

**COMPARACION CUANTITATIVA DE LOS CAMBIOS MORFOLOGICOS EN LAS ONTOGENIAS DE *ROEBOIDES DAYI* (STEINDACHNER, 1878), *ROEBOIDES AFFINIS* (GÜNTHER, 1864) Y *CHARAX NOTULATUS*, LUCENA 1987) (CHARACIDAE, CHARACINAE) EN VENEZUELA**

**QUANTITATIVE MORPHOLOGICAL COMPARISON OF ONTOGENETIC CHANGES IN *ROEBOIDES DAYI* (STEINDACHNER, 1878), *ROEBOIDES AFFINIS* (GUNTHER, 1864) AND *CHARAX NOTULATUS* (LUCENA 1987) (CHARACIDAE, CHARACINAE) IN VENEZUELA**

*Teresa Martínez Leones*<sup>1</sup>, *Héctor López Rojas*<sup>2</sup> y *Ana Bonilla Rivero*<sup>2</sup>

1. Centro de Investigaciones Biológicas, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad del Zulia, Maracaibo. ([tmartinezleones@yahoo.es](mailto:tmartinezleones@yahoo.es)); 2. Laboratorio de Morfología y Genética Evolutiva, Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas. ([helopez@strix.ciens.ucv.ve](mailto:helopez@strix.ciens.ucv.ve); [abonilla@strix.ciens.ucv.ve](mailto:abonilla@strix.ciens.ucv.ve))

RESUMEN

Se llevó a cabo un estudio morfométrico del desarrollo ontogenético en 143 ejemplares de juveniles y adultos de las especies *Charax notulatus*, *Roeboides affinis* y *Roeboides dayi* pertenecientes a la subfamilia Characinae. Se analizaron 27 caracteres morfológicos por el método de las Cerchas (Box – Truss) para estudiar los patrones de variación intra e interespecífica, utilizando análisis estadísticos multivariados. Los análisis de componentes principales y los coeficientes alométricos estáticos de los caracteres permitieron caracterizar la variación de los patrones de crecimiento en individuos. Los juveniles son más variables que los adultos, dentro y entre especies. *C. notulatus* y *R. dayi* fueron más similares en forma entre sí, respecto a *R. affinis*. Los juveniles experimentaron un crecimiento en sentido antero posterior, que luego cambia a sentido dorso - ventral en adultos. Los cambios alométricos ocurrieron principalmente en la profundidad del tronco, región de la giba y porción posterior del cuerpo. Este trabajo permitió la identificación de variables morfométricas que definen las similitudes y las diferencias entre las especies y su variación. Estos resultados sugieren la necesidad de llevar a cabo estudios de la forma externa de todos los representantes del grupo, en un contexto ontogenético, filogenético e histórico.

ABSTRACT

A morphometric study of the ontogeny of 143 specimens of juvenile and adult samples of three Characinae species, *Charax notulatus*, *Roeboides affinis* and *Roeboides dayi* was conducted. The box truss method was used to evaluate inter and inter specific variation patterns of 27 morphological characters using multivariate statistical methods. Principal components analysis and the study of static allometric coefficients allowed us to identify patterns of growth and form variation among the specimens. Juveniles are more variable than adults both intra and interspecifically. *Charax notulatus*, and *R. dayi* share a more similar form than either does with respect to *R. affinis*. During ontogenetic development, juveniles show antero lateral growth while in the adult form growth is more pronounced in a dorso ventral direction. Allometric growth changes predominated in variables associated with body depth, dorsal hump and the posterior region of the body. This study allowed us to identify morphometric variables defining both the similarities and differences among the species studied and their ontogenetic variation. These results point toward the need for more comprehensive studies of the form in representative of the Characinae in ontogenetic, phylogenetic and historic contexts.

**Palabras clave:** Characinae, morfología cuantitativa, alometría.

**Key words:** Characinae, quantitative morphology, allometry.

## INTRODUCCION

La morfometría involucra métodos de descripción y análisis de la variación en la forma de los organismos, producida por el crecimiento, tratamientos experimentales o el proceso evolutivo. Durante su desarrollo como una disciplina dentro de las ciencias biológicas, la descripción de la forma ha progresado desde las elaboradas narrativas clásicas y representaciones pictóricas, a la cuantificación mediante técnicas e instrumentos de análisis modernos, utilizando datos multifactoriales y combinando la biología, la geometría y la estadística.

En general, el análisis morfométrico involucra la determinación de hitos morfológicos, definidos como estructuras o puntos homólogos que corresponden unívocamente entre formas distintas. Estos puntos o hitos homólogos representan variables que expresan aspectos de tamaño o forma de los individuos (Bookstein, 1982; Bookstein y col., 1985). Cuantificada de esta forma, la caracterización de la forma permite estudios comparativos en y entre grupos de organismos y localidades geográficas. Permite también el estudio de las modificaciones de la forma biológica producida por efectos del desarrollo, la genética y los efectos ambientales (Rohlf, 1990; Adams y Funk, 1997; Rohlf y Marcus, 1993; Machado-Allison y Fink, 1991). Adicionalmente, la cuantificación de los cambios que ocurren durante el desarrollo ontogenético de representantes de grupos monofiléticos, proporciona una gran cantidad de información acerca de la naturaleza y la secuencia de adquisición filogenética de novedades evolutivas.

Los géneros *Roeboides*, con 22 especies y *Charax*, con 13 especies, conocidos como "gibaos" por presentar una protuberancia dorsal (giba) característica (Gery, 1977), se encuentran distribuidos desde América Central hasta América del Sur (Lucena, 1988). Aunque un estudio preliminar llevado a cabo por Lucena (*op.cit.*), sobre las relaciones filogenéticas del género *Roeboides*, lo señalan como un grupo monofilético y a *Charax* como su grupo hermano, existe muy escasa información sobre la taxonomía, morfología y relaciones filogenéticas de la subfamilia Characinae en Venezuela.

Tradicionalmente, la sistemática de este grupo ha estado basada en estudios realizados por Shultz

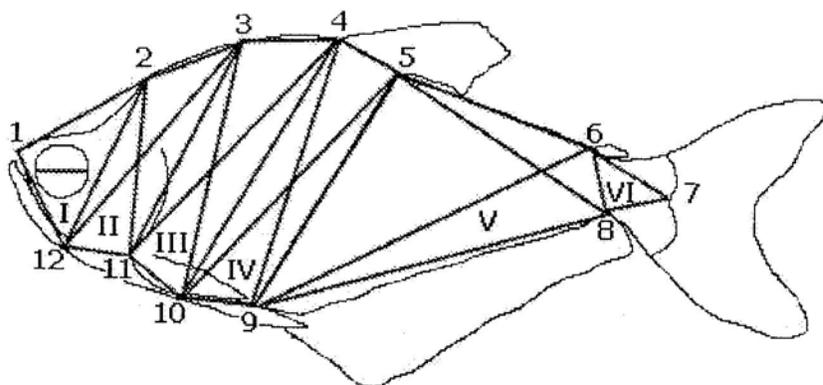
(1944), Menezes (1976), Lucena (1987, 1988, 1989) y Taphorn (1992), sobre morfología externa y caracteres merísticos; esta información, aunque muy valiosa para el conocimiento biológico del grupo, no ha logrado todavía tener una influencia definitiva en la dilucidación de la filogenia del grupo, pues sus formas relacionadas son poco conocidas a la vez que poseen formas corporales muy similares, cuya diferenciación morfológica se hace muy complicada utilizando los métodos tradicionales.

