

COMPARACIÓN MORFOLÓGICA CUANTITATIVA DE LOS PATRONES DE CRECIMIENTO ONTOGENÉTICO DE DOS ESPECIES DEL GÉNERO *SERRASALMUS* (CHARACIFORMES: CHARACIDAE) DE LOS LLANOS VENEZOLANOS

QUANTITATIVE MORPHOLOGICAL COMPARISON OF PATTERNS OF ONTOGENETIC GROWTH IN TWO SPECIES OF THE GENUS *SERRASALMUS* (CHARACIFORMES: CHARACIDAE) FROM THE VENEZUELAN LLANOS

Laedy Pereira-Perciballi¹ y Héctor López-Rojas²

1. Departamento de Biología y Química, Facultad de Humanidades y Educación, Universidad Católica Andrés Bello; laedypereira@hotmail.com. 2. Laboratorio de Genética y Morfología Evolutiva de Peces, Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Dirigir la correspondencia a: hector.lopez@ciens.ucv.ve.

RESUMEN

Para cuantificar las variaciones intra e interespecíficas de dos especies del género *Serrasalmus*, *S. irritans* y *S. rhombeus*, se seleccionaron 29 ejemplares de cada especie de 17 localidades de los Llanos Venezolanos. Mediante el método de cerchas se determinaron las coordenadas cartesianas de 16 hitos anatómicos homólogos sobre fotografías digitales en el contorno dorsal de los ejemplares. Los patrones de configuraciones de hitos homólogos se analizaron mediante métodos multivariados: análisis de componentes principales, cálculo de los coeficientes alométricos multivariados y métodos geométricos (Procrustes), que permitieron determinar los patrones de crecimiento ontogenético y de forma corporal externa. La forma externa de los juveniles de ambas especies es parecida, mientras que los adultos presentan formas externas más divergentes. Los adultos de *S. rhombeus* exhiben un mayor crecimiento dorso-ventral relativo de la región anterior de la cabeza en comparación con *S. irritans*. Estudios filogenéticos comparativos de los patrones de variación corporal en un mayor número de especies de la familia, permitirán determinar la importancia de los factores que condicionan los diferentes patrones corporales en este grupo.

ABSTRACT

To quantify inter and intraspecific variation in two species of *Serrasalmus*, *S. irritans* and *S. rhombeus*, 29 specimens of each species from 17 localities in the Venezuelan Llanos were selected. Using the box-truss method on digital photos of the dorsal contour of the specimens the cartesian coordinates of 16 homologous anatomical landmarks were determined. To analyze the patterns of configurations of homologous landmarks, multivariate morphometric methods were used: principal component analysis, multivariate allometric coefficients and geometric methods (Procrustes), which allowed us to determine patterns of ontogenetic development and external body shape. The external form of juveniles of both species was relatively similar, while form among adults was more divergent. Adult *S. rhombeus* exhibited a higher relative dorso-ventral growth of the anterior region of the head compared to *S. irritans*. Phylogenetic comparative studies of patterns of form variation in a larger number of species in the family, will determine the importance of different factors that influence different body patterns in this group.

Palabras clave: Ontogenia, variación, morfometría geométrica, *Serrasalmus*, Characidae

Keywords: Ontogeny, variation, geometric morphometry, *Serrasalmus*, Characidae

INTRODUCCION

Los representantes del género *Serrasalmus* (Serrasalminae: Characidae) constituyen un grupo significativo de especies emblemáticas de los ríos de Venezuela. Las especies de la subfamilia Serrasalminae se caracterizan por presentar cambios en las relaciones morfométricas y en los patrones de coloración durante el desarrollo ontogenético y el período reproductivo, lo que asociado al escaso conocimiento de la biología y taxonomía de la mayoría de las especies, contribuye a la confusión taxonómica que caracteriza a este grupo (Eigenmann 1915; Machado-Allison y Fink 1996).

