

TRAZOS

- TRABAJOS ZOOLÓGICOS -

DEPARTAMENTO DE ZOOLOGIA Y BIOLOGIA MARINA
FAC. DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD DE PALMA DE MALLORCA

N^o 3

DICIEMBRE 1985

LA DIVERSIFICACIÓN DE LOS SPARIDAE (PISCES) BASADA EN LAS FÓRMULAS DENTARIAS (*)

L. Gállego (**) y G. Mitjans

RESUMEN: Se propone un modelo de diversificación de las especies de la familia Sparidae basado en las fórmulas dentarias y se propone, además, un método para determinar éstas. El modelo aceptado se refuerza con los datos del índice LS/LTD (Longitud Standard / Longitud Tubo Digestivo) y del ángulo de potencia, definido por primera vez en este trabajo.

Palabras clave: Filogenia; Dientes; Sparidae.

*. Trabajo presentado en las I Jornadas de Ictiología Ibérica, León

**.. Depto. Zool. y Biol. Mar., Facultad de Ciencias, Palma de Mallorca

Edita: Departamento de Zoología y Biología Marina, Facultad de Ciencias
Universidad de las Islas Baleares, 07071 - Palma de Mallorca (España)

ISSN:0213-098X

UNIVERSITAT DE LES ILLES BALEARS



5102860268

ABSTRACT: A model of species diversification of the Sparidae family based on the dental formula and a method for its determination are proposed. The model is reinforced with the data of the LS/LTD index (Standard length/Digestive Tube Length) and of the strength angle of the jaw. This angle is considered for the first time.

Key words: Phylogeny; Teeth; Sparidae.

1. INTRODUCCION

La forma corporal de los animales, su modo de locomoción, el habitat que ocupan, etc, proporcionan datos que permiten no sólo establecer y diferenciar especies, sino además, conocer la diversificación de éstas a partir de un modelo primitivo, que puede conservarse o no en la actualidad. Ahora bien, si se acepta que la alimentación y el modo de conseguirla están directamente relacionados con todos los caracteres citados, la consecuencia lógica será que los datos proporcionados por la anatomía de las piezas bucales permitirán también establecer y diferenciar especies y en última instancia,

conocer la diversificación de éstas. Los mamíferos son un buen ejemplo de todo lo dicho y el gran conocimiento de su dentición ha permitido proponer más de una secuencia filogenética. En algún fósil del que sólo se conocen dientes aislados, se han llegado a reconstruir piezas mandibulares y en otros, hasta su anatomía completa, según el principio de correlación. Es cierto que son modelos hipotéticos, pues no se conocen los restos completos del animal al que pertenecieron, pero muchos son aceptados como válidos mientras que no haya otros mejores que los sustituyan.

Los peces, considerados

acrodontos, polifiodontos y homodontos, no se han estudiado tanto los dientes y las piezas bucales como en los mamíferos. Esos tres términos pueden ser válidos como generalización, pero dada la gran cantidad de especies que hay en la actualidad cabe pensar si se pueden aplicar con tanta amplitud. Por todo lo dicho, creemos que un mejor conocimiento de las piezas bucales de los peces proporcionará datos interesantes en los que poderse basar para conocer la diversificación de un grupo.

Ese es, precisamente, el objeto de este trabajo. El grupo elegido ha sido la familia Sparidae por ser claramente heterodonta, como los mamíferos y además, por la relativa abundancia de especies en la Fauna Ibérica.

Entre los trabajos relacionados con los Sparidae de los que podemos obtener información de interés referida a las piezas que nos ocupan, citaremos a: LOZANO (1952); ARIAS (1970 y 1980) y LLORIS et al. (1977). En relación con la anatomía funcional, los de SCHAEFFER y ROSEN (1961) y ALEXANDER (1969 y

1970). Por último, referido a los dientes y filogenia de Sparidae, el de PAZ (1975) dedicado exclusivamente al género Diplodus.

2. MATERIAL Y METODOS

Se han estudiado en total 139 ejemplares pertenecientes a 9 géneros y 17 especies. Todos ellos procedentes de Barbate y Zahara de los Atunes, en la provincia de Cádiz (Cuadro 1).

Cuadro 1

Boops boops	(Bb)	10
Dentex canariensis	(Dc)	3
Dentex gibbosus	(Dg)	10
Dentex maroccanus	(Dm)	3
Diplodus sargus	(Ds)	10
Diplodus vulgaris	(Dv)	12
Lithognathus mormyrus	(Lm)	10
Oblada melanura	(Om)	10
Pagellus acarne	(Pa)	10
Pagellus bogaraveo	(Pb)	3
Pagellus coupei	(Pc)	3
Pagellus erythrinus	(Pe)	10
Sarpa salpa	(Ss)	10
Sparus aurata	(Sa)	7
Sparus caeruleostictus	(Sc)	8
Sparus pagrus	(Sp)	10
Spondyliosoma cantharus	(Sca)	10

Cuadro 1. Especies, abreviaturas y número de ejemplares examinados.

En todos los ejemplares se realizaron las siguientes anotaciones:

1.- Se analizó el contenido del tubo digestivo y se calculó el índice LS/LTD: Longitud standard / Longitud del tubo digestivo.

2.- Angulo de potencia, α

3.- Fórmula dentaria.

1. El índice LS/LTD no plantea ningún problema en ejemplares frescos. Se hizo mediante disección y medida de los parámetros correspon-

dientes en los ejemplares indicados en el cuadro 1.

2. El ángulo de potencia, α , corresponde a la posición relativa del premaxilar y maxilar cuando la boca está cerrada (Fig. 1). Para medirlo hemos elegido unos puntos de referencia que pueden ser localizados fácilmente por cualquier observador y son los siguientes:

a. articulación maxilar - premaxilar

b. punto anterior del premaxilar a nivel de la in-

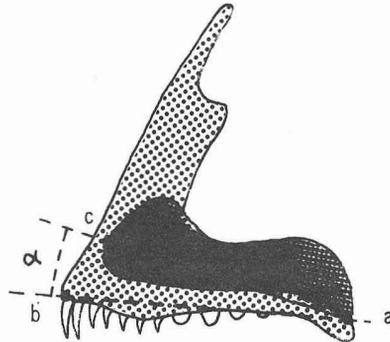


Figura 1. Determinación del ángulo de potencia bucal y de los puntos a, b y c que lo definen

serción dentaria

c. punto más anterior del maxilar.

3. La fórmula dentaria asignada a cada especie supone un intento de cuantificar la relativa constancia en número y disposición de las piezas dentarias. Está inspirada en las utilizadas en mamíferos, si bien en este caso resulta más complejo y laborioso. En los Sparidae hay cuatro tipos de dientes: carda (C); incisivos (I); caninos (Ca) y molares (M). Sin embargo en ninguna de las especies estudiadas se presentan incisivos y caninos simultáneamente, de modo que sólo coinciden tres tipos de dientes, como máximo.

Los dispuestos en carda, molares y caninos son difíciles de contar porque existe una gradación continua de tamaños y formas entre la carda y los caninos y la carda y los molares. Los incisivos se presentan en número fijo y constante y las diferencias que pueden presentar la mitad derecha e izquierda, en cuanto al número, se deben al estadio en que se encuentran los dientes o a que se haya

efectuado alguna sustitución hace poco.

