existir un mecanismo de anclaje o recibir una fuerza que impida su deslizamiento posterior.

Los resultados obtenidos muestran que el diseño de *Cauque* y *Austromeniá*, a través de la adquisición de la conexión establecida por el ligamento L1, posibilitan la transmisión de la acción del fascí-

culo A1, para provocar la rotación posterior y bajada del maxilar. Sin embargo, *Cauque* se diferencia por la pérdida de la conexión directa del ligamento primordial, lo que determina que los movimientos maxilares sean ejecutados independientemente de la posición de la mandíbula. En el caso de *Austromeniidia*, la bajada de la mandíbula acciona directamente sobre la protracción maxilar impidiendo la acción de retracción maxilar y por lo tanto la mordida premaxilar.

En este contexto, la pérdida del ligamento primordial faculta al sistema de *Cauque*, para realizar una mordida premaxilar en cualquier posición de la mandíbula; en cambio, el sistema de *Austromeniidia* sólo podrá morder cuando la mandíbula se encuentre en etapa de subida.

Es importante destacar que las relaciones estructurales y angulares descritas, deben mantenerse relativamente estables durante la rotación maxilar, de manera de no afectar las magnitudes de la componente de bajada, esto se puede lograr por la presencia del ligamento entre el fascículo A1 y la mandíbula (L2), que mantiene una distancia constante entre el fascículo A1 y la mandíbula a pesar de la contracción muscular o de los movimientos de la mandíbula. La presencia de este ligamento aparece como un requerimiento estructural importante para la efectividad del sistema descrito, y se puede observar en los tres géneros analizados.

Las especies de *Basilichthys* presentan una configuración estructural muy diferente. En ellas no existe la conexión tendinosa L1 al maxilar, aunque

se conserva el ligamento L2 a la mandíbula y aparece un aparentemente nuevo ligamento primordial, independiente del fascículo A1 del músculo aductor mandibular. La reducida capacidad de protracción premaxilar en este género (De La Hoz & Vial 1988,1994) limita la capacidad de mordida premaxilar y minimiza los problemas de mantención de una posición de bloqueo de la cabeza maxilar. Por otro lado, el diseño estructural del suspensorio en *Basilichthys*, determina que el maxilar mantenga una posición mucho más oblicua respecto de la línea de acción del músculo; esto se traduce en un aumento del ángulo α , lo que trae como consecuencia una mayor proporción de la componente de bajada maxilar (Fb2), no haciéndose necesario una conexión extra con el maxilar.

Las diferencias encontradas en la configuración de los sistemas conectivos entre maxilar, mandíbula y fascículo A1 del músculo aductor mandibular, entre los géneros *Cauque*, *Austromeniidia* y *Basilichthys*, se relacionan directamente con las distintas características del mecanismo de mordida premaxilar.

La pérdida de la conexión directa entre maxilar y mandíbula en *Cauque*, posibilita que los movimientos del maxilar se desacoplen de los movimientos mandibulares y sean controlados directamente por el músculo. Esto permite que el mecanismo de mordida premaxilar pueda ser realizado en cualquier posición mandibular e independiente de los movimientos que simultáneamente realice la mandíbula. En las especies de este género, la condición de desacoplamiento maxilo-mandibular posibilita la realización de variados y precisos mecanismos

de manipulación mandibular sobre el alimento, aumentando así las potencialidades de nuevos recursos tróficos o mejorar la eficiencia en la captura de presas, ajustando el mecanismo a distintas condiciones y características de ellas.

En las especies de *Austromeniidae*, la conexión suplementaria del músculo al maxilar permite la realización de un mecanismo de mordida premaxilar contro-

lado en un gran rango de aperturas bucales, aunque la mantención de un ligamento primordial restringe estas posibilidades de mordida sólo a momentos en que la mandíbula está aduciéndose.

La configuración estructural presente en las especies de *Basilichthys* determina una restringida capacidad de mordida premaxilar y siempre acoplada a los movimientos de cierre mandibular.

AGRADECIMIENTOS

Estudio financiado por Proyecto FONDECYT 721-92. Los autores agradecen a la Sra. Carmen Tobar la confección de las figuras.

LITERATURA CITADA

- Aerts P. & W. Verraes. 1987. Do inertial effects explain the maximal rotation of the maxilla in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*) during feeding? *Annales de la Société royale Zoologique de Belgique* 2: 221-235.
- Alexander, R.McN. 1967a. The functions and the mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygians fish. *Journal Zoology, London* 151: 43-64.
- Alexander, R.M.cN. 1967b. Mechanisms of the jaws of some atheriniform fishes. *Journal of Zoology, London* 151: 233-255.
- Balon, E.K. & C. Flegler-Balon. 1985. Microscopic techniques for studies of early ontogeny in fishes: problems and methods of composite descriptions. En "Early life histories of fishes". Balon, E.K. (Ed.), pp: 33-56. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- De la Hoz, E. & R. Aldunate. 1985. Mecanismo mandibular en *Cheirodon pisciculus* Girard, 1884 (Ostariophysi, Characidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 58: 139-155.
- De la Hoz, E. & E. Tosti-Croce. 1987. Osteología de *Basilichthys australis* Eigenmann (Teleostei-Atherinida). *Anales del Museo Historia Natural (Valparaíso)* 14: 229-245.
- De la Hoz, E. & J. Vial. 1988. Potencialidades mecánicas del sistema de proyección premaxilar de *Austromeniidae regia* (Teleostei-Atherinidae). *Revista Chilena de Historia Natatural* 61: 163-176.
- De la Hoz, E. & J. Vial. 1994. Diseño estructural bucal en Atherinopsinae sudamericanos (Teleostei, Atherinida): modelo biocinemático de mecanismos de alimentación. *Revista Chilena de Historia Natural* 67: 35-47.
- De la Hoz, E. 1994. El mecanismo de mordida premaxilar en Atherinopsinae (Teleostei, Atheriniformes): aspectos estructurales relacionados con la transmisión de fuerzas. *Revista Chilena de Historia Natural* (en prensa).

- Gosline, W.A. 1981. The evolution of the premaxillary protrusion system in some teleostean fish groups. *Journal of Zoology, London* **193**: 11-23.
- Lauder, G.V. 1979. Feeding mechanics in the primitive teleosts and halecomorph fish *Amia calva*. *Journal of Zoology, London* **187**: 543-579.
- Liem, K.F. 1978. Modulatory multiplicity in the functional repertoire of the feeding mechanism in cichlid fishes. I: Piscivores. *Journal of Morphology* **158**: 323-360.
- Liem, K.F. 1980. Adaptive significance of intra and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *American Zoologist* **20**: 295-314.
- Marino R.P. & J.K. Dooley. 1982. Phylogenetic relationships of the tilefish family Branchiostegidae (Perciformes) based on comparative myology. *Journal of Zoology, London* **196**: 151-163.
- Motta, P.J. 1984. Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes: a review. *Copeia* **1984**(1): 1-18.
- Osse, J.W.M. 1969. Functional morphology of the head of the Perch (*Perca fluviatilis* L.): An electromyographic study. *Netherlands Journal of Zoology* **19**(3): 289-392.
- Schaeffer, M.E. & D.E. Rosen 1961. Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism. *American Zoologist* **2**: 187-204.
- Weastneat M W. 1990. Feeding mechanics of Teleost fishes (Labridae; Perciformes). A test of four-bar linkage models. *Journal of Morphology* **205**: 269-295.
- Winterbottom R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceedings of Academy of Natural Sciences of Philadelphia.*, **125**: 225-317.