

## Optimización de los sistemas biocinmáticos de transmisión de fuerzas en el mecanismo de alimentación de *Scartichthys viridis* (Perciformes, Blenniidae)

Optimization of the biokinematic systems for the transmission of force in the feeding mechanism of *Scartichthys viridis* (Perciformes, Blenniidae)

Cecilia Cancino y Eduardo de la Hoz

Laboratorio de Morfología Funcional Animal, Universidad Católica de Valparaíso, Casilla 4059, Valparaíso, Chile.  
ccancino@ucv.cl

Este trabajo lo dedico a la memoria de mi maestro, el Dr. Eduardo de la Hoz.

**Abstract.**- *Scartichthys viridis* has a highly complex adductor mandibulae muscle, both in its structure and its insertions. This muscle is divided into three premaxillary and three mandibular fascicles, each with its own kinematic characteristics. Using structural parameters such as angle of insertion ( $\alpha$ ) and lever ratios (OB/OM), a theoretical biokinematic model that calculates the variation and proportion of forces transmitted to the toothed edge of the premaxillary and dentary bones, was determined. The biokinematic system of the premaxillary fascicles  $A1\alpha$ ,  $A1\alpha'$ ,  $A1\beta$  transmit a greater proportion of force than do the mandibular fascicles  $A2$ ,  $A3\alpha$ ,  $A3\beta$ . Noteworthy is the force amplification of up to 15% that is produced for  $A1\alpha$  at the beginning of premaxillary mouth closure. Also of note is the high variation of force transmitted by  $A2$  and  $A3\beta$  during the raising of the mandible. This model explains two optimization pathways of the biokinematic system in *S. viridis*. One system optimizes the transmission of force to the toothed edge, which is achieved by the direct relationship between the parameters involved. The other system optimizes the force transmitted during the bite, achieved by low values of insertion angle and high values of the lever ratios.

Key words: *Scartichthys viridis*, functional morphology, kinematics, fishes, Chile.

**Resumen.**- *Scartichthys viridis* presenta un músculo aductor mandibular de gran complejidad tanto en su organización estructural como en sus inserciones. Un músculo dividido en seis fascículos, tres premaxilares y tres mandibulares cada uno con características cinemáticas propias. Utilizando los parámetros estructurales determinados por la configuración músculo-esquelética: ángulo de inserción ( $\alpha$ ) y proporción de brazos (OB/OM), se elabora un modelo biocinmático teórico que permite calcular la proporción y variación de la fuerza que es transmitida hasta el borde dentado premaxilar y dentario. El sistema biocinmático de los fascículos premaxilares ( $A1\alpha$ ,  $A1\alpha'$  y  $A1\beta$ ) transmite mayor proporción de fuerza que el sistema de los fascículos mandibulares ( $A2$ ,  $A3\alpha$  y  $A3\beta$ ), destacándose el  $A1\alpha$  por la amplificación de la fuerza de hasta un 15% que se produce al inicio del cierre bucal premaxilar y los fascículos  $A2$  y  $A3\beta$  por la alta variación de la fuerza que es transmitida a lo largo del cierre bucal mandibular. Dicho modelo permite la comprensión de dos vías de optimización del sistema biocinmático de cierre bucal presente en *S. viridis*. Un sistema que optimiza la transmisión de fuerza hasta el borde dentado, lo que es conseguido con una relación directa de los parámetros involucrados. El otro sistema optimiza la variación de fuerza transmitida durante la mordida, que a diferencia del anterior, está restringido a la utilización de bajos ángulos de inserción y altos valores de proporción de brazos.

Palabras claves: *Scartichthys viridis*, morfología funcional, cinemática, peces, Chile.

## Introducción

Estudios acerca de la morfología funcional de las piezas bucales en teleosteos han permitido la comprensión de los mecanismos de alimentación que éstos utilizan (De la Hoz & Dyer 1984, De la Hoz & Aldunate 1985, Elshoud-Oldenhav 1979, Lauder 1982, 1983a, 1983b, Liem 1970, 1973, 1980, Liem & Osse 1975, Schaeffer & Rosen 1961, Vandewalle *et al.* 1991). Sin embargo, es a través de la elaboración de modelos biomecánicos,

que es posible clarificar la relación entre la configuración geométrica y el funcionamiento del sistema músculo-esquelético (De la Hoz & Aldunate 1993, 1994a, 1994b, Müller 1989, Westneat 1990).

La habilidad para cuantificar la relación geométrica y la cinemática de la alimentación es una importante herramienta para generar predicciones específicas acerca del comportamiento y la función dada una morfología particular (Westneat 1990). Trabajos acerca

de la cinemática del mecanismo de captura de alimento en peces chilenos (Carcino 1996, De la Hoz 1995, De la Hoz & Aldunate 1994b, De la Hoz & Vial 1994) han demostrado que es posible predecir diferentes capacidades de fuerza de mordida, lo que amplía el espectro trófico potencial del grupo, permitiendo también el análisis de agrupaciones genéricas de acuerdo a las potencialidades de los sistemas.

*Scartichthys viridis* (Valenciennes, 1836) es una especie de la familia Blenniidae y se encuentra presente en pozas intermareales y submareales desde bahía Independencia, Perú (14° S) hasta el sur de Valparaíso, Chile (33° S) (Williams 1990). Cancino (1996) describe que el mecanismo de captura de alimento de *S. viridis* es realizado por una acción de raspado de los dientes premaxilares y dentarios sobre sustratos rígidos, zonas rocosas. La calidad de dicha actividad alimentaria, depende directamente de las características y las relaciones existentes entre las estructuras bucales y la musculatura involucrada (Dullemeijer 1974). Dado que el músculo aductor mandibular se inserta a cierta distancia del borde dentado, el raspado será eficiente en la medida que, por un lado, el músculo pueda desarrollar grandes magnitudes de fuerzas, y por otro, que el sistema cinemático permita la transmisión de una alta proporción de la fuerza ejercida por el músculo.

