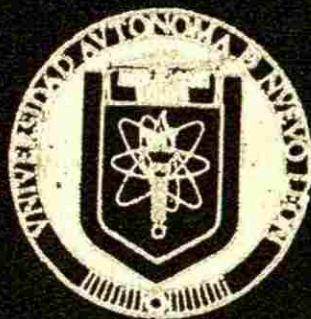


UNIVERSIDAD AUTONOMA DE NUEVO LEON

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



OSTEOLOGIA CRANIAL DEL SUBGENERO *Catemaco*
GENERO *Bramocharax* (TELEOSTEI: CHARACIDAE):
RELACIONES FILOGENÉTICAS Y BIOGEOGRAFÍA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CON ESPECIALIDAD

EN
ZOOLOGÍA

MARTHA ELENA VALDEZ MORENO

MONTERREY, N. L., MEXICO

FEBRERO 2005

TD

Z5 320

FCB

2005

. V35



1020150543



UANL

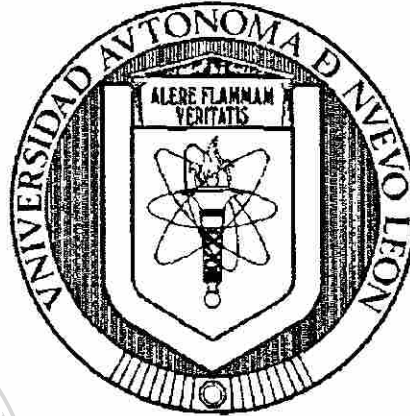
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



**OSTEOLOGIA CRANEAL DEL SUBGÉNERO *Catemaco*
GÉNERO *Bramocharax* (TELEOSTEI: CHARACIDAE):
RELACIONES FILOGENÉTICAS Y BIOGEOGRAFÍA.**

T E S I S

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

DOCTOR EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

CON ESPECIALIDAD

EN

ZOOLOGÍA

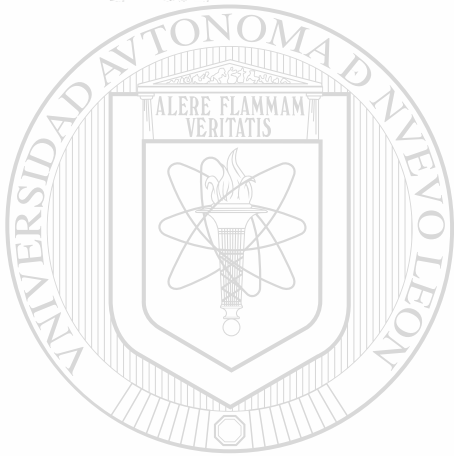
MARTHA ELENA VALDEZ MORENO

MONTERREY, N.L., MÉXICO

FEBRERO 2005

99178

TD
Z5320
FCB
2005
•V35

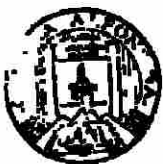


UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

®

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



**FONDO
TESIS**

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

OSTEOLOGIA CRANEAL DEL SUBGENERO *Catemaco*
GENERO *Bramocharax* (TELEOSTEI: CHARACIDAE): RELACIONES
FILOGENÉTICAS Y BIOGEOGRAFÍA.

TESIS

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTOR EN CIENCIAS

CON ESPECIALIDAD
EN

ZOOLOGÍA

MARTHA ELENA VALDEZ MORENO


APROBADA:

COMISION DE TESIS

DIRECTOR


Dr. Salvador Contreras Balderas

SECRETARIO


Dr. Juan Antonio García Salas

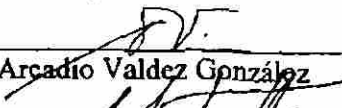
VOCAL


Dra. María de Lourdes Lozano Vilano.

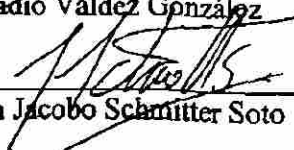
VOCAL


Dr. Armando Jesús Contreras Balderas

VOCAL


Dr. Arcadio Valdez González

VOCAL


Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto

MONTERREY, N.L., MÉXICO

ENERO 2005

Este trabajo esta dedicado a mis tres amores Manuel, Iurhitsi y Alexei.

**A mis padres Martha y Prisciliano y mis hermanos Daniel, Raúl,
Mildred y Lourdes.**



A mi maestro Salvador Contreras Balderas.

UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



AGRADECIMIENTOS

Llevar a cabo un trabajo de esta naturaleza implica además del esfuerzo realizado por el autor, la invaluable ayuda y colaboración de muchas personas.

En especial quiero agradecer al Dr. Salvador Contreras Balderas por todas sus enseñanzas, apoyo y dirección en el desarrollo de este trabajo, pero principalmente por su amistad. Mil gracias Doc.

A Manuel Elías Gutiérrez por todos tus consejos y todo tu apoyo.

A mis asesores, los doctores Jacobo Schmitter, Lourdes Lozano, Armando Contreras, Juan Antonio García y Arcadio Valdez, que con sus valiosos comentarios y discusiones me ayudaron a mejorar este trabajo.

A Pablo Granados, Carolina Rosales, Migdalia García, Christian Barrientos por la gran ayuda que me brindaron para realizar los trámites y poder recolectar en su hermoso país, Guatemala.

A mis amigos y compañeros de colecta Roberto Herrera, José Pool, Gaspar Roman, César Quintal y el apoyo fotográfico de Humberto Bahena.

A Ecosur que me brindó el equipo, materiales y el espacio necesario para el desarrollo de esta investigación.

A Conacyt, por su apoyo con la beca con número de registro 138485.

Al Consejo Nacional de Areas Protegidas (Conap) y CECON por extender los permisos para poder coleccionar en Guatemala.

A los Doctores Weitzman, Menezes, Wilkens, Bussing, Lourdes Lozano, Rocío Rodiles por haberme prestado el material ictiológico para poder realizar esta tesis.

Rafael Estrada Anaya por ayudarme a entintar algunos de los esquemas y que junto con José Pool Canul me ayudaron en la digitalización de las imágenes.

A Doña Alicia y su esposo y a la gente del Poblado de Chisec, Guatemala por todas sus atenciones.

A mis colegas y amigos que me brindaron todos su apoyo y comprensión Eduardo, Minerva, Lourdes, Alberto, Gaby, Jorge, Eloy, Hans, Esperanza, Rogelio y Rebeca.

A mi familia norteña Verónica, Salvador, Beto, Martha, Lourdes, Luis, Gloria, Arturo, Ma. Elena y Tere.

Al personal del posgrado de la Universidad Autónoma de Nuevo León, en especial la Dra. Julia Verde, la Dra. María Luisa, Carmelita y Ricardo.

