

AA R 3 4 0 2

Tesis
ED 2008
P4



UNIVERSIDAD CATÓLICA ANDRÉS BELLO
FACULTAD DE HUMANIDADES Y EDUCACIÓN
ESCUELA DE EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA

**Comparación morfológica cuantitativa de los
patrones de crecimiento ontogenético de dos
especies del género *Serrasalmus* (Characiformes:
Characidae) de los llanos venezolanos**



Tutor: Héctor López R.

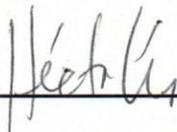
Autor: Laedy S. Pereira P.

Caracas, Julio 2008.

ACEPTACIÓN DEL TUTOR

En mi carácter de Tutor del Trabajo Especial de Grado titulado: **Comparación morfológica cuantitativa de los patrones de crecimiento ontogenético de dos especies del género *Serrasalmus* (Characiformes: Characidae) de los llanos venezolanos.** Realizado por: Laedy S. Pereira P., para optar al Título de Licenciado en Educación, Mención Biología y Química, considero que dicho trabajo reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a su defensa oral y evaluación por parte del Jurado examinador designado.

En la ciudad de Caracas a los 09 días del mes de Julio de 2008.



Héctor López Rojas

C.I.:2965911

ÍNDICE GENERAL

CONTENIDO	pp.
Índice General	i
Dedicatoria	ii
Agradecimientos	iii
Lista de figuras	iv
Lista de tablas	v
Resumen	vi
Introducción	1
CAPÍTULO I: EL PROBLEMA	
Planteamiento del Problema	2
Objetivo General	2
Objetivos Específicos	3
Justificación	3
Hipótesis	3
CAPÍTULO II: MARCO TEÓRICO	
Subfamilia: <i>Serrasalminae</i>	5
Género: <i>Serrasalmus</i>	6
Especie: <i>Serrasalmus irritans</i>	9
Distribución del <i>Serrasalmus irritans</i>	11
Especie: <i>Serrasalmus rhombeus</i>	12
Distribución del <i>Serrasalmus rhombeus</i>	14
Morfometría Tradicional	15
Morfometría Geométrica	16
Alometría	18
CAPÍTULO III: METODOLOGÍA	
Población y Muestra	20
Hitos homólogos	21
Análisis Geométrico	24

CONTENIDO	pp.
CAPÍTULO IV: ANÁLISIS DE RESULTADOS	
Alometrías	25
Análisis de Componentes Principales	28
<i>Serrasalmus irritans</i>	28
<i>Serrasalmus rhombeus</i>	33
Comparación interespecífica de adultos y juveniles	37
Análisis geométrico	38
CAPÍTULO V: CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	
Conclusiones	40
Recomendaciones	41
LITERATURAS CITADAS	42

DEDICATORIA

Este trabajo de investigación está dedicado a mis padres y a mi hermano, que con sus sacrificios y dedicación han estado en todo momento apoyándome y enseñándome que todos los días se aprende algo nuevo y que cuando uno se propone algo siempre se puede lograr. También a todas las personas que han estado presentes mostrando todo su apoyo y ayuda incondicional para lograr esta meta.

AGRADECIMIENTOS

A Dios y la Virgen María por ser una fuente de fe e inspiración, que siempre han sido mi compañía en todo momento, dándome fortaleza y ánimos para seguir adelante con todas las metas que me he propuesto.

A mis Padres que siempre han estado a mi lado brindándome todo su amor y apoyo incondicional, y que me han servido de modelo a seguir para ser la persona que soy, dándome las herramientas necesarias para enfrentarme a la vida. Gracias por estar en todo momento y por enseñarme que el camino hacia los sueños es duro más no imposible y que todo debe ser hecho con mucho entusiasmo y amor para que salga bien.

A mi Hermano que siempre me ha apoyado con su carisma y amor en todo lo que hago, soportando los malos momentos por los que uno pasa en el camino de la vida.

A mi abuela que aunque estuvo poco tiempo aquí en Venezuela me apoyó con su amor y carisma en todo lo requerido.

A mi tutor Héctor López Rojas, por haberme prestado su ayuda incondicional durante el proceso de elaboración de este trabajo, como maestro y guía. Gracias por su presencia y dedicación, por enseñarme los conocimientos, herramientas y técnicas requeridas para la realización de esta investigación.

A la Universidad Católica Andrés Bello donde he realizado mi carrera y he aprendido todos los conocimientos prácticos y teóricos que poseo para aplicar en mi futura vida como profesional.

Al Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, UCV por haberme prestado sus instalaciones para poder realizar este trabajo de investigación.

A la profesora Marlene Ochoa por haberme asesorado en los momentos que necesité de su ayuda.

Gracias a Todos.

LISTA DE FIGURAS

Figura		pp.
1	<i>Serrasalmus irritans</i>	9
2	<i>Serrasalmus rhombeus</i>	12
3	Mapa de la distribución de <i>Serrasalmus irritans</i> y de <i>Serrasalmus rhombeus</i> en Venezuela	15
4	Transformación de los datos para el análisis geométrico de las configuraciones de hitos homólogos	17
5	Mapa de los Llanos de Venezuela	21
6	(a) Hitos homólogos en <i>Serrasalmus irritans</i> . Hitos idénticos fueron determinados para <i>S. rhombeus</i> . (b) Hitos homólogos (H1 a H16) y distancias interhitos (variables; 1 a 30), superpuestas sobre una foto de <i>S. irritans</i> . Medidas idénticas fueron determinadas en <i>S. rhombeus</i>	23
7	<i>Serrasalmus irritans</i> . Coeficientes alométricos	26
8	Patrón alométrico de <i>Serrasalmus irritans</i>	26
9	<i>Serrasalmus rhombeus</i> . Coeficientes alométricos	27
10	Patrón alométrico de <i>Serrasalmus rhombeus</i>	27
11	Gráfica de avalancha (scree plot) para el ACP de <i>S. irritans</i>	30
12	<i>S. irritans</i> . Morfoespacio definido por el CP1 vs. el CP2	31
13	<i>S. irritans</i> . Morfoespacio definido por el CP1 vs. el CP3	32
14	<i>S. irritans</i> . Morfoespacio definido por el CP2 vs. el CP3	32
15	Gráfica de avalancha (scree plot) para el ACP de <i>S. rhombeus</i>	34
16	<i>S. rhombeus</i> . Morfoespacio definido por el CP1 vs. el CP2	35
17	<i>S. rhombeus</i> . Morfoespacio definido por CP1 vs. el CP3	36
18	<i>S. rhombeus</i> . Morfoespacio definido por CP2 vs. el CP3	36
19	Espacio morfológico determinado por CP2 vs. CP3. Juveniles de <i>S. irritans</i> y <i>S. rhombeus</i>	37

Figura		pp.
20	Espacio morfológico determinado por CP2 vs. CP3. Adultos de <i>S. irritans</i> y <i>S. rhombeus</i>	38
21	Comparación entre el ejemplar más pequeño y más grande de <i>S. irritans</i>	39
22	Comparación entre el ejemplar más pequeño y más grande de <i>S. rhombeus</i>	39

LISTA DE TABLAS

Tabla		pp.
1	Localidades de colección, número del catálogo del MBUCV y número ejemplares de <i>S. irritans</i> y <i>S. rhombeus</i>	20
2	Hitos homólogos determinados sobre el perfil lateral de los ejemplares de ambas especies	22
3	Descripción de las distancias (variables) y de las coordenadas interpuntos homólogos <i>S. irritans</i> y <i>S. rhombeus</i>	23
4	<i>S. irritans</i> . Análisis de Componentes Principales	29
5	<i>S. rhombeus</i> . Análisis de Componentes Principales	33

RESUMEN

El género *Serrasalmus* incluye especies comúnmente conocidas como "caribes", que se caracterizan por experimentar cambios en las proporciones corporales durante su crecimiento, fenómeno conocido como alometría. Con el propósito de estudiar las variaciones morfológicas inter e intra específicas de *S. irritans* y *S. rhombeus*, en fotos digitales de ejemplares de ambas especies pertenecientes a la Colección de Peces del Museo de Biología de la UCV y colectados en la región de los llanos del país, se estudiaron los patrones morfológicos y ontogenéticos mediante las coordenadas cartesianas de hitos morfológicos homólogos, estructuras anatómicas reconocibles en los ejemplares de las especies bajo estudio. En análisis de las distancias interpuntos homólogos y las coordenadas se llevó a cabo mediante análisis multivariados: análisis de componentes principales y análisis geométrico. Las diferencias intra e inter específicas en la forma se representaron mediante diagramas de dispersión de los componentes principales y por rejillas, como deformaciones. Los resultados muestran que los patrones de crecimiento son similares para las dos especies estudiadas. en la región media y posterior del cuerpo, diferenciándose en la región dorsal de la cabeza, donde *S. irritans* como adulto presenta una cabeza más pequeña y mayor alargamiento relativo del cuerpo en comparación con *S. rhombeus*. La comparación interespecífica de los adultos y los juveniles demostró que la forma externa de los juveniles de ambas especies es relativamente parecida, mientras que las variaciones de la forma externa entre los adultos son más marcadas, con características que los diferencian. Las diferencias en las formas externas de los ejemplares adultos de *S. irritans* y *S. rhombeus*, se concentran en cambios en la región dorsal, en las proporciones de cabeza y en la región caudal.

Descriptores: Alometría, Crecimiento ontogenético, *S. irritans*, *S. rhombeus*., Morfometría, Hitos homólogos.

INTRODUCCIÓN

El presente Proyecto tiene como finalidad caracterizar, describir y comparar los patrones de crecimiento ontogenético de *Serrasalmus irritans* y *Serrasalmus rhombeus*, mediante la utilización de técnicas morfométricas cuantitativas, con el fin de contribuir a la delimitación de caracteres útiles en la descripción taxonómica de las especies del género, ya que su biología y taxonomía es poco conocida.

Para la problemática que aquí se plantea se tomó en cuenta la información teórica de las características propias de cada especie para que al momento de realizar los diferentes análisis se pudiera llegar a los resultados de cuales son los patrones de crecimiento ontogenético de cada una de las especies estudiadas.

Con este Proyecto se busca identificar cuales son las características ontogenéticas propias de cada especie que permitan diferenciarlas y para que además sirvan de modelo a seguir por otros científicos que deseen estudiar y describir las características propias de otras especies y fauna y de esta forma obtener las características de las diferentes especies que habitan en nuestro territorio venezolano.

Es muy importante realizar este Proyecto ya que dentro de la familia Characidae, los caribes constituyen un grupo significativo de especies, no sólo por ser peces emblemáticos de los ríos de Venezuela, acerca de los cuales se tejen diferentes mitos y leyendas, sino también porque su biología y taxonomía es aún poco conocida. Este conocimiento es más escaso en lo concerniente a los cambios que ocurren durante la ontogenia de la mayoría de las especies de la familia.

CAPÍTULO I

EL PROBLEMA

Planteamiento del Problema

El género *Serrasalmus* incluye especies comúnmente conocidas como “caribes”, que se caracterizan por experimentar cambios en las proporciones corporales durante el crecimiento, un fenómeno conocido como alometría. Este término acuñado por Huxley y Teissier (1936) y expandido posteriormente por Gould (1966), designa cambios en las dimensiones relativas de los organismos o partes de ellos, como consecuencia de los cambios en el tamaño general de los mismos. La alometría puede representar una condición propia de la ontogenia de un organismo, o bien en un patrón corporal que es consecuencia de la evolución (García-Barros, 2001; Gould, 1966). Durante el crecimiento de los representantes de este género, pueden observarse también cambios en los patrones de coloración, lo cual hace a este género problemático desde el punto de vista taxonómico. Mediante la utilización de técnicas de la morfometría geométrica, en este trabajo se propone describir y comparar los cambios en los patrones de crecimiento ontogenético de dos especies representativas del género *Serrasalmus*, *S. irritans* y *S. rhombeus*, con el fin de contribuir a la determinación de los cambios en las formas externas de las mismas y al establecimiento de caracteres útiles en su caracterización taxonómica.

Objetivo General

Caracterizar, describir y comparar los patrones de crecimiento ontogenético de *Serrasalmus irritans* y *Serrasalmus rhombeus*, mediante la utilización de técnicas morfométricas cuantitativas, con el fin de contribuir a la delimitación de caracteres útiles en la descripción taxonómica de las especies del género.

Objetivos Específicos

1. Identificar las especies *Serrasalmus irritans* y *Serrasalmus rhombeus*.
2. Aplicar el método de morfometría geométrica en la caracterización y descripción de los patrones de crecimiento ontogenético.
3. Describir el patrón de crecimiento alométrico de *Serrasalmus irritans*.
4. Describir el patrón de crecimiento alométrico de *Serrasalmus rhombeus*.
5. Comparar los patrones de crecimiento de las especies consideradas.

Justificación

Dentro de la familia Characidae, los caribes constituyen un grupo significativo de especies, no sólo por ser peces emblemáticos de los ríos de Venezuela, acerca de los cuales se tejen diferentes mitos y leyendas, sino también porque su biología y taxonomía es aún poco conocida. Este conocimiento es más escaso en lo concerniente a los cambios que ocurren durante la ontogenia de la mayoría de las especies de la familia.

Esta propuesta de trabajo, donde se compararán las variaciones de los patrones de crecimiento ontogenético de la forma externa de dos especies del género *Serrasalmus*, con la información de la literatura, le proporcionarán a los ictiólogos información necesaria para determinar los patrones generales de crecimiento dentro del grupo y generar nuevos conocimientos acerca de las diferencias taxonómicas existentes entre los distintos representantes de los caribes en Venezuela.

