

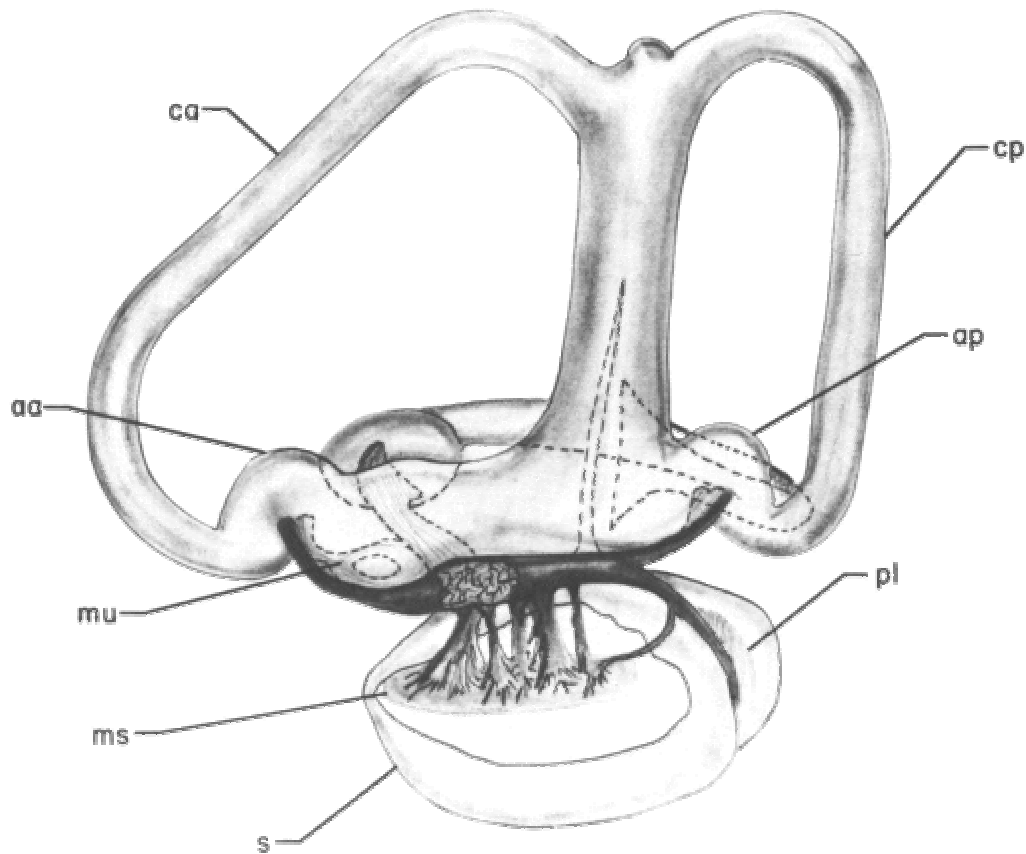
**V. Diferencias Morfológicas de la *sagitta*  
en *Mullus barbatus* y *M. surmuletus***



## V.1 Antecedentes

El órgano auditivo de los peces teleósteos está compuesto por el oído interno, que contiene los receptores sensoriales responsables de la audición y del equilibrio, englobados en el sistema laberíntico o laberinto. Éste sistema se divide en la *pars superior* y la *pars inferior* (Platt y Popper, 1981). La *pars superior* del laberinto comprende los tres canales semicirculares y el órgano otolítico *utrículus*. En la base de los canales se produce un ensanchamiento esférico denominado *ampulla*, los canales se abren en el órgano otolítico *utrículus* que a su vez se comunica con la *pars inferior* del laberinto. La *pars inferior* del laberinto está formada por los dos órganos otolíticos restantes, el *sacculus* y la *lagena* (Figura V,1).

Figura V,1 Aspecto general del laberinto auditivo derecho de *Salmo salar* por su cara medial. aa, ampulla anterior; ap, ampulla posterior; ca, canal semicircular anterior; cp, canal semicircular posterior; ms, mácula sacular; mu, mácula utricular; pl lagena s sacculus. Redibujado de Retzius 1881 (En Platt y Popper 1981).



Los órganos otolíticos son cámaras formadas por bolsas epiteliales que contienen un cuerpo cristalino llamado otolito. Los otolitos de los teleósteos crecen a partir de un *focus* inicial y posteriormente se incrementa con concreciones de carbonato de calcio en forma de aragonito y de una matriz orgánica que actúa como núcleo de la cristalización (Morales-Nin, 1987). Las tasas de incremento de carbonato de calcio, como la forma del otolito, varían a lo largo de la ontogenia. Diversos autores, han asociado estos cambios a transiciones en la historia de vida de los peces, generalmente el movimiento de un hábitat a otro (Nishimura y Yamada, 1984; Campana y Neilson, 1985; Nolf, 1985; Wilson, 1985; Bori, 1986; Secor y Dean, 1989; Reñones *et al.*, 1995). Las variaciones interespecíficas en otolitos, han sido atribuidas a diferencias en el tamaño del cráneo y los sacos endolinfáticos (Gauldie y Nelson, 1990), diferencias en las tasas metabólicas ligadas a variaciones ambientales y físicas como; el fotoperíodo, temperatura, profundidad, alimentación, crecimiento, ritmos circadianos endógenos y relaciones filogenéticas (Popper y Coombs, 1982; Wilson, 1985; Pitcher, 1988; Fowler, 1989; Campana y Neilson, 1985). Secor y Dean (1989), atribuyen la variación en la escala de los otolitos de *Morone saxatilis* a diferencias en el crecimiento somático (encontrando otolitos mayores en grupos con crecimiento lento), señalando que en casos extremos puede ocurrir el cese del crecimiento del cuerpo y continuar el incremento del otolito, resultando una disociación o desacople del crecimiento somático y del otolito. Aún cuando las tasas de crecimiento del otolito varíen, desde un punto de vista general, el tamaño relativo del otolito constituye una de sus características intrínsecas, que podrían estar relacionadas con su función (Wilson, 1985). Campana y Neilson (1985) sugiere que ésta naturaleza conservativa del otolito podría reflejar su función, dado que el otolito es un órgano de equilibrio y audición que tiene que mantener su configuración precisa con respecto a otras partes del aparato ótico de los peces. Siguiendo este argumento, Gauldie (1988), postula que las marcas de los anillos son bloques parciales de crecimiento del otolito que determinan su forma y función, reflejando la respuesta auditiva del pez y no simplemente la tasa de crecimiento del pez.

La zona sensorial del laberinto auditivo está formada por la *crista* de la *ampulla* y las máculas. Las máculas son zonas de

células sensoriales y de soporte, estrechamente relacionadas con el otolito a través de la membrana otolítica. Los epitelios sensoriales del laberinto contienen células ciliadas con función mecanoreceptoras, que se encuentran inervadas por fibras del octavo nervio craneal. Son células en forma cilíndrica, en su extremo apical tienen un proceso sensorial denominado haz de cilios formado por un único cilio verdadero, el quinocilio, que se sitúa en un extremo de un haz de estereocilios. Estos son más cortos y con una base pedunculada, cuya estructura es similar a las microvellosidades, su altura decrece a medida que se alejan del quinocilio. Cada célula ciliada está rodeada de células de soporte, cuya superficie apical está cubierta por microvellosidades (Platt y Popper, 1981).

Estudios conductuales y morfológicos demuestran que existe una correlación entre la longitud del quinocilio y la capacidad de captar determinadas frecuencias (Lowenstein, 1971; Sand, 1974; Fay, 1984). Los quinocilios largos reaccionan a bajas frecuencias de carácter postural o gravitatorio y los cortos responden a frecuencias más elevadas, de modo que se puede establecer una división morfológica. En los peces teleósteos, la *pars superior* del órgano laberíntico formado por los canales semicirculares, las *ampullae* y el *utrículus*, contiene células ciliadas con quinocilios largos, que tienen como función básica captar estímulos gravitatorios o posturales de una frecuencia de baja amplitud. En la *pars inferior* constituida por la *lagena* y el *sacculus*, se encuentra básicamente haces de cilios de menor longitud, capaces de captar estímulos auditivos con una frecuencia más elevada (Lowenstein, 1971; Jenkins, 1981; Platt y Popper, 1981).