El objetivo de este trabajo es elaborar un modelo biocinemático que permita cuantificar la proporción de fuerza que es transmitida desde el aductor mandibular hasta el borde dentado raspador de premaxilares y dentarios, y analizar las relaciones entre el diseño de los elementos estructurales y la calidad de la función o actividad que pueden realizar.

## Materiales y Métodos

Los datos estructurales y funcionales fueron obtenidos a partir de un total de 27 especímenes de *Scartichthys viridis*. 15 ejemplares con longitudes estándar (LS) entre 56 y 230 mm, recolectados en Valparaíso entre los años 1994-1996. 12 ejemplares con longitudes estándar entre 42 y 110 mm, recolectados en El Tabo, Las Cruces y Los Molles en el año 1994. Las observaciones del músculo aductor mandibular se realizaron en especímenes frescos y fijados en formalina al 10%, cuya descripción sigue la nomenclatura de Winterbottom (1974) y Vándewalle *et al.* (1982). Especímenes diafanizados (Dingerkus & Uhler 1977) fueron utilizados para la confección de los esquemas y mediciones de los parámetros involucrados en el mecanismo.

En la confección de las Figuras y datos estructurales se utilizó un microscopio estereoscópico Nikon SMZ 10 provisto de cámara lucida. Los dibujos fueron

ingresados como imágenes a un computador, para el manejo de los elementos variables a través de programas de AutoCad y CorelDraw. Las mediciones externas fueron realizadas con un pie de metro con precisión de 0,02 mm. La formulación del modelo cinemático se efectuó sobre la base de la simplificación de los parámetros estructurales involucrados en el mecanismo. Se utilizó el programa Excel para evaluar el comportamiento teórico-real del modelo y para realizar un análisis de sensibilidad del modelo.

## Resultados

Tres características estructurales bucales en *Scartichthys viridis* son relevantes en la proporción de fuerza que es transmitida hasta el borde dentado raspador: la configuración de las piezas bucales y su relación con los dientes premaxilares y del dentario. Ambas características estructurales unidas a un músculo aductor mandibular de gran desarrollo y complejidad generan eficientes sistemas cinemáticos de transmisión de fuerza durante el mecanismo de alimentación (Cancino 1996).

El músculo aductor mandibular está dividido en seis fascículos (representados por líneas gruesas en las Figs. 1 y 2): tres de ellos asociados al maxilar (Fig. 1), el fascículo A1 $\alpha$  inserto al borde distal del brazo del maxilar, mientras que los fascículos A1 $\alpha'$  y A1 $\beta$  se insertan en la zona interna proximal y cuello del maxilar, respectivamente; los tres restantes insertos a la mandíbula inferior (Fig. 2), el fascículo A2 que se inserta en el extremo distal del proceso ascendente del dentario y los fascículos A3 $\alpha$  y A3 $\beta$  que se insertan en el coronomeckeliano y en el borde medio inferior del articular-angular, respectivamente.

Debido a la configuración del aparato premaxilo-maxilar, el cual se encuentra unido fuertemente por medio de tres pares de ligamentos (Cancino 1996) que restringen cualquier movimiento relativo entre ellos, el modelo biocinemático que permite calcular la proporción de fuerza que es transmitida desde los fascículos A1 $\alpha$ , A1 $\alpha'$  y A1 $\beta$  hasta el borde dentado premaxilar, considera como único punto de rotación la articulación entre el extremo del proceso anterior del palatino y el proceso ascendente del maxilar. Para el caso de los fascículos que se insertan en la mandíbula, la transmisión de fuerza muscular hasta el borde raspador del dentario considera como punto de rotación la articulación con el cóndilo del cuadrado.

## Elaboración del modelo biocinemático de transmisión de fuerza.

En las Figuras 3 y 4 se presentan los esquemas de los sistemas cinemáticos de transmisión de las fuerzas hacia

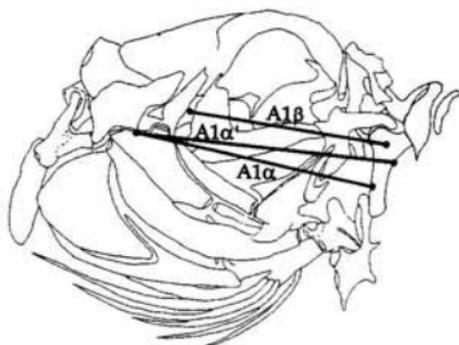


Figura 1

Esquema de la disposición de los fascículos del músculo aductor mandibular que se insertan en el maxilar en *Scartichthys viridis*.

Scheme showing the fascicular disposition of the adductor mandibular muscle inserted in the maxillary bone in *Scartichthys viridis*.

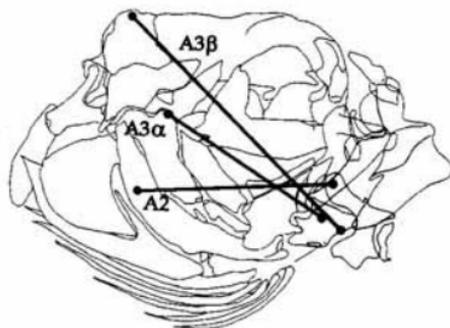


Figura 2

Esquema de la disposición de los fascículos del músculo aductor mandibular que se insertan en la mandíbula en *Scartichthys viridis*.

Scheme showing the fascicular disposition of the adductor mandibular muscle inserted in the mandibular bone in *Scartichthys viridis*.

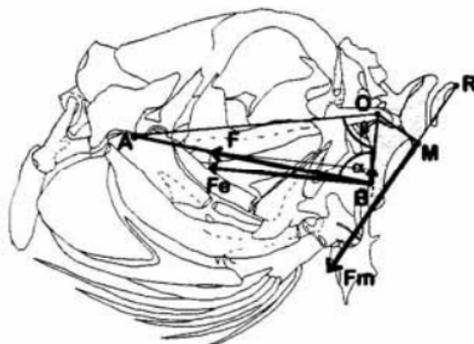


Figura 3

Esquema del sistema cinemático de transmisión de fuerzas para el fascículo A1α del músculo aductor mandibular en *Scartichthys viridis*. Explicación en el texto.