Cala (1987), Vari y Weitzman (1990), entre otros, han expresado que la inadecuada información sobre la distribución de la mayoría de las especies, las fallas en la determinación de las relaciones filogenéticas en taxa supraespecíficos, aunadas al poco conocimiento de los cambios climáticos, geomorfológicos y ecológicos en la región, son algunas de las razones por las cuales se han dificultado los estudios de la mayoría de los grupos de peces dulceacuícolas de Sur América

Con el fin de contribuir al conocimiento de la historia evolutiva de este grupo de peces, en este estudio se utiliza un análisis morfológico cuantitativo para caracterizar y comparar los patrones de variación intra e interespecíficos de la forma, así como la variación ontogenética, en series de desarrollo de tres especies de Characinae: *Roeboides dayi*, *Roeboides affinis* y *Charax notulatus*.

## MATERIALES Y METODOS

Para caracterizar los patrones de crecimiento ontogenético de *Roeboides affinis*, *Roeboides dayi* y *Charax notulatus*, se analizaron 27 caracteres morfológicos en un total de 96 ejemplares adultos y 47 juveniles de las tres especies, depositados en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV). Las variables morfométricas se analizaron empleando el Método de las Cerchas (Box-Truss) desarrollado por Strauss y Bookstein (1982), el cual consiste en identificar hitos (estructuras) homólogos en los límites externos del contorno corporal de los individuos. Para medir las variables, expresadas como las distancias inter hitos homólogos, se utilizó un calibrador con una precisión de 0.05 mm. En la Figura 1 se muestra un esquema con la localización



**Figura 1.** Localización de los puntos homólogos (1 – 12) y las distancias inter-puntos en un adulto de *Charax notulatus*. Las cerchas son iguales para todas las especies estudiadas.

de los 12 hitos homólogos (1-12) establecidos en el contorno de los juveniles y adultos de las especies; se incluye además el diámetro del ojo.

Las variables se analizaron mediante análisis de componentes principales (ACP), técnica multivariada exploratoria de amplio uso, mediante la cual se resumen las principales tendencias de la variación de un conjunto de datos, reduciendo éstos a un número más pequeño de variables independientes que preservan la información original. Esta técnica provee una forma más simple y fácil de interpretar grandes conjuntos de datos (Bookstein y col, 1985; Bulla, 1990, 1995; Rifcklefs y Travis, 1980, Rifcklefs y Miles, 1994). Para llevar a cabo los análisis multivariados de las variables previamente establecidas, se utilizó el programa NEWPC versión 0.93 (Saus, University of Chicago & Illinois Natural History Survey).

Las muestras de las tres especies contienen series de individuos que varían considerablemente en tamaño, en consecuencia el primer componente principal intragrupal expresa una medida de tamaño general, sumalizando el incremento conjunto de todas las medidas de distancias inter hitos homólogos. Resulta así una medida estandarizada con la cual el crecimiento de cada variable individual puede ser comparada. Las cargas (loadings) del componente principal 1 (CP1) fueron interpretadas como coeficientes alométricos estáticos (Jolicoeur,

1963; Chernoff y Miller, 1982; Strauss y Bookstein, 1982; Strauss y Fuiman 1985). Estos coeficientes indican, para cada especie, la manera en la cual las diferentes variables cambian en relación con el tamaño general del cuerpo, lo cual permite el establecimiento de los distintos patrones de variación ontogenética. Valores mayores a 1.03 indican alometría positiva, los menores a 0.97 alometría negativa y los ubicados entre 1.03 y 0.97 indican un crecimiento isométrico. En los análisis conjuntos de las tres especies, el PC1 intergrupala expresa también, esencialmente, variación en tamaño, pero en este caso las cargas reflejan los cambios promedio de tamaño entre las especies.

Los componentes principales 2, 3 y 4 (CP2, CP3 y CP4) contribuyen a explicar una cantidad sustancial de la variación de forma entre las especies (> 99%), pero aún mantienen correlaciones con el tamaño general. Con el fin de eliminar estas correlaciones menores, los componentes 2, 3 y 4, fueron cizallados (sheared), con el fin de asegurar que los mismos representaran diferencias reales en la forma de los individuos, independiente del tamaño. Los valores (scores) de cada individuo en los componentes principales extraídos, que representan su proyección (posición) en los ejes de los componentes, fueron utilizados para producir gráficos de dispersión de los individuos en los ejes de componentes.

## RESULTADOS

### Variación intraespecífica.

*Charax notulatus*. En la Tabla 1 se registran los valores de las cargas: el CP1 expresó el 99.4 % de la variabilidad, sus coeficientes resultaron positivos y de magnitud aproximada, separando adecuadamente juveniles de los adultos. Los componentes dos en adelante se "cizallaron" para eliminar los efectos residuales del tamaño, los mismos representan la forma del cuerpo y en conjunto explicaron el 0.5% de la covariación de los datos. En la Figura 2a se define el espacio morfológico delimitado por CP2 y CP3, en el cual se observa una excelente separación entre individuos juveniles y adultos; el CP2 es el que más contribuyó a la segregación de los mismos. Dentro de la serie ontogenética de *C. notulatus* se nota además que los juveniles son más variables en forma que los adultos. Los cambios observados en estos individuos estuvieron asociados a la región ventral de la cabeza, región postero-ventral del tronco, base de la aleta anal, diagonales que involucran el final de aleta dorsal y porción anterior del pedúnculo caudal ubicados en las cerchas I, IV y V.

En *C. notulatus*, el patrón alométrico es mayormente positivo en la dirección dorso-ventral del cuerpo (Tabla 1), involucrando la región posterior de la cabeza, tronco y región posterior del cuerpo, de lo que se infiere un crecimiento corporal relativamente mayor en ese sentido a medida que transcurre el desarrollo ontogenético del animal. La alometría positiva en la región postero ventral del cuerpo hace suponer el alargamiento relativo de la aleta anal en esta especie. Las alometrías negativas indican un acortamiento en el cuerpo en sentido antero-posterior al nivel de la región dorsal anterior, dorsal media, ventral anterior y ventral media, además de un acortamiento en el pedúnculo caudal, maxilares y reducción relativa del diámetro del ojo; sólo se observaron dos isometrías, una en la porción dorsal de la cabeza y otra en la distancia entre el final de la aleta dorsal y el origen de la aleta adiposa (Fig. 2b).

*Roeboides affinis*. El Componente uno (CP1) en esta especie expresó el 98% de la covariación de las variables (Tabla 2). Los componentes 2 al 4 explicaron en conjunto el 1.7% de la variación. La Figura 3a muestra una buena discriminación entre adultos y juveniles en cuanto a la forma, mejor

expresada en el eje del CP3, que se encuentra representado principalmente por la región entre el final de la aleta dorsal y el origen de la aleta anal, giba, diámetro del ojo y porción posterior del tronco, ubicados en la I, II y IV cerchas. Por otra parte se nota que los adultos son tan variables como los juveniles.