La transducción de la energía mecánica a electromecánica por las células ciliadas en el oído, es el resultado del desplazamiento del haz de cilios hacia el quinocilio, provocado por una fuerza lateral de corte (Strelhoff y Sokolich, 1981; Sand, 1981). Sin embargo, aún cuando la presión hidrostática sea constante o variante, no habrá respuesta neuronal, sí esta presión se aplica en todas direcciones y no produce deformación del órgano (Strelhoff y Honrubia, 1978). Cuando los cilios se desplazan hacia el quinocilio, el interior de la célula se despolariza respecto al resto de su potencial y cuando se curvan en dirección contraria se hiperpolariza, el potencial de recepción y

la respuesta neuronal es máxima cuando el estímulo se aplica a lo largo de una línea recta desde los estereocilios hacia el quinocilio, lo que implica una polarización de las células sensoriales coincidente con su sensibilidad direccional (Strelhoff y Sokolich, 1981).

Las máculas sensoriales se pueden dividir en zonas, cada una de las cuales tienen todos sus haces de cilios morfológicamente polarizados en la misma dirección con pequeñas variaciones individuales que nunca superan los 10° (Platt y Popper, 1981). Fay (1984) encontró, en el ciprínido *Carassius auratus*, que cada órgano otolítico tiene un patrón de respuesta direccional característico. Se ha sugerido, que el primer paso en la localización de la fuente de sonido es estimar el eje de movimiento acústico de las partículas utilizando los arreglos direccionales de los detectores sensitivos (Schuijf, 1981).

La forma y los patrones de crecimiento de los otolitos son especie-específicos. En peces no ostariofísios el otolito sacular varía en su forma, el contorno de sus lados y en la extensión de su epitelio (Platt y Popper, 1981). La mácula sacular aumenta sustancialmente su tamaño a lo largo de su desarrollo, siguiendo un crecimiento paralelo al del *sulcus acusticus*, sin que se produzcan modificaciones en la forma general ni en las pautas de polarización de la mácula (Platt y Popper, 1981; Gauldie, 1988; Lombarte, 1992; Lombarte y Popper, 1994; Arellano *et al.*, 1995), salvo en el orden de los Salmoniformes donde la mácula no está totalmente cubierta por el otolito, aunque sí por la membrana otolítica (Popper, 1976, 1977). Gauldi (1988), tomando en cuenta la biomecánica del movimiento del otolito respecto a la mácula sensorial, propone un modelo en el que el otolito oscila sobre un eje que corresponde a la mácula sensorial a través del cual las ondas de sonido son convertidas en fuerzas de corte (shearing force) sobre el plano de las células ciliadas de la mácula. Encuentra que la relación área del mácula/área del otolito ( $M/O$ ) o su aproximación área del surco/área del otolito ( $S/O$ ), es muy cercana a la frecuencia de respuesta y el umbral auditivo del pez, de esta forma, una especie con un  $M/O$  alto presenta una mayor sensibilidad a un umbral auditivo bajo, que una especie con un bajo  $M/O$ .

El estudio comparativo de las características morfológicas de los órganos de los sentidos y su relación con los parámetros ambientales, ha sido poco estudiado en peces teleósteos, sobre todo los sistemas mecanoreceptores, no obstante ser una herramienta que puede ayudar a entender las interacciones entre los organismos y su ambiente, y explicar los mecanismos que regulan la distribución de especies en el espacio y el tiempo (Janssen, 1990; Lombarte, 1992; Arellano *et al.*, 1995; ANEXO III).

## V.2 Objetivos.

Determinar si la razón S/O presenta una relación compensatoria con la reducción del campo visual (producido en ambientes limosos y profundos) en especies sin una especialización anatómica auditiva como *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*, pero que presentan un sistema sensorial alternativo en sus barbillones (mecanoreceptores y quimiorreceptores).

Examinar las variaciones del área de la *sagitta*, área del surco acústico y la razón área del surco/área de la *sagitta* (S/O) con relación al crecimiento del pez en dos especies simpátricas *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*.

Analizar las diferencias interespecíficas y ontogénicas de la razón S/O a lo largo de su crecimiento y entre especies.

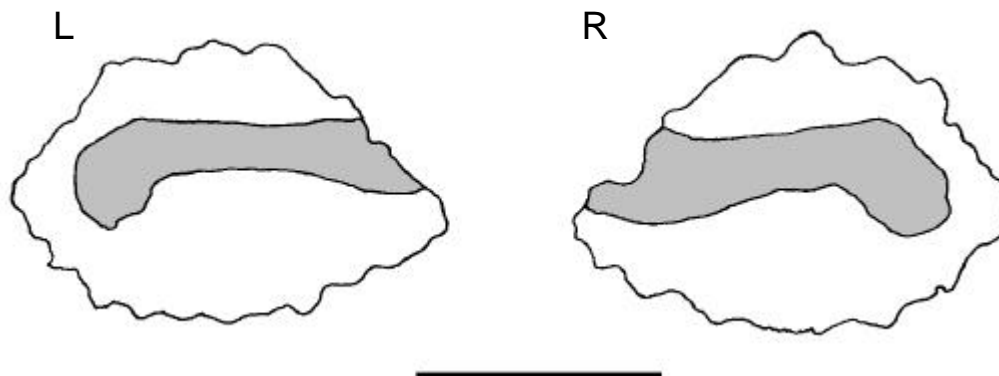
## V.3 Material y método.

Los cráneos de los especímenes se diseccionaron por la parte posterior para extraer la *sagitta* de cada lado. Una vez extraídas las *sagittae*, se limpiaron secaron y etiquetaron, anotando su posición (derecho, izquierdo), longitud total del pez y fecha de captura.

La descripción de la morfología de las *sagittae*, se realizó siguiendo los criterios de Schwarzhans (1980). El contorno de cada otolito *sagitta* (O) y del surco acústico (S) se dibujo con la ayuda de la cámara clara y un microscopio binocular (Figura V, 2), descartándose aquellos otolitos que por alguna razón estaban incompletos o rotos. El "área del otolito" se midió a partir del área cubierta en el plano horizontal (cuando la *sagitta* permanece

unida a la parte superior del *macula*), considerando las superficies planas sin ninguna compensación de las curvaturas (Echeverría, 1987; Gauldie, 1988).

Figura V, 2. Contorno de la sagitta izquierda (L) y derecha (R) de un espécimen de *Mullus barbatus* de 195 mm de longitud total. El área del sulcus acusticus se muestra sombreado. La barra mide 2 mm.



La imagen resultante se digitalizó con el programa GSCAN Impresario 2.12 (Silicon Graphics). La *sagitta* no se utilizó directamente, debido a que el tono del otolito es muy uniforme y no es posible contrastar el área del surco (Lombarte, 1992).

Las áreas de la *sagitta* ( $O$ ) y del surco acústico ( $S$ ), expresadas en  $\text{mm}^2$ , se midieron utilizando el sistema procesador de imágenes OPTIMAS 6.0 (Optimas Co.). Las relaciones entre la *sagitta* ( $O$ ), el surco acústico ( $S$ ) y la proporción resultante del área del surco acústico/área del otolito ( $S/O$ ) con respecto a la longitud total ( $L_T$ ) se estimaron mediante el análisis de regresión, utilizando la ecuación potencial:  $Y = \beta_0 X^{\beta_1}$  (Nonlinear Estimation, STATISTICA 5.1, Stat Soft Inc.1998). El efecto de la variable independiente ( $L_T$ ) sobre la variable dependiente ( $O$ ,  $S$  y  $S/O$ ), se probó comparando el valor de la pendiente de regresión contra cero ( $H_0: 0 = \beta_1$ ), utilizando la prueba de  $t$  de Student, calculándose el límite de confianza a un nivel de 95% (Sokal y Rohlf, 1981). Los datos influyentes ( $\pm 3.0$  sd) fueron descartados y se asociaron a errores de medición.

Las pendientes de las relaciones  $L_T$  vs  $O$  y  $L_T$  vs  $S$  se compararon con el valor hipotético de isometría (2), y entre sí,



utilizando la prueba de  $t$  de Student, calculándose el límite de confianza a un nivel de 95% (Sokal y Rohlf, 1981).

Los valores de la razón  $S/O$  se compararon utilizando el análisis de covarianza de dos vías (ANCOVA, STATISTICA 5.1, Stat Soft Inc. 1998), con la especie y lado como factor y la longitud total ( $L_T$ ) como covariante. La prueba de  $t$  de Student se utilizó para comparar las medias ajustadas de  $S/O$  entre *M. barbatus* y *M. surmuletus*, y éstos con los reportados por Gauldie (1988), Lombarte (1992) y Arellano *et al.* (1995), calculándose el límite de confianza a un nivel de 95% (Sokal y Rohlf, 1981).