Hipótesis

Se postula que los patrones de crecimiento ontogenético de *Serrasalmus irritans* y *Serrasalmus rhombeus*, dos especies representantes del género *Serrasalmus* de la subfamilia Serrasalminae, son evolutivamente conservativos y por ende deben ser parecidos. Alternativamente, la observación de diferencias sustanciales al

comparar los patrones de estas dos especies entre sí y con patrones de otras especies del grupo, evidenciaría la posible existencia de patrones diferentes 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.

CAPÍTULO II

MARCO TEÓRICO

Subfamilia Serrasalminae

Los géneros *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus*, han sido considerados en el pasado como grupos altamente relacionados y que forman parte de un ensamblaje taxonómico monofilético, el cual ha sido reconocido por algunos autores como subfamilia (Serrasalminae; Eigenmann, 1915; Machado-Allison, 1982; Serrasalmoninae; Norman, 1929) o la familia (Serrasalmidae; Géry, 1972, 1977; Fernández-Yépez y Ramírez, 1967). Machado-Allison (1982, 1983, 1985), considera a la subfamilia Serrasalminae compuesta por dos líneas filéticas divergentes, una equivalente a Mylinae y otra a Serrasalminae de Eigenmann (1915). Los Serrasalminae comparten casi todos los caracteres usados para definir a Characidae (Machado-Allison y Fink, 1996) y representan un subgrupo de la Familia Characidae tal como fue descrita por Weitzman (1962).

Los Serrasalminae pueden ser separados de los Mylinae por los dientes. Los Serrasalminae poseen una serie simple de dientes en cada mandíbula y algunas veces dientes en los palatinos, que varían mucho más en número que los dientes de las mandíbulas. Los Mylinae poseen dos series de dientes en los premaxilares y frecuentemente un par de dientes por detrás de la serie frontal de la mandíbula inferior. Todas las especies de los Serrasalminae tienen la reputación de ser carnívoros (Machado-Allison y Fink, 1996).

Machado-Allison (1983) refiriéndose a Gregory y Conrad (1938), indica que los caracteres utilizados por estos autores (espina predorsal y altura del cuerpo de estos grupos de peces), no son homólogos y su presencia es seguramente debido a procesos convergentes y no sinapomorfias compartidas. Gosline (1951) y

Machado-Allison (1982a, 1983), están de acuerdo en mantener un solo nombre (Serrasalminae) que incluye las subfamilias sugeridas por Eigenmann (1915), debido a que no existe suficiente evidencia como para separarlos equitativamente de otras subfamilias de Characidae (Machado-Allison y Fink, 1996).

En 1961, Nelson estudia algunas estructuras internas y externas de los Serrasalminae e indica que el *Pygopristis*, posee caracteres internos únicos diferentes al *Serrasalmus* tales como: la musculatura extrínseca de la vejiga natatoria (simple en *Pygopristis* y doble en *Serrasalmus*), la forma de la vejiga (cámara posterior más grande que la anterior en *Pygopristis*, mientras que en *Serrasalmus* es opuesto). La propuesta anterior hecha por Nelson en 1961 es una hipótesis evolutiva sobre las interrelaciones de la subfamilia, donde sugiere que a partir de *Metynnis* se separan dos líneas filéticas: una con *Catopryon* como único miembro y otra con *Pygopristis* y *Serrasalmus*, colocando al primer género como intermediario, e indicando a su vez que *Metynnis* posee una musculatura en la cámara anterior de la vejiga natatoria incipiente, que pudiera considerarse como el estado precursor (Machado-Allison y Fink, 1996).

Un común denominador de los trabajos presentados anteriormente, es la consideración explícita o implícita del origen de grupos taxonómicos superiores (géneros subfamilias) a partir de ancestros de igual jerarquía siguiendo de esta manera los principios y conceptos que rigen la escuela de taxonomía evolutiva. Machado-Allison (1982a, 1983 y 1985), por primera vez presenta una hipótesis filogenético (cladística) de la subfamilia Serrasalminae en general y de los "caribes" en particular (Machado-Allison y Fink, 1996).

Género *Serrasalmus*

El género *Serrasalmus* incluye especies comúnmente conocidas como "caribes" o "pinches". Se basa en la más vieja especie, el género tipo *Serrasalmus*, que era antes el género tipo de la familia (Lácepede, 1803a). Fue descrito por Lácepede

(1803b) para incluir a *Salmo rhombeus* Linnaeus, 1766. Las especies de este género se caracterizan por ser predadoras altamente especializadas en el ataque a aletas de otros peces, principalmente durante el estadio juvenil. *Serrasalmus* es un género problemático desde el punto de vista taxonómico. Un número alto de especies nominales han sido incluidas en este grupo, algunas de ellas solamente basadas en la descripción de un solo ejemplar, como por ejemplo: *Serrasalmus niger* Schomburgk 1841 y *S.boeikeri* Ahl 1931. Esta última fue basada en un ejemplar de acuario del cual no se sabía su localidad exacta (Machado-Allison y Fink, 1996).

Casi todas las especies han sido descritas a partir de pequeñas muestras, generalmente constituidas de ejemplares de un solo tamaño. En general, las especies de la subfamilia Serrasalminae se caracterizan por producir cambios en las relaciones morfométricas (alometrías) a medida que crecen por lo que muchas las descripciones propuestas como especies nuevas, están generalmente basadas en formas juveniles y adultos de una misma especie. Más aún, en *Serrasalmus* los patrones de coloración generalmente cambian durante el desarrollo ontogenético y período reproductivo contribuyendo así a la generación de más confusión taxonómica. Cambios en los patrones de coloración durante el desarrollo también ocasionan problemas taxonómicos en otros géneros de Serrasalminae (Machado-Allison y Fink, 1996).

Eigenmann (1915) reconoció doce especies de *Serrasalmus*. Norman (1929), reduce el número de especies a ocho. Géry (1972), reconoce solo dos especies en Guayana: *S. rhombeus* y *S. eigenmanni*. Posteriormente en 1976, este autor reconoce un total de doce especies en todo el continente. Géry (1977) acepta como válidas nueve especies incluidas en *Serrasalmus*. Mago-Leccia (1970) reconoce un total de 14 especies de *Serrasalmus*; sin embargo, este autor incluye a especies incluidas en los géneros *Pristobrycon* y *Pygocentrus* por otros autores (Machado-Allison y Fink, 1996).

Serrasalmus se distingue del resto de géneros relacionados (*Pristobrycon* y *Pygocentrus*), por poseer los siguientes caracteres: el neurocráneo es muy angosto, alargado y no lateralmente expandido. Esta situación es extrema en *S. elongatus*. Los huesos frontales y parietales son sumamente delgados y laminares. La fosa dilatadora casi ausente en algunas especies o muy reducidas en otras. La apertura dorsal de la fosa posttemporal está cerrada en adultos. Los procesos cónicos de las branquispinas están reducidos a una placa espinosa triangular. El proceso medialarticular de la placa isquial está modificado en una estructura espinosa, dirigida anteroventralmente (Machado-Allison y Fink, 1996).

Las mandíbulas (dentario y premaxilar) son largas y angostas dándole el aspecto característico de las especies de este género de boca muy aguda. Mandíbula inferior prognata aguzada, principalmente en juveniles. Los dientes afilados, con bordes finamente aserrados y la cúspide central dirigidas hacia atrás. Los dientes ectopterigoideos siempre presentes, numerosos (5-8) y su estructura muy similar a los de las mandíbulas, pero más pequeños. Los de los juveniles relativamente más grandes que en los adultos, en los cuales a veces desaparecen (*S. rhombeus*). Cuerpo generalmente alargado más o menos romboidal excepto en *S. altuvei* y adultos viejos de *S. rhombeus*; muy variable ontogenéticamente. Formas juveniles generalmente con el cuerpo menos profundo que los adultos. Patrón de coloración en juveniles y adultos tempranos con numerosas manchas circulares u ovaladas. Adultos generalmente gris plomizo homogéneo (Machado-Allison y Fink, 1996).

En general, las especies del género *Serrasalmus* son comunes en los ríos de la Cuenca del Orinoco. Frecuentemente se les encuentra habitando una gran variedad de cuerpos de agua incluyendo el canal principal de los ríos, zonas de remansos, esteros, caños, lagunas y como habitante normal debajo de las islas de "bora" formadas por *Eichornia crassipes*, esto último principalmente en estadio juvenil. Su alimentación es variable de acuerdo a la etapa de desarrollo incluyendo desde zooplancton e insectos en las primeras etapas, hasta escamas, aletas y tejido carnoso de otros peces y animales. Existen otras especies como por

ejemplo *S. gouldingi* y *S. manueli* habitantes frecuentes de los bosques inundados, que incluyen en su dieta frutas y semillas (Machado-Allison y Fink, 1996).

Algunas de estas especies, como por ejemplo *Serrasalmus rhombeus*, crecen a gran tamaño alcanzando tallas de más de 500 mm de largo estándar, lo que ha dado cabida a grandes especulaciones acerca de su gran peligrosidad a bañistas, canoeros y pescadores. Sin embargo existe poca información acerca de estos hábitos agresivos. En su mayoría, forman cardúmenes cuando juveniles, haciéndose territoriales a medida que alcanzan la madurez sexual. Este comportamiento es fácilmente observable en acuarios, eliminándose paulatinamente hasta sólo quedar uno como habitante solitario (Machado-Allison y Fink, 1996).

Serrasalmus irritans



Figura 1: *Serrasalmus irritans*

Esta especie (Fig. 1) fue descrita por Peters (1877) basado en un ejemplar de 170 mm de largo, colectado en la expedición realizada en Venezuela por C. Sachs. La descripción fue muy breve y solamente se indican algunos conteos merísticos. Este autor indica también que se le llama comúnmente como “caribe pinche”. Es casi 100 años después que Fernández-Yépez (1965) describe a *Serrasalmus fernandesi* (igual a *S. irritans*), la cual representa la primera descripción completa

de esta especie. Machado-Allison y Fink (1996) indicaron los siguientes sinónimos para esta especie: *Serrasalmo irritans* Peters, 1877. *Monatsber. K. Akad.* Berlin: 472 y *Serrasalmus fernandesi* Fernández-Yépez, 1965. *Evencias*, 16:1-4. *S. irritans* está relacionada con otras: *S. bilineatus*, *S. brandti*, *S. eigenmanni*, *S. elongatus*, *S. hollandi* y *S. marginatus*; de *S. bilineatus* difiere en que no tiene la banda caudal distal y proporciones; de *S. elongatus* en la mancha humeral, altura del cuerpo y manchas laterales; de *S. brandti* en la altura del cuerpo y conteos; de *S. eigenmanni* en la altura del cuerpo, conteos y manchas laterales; de *S. hollandi* en conteos y manchas laterales y de *S. marginatus* en la ausencia de la banda caudal distal dorsal, en conteos y en proporciones.

S. irritans se puede reconocer por la siguiente combinación de caracteres (Machado-Allison y Fink, 1996): Cuerpo comprimido, romboidal, más largo que alto. El perfil dorsal sigmoideo, especialmente sobre las órbitas. Cabeza muy aguzada, principalmente en los juveniles. Dientes premaxilares y dentarios muy desarrollados. Ectopterigoides con 5 a 9 dientes, más evidentes en los juveniles. Base de la aleta dorsal moderada, con dos radios simples y 14-17 radios ramificados. Primer pterigióforo a nivel del sexto proceso neural vertebral. Espina preanal presente y muy evidente en juveniles. Vértebras 34-38, usualmente 36. Escamas numerosas y pequeñas. Línea lateral 74-78, usualmente 76. Sierras prepélvicas 19-26, usualmente 22; postpélvicas 6-10, usualmente 9. Branquispinas 18-20, usualmente 19, cortas y de base ancha, reducidas a una placa triangular en adultos.

El patrón de coloración en vivo de *Serrasalmus irritans* es: cuerpo plateado con numerosas manchas pequeñas disminuyendo en tamaño y número hacia la región ventral. En adultos la región ventral es rojiza o anaranjada metálica, plateada en juveniles. La cabeza es plateada amarillenta en la región lateral y lateroventral; iris amarillo. Región dorsal oscura. Aleta anal de color rojo hacia su región basal (se han capturado ejemplares con esta aleta amarilla y anaranjada). Caudal con una banda negra en su región basal la cual es recta en los adultos y en forma de "V"

acostada en juveniles. Adultos muy viejos con la aleta completamente negra; borde libre generalmente hialino. Aletas dorsal pectorales y pélvicas hialinas. La longitud máxima que alcanza oscila entre 13,8 cm y 15 cm. En ejemplares preservados la coloración predominante es un cuerpo amarillo cobrizo con las manchas muy oscuras o negras. Las aletas dorsales, pectorales y pélvicas hialinas. Aleta caudal y región basal de la anal muy oscuras. En estos ejemplares las tonalidades metálicas y rojizas se pierden, los ejemplares viejos poseen el iris oscuro (Machado-Allison y Fink, 1996).

En los llanos, la mayoría de las especies de *Serrasalmus* exhiben una alta preferencia por la depredación sobre las aletas de otros peces durante sus etapas de juvenil y de adulto. Cambian gradualmente a los peces enteros cuando maduran. Se desconoce cuáles son las especies de peces que son sus blancos primarios, sin embargo la evidencia sugiere que los Cichlidae sean quizás vulnerables a la depredación de aleta por las especies de *Serrasalmus*. *Serrasalmus irritans* parece distinguirse de otros depredando más sobre los peces que tienen formas del cuerpo y preferencias de hábitats más similares a ellos (Winemiller y Kelso-Winemiller, 1993).