Debido a estas dificultades no hemos centrado nuestro interés en contar los dientes de cada tipo y para determinar las fórmulas dentarias nos hemos fijado en dos características: a) el grado de especialización que presenta cada tipo dentario y b) la superficie relativa que ocupa cada tipo dentario sobre el hueso correspondiente.

Estos dos aspectos no son fáciles de cuantificar ya que no tienen por qué estar relacionados directamente. En efecto, un tipo dentario muy especializado puede presentarse en escaso número y ocupar una superficie pequeña mientras que un tipo dentario poco especializado puede necesitar mayor número de dientes y ocupar una superficie mucho mayor. Hemos resuelto este problema indicando al lado de la inicial de cada tipo dentario, a modo de exponente, un 1 ó un 2 que representan poca o mucha especialización, o superficie ocupada respectivamente. Esto quiere decir que pueden compensarse los dos aspectos. Unos dientes muy especiali-

zados, bien desarrollados, aunque en escaso número pueden tener un dos en el exponente de igual modo que unos dientes pequeños poco especializados pero ocupando una superficie mayor. Esta situación se presenta en Diplodus vulgaris (Fig. 7) y la fórmula que se le ha asignado es: $C^2 I^2 M^2$. Algo semejante ocurre en Pagellus coupei (Fig. 12) pero con los caninos en vez de los incisivos y su fórmula es: $Ca^2 M^2$.

En las figuras 2 a 18 representamos la dentición de las especies estudiadas y la fórmula que se les ha asignado. En cada una se presentan tres dibujos, tomados sobre fotografías, que corresponden al premaxilar en vistas interna y externa y al dentario visto dorsalmente. Las distintas especies están ordenadas alfabéticamente.

Así pues, en una especie que posea tres tipos dentarios igualmente representados, la suma de los exponentes será seis. Por esta razón, cuando una especie posea un sólo tipo de dientes le asignaremos el exponente máximo, es decir el seis. A

medida que vayan apareciendo otros tipos dentarios, sus exponentes irán aumentando a medida que disminuye el del tipo primitivo.

En la práctica, para asignar las fórmulas concretas, se ha procedido de la siguiente manera. Ante una mandíbula concreta se comienza poniendo un 1 ó un 2 en el exponente de los tipos dentarios menos aparentes mientras que al más representado se le asigna el número necesario hasta completar la suma de seis. Así pues, en cada fórmula se debe entender el exponente de cada tipo dentario comparado con los demás tipos existentes en esa mandíbula y no con los de otras especies. Si comparamos por ejemplo, L. mormyrus, $C^1 Ca^1 M^4$ (Fig. 8), con D. vulgaris, $C^2 I^2 M^2$ (Fig. 7), el primero posee un 4 como exponente para los molares mientras que el segundo tiene un 2. Sin embargo, comparados entre sí no parece que el primero tenga más molares ni estén más desarrollados.

Como ya se ha visto, el criterio seguido para asignar las fórmulas es subjetivo, por las razones aludidas. Por

esta razón creemos que el sistema es mejorable y confiamos en lograrlo en trabajos posteriores, nuestros o de cualquier investigador interesado.

3. RESULTADOS

En el cuadro 2 se exponen los resultados obtenidos. En la columna N se indica el nú-

mero de ejemplares utilizados para conocer la relación LS/LTD. En las especies en las que no se indica es que no se pudo calcular por no disponer de ejemplares frescos, en condiciones de analizar y medir el digestivo, sin embargo son válidos los parámetros referidos al ángulo α , así como la fórmula dentaria.

Cuadro 2

Especie		N	LS/LTD	α	Fórmula
Boops boops	(Bb)	10	0,69	11,4	$C^1 I^5$
Dentex canariensis	(Dc)	3	--	11	$C^1 Ca^5$
Dentex gibbosus	(Dg)	10	1,53	10,5	$C^1 Ca^5$
Dentex maroccanus	(Dm)	3	--	15	$C^2 Ca^4$
Diplodus sargus	(Ds)	10	0,87	21,9	$C^1 I^2 M^3$
Diplodus vulgaris	(Dv)	12	0,99	19,3	$C^2 I^2 M^2$
Lithognathus mormyrus	(Lm)	10	1,32	15,2	$C^1 Ca^1 M^4$
Oblada melanura	(Om)	10	1,08	8,5	$C^3 I^3$
Pagellus acarne	(Pa)	10	1,21	8	$C^3 Ca^1 M^2$
Pagellus bogaraveo	(Pb)	3	--	7,7	$C^4 Ca^1 M^1$
Pagellus coupei	(Pc)	3	--	10,8	$C^2 Ca^2 M^2$
Pagellus erythrinus	(Pe)	10	1,34	12,5	$C^2 Ca^1 M^3$
Sarpa salpa	(Ss)	10	0,26	15,1	I^6
Sparus aurata	(Sa)	7	1,45	20,2	$Ca^3 M^3$
Sparus caeruleostictus	(Sc)	8	1,13	16	$Ca^4 M^2$
Sparus pagrus	(Sp)	10	1,23	12,5	$C^1 Ca^3 M^2$
Spondylisoma cantharus	(Sca)	10	1,2	8,9	$C^4 I^1 M^1$

Cuadro 2. Relación de especies, abreviaturas, número de ejemplares, índice LS/LTD, ángulo α y fórmula dentaria.

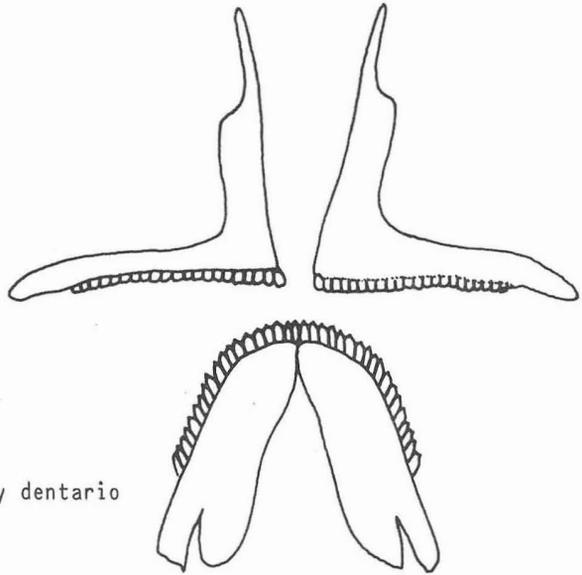


Figura 2. Premaxilar y dentario
de Boops boops.

