

VARIACIONES ALOMÉTRICAS CUANTITATIVAS DE LA FORMA CORPORAL DE *MYLOSSOMA DURIVENTRE* (CHARACIFORMES, CHARACIDAE) DE LOS LLANOS DE VENEZUELA, UTILIZANDO MÉTODOS DE MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA

QUANTITATIVE ALLOMETRIC BODY FORM VARIATION OF *MYLOSSOMA DURIVENTRE* (CHARACIFORMES, CHARACIDAE) FROM THE VENEZUELAN LLANOS, USING GEOMETRIC MORPHOMETRICS METHODS.

Gamboa F., Jurahimar¹ y Héctor López Rojas²

1. Centro Adolfo Ernst, Calle El Comercio Sector El Peaje, final Av. Presidente Medina, Las Acacias. Fundación Museo de Ciencias. (ginconservacion7@museodeciencias.gov.ve). 2. Laboratorio de Morfología y Genética Evolutiva de Peces, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. (helopez@strix.ciens.ucv.ve).

RESUMEN

Se utilizan métodos de Morfometría Geométrica y Análisis de Componentes Principales para cuantificar los patrones de cambio ontogenético en el contorno externo de *Mylossoma duriventre*. En fotos digitales y mediante el método de las cerchas, en 49 ejemplares juveniles y adultos se determinaron las coordenadas cartesianas de 12 hitos homólogos, que permitieron describir 25 variables interhitos anatómicos homólogos (distancias). Los análisis permitieron evaluar la relativa importancia de cada variable en la descripción de los cambios de forma; el cálculo de los coeficientes alométricos y la descripción del cambio diferencial durante el crecimiento. Los cambios ontogenéticos se reflejan en un cuerpo relativamente más alargado en los juveniles en relación con los adultos; éstos últimos presentaron un desarrollo dorso-ventral relativamente mayor en la región postcranial, y reducción de la cabeza, por lo cual la forma del cuerpo de los adultos es casi discoidal. La comparación del crecimiento ontogenético de *M. duriventre*, con lo reportado en la literatura para especies relacionadas, muestra un mosaico de características apomórficas y plesiomórficas que plantean un estudio más riguroso del género *Mylossoma*. Tales comparaciones nos permitirán tener una idea más precisa de los procesos que han determinado la gran variedad de formas que presentan los miembros de la familia Characidae.

ABSTRACT

Geometric Morphometric methods and Principal Component Analysis were used to quantify patterns of ontogenetic body form changes in *Mylossoma duriventre*. Using the box truss method on digital photographs of 49 juvenile and adult specimens Cartesian coordinates of 12 morphological landmarks that resulted in 25 inter homologous landmarks variables were calculated (distances). Data analysis allowed us to asses the relative importance of each variable in describing body form, the calculation of allometric coefficients and the description of differential body form changes. Ontogenetic changes show a relatively more elongated body in the juveniles while a relatively more developed dorso-ventral growth of the posteranial region and a relative reduction of the head area determine an almost discoidal body form in adults. Comparison of allometric growth of *M. duriventre* with reports in the literature for related species shows a mosaic of plesiomorphic and apomorphic characteristics that requires a more rigorous study of the genus *Mylossoma*. Comparative studies of these changes will allow us to have a more precise idea of the process involved in the determination of the many different body forms present in the Characidae family.

Palabras clave: Characidae, *Mylossoma duriventre*, alometría, ontogenia, morfometría geométrica.

Key words: Characidae, *Mylossoma duriventre*, allometry, ontogeny, geometric morphometrics.

INTRODUCCIÓN

La cuantificación de la forma de los organismos mediante el análisis de sus características morfológicas ha tenido una extraordinaria relevancia en estudios sistemáticos y taxonómicos y se mantiene aun vigente como una importante herramienta de trabajo dentro del campo de la biología comparativa. En contraste con los análisis morfológicos tradicionales, basados exclusivamente en la determinación de distancias lineales entre estructuras en los organismos, el análisis morfométrico moderno incluye la determinación y análisis de hitos anatómicos homólogos, los cuales son estructuras o puntos homólogos en los organismos, que se corresponden unívocamente de forma a forma y que representan variables que expresan aspectos del tamaño y de la forma de los individuos. Más formalmente, el estudio de la forma geométrica de los organismos, que combina las ciencias biológicas, la geometría y la estadística, se define como el análisis cuantitativo de la homología biológica, tratada como una deformación geométrica. La descripción cuantitativa de los organismos permite llevar a cabo estudios comparativos entre y dentro de grupos de organismos y localidades geográficas, así como de estudios del desarrollo o de modificaciones de la forma biológica producida por efectos ambientales, genéticos o históricos (Bookstein, 1982; Bookstein y col., 1985; Strauss y Fuiman, 1985; Rohlf y Slice, 1990; Rohlf y Marcus, 1993; Fink y Zelditch, 1995, 1996; Valentin y col., 2002).

El tamaño es un atributo de todos los organismos que influencia diferentes aspectos de su existencia en maneras frecuentemente predecibles (Sweet, 1980), por lo que una de las principales aplicaciones de la morfometría cuantitativa, y que tiene interés especial por el desarrollo de este trabajo, es el estudio de los cambios ontogenéticos, entendiéndose como ontogenia a la secuencia de estadios a través de los cuales atraviesa un organismo durante su ciclo de vida. Este proceso, parcialmente bajo control genético y que constituye el "programa" que produce cambios en la forma y en el tamaño durante el desarrollo, se conoce más comúnmente con el nombre de alometría, término que designa al estudio de los cambios de las relaciones de tamaño de un organismo, o de partes diferentes del mismo, durante su crecimiento. Estos

cambios de forma, y lo que es más importante, el estudio de tales cambios independientes del tamaño, es lo que se procura cuantificar mediante los análisis geométricos modernos (Bookstein y col., 1985; Fink y Zelditch, 1996).

El estudio de estas relaciones es importante no solamente en la comprensión del desarrollo específico de aspectos morfológicos, sino también, en un contexto evolutivo, en el estudio de modelos de especiación y en la comprensión de las limitaciones impuestas a los patrones de desarrollo. Los cambios ontogenéticos revelan también una gran cantidad de información acerca de la naturaleza de la secuencia de adquisición filogenética de novedades evolutivas, de allí su importancia para el estudio de los problemas de la historia natural de los organismos, puesto que las inferencias que revelan sobre el proceso evolutivo dependen mucho de la secuencia evolutiva entre los miembros del grupo en estudio (Klingenberg y Spencer, 1993; López Rojas, 1993; Fink y Zelditch, 1996; Bonilla y col., 2002; González y López Rojas, 2002; Alfonsi y col., 2003). Tradicionalmente el estudio de la forma se fundamenta en medidas lineales predominantemente longitudinales, con escasa información acerca de otros atributos como profundidad y ancho del organismo. Este enfoque tradicional describe relaciones sencillas del crecimiento de los organismos, pero no provee una base cuantitativa efectiva para entender las múltiples complejidades del crecimiento diferencial, tomando al tamaño de los organismos y su forma como variables simples.