Distribución de *Serrasalmus irritans*

Se le encuentra en las aguas someras, riberas inundadas, caños y remansos. Los juveniles habitan asociados a plantas acuáticas sumergidas y flotantes cerca de las riberas o islas de "bora" que migran arrastradas durante las lluvias. En las áreas inundables los juveniles generalmente forman cardúmenes durante el período seco con otros peces caracoideos con los cuales se confunden fácilmente debido a la ausencia de la pigmentación característica de los adultos. Se indica que en los Llanos de Apure los juveniles y adultos se encuentran formando cardúmenes con *P. cariba* que es un pez comedor de aletas (Machado-Allison y Fink, 1996). Mayormente se ubica en San Fernando de Apure (Winemiller y Kelso-Winemiller, 1993) (Figs. 3 y 5).

Serrasalmus rhombeus



Figura 2: *Serrasalmus rhombeus*

Esta especie (Fig. 2) fue descrita por Linnaeus, 1766, se le llama comúnmente "caribe negro". Machado-Allison y Fink (1996) indicaron los siguientes sinónimos para esta especie: *Salmo rhombeus* Linnaeus, 1766. Syst. Nat. ed. xii, i:514; *Serrasalmus rhombeus* Lacepede, 1803, Hist. Nat. Poiss, 5:283-284; *Serrasalmus (Taddyella) normani* Géry, 1964, *Vie et Milieu*, 14(3): 609-615. Otros nombres históricamente aplicados (Machado-Allison y Fink, 1996): *Pygocentrus pyraya* (no de Cuvier) Popta, 1914; *Pygocentrus nigricans* (no de Spix) Müller y Troschel, 1844; *Pygocentrus niger* (no de Schomburgk, ni de Müller y Troschel) Valenciennes, 1849.

De las especies del género, *S. rhombeus* es posiblemente la más controversial y estudiada desde su descripción en 1766, debido posiblemente a los grandes cambios morfológicos (alometrías) que sufren durante su desarrollo. Cabe destacar que la sugerencia de la sinonimia de *S. medinae* con *S. rhombeus* no es aceptada, ya que son animales completamente diferentes. Se diferencia de otras especies simpátricas con patrón de coloración similar, por la forma del cuerpo romboidal (muy alto en *S. altuvei* y ovalado en *S. medinae*); con *S. altuvei* comparte el color de los ojos (rojo), sin embargo otros caracteres como el número

de sierras postpélvicas es diferente (*S. rhombeus* posee 8-10, mientras *S. altuvei* tiene 7-8). De *S. medinai* se diferencia principalmente por la forma del cuerpo y el patrón de coloración. A pesar de compartir un patrón similar en la aleta caudal, el resto del cuerpo es diferente. *S. medinai* posee una coloración parecida al *Pygocentrus cariba*, con la región ventral de la cabeza y cuerpo de color rojo fuego. El iris amarillo y la mancha humeral es evidente. *S. medinai* no alcanza grandes tallas, llegando a un máximo de 250 mm de largo estándar. De otras especies que ocurren en el área (*S. irritans* y *S. elongatus*) se diferencia por la forma del cuerpo muy largo en estas especies y por el patrón de coloración de la aleta caudal, la cual carece de banda terminal negra en estas dos últimas especies. Los juveniles de *S. irritans* son muy parecidos a los de *S. rhombeus* y solamente se diferencian por el patrón de coloración de la aleta caudal (Machado-Allison y Fink, 1996).

Esta especie se puede identificar por la siguiente combinación de caracteres (Machado-Allison y Fink, 1996): cuerpo alargado en juveniles, romboidal en adultos; adultos viejos con el cuerpo muy elevado. Perfil dorsal sigmoideo. Boca con las mandíbulas prognatas, aguzadas en juveniles, muy robusta en adultos. Dientes ectopterigoideos hasta 10, presentes en juveniles y adultos tempranos, desapareciendo en ejemplares viejos. Base de la aleta dorsal moderada, con 2 radios simples y 13-16, usualmente 14 radios ramificados. Primer pterigióforo a nivel del sexto proceso neural vertebral. Espina preanal presente. Vértebras 35-38, usualmente 37. Escamas numerosas y pequeñas. Línea lateral muy variable 76-104, usualmente 85. Sierras prepélvicas 19-26, usualmente 22; postpélvicas 8-10, usualmente 9. Branquispinas cortas y de base ancha, 18-20, usualmente 19.

El patrón de coloración en vivo de *S. rhombeus* es: cuerpo generalmente plateado o gris plomizo; adultos viejos con el cuerpo oscuro, muy azulado o negro. Iris rojo atravesado verticalmente por una banda oscura. Aletas oscuras en ejemplares adultos. Juveniles y adultos tempranos con un cuerpo cubierto de manchas oscuras redondeadas; las localizadas ventralmente son más numerosas y

pequeñas. Mancha humeral ovalada o triangular poco evidente. Región ventral del cuerpo y cabeza con tonalidades anaranjadas. Aleta caudal con una banda negra basal en forma de "V" acostada y otra terminal. Aleta anal con la base y región distal de los radios, oscuras y membranas con un tenue color rojizo o anaranjado. En ejemplares preservados la coloración predominante es un cuerpo gris o cobrizo con las manchas sobre el cuerpo muy oscuras o negras. Mancha humeral conspicua. La aleta anal oscura en su región basal y terminal. Dorsal, pectorales y pélvicas hialinas en juveniles y adultos tempranos. Aleta caudal con las bandas basal y terminal muy evidentes. En estos ejemplares las tonalidades metálicas y rojizas se pierden. La cabeza oscura en su región dorsal y con la banda transversal evidente. Ejemplares de tallas grandes (300 mm de longitud estándar) poseen el cuerpo, aletas e iris negro (Machado-Allison y Fink, 1996).

Distribución de *Serrasalmus rhombeus*

Serrasalmus rhombeus al igual que otras especies de caribes explota diferentes hábitats de acuerdo a su desarrollo. Los juveniles habitan en áreas someras, tranquilas con abundante vegetación. En ellas encuentran abundante alimento constituido principalmente por microcrustáceos e insectos acuáticos. Posteriormente abandonan la protección vegetal para vivir en el canal principal del río y mostrar un hábito típicamente predador consumiendo aletas, tejidos o peces completos. Es un habitante común de casi todos los ríos de la Cuenca del Orinoco, encontrándose en caños y sabanas inundadas (esteros), caños, morichales y ríos o canales principales (Machado-Allison y Fink, 1996) (Figs. 3 y 5).

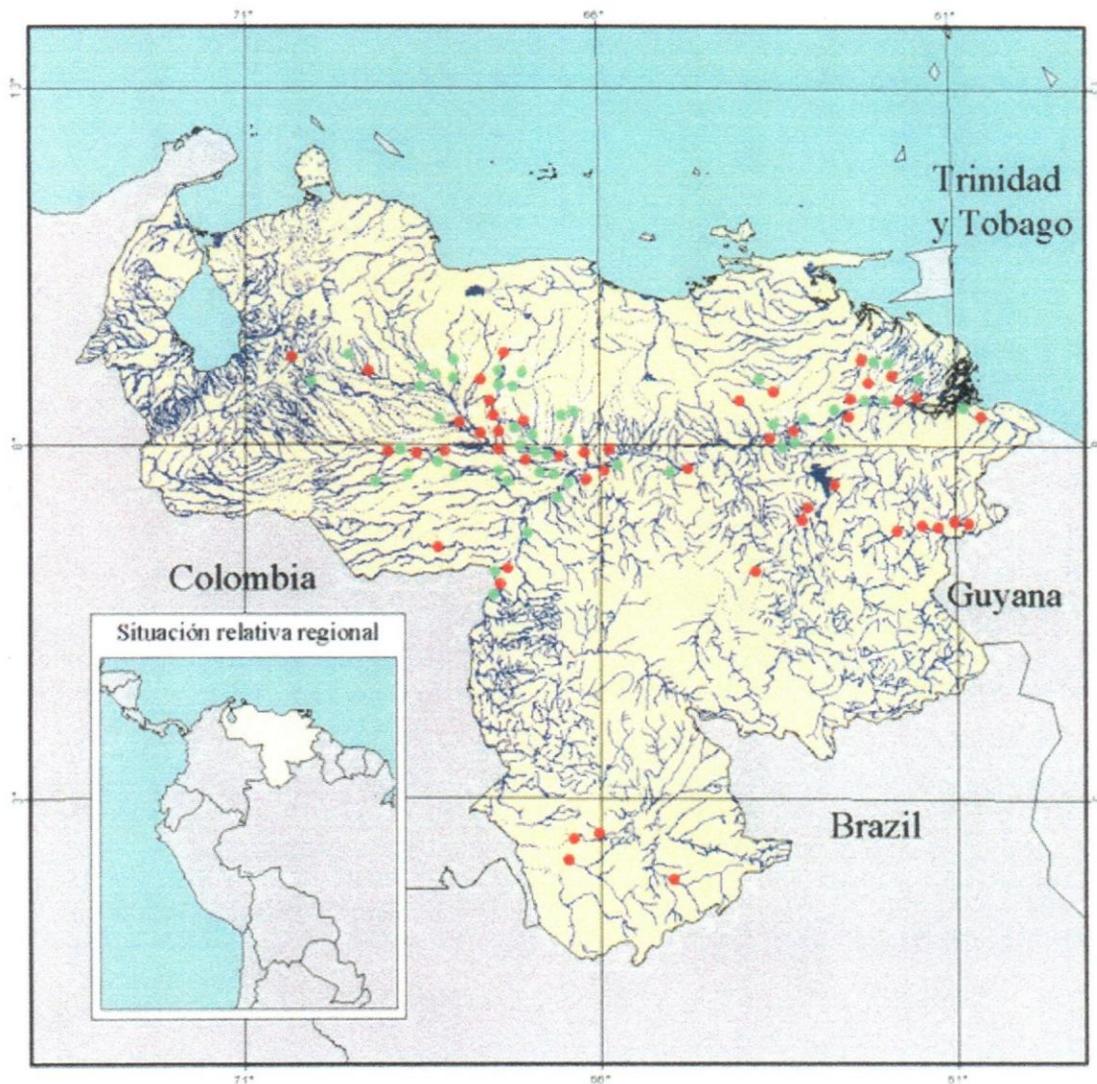


Figura 3: Mapa de la distribución de *Serrasalmus irritans* y de *Serrasalmus rhombus* en Venezuela (mapa extraído de Ecosig, 2005 y modificado de Machado-Allison y Fink, 1996).

Morfometría Tradicional

Entre los años 1960 y 1970 se comenzaron a usar las herramientas estadísticas multivariantes a los sistemas de variables morfológicas, para describir patrones de la variación de la forma. En este enfoque, ahora llamado morfometría tradicional o morfometría multivariante, se utilizaron generalmente medidas lineares de distancias, contajes merísticos, cocientes y ángulos para cuantificar la covariación

en las medidas y los patrones de la variación dentro y entre de grupos. Los análisis incluían típicamente análisis de componentes principales, análisis factorial, análisis canónico de las variantes aleatorias (CVA) y análisis discriminante (Adams, Rohlf y Slice, 2004). Este enfoque adolecía de algunos problemas, entre los cuales se debe destacar el hecho que muchas de las distancias utilizadas no estaban 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 es insuficiente para capturar la geometría del objeto original, de allí que se perdían muchos aspectos de la forma (Adams, Rohlf y Slice, 2004).

Morfometría Geométrica

Debido a las dificultades existentes en la morfometría tradicional, los investigadores han explorado métodos alternativos de cuantificar y de analizar la forma morfológica. Kendall (1977) y otros estadísticos desarrollaron una teoría estadística rigurosa para el análisis de la forma que hizo posible el uso combinado de métodos estadísticos multivariantes y de métodos para la visualización directa en forma biológica. De estos progresos surge la revolución proclamada por Rohlf y Marcus en 1993 (Adams, Rohlf y Slice, 2004). Los métodos de la morfometría geométrica comienzan con la determinación de las coordenadas bi o tridimensionales de estructuras biológicas homólogas definibles; luego, las configuraciones de coordenadas de las formas de los ejemplares son superpuestas, escaladas y rotadas según un criterio de la optimización, que elimina los efectos del tamaño y permite analizar la forma de los ejemplares, independientes de su tamaño. Después de este procedimiento, las diferencias de la forma se pueden describir por las diferencias en coordenadas de señales correspondientes entre los objetos (Strauss y Bookstein, 1982). Los métodos del contorno fueron los primeros métodos utilizados por la morfometría geométrica. En ellos se determinan hitos homólogos a lo largo de un contorno, los cuales son

comparados usando los coeficientes de las funciones calculados con ellos, como variables de la forma, en análisis multivariantes (Strauss y Bookstein, 1982).