FORMULA: C¹ I⁵

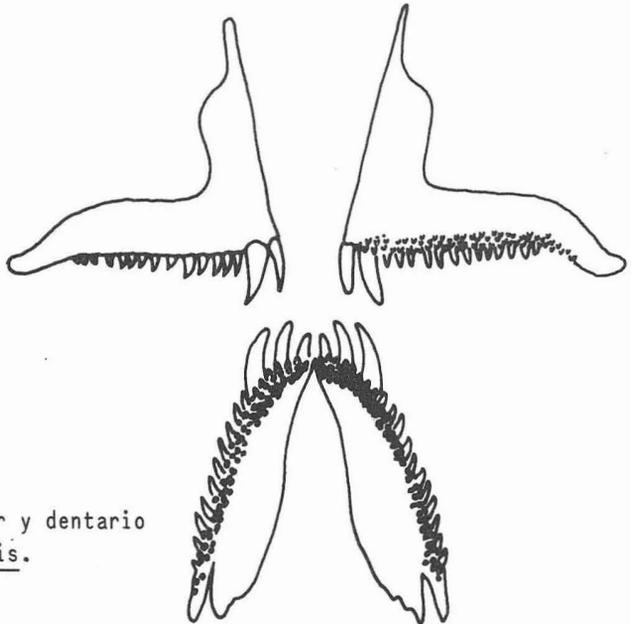


Figura 3. Premaxilar y dentario
de Dentex canariensis.

FORMULA: C¹ Ca⁵

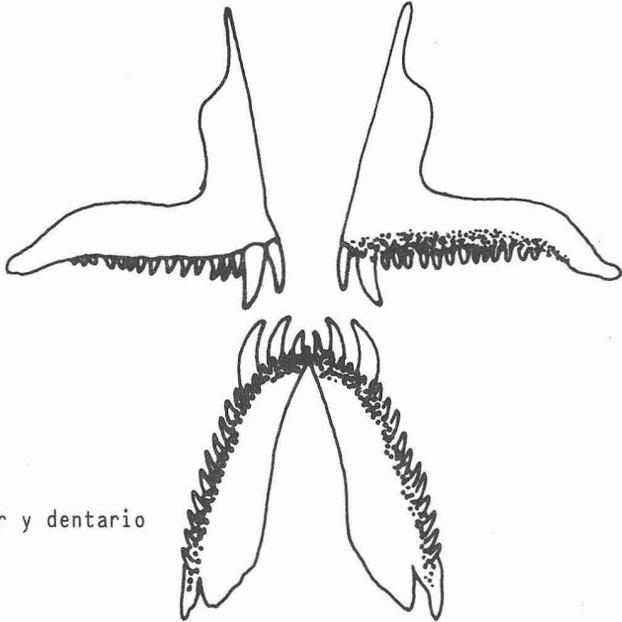


Figura 4. Premaxilar y dentario de Dentex gibbosus.

FORMULA: $C^1 Ca^5$

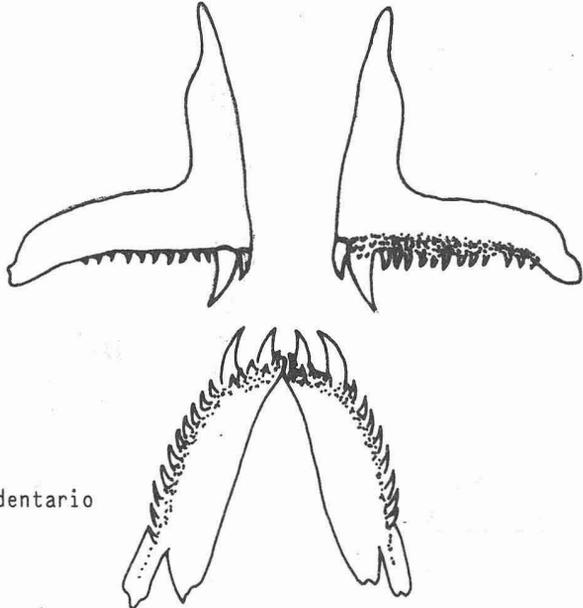


Figura 5. Premaxilar y dentario de Dentex maroccanus.

FORMULA: $C^2 Ca^4$

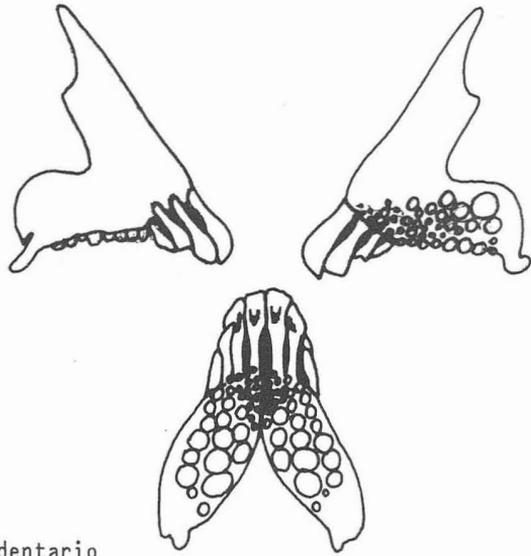


Figura 6. Premaxilar y dentario de Diplodus sargus.

FORMULA: C¹ I² M³

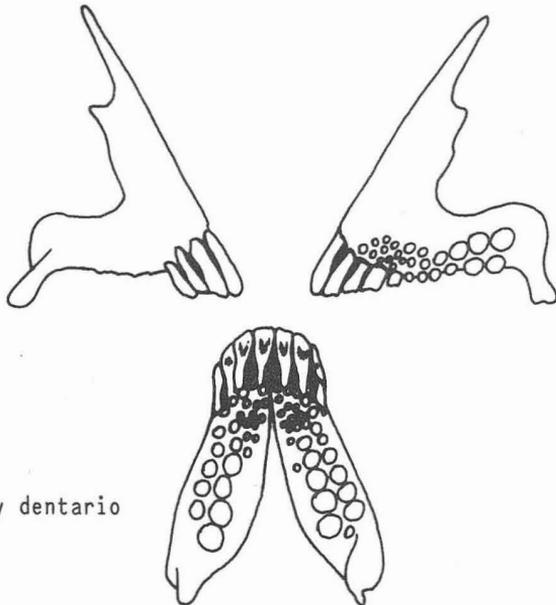


Figura 7. Premaxilar y dentario de Diplodus vulgaris.

FORMULA: C² I² M²

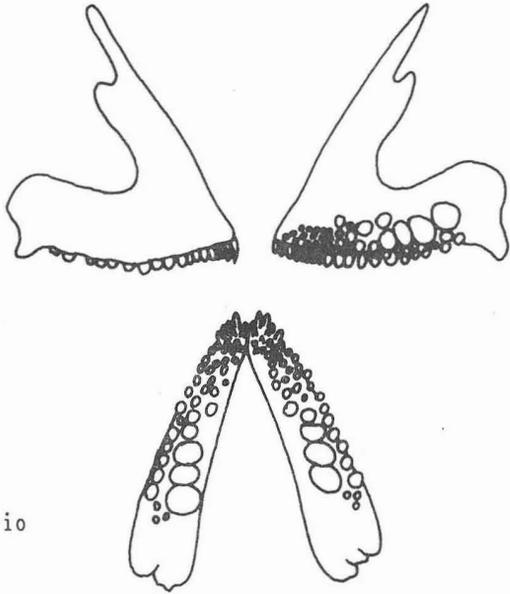


Figura 8. Premaxilar y dentario de Lithognathus mormyrus.

