



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE
MÉXICO**

Facultad de Ciencias

**EL SISTEMA DIGESTIVO DE PECES
TELEÓSTEOS**

E N S A Y O

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)

P R E S E N T A :

BIÓL. DAVID SALINAS TORRES

DIRECTOR DE TESIS: DR. ABRAHAM KOBELKOWSKY DÍAZ

MÉXICO D.F.

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

"Las palabras son nuestra fuente más inagotable de magia, capaces tanto de infligir heridas como de sanarlas".

Albus Dumbledore

Harry Potter `Las reliquias de la muerte`

CONTENIDO

Ensayo: *El Sistema Digestivo de Peces Teleósteos*

Dedicatoria y Agradecimientos	iii
Resumen	v
Índice de Figuras	vi
Índice de Tablas	ix
INTRODUCCIÓN	1
Taxonomía y filogenia de los teleósteos	1
Origen	2
Filogenia y clasificación	2
Antecedentes en el estudio del sistema digestivo de los peces	5
OBJETIVOS	8
MÉTODO	9
DESCRIPCIÓN DEL SISTEMA DIGESTIVO DE PECES TELEÓSTEOS	10
Generalidades	10
Diversidad morfológica del sistema digestivo	14
El esqueleto visceral de los teleósteos	17
La musculatura visceral de los teleósteos	33
Descripción comparada del tracto digestivo de los peces teleósteos, según su nivel trófico	42
Ontogenia de los órganos del sistema digestivo de los peces teleósteos	54
FUNCIÓN DEL SISTEMA DIGESTIVO	58
Función mecánica	59

Métodos de captura de la presa	59
Mecanismo de procesamiento de la presa	60
Conductas alimentarias	63
Niveles tróficos	64
Nutrición, digestión absorción y excreción	73
DISCUSIÓN	76
CONCLUSIONES	87
LITERATURA CITADA	90
APÉNDICE 1	I

Dedicatoria

Este trabajo lo dedico a personas que han sido, son y serán por siempre muy importantes en mi vida.

En primer lugar, lo dedico a mi "Madre Académica", la Dra. Ma. Teresa Castrejón Osorio (q.e.p.d). Tere querida, ya no te tocó pintarrajearme mis peceras, ni darme mis jalones de orejas para que me apurara a terminar, pero has sido el Ángel que en esta etapa y en muchas otras en mi vida has guiado mis pasos con el mismo cariño que los guiaste cuando estabas aquí. Ya terminé Tere y este trabajo lo dedico a Ti con mucho cariño y agradecimiento por haberme distinguido con tu amistad y tu confianza. Hasta siempre Tere.

A la Dra. Cristina Cramer Hemkes, por el cariño con el que acogió a los "huérfanos" de Tere para que pudiéramos seguir nuestro camino con relativa normalidad después de nuestra irremediable pérdida. Dedico este trabajo a ti porque gracias al apoyo que me brindaste en los momentos difíciles, tuve el ánimo de continuar. Gracias Cristi no sólo por eso, sino por la oportunidad laboral que también me brindaste y que no defraudaré.

A la Dra. Dení Claudia Rodríguez Vargas, porque también gracias a su apoyo y amistad pude seguir mi camino y que ahora termina esta etapa en mi vida. Gracias no sólo por su apoyo sino porque ha sido la mejor jefa que he tenido en mi vida laboral. Le dedico este trabajo por que debido a sus amables atenciones y permisos para ausentarme de mi puesto para realizar disecciones y las inacabables correcciones, así como su presión para que acabara, es que este trabajo se ve, al fin, completado.

A mis hijos, David y Gerardo (la luz de mi vida y mi soporte frente a las vicisitudes de la vida) que muchas veces padecieron la "presencia-ausente" de un padre que pasó horas frente a la computadora intentando hacer comprensibles las ideas plasmadas en este trabajo. A ustedes les dedico este trabajo con el infinito AMOR que siento por ustedes pero también con el remordimiento de no haber pasado más horas con ustedes jugando o simplemente conviviendo. Los AMO.

A mi esposa e hija, Minerva y Claudia, por soportar de buena manera mis constantes distracciones cuando una idea se presentaba en el momento menos oportuno y por tantos juegos de los que me privé por estar "pegado" a la máquina. También a Ti, AMORE, por el apoyo que me has brindado siempre, en todos los aspectos. A ustedes les dedico este trabajo con el inmenso AMOR que siento por ustedes y que veo correspondido con creces y como nunca lo imaginé y con la promesa de que no me privaré más de su hermosa compañía y cariño. Las AMO.

A mis padres, David y Queta, por su apoyo incansable en todos los momentos de mi vida y también por la constante preocupación de que este trabajo se viera finiquitado.

A mis hermanos, Fernando y Erika (y sus "enanos") por su muestras de cariño y el interés de que dejara este proceso de "fosilización" y acabara de una vez por todas esta Maestría.

A mis Tías Vicky y Gris por su apoyo y constante preocupación no sólo por esto sino por todos los aspectos de mi vida.

Agradecimientos

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por la maravillosa oportunidad de hacer mis estudios de posgrado en ella y formarme como una mejor persona; los defectos que aún tengo se deben a mi increíble necedad y no a la estupenda formación que la Universidad me otorgó. Gracias también, por la oportunidad de devolver un poco de todo lo que ha dado, por medio de mi trabajo.

A Chantal Ruíz Guerrero, del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, por su amistad y por la infinita paciencia, con la que me orientó en los interminables trámites para regresar a cursar la maestría y su posterior finalización.

Al Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz, por la dirección de este trabajo, por su paciencia, su amistad y sus charlas que tanto abarcaron temas académicos como anécdotas que suceden en la vida de las personas. Gracias por abrirme las puertas de su casa y ser un tutor en toda la extensión de la palabra. Gracias también por ser el constante ejemplo a seguir tanto en mi vida académica como en el terreno de lo personal y por haberse arriesgado a dirigir a un "huérfano académico" cuyo desarrollo académico no vió completo, pero gracias a él termina de buena manera.

Al Dr. César Flores Coto, no sólo por la revisión del trabajo y sus atinados comentarios, sino por ser un perfecto caballero y un apoyo en los momentos difíciles vividos antes y durante el Congreso de la SIMAC (Sociedad Ictiológica Mexicana A.C.) en 2002 y por sus comentarios en torno a problemas personales que tuve. Gracias también por distinguirme con su amistad.

Al Dr. Fernando Álvarez Noguera por su apoyo y la sugerencia de las mejoras en cuanto a la presentación de este trabajo, acicateándome, retándome a hacerlo mejor.

Al Dr. Gerardo Rivas Lechuga, por sus comentarios "brutalmente honestos" y que enriquecieron ampliamente este trabajo, así como ser alguien en quien pude confiar en muchos momentos de mi vida y a pesar de la situación, seguir contando con su amistad

A la M. en C. Pilar Torres García, quien además de ser sumamente minuciosa para que este trabajo fuese presentable, por ser maestra y amiga con quien compartí no sólo buenos momentos académicos, sino también por permitirme acercarme a su familia y ser tratado como amigo y no sólo como un alumno.

A mis alumnos de Servicio Social, Ma. de la Paz Rodríguez Muñoz, David Antonio Silva Torres y a Karen Itzel Barrera Rojas, por su invaluable apoyo y contagiarme el entusiasmo y ganas de hacer bien las cosas que poseen muchos jóvenes de hoy en día.

A mis amigos, Andrés, Jorge Faibre, Iván, Elvitz, Lulú Comba, Carlos Candelaria, Norma López y Erika Vázquez por su apoyo y sus porras.

A mis amigos de Tv Azteca Veracruz (los que siguen y los que estuvieron), Jorge Faibre, Lucero, Memo, Xóchitl, Tere Arroyo, Edgar, Chapis, Ariadna, Yoni, Alfredo, Israel (Titiringo), (Ella misma NO!!), por enseñarme la verdadera AMISTAD y el profesionalismo y excelencia en el trabajo, aún cuando las circunstancias sean adversas.

Al Equipo de Buceo de la Facultad de Ciencias, Norma Corado, Emman, Magaly, Rich, Luis, Benja, Pato, Silvia, Ceci, Mauricio y todos, porque siempre que nos vemos, me inspiran por el profesionalismo con el que llevan a cabo los cursos y me hacen sentir una alta estima que no creí merecer y que es recíproca.

Resumen

En el presente trabajo se hace una revisión y descripción del sistema digestivo de peces teleósteos. Esta descripción abarca los elementos anatómicos, como la osteología, la musculatura y los órganos.

También se contemplan algunos aspectos del desarrollo embrionario del sistema digestivo, se describe brevemente la función, así como la diversidad morfológica en algunos grupos.

Se argumenta ampliamente el uso de término sistema y no el de aparato para referirse al tracto digestivo. Al final, se discuten las tendencias evolutivas, su importancia y la aplicación de estos conocimientos en biología evolutiva, sistemática, ecomorfología y biomecánica.

Se llega a conclusiones como que aparentemente, las condiciones oligotróficas del medio favorecen la especialización trófica de las especies de peces, vinculando los conceptos de la teoría óptima de adquisición de alimento y el cambio de dieta (o diet swtching, por su nombre en inglés).

Abstract

In the present job a revision and description about teleost fishes digestive system has been made. This description covers the anatomy elements, like ostheology, musculature and organs.

It is also reviews some aspects about the embrionary development of the digestive system, it is briefly describe the function as the morphology diversity in some groups.

To refers to the digestive tract it is quiet argued the use of the term system and not the apparatus term. Finally it is argued the evolutive tendences, its importance and the application of this knowledgement in evolutive and systematic biology, ecomorphology and biomechanical.

In conclusión, the oligotrophics contitions of the environment support the trophic specialization of the fishes species, linking the concepts of the optimal theory about feeding adquisition or the diet swtching.

Índice de Figuras

Ensayo: *El Sistema Digestivo de Peces Teleósteos*

Figura 1.- Esquema de teleósteos	3
Figura 2.- Cladograma de teleósteos	4
Figura 3.- Clasificación de los tipos de boca según su posición con respecto a la cabeza del pez. a) boca terminal; boca subterminal, b) inferior; c) superior	11
Figura 4.- Cráneo de <i>Lutjanus griseus</i>	18
Figura 5.- Dentición de <i>Lutjanus griseus</i>	20
Figura 6.- Dentición de <i>Lutjanus griseus</i>	21
Figura 7.- Premaxilar y maxilar de <i>Lutjanus griseus</i>	24
Figura 8.- Dentario, articular y angular de <i>Lutjanus griseus</i>	25
Figura 9.- Premaxilar, maxilar, dentario, articular, angular y esplenial de <i>Lutjanus griseus</i>	26
Figura 10.- Serie hipopalatina de <i>Lutjanus griseus</i>	28
Figura 11.- Aparato hioideo y branquiostegos de <i>Lutjanus griseus</i>	29
Figura 12.- Urohial de <i>Lutjanus griseus</i>	30
Figura 13.- Serie opercular de <i>Lutjanus griseus</i>	31
Figura 14.- Huesos branquiales de <i>Lutjanus griseus</i>	32
Figura 15.- Huesos branquiales de <i>Lutjanus griseus</i>	33
Figura 16.- Musculatura cefálica de un gerreido. LAP, <i>levator arcus palatini</i> ; LO, <i>levator operculi</i> ; AM, <i>adductor mandibulae</i> .	35
Figura 17.- Detalle de la musculatura cefálica de un gerreido. LAP, <i>levator arcus palatini</i> ; LO, <i>levator operculi</i> ; AAP, <i>adductor arcus palatini</i> ; AM, <i>adductor mandibulae</i> .	36
Figura 18.- Musculatura ventral de la cabeza de <i>Menticirrhus saxatilis</i>	38
Figura 19.- Musculatura ventral de la cabeza	38

Figura 20.- Musculatura de los arcos branquiales	39
Figura 21.- Musculatura de los arcos branquiales de <i>Menticirrhus saxatilis</i>	40
Figura 22.- Organografía de <i>Menticirrhus saxatilis</i> . Aspecto general de la organografía en vista lateral izquierda (a); detalle de parte del tracto digestivo en vista ventral (b) y dorsal (c); cortes transversales a diversos niveles a lo largo del tracto digestivo (d).	44
Figura 23.- Aspecto externo de un herbívoro, <i>Mylossoma duriventre</i> .	45
Figura 24.- Organografía del <i>Mylossoma duriventre</i> . 1 Esófago, 2 Ciegos pilóricos, 3 Estómago, 4 Intestino	46
Figura 25.- Organografía comparada entre el silver dollar (<i>Mylossoma duriventre</i>) y la piraña <i>Pygocentrus cariba</i> . 1 Esófago, 2 Ciegos pilóricos, 3 Estómago, 4 Intestino	47
Figura 26.- Sistema digestivo de <i>Ariopsis felis</i> , <i>Bagre marinus</i> y <i>Cathorops melanopus</i> . a) Vista ventral de las cavidades orobranquial y visceral. b) Vista dorsal del tracto digestivo e hígado. c) Vista anterior del hígado.	49
Figura 27.- Aspecto externo de un detritívoro, una lisa <i>Mugil cephalus</i> .	50
Figura 28.- Organografía de la lisa <i>Mugil cephalus</i> . 1 Hígado, 2 Ciegos pilóricos, 3 Intestino, 4 Molleja	50
Figura 29.- Organografía de la lisa <i>Mugil cephalus</i> . Vista ventral. 1 Hígado, 2 Ciegos pilóricos, 3 Intestino	51
Figura 30.- Aspecto externo de la sardina <i>Dorosoma cepedianum</i> .	52
Figura 31.- Órganos epibranquiales de la sardina <i>Dorosoma cepedianum</i> . A la izquierda una vista completa. A la derecha los mismos órganos con un corte transversal para apreciar el detalle interno.	53
Figura 32.- Organografía de la sardina <i>Dorosoma cepedianum</i> .	53
Figura 33.- Organografía de la sardina <i>Dorosoma cepedianum</i> .	54
Figura 34.- Esmedregal <i>Seriola lalandi</i>	55
Figura 35.- Puntos del sistema de enlace de cuatro barras en un pez	63

Figura 36.- Tipo de dentición de peces que pastan (grazer)	67
Figura 37.- Tipo de dentición de peces ramoneadores (browser)	67
Figura 38.- Perfil de un tapper <i>Labeotropeus</i>	68
Figura 39.- Branquiespinas de una <i>Clupea harengus</i>	69
Figura 40.- Diagrama de las especializaciones tróficas de los peces carnívoros	71
Figura 41.- Tipo de dentición de peces piscívoros	72
Figura 42.- Tipo de dentición de peces lepidófagos y esquema de <i>Perissodus eccentricus</i>	73
Figura 43.- Tipo de dentición de peces durófagos	74
Figura 44.- Detalle de las branquiespinas de <i>Brevoortia patronus</i>	75
Figura 45.- Relación entre el trato digestivo y la vejiga gaseosa y su transformación en pulmones primitivos en algunos peces. A <i>Acipenser</i> ; B <i>Lepisosteus</i> y <i>Amia</i> ; C <i>Neoceratodus</i> ; D <i>Protopterus</i> y <i>Lepidosiren</i>	I
Figura 46.- Diferentes tipos de estómagos según el nivel trófico. A Carnívoro, <i>Citharichthys</i> ; B Planctófago, <i>Brevoortia</i> .	II
Figura 47.- Mandíbulas de los peces. Las bucales y las mandíbulas faríngeas	III
Figura 48.- Dientes faríngeos de <i>Herichthys minckleyi</i>	III
Figura 49.- Morfologías según la conducta alimentaria a) Alimentación por atragantamiento; b) Modelo combinado de atragantamiento y succión; c) Alimentación por succión. Mientras mayor sea la diferencia en la base del cono truncado con respecto a la porción apical, la diferencia de presión será también mayor	IV
Figura 50.- Musculatura de los principales tetraodontiformes. Se utilizan las literales tal y como se definen en el artículo	V
Figura 51.- Peces de la familia Labridae transparentados y mostrando el 4BL. La barra de referencia es de 5 mm.	VI
Figura 52.- Cladograma de peces de la familia Labridae en base al 4BL. El cladograma está optimizado con un análisis bayesiano	VII
Figura 53.- Cráneos de peces mariposa <i>Forcipiger longirostris</i> y	VIII

<i>Chaetodon xanthurus</i> . Las flechas indican la dirección del movimiento.	
Figura 54.- Ubicación de las branquiespinas de <i>Brevoortia patronus</i>	IX
Figura 55.- Detalle de las branquiespinas de <i>Brevoortia patronus</i>	IX
Figura 56.- <i>Herichthys minckleyi</i> morfo piscívoro	X
Figura 57.- <i>Herichthys minckleyi</i> morfo malacófago	X
Figura 58.- Diversidad morfológica y trófica de cíclidos del lago Tangañica. Se comparan los paquetes musculares del <i>adductor mandibulae</i> en especies durófagas y herbívoras así como el premaxilar, (PM); maxilar, (MX); dentario, (D); articular, (A) y cuadrado, (Q)	XI
Figura 59.- Perfil de un <i>Capichromis orthognathus</i> , un paidófago del Lago Malawi	XII

Índice de Tablas

Ensayo: *El Sistema Digestivo de Peces Teleósteos*

Tabla I.- Comparación de tiempos del desarrollo ontogenético del sistema digestivo en teleósteos	59
Tabla II.- Conductas alimentarias de los herbívoros	66
Tabla III.- Conductas alimentarias de los carnívoros	70

INTRODUCCIÓN

De los estudios anatómicos de peces, son muy importantes los que describen el sistema digestivo de las especies. Estos son relevantes tanto para conocer la ubicación ecológica de los peces, como por su impacto en el entorno en que habitan.

Al conjuntar ambos conceptos, se puede determinar la influencia de la morfología en el ambiente en el que se desarrolla el organismo y viceversa, es decir, la ciencia denominada ecomorfología.

Estas investigaciones son también decisivas para la determinación taxonómica, así como para establecer relaciones de tipo filogenético entre las especies estudiadas cuando se marcan entre ellas las principales semejanzas y diferencias y de esta manera determinar las posibles tendencias evolutivas de acuerdo a las especializaciones de cada taxa.

Los estudios anatómicos del sistema digestivo de los peces pueden abarcar una de las estructuras que componen este sistema o todas las que lo conforman, esto es, los huesos (osteología), musculatura (miología) y los órganos.

Para complementar las descripciones de la morfología del sistema digestivo se llevan a cabo investigaciones de la conducta alimentaria, esto es cómo es que los peces se alimentan. Al relacionar la función mecánica con la estructura, se les conoce como investigaciones en biomecánica. Los resultados obtenidos de éstas, dan una idea de cómo en la naturaleza los peces, obtienen su alimento y cómo utilizan las diversas estructuras del sistema digestivo para capturarlo, manipularlo y deglutirlo. El cómo lo procesan pertenece al campo de la fisiología.

También en este tipo de trabajos, de biomecánica, se puede llegar a conclusiones como la de Friel y Wainwright (1999), quienes dicen que la morfología y las dietas pueden divergir entre especies pero los controles neuromusculares y la conducta alimentaria o de procesamiento no varían en el mismo grado que la morfología.

Taxonomía y filogenia de los teleósteos

Según Nelson (2006), se puede definir a un teleósteo como un halecóstomo con los arcos neurales de la región ural alargados llamados uroneurales; estos son los que al encontrarse al final de la columna vertebral dan soporte a una aleta caudal simétrica y dan nombre al taxón; teleósteo significa "hueso final" (Moyle, 2004). Otro carácter son las placas dentales basibranchiales no pareadas y la premaxila móvil. Además el urohial de los teleósteos es una estructura ósea distintiva formada por la osificación del tendón del músculo esternohioideo.

Origen

Los teleósteos probablemente surgen a mediados del Triásico, entre 220 y 200 millones de años. Poseen un registro fósil bastante completo, si bien algunos grupos fósiles tienen algunas relaciones inciertas de acuerdo a las características del grupo (Froese y Pauly, 2009). El mismo Nelson aunque describe al grupo como monofilético, de acuerdo a la evidencia morfológica, hace énfasis en que se deben hacer estudios moleculares que den soporte a esta hipótesis de monofilia (Nelson, 2006).

Clasificación

Los peces teleósteos pertenecen al Phylum Chordata, subphylum Vertebrata, Superclase Gnathostomata, Clase Actinopterygii, Subclase Neopterygii, División Teleostei.

Los teleósteos forman el grupo más diversificado y con la mayor riqueza de especies de los vertebrados. Son el grupo dominante en ríos, lagos y océanos, tienen alrededor de 26,840 especies (aproximadamente el 96% de los peces) ubicadas en 40 órdenes, 448 familias y 4,278 géneros (Figura 1 Moyle, 2004).

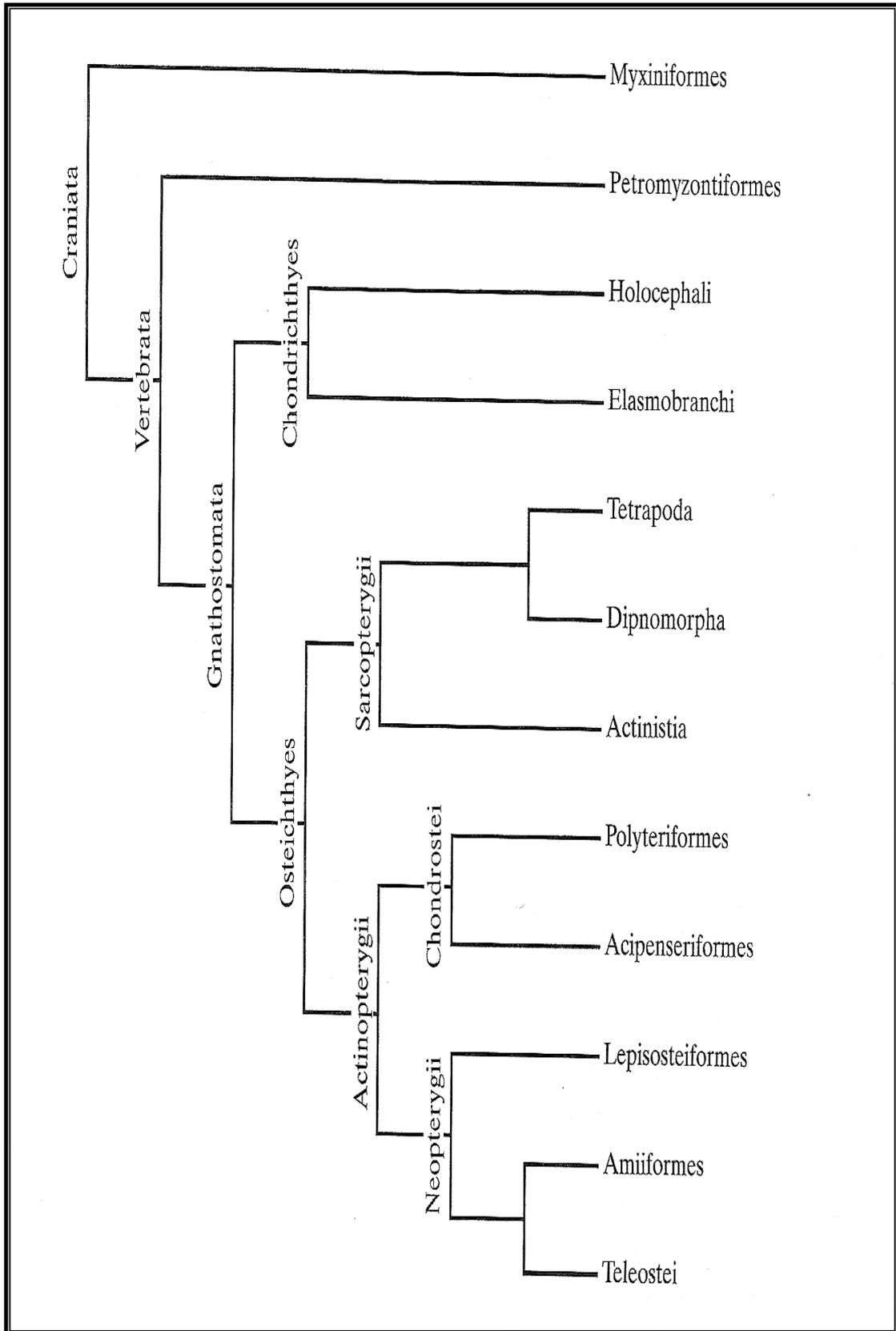


Figura 1.- Esquema de teleósteos (Tomado de Moyle 2004)

Moyle y Cech (2004) modifican un cladograma que realizaron Lauder y Liem de 1983 (Figura 2) en el cual se describen algunas características más que detallan algunos caracteres de los Teleósteos.

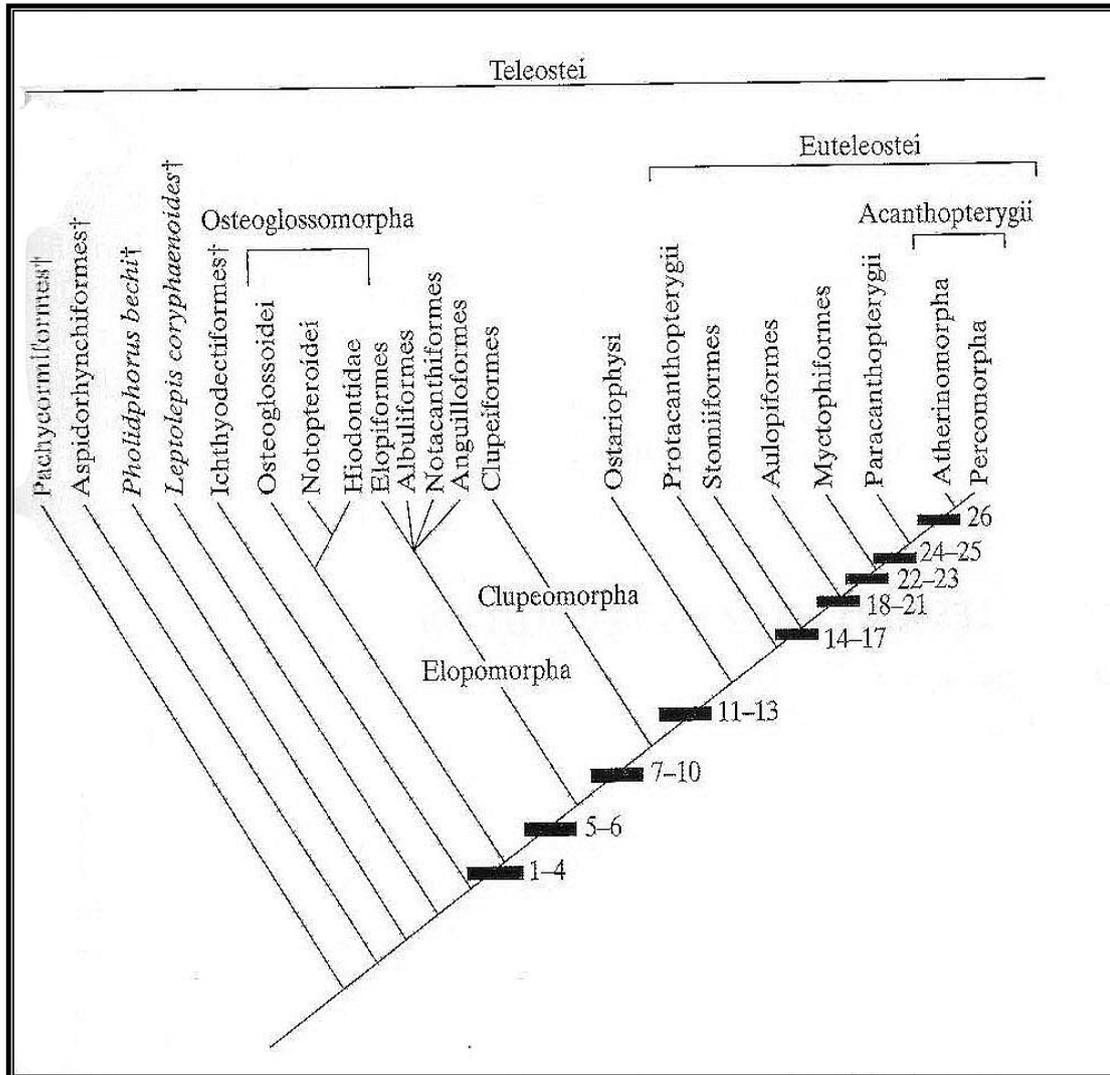


Figura 2.- Cladograma de teleósteos (Tomado de Moyle 2004)

Descripción de caracteres del cladograma:

- 1) Presencia del basiial.
- 2) Cuatro faringobranquiales presentes.
- 3) Tres hipobranquiales presentes.
- 4) Los cartílagos basibranquiales y basiiales se encuentran cubiertos por la placa dental media.
- 5) Dos uroneurales se extienden anteriormente sobre el centro del centro de la segunda vértebra ural la cual es el soporte de la aleta caudal.
- 6) Presencia de huesos intermusculares en las regiones abdominal y caudal de la musculatura epipleural.
- 7) Presencia de huesos retroarticulares excluidos de la superficie articular del cuadratomandibular.

- 8) Placas dentarias fusionadas con los huesos de los arcos branquiales.
- 9) El arco neural de la primera vértebra ural está reducido o ausente.
- 10) El hueso articular del mandíbula inferior fusionado con el hueso angular.
- 11) Aleta adiposa presente.
- 12) Tubérculos nupciales presentes.
- 13) Excrecencia membranosa del primer hueso uroneural presente.
- 14) Músculo *retractor dorsalis* presente.
- 15) Cartílago dorsal presente.
- 16) La inserción del diente en el hueso es distintiva.
- 17) Una porción del músculo *adductor mandibulae* posee un tendón que se inserta en el cuadrado, o en el preopercular o en el hueso opercular.
- 18) La espina neural de la segunda vértebra preural está reducida.
- 19) El tendón del *retractor dorsalis* se inserta en el tercer hueso faringobranquial.
- 20) Ligamento interoperculoideo presente.
- 21) Tercer hueso epibranchial con una placa dentaria fusionada.
- 22) El músculo *pharyngohioideus* se inserta en el hueso urohial.
- 23) Cuarto faringobranquial reducido o ausente.
- 24) Escamas ctenoides presentes.
- 25) El hueso premaxilar con presencia de procesos ascendentes y articulares.
- 26) El músculo *retractor dorsalis* se inserta en el tercer faringobranquial solamente.

Antecedentes en el estudio del sistema digestivo de los peces

Existen varios trabajos sobre el estudio del sistema digestivo de los peces; algunos abarcan aspectos generales, otros se enfocan en alguna característica específica del sistema digestivo y existen algunos que abordan las conductas de alimentación de alguna especie en particular; otros más abarcan el desarrollo embrionario de este sistema en especies de interés comercial y susceptibles de ser cultivadas; y más recientemente, se han llevado a cabo estudios que relacionan la anatomía del sistema digestivo (o una parte de este), con la función mecánica o con su impacto ecológico, siendo denominados estudios de biomecánica y de ecomorfología respectivamente.

A nivel general, destaca el libro de Gerking (1994), en el que habla de la ecología trófica de los peces.

A nivel de los principales taxa de peces hay varios trabajos; sobre ciclostómos, Kobelkowsky (2006) realizó un estudio sobre la dentición y el esqueleto de *Lampetra spadicea*, la lamprea de Chapala en donde destaca que la dentición del embudo oral está adaptada a la alimentación parásita en estado adulto, mientras que otra especie *Lampetra geminis* posee dientes romos, ya que ésta no se alimenta en estado adulto.

Kobelkowsky (2008) realizó la descripción del sistema digestivo de *Lampetra spadicea*, la lamprea de Chapala, donde describe la anatomía de la especie y destaca la presencia de músculos especiales que accionan un órgano específico en lampreas cuyo hábito alimenticio es parásito, la lengua raspadora. Da un panorama general de la topografía del sistema digestivo.

En cuanto a trabajos sobre Chondrichthyes, Kobelkowsky (2004) realizó un estudio del sistema digestivo de rayas de las familias Urolophidae, Dasyatidae y Rajidae, encontrando que existe un dimorfismo sexual dentario muy marcado en las dos primeras familias y en las Rajidae éste es muy discreto.

Otro trabajo sobre tiburones es el de Wilga (2005) describiendo la morfología y la evolución de la suspensión mandibular, donde establece una comparación de esta entre tiburones del orden Lamniformes. Establece una diferencia entre los taxa que se encuentran más basales (en el cladograma estudiado) con respecto a los taxa más apicales. Una de las principales diferencias que los dividen es la cantidad y sitio de inserción de los ligamentos asociados a la suspensión mandibular, presentándose una ventaja específica en los taxa apicales (*Lamna nasus*, *Carcharodon carcharias* e *Isurus oxyrinchus*), ya que por el tipo de suspensión mandibular, estos taxa pueden arrancar piezas de mayor tamaño de sus presas.

En los peces óseos desde la perspectiva de la morfología tanto descriptiva como funcional, el grupo más ampliamente estudiado es el de la familia Cichlidae, y de hecho, estas investigaciones han servido para establecer que su gran diversidad, es en parte debida a las diferencias que existen de su biología trófica (Liem, 1991).

Kobelkowsky (2007) realizó estudios del sistema digestivo de *Cyclopssetta chittendeni*, el lenguado mexicano; describe el patrón morfológico de esta especie que presenta una asimetría debido a la migración ocular y a la postura funcional.

Adriaens (2003), da una descripción general de los mecanismos de alimentación de Siluriformes, a la vez que destaca aspectos importantes y específicos de la topografía de los órganos de los silúridos.

En esta misma disciplina, Ferry-Graham *et al.* (2001) describen no sólo la osteología de algunas especies de peces mariposa (Chaetodontidae), sino además adaptaciones de la conducta alimentaria que en conjunto con la morfología del sistema digestivo dan como resultado una especialización alimentaria.

De los trabajos relacionados con el desarrollo embrionario del sistema digestivo destaca el realizado por Peña *et al.* (2002), donde describen la formación del sistema digestivo de la cabrilla de roca *Paralabrax maculofasciatus*.

Nan *et al.* (2006) hicieron la descripción del desarrollo embrionario del sistema digestivo en *Seriola lalandi*.

En cuanto a los trabajos de biomecánica y ecomorfología, destaca, el realizado por Konow y Bellwood (2005), en el pez ángel *Pomacanthus*

semicirculatus en donde no sólo describen parte de la morfología bucal de la especie, sino además realizan pruebas biomecánicas para determinar cómo se mueven estas estructuras en el momento de capturar una presa y las implicaciones ecológicas que tienen las articulaciones intramandibulares y su función en la citada especie.

OBJETIVOS

Objetivo general:

Describir morfológica y funcionalmente el sistema digestivo de los peces teleósteos.

Objetivos particulares:

- ❖ Establecer la organografía básica del sistema digestivo de los teleósteos y su ontogenia.

- ❖ Elaborar la descripción de una especie que abarque las características principales de la osteología del sistema digestivo de los teleósteos.

- ❖ Describir en una especie representativa de los teleósteos la musculatura del sistema digestivo.

- ❖ Describir el funcionamiento del sistema digestivo de la División Teleostei abarcando desde el momento de captura de la presa hasta la formación de las heces.

- ❖ Mencionar algunas modificaciones que existan en torno a un patrón morfológico y fisiológico del sistema digestivo y adecuaciones de la conducta alimentaria.

- ❖ Discutir la pertinencia de usar el término sistema digestivo en lugar de aparato digestivo.

- ❖ Analizar la variabilidad del sistema digestivo, dentro y fuera de los teleósteos.

Destacar las aportaciones que puede tener el conocimiento del sistema digestivo a diversas disciplinas biológicas.

MÉTODO

Los peces son el grupo de vertebrados más numeroso que existe y dado que un trabajo de todos sería muy vasto, el presente estudio se centra solamente en el taxón que tiene una gran diversidad de especies en la actualidad, ampliamente distribuidas en los cuerpos de agua, este es la División Teleostei (Nelson, 2006).

La forma como se describirá el sistema digestivo de los teleósteos es primero la osteología, luego la musculatura, los órganos y su desarrollo embrionario, a continuación, su función, la diversidad en algunos grupos y al final, una discusión de las tendencias evolutivas, importancia y aplicación de estos conocimientos en biología evolutiva, sistemática, ecomorfología y biomecánica.

El orden de descripción es desde afuera hacia adentro, esto es de la cavidad bucal hacia el interior del aparato digestivo.

Se comenzará por la osteología y aunque no se trata de órganos del sistema digestivo propiamente dicho, si se encuentran muy relacionados a éste y son el esqueleto visceral y la musculatura visceral.

De ambos conjuntos de estructuras se describirán los distintos componentes.

Del esqueleto visceral se detallará el arco mandibular, formado por la mandíbula superior y la mandíbula inferior.

El arco hioideo será descrito en el orden de la serie palatina, la suspensión mandibular, la serie opercular y el aparato hioideo.

Por último, del esqueleto visceral se describirán los arcos branquiales o aparato branquial.

En la musculatura visceral el orden en el que se expondrá es la musculatura mandibular, la musculatura hioidea y por último la musculatura branquial.

La organografía, que constituye el tema central del presente trabajo, se describirá comenzando por la boca, la cavidad bucofaríngea, el esófago, el estómago, el intestino y el ano. De esta se hará un comparativo según la especialidad trófica de los distintos grupos de peces teleósteos.

En esta parte, también se referirá a las glándulas anexas, el hígado y el páncreas.

Al final se expondrá además el desarrollo ontogenético del tracto digestivo, su función y algunas adaptaciones a diversas dietas.

DESCRIPCIÓN DEL SISTEMA DIGESTIVO DE PECES TELEÓSTEOS

Generalidades

Tracto digestivo y glándulas anexas

Los componentes del sistema digestivo de los teleósteos son el tracto o tubo digestivo y las glándulas anexas.

El tracto o tubo digestivo de los teleósteos está formado por la boca, la cavidad bucal, la faringe, el esófago, el estómago, el intestino y el ano. Anexas al tracto digestivo se encuentran el páncreas y el hígado.

El tracto digestivo de los peces abarca diversas estructuras óseas, musculares y de órganos que facilitan las funciones principales que son la digestión de los alimentos, la absorción de los nutrientes y la excreción de las porciones no digeribles de los alimentos.

