

Research Article

Consideraciones ecomorfológicas del mecanismo de captura de presas en *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758)

Cecilia Cancino¹ & Fernando Burgos²

¹Laboratorio de Morfología Funcional Animal

Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, Avenida Brasil 2950, Valparaíso, Chile

²Escuela de Biología Marina, Universidad Andrés Bello, Avenida República 440
Santiago, Chile

RESUMEN. El presente trabajo analiza el mecanismo de captura de presas del pez espada (*Xiphias gladius*), suponiendo un mecanismo de alimentación RAM y una dieta de amplio espectro trófico. Se estudia la región cefálica y se describe la osteología y miología asociada con el mecanismo de captura de presas. Se aplica el modelo de cuatro barras para evaluar la eficiencia de la apertura bucal y un modelo biocinémático para evaluar la eficacia del cierre bucal. La mayor cantidad de estructuras del neurocráneo se encuentran desplazadas hacia la región posterior, con alto grado de calcificación y prevalencia de articulaciones sinártricas biseladas y suturas. Se destaca la barra vertical del suspensorio que sostiene a la serie opercular y la mandíbula inferior. Premaxilar y maxilar íntimamente unidos sin posibilidad de movimiento relativo aunque persiste el ligamento primordial. La configuración del sistema de palancas del músculo adductor mandibular determina el sistema biocinémático cuya eficiencia en la transmisión de fuerza es del orden del 30% para el fascículo externo (A2 + A3 α), mientras que para el fascículo interno (A3 β) la eficiencia es del orden del 15%. El Coeficiente de Transmisión Cinemática ($K = q \cdot r^{-1}$) es de 9,75; mientras que el Coeficiente de la Fuerza Transmitida ($f = r \cdot q^{-1}$) tiene un valor de 0,102. Se analiza y discute el diseño morfofuncional que posibilita la captura de presas que desarrollan altas velocidades, ya que el coeficiente de transmisión cinemática es alto, valor coincidente con peces de hábitos piscívoros.

Palabras clave: *Xiphias gladius*, alimentación RAM, morfología funcional, modelos biocinémáticos, Pacífico sudoriental, Chile.

Ecomorphological considerations of the prey capture mechanism of *Xiphias gladius* (Linnaeus, 1758)

ABSTRACT. This paper analyzes the prey capture mechanism of the swordfish (*Xiphias gladius*), assuming a RAM feeding mechanism and a wide dietary trophic spectrum. The complete cephalic region is studied, and the osteology and miology associated with the prey capture mechanism are described. A four-bar linkage model was applied to assess the efficiency of the mouth opening and a biokinetic model to evaluate the mouth closure efficiency. The majority of the neurocranial structures are displaced towards the posterior region, with a high degree of ossification and a prevalence of joints with beveled edges and sutures. The vertical bar of the suspensorium, which supports the opercular series and lower jaw are noteworthy. The premaxilla and maxilla are closely jointed, without any possibility of relative movement, although a primordial ligament remains. The configuration of the lever system of the adductor mandibulae muscle determines the biokinetic system, whose force transmission efficiency is around 30% for the external fascicles (A2 + A3 α) and 15% for the inner fascicle (A3 β). The kinetic transmission coefficient ($K = q \cdot r^{-1}$) is 9.75, whereas the force transmission coefficient ($f = r \cdot q^{-1}$) is 0.102. The morphofunctional design that allows the capture of fast-swimming prey is

analyzed and discussed; the high kinematic transmission coefficient coincides with the values found for piscivorous fishes.

Keywords: *Xiphias gladius*, RAM feeding, functional morphology, biokinematic models, southeastern Pacific, Chile.

Corresponding author: Cecilia Cancino (ccancino@ucv.cl)

INTRODUCCIÓN

La diversificación de la función alimentaria en teleósteos está básicamente relacionada con modificaciones estructurales que generan distintos mecanismos de captura de presas e ingestión de alimento (Liem, 1970, 1980a; Lauder, 1983a, 1983b; Carroll & Wainwright, 2003). La descripción y el análisis de estos mecanismos ha permitido entender cómo responden a un compromiso e integración de las distintas demandas, tanto de factores físicos (Van Leeuwen, 1984; Müller, 1989), espaciales y funcionales (Barel, 1983; De la Hoz & Aldunate, 1985; De la Hoz & Vial, 1988; Chu, 1989), como de transformaciones evolutivas (Westneat, 2001, 2004; Choat *et al.*, 2002; Albertson *et al.*, 2005).

Un aspecto importante de la captura de presas es la manera como se ejecuta la apertura bucal. En general se han descrito dos vías cinemáticas que explican como se ejecuta el descenso de la mandíbula: la primera es utilizando la serie opercular que es activada por el músculo dilatador del opérculo y corresponde a una característica adquirida en Halecostomi (Lauder, 1980; Liem, 1980b); la segunda, en la que participa la barra hioídea, corresponde a una vía centrada en la utilización de la musculatura ventral, mecanismo que se ha diversificado durante la evolución de los teleósteos (Liem, 1980a; Lauder & Liem, 1983; De la Hoz & Aldunate, 1994; Cancino, 1996). La mantención de ambos sistemas puede ser entendida como un mecanismo de sinergia, o bien como una posibilidad de modulación (Liem, 1980a; De la Hoz & Aldunate, 1994).

En cuanto al cierre mandibular, las investigaciones han estado centradas en los sistemas de palanca que producen diversos tipos de optimización de la fuerza generada principalmente por el músculo adductor mandibular (Wainwright & Richard, 1995; Cancino & De la Hoz, 1999), el cual ha estado sujeto a grandes modificaciones, alcanzando un alto grado de complejidad en la mayoría de los teleósteos (Winterbottom, 1974; Friel & Wainwright, 1998). Esta complejidad se ve reflejada tanto en el número de fascículos como en

sus variadas inserciones, otorgando así diferentes posibilidades para una mordida mandibular, razón por la cual ha sido sujeto de modelación biomecánica (De la Hoz & Vial, 1994; Cancino & De la Hoz, 1999; Ramsay & Wilga, 2007).

Dado que la morfología limita mecánicamente el potencial nicho ecológico de las especies (Kotrschal, 1989), existe una correspondencia entre el diseño bucal y la dieta de los organismos (Lindquist & Dillaman, 1986; Clements & Bellwood, 1988). La fuerza de esta aproximación está en la habilidad para demostrar causalidad, es decir, una relación entre las características del diseño específico y la actividad realizada (Wainwright, 1991; Wainwright & Richard, 1995).