FORMULA: $C^1 Ca^1 M^4$

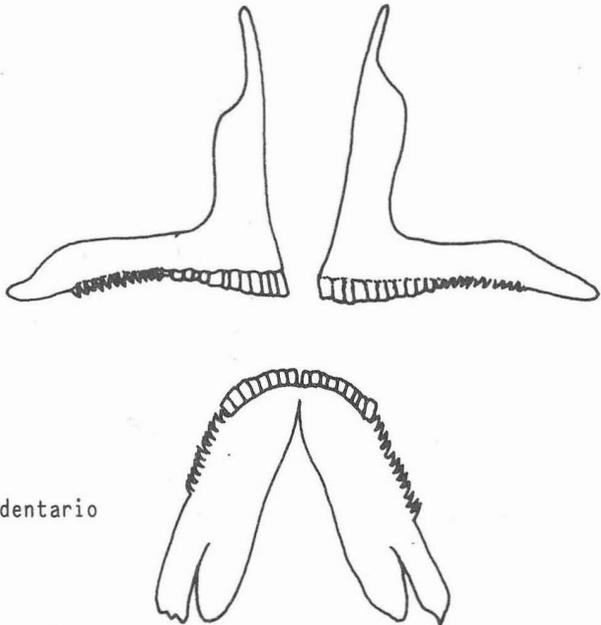


Figura 9. Premaxilar y dentario de Oblada melanura.

FORMULA: $C^3 I^3$

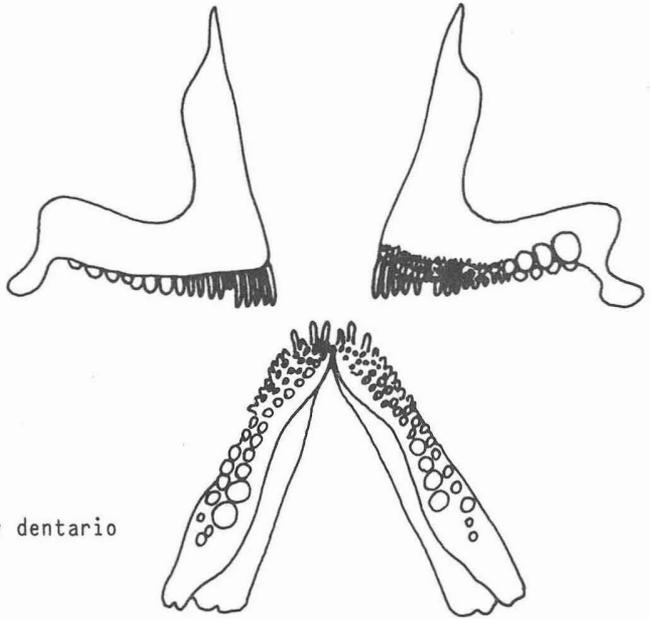


Figura 10. Premaxilar y dentario de Pagellus acarne.

FORMULA: C³ Ca¹ M²

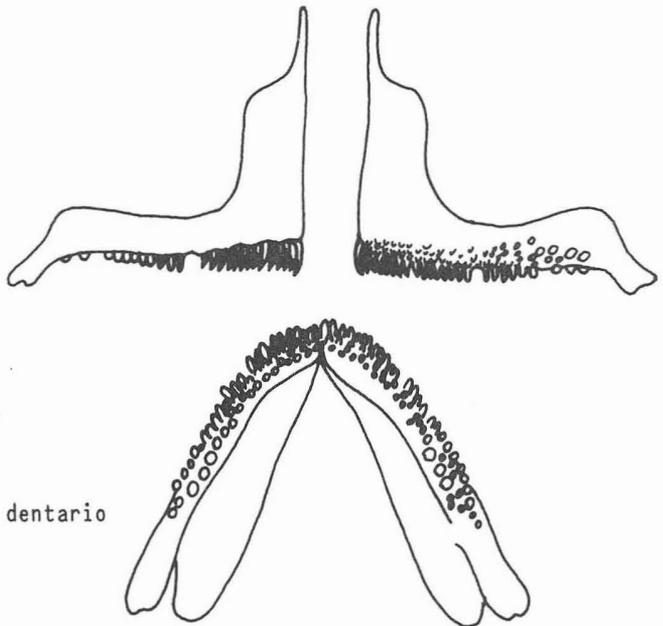


Figura 11. Premaxilar y dentario de Pagellus bogaraveo.

FORMULA: C⁴ Ca¹ M¹

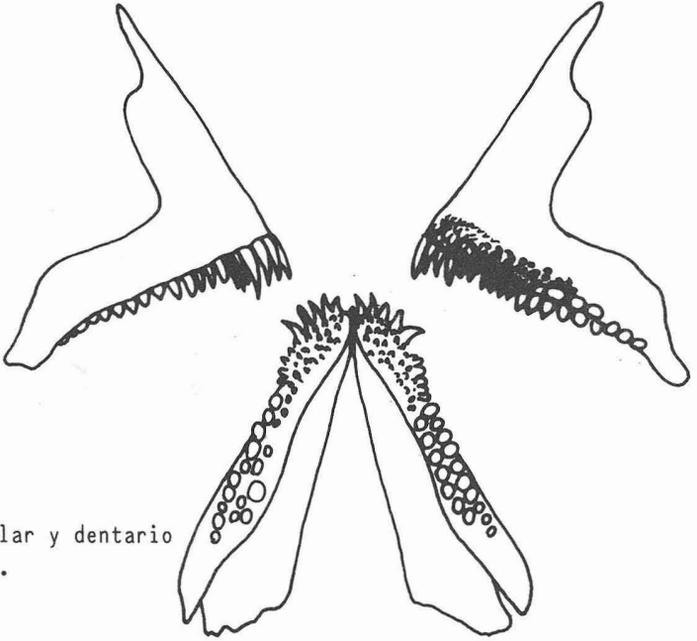


Figura 12. Premaxilar y dentario de Pagellus coupei.

FORMULA: C² Ca² M²

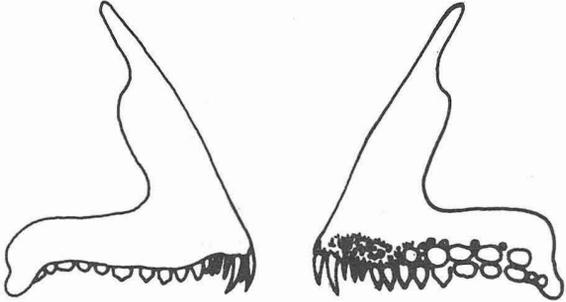
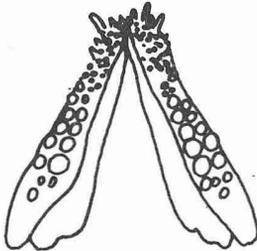


Figura 13. Premaxilar y dentario de Pagellus erythrinus.