De acuerdo a la dieta del organismo es la adaptación que se presenta en diversas partes de los órganos que conforman el tracto digestivo, por ejemplo, en el caso de la carpa, que posee un órgano, el órgano palatal o válvula faríngea, el cual se encarga de la remoción del exceso de agua del alimento ingerido. Este órgano se encuentra dorsalmente en la entrada del esófago. En cambio este mismo órgano en los peces perico (Fam. Scaridae) se encarga de la lubricación de los trozos de coral molidos en los dientes faríngeos que posee este grupo (Moyle ,2004).

Según el tipo de alimentación y los alimentos se asocian a la forma del cuerpo del pez y a la forma de su sistema digestivo (Moyle, 2004). Se ha observado que tanto los peces durófagos como algunos fitófagos poseen un cuerpo robusto, mientras que los peces piscívoros poseen un cuerpo de fusiforme a robusto, pero esto depende de la estrategia de caza. De manera general un pez carnívoro posee un tracto digestivo corto (esófago, estómago e intestino) mientras que un herbívoro posee un tracto digestivo largo, esta diferencia es debido a que la dificultad para realizar la digestión de la materia vegetal, requiere de mayores tiempos de ruptura, tanto química como mecánica; el punto intermedio en cuanto a la longitud sería el tracto digestivo de un omnívoro. También la forma del estómago varía de acuerdo al tipo de dieta.

A nivel general el tubo digestivo de los vertebrados tiene una morfología muy similar desde el esófago hasta el intestino posterior y se distinguen cuatro capas o tunicas (Torres y Sosa, 2002).

Túnica mucosa: Es la capa más interna, constituida principalmente por epitelio superficial húmedo, tejido conjuntivo laxo areolar, vasos sanguíneos y una delgada capa de músculo liso. Esta capa es la de mayor complejidad debido a la cantidad de glándulas que posee según el nivel de tubo digestivo que trate.

Túnica submucosa: Se forma por tejido conjuntivo areolar grueso, tiene también fibras colágenas y elásticas, hay glándulas, vasos sanguíneos y linfáticos de mayor calibre. Y posee un plexo nervioso vegetativo llamado plexo de Meissner.

Túnica muscular: Está formada por una doble capa muscular gruesa, adherida a la submucosa. Aunque se trata principalmente de músculo liso, en el esófago y porción anterior del estómago es posible encontrar músculo estriado.

Túnica serosa o adventicia: Se constituye de tejido conjuntivo laxo. Es la capa más externa (Torres y Sosa, 2002).

Boca

Es la abertura anterior del tracto digestivo y se encuentra bordeada por las mandíbulas. (Figura 3).

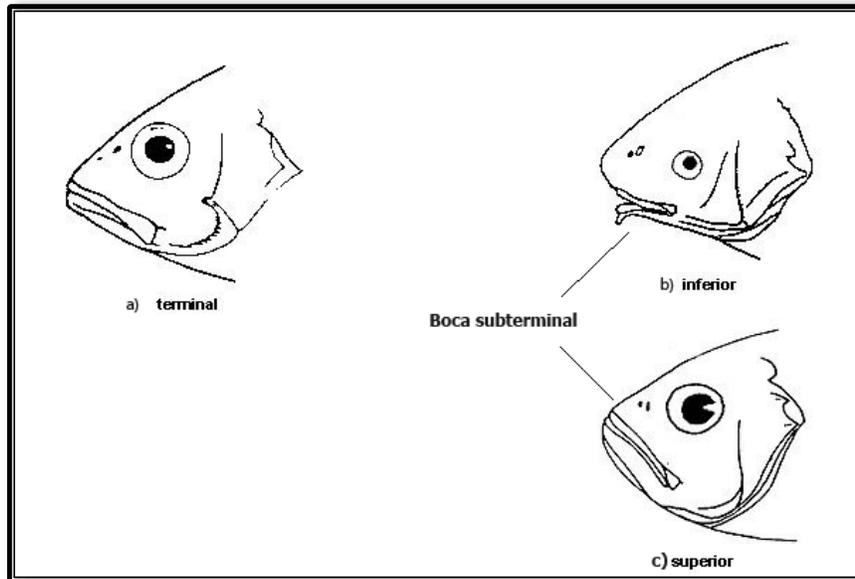


Figura 3.- Clasificación de los tipos de boca según su posición con respecto a la cabeza del pez. a) boca terminal; boca subterminal, b) inferior; c) superior (Tomado de National Aquarium in Baltimore WEB page)

Cavidad bucal

Es la primera porción del tracto digestivo y está formada por el paladar, las mejillas y la lengua. Inmediatamente detrás de las mandíbulas superior e inferior se forma la válvula oral, orientada hacia atrás.

El paladar está formado por el vómer, los palatinos, los mesopterigoides, los ectopterigoides y los metapterigoides. Mientras que el vómer es un hueso del neurocráneo, los restantes pertenecen al denominado esqueleto visceral o branquiocráneo.

Los huesos del paladar pueden llevar dientes, de acuerdo con el grupo taxonómico.

A nivel histológico, en la cavidad bucal de los peces, el epitelio que lo recubre es de tipo plano estratificado no queratinizado, aunque debido a ciertos hábitos alimenticios parece que hay ciertas zonas donde sí está queratinizado (Torres y Sosa, 2002).

Faringe

La faringe o cavidad faríngea está delimitada por los arcos branquiales, en los cuales se forman las espinas branquiales o branquiespinas. Cada arco branquial está formado por una rama superior y otra inferior.

Las branquiespinas se conocen en una gran diversidad morfológica. Mientras que en algunos teleósteos pueden estar ausentes, en los restantes varían en cantidad, tamaño y forma, con relación al tipo de alimentación.

La dentición de los arcos branquiales se observa tanto en placas dentadas como en las branquiespinas.

Cavidad visceral

El resto del sistema digestivo se localiza dentro de la cavidad visceral. Esta cavidad corporal, delimitada por el peritoneo parietal, se extiende desde el tabique transversal hasta la primera espina hemal y el primer pterigióforo de la aleta anal; y desde los riñones y las costillas ventrales (pleurales) hasta la cintura pélvica y los músculos infracarinales.

Desde la línea media dorsal de la cavidad visceral desciende el mesenterio dorsal, el cual se continúa como peritoneo visceral, cubriendo las vísceras. Entre los órganos de la cavidad visceral se extienden los correspondientes mesenterios.

La cavidad visceral contiene al pulmón o a la vejiga gaseosa, las gónadas, el bazo y al tracto digestivo, páncreas y hígado.

Esófago

El esófago es la porción del tubo digestivo, entre la faringe y el estómago. Sus bordes anteriores se corresponden con los bordes posteriores del aparato branquial. El esófago es relativamente corto, y posee un epitelio estratificado cúbico con células ciliadas y algunas células mucosas (Torres y Sosa, 2002).

A nivel histomorfológico general suele haber ciertas diferencias en la composición del esófago, sobre todo y según ha sido registrado por Tagliafierro, Bruzzone y Gallus (2003) quienes mencionan que en la mucosa gastroesofágica hay diferencias de acidez entre Perciformes antárticos y no antárticos, lo que refleja una diferencia de estructura celular entre unos y otros. Esto también tiene que ver con que en los peces antárticos hay producción de proteínas "anticongelantes" que en los peces no antárticos no existe.

Estómago

Es la porción del tubo digestivo entre el esófago y el intestino. Generalmente tiene forma de J, denominándose la parte proximal como porción cardiaca o "estómago cardiaco", y la porción distal como porción pilórica o "estómago pilórico".

Su función es la de preparación física y química del alimento. La función física o mecánica es realizada por la peristalsis, mientras que la química es por la acción de enzimas digestivas y el ácido clorhídrico.

Intestino

Es la porción del tubo digestivo entre el estómago y el ano. Se separa del estómago mediante un esfínter llamado píloro o esfínter pilórico.

En el intestino de los peces la capa muscular de la mucosa no se encuentra y en particular los teleósteos carecen de ella, más bien poseen un estrato muscular liso subepitelial (Torres y Sosa, 2002).

El intestino de los teleósteos se divide en intestino anterior e intestino posterior, no existiendo una diferenciación en intestino grueso y delgado. Aunque generalmente no se reconoce una estructura que indique la separación de intestino delgado e intestino grueso, en varios teleósteos se identifica la llamada válvula intestinal.

La última porción del intestino es el recto, el que lleva las paredes lisas, y se abre al exterior mediante el ano. Esta abertura se abre directamente al exterior y no a una cloaca.

Ciegos pilóricos

Son estructuras digitiformes al nivel del píloro de numerosos teleósteos, y cuyo número varía con los grupos taxonómicos. Pueden tener la función de digerir o la de absorber, en algunos casos se presentan ambas funciones en un solo ciego pilórico. En estos se da una alta concentración de ciertas enzimas, sobre todo lipasa, para el desdoblamiento de las grasas y es en este sitio donde se presenta la absorción de la grasa en grandes cantidades (Lagler, 1990).

En un considerable número de teleósteos, los ciegos son tan numerosos, que salen a lo largo del duodeno, por lo que se les denominaría como "ciegos duodenales.

Hígado

Es la glándula que metaboliza el alimento absorbido por el intestino y que es transportado por la vena porta-hepática. El hígado sintetiza la bilis, la cual es almacenada en la vesícula biliar y transportada al duodeno por el conducto biliar común o conducto del colédoco. Asimismo, el hígado almacena carbohidratos, y participa en la vitelogénesis en las hembras.

Páncreas

En los teleósteos inferiores esta glándula se encuentra claramente diferenciada del hígado; en los teleósteos superiores el tejido pancreático se encuentra dentro del hígado, por lo que a todo el conjunto se le denomina hepatopáncreas. Se trata de una glándula mixta, ya que se divide en una porción exocrina que sintetiza las enzimas digestivas, que son transportadas por los conductos pancreáticos al duodeno. La porción endocrina, formada por los islotes de Langerhans, sintetiza las hormonas insulina y glucagón.

Diversidad morfológica del sistema digestivo

Diversidad morfológica de la boca

La boca está formada básicamente por la mandíbula superior y la mandíbula inferior. La mandíbula superior está integrada por los huesos premaxilar y maxilar, aunque en algunas familias inferiores se encuentra también el supramaxilar. La mandíbula inferior está integrada por el dentario, articular, angular y esplenial.

En los teleósteos, generalmente la posición de la boca es terminal, mientras que en algunos grupos es ligeramente dorsal como en los Atherinomorpha, quienes se alimentan de organismos cerca de la superficie del agua, y en otros grupos como los Polynemidae es ligeramente ventral y que se alimentan de organismos del fondo.

Diversidad morfológica de la cavidad bucofaríngea

De acuerdo con la forma general de la cabeza de los teleósteos, se reconoce una gradación de formas de la cavidad bucofaríngea, que va del aplanamiento lateral como en los Clupeiformes y los Pleuronectiformes hasta el aplanamiento dorso-ventral de los Batrachoididae. La forma de la mayoría de los teleósteos es intermedia de estos extremos, aunque se deben diferenciar a los que presentan el rostro extremadamente largo, como los Belonidae, Istiophoridae y Xiphidae.

Las partes de la cavidad bucofaríngea muestran una diversidad morfológica debida principalmente a la diversidad de la dentición y de las branquiespinas. Sin embargo, es de notar la situación de los Clupeidae y Engraulidae, quienes forman unas extensiones de la cavidad faríngea hacia arriba, denominadas órganos epibranchiales, en los cuales se prolongan las series de branquiespinas de los últimos arcos branquiales, y que están reforzados por los cuartos huesos epibranchiales.

Diversidad morfológica de la dentición

Los dientes en los teleósteos se encuentran en un gran número de huesos. Se localizan en las mandíbulas, el paladar, la lengua y en los arcos branquiales.

Los huesos de las mandíbulas que llevan dientes son:

Premaxilar
Maxilar
Dentario

Los huesos del paladar que llevan dientes son:

Vómer
Palatino
Mesoptergoides
Ectoptergoides

El hueso del arco hioideo que lleva dientes es el de la "lengua" o glosohial o hipohial.

Los huesos de los arcos branquiales que llevan dientes son:

Basibranchiales 1 a 3
Hipobranchiales 1 a 3
Ceratobranchiales 1 a 5
Epibranchiales 1 a 4

Faringobranquiales 1 a 3

Diversidad morfológica del tracto digestivo de los teleósteos

Aunque existen varios criterios de clasificación del tracto digestivo, de acuerdo con la dieta, las categorías principales son las siguientes:

Carnívoros
Herbívoros
Omnívoros
Planctófagos
Detritívoros

Los teleósteos carnívoros presentan el estómago relativamente grande y el intestino, relativamente corto, mientras que los herbívoros tienen el estómago corto y el intestino largo. La longitud intestinal de los carnívoros es menor que la longitud patrón del pez, mientras que en los herbívoros, la longitud intestinal corresponde a varias veces la longitud patrón.

Los teleósteos omnívoros presentan una situación intermedia entre los carnívoros y los herbívoros, presentando la longitud intestinal correspondiente a dos o tres veces la longitud patrón.

Los teleósteos planctófagos presentan el estómago corto, con frecuencia modificado en molleja, como en los Clupeidae y Engraulidae, y el intestino con una longitud correspondientes a varias veces la longitud patrón.

Los teleósteos detritívoros presentan el estómago corto, a veces modificado en molleja como en los Mugilidae, y el intestino considerablemente largo.

Diversidad morfológica de las branquiespinas

Las branquiespinas o espinas branquiales son elementos esqueléticos asociados a los huesos hipobranquiales, ceratobranquiales y epibranquiales. Generalmente las branquiespinas más grandes y numerosas se localizan en la rama inferior (huesos hipobranquial y ceratobranquial) de cada arco branquial, mientras que en la rama superior (hueso epibranquial) son cortas y escasas.

Las branquiespinas de teleósteos carnívoros son de mediano tamaño y pueden estar recubiertas por pequeños dientes, y su longitud disminuye del primer arco branquial al quinto. En el quinto arco o hueso faríngeo inferior solo se forman en el borde anterior.

En los teleósteos planctófagos como los Clupeidae y Engraulidae, las branquiespinas son notablemente largas, delgadas y numerosas, constituyendo en conjunto un "aparato filtrador" de plancton. En estas familias cada

branquiespina lleva numerosas pequeñas ramas, denominadas "branquiespínulas".

Las branquiespinas se encuentran en la mayoría de los teleósteos y están ausentes en algunos teleósteos detritívoros.

El esqueleto visceral de los teleósteos

Cráneo

Se divide en Condrocráneo, Esplacnocráneo y Dermatocráneo. El Condrocráneo da soporte al cerebro y los órganos de los sentidos.

El esplacnocráneo da soporte a los arcos branquiales y sus derivados. El dermatocráneo da soporte a otros elementos superficiales del cráneo (Hildebrand, 1995).

Para fines prácticos los huesos que conforman el esqueleto visceral se dividen en los 3 arcos viscerales.

Para la descripción de los huesos que conforman el esplacnocráneo, llamado también branquiocráneo se utilizará como patrón morfológico al pargo prieto (*Lutjanus griseus*) descrito por Kobelkowsky en 1998 y de éste se marcará la forma en que divergen estos huesos en otros peces teleósteos (Figura 4).

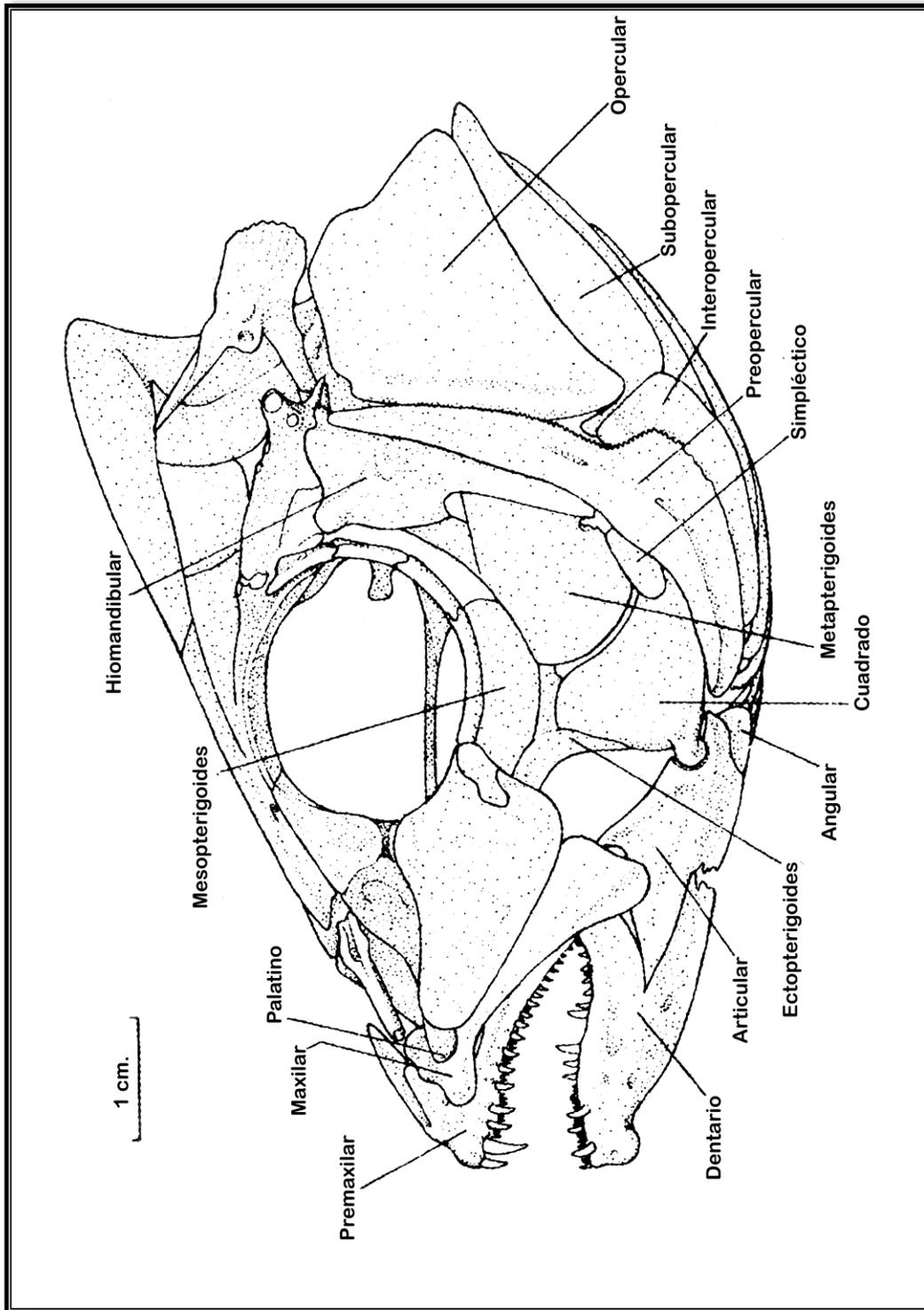


Figura 4.- Cráneo de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

Dientes

Los dientes en los peces teleósteos son ampliamente variados, típicamente son homodontos, los dientes son numerosos, de forma cónica o aplanada como cuchillas y casi todos del mismo tamaño y forma.

Se pueden encontrar en los márgenes de la boca, en el paladar, los arcos branquiales y la lengua.

Muchos de los peces son acrodontos, sus dientes están fusionados con el hueso mandibular o unidos mediante tejido conectivo. Los dientes acrodontos no se mudan o desprenden. Aunque algunos peces utilizan sus dientes para procesar la comida en realidad son usados principalmente para asegurar (Hildebrand, 1995).

Según Romer (1986) son dientes que no se encuentran en alvéolos, sino que se encuentran unidos a la superficie del hueso. También se menciona que el cambio en los dientes de los peces sólo se presenta en aquellos en posición marginal y es de manera continua a lo largo de la vida del pez, mientras que aquellos que se encuentran en placas, paladar y parte interna de la mandíbula se desconoce su tasa de sustitución y hasta si ésta existe.

A pesar del tipo de inserción (acrodontos) que menciona Romer (1986), Streelman *et. al.* (2003) hablan de sustitución pudiendo ser difiodontos o polifiodontos. Estos autores comprobaron lo anterior en cíclidos herbívoros del lago Malawi.

En el caso del pargo gris, éste presenta dentición en 41 huesos del cráneo, de éstos sólo los dientes del vómer pertenecen al neurocráneo y el resto de los dientes pertenecen a estructuras del branquiocráneo. De estos huesos del branquiocráneo que poseen dientes, cuatro pertenecen al arco mandibular, dos a la serie hipopalatina, uno al aparato hioideo y 33 al aparato branquial (Kobelkowsky, 1998).

Como ya se había mencionado, una parte de la dentición se encuentra en placas; de estas se pueden distinguir dos tipos, las placas dentarias fusionadas y libres. Las placas dentarias que están presentes en el vómer, palatino, glosohial (o hipohial) y en los arcos branquiales, éstas son libres. Las placas dentarias fusionadas, se encuentran en los faringobranquiales.

El premaxilar posee dientes cónicos grandes dispuestos en una hilera y varias hileras de dientes cónicos más pequeños. En el dentario se tienen los dientes pequeños sólo se encuentran en el margen interno más próximo a la parte anterior. (Figuras 5 y 6).

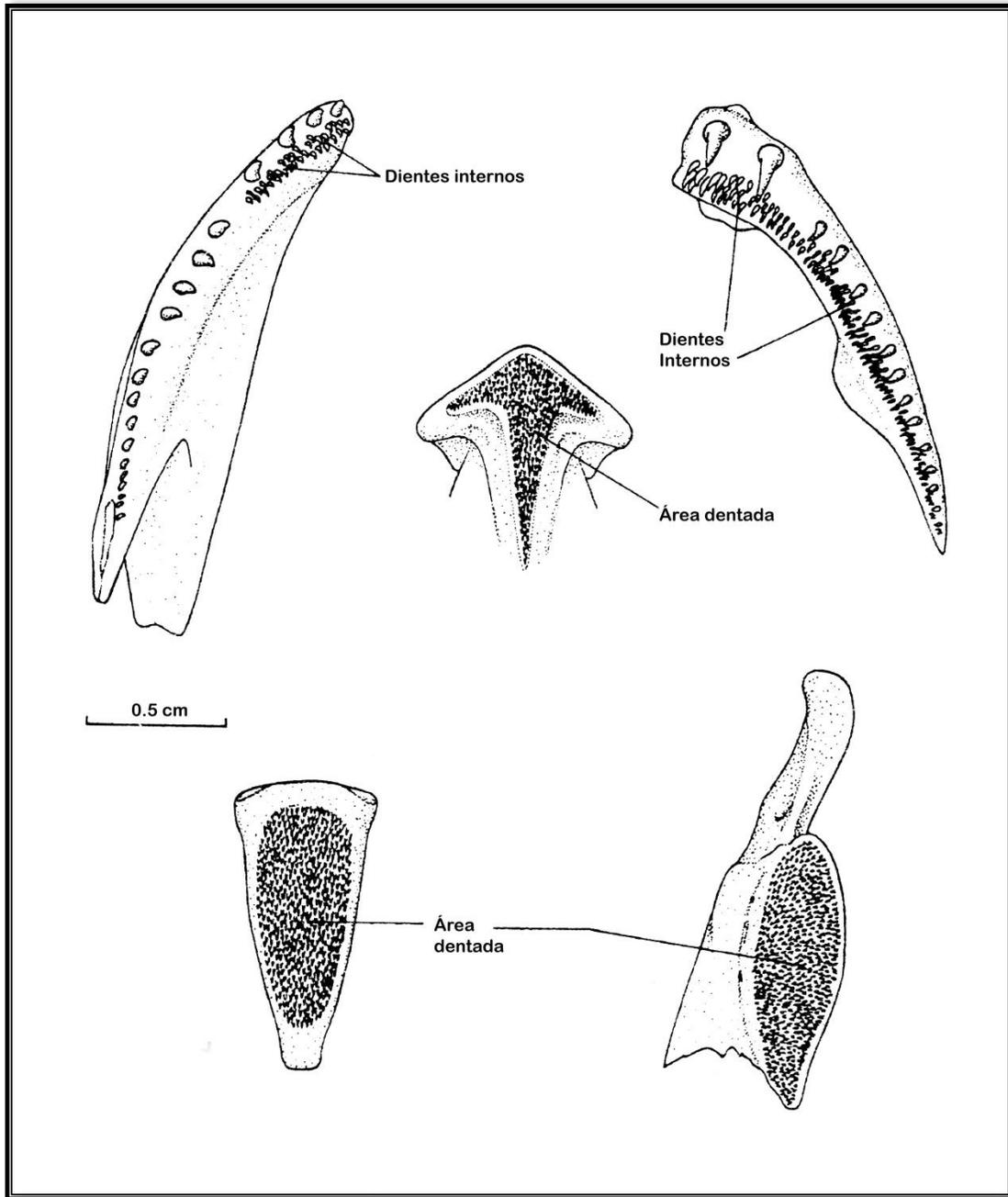


Figura 5.- Dentición de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

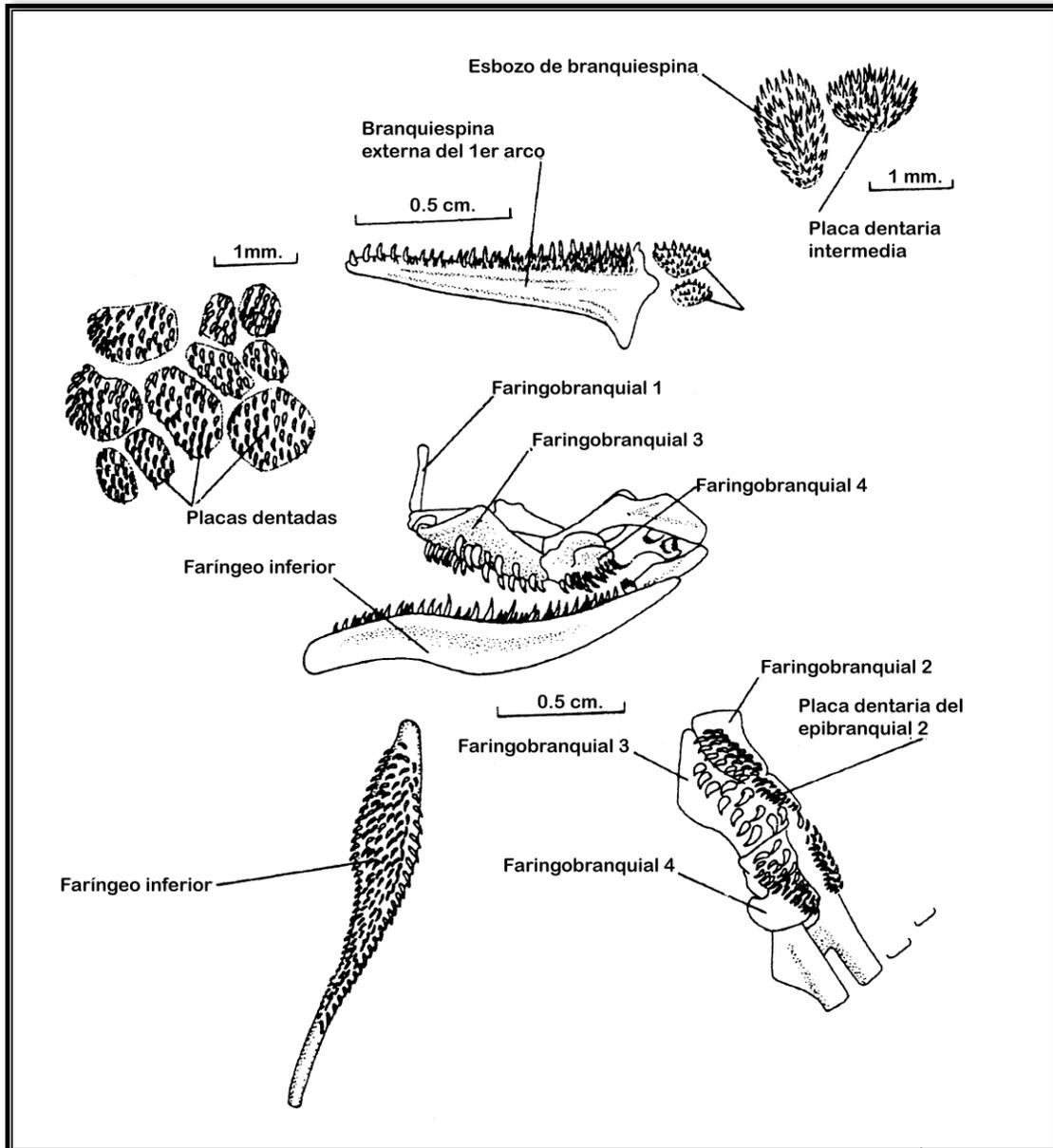


Figura 6.- Dentición de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

Dientes mandibulares

De los dientes mandibulares que se presentan con menor frecuencia son los de los huesos maxilares en los teleósteos inferiores, ya que en el resto de estos peces el hueso maxilar no participa en la abertura bucal, y se ubica dorsal al premaxilar.

La forma más frecuente de dientes mandibulares es la cónica. Estos dientes son relativamente numerosos y del mismo tamaño. En algunos teleósteos

carnívoros de tipo depredador se encuentran unos cuantos dientes de esta forma pero de mayor tamaño, denominados "caniniformes".

En algunos teleósteos herbívoros se forman dientes mandibulares planos con el borde cortante, denominados "incisivos".

En teleósteos detritívoros como los Mugilidae, los dientes mandibulares son cortos, delgados y numerosos formando en conjunto unos cepillos, y se denominan "filiformes".

Teleósteos como algunos Cyprinidae carecen de dientes mandibulares, sin embargo, tienen muy desarrollados los dientes faríngeos inferiores.

Dientes palatinos

En términos generales los dientes del paladar son numerosos, pequeños y cónicos. Su presencia en cada uno de los huesos del paladar varía de acuerdo con el grupo taxonómico.

El vómer es el único hueso del neurocráneo que puede llevar dientes. Los dientes vomerianos generalmente son pequeños, sin embargo, en los Batrachoididae son relativamente grandes.

Los huesos palatinos llevan conjuntos de dientes generalmente pequeños y numerosos, que forman placas palatinas dentadas, aunque en los Batrachoididae son grandes y coinciden con los dientes de los dentarios en el cierre de la boca.

Tanto los mesopterigoides como los ectopterigoides generalmente no llevan dientes, sin embargo, en algunos teleósteos como los Elopidae, se presentan en conjuntos de numerosos elementos.

Dientes linguales

Es frecuente la presencia de dientes en un único hueso del arco hioideo, el glosohial o basihial, donde generalmente forman una placa dentaria. Pueden ser escasos o notablemente numerosos como en *Dorosoma* (Clupeidae).

Dientes branquiales

La mayoría de los teleósteos lleva dientes en los arcos branquiales, donde se pueden encontrar formando placas dentarias o tapizando las branquiespinas. Los dientes de los arcos branquiales 1 a 4 generalmente son pequeños y cónicos, mientras que los de los huesos ceratobranquial 5 y faringobranquiales 1 a 3 van gradualmente de pequeños a grandes, y se denominan respectivamente "dientes faríngeos inferiores" y "dientes faríngeos superiores".

Los teleósteos planctófagos no llevan dientes en los arcos branquiales, ya que están ocupados por las numerosas branquiespinas y estas por las branquiespínulas.

Los teleósteos carnívoros depredadores llevan dientes faríngeos inferiores y superiores, grandes, de tal manera que pueden fraccionar el alimento, por lo que se denomina al conjunto de huesos y dientes como "mandíbulas faríngeas".

Región Hiomandibular

Se encuentra formada por el arco mandibular y la serie hipopalatina.

Arco mandibular

Se forma por los huesos premaxilar, maxilar, dentario, articular, angular y esplenial.

El premaxilar, posee un proceso ascendente y un articular, en su extremo anterior y en su parte media tiene un proceso postmaxilar. El proceso articular del premaxilar se acopla en el extremo anterior del maxilar en la cabeza articular de este último.

El maxilar se coloca la parte exterior con el proceso postmaxilar del premaxilar (Figura 7). Se trata de un hueso aplanado en su mayor parte, excepto en su porción anterior en donde se articula con el premaxilar; en esta zona es donde se encuentra la cabeza articular ya mencionada, ésta no es aplanada, sino presenta un volumen mayor.

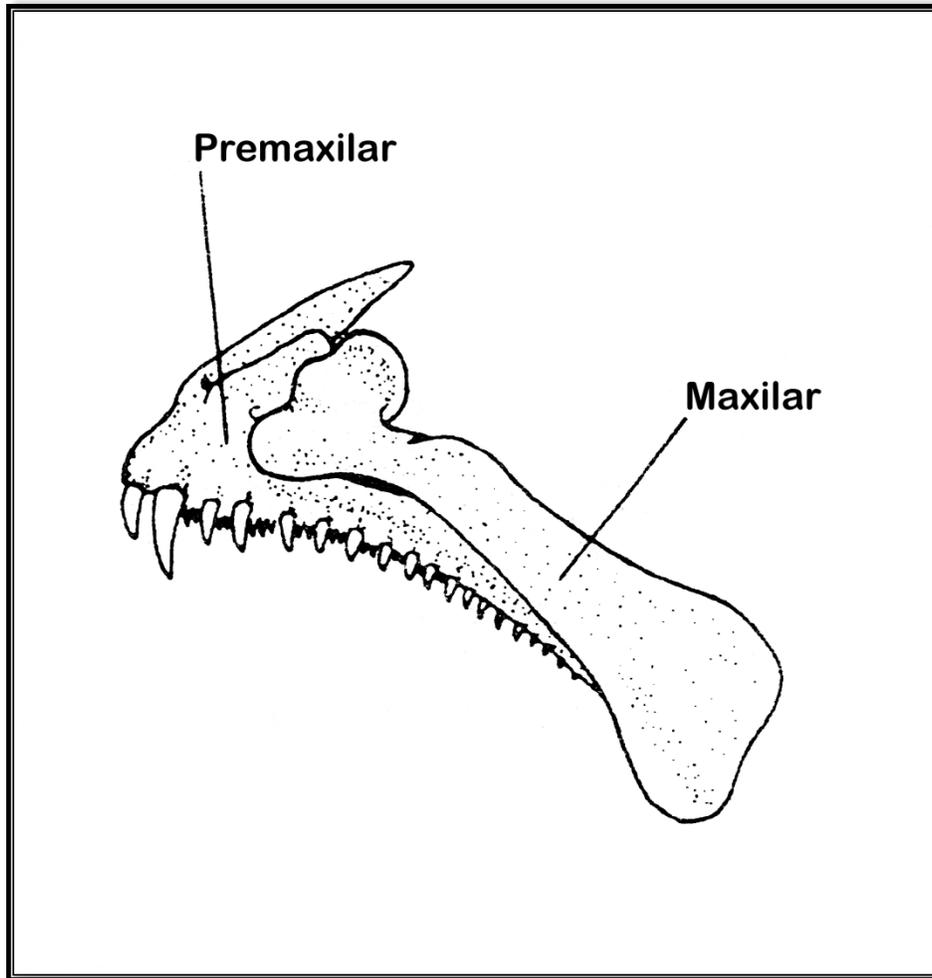


Figura 7.- Premaxilar y maxilar de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

El dentario posee en su borde una serie de dientes cónicos grandes, mientras que en la porción anterior tiene dientes pequeños. En el caso específico del pargo, el dentario es bifurcado en su extremo posterior (Figura 8), de donde la rama superior está curvada hacia arriba, en la escotadura que se forma entre ambas ramas, es en donde se introduce el hueso articular.

Este hueso, el articular, posee una porción anterior triangular que es la que se introduce en la escotadura del dentario. Tiene también un proceso pequeño que se proyecta hacia arriba. En su parte posterior tiene una fosa articular en donde se ubica el cóndilo del cuadrado, por debajo de esta fosa se encuentra el hueso angular.

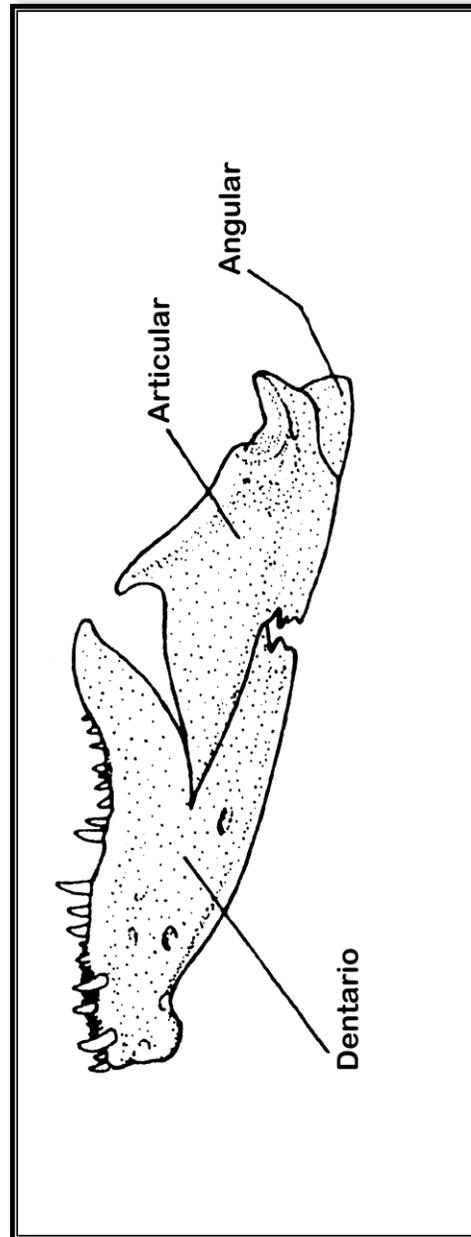


Figura 8.- Dentario, articular y angular de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

El angular es un hueso pequeño que forma el ángulo posteroinferior de la mandíbula. Y el esplenial que es un hueso aún más pequeño se encuentra en la cara interna del hueso articular. (Figura 9).

