



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

CARRERA DE BIOLOGÍA

Análisis morfométrico comparativo del esqueleto branquial en
los peces *Selene peruviana* y *Trichiurus lepturus*.

T E S I S PROFESIONAL QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

Presenta:

Ana Belem Avila Suárez

Director de Tesis: Dr. Jorge Ricardo Gersenowies Rodríguez

Los Reyes Iztacala, Estado de México

Mayo, 2014





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.

*A mi hijo Damián, por toda la felicidad que me dio con su llegada.
Con la intención de que este trabajo sea para él un ejemplo de fortaleza y una motivación en su desarrollo
personal.*

AGRADECIMIENTOS

A mi mamá Lucinda Suárez Flores, por entregar gran parte de su vida en mis cuidados y educación, por su apoyo y comprensión durante mi formación académica, por estar a mi lado en las buenas y en las malas, por ser mi mejor amiga y mi confidente, por su paciencia y todo el amor que siempre ha tenido para mí.

A mi papá José Guillermo Avila Acevedo, por inculcarme el gusto por la ciencia, por contagiarme de entusiasmo y motivarme para dar siempre lo mejor de mí, por todo su apoyo en mi formación profesional y sus sabios consejos en mi vida personal, por transmitirme su fuerza y por hacerme sonreír en los momentos más duros.

A mi hermana Betsaida Lucinda Suárez Flores, por ser mi compañera de aventuras y por todas las lecciones que aprendimos juntas, por dejarme ir siempre de su mano y crecer una con la otra.

A mi asesor, el Dr. Gersenowies, por dejarme pertenecer a su grupo y por todo el apoyo y comprensión durante mi estancia en el Laboratorio de Anatomía Animal Comparada, porque su sabiduría y su calidad humana han sido para mí una gran motivación e impulso para la culminación de mi tesis y la continuación de mis estudios.

A mi profesor René Ramírez Ruiz por esas magníficas clases en donde aprendí tanto y conocí a personas valiosísimas; por su confianza y por todo el tiempo que ha invertido en apoyarme y escucharme, por ser un excelente profesor y un gran amigo.

A mi gran amiga Joali, por todas las experiencias que vivimos y los aprendizajes que adquirimos juntas a lo largo de la carrera, por dejarme saber que puedo contar con su apoyo en cualquier situación y por todos los consejos que ha tenido para mí. Gracias por tu compañía, tu comprensión y por regresarme a la realidad cuando ha sido necesario. Ahora tengo muchas anécdotas divertidas para contarle a mi hijo, anécdotas de las que tú formas parte.

A mis amigos Mario, Angie, Héctor, Daniel, Hugo y Perla por estar siempre a mi lado y por brindarme su sincera amistad a pesar de los conflictos sucedidos y errores cometidos, gracias amigos por regalarme una sonrisa, una palabra de aliento o una opinión, por los chascarrillos y las conversaciones durante horas.

A todos mis compañeros de laboratorio por las divertidas mañanas y tardes que pasé en su compañía, por todas las veces que amenizaron el trabajo y por todo lo que me permitieron aprender de cada uno de ustedes.

A mis profesores de la carrera, Arnulfo, Memo, José Luis, Antonio Cisneros, Ángel Durán, José Luis Tello, Rocío, Anita, Maru Heres, Juanita, Ramón, José Antonio, Edith, Arturo Rocha, Gersenowies, Sofía Solórzano etc., porque con su entrega durante las sesiones de clase, me guiaron para culminar con pasión mis estudios y mantener mi gusto por la ciencia más hermosa.

A todas las personas que compartieron conmigo un lapso de su vida, durante mi estancia en la FES Iztacala.

CONTENIDO

RESÚMEN	1
CAPÍTULO 1	
Introducción.	2
CAPÍTULO 2	
Antecedentes.	
1. Morfometría.	8
2. Morfología.	9
3. Biología del desarrollo.	10
4. Evolución.	11
CAPÍTULO 3	
Descripción de las especies.	
1. Actinopterygii, Perciformes, Carangidae.	14
2. Actinopterygii, Perciformes, Trichiuridae.	15
CAPÍTULO 4	
Hipótesis.	17
CAPÍTULO 5	
Objetivo general.	18
Objetivos particulares.	18
CAPÍTULO 6	
Método.	
1. Obtención y preparación del material biológico.	19
2. Obtención y tratamiento de datos.	21
CAPÍTULO 7	
Resultados.	
1. Descripción morfológica.	22
2. Análisis alométrico.	26
CAPÍTULO 8	
Discusión de resultados.	32
CAPÍTULO 9	
Conclusiones.	39
APÉNDICE 1	
1.1 Abreviaturas.	41
1.2 Longitudes morfométricas.	42
1.3 Matriz de datos.	43
1.4 Longitudes significativas.	46
APÉNDICE 2	
2.1 Análisis alométrico en <i>S. peruviana</i> .	49
2.2 Análisis alométrico en <i>T. lepturus</i> .	49
2.3 Análisis alométrico de las longitudes comunes en ambas especies.	52
Literatura citada.	53

RESÚMEN

En el presente trabajo se describió y comparó morfométricamente el esqueleto branquial de *Selene peruviana* y *Trichiurus lepturus*, los cuales pertenecen al grupo de los Perciformes, para determinar la existencia de simplesiomorfías y apomorfías. Para ello, se estimaron las longitudes patrón y se transparentó con tinción diferencial el esqueleto de los especímenes; se extrajo la región hioidea y branquial del branquiocráneo, para continuar midiendo las longitudes de los elementos. A partir de los datos obtenidos, se realizó un análisis de correlación para la identificación de las medidas relacionadas, seguida de un análisis alométrico, considerando como medidas de referencia a la longitud total y la cefálica; por otra parte, se describió el esqueleto con ayuda de fotografías microscópicas y con cámara digital. De esta manera, las diferencias morfológicas encontradas entre los elementos del esqueleto branquial en las especies estudiadas son: la forma de los elementos ceratohiales y faringobranquiales, la disposición de los huesos faringobranquial 1 y epibranquial 1, así como la asociación del elemento epibranquial 3 con los faringobranquiales correspondientes en cada especie; también se diferencia la presencia de branquiaespinas, la forma y distribución de los dentículos faríngeos y rastrillos branquiales, así como la forma y disposición de filamentos branquiales. Mientras tanto, las características morfológicas que comparten las dos especies y que son consideradas propias de todos los Perciformes son: la pérdida del basibranquial 4 y la reducción de la serie de basibranquiales, la ausencia de la conexión ventral del cuarto arco con la serie, el alargamiento del faringobranquial 3 y el acortamiento del faringobranquial 4. Además, se encontraron 333 parejas de longitudes relacionadas significativamente en *S. peruviana*, de las que 10 resultaron isometrías de los elementos del esqueleto branquial, con respecto a la longitud total y cefálica. En *T. lepturus*, se hallaron 1042 parejas de longitudes relacionadas, de las que 27 isometrías son respectivas a la longitud total y, 38 isometrías y 4 alometrías positivas corresponden a la longitud cefálica. Así, existe un mayor número de apomorfías en *S. peruviana*. Los elementos del esqueleto branquial que pueden considerarse simplesiomorfías de los Perciformes, son el ceratohial anterior derecho, el hipobranquial 2 derecho, el ceratobranquial 3 derecho, el ceratohial posterior izquierdo, el sexto y séptimo radio branquiostego del lado izquierdo, el basibranquial 2 y el faringobranquial 4 del lado derecho. Se propone que las apomorfías encontradas, corresponden a las presiones de selección a las que están sujetas cada una de las especies, lo que está relacionado con su hábitat y particularmente con sus hábitos alimenticios y de locomoción.

CAPÍTULO 1

Introducción.

El esqueleto es la estructura que protege las partes blandas de los vertebrados, proporcionándoles forma, soporte y movimiento. Frecuentemente se divide en craneal y poscraneal. El esqueleto craneal está formado por tres secciones, el condrocáneo, que rodea y da soporte al cerebro; el dermatocráneo, que forma las paredes y el techo de la bóveda cerebral y, el esplanocráneo o esqueleto branquial, constituido por una serie de arcos, que sostienen a las hendiduras faríngeas y forman las mandíbulas y el aparato hioideo (Kardong, 2007).

La evolución del esqueleto branquial se relaciona con el cambio en la forma de vida que experimentaron los vertebrados, los cuales se constituyeron como organismos cada vez más dinámicos, desarrollando mandíbulas y mejorando así su ventilación, lo que contribuyó con la modificación de su dieta (Mallat, 1996). De esta manera, durante los estadios tempranos de la evolución, la faringe mantuvo funciones alimenticias y respiratorias (Hildebrand y Goslow, 2001), que fueron especializándose con el curso del tiempo.

En la actualidad, la faringe de muchos vertebrados mandibulados cuenta con funciones alimenticias, mientras que en organismos no mandibulados, algunos peces y larvas de anfibios, persiste la función respiratoria de esta estructura, que está modificada a manera de branquias formadas por sacos, que constan de arcos branquiales, músculos y filamentos respiratorios asociados con nervios y vasos sanguíneos particulares (Hildebrand y Goslow, 2001). Exceptuando a los primeros dos arcos branquiales, el resto de ellos, funcionan como sostén del aparato branquial.

El arco más anterior, es llamado mandibular y está formado dorsalmente por el elemento denominado palatocuadrado y, ventralmente por el cartílago de Meckel; el segundo arco es el hioideo, cuyo elemento más prominente lleva el nombre de hiomandibular, al que se articula el ceratohial y el basihial. A continuación sigue un número variable de arcos branquiales, cada uno de los cuales consta de al menos cinco elementos, que son nombrados: faringobranquial, epibranquial, ceratobranquial, hipobranquial y basibranquial (Kardong, 2007). Cabe mencionar que, evolutivamente, cada grupo de organismos vertebrados presenta modificaciones en el esqueleto branquial, especialmente en el arco mandibular.

En peces, por ejemplo, los huesos membranosos sostienen los dientes marginales, el arco mandibular experimenta regresión y un gran número de huesos suelen reemplazar el palatocuadrado (Hildebrand y Goslow, 2001). El hueso que presenta mayor importancia evolutiva, es el cuadrado, que funciona a manera de bisagra en la maxila, mientras que la

mandíbula está unida a la caja craneana por el pequeño hueso articular (Hildebrand y Goslow, 2001).

El segundo arco sostiene a la mandíbula, excepto en dipnoi, placodermos y mamíferos (Hildebrand y Goslow, 2001), conformando las suspensiones anfiestilica (en tiburones primitivos, algunos peces óseos y en crossopterigios), donde la mandíbula se une a la caja craneana en la parte anterior por el palatoc cuadrado y, en la posterior por la hiomandíbula y, hioestilica (en la mayoría de los peces óseos), en donde el arco mandibular está unido a la caja craneana a través de la hiomandíbula, añadiéndose el hueso simpléctico (Kardong, 2007).

Ahora bien, de acuerdo con Gregory (1959), en los peces óseos el esqueleto suele dividirse, de manera general, en el neurocráneo, que comprende un conjunto de huesos dérmicos y, el branquiocráneo, que incluye la región mandibular, en donde se encuentra el arco oromandibular y algunos huesos dérmicos; la región hioidea, con el arco hioideo y las series operculares y, la región branquial, constituida por los arcos branquiales con sus placas dérmicas adjuntas (figura 1).

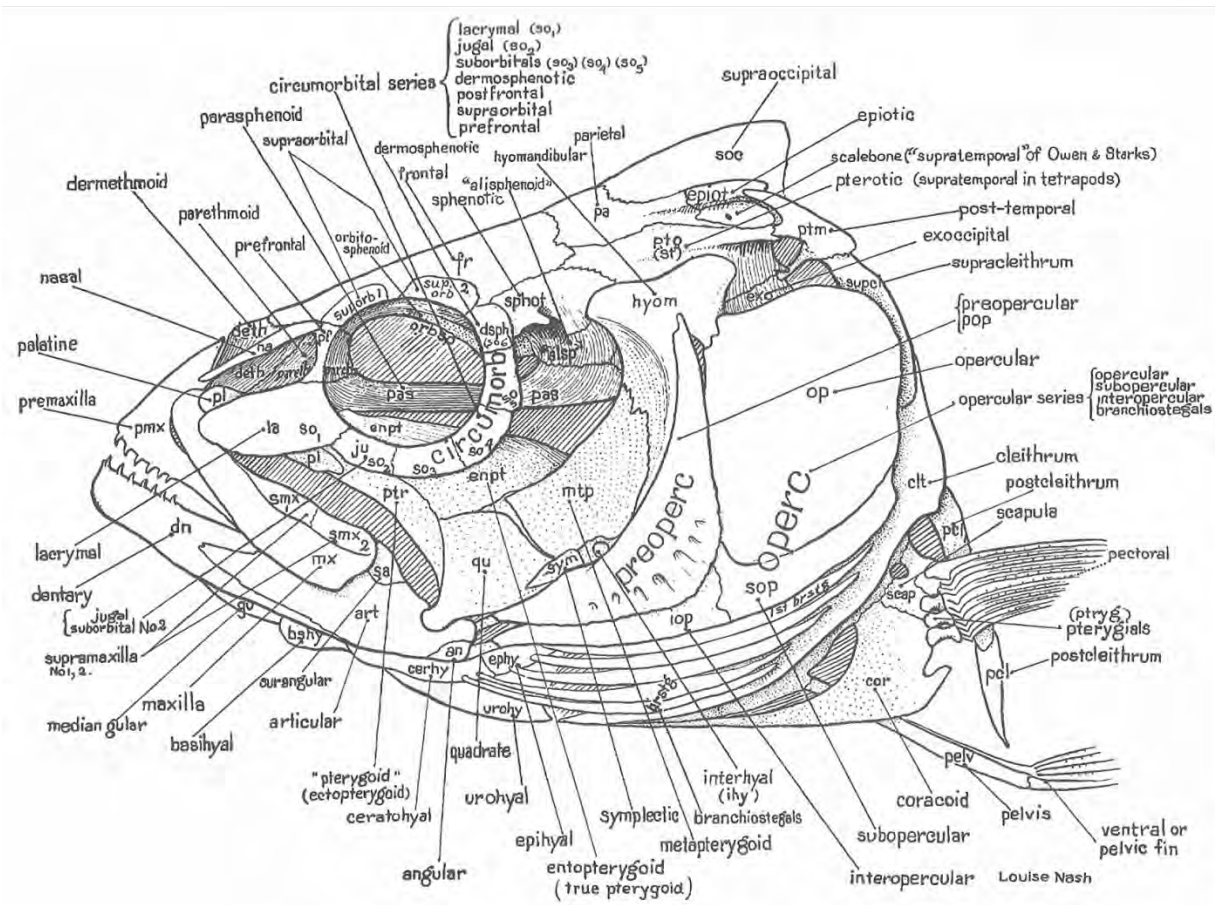


Figura 1. Elementos constituyentes del neurocráneo y branquiocráneo en los peces óseos. Tomado de Gregory, 1959.

De esta manera, la región oromandibular del branquiocráneo, está conformada por los huesos premaxilar, supramaxilares, el maxilar y el palatoc cuadrado; mientras que en el techo de la cavidad bucal se encuentra el autopalatino, cubierto por el palatino dentífero I, el suprapterigoides, el metapterigoides, el endopterigoide o mesopterigoide, cubierto ventralmente por el palatino dentífero II y, el pterigoides, cubierto en la parte ventral por el dentífero que parte del ectopterigoide. En cuanto a la maxila, la parte distal (el hueso articular), está cubierto inferiormente por el angular, lateralmente por el dermatoarticular (puede estar fusionado con el articular) y, medialmente por el prearticular; también en esta parte, se encuentra el tendón sesamoide articular, mientras que en la zona distal, se halla el hueso dentario, cubierto por los infradentarios 1, 2, y 3 (Gregory, 1959).

En la región hioidea (figura 2), se observa el arco hio mandibular que sostiene postero-lateralmente al hueso opercular y subopercular y está cubierto dorsalmente por el preopercular; también se encuentran los huesos simpléctico, el interhial, que se ubica lateral al interopercular, el epihial, que sostiene dorsalmente a la placa dentífera y el ceratohial, que soporta en la parte ventral a los rayos branquiostegos; además, se encuentran los huesos hipohial y basihial, cubiertos dorsalmente por la placa dentífera y el tendón urohial (Gregory, 1959).

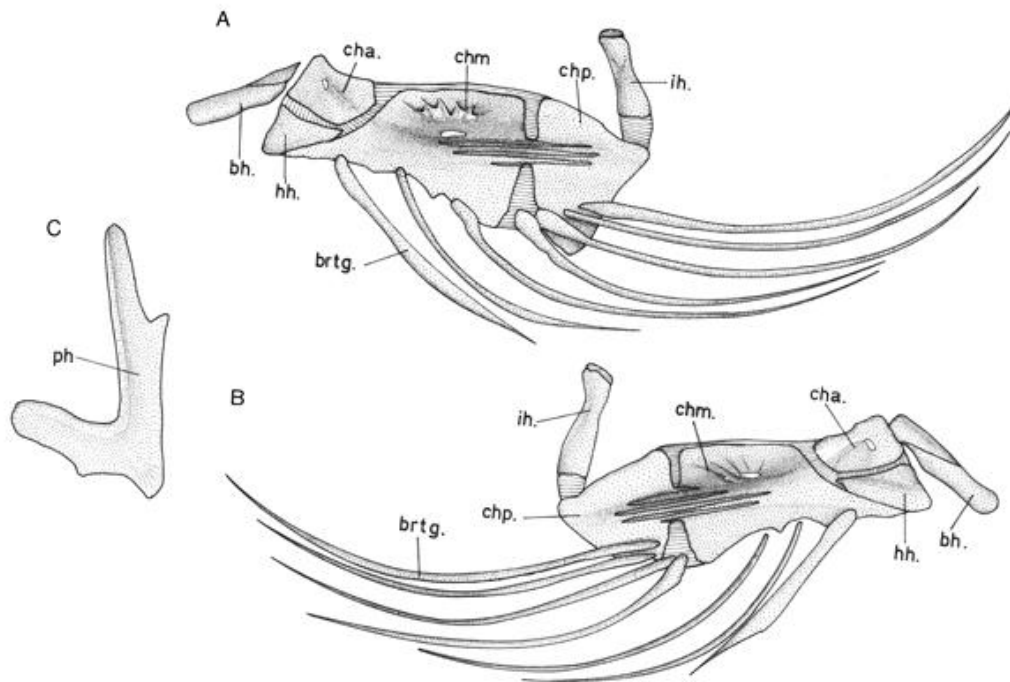


Figura 2. Región hioidea del branquiocráneo en *Hippoglossina macrops*. bh. Basihial; brtg. Rayos branquiostegos; cha. Ceratohial anterior; chm. Ceratohial medio; chp. Ceratohial posterior; hh. Hipohial; ih. Interhial; ph. Parahial. Tomado de Flores y De la Hoz, 2010.

En la región branquial (figura 3), se observan los arcos branquiales, formados por los cuatro huesos faringobranquiales, los cuatro epibranquiales, cinco ceratobranquiales, cuatro hipobranquiales, cubiertos dorsalmente por las placas dentígeras y, tres basibranquiales, que en algunos casos, se encuentran cubiertos ventralmente por la placa gular. Los huesos dérmicos que también se hallan en esa región son los faríngeos superiores e inferiores (Gregory, 1959).