## V.4 Resultados.

### V.4.1 *Mullus barbatus*

#### V.4.1.1 Crecimiento del otolito y el *surco acústico*

Se diseccionaron 77 otolitos a 45 especímenes entre 56 y 220 mm  $L_T$ . Para las regresiones:  $L_T$  vs  $O_I$  se utilizaron 42 otolitos;  $L_T$  vs  $O_D$  se utilizaron 31 otolitos;  $L_T$  vs  $O$  se utilizaron 74 otolitos;  $L_T$  vs  $S_I$  se utilizaron 42 otolitos;  $L_T$  vs  $S_D$  se utilizaron 28 otolitos;  $L_T$  vs  $S$  se utilizaron 70 otolitos;  $L_T$  vs  $S_I/O_I$  se utilizaron 44 otolitos;  $L_T$  vs  $S_D/O_D$  se utilizaron 32 otolitos;  $L_T$  vs  $S/O$  se utilizaron 76 otolitos (Tabla V, 1).

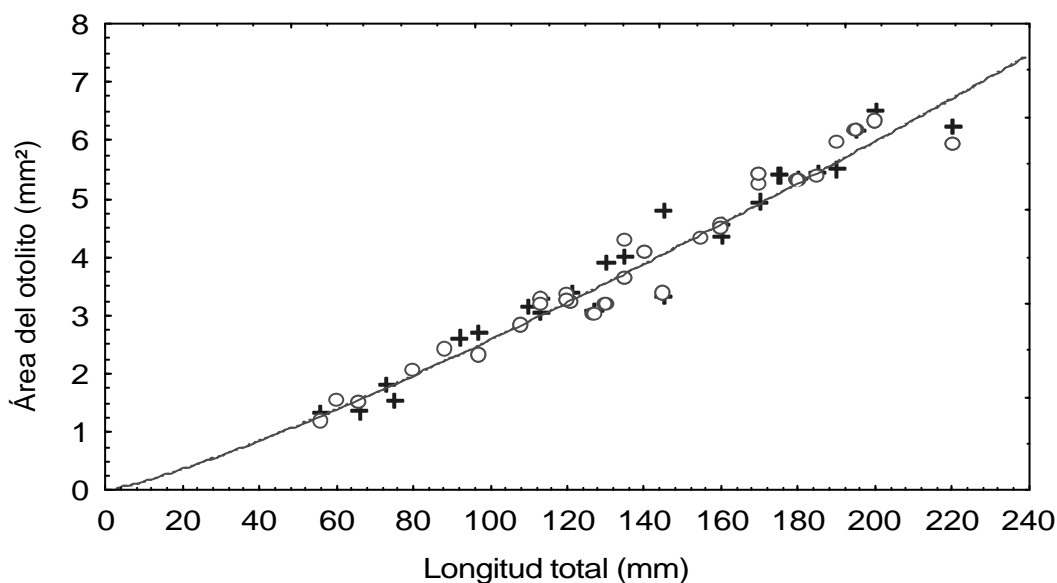
Los valores de significancia de  $t$  de la Tabla 1 muestran que la variable independiente ( $L_T$ ) tiene efecto sobre las variables dependientes  $O$  y  $S$  ( $P \leq 0.05$ ) mientras que para la variable  $S/O$ , el valor de la significancia de  $t$  indica que no hay relación de la variable independiente sobre ésta ( $P \geq 0.05$ ).

Del análisis de regresión de la longitud total ( $L_T$ ) y el área total del otolito ( $O$ ) se obtuvieron los siguientes modelos: izquierdo  $O_I = 0.0097L_T^{1.2126}$ ; derecho  $O_D = 0.0098L_T^{1.2108}$ . Al no encontrarse diferencias significativas entre las pendientes de las regresiones izquierda y derecha ( $t = -0.0295$ , d.f. = 69,  $\alpha = 0.05$ , Tabla V, 2), se calcularon los valores de la ecuación para ambos lados:  $O = 0.0097L_T^{1.2119}$  (Tabla V, 1; Figura V, 3).

Tabla V, 1. *Mullus barbatus*. Regresión lineal del área del otolito (O) del área del *surco acústico* (S) y la razón S/O en la longitud total del pez ( $L_T$ ), para el lado izquierdo (i), derecho (D) y ambos lados. Los valores de significancia se calcularon para un valor del 95%.

Especies	Regresión	$\beta_0$	$\beta_1$	n	R <sup>2</sup>	t	p
<i>M. barbatus</i>	O <sub>i</sub> vs $L_T$	0.0097	1.2126	42	0.9667	22.1803	0.0000
	O <sub>D</sub> vs $L_T$	0.0098	1.2108	31	0.9534	15.9113	0.0000
	O vs $L_T$	0.0097	1.2119	72	0.9574	31.6885	0.0000
	S <sub>i</sub> vs $L_T$	0.0034	1.1355	42	0.9122	15.5486	0.0000
	S <sub>D</sub> vs $L_T$	0.0019	1.2520	28	0.9263	10.8092	0.0000
	S vs $L_T$	0.0027	1.1836	70	0.9165	27.8836	0.0000
	S/O <sub>i</sub> vs $L_T$	0.2857	-0.0332	44	0.0098	4.9829	0.5224
	S <sub>D</sub> /O <sub>D</sub> vs $L_T$	0.1503	-0.0906	32	0.0720	1.5257	0.1375
	S/O vs $L_T$	0.2163	-0.0204	76	0.0035	0.5170	0.6066

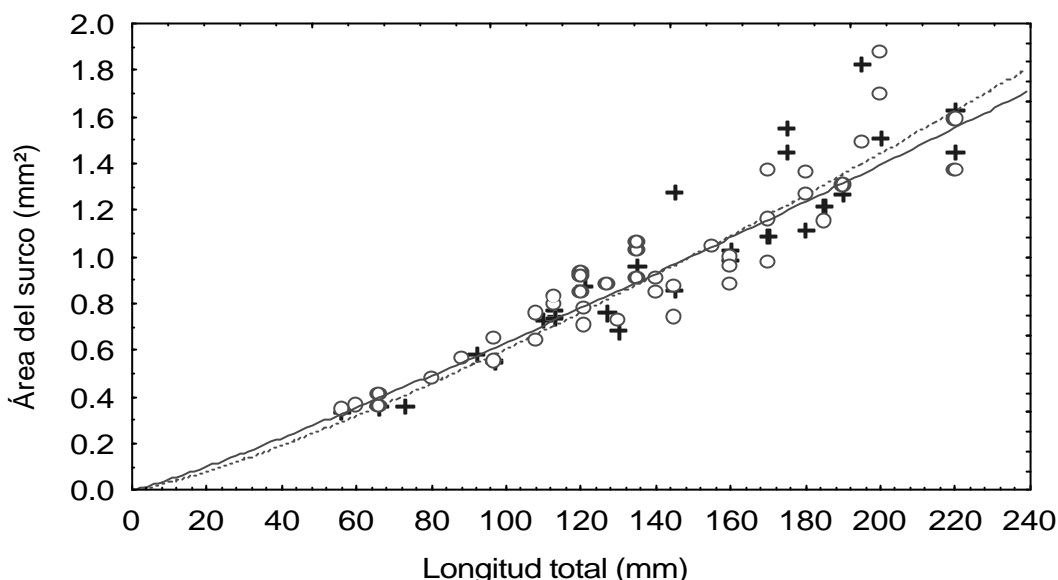
Figura V, 3. *Mullus barbatus*, relación entre el área del otolito (O) y la longitud total del pez ( $L_T$ ). La figura muestra los valores observados + y predichos (- -) del lado derecho e izquierdo o (—).



Del análisis de regresión de la longitud total ( $L_T$ ) y el área del *surco acústico* (S) se obtuvieron los siguientes modelos: izquierdo  $S_i=0.0034L_T^{1.1355}$ ; derecho  $S_D=0.0019L_T^{1.2520}$ . Al no encontrarse diferencias significativas entre las pendientes de las regresiones izquierda y derecha ( $t=1.3124$ , d.f. =66,  $\alpha=0.05$ ,

Tabla V, 2), el valor de la ecuación para ambos lados es:  $S=0.0027L_T^{1.1836}$  (Tabla V, 1; Figura V, 4).

Figura V, 4. *Mullus barbatus*, relación entre el área del surco (S) y la longitud total del pez ( $L_T$ ). La figura muestra los valores observados + y predichos (- -) del lado derecho e izquierdo o (—).