Al comité doctoral, en especial el Dr. Roberto Mendoza, por sus valiosos consejos y apoyo.

A las autoridades aduanales de Guatemala, Belice y México por agilizar los trámites para el traslado del material colectado en Guatemala.

A todos los que me faltaron pero de alguna forma me ayudaron

A todos ellos el profundo y sincero agradecimiento de la autora.

CONTENIDO

LISTA DE CUADROS Y LÁMINAS	3
LISTA DE ABREVIATURAS.....	5
RESUMEN	6
ABSTRACT	7
INTRODUCCIÓN.....	8
ANTECEDENTES	9
OBJETIVOS GENERALES.....	12
OBJETIVOS PARTICULARES.....	13
MATERIAL Y MÉTODOS.....	13
RESULTADOS.....	16
OSTEOLOGIA DEL CRÁNEO	16
<i>Etmoides medio</i>	16
<i>Etmoides lateral</i>	17
<i>Vómer</i>	18
<i>Hueso nasal</i>	19
<i>Anterorbital</i>	19
<i>Infraorbital 1 (= lacrimal o preorbital)</i>	20
<i>Infraorbital 2 (= suborbital o yugal)</i>	21
<i>Infraorbital 3 (= suborbital)</i>	21
<i>Infraorbital 4 (= suborbital o postorbital)</i>	22
<i>Infraorbital 5 (= suborbital o postorbital)</i>	23
<i>Infraorbital 6 (= dermoesfenótico)</i>	24
<i>Supraorbital</i>	24
<i>Orbitoesfenoides</i>	24
<i>Pteroesfenoides (= pleuroesfenoides o alisfenoides)</i>	25
<i>Rinoesfenoides</i>	26
<i>Frontal</i>	27
<i>Esfenótico (= autoesfenótico)</i>	28
<i>Pterótico</i>	29
<i>Proótico</i>	30
<i>Epioccipital (= epiótico)</i>	31
<i>Opistótico</i>	32
<i>Parietal</i>	33
<i>Supraoccipital</i>	33
<i>Exoccipital</i>	34
<i>Otolitos</i>	35
<i>Paraesfenoides</i>	35
<i>Basioccipital</i>	36
<i>Premaxilar</i>	37
<i>Maxila</i>	38
<i>Dentario</i>	40
<i>Anguloarticular</i>	43
<i>Retroarticular</i>	43

<i>Cartilago coromeckeliano</i>	44
<i>Opérculo</i>	44
<i>Subopérculo</i>	45
<i>Interopérculo</i>	45
<i>Preopérculo</i>	46
<i>Hiomandibular</i>	46
<i>Cuadrado</i>	47
<i>Simpléctico</i>	47
<i>Metapterigoides</i>	48
<i>Mesopterigoides</i>	49
<i>Ectopterigoides</i>	49
<i>Palatinos</i>	50
<i>Interhial</i>	51
<i>Ceratohial posterior</i>	51
<i>Ceratohial anterior</i>	52
<i>Hipohial dorsal</i>	53
<i>Hipohial ventral</i>	53
<i>Urohial</i>	53
<i>Basihial</i>	54
<i>Basibranchiales</i>	55
<i>Hipobranchial</i>	55
<i>Ceratobranchiales</i>	56
<i>Epibranchial</i>	57
<i>Suspensores faríngeos</i>	58
<i>Branquiespinas</i>	59
DISCUSIÓN PARTE OSTEOLÓGICA	60
RESULTADOS DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO	66
DISCUSIÓN ANÁLISIS FILOGENÉTICO	74
CONSIDERACIONES BIOGEOGRÁFICAS	76
CONCLUSIONES	78
<hr/>	
LITERATURA CITADA	80

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

LISTA DE CUADROS Y LÁMINAS

Cuadro 1. Cuadro comparativo entre las principales características distintivas entre <i>Bramocharax bransfordi</i> , <i>B. dorioni</i> , <i>B. baileyi</i> , <i>B. caballeroi</i> y <i>Astyanax</i> spp.	85
Cuadro 2. Muestra las especies consideradas para este trabajo, la institución donadora y número de ejemplares estudiados.	86
Cuadro 3. Matriz de datos con la distribución de los estados de carácter	88
Cuadro 4. Codificación de caracteres	90
Cuadro 5. Resultados del análisis filogenético: lista de cambios o de series de transformación observados en los estados de carácter así como la lista de apomorfías.....	95
Lamina I. Cráneo de <i>Astyanax mexicanus</i> con el nombre de cada elemento óseo.....	103
Lámina IIa. Vista lateral del cráneo de <i>Charax gibbosus</i> , <i>Roeboides guatemalensis</i> , <i>Acestrorhynchus falcirostris</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>Oligosarcus hepsetus</i> , <i>Bramocharax bransfordi</i> , <i>B. dorioni</i> , <i>B. baileyi</i> y <i>B. caballeroi</i>	104
Lámina IIb. Vista lateral del cráneo de <i>Bramocharax</i> sp., <i>Brycon meeki</i> , <i>B. guatemalensis</i> , <i>Bryconamericus terrabensis</i> , <i>Knodus</i> sp., <i>Astyanax mexicanus</i> , <i>A. bimaculatus</i> , <i>Hyphessobrycon compressus</i> y <i>Deuterodon iguape</i>	105
Lámina IIIa. Vista dorsal del cráneo de <i>Charax gibbosus</i> , <i>Roeboides guatemalensis</i> , <i>Acestrorhynchus falcirostris</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>Oligosarcus hepsetus</i> , <i>Bramocharax bransfordi</i> , <i>B. dorioni</i> , <i>B. baileyi</i> y <i>B. caballeroi</i>	106
Lámina IIIb. Vista dorsal del cráneo de <i>Bramocharax</i> sp., <i>Brycon meeki</i> , <i>B. guatemalensis</i> , <i>Bryconamericus terrabensis</i> , <i>Knodus</i> sp., <i>Astyanax mexicanus</i> , <i>A. bimaculatus</i> , <i>Hyphessobrycon compressus</i> y <i>Deuterodon iguape</i>	107
Lámina IVa. Vista ventral del cráneo de <i>Charax gibbosus</i> , <i>Roeboides guatemalensis</i> , <i>Acestrorhynchus falcirostris</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>Oligosarcus hepsetus</i> , <i>Bramocharax bransfordi</i> , <i>B. dorioni</i> , <i>B. baileyi</i> y <i>B. caballeroi</i>	108
Lámina IVb. Vista ventral del cráneo de <i>Bramocharax</i> sp., <i>Brycon meeki</i> , <i>B. guatemalensis</i> , <i>Bryconamericus terrabensis</i> , <i>Knodus</i> sp., <i>Astyanax mexicanus</i> , <i>A. bimaculatus</i> , <i>Hyphessobrycon compressus</i> y <i>Deuterodon iguape</i>	109
Lámina Va. Vista lateral de la parte dorsal del cráneo de <i>Charax gibbosus</i> , <i>Roeboides guatemalensis</i> , <i>Acestrorhynchus falcirostris</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>Oligosarcus hepsetus</i> , <i>Bramocharax bransfordi</i> , <i>B. dorioni</i> , <i>B. baileyi</i> , <i>B. caballeroi</i> y <i>Bramocharax</i> sp.....	110
Lámina Vb. Vista lateral de la parte dorsal del cráneo de <i>Brycon meeki</i> , <i>B. guatemalensis</i> , <i>Bryconamericus terrabensis</i> , <i>Knodus</i> sp., <i>Astyanax mexicanus</i> , <i>A. bimaculatus</i> , <i>Hyphessobrycon compressus</i> y <i>Deuterodon iguape</i>	111
Lámina VIa. Vista lateral de las estructuras mandibulares de <i>Charax gibbosus</i> , <i>Roeboides guatemalensis</i> , <i>Acestrorhynchus falcirostris</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>Oligosarcus hepsetus</i> y <i>Bramocharax bransfordi</i>	112