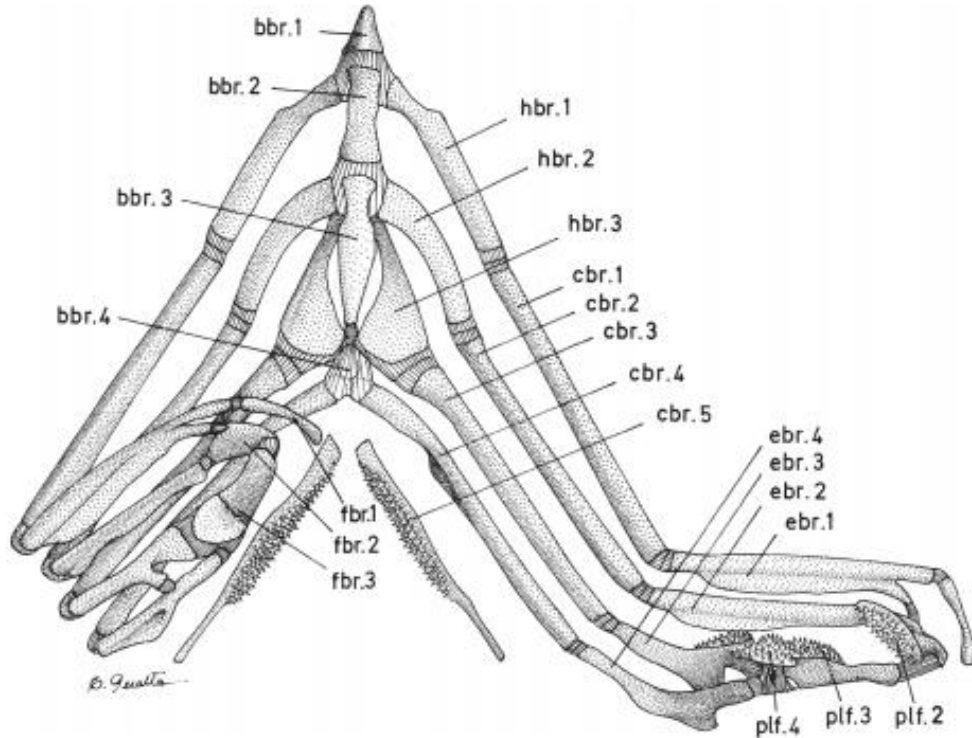


Figura 3. Región branquial del branquiocráneo en *Hippoglossina macrops*. bbr. 1, 2, 3, 4. Basibranquiales 1, 2, 3, 4; cbr. 1, 2, 3, 4, 5. Ceratobranquiales 1, 2, 3, 4, 5; ebr. 1, 2, 3, 4. Epibranquiales 1, 2, 3, 4; fbr. 1, 2, 3. Faringobranquiales 1, 2, 3; hbr. 1, 2, 3. Hipobranquiales 1, 2, 3; plf. Placa faríngea dentada. Tomado de Flores y De la Hoz, 2010.

Ahora bien, la clasificación de los organismos vivos ha sido uno de los trabajos más importantes y exhaustivos dentro de la biología evolutiva; para ello, comúnmente se consideran las historias de las estirpes, conocidas como filogenias (Strasburger *et al.*, 2002), en cuya construcción destacan las aportaciones de la anatomía animal comparada, que considera las semejanzas y las diferencias morfológicas de las especies actuales, como consecuencia de la herencia de caracteres seleccionados y su acumulación gradual (Dobzhansky *et al.*, 1980), propuesta en la teoría de Darwin- Wallace.

Así pues, la correspondencia de las características anatómicas en los organismos, es resultado de dos procesos independientes (Dobzhansky *et al.*, 1980); en el caso de las homologías, la similitud es debida a la herencia a partir de un antepasado común; mientras que en las analogías, la semejanza funcional es la causante de la adaptación anatómica a un ambiente particular. Así pues, para comparar las características morfológicas de los organismos, con el fin de establecer relaciones evolutivas, se consideran las homologías.

Existen dos normas complementarias que contribuyen a diferenciar la homología de las restantes semejanzas (Simpson, 1961). En primer lugar, con relación a una característica dada, la minuciosidad de la similitud embriológica y anatómica, sugiere homología y, en segundo lugar, cuanto mayor sea el número de características similares entre dos organismos, mayor es la probabilidad de presentar homología, y por tanto, el origen común. Actualmente, suelen considerarse algunos criterios, además del anatómico y el embriológico, para el establecimiento de homologías, entre los que se encuentran, el paleontológico, el genómico, el proteómico y el topográfico.

Otro aspecto a considerar en el establecimiento de relaciones evolutivas, es la ontogenia de los individuos, puesto que los cambios morfológicos producidos por el proceso evolutivo, que originan la variación sobre la que actúa la selección natural, requieren modificaciones en los procesos de desarrollo (Gersnowies, 2007). De esta manera, suelen considerarse la heterocronía y la alometría, como aproximaciones para el estudio evolutivo de los caracteres morfológicos de los individuos.

En la heterocronía, el cambio de los caracteres morfológicos, como resultado de cambios en el desarrollo, se relaciona explícitamente con el tiempo, mientras que en la alometría, la relación con esta variable queda implícita, al considerar que los organismos en crecimiento cambian a través del espacio de los caracteres morfológicos; de esta manera, la alometría es una regla de proporcionalidad y supone que en organismos diferentes, existe cierta variación en la relación entre algún aspecto cuantitativo y una medida de referencia, lo que responde a una condición propia de la filogenia o a un patrón que es consecuencia de un proceso evolutivo (Gersnowies, 2007). Ambas aproximaciones se encuentran dentro del método de la morfometría, en donde se emplean la forma y medida de los organismos o cualquiera de sus características cuantitativas, como criterios de clasificación o identificación.

Así pues, en el estudio anatómico de los organismos, desde el punto de vista evolutivo, es posible encontrar tres tipos de alometría, la positiva, en la que la proporción aumenta de acuerdo con el aumento de la estructura de referencia; la negativa, en donde la proporción

disminuye a medida en que la estructura aumenta de tamaño y, la isometría, en donde la proporción es la misma, sea cual sea la magnitud de referencia (Gersenowies, 2007).

De esta manera, los análisis morfométricos son trascendentales en el estudio de la biología evolutiva, puesto que permiten el establecimiento de simplesiomorfías (caracteres primitivos, compartidos) y apomorfías (caracteres derivados), así como la determinación de los caracteres que se encuentran bajo un proceso de selección natural y los que son neutros. La constitución del orden de los Perciformes, ha experimentado cierta problemática, puesto que numerosos autores consideran que el taxón o los taxa subyacentes no son monofiléticos (Nelson, 2006), esta situación se agrava por la falta de información acerca de la morfología de los organismos que forman parte del grupo. El estudio de la osteología de los peces, desde el punto de vista morfométrico, contribuye a subsanar estas carencias, aportando datos importantes en biología evolutiva.

El esqueleto branquial de las especies *Selene peruviana* y *Trichiurus lepturus*, no ha sido estudiado desde el punto de vista morfométrico, por lo tanto, el presente trabajo pretende contribuir con el conocimiento anatómico de las mismas, a fin de proporcionar la información necesaria para la reconstrucción de patrones evolutivos involucrados, importantes en la determinación de filogenias.

CAPÍTULO 2

Antecedentes.

1. Morfometría.

Mazon y colaboradores (1998), realizaron la descripción morfométrica del área respiratoria de las especies reofílicas, *Plagioscion squamosissimus* y *Prochilodus scrofa*, a fin de relacionar los resultados con los hábitos alimenticios de cada una, considerando que la dimensión y organización de los componentes branquiales están en función de esto. Para ello, se estimaron las dimensiones de cada uno de los elementos branquiales, así como el número, longitud y frecuencia de filamentos y el área de lamela secundaria; además, se realizó el modelado de la ecuación para el cálculo del coeficiente de crecimiento de los componentes branquiales, con respecto al peso de los organismos; las determinaciones alométricas se llevaron a cabo mediante regresión lineal y prueba de t-student, con un 95% de significancia.

Los autores encontraron diferencias morfológicas significativas entre las dos especies analizadas, sugiriendo que las dimensiones de los componentes branquiales en el área respiratoria, presentan una compleja interacción entre la forma de la cabeza y los hábitos alimenticios, de acuerdo con los requerimientos de oxígeno para cada especie. Así *P. squamosissimus*, que es una especie depredadora, presenta un gran número de filamentos branquiales y lamelas secundarias, los cuales cuentan con un área pequeña, mientras que en *P. scrofa*, el área de estos elementos branquiales es aproximadamente 2.3 veces mayor que en la primera especie, aunque son menores en número, lo cual es propio de especies detritívoras de forma de vida activa.

Karakatsouli y colaboradores (2006), midieron detalladamente el área branquial, con sus variables constitutivas (longitud total de los filamentos, frecuencia lamelar y área bilateral) en las dos hemibranquias de los ocho arcos; determinando así, por un lado, la ecuación matemática para el cálculo del área branquial total y por otro lado, la contracción del tejido, en seis ejemplares de *Spaarus aurata* L.; todos los resultados fueron sometidos a una prueba de t-student para muestras pareadas. Además, se realizó un análisis de varianzas multifactorial, con el fin de localizar las diferencias significativas entre la medida de las variables morfométricas y el área branquial, con respecto a la posición de los arcos (derecho o izquierdo), el número de estos y la ubicación de la hemibranchia (posterior o anterior). También, por medio de un ANOVA unifactorial, se determinaron las diferencias entre el área branquial total y a) las dimensiones de todos los arcos branquiales, b) un solo arco y, c) una hemibranchia de cada arco. Finalmente, se determinó la ecuación alométrica, que relaciona las medidas branquiales y, la masa corporal de los individuos.

Así, el número de filamentos branquiales disminuye del primero al cuarto arco branquial, mientras que el valor promedio del área bilateral de la lamela es relativamente grande. La longitud total y media de los filamentos, así como el número de lamelas secundarias y el área branquial total, fue menor en las hemibranquias posteriores, con respecto a las anteriores, en el segundo, tercero y cuarto arco, pero lo opuesto ocurrió en el primero. La frecuencia lamelar fue mayor en las branquias posteriores de todos los arcos, especialmente en el cuarto. La comparación del área branquial total, con las variables branquiales medidas, reveló que el tercer arco fue el más representativo en todas las dimensiones, por lo que fue utilizado para su correlación (en 21 organismos), con la masa corporal, de acuerdo con la ecuación $Y=aM^b$. De esta manera, la correlación, con respecto a la masa, fue positiva para todas las dimensiones estimadas, excepto en la frecuencia lamelar y el área para la masa específica.

2. Morfología.

Wilson y Laurent (2002), realizaron una revisión de algunos trabajos referentes a la caracterización de la anatomía macro y microscópica de las branquias de los representantes más importantes de los diferentes grupos de peces (agnatos, elasmobranquios y teleósteos). Así, en cuanto a las características macroscópicas, las lampreas y elasmobranquios, presentan filamentos branquiales soportados completamente por un septo y, el agua pasa al exterior a través de hendiduras branquiales independientes; mientras que en los teleósteos, los septos son muy reducidos y muchas hendiduras son sustituidas por el opérculo. Las branquias, constan de filamentos, compuestos por filas de láminas, en cuya superficie ocurre el intercambio de gases, por lo que su epitelio es delgado y, presenta una alta vascularización. En cuanto a las características microscópicas, las láminas branquiales presentan células pavimentosas escamosas, ionocitos, mucocitos y células ricas en mitocondrias.

Kumari y colaboradores (2009), estudiaron la ultraestructura superficial de los arcos y rastrillos branquiales en *Cirrhinus mrigala*, una especie herbívora, mediante microscopía electrónica de barrido, con el fin de asociarla con la alimentación y ecología de los peces. Así, la ultraestructura superficial de los arcos y rastrillos branquiales, en *C. mrigala*, muestra modificaciones adaptativas relacionadas con los hábitos alimentarios y el alimento que consumen; de manera que, se encontraron pequeños rastrillos en posición horizontal, con canales entre ellos, asociados con la filtración y retención de partículas de alimento, mientras que las prominentes protuberancias epiteliales halladas sobre los rastrillos y arcos branquiales que activan las papilas gustativas, proyectadas muy por encima de la superficie del epitelio, podrían incrementar la eficiencia de éstas, para seleccionar alimentos más agradables. En cuanto a las especializaciones superficiales del órgano postlingual, se reconocen

modificaciones adaptativas para la selección o captura de partículas de comida. También, cuentan con prominentes dientes molariformes, por debajo de la mandíbula faríngea y una placa para masticar frente a ella, estos están asociados para trabajar como un eficiente molino faríngeo. Las células mucosas calciformes participan en la elaboración de secreciones mucosas que funcionan para atrapar, pegar y lubricar las partículas de alimento, lo que facilita el transporte al tragar.

Hilton y colaboradores (2010), describieron y analizaron la osteología de *Parastromateus niger*, con el fin de contribuir en el conocimiento morfológico que permitirá la correcta ubicación filogenética de la especie, dentro de la familia Carangidae y el linaje Carangoide. De esta manera, emplearon esqueletos de organismos maduros, así como ejemplares transparentados, para la descripción morfológica de los elementos óseos; además, utilizaron placas radiográficas en la determinación de elementos merísticos. Para el estudio comparativo, analizaron la osteología de algunas especies pertenecientes a las familias Coryphaenidae, Echeineidae, Nematistiidae, Rachycentridae y Carangidae. De esta manera, encontraron que la especie mantiene características similares con respecto a los organismos estudiados de la familia Carangidae, siendo las principales diferencias, la forma del proceso uncinado del elemento epibranchial 1, la presencia de una placa dentada formada por la fusión de los rastrillos branchiales, ubicada en la articulación de los elementos ceratobranchiales 4 y epibranchiales 4 y, la forma alargada y filamentosa de los dientes faríngeos. Mientras que las diferencias con respecto a los especímenes del linaje Carangoide son: la orientación del elemento faringobranchial 1 con respecto al epibranchial 1, además de las uniones cartilaginosas entre los faringobranchiales 2, 3 y 4, entre ellos y con sus respectivas placas dentadas. Los autores sugieren tomar en cuenta las semejanzas y diferencias morfológicas encontradas en el estudio osteológico de *P. niger*, con respecto a los demás miembros del linaje Carangoide, en un posterior análisis cladístico para establecer su posición filogenética dentro de la familia Carangidae.

3. Biología del desarrollo.

Morrison y colaboradores (2000), investigaron el desarrollo de los arcos branchiales en embriones de lamprea, estudiando su morfología y condrogénesis, mediante microscopía de alta definición, de transmisión electrónica e inmunoelectrónica, en donde encontraron que la condensación precondrogénica en el primer arco branchial, ocurre en la porción media del tercer arco faríngeo, 13 días después de la fertilización; mientras que la diferenciación del cartílago, que aparece como una matriz proteica, fibrilar, sin colágeno, propia del esqueleto branchial, se apreció a los 14 días; así pues, las condensaciones del material pre cartilaginoso,

ocurren por la formación de una pila de células aplanadas, a las cuales se les va uniendo una en la región dorsal y una en la ventral. En estos términos, la diferencia entre lampreas y los peces mandibulados, es que en las primeras, ocurren tres condensaciones para el desarrollo de los arcos branquiales; mientras que en los gnatostomados, ocurre una condensación para la formación de varios elementos branquiales. El crecimiento de las branquias comienza después de las condensaciones, con la formación de la matriz proteica, mediante la división y elongación celular.

Block y Mabee (2012), describieron la morfogénesis y la secuencia de osificación y condricación de los elementos del esqueleto de las mandíbulas, arco hioideo y arcos faríngeos en el pez Cypriniforme, *Puntius semifasciolatus*. Para ello, mantuvieron adultos reproductivos, cuyos huevos fueron capturados, hasta tener un total de 309 especímenes, de los cuales se estimó la longitud estándar y la longitud de la notocorda, a diferentes días después de la eclosión (1, 3, 6, 9, 11, 14, 17, 25, 29, 32, 37, 55, 61, 67 y 95). Para cada uno de los especímenes, se realizó tinción diferencial y transparentación; las estructuras se examinaron utilizando microscopía estereoscópica. La secuencia de osificación y análisis de la morfogénesis del esqueleto branquial, se realizó de acuerdo con el texto de Engeman y colaboradores (2009). La secuencia de osificación y morfogénesis en *P. semifasciolatus*, fue comparada con los datos de otros Cypriniformes: *Barbus barbus* y *Danio rerio*. También se identificaron los tiempos importantes en la secuencia de osificación en mandíbulas, arcos hioideo y faríngeos, tal como el acelerado tiempo de osificación del quinto hueso ceratobranquial, el cual puede ser único en Cypriniformes. La terminología empleada en el trabajo, para los elementos esqueléticos, fue tomada de la Ontología Anatómica de Teleósteos (TAO).

De manera que, el proceso de osificación, sigue un patrón antero-posterior, excepto en el quinto ceratobranquial, el cual se osifica primero. Mientras tanto, en regiones donde la osificación de elementos iterados es secuencial, esta ocurre en un orden postero-anterior, incluso cuando los elementos condricados en la región más posterior, son los más pequeños de la serie. La osificación de los huesos ceratobranquial, epibranquial y faringobranquial, comienza ventralmente, terminando dorsalmente. Las comparaciones con los otros organismos, muestran que existen pasos en la osificación de estructuras, muy conservados en todos los Cypriniformes.

4. Evolución.

Mallat (1996), modeló el patrón evolutivo de las mandíbulas de un ancestro hipotético de vertebrados, mediante una re-evaluación de las estructuras orofaríngeas de diferentes especies

de tiburones y larvas de lamprea, así como de una serie de observaciones de las estructuras superficiales de los organismos, conservadas en el Field Museum of Natural History en Chicago y, en algunos casos de organismos vivos observados en el Acuario de Seattle. De acuerdo con esto, el ancestro poseía arcos branquiales no articulados, que evolucionaron con los requerimientos ventilatorios, de manera que se articularon para formar una verdadera cavidad bucal y mandíbulas, lo que en un principio resultó importante para la satisfacción de la demanda de oxígeno y, posteriormente, transformó la dieta de los organismos, de manera tal que aparecieron los primeros vertebrados mandibulados, con hábitos depredadores y forma de vida activa.

Dominguez y colaboradores (2002), redefinieron la posición filogenética de *Jaekelocarpus oklahomensis*, dentro de los deuterostomados y probablemente en el phylum Urochordata, por la descripción y análisis de la anatomía en fósiles, mediante microtomografía de rayos X, en donde se reveló la existencia de, al menos tres pares de hendiduras branquiales internas. De acuerdo con el estudio, se cree que estos organismos, succionaban el agua por la boca, tomaban el alimento y, el exceso del líquido era liberado a través de las hendiduras, probablemente ciliadas, a dos atrios laterales y finalmente al exterior, por un par de orificios dorsales, en la porción cefálica de los organismos.