Para visualizar la correcta obtención y digitalización de las coordenadas, se empleó el programa MOG (Strauss y Bookstein, 1982), el cual comprende los siguientes pasos (Fig. 4):

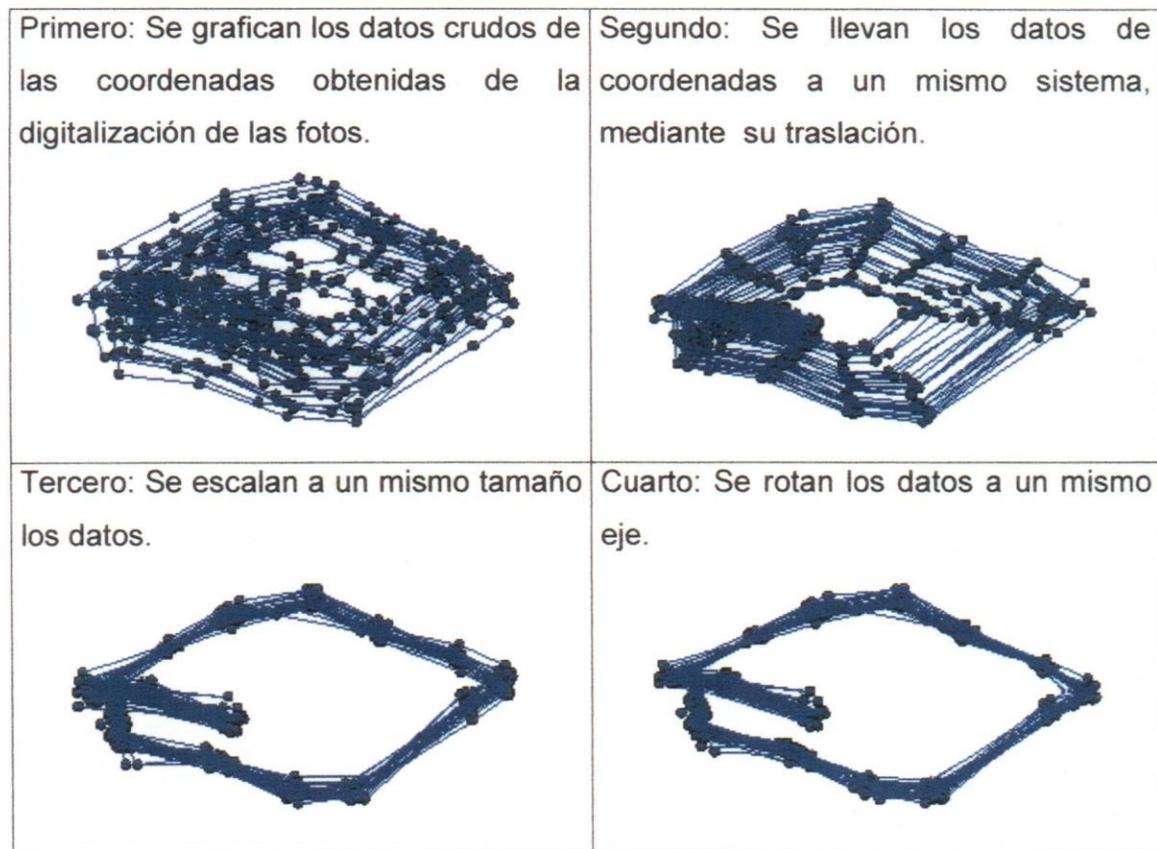


Figura 4. Transformación de los datos para el análisis geométrico de las configuraciones de hitos homólogos.

Los patrones de forma y crecimiento ontogenético de las especies consideradas, se obtuvieron mediante la aplicación de las técnicas de la morfometría geométrica, utilizando el programa Past. Este programa se empleó para hacer la conversión de las coordenadas en distancias entre los hitos homólogos y para analizar el patrón de crecimiento entre ejemplares de la misma especie y entre ambas especies.

Tales técnicas son básicamente el análisis de componentes principales que es una técnica estadística de síntesis de información o reducción del número de variables (Terrádez, 2005), surgiendo con esta técnica el análisis multivariable que es el conjunto de métodos estadísticos cuya finalidad es analizar simultáneamente conjuntos de datos multivariantes en el sentido de que hay varias variables medidas para cada individuo u objeto estudiado (Salvador, 2000) y el método de la placa delgada.

Para realizar los diferentes análisis en el programa Past, se transformaron las distancias entre interpuntos homólogos de ambas especies en valores logarítmicos que llevan a escala más pequeña los valores obtenidos, se aplica el componente principal para reducir el número de variables a analizar y partiendo de estos datos se aplicaron diferentes pasos como: diagramas de dispersión de los valores de los componentes principales, comparación entre los coeficientes de dichos componentes y las diferentes correlaciones. Se trabajaron con cuatro componentes principales que fueron los que representaron en mayor porcentaje las variaciones estudiadas.

Para estudiar la alometría o crecimiento diferencial de las especies se empleó un modelo de la morfometría multivariable con el programa Past, utilizando las distancias interpuntos homólogos para calcular coeficientes alométricos. Éstos permiten analizar la influencia de cada variable en la determinación de la forma externa de los ejemplares estudiados.

Alometría

La alometría se refiere a los cambios de dimensión relativa de las partes corporales correlacionados con los cambios en el tamaño total. El término alometría fue acuñado por Julian Huxley y Georges Teissier en 1936. Gould (1966) distingue cuatro conceptos de alometría: La alometría ontogenética se refiere al crecimiento relativo en los individuos; la alometría filogenética se refiere a las tasas de crecimiento diferencial en los linajes; la alometría intraespecífica se

CAPITULO III

METODOLOGÍA

Los ejemplares estudiados pertenecen a la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), colectados en la región de los llanos del país, tal como se describe en la Tabla 1. La muestra está integrada por 30 ejemplares de *S. irritans* (2,62 cm a 13,57 cm de longitud estándar) y 30 ejemplares de *S. rhombeus* (2,86 cm a 23,18 cm de longitud estándar). Para determinar la condición de juveniles o adultos de los ejemplares de ambas especies, se utilizaron los valores de tallas descritos en la literatura por varios autores (Machado-Allison y Garcia, 1986; Nico y Taphorn, 1988; Winemiller, 1989; Winemiller y Kelso-Winemiller, 1993). Esta investigación nos permitirá establecer el patrón de crecimiento comparativo de *S. irritans* y *S. rhombeus* y determinar las diferencias existentes en las características propias de cada uno.

Tabla 1. Localidades de colección, número del catálogo del MBUCV y número ejemplares (entre paréntesis) de *S. irritans* y *S. rhombeus*

Localidades	Esp./localidad	Especie
Laguna Los Aruecos entre San Fernando y Arichuna Sistema del Río Manglar. Apure.	MBUCV 16095 (1)	<i>S. irritans</i>
Río Portuguesa, Camaguán. Guárico.	MBUCV 10682 (5) MBUCV 16087 (2)	<i>S. irritans</i>
Carretera de Calabozo, Camaguán. Guárico.	MBUCV 16100 (9)	<i>S. irritans</i>
Río Apure, Viejo, Hacienda La Guanota. San Fernando de Apure.	MBUCV 11090 (3)	<i>S. irritans</i>
Río Apure, Río San Fernando de Apure. Apure.	MBUCV 5202 (1)	<i>S. irritans</i>
Laguna Los Laureles Caño Falcón, cerca de Camaguán. Guárico.	MBUCV 7064 (1) MBUCV 16066 (6)	<i>S. irritans</i> <i>S. rhombeus</i>
Río Portuguesa, cerca de la confluencia con el Río Apure. Guárico.	MBUCV 8850 (3)	<i>S. irritans</i>
Caño Falcón, entrada a la Laguna de Boca Ruido, Camaguán. Guárico.	MBUCV 6630 (5)	<i>S. irritans</i>
Carretera a Calabozo, Camaguán. Guárico.	MBUCV 19126 (1)	<i>S. rhombeus</i>
Esteros de Camaguán, Guárico.	MBUCV 19128 (1)	<i>S. rhombeus</i>
Caño Falcón, Sistema de Río Portuguesa. Guárico.	MBUCV 19114 (1)	<i>S. rhombeus</i>
Caño Guapo. Río Orinoco. Bolívar	MBUCV 13546 (4)	<i>S. rhombeus</i>
Reserva de Guárico.	MBUCV 16980 (4)	<i>S. rhombeus</i>
Río Cinaruco, tributarios del Río Orinoco.	MBUCV 659 (2)	<i>S. rhombeus</i>
Represa Las Majaguas Cojedes.	MBUCV 5656 (5)	<i>S. rhombeus</i>
Río Orinoco, Costa Norte, Caño Araguaio. Bolívar	MBUCV 16222 (2)	<i>S. rhombeus</i>
Represa Falcón, Sistema Camaguán. Guárico.	MBUCV 19201 (2)	<i>S. rhombeus</i>
Caño Iguapo. Río Orinoco. Bolívar.	MBUCV 16213 (1)	<i>S. rhombeus</i>
Río San José. El Polvero. Guárico	MBUCV 16219 (1)	<i>S. rhombeus</i>

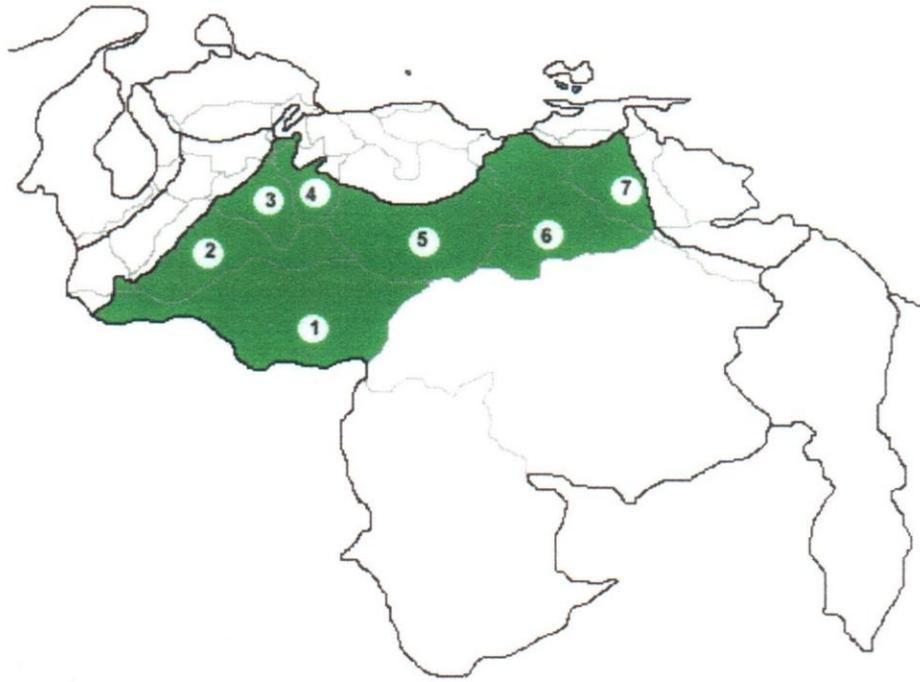


Figura 5. Mapa de los Llanos de Venezuela. Estados llaneros: (1) Apure, (2) Barinas, (3) Portuguesa, (4) Cojedes, (5) Guárico, (6) Anzoátegui y (7) Monagas. (mapa extraído de Los Llanos, 1997)

Hitos morfológicos homólogos.

Los hitos o puntos homólogos (Fig. 6a) son estructuras anatómicas comunes, reconocibles inequívocamente en los ejemplares de las diferentes especies bajo estudio; estos hitos juegan un rol fundamental en la morfometría tradicional y en la geométrica y son importantes para comprender el estudio de las formas. Las medidas tradicionales entre esos hitos son también usadas en el estudio sistemático y de la geometría morfométrica de la evolución ontogénica de las pirañas y la diversificación de las formas (Zelditch, Swiderski, Sheets y Fink, 2004). Con el fin de cuantificar y comparar los patrones de forma y su cambio durante la ontogenia de las dos especies consideradas, se identificaron las especies *Serrasalmus irritans* y *Serrasalmus rhombeus* mediante la literatura ictiológica especializada.

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), este método logra 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. Las distancias que conectan estos hitos homólogos forman una serie de cuadriláteros continuos con sus respectivas diagonales internas (Fig. 6b) lo cual referencia las diferencias en la forma en las direcciones vertical, horizontal y oblicua. Los hitos morfológicos homólogos (Tabla 2) se establecieron en el contorno externo de la región lateral de los individuos, además de otros puntos internos, a partir de fotos digitales. Estas fotos fueron tomadas teniendo como referencia una regla milimetrada, colocada paralela al eje longitudinal del cuerpo, que posteriormente nos permite calibrar las distancias y llevar las unidades de pantalla o píxeles a milímetros. Las fotos fueron tomadas perpendiculares a la línea de visión, para prevenir variación entre especímenes por artefactos debidos a una orientación inconsistente. Luego estas fotografías fueron almacenadas en la memoria de un computador, para ser procesadas. Con la ayuda del programa Scion Image, versión 1.6 (Scion Corporation) se determinaron las coordenadas cartesianas de todos los puntos homólogos establecidos en las fotografías digitales. Este método también nos permitió calcular las distancias entre los hitos homólogos, tal como se describen en la Tabla 3.

Tabla. 2. Hitos homólogos determinados sobre el perfil lateral de los ejemplares de ambas especies.

Número	Descripción
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 de la 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	Istmo
13	Borde posterior del hueso maxilar

14	Borde anterior de la órbita
15	Borde posterior de la órbita
16	Borde posterior del opérculo

Tabla 3. Descripción de las distancias (variables) y de las coordenadas interpuntos homólogos *S. irritans* y *S. rhombeus*.