Una vez demostrado que  $L_T$  no tiene efecto sobre  $S/O$ , se obtuvieron los valores básicos de la nube de puntos, para los otolitos izquierdos (I) máximo 0.2970, mínimo 0.1810, media 0.2447 y desviación estándar (sd) 0.0287, y los derechos (D) máximo 0.2953, mínimo 0.1818, media 0.2352 y desviación estándar (sd) 0.0284. Al no encontrarse diferencias significativas entre ambos lados ( $t=0.2354$ , d.f. =73,  $\alpha=0.05$ ), el valor de la razón  $S/O$  es el promedio de ambos lados máximo 0.2970, mínimo 0.1810, media 0.2347 y desviación estándar (sd) 0.0209 (Figura V, 5).

Los resultados de los parámetros calculados de las tasas de alometría se presentan en la Tabla V, 2. La tasa de incremento en las áreas medidas del otolito con respecto al cuerpo cambian a lo largo del intervalo de tallas de los especímenes examinados (56 mm a 205 mm de  $L_T$ ), en todos los caso se observaron diferencias significativas entre la pendiente hipotética ( $\beta_h$ ) y las

pendientes de cada una de las regresiones, para un  $\alpha=0.05$ , lo cual indica que el crecimiento de las variables es alométrico.

Figura V, 5. *Mullus barbatus*, relación entre la proporción área del surco acústico/área del otolito (S/O) y la longitud total del pez ( $L_T$ ). La figura muestra los valores del lado derecho + e izquierdo o y el valor medio de ambos lados (—).

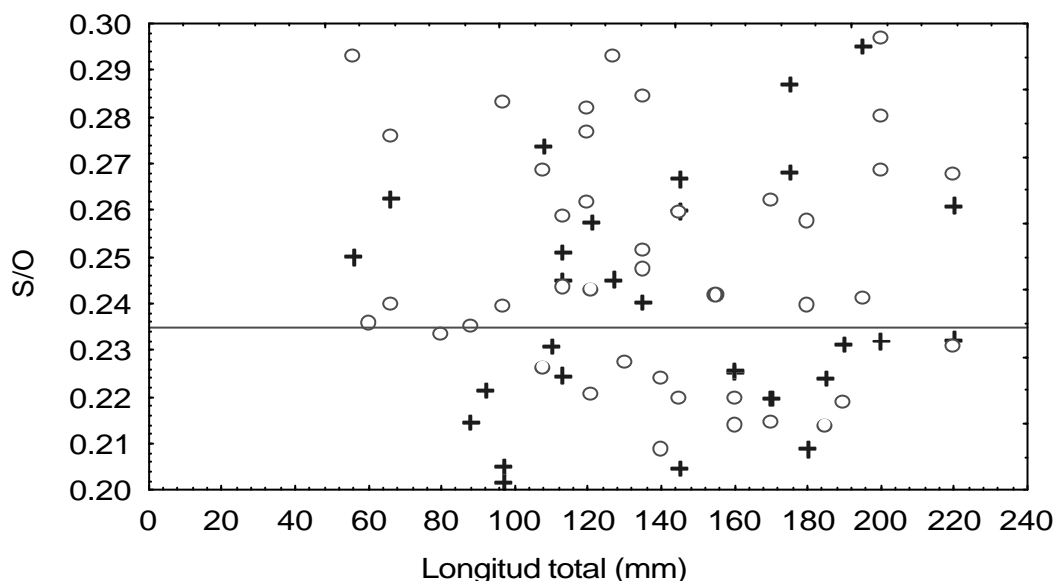


Tabla V, 2. Parámetros de alometría para *Mullus barbatus*, y entre lados (AL). Donde:  $\beta_1$ = pendiente; f.d.= grados de libertad;  $t_b$ = t del parámetro  $\beta_1=2$ ,  $t_l$ = t entre lados, para un  $\alpha=0.05$ .

	Mullus barbatus							AL
	Izquierdo			Derecho				
	$\beta_1$	f.d.	$ t_b $	$\beta_1$	f.d.	$ t_b $	f.d. <sub>l</sub>	$ t_l $
$L_T$ vs $O$	1.2126	42	22.1803	1.2108	31	15.9113	69	0.0295
$L_T$ vs $S$	1.1355	42	15.5486	1.2520	28	10.8092	66	1.3124

#### V.4.2 *Mullus surmuletus*

Se diseccionaron 95 otolitos a 58 especímenes entre 55 y 290 mm  $L_T$ . Para las regresiones:  $L_T$  vs  $O_l$  se utilizaron 54 otolitos;

$L_T$  vs  $O_D$  se utilizaron 37 otolitos;  $L_T$  vs  $O$  se utilizaron 91 otolitos;  $L_T$  vs  $S_I$  se utilizaron 49 otolitos;  $L_T$  vs  $S_D$  se utilizaron 33 otolitos;  $L_T$  vs  $S$  se utilizaron 82 otolitos;  $L_T$  vs  $S_I/O_I$  se utilizaron 52 otolitos;  $L_T$  vs  $S_D/O_D$  se utilizaron 36 otolitos;  $L_T$  vs  $S/O$  se utilizaron 88 otolitos (Tabla V, 3).

Tabla V, 3. *Mullus surmuletus*. Regresión lineal del área del otolito (O) del área del surco acústico (S) y la razón S/O en la longitud total del pez ( $L_T$ ), para el lado izquierdo (I), derecho (D) y ambos lados. Los valores de significancia se calcularon para un valor del 95%.

Especies	Regresión	$\beta_0$	$\beta_1$	n	$r^2$	t	p
<i>M. surmuletus</i>	$O_I$ vs $L_T$	0.0139	1.1070	54	0.9535	24.6288	0.0000
	$O_D$ vs $L_T$	0.0198	1.0715	37	0.9475	21.7958	0.0000
	$O$ vs $L_T$	0.0159	1.1147	91	0.9750	41.4057	0.0000
	$S_I$ vs $L_T$	0.0023	1.2442	49	0.9304	15.2379	0.0000
	$S_D$ vs $L_T$	0.0016	1.3107	33	0.9145	9.5869	0.0000
	$S$ vs $L_T$	0.0020	1.2640	82	0.9245	31.3063	0.0000
	$S_I/O_I$ vs $L_T$	0.1923	0.0706	52	0.0383	1.4124	0.1640
	$S_D/O_D$ vs $L_T$	0.2077	0.0556	36	0.1599	0.9450	0.0351
	$S/O$ vs $L_T$	0.1969	0.0660	88	1.7617	2.1692	0.0329

Los valores de significancia de  $t$  de la Tabla V, 3 muestran que la variable independiente ( $L_T$ ) tiene efecto sobre las variables dependientes  $O$ ,  $S$  y  $S/O$  ( $P \leq 0.05$ ) mientras que para la variable  $S_D/O_D$ , el valor de la significancia de  $t$  indica que no hay relación de la variable independiente sobre ésta ( $P \geq 0.05$ ).

Del análisis de regresión de la longitud total ( $L_T$ ) y el área total del otolito ( $O$ ) se obtuvieron los siguientes modelos: izquierdo  $O_I = 0.0139L_T^{1.1070}$ ; derecho  $O_D = 0.0198L_T^{1.0715}$ . Al no encontrarse diferencias significativas entre las pendientes de las regresiones izquierda y derecha ( $t = 1.2567$ , d.f. = 87,  $\alpha = 0.05$ , Tabla V, 4), se calcularon los valores de la ecuación para ambos lados:  $O = 0.0159L_T^{1.1147}$  (Tabla V, 3; Figura V, 6).

Del análisis de regresión de la longitud total ( $L_T$ ) y el área del surco acústico ( $S$ ) se obtuvieron los siguientes modelos: izquierdo  $S_I = 0.0023L_T^{1.2442}$ ; derecho  $S_D = 0.0016L_T^{1.3107}$ . Al no encontrarse diferencias significativas entre las pendientes de las regresiones izquierda y derecha ( $t = 0.7613$ , d.f. = 78,  $\alpha = 0.05$ , Tabla V, 4), el valor de la ecuación para ambos lados es:  $S = 0.0020L_T^{1.2640}$  (Tabla V, 3; Figura V, 7).

Figura V, 6. *Mullus surmuletus*, relación entre el área del otolito (O) y la longitud total del pez ( $L_T$ ). La figura muestra los valores observados + y predichos (- -) del lado derecho e izquierdo o (—).