En *R. affinis*, las variables que resultaron con alometrías negativas están asociadas a la región anterior-ventral y posterior de la cabeza, diámetro del ojo, ventral del tronco, origen de la base de la aleta anal y porción ventral del pedúnculo caudal. Las restantes variables fueron alométricas positivas en las diagonales contenidas en las cerchas III, IV y V (Tabla 2 y Fig. 3b).

*Roeboides dayi*. El componente uno (CP1) explica el 99.4% de la variación total observada, mientras que los componentes 2 al 4 (CP2, CP3 y CP4) constituyen el 0.4% restante (Tabla 3). La Figura 4a (CP2 vs CP3) ilustra dos agrupaciones bien definidas en cuanto a la forma y al tamaño, que se hacen muy evidentes a lo largo del componente tres, donde se observa una mayor variabilidad en las primeras etapas del desarrollo (juveniles); los caracteres responsables de esta discriminación están relacionados con la giba y la profundidad del tronco, ubicados en las cerchas II, III y IV.

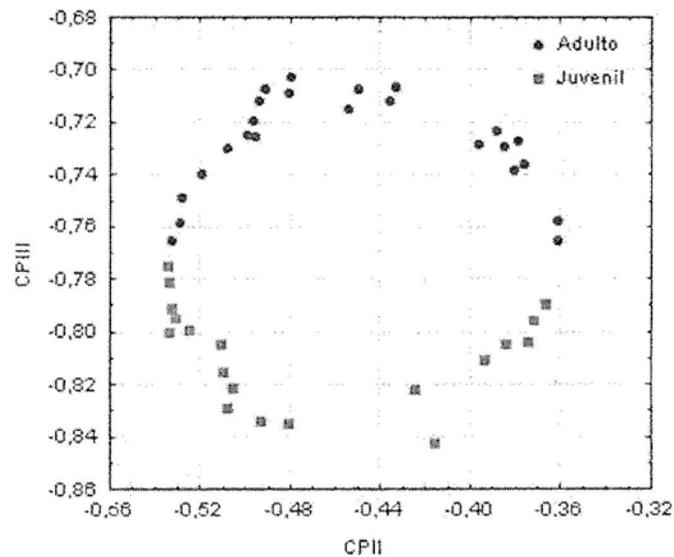
Los coeficientes alométricos estáticos obtenidos de los datos morfológicos de *R. dayi* (Tabla 3 y Fig. 4b) resultaron positivos en las diagonales y verticales de las cerchas II, III, IV y V. También se observa una giba ligeramente pronunciada como consecuencia de alometrías negativas y positivas en la región posterior de la cabeza. Se visualiza adicionalmente un acortamiento corporal en sentido antero-posterior a consecuencia de las alometrías negativas presentes en la porción dorsal y ventral de la región anterior y media del tronco, así como en el pedúnculo caudal y diámetro del ojo.

### Variación interespecífica.

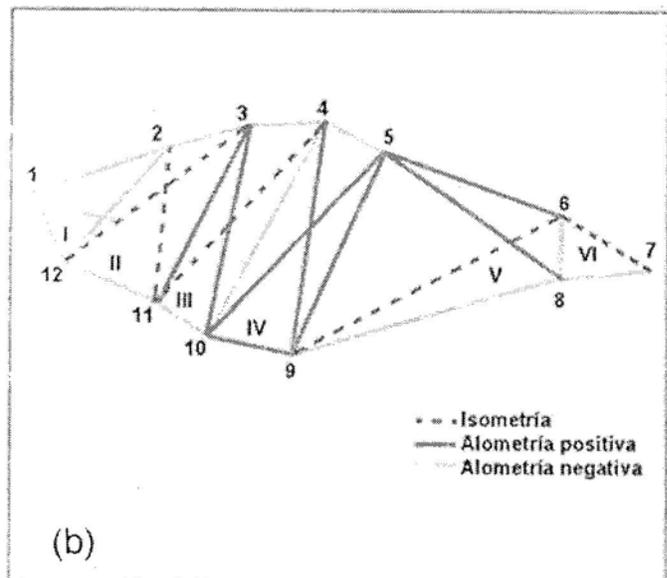
**Juveniles.** En la Tabla 4 se reporta el resultado del análisis de los cuatro primeros componentes, para una muestra de 47 ejemplares juveniles correspondientes a las especies *C. notulatus*, *R. affinis* y *R. dayi*. Un 96.6% de la variación total corresponde al CP1 que contiene

**Tabla 1.** Análisis de Componentes Principales (ACP) y Coeficientes Alométricos para *Charax notulatus*. Se resaltan las variables que más contribuyen a la variabilidad total en cada componente.

		Componentes Principales				Coeficientes Alométricos	
Varianza acumulada (%)		99.4	99.8	99.8	99.9		
VARIABLES	Descripción	CPI	CPI II	CPI III	CPI IV	Coefficiente	Alometría
L.S.	Largo estándar	0.272	<b>-0.347</b>	0.241	-0.121	1.4126	Positiva
H-ESO	Hocico - Espina Supraoccipital	0.191	-0.055	0.143	-0.065	0.9951	Isometría
H-EMAX	Hocico - Extremo maxilar	0.168	-0.070	<b>0.365</b>	0.047	0.8715	Negativa
ESO-EMAX	Esp. supraoccipital - Extremo maxilar	0.203	-0.044	0.122	-0.079	1.0523	Positiva
ESO-MG	Esp. supraoccipital - Mitad giba	0.117	0.185	-0.013	0.053	0.6087	Negativa
ESO-OPC	Esp. supraoccipital - Origen pectoral	0.216	-0.083	0.019	0.229	1.1202	Positiva
MG-EMAX	Mitad giba - Extremo maxilar	0.232	-0.102	-0.195	-0.207	1.2040	Positiva
MG-OPC	Mitad giba - Origen pectoral	0.232	-0.067	0.186	-0.130	1.2045	Positiva
EMAX-OPC	Extremo maxilar - Origen pectoral	0.119	0.121	-0.083	-0.083	0.6164	Negativa
MG-OD	Mitad giba - Origen dorsal	0.109	0.169	0.075	-0.241	0.5673	Negativa
MG-OPV	Mitad giba - Origen pélvica	0.232	-0.045	0.155	0.182	1.2033	Positiva
OPC-OPV	Origen pectoral - Origen pélvica	0.096	0.105	0.054	0.024	0.4994	Negativa
OD-OPC	Origen dorsal - Origen pectoral	0.245	-0.108	0.033	0.269	1.2749	Positiva
OD-OPV	Origen dorsal - Origen pélvica	0.242	-0.099	0.033	<b>0.308</b>	1.2563	Positiva
BD	Base dorsal	0.147	0.069	-0.251	-0.040	0.7632	Negativa
OD-OAN	Origen dorsal - Origen anal	0.237	-0.056	-0.055	0.138	1.2299	Positiva
FD-OPV	Final dorsal - Origen pélvica	0.235	-0.010	-0.082	0.098	1.2213	Positiva
FD-OAN	Final dorsal - Origen anal	0.221	0.070	-0.281	0.385	1.1470	Positiva
FD-FAN	Final dorsal - Final anal	0.214	0.018	0.283	-0.170	1.1129	Positiva
OAN-OPV	Origen anal - Origen pélvica	0.141	<b>0.390</b>	<b>-0.378</b>	0.034	0.7322	Negativa
BAN	Base anal	0.242	<b>-0.376</b>	<b>-0.375</b>	<b>-0.373</b>	1.2575	Positiva
FD-OAD	Final dorsal - Origen adiposa	0.191	-0.055	0.187	0.147	0.9907	Isometría
OAD-OAN	Origen adiposa - Origen anal	0.238	-0.230	-0.284	-0.180	1.2370	Positiva
OAD-FAN	Origen adiposa - Final anal	0.132	<b>0.431</b>	0.070	-0.009	0.6833	Negativa
OAD-OCH	Origen adiposa - Complejo hipural	0.124	<b>0.346</b>	0.123	-0.155	0.6423	Negativa
OCH-FAN	Origen complejo hipural - Final anal	0.078	0.178	0.062	<b>-0.303</b>	0.4077	Negativa
OJO	Diámetro del ojo	0.087	0.141	0.115	-0.274	0.4512	Negativa