Las últimas investigaciones acerca del contenido estomacal de *Xiphias gladius* (Chancollon *et al.*, 2006) indican que dependiendo del área geográfica en que se encuentre, el espectro de diversidad específica puede variar de 11 a 37 especies. De manera general, el pez espada muestra un espectro trófico constituido por tres grandes grupos de especies pelágicas de crustáceos, cefalópodos y peces, por lo cual ha sido considerado como un depredador generalista y oportunista (Ibáñez *et al.*, 2004). Por otro lado, al considerar los morfos de las presas, éstos corresponden a diseños especialistas en navegación y aceleración, tanto para calamares, cefalópodos fusiformes de rápido desplazamiento, como para peces cuyos diseños permiten un nado sostenido y de alta velocidad como los tipos tuniforme, carangiforme y subcarangiforme. Esto sugiere que *Xiphias gladius* utiliza una alimentación tipo RAM, que ha sido definida en función de la velocidad de natación del predador que avanza vigorosamente con la boca y opérculos abiertos hasta sobrepasar a la presa, de manera que ésta queda incluida en la cavidad bucal (Liem, 1980a). Este comportamiento alimentario ha sido descrito en condriictios pelágicos (Motta *et al.*, 1997; Wilga & Motta, 1998, 2000).

Como los análisis funcionales contribuyen a la definición de los modelos generales del uso de recursos y los modelos biocinemáticos posibilitan la definición de las restricciones físicas dentro de las cuales los organismos pueden funcionar (De la Hoz, 1995; De la

Hoz & Vial, 1994), las hipótesis de conexiones causales entre la morfología y ecología pueden ser probadas mediante la demostración de los efectos de la morfología sobre la ejecución de las capacidades, para luego contrastarlas con los modelos ecológicos de uso de recursos (Aldunate & De la Hoz, 1993; Kotrschal, 1989; Vial & Ojeda, 1990, Ferry-Graham *et al.*, 2002).

El objetivo del presente trabajo es analizar los parámetros estructurales involucrados en el mecanismo de captura de presas de *Xiphias gladius* y evaluar el funcionamiento de los sistemas estructurales por medio de la aplicación de modelos biomecánicos, como base a futuras investigaciones en peces pelágicos que utilicen la alimentación RAM.

MATERIALES Y MÉTODOS

El presente estudio se realizó con tres especímenes juveniles y dos cabezas de individuos adultos de *Xiphias gladius*, donados al Laboratorio de Morfología Funcional Animal de la Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, por el Instituto de Fomento Pesquero (IFOP) a través del proyecto IFOP, SUBPESCA “BIP30033825-0 Situación de recursos altamente migratorios, 2005”.

Para la obtención de los datos morfológicos (osteología, miología y articulaciones) se realizaron disecciones de todos los especímenes, con los cuales se confeccionaron los esquemas científicos a ojo desnudo y mano alzada con apoyo de tecnología digital, cámara fotográfica y procesador de imágenes Image-Pro Plus 4.5. La cota se especifica en cada uno de los esquemas y se obtiene a partir de la adquisición de las imágenes con uso de papel milimetrado. La nomenclatura de las estructuras rígidas sigue a Gregory & Miles (1937) y Dyer & De la Hoz (1988), mientras que la musculatura sigue la nomenclatura de Winterbottom (1974).

El análisis funcional se hace sobre la base de la determinación de los complejos estructurales (Wiley, 1981), los que son definidos como relaciones de continuidad estructural (Dullemeijer, 1976; Lauder & Liem, 1983) que determinan las unidades funcionales (Liem, 1970).

Para evaluar la calidad de la función de cierre bucal, se aplica el modelo biocinémico elaborado por Cancino & De la Hoz (1999), donde se establece que la fuerza transmitida hasta el borde dorsal de la mandíbula inferior es función de la proporción de brazos del sistema de palanca por el seno del ángulo del punto de inserción del músculo adductor mandibular. El

punto de rotación corresponde a la articulación del cuadrado, denominado O; el punto de inserción de los fascículos del adductor mandibular se denomina B y el punto distal de la mandíbula se ha denominado M, por lo tanto el brazo de potencia corresponde al trazo OB y el brazo de resistencia al trazo OM. Además, se evalúa el funcionamiento de la cadena cinemática de la vía opercular, para lo cual se aplica el modelo de cuatro barras de Anker (1974), que permite calcular la eficiencia con la que se transmite la fuerza generada por el músculo elevador del opérculo que provoca el descenso de la mandíbula. El modelo se aplica al esquema lateral de la sección cefálica, al cual se le sobrepone un paralelepípedo cuyos vértices A y B corresponden respectivamente a los puntos articulares entre opercular e hiomandibular y entre cuadrado y articular-angular; los vértices C y D corresponden a los puntos de tracción por ligamentos y tejido conectivo.

RESULTADOS

Osteología (Fig. 1)

La región cefálica de *Xiphias gladius* se caracteriza por presentar huesos trabeculares, una prolongación rostral con forma de espada y extremo distal aguzado. El tejido cartilaginoso se observa reducido a las articulaciones sinoviales y al cartilago etmoidal, sin existir grandes diferencias en la cantidad de este tejido entre juveniles y adultos. Hay algunas diferencias en el grado de calcificación de las estructuras óseas en individuos adultos, lo que se evidencia específicamente en las articulaciones sínártricas. Además, se observan articulaciones sínártricas biseladas y suturas, que mantienen las estructuras cefálicas fijas entre sí.

Neurocráneo (Figs. 2 a 4)

Los esquemas muestran que la mayor parte del neurocráneo está conformada ventralmente por las estructuras óseas parasfenoides y vómer, mientras que dorsolateralmente se observa el frontal, mesetmoides y etmoides lateral. El resto de los huesos se encuentra desplazado a la zona distal de la región posterior del neurocráneo, formando una angosta franja de huesos. Se registra ausencia de intercalar y de basisfenoides.

En la zona dorsolateral del neurocráneo se observan dos proyecciones óseas conformadas por el esfénico y pterótico, entre las cuales se conforma una depresión para inserción del músculo dilatador del opérculo. Entre el pterótico, parietal y frontal también

hay una depresión ósea con proyección anterior donde se inserta la musculatura epiaxial, que también encuentra superficie de inserción en la concavidad que le confieren el parietal y el supraoccipital; este último presenta un reducido desarrollo de su cresta a cada lado de la línea sagital.

La zona etmoidiana presenta cartílago etmoidal denso, los etmoides laterales muestran una región laminar altamente replegada que da forma a un diseño de roseta; el mismo diseño se observa desarrollado en la región ventroposterior del mesetmoides.

La mayoría de las articulaciones son de tipo sinartrosis biseladas y destacan los bordes articulares indentados de los huesos, especialmente pronunciados en el proótico y los huesos con los cuales éste articula.

El foramen magnum se encuentra delimitado exclusivamente por los exoccipitales que forman dos fosas condilares para la primera vértebra, atlas. El basioccipital presenta una sección transversal inclinada que articula con el cuerpo de la primera vértebra, la cual es sostenida también por el parasfenoides y se proyecta hasta el extremo posterior del neurocráneo.