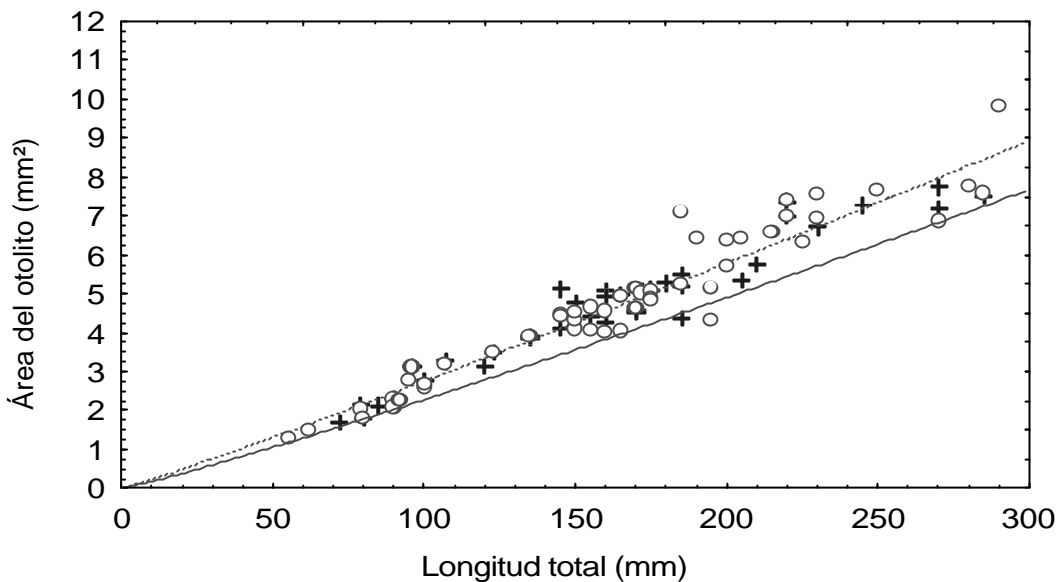
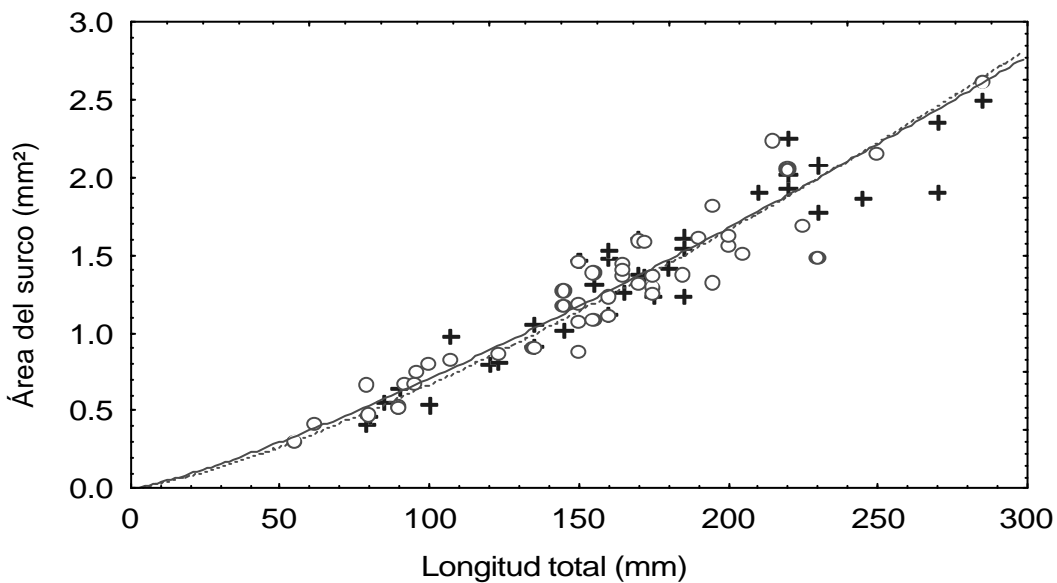


Figura V, 7. *Mullus surmuletus*, relación entre el área del surco (S) y la longitud total del pez ( $L_T$ ). La figura muestra los valores observados + y predichos (- -) del lado derecho e izquierdo o (—).



Del análisis de regresión de la longitud total ( $L_T$ ) y la razón  $S/O$ , se obtuvieron los siguientes modelos: izquierdo  $S_I/O_I=0.1923L_T^{0.0706}$ ; derecho  $S_D/O_D=0.2077L_T^{0.0556}$ . Al no encontrarse diferencias significativas entre las pendientes de las regresiones izquierda y derecha ( $t=0.1941$ , d.f. =88,  $\alpha=0.05$ , Tabla V, 4), el valor de la ecuación para ambos lados es:  $S/O=0.1969L_T^{0.0660}$  (Tabla V, 3; Figura V, 8).

Los resultados de los parámetros calculados de las tasas de alometría se presentan en la Tabla V, 4. La tasa de incremento en las áreas medidas del otolito con respecto al cuerpo cambian a lo largo del intervalo de tallas de los especímenes examinados (55 mm a 285 mm de  $L_T$ ), en todos los caso se observaron diferencias significativas entre la pendiente hipotética ( $b_h$ ) y las pendientes de cada una de las regresiones, para un  $\alpha=0.05$ , lo cual indica que el crecimiento de las variables es alométrico.

Figura V, 8. *Mullus surmuletus*, relación entre la proporción área del surco acústico/área del otolito ( $S/O$ ) y la longitud total del pez ( $L_T$ ). La figura muestra los valores observados + y predichos (- -) del lado derecho e izquierdo o (—).