Scheme of the kinematic system of force transmission for the A1α fascicle of the adductor mandibular muscle in *Scartichthys viridis*. (see text for explanation).

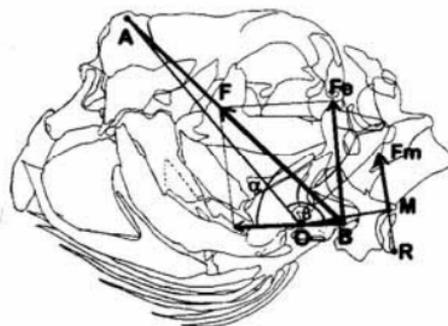


Figura 4

Esquema del sistema cinemático de transmisión de fuerzas para el fascículo A3β del músculo aductor mandibular en *Scartichthys viridis*. Explicación en el texto.

Scheme of the kinematic system of force transmission for the A1β fascicle of the adductor mandibular muscle in *Scartichthys viridis*. (See text for explanation).

los dientes premaxilares y mandibulares, para el caso del fascículo A1 $\alpha$  y A3 $\beta$  respectivamente. En ellos, las estructuras morfológicas involucradas se han simplificado transformándose en líneas, que aparecen sobrepuestas a esquemas del esqueleto cefálico de *Scartichthys viridis*. El modelo biocinématico propuesto tiene como restricción que el sistema realiza los movimientos sólo en el plano sagital, aunque en la realidad todas las estructuras poseen también un cierto grado de movilidad en el plano transversal. Sin embargo, tal consideración se estima que representa en forma general el principal movimiento de las piezas bucales durante el mecanismo de captura de presas.

El fascículo muscular está representado por el trazo AB, en el que A corresponde al punto central del origen, y B al punto de inserción. El punto O es el punto de rotación de las estructuras móviles correspondientes, maxilar-premaxilar o articular-angular-dentario, que aparecen sombreadas. El punto M representa un punto en el hueso premaxilar o dentario, determinado de manera que a través de él pueda ejercerse en el extremo del diente (R) una fuerza cuya línea de acción sea perpendicular al brazo OM y siga el eje longitudinal del diente. El punto de rotación (O) de la unidad premaxilo-maxilar se localiza en la articulación entre el maxilar y el palatino el que corresponde al centro de rotación de ambos huesos considerando el deslizamiento sobre la región etmoidiana. Para la unidad mandibular, el punto O se ubica en la articulación entre el cóndilo del cuadrado y el articular-angular.

La fuerza inicial (F) generada por el fascículo del aductor mandibular, cuya magnitud es considerada igual a 1, actúa sobre el maxilar (Fig. 3) y la mandíbula (Fig. 4) en el punto B. Dicha fuerza puede resolverse por medio de la descomposición de vectores, dando como resultado la componente fuerza efectiva (Fe), que es la que provoca la rotación de las piezas bucales en torno al punto O. El valor de esta componente puede ser calculado como la fuerza inicial ejercida por el fascículo multiplicada por el seno del ángulo formado entre la línea de acción del músculo (AB) y el brazo OB en el punto de inserción B (ángulo  $\alpha$ ).

$$F_e = F \times \text{sen } \alpha \quad (1)$$

Las fuerzas que producen la rotación del maxilar y de la mandíbula (Fe) son transmitidas hasta los bordes dentados correspondientes mediante un sistema de palancas, cuyo brazo de acción es la distancia "OB" y el brazo de resistencia corresponde a la distancia "OM" produciendo así la fuerza (Fm) que ejercerán los dientes sobre el sustrato, cuya magnitud es calculada a través de la siguiente ecuación:

$$F_m = F_e \times \frac{OB}{OM} \quad (2)$$

Al reemplazar (1) en (2), se obtiene la ecuación que representa la proporción de fuerza inicial ejercida por el fascículo muscular, la cual es transmitida hasta el extremo de los dientes:

$$F_m = F \times \text{sen } \alpha \times \frac{OB}{OM} \quad (3)$$

Dado que la proporción de fuerza transmitida por los distintos fascículos del músculo aductor mandibular depende del ángulo  $\alpha$ , el cual a su vez depende de la posición de las piezas bucales (maxilar y mandíbula inferior), es necesario determinar el valor del ángulo  $\alpha$  en función del grado de cierre bucal, expresada en el ángulo  $\beta$ . En la Figura 5 se presenta el esquema geométrico del sistema que permite establecer dicha relación.

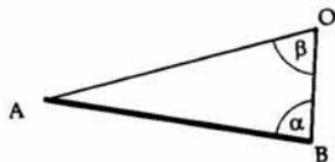


Figura 5

Esquema geométrico que permite relacionar la magnitud y variación del ángulo  $\alpha$  en función de la magnitud de la variación del ángulo  $\beta$ .

Geometric scheme relating the magnitude and variation of the angle  $\alpha$  in function of the magnitude of variation of the angle  $\beta$ .

El trazo  $\overline{AB}$  representa al fascículo muscular, siendo "A" su punto de origen y "B" el punto de inserción en el maxilar o en el dentario. "O" indica el punto de rotación de las estructuras. El trazo  $\overline{OB}$  corresponde a la distancia entre el punto de inserción y el punto de rotación, y el trazo  $\overline{AO}$  la distancia entre el punto de origen del músculo y el punto de rotación. El ángulo  $\beta$  es representativo de la posición de las estructuras e indica el grado de cierre maxilar o mandibular.

Como los valores de los trazos  $\overline{OB}$  y  $\overline{AO}$  son constantes para cada músculo y para cada espécimen, mientras que  $\overline{AB}$  es dependiente del grado de contracción del fascículo, entonces, se cumple que :

$$AB^2 = AO^2 + OB^2 - 2 \times AO \times OB \times \cos \beta \quad (4)$$

y

$$AO^2 = AB^2 + OB^2 - 2 \times AB \times OB \times \cos \alpha \quad (5)$$

Donde  $\alpha$  es el ángulo formado entre  $\overline{AO}$  y  $\overline{OB}$ .