La morfometría moderna permite detectar cambios en la forma en varias direcciones y separar los diferentes componentes del cambio de tamaño y de forma. En la perspectiva multivariada moderna, expresada principalmente por el análisis de componentes principales y por el análisis de Procrustes (Gower, 1975), se toman estos atributos como una combinación lineal de varias variables, por lo que pueden considerarse como un vector multidimensional. Esta separación facilita el estudio de cambios funcionalmente importantes en la forma, provee una expresión cuantitativa de la misma y una fácil visualización de tales cambios (Meyer, 1990).

El Orden Characiformes representa posiblemente el grupo más diverso de peces en las aguas conti-

mentales de América del Sur. Sus representantes son generalmente pequeños, plateados, comprimidos lateralmente, de hábitos diurnos y de alimentación variada. Dentro de este orden se encuentra la subfamilia Serrasalminae representada por peces que poseen, en mayor o menor grado, escamas modificadas en forma de procesos aserrados en el borde ventral del cuerpo (Gery, 1977; Machado-Allison, 1982; 1983). Dentro de esta subfamilia, el género *Mylossoma*, descrito por Cuvier en 1818, tiene una amplia distribución en las principales cuencas hidrográficas del país como la del Orinoco, Apure y Lago de Maracaibo. A sus representantes se les conoce comúnmente como "palometas de río" o "pámpanos".

Los representantes de *Mylossoma duriventre* son peces con el cuerpo muy comprimido y elevado, casi discoidal; con una serie de sierras fuertes que se extienden a lo largo del abdomen hasta el ano, 24-31 prepélvicas y 18-22 postpélvicas; los radios de la aleta anal, generalmente entre 30 y 38 en número, son muy rígidos y forman una estructura compacta; la aleta anal es escamada y de borde externo convexo; presentan una coloración plateada muy vistosa en los adultos, los juveniles poseen un gran ocelo tan grande como el diámetro del ojo (López Rojas y Nass, 1989; Taphorn, 1992; Machado-Allison y Fink, 1995). Se trata de una especie omnívora, con migración reproductiva formando grandes cardúmenes, de distribución simpátrica y sin dimorfismo sexual aparente.

La importancia que tiene la caracterización cuantitativa de las particulares características morfológicas de los representantes de la familia Characidae, puede apreciarse en numerosos trabajos publicados en representantes de este grupo: morfometría y merística de *Mylossoma duriventre* y su comparación con *Mylossoma paraguayense* (López Rojas y Nass, 1989); morfometría y merística en series ontogenéticas de *Pristobrycon striolatus* y morfometría, merística y osteología de *Pygocentrus caribe*. En este trabajo se utilizó el método de cerchas y se realizaron comparaciones entre series ontogenéticas entre *P. caribe* y otras especies del género descritas para las cuencas del Amazonas (Brasil, Colombia y Perú) y San Francisco (Brasil) (Machado y Fink, 1995); morfometría y merística del género *Mylossoma* (*M. acantho-*

gaster, *M. aureum* y *M. duriventre*) de Venezuela, en el cual se describen detalladamente los cambios ontogenéticos y la variación en el patrón de coloración durante el crecimiento (Machado Allison y Castillo, 1992); morfometría y merística en series ontogenéticas de *Serrasalmus neve-riensis*, y descripción de *Serrasalmus medinae* (Machado-Allison y col., 1993); análisis morfológico, merístico y patrones electroforéticos de las especies *Moenkhausia pittieri* y *Gephyrocharax valencia* (Bonilla, 1994); morfometría comparativa del patrón del crecimiento ontogenético de *Pygocentrus caribe* y *Mylossoma duriventre* (Briceño y Visconti, 1995); morfometría, alometría y desarrollo integracional del crecimiento del cuerpo en *Pygocentrus nattereri*; análisis filogenético de las transformaciones ontogenéticas de la forma y caracteres merísticos, miológicos y osteológicos en caribes del género *Pygocentrus* (Fink y Zelditch, 1995); análisis morfométrico uni, bi y multivariado de *Astyanax altior* (Characidae) en la península de Yucatán, (Schmitter, 1998).

En la presente investigación se utilizan métodos multivariados y geométricos cuantitativos para caracterizar los patrones de variación intraespecífica de la forma externa en series de desarrollo de *Mylossoma duriventre*, se describen los patrones de diferenciación alométrica entre los ejemplares, se identifican aquellas variables con mayor contribución a las variaciones observadas y se comparan con otras especies hermanas relacionadas filogenéticamente. Este trabajo provee información morfológica cuantitativa adicional acerca de la historia evolutiva de los Serrasalminae, importante grupo de peces entre los cuales se encuentran especies de interés pesquero para el país y el continente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares, pertenecientes a la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), provienen del Río Apure y de cuerpos de agua o lagunas estacionales conocidos comúnmente como préstamos, en las cercanías de las ciudades de San Fernando de Apure (Apure) y Camaguán (Guárico). La circunscripción de las muestras estudiadas a localidades cercanas entre sí, trata de evitar los efectos que

podrían presentarse por la escogencia de ejemplares de diferentes poblaciones, los cuales podrían presentar patrones diferentes de crecimiento. Las localidades de las muestras estudiadas, el número de catálogo y, entre paréntesis, el número de ejemplares, se especifican a continuación: en el Estado Guárico, Camaguán: MBUCV-V-6614, (6); MBUCV-V-6899, (7); MBUCV-V-8440, (9); MBUCV-V-23592, (5); En el Estado Apure, San Fernando de Apure: MBUCV-V-23841, (1); Laguna Las Guanotas MBUCV V-19177, (20); El Negro, MBUCV-V-11086, (1); Río Capanaparo, MBUCV-V-21686, (1). La información proveniente del catálogo del MBUCV y de las etiquetas en las muestras indican que los ejemplares fueron colectados utilizando artes de pesca convencionales: chinchorros, redes de mano, atarrayas y redes de ahorque. Una vez colectados, los ejemplares fueron fijados en formol al 10% y posteriormente preservados en alcohol etílico al 70%.

Se estudiaron un total de 49 ejemplares, de los cuales 28 fueron identificados como juveniles y 21 como adultos, de acuerdo al criterio propuesto por López Rojas y Nass (1989), quienes encontraron que entre los 50 y 70 mm de longitud estándar, desaparecía el ocelo dorsal característico de los juveniles de esta especie. Los juveniles son aquellos comprendidos entre 15.4 y 66.5 mm, mientras que los ejemplares mayores de 72.2 mm fueron considerados como adultos. No se incluyeron en este estudio formas larvarias muy pequeñas, que son muy delicadas y en las cuales es muy difícil ubicar los hitos anatómicos homólogos, ni ejemplares muy torcidos o mal preservados.