FORMULA: C² Ca¹ M³



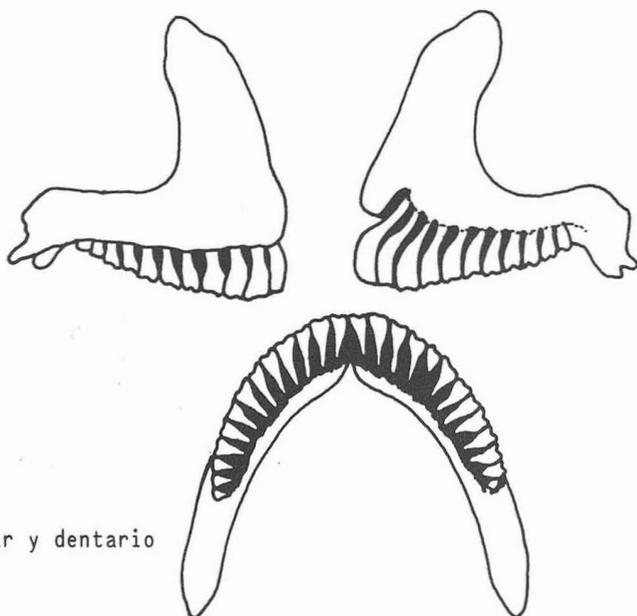


Figura 14. Premaxilar y dentario de Sarpa salpa.

FORMULA: I⁶

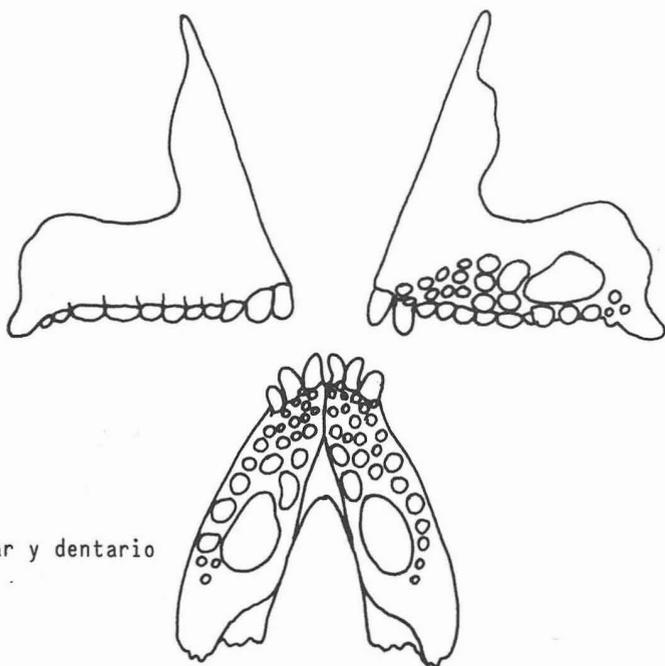


Figura 15. Premaxilar y dentario de Sparus aurata.

FORMULA: Ca³ M³

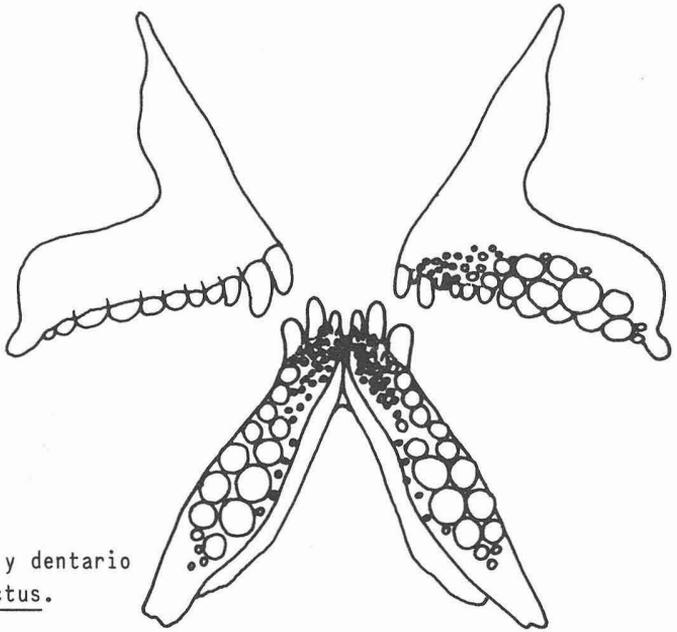


Figura 16. Premaxilar y dentario de Sparus caeruleostictus.

FORMULA: Ca⁴ M²

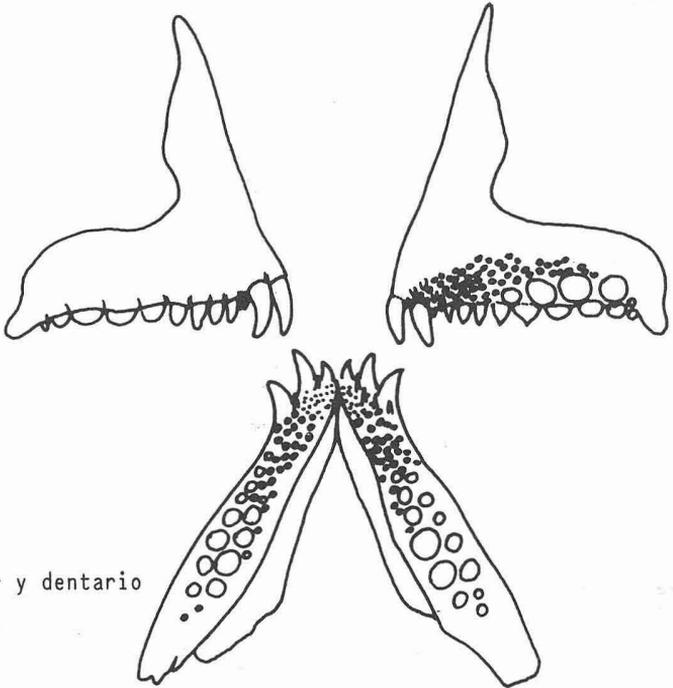


Figura 17. Premaxilar y dentario de Sparus pagrus.

FORMULA: C¹ Ca³ M²

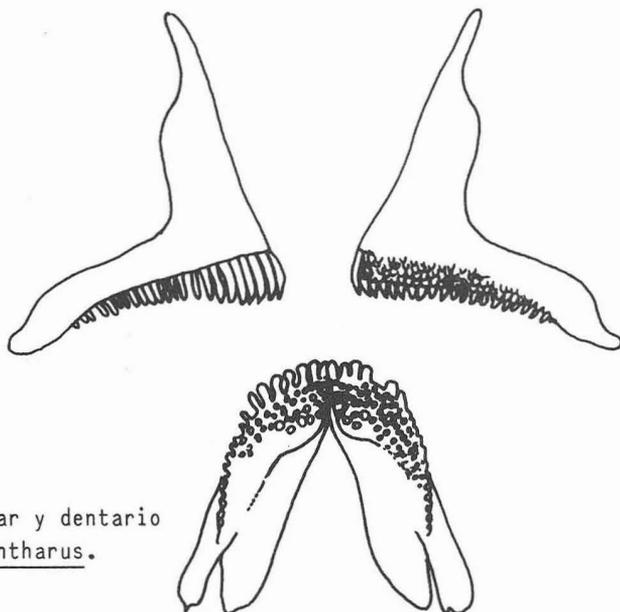


Figura 18. Premaxilar y dentario de Spondyliosoma cantharus.