Las especies del género *Serrasalmus* son comunes en los ríos de la Cuenca del Orinoco, donde se les encuentra habitando una gran variedad de cuerpos de agua: el canal principal, zonas de remansos, esteros, caños, lagunas y, en los estadios juveniles, asociados a las islas flotantes de “bora” formadas por el lirio de agua (*Eichornia crassipes*). Su alimentación es variable de acuerdo a la etapa de desarrollo ontogenético, incluyendo desde zooplancton e insectos en las primeras etapas, hasta escamas, aletas y tejido muscular de otros peces y animales (Machado-Allison y García 1986). Otras especies como *S. gouldingui* y *S. manuely*, habitantes frecuentes de los bosques inundados, incluyen en su dieta frutas y semillas. *Serrasalmus rhombeus* alcanza tallas de más de 50 cm de largo estándar, lo que ha dado cabida a especulación acerca de su gran peligrosidad para bañistas, canoeros y pescadores, aunque existe muy poca información escrita acerca de la agresividad de esta especie. En su mayoría los caribes forman cardúmenes cuando juveniles, haciéndose territoriales a medida que alcanzan la madurez sexual. (Machado- Allison y Fink 1996).

Para describir los patrones de variación de la forma de los organismos, entre los años 1960 y 1970 se comenzaron a analizar las variables morfológicas mediante herramientas de la estadística multivariada. En este enfoque, ahora llamado morfometría tradicional, se utilizaron como variables, medidas lineares, cocientes y ángulos de las distancias, para cuantificar la covariación de las variables y los patrones dentro

y entre grupos. Tales análisis incluyen típicamente técnicas estadísticas de síntesis de información o reducción del número de variables, como por ejemplo el análisis de componentes principales (Terrádez 2005).

Este enfoque presenta algunos problemas, entre los cuales destaca el hecho que muchas de las distancias utilizadas no estén definidas por estructuras homólogas en los ejemplares. Tampoco era el sistema muy eficiente para la generación de representaciones gráficas de la forma, porque al no preservarse las relaciones geométricas entre las variables, el sistema de distancias lineares era insuficiente para capturar la geometría del objeto original, de allí que se perdían muchos aspectos de la forma (Adams, Rohlf y Slice 2004). Debido a las múltiples dificultades de la morfometría tradicional, varios investigadores desarrollaron métodos alternativos de cuantificar y analizar la forma morfológica. Kendall (1977) y otros estadísticos desarrollaron una teoría rigurosa para el análisis de la forma que hizo posible el uso combinado de métodos estadísticos multivariados y métodos para la visualización directa en forma biológica. De estos progresos surge la revolución en morfometría proclamada por Rohlf y Marcus en 1993.

Los análisis de la forma mediante la morfometría geométrica comienzan con la determinación de las coordenadas bi o tridimensionales de estructuras biológicas homólogas definibles en el total o parte de los ejemplares; estas configuraciones de coordenadas son seguidamente superpuestas, escaladas y rotadas según un criterio de optimización, que elimina los efectos del tamaño y permite analizar la forma de los ejemplares, independiente de su tamaño. Después de este procedimiento las diferencias de la forma y los cambios ontogenéticos se pueden describir por las diferencias en los patrones de coordenadas correspondientes entre los ejemplares o parte ellos (Gould, 1966; Strauss y Bookstein 1982). En el género *Serrasalmus*, donde se han descrito como especies diferentes a ejemplares adultos y juveniles de la misma especie (Machado-Allison 1983), la determinación de los patrones de cambio de la forma corporal en sus representantes, es de vital importancia para a la delimitación de

caracteres útiles en la descripción taxonómica de las especies del género, la comprensión del estatus taxonómico de sus representantes y en el estudio de la evolución de la forma en el grupo.

METODOLOGIA

La muestra está integrada por 29 ejemplares de *Serrasalmus irritans* (2,62 a 13,57 cm de longitud estándar) y 29 ejemplares de *Serrasalmus rhombeus* (2,86 a 23,18 cm de longitud estándar) pertenecientes a la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV) y colectados en diferentes localidades de los Estados Cojedes, Apure, Guárico y Bolívar. Los números de catálogo y los ejemplares estudiados (entre paréntesis) se dan a continuación: *Serrasalmus irritans*: MBUCV 16095 (1), MBUCV 10682 (5), MBUCV 16087 (2), MBUCV 16100 (9), MBUCV 11090 (3), MBUCV 5202 (1), MBUCV 7064 (1), MBUCV 8850 (3), MBUCV 6630 (5). *Serrasalmus rhombeus*: MBUCV 16066 (6), MBUCV 19126 (1), MBUCV 19128 (1), MBUCV 19114 (1), MBUCV 13546 (4), MBUCV 16980 (4), MBUCV 659 (2), MBUCV 5656 (5), MBUCV 16222 (2), MBUCV 19201 (2), MBUCV 16213 (1), MBUCV 16219 (1). La utilización de muestras de museo impidió la disección de los ejemplares para determinar su sexo, por lo que la condición de juveniles o adultos en ambas especies fue establecida mediante los valores de tallas reportados por varios autores (Machado-Allison y García 1986; Nico y Taphorn 1988; Winemiller 1989; Winemiller y Kelso-Winemiller 1993).