Reemplazando (4) en (5) y simplificando, se obtiene:

$$\cos \alpha = \frac{OB - AO \times \cos \beta}{\sqrt{AO^2 + OB^2 - 2 \times AO \times OB \times \cos \beta}} \quad (6)$$

luego,

$$\alpha = \arccos \frac{OB - AO \times \cos \beta}{\sqrt{AO^2 + OB^2 - 2 \times AO \times OB \times \cos \beta}} \quad (7)$$

Ecuación que representa el valor del ángulo  $\alpha$  en función del ángulo  $\beta$ .

### Aplicación del modelo biocinémático

Se realiza un análisis del comportamiento de la proporción de fuerza transmitida por los fascículos del músculo aductor mandibular A1 $\alpha$ , A1 $\alpha'$  y A1 $\beta$  que se insertan al maxilar (Fig. 6) y de los fascículos que se insertan a la mandíbula A2, A3 $\alpha$  y A3 $\beta$  (Fig. 7) a través del modelo, considerando una variación teórica de ángulo  $\beta$  entre 0° y 180° (líneas delgadas). Las líneas gruesas en estos gráficos indican la variación de la proporción de fuerza que es transmitida por los distintos fascículos considerando tanto las medidas estructurales AO, OB y OM (Tabla 1) como el rango real de apertura de la boca (ángulo  $\beta$ ) medido, en uno de los especímenes de *Scartichthys viridis* (LS 123,3 mm).

El rango de variación de ángulo  $\beta$  real, medido para los distintos fascículos que accionan sobre el maxilar (A1 $\alpha$ , A1 $\alpha'$  y A1 $\beta$ ) y el fascículo A3 $\beta$  que acciona sobre la mandíbula, presentan valores de  $\beta$  cercanos a los correspondientes a las máximas fuerzas teóricas, mientras que para los otros dos fascículos mandibulares (A2 y A3 $\alpha$ ), los valores de  $\beta$  se encuentran relacionados con zonas de las curvas que poseen bajos valores de fuerza. Debido a las diferencias entre los valores de ángulo  $\beta$  entre los distintos fascículos, y para permitir el análisis comparativo, se transformó las variaciones reales de dicho ángulo a porcentaje. Se consideró como

0% de cierre premaxilar o mandibular a los valores de ángulo  $\beta$  en posición de máxima apertura bucal y 100% de cierre premaxilar o mandibular al valor del ángulo en posición de máximo cierre bucal (Figs. 8 y 9).

Los fascículos A1 $\alpha'$ , A1 $\beta$ , A2 y A3 $\alpha$ , se comportan de la misma manera, en cuanto a que la transmisión de fuerza aumenta progresivamente durante el cierre bucal alcanzando los máximos valores al 100% de cierre bucal. Una leve diferencia se observa en el fascículo A3 $\beta$  en donde la máxima transmisión se obtiene alrededor del 60-70% de cierre bucal (Fig. 9).

En relación al fascículo A1 $\alpha$  se observa una situación única y particular en los valores de fuerza transmitida. El diseño estructural de este fascículo determina un sistema cinemático que amplifica los valores de fuerza, los que aumentan hasta conseguir un máximo de 1,15 en la posición en la que se ha realizado el 16% de cierre premaxilar (lo que fue observado en el 46% de los especímenes analizados), para luego disminuir paulatinamente hasta que al 70% de cierre premaxilar se alcanza un valor 1 de proporción de fuerza transmitida. En el 30% restante de cierre la proporción de fuerza continúa disminuyendo hasta que al final de la mordida el sistema transmite alrededor del 80% de la fuerza generada por el fascículo, valor que a pesar de haber disminuido es siempre mayor que aquellos calculados para cualquiera de los otros fascículos del aductor mandibular. En términos comparativos, el sistema cinemático premaxilar permite transmitir mayores proporciones de fuerza que el equivalente sistema de la mandíbula inferior.

Aunque los fascículos que mueven la mandíbula inferior transmiten bajas proporciones de fuerza desde el inicio del cierre bucal, la variación de ésta durante el cierre, es significativamente mayor a lo que se observa en los fascículos maxilares, destacándose el fascículo A2, cuyo rango de variación de la fuerza transmitida es desde un 10% hasta valores cercanos al 60% de la fuerza ejercida por el músculo. Un rango menor presenta el fascículo A3 $\alpha$ , desde el 20-55% de la fuerza ejercida, mientras que en A3 $\beta$  se produce una muy pequeña variación de transmisión entre los valores de máxima apertura y máximo cierre bucal (Fig. 9).

Entre el 60% y 80% de cierre mandibular se produce un acercamiento y superposición de las curvas de los fascículos A2, A3 $\alpha$  y A3 $\beta$ , de manera tal que en este momento dichos fascículos transmiten proporciones similares de fuerza hasta los dientes del dentario, lo que no ocurre con los fascículos del maxilar, en donde los valores de proporción de fuerza transmitida durante todo el cierre, se mantienen distintas entre ellos (Figs. 8 y 9).

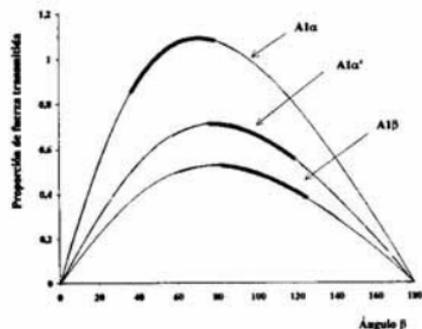


Figura 6

Valores de la proporción de fuerza transmitida de los fascículos del músculo aductor mandibular insertos en el maxilar en *Scartichthys viridis*, calculados con una variación teórica del ángulo  $\beta$  entre  $0^\circ$  y  $180^\circ$ .