Lámina VIb. Vista lateral de las estructuras mandibulares de <i>B. dorioni</i> , <i>B. baileyi</i> , <i>B. caballeroi</i> , <i>Bramocharax</i> sp., <i>B. guatemalensis</i> y <i>Bryconamericus terrabensis</i>	113
Lámina Vc. Vista lateral de las estructuras mandibulares de <i>Knodus</i> sp., <i>Astyanax mexicanus</i> , <i>A. bimaculatus</i> , <i>Hyphessobrycon compressus</i> y <i>Deuterodon iguape</i>	114
Lámina VIIa. Vista lateral se la serie opercular, arco palatino y el arco mandibular de <i>Charax gibbosus</i> , <i>Roeboides guatemalensis</i> , <i>Acestrorhynchus falcistrostris</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>Oligosarcus hepsetus</i> , <i>Bramocharax bransfordi</i> , <i>B. dorioni</i> y <i>B. baileyi</i>	115
Lámina VIIb. Vista lateral se la serie opercular, arco palatino y el arco mandibular de <i>B. caballeroi</i> , <i>Bramocharax</i> sp., <i>Brycon meeki</i> , <i>B. guatemalensis</i> , <i>Bryconamericus terrabensis</i> , <i>B. guatemalensis</i> , <i>Bryconamericus terrabensis</i> , <i>Knodus</i> sp. y <i>Astyanax mexicanus</i>	116
Lámina VIIc. Vista lateral se la serie opercular, arco palatino y el arco mandibular de <i>A. bimaculatus</i> , <i>Hyphessobrycon compressus</i> y <i>Deuterodon iguape</i>	117
Lámina VIIIa. Vista dorsal del arco branquial y vista lateral del arco hioideo de <i>Charax gibbosus</i> , <i>Roeboides guatemalensis</i> , <i>Acestrorhynchus falcistrostris</i> , <i>A. lacustris</i> , <i>Oligosarcus hepsetus</i> y <i>Bramocharax bransfordi</i>	118
Lámina VIIIb. Vista dorsal del arco branquial y vista lateral del arco hioideo de <i>B. dorioni</i> , <i>B. baileyi</i> , <i>B. caballeroi</i> , <i>Bramocharax</i> sp., <i>Brycon meeki</i> y <i>B. guatemalensis</i>	119
Lámina VIIIc. Vista dorsal del arco branquial y vista lateral del arco hioideo <i>Bryconamericus terrabensis</i> , <i>Knodus</i> sp., <i>Astyanax mexicanus</i> , <i>A. bimaculatus</i> , <i>Hyphessobrycon compressus</i> y <i>Deuterodon iguape</i>	120
Lámina IX. Hipótesis zoogeográfica del origen y dispersión de <i>Bramocharax</i>	121

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

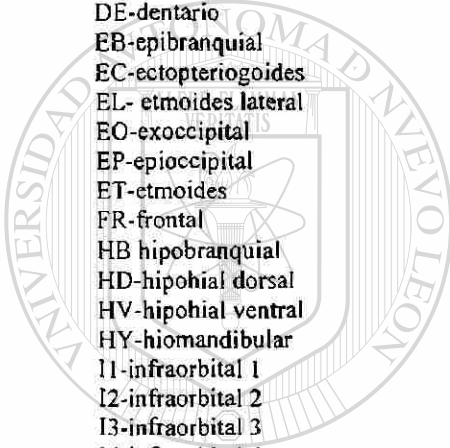
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



LISTA DE ABREVIATURAS

AA-anguloarticular
AC- ceratohial anterior
AR-retroarticular
AT-antorbital
BB1-basibranquial 1
BB2-basibranquial 2
BB3-basibranquial 3
BB4-basibranquial 4
BH-basihial; BO-basioccipital
BR1- radio branquiostego 1
BR2- radio branquiostego 2
BR3- radio branquiostego 3
BR4- radio branquiostego 4
CT-ceratobranquial
DE-dentario
EB-epibranquial
EC-ectopteriogoides
EL- etmoides lateral
EO-exoccipital
EP-epioccipital
ET-etmoides
FR-frontal
HB hipobranquial
HD-hipohial dorsal
HV-hipohial ventral
HY-hiomandibular
I1-infraorbital 1
I2-infraorbital 2
I3-infraorbital 3
I4-infraorbital 4
I5-infraorbital 5
I6-infraorbital 6
IN interhial
IO-interopérculo
MA-maxilar
MES-mesopteriogoides
MET-metapteriogoides
MK-cartilago coromeckeliano
NA-nasal
OI-opistótico
OP-opérculo
OR-orbitosfenoides
PA-parietal
PC-pterótico
PH1- placa faríngea superior
PH2-placa faríngea inferior
PL-palatinos
PM-premaxila
PO-preopérculo
PP-parasfenoides
PR-proótico
PT-pterofenoides
PY-ceratohial posterior
QA-cuadrado

RN-rinosfenoides
SC-supraoccipital
SO-subopérculo
SP-esfenótico
SS1- suspensor faríngeo 1
SS2- suspensor faríngeo 2
SS3- suspensor faríngeo 3
SU-supraorbital
SY-simplético
UR-urohial
VO-vómer