(a)

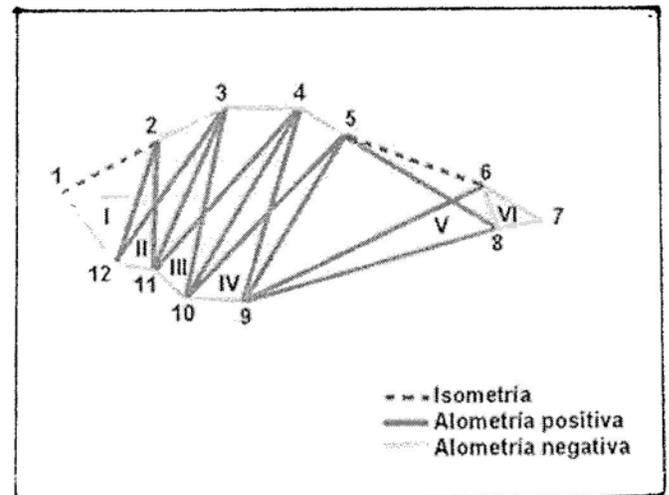
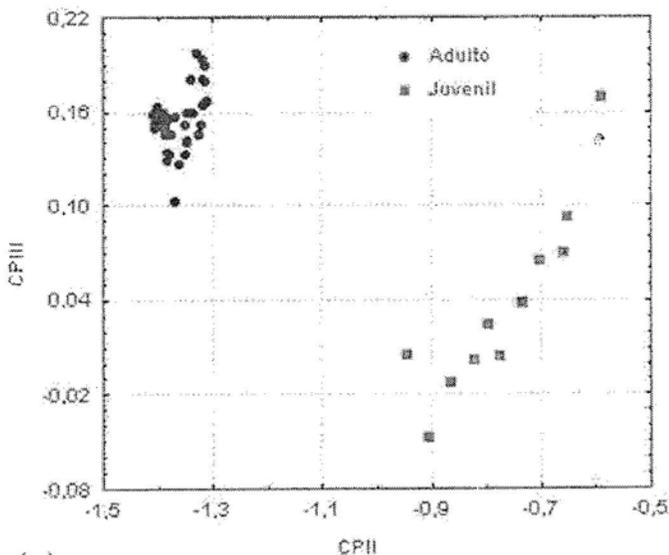


(b)

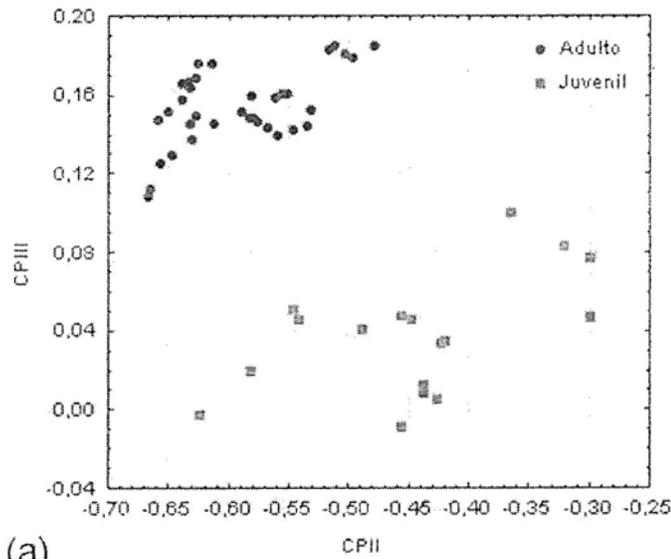
**Figura 2.** Morfoespacio definido por CP2 vs CP3 (a) y patrón de alometría para *Charax notulatus* (b).

**Tabla 2.** Análisis de Componentes Principales (ACP) y Coeficientes Alométricos para *Roeboides affinis*. Se resaltan las variables que contribuyen mayormente a la variabilidad total en cada componente.

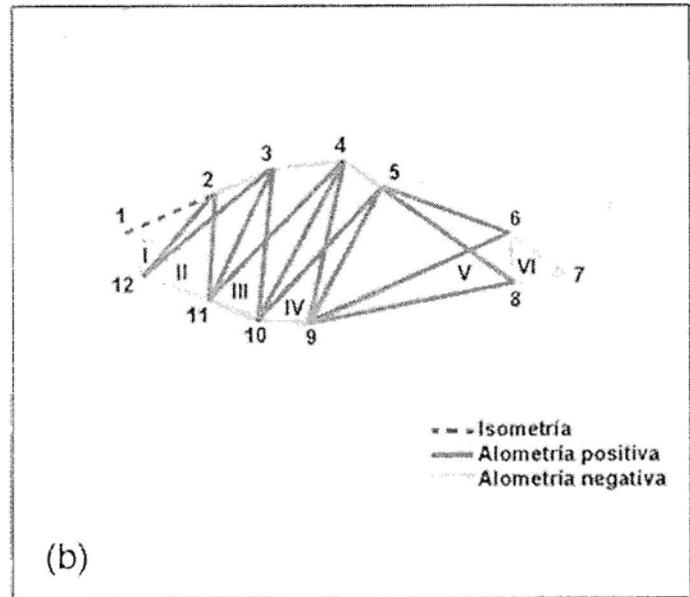
VARIABLES	Componentes Principales				Coeficientes Alométricos	
	CPI	CP II	CP III	CP IV	Coefficiente	Alometría
L.S.	0.227	<b>-0.248</b>	0.025	-0.087	1.1797	Positiva
H-ESO	0.159	-0.210	-0.166	0.065	0.8285	Negativa
H-EMAX	0.140	0.197	0.013	-0.085	0.7251	Negativa
ESO-EMAX	0.182	0.105	-0.064	0.039	0.9468	Negativa
ESO-MG	0.168	0.166	<b>0.413</b>	-0.041	0.8737	Negativa
ESO-OPC	0.194	-0.104	0.085	0.165	1.0067	Isometría
MG-EMAX	0.186	-0.089	-0.069	-0.137	0.9658	Isometría
MG-OPC	0.216	0.035	-0.237	<b>-0.708</b>	1.1232	Positiva
EMAX-OPC	0.177	0.195	0.003	-0.136	0.9220	Negativa
MG-OD	0.164	0.017	0.203	-0.005	0.8526	Negativa
MG-OPV	0.203	<b>-0.247</b>	-0.034	-0.117	1.0544	Positiva
OPC-OPV	0.170	-0.055	<b>0.243</b>	-0.010	0.8822	Negativa
OD-OPC	0.198	-0.089	-0.080	0.114	1.0310	Isometría
OD-OPV	0.204	-0.049	-0.110	0.213	1.0603	Positiva
BD	0.186	0.092	0.038	0.025	0.9643	Negativa
OD-OAN	0.233	<b>-0.279</b>	0.015	-0.135	1.2085	Positiva
FD-OPV	0.218	-0.017	-0.064	0.178	1.1304	Positiva
FD-OAN	0.228	<b>0.372</b>	<b>-0.428</b>	<b>0.338</b>	1.1834	Positiva
FD-FAN	0.212	0.148	<b>-0.260</b>	-0.048	1.1025	Positiva
OAN-OPV	0.210	<b>-0.315</b>	<b>0.254</b>	0.125	1.0900	Positiva
BAN	0.176	-0.077	-0.183	0.221	0.9162	Negativa
FD-OAD	0.208	<b>0.525</b>	<b>0.241</b>	-0.027	1.0802	Positiva
OAD-OAN	0.188	-0.098	0.015	0.188	0.9743	Isometría
OAD-FAN	0.183	-0.102	0.049	-0.034	0.9496	Negativa
OAD-OCH	0.191	0.083	0.071	-0.241	0.9947	Isometría
OCH-FAN	0.162	0.167	0.164	0.022	0.8406	Negativa
OJO	0.177	0.042	<b>0.398</b>	0.116	0.9213	Negativa