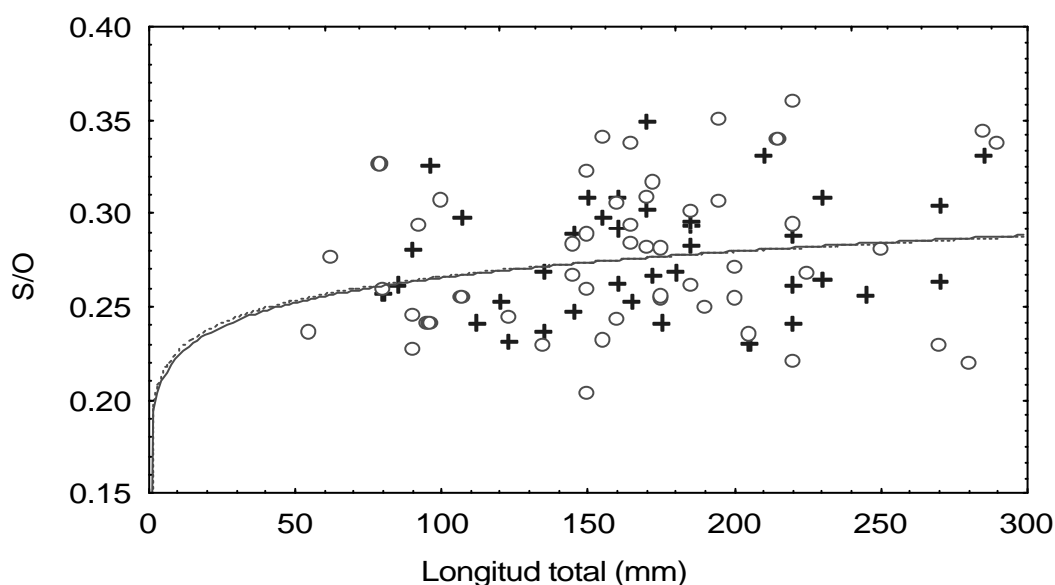


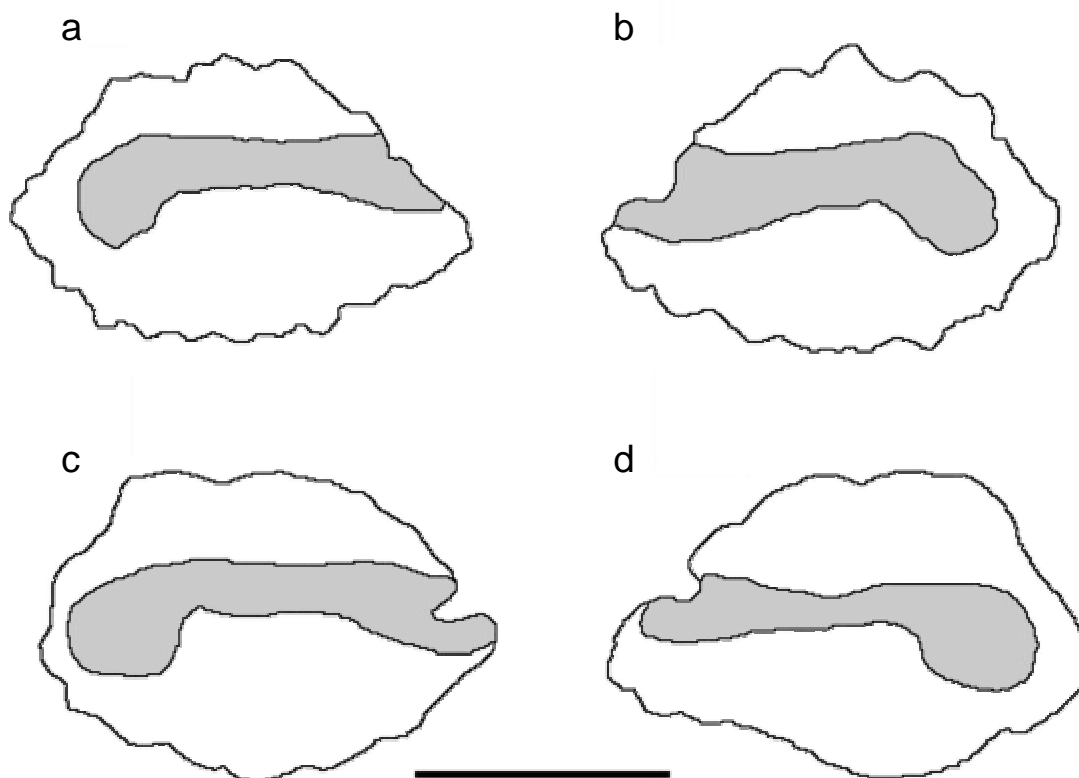
Tabla V, 4. Parámetros de alometría para *Mullus surmuletus*, entre lados (AL). Donde:  $\beta_1$ = pendiente; f.d.= grados de libertad;  $t_b$ = t del parámetro  $\beta_1=2$ ,  $t_t$ = t entre lados, para un  $\alpha=0.05$ .

	Mullus surmuletus							
	Izquierdo		Derecho			AL		
	$\beta_1$	f.d.	$ t_b $	$\beta_1$	f.d.	$ t_b $	f.d. <sub>l</sub>	$ t_t $
$L_T$ vs $O$	1.1407	52	24.6288	1.0715	35	21.7958	87	1.2567
$L_T$ vs $S$	1.2442	47	15.2379	1.3107	31	9.5869	78	0.7613
$L_T$ vs $S/O$	0.0706	52	18.5880	1.3107	36	16.0339	88	0.1941

### V.4.3 Género *Mullus*

Los otolitos de *Mullus barbatus* y *M. surmuletus* corresponden a la tipología más común del Orden Perciformes. La forma global del otolito es de tipo elíptico, su zona caudal es más alta que la anterior (Figura V, 9).

Figura V, 9. Vista media o interna del otolito sacular (*sagitta*) izquierdo y derecho de: (a y b) *Mullus barbatus* (185 mm  $L_T$ ), y (c y d) *M. surmuletus* (185 mm  $L_T$ ). El área del *surco acústico* se halla sombreada. La barra=10 mm.





En la parte anterior, presenta un *rostrum* y un *antirostrum* bien diferenciados que delimitan la *excisura ostial*. Sin embargo, se encuentran algunas diferencias entre especies: el *sagitta* de *Mullus barbatus* es más alto, con márgenes irregulares y una superficie abombado. En comparación, los otolitos de *Mullus surmuletus* son más alargados, con un perfil dorsal más liso y una superficie más llana. La forma del *surco acústico* de ambas especies, corresponde a la tipología homosulcoide (Schwarzahns 1980). Ninguna de las dos especies presentan *ostial colliculum* bien diferenciado, y su *caudal colliculum* se encuentra curvado ventralmente.

La comparación de las pendientes de las regresiones;  $L_T$  vs  $S$  y  $L_T$  vs  $O$  se presentan en la Tabla V, 5. En ninguno casos se encontraron diferencias significativas entre especies, pero si entre la pendiente hipotética ( $\beta_h$ ) y las pendientes de cada una de las regresiones, para un  $\alpha=0.05$ , lo cual indica que el crecimiento de las variables es alométrico.

Tabla V, 5. Parámetros de alometría y comparación de las pendientes de los modelos de regresión  $L_T$  vs  $O$  y  $L_T$  vs  $S$ , entre *Mullus barbatus* y *M. surmuletus*. Donde:  $\beta_1$ = pendiente; f.d.= grados de libertad;  $t_b$ = t del parámetro  $\beta_h=2$ ,  $t_s$ = t entre especie, para un  $\alpha=0.05$ .

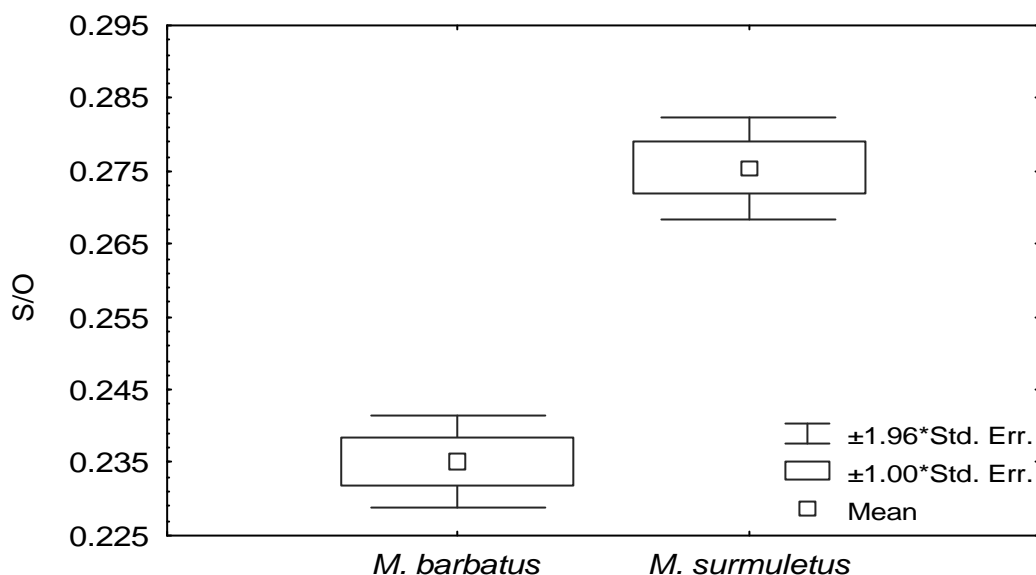
	Ambos otolitos							
	<i>Mullus barbatus</i>			<i>Mullus surmuletus</i>			BS	
	$\beta_1$	f.d.	$ t_b $	$\beta_1$	f.d.	$ t_b $	f.d.	$ t_s $
$L_T$ vs $O$	1.2312	72	25.1406	1.1147	89	32.9108	161	2.8605
$L_T$ vs $S$	1.1836	68	18.8545	1.2640	80	18.2630	148	1.3592

El análisis de covarianza de dos vías, muestra que existen diferencias significativas en la razón  $S/O$  entre especies, pero no entre lados, además no se observa efecto de interacción entre los efectos principales (Tabla V, 6). El valor de la media ajustada de la razón  $S/O$  fue mayor en *M. surmuletus*  $0.2754 \pm 0.0358$  que en *M. barbatus*  $0.2347 \pm 0.0209$  (Figura V, 10).

Tabla V, 6. Análisis de covarianza de dos vías. Ms efecto= tasa de varianza entre grupos; Ms error= error de la varianza.

Efecto	df efecto	MS efecto	df Error	MS Error	F	p-level
Especie	1	0.0376	139	0.0010	36.7119	0.0000
Lado	1	0.0016	139	0.0010	1.5641	0.2131
Especie x Lado	1	0.0000	139	0.0010	0.0824	0.7743

Figura V, 10. Diagrama de cajas de la razón S/O.



## V.5 Discusión.

### V.5.1 Características morfológicas de la *sagitta*

Como se observa en las curvas de crecimiento correspondientes a las dos especies, se puede describir de forma diferenciada el crecimiento de las distintas biometrías de la *sagitta*, utilizando la curva potencial  $Y = \beta_0 X^{\beta_1}$ .

No se encontraron diferencias significativas entre los parámetros de las curvas de crecimiento de cada lado (derecho e izquierdo) para el área de la *sagitta* (O) y el área del *surco acústico* (S) en ninguna de las dos especies (Tabla V, 2; Tabla V, 4). Estos resultados son consistentes con los reportados en peces teleósteos con simetría axial (Nolf, 1985; Secor y Dean, 1989; Lombarte, 1992; Arellano *et al.*, 1995; Reñones *et al.*, 1995), solo en las especies con fuerte asimetría como los Pleuronectiformes, se han reportado diferencias en las biometrías de los otolitos de cada lado (Nolf, 1985; Bori, 1986).