FORMULA: $C^4 I^1 M^1$

4. DISCUSION

Ordenaremos la discusión siguiendo por separado los tres aspectos considerados en el apartado métodos: 1). Fórmulas dentarias; 2). Índice LS/LTD y 3). Angulo de potencia.

1). Fórmulas dentarias. En los osteictios, la aparición de los dientes cumple las normas de VORSTMAN, citadas por BERTIN (1958) que se pueden resumir así:

a. En una serie transversal de dientes, los exter-

nos aparecen antes que los internos

b. En una serie longitudinal de dientes, los anteriores son más primitivos que los posteriores.

Estas dos normas ayudan a comprender la causa por la que los caninos e incisivos no se presentan juntos en ninguna especie. Ambos tipos dentarios se sitúan en la parte anterior de la mandíbula, es decir en el mismo lugar, y suponen especializaciones a diferentes tipos de alimentación. Por esta

razón no pueden coexistir y han debido de aparecer en líneas evolutivas diferentes.

Los molares se sitúan siempre detrás de los incisivos o caninos, tanto en las series longitudinales como en las transversales. Por esta razón y de acuerdo con las normas citadas, su aparición debe ser posterior, ontogénica y filogenéticamente, pudiendo coexistir con cualquiera de los otros dos tipos dentarios citados.

Los dientes en carda son mucho menos especializados que los de cualquier otro tipo. Son comunes en muchas especies de peces pertenecientes a distintas familias y parece que no hay duda de que de ellos derivan todos los demás. En las mandíbulas que hemos estudiado, son frecuentes los dientes con aspecto intermedio entre carda y molares o carda y caninos que ilustran de diferentes modos esa transición (Figs. 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 13, 17 y 18).

Por esta razón consideraremos a la fórmula C^6 como la más primitiva y corresponde a aquella especie que

sólo presente este tipo de dientes. En la figura 19 la situamos al principio, en el estadio 1 y a partir de ella debieron surgir las diferentes especies a medida que fueron especializándose los dientes. En dicha figura representamos un cuadro teórico con las diferentes tendencias evolutivas que, en nuestra opinión, han debido de ocurrir en el seno de la familia Sparidae.

A partir de la más primitiva, C^6 , debieron de surgir las dos especies señaladas en el estadio 2 según las tendencias ya señaladas: a) $C^5 I^1$ por especialización de los dientes anteriores como incisivos y b) $C^5 Ca^1$ por especialización de los dientes anteriores como caninos. En el estadio 3 pudieron agudizarse las tendencias señaladas y aparecer las $C^4 I^2$ y $C^4 Ca^2$ respectivamente, o bien comenzar ya la diferenciación de molares con fórmulas como $C^4 I^1 M^1$ y $C^4 Ca^1 M^1$ respectivamente. Estas últimas suponen una tendencia hacia una heterodontia más acusada, que hace pensar en un régimen alimentario omnívoro. $C^4 I^2$ y $C^4 Ca^2$ suponen la sustitución de la carda

por incisivos o caninos exclusivamente por lo que implican regímenes alimentarios herbívoros y carnívoros respectivamente. En el estadio 4 aparecen ya seis fórmulas distintas a base de disminuir la presencia de la carda y aumentar los incisivos, molares o caninos de modo gradual. La aparición de fórmulas nuevas en los estadios siguientes se comprende fácilmente siguiendo las variaciones graduales de los exponentes de cada tipo dentario (Fig. 19).

Las flechas que se aprecian en esa figura indican los pasos que han sido posibles y cuando faltan entre dos estadios consecutivos es porque no se considera probable que se diera ese paso. No consideramos probables y carecen de flecha, aquellos que implican aumento de incisivos o caninos a partir de una fórmula que tenga los molares más desarrollados, es decir, con un exponente superior. La razón parece obvia, si los molares están más representados quiere decir que la especie correspondiente representa un estadio dentro de una secuencia dirigida hacia la molarización progre-

siva. Si hemos considerado que los molares aparecen más tarde ontogenética y filogenéticamente que los incisivos o caninos, una vez dentro de una secuencia no parece lógico que se reactive de nuevo el desarrollo de tipos dentarios primitivos.

A partir de la fórmula dentaria de cada especie (Cuadro 2), para conocer la diversificación de éstas, bastará con sustituir en el cuadro teórico anterior las fórmulas por las especies correspondientes (Fig. 20). Los signos de interrogación (?) están en aquellos lugares donde no tenemos ninguna especie que representar.

2). Índice LS/LTD. Los valores de este índice, en nuestra opinión, refuerzan el cuadro de diversificación anterior. En la figura 21 hemos representado el valor del índice LS/LTD de cada una de las especies estudiadas en el lugar que le habíamos asignado a cada una de ellas según la fórmula dentaria. Se aprecia como los valores más altos corresponden a la línea inferior, con caninos más especializados y con las especies del género Dentex como