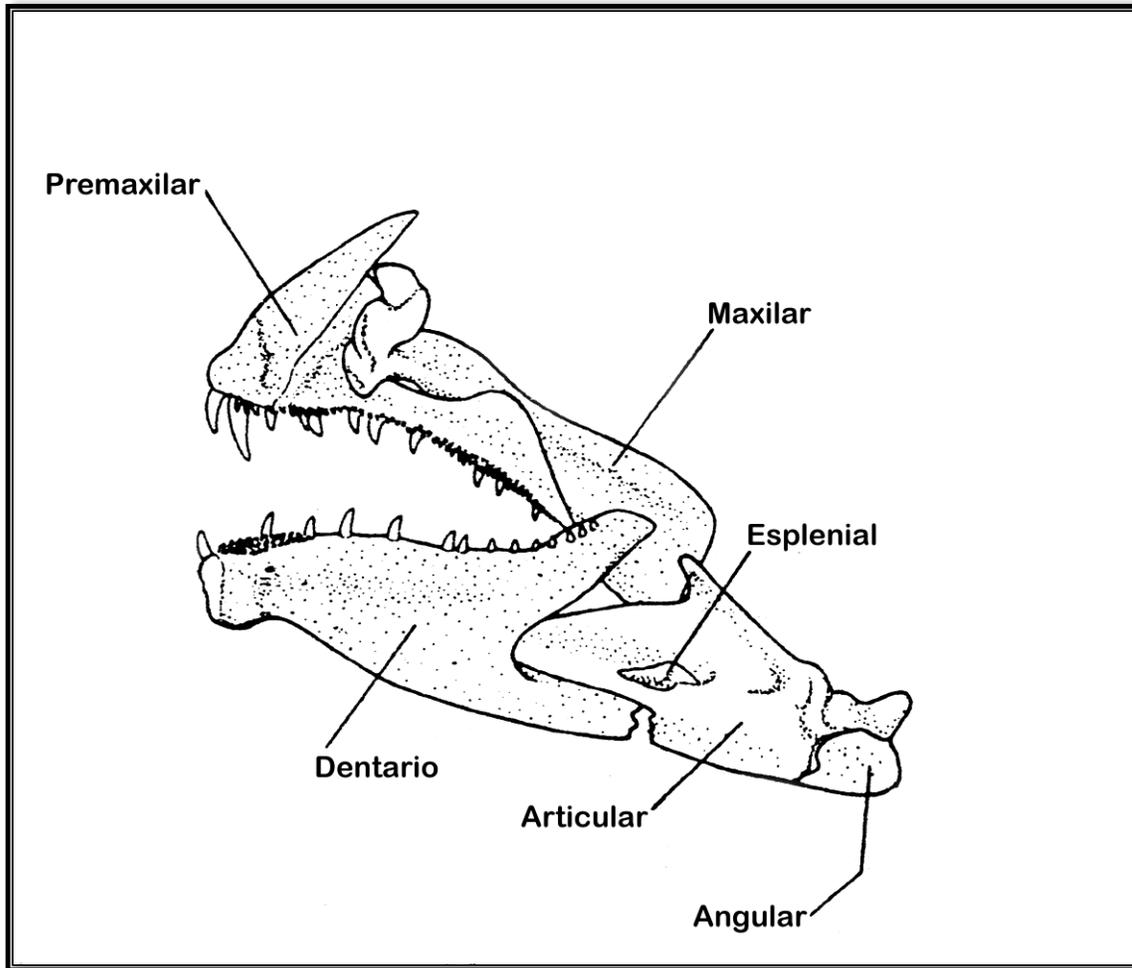


Figura 9.- Premaxilar, maxilar, dentario, articular, angular y esplenial de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

Serie hipopalatina

Se forma por los huesos palatino, mesopterigoides, ectopterigoides, cuadrado, simpléctico, metapterigoides y el hiomandibular.

El palatino es un hueso aplanado que tiene un proceso curvo que guarda relación con la cabeza del maxilar, en este caso en particular su porción plana posee una dentición pequeña en su cara ventral (Figura 10). Posteriormente se articula con el mesopterigoides y el ectopterigoides. Sirve de punto de acoplamiento o anclaje de un ligamento que llega al prefrontal.

Una gran parte del paladar está formada por el mesopterigoides; este hueso es laminar ovalado y se articula con palatino, ectopterigoides, cuadrado y metapterigoides. Su relación con la musculatura es que dorsalmente recibe al músculo aductor del arco palatino.

El ectopterigoides, otro de los huesos que forman parte del paladar, se articula con el cuadrado, el mesopterigoides y con el palatino, se trata de una estructura angosta en forma de L, no posee dientes.

Otro de los huesos es el cuadrado, es aplanado lateralmente, posee un cóndilo que permite el movimiento de la mandíbula inferior y el músculo aductor mandibular cubre su superficie lateral externa.

El hiomandibular es el hueso más grande de la serie, que posee varios cóndilos con los que se articula con otros varios huesos, en su parte anterior con el esfenótico y proótico, en su parte superior con el pterótico, en su parte posterior con el hueso opercular, y en su parte inferior con el metapterigoides. Este hueso recibe a dos músculos, en su cara lateral externa posee una cresta diagonal que recibe al músculo elevador hioideo, mientras que en su superficie anterolateral se ancla parte del músculo aductor mandibular.

El músculo elevador del arco palatino (*LAP, levator arcus palatini*) es recibido en una fosa del metapterigoides, un hueso laminar que también sirve de origen del músculo aductor mandibular en su superficie lateral.

De esta serie de huesos, el simpléctico es el más pequeño, y forma la continuación del hueso hiomandibular.

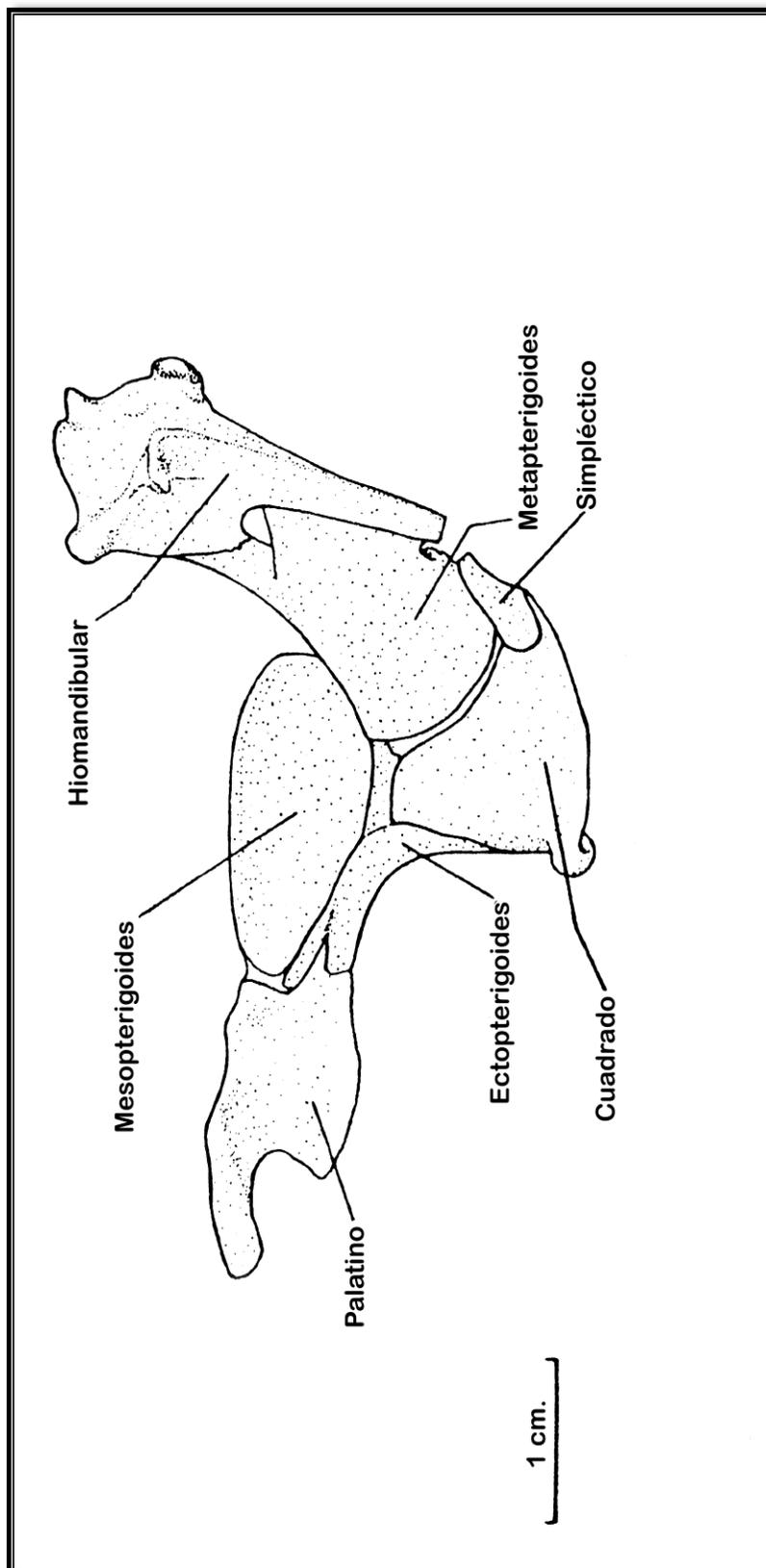


Figura 10.- Serie hipopalatina de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

Región Hiobranquial

Se encuentra formada por el aparato hioideo, la serie opercular y por el aparato branquial.

Aparato hioideo

Se forma por los huesos hipohial superior, hipohial inferior, ceratohial, epihial, interhial, los branquióstegos, glosohial y urohial.

El hipohial superior es de forma triangular, tiene un foramen por donde pasa la arteria hioidea, se une al hipobranquial mediante un ligamento cuyo punto de inserción se halla en la parte posterior de este hueso.

El hipohial inferior tiene forma cuadrada y posee una fosa articular posterior que recibe al cóndilo del ceratohial y un proceso en el cual se ancla un ligamento que lo une al urohial.

El ceratohial que es el elemento más grande de esta serie sostiene a los cinco primeros branquióstegos. Se une mediante una sutura con el epihial. Este último hueso de forma triangular soporta los dos radios branquióstegos más posteriores y en su parte dorsal del ápice se articula con el interhial.

El interhial es un hueso muy pequeño de forma columnar que se une al hiomandibular y al simpléctico mediante un cartílago y de esta forma se relaciona todo el aparato hioideo con la suspensión mandibular.

Los branquióstegos son siete huesos que se articulan al ceratohial y al epihial, algunas ocasiones se definen como rayos branquióstegos (Figura 11).

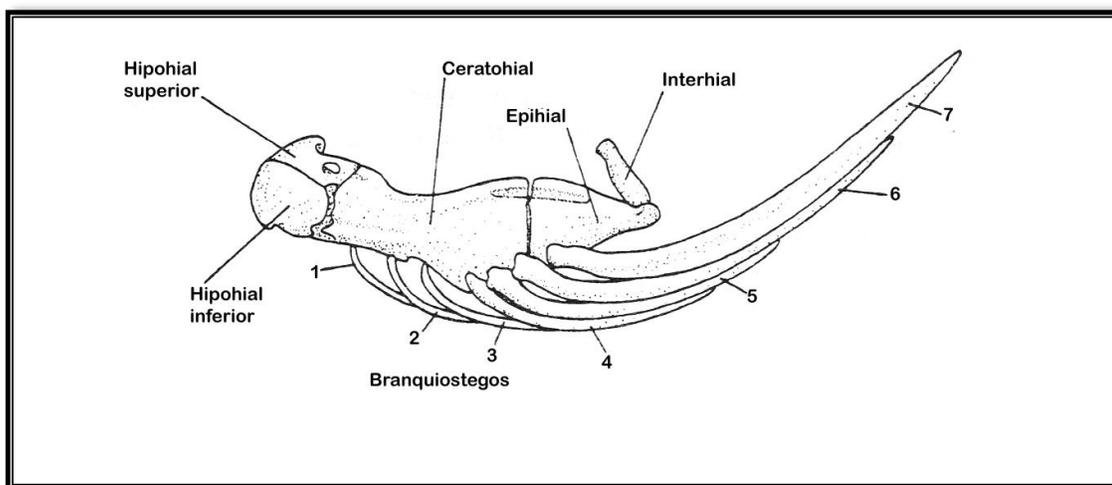


Figura 11.- Aparato hioideo y branquiostegos de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

El glosohial, (también llamado hipohial) es un hueso impar, de forma triangular y que en su superficie dorsal tiene dientes pequeños.

Por último el urohial es un hueso laminar impar que se encuentra entre ambas partes de la musculatura hipobranquial y que se relaciona con la sínfisis de la cintura escapular mediante una fascia (Figura 12).

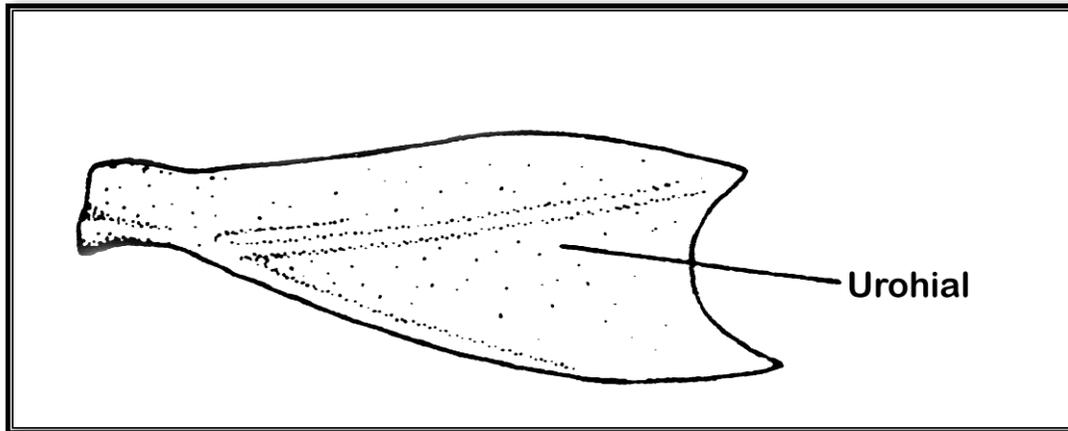


Figura 12.- Urohial de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

Serie opercular

Se forma por los huesos opercular, preopercular, interopercular y subopercular (Figura 13).

Estos huesos en conjunto cubren la cámara branquial, el opercular es un hueso en forma de trapecio cuyo borde anterior es grueso, en la parte interna posee una fosa donde se articula con el cóndilo del hiomandibular. A este hueso llegan los músculos dilatador del opérculo y los elevadores de opérculo.

El hueso preopercular presenta ligeramente aserrado su borde posterior y un engrosamiento en su borde anterior. Es alargado y curvo. Se une mediante un ligamento a la mandíbula inferior. De manera parcial el preopercular cubre al interopercular, que es un hueso con el borde inferior curvo.

El subopercular cuyo borde inferior también es curvo, posee un proceso anterior dirigido hacia arriba.

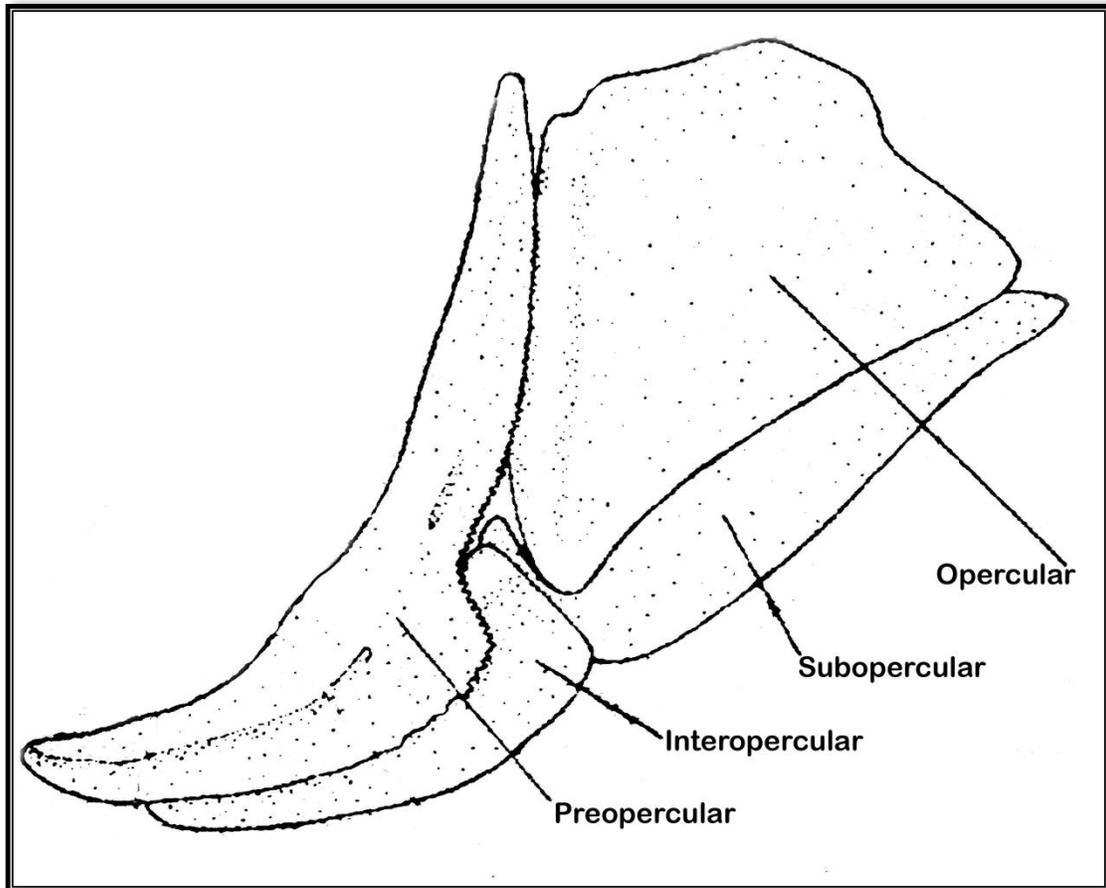


Figura 13.- Serie opercular de *Lutjanus griseus* (Modificado de Kobelkowsky, 1998).

Aparato branquial

Se forma por los huesos basibranchiales (4 huesos), hipobranchiales (3 huesos), ceratobranchiales (5 huesos), epibranchiales (4 huesos) y faringobranchiales (4 huesos).

Los basibranchiales son tres elementos óseos y uno cartilaginoso, son impares. El basibranchial 1 se articula con el glosohial y urohial. El basibranchial 2 está relacionado con los hipobranchiales 1 y 2. El basibranchial 3 se articula con los hipobranchiales 3 en su porción anterior y posteriormente se articula con hipobranchiales 4. El basibranchial 4, que es un elemento muy pequeño, se relaciona con los ceratobranchiales 4.

Los hipobranchiales forman parte de la rama inferior de los tres primeros arcos branquiales. En su parte posterior se unen a los respectivos ceratobranchiales. El hipobranchial 1 se une al urohial mediante un ligamento que se inserta en unos procesos anterior y ventral que posee este hueso. El hipobranchial 2 se une al hipobranchial 1 mediante un ligamento. El hipobranchial 3 tiene un proceso ventral en donde se insertan los músculos que están relacionados con los ceratobranchiales 3 y 4.

Los ceratobranquiales son huesos que 4 de ellos presentan un surco donde van las arterias branquiales, de éstos el ceratobranquial 1 tiene branquiespinas en su borde anterior y en el posterior sólo presenta esbozos. Los ceratobranquiales 2, 3 y 4 sólo presentan esbozos de branquiespinas y el ceratobranquial 5 se modifica y forma el hueso faríngeo inferior y posee dientes en su superficie dorsal.

Los epibranquiales son huesos que presentan procesos uncinados en donde se insertan músculos elevadores branquiales. Todos estos huesos presentan un surco arterial.

Los faringobranquiales son huesos irregulares, el primero, llamado infrafarinobranquial se articula con la cápsula ótica del neurocráneo, los demás presentan dientes (Figura 14 y 15).

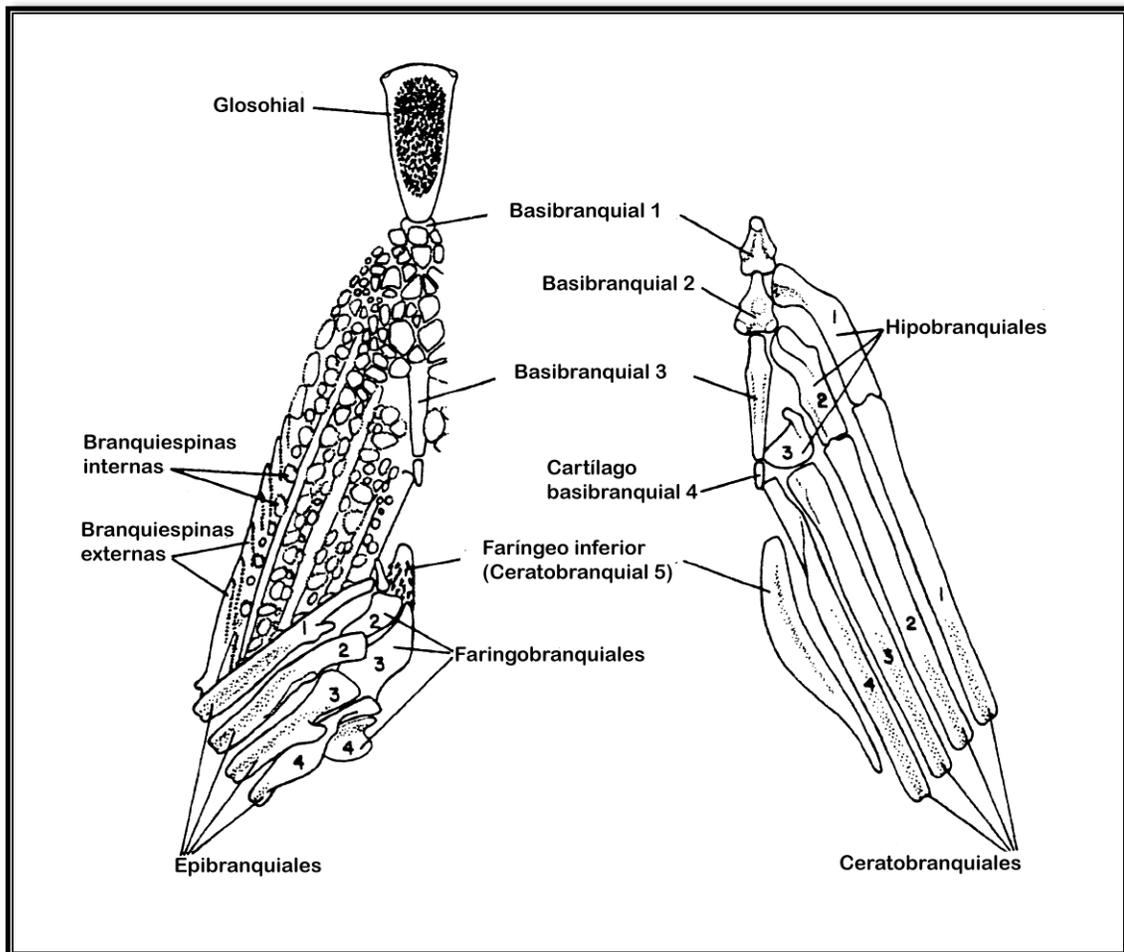


Figura 14.- Huesos branquiales de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

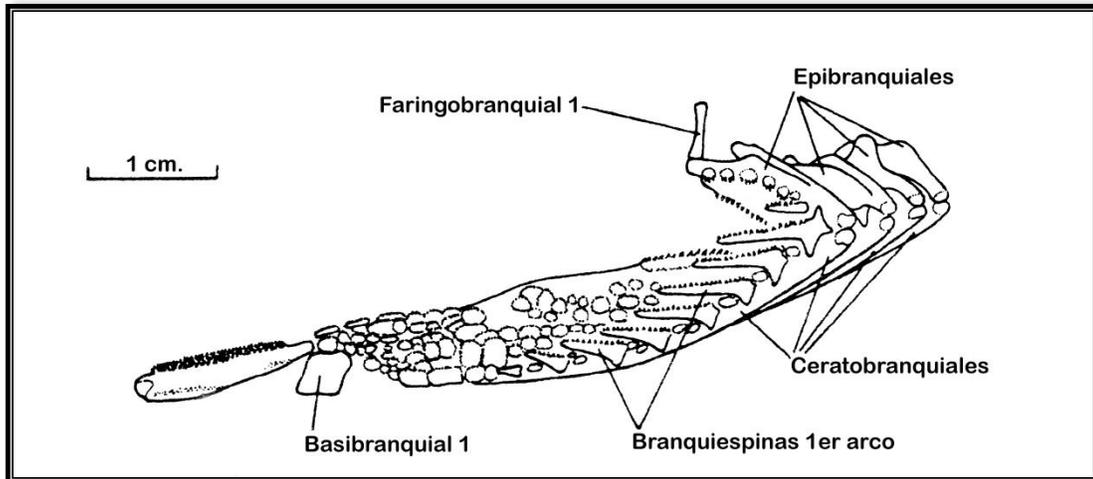


Figura 15.- Huesos branquiales de *Lutjanus griseus* (Tomado de Kobelkowsky, 1998).

La musculatura visceral de los teleósteos

La musculatura del cráneo de los peces aunque sigue un patrón estructural definido, tiene modificaciones según la dieta que posea la especie, estas modificaciones pueden consistir en duplicaciones por subdivisión física que dan como resultado la formación de nuevos músculos que desempeñan una función específica (Friel y Wainwright, 1999).

Cuando se les asigna un nombre a estos "nuevos músculos" generalmente se les antepone un prefijo que refleja la relación jerárquica de los músculos que les dieron origen (Friel y Wainwright, 1999).

Los patrones motores están muy conservados en las conductas de alimentación, de tal forma que no hay diferencias significativas en cuanto a los músculos derivados y el músculo ancestral. Si existe una diferencia significativa se puede interpretar como una evidencia de divergencia del patrón motor plesiomórfico del músculo ancestral (Friel y Wainwright, 1999).

Para la descripción anatómica de la musculatura de los teleósteos se utilizaron los datos que en comunicación personal proporcionó el Dr. Abraham Kobelkowsky Díaz y las ilustraciones de *Gerres*, para la descripción funcional está basada en la descripción de Diogo *et al.* (2008) que utilizaron al *Danio rerio* como sujeto de estudio y los nombres de la musculatura así como sus abreviaturas fueron obtenidos del trabajo de Stiassny (2001).

Durante la evolución de la cabeza de los vertebrados, los músculos sufren cambios acompañando a la modificación radical del esqueleto. Estudios recientes sugieren que los músculos y su inervación evolucionan menos rápido que el cartílago, sin embargo en el estudio realizado por Diogo *et al.* se encontró

solamente un músculo nuevo en una larva de 4 días de eclosionada de *Danio rerio* y que éste sigue durante la vida adulta del pez. También encontraron que el número de músculos mandibulares, hioideos e hipobranquiales son iguales en la larva de 4 días de eclosionada que en el adulto.

La descripción de los músculos abarca los músculos de la mejilla, de la parte ventral de la cabeza, arcos branquiales y la cintura escapular.

Musculatura de la mejilla

En la mejilla de los peces se encuentran músculos relacionados con el movimiento opercular, hiomandibular y arco palatino (Figuras 16 y 17).

El músculo *levator arcus palatini* (*LAP*) tiene su origen en el esfenótico (neurocráneo) y se inserta en la parte dorsal del hiomandibular y en el metapterigoides. Su función es el elevamiento y/o abducción de la suspensión mandibular.

El *dilatator operculi* (*DO*) se origina en la "fosa del dilatador": esto es en el esfenótico, el frontal, el pterótico, hiomandibular y ocasionalmente los infraorbitales, su punto de inserción es en la cara anterodorsal del opercular, principalmente en el proceso dorsal. Realiza la función de abrir el opérculo (abducción).

El *levator operculi* (*LO*) es un músculo que puede encontrarse en un solo, paquete o en dos, uno anterior y uno posterior. El paquete anterior se origina en el esfenótico, el pterótico y el hiomandibular y se inserta en la superficie dorsal del opercular. El paquete posterior se origina en el posttemporal y su punto de inserción es en la superficie dorsal del opercular. El *levator operculi* facilita el abatimiento de la mandíbula; la fuerza de contracción es transmitida por la serie opercular y el ligamento interoperculo-mandibular hacia la mandíbula inferior, la función de este músculo tiene relación con el mecanismo denominado sistema de enlace de 4 barras o "four bar linkage system" como se denomina en inglés, el cual puede permitir conocer de qué manera se mueven las mandíbulas para capturar una presa y se puede hacer una predicción del tipo de dieta que consume un pez, sin necesidad de realizar una disección, ya sea porque no se cuenta con el ejemplar o cuando se aplica este análisis a fotografías de peces vivos que no pueden ser capturados.

El músculo *adductor arcus palatini* (*AAP*) se origina en el paraesfenoides y proótico y se inserta en el hiomandibular, el metapterigoides, mesopterigoides, ectopterigoides y simpléctico (suspensión mandibular). Se encarga del cierre o contracción de la suspensión mandibular.

El *adductor operculi* (*AO*) es un músculo que se origina en el neurocráneo en el proótico, pterótico, opistótico, epiótico, exoccipital intercalar e hiomandibular,

su punto de inserción es en el opercular, por detrás de la fosa articular que posee este hueso. Se encarga de cerrar el opérculo.

Adductor hyomandibulae (HYO). Este músculo se origina en el neurocráneo, en el proótico, pterótico y exoccipital, su punto de inserción es en el hiomandibular. Su función es el acercamiento al plano medio del hiomandibular.

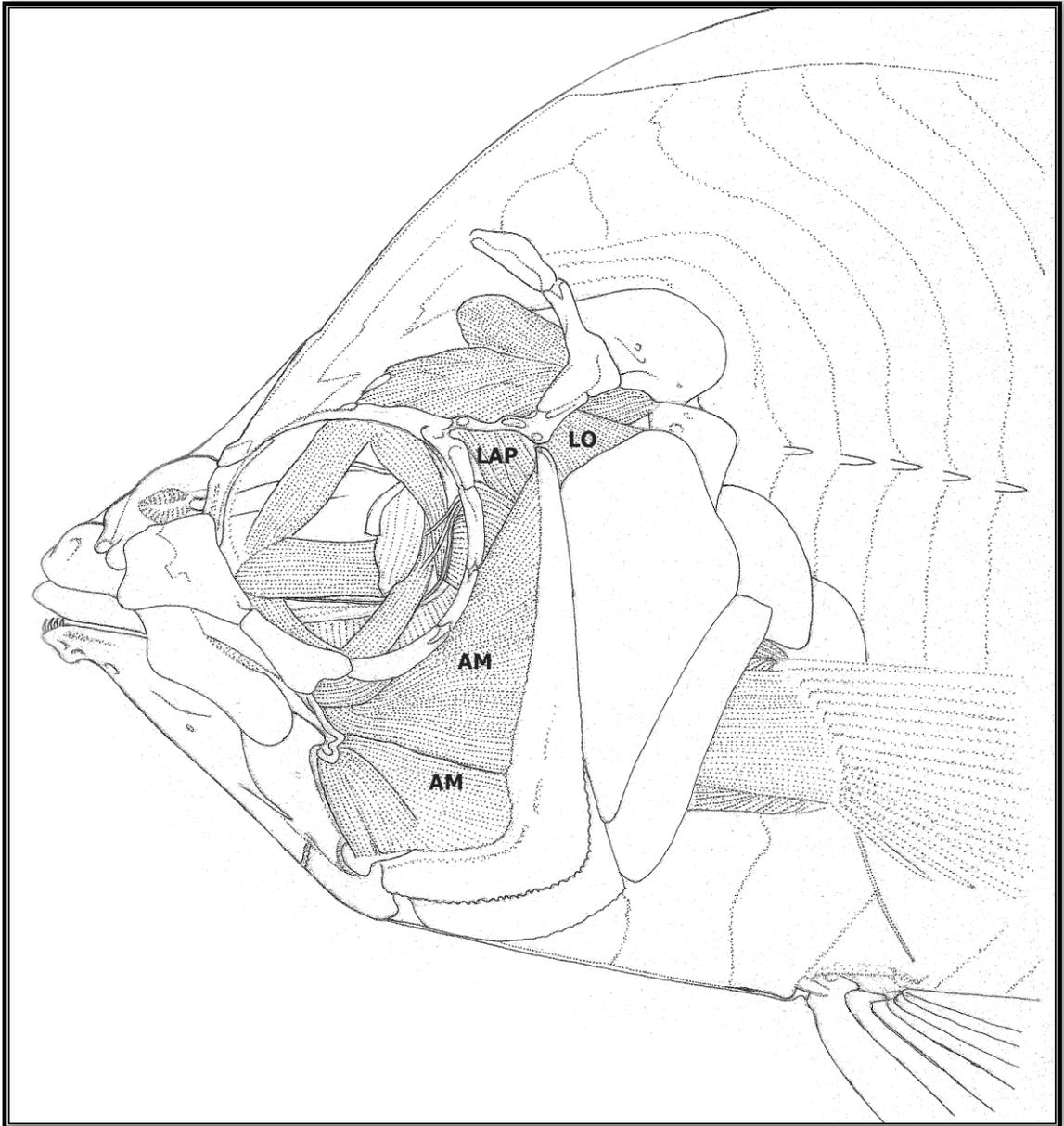


Figura 16.- Musculatura cefálica de un gerreido. LAP, *levator arcus palatini*; LO, *levator operculi*; AM, *adductor mandibulae*. (Esquema modificado de A. Kobelkowsky)

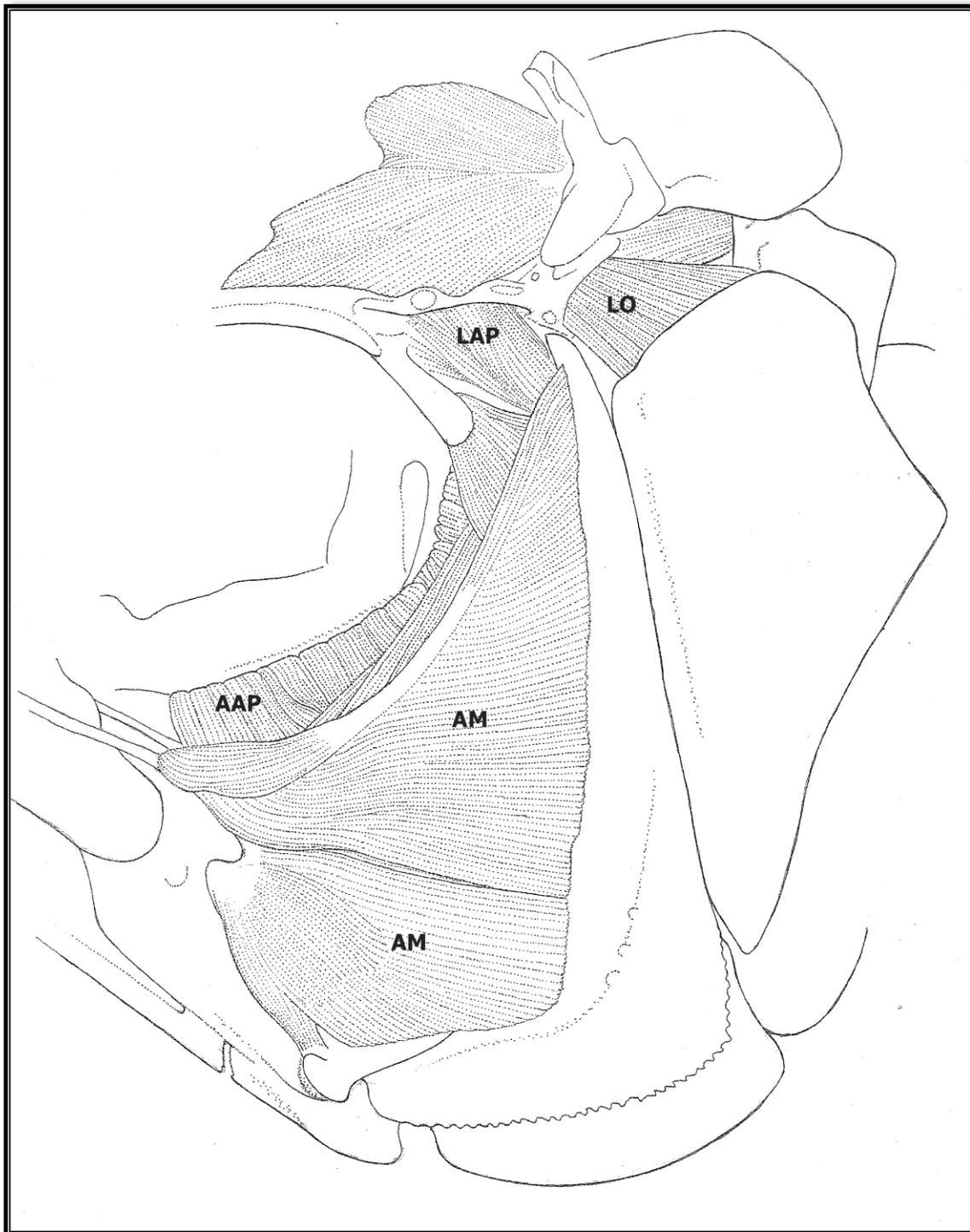


Figura 17.- Detalle de la musculatura cefálica de un gerreido. LAP, *levator arcus palatini*; LO, *levator operculi*; AAP, *adductor arcus palatini*; AM, *adductor mandibulae*. (Esquema modificado de A. Kobelkowsky)

Musculatura de la parte ventral de la cabeza

En la parte ventral de la cabeza de los peces se encuentran músculos relacionados con el movimiento hioideo y dentario (Figuras 18 y 19).

El músculo *intermandibularis* (*IM*) se origina en el dentario y se inserta en el dentario del otro lado del cuerpo, su función es juntar ambos dentarios.

El *protractor hyoidei* (*PrH*) se origina en el hipohial superior, hipohial inferior, ceratohial, epihial, los primeros branquiostegos y el interopercular y se inserta en el dentario y el angular.

El músculo *hyohyoidei inferioris* (*HhI*) surge de la superficie ventrolateral del urohial y se inserta en el ceratohial y reúne la parte equivalente contralateral de la aponeurosis medial con la parte equivalente contralateral de los rayos branquiostegos, su función consiste en abrir el arco hioideo.