Kuratani (2004), realizó una recopilación de las investigaciones acerca del origen de las mandíbulas en vertebrados gnatostomados, las cuales resultaron del reordenamiento del tejido y cambios topográficos en las interacciones tisulares; esto fue demostrado por los experimentos con larvas de lamprea y embriones de ratón, en donde se encontró un estado defectuoso de genes, que eran libres de Hox, los cuales están implicados en la transcripción del *Fgf8*, que inhibe la formación de la mandíbula en agnatos; así, este genotipo pudo haber estado presente en el ancestro común y, la formación mandibular pudo haberse constituido secundariamente en los gnatostomados.

Sin embargo, en larvas de lamprea, no se han encontrado los códigos de genes *Dlx*, implicados en la diferenciación dorsoventral de los arcos faríngeos, la cual en gnatostomados, juega un papel fundamental en la formación de la mandíbula; cabe mencionar, que en ambos modelos se ha hallado el código de los genes *Otx*, también importantes en este proceso. Además, se llegó a la conclusión de que la distribución de las células de la cresta neural es similar en la faringe temprana de gnatóstomados y lampreas, la diferencia radica en que diferentes subconjuntos de células forman el aparato bucal en cada grupo, a través de las interacciones epitelio-mesénquima.

Gillis y colaboradores (2009), sugirieron que el origen evolutivo de los miembros pares en depredadores deuterostomados, está relacionado con el circuito regulador de ácido retinóico-Shh-Fgf8, que en un principio funcionó como patrón para las estructuras faríngeas en los antecesores, dando evidencias a favor de la hipótesis de Gegenbaur, de que los apéndices pareados en condroictios, se originaron por la modificación de los arcos branquiales.

CAPÍTULO 3

Descripción de las especies.

1. Actinopterygii, Perciformes, Carangidae.

De acuerdo con Nelson (2006), esta familia comprende solo organismos marinos, la mayoría con cuerpo comprimido; algunos carecen de escamas, pero generalmente presentan pequeñas escamas cicloideas o ctenoideas, muchas veces modificadas en la zona de la línea lateral, a manera de espinas o escudetes. En algunas ocasiones se presentan arriba de nueve pínulas separadas, entre las aletas dorsal y anal. Se les observan dos aletas dorsales, la primera con fórmula: IV-VIII y, la segunda: I,17-44. Generalmente, se observan tres espinas anales, las dos primeras están separadas del resto de la aleta, con 15-39 radios; la aleta caudal es extensamente bifurcada, con pedúnculo esbelto. Vértebras: 24-27, generalmente, 24. Se reconocen para esta familia, cerca de 32 géneros y 140 especies, muchas de ellas con importancia comercial. Además, se han reconocido cuatro subfamilias (Nelson, 2006): Trachinotinae, con dos géneros y 21 especies; Scomberoidinae, con tres géneros y 10 especies; Naucratinae, con 5 géneros y 13 especies; Caranginae, que es la única subfamilia cuyos representantes presentan escamas modificadas a manera de escudetes y está conformada por 22 géneros, entre los que se encuentran *Caranx* y *Selene*, con cerca de 96 especies.

- *Selene peruviana* Guichenot, 1866 (Figura 4).

Habitán en ambientes marinos demersales, con profundidad media de 50 m; también son encontrados en aguas costeras. Se distribuyen en el este del Océano Pacífico, desde el sur de California, hasta el norte de Chile, incluyendo el archipiélago de las Galápagos. La longitud máxima registrada es de 30 cm. Fórmula de la aleta dorsal: VIII+I,20-24; fórmula de la aleta anal: II+I,16-9; branquiespinas en el primer arco (excluyendo rudimentos): 7-9+30-34; las espinas de las aletas dorsal y anal se hunden conforme crece el individuo; el cuerpo aparentemente carece de escamas, sin embargo, estas son muy pequeñas y empotradas; cuentan con escudetes muy débiles en la línea lateral; la forma del cuerpo suele ser algo rectangular y muy comprimida; la cabeza es moderadamente alta con la nuca angular y empinada, mientras que el perfil del hocico-frente es un poco cóncavo; los lóbulos de las aletas dorsal y anal llegan a ser muy cortos en adultos; los juveniles se distinguen por la presencia de espinas dorsales anteriores alargadas. Se les observa con coloración plateada; siendo las aletas pectorales y la caudal algo amarillentas (Allen y Robertson, 1998). Los juveniles son

encontrados cerca de la superficie; se alimentan de pequeños peces y crustáceos. Son de uso comercial en pesquerías del Golfo de Montijo, Panamá (Eschmeyer *et al.*, 1983).

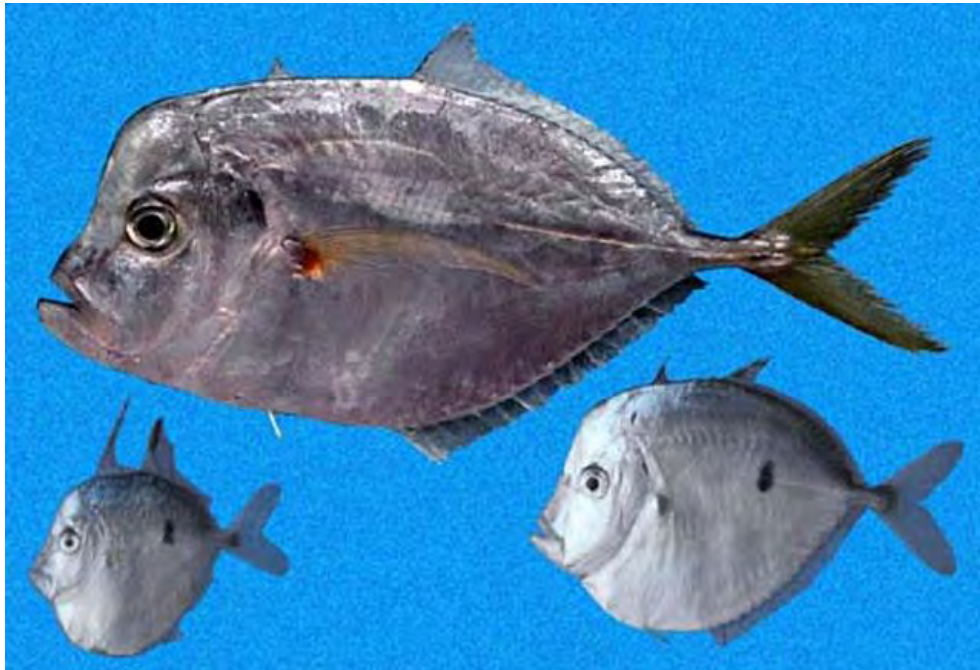


Figura 4. *Selene peruviana* Guichenot, 1866. Tomado de Froese y Pauly 2011a.

2. Actinopterygii, Perciformes, Trichiuridae.

De acuerdo con Nelson (2006), esta familia contiene representantes propios de agua salobre, dulce y salada, en los Océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Se caracterizan por presentar un cuerpo elongado y comprimido, con una mandíbula saliente y dientes muy grandes; la maxila está cubierta por preorbitales, con simples nostrilos en cada lado de la cabeza y cobertura branquial astillada. La aleta dorsal es extremadamente alargada, mientras que las pélvicas y caudal son pequeñas o están ausentes.

Cuenta con nueve géneros y 32 especies, agrupadas en tres subfamilias, la Aphanopodinae, Lepidopodinae y Trichiurinae.

En la subfamilia Trichiurinae, los organismos no presentan aleta caudal ni pélvica, mientras que la dorsal, presenta tres o cuatro espinas seguidas por radios suaves. La línea lateral desciende de las aletas pectorales y corre cerca del perfil ventral del cuerpo. Cuenta con dos géneros *Trichiurus* y *Lepturacanthus*.

- *Trichiurus lepturus* Linnaeus, 1758 (Figura 5).

Habitán ambientes marinos y salobres, generalmente entre los 100 y 350 m de profundidad, con clima subtropical. Se distribuyen alrededor del mundo en aguas tropicales y templadas. Son organismos bentopelágicos, cuya longitud máxima es de 200.0 cm, siendo la más común, de 100.0 cm, mientras que el peso máximo registrado es de 5000 g. Fórmula de la aleta dorsal: III,124-138; fórmula de la aleta anal: II,105-108. El cuerpo es alargado y comprimido, en forma de cinta, que disminuye posteriormente hasta una punta fina; la boca es grande, con dientes caninos fuertes, los del frente de la mandíbula superior tienen forma de colmillos; la aleta anal es inconspicua, compuesta por dos espinas diminutas y numerosos radios suaves que se reducen a espínulas. La coloración va de plateada a azulada en la parte superior, con aletas pectorales negras cenizas (Allen y Robertson, 1998). Se pueden localizar en aguas costeras con sustratos calizos y en zonas estuarinas; la dieta de los juveniles incluye organismos planctónicos, mientras que la de los adultos consta de peces y crustáceos. Los juveniles y adultos, presentan migraciones opuestas complementarias. Cuentan con importante uso comercial y en la pesca deportiva (Stang, 2012).



Figura 5. *Trichiurus lepturus* Linnaeus, 1758. Tomado de Froese y Pauly 2011b.

CAPÍTULO 4

Hipótesis.

Dado que los especímenes estudiados pertenecen al grupo de los Perciformes, se espera que ambas especies presenten características comunes o distintas, las cuales podrían ser consideradas como simplesiomorfías o apomorfías, respectivamente.

CAPÍTULO 5

Objetivo general.

Describir y comparar morfométricamente el esqueleto branquial de los peces, *Selene peruviana* y *Trichiurus lepturus*.

Objetivos particulares.

- ❖ Describir morfológicamente algunas secciones de las regiones hioidea y branquial propias del esqueleto branquial de las especies *Selene peruviana* y *Trichiurus lepturus*.
- ❖ Determinar el tipo de alometría entre los elementos estudiados del esqueleto branquial y la longitud total y cefálica, en cada especie.
- ❖ Determinar las alometrías comunes en ambas especies con respecto a la longitud total y cefálica.

CAPÍTULO 6

Métodos.

1. Obtención y preparación del material biológico.

Los organismos, fijados en formol al 4%, fueron proporcionados por el laboratorio de Anatomía Animal Comparada, de la Unidad de Morfología y Función de la FESI. Los especímenes fueron tratados, eliminando el exceso de formol, mediante lavados diarios con agua corriente, por una semana, para su posterior identificación taxonómica, de acuerdo con las claves de Castro-Aguirre (1978) y de FAO, CE, FIS y NORAD (1995); las abreviaturas empleadas para referenciar las longitudes y elementos considerados en el presente trabajo, se muestran en la tabla 1 del apéndice 1.

De cada individuo, se obtuvieron las medidas morfométricas básicas (figura 6) que se muestran en la tabla 2 del apéndice 1.

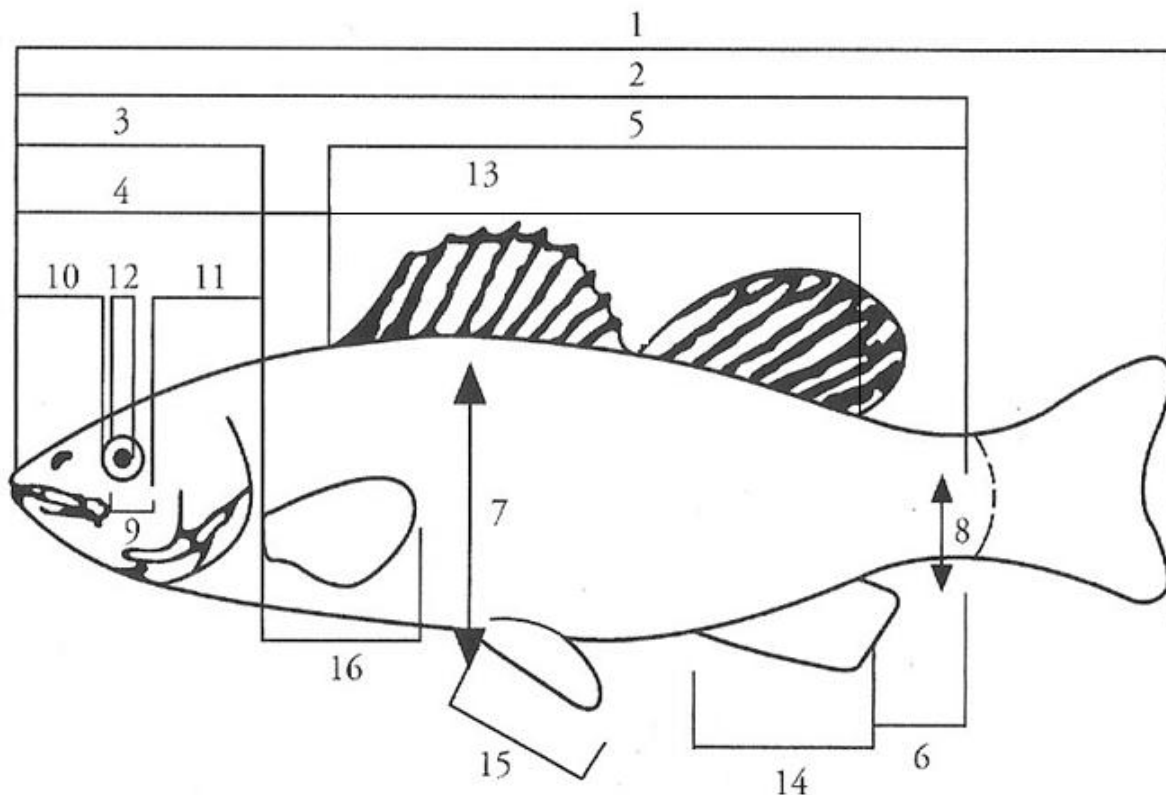


Figura 6. Medidas morfométricas comunes en los peces óseos. 1: longitud total. 2: longitud patrón. 3: longitud cefálica. 4: distancia predorsal. 5: distancia posdorsal. 6: longitud del pedúnculo caudal. 7: altura máxima. 8: altura mínima. 9: diámetro ocular. 10: hocico o distancia preorbital. 11: distancia posorbital. 12: distancia interorbital. 13: longitud de la base de la aleta dorsal. 14: longitud de la base de la aleta anal. 15: longitud de la aleta pélvica. 16: longitud de la aleta pectoral. Tomado de Márquez, 2009.

Para el estudio morfométrico del esqueleto branquial, se llevó a cabo la técnica de transparentación y tinción diferencial del esqueleto, para lo cual, los organismos se deshidrataron mediante una serie de soluciones de alcohol con concentraciones progresivas (40%, 60%, 80%, 90% y 100%), para después teñirlos con una solución de azul de alciano y, posteriormente hidratarlos con una serie inversa de alcohol (100%, 90%, 80%, 60% y 40%) y trasladarlos al colorante rojo de alizarina, por un periodo de 24 horas, en cada caso. La transparentación se realizó mediante digestión alcalina con hidróxido de potasio al 4%, por alrededor de seis meses y, posteriormente mediante una serie de soluciones de glicerina con concentraciones progresivas (20%, 40%, 60%, 80%, 90% y 100%), durante 24 horas por cada solución; al final, las preparaciones se almacenaron en glicerina pura.

La extracción del esqueleto branquial se llevó a cabo colocando a los organismos en vista ventral y separando los opérculos, para continuar cortando la piel y el tejido, sobre el plano sagital, hasta localizar los huesos del branquiocráneo; posteriormente, se removió el tejido adherido a los opérculos, en posición ventral, con el fin de desprender los elementos de la región hioidea; una vez que se separó el esqueleto branquial del tejido conectivo y del opérculo, este se extrajo a partir del hueso basihial. La ilustración del proceso de extracción del esqueleto branquial, se muestra en la figura 7.

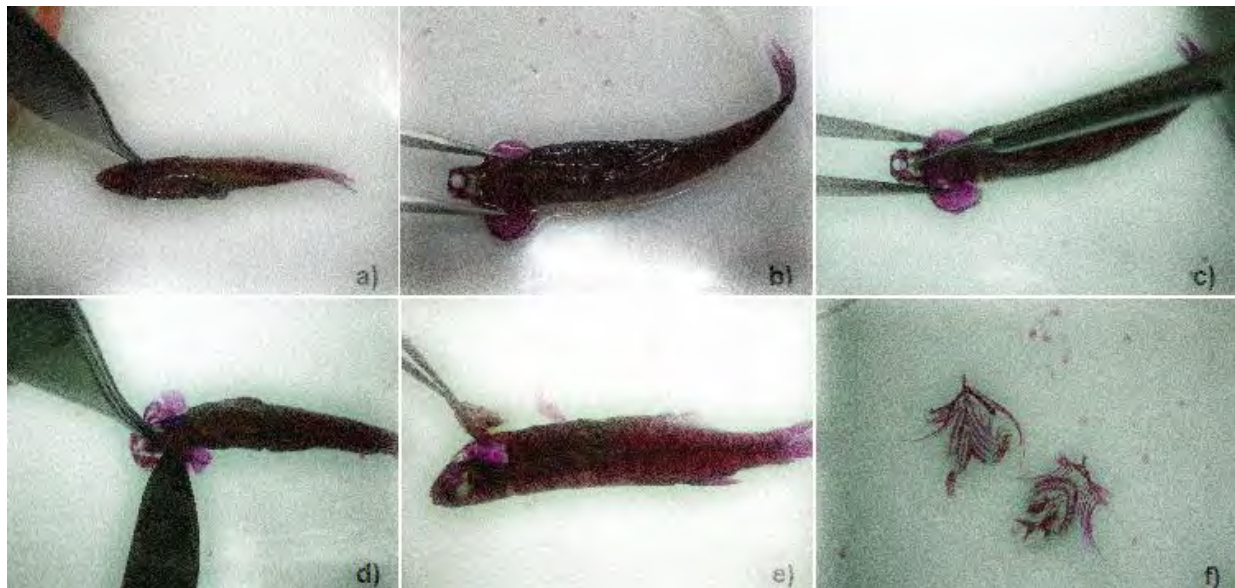


Figura 7. Procedimiento para la extracción del esqueleto branquial. a) Colocar al organismo en posición ventral. b) Abrir los opérculos. c) Realizar una disección en la porción central del organismo, hasta localizar los huesos del esqueleto branquial. d) Separar los huesos de ambos opérculos. e) Extraer el esqueleto a partir del hueso basihial. f) Esqueleto branquial de *Chirostoma humboldtiano* Valenciennes, 1835.

2. Obtención y tratamiento de datos.

La descripción morfológica se realizó mediante fotografías microscópicas (LABOMED-Luxeo 4D, con aumento de 8x) y con cámara digital. Los elementos del esqueleto branquial se identificaron de acuerdo con la nomenclatura de Gregory (1959), de manera que se determinó la longitud de los huesos basihial y ceratohiales anterior y posterior, así como de los radios branquiostegos de la región hioidea, mientras que de la región branquial, se estimó la longitud de los huesos faringobranquiales, epibranquiales, ceratobranquiales, hipobranquiales y basibranquiales, así como la cantidad de filamentos y rastrillos branquiales, además de las branquiespinas, en cada hemibranchia. Los datos obtenidos se organizaron dentro de una matriz (tabla 3 del apéndice 1), para posteriormente calcular su logaritmo base 10 y realizar el análisis de correlación, empleando el programa Statistica for Windows ver. 10 (StatSoft inc. 2010), tomando en cuenta todas las variables, con lo que se obtuvieron únicamente las longitudes significativas ($\alpha < 0.05$), que se muestran en la tabla 4 del apéndice 1.