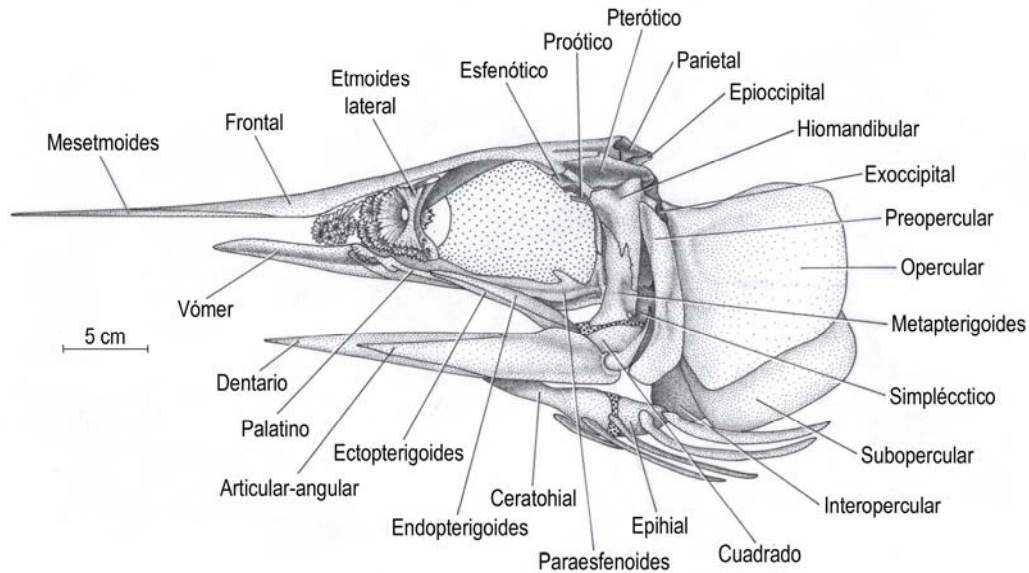


Figura 1. Vista general de la región cefálica de *Xiphias gladius*.

Figure 1. General view of the cephalic region of *Xiphias gladius*.

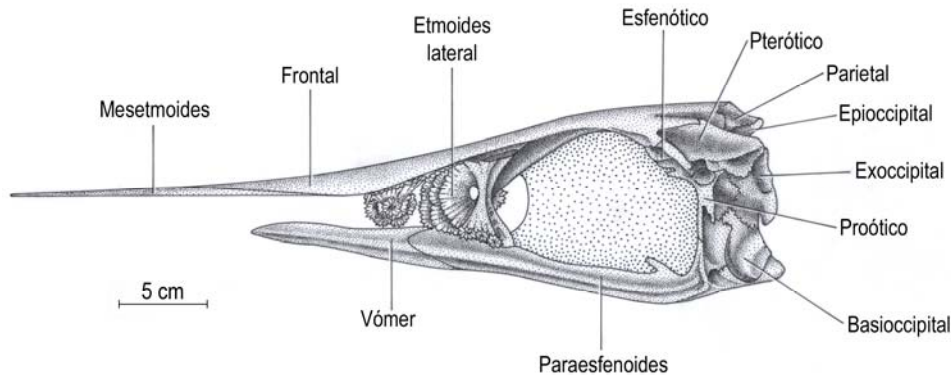


Figura 2. Vista lateral del neurocráneo de *Xiphias gladius*; los posttemporales, maxilar y premaxilar fueron removidos.

Figure 2. Lateral view of the neurocranium of *Xiphias gladius*; the posttemporals, maxilla and premaxilla were removed.

Esplancnocráneo (Figs. 1 y 5)

No se encontraron estructuras óseas relacionadas con la suspensión del ojo, tales como lacrimonasal o infraorbitales, sin embargo se encontró abundante tejido conectivo muy denso de color blanco, que sostiene firmemente el globo ocular a su órbita.

La mandíbula superior presenta un premaxilar muy desarrollado y el maxilar se encuentra muy reducido. El premaxilar es un hueso plano que conforma casi la

totalidad de la espada que es sostenida por la prolongación rostral. Articula firmemente al mesetmoides y a los frontales, ambas estructuras presentan un borde lateral con un diseño articular con forma de riel en depresión donde se encaja la superficie articular del maxilar. Ambos maxilares parecen estar fusionados en la zona anterior de la espada, lo que le da el aspecto de estructura en forma de V al premaxilar cuando es observado en vista dorsal.

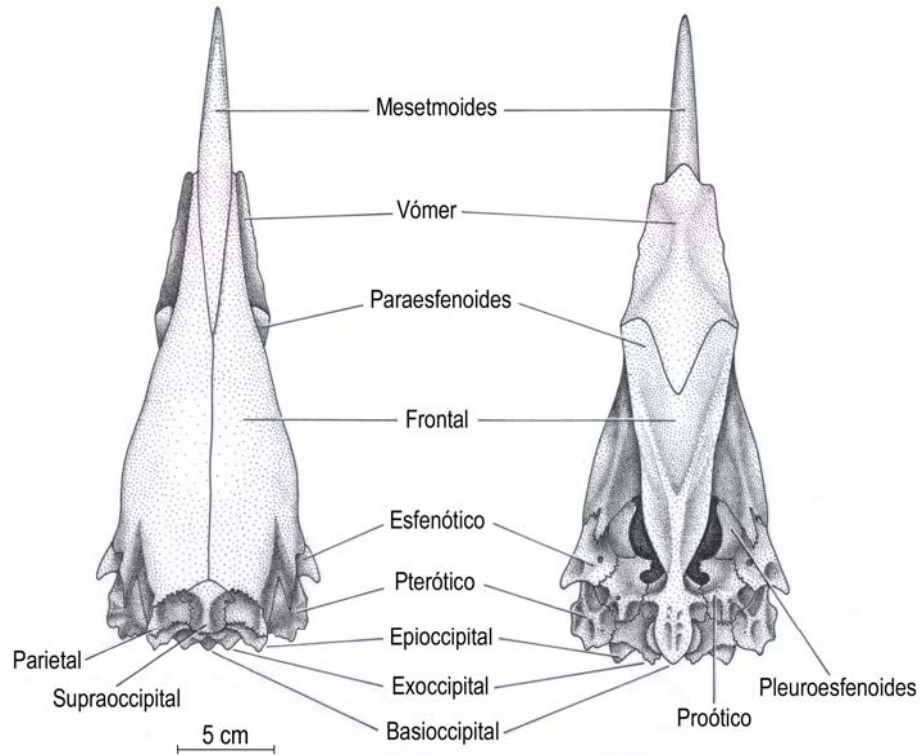


Figura 3. Vista dorsal y ventral del neurocráneo de *Xiphias gladius*, los posttemporales fueron removidos.
Figure 3. Dorsal and ventral view of the neurocranium of *Xiphias gladius*, the posttemporals were removed.