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

RESUMEN

El género *Bramocharax* se distribuye en la parte central del continente americano. En él se incluyen a *Bramocharax bransfordi bransfordi* de Nicaragua y Costa Rica, *B. bransfordi dorioni* y *B. baileyi* de Guatemala y *B. (Catemaco) caballeroi* del lago de Catemaco, Ver. Este género presenta una mezcla de características morfológicas que los asemeja a los Tetragonopterini y a los Characini, por lo que hasta este momento, no se ha podido establecer con claridad su posición taxonómica. Los estudios comparativos entre los *Bramocharax* se han basado principalmente en la merística y el arreglo de la dentición. Si bien estas características han ayudado a esclarecer parcialmente su posición taxonómica, no han sido suficientes, por lo que se ha buscado utilizar otro tipo de caracteres como los osteológicos. Por tal motivo este trabajo tuvo como objetivo establecer la relación a nivel género y subgénero desde el punto de vista filogenético de *Bramocharax (Catemaco) caballeroi* y fundamentar su ubicación dentro de las tribus de la familia Characidae, con base al análisis de la osteología craneal. Por primera vez se describe el cráneo de 17 especies de carácidos relacionados con este género. A pesar de la gran diversidad que se presenta en los carácidos, se pudo apreciar que todos ellos poseen un modelo osteológico craneal básico. El número total de elementos óseos en la mayoría de las especies estudiadas fue de 58. El 80% del cráneo de estas especies fue muy similar. Las diferencias entre los elementos óseos se encontraron principalmente en el tamaño, la posición, la forma de sus márgenes y la presencia o ausencia de crestas, forámenes, surcos y canales, entre otros. Se puede decir que la forma del cráneo está directamente relacionada con los hábitos alimenticios y el hábitat. La evidencia que se obtuvo a partir del análisis de la osteología y la filogenia derivada de la misma, indica que el grupo de los *Bramocharax* es un grupo monofilético más relacionado con los tetragonopterinos que con los caracinos. *Bramocharax caballeroi* pertenece a la tribu Bramocharacini definido por las siguientes sinapomorfias: el ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo osciló entre 41 a 50 grados y la espina supraoccipital presentó una relación largo/ancho corta (de 1 a 1.9). La distribución actual de los *Bramocharax* probablemente se deba a dos eventos de vicarianza, el primero surgió cuando las sierras Lacandona y Cojolita se formaron y el segundo cuando se formó el Lago de Catemaco a partir de un evento de vulcanismo. Finalmente, *Bramocharax* sp. es el taxón más primitivo del grupo y posiblemente se trate de una nueva especie para la ciencia.

ABSTRACT

The genus *Bramocharax* is distributed in the central part of the American continent. It includes *Bramocharax bransfordi bransfordi* from Nicaragua and Costa Rica, as well as *Bramocharax bransfordi dorioni* and *Bramocharax baileyi* from Guatemala. This genus presents a mixture of morphological features shared with both, Tetragonopterini and Characini tribes, which confuse their taxonomical status. Comparative studies among the *Bramocharax* are based on meristics and the arrangement of the teeth. These characters partially clarified the taxonomy of the genus, but there is a need to find another kind of specific traits. In this work, the principal aim was to use the osteological features of the skull to establish the phylogenetic relationships at genus and subgenus level of *Bramocharax (Catemaco) caballeroi*, an isolated species found only in Catemaco Lake, Veracruz, and to resolve his location within the Characidae tribes. By the first time is described the cranium of 17 related characid species to *Bramocharax*. Total number of bones in the majority of studied species was 58. Between all species studied, about 80% of the cranium was similar. Main differences among all bones were the size (width or length), their relative position, the shapes of their margins, and the absence-presence of crests, foramens, sulcii and channels, among others. Some other bones were entirely different as the vomer, the infraorbital 6 and the metapterigoid. It can be said that the shape of the cranium is directly related to food habits that include from omnivory to true carnivory, and habitat. Evidence from the skull osteological characters and the phylogeny derived from them allows concluding that *Bramocharax* genus is a monophyletic group more related to the tetragonopterinae instead of the characinae. *B. caballeroi* is located into the Bramocharacini tribe, defined by an angle of 41 to 50 degrees between the parasphenoid and the dorsal profile of the cranium, and the supraoccipital spine that presents a short length/width ratio (from 1 to 1.9). The actual distribution of the *Bramocharax* probably is due to two vicariant events: the first one was when the Lacandona and Cojolita mountain chains appeared, and the second one was the formation of Catemaco Lake, after a volcanic event. Finally, *Bramocharax* sp. from Chiapas region is the most primitive taxon of the group, and possibly a new species for science.

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

INTRODUCCIÓN

La familia Characidae (orden: Characiformes) es uno de los grupos de peces más numeroso y diversificado que se conoce actualmente. En la revisión más reciente, se reconoce que esta familia está compuesta por 150 a 170 géneros que comprenden entre 700 a 885 especies aproximadamente (Géry, 1977; Nelson, 1994), distribuidas en Africa tropical y en el continente americano desde el sur de Texas, pasando por América Central hasta Argentina (Miller, 1966; Berra, 1981).

Los Characidae se caracterizan porque son peces primarios, neotropicales (Myers, 1966; Miller, 1986). En general presentan una aleta adiposa y casi siempre escamas bien desarrolladas, dientes presentes incluso en tallas pequeñas, no tienen huesos rostrales ni preetmoideo, el vómer carece de dientes y se articula directamente con los palatinos y los etmoides laterales, el aparato de Weber es completo y el tripus está fijo al cuerpo de la tercera vértebra por medio de una lamela vibrátil (Géry, 1977; Weitzman, 1962). Sus longitudes varían desde 1.4 m (*Hydrocynus goliath*) hasta cerca de 13 mm, aunque la mayoría están por debajo de los 3 cm (Weitzman y Vari, 1988). Su coloración va desde pardos y plateados hasta muy coloridos como los neones.

De esta familia destaca el género *Bramocharax* que fue descrito por Gill, en Gill y Bransford en 1877, teniendo como tipo a la especie *B. bransfordi*. Este género es interesante debido a que presenta una mezcla de características morfológicas, entre las que destacan, la forma del cuerpo y la coloración, en especial la presencia de manchas humerales y caudal que los asemeja a los Tetragonopterini del género *Astyanax*; la forma de la cabeza, el maxilar largo y cóncavo y una asociación de dientes multicuspides y caninos en la boca, con parecido a los acestrorinquinios; además, presenta dientes maxilares numerosos que lo relaciona con este último grupo y los Characini. Esta situación ha provocado que hasta este momento, no quede clara su posición taxonómica; algunos autores lo consideran como tribu Bramocharacini, ubicada entre las tribus Characini y Acestrorhynchini, subfamilia Characinae (Géry, 1977) pero también se les ha considerado dentro de la tribu Tetragonopterini, subfamilia Tetragonopterinae (Rosen, 1972). Por otra parte, Menezes (1969) definió Acestrorhynchini, entre otras características, con el ectopterigoides dentado y branquiespinas espinosas, que no se presentan en *Bramocharax*.