**Figura 3.** Morfoespacio definido por CP2 vs CP3 (a) y patrón de alometría para *Roeboides affinis* (b).



(a)



(b)

Figura 4. Morfoespacio definido por CP2 vs CP3 (a) y patrón de alometría para *Roeboides dayi* (b).

coeficientes similares y del mismo signo; los componentes del 2 al 4 expresaron en conjunto el 2.6% de la covariación. La Figura 5a ilustra el espacio morfológico definido por el CP2 y el CP3 donde se visualizan dos grupos, uno correspondiente a *R. affinis*, y el otro conteniendo a *R. dayi* y a *C. notulatus*; esto denota que el primer grupo tiene una forma corporal bien definida, mientras que las dos especies del segundo grupo presentan formas corporales muy similares. También se nota que los ejemplares de la especie *R. affinis* son los más variables de las tres especies estudiadas; los caracteres que más contribuyen a la discriminación de este grupo de individuos, particularmente en el eje del CP2, se encuentran asociados a la porción ventral posterior de la cabeza y porción dorso-ventral del tronco.

**Adultos.** El primer componente principal (CP1) explicó el 95.0% de la varianza. Los componentes CP2, CP3 y CP4 explicaron el 3.0%, 1.1% y el 0.3% (Tabla 5) de la variación total. En la Figura 5b se grafica la distribución de los 96 ejemplares adultos de las tres especies en el morfospacio definido por los componentes 2 y 3, en el que se evidencia una amplia separación en cuanto a la forma de los ejemplares de las especies *C. notulatus*, *R. affinis* y *R. Dayi*. Las variables responsables de esta discriminación se encuentran asociadas a las regiones del maxilar, porción ventral del tronco, región posterior de la giba y al gran engrosamiento del pedúnculo caudal. Además, en

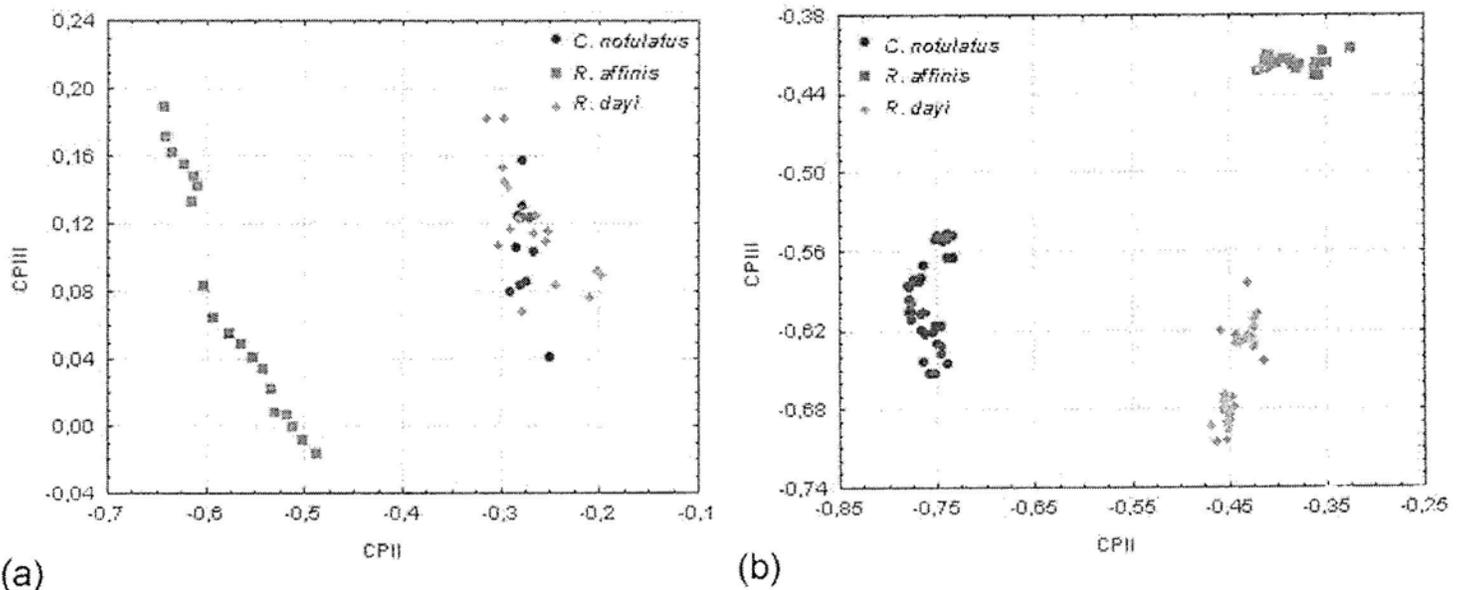
la nube de puntos se observa que de las tres especies, el grupo más variable es *R. dayi*, seguido por *C. notulatus* y *R. affinis*; esto supone que el último grupo es el más homogéneo una vez alcanzado su crecimiento definitivo, lo cual lo distingue del resto de las especies.

**Todos los individuos.** Los resultados derivados del análisis de componentes principales de los 143 ejemplares de las tres especies estudiadas se reportan en la Tabla 6. Los coeficientes negativos y positivos más elevados pertenecen a los caracteres que contribuyen básicamente con la variabilidad observada. El CP1 expresó el 97.9% de la covariación total de los datos, éste representa un factor de tamaño general; el porcentaje restante de la variación entre los individuos de los tres grupos es explicado por el CP2 (0.8%), el CP3 (0.7%) y por el CP4 (0.2%), dichos componentes contrastan la discrepancia en forma independiente del tamaño.