Con los datos obtenidos en el análisis de correlación, se elaboró un análisis alométrico considerando todas las longitudes estimadas con respecto a la longitud total y la cefálica, para cada una de las especies; el análisis se muestra en las tablas 1 y 2 del apéndice 2, en donde se diferencia el tipo de alometría presentada. También se realizó la comparación de las relaciones alométricas entre las especies, considerando la longitud total y la cefálica como medidas de referencia (tabla 3 del apéndice 2).

CAPÍTULO 7

Resultados.

1. Descripción morfológica.

Las longitudes morfométricas generales estimadas para cada especie, se muestran en la tabla 2 del apéndice 1, en donde se aprecia que para la mayoría de estas, los valores superiores en promedio, corresponden a *T. lepturus*. Las principales semejanzas y diferencias morfológicas en los esqueletos branquiales entre las especies, se muestran en la figura 8.

Con respecto a la región hioidea (figura 9), ambas especies presentan el hueso basiial alargado y estrecho en la porción distal, con un promedio de longitud de 10.77 mm en *S. peruviana* y 9.91 mm en *T. lepturus*, en la que también se observó que los huesos ceratohiales anterior y posterior, presentan forma rectangular y son más estrechos y alargados, en comparación con *S. peruviana*, en donde estos son pequeños y redondeados (tabla 4 del apéndice 1); cabe señalar, que el hueso ceratohial posterior de *T. lepturus* presenta, cerca de la porción distal, una comisura que lo atraviesa sin dividirlo, mientras que en *S. peruviana*, el mismo hueso presenta un orificio en la porción más proximal (figura 9). Ambas especies, cuentan con 7 radios branquiostegos de cada lado, los cuales surgen del elemento ceratohial posterior.



Figura 8. Secciones estudiadas de las regiones hioidea y branquial en A: *S. peruviana* y, B: *T. lepturus*.



Figura 9. Región hioidea en las especies A: *S. peruviana* y B: *T. lepturus*. 1: Hueso basihial. 2: Hueso ceratohial anterior. 3: Hueso ceratohial posterior. 4: Radios branquiostegos. O: Orificio. C: Comisura.

En cuanto a la región branquial, los huesos faringobranquiales son alargados y estrechos en *T. lepturus*, mientras que en *S. peruviana*, solo el primer hueso de ambos lados tiene esas características y los siguientes son redondeados y pequeños (tabla 4 del apéndice 1). En *S. peruviana*, el primer faringobranquial forma un ángulo de aproximadamente 90° con respecto al hueso epibranchial 1, lo cual no se aprecia en *T. lepturus* (figura 10). Ambas especies presentan dientes faríngeos a partir del segundo elemento faringobranquial; sin embargo, en *T. lepturus* estos son puntiagudos a diferencia de los elementos romos de *S. peruviana* (figura 11). Cabe destacar que en ambas especies, los elementos faringobranquiales 2 y 3 están fuertemente unidos a los huesos correspondientes de su arco branquial, mientras que el faringobranquial 4 se separa con facilidad de su arco.

Los huesos epibranchiales en ambas especies tienen forma de cuña en su parte más distal y, van disminuyendo en longitud, del primero al tercero, mientras que el cuarto elemento presenta un aumento de tamaño; las mayores longitudes estimadas para estos huesos, corresponden a *T. lepturus* (tabla 4 del apéndice 1). Es notorio en *S. peruviana*, que el elemento epibranchial 3 está asociado fuertemente con los huesos faringobranquiales 2 y 3, en tanto que en *T. lepturus*, este elemento se asocia con los faringobranquiales 3 y 4 (figura 12).

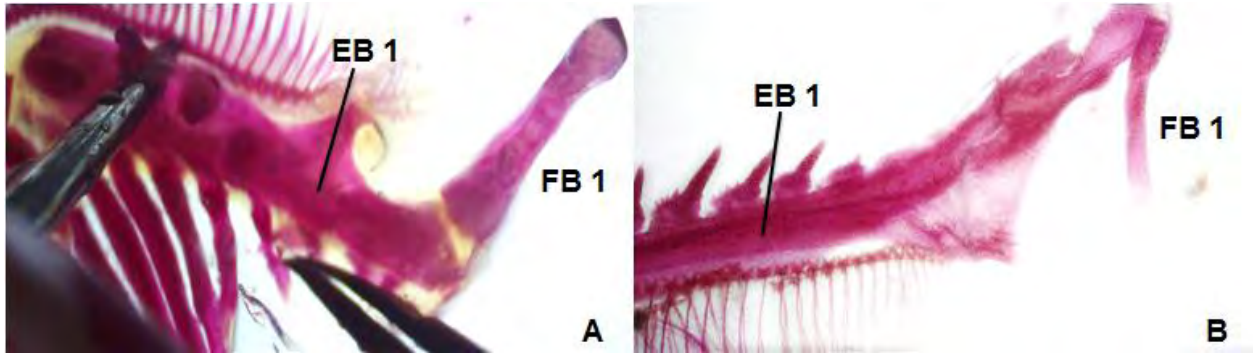


Figura 10. Disposición del hueso Faringobranquial 1 (FB 1), con respecto al Epibranchial 1 (EB 1) en A: *S. peruviana* y B: *T. lepturus*.

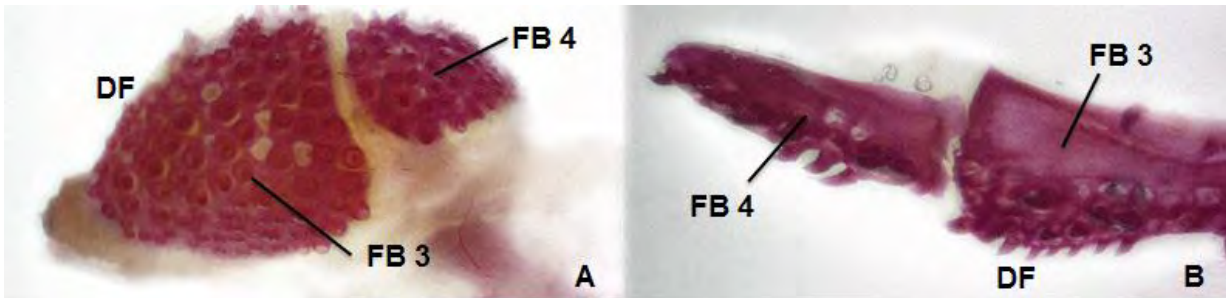


Figura 11. Dentículos faríngeos en A: *S. peruviana* y B: *T. lepturus*. FB 3: Faringobranquial 3. FB 4: Faringobranquial 4. DF: Dentículos faríngeos.

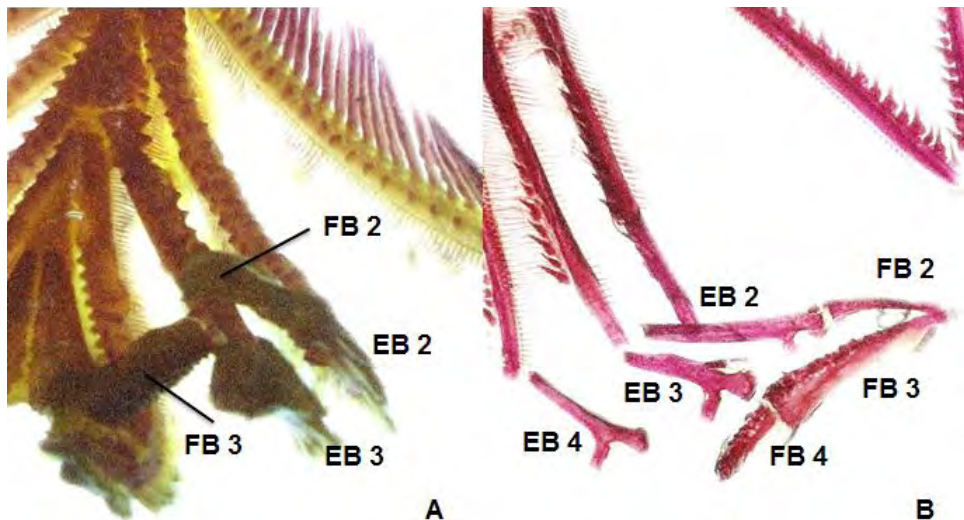


Figura 12. Asociación del elemento Epibranchial 3 (EB 3) con los huesos Faringobranquiales 2 y 3 (FB 2 y FB 3) en A: *S. peruviana* y, con los Faringobranquiales 3 y 4 (FB 3 y FB 4) en B: *T. lepturus*.

Los huesos ceratobranquiales son estrechos y alargados en ambas especies, excepto el quinto elemento, que es más corto y ancho (figura 8) y, además presenta dientes faríngeos, alargados en *T. lepturus* y romos en *S. peruviana*. En cuanto a los huesos hipobranquiales, solo se apreciaron tres pares en *T. lepturus*, mientras que en *S. peruviana* se observaron cuatro. En ambas especies se cuantificaron tres elementos basibranquiales, los cuales presentan placas dentadas en *S. peruviana* (figura 13); las mayores longitudes para estos elementos se encontraron en *T. lepturus* (tabla 4 del apéndice 1). Además, *S. peruviana* cuenta con una hilera de branquiespinas a lo largo del primer arco branquial, las cuales están ausentes en *T. lepturus* (figura 8).

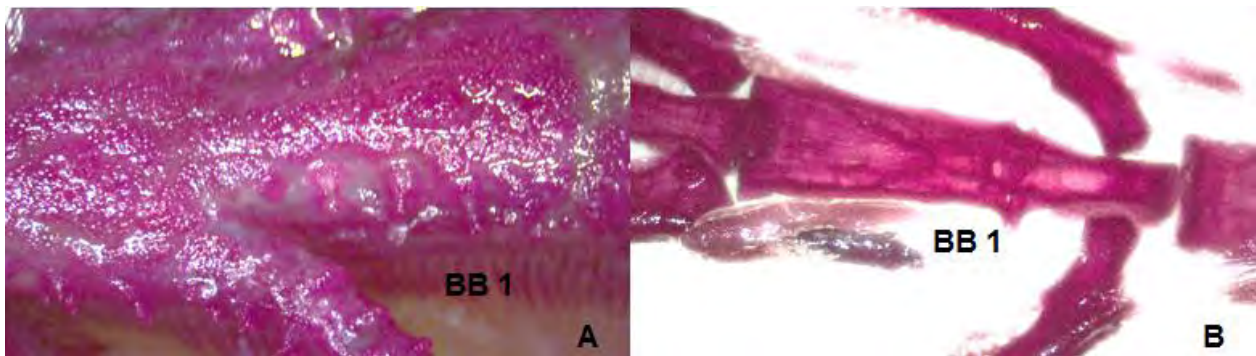


Figura 13. Elementos Basibranquiales en A: *S. peruviana* y B: *T. lepturus*.

Ambas especies cuentan con una serie de rastrillos branquiales que se extienden a lo largo de los primeros cuatro pares de ceratobranquiales y epibranchiales; sin embargo, en *T. lepturus*, estos se presentan a manera de compartimientos formados por una espina principal alargada y un conjunto variable de espinas menores, mientras que en *S. peruviana* los rastrillos son simples y se distribuyen de manera alternada, en hilera doble (figura 14). Los filamentos branquiales, en *T. lepturus* son bipartidos en su extremo distal y, se presentan en dos hileras a lo largo de los arcos, en tanto que en *S. peruviana*, los filamentos son simples y se encuentran en hileras dobles (figura 14 y 15).

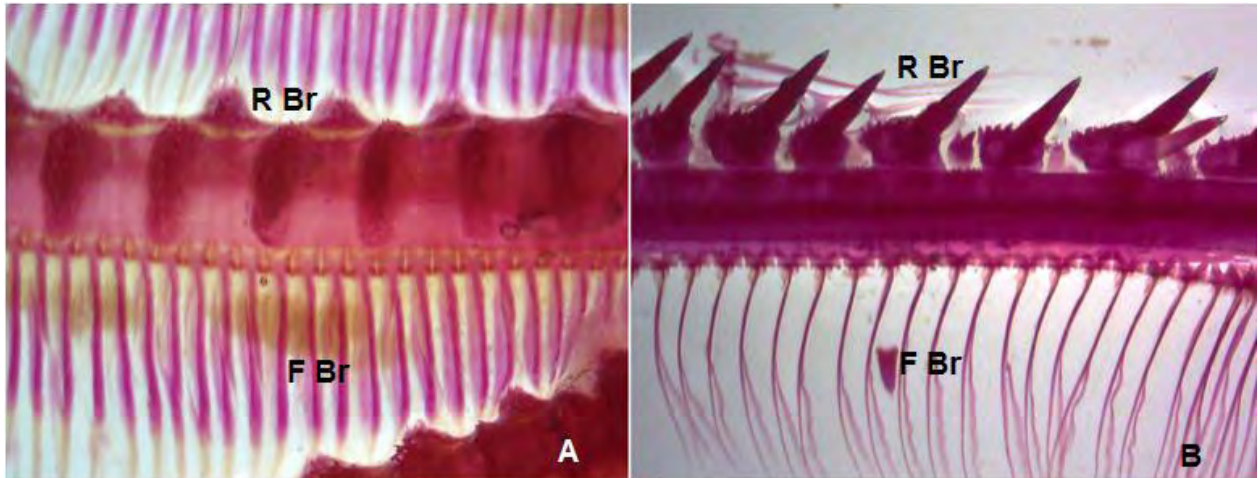


Figura 14. Rastrillos branquiales (R Br) en A: *S. peruviana* y B: *T. lepturus*; se aprecian también los filamentos branquiales (F Br).

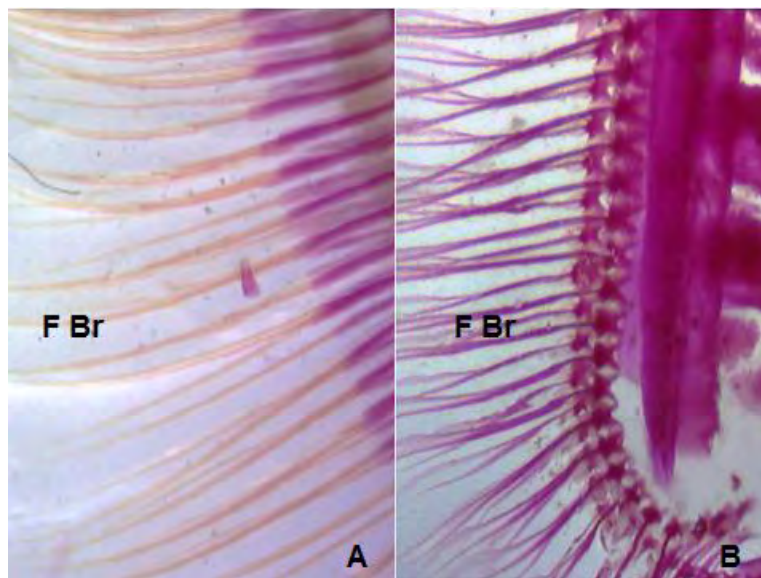


Figura 15. Filamentos branquiales (F Br) en A: *S. peruviana* y B: *T. lepturus*.

2. Análisis alométrico.

Se encontraron 333 parejas de longitudes relacionadas significativamente ($p < 0.5$) en los elementos anatómicos estimados en *S. peruviana*; 14 de estas, respectivas a la longitud total y cefálica, resultaron isométricas de acuerdo con el análisis alométrico ($-2.5706 < t_{0.05}^5 < 2.5706$) (tabla 1 del apéndice 2). Se puede apreciar que ocho de los elementos del esqueleto branquial de esta especie, se relacionan con la longitud total (figura 16) y dos con la cefálica (figura 17).

En *T. lepturus* se encontraron 1042 parejas de longitudes con relación significativa ($p < 0.5$), de las que, de acuerdo con el análisis alométrico ($-2.5706 < t^5_{0.05} < 2.5706$) 32 son isometrías con respecto a la longitud total, en tanto que 43 isometrías y 4 alometrías positivas, resultaron respectivas a la longitud cefálica (tabla 2 del apéndice 2). En este caso 27 elementos del esqueleto branquial, se relacionan con la longitud total (figura 18) y 42 con la cefálica (figura 19).

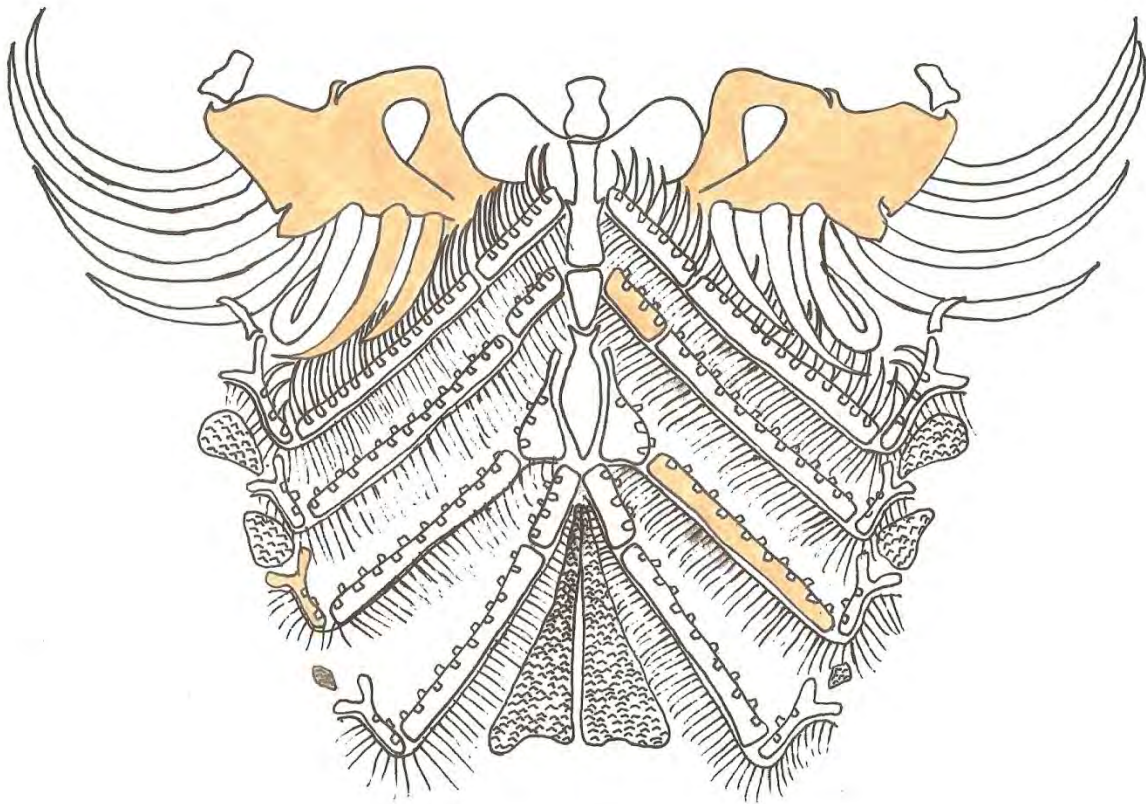


Figura 16. Elementos del esqueleto branquial relacionados significativamente con la longitud total en *S. peruviana*. Se muestran las isometrías en color durazno.