Con el objeto de examinar los cambios morfológicos entre los individuos de las dos especies se utilizó el Método de las Cerchas (Strauss y Bookstein, 1982, Bookstein y col. 1985) el cual permite una reconstrucción exhaustiva de la forma a partir de las distancias entre los hitos anatómicos homólogos (*landmarks*), ubicados en el contorno externo de los individuos. Los hitos son estructuras anatómicas identificables inequívocamente en los ejemplares de las diferentes especies y juegan un rol fundamental en el estudio de las formas. Las distancias que conectan estos hitos homólogos forman una serie de cuadriláteros continuos con

sus respectivas diagonales internas (Fig. 1) lo cual referencia las diferencias en la forma en las direcciones vertical, horizontal y oblicua (Zelditch, Swiderski, Sheets y Fink 2004).

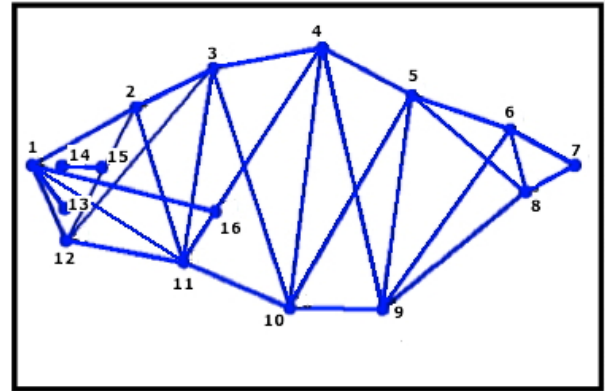


Figura 1. Hitos homólogos (1 al 16) y distancias interhitos (1-2, 2-3, ..., etc.) en el contorno externo de *S. irritans* y *S. rhombeus*.

Los hitos morfológicos homólogos establecidos en el contorno externo de los individuos a partir de fotos digitales, fueron los siguientes: 1) extremo del hocico; 2) borde anterior del puente epifisiario; 3) extremo posterior de la espina supraoccipital; 4) origen de la aleta dorsal; 5) final de la aleta dorsal; 6) final de la aleta adiposa; 7) borde posterior del complejo hipural; 8) final de la aleta anal; 9) origen de la aleta anal; 10) origen de la aleta pélvica; 11) origen de la aleta pectoral; 12) final del istmo; 13) borde posterior del maxilar; 14) borde posterior del opérculo; 15) borde anterior de la órbita; 16) borde posterior de la órbita. (Fig. 1.)

Las fotos fueron tomadas perpendicularmente al plano sagital de los ejemplares para prevenir distorsiones, teniendo como referencia una regla milimetrada colocada paralela al eje longitudinal del cuerpo, que permite calibrar los valores en pixeles de las distancias, a valores reales en mm. Con la ayuda del programa ImageJ, versión 1.6 (Rasband 2007) se determinaron las coordenadas cartesianas de los puntos homólogos establecidos en las fotografías digitales y se calcularon las distancias entre ellos, tal como se describen a continuación (Fig. 1.): Hocico-barras epifisiales (HocBe); Hocico-origen base pectoral (HocPec);

Hocico-Istmo (HocIts); Barra epifisial-espina supraoccip. (BeEso); Barra epifisial-pectoral (BePec); Barra epifisial-istmo (Belts); Istmo pectoral (ItsPec); Espina supraoccip.-origen dorsal (EsoOd); Espina supraoccip. -pélvica (EsoPel); Espina supraoccip. -pectoral (EsoPec); Espina supraoccip.-Istmo (EsoIts); Pectoral-pélvica (PecPel); Base dorsal (BDor); Origen dorsal-origen anal (OdOa); Origen dorsal-pélvica (OdPel); Origen dorsal-pectoral (OdPec); Pélvica-origen anal (PelAn); Final dorsal-final base adiposa (FdFa); Final dorsal-final anal (Fdfan); Final dorsal-origen anal (FdOan); Final dorsal -pélvica (FdPel); Base anal (BAana); Final adiposa-final complejo hipural (FadPed); Final adiposa-final anal (FadFan); Final adiposa-origen anal (FadOan); Final pedúnculo- final anal (PedFan); Hocico-borde posterior maxilar (HocMx); Diámetro del ojo (DO); Hocico-borde post. Opérculo (HocOp).