En el modelo global (ambos otolitos), el crecimiento del área total de la *sagitta* (O) como el área del *surco acústico* (S) con

relación a la longitud total ( $L_T$ ), tienen un carácter alométrico negativo (Tabla V, 2; Tabla V, 4), lo que implica, que en proporción ambas áreas van siendo menores con el crecimiento del pez. Este comportamiento al parecer es común entre los peces teleósteos (Wilson, 1985; Gauldie, 1988; Lombarte, 1992; Arellano *et al.*, 1995).

El valor de la pendiente de regresión, longitud total ( $L_T$ ) vs la razón S/O, no es significativamente distinto de cero en *Mullus barbatus*, es decir, existe un crecimiento proporcional entre el área total del otolito y el área total del *surco acústico* (Tabla V, 2; Tabla V, 4). La relación isométrica O vs S, indica que el área del surco acústico no se ve afectada por la disminución del tamaño relativo de la *sagitta* respecto al crecimiento del cuerpo. Resultados similares se han encontrado en *Hoplostethus atlanticus* Collet, *H. mediterraneus* Cuvier, *Trachurus declivis* (Jenyns) (Gauldie, 1988) y *Pomatoschistus lozanoi* (de Buen) (Arellano *et al.*, 1995). Sin embargo, en *M. surmuletus*, la pendiente de regresión entre  $L_T$  y la razón S/O fue significativamente distinta de cero ( $p > 0.05$ ), lo cual indica, que la razón S/O se incrementa con el tamaño del cuerpo. Estos cambios se han asociado a la reducción del campo visual como respuesta compensatoria en *Merluccius capensis* Castelnau, *Merluccius paradoxus* Franca (Lombarte, 1992) y *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Arellano *et al.*, 1995).

### V.5.2 Significado morfológico

En *Mullus barbatus*, tal y como ocurre en *P. lozanoi* (Arellano *et al.*, 1995), el crecimiento ventral de la *sagitta* se ve restringido por el tamaño del cráneo y los sacos endolinfáticos (Gauldie y Nelson, 1990). Aun cuando el tamaño del cráneo y de los sacos endolinfáticos no se midió, la longitud cefálica ( $L_C$ ) de *M. surmuletus* es mayor a la de *M. barbatus*, en especímenes de una misma  $L_T$  (ver Capítulo IV). Existen claras diferencias entre el tamaño y la forma de los otolitos en ambas especies del género *Mullus*. La *sagitta* de *M. barbatus* es más pequeña y abombada, en comparación, a la *sagitta* de *M. surmuletus* que es más alargada y comprimida medio-lateralmente.

Las diferencias en los patrones de las tallas de los otolitos podrían atribuirse a las diferencias en el crecimiento somático de

las dos especies. *Mullus barbatus* presenta otolitos menores y tasa de crecimiento mayores ( $k=0.380$ ), que *M. surmuletus* ( $k=0.268$ ) (Sánchez *et al.*, 1995). Una relación similar se observó en *Morone saxatilis* (Walbaum) (Secor y Dean, 1989), donde los grupos con tasas de crecimiento lento presentaban otolitos proporcionalmente mayores. Un efecto similar ha sido observado en otros sistemas sensoriales del género *Mullus*. Lombarte y Aguirre (1997), encontraron que la superficie del barbillón en *M. surmuletus* es mayor que en *M. barbatus* para tallas similares (ver ANEXO III).

La forma del otolito por si misma es especie-específica, presentando fuertes similitudes entre otolitos de un mismo pez e inclusive entre distintos individuos. Lo anterior implica un control del programa genético sobre la forma del otolito (Nolf, 1985; Gauldie, 1988).

Algunos autores postulan que las variaciones interespecíficas en la ultraestructura del oído interno podrían reflejar diferencias en el procesamiento de los estímulos auditivos. Para un mismo estímulo, la variación en los patrones de movimiento entre especies podrían estar asociados con su morfología, la topografía de los tejidos sensoriales (Platt y Popper, 1981; Popper y Coombs, 1982; Lombarte y Popper, 1994), y con las diferencias en los patrones de orientación de las células pilosas que "codifican" estos movimientos (Platt y Popper, 1981; Schuijf, 1981; Fay, 1984).

Aún cuando la flexibilidad conductual de los organismos causan frecuentes problemas en la correlación ecomorfológica, en el género *Mullus*, las diferencias en los valores de la tasa *S/O* podrían asociarse a las diferencias en sus hábitos alimenticios, nicho espacial y profundidad, como Lombarte (1992) y Arellano *et al.* (1995) argumentan, asumiendo que en taxa cercanas como el género, el otolito de las diferentes especies presenta el mismo diseño evolutivo básico y que sus variaciones son el producto de sus diferencias ecológicas.

En *Mullus* los valores de la tasa *S/O* son relativamente bajos en comparación con los pelágicos mayores (por ejemplo: *Thunnus albacares* (Bonnaterre) y *Thyrsites atun* (Euphrasen)) y los peces demersales (*Gadus morhua* L.), y mayores que los

peces bentónicos y de aguas someras (por ejemplo: *Genypterus blacodes* (Forster), *Kathetostoma giganteum* Haast, *Rhombosolea plebeia* (Richardson), *Parika scaber* (Forster), *Pomatoschistus minutus* y *P. lozanoi*). Los valores de la tasa S/O en el género *Mullus* son similar a la de *Chelidonichthys kuma* (Cuvier), especies bentónicas con movilidad natatoria y que presentan un sistema externo de papilas gustativas (TBs) bien desarrollado como *Mullus barbatus* y *M. surmuletus* (Tabla V, 7).

Tabla V, 7 Comparación entre los valores medios de M/O para *Mullus barbatus* ( $t_{Mb}$ ) y *M. surmuletus* ( $t_{Ms}$ ) obtenidos en la *sagitta* (S) y el *asteriscus* (A) por diversos autores: 1) Gaudie, 1988; 2) Lombarte, 1992; 3) Arellano *et al.*, 1995; 4) este trabajo. \* La razón M/O fue calculada a partir del área del *sulcus*. NS no se encontraron diferencias significativas para  $\alpha=0.05$ .

A	Especie	M/O	SD	n	$t_{Mb}$	$t_{Ms}$	
1	<i>Thunnus albacares</i> (Bonnaterre, 1788)	S	0.540		2	-14.545	-7.391
	<i>Thyrsites atun</i> (Euphrasen, 1791)	S	0.426		1	-9.114	-4.207
	<i>Gadus morhua</i> Linnaeus, 1758	* S	0.362		3	-6.065	-2.419
	<i>Arripis trutta</i> (Forster, 1801)	S	0.233		1	0.081	1.184 NS
	<i>Cheilodactylus macropterus</i> (Forster, 1801)	S	0.229		1	0.272	1.296 NS
	<i>Pseudophycis bachus</i> (Forster, 1801)	S	0.222		1	0.605	1.492 NS
	<i>Chelidonichthys kumu</i> (Cuvier, 1829)	S	0.216		1	0.891	1.659 NS
	<i>Hoplostethus mediterraneus</i> Cuvier, 1829	S	0.202		10	1.558	2.050
	<i>Trachurus declivis</i> (Jenyns, 1841)	S	0.202		18	1.558	2.050
	<i>Hoplostethus atlanticus</i> Collett, 1889	S	0.195		26	1.891	2.246
	<i>Tautoga onitis</i> (Linnaeus, 1758)	* S	0.195		3	1.891	2.246
	<i>Perca fluviatilis</i> Linnaeus, 1758	* S	0.175		4	2.844	2.804
	<i>Seriolella brama</i> (Gunther, 1860)	S	0.173		1	2.939	2.860
	<i>Genypterus blacodes</i> (Forster, 1801)	S	0.171		1	3.035	2.916
	<i>Kathetostoma giganteum</i> Haast, 1873	S	0.149		1	4.083	3.531
	<i>Rhombosolea plebeia</i> (Richardson, 1843)	S	0.129		3	5.036	4.089
	<i>Parika scaber</i> (Forster, 1801)	A	1.112		3	-41.796	-23.369
	<i>Rhombosolea plebeia</i> (Richardson, 1843)	A	0.446		3	-10.067	-4.765
2	<i>Merluccius capensis</i> Castelnau, 1861	* S	0.281	0.024	239	-16.383	-1.398 NS
	<i>Merluccius paradoxus</i> Franca, 1960	* S	0.312	0.028	225	-25.679	-8.846
3	<i>Pomatoschistus minutus</i> (Pallas, 1770)	* S	0.084	0.016	224	58.135	49.790
	<i>Pomatoschistus lozanoi</i> (de Buen, 1923)	* S	0.092	0.015	224	55.624	47.934
4	<i>Mullus barbatus</i> Linnaeus, 1758	S	0.234	0.020	79	0.000	9.286
	<i>Mullus surmuletus</i> Linnaeus, 1758	S	0.275	0.035	94	-9.286	0.000 NS

Adicionalmente, Rogers y Cox (1988) encontraron que los peces son más sensibles a los sonidos a medida que los ambientes son más ruidosos, como los arrecifes. Estos resultados concuerdan con lo encontrado en este trabajo, *Mullus surmuletus*, está asociado a arrecifes rocosos y presenta valores mayores de

la tasa S/O ( $0.2743 \pm 0.0372$ ) que *M. barbatus* ( $0.2407 \pm 0.0288$ ) que habita fondos fangosos.