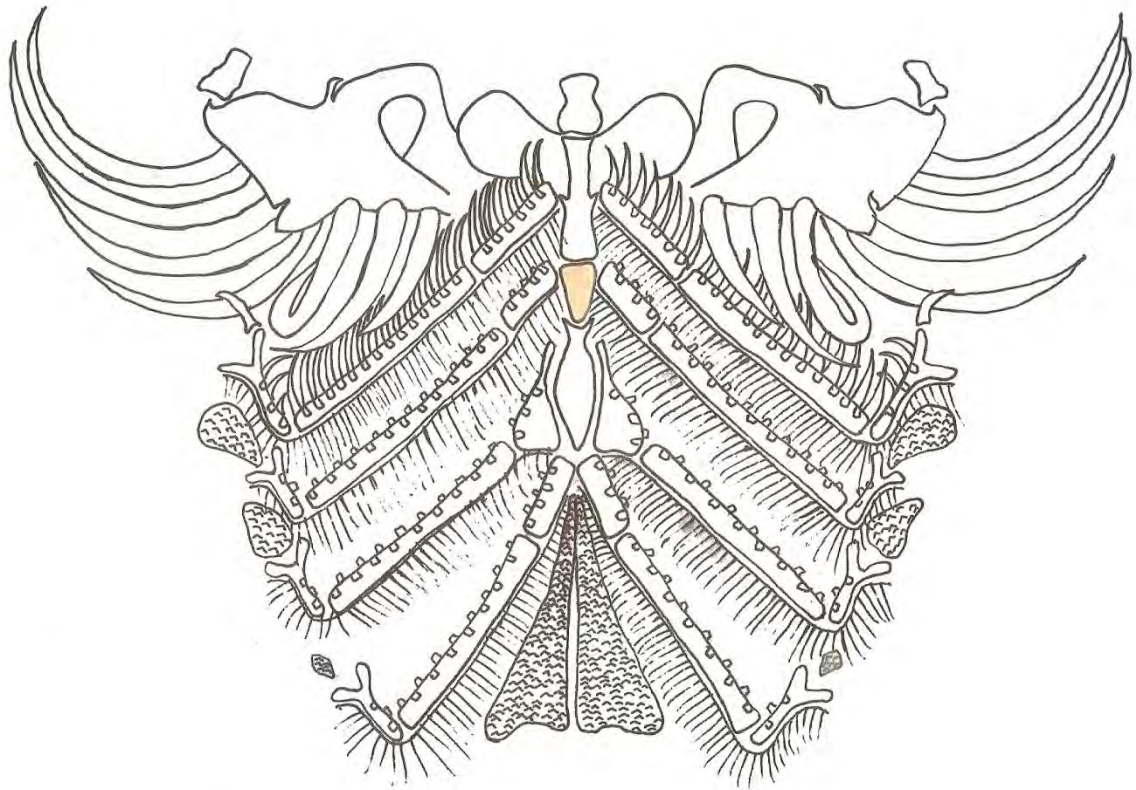


Figura 17. Elementos del esqueleto branquial relacionados significativamente con la longitud cefálica en *S. peruviana*. Se muestran las isometrías en color durazno.

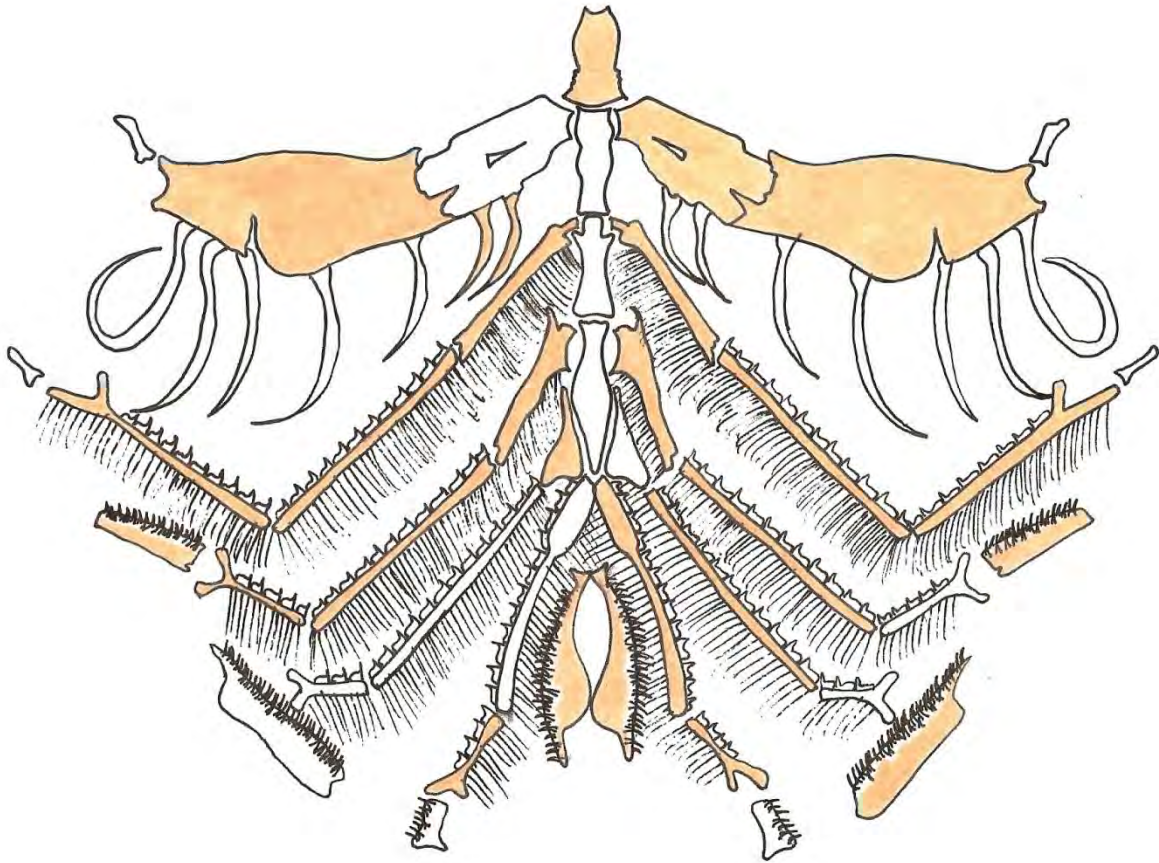


Figura 18. Elementos del esqueleto branquial relacionados significativamente con la longitud total en *T. lepturus*. Se muestran las isometrías en color durazno.

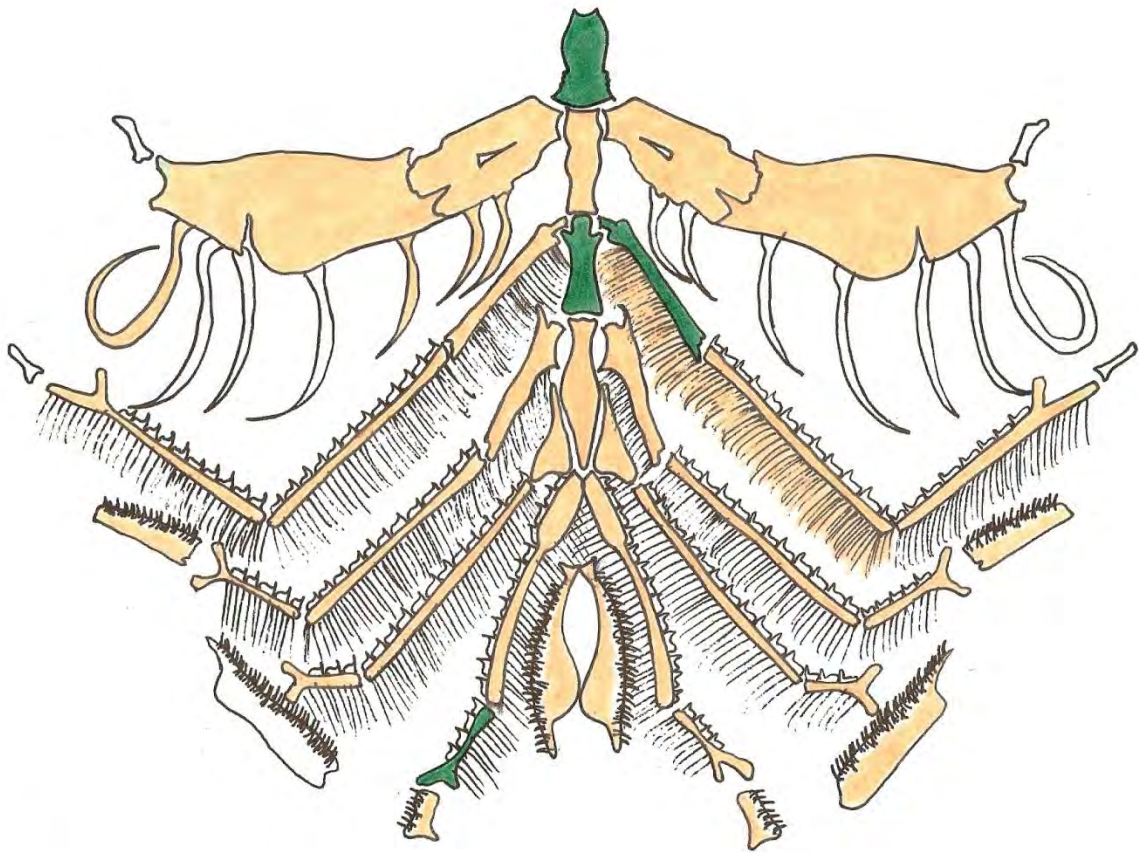


Figura 19. Elementos del esqueleto branquial relacionados significativamente con la longitud cefálica en *T. lepturus*. Se muestran las isometrías en color durazno y las alometrías positivas en color verde.

Como se observa en las figuras 16 y 18, con respecto a la longitud total, ambas especies muestran una relación isométrica de los elementos ceratohial posterior derecho, hipobranquial segundo derecho, ceratobranquial tercero derecho, ceratohial posterior izquierdo y los rayos branquiostegos sexto y séptimo izquierdos; mientras que, los elementos basibranquial segundo y el faringobranquial cuarto derecho muestran, tanto en *S. peruviana* como en *T. lepturus*, una relación isométrica con respecto a su longitud cefálica (figuras 17 y 19).

Además, se encontraron 12 longitudes significativas ($p < 0.5$), comunes en ambas especies, de las cuales 9 son respectivas a la longitud total y 3 la cefálica (tabla 3 del apéndice 2), que resultaron ser isometrías de acuerdo con el análisis alométrico ($-2.2281 < t^5_{0.05} < 2.2281$); de esta manera, los elementos del esqueleto branquial de ambas especies que resultaron isométricos en relación con la longitud total son el ceratohial anterior derecho, el hipobranquial 2

derecho, el ceratobranquial 3 derecho, el ceratohial posterior izquierdo y, el sexto y séptimo radio branquiestego del lado izquierdo; mientras que con la longitud cefálica, los caracteres del esqueleto branquial comunes en ambas especies fueron el basibranquial 2 y el faringobranquial 4 del lado derecho.

CAPÍTULO 8

Discusión de resultados.

Las especies estudiadas en el presente trabajo, *S. peruviana* y *T. lepturus*, son clasificadas dentro del orden de los Perciformes, el cual incluye la mayor diversidad dentro de los vertebrados. Este hecho demuestra la dificultad que representa agrupar a los organismos, considerando la carencia de estudios que aclaren las características morfológicas más importantes desde el punto de vista evolutivo; de acuerdo con Nelson (2006), numerosos autores han considerado reordenar tal clasificación, argumentando que el taxón no es monofilético, puesto que está constituido por subórdenes y familias con caracteres muy derivados; por lo tanto, se sugiere que el grupo podría considerarse monofilético si se agrupan dentro de este a los pre-perciformes, es decir, a los Tetraodontiformes y a los derivados de los Perciformes: los Scorpaeniformes y Pleuronectiformes.

Con respecto a los componentes del esqueleto branquial de los peces, de manera generalizada, Gregory (1959) menciona la conformación del arco hioideo, en la zona hiomandibular por los huesos simplético, interhial, los ceratohiales y los hipohiales, mientras que de la región branquial, en la zona endobranquial, reporta cuatro pares de huesos faringobranquiales, epibranquiales e hipobranquiales, cinco de ceratobranquiales y tres elementos basibranquiales. En el presente estudio se encontró la pérdida de huesos hipohiales en ambas especies y la reducción de huesos hipobranquiales en *T. lepturus*, que pertenece al suborden Scombroidei, en donde se agrupan a los organismos nadadores más veloces a nivel mundial (Nelson, 2006), por lo que son considerados con cierto nivel de especialización, dependiendo de la familia a la que pertenecen; así pues, la reducción de elementos en el aparato branquial constituye una característica derivada en organismos especializados (Gregory, 1959).

Al respecto, la clasificación de los subgrupos pertenecientes al suborden Scombroidei es sumamente cuestionada, puesto que existen dos trabajos (Collette *et al.*, 1984; Johnson y Patterson 1996) que muestran diferencias en cuanto a las relaciones evolutivas, de acuerdo con algunas evidencias morfológicas y se argumenta que tomando en cuenta la hipótesis cladística, un cambio en el código de un carácter, como la presencia de rastrillos branquiales, cambia sustancialmente las relaciones cladísticas (Carpenter *et al.*, 1995); incluso, en la publicación de Gregory (1959), se incorpora a la familia Carangidae dentro del suborden, puesto que presentan más semejanzas que discordancias en cuanto a las características craneales.

En el curso de la evolución, Nelson (1937), señala algunas de las modificaciones trascendentales en el esqueleto branquial de teleósteos, hasta constituir los elementos que

caracterizan a los Perciformes; entre estos hechos se encuentra la fusión de las placas dentadas de los basibranquiales con los soportes endocondrales y la posterior pérdida de los dientes, lo que es posible observar en *T. lepturus*, pero no en *S. peruviana*, que conserva dientes faríngeos en esta región (figura 13); sin embargo, de acuerdo con este autor, estos dientes en los organismos de la familia Carangidae, son probablemente formas modificadas de los rastrillos branquiales.

Entre otros acontecimientos importantes presentados por el mismo autor, se encuentran la fusión de placas de dientes faríngeos en el hueso ceratobranquial 5, así como en los infrafaríngeobranquiales 2 y 3; tales características fueron observadas en las especies estudiadas, que además presentan dientes en el hueso faríngeobranquial 4. La pérdida del elemento basibranquial 4 y el acortamiento de la serie de basibranquiales, propio de Perciformes también se observó en *S. peruviana* y *T. lepturus*. La pérdida de conexión ventral del cuarto arco branquial con la serie basibranquial, también lo muestran ambas especies, pero no ocurre lo mismo con el tercer arco, hecho que también es característico de Perciformes. Además, se observa un alargamiento del faríngeobranquial 3 y acortamiento del faríngeobranquial 4, así como la pérdida de los suprafaríngeobranquiales.

Ahora bien, particularmente con los miembros de la familia Carangidae, la estructura básica del esqueleto dorsal de los arcos branquiales es muy conservado (Hilton *et al.*, 2010), comprendiendo los cuatro epibranquiales y cuatro faríngeobranquiales asociados a las placas dentadas, lo cual es observado en *S. peruviana* (figuras 11 y 12). Sin embargo, con respecto a la zona ventral, la ausencia de huesos hipohiales es exclusiva de esta especie, considerando al conjunto de especies de Carangidae estudiadas por Hilton y colaboradores (2010).

Como es característico de los carángidos, en *S. peruviana* se aprecia que los cuatro radios branquiostegos posteriores mantienen contacto con el borde lateral del arco hioideo, mientras que los tres anteriores se adhieren al margen ventral del ceratohial anterior; sin embargo, el origen de estos radios, difiere en *S. peruviana*, con respecto a *Parastromateus niger*, otro miembro de la familia Carangidae, en donde de acuerdo con Hilton y colaboradores (2010), cuatro se ubican en el elemento ceratohial anterior, uno en el cartílago que une a los ceratohiales y dos en el ceratohial posterior, mientras que en *S. peruviana*, todos los radios tienen origen en el ceratohial posterior (figura 9).

Ya con respecto a los elementos que conforman los arcos branquiales, Hilton y colaboradores (2010), han observado que en muchos carángidos, la unión entre los elementos faríngeobranquial 1 y epibranquial 1, forma un ángulo recto, tal como se observa en *S. peruviana* en la figura 10, lo que no se aprecia en otros miembros del linaje Carangoide, como es el caso

de *Nematistius* y *Rachycentron*, así como en el género *Scomberoides* de la familia Carangidae, en donde la punta distal del faringobranquial 1 se extiende ventralmente hasta adquirir una posición medial con respecto a la punta proximal del epibranchial 1, tal como se muestra en la figura 20.

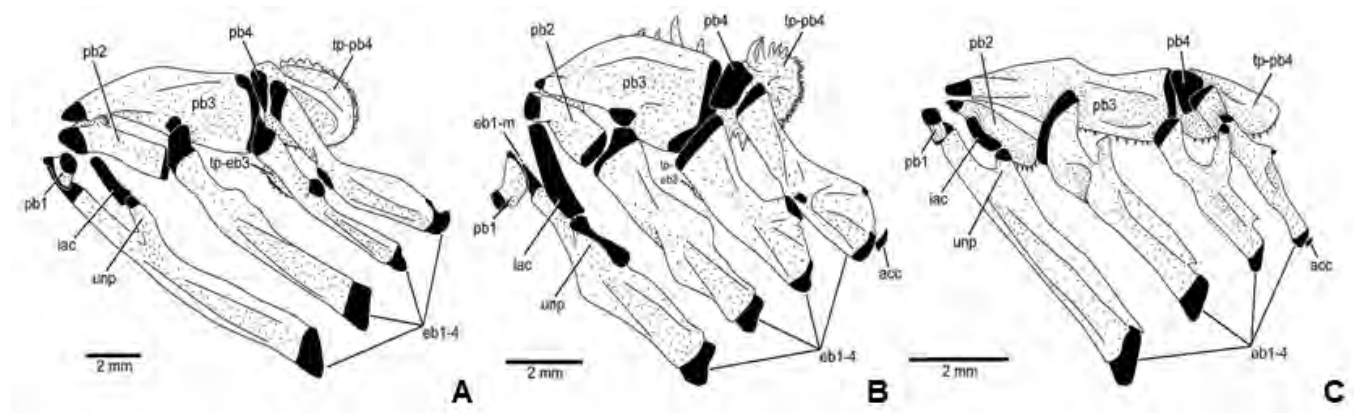


Figura 20. Disposición del elemento faringobranquial 1 con respecto al epibranchial 1 en A: *Nematistius*, B: *Rachycentron* y C: *Scomberoides*. acc: Cartílago accesorio. eb 1-4: epibranchiales 1, 2, 3, 4. eb1-m: División cartilaginosa medial del epibranchial 1. iac: cartílago interarcual. pb 1, 2, 3, 4: Faringobranquiales 1, 2, 3, 4. tp-eb3: Placa dentada del epibranchial 3. tp-pb4: Placa dentada del epibranchial 4. unip: Proceso uncinado del epibranchial 1. Tomado de Hilton *et al.*, 2010.