Los coeficientes alométricos multivariados (Jolicoeur 1963) fueron calculados a partir de los valores de las distancias interhitos homólogos con el programa Past (Oyvind y col. 2003). Con el propósito de detectar posibles diferencias entre los grupos se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), partir de una matriz de covarianza de las distancias interhitos transformadas logarítmicamente. El morfoespacio que ocupan los individuos de las dos especies se representó como la dispersión de los individuos en el plano formado por los componentes 2 y 3, considerados como vectores de forma (Blackith y Reyment 1971).

Otra manera de evidenciar las variaciones morfológicas inter e intra poblacionales es mediante el Análisis de Procrustes (Gower 1975; Goodall 1991). En este método las configuraciones de una serie de ejemplares, dadas por las coordenadas de los hitos homólogos, son trasladadas, rotadas, escaladas y llevadas a un sistema de coordenadas único, mediante el criterio de los mínimos cuadrados, hasta obtener un ajuste máximo de todas las configuraciones (Rohlf y Slice 1990). De esta manera todas las configuraciones están dispuestas en una línea de referencia única y la data refleja sólo las diferencias en forma de los individuos, independientes del tamaño. Las variaciones en la

forma se representan mediante un simple diagrama, como una deformación.

Tabla 2. Valores de los coeficientes alométricos, calculados de un análisis de componentes principales para cada especie. Estimados mediante 2000 réplicas de *bootstrap*.

Descripción	<i>irritans</i> (Coef.)	<i>rhombus</i> (Coef.)
Hocico-barra epifisial	0,84	0,79
Hocico-origen base pectoral	0,80	0,79
Hocico -Istmo	1,09	1,01
Barra epifisial-espina supraoccip.	1,33	1,43
Barra epifisial-pectoral	0,96	1,03
Barra epifisial-istmo	1,00	1,07
Istmo pectoral	0,94	0,96
Espina supraoccip.-origen dorsal	1,53	1,46
Espina supraoccip.-pélvica	1,13	1,22
Espina supraoccip.-pectoral	1,10	1,18
Espina supraoccip. -Istmo	1,09	1,17
Pectoral-pélvica	1,23	1,33
Base dorsal	1,07	1,14
Origen dorsal-origen anal	1,17	1,22
Origen dorsal-pélvica	1,16	1,20
Origen dorsal-pectoral	1,19	1,19
Pélvica-origen anal	1,15	1,40
Final dorsal-final base adip.	1,14	1,07
Final dorsal-final anal	1,19	1,14
Final dorsal-origen anal	1,20	1,19
Final dorsal -pélvica	1,15	1,15
Base anal	1,13	1,09
Final adip.- final compl. hipural	1,19	1,13
Final adiposa -final anal	1,28	1,23
Final adiposa- origen anal	1,14	1,10
Final pedúnculo- final anal	1,03	1,07
Hocico-borde posterior max.	0,98	0,82
Diámetro del ojo	0,77	0,61
Hocico-borde post. Opér.	0,94	0,85

Adicionalmente se utilizó un análisis discriminante con el programa MorphJ v1.02b (Klingenberg 2008.) en las variables de forma para comprobar la significación de las diferencias existentes entre ambas especies. Para los valores estadísticos relevantes (distancia de Mahalanobis al cuadrado, valores de F, etc.) se escogió un valor de alfa menor de 0.05.

RESULTADOS

En la Tabla 2 se describen las distancias interhitos homólogos utilizadas como variables

representativas de la forma corporal de los individuos de *S. irritans* y *S. rhombeus* y los coeficientes alométricos multivariados para cada distancia. El CP1 para el cálculo de los coeficientes de *S. irritans* explicó el 93,31% de la variación, mientras el CP1 para *S. rhombeus* explicó el 94,28%. Los valores de los coeficientes en la Tabla 2 nos permite inferir patrones similares de crecimiento para las dos especies, aunque las variables en particular pueden crecer a tasas comparativamente diferentes.