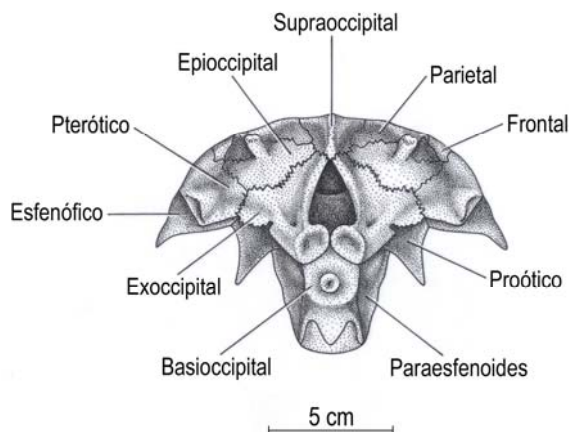


Figura 4. Vista posterior del neurocráneo de *Xiphias gladius*, los posttemporales fueron removidos.
Figure 4. Posterior view of the neurocranium of *Xiphias gladius*, the posttemporals were removed.

El maxilar es un hueso plano que presenta un largo proceso posterior estrechamente unido al ligamento primordial, que lo recorre en casi toda su extensión para insertarse medialmente al cuerpo del maxilar. Premaxilar y maxilar carecen de dientes.

La mandíbula inferior se relaciona exclusivamente con el maxilar y se encuentra conformada por las cinco estructuras típicas de Teleostei: dentario, articular-angular, retroarticular, coronomeckeliano y cartilago de Meckel. El cartilago de Meckel recorre casi la totalidad del dentario. En la escotadura del dentario se articula el articular-angular.

Suspensorio (Fig. 1)

Las estructuras de la serie pterigoidea son planas y articuladas por bordes biselados de tipo sinartrosis. El hiomandibular con articulación bicondilea le permite articular a la fosa del neurocráneo, cuyo techo está conformado por el esfenótico y su base por el proótico, mientras que el cóndilo posterior del hiomandibular se articula a la fosa conformada exclusivamente por el pterótico. El cuadrado es una estructura maciza donde la base de la espina corresponde a la articulación condilar para la mandíbula inferior. El simpléctico es un hueso bastante reducido. El opercular, interopercular y subopercular, son huesos planos. El preopercular está más estrechamente relacionado al simpléctico y al cuadrado.

Miología (Figs. 5 a 7)

El elevador opercular se muestra como un músculo ancho con fibras que van desde la cara interna del opercular y se dirigen hacia el neurocráneo, insertándose en el frontal, parietal y pterótico. Las fibras bipinadas del dilatador opercular se originan en una concavidad del frontal, pterótico y esfenótico y se insertan en el proceso condilar del opercular.

Las fibras del músculo elevador del arco palatino van desde el esfenótico hasta el hiomandibular y el metapterigoides; en el primer tercio se observa una depresión en las fibras musculares, al pasar por detrás del adductor mandibular. En ese punto se bifurca, la sección dorsal se inserta en la parte media anterior del hiomandibular y la sección ventral, en su zona media, se conecta a través de un tendón a la articulación del hiomandibular y el metapterigoides.

El adductor mandibular carece del fascículo A1, aunque persiste el ligamento primordial el cual se encuentra íntimamente relacionado con el proceso posterior del maxilar (ver detalle en Fig. 6). Se observa fusión del punto de origen de los fascículos del

adductor mandibular, siendo el hiomandibular, metapterigoides, preopercular y cuadrado las estructuras que sustentan al fascículo más externo, por lo cual se le ha denominado fascículo A2 + A3 α (Fig. 5); tiene como punto de inserción el borde medial superior del dentario a través de un fuerte tendón (tendón A2 + A3 α), el cual presenta continuidad con el tendón del adductor mandibular A ω . Es en esta región tendinosa de inserción a la mandíbula inferior donde se aprecia la clara separación de un fascículo interno del adductor mandibular, cuyas fibras se insertan directamente al coronomeckeliano, similar a lo observado en el siluriforme *Plotosus lineatus* (Oliveira *et al.*, 2001). Este fascículo también presenta fibras propias cuya inserción ósea corresponde a las estructuras esfenótico, hiomandibular, metapterigoides y cuadrado.

El músculo A ω cubre gran parte del articular-angular en su cara medial, ingresando a la fosa meckeliana; en este punto el músculo se bifurca, las fibras dorsales se unen mediante un tendón al A2 + A3 α , mientras que las ventrales se unen mediante tendón a la cara interna posterior del endopterigoides.

Se observa que el adductor mandibular presenta grandes variantes en el valor del ángulo de inserción de sus fibras al tendón correspondiente. Para el fascículo A2 + A3 α se observa una variación en el valor de inserción de las fibras de 50 grados, mientras que para el fascículo A3 β es menor, correspondiente a 35 grados, aproximadamente.

Resultados de la aplicación de los modelos

El sistema de palancas (Fig. 8) que determina la morfología de las piezas mandibulares de *Xiphias gladius* define que la eficiencia en la transmisión de fuerza sea del orden del 30% para el fascículo externo (A2 + A3 α), mientras que para el fascículo interno (A3 β) la eficiencia es del orden del 15% (Tabla 1). Además, se obtiene que la variación de la fuerza transmitida durante el cierre bucal es muy baja para ambos fascículos. Debido a la independencia estructural de los fascículos, éstos podrían funcionar de manera independiente o bien de manera sinérgica, como ha sido propuesto por De la Hoz & Vial (1994) para pejerreyes sudamericanos.

Para abrir la boca puede hacer uso de la cadena cinemática de la vía opercular, como lo demuestra la aplicación del modelo de cuatro barras de Anker. A partir de esta aplicación, se obtiene que la contracción del músculo elevador del opérculo produce una apertura bucal máxima de 20° con una rotación mandibular de 29°, lo que coincide con los valores medidos con manipulación de la barra hioidea. Los valores de r

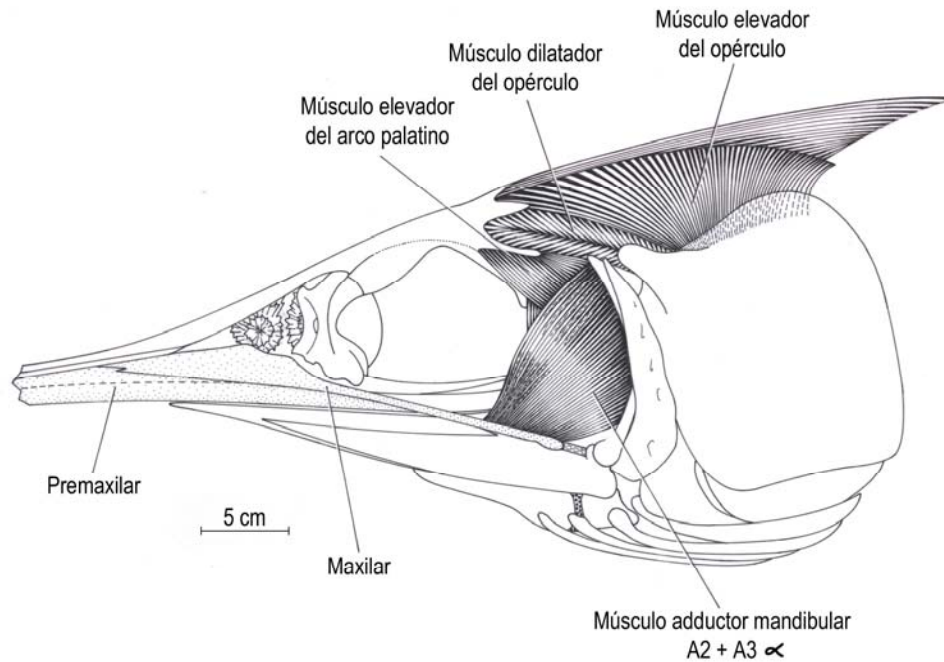


Figura 5. Vista lateral de la musculatura cefálica de *Xiphias gladius*.