La Figura 6 (CP2 vs CP3) representa bien las diferencias de las formas. En la misma se observa una amplia separación de todos los individuos (juveniles + adultos) de las tres especies, específicamente con la inclusión del CP2. Las cargas de los componentes "cizallados" apuntan a que la mayor variación de la forma se encuentra asociada al alargamiento de los maxilares y al engrosamiento del pedúnculo caudal, ubicados en las cerchas I, II y VI. Por otra parte, se nota en

**Tabla 3.** Análisis de Componentes Principales (ACP) y Coeficientes Alométricos para *Roeboides dayi*. Se resaltan las variables que contribuyen mayormente a la variabilidad total en cada componente.

VARIABLES	Componentes Principales				Coeficientes Alométricos	
	CPI	CP II	CP III	CP IV	Coefficiente	Alometría
Varianza acumulada (%)	99.4	99.7	99.8	99.8		
L.S.	0.275	-0.192	0.018	<b>-0.277</b>	1.4305	Positiva
H-ESO	0.191	-0.079	-0.164	-0.174	0.9943	Isometría
H-EMAX	0.131	0.220	-0.176	0.020	0.6792	Negativa
ESO-EMAX	0.206	0.114	-0.078	0.195	1.0709	Positiva
ESO-MG	0.122	<b>0.250</b>	<b>0.271</b>	0.149	0.6359	Negativa
ESO-OPC	0.212	-0.041	0.066	0.102	1.0991	Positiva
MG-EMAX	0.218	-0.124	<b>0.351</b>	0.025	1.1315	Positiva
MG-OPC	0.231	<b>-0.243</b>	0.056	<b>0.378</b>	1.2011	Positiva
EMAX-OPC	0.136	0.095	<b>-0.255</b>	0.249	0.7050	Negativa
MG-OD	0.130	0.288	0.081	0.055	0.6778	Negativa
MG-OPV	0.231	-0.136	0.098	0.125	1.1980	Positiva
OPC-OPV	0.105	<b>0.390</b>	-0.146	-0.026	0.5435	Negativa
OD-OPC	0.244	-0.236	<b>-0.418</b>	0.154	1.2660	Positiva
OD-OPV	0.237	-0.131	-0.204	<b>0.349</b>	1.2303	Positiva
BD	0.123	<b>0.331</b>	0.057	0.008	0.6370	Negativa
OD-OAN	0.238	-0.138	<b>0.311</b>	-0.064	1.2346	Positiva
FD-OPV	0.241	-0.203	0.110	0.055	1.2500	Positiva
FD-OAN	0.229	-0.051	0.029	<b>-0.297</b>	1.1881	Positiva
FD-FAN	0.217	0.161	-0.122	-0.221	1.1294	Positiva
OAN-OPV	0.124	0.176	-0.249	-0.086	0.6429	Negativa
BAN	0.239	-0.175	<b>-0.255</b>	<b>-0.386</b>	1.2439	Positiva
FD-OAD	0.200	0.093	0.229	0.185	1.0372	Positiva
OAD-OAN	0.249	0.040	<b>0.256</b>	<b>-0.332</b>	1.2921	Positiva
OAD-FAN	0.125	0.117	0.113	0.058	0.6496	Negativa
OAD-OCH	0.142	0.116	0.120	0.002	0.7367	Negativa
OCH-FAN	0.083	<b>0.258</b>	-0.117	-0.052	0.4315	Negativa
OJO	0.082	0.237	0.051	0.034	0.4265	Negativa



**Figura 5.** Morfoespacio definido por CP2 vs CP3 para juveniles (a) y adultos (b) de las tres especies.

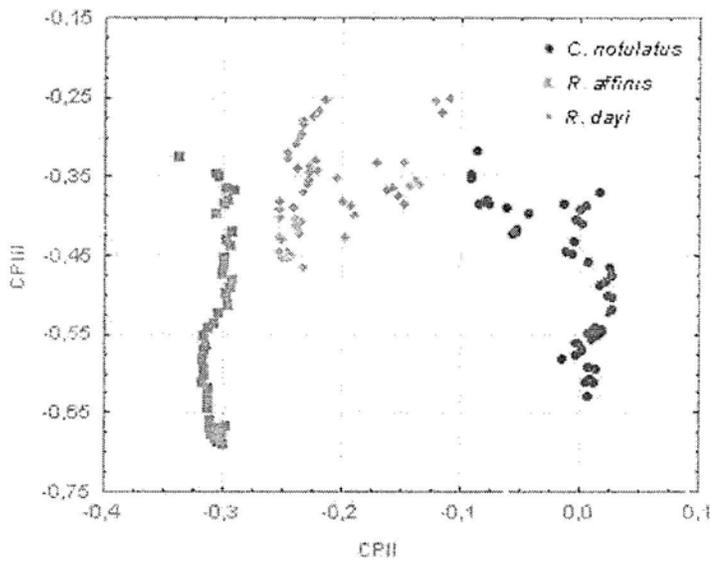


Figura 6. Morfoespacio definido por CP2 vs CP3 para todos los individuos (juveniles + adultos) de las tres especies.

**Tabla 4.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los juveniles de *Charax notulatus*, *Roeboides affinis* y *R. dayi*. Se resaltan las variables que contribuyen mayormente a la variabilidad total en cada componente.

Varianza acumulada (%)	96.6	98.5	98.9	99.2
VARIABLES	CP I	CP II	CP III	CP IV
L.S.	0.303	-0.137	-0.100	-0.172
H-ESO	0.214	-0.118	-0.165	0.051
II-EMAX	0.105	0.041	0.097	0.116
ESO-EMAX	0.211	-0.133	0.061	-0.108
ESO-MG	0.069	0.219	0.068	-0.031
ESO-OPC	0.225	-0.143	-0.090	0.044
MG-EMAX	0.235	-0.085	-0.004	0.009
MG-OPC	0.245	-0.147	0.019	0.044
EMAX-OPC	0.105	<b>0.354</b>	0.260	<b>-0.391</b>
MG-OD	0.052	<b>0.449</b>	0.067	-0.095
MG-OPV	0.231	-0.044	-0.173	0.117
OPC-OPV	0.086	0.114	<b>-0.302</b>	-0.003
OD-OPC	0.263	-0.018	0.228	-0.040
OD-OPV	0.239	0.047	0.143	-0.043
BD	0.085	0.296	-0.008	0.108
OD-OAN	0.246	-0.036	-0.291	0.007
FD-OPV	0.244	-0.070	0.044	0.282
FD-OAN	0.225	-0.053	0.166	0.101
FD-FAN	0.205	-0.039	-0.022	-0.108
OAN-OPV	0.083	<b>0.443</b>	-0.280	<b>0.494</b>
BAN	0.275	-0.113	0.239	0.093
FD-OAD	0.154	0.075	<b>0.395</b>	-0.159
OAD-OAN	0.248	-0.134	0.060	0.158
OAD-FAN	0.139	-0.001	<b>-0.371</b>	<b>-0.443</b>
OAD-OCH	0.154	-0.101	<b>-0.312</b>	<b>-0.347</b>
OCH-FAN	0.049	0.284	-0.016	-0.160
OJO	0.044	0.270	-0.167	0.001

orden decreciente una gran variabilidad en la serie ontogenética de la especie *R. affinis*, seguida de *C. notulatus* y *R. dayi*, siendo este último el más homogéneo.