Comparación interespecífica. La Tabla 3 y la Fig. 2 muestran los resultados del análisis de componentes principales. El componente principal 1 (CP1) explicó el 96,09% de la varianza, mientras que los componentes 2 al 4 explicaron el 2,15% restante. En la gráfica de dispersión de CP2 vs. CP3 puede observarse que los ejemplares de *irritans* (círculos) parecen tener una forma más cohesionada, a juzgar por la mayor concentración de los individuos. Por el contrario, los ejemplares de *rhombeus* (cuadrados) están más dispersos en el espacio morfológico graficado. En la figura se evidencian las diferentes formas de las especies, determinadas mayormente por la posición de las nubes de puntos de cada una a lo largo del CP2.

La Tabla 3 muestra que las distancias (variables) que más contribuyeron a esta separación son aquellas relacionadas con la región anterior de la cabeza: entre el istmo y el origen de la pectoral (11-12) en el CP2 y un contraste entre la distancia entre la espina supraoccipital y el Istmo (3-12) y entre la espina supraoccipital y origen de la dorsal (3-4) en CP3. La distancia entre la barra epifisial y la espina supraoccipital (2-3) contribuye en menor grado a esta separación de las especies.

El análisis de placa delgada (*thin plate spline*) facilita la construcción y visualización de las rejillas de deformación que capturan el cambio entre dos formas. El análisis de las coordenadas de la configuración de hitos homólogos entre el juvenil de menor tamaño y el adulto de mayor tamaño de *S. irritans* (Fig. 3, superior) muestra un crecimiento relativo predominante en la región dorsal anterior, entre la espina supraoccipital y el origen base dorsal, y una menor expansión en la región caudal, alrededor del pedúnculo y la base

de la aleta anal, indicados por los colores falsos en las figuras (el tono oscuro denota expansión relativa, mientras que el más claro representa zonas de contracción relativa). Un análisis similar para *S. rhombeus* (Fig. 3, inferior) muestra un crecimiento más marcado en la región dorsal anterior, y menor en la región caudal, lo cual hace que *rhombeus* muestre una forma corporal con la cabeza más abultada, en contraste con la forma relativamente más alargada de *irritans*.

Tabla 3. Análisis de componentes principales para las dos especies de *Serrasalmus*.

DISTANCIAS	PC 1	PC 2	PC 3
HocBe	0,087	0,177	0,029
HocPec	0,134	0,321	0,200
HocIts	0,079	-0,157	0,156
HocOp	0,158	0,340	0,019
BeEso	0,107	0,079	0,359
BePec	0,169	-0,083	0,202
Bellts	0,157	-0,106	0,189
EsoOd	0,141	-0,068	-0,492
EsoPel	0,301	-0,150	-0,004
EsoPec	0,233	-0,204	0,270
EsoIts	0,252	0,001	0,456
DDor	0,108	-0,070	0,101
OdOa	0,323	-0,082	-0,090
OdPel	0,313	-0,164	-0,099
OdPec	0,311	-0,268	-0,065
FdFa	0,099	0,338	-0,108
FdFan	0,160	0,331	-0,117
FdOan	0,257	0,040	-0,166
FdPel	0,284	-0,043	-0,125
FadPed	0,077	-0,014	-0,011
FadFan	0,077	0,033	-0,033
FadOan	0,244	0,158	-0,187
PedFan	0,054	-0,002	0,004
BAna	0,197	0,225	-0,163
ItsPec	0,088	0,430	0,142
Do	0,021	0,082	0,0361
PecPel	0,148	-0,126	-0,101
PelAn	0,112	-0,009	0,009
HocMx	0,043	0,102	0,108

El análisis realizado con las variables de forma de las dos especies tomadas en su conjunto, para probar la significación de las diferencias existentes entre ambas dió como resultado diferencias tanto para los valores canónicos (scores) como para los estadísticos más relevantes (distancia de Mahalanobis, valores de F) a un valor de probabilidad de alfa menor de 0.05 considerado como significativo. La Figura 4 (superior) muestra las diferencias entre las formas promedios de las dos especies; en ellas se observa,

en la comparación de las formas promedio de *irritans* y *rhombeus*, el ensanchamiento de zona correspondiente a los hitos en la región anterior del cuerpo a la altura de la dorsal y la región ventral, que se corresponde con una cabeza relativamente más masiva en *rhombeus* y el acortamiento relativo de la zona del pedúnculo caudal.