Figure 5. Lateral view of the cephalic muscles of *Xiphias gladius*.

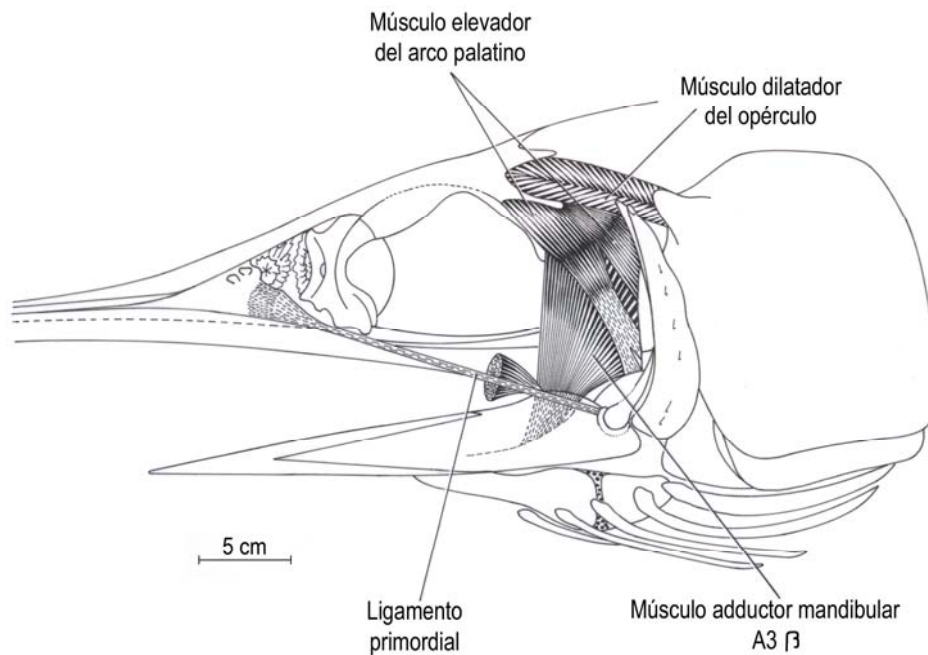


Figura 6. Vista lateral de la musculatura cefálica de *Xiphias gladius*; la musculatura del A3 β y el maxilar fueron removidos para evidenciar inserciones del ligamento primordial.

Figure 6. Lateral view of the cephalic muscles of *Xiphias gladius*; A3 β and maxilla were removed to see the insertion of the primordial ligament.

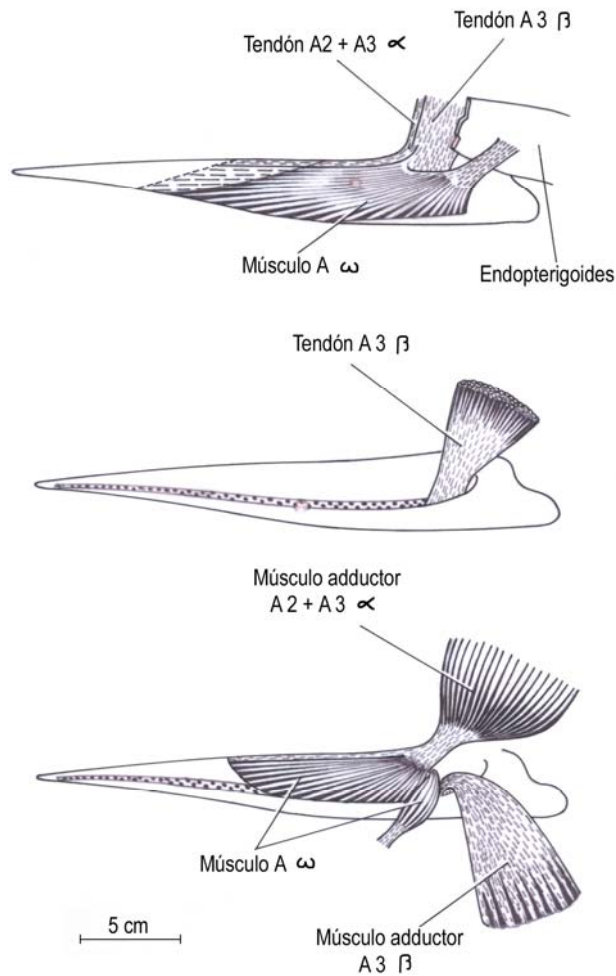


Figura 7. Vista medial de la musculatura cefálica de *Xiphias gladius*; el detalle muestra los puntos de inserción del adductor mandibular en la mandíbula inferior: fascículos A2, A3 y A ω .

Figure 7. Internal view of the cephalic muscles of *Xiphias gladius*; insertions of the adductor mandibulae muscle fascicles A2, A3 and A ω on the lower jaw.

y q medidos fueron 0,4 y 3,9 respectivamente, de tal manera que el Coeficiente de Transmisión Cinemática ($K = q \cdot r^{-1}$) es de 9,75; la razón inversa, el Coeficiente de la Fuerza Transmitida ($f = r \cdot q^{-1}$) tiene un valor de 0,102 (Fig. 9).

DISCUSIÓN

Las modificaciones o distribuciones de los huesos del neurocráneo determinan que la articulación para el esplanocráneo se encuentre desplazada hacia la región posterior del neurocráneo, cuya cavidad condilar anterior está conformada por los huesos esfenótico,

próotico y también pterótico, hueso que no es frecuente en la conformación de esta fosa.

La orientación y disposición de las estructuras posteriores del suspensorio, que son punto de inserción de los fascículos del adductor mandibular determinan que el ángulo de inserción de las fibras varíe ampliamente en un mismo fascículo, así como también la longitud de las fibras. El análisis de sensibilidad del modelo biocinemático de Cancino & De la Hoz (1999) indica que, dada una baja proporción de brazos (OB/OM) y altos valores de ángulo de inserción (α) el sistema estructural cinemático de la mandíbula inferior optimiza la variación de fuerza transmitida durante el cierre bucal y que el bajo valor de transmisión de fuerza calculado por el modelo aplicado se debe fundamentalmente a la baja proporción de brazos del sistema de palancas, determinados por la longitud de la mandíbula (brazo de resistencia) y cercanía del punto de inserción del músculo al punto de rotación. Por lo anteriormente discutido se desprende que los menores valores de proporción de fuerza se obtienen en el extremo distal de la mandíbula inferior aumentando la proporción de fuerza transmitida hacia el borde del dentario en su región proximal.