Este género se localiza únicamente en la parte central del continente americano. Por mucho tiempo sólo se reconocían 2 especies y una subespecie: *Bramocharax b. bransfordi* colectada en Nicaragua y Costa Rica, *B. b. dorioni* y *B. baileyi* de Guatemala. Estos taxa son relativamente fáciles de distinguir, tomando en cuenta las características que mencionan Rosen (1972); Contreras (1985); Paulo-Maya (1994) y Valdéz (1997), resumidas en la Cuadro 1.

El posible centro de origen de este género fue propuesto como el río Usumacinta, con tendencia a dispersarse hacia el sur (Rosen, 1972).

Sin embargo, en 1985 se describió una especie más, *Bramocharax (Catemaco) caballeroi* por Contreras y Rivera (1985), colectada en el Lago de Catemaco, Veracruz, México, que no tiene relación con el río Usumacinta.

Este carácido, endémico de dicha zona, anteriormente fue asignado por Rivera (1976) al género *Astyanax*, dado el parecido externo que ambos tienen (Contreras y Rivera, 1985), pero no fue hasta que se realizaron estudios más detallados que mostraron otras características adicionales que los separaban de este grupo y lo emparentaba con los *Bramocharax*, aunque con diferencias que se consideraron suficientes para asignarlo a un nuevo subgénero (ver Cuadro 1).

Como se desprende del análisis de la Cuadro 1, los estudios comparativos entre *B. caballeroi*, *B. baileyi*, *B. b. bransfordi*, *B. b. dorioni* y *Astyanax* se han basado principalmente en la merística y la dentición. Si bien estas características han ayudado a aclarar en parte su posición taxonómica, no han sido suficientes, por lo que se ha buscado utilizar otro tipo de caracteres como los osteológicos, que puede ser más significativos desde el punto de vista filogenético (Dunn, 1983).

De tal manera, que ambos métodos puedan complementarse para obtener resultados más claros sobre la relación filogenética entre *B. (Catemaco) caballeroi*, *Astyanax* y los verdaderos *Bramocharax*. En función de la filogenia resultante, se podrá establecer que explicación(es) biogeográfica(s) tendría la distribución actual del grupo, si se plantea que el género *Bramocharax* se localiza en Centroamérica y que *B. (Catemaco) caballeroi* en el lago de Catemaco, Veracruz.

Por otro lado, *B. caballeroi* soporta una pesquería local. Conociendo su distribución y afinidades con otros grupos emparentados, se podrán establecer políticas de conservación para este recurso.

Por otra parte, este trabajo permitirá conocer mejor la relación de los *Bramocharax* con la familia Characidae, una de las más importantes por su abundancia, diversidad y distribución en nuestro país.

ANTECEDENTES

Después de la descripción de *Bramocharax bransfordi* Gill (1877) del Lago de Nicaragua, Meek (1907) describió *B. elongatus* en el Lago Managua, Nicaragua; sin embargo, actualmente se ha considerado que es sinónimo de *B. bransfordi* (Rosen, 1970; Bussing, 1998). Bussing (1967) registró la presencia de *B. bransfordi* en Costa Rica, explicando que la composición ictiológica (incluyendo a *Bramocharax*) de estos dos países probablemente tenga su origen en los grandes lagos de Nicaragua.

Rosen (1970) describió *B. b. dorioni* y luego *B. baileyi* (Rosen, 1972) en los ríos de la Alta Verapaz, Guatemala; todos ellos tributarios semi-aislados del río Usumacinta, ya que pierden comunicación en la superficie pero la mantienen por debajo de ésta.

En este último trabajo Rosen (1972) comparó la dentición y el patrón de pigmentación de las tres especies de este género y tetragonopterinos del género *Astyanax*. Concluyó que la dentición de los *Bramocharax* es diferente de la de *Astyanax*; *B. baileyi* es el miembro más primitivo del grupo, ya que muestra pocas características de especialización en la dentición y rasgos no avanzados de pigmentación en comparación con las otras dos especies. En cuanto a la longitud del hocico, es menor que en *B. bransfordi* pero mayor que en *B. b. dorioni*.

Las inferencias filogenéticas y las implicaciones zoogeográficas indican que el género tuvo su origen en el río Usumacinta y de ahí se distribuyó hacia el sur a través del sistema del río San Juan de Nicaragua y Costa Rica, siendo las poblaciones de los lagos de Nicaragua y Managua las más recientes.

En México, el género *Bramocharax* había sido mencionado en el río Usumacinta pero no se documentó con registros (Miller, 1966), así como en el Río Papaloapan (Miller, 1986).

Estudiando la ictiofauna del lago de Catemaco, Veracruz, Contreras y Rivera (1985) describieron una nueva especie, *Bramocharax (Catemaco) caballeroi*, que mostró características merísticas, morfométricas y dentarias que la separaba de los *Bramocharax* s.s. y lo semejaba con los *Astyanax*. Adicionalmente esta especie presenta una serie de características propias, lo cual fundamentó la descripción de un nuevo subgénero.

Recientemente Salvador Contreras y Rocío Rodiles (com. pers.) encontraron una nueva forma de *Bramocharax* en el río Usumacinta de México. En una inspección preliminar indican que es cercano a *B. caballeroi*.

Por otro lado, con respecto a la utilización de caracteres osteológicos para la descripción y comparación de distintos grupos de peces existen numerosos trabajos, pero entre los relacionados con este grupo destacan los siguientes:

Gregory y Conrad (1938), realizaron un estudio filogenético y propusieron una clasificación de los Characidae basada principalmente en la revisión del cráneo, dentición y algunas partes del esqueleto. Elevaron a familias a nueve subfamilias (Cheirodontinae, Serrasalminae, Erythrininae, Hemiodontidae, Anostomatinae, Citharininae, Distichodontinae y Gymnodinae).

Weitzman (1954, 1962), utilizó características osteológicas para generar sus hipótesis filogenéticas. Algunos ejemplos son: las comparaciones entre los gasteropelecinos y los géneros *Astyanax*, *Brycon* y *Bryconamericus* con ayuda de características osteológicas craneales y la cintura pectoral, considerándolos altamente especializados en función del tipo de alimentación, insectos acuáticos superficiales (Weitzman, 1954). Mas adelante, este autor describió la osteología de *Brycon meeki*, considerándolo un pez que muestra las características generales que puede presentar cualquier carácido y definió de esta forma a la familia Characidae y la subfamilia Characininae (Weitzman, 1962).

Weitzman y Fink (1983) utilizaron los huesos de la parte dorsal de la cintura pectoral y la región postocular del cráneo para establecer las relaciones entre el grupo de los neones (*Paracheirodon spp.*).

Menezes (1969) trabajó con la sistemática y distribución de la tribu *Acestrorhynchini* en donde utilizó los diferentes elementos del cráneo y la dentición para establecer relaciones entre los géneros de esta tribu.