El método utilizado para establecer las variables para la cuantificación de la forma fue el de cerchas o "box truss" (Straus y Bookstein, 1982). Una de las principales ventajas de este método sobre los tradicionales, es que permite cubrir toda el área del cuerpo en varias direcciones (longitudinal, diagonal, transversal), permitiendo de esta manera un registro exhaustivo de la forma externa. La conexión de los hitos anatómicos homólogos entre sí resulta en una configuración de líneas que representan un arreglo bidimensional de cuadriláteros contiguos, cada uno conteniendo dos diagonales internas. Esta disposición provee una excelente representación de la forma externa del individuo.

Los doce hitos anatómicos homólogos establecidos en cada ejemplar fueron: 1 el extremo anterior del hocico; 2 el borde anterior de la fontanela craneal; 3 el extremo posterior del proceso supraoccipital; 4 el origen de la aleta dorsal; 5 el final de la aleta dorsal; 6 el origen de la aleta adiposa; 7 el final del complejo hipural; 8 el final de la aleta anal; 9 el origen de la aleta anal; 10 el origen de la aleta pélvica; 11 el origen de la aleta pectoral y 12 el origen del istmo branquial (Figura 1). Los valores de las coordenadas cartesianas de los hitos anatómicos homólogos permiten, mediante un sencillo cálculo matemático, determinar las distancias inter hitos homólogos y sus diagonales. Muchas de estas distancias, que han sido estandarizadas desde el trabajo de Hubbs y Lagler (1964), aún se utilizan profusamente como variables morfológicas en estudios ictiológicos. Así, por ejemplo, la distancia entre los hitos homólogos 1 y 4 corresponde a la distancia predorsal, la distancia entre los hitos homólogos 8 y 9 corresponde a la base de la aleta anal, etc. (Tabla 2).

Las coordenadas cartesianas de los hitos anatómicos homólogos se determinaron sobre fotos digitales tomadas con una cámara digital Sony Cyber Shot, Modelo DSC-P7, con una resolución de 1600 x 1200 pixeles. Para el procesamiento de las fotografías digitales se utilizó el programa Scion Image (Scion Corporation, 2000). Las distancias interhitos anatómicos homólogos en las cerchas se calcularon utilizando rutinas del programa Microsoft Excel.

En la descripción de los cambios de la forma durante la ontogenia, se utilizó un conjunto de métodos de análisis geométricos (Bookstein y col., 1985; Bookstein, 1991; Rohlf y Bookstein, 1990; Rohlf y Slice, 1990) y el programa PAST (Øyvind y col., 2003). El procedimiento de análisis morfométrico geométrico del programa PAST, mediante la remoción de información acerca de posición, tamaño y rotación de los ejemplares, transforma las coordenadas de las distancias interhitos anatómicos homólogos en coordenadas de Procrustes. Adicionalmente, mediante el módulo Componentes Principales de Forma del mismo programa, se llevó a cabo un Análisis de Componentes Principales en los residuales de las coordenadas Procrustes, lo cual permite visualizar el desplazamiento de las coordenadas a partir de una forma promedio, en la dirección de los Componentes Principales. Una alternativa utilizada en este trabajo

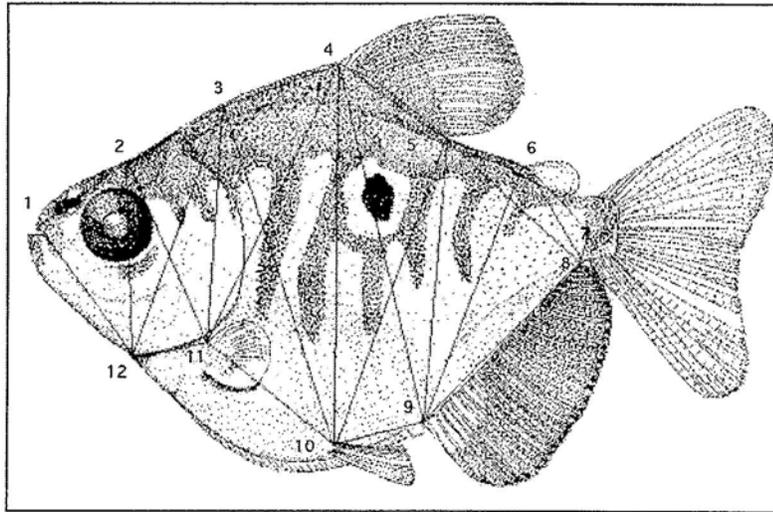


Figura 1. Diagrama de un ejemplar juvenil de *Mylossoma duriventre* mostrando la localización de los hitos anatómicos homólogos (1 al 12). Las distancias inter hitos (variables) que conforman las cerchas y sus diagonales internas en el contorno externo del cuerpo (distancia predorsal 1-4, base de la dorsal 4-5, etc.), se describen en la Tabla 2.

fue representar las deformaciones de la forma corporal, no con relación a la forma promedio, sino entre el ejemplar juvenil más pequeño y el ejemplar adulto más grande disponibles. Esto permite analizar las deformaciones en grandes áreas de la forma de una manera más simple, relacionando los cambios de la forma corporal evidenciadas en los ejemplares, a medida que crecen en tamaño.

Para estudiar la preponderancia de cada una de las variables morfológicas que expresan los cambios de forma durante la ontogenia, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), el cual permite expresar la estructura de la covariación del conjunto de distancias interhitos (variables) en una forma más simple, conservando la estructura original de los mismos. (Blackith y Reyment, 1971). Se utilizó el programa JACKIE (Calvacanti, 2000) en la matriz de covarianza de los logaritmos de las 25 distancias interhitos (variables de la Tabla 2), que fueron calculadas a partir de las coordenadas de los hitos anatómicos homólogos (Blackith y Reyment, 1971; Bookstein y col., 1985).

La investigación de la alometría multivariada en un conjunto de datos se basa en la generalización multivariada de la ecuación alométrica realizada por

Jolicoeur (1963). Al utilizar los logaritmos de la matriz de varianza-covarianza de los datos, se puede asumir al Componente Principal 1 (CP1) como un componente de tamaño. Esta generalización es válida sólo si la variación explicada por CP1 es grande, como es el caso de nuestros datos. Este procedimiento permite formular los patrones de variación ontogenética de la forma mediante los denominados coeficientes alométricos estáticos multivariados, que expresan la relación entre el coeficiente de cada variable en el primer componente (CP1) y la media de todos los coeficientes en ese componente (Jolicoeur, 1963).

Con el fin de excluir del efecto que en el análisis pudiera producir el tamaño desigual de los ejemplares, se utilizó el procedimiento conocido como cizallamiento (*shear*). Este consiste en la remoción del efecto del tamaño general de un conjunto de datos mediante la utilización de coeficientes derivados de la regresión del tamaño sobre cada componente principal. Los resultados de este cizallamiento producen componentes que no están correlacionados con el tamaño de los ejemplares bajo estudio. Para este fin se utilizaron procedimientos de cálculo en los programas NEWPC (Humphries y Swofford, 1985) (Calvacanti, 1997-2001) y JACKIE. Los intervalos de confianza del 95% se obtuvieron mediante el método de *bootstrap*.

Los resultados del ACP y del análisis geométrico se presentan en gráficas de dispersión en el morfoespacio definido por cada componente y en gráficas que muestran comparativamente las deformaciones del espacio morfológico definido por las variables estudiadas, respectivamente.