Wainwright *et al.* (2001) discuten que puede haber un espectro continuo de los mecanismos de alimentación entre los extremos teóricos descritos por Liem (1980a), quien diferencia a la alimentación RAM de la alimentación por succión inercial, ya que la mayoría de las especies que utilizan la succión inercial incorporan movimientos de manipulación mandibular y ataque con generación de propulsión acelerada para acortar la distancia a la presa, lo que también se consigue con los mecanismos de protrusión premaxilar, lo que no significa que el nado sostenido con boca y opérculo abierto no sean parte del mecanismo de captura puntual con embestida.

Barel *et al.* (1975, en Liem, 1980a) plantean que depredadores de presas grandes presentan bajos valores de K , ya que los sistemas biomecánicos optimizan los valores de f para una mayor eficiencia en la transmisión de fuerza generada por el elevador de opérculo; del mismo modo, los peces que se alimentan de presas pequeñas muestran altos valores de K . Por su parte, la aplicación del modelo que realiza Liem (1980a) para peces cíclidos muestra que altos valores de K (5 a 17) indican alta velocidad de depresión mandibular, que afecta directamente el mecanismo de succión inercial, por lo que dichos valores son encontrados en peces de hábitos piscívoros.

Pero desplazarse con la boca abierta en ambiente acuático es un problema no menor, ya que al abrir la boca se modifica el diseño de torpedo que asegura el

Tabla 1. Valores medidos de los parámetros estructurales utilizados en el modelo biocinématico y valor de la proporción de brazos OB/OM. OB: distancia entre inserción del músculo y punto de rotación, OM: distancia entre punto de rotación y línea de acción de fuerza ejercida en el borde dorsal de la mandíbula inferior.

Table 1. Values of structural parameters used in the biokinematic model and of lever ratio (OB/OM). OB: distance between the muscle origin and rotation point, OM: distance between the rotation point and action line of the force performed at the dorsal region of the lower jaw.

Fascículo A2+A3 α	Ángulo α	Función seno	OB/OM (Razón de brazos)	Proporción de fuerza transmitida al borde dorsal de la mandíbula inferior
Boca Abierta	49°	0,754	0,398	0,2999
Boca Cerrada	55°	0,818	0,398	0,3255
Fascículo A3 β	Ángulo α	Función seno	OB/OM (Razón de brazos)	Proporción de fuerza transmitida al borde dorsal de la mandíbula inferior
Boca Abierta	60°	0.866	0,157	0,1360
Boca Cerrada	80°	0.984	0,157	0,1545

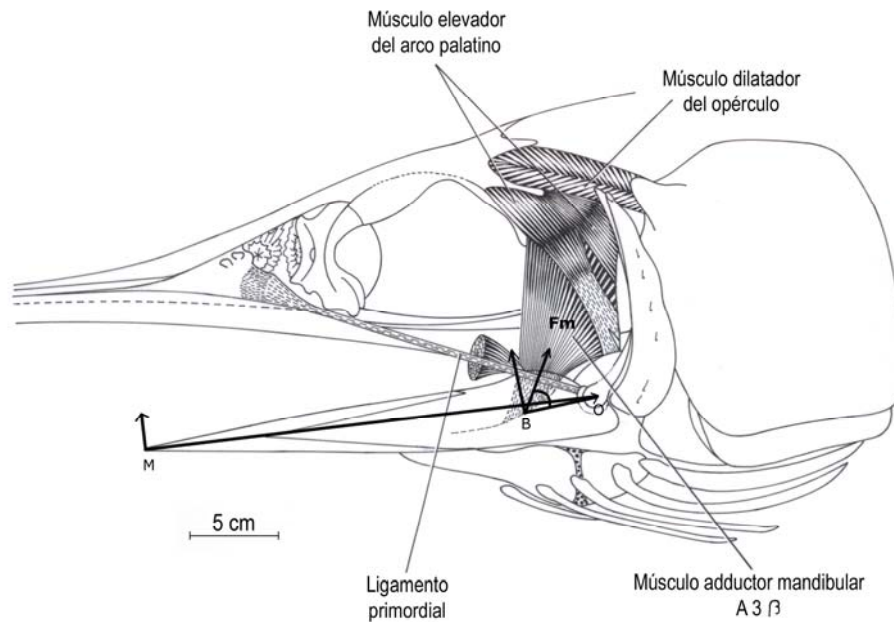


Figura 8. Vista lateral de la musculatura cefálica de *Xiphias gladius*, aplicación del modelo cinemático de palanca descrito por Cancino & De la Hoz (1999).

Figure 8. Lateral view of the cephalic muscles of *Xiphias gladius*, kinematic lever model of Cancino & De la Hoz (1999) is applied.

incremento paulatino de la sección transversal del organismo, alterando el flujo laminar de la capa límite (Alexander, 1970; Werth, 2006). Con el descenso de la mandíbula se produce un aumento del área de choque que incrementa la resistencia por presión, la cual a su vez actuará sobre la mandíbula inferior, barra hioí-

dea y branquias. Entonces, mientras mayor sea el momentum generado por el predador, mayor será la tensión que debe resistir la cavidad bucal durante el nado sostenido con boca abierta, por lo que se puede entender la fuerte sínfisis entre los dentarios, fascículo A ω del músculo adductor mandibular que cubre gran

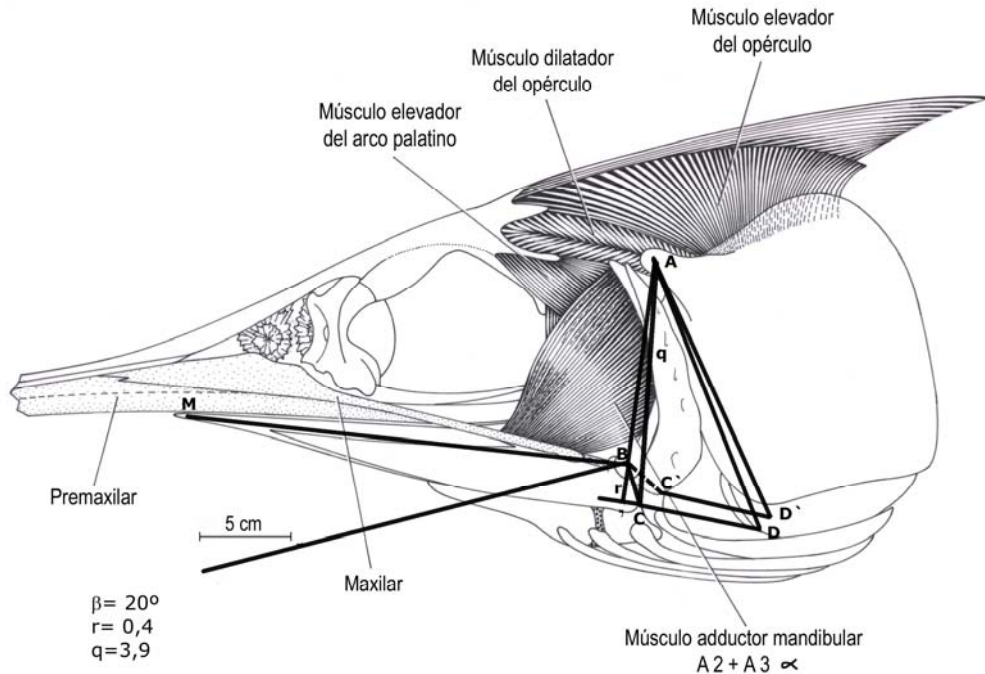


Figura 9. Vista lateral de la musculatura cefálica de *Xiphias gladius*, aplicación del modelo biocinemático de cuatro barras de Anker (1974).