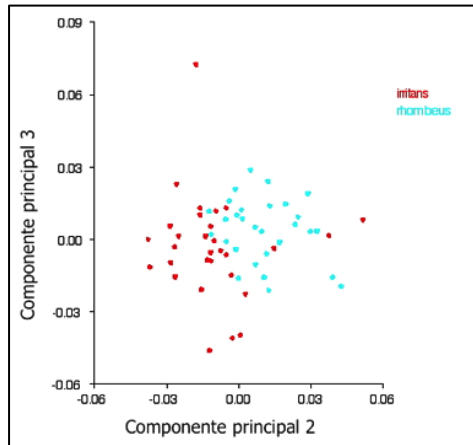


Figura 2. Morfoespacio definido por los componentes principales 1 y 2 para las dos especies de *Serrasalmus*.

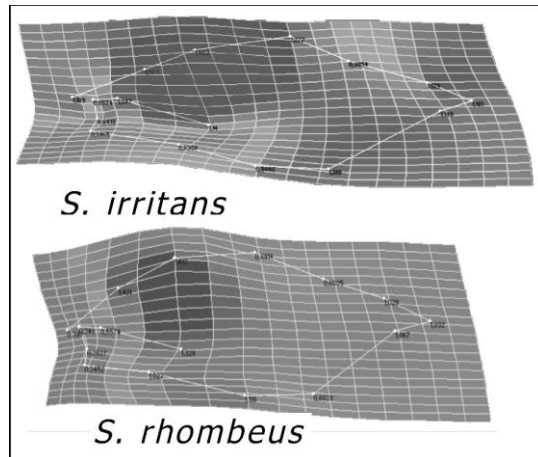


Figura 3. Comparación entre el juvenil de menor tamaño y el adulto de mayor tamaño de *S. irritans*. y de *S. rhombeus*.

En el análisis discriminante (Fig. 4, inferior) se usó una prueba de permutación para la hipótesis nula de que los valores medios de los grupos fueran iguales, con un número de permutaciones igual a 1.000. En el diagrama con la distribución

de los scores discriminantes para los datos originales, se observa que las dos especies difieren en forma (Distancia Procrustes = 0,3804179; Distancia de Mahalanobis = 7,7567; $T^2 = 887,2066$, p menos de 0,0001).

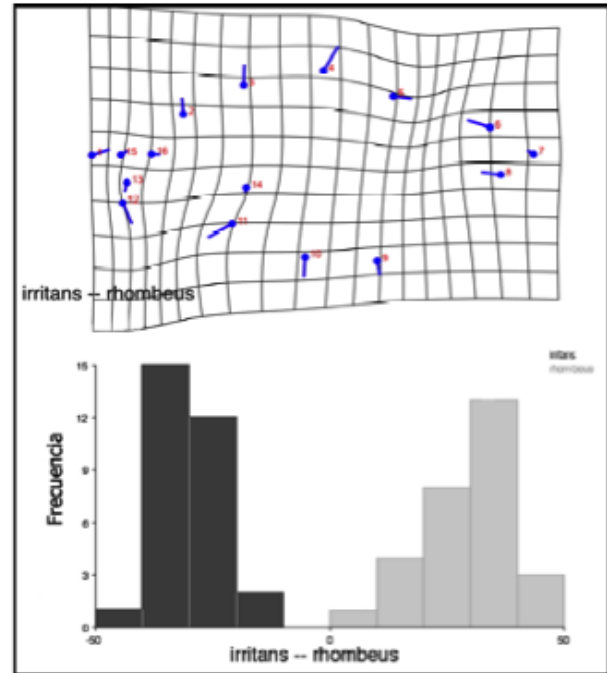


Figura 4. En la parte superior, cuadrícula de deformaciones para *irritans - rhombeus*. (El factor de escala en la figura es igual a 3). En la inferior, análisis discriminante (permutaciones = 1.000).

CONCLUSIONES

Las diferencias interespecíficas y los cambios ontogenéticos de la forma corporal de los individuos de *S. irritans* y *S. rhombeus*, analizadas mediante la comparación multivariada de la covariación de las distancias interhitos homólogos utilizados como variables y los coeficientes alométricos multivariados de las variables, nos permiten indicar que aunque las diferencias en las formas adultas de *S. irritans* y *S. rhombeus* son, a simple vista, considerables, los patrones ontogenéticos son básicamente muy similares. Los juveniles de ambas especies muestran una forma externa parecida, con el cuerpo relativamente más alargado, mientras que los adultos presentan diferencias apreciables en la región anterior del

cuerpo. Los adultos de *S. irritans* presentan una cabeza relativamente más pequeña en comparación con *S. rhombeus*, que exhibe una cabeza relativamente más grande y masiva, con mayor desarrollo dorso-ventral. Se observa, sin embargo, una diferencia en el crecimiento relativo de la región caudal en los adultos, siendo ésta región relativamente más alargada en *S. irritans* que *S. rhombeus*. Un patrón similar puede observarse al comparar los cambios ontogenéticos por medio del análisis geométrico; las rejillas de deformación y los colores falsos, que muestran el crecimiento relativo de las diferentes regiones del cuerpo delimitadas por los hitos homólogos, entre los individuos más pequeños y más grandes de cada especie, nos permiten apreciar los cambios corporales en ambas especies.