Posteriormente, este mismo autor (Menezes, 1976) revisó el status sistemático y evolutivo de los géneros *Cynopotamus*, *Acestrocephalus* y *Galeocharax*, para lo que utilizó caracteres morfométricos, merísticos y osteológico-craneales en la descripción de estos grupos.

Vari (1989a y 1989b) utilizó algunos huesos del arco branquial, arco hioideo, mandíbulas y serie opercular para establecer la sistemática de los géneros sudamericanos *Curimata* Bosc y *Pseudocurimata* Fernández-Yépez.

Vari y Harold (1998) diagnosticaron el género *Creagrutus* como un grupo monofilético dentro de la familia Characidae tomando en cuenta algunas modificaciones esqueléticas de la maxila, premaxila, dentario, craneales y la forma en que se encuentran unidos los huesos del arco palatino y la parte posterior del cráneo.

Buckup (1998) estableció las relaciones filogenéticas entre los Characidiinae a partir de 80 caracteres, principalmente osteológicos. Planteó que Crenuchinae es el grupo hermano de Characiidinae, los dos pertenecen a la familia Crenuchidae y son monofiléticos. Characinae (y Acestrorhynchinae) son polifiléticos. De esta subfamilia excluye a *Oligosarcus* y *Acestrorhynchus* de la familia Characidae. Concluye que Tetragonopterinae no es un grupo monofilético. Además propuso una nueva filogenia de los Characiformes.

Lucena y Menezes (1998) presentaron una hipótesis de relaciones filogenéticas de los géneros *Roestes* y *Gilbertolus* basada en el análisis de 48 caracteres osteológicos y miológicos. Ellos concluyen que ambos géneros están dentro de la subfamilia Roestinae. Cynodontinae es el grupo hermano de Roestinae. Demuestraron la monofilia de Cynodontidae y establecieron que el grupo hermano de éste es Acestrorhynchidae, que también es monofilético.

Langeani (1998) realizó un estudio filogenético de la familia Hemiodontidae, especies de carácidos que se distribuyen en dos tributarios del Amazonas, para lo cual utilizó setenta caracteres principalmente osteológicos y como grupos externos a Ctenoluciidae, *Hepsetus*, Lebiasinidae, *Hoplias*, *Acestrorhynchus* y *Alestes*. Su análisis confirmó la monofilia del grupo.

Malabarba (1998) estableció una nueva diagnosis de los Cheirodontinae utilizando la morfología de los dientes además de otro tipo de caracteres como musculatura asociada a la vejiga natatoria y en el patrón de coloración. El total de caracteres utilizados fue de 72.

En nuestro país se han realizado pocas investigaciones osteológicas de estos grupos, a saber:

Mejía y Díaz-Pardo (1991) describieron el cráneo de *Astyanax fasciatus* basados en material del Río Balsas

Valdez-Moreno (1997) realizó un estudio comparativo osteológico-craneal de las formas oculadas actuales del género *Astyanax* en diversas cuencas de México.

Valdez y Contreras (2003) describieron el cráneo de *Astyanax mexicanus* a partir de varias poblaciones del norte de nuestro país.

Finalmente, es importante señalar que existe otro tipo de caracteres que pueden ser utilizados, junto con los osteológicos y que pueden ser potencialmente útiles en los análisis cladísticos. Por ejemplo los asociados a la reproducción: la presencia de ganchos en la aleta anal, pélvicas o caudales, cambios morfológicos en la aleta caudal como en Cheirodontinae (Malabarba, 1998) e incluso en la forma de los espermias (Burns et.al. 1998). La presencia de caracteres paedomórficos derivados asociados a la reducción del tamaño, como por ejemplo la reducción en la línea lateral, en el sistema esquelético, en el número de radios y número de escamas; el incremento en el tamaño de los ojos con respecto a la cabeza, entre otros. Estructuras relacionadas con la locomoción como la forma y longitud del cuerpo y de las aletas, especialmente la longitud basal de la aleta anal y dorsal. En casos muy particulares el patrón de coloración, los datos moleculares y las relacionadas con mecanismos de alimentación como la forma y posición de la maxila, premaxila y dentario incluyendo la cintura pectoral son útiles. Los autores discutieron el uso *a priori* del número de dientes y su forma, ya que este carácter ha creado confusión al momento de tratar de establecer relaciones filogenéticas entre los grupos de carácidos, por lo que sugieren que si se pretende utilizar esta evidencia, debe ser complementada con un gran número de otro tipo de características (Weitzman y Malabarba, 1998).

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



OBJETIVOS GENERALES

- ❖ Establecer la relación a nivel género y subgénero de los *Bramocharax* como parte de la familia Characidae.
- ❖ Establecer la relación filogenética del taxón conocido como *Bramocharax (Catemaco) caballeroi* a nivel de tribu.

OBJETIVOS PARTICULARES

- ❖ Describir el osteocráneo de los integrantes del género *Bramocharax* y grupos afines, según se reconoce actualmente.
- ❖ Reconocer las similitudes y diferencias osteológicas entre los integrantes de este género y los géneros afines.
- ❖ Realizar un análisis filogenético del género con representantes generalizados de las tribus postuladas como afines.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se revisaron 94 ejemplares que pertenecen a 3 subfamilias, 5 tribus, 12 géneros y 19 especies:

Familia Characidae

Subfamilia Characinae

Tribu Characini

Charax gibbosus (Linnaeus, 1758)

Roeboides guatemalensis (Günther, 1864)

Tribu Bramocharacini

Bramocharax baileyi Rosen, 1972

Bramocharax dorioni Rosen, 1970

Bramocharax bransfordi Gill, 1877

Bramocharax caballeroi Contreras-Balderas y Rivera-Teillery, 1985

Bramocharax sp.

Tribu Acestrorhynchini

Acestrorhynchus falcistrostris (Cuvier, 1819)

Acestrorhynchus lacustris (Lütken, 1875)

Oligosarcus hepsetus (Cuvier, 1829)

Subfamilia Tetragonopterinae

Tribu Tetragonopterini

Bryconamericus terrabensis Meek, 1914

Knodus sp.

Astyanax mexicanus (de Filippi, 1853)

Astyanax bimaculatus (Linnaeus, 1758)

Hyphessobrycon compressus (Meek, 1904)

Deuterodon iguape Eigenmann, 1907

Subfamilia Bryconinae

Tribu Briconini

Brycon guatemalensis Regan, 1908

Brycon meeki Eigenmann y Hildebrand. 1918

Familia Cyprinidae

Notropis bifrenatus (Cope, 1867)

La mayoría de los peces fueron obtenidos en donación de diferentes instituciones de México, Centro y Sudamérica, excepto los ejemplares de *Bramocharax baileyi* y *B. dorioni* que fueron colectados en sus localidades tipo, en la Alta Verapaz, Guatemala. El nombre de la institución donadora y número de ejemplares estudiados se muestran en la Cuadro 2.