Los músculos *hyohyoidei abductores* (*HhAb*) se originan en el hipohial, ceratohial y se insertan en el branquiostego más anterior. Kobelkowsky apunta que el origen puede ser algo tendinoso y que los tendones cruzan por la línea media (Kobelkowsky, com. pers.). Su función consiste en la expansión de la membrana branquiostega.

Los *hyohyoidei adductores* (*HhAd*) se originan entre las porciones más distales de los branquiostegos. Se insertan en la superficie medial del opercular y subopercular. Estos pueden continuarse centralmente bajo el primer branquiostego para unirse con su antímero en la línea media ventral, donde con frecuencia hay una rafe. Se encargan de la constricción de la membrana branquiostega.

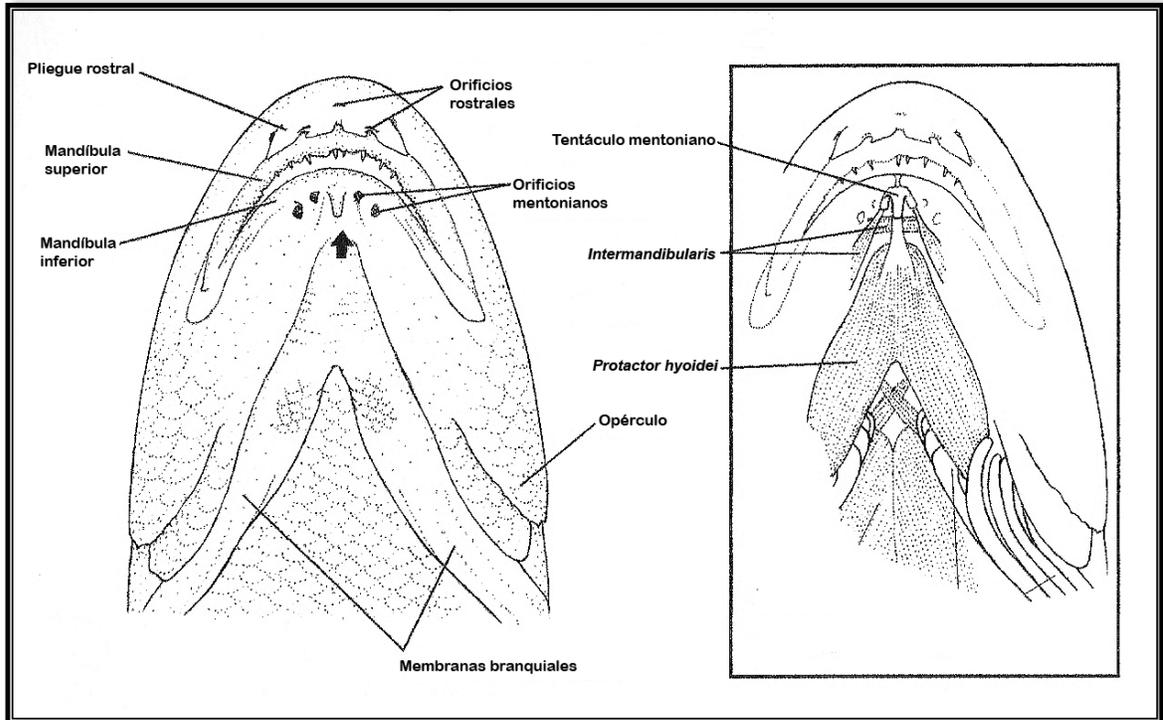


Figura 18.- Musculatura ventral de la cabeza de *Menticirrhus saxatilis* (Tomado de Kobelkowsky y Pantoja, 2007).

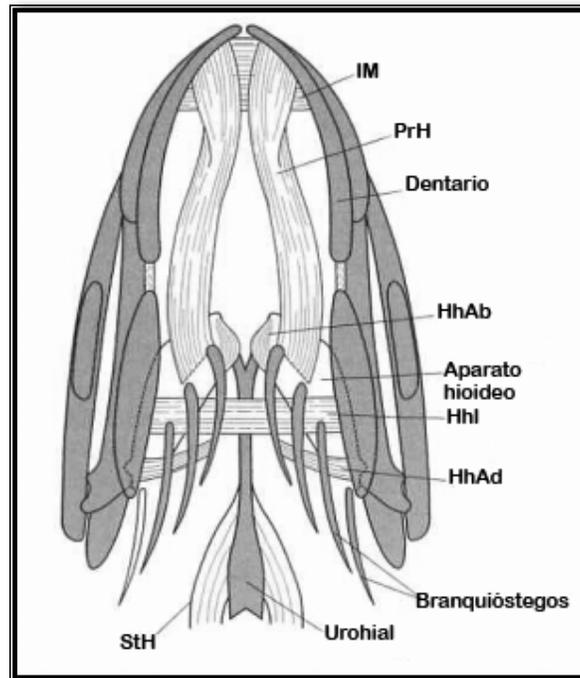


Figura 19.- Musculatura ventral de la cabeza (Tomado de Stiasny, 2001)

Musculatura entre la cintura escapular, el cráneo, arcos hioideos y de la parte dorsal de los arcos branquiales

En la parte dorsal de los arcos branquiales de los peces se encuentran músculos relacionados con el movimiento de estos (Figuras 20 y 21).

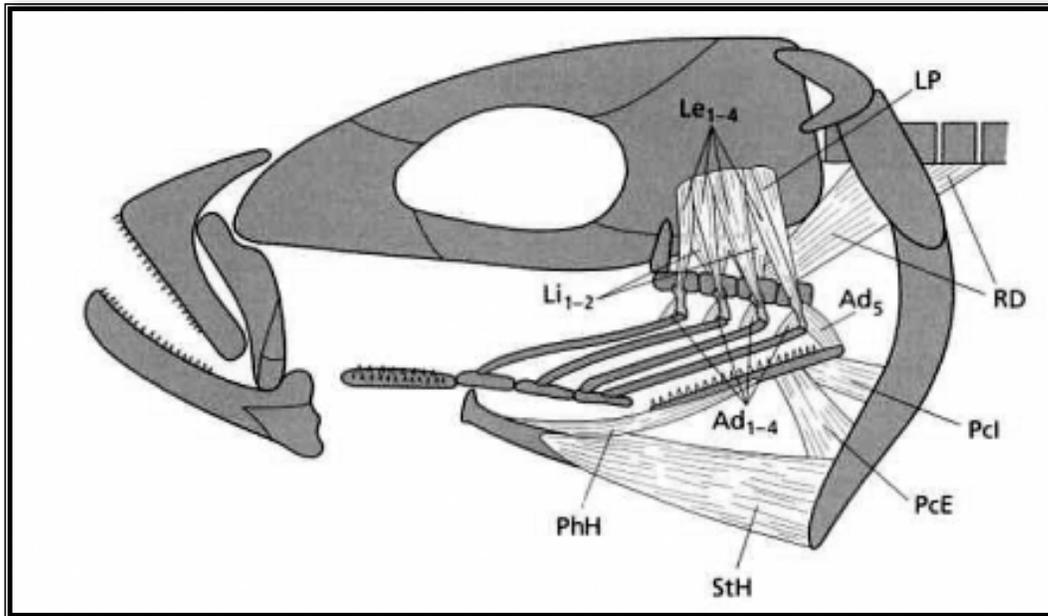


Figura 20.- Musculatura de los arcos branquiales (Tomado de Stiasny, 2001)

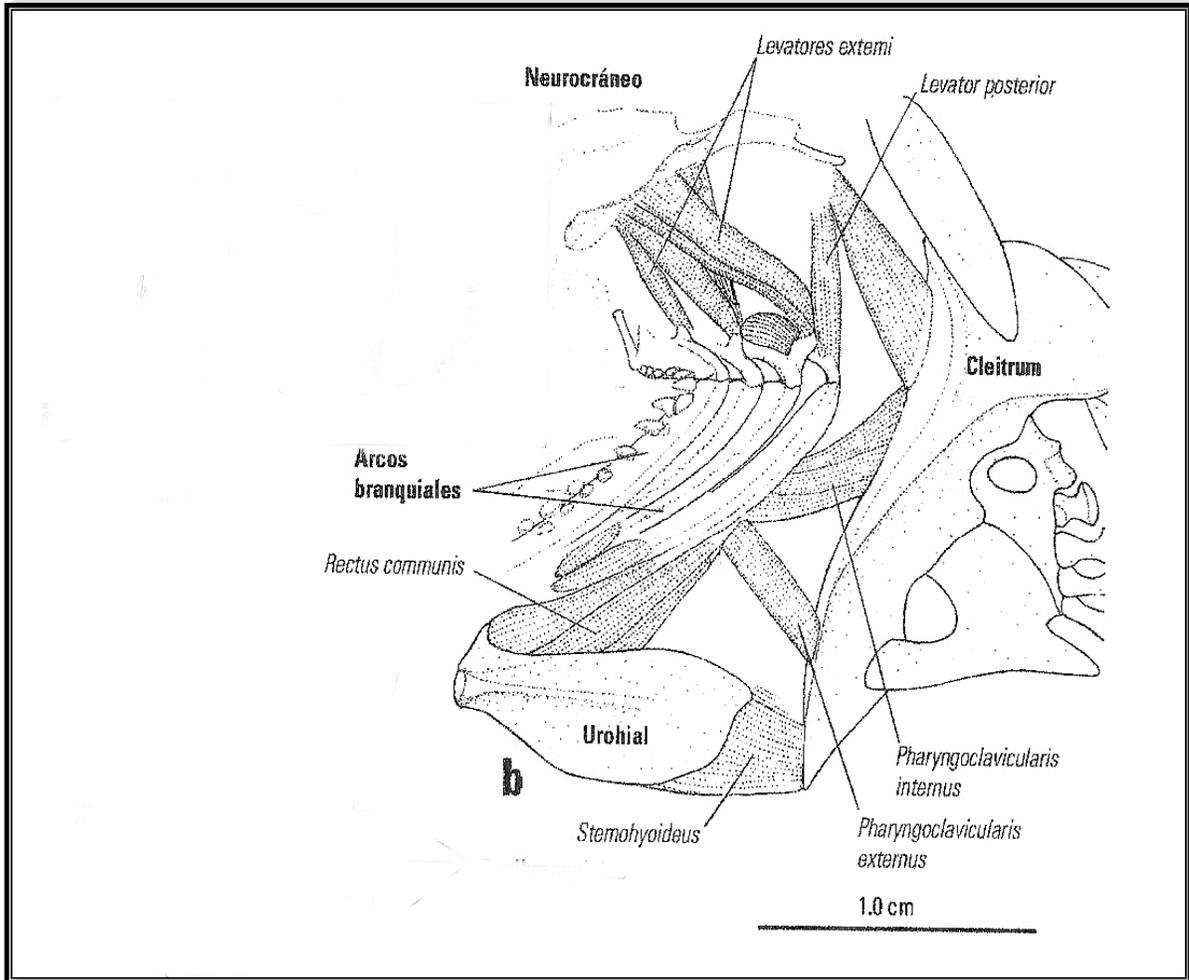


Figura 21.- Musculatura de los arcos branquiales de *Menticirrhus saxatilis* (Tomado de Kobelkowsky y Pantoja, 2007).

Los músculos *levatores externi* (*Levator externus*) (Le_{1-4}) se originan en el proótico, el esfenótico, intercalar, paraesfenoides y exoccipital y se insertan en los epibranchiales del 1 al 4. Su función es la aducción de las placas faríngeas superiores.

Los *levatores interni* (*Levator internus*) (Li_{1-3}) son huesos que se originan en la región proótica intercalar, el pterótico, el paraesfenoides, el epiótico y el exoccipital y se insertan en los infrafaringobranchiales 2 al 4. Actúan junto con los *levatores externi* en la aducción de las placas faríngeas superiores.

El *levator posterior* (*Lp*) se origina en el proótico, pterótico, intercalar y el exoccipital y se inserta en el epibranchial 4, en el ceratobranchial 5 o en los restos cartilagosos de este. Su función principal es la aducción y la retracción de las placas faríngeas superiores.

Los músculos *obliqui dorsales* (*obliquus dorsalis*) (*ObD*) sirven de conexión entre los epibranchiales 3 y 4 e infrafaringobranchiales 3 y 4.

Los *adductores* (Ad_{1-5}) interconectan el epibranchial y el ceratobranchial con varios arcos branquiales. Funcionalmente hablando estos músculos (los anteriores) facilitan la adducción mandibular, sin embargo Liem en 1974 (citado por Stiasny, 2000) menciona que (las series posteriores, Ad_5) colaboran en la abducción de las mandíbulas.

El *obliquus posterior* (*ObP*) conecta la punta del ceratobranchial 5 con la superficie del posteromedial del del epibranchial 4.

Transversi dorsales (*transversus dorsalis*) (*TrD*) son músculos que se originan en el paraesfenoides, en el basioccipital o en ambos y se insertan en los epibranchiales, infrafarinobranquiales o en ambos.

Los músculos *retractor dorsalis* (*RD*) originan en la columna vertebral y se insertan en los infrafarinobranquiales posteriores y en músculos de la parte ventral de los arcos branquiales. Son retractores poderosos de las placas faríngeas superiores.

El *sphinter oesophagi* (*SpO*) es un músculo que se está alrededor del esófago, las fibras se desarrollan hacia arriba y hacia atrás y se unen en las líneas medias dorsal y ventral. Su punto de anclaje es en la parte anterior de la cara medial del ceratobranchial 5 y epibranchial 4.

Los *obliqui ventrales* (*obliquus ventralis*) (*ObV*) son músculos que conectan el segundo y tercer farinobranquiales con el tercer epibranchial. Las fibras de este músculo pasan por debajo de los *transversi dorsales*.

Los músculos *transversi ventrales* (*transversus ventralis*) (*TrV*) se extienden en la línea media entre el ceratobranchial 4 y 5.

Los músculos que interconectan el hipobranchial, ceratobranchial o ambos son los *recti ventrales* (*rectus ventralis*) (*RcV*), la interconexión es de un arco con el anterior o en el caso del *rectus I*, este conecta con el arco hioideo.

El *rectus comunis* (*RComm*) conecta el hipobranchial 3 con el ceratobranchial 5). En formas avanzadas el sitio anterior de fijación cambia hacia delante hacia el urohial.

El músculo *sternohiodeus* (*StH*) se origina en el cleitrum y coracoides y en ocasiones las fibras se fijan a la porción anterior de *obliquus inferiores*. Su punto de inserción es en el urohial o en el hipohial o pudiese ser en ambos. Su función principal es la depresión del aparato hioideo y también mediante unos acoplamientos mecánicos, tiene un rol relevante en la apertura de la boca y la abducción de la suspensión mandibular.

El músculo *pharyngoclavicularis* se divide en dos porciones, el *pharyngoclavicularis externus* y el *pharyngoclavicularis internus*.

El *pharyngoclavicularis externus* (*PcE*) se origina en la porción anteroventral del cleitrum y se inserta en la parte anteroventral del ceratobranquial 5. La función que tiene es la de mediar la abducción de las placas faríngeas inferiores.

Mientras que el *pharyngoclavicularis internus* (*PcI*) se origina en la superficie anterior del cleitrum en posición dorsal al origen del *pharyngoclavicularis externus*. Su punto de inserción es el ceratobranquial 5; o en ocasiones el 4, basibranquial 3 y el cartilaginoso basibranquial 4. Funciona como el antagonista del *pharyngohioideus* mediando la retracción de las placas faríngeas inferiores.

El *protractor pectoralis* (*PR-PEC*) (ó m-pr-pec según Diogo, 2007). Se origina en la región intercalar-exoccipital-pterótico y se inserta ya sea en el cleitrum, el supracleitrum o en ambos. El *levator pectorales* se origina en el pterótico, exoccipital e intercalar y se inserta en el posttemporal, supracleitrum, cleitrum o de manera combinada.

Descripción comparada del tracto digestivo de los peces teleósteos,
según su nivel trófico

Descripción del tracto digestivo de un teleósteo carnívoro

Para la descripción de la ubicación anatómica de los órganos que forman el tracto digestivo de un carnívoro, se utilizará como ejemplo a la Berrugata *Menticirrhus saxatilis* (Bloch y Schneider, 1801) tal como lo describen Kobelkowsky y Pantoja en 2007.

El tracto digestivo de la Berrugata se encuentra ubicado en posición anteroventral de la cavidad visceral. El hígado es asimétrico, bilobulado, siendo el lóbulo izquierdo más grande que el lóbulo derecho, ambos lóbulos conectan entre sí mediante una especie de puente y este se ubica de forma ventral al esófago. Hacia la parte posterior del lóbulo hepático derecho se encuentra la vesícula biliar.

El esófago se observa en su porción anterior más amplia en relación con la posterior que es ligeramente más angosta.

El estómago es alargado; la porción cardiaca es de tamaño medio, siendo la porción pilórica mucho más reducida. Posee también un ciego estomacal muy amplio.

El intestino está plegado hacia el estómago, tiene siete ciegos pilóricos y forma dos asas longitudinales; la superficie interna tiene numerosas papilas y no muestra surcos. La superficie interna de los ciegos es similar a la del intestino. Es frecuente que en ocasiones los ejemplares presenten ya sea un mayor o a veces un menor

número de ciegos pilóricos, se han registrado ejemplares con ocho y otras ocasiones con menos de siete (Figura 22).

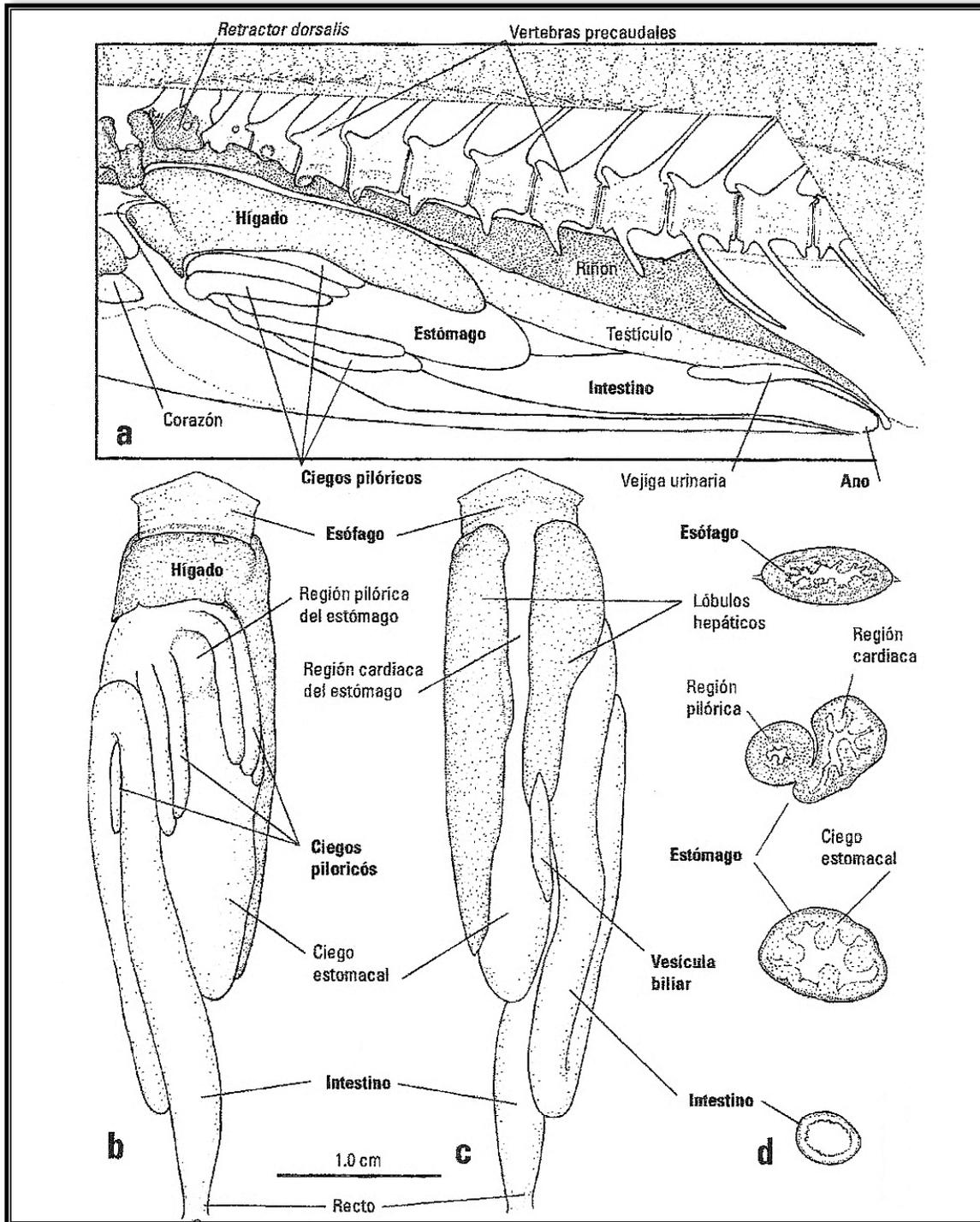


Figura 22.- Organografía de *Menticirrhus saxatilis*. Aspecto general de la organografía en vista lateral izquierda (a); detalle de parte del tracto digestivo en vista ventral (b) y dorsal (c); cortes transversales a diversos niveles a lo largo del tracto digestivo (d). (Tomado de Kobelkowsky y Pantoja, 2007).

Descripción del tracto digestivo de un teleósteo herbívoro

Para la descripción de la ubicación anatómica de los órganos que forman el tracto digestivo de un herbívoro, se utilizará como ejemplo a la Palometa *Mylossoma duriventre* (Cuvier, 1818) basándose en los esquemas de Medina Perozo, *et al.* 2009.

La Palometa (conocido en México como Silver Dollar) es un pez muy comprimido lateralmente por lo que el tracto digestivo se encuentra adaptado a dicha morfología (Figura 23). El tracto digestivo se encuentra ubicado en posición anteroventral de la cavidad visceral (Figura 24).

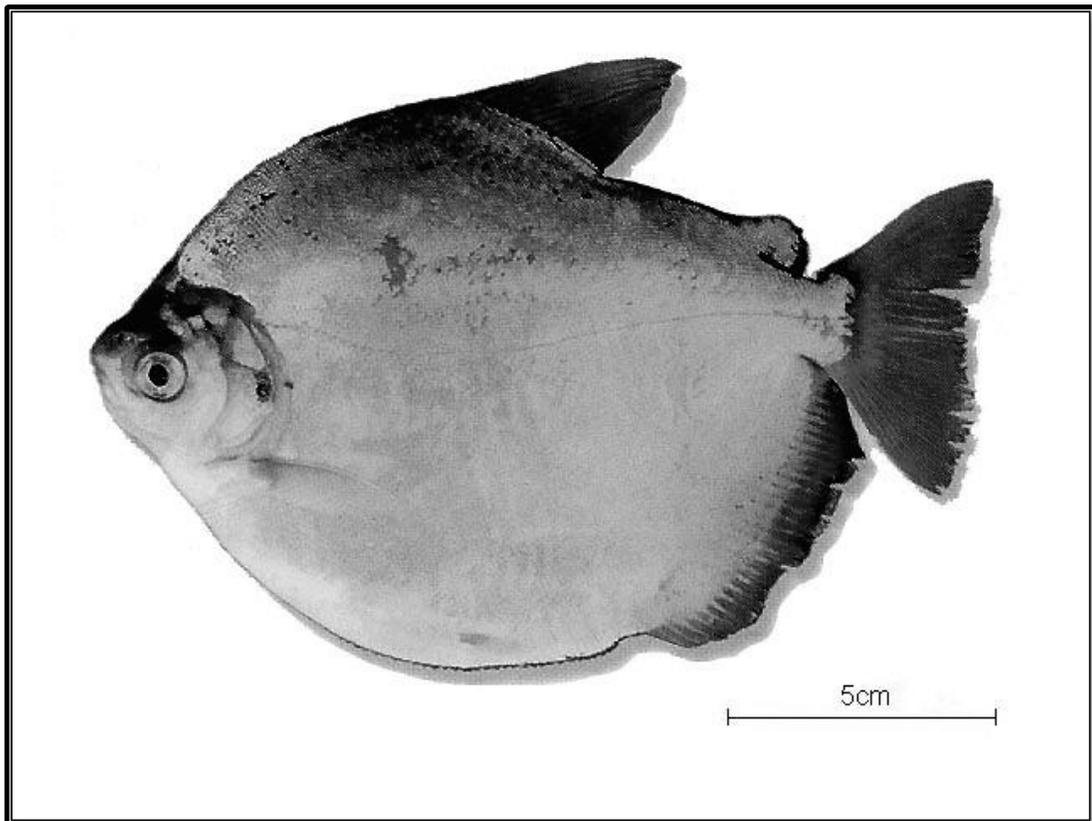


Figura 23.- Aspecto externo de un herbívoro, *Mylossoma duriventre*. (Modificado de Fishbase)

El esófago es corto y su porción anterior es amplia y la posterior es un poco más angosta.

El estómago tiene la forma de saco; su porción cardiaca es de tamaño ligeramente mayor que la porción pilórica. Posee de diez a diecisiete ciegos pilóricos (Medina Perozo, *et al.* 2009), de estos, se ha observado que en la porción derecha se encuentra aproximadamente la mitad del conteo total estando esta mitad distribuida de manera más o menos uniforme y juntos;

mientras que el resto se ubican tanto en el costado derecho como ventralmente, encontrándose un poco más separados.

El intestino está plegado hacia el estómago, siguiendo el contorno dorsal del mismo y estando el resto hacia la porción cardiaco-posterior del estómago.

Según encontraron Medina Perozo, *et al.* Que la estructura del tracto digestivo de un pez carnívoro como *Pygocentrus cariba* es muy similar, variando sólo en el número de ciegos pilóricos y en la longitud del intestino (Figura 25).

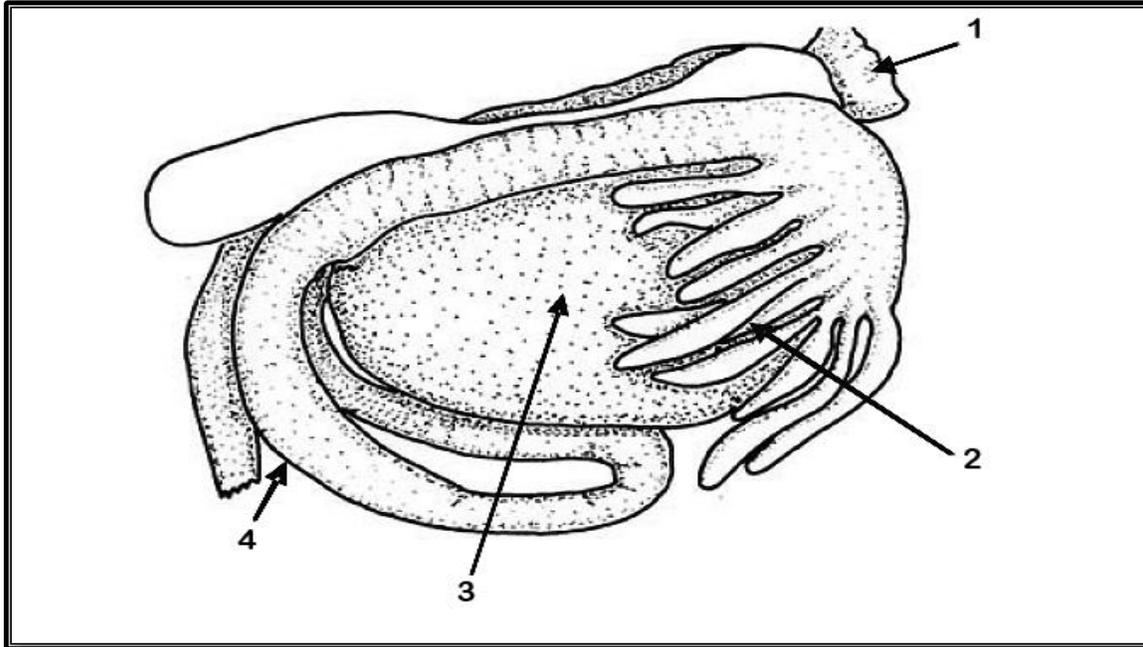


Figura 24.- Organografía del *Mylossoma duriventre*. 1 Esófago, 2 Ciegos pilóricos, 3 Estómago, 4 Intestino (Tomado de Medina Perozo, 2009)

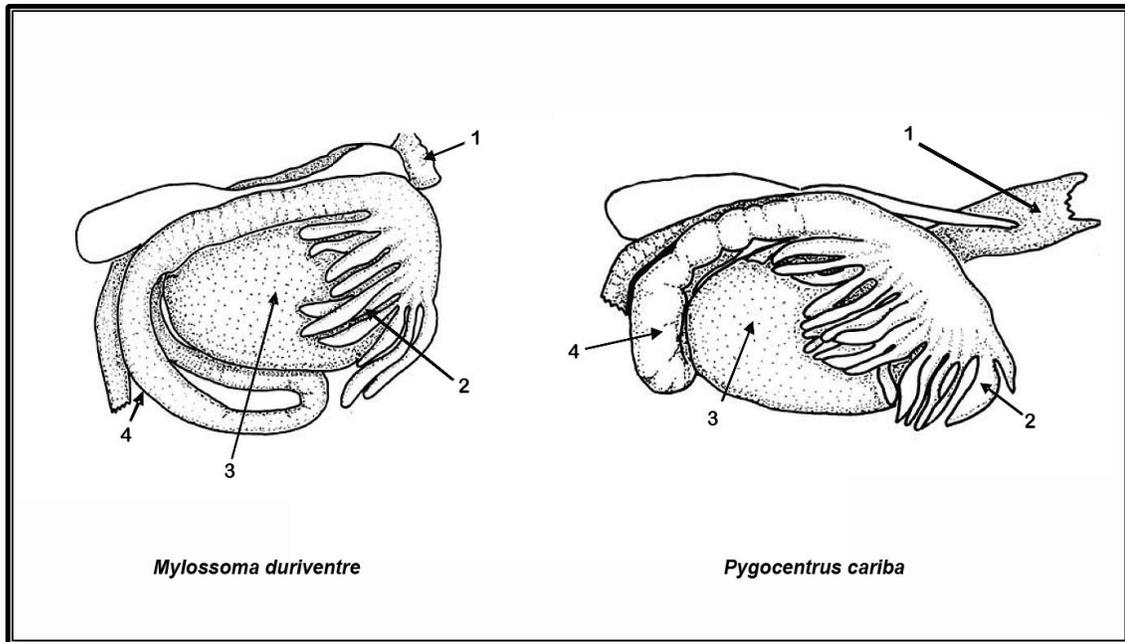


Figura 25.- Organografía comparada entre el silver dollar (*Mylossoma duriventre*) y la piraña *Pygocentrus cariba*. **1** Esófago, **2** Ciegos pilóricos, **3** Estómago, **4** Intestino (Modificado de Medina Perozo, 2009)

Descripción del tracto digestivo de teleósteos omnívoros

Para la descripción de la ubicación anatómica de los órganos que forman el tracto digestivo de un omnívoro, se utilizará como ejemplo a los bagres del Golfo de México (*Ariopsis felis*, *Bagre marinus* y *Cathorops melanopus*), basándose en los esquemas de Kobelkowsky y Castillo 1995. La descripción es similar para las tres especies mencionadas.

En los bagres se reconoce un patrón estructural básico propio de los peces omnívoros de tipo bentófago.

El esófago es aplanado y al ser peces fisoclistos este recibe dorsalmente el conducto neumático proveniente de la vejiga gaseosa (Figura 26 c). En cuanto al estómago, en su porción cardiaca es amplio y largo, mientras que en su porción pilórica es más corto y tiende a estar desplazado a la izquierda.

El duodeno forma un asa que rodea anteriormente al estómago y se dirige hacia atrás después de hacer contacto con el hígado. El intestino tiene una serie de asas pequeñas que se encuentran en una posición posterior al estómago y ventral al riñón. Si bien la distribución de los órganos en las tres especies es muy similar, existen pequeñas diferencias entre sí, como es la longitud del intestino

(en relación con la longitud patrón), siendo más largo en *Bagre marinus*, medio en *Ariopsis felis* y corto en *Cathorops melanopus* (Figura 26 **a** y **b**).

El hígado es bilobulado y se distribuye ventralmente a la vejiga gaseosa y dorsalmente al esófago (Figura 26, **b**). La vesícula biliar se conecta con el duodeno en la parte derecha, estando ésta ubicada en el lado izquierdo del hígado.

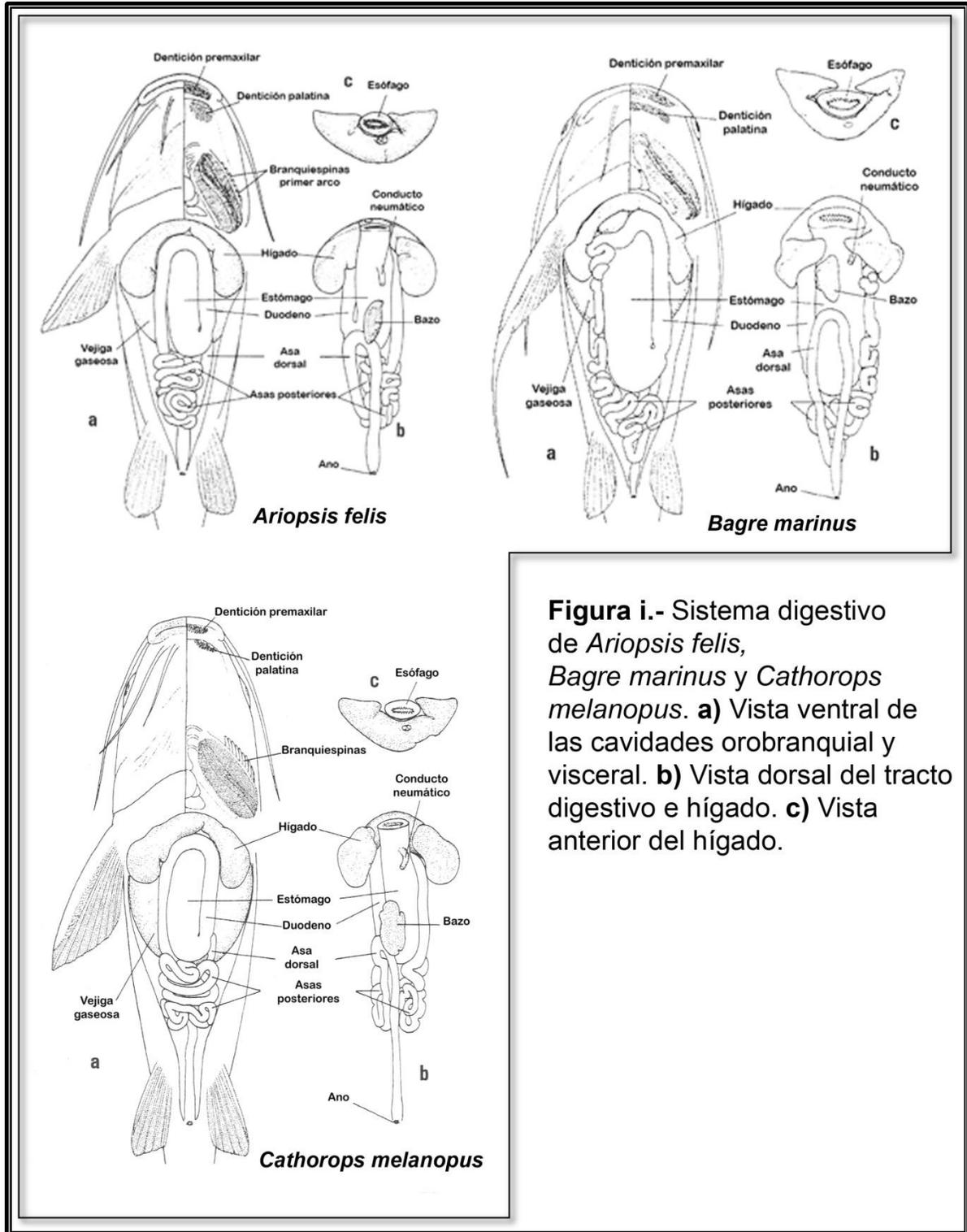


Figura i.- Sistema digestivo de *Ariopsis felis*, *Bagre marinus* y *Cathorops melanopus*. **a)** Vista ventral de las cavidades orobranchial y visceral. **b)** Vista dorsal del tracto digestivo e hígado. **c)** Vista anterior del hígado.

Descripción del tracto digestivo de teleósteos detritívoros

Para la descripción de la ubicación anatómica de los órganos que forman el tracto digestivo de un detritívoro, se utilizará como ejemplo a las lisas *Mugil cephalus* (Figura 27).

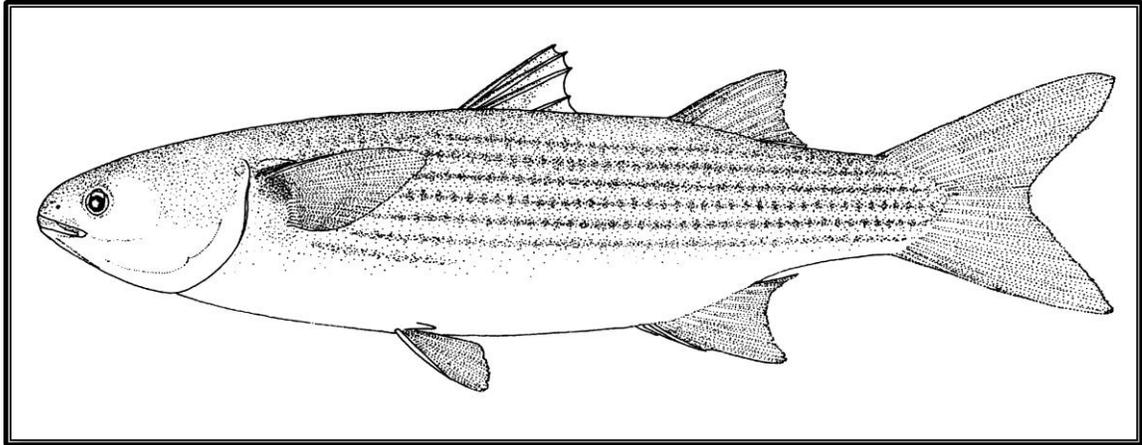


Figura 27.- Aspecto externo de un detritívoro, una lisa *Mugil cephalus*.