RESULTADOS

Alometría

Aunque el análisis alométrico multivariado reveló una sustancial variación en el tamaño entre los juveniles y los adultos de *M. duriventre*, las limitaciones impuestas por la imposibilidad de disectar los ejemplares de museo disponibles en el MBUCV y la ausencia de dimorfismo sexual en la especie, no permitió la evaluación de posibles diferencias entre sexos. Los valores de los coeficientes alométricos para cada variable que se detallan en la Tabla 1 son, en consecuencia, un agregado de ejemplares de ambos sexos; valores superiores a 1.0 indican alometría positiva, los inferiores a 1.0 alometría negativa y los iguales a 1.0 señalan un crecimiento isométrico.

Las variables que presentaron alometría positiva representan el 44% del total de las distancias entre los hitos anatómicos homólogos, distribuyéndose éstas mayormente en la región media (tronco) y región posterior del cuerpo. Esto indica que estas regiones están creciendo a una tasa relativamente mayor en relación al resto de las variables. Entre estas alometrías positivas destacan la región supraoccipital, que se encuentra bien extendida hacia la parte posterior y la región dorsal posterior, que involucra el final de la aleta dorsal y el origen de la aleta adiposa. Como resultado de este crecimiento, el cuerpo de los adultos es casi discoidal en comparación con el de los juveniles que es más alargado. Los valores de alometrías de la región comprendida entre los hitos 2, 10, 5 y 9, sugieren un crecimiento en sentido dorsoventral. Las alometrías negativas (32% en total) estuvieron localizadas en la región cefálica, comprendida entre los hitos 2, 12, 3 y 11, la cual muestra la reducción proporcional de esta región durante el crecimiento. La región de la aleta dorsal, la caudal y la distancia entre la cresta supraoccipital y la aleta pélvica, mostraron

valores de isometría, indicativos de una tasa constante de crecimiento ontogenético.

Análisis de Componentes Principales

Los tres primeros componentes extraídos de la matriz de covarianza de los logaritmos de 25 distancias inter hitos (variables) en 49 ejemplares, explican el 99.50% de la variación total de los datos (Tabla 1). El CP1 es unipolar con coeficientes positivos aproximadamente de la misma magnitud y explica el 98.82% de variación total de los datos, por lo cual puede ser interpretado como un componente de tamaño y sus coeficientes como coeficientes alométricos, según vimos anteriormente. Se seleccionaron los tres primeros componentes principales, los cuales suministran suficiente información para la discriminación de los patrones de forma entre juveniles y adultos. Los componentes 2 y 3 fueron cizallados (*sheared*) para eliminar el efecto residual del tamaño, con la finalidad de que representen la verdadera variación de la forma de los individuos, independiente del tamaño.

Con la Figura 2, donde se representa el morfoespacio definido por los tres primeros componentes (CP1, CP2 y CP3), y los valores de las cargas de las variables que se dan en la Tabla 1, es posible observar una segregación de los juveniles y los adultos en cuanto a tamaño y forma: una nube de puntos correspondientes a los ejemplares juveniles (cruces) a la derecha de la figura y otra nube correspondiente a los adultos (cuadrados) a la izquierda. Los cambios que se observan están asociados principalmente con el CP2, el cual expresa el decrecimiento de la región cefálica, casi exclusivamente explicado por la disminución relativa de la distancia entre el hocico y el borde anterior de la fontanela (variable 1). Otras distancias que coadyuvan a esta disminución relativa de la región anterior de la cabeza son: hocico-istmo (distancia 2); borde anterior de la fontanela-proceso supraoccipital (distancia 3) y borde anterior de la fontanela-istmo (distancia 5). A lo largo del CP3, se describe una variación de la forma casi exclusiva de la región dorsal posterior: final de la dorsal-origen de la adiposa (distancia 14) y final de complejo hipural- final de la anal (distancia 21). Esto se expresa como cambio en la forma de la región caudal, producto de la elongación de la zona

Tabla 1. Varianza acumulada, coeficientes (CP1 sin cizallar, CP2 y CP3 cizallados) y coeficientes alométricos multivariados (intervalo de confianza resultado de 2000 *bootstraps*). Las variables corresponden a las distancias inter hitos anatómicos homólogos, según la Tabla 2.

Varianza Acumulada	98.80%	99.80%	99.50%	Coeficientes. Alométricos	
Variables	CP1	CP2	CP3	Coef. Inter.	97.5%
1	0.138	0.890	-0.123	0.69	0.79
2	0.137	-0.128	-0.003	0.69	0.72
3	0.179	0.231	0.179	0.90	0.94
4	0.16	0.019	0.035	0.81	0.83
5	0.148	-0.206	0.021	0.75	0.78
6	0.252	0.135	-0.013	1.28	1.31
7	0.199	0.071	-0.161	1.00	1.02
8	0.183	0.072	-0.123	0.93	0.94
9	0.177	-0.015	0.015	0.89	0.91
10	0.193	-0.041	0.047	0.98	1.00
11	0.213	0.076	-0.149	1.08	1.09
12	0.204	0.113	-0.257	1.03	1.05
13	0.205	0.113	-0.146	1.04	1.05
14	0.232	-0.034	0.647	1.18	1.22
15	0.213	0.012	0.207	1.08	1.09
16	0.218	0.080	-0.205	1.10	1.11
17	0.211	0.098	-0.278	1.065	1.08
18	0.205	-0.033	-0.042	1.04	1.07
19	0.202	0.045	-0.072	1.02	1.04
20	0.219	0.050	-0.096	1.17	1.12
21	0.203	-0.020	0.381	1.03	1.06
22	0.22	0.006	0.042	1.11	1.13
23	0.242	0.079	-0.031	1.25	1.28
24	0.212	0.015	-0.046	1.07	1.09
25	0.176	0.038	0.225	0.89	0.92

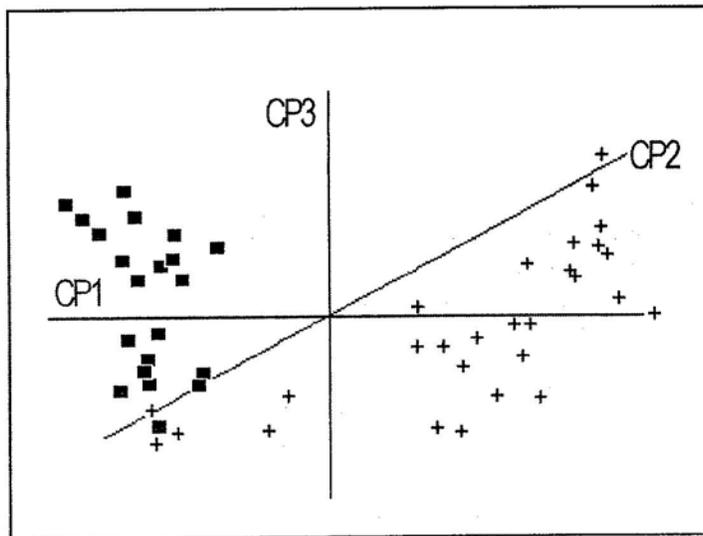


Figura 2. Espacio morfológico definido por el Análisis de Componentes Principales de veinticinco distancias interhitos homólogos, en 49 ejemplares de *M. duriventre*. (Cruces = juveniles; cuadrados = adultos).

comprendida ente el final de la aleta dorsal, aleta adiposa y final de la aleta anal. La dispersión de los puntos correspondientes a cada uno de los grupos (juveniles o adultos) en La Figura 2, indica una mayor variabilidad de la forma de los juveniles con respecto a los adultos.