Los trazos gruesos indican el rango real del ángulo  $\beta$ . Proportion values of the transmitted force by the fascicles of the adductor mandibulae muscle inserted on the maxillary bone in *Scartichthys viridis*, calculated with a theoretical variation of  $\beta$  angle between  $0^\circ$  and  $180^\circ$ . Wide lines indicate the real range of the  $\beta$  angle.

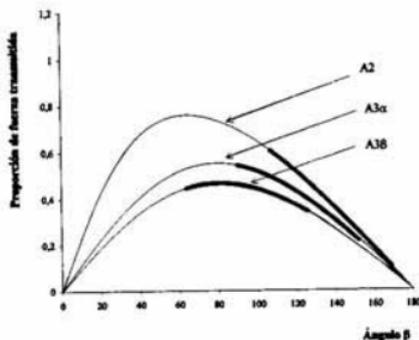


Figura 7

Valores de la proporción de fuerza transmitida de los fascículos del músculo aductor mandibular insertos en la mandíbula en *Scartichthys viridis*, calculados con una variación teórica del ángulo  $\beta$  entre  $0^\circ$  y  $180^\circ$ . Los trazos gruesos indican el rango real del ángulo  $\beta$ .

Proportion values of the transmitted force from the fascicles of the adductor mandibulae muscle insert on the mandible in *Scartichthys viridis*, computed with a theoretical variation of the  $\beta$  angle between  $0^\circ$  and  $180^\circ$ . Wide lines indicate real range of the  $\beta$  angle.

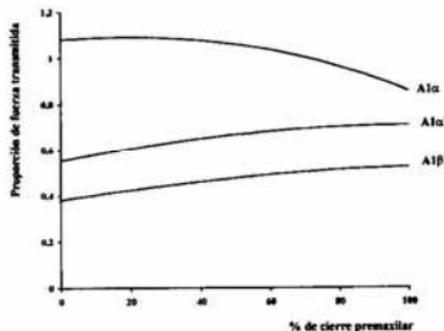


Figura 8

Variación de la proporción de fuerza transmitida de los fascículos del músculo aductor mandibular insertos en el maxilar, en relación al porcentaje de cierre premaxilar en *Scartichthys viridis*.

Variation of the proportion of the transmitted force from the adductor mandibulae muscle fascicles inserted on the maxilla, related with the percentage premaxillary closure of in *Scartichthys viridis*.

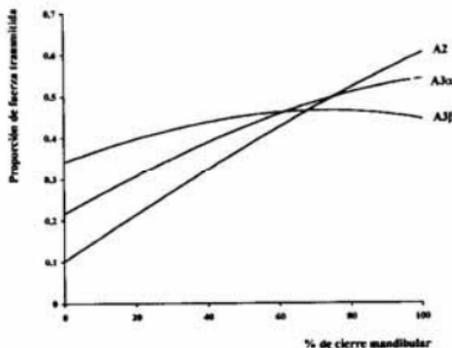


Figura 9

Variación de la proporción de fuerza transmitida de los fascículos del músculo aductor mandibular insertos en la mandíbula, en relación al porcentaje de cierre mandibular en *Scartichthys viridis*.

Variation of the proportion of the transmitted force from the adductor mandibulae muscle fascicles inserted on the maxilla, related with the mandibular closure percentage in *Scartichthys viridis*.

Tabla 1

Valores medidos (mm) de los parámetros estructurales utilizados en el modelo biocinemático y valor de la proporci3n de brazos OB/OM para cada uno de los fascículos musculares de *Scartichthys viridis*. LS=longitud estándar; AO=distancia entre origen del músculo y punto de rotaci3n; OB= distancia entre la inserci3n del músculo y el punto de rotaci3n; OM=distancia entre el punto de rotaci3n y la línea de acci3n de la fuerza ejercida en los dientes.

Structural parameters values (mm) used in the biokinematic model and lever ratio (OB/OM) values for each fascicles of the adductor mandibulae muscle of *Scartichthys viridis*. LS= standard length; AO= distance between the muscle origen and rotation point; OB= distance between the muscle insertion and the rotation point; OM= distance between the rotation and action line of the force performed by the teeth.

m. ad. md. A1 $\alpha$					m. ad. md. A1 $\alpha'$				m. ad. md. A1 $\beta$			
LS	AO	OB	OM	OB/OM	AO	OB	OM	OB/OM	AO	OB	OM	OB/OM
64,6	10,1	3,1	2,7	1,148	10,1	2	2,7	0,7407	7,6	1,5	2,7	0,5556
76,5	11,4	3,5	3,4	1,029	11,4	2,5	3,4	0,7353	8,3	1,8	3,4	0,5294
91,7	13,5	4,5	4,7	0,957	13,5	3,1	4,7	0,6596	10,4	2,1	4,7	0,4468
111,2	16,3	5,6	5,1	1,098	16,3	3,7	5,1	0,7255	12,2	2,7	5,1	0,5294
117,8	17,6	5,8	5,3	1,094	17,6	3,8	5,3	0,717	13,5	2,8	5,3	0,5283
123,3	18,5	6	5,5	1,091	18,5	3,9	5,5	0,7091	14,1	2,9	5,5	0,5273
154	22,9	6,8	7,7	0,883	22,9	5,2	7,7	0,6753	17,9	3,2	7,7	0,4156
171	25,5	8,9	10,1	0,881	25,5	6,1	10,1	0,604	19,9	4,4	10,1	0,4356
190,7	28,8	9,3	10,5	0,886	28,8	7,8	10,5	0,7429	22,4	4,9	10,5	0,4667
205,4	29,9	9,5	11,6	0,819	29,9	8,2	11,6	0,7069	24,1	5,6	11,6	0,4828
216,7	31,5	10,8	12,3	0,878	31,5	9,4	12,3	0,7642	25,5	6,1	12,3	0,4959