A cada ejemplar se le tomó la biometría de rutina con ayuda de un microscopio estereoscópico y un vernier de dos puntas marca Helios-digit, con precisión de 0.05 mm. Estos datos sólo son de referencia ya que algunos de ellos se pierden durante el proceso de transparentación.

Para el estudio osteológico, todos los ejemplares fueron lavados con agua corriente y re-fijados con formol al 4% durante 2 semanas. Posteriormente se transparentaron con la técnica de digestión con hidróxido de potasio y rojo de alizarina propuesta por Hollister (1934) y conservados en glicerina al 100%.

La terminología osteológica se basó en Weitzman (1962) y Valdez y Contreras (2003). El análisis osteológico se centró exclusivamente en el cráneo (Lámina I), el cual se dividió en las regiones propuestas por Buckup (1998) y Mejía y Díaz-Pardo (1991), como sigue:

Cráneo

*Región olfatoria

Etmoides medio, Etmoides lateral, Vómer, Nasal

*Región orbital

Anterorbital, Infraorbital 1, Infraorbital 2, Infraorbital 3, Infraorbital 4, Infraorbital 5, Infraorbital 6, Orbitoesfenoides, Pteroesfenoides, Rinoesfenoides, Frontal.

*Región ótica

Esfenótico, Pterótico, Proótico, Epioccipital, Opistótico, Parietal, Supraoccipital, Exoccipital, Otolitos.

*Región Basal (2 elementos óseos)

Paresfenoides, Basioccipital.

*Mandíbula superior:

Premaxilar, Maxila.

*Mandíbula inferior

Dentario, Anguloarticular, Retroarticular, cartilago coromeckeliano.

*Serie opercular

Opérculo, Subopérculo, Interopérculo, Preopérculo

*Arco mandibular

Hiomandibular, Cuadrado, Simpléctico

*Arco palatino

Metapterigoides, Mesopterygoides, Ectopterygoides, Palatino

*Arco hioideo

Interhial, Ceratohial posterior, Ceratohial anterior, Hipohial dorsal, Hipohial ventral, Urohial.

*Arcos branquiales

Basihial, Basibranquial, Hipobranquial, Ceratobranquial, Epibranquial, Suspensores faríngeos, braquiespinas

Se hizo énfasis en la dentición tomando en cuenta las siguientes características:

1.- Número y tipo de dientes (premaxilares, maxilares y dentarios)

2.- Cuspidización

3.- Presencia y localización de diastemas (sinfisial, premaxilar 1-2, premaxilar 2-3 y premaxilar 3-4)

El material transparentado está alojado en la Colección Ictiológica de la Universidad Autónoma de Nuevo León y en El Colegio de la Frontera Sur- Unidad Chetumal.

Se realizaron esquemas de las estructuras observadas con ayuda de un microscopio estereoscópico marca Nikon SMZ10 acoplado a una cámara clara.

A continuación se realizó la diagnosis del esqueleto cefálico de *Astyanax mexicanus*, que sirvió de patrón de comparación con el resto de las especies. Esta información ya fue publicada por Valdez-Moreno y Contreras-Balderas (2003).

Una vez efectuado lo anterior, se procedió a llevar a cabo la diagnosis y comparación osteológica craneal de las diferentes especies de los grupos analizados, anotando las diferencias y similitudes cualitativas entre ellas.

Para el análisis filogenético se sometió a prueba la hipótesis actual de que el género *Bramocharax* es un grupo monofilético.

Para la polarización de los estados de caracteres se utilizó el criterio del grupo externo de acuerdo con Wiley (1981), para lo cual se utilizó la descripción del ciprínido *Notropis bifrenatus* (Harrington, 1955). La base para seleccionar esta especie fue de acuerdo con los criterios de Villaseñor (1992) y Ridley (1986), quienes señalan entre otros puntos que debe ser un grupo que esté emparentado pero sea independiente del grupo problema y presente todos los caracteres que se desea comparar.

Para los cálculos se utilizó el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) Vers 2.4, de acuerdo con el método planteado por Swofford (1985) en donde las hipótesis filogenéticas son analizadas bajo el criterio de simplicidad o parsimonia. Para corroborar la robustez del árbol obtenido se aplicó la prueba de bootstrap en no menos de 1000 réplicas.

RESULTADOS

Osteología del cráneo

Se revisaron 94 ejemplares de las cuales sólo *Brycon meeki* (Weitzman, 1962) y *Notropis bifrenatus* (Harrington, 1955) ya estaban descritas. Para *Acestrorhynchus lacustris*, *A. falcistrostris*, *Oligosarcus hepsetus* y *A. mexicanus* se habían descrito algunos elementos óseos. Se puede entonces afirmar que las 17 especies restantes son descritas en este trabajo por primera vez incluyendo la de *A. mexicanus* (Valdez y Contreras, 2003).

A continuación se describe cada uno de los 58 elementos óseos para cada una de las especies que comprende este trabajo, la forma en que se referirá a cada uno de ellos es de manera singular aunque la mayoría de ellos sean huesos pareados, con énfasis en las diferencias de cada taxa con respecto a la descripción de *Astyanax mexicanus*.

Etmoides medio

En *Astyanax mexicanus* se localiza en la parte anterior del neurocráneo, de forma irregular con un proceso óseo cónico redondeado hacia la parte anterior y dos laterales triangulares a manera de “alas”; se articula anteriormente con los premaxilares, posteriormente con los frontales y ventralmente con el vómer (Láminas IIIb-15, IVb-15, Vb-15).

En *Charax gibbosus* la forma de etmoides medio es triangular en posición dorsal, los procesos laterales están reducidos; presentan dos pequeños orificios visibles en posición dorsal (Lámina IIIa-1, IVa-1, Va-1). *Roeboides guatemalensis* es similar al anterior, pero los dos procesos laterales prácticamente no se observaron, además de tener dos pequeños orificios en la superficie dorsal; en posición lateral es curvo y muy ancho; esta disposición no se presentó en ninguna otra especie estudiada (Lámina IIIa-2, IVa-2, Va-2).

Bramocharax baileyi (Lámina IIIa-8, IVa-8, Va-8), *B. caballeroi* (Lámina IIIa-9, IVa-9, Va-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina IIIb-6, IVb-6, Vb-6) son similares a *A. mexicanus*, excepto que el primero presenta el proceso óseo cónico termina en punta y la superficie dorsal presenta varios orificios pequeños; en el segundo y el tercero la parte posterior es más alargada. En *B. dorioni* se presenta de forma triangular, con procesos laterales cortos y redondeados, y parte posterior alargada (Lámina IIIa-7, IVa-7, Va-7). *B. bransfordi* es similar a *B. dorioni* (Lámina IIIa-6, IVa-6, Va-6).