Ambas especies de *Mullus* se alimentan de presas bentónicas con poca movilidad, crípticos y/o enterrados en el substrato, por lo que su detección visual es muy difícil. Es posible que ambas especies detecten a sus presas mediante el sonido y se guíen siguiendo la dirección de esta fuente, utilizando finalmente sus barbillones (químico y mecanosensores) en la localización precisa de sus presas (Gosline, 1984; ANEXO III).

Si bien, el oído interno del género *Mullus* no se puede considerar anatómicamente especializado, la interacción de los estímulos detectados con los barbillones sensoriales y el oído interno podrían compensar la falta de especialización anatómica del oído y aumentar la capacidad de búsqueda y detección del alimento.

## V.6 Bibliografía.

- Arellano, R. V., Hamerlynck, O., Vinex, M., Mees, J., Hostens, K. y Gijssels, W. 1995. Changes in the Ratio of the *Sulcus acusticus* Area to the *Sagitta* area of *Pomatoschistus miniutus* and *P. lozanoi* (Pisces, Gobiidae). *Marine Biology* 122:355-360.
- Bori, C. 1986. Análisis Morfométrico Comparado del Otolito (*sagitta*) de *Solea vulgaris* y *S. senegalensis* (Teleostei: Soleidae) del Delta del Ebro. *Investigación Pesquera*. 50:247-264.
- Campana, S. E. y Neilson, D. J. 1985. Microstructure of Fish Otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42:1014-1032.
- Echeverría, T. W. 1987. Relationship of Otolith Length to Total Length in Rockfishes from Northern and Central California. *Fishery Bulletin* 85:383-387.
- Fay, R. 1984. The Goldfish Ear Codes the Axis of Acoustic Particle Motion in Three Dimensions. *Science* 225: 951-954.

- Fowler, A. J. 1989. Description, Interpretation and use of the Microstructure of Otoliths from Juvenile Butterflyfishes (Family Chaetodontidae) *Marine Biology* 102: 167-181.
- Gauldie, R. W. 1988. Function, Form and Time-Keeping Properties of Fish Otoliths. *Comparative Biochemistry and Physiology* 91A: 395-402.
- Gauldie, R. W. y Nelson, D. G. A. 1990. Otolith Growth in Fishes. *Comparative Biochemistry and Physiology* 97:119-135.
- Janssen, J. 1990. Localization of Substrate Vibrations by the Mottled Sculpin (*Cottus bairdi*). *Copeia* 2: 349-355.
- Jenkins, D. B. 1981. The Utricle in *Ictalurus punctatus*. In. Hearing and Sound Communication in Fishes. Tovalga, W.N., Popper, A.N. y Fay, R.R. (ed.). New York: Springer Verlag. 73-78.
- Lombarte, A. 1992. Changes in Otolith Area: Sensory Area Ratio with Body Size and Depth. *Environmental Biology of Fishes* 33:405-410.
- Lombarte, A. y Popper, A. N. 1994. Quantitative Analyses of Postembryonic Hair Cell Addition in the Otolithic Endorgans of the Inner Ear of the European Hake, *Merluccius merluccius* (Gadiformes, Teleostei). *The Journal of Comparative Neurology* 345; 419-428.
- Lombarte, A. y Aguirre, H. 1997. Quantitative Differences in the Chemoreceptor System in the Barbels of two Species of Mullidae (*Mullus surmuletus* and *M. barbatus*) with different Bottom Habitats. *Marine Ecology Progress Series* 150: 57-64.
- Lowenstein, O. 1971. The Labyrinth. En: Hoar, W.S. y Randall, D.J. (ed.). *Fish Physiology*, Vol. 5. Academic Press, New York, 207-240.
- Morales-Nin, B. 1987. The Influence of Environmental Factors on Microstructure of Otoliths of Three Demersal Fish Species Caught off Namibia. *South African Journal of Marine Science* 5:255-262.

- Nishimura, A. y Yamada, J. 1984. Age and Growth of Larval and Juvenile Walleye Pollock, *Theragra chalcogramma* (Pallas), as Determined by Otolith Daily Growth Increments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 82: 191-205.
- Nolf, D. 1985. Otolithi Piscium. X Handbook of Paleoichthyology. Schultze, L y Kuhn, O. (ed) Stuttgart: Gustav Fischer Verlag. 1-26.
- Pitcher, C.R. 1988. Validation of a Technique for Reconstructing Daily Patterns in the Recruitment of Coral Reef Damselfish. *Coral Reefs* 7:105-111.
- Platt, C. y Popper, A. N. 1981. Fine Structure and Function of the Ear. In. *Hearing and Sound Communication in Fishes*. Tovalga, W.N., Popper, A.N. y Fay, R.R. (ed.). New York: Springer Verlag. 3-38.
- Popper, A. N. 1976. Ultrastructure of Auditory Regions in the Inner Ear of the Lake Whitefish. *Science* 192:1020-1023.
- Popper, A. N. 1977. A Scanning Electron Microscopy Study of Sacculus and Lagena in the Ears of Fifteen Species of Teleost Fishes. *Journal of Morphology* 153: 397-417.
- Popper, A. N. y Coombs, S. 1982. The Morphology and Evolution of the Ear in Actinopterygian Fishes. *American Zoologist* 22:311-328.
- Reñones, O., Massuti, E. y Morales-Nin, B. 1995. Life History of the Red Mullet *Mullus surmuletus* from the Bottom-Trawl Fishery off the Island of Majorca (north-west Mediterranean) *Marine Biology* 123: 411-419.
- Rogers, P. H. y Cox, M. 1988. Underwater Sound as a Biological Stimulus. In. *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Atema, J., Fay, R. R., Popper, A. N. y Tovalga, W. N. (ed.). New York: Springer Verlag. 131-149.
- Sand, O. 1974. Directional Sensitivity of Microphonic Potentials from the Perch Ear. *Journal of Experimental Biology* 60:881-899.



- Sand, O. 1981. The Lateral Line and Sound Reception. In. Hearing and Sound Communication in Fishes. Tovalga, W. N., Popper, A. N. y Fay, R. R. (ed.). New York: Springer Verlag. 481-505.
- Sánchez, P., Alvarez, F., de Ranieri S., Sartor, P. 1995. Evaluation and Analysis of the Interaction of Fishing Gears in the Demersal Fisheries of Western Mediterranean. Final Report. EC Research Programme Studies in the Fishing Sector. MED92/009. (Mimeo).
- Schuijf, A. 1981. Models of Acoustic Localization. In. Hearing and Sound Communication in Fishes. Tovalga, W.N., A.N. Popper y R.R.Fay. (ed.). New York: Springer Verlag. 267-310.
- Schwarzahns, W. 1980. Die tertiäre Teleosteer-Fauna Neuseelands, rekonstruiert anhand von otolither. Berliner Geowissenschaftliche Abhandlungen 26: 1-211.
- Secor, D. H. y Dean, J. M. 1989. Somatic Growth on the Otolith-Fish Size Relationship in Young Pond-Reared Striped Bass, *Morone saxatilis*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46: 113-121.
- Sokal, R. R. y Rohlf, J. F. 1981. Biometría. Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica. H.Blume Ed. España. 832 p.
- Strelioff, D. y Honrubia, V. 1978. Neural Transduction in *Xenopus laevis* Lateral Line System. Journal of Neurophysiology 41:432-444.
- Strelioff, D. y Sokolich, W. G. 1981. Stimulation of Lateral-Line Sensory Cells. In. Hearing and Sound Communication in Fishes. Tovalga, W.N., A.N. Popper y R.R.Fay. (ed.). New York: Springer Verlag. 481-505.
- Wilson, R. R. 1985. Depth-related Changes in *Sagitta* Morphology in Six Macrourid Fishes of the Pacific and Atlantic Oceans. COPEIA 4: 1011-1017.