Según Hilton y colaboradores (2010), en todos los carángidos, cada elemento epibranchial presenta un proceso uncinado que es variable en su forma; de esta manera, en *Hemicaranx* y *Pseudocaranx* tal elemento es notoriamente ancho, mientras que en *Parastromateus* y algunas especies de *Trachurus* el proceso es bifurcado (figura 21), no ocurre lo mismo con las especies de *Selene*, cuyo elemento es angosto y no se bifurca; esto concuerda con lo encontrado en *S. peruviana*, cuyo elemento epibranchial 1 con su correspondiente proceso uncinado se muestra en la figura 10.

En *P. niger*, el epibranchial 2 es ancho en su terminación medial y se conecta con protuberancias cartilaginosas con los elementos faringobranquiales 2 y 3 (Hilton *et al.*, 2010), mientras que en *S. peruviana*, es el epibranchial 3 el que se asocia con estos elementos (figura 12). Además, en algunos carángidos, el área que ocupan los rastrillos branquiales del epibranchial 3 se amplía para formar una placa dentada, asociada con la propia del faringobranquial 3, característica ausente en Scomberoidinae (*Parona*, *Oligoplites* y *Scomberoides*), un género de Trachinotinae (*Trachinotus*) y todos los miembros de la subfamilia

Caranginae, entre ellos el género *Selene*. En la figura 22, se aprecia la ausencia de la placa dentada en el epibranchial 3 de *S. peruviana*.

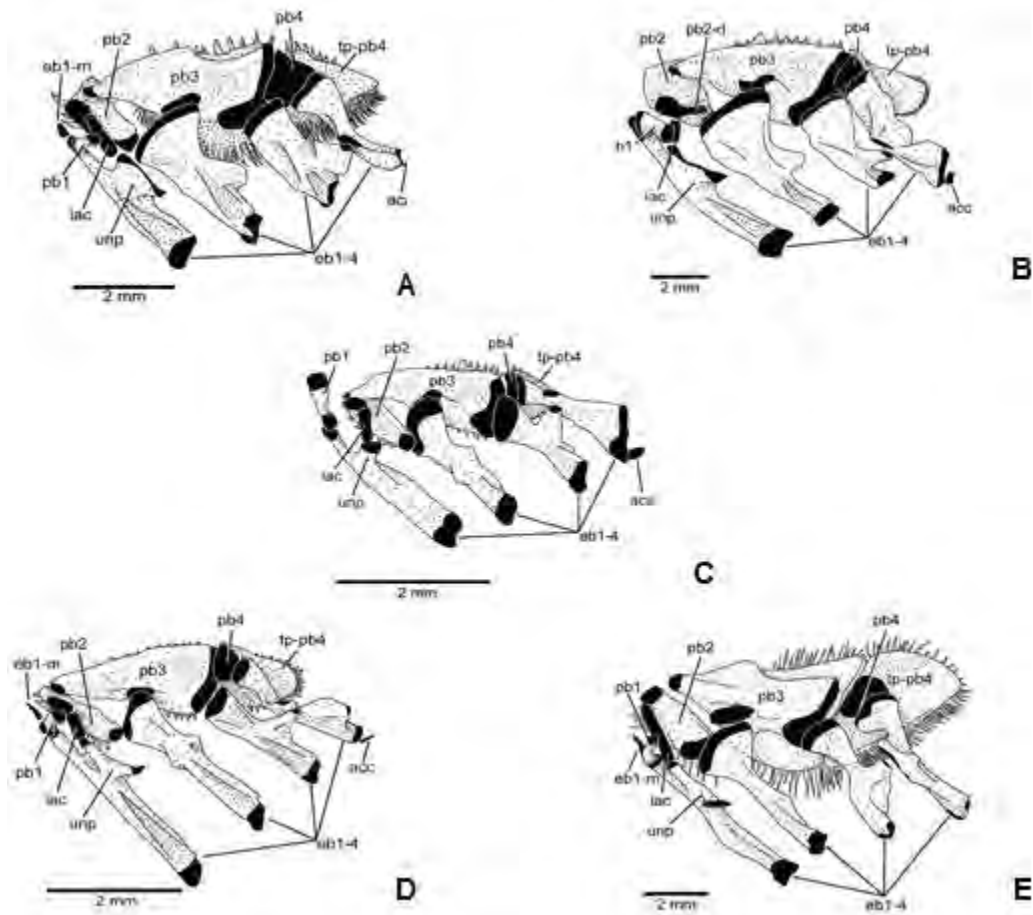


Figura 21. Forma del proceso uncinado en los miembros de la familia Carangidae A: *Hemicaranx*. B: *Pseudocaranx*. C: *Selene*. D: *Parastromateus*. E: *Trachurus*. acc: Cartilago accesorio. eb 1-4: epibranchiales 1, 2, 3, 4. eb1-m: División cartilaginosa medial del epibranchial 1. iac: cartilago interarcual. pb 1, 2, 3, 4: Faringobranquiales 1, 2, 3, 4. pb2-d: extensión dorsal del faringobranquial 2. tp-eb3: Placa dentada del epibranchial 3. tp-pb4: Placa dentada del epibranchial 4. unip: Proceso uncinado del epibranchial 1. Tomado de Hilton *et al.*, 2010.

En *S. peruviana* se observa también la ausencia de la placa dentada que une los elementos epibranchial 4 y ceratobranquial 4, como en el resto de los géneros de la familia Carangidae, este rasgo solo se presenta en la especie *P. niger* (Hilton *et al.*, 2010), dentro de esta familia (figura 23). Cabe señalar que además, al igual que en otros carángidos, en *S. peruviana* los elementos faringobranquiales 2 y 3 están fuertemente unidos a los huesos del arco branquial correspondiente, pero el faringobranquial 4 se separa fácilmente de su arco (figura 24).

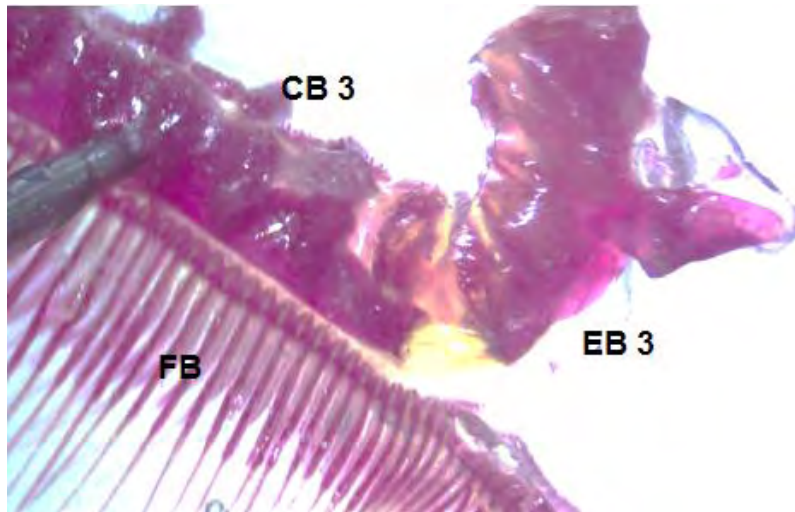


Figura 22. Ausencia de la placa dentada en el elemento epibranquial 3 de *S. peruviana*. CB 3: Ceratobranchial 3. EB 3: Epibranchial 3. FB: Filamentos branquiales.

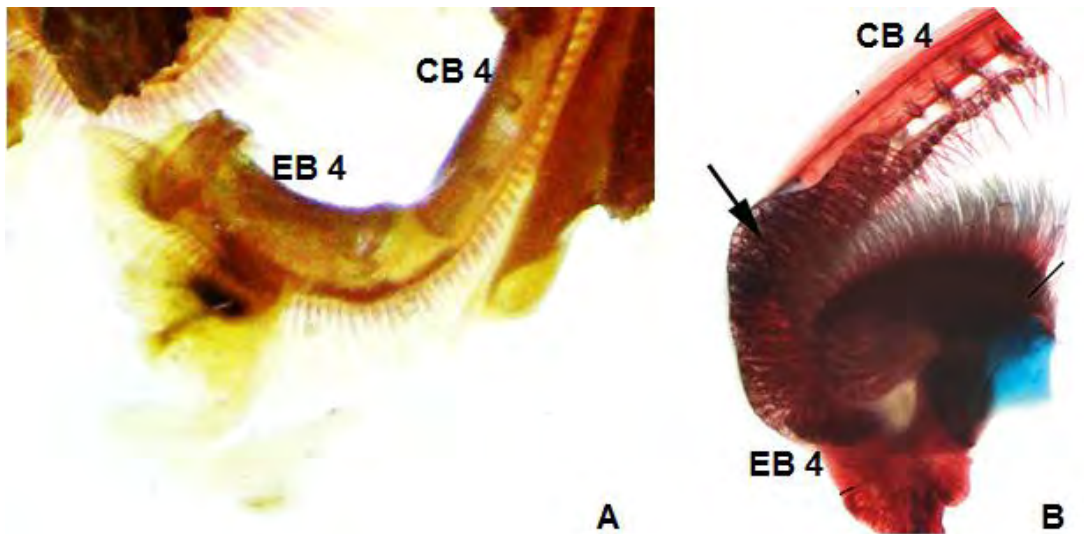


Figura 23. Placa dentada en la unión del elemento Epibranchial 4 (EB 4) y el Ceratobranchial 4 (CB 4). Ausente en A: *S. peruviana* y, presente en B: *P. niger* (la placa es señalada con la flecha; tomado de Hilton *et al.*, 2010).

Al igual que en la mayoría de los miembros de la familia Carangidae (Hilton *et al.*, 2010), los dientes faríngeos de *S. peruviana* son romos y cónicos (figura 11), mientras que en las especies del género *Hemicaranx* y *Parastromateus* estos dientes son elongados y filamentosos (figura 25). Los elementos basibranchiales en *S. peruviana* presentan placas dentadas (figura 13) y, de acuerdo con Hilton y colaboradores (2010), la ausencia de estas placas, dentro de la

familia Carangidae, sólo es observada en los géneros *Hemicaranx*, *Trachinotus* y *Uraspis*. La forma de los elementos ceratobranquiales en *S. peruviana* (figura 8) es similar a la de los de todos los miembros de la familia Carangidae (Hilton *et al.*, 2010).

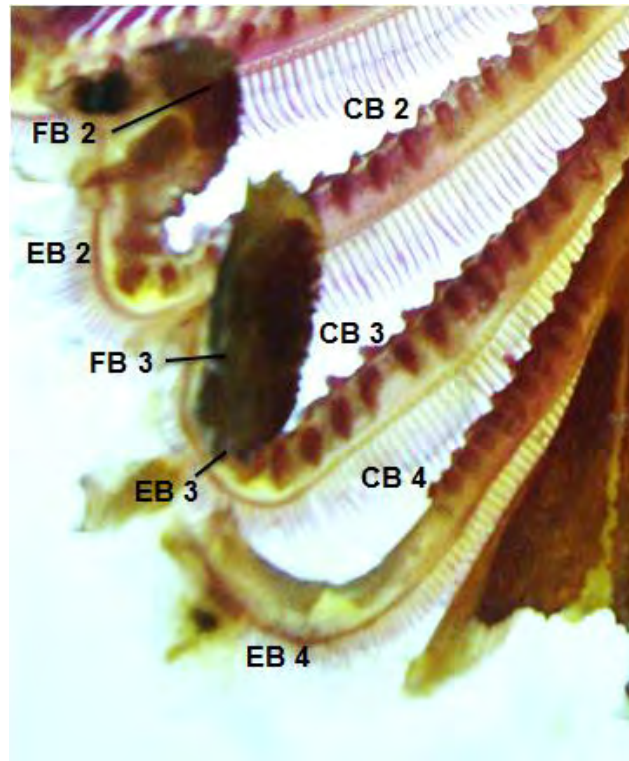


Figura 24. Los elementos Faringobranquiales 2 y 3 asociados a su correspondiente arco branquial, mientras que el elemento Faringobranquial 4 fue fácilmente extraído en la muestra en *S. peruviana*. CB 2, 3, 4: Ceratobranquiales 2, 3, 4. EB 2, 3, 4: Epibranchiales 2, 3, 4. FB 2, 3: Faringobranquiales 2, 3.

Con respecto al análisis morfométrico, se observa que los elementos del esqueleto branquial en *T. lepturus* están más fuertemente asociados tanto con la longitud total (figura 18), como con la cefálica (figura 19), en comparación con lo encontrado para *S. peruviana*. (figuras 16 y 17), por lo tanto, se puede afirmar que esta especie, presenta un mayor número de apomorfías con respecto a *T. lepturus*. Mientras que las relaciones que guardan con la longitud total, los elementos ceratohial posterior derecho, hipobranquial segundo derecho, ceratobranquial tercero derecho, ceratohial posterior izquierdo y los rayos branquiostegos sexto y séptimo izquierdos, en ambas especies, pueden considerarse simplesiomorfías; lo mismo

ocurre con las relaciones entre la longitud cefálica y los elementos basibranquial segundo y el faringobranquial cuarto derecho.

Además, en ambas especies existe un mayor número de isometrías que de alometrías, lo que significa que el crecimiento de los caracteres relacionados, tanto con la longitud total y la cefálica, es constante a medida que estas magnitudes aumentan; mientras que las alometrías positivas (figura 19), indican que el crecimiento de algunos de los elementos del esqueleto branquial en *T. lepturus* es mayor, en proporción, con respecto al correspondiente a la longitud cefálica (Gersnowies, 2007).

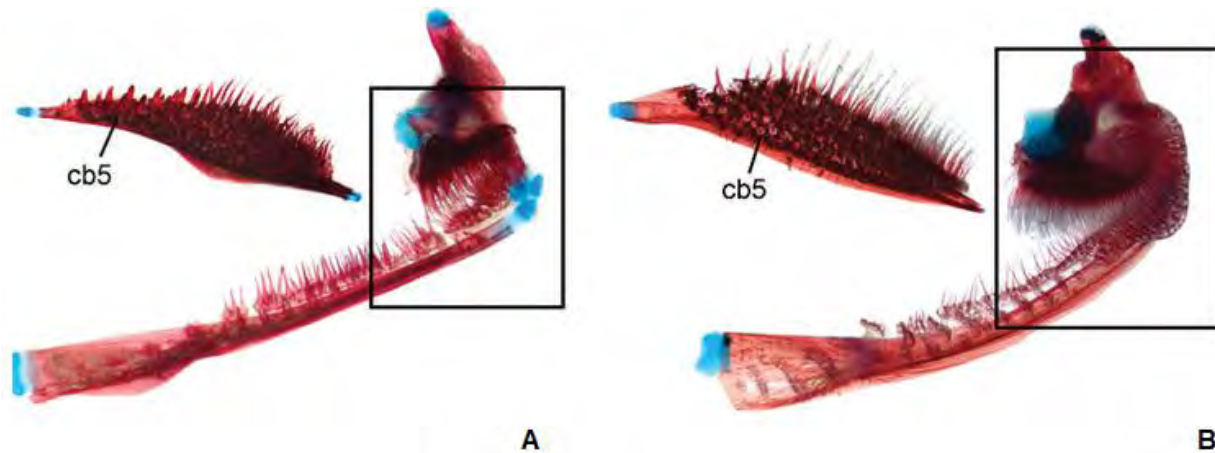


Figura 25. Dientes faríngeos elongados y filamentosos en A: *Hemicaranx* y B: *Parastromateus*. cb5: Ceratobranquial 5. Tomado de Hilton *et al.*, 2010.

Además, es posible que la existencia de un mayor número de elementos relacionados con la longitud total en *S. peruviana* y con la longitud cefálica en *T. lepturus*, se asocie con las presiones de selección a que están sujetos los organismos dentro de su hábitat, puesto que *T. lepturus* es una especie depredadora, de nado activo, mientras que *S. peruviana* suele ser depredadora pasiva (Allen y Robertson, 1998), por lo que no se debe descartar que la forma del cuerpo en ambas especies, en relación con la estructura del esqueleto branquial, responda a necesidades de locomoción.

En cuanto a las isometrías comunes encontradas en las especies estudiadas, es posible que, debido a que no existen diferencias significativas entre las pendientes de las ecuaciones alométricas en cada caso (tabla 3 del apéndice 2), se trate de caracteres plesiomorficos de los Perciformes, hecho que se puede considerar como una hipótesis factible de verificar al realizar el mismo estudio en otras especies del grupo.

CAPÍTULO 9

Conclusiones.

De acuerdo con el estudio realizado en el presente trabajo, se concluye que, existen diferencias morfológicas en los elementos analizados del esqueleto branquial entre *S. peruviana* y *T. lepturus*; entre estos, se encuentran la longitud promedio, la forma de los elementos ceratohiales y faringobranquiales, la disposición de los huesos faringobranquial 1 y epibranchial 1, así como la asociación del elemento epibranchial 3 con los faringobranquiales correspondientes en cada especie; también se diferencia la presencia de branquiaespinas, la forma y distribución de los denticulos faríngeos y rastrillos branquiales, así como la forma y disposición de filamentos branquiales.

Morfométricamente, existe un mayor número de apomorfías en *S. peruviana*, con respecto a *T. lepturus*. Pueden considerarse como simplesiomorfías, las relaciones isométricas de los elementos ceratohial posterior derecho, hipobranquial segundo derecho, ceratobranquial tercero derecho, ceratohial posterior izquierdo y los rayos branquiostegos sexto y séptimo izquierdos, con respecto a la longitud total, así como las relaciones respectivas a la longitud cefálica de los elementos basibranchial segundo y el faringobranquial cuarto derecho, en ambas especies.

La mayoría de las relaciones encontradas entre los elementos del esqueleto branquial y la longitud cefálica y total en ambas especies, resultaron isometrías, por lo que se concluye que el crecimiento de estos elementos tiene una proporción que se mantiene constante a medida que aumenta el tamaño de las longitudes de referencia.

Se determinaron diferencias en el número de relaciones alométricas entre *S. peruviana* (más relaciones alométricas con la longitud total) y *T. lepturus* (más relaciones alométricas con la longitud cefálica) las cuales, se considera que son debidas a las diferencias propias de los comportamientos locomotores existentes entre ambas especies.

Las características morfológicas que comparten las dos especies y que son consideradas propias de todos los Perciformes son, la pérdida del basibranchial 4 y la reducción de la serie de basibranchiales, la ausencia de la conexión ventral del cuarto arco con la serie, el alargamiento del faringobranquial 3 y el acortamiento del faringobranquial 4, lo cual permite plantear una hipótesis factible de verificar en futuros trabajos.

Los elementos del esqueleto branquial que morfométricamente pueden considerarse simplesiomorfías de los Perciformes, son el ceratohial anterior derecho, el hipobranquial 2

derecho, el ceratobranquial 3 derecho, el ceratohial posterior izquierdo, el sexto y séptimo radio branquiostego del lado izquierdo, el basibranquial 2 y el faringobranquial 4 del lado derecho.