En esta especie en particular, se ha observado la ingesta de microalgas, detritus de plantas y partículas inorgánicas de sedimento (Odum, 1968) y se ha visto que tiene una tendencia al consumo de cierto tamaño de partículas, aproximadamente de 15 a 27 μm . de diámetro.

En las lisas se ha observado la modificación del estómago en una molleja, así como un intestino muy largo y la presencia de 2 ciegos pilóricos (Figura 28).

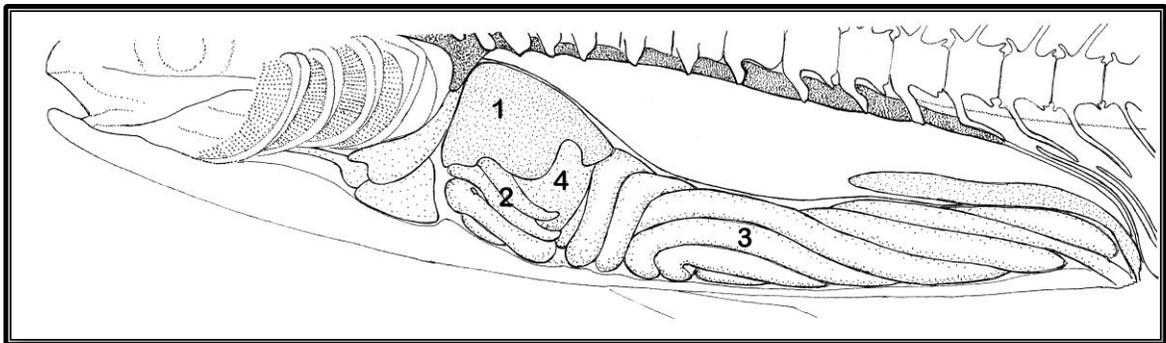


Figura 28.- Organografía de la lisa *Mugil cephalus*. **1** Hígado, **2** Ciegos pilóricos, **3** Intestino, **4** Molleja

El hígado cubre parcialmente a la molleja, en su porción ventral y los ciegos pilóricos se ubican en la porción izquierda de la molleja. El intestino es muy largo ubicándose en la porción ventral de la cavidad visceral (Figura 29).

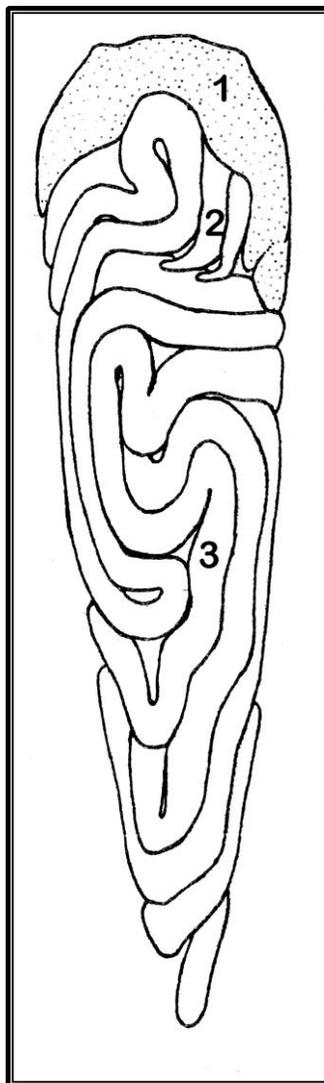


Figura 29.- Organografía de la lisa *Mugil cephalus*. Vista ventral. **1** Hígado, **2** Ciegos pilóricos, **3** Intestino

Descripción del tracto digestivo de un teleósteo planctófago

Para la descripción de la ubicación anatómica de los órganos que forman el tracto digestivo de un planctófago, se utilizará como ejemplo a un clupeido *Dorosoma cepedianum* una sardina del Golfo de México, basándose en los esquemas de Kobelkowsky y Ortiz-Burgos 2007.

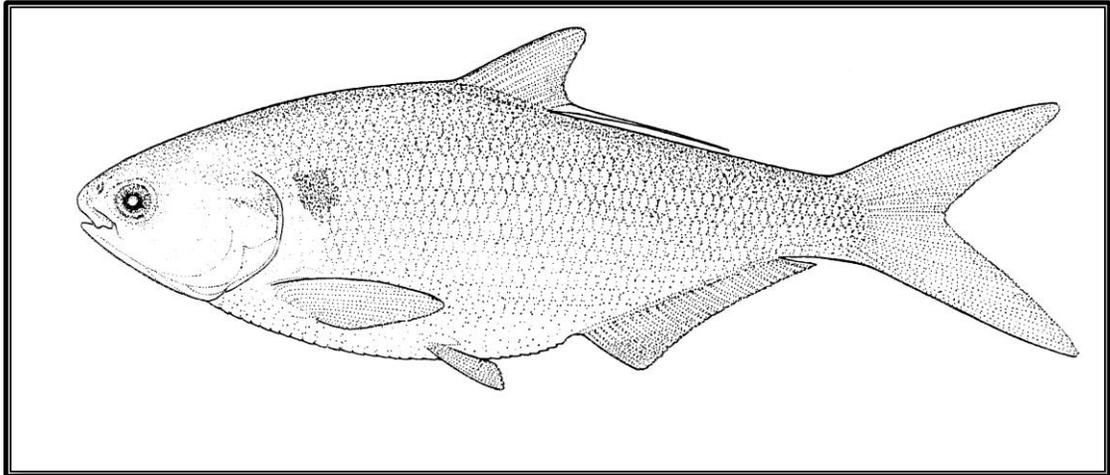


Figura 30.- Aspecto externo de la sardina *Dorosoma cepedianum*. (Tomado de Kobelkowsky, 2007).

La sardina, *Dorosoma cepedianum*, posee unas branquiespinas muy largas cuya superficie está cubierta de unas estructuras más pequeñas denominadas branquiespínulas, también tiene unos órganos especiales denominados órganos epibranciales (Figura 31), estos sirven de almacenaje temporal del plancton así capturado, se ha observado que las branquiespinas de los últimos dos arcos se conectan a estos órganos epibranciales, a su vez estos están reforzados por el 4 epibranciales (Kobelkowsky, com. pers.).

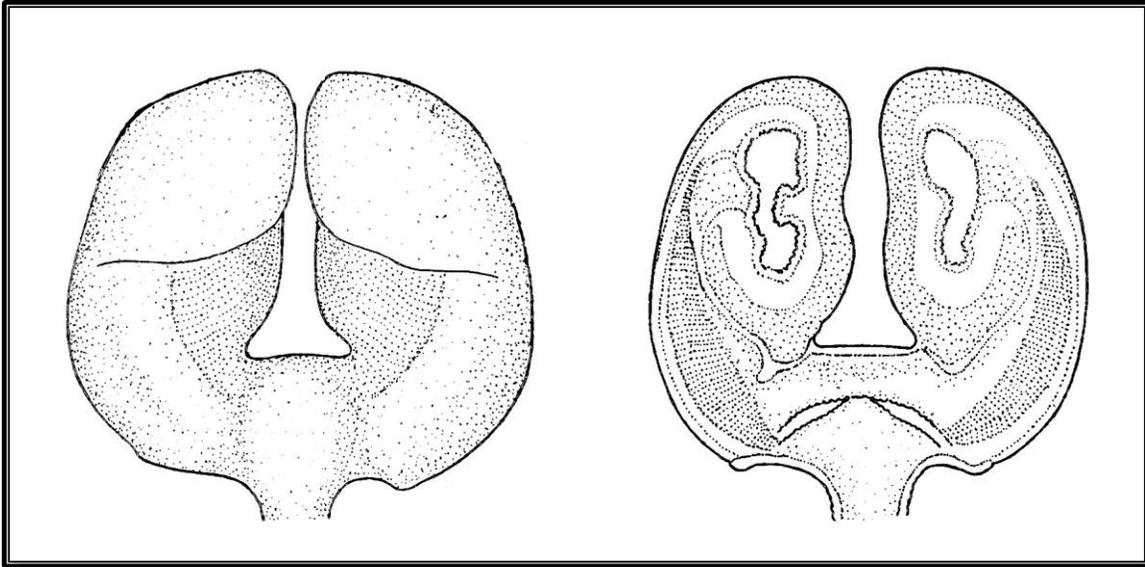


Figura 31.- Órganos epibranchiales de la sardina *Dorosoma cepedianum*. A la izquierda una vista completa. A la derecha los mismos órganos con un corte transversal para apreciar el detalle interno. (Tomado de Kobelkowsky, 2007).

En cuanto a la organografía, el hígado tiene una distribución algo dispersa, ocultando parte del intestino y el estómago (Figura 32).

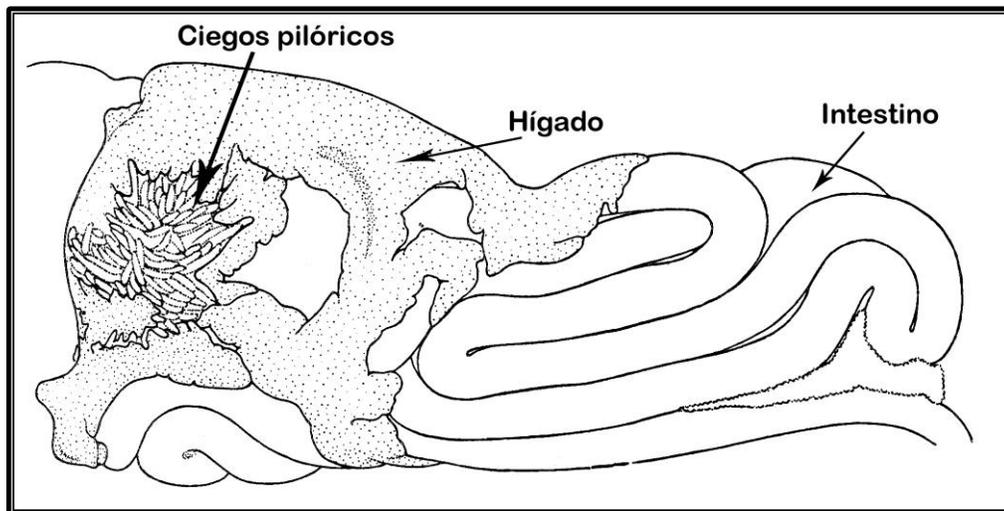


Figura 32.- Organografía de la sardina *Dorosoma cepedianum*. (Tomado de Kobelkowsky, 2007).

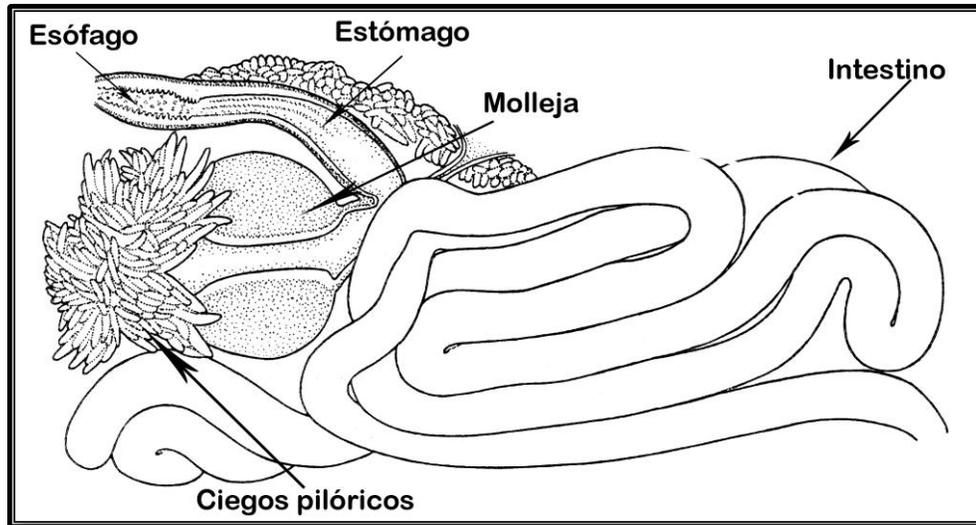


Figura 33.- Organografía de la sardina *Dorosoma cepedianum*. (Tomado de Kobelkowsky, 2007).

Una vez retirado el hígado se puede apreciar que el estómago posee varios ciegos pilóricos y la porción pilórica del estómago está modificada en una molleja. El intestino es muy largo siendo la estructura del tracto digestivo más grande.

Ontogenia de los órganos del sistema digestivo de los peces teleósteos

Es de relevancia conocer no sólo la morfología del sistema digestivo en peces teleósteos, sino también el desarrollo ontogenético del mismo, sobre todo cuando se trata de organismos sometidos a cultivo sea este para consumo humano o para uso ornamental, implica el administrar adecuadamente una dieta que le permita al organismo llegar a la talla comercial. Además se trata de un dato importante para estudios evolutivos filogenéticos.

El desarrollo ontogenético del sistema digestivo en la mayoría de los teleósteos puede dividirse de manera general en 3 fases. La fase 1 corresponde desde la eclosión y hasta la finalización de la alimentación endógena. Durante esta fase la larva se nutre del vitelo que llena el saco vitelino, durante el transcurso de esta fase la larva pasa de la alimentación endógena a la exógena ya casi hacia el final de la fase 1. La fase 2 corresponde desde el inicio de la alimentación exógena y culmina con la formación de las glándulas estomacales, es durante esta fase que la larva depende de la pinocitosis y la digestión intracelular para obtener los nutrientes que procesarán las glándulas estomacales cuando aparezcan, de otra forma podría desnutrirse. La fase 3 comienza cuando se forman las glándulas estomacales y maduran los ciegos pilóricos. Esta tercera etapa coincide con la completa funcionalidad del sistema digestivo.

Para realizar la descripción del desarrollo ontogenético del tracto digestivo se tomará como tipo al Esmedregal, *Seriola lalandi* (Valenciennes, 1833) (Figura 4) basándose en la descripción que realizaron Nan *et al.* en 2006.

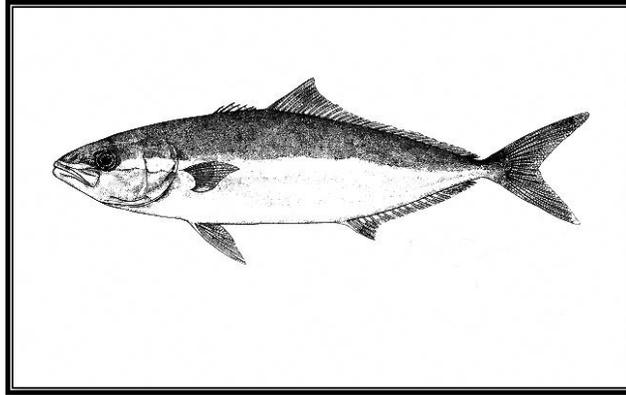


Figura 34.- Esmedregal *Seriola lalandi* (Tomado de Fishbase)

En el caso del esmedregal, la cavidad bucofaríngea no se ha formado completamente en el día 0 (el día de la eclosión) pero las válvulas orales, se observan como plegamientos dorsal y ventral en el día 1 después de la eclosión (Los días después de la eclosión serán denominados de aquí en adelante por el acrónimo DDE); está formada por una capa sencilla de epitelio escamoso, hacia el DDE 4 el tejido hay tejido escamoso estratificado que tiene tejido conectivo que forma la mucosa bucofaríngea. Los dientes faríngeos aparecen el DDE 8 en la faringe y su número se incrementa conforme el pez crece.

El esófago en el momento de la eclosión aparece como un tubo similar al intestino, con una capa de epitelio cúbico simple; el tracto digestivo se encuentra cerrado desde el esófago, pero para el DDE 3 el lumen del esófago está definido por una delgada línea de epitelio escamoso estratificado que conecta con la cavidad bucofaríngea y el intestino. Hacia el DDE 4 la porción posterior del esófago se expande para formar el estómago.

En el momento de la primera alimentación exógena, no se observa en el esófago células mucosas ni plegamientos, sin embargo para el DDE 5 ya se puede observar plegamientos y células mucosas que se incrementan rápidamente en número, este hecho histológico coincide con el inicio de la ingesta de alimento exógeno que ocurrió un día antes. En el DDE 8 se han formado varios plegamientos mucosos a partir de un epitelio cúbico simple; sin embargo un cambio histológico substancial no se presenta sino hasta el DDE 15 al 36.

En el caso del estómago, éste aparece como un abultamiento del esófago en el DDE 4. Para el DDE 5 comienza a formarse un esbozo de esfínter pilórico y la mucosa del estómago se forma de un epitelio cúbico simple, similar al de la

mucosa esofágica. Para el DDE 8 el estómago se alarga y en el borde entre el estómago y el esófago se produce un cambio de tejido, de epitelio escamoso a epitelio cúbico simple. Para el DDE 12 ya se diferenció un esfínter pilórico que separa al estómago del esófago y el estómago se ha dividido en las regiones cardíaca y pilórica. Ya para el DDE 18 el estómago se ha dividido en las regiones cardíaca, fúndica y pilórica, posee numerosas glándulas en las regiones cardíaca y fúndica, pero no en la región pilórica.

El intestino de una larva de esmedregal recién nacida está formado de una capa muy delgada de células columnares o cilíndricas. Los principales cambios estructurales ocurren entre el DDE 3 y 4, cuando existe una nutrición mezclada, en parte endógena y en parte exógena. Ya para el final del DDE 4 se forma una válvula intestinal que divide al intestino, en porción anterior y porción posterior, en ese momento también aparecen, en la porción anterior del intestino, varias vacuolas supranucleares acidofílicas que indican el inicio de la digestión de proteínas y su absorción. Para el DDE 5 aparecen en la parte anterior del intestino anterior numerosas vacuolas lipídicas, pero no en la parte posterior.

En el caso del intestino, hacia el DDE 12 se tiene la presencia de numerosas vacuolas lipídicas en la parte apical de los enterocitos en la parte posterior del intestino anterior y muchas más vacuolas supranucleares en el intestino posterior. Antes de la aparición de los ciegos pilóricos se presentan algunos brotes en el DDE 15 y para el DDE 18 existen ya rudimentos de los ciegos pilóricos.

El hígado cuando la larva tiene DDE1 es un racimo sencillo de células esféricas detrás del saco vitelino, pero las células hepáticas comienzan a incrementarse en número hacia el DDE 3, ya para el DDE 5 se pueden observar células sanguíneas y plegamientos. La vesícula biliar con una capa sencilla de células columnares se encuentra entre el hígado y el páncreas; para el DDE 3 se comienzan a formar los conductos pancreáticos y en días posteriores a la ingesta del primer alimento exógeno, éste comienza a aumentar de tamaño, sin embargo el mayor cambio en este órgano no ocurre sino hasta el DDE 36.

Aunque en esta especie, se forma el sistema digestivo de la forma descrita y en los tiempos arriba expresados, este proceso cambia de una especie a otra y puede compararse consultando la Tabla I.

Tabla I. Comparación de tiempos del desarrollo ontogenético del sistema digestivo en teleósteos

Especies	<i>Amphiprion percula</i>	<i>Paralabrax maculofasciatus</i>	<i>Paralichthys californicus</i>	<i>Seriola lalandi</i>
Absorción del saco vitelino	3-5	2	1-2	3-4
1er alimento exógeno	4-6	2	3	4
Apertura de boca y ano	-1	2	3	2
Diferenciación de estómago	1-15	5-16	27-30	4-18
Tracto digestivo rudimentario diferenciado	0	5	3	5
Glándulas funcionales	11-15	16	27-30	15
Arcos branquiales incipientes	-1	5	2-3	2-8
Fuente	Önal y colaboradores, 2008	Peña y colaboradores, 2002	Gisbert y colaboradores, 2003	Nan y colaboradores, 2006

Nota: * Los números se refieren a días después de la eclosión (DDE)

FUNCIÓN DEL SISTEMA DIGESTIVO

Aún cuando los peces presentan un metabolismo bajo (Torres y Sosa, 2002) tienen la necesidad de una fuente de energía como todos los demás organismos, que les permita mantener sus procesos fisiológicos principales como el crecimiento, reproducción, etc.

Los peces se pueden clasificar en base a sus hábitos alimenticios en detritívoros, herbívoros, carnívoros y omnívoros.

También se pueden clasificar en eurípagos (dieta mixta) ó estenófagos (dieta limitada). La gran mayoría de los peces son carnívoros eurípagos (Moyle, 2004).

De acuerdo a los criterios de organización del ecosistema, existen diversos niveles tróficos en donde se ubican los organismos de acuerdo al tipo de alimento que consumen.

Estos niveles se representan con un número romano y se ubican de la siguiente manera:

En el nivel I se encuentran los productores, es decir los organismos fotosintéticos. En el nivel II se encuentran los denominados consumidores primarios, es decir, organismos heterótrofos que se alimentan de los fotosintéticos o autótrofos del nivel I.

En el nivel III se encuentran los consumidores secundarios, que se alimentan de los consumidores primarios, o sea, son carnívoros que se alimentan de los animales del nivel trófico II.

Y por último en el nivel IV se encuentran consumidores terciarios que se alimentan de consumidores secundarios, es decir, son carnívoros que se alimentan de otros carnívoros que se ubican en el nivel III.

Los peces han desarrollado estructuras y mecanismos que les permiten aprovechar una diversidad de recursos dependiendo del espectro trófico que tengan.

Las mandíbulas han tenido cambios de una boca mordedora en una flexible boca succionadora y en ocasiones a una boca mordedora de nuevo, pero con controles neuromusculares más complejos. En este proceso, los huesos de la mandíbula superior han sufrido cambios continuos, mientras que los huesos de la mandíbula inferior han permanecido constantes (Moyle, 2004).

Durante la evolución de los Actinopterigios las mandíbulas pasaron de una estructura rígida y dentada a una estructura más flexible y a menudo sin dientes adaptada a la alimentación por una gran variedad de métodos.

La maxila ha convertido en una clase de palanca con el fin de incrementar la protusibilidad de la premaxila.

La premaxila no posee fuertes acoplamientos con otros huesos, de forma que permita la extensión fácilmente.

Función mecánica

Para definir la función del sistema digestivo se abarcará desde la función mecánica hasta la función digestiva. Según Liem (1991) la funcionalidad del aparato alimentador se puede subdividir en tres subunidades funcionales; 1) El método de captura de la presa; 2) El mecanismo de procesamiento de la presa y 3) La "lengua hidrodinámica".

Métodos de captura de la presa

La forma en que los peces capturan las presas se pueden dividir en tres grandes tipos, a) por succión; b) por atragantamiento y c) por mordedura.

La captura de la presa por atragantamiento consiste simplemente en que el depredador nadando abre la boca y engulle a la presa. Este tipo de alimentación se da en depredadores planctófagos, donde la presa es estática o se mueve muy poco y el depredador al moverse activamente solamente abre la boca y la presa entra en la cavidad bucal. Este tipo de alimentación se presenta en el tiburón ballena *Rhincondon typus* y/o en la manta *Manta birostris* y en el caso de teleósteos en los cupleiformes.

La captura por succión implica un depredador estacionario que, al mover sus estructuras bucales y otras relacionadas, crea una corriente que mueve a la presa al interior de la cavidad bucal. Este tipo de alimentación es propio de algunos depredadores de emboscada.

La captura por mordedura se da cuando la presa es más grande que la cavidad bucal del depredador y este para poder hacerse de un pedazo de su presa aplica fuerza con las mandíbulas y se ayuda con la dentición. Este tipo de alimentación se da en algunos herbívoros que arrancan pedazos de flóculos o crecimientos algales grandes; también se da en depredadores cuya presa es mucho más grande, pero el ítem a consumir no lo es, por ejemplo peces lepidofágos.

Aunque Liem (1991) dividió la función mecánica de obtención del alimento en tres subunidades en la realidad los peces difícilmente utilizan una sola subunidad, generalmente van combinadas.

Mecanismo de procesamiento de la presa

El mecanismo de procesamiento de la presa tiene que ver con la forma en que los peces mueven los huesos, músculos y tendones para obtener una presa. Este tipo de relaciones mecánicas se han modelado para simplificar la anatomía del sistema y destacar la relación que existe entre estas estructuras.

El modelo que se ha propuesto para explicar esta mecánica es el denominado sistema de enlace de 4 barras o "four bar linkage system" como se nombra en inglés. Este modelo describe la protusión de la mandíbula superior, el abatimiento del aparato hioideo y el abatimiento de la mandíbula inferior vía la rotación opercular.

Gerking (1994) citando a Liem propone dos ecuaciones que permiten determinar cierto nivel trófico de los peces.

Las ecuaciones son:

$$k = q/r$$

Esta ecuación nos da como resultado la eficiencia mecánica.

$$f = r/q$$

Esta ecuación nos da como resultado la eficiencia de fuerza.

Las literales están relacionadas con las aristas que componen un trapezoide hipotético que se sobrepone en la cabeza de los peces en estudio (Figura 35) y se toman las medidas para sustituirlas en las ecuaciones anteriormente citadas.

En éstas, **q** corresponde a la medida de la barra lateral derecha del citado trapezoide, es decir va de la parte superior del opercular (del borde al borde inferior este y casi entre los límites del subopercular e interopercular. **r** es la barra lateral izquierda del trapezoide, va del maxilar (en su parte terminal) hacia el dentario pasando por encima del articular de tal manera que en la primera ecuación **k** nos da la eficiencia mecánica y en la segunda ecuación **f** nos da la eficiencia de la fuerza de la mordida del pez.

La ecuación que nos da la eficiencia mecánica también es llamada la transmisión del movimiento y la ecuación que nos da la eficiencia de fuerza es también llamada de la transmisión de la fuerza. Se trata de una relación inversamente proporcional y al aplicarlas a los peces en estudio nos dará dos resultados contrarios, esto es, que en aquellos peces en estudio que se obtenga un índice alto para la eficiencia mecánica, el índice obtenido para la eficiencia de fuerza será muy bajo. Por el contrario, en aquellos peces en donde se obtenga un índice de eficiencia de fuerza alto, el índice de eficiencia mecánica será muy bajo. El primer caso aplica para los

peces piscívoros, es decir, para aquellos que necesitan velocidad de mandíbulas para obtener su presa (ya que esta podría escapar) y no fuerza, pues se trata de presas no tan duras. El segundo caso aplica para aquellos peces que por capturar presas duras que no tienden a escapar rápidamente (malacófagos, carcinófagos o fitófagos) necesitan mayor fuerza que velocidad en sus mandíbulas.

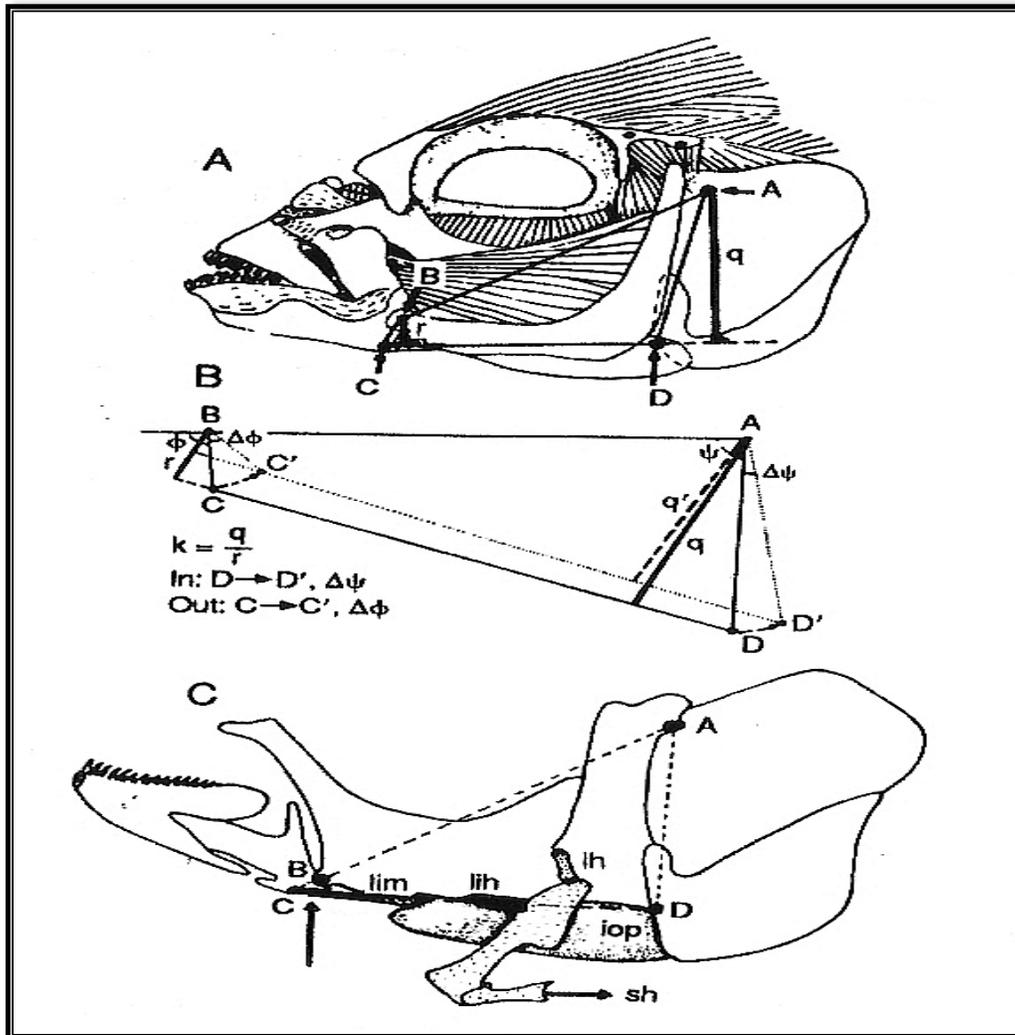


Figura 35.- Puntos del Sistema de enlace de cuatro barras en un pez (Tomado de Gerking, 1994).

Si bien este modelo es muy sencillo, recientemente ha sido desarrollado un software que con el mismo principio de sistema de enlace de cuatro barras emplea vectores y esto ha aumentado su eficiencia predictiva pero también ha aumentado su complejidad. El software desarrollado por Mark W. Westneat (Grubich y

Westneat, 2006) está disponible sólo para el sistema operativo Apple Macintosh X y es llamado PharyngoModel 2.0.

Este sistema requiere de medidas tomadas en las mandíbulas faríngeas expuestas en los ejemplares mediante disección. Ya con los datos el programa puede generar predicciones de la fuerza faríngea, de cómo los músculos faríngeos transmiten su fuerza al enlace faríngeo (huesos).

Esta herramienta y los modelos de enlace de cuatro barras son exactos para predecir y cuantificar la cinemática craneal de las mandíbulas orales y el aparato hioideo involucrados en la profusión de las mandíbulas y la generación de la succión para atrapar ciertas presas y ya que las mandíbulas faríngeas son un importante componente de los mecanismos de alimentación de los teleósteos y que juegan un importante rol en la evolución de las estrategias alimenticias de los peces es que resulta relevante este tipo de estudios. Si bien el modelo aplica en dos dimensiones, actualmente Westneat está desarrollando un modelo que permita trabajar en tres dimensiones y que describa lo que ocurre en la porción anterior y posterior de las mandíbulas faríngeas de los perciformes.

“Lengua hidrodinámica”

En los peces no existe una estructura homóloga ni siquiera análoga a una lengua similar a la de los mamíferos, este término fue propuesto por Liem (1991) para describir el posicionamiento de la presa que realizan algunos peces en donde se comprueba mediante cineradiografía que este posicionamiento no se lleva a cabo con ayuda de las mandíbulas faríngeas, sino mediante flujos de agua provocados por movimientos que realiza el pez de las estructuras implicadas en el mecanismo de procesamiento de la presa, es decir, músculos, tendones y huesos, dada la eficiencia con la que se realiza el este reacomodo de la presa, pareciera que hay una lengua implicada en dichas manipulaciones. Esto sobre todo se ha visto con mayor eficiencia en aquellos peces que tienen una dieta de organismos duros, como organismos malacófagos o carcinófagos. Aunque también se ha observado en organismos que tienen una dieta especializada como algas filamentosas, las cuales deben ser compactadas antes de ser masticadas y tragadas posteriormente. Este mecanismo ha sido ampliamente estudiado en lepidosirénidos y cíclidos.

En este mecanismo están implicados diversos músculos como un altamente diferenciado levator arcus palatini, aductor arcus palatini, dilator operculi, aductor operculi, genohyoideus y sternohyoideus y el arco palatopteroideo y una morfología hioidea que coadyuvan a llevar a cabo los movimientos que permiten estos movimientos extremos.

En el caso de cíclidos que llevan a cabo incubación oral se ha visto que este mecanismo parece estar implicado en los movimientos de los huevecillos que

llevan a cabo estos peces, sin embargo no se han realizado análisis experimentales que confirmen que se trata completamente del mismo mecanismo (Liem, 1991).

Conductas alimentarias

Como ya se ha mencionado, parte fundamental de la descripción del sistema digestivo de los peces es la conducta alimentaria.

En el estudio del sistema digestivo de los peces resulta importante que además de la descripción de una cierta estructura, abordar la forma en que se mueven para capturar o tomar el alimento. Esto puede marcar ciertas diferencias entre las especies o incluso les puede permitir el explotar recursos que otros peces con una estructura similar no pueden ya que su conducta alimenticia es diferente.

Existen básicamente tres conductas alimentarias (Barlow, 2002 y Liem, 1991) y de éstas es que se dan varias derivaciones, cabe aclarar que los peces para capturar su alimento (sea vegetal o animal) las presas no emplean sólo una de estas, sino una combinación, pudiendo usar dos o tres de las conductas básicas.

Conductas básicas

Alimentación por atragantamiento (AA): Llamada en inglés "ram feeding" (RF), en esta, el depredador únicamente abre la boca y nada para tragarse el alimento, no supone un movimiento muscular complejo (en cuanto a la musculatura de la cabeza), sin embargo si supone un movimiento muscular para mover al depredador sobre el alimento.

Alimentación por succión (AS): En esta conducta el alimento es movido al interior de la cavidad bucal de depredador estando este estacionario. Esta conducta supone un movimiento muscular y óseo que crean una diferencia de presiones lo que hace que el alimento se mueva de la zona de mayor presión a la de menor presión y por tanto sea introducido a la cavidad oral.

Alimentación por mordedura (AM): En esta, los controles neuromusculares de músculos aunado a los movimientos óseos de estructuras de la cabeza, son mucho más complejos, ya que deben tener un mayor control de lo que se va a morder.

Parece haber la tendencia evolutiva que va desde la conducta de atragantamiento (muy simple en cuanto a controles neuromusculares) hasta la de mordedura (sumamente compleja en cuanto a los mismos controles).

Existen varios tipos de conducta alimentaria según el nivel trófico del que se trate.

Niveles tróficos

Herbívoros

Yamaoka (en Liem, 1991) define las conductas alimentarias de los herbívoros en los que pastan (grazers), los ramoneadores (browsers), los raspadores (scrapers), los (tappers), succionadores (suckers) y fitoplanctófagos (Ver Tabla II).

Tabla II.- Conductas alimentarias de los herbívoros

Nivel Trófico	Conducta	Cond. Básica
Herbívoros	Pastan	AM
	Ramoneadores	AM
	Raspadores	AM
	Tappers	AM
	Succionadores	AS
	Fitoplanctófagos	AS y/o AA

Según Yamaoka (en Liem, 1991) los que pastan o grazers (nombre en inglés), son aquellos peces que desprenden algas unicelulares de algas filamentosas fuertemente sujetadas a las rocas, junto con estas algas unicelulares pueden ir materiales del sedimento como partículas de arena. La forma de alimentarse se aprecia como si dieran pequeñas mordidas a los parches de algas. Aunque hay sus excepciones la dentición presentada por la mayoría de estas especies es de tipo bicúspide. (Figura 36)

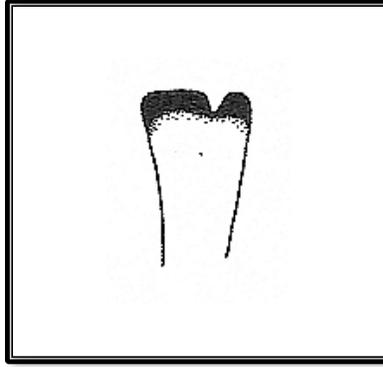


Figura 36.- Tipo de dentición de peces que pastan (grazer) (modificado de Barlow, 2002).

Los ramoneadores (browsers) son aquellos que toman pedazos de las algas de las cuales se alimentan (siempre multicelulares) sin que ingieran sedimentos. A diferencia de los que pastan (grazers) los peces ramoneadores también dan pequeñas mordidas a los parches de algas, pero no chocan los dientes con el sustrato.

Los raspadores capturan su alimento raspando la superficie de las rocas, por lo que producen sonido al raspar el sustrato donde se alimentan. Los dientes son de forma espatulada y presentan mucho desgaste en las coronas (Figura 37).

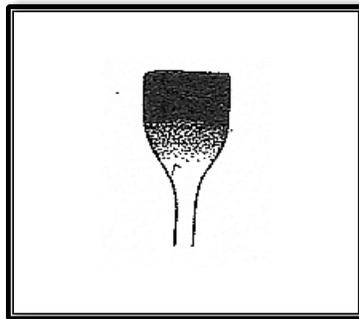


Figura 37.- Tipo de dentición de peces ramoneadores (browser) (modificado de Barlow, 2002).

Los herbívoros que tienen el hábito alimentario denominado tapper son peces que a diferencia de los raspadores tienen modificado el perfil para poder realizar los raspados de la superficie de las rocas sin necesidad de inclinar el cuerpo, ya que la boca es subterminal inferior (Figura 38).

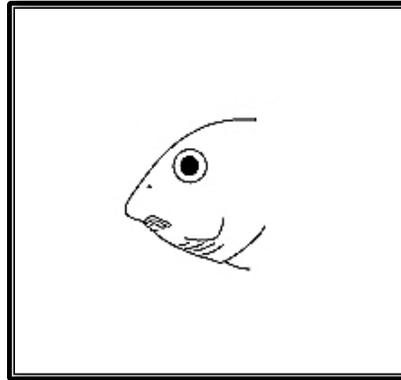


Figura 38.- Perfil de un tapper *Labeotropeus* (modificado de Keenleyside, 1991).