Variable	Descripción	Distancia interhitos
1	Longitud estándar (LE)	(1 - 7)
2	Hocico a la barra epifisial (HocBe)	(1 - 2)
3	Hocico al origen de la base pectoral (HocPec)	(1 - 11)
4	Hocico al Istmo (HocIts)	(1 - 12)
5	Barra epifisial al extremo de la espina supraoccipital (BeEso)	(2 - 3)
6	Barra epifisial a la aleta pectoral (BePec)	(2 - 11)
7	Barra epifisial al istmo (BeIts)	(2 - 12)
8	Istmo a la aleta pectoral (ItsPec)	(12 - 11)
9	Espina supraoccipital al origen de la aleta dorsal (EsoOd)	(3 - 4)
10	Espina supraoccipital a la aleta pélvica (EsoPel)	(3 - 10)
11	Espina supraoccipital a la aleta pectoral (EsoPec)	(3 - 11)
12	Espina supraoccipital al Istmo (EsoIts)	(3 - 12)
13	Aleta pectoral a la aleta pélvica (PecPel)	(11 - 10)
14	Base de la aleta dorsal (DDor)	(4 - 5)
15	Origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal (OdOa)	(4 - 9)
16	Origen de la aleta dorsal a la aleta pélvica (OdPel)	(4 - 10)
17	Origen de la aleta dorsal a la aleta pectoral (OdPec)	(4 - 11)
18	Aleta pélvica al origen de la aleta anal (PelAn)	(10 - 9)
19	Final de la aleta dorsal al final de la base de la aleta adiposa (FdFa)	(5 - 6)
20	Final de la aleta dorsal al final de la aleta anal (Fdfan)	(5 - 8)
21	Final de la aleta dorsal al origen de la aleta anal (FdOan)	(5 - 9)
22	Final de la aleta dorsal a la aleta pélvica (FdPel)	(5 - 10)
23	Base de la aleta anal (BANA)	(8 - 9)
24	Final de la aleta adiposa al final del pedúnculo caudal (FadPed)	(6 - 7)
25	Final de la aleta adiposa al final de la aleta anal (FadFan)	(6 - 8)
26	Final de la aleta adiposa al origen de la aleta anal (FadOan)	(6 - 9)
27	Final del pedúnculo caudal al final de la aleta anal (PedFan)	(7 - 8)
28	Punta del hocico al borde posterior del hueso maxilar (HocMx)	(1 - 13)
29	Diámetro del ojo (DO)	(14 - 15)
30	Punta del hocico al borde posterior del opérculo (HocOp)	(1 - 16)

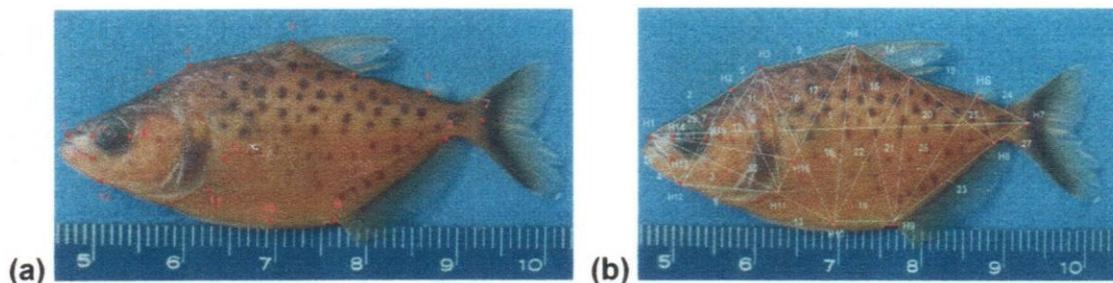


Figura 6. (a) Hitos homólogos en *Serrasalmus irritans*. Hitos idénticos fueron determinados para *S. rhombeus*. (b) Hitos homólogos (H1 a H16) y distancias interhitos (variables; 1 a 30), superpuestas sobre una foto de *S. irritans*. Medidas idénticas fueron determinadas en *S. rhombeus*.

Análisis Geométrico

Otra manera de evidenciar las variaciones morfológicas inter e intra específicas es mediante el Análisis Geométrico (Gower, 1975; Rolf y Slice, 1990; Goodall, 1991). En este método las configuraciones de una serie de ejemplares, dadas por las coordenadas de los hitos homólogos, son trasladadas, rotadas y escaladas y llevadas a un sistema de coordenadas único, mediante el criterio de los mínimos cuadrados (Fig. 4). De esta manera todas las configuraciones están dispuestas en una línea de referencia única. Las diferencias en la forma se pueden representar mediante un simple diagrama o rejillas, como una deformación. El método empleado para este fin es el ideado por Bookstein (1989), en donde son comparadas las configuraciones de los hitos homólogos de diferentes ejemplares con una configuración de referencia. La deformación en las cuadrículas, viene dada por las diferencias que existen entre las formas. El análisis geométrico se llevó a cabo con la ayuda del programa Past (Oyvind y col, 2003).

CAPITULO IV

ANÁLISIS DE RESULTADOS

Alometrías

Los coeficientes alométricos multivariados, que nos permiten visualizar los cambios ontogenéticos de la forma y el patrón correspondiente, se dan en las Figuras 7 y 8, para *S. irritans*, respectivamente. Los correspondientes a *S. rhombeus* se dan en las Figuras 9 y 10. En las Figs. 7 y 9, donde se grafican los valores de alometría para cada variable, en las dos especies, los valores por encima de 1 representan alometrías positivas, indicando que las distancias entre dichos hitos aumentan relativamente más con el crecimiento de los individuos; los cercanos a 1, isometrías que indica que las distancias se mantienen relativamente constantes durante el crecimiento y los menores que 1, representan alometrías negativas, indicando que las distancias interhitos disminuyen relativamente, durante el crecimiento.

En las Figuras 8 y 10, es posible observar patrones similares de crecimiento para las dos especies estudiadas, en la región correspondiente a la parte media y posterior del cuerpo. Existe, sin embargo, una diferencia notable en cuanto a la región dorsal de la cabeza, donde *S. irritans* presenta mayor preponderancia de alometrías negativas, que *S. rhombeus*. Esto determina que *irritans* presente como adulto una cabeza menos masiva, con menor desarrollo dorso-ventral, que *rhombeus*.

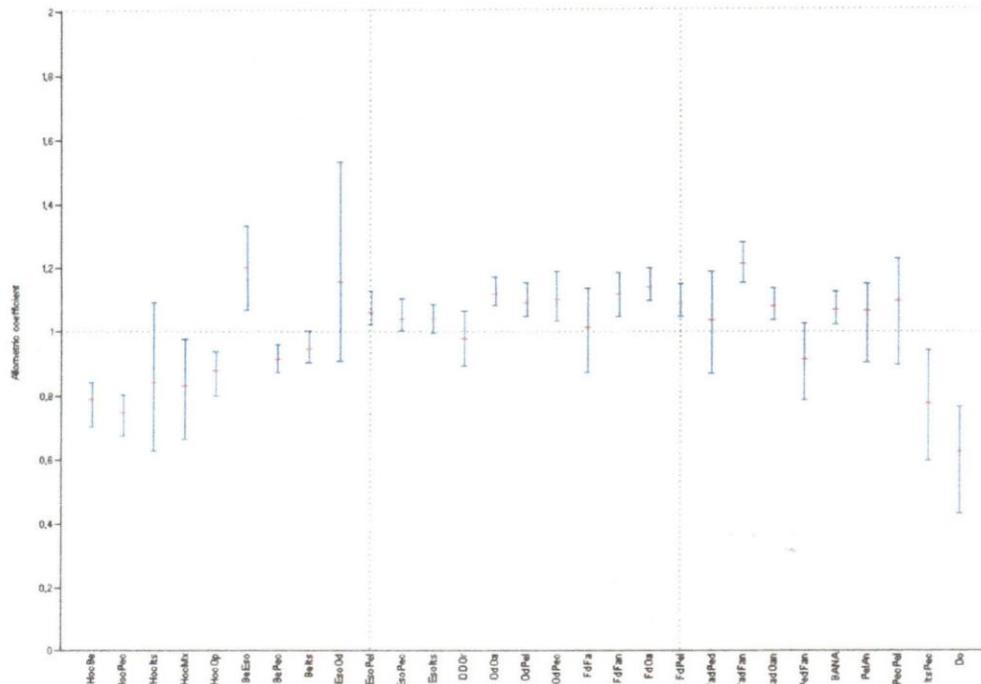


Figura 7. *Serrasalmus irritans*. Coeficientes alométricos.

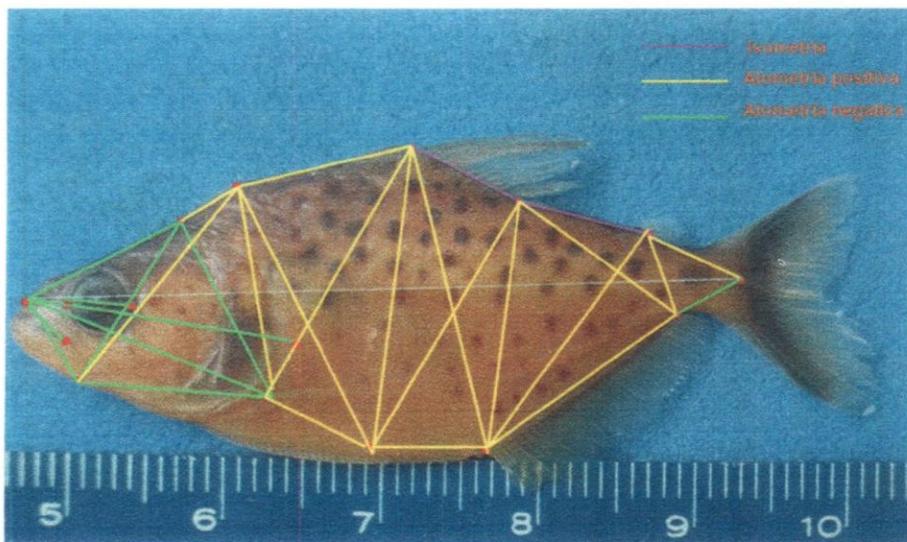


Figura 8. Patrón alométrico de *Serrasalmus irritans*.

Análisis de componentes principales.

Mediante el Análisis de Componentes Principales (ACP), es posible detectar las variables que contribuyen a la separación de los grupos por su forma, independientemente del tamaño. (Bonilla y López Rojas, 2002). Para el análisis de componentes principales, las distancias interhitos homólogos se consideraron como variables representativas de la forma corporal. En la Tabla 3 se describen las distancias interhitos homólogos que se utilizan como variables representativas de la forma corporal de los individuos de *S. irritans* y *S. rhombeus*.

Serrasalmus irritans

La Tabla 4 muestra los resultados del ACP realizado en la matriz de covarianza de los logaritmos de 29 distancias interhitos homólogos en *S. irritans*. Los cuatro primeros componentes principales (CP) explicaron el 97,08% de la varianza total de los datos. CP1 explicó el 93,31%, mientras que CP2, CP3 y CP4 explicaron 1.55%, 1.20%, y 1.02% restantes, respectivamente. CP1 es un componente unipolar, con cargas de valores similares y signos iguales, que puede interpretarse como un componente de tamaño, mientras que los componentes 2 al 4 son bipolares, con signos positivos y negativos, que se interpretan como componentes de forma (Jolicoeur, 1963). Se muestran también en esta tabla los valores de las cargas de cada variable, para los componentes 1 al 4. En letras negritas se indican los valores absolutos de aquellas variables consideradas más importantes para cada CP.

Tabla 4. *S. irritans*. Análisis de Componentes Principales

	CP1	CP2	CP3	CP4
Valor	0,6832	0,0114	0,0088	0,0075
Acumulado %	93,3090	94,8597	96,0548	97,0776
HocBe	0,1455	-0,0009	0,0558	-0,0071
HocPec	0,1375	-0,1332	0,0531	-0,0722
HocIts	0,1551	-0,0588	-0,6141	0,3729
HocMx	0,1528	-0,2558	0,0827	0,2283
HocOp	0,1617	-0,0538	0,0849	-0,0642
BeEso	0,2213	-0,3691	0,0892	0,0975
BePec	0,1681	-0,0832	-0,0455	-0,0769
Belts	0,174	-0,0401	-0,1501	0,0698
EsoOd	0,2127	0,7410	-0,0738	-0,2455
EsoPel	0,1954	0,0049	-0,0906	-0,0602
EsoPec	0,1916	-0,0895	-0,0710	-0,0349
Esolts	0,1912	-0,1577	-0,0158	0,0298
DDOr	0,1796	-0,1772	-0,0372	-0,0423
OdOa	0,2056	-0,0165	-0,1015	-0,1004
OdPel	0,2004	0,0270	-0,0891	-0,0876
OdPec	0,2024	0,1015	-0,0884	-0,0976
FdFa	0,1866	-0,0574	-0,0391	-0,1988
FdFan	0,2055	-0,0409	-0,0378	-0,1258
FdOa	0,2097	-0,0179	-0,0882	-0,1011
FdPel	0,2005	0,0106	-0,0713	-0,0728
FadPed	0,1906	0,1277	0,0693	0,2607
FadFan	0,2232	0,0093	-0,0238	-0,0602
FadOan	0,1987	0,0027	-0,0227	-0,1144
PedFan	0,1681	0,1430	-0,0630	0,2936
BANA	0,1965	0,0121	0,0143	-0,1056
PelAn	0,1963	0,1299	0,3163	0,3316
PecPel	0,2016	0,2142	0,4170	0,4520
ItsPec	0,1429	-0,1888	0,3687	-0,3076
Do	0,1153	0,0139	0,2971	-0,1495

La gráfica de avalancha (scree plot, Fig. 11) muestra que son suficientes sólo los tres primeros componentes para explicar la mayor parte de la varianza total de la variación en *S. irritans*.