Las diferencias de la forma de los juveniles y los adultos, fue ratificada a través del análisis discriminante de las 25 distancias interhitos homólogos en los dos grupos, mediante un análisis de varianza multivariado (MANOVA) del programa PAST, que permite hacer inferencias acerca de la igualdad de las medias de datos multivariados. Los resultados de este análisis mostraron diferencias significativas entre los juveniles y los adultos de la especie estudiada, con un valor de lambda de Wilk de 0.1221, un valor de $F=6.616$ y probabilidad de $p=1.107 \times 10^{-5}$. Si bien esta prueba no permite discriminar cuáles de las variables interhitos homólogos intervienen en la diferenciación de los dos grupos, revela una diferencia significativa entre la forma de los juveniles y la de los adultos. Una evidencia adicional de estas diferencias se puede observar en la Figura 5 donde se muestran histogramas de discriminación de los datos multivariados para juveniles y adultos, utilizando las rutinas para discriminación multivariada de T^2 de Hotelling (Hotelling, 1933). La prueba

discriminó correctamente al 95.9% de los ejemplares como pertenecientes a la forma juvenil o adulta, con una alta significación ($p=0.001$).

Análisis de Procrustes

Con la matriz de valores de las coordenadas cartesianas para cada hito y mediante el programa PAST, proyectamos la configuración de hitos de cada ejemplar en un morfoespacio bidimensional, para así establecer las diferencias en la forma de los ejemplares, posterior a la rotación, traslación, dilatación y escalamiento de todas las configuraciones. Las diferencias en la forma externa de los organismos se muestran por la deformación y las tonalidades de gris de las cuadrículas que definen a los organismos en este espacio. Se tomó como referencia para la comparación al ejemplar juvenil de menor tamaño. En la Figura 3, se resume la variación de la forma durante el crecimiento: las cuadrículas se ensanchan en las regiones de mayor crecimiento relativo (gris más oscuro, en la región media de los ejemplares) y se contraen (gris más claro) en aquellas regiones de menor crecimiento relativo. Los tonos de gris y el patrón de expansión de las cuadrículas indican el crecimiento dorsoventral de la zona media y la contracción de la zona cefálica, a medida que los ejemplares crecen.

Tabla 2. Descripción de las distancias interhitos homólogos, que se utilizan como variables representativas de la forma corporal de *M. duriventre*.

variables	hitos	Descripción de la variable
1	(1-2)	Hocico - Borde anterior fontanela
2	(1-12)	Hocico - Itsmo
3	(2-3)	Borde anterior fontanela - Proceso supraoccipital
4	(2-11)	Borde anterior fontanela - Origen aleta pectoral
5	(2-12)	Borde anterior fontanela - Itsmo
6	(3-4)	Proceso supraoccipital - Origen aleta dorsal
7	(3-10)	Proceso supraoccipital - Origen aleta pélvica
8	(3-11)	Proceso supraoccipital - Origen aleta pectoral
9	(3-12)	Proceso supraoccipital - Itsmo
10	(4-5)	Base aleta dorsal
11	(4-9)	Origen aleta dorsal - Origen aleta anal
12	(4-10)	Origen aleta dorsal - Origen aleta pélvica
13	(4-11)	Origen aleta dorsal - Origen aleta pectoral
14	(5-6)	Final aleta dorsal - Origen aleta adiposa
15	(5-8)	Final aleta dorsal - Final aleta anal
16	(5-9)	Final aleta dorsal - Origen aleta anal
17	(5-10)	Final aleta dorsal - Origen aleta pélvica
18	(6-7)	Origen de la aleta adiposa - Final complejo hipural
19	(6-8)	Origen de la aleta adiposa - Final aleta anal
20	(6-9)	Origen aleta adiposa - Origen aleta anal
21	(7-8)	Final complejo hipural - Final aleta anal
22	(8-9)	Base aleta anal
23	(9-10)	Origen aleta anal - Origen aleta pélvica
24	(10-11)	Origen aleta pélvica - Origen aleta pectoral
25	(11-12)	Origen aleta pectoral - Itsmo

DISCUSIÓN

Mediante la comparación cuantitativa de los patrones de forma de los organismos durante su trayectoria ontogenética es posible establecer y comparar variaciones de tamaño y forma entre los individuos de una misma especie o de especies diferentes. Por su parte, los análisis multivariados y geométricos nos brindan la oportunidad de establecer, visualizar y comparar los cambios en la forma en regiones específicas del cuerpo durante el crecimiento de los organismos. Trabajos recientes en es-

pecies dulceacuícolas del país, tales como el de Martínez y col. (2001) en tres especies en dos géneros de la subfamilia Characinae; el de Bonilla y López Rojas, (2001) en tres especies del género *Gephyrocharax*; el de González y López Rojas (2002) en *Astyanax bimaculatus* y el de Alfonsi y col. (2003) en *Cyprinodon dearborni*, son una muestra de la utilidad creciente de este tipo de estudio en la cuantificación de los cambios en la morfología externa de los individuos, en aplicaciones que van desde investigaciones taxonómicas y filogenéticas, hasta el establecimiento de hipótesis de especiación en peces dulceacuícolas de Venezuela.