Los succionadores (suckers) son los que se encuentran en el nivel de especialización trófico más bajo, debido a su forma de alimentación, la cual consiste en ingerir grandes bocados de materiales orgánicos del sustrato y ni su técnica para tomar el alimento, ni su aparato mandibular están muy desarrollados y según Yamaoka (1991) está en un nivel evolutivo menor que los anteriores.

Los fitoplanctófagos son peces herbívoros que toman su alimento de las algas y diatomeas en suspensión que se encuentran en el fitoplancton. Aunque este tipo de forma de alimentación es muy sencilla ya que sólo tienen que nadar y abrir la boca para ingerir su alimento, sin embargo existen dos variantes de los fitoplanctófagos (Gerking, 1994), una es filtración por atragantamiento, (ram filtration) y filtración por bombeo, (pump filtration).

En la filtración por atragantamiento, los peces abren la boca y pasan nadando sobre la mayor aglomeración de fitoplancton y mantienen la apertura bucal y los opérculos abiertos, internamente las branquiespinas (que suelen ser muy largas en las especies fitoplanctófagas) se cierran formando un cedazo que retiene el fitoplancton (Figura 39).

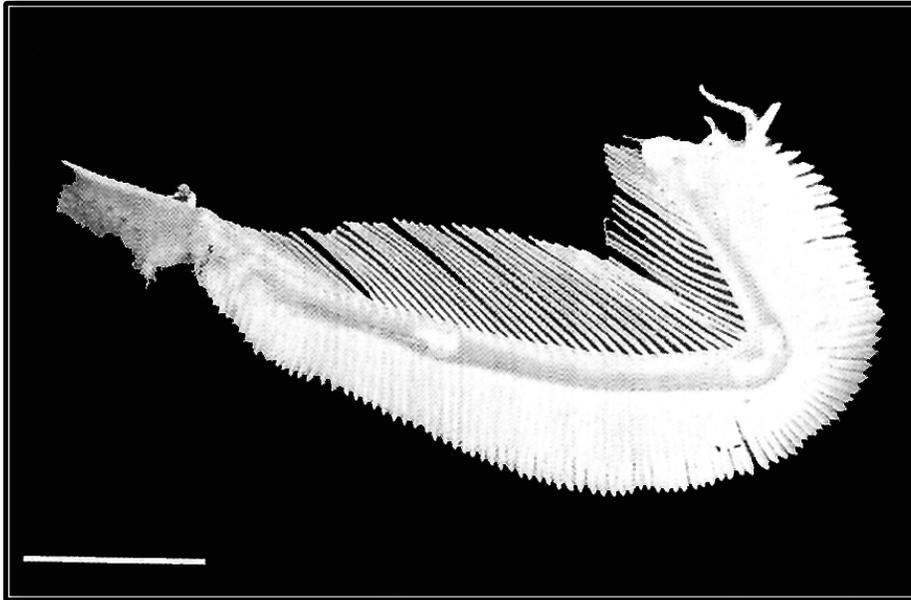


Figura 39.- Branquiespinas de una *Clupea harengus* (tomado de Gerking, 1994).

Los peces que realizan la filtración por bombeo no necesitan pasar nadando sobre la aglomeración de fitoplancton, sino que de manera estacionaria pueden realizar una serie de succiones rápidas que llevan el agua y el fitoplancton hacia el interior de la cavidad oral.

Si bien las estructuras óseas pudieran parecer las mismas para estos dos tipos de alimentación por filtración, parece que hay ciertas diferencias sobre todo a nivel de las branquiespinas entre los peces que se alimentan por atragantamiento y por bombeo (Kobelkowsky, com. pers.).

Carnívoros

Las conductas alimentarias en los carnívoros tienen la misma base de la de los herbívoros, los patrones de movimientos son muy similares, la diferencia se presenta a nivel del tipo de dentición y desarrollo muscular así como en los resultados de las ecuaciones del sistema de acoplamiento de cuatro barras (4BL por su acrónimo en inglés).

Entre los carnívoros están los piscívoros, los durófagos y los zooplanctófagos. (Ver Tabla III).

Tabla III.- Conductas alimentarias de los carnívoros

Nivel Trófico	Conducta	Cond. Básica
Carnívoros	Piscívoros*	AA y/o AS (* ¹ AM)
	Durófagos	AM
	Zooplanc- tófagos	AA ó AS

Como una subdivisión de los piscívoros están los lepidófagos, paidófagos y comedores de aletas.

En los durófagos la subdivisión es, malacófagos, carcinófagos e insectívoros.

En el caso de los zooplanctófagos están los que realizan filtración por atragantamiento, (ram filtration) y filtración por bombeo, (pump filtration) (Gerking, 1994). Figura 40.

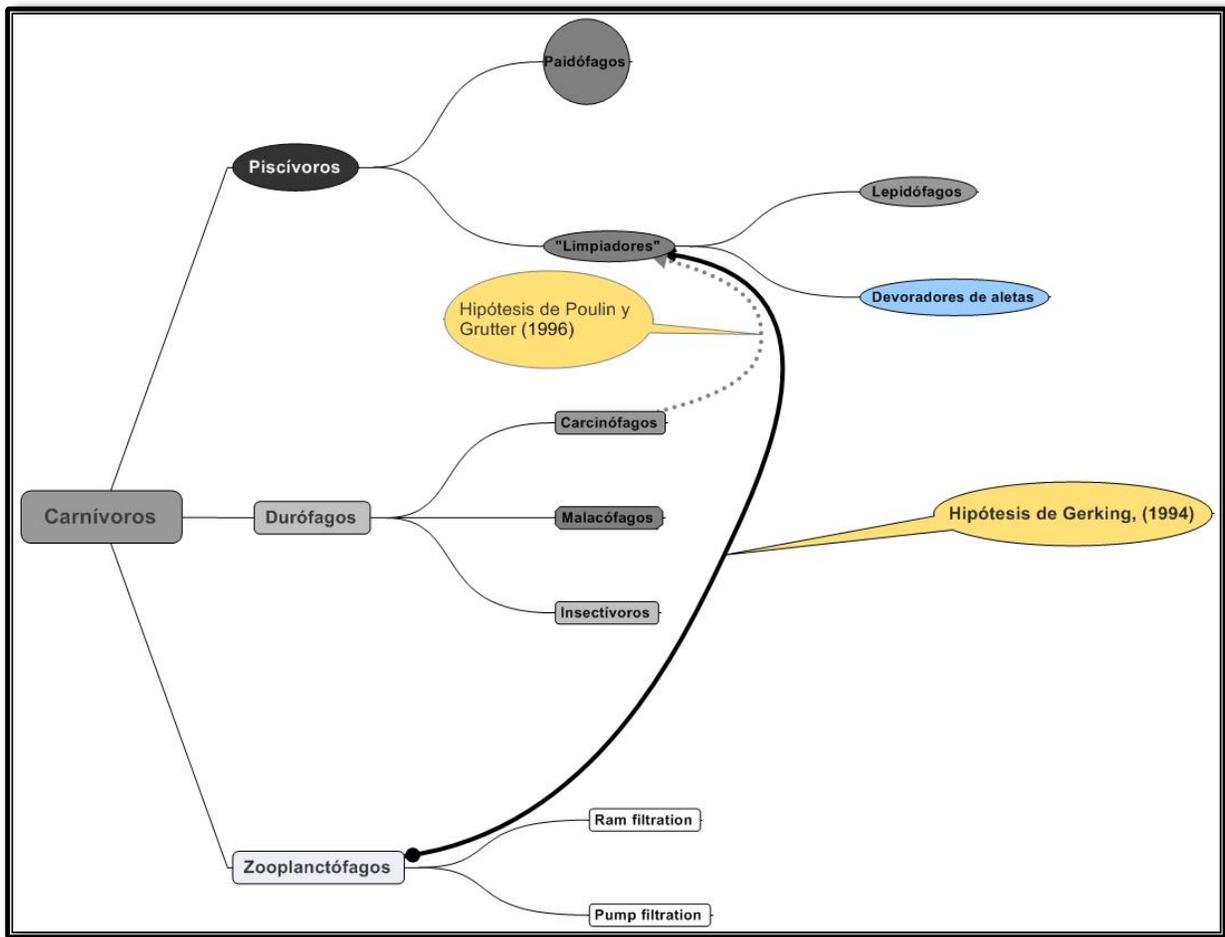


Figura 40.- Diagrama de las especializaciones tróficas de los peces carnívoros

Los piscívoros son peces que como su nombre lo indica, consumen a otros peces, pudiendo consumirlos completos o en partes.

Cuando los consumen completos se habla tan sólo de piscívoros y la dentición de este tipo de peces principalmente es de tipo caniniforme (Madrid, com. pers.) o según Barlow (2002), papiliforme alancetados (Figura 41).

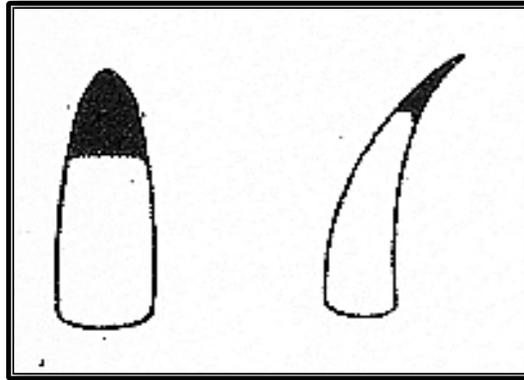


Figura 41.- Tipo de dentición de peces piscívoros (modificado de Barlow, 2002).

La técnica empleada es la de succión o de atragantamiento o en ocasiones una combinación de ambas.

El caso de los peces "limpiadores" y sus derivaciones es sumamente particular, si se analiza, el "limpiador" está capturando preferentemente crustáceos de una superficie, sólo que esta superficie está viva; existen diversos trabajos que se enfocan en los aspectos evolutivos y conductuales de esta conducta alimentaria (Poulin y Grutter 1996). En estos la conducta básica de alimentación es por mordedura (AM) (* de la Tabla III).

Podría especularse que esta conducta evoluciona de los peces carcinófagos (de ahí la línea punteada en la figura 28, proveniente del carcinófago), por lo que la conducta alimentaria de estos será descrita en el apartado de los carcinófagos.

Gerking en 1994 menciona que los limpiadores no lo son todo el tiempo, parece se trata de una conducta parcial, pues cuando no hay peces que vayan a ser limpiados, estos organismos son plantófagos o bentófagos y de hecho esta es su fuente primaria de alimentación (línea sólida en la Figura 40).

Los Lepidófagos son peces que se han derivado de los limpiadores y se han especializado en el consumo de escamas y mucus de otros peces.

Aunque existen varias especies de teleósteos que tienen esta conducta alimentaria uno de los que presenta una fuerte adaptación a esta forma de obtención del alimento es el *Ochmacanthus alternus* (Fam. Trichomycteridae); este posee unas estructuras en la base de las aletas pectorales, las cuales segregan mucus que facilita la adhesión a los flancos de la presa, la boca y los dientes por su lado están modificados para un rápido raspado del mucus del hospedero.

Otro lepidófago altamente especializado es el *Perissodus eccentricus* (Figura 42) el cual ha desarrollado una dentición especial para ser más eficiente a la hora de arrancar las escamas de su presa.

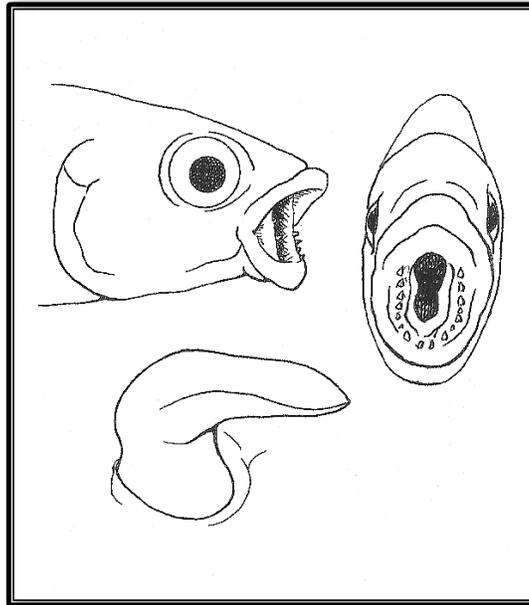


Figura 42.- Tipo de dentición de peces lepidópagos y esquema de *Perissodus eccentricus* (Barlow, 2002).

Como una derivación de estos se encuentran los devoradores de aletas.

En el caso de los denominados paidófagos, estos son organismos altamente especializados en la captura y consumo de crías de otros peces, entre estos tanto tenemos organismos adultos y también de crías piscívoras que se han adaptado a la captura de huevos o larvas de peces incubadores orales, (esta conducta sólo se ha observado en cíclidos africanos y algunos Siluriformes) y/o de incubadores de sustrato.

En el caso más especializado de peces adultos paidófagos se tienen algunas especies cuyo análisis de contenido gástrico revela sólo presencia ya sea de larvas o huevos, estas son *Caprichromis liemi* y *Caprichromis orthognatus*. En ambas especies su forma de alimentación es por atragantamiento (McKaye y Kocher, 1983). Esto debido a que al atacar a la hembra desde abajo dan un empujón o golpe en la región hioidea, forzando a la hembra a expulsar los huevecillos o larvas casi directamente al paso del depredador.

Otro tipo menos especializado de paidófagos adultos son los que al molestar a una hembra que incuba sus huevos en la boca, logran que esta los expulse y así capturan a las crías.

En el caso de crías especializadas en devorar a otras crías se tiene al *Synodontis multipunctata*, un silúrido que desova al mismo tiempo que algunos cíclidos africanos que son incubadores orales y la hembra de estos cíclidos protege en la

boca los huevecillos, tanto los propios como los de los peces gato, estos eclosionan antes y comienzan por alimentarse del vitelo de los huevecillos de los cíclidos, lo cual les ayuda a crecer rápidamente y terminan devorando a los embriones en desarrollo antes de su eclosión gracias a que poseen una cavidad oral muy grande.

Los peces cuya dieta los ubica en la categoría de durófagos (carcinófagos, malacófagos e insectívoros) generalmente la conducta alimentaria que los caracteriza es la alimentación por mordedura (AM) aunque casi siempre en combinación con la alimentación por succión (AS), sin embargo cuando se trata de algunos insectívoros de superficie esta conducta de alimentación puede ser únicamente por succión (AS).

Otra característica de los durófagos es la dentición, esta generalmente es de tipo molariforme (Figura 43).

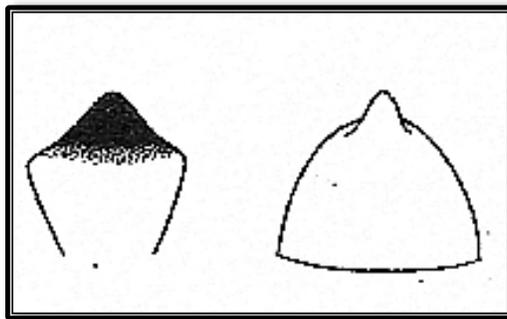


Figura 43.- Tipo de dentición de peces durófagos (modificado de Barlow, 2002).

En el caso de los peces zooplanctófagos se tienen dos variantes (Gerking, 1994), una es filtración por atragantamiento, (ram filtration) y filtración por bombeo, (pump filtration).

En la filtración por atragantamiento, los peces abren la boca y pasan nadando sobre la mayor aglomeración de plancton y mantienen la apertura bucal y los opérculos abiertos, internamente las branquiespinas (que suelen ser muy largas en las especies plantófagas) se cierran formando un cedazo que retiene el plancton.

En el caso de estos peces dado el tipo de conducta alimentaria, es difícil hacer una selección por lo que muchas veces en el contenido gástrico de estas especies se encuentran tanto fitoplancton (variedades grandes) como zooplancton, aunque poseen unas estructuras que permiten formar un cedazo con las branquiespinas (que como ya se había mencionado son muy largas). Estas estructuras se encuentran en las mismas branquiespinas y se denominan branquiespínulas (Figura 44), sirven de manera similar a un dispositivo de velcro que cierra las branquiespinas y forma una especie de red de plancton, sin embargo al no haber una selección del alimento más minuciosa es por eso que en estos podemos encontrar ambos tipos de plancton.

Los peces que realizan la filtración por bombeo no necesitan pasar nadando sobre la aglomeración de zooplancton, sino que de manera estacionaria pueden realizar una serie de succiones rápidas que llevan el agua y el plancton hacia el interior de la cavidad oral.

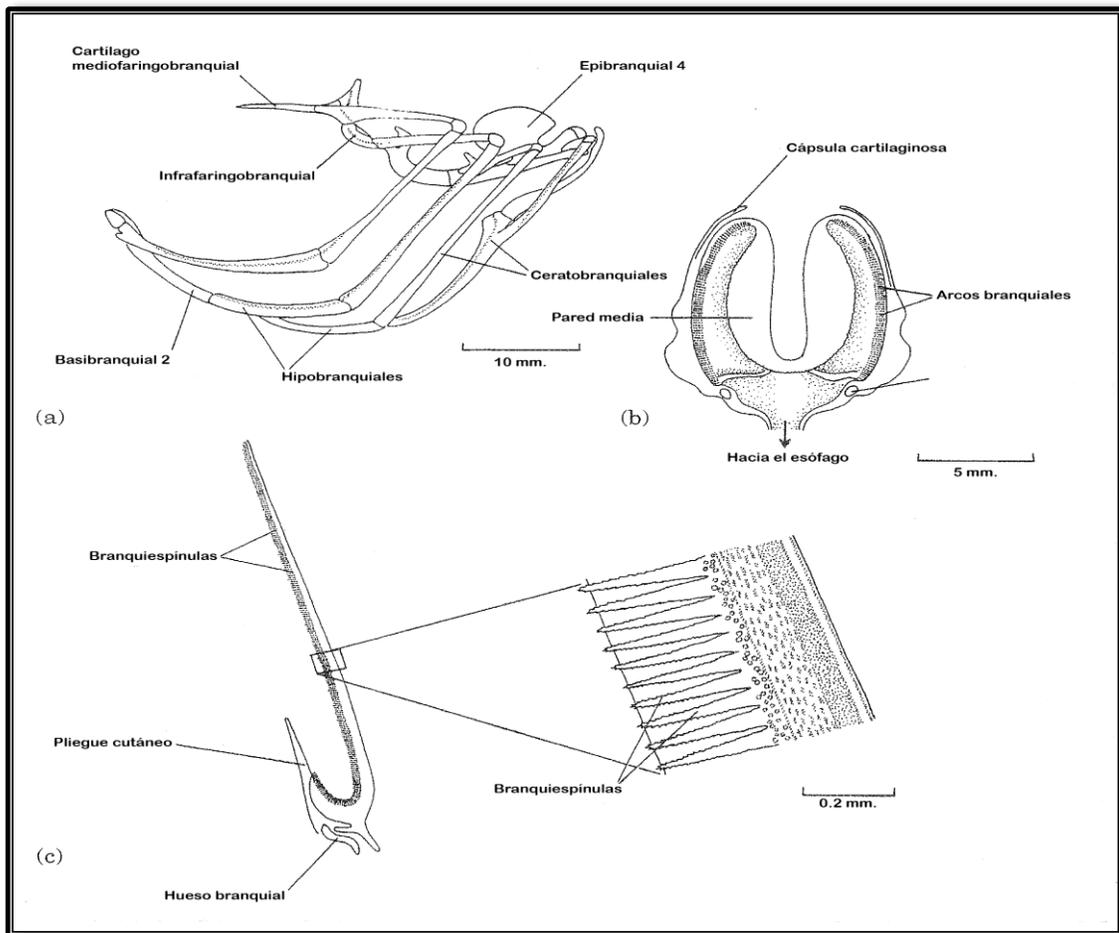


Figura 44.- Detalle de las branquiespinas de *Brevoortia patronus* (Modificado de Castillo y colaboradores, 1996).

Nutrición, digestión, absorción y excreción

El conocimiento de los requerimientos de nutrientes de los peces, así como los procesos de digestión, absorción y excreción se conocen principalmente por los peces de interés comercial que están sometidos a algún tipo de cultivo y de los datos así obtenidos se extrapola a las demás especies, en el entendido de que existen algunas adaptaciones de acuerdo de la especie que se trate.

Los procesos fisiológicos se dividen en anabolismo, cuando existe crecimiento y cuando se obtiene energía para diversas funciones del organismo se le denomina catabolismo.

Como se ha visto antes solamente la parte anterior del tracto digestivo es la que presenta un movimiento voluntario; en el resto del tracto digestivo el movimiento es involuntario debido a que en estas partes se presentan músculos lisos.

La función básica del sistema digestivo es disolver los alimentos y así, al permanecer húmedos facilitar la absorción y los procesos metabólicos del pez.

Las sustancias importantes para la nutrición de los peces son los aminoácidos, las proteínas, los lípidos, los carbohidratos y las vitaminas. Evidentemente los requerimientos de cada una de estas sustancias varían grandemente de una especie a otra, sobre todo si se trata de peces herbívoros, omnívoros o carnívoros.

Aún cuando no existen glándulas salivales si existen numerosas glándulas que mantienen húmedo el interior del tracto digestivo para facilitar el transporte del alimento. Algunos ciprínidos no poseen glándulas gástricas, por lo que se ha llegado a la conclusión de que no poseen un estómago verdadero. En el caso del estómago altamente especializado de las lisas (*Mugil* sp.) que se ha convertido en una molleja tampoco existen estas glándulas.

Es en el estómago donde se segrega ácido clorhídrico y pepsinógeno (Lagler *et al.* 1990) y a lo largo del tubo digestivo hay numerosas glándulas que segregan diversas sustancias y enzimas relacionadas con la digestión y estas varían de acuerdo a la dieta que tenga el pez, por ejemplo, Lagler, cita que en los ciegos pilóricos de la carpa, algunas mojarra se encuentra sacarasa, ya que estos organismos consumen gran cantidad de materia vegetal, mientras que en peces carnívoros casi no se encuentra esta enzima.

El hígado adapta su forma a la cavidad del cuerpo, y su función además de emulsificar las grasas, sirve de reservorio de grasas y carbohidratos en forma de glucógeno y también ayuda a ajustar la alcalinidad de los jugos digestivos con el objeto de que las enzimas sean más eficaces en su función.

El páncreas en los peces óseos es, la mayoría de las veces difuso y en ocasiones se fusiona con el hígado y forma lo que se denomina un hepatopáncreas.

Las proteínas son procesadas en un ambiente alcalino y por acción de la tripsina, esta junto con la amilasa y las lipasas, son segregadas por el páncreas.

El intestino posee paredes sumamente absorbentes, por lo que cuando en este órgano se presentan los denominados ciegos pilóricos, en estos se almacena el alimento y se absorben los productos que estén disueltos.

La absorción de los nutrientes es llevada a cabo principalmente en el intestino, sin embargo en algunas especies esta absorción se puede llevar a cabo en estructuras como el estómago. Algunos productos de los alimentos son absorbidos sin haber sido desdoblados, por ejemplo algunas grasas (Lagler *et al.* 1990). Esta absorción puede darse ya sea por difusión o por medio de un transporte de membrana (Moyle, 2004).

DISCUSIÓN

El sistema digestivo de los teleósteos es de suma importancia, ya que es debido a éste que se obtiene la energía para los diversos procesos metabólicos y funciones básicas; las que se describen en la biología de los peces. En esta parte se abunda sobre los conceptos mencionados anteriormente, se enfatiza la variación morfológica del tracto digestivo con base en la diversidad específica y trófica de los teleósteos, se mencionan algunos otros ejemplos, se define el porqué el uso del término sistema y no aparato digestivo y las posibles perspectivas para otras especialidades de la biología que tiene el estudio del sistema digestivo de los peces, se hace una descripción de esa especialidad, lo que se ha trabajado y al final se habla de los puntos de interrelación entre unas y otras.

En cuanto a las perspectivas, una de las que pudiese parecer más directa sería para el cultivo de peces o piscicultura.

En éste, lo que se busca es proporcionar la dieta adecuada o si no la más parecida a la que consumen los organismos en su estado natural. Es por esto que resultan relevantes los estudios de ontogenia del tracto digestivo.

El siguiente nivel en la descripción anatómica, son los trabajos de biomecánica, en donde ya sabiendo que se tiene y como está constituido ahora se averigua cómo funciona y las implicaciones que pudiese tener con otras disciplinas. Como una derivación y a la vez una aplicación de los estudios anatómicos y de biomecánica se habla del sistema de acoplamiento de cuatro barras (4 bar linkage por sus siglas en inglés y el acrónimo que se usará es 4BL), éste, permite determinar la velocidad o la fuerza de la mordida del pez y puede establecer a priori de manera hipotética la tendencia de la dieta de este en la naturaleza, siguiendo los elementos de la Teoría óptima de adquisición de alimento (OFT).

Otra derivación de los trabajos en biomecánica son las variantes de las conductas alimentarias, las cuales les permiten a los organismos explotar de manera más o menos adecuada los recursos que encuentra en su medio y establecer así una diferencia de nicho trófico con especies relacionadas. Esto asociado a las variaciones morfológicas y mecánicas existentes forman parte de la disciplina denominada Ecomorfología; dicha especialidad se enfoca en determinar cómo la morfología tiene influencia en el entorno y viceversa.

Por último, en éste capítulo se discutirá cómo las adaptaciones tróficas de los peces son también uno de los motores evolutivos y fuente de variación específica en la sistemática de peces teleósteos.

Sistema digestivo variación morfológica debida a dieta y a diversidad específica

El sistema digestivo de los teleósteos es muy diverso su variabilidad se presenta de acuerdo a la dieta y aunque hay muchas especializaciones también hay ciertos patrones recurrentes.

Como principal modificación de la cavidad bucofaríngea se reconocen los órganos epibranchiales, comunes en el amplio orden de los clupeiformes.

Una de las escasas modificaciones morfológicas del esófago, se reconoce en los teleósteos inferiores, la conexión con la vejiga gaseosa en los denominados peces fisóstomos. Es importante señalar que de estas modificaciones se derivan vejigas gaseosas muy vascularizadas que cumplen la función de pulmones en los llamados peces pulmonados, condición que perdura hasta los tetrápodos. Las diversas modificaciones al patrón existente se pueden observar en los esquemas de Lagler (Figura 45 y 46 Apéndice 1).

La diversidad morfológica del estómago es relativamente amplia, variando su condición desde ausente hasta su modificación en molleja. Se considera la ausencia de estómago cuando morfológicamente no existe un divertículo en forma sacular ni existen las denominadas glándulas digestivas, esta condición es la que se observa en las carpas de los géneros *Cyprinus* y *Carassius*. En las lisas (género *Mugil*) el estómago se transforma en una molleja.

Se reconoce una relación del tamaño del estómago con la longitud del intestino, que corresponde a teleósteos carnívoros, omnívoros y el conjunto de herbívoros, detritívoros y plantófagos.

En los carnívoros el intestino es corto, mientras que en omnívoros y de manera más notoria en los herbívoros es muy largo.

Como se observó en la descripción del sistema digestivo de teleósteos herbívoros, detritívoros y omnívoros, algo en común en todos ellos, es la longitud del intestino, que es muy largo. Evidentemente existen variaciones, sin embargo la constante en estos grupos tróficos de peces teleósteos es al intestino largo.

Fisiológica y mecánicamente, en los herbívoros, puede entenderse como algo necesario para permitir la acción de las enzimas por más tiempo para degradar las paredes de celulosa de los ítems vegetales que consumen. En los omnívoros, al también tener una parte de su dieta con componentes vegetales (si bien no tan abundantes como en los primeros) es necesario un intestino de longitud grande y en los planctófagos es importante también, porque si bien puede no haber organismos con paredes de celulosa en su dieta, si consumen organismos con paredes de quitina cuya naturaleza es similar en cuanto a dureza y dificultad de digestión que las paredes de celulosa.

Se identifica una diversidad morfológica de los llamados ciegos pilóricos o ciegos duodenales, que va de su ausencia, o su existencia en números reducidos a cantidades de cientos; así como también su longitud es variable.

La morfología de los componentes del sistema digestivo varía durante la ontogenia, principalmente en la cantidad de dientes y branquiespinas y en la longitud del tracto digestivo.

La variación en estos componentes está relacionada con el concepto de cambio de dieta (diet swtiching, por su nombre en inglés) que se presenta a lo largo del desarrollo embrionario y larvario. No significa que se presente primero el cambio de dieta y luego la variación morfológica, sino que al cambiar la morfología, el pez está en condiciones de explotar otro recurso trófico distinto.

Sistema digestivo vs. aparato digestivo

Existe la polémica de utilizar el término aparato digestivo en lugar de sistema digestivo, basándose en la definición de aparato que se da en diversas publicaciones de anatomía animal en idioma español.

Esta definición es, "conjunto de órganos diversos que concurren en la realización de una misma función, ejemplo, aparato digestivo" (Alvarez del Villar *et al.* 2007).

La definición para sistema es "el conjunto de órganos formado de un mismo tejido y origen embrionario, que concurren en la misma función, el ejemplo, el sistema nervioso" (Torres, com. pers.)

Dada esta definición, pareciera que el primer concepto se ajusta a la temática abordada en el presente trabajo, sin embargo, en este ensayo, además se consideran otros elementos anatómicos que intervienen en los procesos relacionados con el aparato digestivo, (captura de la presa, masticación, etc.); como son los componentes osteológicos y los músculos. Aunado a esto, muchas de las series óseas son denominadas aparato, por ejemplo el aparato hioideo. También debido a que la descripción que se da del tracto digestivo de los teleósteos no sólo es desde el enfoque anatómico, sino también desde el histológico, ontogenético, ecomorfológico y biomecánico, es que este trabajo emplea el término sistema digestivo para referirse no sólo al aparato digestivo, sino a todos los demás componentes que intervienen en el proceso de la alimentación de los peces teleósteos. El emplear el término sistema parecería una traducción directa del nombre que se le da al aparato digestivo en inglés, dando también una idea de un empobrecimiento del idioma, sin embargo, no es bajo el enfoque de una traducción que se decidió emplearlo, es bajo el enfoque de un sistema material o un sistema real, que como tal y con todos sus componentes posee propiedades emergentes que cada uno de sus componentes por sí solos no tienen.

La importancia de relacionar estas estructuras es, que todas en su conjunto modelan la forma externa del pez, su incidencia en su hábitat, e incluso (sin que exista una direccionalidad evolutiva) promueven la especiación cuando se dan las diversas especializaciones tróficas, cabe agregar, que además es definido como un sistema porque no sólo se abordan las estructuras, sino además las conductas alimentarias, las cuales muchas veces (como se ha mencionado a lo largo del presente trabajo) no presentan la misma variación que la morfología.

Ontogenia del sistema digestivo, Teoría óptima de adquisición de alimento y cambio de dieta

La parte de los estudios del sistema digestivo que tiene mayor relevancia para el ser humano es la que está relacionada con especies de peces de interés comercial, es decir, son los que abarcan la ontogenia del tracto digestivo. Esto debido a que tanto en actividades pesqueras como de cultivo de peces (piscicultura) es necesario conocer el desarrollo para así aplicar la dieta más parecida a la que el pez busca en su medio natural y en el tiempo adecuado, según la apertura de la cavidad oral y el momento de la primera alimentación exógena.

Aquí cabe puntualizar algo que puede pasarse por alto, el tipo de estrategia de alimentación de la larva de un pez es muy diferente a la empleada por el adulto. Gerking (1994) menciona que sigue un patrón de OFT (Optimal Foraging Theory, Teoría Óptima de Adquisición de alimento, por su traducción al español) distinto de un adulto.

La Teoría Óptima de Adquisición de alimento (OFT por su acrónimo en inglés) consiste en 3 elementos:

- a) La *Decisión* del depredador de atacar o no atacar una determinada presa.
- b) La *Disponibilidad*, en términos de costos de energía, sea en términos de beneficios o no.
- c) *Coacciones*, o los factores que definen la relación entre la decisión y la disponibilidad.

Habiendo comprendido estos tres elementos se puede utilizar la Teoría Óptima de Adquisición de alimento (OFT) en tres distintos casos:

- 1) Para modelar cómo el beneficio de la energía neta se puede maximizar.
- 2) En observaciones en campo para verificar o negar el modelo
- 3) En experimentos en laboratorio para verificar o negar el modelo propuesto.

Existen condiciones morfológicas y fisiológicas en una larva que son diferentes a un adulto de su misma especie, por esto tiene una OFT distinta.

Este concepto es de suma importancia en cuanto a un par de fenómenos que se describirán más adelante denominados, la División Alimenticia y el Cambio de Dieta y que tiene una relación de mucha importancia en los procesos de especiación de peces vía la Selección Trófica.

Retomando la idea en cuanto a las larvas y adultos, diversos autores los tratan como especies distintas en cuanto a la adquisición de alimento; y los trabajos de desarrollo ontogenético del sistema digestivo son relevantes desde el punto de vista tanto del desarrollo evolutivo así como ecológico.

Incluso existe un cambio de conducta alimentaria según se va presentando el desarrollo de la larva, este puede tomar tiempos diferentes según se trate de una especie de aguas frías, o tropicales, de una especie marina o dulceacuícola. En la mayoría de las especies está determinado genéticamente pero, la temperatura del agua es un factor determinante en cuanto al tiempo de madurez.

Este cambio en la conducta alimentaria se presenta por la formación y cambios en la estructura tanto ósea como muscular y de órganos internos del sistema digestivo, así, una larva puede pasar de una conducta alimentaria de por atragantamiento a una por mordedura cuando las estructuras relacionadas con esta, se encuentran maduras.

Si bien el desarrollo ontogenético es importante para comprender la maduración del tracto digestivo, los cambios que se presentan a lo largo del periodo larvario son importantes para comprender el concepto de cambio de dieta (Switching diet, Gerking 1994).

Estos cambios de dieta no sólo están relacionados con los cambios en el tracto digestivo, sino también con cambios en la musculatura axial del pez (un mayor desarrollo) y esto se ve reflejado en la capacidad natatoria de la larva, de forma que cada vez puede abarcar más área para la búsqueda de alimento, con la habilidad de capturar otras presas, el tamaño de la boca y el tamaño de las partículas de alimento.

Según algunos autores (Edsall *et al.* 2003; Fabre-Domergue 1897^{*1}; Hjort 1926^{*2}, ^{*1,2} citados en Gerking, 1994) existe un periodo crítico en el cual la larva debido a los cambios morfológicos que presenta pasa por un periodo de "hambruna" (starvation), estos periodos se presentan sobre todo cuando se da un cambio de dieta, sea por madurez del tracto digestivo, sea por aumento de tamaño de la larva, estos se presentan cuando cambia de una presa a otra o incluso se presenta cuando se termina la vida larvaria y se pasa a la dieta definitiva propia del organismo adulto. En estos periodos de hambruna se asocian a periodos de mortalidad de una parte de la población de larvas.

Biomecánica y el sistema de acoplamiento de cuatro barras

Como ya se había mencionado, la biomecánica es paso siguiente en los estudios de anatomía. Consiste en investigar la función mecánica del cuerpo, si bien abarca diferentes estructuras (sobre todo en cuanto al nado de peces) en el caso del presente trabajo se enfoca únicamente en el sistema digestivo de peces teleósteos.

Para cada una de las conductas alimentarias descritas, existen trabajos que detallan cómo se mueven las estructuras según el nivel trófico que tenga el pez.

Antes de detallar estos cabe aclarar que el manejo de la presa por parte de los peces se lleva a cabo en las mandíbulas, pero resulta que existen dos mandíbulas, las más visibles en el arco mandibular y las faríngeas ubicadas en el aparato branquial, más claramente los faringobranquiales forman la mandíbula faríngea superior y el ceratobranquial 5 forma la mandíbula faríngea inferior (Figura 47 Apéndice 1).

La estructura de los dientes faríngeos varía de acuerdo al tipo de alimento que consume el pez, si se trata de un piscívoro los dientes son caniniformes o cardiformes, si es un durófago los dientes son molariformes (Figura 48 Apéndice 1).

Retomando la parte de la Biomecánica; según la conducta alimentaria o trófica que tenga el pez, esta corresponde a una generalidad morfológica. las descripciones corresponden sólo para ejemplares adultos.

Morfología en la alimentación por atragantamiento (AA): Los peces que llevan a cabo esta conducta alimenticia, tienen un neurocráneo bajo, con regiones preorbitales atenuadas, la cresta supraoccipital también es baja, y el etmoides se ubica en una configuración más horizontal. La mandíbula inferior es delgada y alargada, el proceso ascendente del dentario y el angulo-articular están ampliamente separados. también la premaxila posee un muy corto proceso ascendente. El suspensor mandibular en estos peces es alargado y bajo, sirve de origen para un muy delgado pero alargado complejo aductor mandibular. Esto da una configuración cilíndrica característica (Liem, 1991) (Figura 49a Apéndice 1).

Morfología en la alimentación por succión (AS): Estos se caracterizan por poseer un neurocráneo amplio con sus regiones preorbitales reducidas. El etmoides se encuentra en una posición más vertical que el anterior. La mandíbula inferior es corta y fuerte, en donde el dentario y el complejo angulo-articular están muy próximos entre sí. El maxilar es también corto y posee unos procesos muy largos que se articulan con el palatino y el premaxilar. El premaxilar tiene un proceso alveolar y un muy delgado pero largo proceso ascendente. En este tipo de suspensión mandibular se inserta un hipertrofiado aductor mandibular. La morfología da como resultado una cavidad oral en forma de cono (Figura 49c Apéndice 1).

El cráneo de la Figura 49b del Apéndice 1, es el modelo combinado de atragantamiento y succión. Según Liem (1991), parece que esta conducta alimentaria es la más común en los peces carnívoros. Es por esto que diversos autores se han enfocado en el estudio de la alimentación por succión y las partes que involucra; Muller *et al.* (1982) establecieron una serie de ecuaciones para calcular la hidrodinámica de la cavidad oral de los peces que se alimentan por succión y realizaron experimentos con un escorpénido, un pez león, *Pterois russelli*; realizando fotografías de alta velocidad para discernir cómo se mueven las distintas partes de la cabeza del pez a la hora de alimentarse. Roos *et al.* (2009) estudiaron la cinemática de la alimentación por succión del caballito de mar *Hippocampus reidi*; Day *et al.* también investigando sobre la alimentación por succión se enfocaron en los flujos de agua generados por *Lepomis macrochirus*.