La naturaleza de las muestras estudiadas, que sólo representan una sección de las poblaciones de *S. irritans* y *S. rhombeus* de diferentes zonas de los llanos de Venezuela, no nos permitió estudiar los patrones de diferenciación morfológica en muestras suficientemente grandes de las poblaciones de cada especie para poder establecer las variaciones morfométricas y el patrón de crecimiento propio de cada población. Adicionalmente, la utilización de ejemplares de localidades diferentes para este análisis y el inconveniente de no poder disectar los ejemplares para determinar su sexo, pudo haber determinado la dispersión que se observa en los ejemplares en los morfoespacios definidos por los componentes principales; sin embargo, aun con estas limitaciones, es evidente la variabilidad de los cambios intra e inter específicos establecidos en las dos especies de *Serrasalmus*. Este patrón de crecimiento genera la forma característica observada en la mayoría de los caribes, con un cuerpo corto, robusto y relativamente alto en la región media anterior; esta forma corporal es similar en varios representantes de la familia Characidae, por lo que podría estar relacionada con un patrón filogenético común.

Las diferencias ontogenéticas en los patrones de forma de las dos especies de *Serrasalmus*, estudiadas en este trabajo, contrasta con aquellas reportadas para especies del género *Pygopristis*, un grupo de caribes relacionado, donde Fink (1993) reportó la existencia de muy pocas

diferencias morfométricas entre las especies y una forma corporal extremadamente constante durante el desarrollo ontogenético. Por otro lado, cambios ontogenéticos extremos han sido reportados para varios grupos de la familia Characidae: en las palometas de los Llanos, *Mylossoma duriventre*, por Gamboa y López-Rojas (2004) y López-Rojas y Nass (1989), en *Astyanax bimaculatus* por González-Carcacia y López-Rojas (2002) y en dos especies de *Roeboides*, *R. dayi* y *R. affinis* y en *Charax notulatus* por Martínez y col. (2001), en donde los adultos sufren un desarrollo dorso ventral extremo que hace que los adultos de varias especies presenten una forma casi discoidal o presenten una giba característica.

No existen estudios detallados que nos permitan hipotetizar si las diferencias en forma observadas son indicativos de diferencias funcionales en estas especies, por lo que deben llevarse a cabo estudios comparativos, en un marco filogenético, que incorporen una gran número de especies, con el fin de establecer la relativa importancia de factores filogenéticos o ambientales, sobre la determinación de la forma en este grupo de peces. La observación de diferencias sustanciales al comparar los patrones de estas dos especies entre sí, con patrones de otras especies del grupo, evidenciaría la posible existencia de diferentes patrones de crecimiento en las diferencias especies del grupo. Esto último plantearía la necesidad de realizar un estudio más extenso del grupo, para documentar así la extensión de los cambios de la forma externa el cuerpo de los representantes de la subfamilia durante su evolución. La comparación de los patrones de crecimiento diferencial son de gran utilidad en los estudios taxonómicos y de biología comparativa, pues permiten estudiar el cambio relativo de los caracteres que pueden ser alterados por cambios alométricos durante la ontogenia o por procesos heterocrónicos, es especial cuando es crucial el estudio comparativo de las descripciones en la literatura.

AGRADECIMIENTOS

Queremos expresar nuestro agradecimiento a las autoridades del Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, en cuyo Laboratorio de Genética y Morfología Evolutiva de Peces se realizó este

trabajo. Este estudio es parte del Trabajo Especial de Grado de LPP, para optar a la Licenciatura en Biología de la Facultad de Humanidades y

Educación de la Universidad Católica Andrés Bello, Caracas.