Figure 9. Lateral view of the cephalic muscles in *Xiphias gladius*, four-bar linkages model of Anker (1974) is applied.

parte del articular-angular, rigidez de las articulaciones en las estructuras bucales y la fusión de las laminillas branquiales.

El músculo adductor mandibular, que se encuentra fundamentalmente relacionado con la mandíbula inferior, muestra un bajo desempeño biocinemático, con mínima variación de la proporción de fuerza transmitida hasta al dentario durante el cierre bucal, debido básicamente al efecto que el dentario tiene sobre el sistema de palanca, ya que mientras mayor es su longitud, mayor es el denominador de la razón de brazos del sistema de palanca.

Si se considera que el desacople del preopercular robustece mecánicamente al suspensorio al superponerse con el hiomandibular y el cuadrado, que corresponden a zonas de inserción (punto de origen) para el músculo adductor mandibular, entonces se puede hipotetizar que el adductor mandibular mantiene en posición firme las mandíbulas durante el nado sostenido; de la misma manera, entonces se puede entender la persistencia del ligamento primordial estrechamente relacionado al proceso del maxilar, ya que durante el nado sostenido aumenta la presión sobre la cavidad bucal, por lo que se incrementan los vectores de abducción del esplanocráneo (Carroll & Wainwright,

2003). Además, esto explicaría el diseño bipinado del músculo dilatador del opérculo y la amplia sección transversal del músculo elevador del opérculo, que posibilitarían la mantención de una posición firme a las piezas del esplanocráneo durante la captura de presas por mecanismo de alimentación RAM.

Es esperable entonces, que el pez espada seleccione sus presas y luego realice una persecución de ellas para posteriormente capturarlas por embestida, lo que explicaría la posición de los peces en el estómago, con la aleta caudal hacia el fondo del mismo. Sin embargo, en los contenidos estomacales también se encuentran peces en posición cefálica lo que podría estar relacionado con manipulación de la presa. En cualquiera de ambas posibilidades podemos entender: la baja masa muscular de los fascículos del adductor mandibular $A2 + A3\beta$ y $A3\beta$; el gran desarrollo del fascículo $A\alpha$ que mantiene medialmente tensionadas las mandíbulas y sostenidas por los fascículos del adductor mandibular; la persistencia del ligamento primordial íntimamente relacionado al proceso del maxilar, que evita la abducción del esplanocráneo y el gran desarrollo de la espada, cuya longitud podría estar relacionada con la distancia necesaria para asegurar un flujo laminar por la superficie corporal del pez que minimice la

turbulencia al llegar a la zona de la cavidad bucal y comisura de la boca.

Entonces una boca ventral como la de *Xiphias gladius* al igual que la observada en tiburones, minimizará el problema de presión y turbulencia al favorecer el flujo laminar optimizando nado y captura explicados por el mecanismo de alimentación RAM. Sin embargo permanece la duda respecto de las presas de talla mayores al diámetro bucal, cuya ingesta completa por embestida se ve difícil de hipotetizar en ausencia de manipulación; debido a que el movimiento relativo entre maxilar y premaxilar está absolutamente restringido, se hace necesario un estudio de morfología funcional de placas faringobranquiales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos de forma especial al Dr. Eleuterio Yáñez por su invitación a este número especial de pez espada. A Patricio Barría y Roberto Cáceres de IFOP, por la donación y transporte de los especímenes. Al equipo de trabajo del Laboratorio de Morfología Funcional Animal de la PUCV. Al Dr. Brian Dyer por sus valiosos comentarios. Al Dr. Roberto Meléndez y a Sebastián López, por la información acerca del contenido estomacal y a la señora Carmen Tobar, dibujante científico de la PUCV.

REFERENCIAS

- Albertson, R.C., J.T. Streebman, T.D. Kocher & P.C. Yelick. 2005. Integration and evolution of the cichlid mandible: the molecular basis of alternate feeding strategies. *PNAS*, 102(45): 16287-16292.
- Aldunate, R. & E. de la Hoz. 1993. Diversidad trófica de *Cheirodon pisciculus* G. (Ostariophysi: Characidae) ¿consecuencia de una versatilidad del mecanismo alimentario? *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 66: 177-184.
- Alexander, R.McN. 1970. *Functional design in fishes*. Hutchinson University Library, London, 160 pp.
- Anker, G.Ch. 1974. Morphology and kinetics of the stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Trans. Zool. Soc. London*, 32: 311-416.
- Barel, C.D. 1983. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes). *Neth. J. Zool.*, 33(4): 357-424.
- Cancino, C. 1996. Diseño estructural cefálico y mecanismos de captura de alimento de *Scartichthys* (Perciformes, Blenniidae). Tesis de Magister en Ciencias Biológicas mención Ecología y Sistemática. Facultad de Ciencias. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso, 108 pp.
- Cancino, C. & E. de la Hoz. 1999. Optimización de los sistemas biocinmáticos de transmisión de fuerzas en el mecanismo de alimentación de *Scartichthys viridis* (Perciformes, Blenniidae). *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.*, 34(2): 155-165.
- Carroll, A.M. & P.C. Wainwright. 2003. Functional morphology of prey capture in the Sturgeon, *Scaphirhynchus albus*. *J. Morphol.*, 256(3): 270-284.
- Chancollon, O., C. Pusineri & B. Ridoux. 2006. Food and feeding ecology of Northeast Atlantic swordfish (*Xiphias gladius*) off the Bay of Biscay. *ICES J. Mar. Sci.*, 63(6): 1075-1085.
- Choat, J.H., K.D. Clements & W.D. Robbins. 2002. The trophic status of herbivorous fishes on coral reefs 1: dietary analyses. *Mar. Biol.*, 140(3): 613-623.
- Chu, C.T. 1989. Functional design and prey capture dynamics in an ecologically generalized surfperch (Embiotocidae). *J. Zool. London*, 217(3): 417-440.
- Clements, K.D. & D.R. Bellwood. 1988. A comparison of the feeding mechanisms of two herbivorous labroid fishes, the temperate *Odax pullus* and the tropical *Scarus rubroviolaceus*. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.*, 39: 87-107.
- De la Hoz, E. 1995. El mecanismo de mordida premaxilar en Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes): aspectos estructurales relacionados con la transmisión de fuerzas. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 68: 351-359.
- De la Hoz, E. & R. Aldunate. 1985. Mecanismo mandibular en *Cheirodon pisciculus* Girard, 1854 (Ostariophysi; Characidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 58: 139-155.
- De la Hoz, E. & R. Aldunate. 1994. Variaciones del complejo tendinoso del fascículo A1 del músculo aductor mandibular y sus consecuencias en el mecanismo de mordida premaxilar en *Cauque*, *Austromeniidia* y *Basilichthys* (Teleostei, Atherinidae). *Rev. Biol. Mar.*, 29(2): 235-249.
- De la Hoz, E. & J. Vial. 1988. Potencialidades mecánicas del sistema de protracción premaxilar de *Austromeniidia regia* (Teleostei, Atherinidae). *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 61: 163-176.
- De la Hoz, E. & J. Vial. 1994. Diseño estructural bucal en Atherinopsinae sudamericanos (Teleostei, Atherinidae): modelo biocinmático de mecanismos de alimentación. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 67: 35-47.
- Dullemeijer, P. 1976. Concepts and approaches in animal morphology. *Quart. Rev. Biol.*, 51(1): 137-138.
- Dyer, B. & E. de la Hoz. 1988. Descripción osteológica de *Helicolenus lengerichi* Norman, 1937 (Pisces: Scorpaenidae). *Invest. Mar.*, Valparaíso, 16: 3-30.