Morfología en la alimentación por mordedura (AM): En estos peces, la morfología es muy similar a la de los que se alimentan por succión, sólo que resulta mucho más exagerada en cuanto a lo corto de las estructuras óseas y en cuanto al gran volumen muscular del complejo aductor mandibular.

Las anteriores descripciones morfológicas se enfocaron principalmente en cuanto a los huesos, en lo tocante a los músculos se pueden establecer también comparaciones, si bien es mucho más complicado establecer comparaciones a este nivel, ya que los paquetes musculares muchas veces tienen modificaciones según la dieta que posea la especie, estas modificaciones pueden consistir en duplicaciones por subdivisión física que dan como resultado la formación de nuevos músculos que desempeñan una función específica. A estos "nuevos músculos" generalmente se les asigna un prefijo que refleja la relación jerárquica de los músculos que les dieron origen. Sin embargo es importante remarcar que a veces no hay una homología clara de un patrón de actividad en músculos de especies diferentes.

A pesar de esto Friel y Wainwright (1999) realizaron un estudio en Tetraodontiformes (Figura 50 Apéndice 1) sobre los patrones de actividad y la musculatura de estos peces y encontraron que tanto a nivel filogenético como morfológico este clado ha tenido numerosas duplicaciones de la musculatura de las mandíbulas, sobre todo a nivel de los músculos aductores de la mandíbula y que esto está asociado al incremento de la complejidad funcional de las mandíbulas a nivel los patrones de activación de los músculos.

Encontraron que muchas veces que en músculos no divididos, la evolución de los patrones motores parece anteceder a la subdivisión física del músculo, aunque no es un fenómeno que siempre se presenta así, es decir, puede haber esta subdivisión física de los músculos sin que exista una variación en el patrón motor.

Debido a la complejidad para calcular la hidrodinámica o el volumen del cono que se forma en la cavidad oral de los peces es que se planteo un modelo un poco

más sencillo de seguir, aunque no menos eficiente para describir la biomecánica de los peces y que puede establecer a priori de manera hipotética la tendencia de la dieta de este en la naturaleza, esto resulta relevante cuando es complicado contar con el organismo *in vivo*, es en parte por esto que se propone el sistema de acoplamiento de cuatro barras (4 bar linkage= 4BL, su acrónimo en inglés).

Los modelos de enlace de cuatro barras son exactos para predecir y cuantificar la cinemática craneal de las mandíbulas orales y el aparato hioideo involucrados en la profusión de las mandíbulas y la generación de la succión para atrapar ciertas presas. El modelo sólo abarca la captura de la presa, es decir, la conducta de las mandíbulas presente en el arco mandibular, la posterior manipulación corre a cargo de las mandíbulas faríngeas; estas son un importante componente de los mecanismos de alimentación de los teleósteos y que juegan un importante rol en la evolución de las estrategias alimenticias de los peces es que resulta relevante este tipo de estudios.

El modelo 4BL no sólo sirve para la predicción del tipo de alimentación y biomecánica de las mandíbulas del arco mandibular, sino que, utilizada como un carácter evolutivo puede servir para establecer relaciones evolutivas sobre formas de alimentación.

Westneat *et al.* (2005) realizaron un análisis filogenético de algunos miembros de la familia Labridae utilizando datos moleculares junto con datos de la biomecánica, esto es, de qué manera utilizan músculos y huesos para capturar sus presas, usando el sistema de acoplamiento de cuatro barras y encontraron que dada la gran diversidad morfológica de peces de la familia Labridae (Figura 51), existen variaciones en el 4BL y que estas pueden incluso expresarse en un cladograma (Figura 52) en donde se trata de un cladograma de divergencia local y convergencia biomecánica optimizado con un análisis Bayesiano. En donde se observan como las especies se agrupan según el carácter biomecánico.

En ese estudio concluyen que en los Lábridos, la convergencia de diseño biomecánico es un fenómeno basal que emerge de las repetidas divergencias de función de los clados más apicales.

Ecomorfología

Cuando se lleva los estudios de biomecánica al medio natural y se estudia la relación recíproca entre estos y el entorno, se habla de Ecomorfología.

Las adaptaciones morfológicas no sólo moldean las características del pez, sino también tienen una incidencia en el entorno, de tal forma que se puede definir a la Ecomorfología como el estudio de las funciones y la consecuencias ecológicas de la diversidad orgánica (Wainwright y Bellwood, 2002).

Aunque se habla de ecomorfología, estos estudios abarcan no sólo aspectos de la morfología estrictamente hablando, sino también de un resultado de esta, como es la conducta alimentaria y del nicho trófico que ocupan en un determinado ecosistema.

A veces las diferencias pueden ser muy notorias y claramente determinar las diferencias de nicho que puede ocupar cada organismo, por ejemplo en el caso que estudiaron Ferry-Graham *et al.* (2001) en peces mariposa (Fam. Chaetodontidae), dentro de esta misma familia de peces se dan diferencias entre grupos, estas pueden observarse en todos los niveles, a nivel de osteología, como se observa en la Figura 53.

Pero también a nivel de la conducta alimenticia, por ejemplo, los peces mariposa de este estudio son consumidores de crustáceos, además de las diferencias morfológicas en este caso hay diferencias en cuanto a la conducta alimenticia, en el caso de *Forcipiger longirostris* es una especie en la que predomina el método de captura de la presa por atragantamiento (ramfeeder), si bien también puede emplear el método de succión y así logra la captura de crustáceos carideos, los cuales son muy evasivos y según Ferry-Graham *et al.* utiliza la técnica de nadar rápidamente a la vez que realiza cierta succión mediante la profusión de las mandíbulas. Este método de captura de la presa parece ser un patrón de alimentación nuevo que no se presenta en las otras especies tratadas en este trabajo y de esta manera aprovecha la modificación morfológica que posee esta especie (Ferry-Graham *et al.*, 2001).

El trabajo anterior menciona diferencias altamente notorias en cuanto a la morfología y en cuanto a las presas capturadas, pero, en ocasiones, las diferencias pueden ser no tan notorias y si haber diferencias morfológicas que inciden directamente en el nicho ecológico que explotan, un claro ejemplo de esto se presenta en las sardinias del género *Brevoortia*, principalmente en dos especies *B. gunteri* y *B. patronus*, ambas del Golfo de México, Castillo *et al.* (1996) realizaron un estudio ecomorfológico de estas dos especies, encontraron que eran muy similares, en cuanto a morfología externa, su distribución variaba un poco, siendo *B. gunteri* es más común en el sur del Golfo y *B. patronus* en el norte, sin embargo, ambas conviven en una amplia zona de lagunas costeras en México.

Al realizar un análisis estomacal, se encontró que en *B. patronus* había fitoplancton y en *B. gunteri* zooplancton, el número de branquiespinas en ambas especies era muy similar; al realizar un análisis anatómico más minucioso se encontró que *B. patronus* tenía más branquiespínulas que *B. gunteri*, además de branquiespinas más largas (Figura 54 y 55). Las branquiespínulas son estructuras óseas a manera de dientes que se encuentran en la superficie de las branquiespinas, cabe aclarar que no todas las ornamentaciones que se encuentran en las branquiespinas se denominan branquiespínulas, estas, funcionan a manera de un cierre de velcro que forma un cedazo para filtrar plancton, de tal manera

que *B. patronus* al tener más branquiespínulas, formaba un cedazo más pequeño lo que le permitía filtrar partículas más pequeñas como fitoplancton, mientras que *B. gunteri* no y por eso esta especie sólo podía capturar zooplancton.

En este ejemplo, se aprecia que la modificación de una estructura incide sobre el tipo de alimento capturado y por tanto sobre el nivel trófico designado.

Un punto intermedio de las diferenciaciones Ecomorfológicas se encuentra en el trabajo de Cohen *et al.* (2005), los cíclidos de Cuatro Ciénegas si bien aún son generalistas tróficos, la tendencia es en el uso específico del hábitat, y en esta especie la variación morfológica se presenta en la dentición faríngea (Figura 48).

Los autores encontraron tres variedades faringotróficas, una con dientes faríngeos molariformes (por ello denominada molariforme), cuya dieta está basada en moluscos gasterópodos, otra con dientes papiliformes cuya dieta tiene tanto ítems animales como vegetales (esta especie es denominada papiliforme) y una tercera variedad que posee dientes tanto papiliformes como molariformes (denominada por los autores como intermedia), en esta última su dieta era tan variada como la variedad papiliforme.

Sin embargo, este sólo representa un primer paso, ya que de las tres variedades faringotróficas que se detectaron en Cuatro Ciénegas, la variedad que los autores denominan "intermedia" (esto es que posee tanto dientes papiliformes como molariformes en sus mandíbulas faríngeas) tienden a presentar algunos individuos con cuerpos más fusiformes y cráneos alargados, cuya dieta se componía exclusivamente de peces, ítem que en los individuos con cuerpo más robusto no se presentaba (Figura 56 y 57).

El trabajo de Cohen *et al.* no sólo ejemplifica las aportaciones del conocimiento del sistema digestivo a la Ecomorfología, sino que pone en relieve una aportación de este tipo de estudios a la especiación trófica.

Sistemática

La forma en que se aplica el estudio del aparato digestivo con las relaciones filogenéticas se puede aclarar con el siguiente ejemplo: Desde la perspectiva de la morfología tanto descriptiva como funcional, el grupo más ampliamente estudiado es el de la familia Cichlidae, y de hecho, estas investigaciones han servido para establecer que su gran diversidad es en parte debida a las diferencias que existen de su biología trófica (Liem, 1991).

Algunos autores citan que es debido a la biología trófica de los peces que se dan procesos de especiación basados sobre todo en las modificaciones, ya sea morfológicas o de patrones motores de alimentación y manejo de la presa.

En el citado trabajo de Cohen *et al.* en la zona de Cuatro Ciénegas, en el Estado de Coahuila, en donde el Cíclido de Cuatro Ciénegas *Herichthys minckleyi* parece segregar su hábitat de acuerdo a la morfología faríngea que posee. Según Cohen *et al.* (2005) existen tres morfologías tróficas de este pez, que están definidas por la forma de los dientes faríngeos, principalmente y en el morfo piscívoro por el perfil de la cabeza de este. Lo que llama la atención, es que de continuar la segregación trófica, podría estarse dando un proceso de especiación simpátrida.

Es en los lagos africanos, principalmente en el Lago Malawi y Tangañica; donde debido a esta especialización trófica se tiene un proceso de especiación simpátrida sumamente evidente.

En estos lagos hay especialistas tróficos que van desde piscívoros hasta lepidófagos y paidófagos (Barlow, 2002) (Ver figura 58 y 59).

Sin embargo, en ambos estudios, se menciona un concepto que se debe tomar bastante en cuenta cuando de especiación trófica se habla, ya que aunque se trata de generalistas tróficos, en todos los peces se presenta un fenómeno denominado cambio de dieta o diet switching (su nombre en inglés).

Cambio de dieta (Diet Switching)

Si bien ya se había hablado del cambio de dieta antes, en ese apartado se refirió el cambio de dieta de una larva en sus distintas etapas, ahora se refiere a un cambio de dieta en la edad adulta, Gerking menciona que este se puede presentar en individuos adultos por dos mecanismos, uno técnico y otro muy general, el primero y más definido es por un aumento desproporcionado en algún ítem que pueda consumir el pez, de hecho Liem y Kaufman (1984 citados en Coeijn *et al.*, 2005) realizaron experimentos en acuario en donde a *Herichthys minckleyi* morfo molariforme y papiliforme se les proporcionó su dieta natural, caracoles y otros crustáceos, primero en forma limitada y luego en forma abundante, cuando el alimento se les proporcionaba en forma limitada, el morfo molariforme consumía principalmente caracoles y el morfo papiliforme crustáceos o restos vegetales. Cuando el alimento se les proporcionaba en forma abundante, ambos morfos consumían crustáceos y restos vegetales y el morfo molariforme casi no o de plano no consumía caracoles.

En cuanto al mecanismo más general, se ha observado que algunas especies naturalmente cambian de dieta, sin que en apariencia exista una sobre abundancia de algún ítem en el medio, aquí cabe mencionar la hipótesis que manejan diversos autores (Gerking, 1994; Liem y Kaufman, 1984 y Cohen *et al.*, 2005) puede deberse a una cuestión de potencial energético del alimento.

CONCLUSIONES

El sistema digestivo de los teleósteos es muy diverso y aunque hay muchas especializaciones también hay ciertos patrones.

El tubo digestivo se inicia en la boca y termina con el ano; y se divide en cavidad bucal, farínge, esófago, estómago e intestino.

Se reconoce como patrón morfológico del sistema digestivo de los teleósteos su composición en el tubo digestivo o tracto digestivo y las glándulas anexas.

Considerándose como glándulas anexas el hígado y el páncreas, este último se encuentra definido como órgano independiente en los teleósteos inferiores.

En los teleósteos superiores el tejido pancreático se encuentra dentro del hígado, por lo que se le denomina hepatopáncreas.

Se reconoce una amplia diversidad de formas tamaño y posición de la boca, mientras que la morfología del ano es más uniforme.

En los teleósteos, no se tiene una cloaca, mientras que este es un carácter común en ciclostomos y condrictios.

Aunque la morfología de las cavidades bucal y faríngea es relativamente sencilla, su funcionamiento depende de una gran cantidad de estructuras esqueléticas y musculares.

Las estructuras esqueléticas principales pertenecen a los arcos mandibular, hioideo y branquiales. Estos últimos tienen como principal función el soporte de las branquias.

El tubo digestivo y glándulas anexas se localizan en la cavidad visceral, junto con el sistema urogenital y la vejiga gaseosa, llamada también hidrostática.

Como principal modificación de la cavidad bucofaríngea se reconocen los órganos epibranquiales, comunes en el amplio orden de los clupeiformes.

Se reconoce una relación del tamaño del estómago con la longitud del intestino, que corresponde a teleósteos carnívoros, omnívoros y el conjunto de herbívoros, detritívoros y plantófagos.

En los carnívoros el intestino es corto, mientras que en omnívoros es un poco más largo y de manera más notoria en los herbívoros es muy largo.

Se identifica una diversidad morfológica de los llamados ciegos pilóricos o ciegos duodenales, esta va desde ciegos pilóricos muy cortos y anchos a largos y delgados. Su número también es muy variable ya que puede ir de su ausencia, o su existencia en números reducidos a cantidades de cientos.

La morfología de los componentes del sistema digestivo varía durante la ontogenia y el desarrollo larvario, principalmente en el tamaño de la cavidad bucal así como también hay cambios en la cantidad de dientes y branquiespinas y en la longitud del tracto digestivo. Aunque en la mayoría de las ocasiones este cambio se da en el sentido de crecimiento sobre todo del tracto digestivo, en ocasiones puede haber una reducción de este, como en algunas larvas de peces cuyo intestino incluso sobresale del cuerpo durante su vida planctónica pero se confina a la cavidad visceral en cuanto alcanza mayores estadíos. (Flores Coto com. pers.).

La variación en estos componentes está relacionada con el cambio de dieta que se presenta a lo largo del desarrollo larvario.

Por ejemplo, a nivel osteológico, el número de huesos del esqueleto visceral y sobre todo del cráneo de los peces se mantiene más o menos constante, sea cual fuere el nivel trófico del organismo. En donde se presentan los cambios, es a nivel de la forma de los huesos. Esto incide también en su función.

En muchas ocasiones, estas variaciones morfológicas son muy notorias, como cuando se distingue claramente el perfil cefálico alargado de un piscívoro o corto de un herbívoro. Sin embargo, en ocasiones, esta variación morfológica es muy sutil, difícilmente se aprecia, como la variación en el número de branquiespínulas, pero es funcional y logra el objetivo, evidentemente no “buscado” por el organismo, sino aleatorio, de evitar en la medida de lo posible, la competencia.

En cuanto a la musculatura, es de las estructuras que presentan algunas variaciones, no siempre tienen un número determinado de paquetes musculares o una tendencia hacia el aumento o la disminución; aunque sí puede determinarse de qué paquete muscular ancestral se originan los paquetes musculares que se observan en un organismo más especializado.

Existe una íntima relación entre las modificaciones musculares y las óseas, pero en ocasiones el conjunto (musculatura-huesos) da una novedad trófica que puede convertirse en una novedad evolutiva.

Esta modificación morfológica no sólo incide en el organismo, sino también en su desempeño en el medio en que se desenvuelve y en cómo lo transforma o lo explota, por lo que existe una relación recíproca entre estas modificaciones y su lugar en el medio.

En cuanto al desarrollo ontogenético del tracto digestivo de las especies revisadas en este trabajo, también se presentan variaciones notorias, en los tiempos de desarrollo entre especies de aguas cálidas y templadas (*Paralabrax maculofasciatus*, *Amphiprion percula* y *Seriola lalandi* vs. *Paralichthys californicus*), así como pareciera que también existe una diferencia de apertura de la boca y formación de los arcos viscerales entre las especies piscívoras y una zooplantófaga (*Paralabrax maculofasciatus*, *Paralichthys californicus* y *Seriola lalandi* vs.

Amphiprion percula). En este tema quedan puntos a investigar pendientes, este es, que si los tiempos y fenómenos del desarrollo ontogenético son más o menos coincidentes entre especies zooplantófagas como el *Amphiprion percula* o en especies herbívoras; ya que en las especies piscívoras revisadas en este trabajo parece haber una cierta coincidencia en cuanto a tiempos y características del desarrollo del tracto digestivo.

En donde parece presentarse un patrón, independientemente de la especie, nicho trófico, etc. es en los controles neuromusculares.

Un control neuromuscular es la forma en que músculos y nervios se coordinan para un tipo específico de movimiento ligado a la alimentación, en donde mayor complejidad llega a presentar este control, es en aquellos peces que tienen una alimentación durófaga, y ocurre algo peculiar, el control neuromuscular se presenta, mucho antes de las variaciones a nivel de la musculatura y muchas veces parece seguir el mismo patrón en distintas especies que tienen una dieta similar. Es por esto que la mayor variación se presenta a nivel morfológico y no a nivel neuromuscular.

Si bien se puede ver que existe una selección trófica que puede dar origen a una especiación simpátrida deben tenerse en cuenta varios aspectos, el concepto de cambio de dieta y la Teoría de Óptima de Adquisición o captura de alimento ya que parece que cuando el alimento escasea es cuando se da una verdadera división trófica, en periodos de abundancia los peces presentan un cambio de dieta o plasticidad trófica que difícilmente permite que se presente la citada especialización de alimentación. Aquí valdría la pena averiguar si la especie con menor especialización trófica resulta más exitosa en periodos de escasez de alimento o son las que ya tienen una cierta especialización las que pueden aprovechar mejor los recursos.

LITERATURA CITADA

ADRIAENS, D., & ARRATIA, G. B. 2003. Feeding Mechanisms (Vol. 1.). Enfield (NH) USA: Science Publishers, Inc. 221 pp.

ALVAREZ DEL VILLAR, J.; T. ÁLVAREZ. S. y T. ÁLVAREZ-CASTAÑEDA. 2007 *Diccionario de anatomía comparada de vertebrados*. (Dirección de Publicaciones. IPN, Eds.) 1st ed. 252 pp.

BARLOW, W. G. 2002. *The Cichlid Fishes. Nature's Grand Experiment in Evolution* 1ª. Cambridge, MA: PERSEUS Publishing. 332 pp.

CASTILLO R. M. y A.KOBELKOWSKY D. 1995 Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica*. 5(1-2) p.95-103.

CASTILLO, R. M. and A. KOBELKOWSKY D. 1996. Food resource partitioning and trophic morphology of *Brevoortia gunteri* and *B. patronus*. *Journal of Fish Biology*, 49, p.1102-1111.

COHEN, A., D.A. HENDRICKSON and C. PARMESAN, J. M. 2005. Habitat Segregation among Trophic Morphs of the Cuatro Ciénegas Cichlid (*Herichthys minckleyi*) - *Hidrobiológica*. *Hidrobiológica*, 15 (2 No. Especial), p169-181.

DARRIN HULSEY, C. 2006. Function of a key morphological innovation: fusion of the cichlid pharyngeal jaw. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, 273 (1587), p.669-675.

DAY, S. W., HIGHAM, T. E., CHEER, A. Y., & WAINWRIGHT, P. C. 2005. Spatial and temporal patterns of water flow generated by suction-feeding bluegill sunfish *Lepomis macrochirus* resolved by Particle Image Velocimetry. *The Journal of experimental biology*, 208 (14), p.2661-2671.

DIOGO, R. Y. 2007. Osteology and Myology of the Cephalic Region and Pectoral Girdle of *Heptapterus mustelinus*, Comparison With Other Heptapterins, and Discussion on the Synapomorphies and Phylogenetic Relationships of the Heptapterinae and the Pimelodidae (Teleostei: Siluri). *International Journal of Morphology*, 25 (3), p.735-748.

DIOGO, R.; Y HINITIS; S M HUGHES 2008. Development of mandibular, hyoid and hypobranchial muscles in the zebrafish: homologies and evolution of these muscles within bony fishes and tetrapods. *BMC Developmental Biology*, 8 (24), p.1-22.

EDSALL, T. A., MANNY, B. A., and KENNEDY, G. W. 2003. Starvation Resistance in Lake Trout Fry. *Journal of Great Lakes Research*, 29 (3), p.375-382.

FERRY-GRAHAM, L.A.; P. C. WAINWRIGHT y D. R. BELLWOOD 2001. Prey capture in long-jawed butterflyfishes (Chaetodontidae): the functional basis of novel feeding habits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 256, p.167-184.

FRIEL, J. P. y P. C. WAINWRIGHT 1999. Evolution of complexity in motor patterns and jaw musculature of Tetraodontiform fishes. *The Journal of Experimental Biology*, 202, p.867-880.

FROESE, R. y D. PAULY. Editors. 2009. *FishBase. World Wide Web electronic publication*. www.fishbase.org

GERKING, D. S. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. San Diego, California. USA: 1ª Academic Press. p. 416

GISBERT, E. ; R. H. PIEDRAHITA; and D. E. CONKLIN. 2003. Ontogenetic development of the digestive system in California halibut (*Paralichthys californicus*) with notes on feeding practices. *Aquaculture*, 232, p.455-470.

GODIN, J. and KEENLEYSIDE, M. 1984. Foraging on patchily distributed prey by a cichlid fish (Teleostei, Cichlidae): A test of the ideal free distribution theory. *Animal Behaviour*, 32(1), p.120-131.

GRUBICH, R. J. y M.W.WESTNEAT, 2006. Four-bar linkage modelling in teleost pharyngeal jaws: computer simulations of bite kinetics. *Journal of Anatomy*, 209, p.79-92.

HILDEBRAND, M. 1995. *Analysis of Vertebrate Structure*. New York, USA.: 4ª John Wiley & Sons, Inc. 657pp.

HUSLEY, D.C.; M. C. MIMS and J. T. STREELMAN. 2007. Do constructional constraints influence cichlid craniofacial diversification? *Proceedings of The Royal Society*, 274, p.1867-1875

HOLZMAN, R., DAY, S. W., MEHTA, R. S., y WAINWRIGHT, P. C. 2008. Jaw protrusion enhances forces exerted on prey by suction feeding fishes. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society*, 5 (29), p.1445-57.

KOBELKOWSKY, D. A. 1989. Morfología general y osteología de la brema *Megalobrama amblycephala* Yih (Pisces: Cyprinidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 40, p.17-34.

KOBELKOWSKY, D. A. 1995. Osteología del pargo lunarejo *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 46, p.121-136.

- KOBELKOWSKY D. A. y M. CASTILLO R. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica*. 5(1-2) p.95-103.
- KOBELKOWSKY, D. A. 1998. Branquiocráneo y dentición del pargo *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) . *Zoología Informa. ENCB-IPN*, 38, p.15-32.
- KOBELKOWSKY, D. A. 1998. Estudio anatómico del neurocráneo del pargo prieto *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 48, p.75-85.
- KOBELKOWSKY, D. A. 1998. Sistema digestivo y vejiga natatoria del bagre del Balsas *Ictalurus balsanus* (Pisces: Ictaluridae). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 48, p.87-93.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2000. Sistema digestivo del lenguado *Symphurus* (Pisces: Cynoglossidae). *Zoología Informa. ENCB-IPN*, 43, p. 17-26.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2002. Osteología del lenguado *Citharichthys spilopterus* (Pisces: Pleuronectiformes). *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie Zoología*, 73 (1), p.53-65.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2004. Osteología de la mojarra de mar *Diapterus auratus* (Teleostei: Gerreidae). *Hidrobiológica*, 14(1), p.1-10.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2004. Sexual dimorphism of the flounder *Bothus robinsi* (Pisces: Bothidae). *Journal of Morphology*, 260, p.165-171.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2004. Esplacnología de la Raya Mariposa *Gymnura micrura* (Rajiformes: Gymnuridae). *Vertebrata Mexicana*, 14, p.1-8.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2005. *El sistema urogenital y caracteres sexuales secundarios de los peces*. Tesis de Doctorado. Ciudad de México: Universidad Autónoma Metropolitana Unidad Iztapalapa. 67 pp.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2005. Esqueleto y dentición de la lamprea de Chapala, *Lampetra spadicea* (Petromyzontidae) *Hidrobiológica*, 15 (2 No. Especial), p.151-159.
- KOBELKOWSKY, A. y S. ORTIZ-BURGOS. 2007. Morfología del sistema digestivo de *Dorosoma cepedianum* (Pisces: Clupeidae). *Archivos Mexicanos de Anatomía*. Nueva Época. 2(1) p.35-38.
- KOBELKOWSKY, D. A. y O. PANTOJA E. 2007. Morfología del sistema digestivo de la berrugata *Menticirrhus saxatilis* (Teleostei: Sciaenidae). *Hidrobiológica*, 17 (2), p.159-168.

- KOBELKOWSKY, D. A. 2007. Morphology of the digestive system of the Mexican flounder, *Cyclopsetta chittendeni* (Teleostei, Paralichthyidae). *Bulletin of Fish Biology*, 9, p.34-49.
- KOBELKOWSKY, D. A. 2008. Morfología del Sistema digestivo de la lamprea de Chapala *Lampetra spadicea*. *Vertebrata Mexicana*, 21, p.1-9.
- KONG, I. U. 1995. Osteología comparada del cráneo de ocho especies de peces Sciaenidae de Chile. *Estudios Oceanológicos*, 14, p.5-16.
- KONOW, N. and D. R. BELLWOOD 2005. Prey-capture in *Pomacanthus semicirculatus* (Teleostei, Pomacanthidae): functional implications of intramandibular joints in marine angelfishes. *The Journal of Experimental Biology*, 208 (8) p.1421-1433.
- LAGLER, K.F.; J.E. BARDACH, R.R. MILLER, D.R. MAY PASSINO. 1990. *Ictiología* 1ª. AGT. Ciudad de México, 489 pp.
- LIEM, K. F. and KEENLEYSIDE, M. H. 1991. Functional morphology. Ontario Canada: Chapman & Hall. p. 129-150
- MEDINA PEROZO Z; T. MARTÍNEZ L.; A. MACHADO A.; A. BONILLA R. y H. LÓPEZ R. 2009 Anatomía e histología de los ciegos pilóricos en cinco especies de peces de la familia Characidae. *Revista Científica, FCV-LUZ*. XIX(6):607-618.
- MCKAYE, K. and KOCHER, T. 1983. Head ramming behaviour by three paedophagous cichlids in Lake Malawi, Africa. *Animal Behaviour*, 31 (1) p.206-210.
- MOYLE, B. P. and J. J. CECH Jr. 2004. *Fishes. An introduction to Ichthyology*. New Jersey, N.J. USA: 3ª. Prentice-Hall. 590 pp.
- MULLER, M., OSSE, J., and VERHAGEN, J. 1982. A quantitative hydrodynamical model of suction feeding in fish. *Journal of Theoretical Biology*, 95(1), p.49-79.
- McKaye, K. R., and McKaye, N. M. 1977. Communal Care and Kidnapping of Young by Parental Cichlids. *Evolution*, 31(3), p.674 - 681.
- NAN, B C ; J G QUIN; M.S.KUMAR; W. HUTCHINSON y S. CLARKE 2006. Ontogenetic development of the digestive system in yellowtail kingfish *Seriola lalandi* larvae. *Aquaculture*, 256, 489-501.
- NELSON, S. J. 2006. *Fishes of the World*. New Jersey, USA: 4a .John Wiley & Sons, Inc. 601pp.

- PEÑA, R ; S DUMAS; M VILLALEJO-FUERTE; y J L ORTÍZ-GALINDO. 2002. Ontogeny development of the digestive tract in reared spotted sand bass *Paralabrax maculofasciatus* larvae. *Aquaculture*, 219, p.633-644.
- ROMER, A. S. 1986. *Anatomía Comparada*. México D.F.: 5ª Interamericana. 428 pp.
- ROOS, G., S. VAN WASSENBERGH; A. HERREL; and P. AERTS. 2009. Kinematics of suction feeding in the seahorse *Hippocampus reidi*. *The Journal of experimental biology*, 212 (21) p. 3490-3498
- RÜBER, L.; E. VERHEYEN And A. MEYER 1999. Replicated evolution of trophic specializations in an endemic cichlid fish lineage from Lake Tanganyika. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 96 (18) p.10230-10235.
- STIASSNY M. L. J. 2001. *Muscular System*. In: The laboratory of fish. Ostrander, G.K. Ed. Academic Press, Inc. p. 119-128
- STREELMAN, J. T. 2002. Evolutionary history of the Parrotfishes: Biogeography, Ecomorphology and comparative diversity. *Evolution*, 56 (5), p.961-971.
- STREELMAN J. T., J. F. WEBB, R. C. ALBERTSON, T. D. KOCHER. 2003 The cusp of evolution and development: a model of cichlid tooth shape diversity. *Evolution & development*. 5(6) p.600-608
- STRÜSSMANN A.C. 1995 Digestive System. In: TAKASHIMA F and T.HIBIYA, eds *An Atlas of Fish Histology*. 2nd Kodansha Ltd. p.88-112.
- TAGLIAFIERRO, G.; F. BRUZZONE and L. GALLUS. 2003. *Morphophysiological Adaptations in the Digestive System of Antarctic Notothenoid Fishes* In: Fish Adaptations. Luís, V. A. and B.G. Kapoor Eds. Science Publishers, Inc. Plymouth, U.K. p.97-109.
- TORRES, G. M. P. Y T. SOSA R. 2002. Aparato Digestivo En: ESTRADA E.F. y M. C. URIBE A. *Atlas de Histología de Vertebrados* 1ª Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. p. 71-79
- WAINWRIGHT, P. C. and SALE, P. F. 2002. *Ecomorphology of Feeding in Coral Reef Fishes*. Orlando,FL.: Academic Press. p. 33-55
- WESTNEAT, M. M. 2005. Local phylogenetic divergence and global evolutionary convergence of skull function in reef fishes of the family Labridae. *Proceedings of The Royal Society*, 272, p.993-1000.

WILGA, C. D. 2005. Morphology and Evolution of the Jaw Suspension in Lamniform Sharks. *Journal of Morphology*, 265, p.102-119.

ÖNAL, U ; C. LANGDON y I. ÇELİK 2008. Ontogeny of the digestive tract of larval percula clownfish, *Amphiprion percula* (Lacépède, 1802) a histological perspective. *Aquaculture Research*, 39, p.1077-1086

YAMAOKA K. Feeding relationships. In: KEENLEYSIDE MHA, ed. *Cichlid Fishes. Behaviour, ecology and evolution*. 1st ed. London: Chapman & Hall; 1991:151-172.

APÉNDICE 1

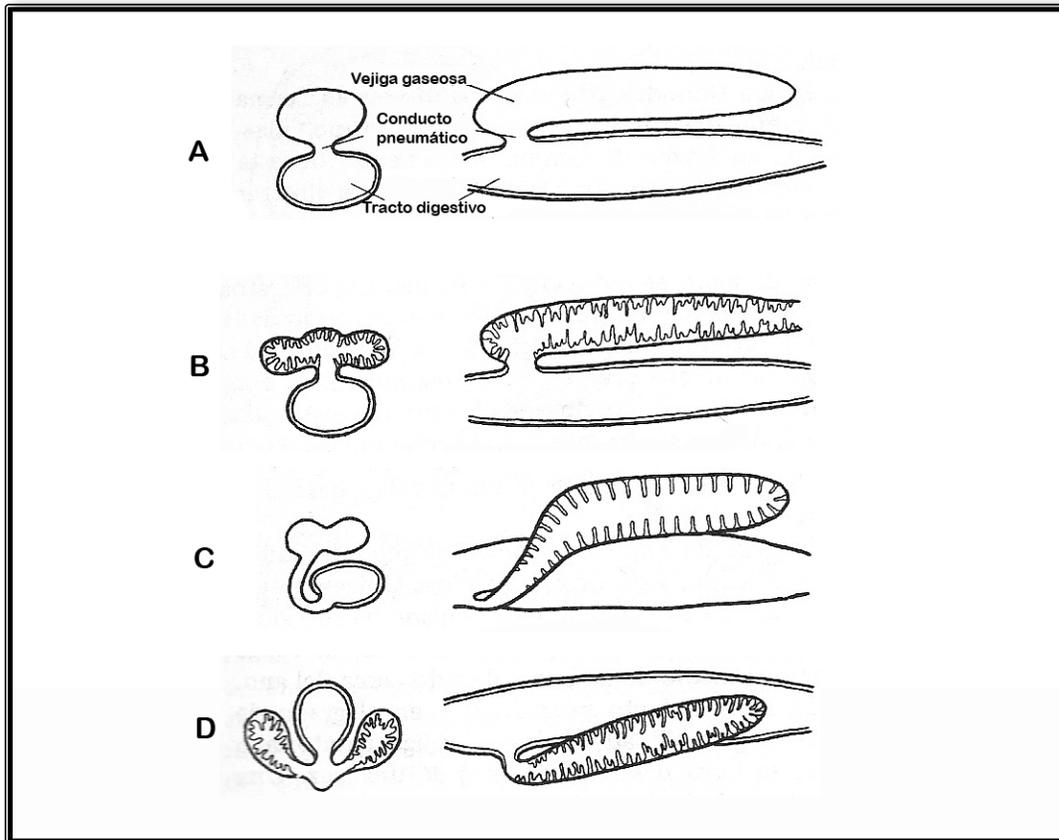
APÉNDICE 1

Figura 45.- Relación entre el trato digestivo y la vejiga gaseosa y su transformación en pulmones primitivos en algunos peces. **A** *Acipenser*; **B** *Lepisosteus* y *Amia*; **C** *Neoceratodus*; **D** *Protopterus* y *Lepidosiren* (Modificado de Lagler, 1990).