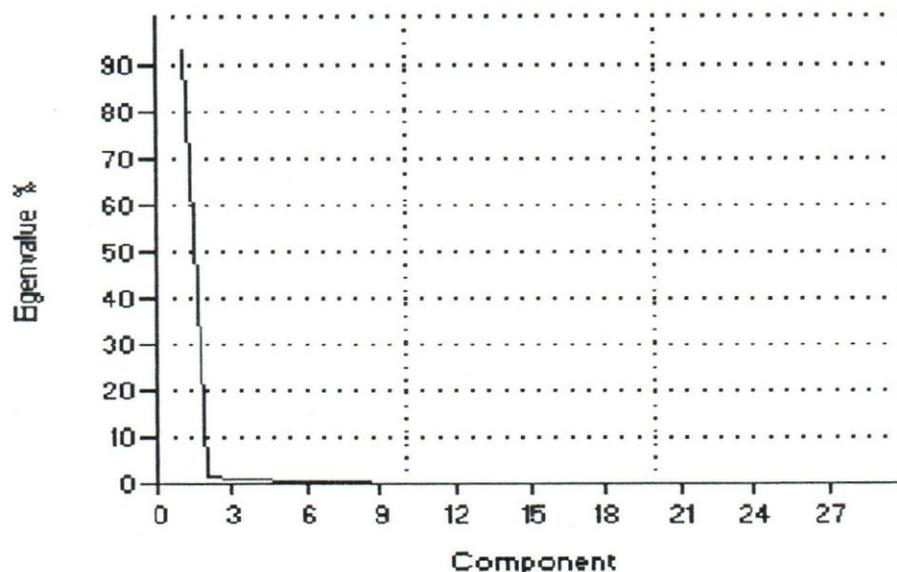


Figura 11. Gráfica de avalancha (scree plot) para el ACP de *S. irritans*

CP1 expresa el tamaño general, de manera que es posible observar una discriminación de individuos de diferentes tamaños a lo largo de este eje. Las variables que contribuyen en mayor grado de diferencia en los ejemplares en esta figura, están asociadas con CP2, principalmente a la distancia **EsoOd**, de signo positivo, la cual expresa el crecimiento diferencial relativo de la distancia entre la espina supraoccipital y el origen de la base de la aleta dorsal y, en menor medida, por **BeEso**, de signo negativo, variable que expresa la distancia entre la barra epifisial y el extremo de la espina supraoccipital. A lo largo del componente CP3 (Tabla 4), se distingue una variación de la forma casi exclusivamente debida a **HocIts**, de signo negativo, que sugiere un menor crecimiento proporcional de la distancia entre el hocico y el istmo, en relación con el crecimiento de un grupo de variables de signo positivo, **PelAn**, **PecPel** y **ItsPec**, que representan las distancias entre el origen de la aleta pélvica al origen de la aleta anal, la distancia entre la base de la aleta pectoral y la base de la aleta pélvica, y la distancia entre el istmo y el origen de la base de la aleta pectoral, respectivamente. CP4 presenta las mismas características de CP3 en cuanto a las variables más importantes y sus signos.

En las Figs. 12, 13 y 14 que representan el morfoespacio definido por CP1 vs. CP2, CP2 vs. CP3 y CP3 vs. CP4, respectivamente, es posible inferir los cambios que ocurren durante la ontogenia de esta especie. Los cambios más evidentes se aprecian en la gráfica de dispersión de CP2 vs. CP3, que evidencian el crecimiento de la región dorsal de los individuos anterior a la aleta dorsal, un menor crecimiento relativo en la región del hocico y una mayor crecimiento relativo de la región ventral desde el istmo hasta el origen de la anal. Este patrón de crecimiento ya ha sido señalado por otros autores (Machado-Allison y Fink, 1996) para otras especies de caribes, donde los ejemplares juveniles presentan un cuerpo más alargado antero-lateralmente, que se hace más profundo dorso-ventralmente a medida que los ejemplares crecen.

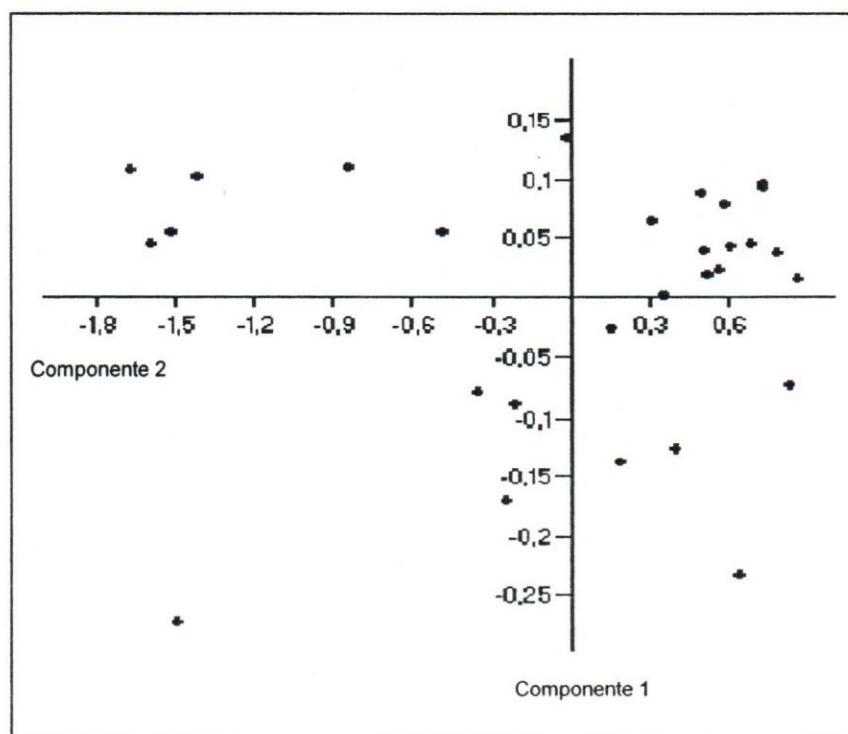


Figura 12. *S. irritans*. Morfoespacio definido por el CP1 vs. el CP2.

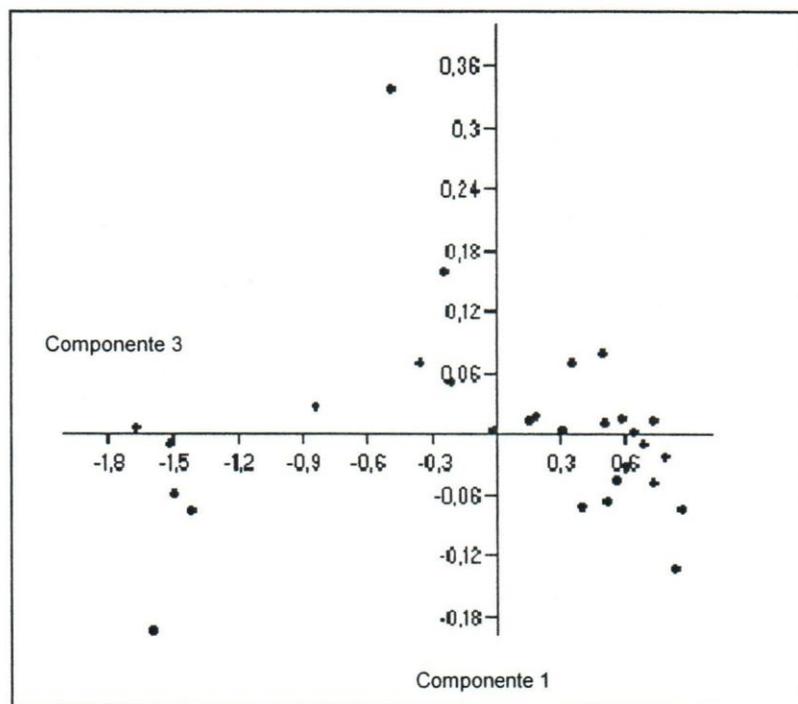


Figura 13. *S. irritans*. Morfoespacio definido por el CP1 vs. el CP3.

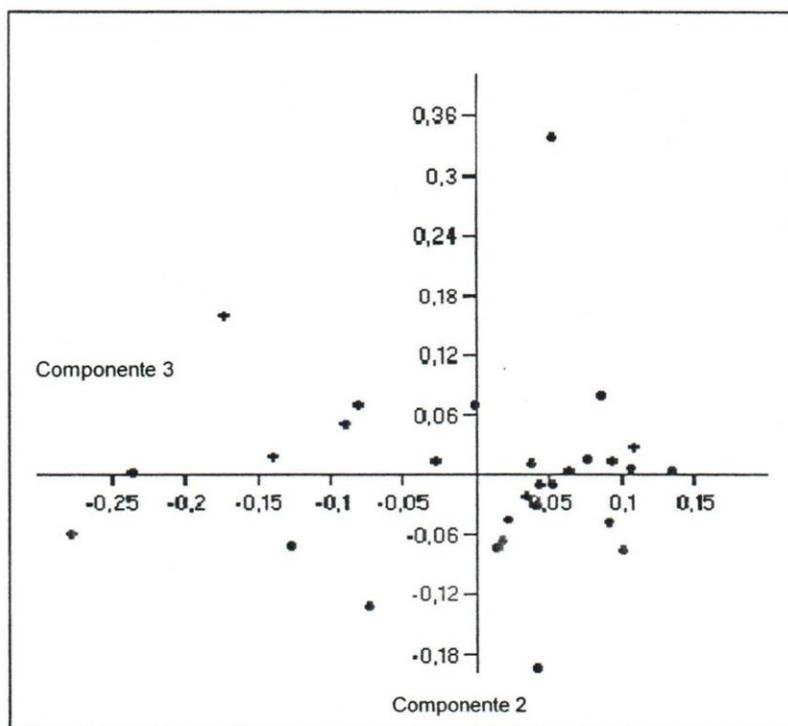


Figura 14. *S. irritans*. Morfoespacio definido por el CP2 vs. el CP3.

Serrasalmus rhombeus

La Tabla 5 muestra los resultados del ACP realizado sobre la matriz de covarianza de los logaritmos de 29 distancias interhitos homólogos en *S. rhombeus*. Los cuatro primeros componentes principales (CP) explicaron el 97,80% de la varianza total de los datos. CP1 explicó el 94,29%, mientras que CP2, CP3 y CP4 explicaron 1.81%, 0.97%, y 0.74% restantes, respectivamente. Se muestran también en esta tabla los valores de las cargas de cada variable, para los componentes 1 al 4. En letras negritas se indican los valores absolutos de aquellas variables consideradas más importantes para cada CP.

Tabla 5. *S. rhombeus*. Análisis de Componentes Principales

	CP1	CP2	CP3	CP4
Valor	0,508	0,010	0,005	0,004
Acumulado	94,285%	96,095%	97,068%	97,803%
HocBe	0,1244	-0,142	0,02688	-0,06765
HocPec	0,1354	-0,1523	-0,03807	0,02054
HocIts	0,1536	0,05301	-0,1038	-0,6799
HocMx	0,1286	-0,3123	-0,1194	-0,05435
HocOp	0,1434	-0,1167	-0,1279	0,128
BeEso	0,2367	-0,2875	0,3892	0,01608
BePec	0,1784	0,02515	0,04871	0,004951
Belts	0,1788	0,05048	0,1356	-0,2093
EsoOd	0,2119	0,4995	-0,4403	0,243
EsoPel	0,2095	0,06786	0,04861	0,05424
EsoPec	0,2025	0,03731	0,1505	-0,001303
Esolts	0,1999	-0,05122	0,2404	-0,08617
DDOr	0,1797	0,07251	0,2542	0,04816
OdOa	0,2108	0,08714	0,02792	0,0003224
OdPel	0,2039	0,09642	-0,009204	-0,01742
OdPec	0,2029	0,1425	-0,00617	0,0006052
FdFa	0,1801	-0,1517	-0,02882	0,117
FdFan	0,1979	-0,05387	-0,005195	0,1369
FdOa	0,2063	0,07598	0,008074	-0,02822
FdPel	0,1965	0,09225	0,02317	-0,07155
FadPed	0,1807	-0,08894	-0,3514	0,1088
FadFan	0,2074	0,1446	0,00967	0,1679
FadOan	0,1922	0,0305	-0,02594	0,00641
PedFan	0,1636	-0,2216	-0,4639	-0,1866

BANA	0,1875	-0,03941	-0,05222	0,004851
PelAn	0,2194	0,152	0,139	-0,2826
PecPel	0,2246	0,06766	0,01354	0,1105
ItsPec	0,1517	-0,2095	0,1449	0,4369
Do	0,0866	-0,5139	-0,2404	-0,03146

La gráfica de avalancha (scree plot, Fig. 15) muestra que son suficientes sólo los tres primeros componentes para explicar la mayor parte de la varianza total de la variación en *S. rhombeus*.