m. ad. md. A2					m. ad. md. A3 $\alpha$				m. ad. md. A3 $\beta$			
LS	AO	OB	OM	OB/OM	AO	OB	OM	OB/OM	AO	OB	OM	OB/OM
64,6	6,1	2,4	3,1	0,7742	8,7	1,2	3,1	0,3871	7,3	1,5	3,1	0,4839
76,5	6,4	2,8	3,9	0,7179	10,6	1,6	3,9	0,4103	11,4	1,8	3,9	0,4615
91,7	7,4	3,5	4,5	0,7778	12,9	1,9	4,5	0,4222	13,2	2,1	4,5	0,4667
111,2	8,8	4,2	5	0,84	14,3	2,2	5	0,44	16,7	2,5	5	0,5
117,8	9,4	4,3	5,5	0,7818	16,4	2,4	5,5	0,4364	17,9	3,1	5,5	0,5636
123,3	10,2	4,4	5,8	0,7586	17	2,7	5,8	0,4355	18,6	3,2	5,8	0,5517
154	12,5	5,7	7,6	0,75	19,7	3,2	7,6	0,4211	23,4	3,4	7,6	0,4474
171	16,1	7,9	8,8	0,8977	23,4	3,8	8,8	0,4318	25	4,1	8,8	0,4659
190,7	17,4	8,1	9,4	0,8617	25,6	4,3	9,4	0,4574	29,2	4,8	9,4	0,5106
205,4	17,6	8,9	10,3	0,8641	27,5	4,6	10,3	0,4466	30,6	5	10,3	0,4854
216,7	18,5	9,1	11,1	0,8198	28,9	4,9	11,1	0,4414	31,9	5,3	11,1	0,4775

### Efecto de la posici3n y orientaci3n del músculo y de los diseños de los huesos sobre la fuerza transmitida

Con el fin de evaluar la efectividad de la acci3n de cada uno de los fascículos musculares en una misma posici3n de cierre bucal, se realizó el cálculo de la proporci3n de fuerza transmitida en todos los especímenes a un valor de ángulo  $\alpha$ , estimado a partir del modelo, correspondiente al valor del ángulo  $\beta$  que representa al 50% de cierre

bucal (Tabla 2). Se observa que los fascículos que se insertan en el maxilar transmiten las más altas proporciones de fuerza, siendo el fascículo A1  $\alpha$  el que presenta los máximos valores calculados, del orden del 95% de la fuerza inicial. Contratan con dichos resultados, aquéllos obtenidos para los fascículos que actúan sobre la mandíbula (A2, A3  $\alpha$  y A3  $\beta$ ) en donde el máximo valor promedio de transmissi3n, 0,42 del fascículo A2, es aún inferior al mínimo obtenido en los fascículos maxilares, (0,446 del fascículo A1  $\beta$ ).

Tabla 2

Valores promedio (Prom) y desviación estándar (D.S.) de la fuerza transmitida por cada fascículo del músculo aductor mandibular (Fasc.) de *Scartichthys viridis* (N=11), calculados al 50% del cierre bucal.

Mean (Prom) and standard deviation (D.S.) values of the force transmitted by each fascicle of the adductor mandibulae muscle (Fasc.) of *Scartichthys viridis* (N=11), calculated to the 50% of buccal closure.

Fasc.	Prom.	D.S.
A1 $\alpha$	0,951	0,113
A1 $\alpha'$	0,661	0,042
A1 $\beta$	0,446	0,041
A2	0,39	0,023
A3 $\alpha$	0,420	0,021
A3 $\beta$	0,381	0,028

Para determinar cuál de los dos factores involucrados en el modelo biocinemático propuesto tiene predominancia en la magnitud de fuerza transmitida, es decir, si es el valor de la proporción de brazos (OB/OM) o el valor de la función del ángulo  $\alpha$  (sen  $\alpha$ ) el que tiene mayor influencia, se grafican los

valores calculados de ambos factores, para todos los especímenes, a un valor de ángulo  $\alpha$  equivalente al 50% de cierre bucal (Fig. 10).

El factor de ángulo (sen  $\alpha$ ) entre los fascículos maxilares es bastante semejante y de alto valor (entre 0,9 y 1), sin embargo, cada uno de estos fascículos presenta proporciones de brazos (OB/OM) muy distintas: 0,4 - 0,5 en A1 $\beta$  y 0,8 - 1,15 en A1 $\alpha$ , mientras que el fascículo A1 $\alpha'$  ocupa una posición intermedia de 0,6 - 0,75. La relación entre factor de brazos y factor de ángulo es proporcional, como es el caso extremo del fascículo A1 $\alpha$  que presenta los más altos valores de ángulo  $\alpha$  y la más alta proporción de brazos.

Distinto es el caso para los fascículos mandibulares, en donde hay claras diferencias en el factor de ángulo, entre un valor de 0,5 para A2 y cercano a 1 para A3 $\alpha$ , mientras que para el fascículo A3 $\beta$  se sitúa entre 0,75 y 0,8. En cuanto a los valores de factor de brazos, los fascículos A3 $\alpha$  y A3 $\beta$  presentan muy poca diferencia, mientras que el A2 se distingue de ellos por poseer una mayor proporción de brazos, la cual fluctúa entre 0,7 y 0,9.

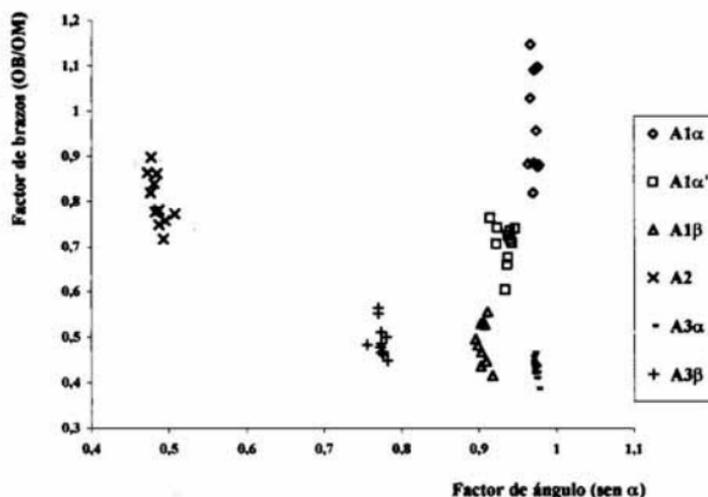


Figura 10

Relación de los factores (OB/OM y sen  $\alpha$ ) que determinan la magnitud de la proporción de fuerza transmitida por los distintos fascículos del músculo aductor mandibular en *Scartichthys viridis*. El ángulo  $\alpha$  utilizado corresponde al valor del ángulo  $\beta$  medido al 50% de cierre bucal.