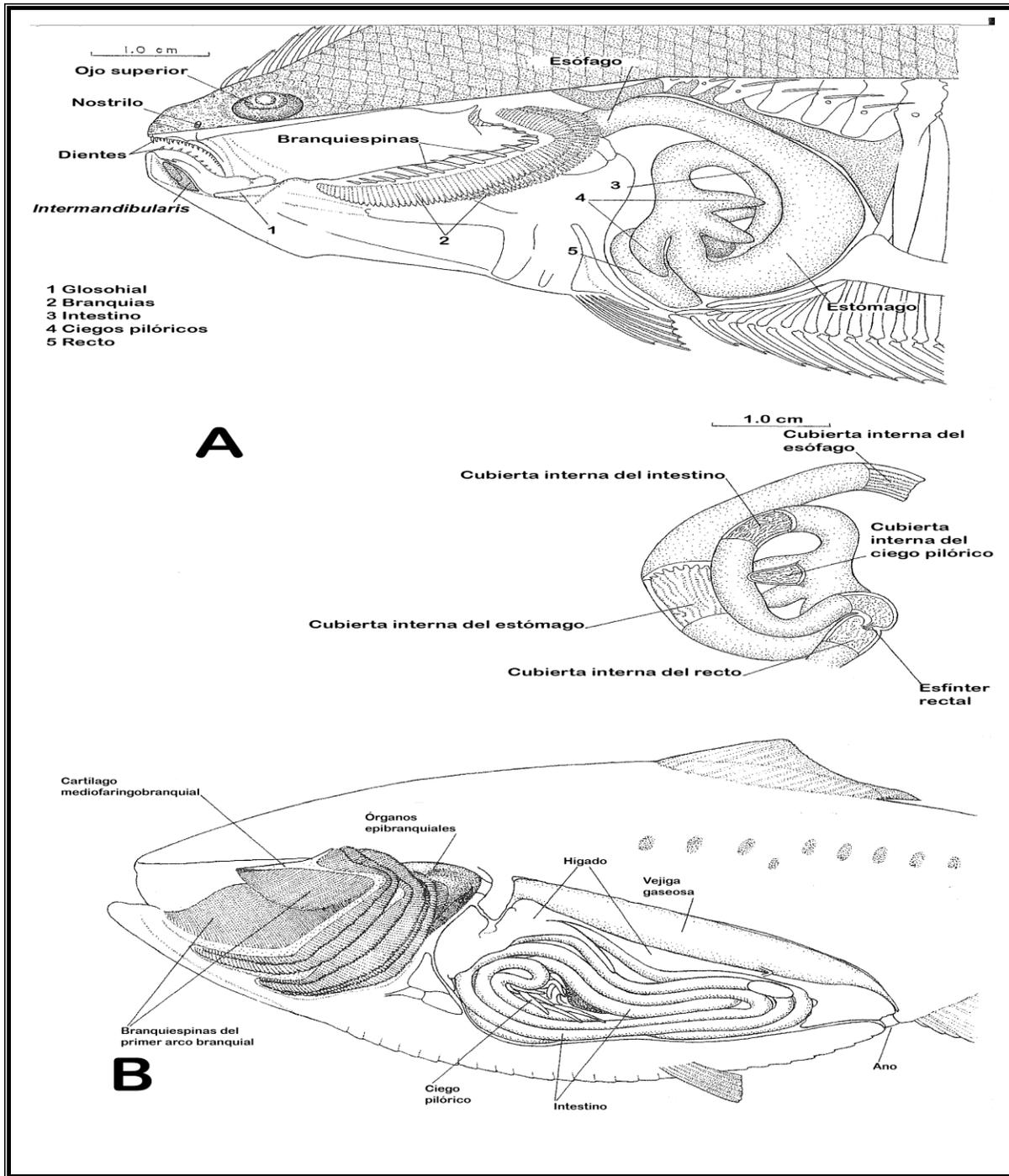


Figura 46.- Diferentes tipos de estómagos según el nivel trófico. **A** Carnívoro, *Citharichthys*, **B** Planctófago, *Brevoortia*. (Modificado de Kobelkowsky)

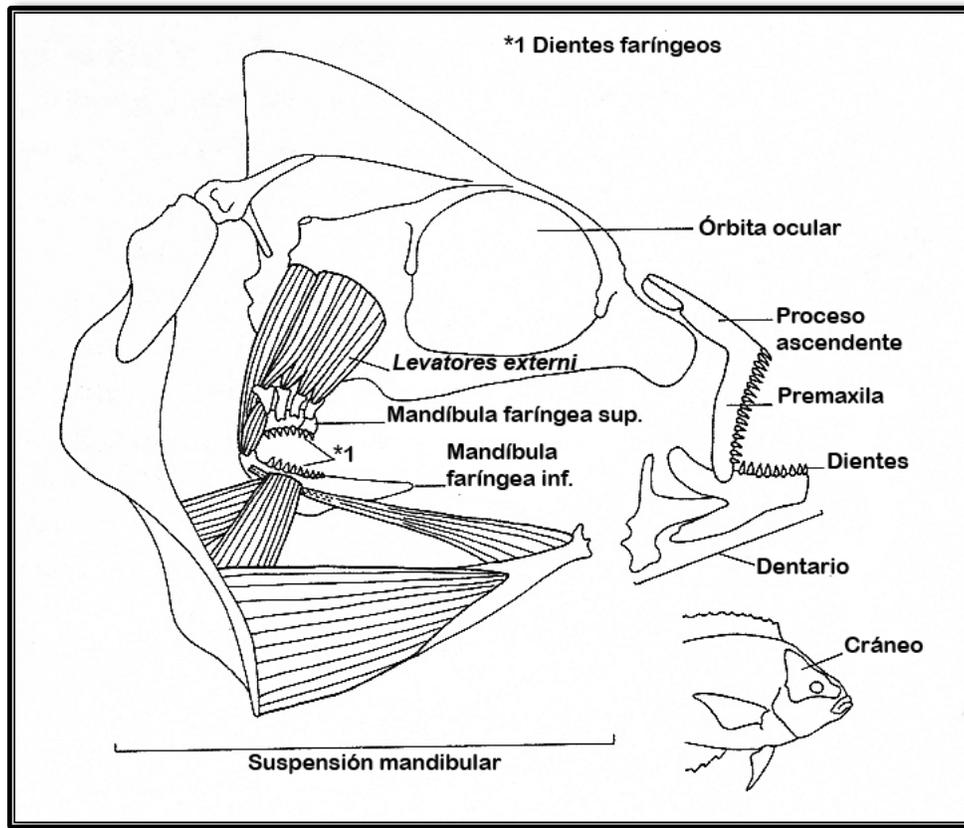


Figura 47.- Mandíbulas de los peces. Las bucales y las mandíbulas faríngeas (Tomado de Barlow, 2002).

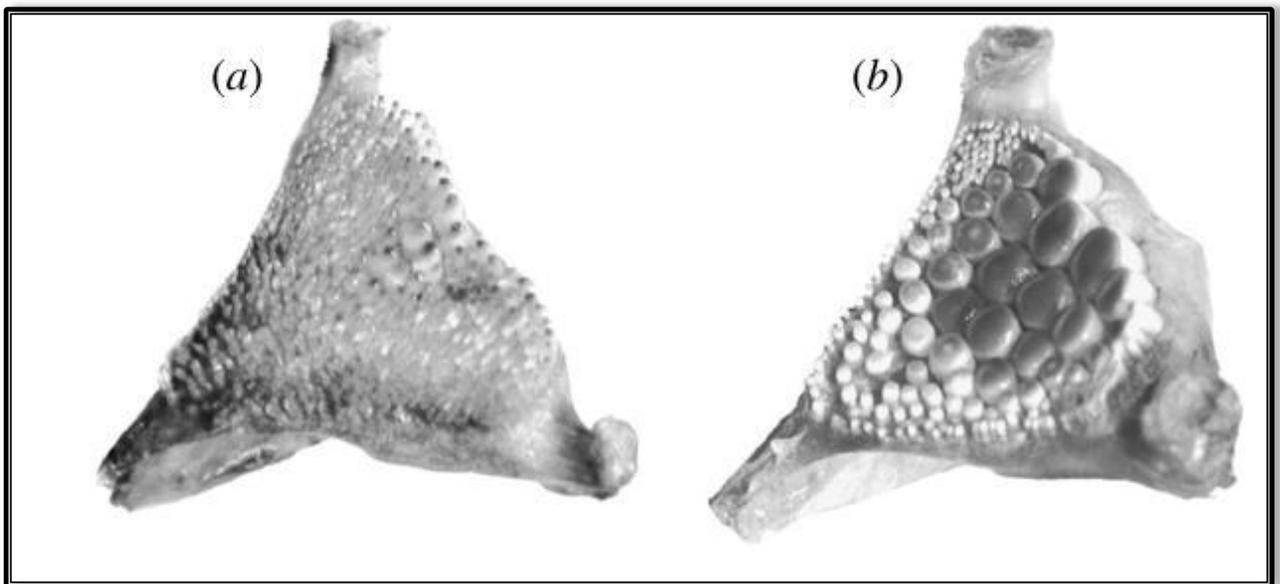


Figura 48.- Dientes faríngeos de *Herichthys minckleyi* (Tomado de Husley, 2006).

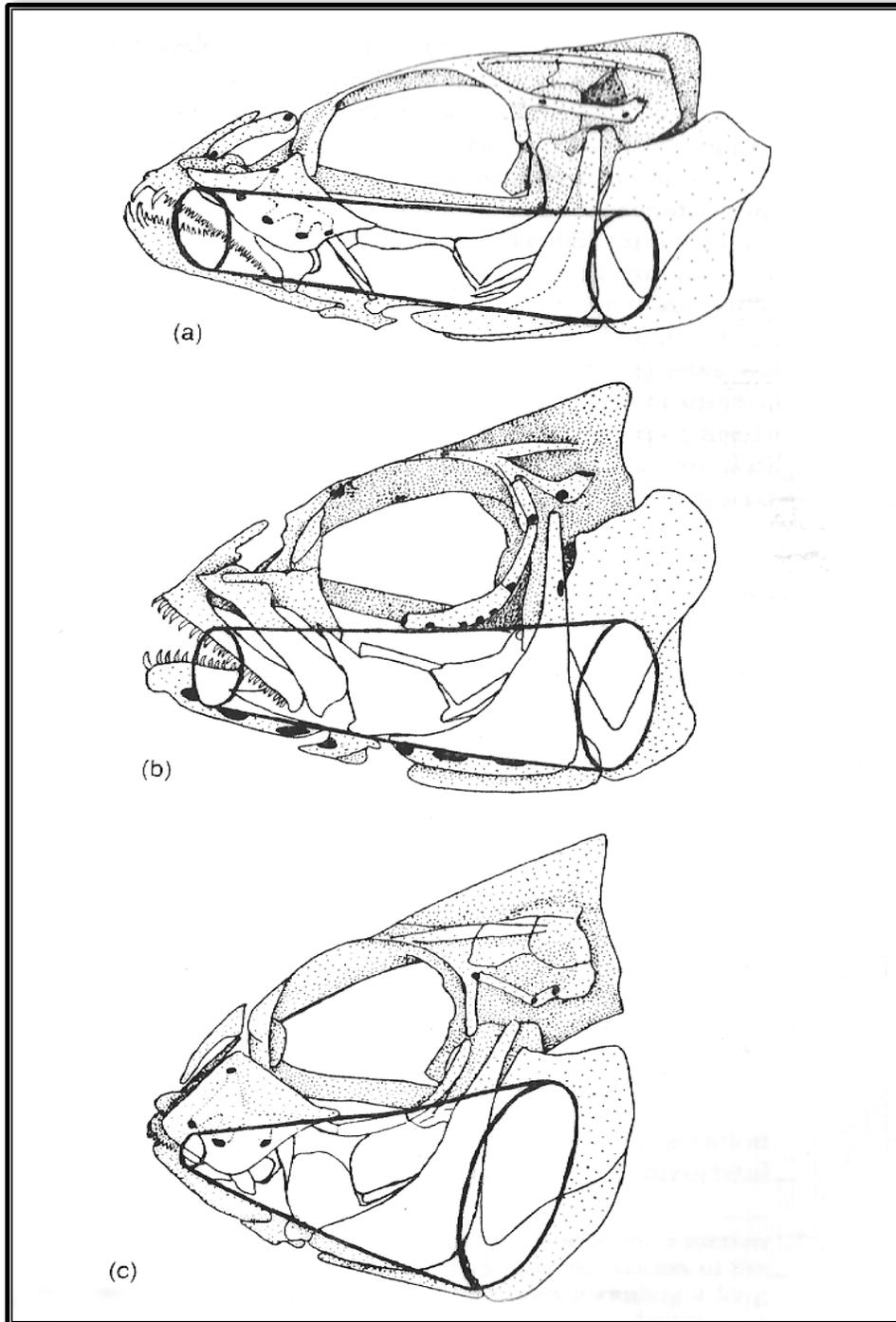


Figura 49.- Morfologías según la conducta alimentaria a) Alimentación por atragantamiento; b) Modelo combinado de atragantamiento y succión; c) Alimentación por succión. Mientras mayor sea la diferencia en la base del cono truncado con respecto a la porción apical, la diferencia de presión será también mayor (Modificado de Liem, 1991).

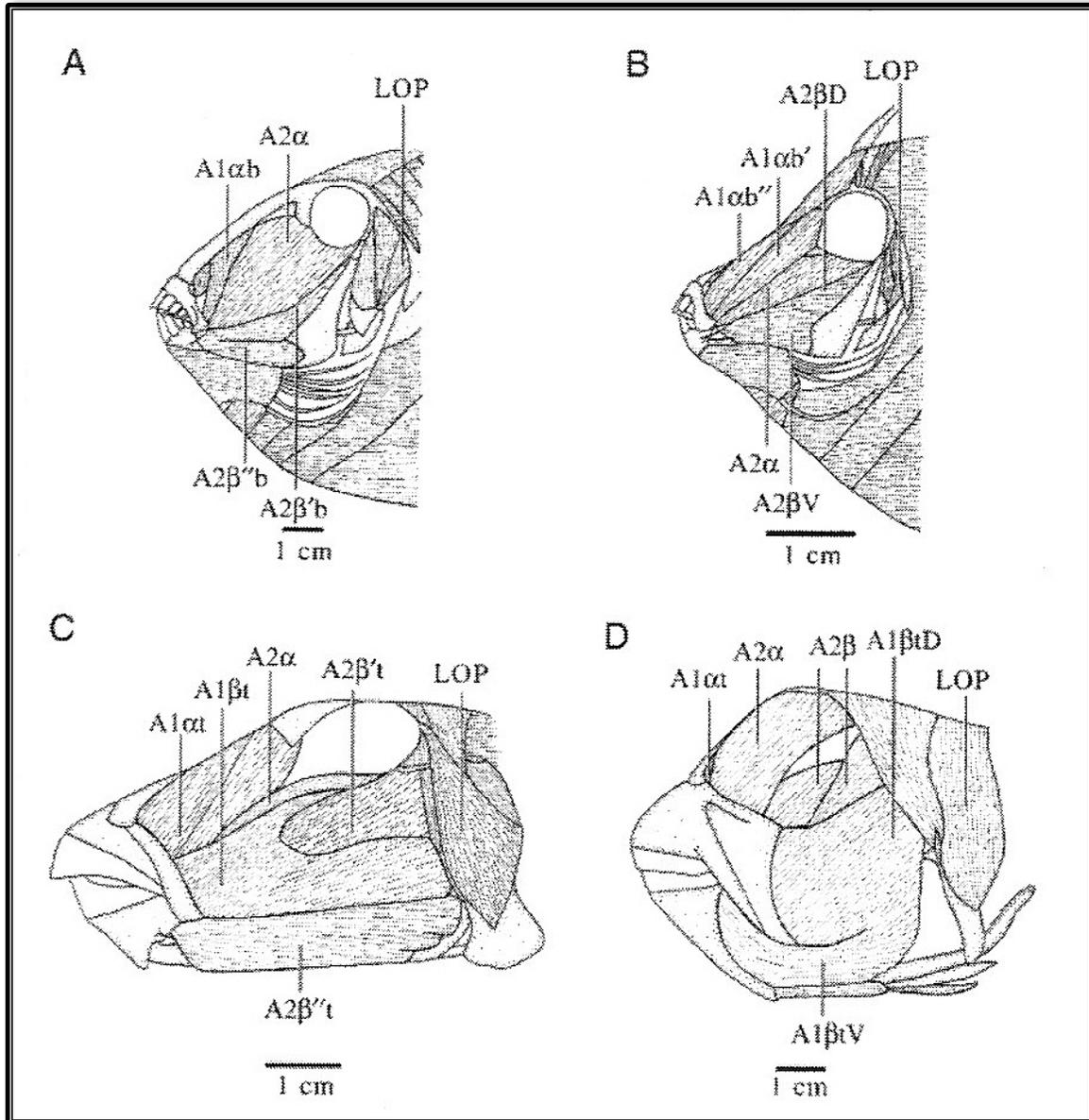


Figura 50.- Musculatura de los principales Tetraodontiformes. Se utilizan las literales tal y como se definen en el artículo (tomado de Friel y Wainwright, 1999).

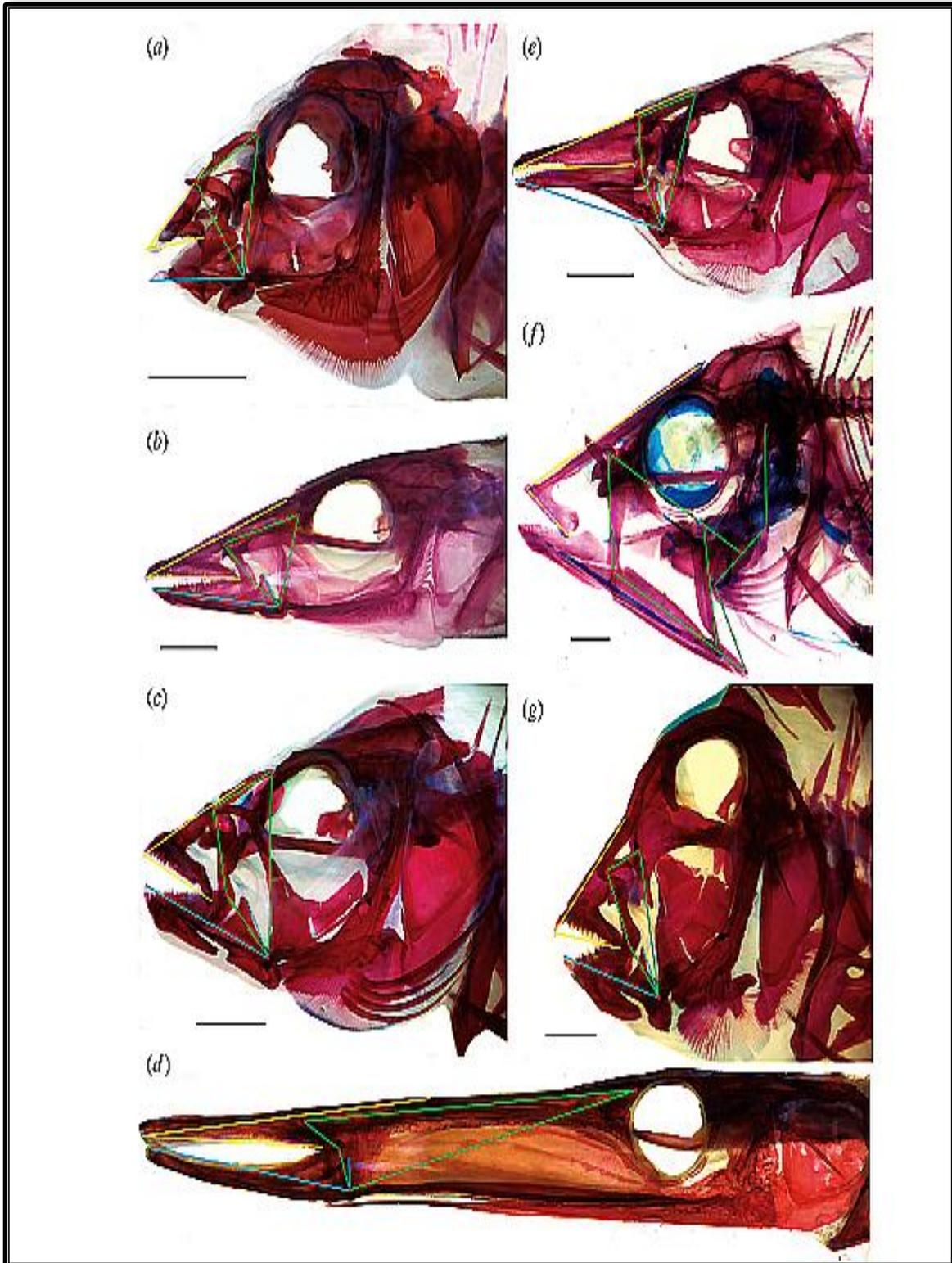


Figura 51.- Peces de la familia Labridae transparentados y mostrando el 4BL. La barra de referencias es de 5 mm. (tomado de Westneat *et al.* 2005).

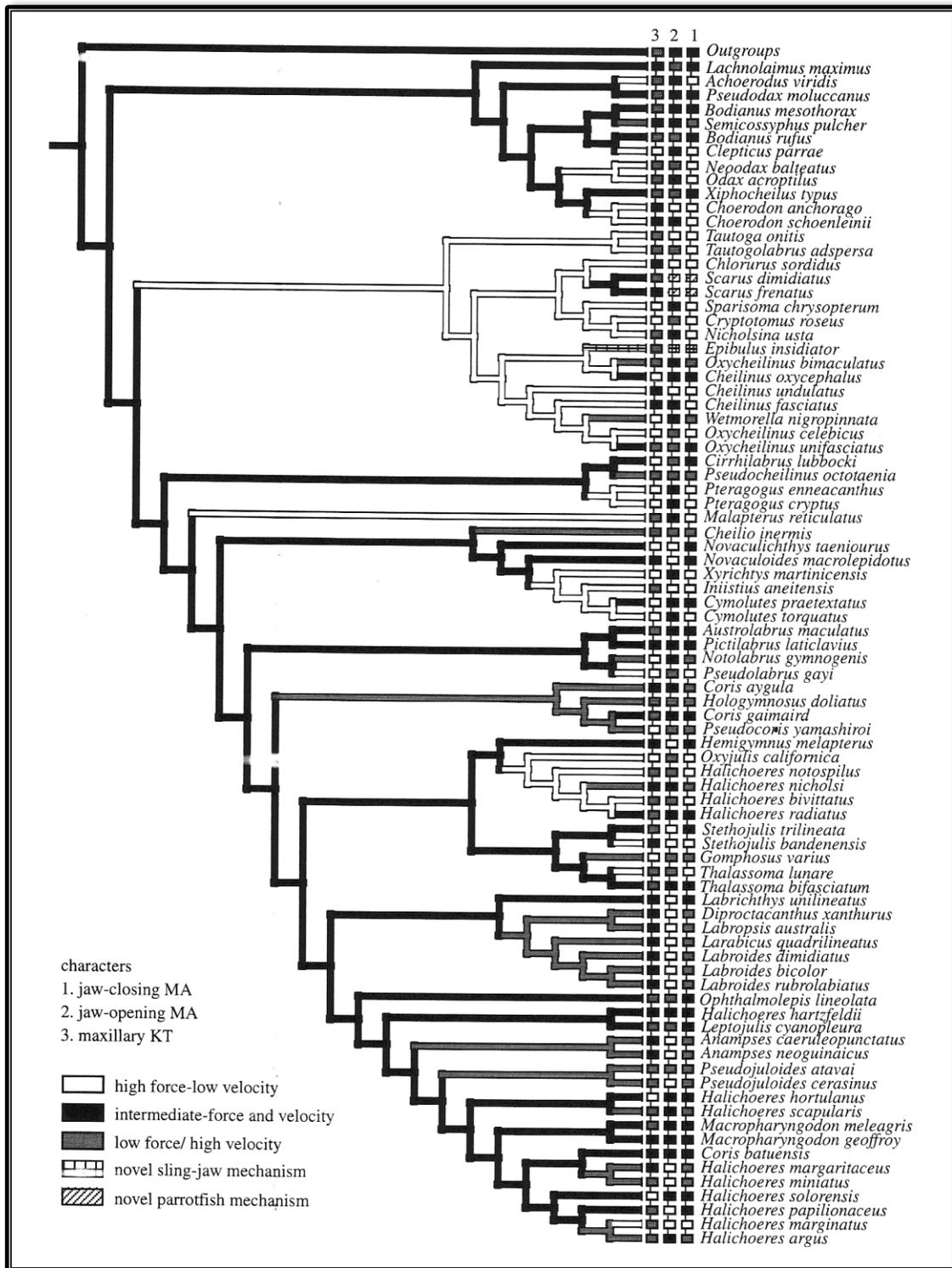


Figura 52.- Cladograma de peces de la familia Labridae en base al 4BL. El cladograma está optimizado con un análisis bayesiano (tomado de Westneat *et al.* 2005).

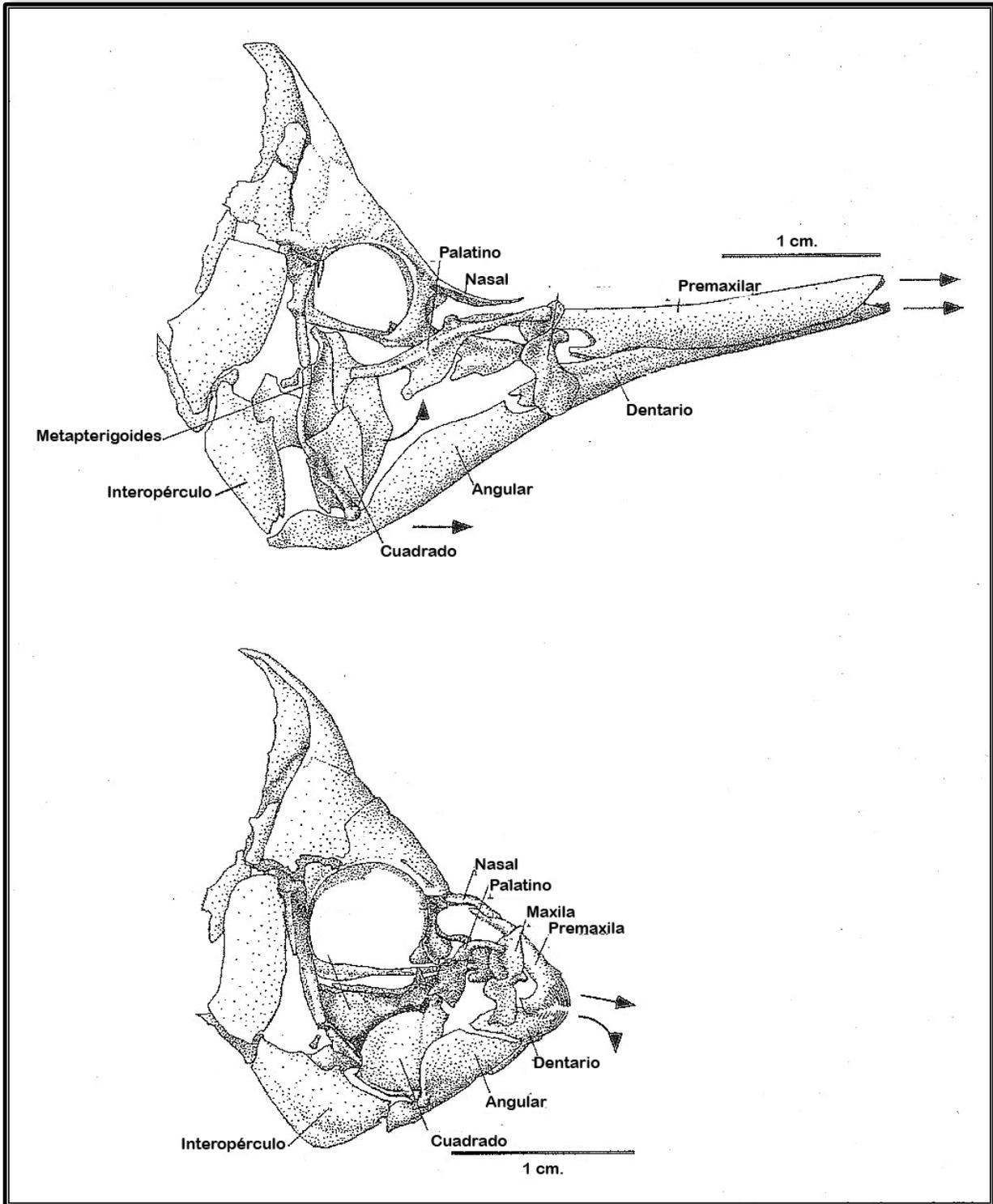


Figura 53.- Cráneos de peces mariposa *Forcipiger longirostris* y *Chaetodon xanthurus*. Las flechas indican la dirección del movimiento. (Tomado de Ferry-Graham *et al.* 2001).

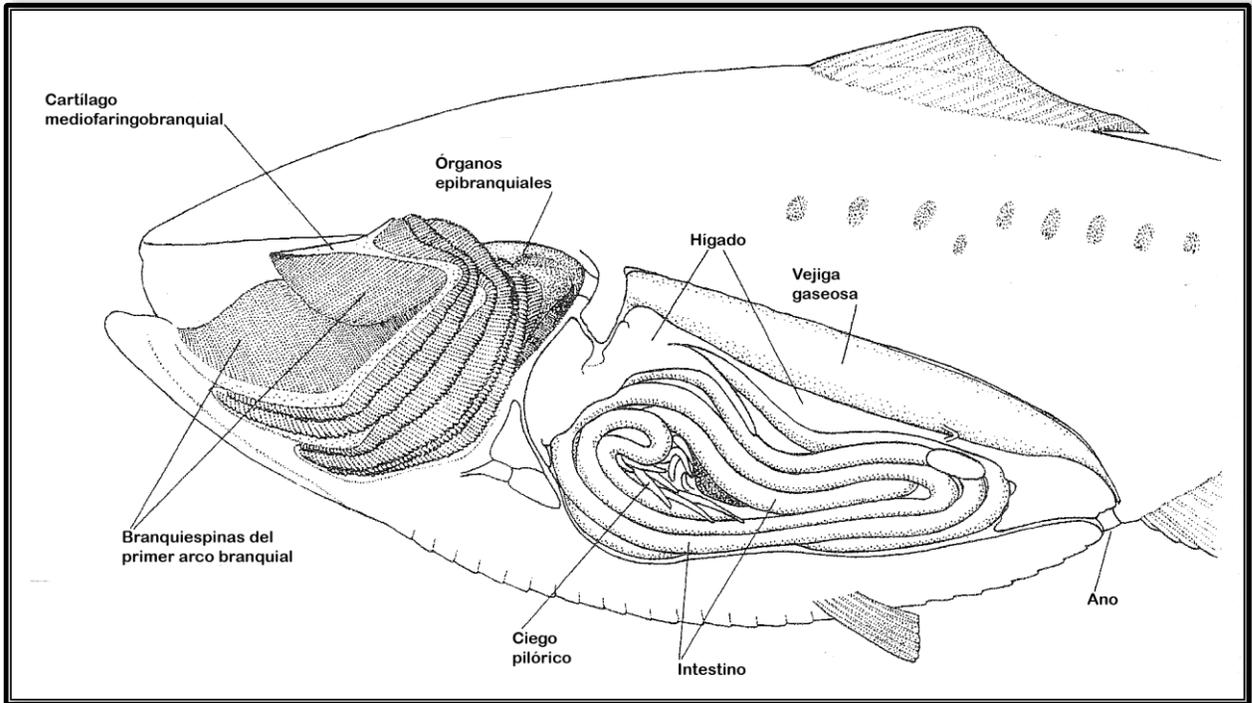


Figura 54.- Ubicación de las branquiespinas de *Brevoortia patronus* (Modificado de Castillo *et al.* 1996).

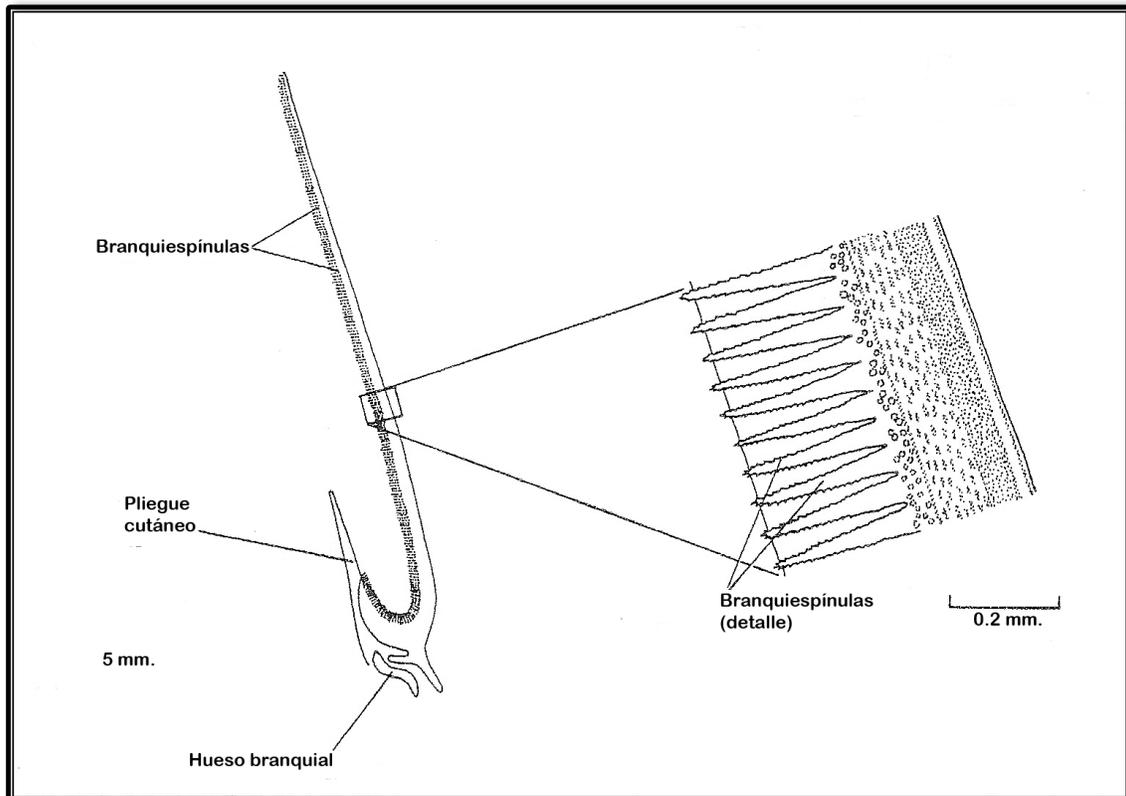


Figura 55.- Detalle de las branquiespinas de *Brevoortia patronus* (Modificado de Castillo *et al.* 1996).



Figura 56.- *Herichthys minckleyi* morfo piscívoro (Modificado de Cichlid Room Companion).

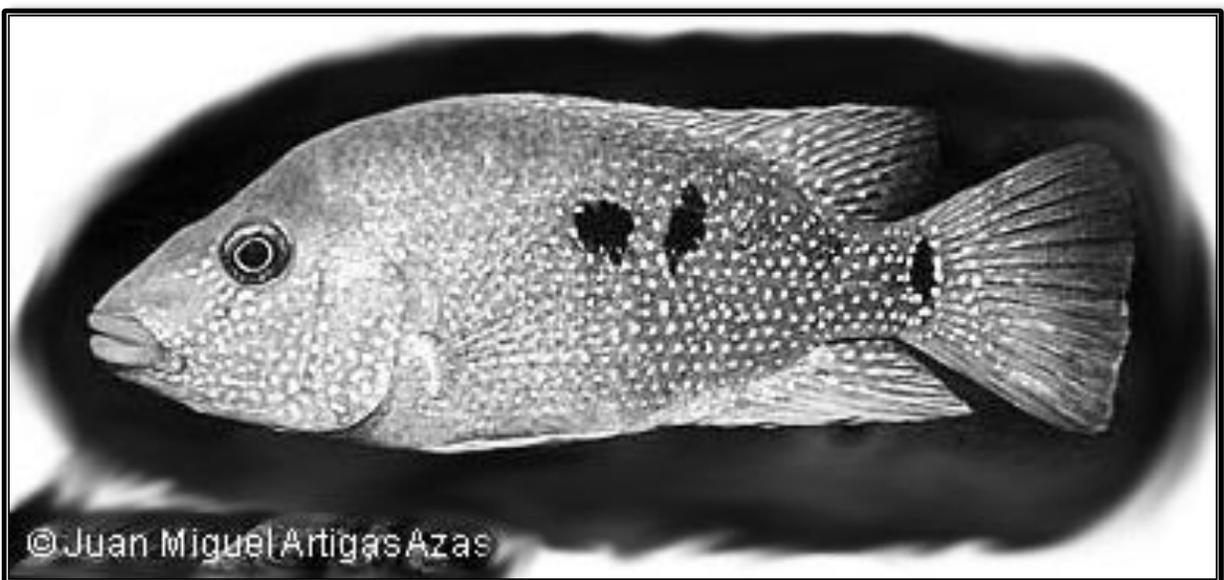


Figura 57.- *Herichthys minckleyi* morfo malacófago (Modificado de Cichlid Room Companion).

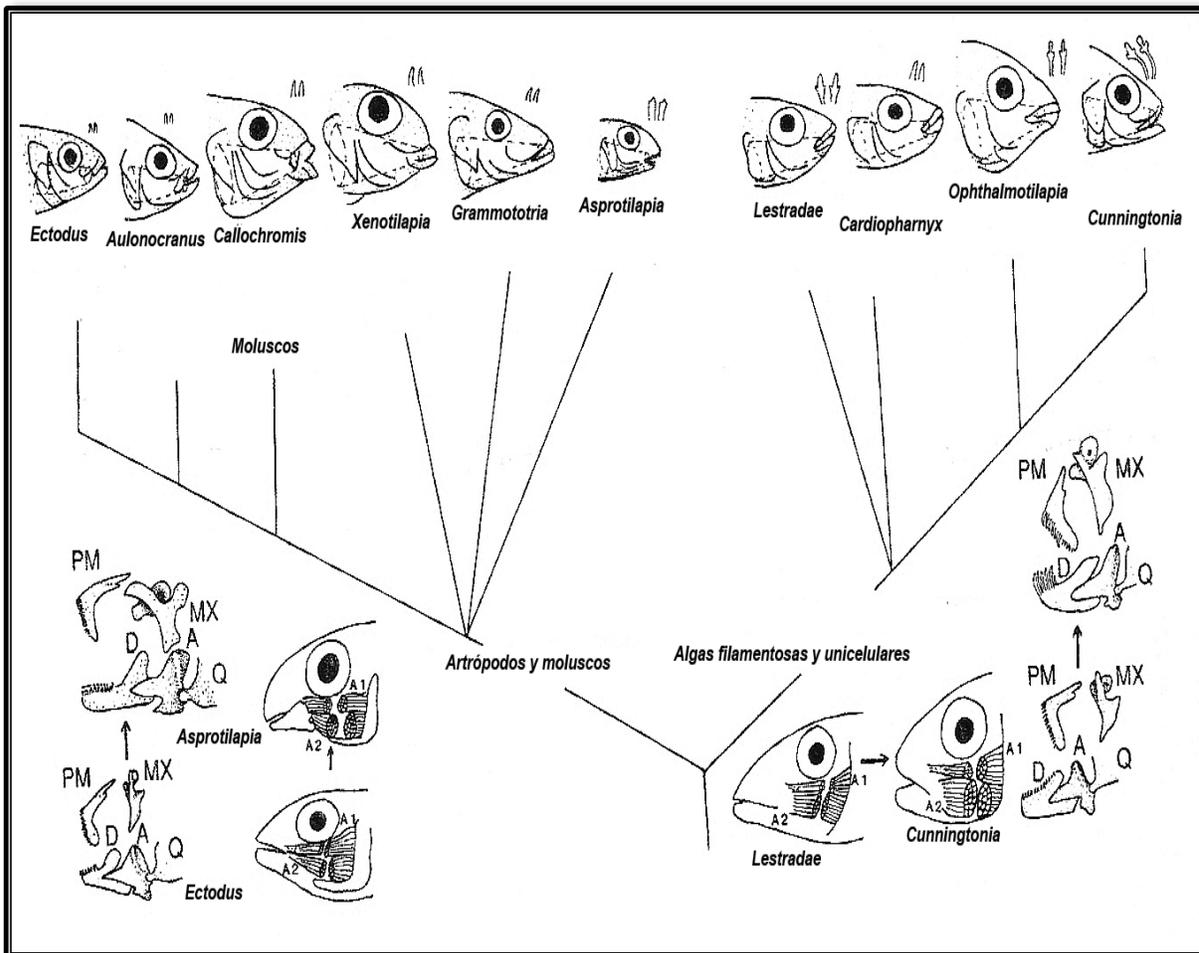


Figura 58.- Diversidad morfológica y trófica de cíclidos del lago Tangañica. Se comparan los paquetes musculares del *adductor mandibulae* en especies durófagas y herbívoras así como el premaxilar, (PM); maxilar, (MX); dentario, (D); articular, (A) y cuadrado, (Q) (Modificado de Liem, 1991).



Figura 59.- Perfil de un *Capichromis orthognathus*, un paidófago del Lago Malawi (Modificado de Fishbase, 2009).