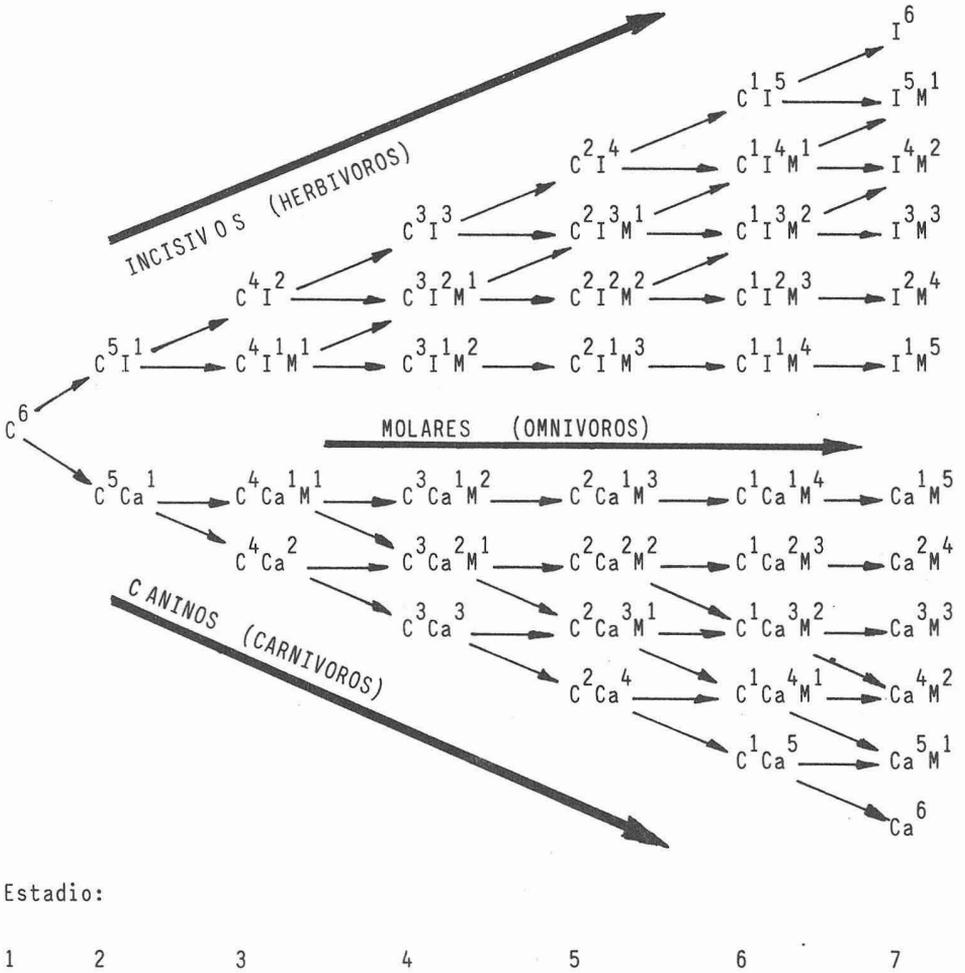
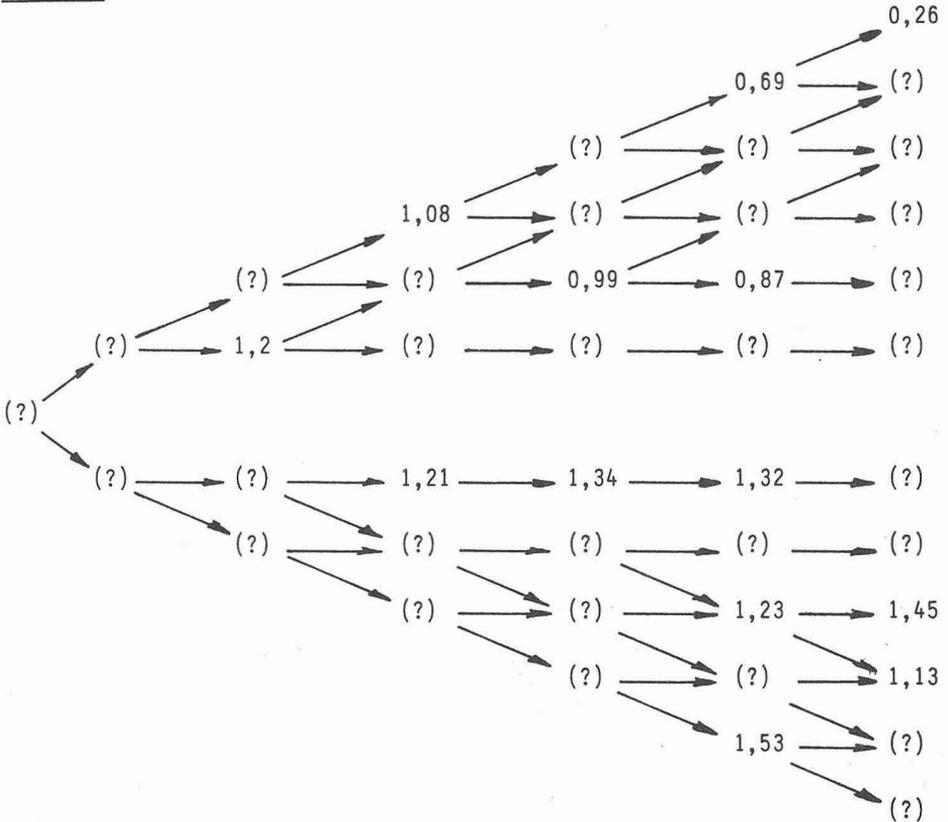


Figura 19. Representación del modelo de diversificación atendiendo a las variaciones graduales de los exponentes.

LS / LTD



Estadio:

1	2	3	4	5	6	7
---	---	---	---	---	---	---

Figura 21. Los números corresponden a los valores del índice LS/LTD de las especies estudiadas, situados en el lugar asignado a éstas en la figura 20.

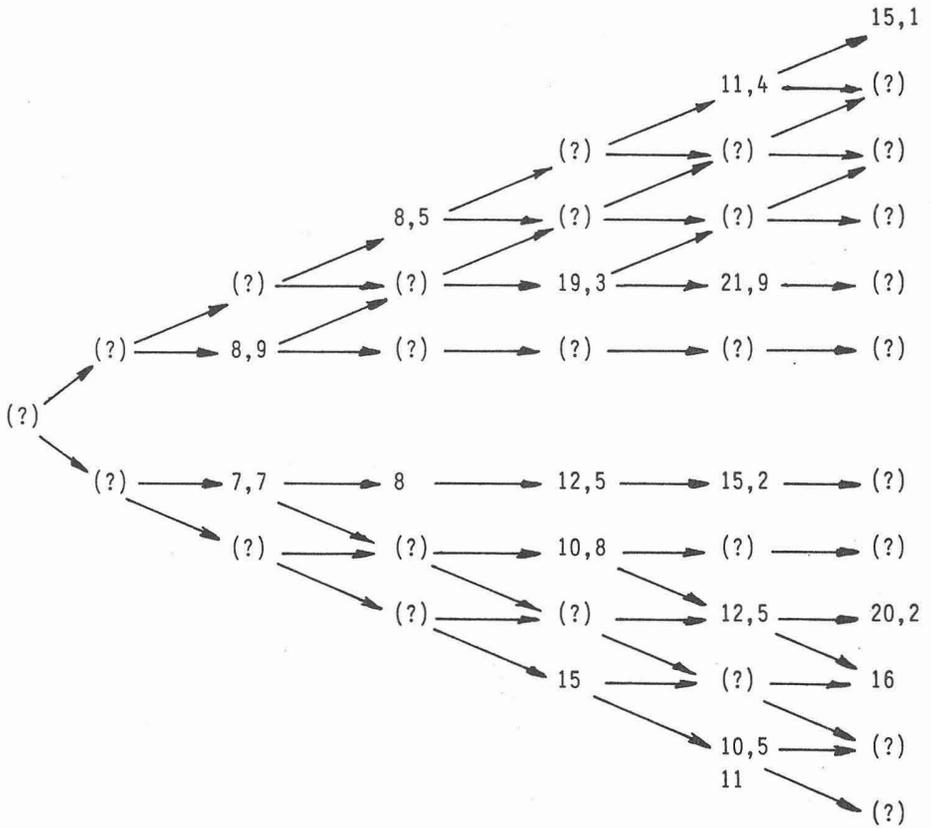
más características. Por el contrario la línea superior termina con Sarpa, con el índice más pequeño y en cada una de las secuencias que pueden seguirse hay un cambio gradual de ese índice disminuyendo o aumentando según se situen en la mitad superior o inferior de la figura. Solamente falla en la secuencia de Sparus caeruleostictus con un índice igual a 1,13 inferior al 1,23 de Sparus pagrus de la que podría derivar y en Lithognathus mormyrus, con 1,32, inferior al 1,34 de Pagellus erythrinus, de quien parece derivar. Son, pues, dos casos de 13 estudiados.