- Ferry-Graham, L.A., D.I. Bolnick & P.C. Wainwright. 2002. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integr. Comp. Biol.*, 42(2): 265-277.
- Friel, J.P. & P.C. Wainwright. 1998. Evolution of motor patterns in tetraodontiform fishes: does muscle duplication lead to functional diversification? *Brain. Behav. Evol.*, 52(3): 159-170.
- Gregory, W. & G. Miles. 1937. The comparative osteology of the swordfish (*Xiphias*) and the sailfish (*Istiophorus*). *Am. Mus. Nov.*, 952: 1-25.
- Ibáñez, C.M., C. González & L. Cubillos. 2004. Dieta del pez espada *Xiphias gladius* Linnaeus, 1758, en aguas oceánicas de Chile central en invierno de 2003. *Invest. Mar., Valparaíso*, 32(2): 113-120.
- Kotrschal, K. 1989. Trophic ecomorphology in eastern tropical Pacific blennioid fishes: character transformation of oral jaws and associated change of their biological roles. *Env. Biol. Fish.*, 24(3): 199-218.
- Lauder, G.V. 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus* and *Amia*. *J. Morph.*, 163(3): 283-317.
- Lauder, G.V. 1983a. Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei, Centrarchidae). *J. Morph.*, 178(1): 1-21.
- Lauder, G.V. 1983b. Functional design and evolution of the pharyngeal jaw apparatus in euteleostean fishes. *Zool. J. Linn. Soc.*, 77: 1-38.
- Lauder, G.V. & K.F. Liem. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 150: 95-197.
- Liem, K.F. 1970. Comparative functional anatomy of the Nandidae (Pisces: Teleostei). *Fieldiana: Zool.*, 56: 1-166.
- Liem, K.F. 1980a. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of Cichlid fishes. *Am. Zool.*, 20(1): 295-314.
- Liem, K.F. 1980b. Acquisition of energy by teleosts: adaptive mechanisms and evolutionary patterns. In: M.A. Ali (ed.). *Environmental physiology of fishes*. Plenum Press, New York, pp. 299-334.
- Lindquist, D.G. & R.M. Dillaman. 1986. Trophic morphology of four western Atlantic blennies (Pisces: Blenniidae). *Copeia*, 1986(1): 207-213.
- Motta, P.J., T.C. Tricas, R.E. Hueter & A.P. Summers. 1997. Feeding mechanism and functional morphology of the jaws of the lemon shark, *Negaprion brevirostris* (Chondrichthyes, Carcharhinidae). *J. Exp. Biol.*, 200(21): 2765-2780.
- Müller, M. 1989. A quantitative theory of expected volume changes of the mouth during feeding in teleost fishes. *J. Zool. London*, 217: 639-662.
- Oliveira, C., R. Diogo, P. Vandewalle & M. Chardon. 2001. Osteology and myology of the cephalic region and pectoral girdle of *Plotosus lineatus*, with comments on Plotosidae (Teleostei: Siluriformes) autapomorphies. *J. Fish. Biol.*, 59(2): 243-266.
- Ramsay, J.B. & C.D. Wilga. 2007. Morphology and mechanics of the teeth and jaws of white-spotted bamboo sharks (*Chiloscyllium plagiosum*). *J. Morph.*, 268(8): 664-682.
- Van Leeuwen, J.L. 1984. A quantitative study of flow in prey capture by Rainbow trout, *Salmo gairdneri*, with general consideration of the actinopterygian feeding mechanism. *Trans. Zool. Soc. London*, 37: 171-227.
- Vial, J. & F.P. Ojeda. 1990. Cephalic anatomy of the herbivorous fish *Girella laevis* (Osteichthyes: Kyphosidae): mechanical considerations of its trophic function. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 63: 247-260.
- Wainwright, P.C. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Am. Zool.*, 31(4): 680-693.
- Wainwright, P.C. & B.A. Richard. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Env. Biol. Fish.*, 44(1-3): 97-113.
- Wainwright P.C., L.A. Ferry-Graham, T.B. Waltzek, A.M. Carroll, C.D. Hulseley & J.R. Grubich. 2001. Evaluating the use of ram and suction during prey capture by cichlid fishes. *J. Exp. Biol.*, 204(17): 3039-3051.
- Werth, A.J. 2006. Odontocete suction feeding: experimental analysis of water flow and head shape. *J. Morph.*, 267(12): 1415-1428.
- Westneat, M. 2001. Ingestion in fish. In: *Encyclopedia of life science*. John Wiley & Sons, Chichester, doi:10.1038/npg.els.0001834, pp. 1-6.
- Westneat, M. 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes. *Integr. Comp. Biol.*, 44(5): 378-389.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetics systematics*. John Wiley & Sons, New York, 456 pp.
- Wilga, C.D. & P.J. Motta. 1998. Conservation and variation in the feeding mechanism of the spiny dogfish *Squalus acanthias*. *J. Exp. Biol.*, 201(9): 1345-1358.
- Wilga, C.D. & P.J. Motta. 2000. Durophagy in sharks: feeding mechanics of the hammerhead *Sphyrna tiburo*. *J. Exp. Biol.*, 203(15): 2781-2796.
- Winterbottom, R. 1974. A descriptive synonymy of the striated muscles of the teleostei. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 125(12): 225-317.