Relationships OB/OM and sen  $\alpha$  that determine the proportion of the transmitted force by the different fascicles of the adductor mandibulae muscle in *Scartichthys viridis*. The  $\alpha$  angle used corresponds to the  $\beta$  angle value measured at 50% of mouth closure.

## Discusión

La presencia de un aductor mandibular dividido en seis fascículos, cuyas inserciones a las estructuras premaxilares y mandibulares son diferentes e independientes, determinan que en *Scartichthys viridis* existan seis sistemas cinemáticos, con características distintas para la transmisión de fuerza hasta el borde dentado del premaxilar y del dentario.

Esta subdivisión del aductor mandibular, posibilita que cada uno de los fascículos se inserte con alguna variación de ángulo  $\alpha$ , situación especialmente notoria en los fascículos mandibulares (A2, A3 $\alpha$  A3 $\beta$ ) cuyos puntos de origen están bastante distanciados ocupando parte importante de la superficies del neurocráneo y suspensorio. Por otro lado, en relación a un mismo punto de articulación, es posible conseguir diferentes brazos de acción y resistencia, característica muy destacada en el sistema cinemático premaxilo-maxilar.

Dadas estas diferencias en el diseño del sistema

estructural, cada fascículo transmite una diferente proporción de fuerza hasta el borde dentado correspondiente, siendo mayor en los fascículos maxilares que en los mandibulares, aunque en estos últimos, con excepción del A3 $\beta$ , se observa una alta variación de la fuerza transmitida a lo largo del cierre bucal, variación que es mínima en los fascículos maxilares.

Para visualizar ésto teóricamente, se ha realizado un análisis de sensibilidad del modelo (Fig. 11) con el objetivo de evaluar la importancia relativa de cada uno de los parámetros. Se considera una variación de ángulo  $\alpha$  de 0° a 90° y variación de OB/OM de 0,5 a 1. Las curvas de Fm fueron calculadas según el modelo elaborado (ecuación 3) y en cada una de ellas se muestra la variación de fuerza ( $\Delta Fm$ ) correspondiente a la variación en 20° del ángulo  $\alpha$ . La línea recta horizontal indica un valor 0,5 de proporción de fuerza transmitida para cada una de las proporciones de brazos consideradas.

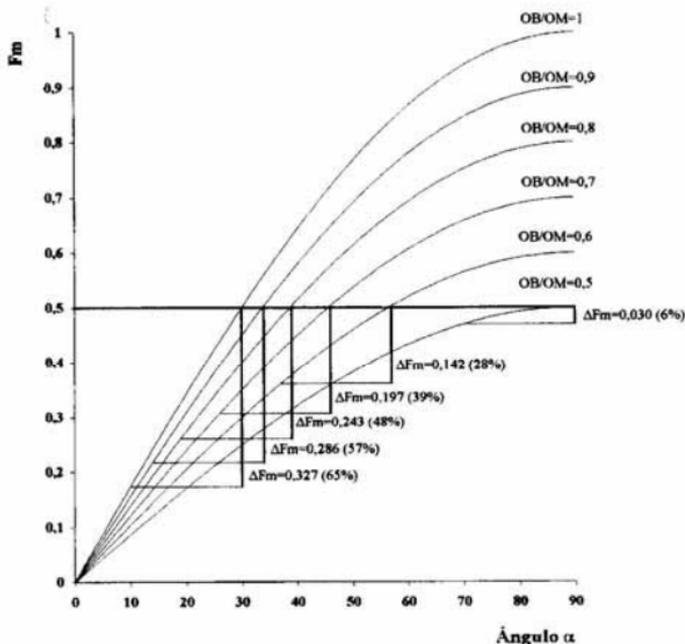


Figura 11

Efecto de la variación de la proporción de fuerza transmitida ( $\Delta Fm$ ) respecto de un valor constante de  $Fm = 0,5$  calculada para distintos valores de OB/OM y considerando una variación de 20° del ángulo  $\alpha$ . Explicación en el texto.

Effect of the variation on the proportion transmitted force ( $\Delta Fm$ ) relative to a constant  $Fm = 0.5$  computed for different OB/OM values, considering a 20°  $\alpha$  angle variation. (see text for explanation).

Un diseño estructural que optimice la proporción de fuerza transmitida se consigue con una relación directa de los factores involucrados, ángulo de inserción y proporción de brazos ( $\alpha$  y OB/OM); es decir, para obtener un alto valor de Fm es necesario que el fascículo se inserte con altos ángulos y alta proporción de brazos.

Aunque el sistema que optimiza la variación de la proporción de fuerza transmitida durante el cierre bucal, tiene una relación inversa de los factores involucrados, está restringida a la utilización de bajos ángulos de inserción y altos valores de proporción de brazos. Mientras mayor sea la diferencia entre los factores, mayor es el  $\Delta$  Fm para una misma variación de ángulo, como se puede apreciar en la curva de OB/OM = 1, en donde, una variación de ángulo  $\alpha$  de  $10^\circ$  a  $30^\circ$  produce un  $\Delta$  Fm del 65%, lo que contrasta con la curva de OB/OM = 0,5, en donde la misma variación de ángulo (de  $70^\circ$  a  $90^\circ$ ), produce un  $\Delta$  Fm sólo del 6%.