S. peruviana y *T. lepturus* son considerados organismos especializados dentro del grupo de los Perciformes, puesto que en ambas se observa la pérdida de elementos hipohiales y, de hipobranquiales en *T. lepturus*, así como la pérdida de dentículos faríngeos en la serie basibranquial en la misma especie y la formación de estos a partir de rastrillos branquiales en *S. peruviana*.

APÉNDICE 1

1.1 Abreviaturas.

Tabla 1. Abreviaturas utilizadas como referencia en el presente trabajo. Nota: Para la referencia de las longitudes pares, se agrega a las abreviaturas en el texto, las iniciales D o I (derecho o izquierdo, respectivamente) y los elementos múltiples son numerados del más anterior al más posterior o, del más proximal al más distal.

		Abreviatura			Abreviatura
Longitudes impares	Longitud total	L T	Longitudes pares	Ceratohial anterior	CH A
	Longitud estándar	L E		Ceratohial posterior	CH P
	Longitud de la cabeza	L C		Hipobranquial	HB
	Longitud preorbital	L Pr		Faringobranquial	FB
	Longitud postorbital	L Po		Epibranquial	EB
	Longitud del ojo	L O		Ceratobranquial	CB
	Longitud del pedúnculo caudal	L P C		Radios branquiostegos	R Br
	Ancho del cuerpo	A C		Número de branquiespinas	N Be
	Longitud de la aleta caudal	L A C		Número de rastrillos branquiales	N R Br
	Longitud de la aleta pectoral	L A P		Número de filamentos branquiales	N F Br
	Longitud de la aleta anal	L A A			
	Basihial	BH			
	Basibranquial	BB			

1.2 Longitudes morfométricas.

Tabla 2. Medidas morfométricas generales, en mm, estimadas en siete ejemplares de *S. peruviana* y *T. lepturus*. Se muestran los promedios y desviaciones estándar en cada longitud evaluada.

	<i>S. peruviana</i>											<i>T. lepturus</i>						
	LT	LE	LC	LPr	LPo	LO	LPC	AC	LAC	LAP	LAA	LT	LC	LPr	LPo	LO	AC	LAP
	290	233	71.1	30.3	25.1	19.3	30.2	22.3	47	71.4	112.6	713	97	39.7	45.7	14.8	11.5	30
	274	227	69.8	26	25.9	18.7	27.1	21.4	49.9	75.6	104.7	740	103.1	39.8	51.3	13.4	12.9	30.4
	311	251	79.8	34.5	27.5	19.3	32.5	25	51.4	75.6	123.2	760	107	40	51.3	16	13.6	34.8
	281	234	66.8	28.9	26.4	15.9	27.3	19.9	46.3	71.9	120.5	703	107	40	51.6	16	12.9	30
	302	245	75.6	31.9	29.5	19	35.2	23.6	52.4	72.6	122	755	115	46.4	55.7	17.8	14	33.9
	288	233	71.8	28.6	27	19.4	27.5	20.7	53.8	81	110.8	680	96.8	37.8	47.7	13.6	13	30.2
	266.7	215	73.3	29.8	23	18	29.3	17	50.5	71.9	106.2	810	117.7	46.2	55.9	16.6	16.6	38
Promedio	287.53	234.00	72.60	30.00	26.34	18.51	29.87	21.41	50.19	74.29	114.29	737.29	106.23	41.41	51.31	15.46	13.50	32.47
Desviación estándar	15.42	11.70	4.20	2.68	2.03	1.25	3.05	2.60	2.73	3.44	7.64	43.15	8.10	3.42	3.76	1.61	1.57	3.15

1.3 Matriz de datos.

Tabla 3. Matriz de datos, con las longitudes en mm, de los elementos del esqueleto branquial de *S. peruviana* y *T. lepturus*. Los espacios vacíos indican la ausencia de los elementos branquiales en alguna de las especies o la imposibilidad para su estimación.

	Elemento	<i>S. peruviana</i>									<i>T. lepturus</i>						
Longitudes impares	BH	10.9	11.5	11.7	10.2	11.9	10.9	11	8.3	8.8	9.8	9.9	9.9	10.8	8.3	11.9	
	BB 1	6.9	9.1	7.7	8.8	8.9	9.1	7.9	5.4	7.3	7.4	8.5	7.6	9.9	6.8	8.6	
	BB 2	3.7	3.3	3.9	3.1	3.8	3.9	3.4	3.4	7.4	8.2	9.5	9.2	10.1	7.8	10.1	
	BB 3	8.5	8.5	8.8	8.1	10.2	8.4	8.4	7.9	10.2	10.4	11.8	11.9	12.9	10.4	13.1	
longitudes pares	Derecho	CH A	7.4	7.5	9.1	7.9	8.7	7.9	8.9	9.2	11.9	14.1	14.8	14.3	14.1	12.7	16.4
		CH P	28.5	27.5	28.9	27.1	29.6	27.5	27.5	25.3	27.5	30.7	32.5	32.3	34.6	27.9	34.9
		HB 1	9.4	8.9	10	7.7	10.7	12.5	8.5	8.4	12.7	14.1	15.1	14.9	16.3	12.9	16.3
		HB 2	7.8	8.8	10.3	6.9	9.2	9.7	8.6	6.2	9.5	10.5	11.1	10.8	11.7	9.9	12.5
		HB 3	6.1	6.6	6.4	6.8	6.9	7.4	6.4	6.2	6.2	6.8	7.7	7.8	7.9	6.8	9.3
		HB 4	10.7	8.9	10.8	9.1	10.3	9.8	9.3	6.1							
		FB 1	6.1		4.8		5.8			3.9	2.9	4.1	4.3	3.4	4.7	4.1	
		FB 2	5.8	5.3	4.7	4.5	4.8	5.7	5.5	4.8	7.7	7.8	8.5	8.3	8.7	7.5	8.9
		FB 3	6.1	5.9	6.7	5.3	6.9	4.1	5.6	6.4	13.5	13.7	13.9	14.3	15.1	13.1	15.5
		FB 4	3.3	3.9	4.5	3.3	4.1	3.9	3.3	3.7	4.9	5.4	5.9	5.8	6.1	5.1	5.6
		EB 1	10.2	11.4	11.6	9.4	11.7	11.1	10.3	9.1	19.1	21.2	21.5	21.3	23.6	18.7	23.4
		EB 2	7.5	8.7	9.3	7.4	8.2	7.9	7.8	7.4	11.4	11.7	12	12.3	13.5	11.2	13.2
		EB 3	4.9	6.4	6.3	5.5	5.4	5.3	5.2	5.4	8	8.3	8.9	8.9	10.2	8.2	9.7
		EB 4	6.9	8.4	5.7	6.5	8.3	5.5	6.7	6.9	9	9.5	10.8	10	11.1	8.7	11.2
		CB 1	30.5	30.2	30.9	29.3	32.4	31.4	30.4	28.9	23.5	25.9	28.3	27	28.9	24.1	30.1
		CB 2	28.4	28.1	28.1	26.7	29.8	27.9	27.2	26.6	21	22.6	24.8	22.8	25.8	21.2	25.7
		CB 3	25.9	25.5	26.7	24.6	27.4	26.2	25.3	24.3	21.6	24.2	24.9	23.7	26.3	21.9	26.8
		CB 4	16.1	16.6	16.4	15	17.9	18.1	16.6	15.2	22.3	24.8	26.1	24.9	28.1	22.6	27.6
CB 5	19.2	22.5	24.9	21.4	24.6	23.2	22.4	20.9	16.4	18.9	18.1	18.2	18.9	17.3	20.3		
R Br 1	28.8	28.3	27.9	28.7	32.7	26.4	27.9	26.9			22	25.5	25.9	21.9	25.8		

		R Br 2	22.5	24.2	23.3	21.9	27.2	20.6	22.6	21.5				22.8	19.7	21.1	23.4
		R Br 3	20.1	21.5	18.3	18.9	23.2	19.1		17.7	17.5			12.4	16.4	15.6	19.1
		R Br 4	18.7	19.6	17.8	17.2	21.9	18.1		15.6	13.9					13.5	13.8
		R Br 5	20.1	10.5	19.2	17.9	20.5	18.1		15.8	11.9			14.3	16.8	11.1	14.1
		R Br 6	17.3	16.4	16.7	15.5	17.8	16.1	16.7	13.6	10.8			12.9	13.9	10.5	12.9
		R Br 7		11.7	12.4	9.8	13.6	12.8	11.1	11.1	8.9	9.1		9.9	12.1	8.6	10.3
		N Be	29	29	29	29	29	30	29	28							
		N R Br 1	20	21	22	20	21	23	21	20	21	26	23	20	20	21	22
		N R Br 2	42	39	41	40	42	43	44	45	22	22	20	15	18	18	20
		N R Br 3	36	35	39	35	37	39	37	36	18	20	17	10	13	19	16
		N R Br 4	27	28	30	24	26	28	28	25	15	14	16	13	17	17	20
		N R Br 5									34	45	44	40	40	33	42
		N F Br 1	221	204	192	204	212	238	206	204	186	218	191	215	232	181	221
		N F Br 2	228	198	208	198	206	206	204	184	199	179	172	155	164	168	173
		N F Br 3	186	186	186	170	200	184	190	158	165	163	145	154	171	154	177
		N F Br 4	132	132	134	132	144	140	136	116	157	143	137	127	157	144	151
	Izquierdo	CH A	7.7	7.8	9.1	7.9	8.7	7.1	8	8.5	11.9	14.1	14.3	14.2	15.5	12.7	15.6
		CH P	28.9	28.2	28.9	26.9	30.4	27.5	27.5	24.9	27.5	31.1	33.1	32.3	34.3	27.9	35.2
		HB 1	8.6	9.5	9.4	7.9	10.7	12.6	10.1	8.2	12.5	13.9	15	14.6	15.7	13.4	16.8
		HB 2	7.1	8.8	8.5	7	9.2	8.3	7.4	5.9	9.5	10.3	11.2	10.3	11.7	9.9	12.5
		HB 3	6.5	6.9	6.9	5.7	7.9	7.4	6.4	5.9	6.1	6.9	7.8	7.6	7.5	6.5	9.3
		HB 4	9.7	8.9	10.4	9.2	10.3	9.5	8.8	8							
		FB 1	5.9	5.9	4.1	3.5	6.5		5.9	3.9	2.9	4.1	4.3	3.7		3.6	4.2
		FB 2	5.8	4.9	4.7	4.1	4.8	5.7	5.5	4.8	7.1	8	8.4	7.8	8.7	7.5	9.6
		FB 3	6.1	8.3	7.9	5.1	5.8	6.2	6.2	5.3	13.3	13.9	13.5	14	5.4	12.7	15.5
		FB 4	4.1	3.9	4.5	3.3	4.1	3.9	3.3	3.3	4.1	5.1	5.5	5.8	5.8	4.9	5.9
		EB 1	10.9	11.4	11.7	10	11.5	8.7	10.6	9.1	18.8	20.8	21.9	21.1	23.5	19.4	22.9
		EB 2	8.2	8.7	8.4	7.4	8.7	8.5	7.8	7.2	11.1	12.2	12.7	11.8	13.7	10.5	13.9
		EB 3	6.1	5.2	6.3	5.5	6.1	5.9	5.2	5.4	7.8	7.7	9.1	8.2	9.4	8.2	9.7

EB 4	6.6	8.1	6.2	6.9	7.7	7.3	6.9	6.9	8.7	9.3	10	10.1	10.7	8.7	11
CB 1	31.1	30	30.9	28.3	31.6	31.7	30.4	28.3	23.9	26.6	26.6	27.1	29.4	24.5	30.1
CB 2	29.1	28.5	27.1	26.7	29.8	27.9	27.9	26.6	21.4	22.9	22.9	23.7	25.9	20.9	25.7
CB 3	26.8	25.1	26.1	23.9	27.4	26.2	25.3	24.3	22	23.7	23.7	24.6	27.1	22.6	27.4
CB 4	16.3	16.6	16.4	15	16.5	16.9	16.6	16.1	23.1	24.3	24.6	25.3	28.1	23.2	27.6
CB 5	16.4	23.8	23.9	22.3	24.6	23.2	22.8	20.9	16	17.7	17.7	17.6	18.5	16.8	19.8
R Br 1	28.2	27.5	27.9	28.7	30.5	27.5	27.4	26.9	20.9	23.9	22.1	26.9	27.4	22.4	27.1
R Br 2	24.5	23.7	23.3	21.9	26.2	20.7	22.6	20.9		19.9	23.4	22.5	20.2	20.6	24.5
R Br 3	20.1	20.6	20.5	19.8	23.8	19.1	19.3	18.2	16.9	18.7	18.4	16.6	14.6	16.2	20.3
R Br 4	18.7	18.8	18.7	17.5	21.9	17.5	18.7	15.6	11.8	14.9	13.1	9.8		12.4	15.3
R Br 5	20.1	19.1	19.2	17.9	20.5	18.1	19.3	14.9	11.3	13	12.1	13.9	15.2	11.9	14.3
R Br 6	17.3	15.5	16.7	15.5	17.9	16.1	16.7	14.1	9.9	11.5	11.5	11.5	12.5	10.3	13.1
R Br 7	12.2	11.1	12.4	11.4	13.6	12.8	11.9	11.2	7.8	8.9	9.5	8.8	9.9	7.1	9.5
N Be	29	28	28	28	29	28	29	30							
N R Br 1	20	22	21	20	21	23	21	21	21	24	20	19	19	22	25
N R Br 2	43	39	43	40	40	39	41	44	22	22	19	17	15	18	23
N R Br 3	36	33	38	35	38	39	36	37	16	18	18	12	11	18	16
N R Br 4	28	27	25	28	29	27	30	27	17	15	14	10	17	19	17
N R Br 5									34	49	48	35	42	40	40
N F Br 1	218	206	184	204	208	240	212	180		182	181	205	197	193	225
N F Br 2	226	198	182	184	202	204	198	154	191	189	147	144	156	171	164
N F Br 3	192	196	188	176	198	182	180	104	137	161	160	152	159	160	173
N F Br 4	134	136	132	136	144	136	134	112	151	143	144	134	200	135	153

1.4 Longitudes significativas.

Tabla 4. Longitudes significativas del esqueleto branquial, en mm, obtenidas en el análisis de correlación. Se muestra el promedio y la desviación estándar de cada variable.

	Elemento	<i>S. peruviana</i>								Promedio	Desviación estándar	<i>T. lepturus</i>								Promedio	Desviación estándar
Longitudes impares	BH	10.9	11.5	11.7	10.2	11.9	10.9	8.3	10.77	1.23	8.8	9.8	9.9	9.9	10.8	8.3	11.9	9.91	1.20		
	BB 1	6.9	9.1	7.7	8.8	8.9	9.1	5.4	7.99	1.41	7.3	7.4	8.5	7.6	9.9	6.8	8.6	8.01	1.05		
	BB 2	3.7	3.3	3.9	3.1	3.8	3.9	3.4	3.59	0.32	7.4	8.2	9.5	9.2	10.1	7.8	10.1	8.90	1.10		
	BB 3	8.5	8.5	8.8	8.1	10.2	8.4	7.9	8.63	0.75	10.2	10.4	11.8	11.9	12.9	10.4	13.1	11.53	1.22		
Longitudes pares	Derecho	CH A	7.4	7.5	9.1	7.9	8.7	7.9	9.2	8.24	0.75	11.9	14.1	14.8	14.3	14.1	12.7	16.4	14.04	1.45	
		CH P	28.5	27.5	28.9	27.1	29.6	27.5	25.3	27.77	1.41	27.5	30.7	32.5	32.3	34.6	27.9	34.9	31.49	2.96	
		HB 1	9.4	8.9	10	7.7	10.7	12.5	8.4	9.66	1.60	12.7	14.1	15.1	14.9	16.3	12.9	16.3	14.61	1.46	
		HB 2	7.8	8.8	10.3	6.9	9.2	9.7	6.2	8.41	1.50	9.5	10.5	11.1	10.8	11.7	9.9	12.5	10.86	1.03	
		HB 3	6.1	6.6	6.4	6.8	6.9	7.4	6.2	6.63	0.45	6.2	6.8	7.7	7.8	7.9	6.8	9.3	7.50	1.02	
		FB 2	5.8	5.3	4.7	4.5	4.8	5.7	4.8	5.09	0.51	7.7	7.8	8.5	8.3	8.7	7.5	8.9	8.20	0.54	
		FB 3	6.1	5.9	6.7	5.3	6.9	4.1	6.4	5.91	0.96	13.5	13.7	13.9	14.3	15.1	13.1	15.5	14.16	0.87	
		FB 4	3.3	3.9	4.5	3.3	4.1	3.9	3.7	3.81	0.43	4.9	5.4	5.9	5.8	6.1	5.1	5.6	5.54	0.44	
		EB 1	10.2	11.4	11.6	9.4	11.7	11.1	9.1	10.64	1.08	19.1	21.2	21.5	21.3	23.6	18.7	23.4	21.26	1.89	
		EB 2	7.5	8.7	9.3	7.4	8.2	7.9	7.4	8.06	0.73	11.4	11.7	12	12.3	13.5	11.2	13.2	12.19	0.88	
		EB 3	4.9	6.4	6.3	5.5	5.4	5.3	5.4	5.60	0.55	8	8.3	8.9	8.9	10.2	8.2	9.7	8.89	0.82	
		EB 4	6.9	8.4	5.7	6.5	8.3	5.5	6.9	6.89	1.14	9	9.5	10.8	10	11.1	8.7	11.2	10.04	1.02	
		CB 1	30.5	30.2	30.9	29.3	32.4	31.4	28.9	30.51	1.20	23.5	25.9	28.3	27	28.9	24.1	30.1	26.83	2.47	
		CB 2	28.4	28.1	28.1	26.7	29.8	27.9	26.6	27.94	1.08	21	22.6	24.8	22.8	25.8	21.2	25.7	23.41	2.03	
		CB 3	25.9	25.5	26.7	24.6	27.4	26.2	24.3	25.80	1.10	21.6	24.2	24.9	23.7	26.3	21.9	26.8	24.20	2.00	
		CB 4	16.1	16.6	16.4	15	17.9	18.1	15.2	16.47	1.20	22.3	24.8	26.1	24.9	28.1	22.6	27.6	25.20	2.25	
CB 5	19.2	22.5	24.9	21.4	24.6	23.2	20.9	22.39	2.05	16.4	18.9	18.1	18.2	18.9	17.3	20.3	18.30	1.25			