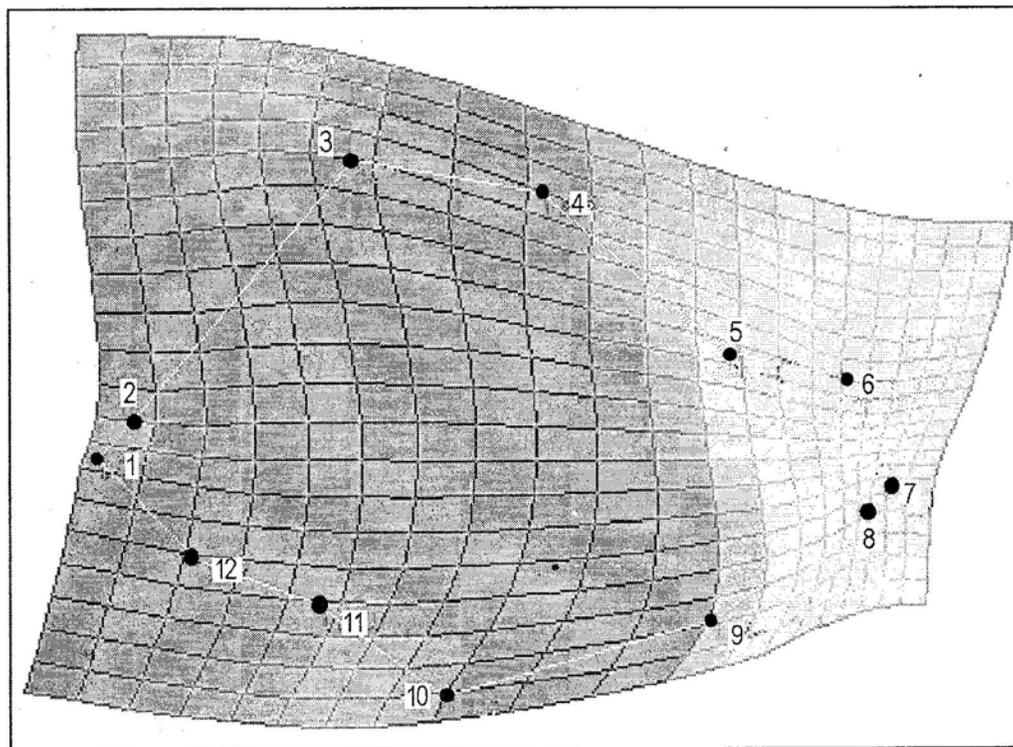


Figura 3. Patrón de cambio corporal que se obtiene al comparar el juvenil de menor tamaño y el adulto de mayor tamaño de *M. duriventre*. Los números 1 al 12 designan los hitos anatómicos homólogos determinados en el contorno externo. Tonos más oscuros y un mayor tamaño de las cuadrículas indican mayor crecimiento relativo.

En *M. duriventre*, los resultados obtenidos mediante los modelos de análisis geométrico y multivariado, muestran un crecimiento ontogenético diferencial. Los juveniles presentan una forma relativamente más alargada en sentido antero-posterior, con una región cefálica más desarrollada, mientras que en los adultos la forma del cuerpo es casi discoidal, con la región cefálica relativamente menos desarrollada.

Las modificaciones que contribuyeron predominantemente a producir los cambios observados en el contorno externo del cuerpo durante el desarrollo ontogenético de *M. duriventre* fueron: la extensión posterior de la región supraoccipital; la reducción de la región frontal del neurocráneo; la dilatación de la región comprendida entre el final de la aleta dorsal y el origen de la aleta adiposa; la extensión dorso ventral de la región post craneal y un incremento en la elevación en la posición de las aletas pélvicas con respecto al nivel del origen de la aleta anal. Tomadas en su conjunto, estas modificaciones producen el ensanchamiento dorso ventral de la re-

gión post craneal y media del cuerpo, concomitantemente con la reducción de la región cefálica anterior. Estos cambios producen la forma discoidal que caracteriza a los adultos de esta especie.

Para tratar de examinar estos resultados desde un punto de vista histórico-evolutivo se estableció un contraste con el trabajo filogenético realizado por Fink y Zelditch (1996) con tres especies de caribes (*Pygogentrus cariba*; *P. natteri* y *P. piraya*), utilizando dos especies relacionadas (*Pygopristis denticulata* y *Serrasalmus gouldingi*), como grupo externo. Allí los autores derivan dos características ontogenéticas plesiomórficas integradas en el grupo, representadas por la profundización de la región posterior del cuerpo relativo a la cabeza y el incremento en la curvatura de la región dorsal, asociada con un incremento en la convexidad de la cabeza y del perfil posterior. En contraste con el perfil dorsal convexo y la cabeza relativamente masiva de los caribes, *M. duriventre* presenta un perfil dorsal cóncavo y una reducción relativa del tamaño de la cabeza durante el creci-

miento, muy diferente de las condiciones reportadas para el grupo de caribes. En cuanto al incremento de la curvatura de la región posterior a la cabeza, sin embargo, *M. duriventre* mantiene una condición similar a la reportada para el grupo de los caribes citados anteriormente. De lo anterior puede concluirse que *M. duriventre* presentaría la condición supuestamente primitiva de Fink y Zelditch (op. cit.) para la curvatura en la región posterior, pero no la condición de la convexidad de la cabeza.

De acuerdo con Vari (1979), la presencia de una transición ontogenética en un carácter determinado en sólo uno de los integrantes de dos grupos hermanos cualesquiera, puede deberse a la ausencia de dicha transición en el ancestro común de los grupos y su posterior aparición en uno de ellos, o a la presencia de la transición en el ancestro común de ambos grupos y pérdida posterior en uno de los grupos. Tomando en cuenta que *M. duriventre* se encuentra incluida dentro de la subfamilia Serrasalminae, como se puede observar en la Figura 4, que

ilustra el esquema de relaciones de la subfamilia propuesto por Machado-Allison (1983) y que el mosaico de caracteres que parece presentar *M. duriventre* en las variables examinadas no permite plantear una reinterpretación de su posición en el esquema, nos planteamos como una futura línea de investigación el estudio de las características del crecimiento de las tres especies del género *Mylossoma* en Venezuela, a los fines de estudiar la evolución de este importante grupo de especies.

CONCLUSIONES

La comparación de los patrones de crecimiento diferencial en series de desarrollo es de gran utilidad tanto para estudios taxonómicos, como filogenéticos. Meyer (1990) considera que la descripción de morfoespacios morfométricos intraespecíficos es importante porque podría ayudar al taxonomo, por ejemplo, a asignar un morfotipo de estatus taxonómico desconocido, a una determinada

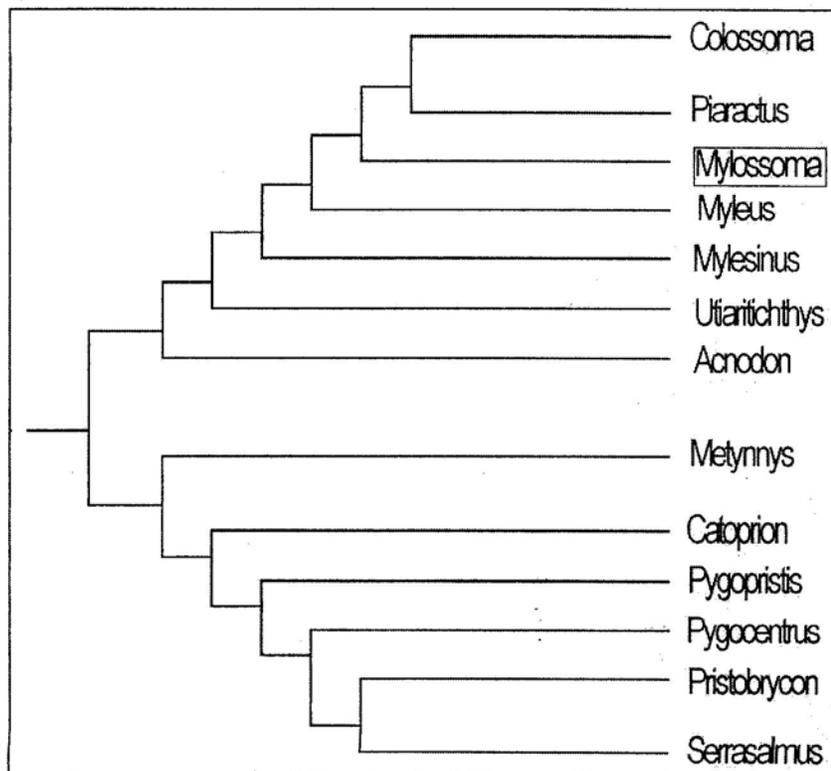


Figura 4. Esquema de relaciones filogenéticas para los géneros de la subfamilia Serrasalminae (Tomado de Machado-Allison, 1983). En el rectángulo se resalta la posición de *M. duriventre* en el grupo.