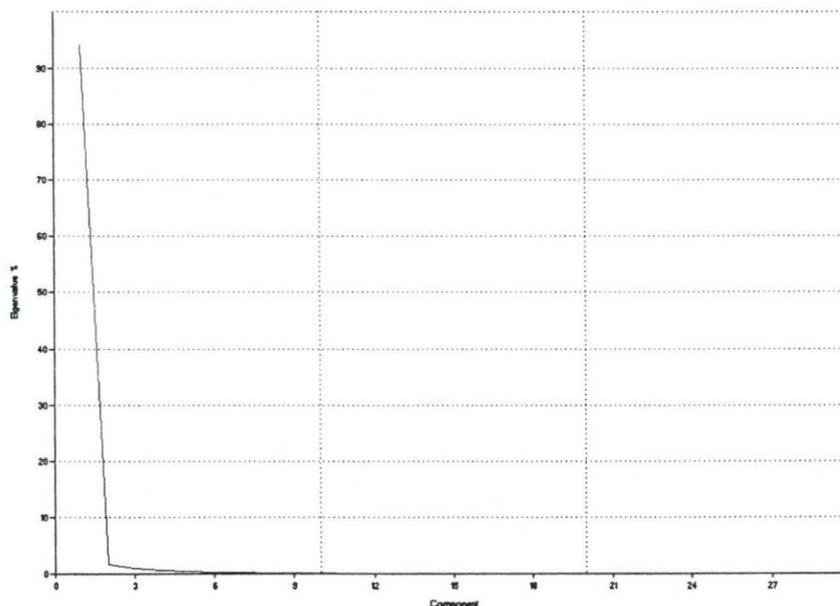


Figura 15. Gráfica de avalancha (scree plot) para el ACP de *S. rhombeus*.

Las variables que contribuyen en mayor grado de diferencia en los ejemplares en esta figura, están asociadas con CP2, principalmente a la distancia **EsoOd**, de signo positivo, la cual expresa el crecimiento diferencial relativo de la distancia entre la espina supraoccipital y el origen de la base de la aleta dorsal y, en menor medida, por **Do**, de signo negativo, variable que expresa el diámetro del ojo. A lo largo del componente CP3 (Tabla 5), se distingue una variación de la forma casi exclusivamente debida a **PedFan**, de signo negativo, que sugiere un menor crecimiento proporcional de la distancia entre el final de la hipural y la aleta anal, en relación con el crecimiento de la variable de signo positivo, **BeEso**, que

representa la distancia entre la barra epifisial y el extremo de la espina supraoccipital. CP4 presenta una variación debida a **HocIts**, de signo negativo, que sugiere un menor crecimiento proporcional de la distancia entre el hocico y el istmo, en relación con el crecimiento de la variable de signo positivo, **ItsPec**, que representa la distancia entre el istmo y el origen de la base de la aleta pectoral.

En las Figs. 16, 17 y 18, que representan los morfoespacios definidos por CP1 vs. CP2, CP2 vs. CP3 y CP3 vs. CP4, respectivamente, es posible deducir los cambios que ocurren durante la ontogenia de esta especie. Los cambios más evidentes se aprecian en la gráfica de dispersión de CP2 vs. CP3, que muestran el crecimiento de la región dorsal de los individuos anterior a la aleta dorsal, un menor crecimiento relativo en la región ocular y un mayor crecimiento relativo de la región ventral, desde el istmo hasta el origen de la anal. Este patrón de crecimiento ya ha sido señalado por otros autores (Machado-Allison y Fink, 1996) para otras especies de caribes, donde los ejemplares juveniles presentan un cuerpo más alargado antero-lateralmente, que se hace más profundo dorso-ventralmente a medida que los ejemplares crecen.

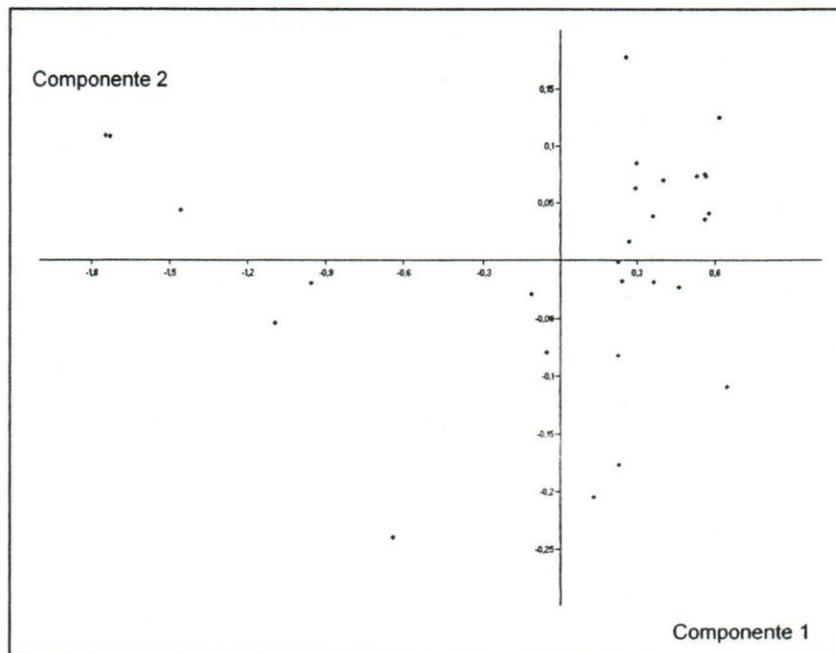


Figura 16: *S. rhombeus*. Morfoespacio definido por el CP1 vs. el CP2

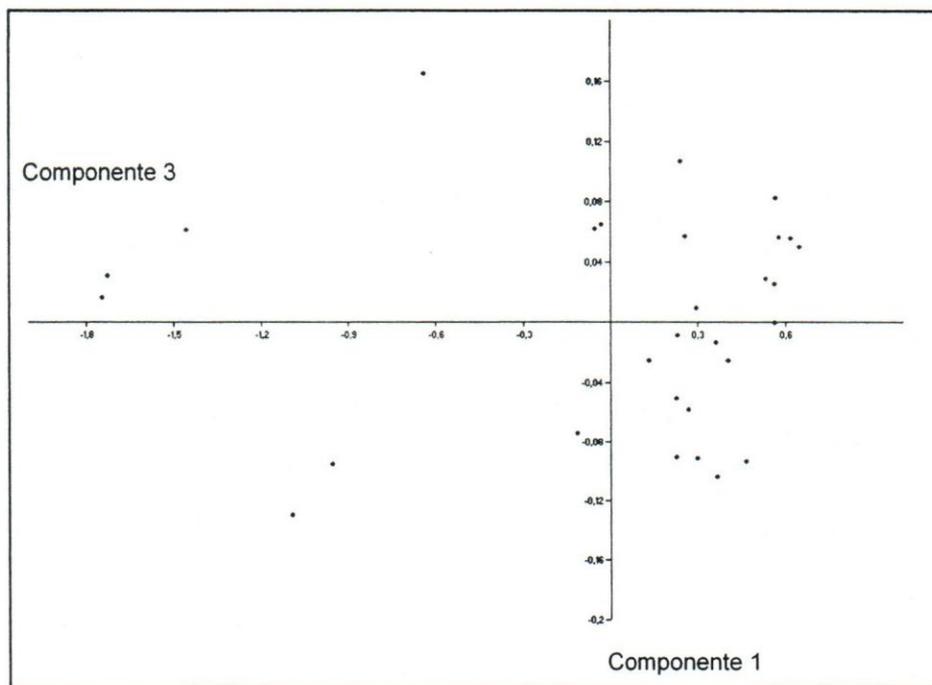


Figura 17. *S. rhombeus*. Morfoespacio definido por CP1 vs. el CP3

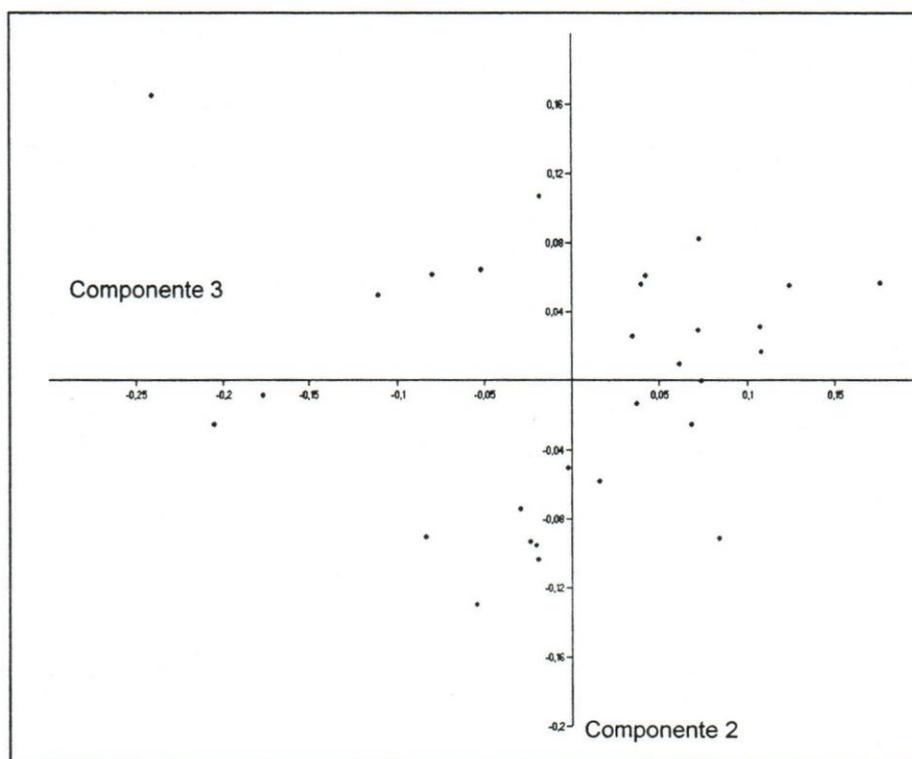


Figura 18. *S. rhombeus*. Morfoespacio definido por CP2 vs. el CP3.

Comparación interespecífica de adultos y juveniles.

Las Figs. 19 y 20 muestran la dispersión de CP2 vs. CP3 para los juveniles y los adultos de las dos especies, respectivamente (*rhombeus*=cuadrados; *irritans*=círculos). La forma externa de los juveniles es relativamente parecida como se evidencia en la dispersión de los ejemplares en el espacio morfológico de la Fig. 19. Las variaciones de la forma externa entre los adultos es más marcada, como puede apreciarse en la agrupación de los ejemplares en la Fig. 20. Puede observarse en esta figura 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*, están más dispersos en el espacio morfológico, evidencia de las diferentes formas observadas en esta especie. Al igual que para el caso de los juveniles, las diferencias están determinadas por el CP2.

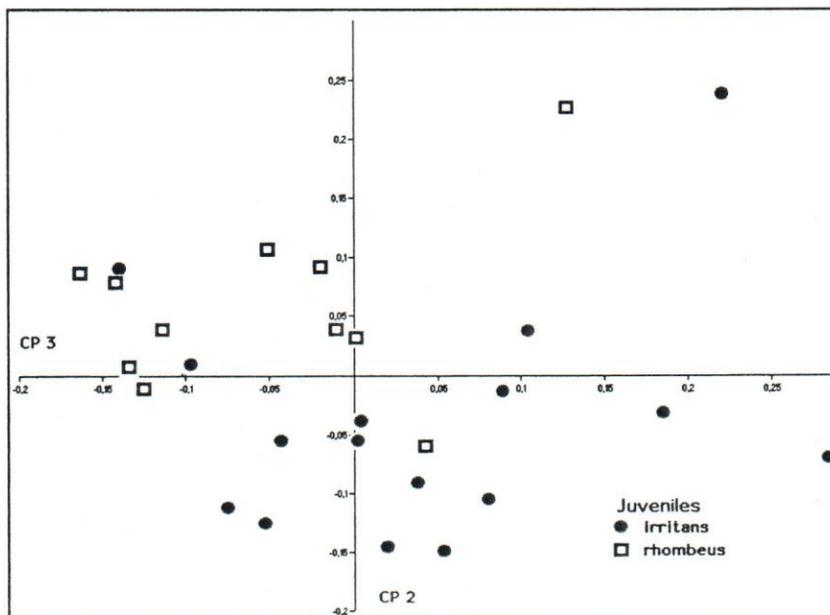


Figura 19. Espacio morfológico determinado por CP2 vs. CP3. Juveniles de *S. irritans* y *S. rhombeus*

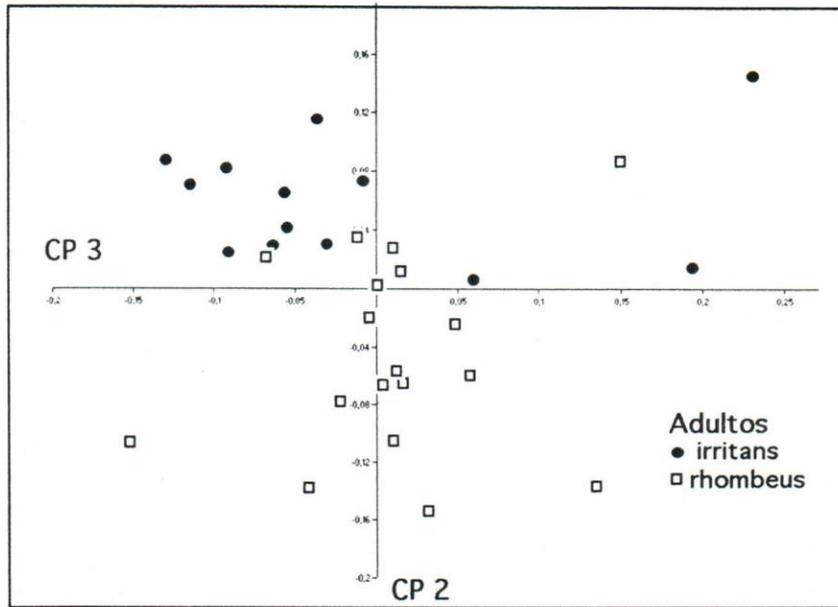


Figura 20. Espacio morfológico determinado por CP2 vs. CP3. Adultos de *S. irritans* y *S. rhombeus*

Análisis geométrico

El análisis geométrico de las coordenadas cartesianas de la configuración de hitos homólogos entre el ejemplar juvenil de menor tamaño y el adulto de mayor tamaño, muestra patrones de variación diferentes entre las dos especies consideradas. *S. irritans* (Figura 21), 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 el color verde en las figuras. Un análisis similar para *S. rhombeus* (Fig. 22) muestra crecimiento semejante en la región dorsal anterior, pero no en la región caudal. En ambas figuras, el color morado indica las regiones del cuerpo que no crecen a la misma tasa o se mantienen relativamente constantes durante el crecimiento.