Por otra parte, la ordenación de las secuencias de acuerdo con este índice, coincide con el hecho admitido de que en los animales herbívoros ese índice es menor que en los carnívoros. En los omnívoros presenta valores intermedios entre los dos. Las observaciones que hemos realizado del contenido intestinal confirman que Sarpa salpa es herbívoro por excelencia, Dentex es claramente carnívoro y las demás especies omnívoras, tanto más especializadas cuanto más cerca de las secuencias ex-

tremas se sitúan.

3). El ángulo de potencia, como ya se ha indicado, se refiere al ángulo formado entre el premaxilar y el maxilar cuando la boca está cerrada. En las especies con molares, este ángulo es mayor que en las que carecen de ellos. Esto es debido a varias razones directamente relacionadas. En primer lugar, estos dientes deben de ser potentes para romper las conchas de bivalvos que traigan enteras, lo que supone una notable superficie de inserción. Si tenemos en cuenta, además, que son sustituidos por otros que se van formando debajo de ellos, esto implica un considerable volumen de las piezas en las que se implantan, los premaxilares. Todo esto hace que el premaxilar correspondiente sea muy voluminoso y el maxilar, acoplado a él, forme un ángulo tanto mayor cuando más grueso sea el premaxilar o más molarizada esté la especie correspondiente. Por eso le hemos llamado ángulo de potencia. En las especies sin molares ocurre lo contrario, tanto si tienen incisivos como caninos. En la figura 22 hemos sustituido las fórmulas

ANGULO DE POTENCIA BUCAL α



Estadio:

- 1 2 3 4 5 6 7

Figura 22. Los números corresponden al valor del ángulo de potencia bucal, expresado en grados, de las especies estudiadas. Se hallan situados en el lugar asignado a éstas en la figura 20.

dentarias por los valores de ese ángulo. Se aprecia que en las líneas centrales, donde es más acusada la molarización, esos valores son mayores que en cualquiera de las líneas de los extremos y que dentro de cada secuencia se mantienen las tendencias a aumentar o disminuir ese ángulo de modo gradual y progresivo. Sólomente se aprecia una excepción en el caso de Dentex maroccanus con un valor de 15° frente a los 10,5° y 11° de D. gibbosus y D. canariensis respectivamente.

Por último, creemos de interés un breve comentario respecto a los tipos de dientes y el régimen alimentario. Es bastante corriente asociar los incisivos a un régimen herbívoro, según esto en el género Diplodus estarán las especies herbívoras por excelencia y esto último es totalmente incorrecto. En todos los ejemplares examinados de este género aparecen grandes cantidades de arena junto con bivalvos, erizos y poliquetos de los que viven enterrados en la arena. También se encuentran restos vegetales, briozoos y mejillones. Los incisivos, excesivamente desarrollados, los

utilizan como pala con la que remueven la arena que aspiran junto con sus presas, o bien raspan y rompen las rocas para comer la fauna sésil fijada sobre ellas. Se puede hablar de un tipo claramente omnívoro, casi carnívoro. La situación de Sarpa salpa con gran número de incisivos, dispuestos en una sola fila, de tamaño y forma semejantes y sin carda ni molares es muy diferente. Esta especie presenta algas exclusivamente en todos los ejemplares, es un herbívoro auténtico. El género Sparus, muy semejante a Diplodus pero con caninos en vez de incisivos, es más carnívoro que éste. Elige sus presas entre los animales bentónicos protegidos con caparazones resistentes, que se mueven libremente. Cuando tienen arena es en pequeña cantidad por lo que no la aspira como el anterior ni raspa las superficies rocosas. Por último, las especies del género Dentex están especializadas en capturar presas sin caparazones de movimientos libres y rápidos. En este sentido son las más carnívoras. Resulta evidente que el término carnívoro no es el más apropiado cuando se habla de peces y el término depre-

dador, usado a veces como sinónimo, no resuelve nada en nuestro caso. Lo que parece claro es que cada uno de los géneros estudiados, en función de los dientes que presenta, captura su alimento en biotopos diferentes y el considerarlos carnívoros o no puede resultar difícil de distinguir en algunas ocasiones.

5. CONCLUSIONES

En la familia Sparidae consideramos a los dientes en carda como los más primitivos e indiferenciados. De ellos derivan los caninos e incisivos que aparecieron en líneas evolutivas diferentes. Por lo tanto son excluyentes entre sí y no coexisten ambos tipos en el mismo individuo.

La especialización extrema hasta poseer incisivos exclusivamente, da lugar a formas estrictamente herbívoras de las que Sarpa salpa es la más evolucionada de las que hemos estudiado.

La especialización en la línea de los caninos, llevada hasta el extremo, da lugar a formas exclusivamente "carnívoras", de las que el género

Dentex es el más evolucionado de los estudiados.

Los molares son los últimos en diferenciarse y su presencia en las mandíbulas es compatible con los incisivos y los caninos. Las especies que poseen molares son las más heterodontas y, en consecuencia, las más "omnívoras". En conjunto poseen un régimen alimentario más variado en cuanto al tipo de presas capturadas pero muy especializado en cuanto a los biotopos visitados y el modo de captura.

Se propone un método para determinar la fórmula dentaria de los Sparidae y para conocer el denominado "ángulo de potencia" que forman el premaxilar y el maxilar.

Se propone un modelo de diversificación de las especies de la familia Sparidae que está representado en las figuras 19 y 20. En él se muestran las tendencias que, a nuestro entender, han seguido las distintas secuencias filogenéticas. Se basa en los datos proporcionados por las fórmulas dentarias que hemos intentado cuantificar, el índice LS/LTD y el

ángulo de potencia bucal que también hemos definido y valorado por primera vez.

6. BIBLIOGRAFIA

- Alexander, R. McN., 1969. Mechanics of the feeding action of a cyprinid fish, J. Zool. Lond., 159: 1-15
- Alexander, R. McN. 1970. Mechanics of the feeding of various teleost fishes. J. Zool. Lond., 162: 145-156
- Arias, E., J. M^a Camps y C. Martinez, 1970. Método de electroforesis para la identificación de especies de peces y su aplicación a la diferenciación de Diplodus vulgaris, D. sargus y D. annularis. Inv. Pesq., 34(2):203-213
- Arias, E y E. Morales, 1980. Estudio electroforético comparativo de las proteínas del sarcoplasma de Sarpa salpa y Boops boops. Inv. Pesq. 44(1):35-43
- Bertin, L. 1958. Denticules cutanes et dentes (en P.P. Grassé, Traité de Zoologie, XIII (2), Masson.
- Lozano Rey, L., 1952. Peces fisoclistos. Mem. R. Acad. Cienc., Madrid, 378 p.
- Lloris, D., Allué, C., Rucabado, J., y Bas, C., 1977. Datos informativos 3. Inst. Inv. Pesq.
- Paz, R. M. de la, 1975. Systématique et phylogenèse des Sparidae du genre Diplodus Raf., (Pisces, Teleostei), Travaux et Documents de L'O.R.S.T.O.M., 96 pgs.
- Schaeffer, B. y Rosen, D. E., 1961. Major adaptative levels in the evolution of actinopterygian feeding mechanism, Am. Zoologist., 1:187-204.
- Vorstman, (En Bertin, L. 1958)