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

En las últimas décadas la morfometría ha constituido una herramienta básica en estudios taxonómicos, permitiendo cuantificar y explicar los patrones de forma en diferentes grupos de peces. De esta manera no sólo se han descrito patrones de crecimiento y desarrollo de la forma corporal de los individuos, sino que los mismos han permitido dilucidar algunos aspectos evolutivos y filogenéticos de la forma en los peces (Strauss y Fuiman, 1985). En los últimos años el análisis multivariado se ha convertido en una de las técnicas más utilizadas, por tener la ventaja de proporcionar una información más amplia al separar el tamaño de la forma (Bookstein y col, 1985; Lessa y Patton 1989, citado por Meyer 1990). Esta separación facilita el estudio de cambios funcionalmente importantes en la forma, sin confundir el efecto de las diferencias en tamaño (Bookstein y col, 1985).

El uso de las cargas del CPI como coeficientes alométricos multivariados permitió determinar y comparar patrones totales de crecimiento relativo diferencial entre las especies; estos patrones varían significativamente dentro de cada una de las especies, entre juveniles y adultos, como se detallará más adelante. En general, el crecimiento observado en los ejemplares de las especies *C. notulatus*, *R. affinis* y *R. dayi* indica que los juveniles tienen una forma alargada en sentido antero-posterior, la cual cambia en los individuos adultos a una forma más desarrollada en el sentido dorso ventral; este fenómeno se corresponde con el crecimiento de muchas especies de carácidos.

Al comparar *R. affinis* y *R. dayi* a través de los resultados de los coeficientes alométricos estáticos, se observa que la primera especie exhibe un hocico relativamente más corto con una joroba más pronunciada, aleta anal relativamente reducida, pedúnculo caudal engrosado y un alargamiento en sentido antero posterior en la distancia entre la aleta pélvica y el origen de la aleta anal, destacándose de esta manera grandes diferencias puntuales entre ambas especies. Al comparar los

**Tabla 5.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los adultos de *Charax notulatus*, *Roeboides affinis* y *R. dayi*. Se resaltan las variables que contribuyen mayormente a la variabilidad total en cada componente.

Varianza acumulada (%)	95.0	98.0	99.1	99.4
VARIABLES	CPI	CP II	CP III	CP IV
L.S.	0.240	-0.066	-0.166	-0.151
H-ESO	0.180	-0.060	0.070	-0.028
H-EMAX	0.210	<b>-0.495</b>	0.195	-0.205
ESO-EMAX	0.201	0.022	0.040	<b>-0.274</b>
ESO-MG	0.141	0.105	-0.038	0.050
ESO-OPC	0.202	-0.088	0.121	-0.079
MG-EMAX	0.221	-0.130	-0.003	0.208
MG-OPC	0.216	-0.073	0.091	0.017
EMAX-OPC	0.127	<b>0.346</b>	<b>-0.288</b>	0.040
MG-OD	0.154	0.205	<b>-0.439</b>	0.114
MG-OPV	0.233	-0.126	-0.038	0.177
OPC-OPV	0.096	0.150	0.224	<b>-0.448</b>
OD-OPC	0.238	-0.078	-0.102	0.197
OD-OPV	0.249	-0.127	-0.139	0.146
BD	0.182	-0.183	0.116	0.127
OD-OAN	0.218	-0.008	0.000	0.193
FD-OPV	0.230	-0.052	0.005	0.189
FD-OAN	0.221	0.105	0.023	0.063
FD-FAN	0.220	0.044	-0.013	-0.189
OAN-OPV	0.182	-0.157	<b>0.297</b>	<b>0.380</b>
BAN	0.221	-0.113	-0.189	-0.158
FD-OAD	0.208	0.058	-0.230	-0.131
OAD-OAN	0.235	-0.032	-0.237	-0.127
OAD-FAN	0.108	<b>0.308</b>	<b>0.388</b>	<b>0.295</b>
OAD-OCH	0.085	<b>0.480</b>	<b>0.326</b>	-0.033
OCH-FAN	0.088	0.202	0.053	-0.185
OJO	0.097	0.040	0.184	<b>-0.218</b>

juveniles de las dos especies del género *Roeboides* con los de *Charax notulatus*, se puede constatar que *Roeboides dayi* es muy similar morfológicamente a *C. notulatus* (Fig. 8). Los adultos de las tres especies, por el contrario, se diferencian sin lugar a dudas (Fig. 9). A este respecto, Taphorn (1992) plantea que la similitud de formas entre *Charax notulatus* y *Roeboides dayi* pudiera estar relacionado a una convergencia morfológica por la explotación de los mismos recursos.

La amplitud de la gibosidad en los Characinae, al igual que otros peces, como señalan Fermon y Cibert (1998), tendría la función de reducir la

**Tabla 6.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los individuos (juveniles + adultos) de *Charax notulatus*, *Roeboides affinis* y *R. dayi*. Se resaltan las variables que contribuyen mayormente a la variabilidad total en cada componente.

Varianza acumulada (%)	97.9	98.7	99.4	99.6
VARIABLES	CPI	CP II	CP III	CP IV
L.S.	0.268	-0.124	-0.185	-0.146
H-ESO	0.188	-0.053	-0.147	0.084
H-EMAX	0.163	<b>0.539</b>	-0.118	0.208
ESO-EMAX	0.201	-0.063	-0.047	0.033
ESO-MG	0.125	0.089	0.284	-0.018
ESO-OPC	0.212	-0.024	-0.143	0.128
MG-EMAX	0.224	0.038	-0.130	0.007
MG-OPC	0.230	-0.040	-0.138	0.091
EMAX-OPC	0.127	-0.156	<b>0.392</b>	-0.292
MG-OD	0.126	0.115	<b>0.475</b>	<b>-0.374</b>
MG-OPV	0.232	0.068	-0.093	0.004
OPC-OPV	0.101	-0.085	0.157	0.247
OD-OPC	0.242	-0.010	-0.106	-0.113
OD-OPV	0.241	0.104	-0.048	-0.129
BD	0.147	<b>0.344</b>	0.153	0.140
OD-OAN	0.235	-0.077	-0.054	0.041
FD-OPV	0.237	-0.006	-0.075	0.016
FD-OAN	0.223	-0.087	0.048	0.007
FD-FAN	0.215	-0.018	0.051	0.000
OAN-OPV	0.146	<b>0.354</b>	0.204	<b>0.351</b>
BAN	0.237	-0.049	-0.210	-0.209
FD-OAD	0.198	0.071	0.193	-0.236
OAD-OAN	0.240	-0.029	-0.084	-0.216
OAD-FAN	0.124	-0.298	0.152	<b>0.386</b>
OAD-OCH	0.123	<b>-0.501</b>	0.169	<b>0.313</b>
OCH-FAN	0.084	-0.035	<b>0.308</b>	0.060
OJO	0.092	0.093	0.227	0.211

resistencia al agua como ocurre en algunos cíclidos del Africa, lo cual les posibilita su maniobra al nadar (Wotton, 1990, citado por Fermon y Cibert 1998); los peces con estas características pueden escaparse fácilmente de sus depredadores, sin necesidad de ocultarse o refugiarse en un territorio determinado. Entre los Characinae, la presencia de una aleta anal alargada y un cuerpo relativamente profundo parece ser una característica generalizada; representantes de los géneros *Charax*, *Roeboides*, *Moralesia* y *Roestes*, tienen una típica gibosidad a la vez que presentan una aleta anal larga. Es notable que el desarrollo de la gibosidad y su consiguiente incremento en la profundidad del cuerpo tiendan a alterar el balance hidrostático del

pez, por lo tanto, el alargamiento de la aleta anal puede bien ser un mecanismo compensatorio. Es razonable asumir que dicho alargamiento no sea una función exclusiva de la profundidad del cuerpo, sino que ésta dependa de la integración de varios factores, los cuales en un todo determinan la forma corporal de los individuos (Menezes 1976)