		N R Br 1	20	21	22	20	21	23	20	21.00	1.15	21	26	23	20	20	21	22	21.86	2.12
		N R Br 2	42	39	41	40	42	43	45	41.71	1.98	22	22	20	15	18	18	20	19.29	2.50
		N R Br 3	36	35	39	35	37	39	36	36.71	1.70	18	20	17	10	13	19	16	16.14	3.53
		N R Br 4	27	28	30	24	26	28	25	26.86	2.04	15	14	16	13	17	17	20	16.00	2.31
		N F Br 1	221	204	192	204	212	238	204	210.71	14.93	186	218	191	215	232	181	221	206.29	19.90
		N F Br 2	228	198	208	198	206	206	184	204.00	13.37	199	179	172	155	164	168	173	172.86	13.80
		N F Br 3	186	186	186	170	200	184	158	181.43	13.50	165	163	145	154	171	154	177	161.29	11.03
		N F Br 4	132	132	134	132	144	140	116	132.86	8.78	157	143	137	127	157	144	151	145.14	10.93
	Izquierdo	CH A	7.7	7.8	9.1	7.9	8.7	7.1	8.5	8.11	0.68	11.9	14.1	14.3	14.2	15.5	12.7	15.6	14.04	1.36
		CH P	28.9	28.2	28.9	26.9	30.4	27.5	24.9	27.96	1.75	27.5	31.1	33.1	32.3	34.3	27.9	35.2	31.63	2.99
		HB 1	8.6	9.5	9.4	7.9	10.7	12.6	8.2	9.56	1.64	12.5	13.9	15	14.6	15.7	13.4	16.8	14.56	1.45
		HB 2	7.1	8.8	8.5	7	9.2	8.3	5.9	7.83	1.19	9.5	10.3	11.2	10.3	11.7	9.9	12.5	10.77	1.07
		HB 3	6.5	6.9	6.9	5.7	7.9	7.4	5.9	6.74	0.78	6.1	6.9	7.8	7.6	7.5	6.5	9.3	7.39	1.05
		FB 2	5.8	4.9	4.7	4.1	4.8	5.7	4.8	4.97	0.59	7.1	8	8.4	7.8	8.7	7.5	9.6	8.16	0.83
		FB 3	6.1	8.3	7.9	5.1	5.8	6.2	5.3	6.39	1.24	13.3	13.9	13.5	14	5.4	12.7	15.5	12.61	3.30
		FB 4	4.1	3.9	4.5	3.3	4.1	3.9	3.3	3.87	0.44	4.1	5.1	5.5	5.8	5.8	4.9	5.9	5.30	0.65
		EB 1	10.9	11.4	11.7	10	11.5	8.7	9.1	10.47	1.21	18.8	20.8	21.9	21.1	23.5	19.4	22.9	21.20	1.72
		EB 2	8.2	8.7	8.4	7.4	8.7	8.5	7.2	8.16	0.61	11.1	12.2	12.7	11.8	13.7	10.5	13.9	12.27	1.27
		EB 3	6.1	5.2	6.3	5.5	6.1	5.9	5.4	5.79	0.42	7.8	7.7	9.1	8.2	9.4	8.2	9.7	8.59	0.80
		EB 4	6.6	8.1	6.2	6.9	7.7	7.3	6.9	7.10	0.65	8.7	9.3	10	10.1	10.7	8.7	11	9.79	0.92
		CB 1	31.1	30	30.9	28.3	31.6	31.7	28.3	30.27	1.46	23.9	26.6	26.6	27.1	29.4	24.5	30.1	26.89	2.29
		CB 2	29.1	28.5	27.1	26.7	29.8	27.9	26.6	27.96	1.24	21.4	22.9	22.9	23.7	25.9	20.9	25.7	23.34	1.93
		CB 3	26.8	25.1	26.1	23.9	27.4	26.2	24.3	25.69	1.30	22	23.7	23.7	24.6	27.1	22.6	27.4	24.44	2.09
		CB 4	16.3	16.6	16.4	15	16.5	16.9	16.1	16.26	0.61	23.1	24.3	24.6	25.3	28.1	23.2	27.6	25.17	1.99
		CB 5	16.4	23.8	23.9	22.3	24.6	23.2	20.9	22.16	2.81	16	17.7	17.7	17.6	18.5	16.8	19.8	17.73	1.21
		R Br 1	28.2	27.5	27.9	28.7	30.5	27.5	26.9	28.17	1.18	20.9	23.9	22.1	26.9	27.4	22.4	27.1	24.39	2.72
		R Br 3	20.1	20.6	20.5	19.8	23.8	19.1	18.2	20.30	1.76	16.9	18.7	18.4	16.6	14.6	16.2	20.3	17.39	1.88
		R Br 5	20.1	19.1	19.2	17.9	20.5	18.1	14.9	18.54	1.87	11.3	13	12.1	13.9	15.2	11.9	14.3	13.10	1.42
		R Br 6	17.3	15.5	16.7	15.5	17.9	16.1	14.1	16.16	1.27	9.9	11.5	11.5	11.5	12.5	10.3	13.1	11.47	1.12

	R Br 7	12.2	11.1	12.4	11.4	13.6	12.8	11.2	12.10	0.93	7.8	8.9	9.5	8.8	9.9	7.1	9.5	8.79	1.01
	N R Br 1	20	22	21	20	21	23	21	21.14	1.07	21	24	20	19	19	22	25	21.43	2.37
	N R Br 2	43	39	43	40	40	39	44	41.14	2.12	22	22	19	17	15	18	23	19.43	2.99
	N R Br 3	36	33	38	35	38	39	37	36.57	2.07	16	18	18	12	11	18	16	15.57	2.94
	N R Br 4	28	27	25	28	29	27	27	27.29	1.25	17	15	14	10	17	19	17	15.57	2.94
	N F Br 2	226	198	182	184	202	204	154	192.86	22.51	191	189	147	144	156	171	164	166.00	18.83
	N F Br 3	192	196	188	176	198	182	104	176.57	32.92	137	161	160	152	159	160	173	157.43	10.94
	N F Br 4	134	136	132	136	144	136	112	132.86	9.92	151	143	144	134	200	135	153	151.43	22.59

APÉNDICE 2

2.1 Análisis alométrico en *S. peruviana*.

Tabla 1. Análisis alométrico de las longitudes significativas consideradas para *S. peruviana*, con respecto a la longitud total y la cefálica.

Longitud de referencia	Longitudes comparadas	α	b	r	Condición
L T	L Pr	1.296320016	0.019457943	0.778483541	Isométrica
	L Po	1.138221351	0.041843637	0.782492444	Isométrica
	A C	2.113936571	0.000135352	0.899932359	Isométrica
	CH P D	0.845845426	0.231152904	0.881143049	Isométrica
	HB 2 D	2.629788906	2.84664947488293x 10-6	0.754893869	Isométrica
	CB 3 D	0.691897917	0.513440505	0.862234185	Isométrica
	CH P I	0.941413193	0.135397315	0.788359217	Isométrica
	FB 4 I	1.773727373	0.00016801	0.820418005	Isométrica
	EB 3 I	1.239285852	0.005188297	0.908224969	Isométrica
	R Br 6	1.247144121	0.013852368	0.835229558	Isométrica
	R Br 7	1.116728039	0.0217084	0.788124109	Isométrica
L C	L Pr	1.252204616	0.140003791	0.806153006	Isométrica
	BB 2	1.195575667	0.021326088	0.755731724	Isométrica
	FB 4 D	1.633451424	0.003469804	0.830438057	Isométrica

2.2 Análisis alométrico en *T. lepturus*.

Tabla 2. Análisis alométrico de las longitudes significativas consideradas para *T. lepturus*, con respecto a la longitud total y a la cefálica.

Longitud de referencia	Longitudes comparadas	α	b	r	Condición
L T	L C	1.08	0.09	0.82	Isométrica
	L Pr	1.10	0.03	0.79	Isométrica
	L Po	0.96	0.09	0.76	Isométrica
	A C	1.52	0.00	0.79	Isométrica
	L A P	1.48	0.00	0.91	Isométrica
	BH	1.85	4.88x10-5	0.90	Isométrica
	CH A D	1.43	0.00	0.80	Isométrica
	CH P D	1.28	0.01	0.78	Isométrica
	HB 1 D	1.36	0.00	0.78	Isométrica
	HB 2 D	1.37	0.00	0.84	Isométrica
	FB 2 D	0.93	0.02	0.82	Isométrica
	FB 3 D	0.83	0.06	0.79	Isométrica

	EB 1 D	1.27	0.00	0.82	Isométrica
	EB 4 D	1.48	0.00	0.84	Isométrica
	CB 1 D	1.33	0.00	0.83	Isométrica
	CB 2 D	1.26	0.01	0.85	Isométrica
	CB 3 D	1.25	0.01	0.87	Isométrica
	CB 4 D	1.26	0.01	0.82	Isométrica
	CB 5 D	0.93	0.04	0.79	Isométrica
	CH P I	1.34	0.00	0.80	Isométrica
	HB 1 I	1.36	0.00	0.80	Isométrica
	HB 2 I	1.49	0.00	0.88	Isométrica
	HB 3 I	1.91	2.42x10-5	0.81	Isométrica
	FB 2 I	1.54	0.00	0.89	Isométrica
	EB 1 I	1.09	0.02	0.77	Isométrica
	EB 2 I	1.64	0.00	0.92	Isométrica
	EB 4 I	1.26	0.00	0.78	Isométrica
	CB 1 I	1.16	0.01	0.79	Isométrica
	CB 2 I	1.08	0.02	0.76	Isométrica
	CB 5 I	0.96	0.03	0.82	Isométrica
	R Br 6 I	1.39	0.00	0.82	Isométrica
	R Br 7 I	1.66	0.00	0.81	Isométrica
LC	L Pr	0.96	0.47	0.90	Isométrica
	L Po	0.94	0.64	0.97	Isométrica
	L O	1.13	0.08	0.82	Isométrica
	A C	1.24	0.04	0.85	Isométrica
	L A P	1.02	0.28	0.82	Isométrica
	BH	1.53	0.01	0.97	Alométrica positiva
	BB 1	1.44	0.01	0.86	Isométrica
	BB 2	1.59	0.01	0.96	Alométrica positiva
	BB 3	1.33	0.02	0.96	Isométrica
	CH A D	1.18	0.06	0.87	Isométrica
	CH P D	1.23	0.10	0.98	Isométrica
	HB 1 D	1.32	0.03	0.99	Alométrica positiva
	HB 2 D	1.22	0.04	0.98	Isométrica
	HB 3 D	1.61	0.00	0.92	Isométrica
	FB 2 D	0.83	0.17	0.96	Isométrica
	FB 3 D	0.77	0.38	0.97	Isométrica
	FB 4 D	0.84	0.11	0.80	Isométrica

EB 1 D	1.15	0.10	0.98	Isométrica
EB 2 D	0.90	0.18	0.97	Isométrica
EB 3 D	1.12	0.05	0.95	Isométrica
EB 4 D	1.28	0.03	0.95	Isométrica
CB 1 D	1.19	0.11	0.97	Isométrica
CB 2 D	1.08	0.15	0.95	Isométrica
CB 3 D	1.06	0.17	0.97	Isométrica
CB 4 D	1.15	0.12	0.97	Isométrica
CB 5 D	0.79	0.47	0.87	Isométrica
N F Br 1 D	1.04	1.63	0.81	Isométrica
CH A I	1.24	0.04	0.95	Isométrica
CH P I	1.23	0.10	0.97	Isométrica
HB 1 I	1.26	0.04	0.97	Isométrica
HB 2 I	1.22	0.04	0.95	Isométrica
HB 3 I	1.63	0.00	0.90	Isométrica
FB 2 I	1.23	0.03	0.93	Isométrica
FB 4 I	1.46	0.01	0.85	Isométrica
EB 1 I	1.04	0.17	0.96	Isométrica
EB 2 I	1.30	0.03	0.95	Isométrica
EB 3 I	1.04	0.07	0.85	Isométrica
EB 4 I	1.23	0.03	0.99	Alométrica positiva
CB 1 I	1.10	0.16	0.99	Isométrica
CB 2 I	1.06	0.17	0.98	Isométrica
CB 3 I	1.08	0.16	0.97	Isométrica
CB 4 I	0.99	0.24	0.97	Isométrica
CB 5 I	0.84	0.36	0.94	Isométrica
R Br 1 I	1.23	0.08	0.83	Isométrica
R Br 5 I	1.24	0.04	0.87	Isométrica
R Br 6 I	1.26	0.03	0.97	Isométrica
R Br 7 I	1.39	0.01	0.88	Isométrica

2.3 Análisis alométrico de las longitudes comunes en ambas especies.

Tabla 3. Análisis alométrico de las longitudes significativas comunes consideradas para *S. peruviana*, y *T. lepturus*, con respecto a la longitud total y la cefálica.

Longitud de referencia	Medidas comunes	α <i>T. lepturus</i>	α <i>S. peruviana</i>	t	Decisión
L T	L Pr	1.29632002	1.09625504	0.00614157	Isométrica
	L Po	0.96187172	1.13822135	0.0071232	Isométrica
	A C	1.52482847	2.11393657	0.00819456	Isométrica
	CH A D	1.27580139	0.84584543	-0.01399855	Isométrica
	HB 2 D	1.36841869	2.62978891	0.0139387	Isométrica
	CB 3 D	1.24808513	0.69189792	-0.01852595	Isométrica
	CH P I	1.33730482	0.94141319	-0.01161014	Isométrica
	R Br 6 I	1.3866758	1.24714412	-0.00290471	Isométrica
R Br 7 I	1.66249928	1.11672804	-0.00953024	Isométrica	
L C	L Pr	0.95772301	1.25220462	0.02414988	Isométrica
	BB 2	1.58913343	1.19557567	-0.01198187	Isométrica
	FB 4 D	0.83970325	1.63345142	0.0225557	Isométrica

Literatura citada.

- Allen, R.J. y Robertson D.R. 1998. *Peces del Pacífico oriental tropical*. CONABIO, Agrupación Sierra Madre y CEMEX. México. 302 p.
- Block A.J. and Mabee P.M. 2012. Development of the mandibular, hyoid arch and gill arch skeleton in the Chinese barb *Puntius semifasciolatus*: comparisons of ossification sequences among Cypriniformes. *Journal of Fish Biology*. 81: 54-80.
- Carpenter, K.E., Collette B.B. and Russo J.L. 1995. Unstable and stable classifications of scombroid fishes. *Bulletin of Marine Science*. 56(2): 379-405.
- Castro-Aguirre, J.L. 1978. *Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos*. Dirección general del Instituto Nacional de Pesca. México. 222 p.
- Collette, B.B., McGowen G.E., Parin N.V. and Mito S. 1984. Beloniformes: development and relationships. En Moser, H.G. *et al.* (Eds.), *Ontogeny and systematics of fishes*. Spec. Amer. Soc. Ichthyol. and Herp. 1: 335–354.
- Dobzhansky T., Ayala J.F., Stebbins L.G. y Valentine W.J. 1980. *Evolución*. Ediciones Omega S. A. Barcelona. 541 p.
- Dominguez, P., Jacobson A.G. and Jefferies R.P.S. 2002. Paired gill slits in a fossil with a calcite skeleton. *Nature*. 417(20): 841-844.
- Engeman, J.M., Aspinwall, N. and Mabee, P.M. 2009. Development of the pharyngeal arch skeleton in *Catostomus commersonii* (Teleostei: Cypriniformes). *Journal of Morphology*. 270, 291-305.
- Eschmeyer, W.N., Herald E.S. and Hammann H. 1983. *A field guide to Pacific coast fishes of North America*. Houghton Mifflin Company. Boston. 336 p.
- FAO, CE, FIS y NORAD. 1995. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental. Volumen III. Vertebrados Parte 2*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación. Roma. 1745 p.
- Froese, R. y Pauly D. Editores. 2011a. FishBase. Disponible en <http://www.fishbase.org/summary/Selene-peruviana.html#>. Consultado: 27/01/2014.
- Froese, R. y Pauly D. Editores. 2011b. FishBase. Disponible en <http://www.fishbase.us/summary/Trichiurus-lepturus.html>. Consultado: 27/01/2014.

- Flores, H. y De la Hoz E. 2010. Osteología de *Hippoglossina macrops* (Pleuronectiformes, Paralichthyidae). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 45: 547- 563.
- Gersenowies R.J.R. 2007. *Alometría*. UNAM FES Iztacala. México. 125 p.
- Gillis, A.J., Dahn R.D. and Shubin N.H. 2009. Shared developmental mechanisms pattern the vertebrate gill arch and paired fin skeletons. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 106(14): 5720-5724.
- Gregory, K.W. 1959. *Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms*. Noble Offset Printers, Inc. Nueva York. 456 p.
- Hildebrand, M. and Goslow Jr. G.E. 2001. *Analysis of vertebrate structure*. John Wiley & Sons, Inc. U.S.A. 583 p.
- Hilton, J.E., Johnson G.D. and Smith-Vaniz W.F. 2010. Osteology and systematics of *Parastromateus niger* (Perciformes: Carangidae), with comments on the carangid dorsal gill-arch skeleton. *Copeia*. 2: 312-333 p.
- Hugues G.M. 1984. Measurement of gill area in fishes: practices and problems. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*. 64: 637- 655.
- Johnson, G.D. and Patterson C. 1996. Relationships of lower euteleostean fishes. En Stiassny M.L.J., Parenti L.R. y Johnson G.D. (Eds.), *Interrelationships of fishes*. Academic Press, U.S.A. 251-332 pp.
- Karakatsouli N., Tarnaris K., Balaskas C. and Papoutsoglou S.E. 2006. Gill area and dimensions of gilt head sea bream *Spaurus aurata* L. *Journal of Fish Biology*. 69: 291-299.
- Kardong, K.V. 2007. *Vertebrados: Anatomía comparada, función y evolución*. McGraw-Hill. México. 800 p.
- Kumari U., Yashpal M., Mittal S. and Mittal A.K. 2009. Surface ultrastructure of gill arches and gill rakers in relation to feeding of an Indian major carp, *Cirrhinus mrigala*. *Tissue and cell*. 41: 318-325.
- Kuratani, S. 2004. Evolution of the vertebrate jaw: comparative embryology and molecular developmental biology reveal the factors behind evolutionary novelty. *Journal of anatomy*. 205: 335-347.
- Mallat, J. 1996. Ventilation and the origin of jawed vertebrates: a new mouth. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 117: 329-404.
- Márquez E.A.F., 2009. Ictiología aplicada. UNAM FES Iztacala. México. 80 p.

- Mazon A. de F., Fernandes M.N., Nolasco M.A. and Severi W. 1998. Functional morphology of gills and respiratory area of two active rheophilic fish species, *Plagioscion squamosissimus* y *Prochilodus scrofa*. *Journal of Fish Biology*. 52: 50-61.
- Morrison, L.S., Campbell C.K. and Wright G.M. 2000. Chondrogenesis of the branchial skeleton in embryonic sea lamprey, *Petromyzon marinus*. *The anatomical record*. 260: 252-267.
- Nelson, G.J. 1937. *Gill arches of teleostean fishes*. University Microfilms, Inc. U.S.A. 177 p.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. John Wiley & Sons, Inc. Canadá. 489 p.
- Simpson G.G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press. U.S.A. 247 p.
- Stang, D. 2012. Zipcodezoo.com. Disponible en <http://zipcodezoo.com/default.asp>. Consultado: 21/08/2012.
- StatSoft inc. 2010. Statistica versión 10. www.statsoft.com.
- Strasburger, E., Noll F., Schenck H. and Schimper A.F.W. 2002. *Tratado de botánica*. Ediciones Omega. Barcelona. 978 p.
- Wilson, M.J. and Laurent P. 2002. Fish Gill Morphology: Inside Out. *Journal of experimental zoology*. 293:192–213.