Del análisis anteriormente realizado es posible agrupar los fascículos del aductor mandibular, no en términos del sistema estructural cinemático, como maxilares y mandibulares, sino desde el punto de vista del tipo de optimización de la función de transmisión conseguida, ya sea hacia la optimización de la magnitud de la fuerza transmitida, como es el caso de los fascículos A1 $\alpha$ , A1 $\alpha'$ , A1 $\beta$  y A3 $\beta$ , o hacia la optimización de la variación de la fuerza a lo largo del cierre bucal, caso del A2 y A3 $\alpha$ .

El hecho que la mandíbula rote en torno del cuadrado con una variación de ángulo  $\beta$  de  $62^\circ$ , en comparación con la variación de  $42^\circ$  del maxilar respecto del palatino, concuerda con esta optimización de la variación de la transmisión de fuerza para los fascículos A2 y A3 $\alpha$  que se insertan en la mandíbula.

Las características y cualidades del mecanismo de captura de alimento de *Scartichthys viridis* dependen de la eficiencia del sistema cinemático de transmisión de fuerza, que permite tanto la optimización de la proporción de fuerza de raspado, hasta niveles de amplificación de la misma, como de la variación de la fuerza ejercida en el extremo de los dientes.

### Agradecimientos

Al proyecto FONDECYT 1941205 por el financiamiento de la investigación. Al Sr. Alejandro Muños y al Dr. Patricio Ojeda por los especímenes facilitados.

### Literatura Citada

- Cancino C.** 1996. Diseño estructural cefálico y mecanismos de captura de alimento de *Scartichthys* (Perciformes, Blenniidae): Adaptaciones hacia herbivoría. Tesis para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas, con mención en Ecología y Sistemática. Universidad Católica de Valparaíso. Valparaíso, 108 p.
- De la Hoz E.** 1995. El mecanismo de mordida premaxilar en Atherinopsinae (Teleostei: Atheriniformes): aspectos estructurales relacionados con la transmisión de fuerza. Revista Chilena de Historia Natural 68: 351-359.
- De la Hoz E & R Aldunate.** 1985. Mecanismo mandibular en *Cheirodon pisciculus* Girard, 1854 (Ostariophysi; Characidae). Revista Chilena de Historia Natural 58: 139-155.
- De la Hoz E & R Aldunate.** 1993. Diversidad trófica de *Cheirodon pisciculus* G. (Ostariophysi; Characidae). Revista Chilena de Historia Natural 66: 177-184.
- De la Hoz E & R Aldunate.** 1994a. El sistema hioideo-mandibular de *Cheirodon* (Ostariophysi; Characidae): una innovación funcional. Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso 22: 83-90.
- De la Hoz E & R Aldunate.** 1994b. Variaciones del complejo tendinoso del fascículo A1 del músculo aductor mandibular y sus consecuencias en el mecanismo de mordida premaxilar en *Cauque*, *Austrorhynchus* y *Basilichthys* (Teleostei, Atherinidae). Revista de Biología Marina 29: 235-249.
- De la Hoz E & B Dyer.** 1984. Mecanismo de protrusión premaxilar en *Helicolenus lengerichi* (Pisces, Scorpaenidae). Investigaciones Marinas (Valparaíso) 12: 27-50.
- De la Hoz E & J Vial.** 1994. Diseño estructural bucal en Atherinopsinae sudamericanos (Teleostei, Atherinidae): modelo biocinemático de mecanismos de alimentación. Revista Chilena de Historia Natural 67: 35-47.
- Dingerkus G. & LD Uhler.** 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. Stain Technology 52: 229-232.
- Dullemeijer P.** 1974. Concepts and approaches in animal morphology. Van Gorcum and Comp. B.V., Assen, The Netherlands., 264 p.
- Elshoud-Oldenhave MJW.** 1979. Prey capture in the pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (Teleostei, Percidae). Zoomorphologie 93:1-23.
- Lauder GV.** 1982. Patterns of evolution on the feeding mechanism of Actinopterygian fishes. American Zoology 22: 275-285.
- Lauder GV.** 1983a. Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei, Centrarchidae). Journal of Morphology 178: 1-27.
- Lauder GV.** 1983b. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in Euteleostean fishes. Zoological Journal of the Linnean Society 77: 1-38.

- Liem KF.** 1970. Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei). *Fieldiana Zoology*: 56: 1-166.
- Liem KF.** 1973. Evolutionary strategies and morphological innovations; Cichlid pharyngeal jaws. *Systematic Zoology* 22: 425-441.
- Liem KF.** 1980. Adaptative significance of intra- and interspecific differences in feeding repertoires of Cichlid fishes. *American Zoologist* 22: 295-314.
- Liem KF & JWM Osse.** 1975. Biological versatility, evolution and food exploitation in African Cichlid fishes. *American Zoologist* 15: 427-454.
- Müller M.** 1989. A quantitative theory of expected volume change of the mouth during feeding in teleost fishes. *Journal of Zoology (London)* 217: 639-662.
- Schaeffer B & DE Rosen.** 1961. Major adaptative levels in the evolution of the Acanthopterygian feeding mechanism. *American Zoologist* 1: 187-204.
- Vandewalle P, M Havard, G Claes & F De Vree.** 1991. Mouvement des mâchoires pharyngiennes pendant la prise de nourriture chez le serranus scriba (Linné, 1758) (Pisces, Serranidae). *Canadian Journal of Zoology* 70:145-160.
- Vandewalle P, P Seiller & M Chardon.** 1982. Particularités anatomiques et fonctionnelles de la région céphalique de *Blennius pholis* L. (Pisces, Blennidae). *Cybium* 6: 73-94.
- Westneat MW.** 1990. Feeding mechanics of teleost fishes (Labridae; Perciformes): A test of four-bar linkage models. *Journal of Morphology* 205: 269-295.
- Williams JT.** 1990. Phylogenetic relationships and revision of the blenniid fish genus *Scartichthys*. *Smithsonian Contributions to Zoology* 492: 1-30.
- Winterbottom R.** 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the Teleostei. *Proceeding of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 125: 225-317.