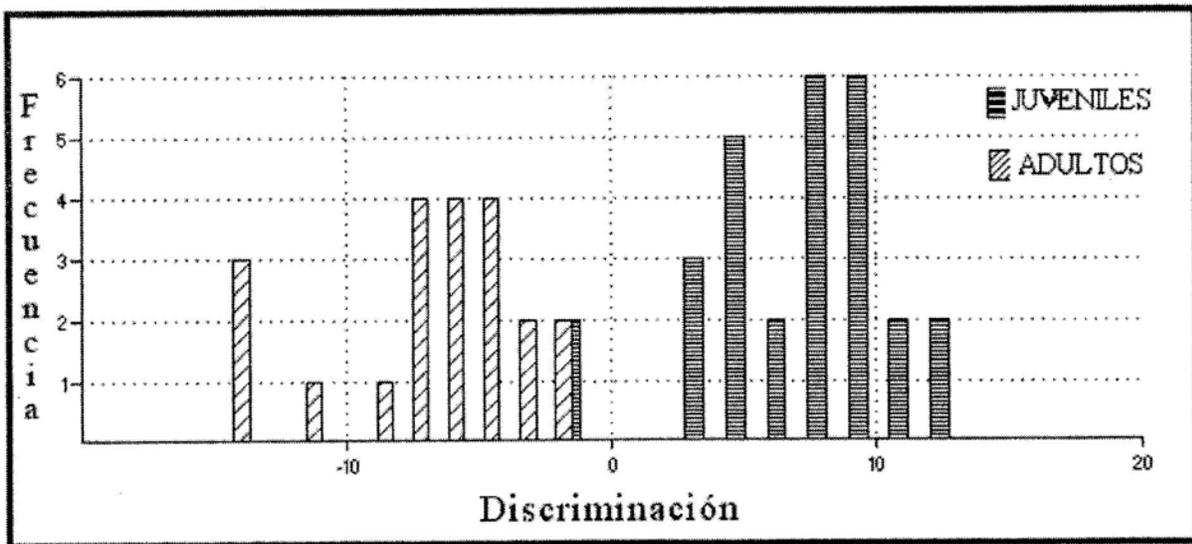


Figura 5. Discriminación entre los dos grupos (juveniles y adultos) de *M. duriventre*, utilizando la rutina de análisis discriminante y prueba de Hotelling de PAST. El porcentaje de clasificaciones correctas es 95.9%.

especie. Los patrones de alometría ontogenética reflejan así mismo el crecimiento relativo de los caracteres y por lo tanto pueden ser alterados por cambios en la ontogenia y la heterocronía, entre otros factores que modifican el crecimiento dinámico del cuerpo de los organismos (Klingenberg y Spencer, 1993).

Aunque a simple vista los juveniles y los adultos de los representantes de *M. duriventre* poseen diferencias muy evidentes en su forma externa, el uso de herramientas de la morfometría moderna nos permitieron tanto la determinación de las variables (distancias inter hitos) que describen el cambio alométrico en el contorno externo del cuerpo de los ejemplares, como la cuantificación y visualización de los mismos. Las gráficas obtenidas nos permitieron una interpretación y visualización más objetiva de los cambios morfológicos que se producen durante el paso de juveniles a adultos. Podemos afirmar entonces que las dos etapas en las cuales nos fue posible dividir el crecimiento de *M. duriventre*, son morfológicamente distintas e independientes del tamaño.

Pudimos evidenciar así que durante el desarrollo ontogenético de *M. duriventre* se observa el ensanchamiento dorso ventral de la región post cra-

neal y media del cuerpo, concomitantemente con la reducción de la región cefálica anterior. Estos cambios producen la forma discoidal característica de los adultos de esta especie.

La comparación de algunas características del crecimiento ontogenético de *M. duriventre*, con lo reportado en la literatura para grupos de especies relacionadas, muestra un mosaico de características apomórficas y plesiomórficas que plantean un estudio más riguroso con otras especies del género *Mylossoma* del país, grupo que presentan patrones de crecimiento muy similares.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio es parte del Trabajo Especial de Grado de uno de los autores (JGF), para optar a la Licenciatura en Biología de la Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela. Queremos agradecer a la Dra. Ana Bonilla, Instituto de Zoología Tropical, por sus críticas y sugerencias, a dos árbitros anónimos cuyas observaciones contribuyeron considerablemente al perfeccionamiento del manuscrito y a las autoridades del Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias de la Universidad Central de Venezuela, en cuya instalaciones se realizó este trabajo.