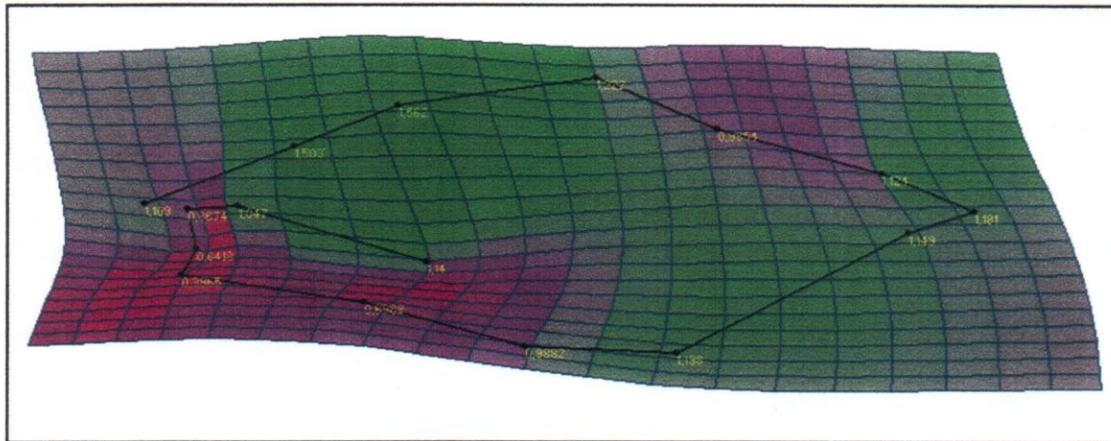


Figura 21. Comparación entre el ejemplar más pequeño y más grande de *S. irritans*

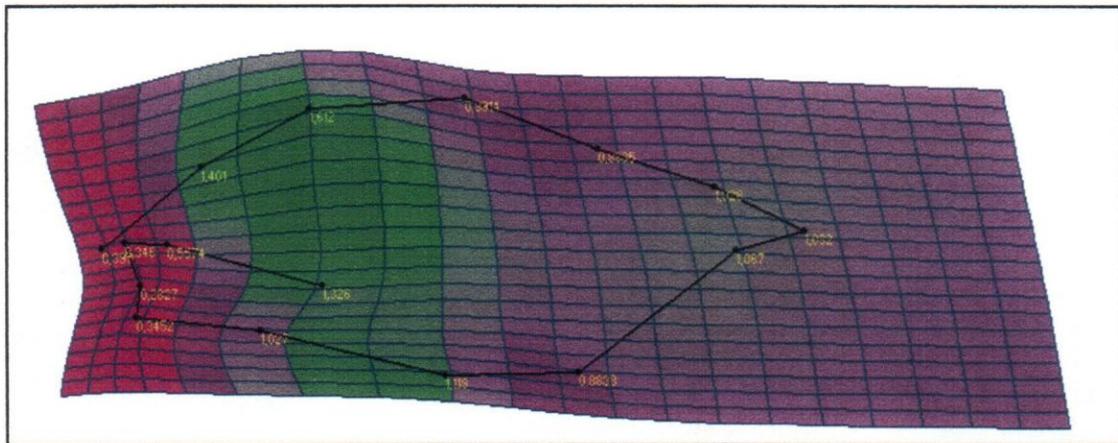


Figura 22. Comparación entre el ejemplar más pequeño y más grande de *S. rhombus*

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES

Las diferencias en la forma corporal de los individuos de diferentes especies, o de poblaciones de la misma especie, pueden ser analizadas mediante la comparación multivariada de las distancias (variables) interpuntos homólogos, en cerchas construidas sobre el perfil de fotografías digitales de los individuos.

Las alometrías realizadas nos permiten indicar que los patrones de crecimiento ontogenético para las dos especies estudiadas, son similares en la región correspondiente a la parte media y posterior del cuerpo, existiendo también una diferencia apreciable en la región dorsal de la cabeza, donde los adultos de *S. irritans* presentan una cabeza más pequeña y mayor alargamiento relativo del cuerpo, en comparación con *S. rhombeus*. Este último presenta una cabeza más grande y un cuerpo relativamente menos alargado, con mayor desarrollo dorso-ventral.

La utilización de ejemplares de localidades diferentes para este análisis pudo haber determinado la dispersión que se observa en los ejemplares en las graficas de CP. Sin embargo, aun con la limitación expuesta, las diferencias entre las formas externas de los adultos, nos provee de suficiente razón para considerar que los patrones de diferenciación morfológica entre las dos especies son reales.

La comparación interespecífica de los adultos y los juveniles demostró que la forma externa de los juveniles de ambas especies es relativamente parecida, mientras que las variaciones de la forma externa entre los adultos es más marcada, por ello se puede decir que las variaciones que se presentan en los adultos de ambas especies son las características que los diferencian.

Un patrón similar se observa en los resultados del análisis geométrico, donde las rejillas de deformación nos permiten visualizar cambios similares en la región dorsal de ambas especies. Este patrón de crecimiento genera la forma característica observada en otros caribes, con un cuerpo corto y relativamente alto en la región media. Existe sin embargo una diferencia entre ellas en lo que se refiere a la crecimiento relativo de la región caudal donde el cuerpo de *S. irritans* es relativamente más alargado que en *S. rhombeus*.

RECOMENDACIONES

La naturaleza de los ejemplares de la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV, que sólo representan una muestra de *Serrasalmus irritans* y *Serrasalmus 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 estudios posteriores, tales investigaciones deben tomar en cuenta las poblaciones de cada zona en particular, de manera tal de poder establecer las variaciones morfométricas y el patrón de crecimiento propio de cada población.

LITERATURA CITADA

- Adams, C. J., F. Rohlf y D. Slice. 2004. Geometric Morphometrics: Ten years of progress following the Revolution. [Publicación en línea]. Disponible: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/review/review.html>.
- Ahl, E. 1931. Diagnosen einiger neuer suedamerikanischen suesswasser. Sitz. Gesell. Naturf. Berlín: pp. 405-409.
- Ecosig. 2005. Hidrografía y Cuerpos de Agua de Venezuela. En: Rodríguez, J.P., M.A. Oliveira-Miranda, R. Lazo, S. Zambrano-Martínez, E. Tapiquén, A. Ruiz, E.E. Gutiérrez, M. Armas, L. Gerik, L.A. Solórzano y F. Rojas-Suárez. 2005. Geografía de la Conservación de los Andes Tropicales: Bolivia, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela. Versión 1.0, CD ROM y en-línea. Centro Internacional de Ecología Tropical (CIET), Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), Conservación Internacional Venezuela, UNESCO. Caracas, Venezuela. Disponible en Internet: <http://ecosig.ivic.ve>
- Eigenmam, C. 1915. The Serrasalminae and Mylinae. Carneg. Mus., N° 9(3-4): pp. 226-272.
- Fernández Yopez, A. 1965. Un nuevo pez del género *Serrasalmus* colectado en Venezuela. Evencias, N° 16. pp. 1-4.
- Fernández Yopez, A. y M. V. Ramírez. 1967. Los caribes (serrasalmidos) de Venezuela y las pesquerías. Trabajos anexos a la Comisión Contribuciones al Tema. 1er Foro Internacional sobre Planificación y Desarrollo Pesquero. Caracas., Venezuela. pp. 1-25.
- Fink, W. 1993. Revision of the Piranha Genus *Pygocentrus* Teleostei, Characiformes). Copeia N° 3. pp. 665-687.
- García Barros, E. 2001. Alometría. [Publicación en línea]. Disponible:http://www.uam.es/personal_pdi/ciencias/egb/alometria.htm
- Géry, J. 1964. Poissons characoides de L'Amazonie Peruvienne. Beitr. Zur Neotrp. Fauna, N° 4(1). pp. 22-23.
- Géry, J. 1972. Poissons characoides de Guyanes II. Famille des Serrasalminidae. Zoológico de Vergend., Leiden. pp. 134-248.
- Géry, J. 1977. The Characids of the World. Trop. Fish Hobb. Publicación Neptuno City NJ. pp. 672.

- Gosline, W. 1951. Notes on the characid fishes of the subfamily Serrasalminae. Proc. Cal. Acad. Sci., N° 27(2). pp. 17-64.
- Gould S.J. 1966. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. Biological Reviews 41: 587-640.
- Gregory W., Conrad, G. 1938. The phylogeny of characin fishes. Zoologica N.Y., N° 23. pp. 319-360.
- Huxley J.S., Teissier G. 1936. Terminology of Relative Growth. Nature 137: 780-781.
- Huxley, J. S. 1972. Problems of relative growth. Dover. London.
- Kendall, D. 1977. The diffusion of shape. Advances in Applied Probability. N°9. pp. 428-430.
- Lácepede, B. 1803a. About The Genus *Serrasalmus*. [Publicación en línea]. Disponible: www.angelfire.com/biz/piranha038/genusSerrasalmus.htm
- Lácepede, B. 1803b. Historie Naturelle des Poissons. N° 5. pp. 283-284.
- Linnaeus, C. 1766. Systema Naturae per regna tria 12th Ed. N° 1. pp. 1-532.
- Los Llanos. 1997. [Publicación en línea]. Disponible: <http://www.venezuelatuya.com/geografia/llanos.htm>
- Machado-Allison, A. 1982. Estudios sobre la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte I. Estudio Comparado de los juveniles de las cachamas" de Venezuela (Géneros *Colossoma* y *Piaractus*). Acta Biológica. Venezuela. N° 11(3). pp. 1-102.
- Machado-Allison, A. 1982. Studies on the Systematics of the Subfamily Serrasalminae (Pisces-Characoidei). Tesis de Ph.D. The George Washington University, Washington, D.C. pp. 267.
- Machado-Allison, A. 1983. Estudios sobre la Subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte II. Discusión sobre la condición monofilética de la Subfamilia. Acta Biologica. Venezuelica. N° 11(4). pp. 145-196.
- Machado-Allison, A. 1985. Estudios sobre la Subfamilia Serrasalminae. Parte III. Sobre el estatus genérico y relaciones filogenéticas de los géneros *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* (Teleostei, Characidae, Serrasalminae). Acta Biologica. Venezuelica. N° 12(1). pp. 19-42.

- Machado-Allison, A. and Garcia, C. 1986. Food habits and morphological changes during ontogeny in 3 serrasalmine fish species of the Venezuelan floodplains. *Copeia*, 1986:193-195.
- Machado-Allison, A., Fink, W. 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.
- Mago-Leccia, F. 1970. Lista de los peces de Venezuela incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país. Caracas: Ministerio de Agricultura Cría, ONP., Venezuela. pp. 283.
- Müller, J., Troschel, F. 1844. *Horae Ichthyologicae. Beschreibung und Abbildung neuer Fische. Partes 1-2.* Berlín. pp. 40.
- Nelson, E.M. 1961. The swimbladder in the Serrasalminae with notes on additional morphological features. *Fieldiana Zool.* N° 39 (56): 603-624.
- Nico, Leo G. and D. C. Taphorn. 1988. Food habits of piranhas in the low llanos of Venezuela. *Biotropica*, 20 (4): 311-321.
- Norman, J.R. 1929. The Southamerican characid fishes of the Subfamily Serrasalmoninae with a revision of the Genus *Serrasalmus* Lacepede. Londres, Inglaterra. pp. 781-829.
- Peters, W. 187). *Über die Von Hr'n Sachs in Venezuela gesammelten Fische.* Monstsb. Akad. Wiss., Berlín, Alemania. pp. 469-473.
- Popta, C. 1914-1917. *Encyclopediae van Nederlandsch West-Indie (Fishes).* S. Gravenhage y Leiden, II. pp. 782.
- Salvador, M. 2000. Componentes Principales. [Publicación en línea]. Disponible: <http://www.5campus.org/leccion/anamul>
- Schomburgk, R. 1841. The Natural History of the fishes of Guiana. Part. 1. The naturalist's Library Sr William Jardine, 39. Memoir of Robert H. Schomburgk with portrait. pp. 1-79.
- Strauss, R. E. Y F. L. Bookstein. 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Syst. Zool.*, 31: 113-135.
- Terrádez, G. M. 2005. Análisis de Componentes Principales. [Publicación en línea]. Disponible: www.uoc.edu
- Valenciennes, A. 1849. En: Cuvier y Valenciennes *Historie Naturelle des Poissons.* N° 22: 192-306. París

- Weitzman, S. 1962. The Osteology of *Brycon meeki* a generalized characid fish, with osteological definition of the family. Standf. Ichth. Bull., 8(1): 1-77.
- Winemiller, K., Kelso-Winemiller, L. 1993. Fin-nipping Piranhas. National Geographic Research & Exploration 9. N° 3: 344-357.
- Winemiller, Kirk O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan ilanos. Environmental Biology of Fishes, Vol. 26(3): 177-199.
- Winemiller, Kirk O. y L. C. Kelso-Winemiller. 1993. Fin-nipping Piranhas. National Geographic research and Exploration, 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.