Muchos linajes de peces teleósteos exhiben considerable diversidad de formas corporales que involucran modificaciones de numerosas regiones del cuerpo (Zelditch y Fink, 1995). En el caso de los "dientoncitos" o "jibaos" pertenecientes a la subfamilia Characinae, esas modificaciones incluyen cambios en la convexidad del dorso y el perfil, en la profundidad del cuerpo, en las proporciones del hocico, acortamiento del diámetro del ojo, lo cual es congruente con las generalizaciones realizadas por Zelditch y Fink (1995) en algunos peces de agua dulce como el caribe, *Pygocentrus nattereri*.

Las diferencias morfológicas observadas entre *R. affinis*, *R. dayi* y *C. notulatus* en cuanto a la forma corporal serviría para predecir resultados de futuras investigaciones comparativas entre el resto de las especies de la subfamilia Characinae, que aún se encuentran poco estudiadas. Estas diferencias observadas, no son más que cambios morfológicos profundos que acontecen en la forma corporal a través del tiempo evolutivo, que puede estar relacionado a la ontogenia, dieta, grado de especialización ecológica (Winemiller 1991, citado por Zelditch y Fink 1995), selección natural, relaciones

estructurales o respuestas adaptativas, heterocronía, entre otras. (Gould y Lewontin 1979, Lande 1979; citados por Baumgartner y col., 1988, entre otros).

Como señala Matin (1949, citado por Bookstein y col. 1985) el tamaño es un recurso importante de variación de la forma debido a que la mayoría de los peces tienen un crecimiento continuo, indeterminado y su forma corporal cambia alométricamente en función del tamaño. Este crecimiento resulta en el cambio sistemático de las proporciones entre las estructuras morfológicas durante la ontogenia, y ésta algunas veces puede resultar en diferencias substanciales en cuanto a la forma del cuerpo entre adultos y juveniles (Gould 1966, Strauss 1984, citados por Schreck y Moyle 1990). Estos resultados sugieren la necesidad de llevar a cabo estudios de la forma externa de todos los representantes del grupo, en un contexto ontogenético, filogenético e histórico.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean expresar sus agradecimientos al Centro de Investigaciones Biológicas de la Facultad de Humanidades de la Universidad del Zulia y al Postgrado de Zoología, Laboratorio de Genética y Morfología Evolutiva, Instituto de Zoología Tropical y Museo de Biología (MBUCV) de la Universidad Central de Venezuela. Parte de este trabajo corresponde a la Tesis de Maestría del autor principal en el Postgrado de Zoología de la Facultad de Ciencias de la UCV.

---

## LITERATURA CITADA

---

BAUMGARTNER, J. V., M. A. BELL Y P. H. WEINBERG

1988. Body form differences between the Enos lake species pair of threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus* complex). *Can. J. Zool.*, 66: 467-474.

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. 277 pp.

BULLA, L.

1990. Guía de laboratorio: interpretación de análisis de componentes principales. Ecología Cuantitativa. Esc. de Biología, Fac. de Ciencias, UCV., Caracas. Mimeografiado, 26 pp.

BULLA, L.

1995. El análisis de componentes principales en ecología. Trabajo de Ascenso, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, Caracas. 227 pp.

CALA, P.

1987. La ictiofauna duceacuícola de Colombia: una visión histórica y su estado actual. *Revta. Acad. Colomb. Cien. Exact. Fis. Nat.*, 14(62): 69 - 83.

FERMON, V. Y C. CIBERT

1998. Ecomorphological individual variation in a population of *Haplochromis nyererie* from the Tanzanian part of Lake Victoria. *J. Fish Biol.*, 53: 66-83.

## GERY, J.

1977. *Characoids of the world*. T. F. H. Publications Inc. U. S. A. 672 pp.

## JOLICOEUR, P.

1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics.*, 19: 497-499.

## LUCENA, C. A. S.

1987. Revisao e redefiniçao do género neotropical *Charax scopoli*, 1777 com a descriçao de quatro espécies novas (Pisces, Characiformes Characidae). *Comun. Mus. Cienc. PUCRS*, Ser. Zool. Porto Alegre, (40): 5 - 124.

1988. Lista comentada das espécies do género *Roeboides* Gunther, 1864, descritas para as bacias dos rios Amazonas, Sao Francisco e da Prata (Characiformes, Characidae, Characinae). *Comun. Mus. Cienc. PUCRS*, Ser. Zool. Porto Alegre., 1 (1 - 5): 29 - 47.

1989. Trois nouvelles espèces du genre *Charax scopoli*, 1777 pour la région nord du Brésil (Characiformes, Characidae, Characinae). *Revue Fr. Aquariol.*, 15 (4): 97 - 104.

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

1991. Notas sobre la sistemática del género *Serrasalmus* y géneros relacionado. Parte III. El género *Pygocentrus* en Venezuela. *Acta Biol. Venez.*, 13(1-2): 109-136

## RICKLEFS, R. Y D. MILES

1994. Ecological and evolutionary inferences from morphology: An Ecology Perspective. In: P. Wainwright and S. Reily (eds.), *Ecological Morphology. Integrative Organismal Biology*. Univ. Chicago Press, Chicago, pp 13-35.

## MENEZES, N. A.

1976. On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characoidei). *Arq. Zool.*, Sao Paulo, 28 (2): 1 - 91.

## SCHULTZ, L.

1944. The fishes of the family Characinidae from Venezuela, with descriptions of seventeen new forms. *Proc. U. S. Nat. Mus.*, 95: 285 - 367.

## STRAUSS, R. Y F. BOOKSTEIN

1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.*, 31(2): 113 - 135.

## STRAUSS, R. Y P. FUIMAN

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

## TAPHORN, D. C.

- (1992). The characiform fishes of the Apure river drainage, Venezuela. *Biollania.*, 4(1): 1 - 537.

## VARI, R. P. Y S. H. WEITZMAN

1990. A review of the phylogenetic biogeography of the freshwater fishes of South America. pp 381 - 393. In: *Vertebrates in the tropics*. Peters, G. y R. Hunttere. (eds). *Museum Alexander Koenig*, Bonn.

## ZELDITCH, M. L. Y W. FINK

1995. Allometry and developmental integration of body growth in a piranha, *Pygocentrus nattereri* (Teleostei: Ostariophysi). *J. Morphol.*, 223: 341 -355.