LITERATURA CITADA

- Adams, C. J., F. Rohlf y D. Slice. 2004. Geometric Morphometrics: Ten years of progress following the Revolution. (Publicación en línea): <http://life.bio.sunysb.edu/morph/review/review.html>
- Blackith, R. E y R. A. Reyment. 1971. Multivariate morphometrics. Academic Press Inc. London. 412 pp.
- Bookstein, F. L., B. Chernoff, R. L. Elder, J. M. Humphries, G. R. Smith y R. E. Strauss. 1985. Morphometrics in Evolutionary Biology. *The Acad. Nat. Sci.*, Philadelphia 277 pp.
- Eigenmam, C. 1915. The Serrasalminae and Mylinae. *Ann. Carneg. Mus.*, Nº 9(3-4): 226-272.
- Fink, W. 1993. Revision of the Piranha Genus *Pygocentrus* Teleostei, Characiformes). *Copeia* (3): 665-687.
- Gamboa F. J. y H. López-Rojas. 2004. Cuantificación de las variaciones alométricas de la forma externa de *Mylossoma duriventre* (Characiformes, Characidae, Serrasalminae) de los Llanos de Venezuela, utilizando métodos de Morfometría Geométrica. *Acta Biol. Ven.* 24(1):21-34.
- González-Carcacía, J. A y H. López Rojas. 2002. Morfología comparativa en ejemplares de *Astyanax bimaculatus* (Characiformes: Characidae) de las cuencas de los ríos Orinoco y del Caribe (ríos Unare, Manzanares y La Toma), Venezuela. *Acta Biol. Ven.* 22(3-4):1-12.
- Goodall, C. R. 1991. Procrustes methods and the statistical analysis of shape (with discussion). *J. Royal Stat. Soc. B*, 53: 285-340.
- Gould S.J. 1966. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. *Biol. Rev.* 41: 587-640.
- Gower, J. C. 1975. Generalised Procrustes analysis. *Psychometrika* 40: 33-50
- Jolicoeur, P. 1963. The Multivariate Generalization of the Allometry Equation. *Biometrics*, 19:497-499.
- Kendall, D. 1977. The diffusion of shape. *Adv. App. Probabl.* (9): 428-430.
- Klingenberg C. P. 2008. MorphoJ. Faculty of Life Sciences, University of Manchester, UK. http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm.
- López-Rojas, H. y P. Nass. 1989. Etapas del desarrollo de *Mylossoma duriventris* (Characiformes, Characidae) de los llanos de Venezuela. *Acta Biol. Ven.* 12(3-4):121-126.
- Machado-Allison, A. 1983. Estudios sobre la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la Subfamilia. *Acta Biol. Ven.* 11(4): 145-196.
- Machado-Allison, A. and C. Garcia. 1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in 3 serrasalmine fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1986:193-195.
- Machado-Allison, A. y W. Fink. 1996. Los peces Caribes de Venezuela: Diagnósis, claves y aspectos ecológicos y evolutivos. *Colección Monografías 52*. Caracas: Universidad Central de Venezuela., Venezuela. pp. 1-113.
- Martínez, T., H. López-Rojas y A. Bonilla Rivero. 2001. Comparación cuantitativa de los cambios morfológicos en las ontogenias de *Roeboides dayi* (Steindachner, 1878), *Roeboides affinis* (Gunther, 1864) y *Charax notulatus* (Lucena, 1987) (Characidae, Characinae) en Venezuela. *Acta Biol. Ven.* 21(3):11-22
- Nico, Leo G. and D. C. Taphorn. 1988. Food habits of piranhas in the low llanos of Venezuela. *Biotropica* vol. 20 (4): 311-321.
- Oyvind H., D. A. T. Harper y P. D. Ryan, 2003. PAST-Palaeontological STatistics, ver. 1.13
- Rasband, W. 2007. ImageJ ver.1.38. (En línea) <http://rsb.info.nih.gov/ij>.
- Rohlf, F. J y D. Slice. 1990. Extensions of the procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Sys. Zool.* 39: 40-59.
- Rohlf F. J., y L. F. Marcus. 1993. A Revolution in Morphometrics. *Tree* 8:129-132.
- Strauss, R. E. y F. L. Bookstein. 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.* 31: 113-135.
- Winemiller, Kirk O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan Llanos. *Envir. Biol. Fish.* 26(3): 177-199.
- Winemiller, K., Kelso-Winemiller, L. 1993. Fin-nipping Piranhas. *Nat. Geo. Res. & Expl.* 9 (3): 344-357.
- Zelditch, M., D. Swiderski, H. Sheets y W. Fink. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier Academic Press. New York, USA. 443 pp.