LITERATURA CITADA

- ALFONSI, C., H. LÓPEZ ROJAS Y J. PÉREZ.
2003. Morfometría evolutiva de *Cyprinodon dearborni* (Atheriniformes: Cyprinodontidae) en dos localidades del Oriente Venezolano. *Rev. Biol. Trop.*, 51, Supl. 6:7-16
- BLACKITH R. E Y R. A. REYMENT
1971. *Multivariate Morphometrics*. Academic Press Inc., London, Great Britain. Chapter 12: 146-175.
- BONILLA, A.
1994. Implicaciones evolutivas de la correlación genética, fenotípica y ambiental en poblaciones de especies de la familia Characidae (Pisces: Ostariophysi) en la región centro norte de Venezuela: variación geográfica y especiación. Tesis Doctoral. Postgrado en Ciencias, Mención Ecología. Facultad de Ciencias. Universidad Central de Venezuela. 88 p.
- BONILLA, A. Y H. LÓPEZ ROJAS
2001. Diferenciación morfológica cuantitativa de las especies del género *Gephyrocharax* Eigenmann 1912 (Pisces: Characidae: Glandulocaudinae) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, Vol. 21 (2): 1-10.
- BONILLA, A., H. LÓPEZ ROJAS Y A. MACHADO ALLISON
2002. Especiación vicariante en el género *Gephyrocharax* Eigenman 1912 (Pisces: Characidae: Glandulocaudinae) de Venezuela. *Interciencia*. Vol. 27(3): 118-127
- BOOKSTEIN F. L.
1982. Foundations of morphometrics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:451-470.
1991. Morphometric tools for landmark data. Geometry and Biology. Cambridge University Press. 435 p.
- BOOKSTEIN, F. L., B. CHERNOFF, R. ELDER, J.
HUMPHRIES, G. SMITH Y R. STRAUSS
1985. *Morphometrics in Evolutionary Biology*. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Michigan. 227 pp.
- BRICEÑO J. Y V. VISCONTI
1995. Morfometría comparativa del patrón de crecimiento ontogenético de *Pygocentrus caribe* y *Mylossoma durivente* (Characiformes: Characidae) de los Llanos de Venezuela. Trabajo Esp. de Grado. Universidad Católica "Andrés Bello", Caracas, Venezuela. 76 p.
- CAVALCANTI, M. J.
1997-2001. JACKknife Interactive Eigenanalysis (JACKIE). Departamento de Biología General, Centro de Ciencias Biológicas, Universidad de Santa Úrsula.
- CUVIER, G.
1818. Sur le poisons du sous genre *Myletes*. *Mus. Natl. Hist. Nat.*, París, 4: 444-456.
- FINK, W. L. Y M. L. ZELDITCH
1995. Phylogenetic analysis of ontogenetic shape transformations: A reassessment of the piranha genus *Pygocentrus* (Teleostei). *Sist. Biol.*, 44: 344-361.
1996. Historical patterns of developmental integration in piranhas. *Amer. Zool.*, 36:61-69.
- GERY, J.
1977. *The characid of the world*. Trop. Fish Hobb. Publ. Neptune City, NJ. 672 pp.
- GONZÁLEZ C., J. A. Y H. LÓPEZ ROJAS
2002. Morfología comparativa de ejemplares de *Astyanax bimaculatus* (Characiformes, Characidae) de las Cuencas del Río Orinoco y del Caribe (Ríos Unare, Manzanares y La Toma), Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 22(3-4): 1-12.
- GOWER, J.C.
1975. Generalized procrustes analysis. *Psychometrika* 40:33-51.
- HOTELLING, H.O.
1933. Analysis of a complex and statistical variables into principal components. *J. Educ. Psych.*, 24: 417-441.
- HUBBS, C. L. Y K. F. LAGLER
1964. Fishes of the Great Lakes Región. Univ. Michigan Press (Ann Arbor), 213 pp.
- HUMPHRIES, J., Y D. SWOFFORD
1985. SAUS NewPC, ver. 0.93. University of Chicago & Illinois Natural History Survey
- JOLICOEUR, P.
1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19: 497-499.
- KLINGENBERG, C. P. Y J. R. SPENCER
1993. Heterochrony and Allometry: Lessons from the water strider genus *Limnopus*. *Evolution*, 47(6): 1834-1853.
- LÓPEZ ROJAS, H.
1993. Metodología del estudio cuantitativo de los cambios morfológicos: Comparación del crecimiento ontogenético en anostómidos (Teleostei, Anostomidae). Trabajo de Ascenso, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 47 pp.
- LÓPEZ ROJAS, H. Y P. NASS
1989. Etapas del desarrollo de *Mylossoma durivente* (Characiformes, Characidae) de los Llanos de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 12(3-4):121-126.
- MACHADO-ALLISON, A.
1982. Estudios sobre la Subfamilia *Serrasalminae* (Teleostei, Characidae) Parte I. Estudio comparativo de los juveniles de las "cachamas" de Venezuela (Géneros: *Colossoma* y *Piaractus*). *Acta Biologica Venezuelica*, 11(3):1-101.

MACHADO-ALLISON, A.

1983. Estudios sobre la sistemática de la Subfamilia *Serrasalminae* (Teleostei, Characidae) Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la subfamilia. *Acta Biologica Venezuelica*, 11(4):145-195.

MACHADO-ALLISON, A. Y O. CASTILLO

1992. Estudios sobre la sistemática de la Subfamilia *Serrasalminae*. IV. El género *Mylossoma*: Bases para la revisión del grupo en América del Sur. *Acta Biologica Venezuelica*, 13 (3-4) 1-34.

MACHADO-ALLISON, A., H. LÓPEZ ROJAS, W.L. FINK Y R. RÓDENAS

1993. *Serrasalmus neveriensis* una nueva especie de caribe de Venezuela y redescipción de *Serrasalmus medinae* Ramirez, 1965. *Acta Biologica Venezuelica*, 14(4):45-60.

MACHADO-ALLISON, A. Y W. L. FINK

1995. *Sinopsis de las especies de la Subfamilia Serrasalminae presentes en la cuenca del Orinoco. Claves, diagnosis e ilustraciones*. Serie Peces de Venezuela. Universidad Central de Venezuela. Facultad de Ciencias. Instituto de Zoología Tropical, Museo de Biología. 90 pp.

MARTÍNEZ, T., H., LÓPEZ ROJAS Y A. BONILLA

2001. Comparación cuantitativa de los cambios morfológicos en las ontogenias de *Roeboides dayi* (Steindachner, 1878), *Roeboides affinis* (Günther, 1894) y *Charax notulatus*, (Lucena 1987) (Characidae, Characinae) en Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, Vol. 21 (3): 11-22.

MEYER, A.

1990. Morphometrics and allometry in the trophically polymorphic cichlid fish, *Cichlasoma citrinellum*. Alternative adaptations and ontogenetic changes in shape. *J. Zool., Lond.*, 221, 237-260.

ØYVIND H., D.A.T. HARPER Y P.D. RYAN

2003. PAST - Palaeontological Statistics, ver. 1.13.

ROHLF, F.J. AND F. L. BOOKSTEIN (EDS)

1990. Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop. Special Report Number 2. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan. 380 p.

ROHLF, F.J. AND D. SLICE

1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39:40-59.

ROHLF, F.J. Y L. F. MARCUS

1993. A revolution in morphometrics. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 129-132.

SCHMITTER, J. J.

1998. Diagnosis of *Astyanax altior* (Characidae) with a Morphometric Analysis of *Astyanax* in the Yucatán Peninsula. *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, 8(4): 349-358.

SCION CORPORATION.

2000. Scion Image for Windows. Beta 4.02. www.scioncorp.com.

STRAUSS, R. E. Y F. L. BOOKSTEIN

1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Systematic Zoology*, 31:113-135.

STRAUSS, R. Y L. A. FUIMAN

1985. Quantitative comparisons of body form and allometry in larval and adult Pacific Sculpins (Teleostei: Cottidae) *Can. J. Zool.*, 63: 1582 - 1589.

SWEET, S.

1980. Allometric Inference in Morphology. *American Zoologist*, 20: 643-645.

TAPHORN D, C.

1992. The Characiform fishes of the Apure River drainage, Venezuela. Monografías Científicas del Museo de Ciencias Naturales, UNELLEZ, Guanare, Estado Portuguesa. Edición especial N° 4. *Biollania*, 537 pp.

VALENTIN, A. J., M. SÉVIGNY Y J. P. CHANUT

2002. Geometric Morphometrics reveals body shape differences between sympatric redfish *Sebastes mentella*, *Sebastes fasciatus* and their hybrids in the Gulf of St. Lawrence. *J. Fish Biol.*, 60: 857-875.

VARI, R.

1979. Anatomy relationships and clasification of the families Citharinidae and Dislichodontidae (Pisces, Characoides). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, Zoology Series; 36(5): 261-344.