Acestrorhynchus falcistrostris (Lámina IIIa-3, IVa-3, Va-3) y *A. lacustris* (Lámina IIIa-4, IVa-4, Va-4) lo presentaron de forma triangular, de perfil recto, muy largo en comparación al resto de las especies aquí descritas, con procesos laterales pequeños y dos orificios pequeños ubicados por debajo de la mitad del etmoides medio. *Oligosarcus hepsetus* tiene forma triangular, sin procesos laterales (Lámina IIIa-5, IVa-5, Va-5).

Bryconamericus terrabensis (Lámina IIIb-13, IVb-13, Vb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIIb-14, IVb-14, Vb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIIb-16, IVb-16, Vb-16), *Deuterodon iguape* (Lámina IIIb-18, IVb-18, Vb-18) e *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIIb-17, IVb-17, Vb-17) fueron semejantes a *A. mexicanus* excepto que en el primer caso los

procesos laterales terminan en punta; en el segundo estos procesos son delgados y su parte posterior alargada; en el tercero los procesos son más anchos; en el cuarto el tamaño del proceso óseo anterior (esto es, midiendo la distancia de una línea imaginaria entre los ápices del etmoides laterales y el borde anterior del etmoides medio) es más largo que en el resto de los tetragonopterinos y el quinto la parte posterior es mucho más larga.

Brycon guatemalensis (Lámina IIIb-12, IVb-12, Vb-12) y *B. meeki* (Lámina IIIb-11, IVb-11, Vb-11) también semejantes a *A. mexicanus* pero en el caso del primero, la parte posterior es muy ancha incluso sobrepasando el ancho del vómer, con bordes lisos y en el segundo los procesos óseos anterior y laterales son más delgados.

Etmoides lateral

En *A. mexicanus* estos huesos dividen la cavidad nasal de la ocular, formando así la pared anterior de los ojos. Dorsalmente se articula con el frontal y medialmente con el vómer. Son estructuras muy delgadas, a manera de láminas triangulares (posición dorsal) y trapezoidal si se observa en posición ventral. Margen anterior cóncavo y el margen posterior generalmente liso, también puede estar ondulado; con superficies lisas. Las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son cortas (Lámina IIb-15, IIIb-15, IVb-15, Vb-15). La comparación con el resto de las especies se hará observando este hueso en posición ventral (Láminas IVa y IVb).

En *Charax gibbosus* es de forma triangular. Margen anterior cóncavo, sin proyecciones, con superficies lisas. Las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son cortas, además tiene dos pequeños orificios (Lámina IIa-1, IIIa-1, IVa-1, Va-1). En *R. guatemalensis* presenta una forma semejante a alas de mariposa. Margen anterior recto. Margen ventral con o sin la presencia de un pico. Las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son largas (Lámina IIb-2, IIIb-2, IVb-2, Vb-2).

En *Bramocharax baileyi* es rectangular, aunque más angostos en comparación con *A. mexicanus*. El margen anterior es recto y el ventral tiene dos picos. Las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son largas (Lámina IIa-8, IIIa-8, IVa-8, Va-8). *Bramocharax* sp. (Lámina IIb-10, IIIb-10, IVb-10, Vb-10), *B. dorioni* (Lámina IIa-7, IIIa-7, IVa-7, Va-7) y *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, IIIa-6, IVa-6, Va-6) son similares a *B. baileyi*, excepto que en el segundo el margen ventral presenta más proyecciones pequeñas y el tercero, el margen posterior tiene una serie de proyecciones pequeñas además, las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son largas. *B. caballeroi* es similar a *A. mexicanus* y difiere en el margen anterior recto; el borde posterior con dos proyecciones principales y las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son largas, al igual que *B. bransfordi* (Lámina IIa-9, IIIa-9, IVa-9, Va-9).

En *Acestrorhynchus falcirostris* son pequeños huesos en forma de medio círculo. El margen anterior es recto y el posterior curvo y liso; Las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son pequeñas (Lámina IIa-3, IIIa-3, IVa-3, Va-3). *A. lacustris* (Lámina IIa-4, IIIa-4, IVa-4, Va-4) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5, IIIa-5, IVa-5, Va-5) son similares a *A. falcirostris* pero en este último el margen anterior es cóncavo y las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son largas.

Bryconamericus terrabensis (Lámina IIb-13, IIIb-13, IVb-13, Vb-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16, IIIb-16, IVb-16, Vb-16) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18, IIIb-18, IVb-18, Vb-18) son semejantes a *A. mexicanus* pero en el primer caso, presenta dos ondulaciones muy marcadas en el margen posterior y los extremos son puntiagudos; en el segundo, el margen posterior hay una sola ondulación y en el tercero el margen anterior es cóncavo. En *Knodus* sp. (Lámina IIb-14, IIIb-14, IVb-14, Vb-14) este hueso es rectangular con los márgenes anterior y posterior rectos y las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son cortas. *Hyphessobrycon compressus* lo presenta triangular con los márgenes anterior y posteriores cóncavos y las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son cortas (Lámina IIb-17, IIIb-17, IVb-17, Vb-17).

Brycon guatemalensis semejante a *A. mexicanus* pero el margen posterior tiene proyecciones grandes y las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son cortas (Lámina IIb-12, IIIb-12, IVb-12, Vb-12). De forma globosa en *Brycon meeki*, con una proyección en el margen ventral y las proyecciones que se comunican con el etmoides medio son cortas (Lámina IIb-11, IIIb-11, IVb-11, Vb-11).

Vómer

La descripción de este hueso se realizó en posición ventral.

En *A. mexicanus* es un hueso medial que forma parte del techo de la cavidad bucal, tiene forma de "T". Presenta dos forámenes por donde pasa el nervio facial (Weitzman, 1962). Sus procesos laterales se articulan con el etmoides lateral a través de una pequeña proyección. Ventralmente se une con el paraesfenoides y dorsalmente con el etmoides medio. Sin accidentes anatómicos en la superficie ventral y pocos en la dorsal. El borde posterior del vómer no rebasa el borde posterior del etmoides lateral (aunque lo rebasó en un ejemplar) (Lámina IVb-15).

En *Charax gibbosus* tiene forma de "gota" con una pequeña proyección a cada lado del hueso; el margen posterior no rebasa el borde posterior del etmoides lateral (Lámina IVa-1). En *Roebooides guatemalensis* se presenta de forma similar a la especie anterior pero con algunas irregularidades óseas en la superficie ventral y el margen posterior no rebasa el borde posterior del etmoides lateral (Lámina IVa-2).

En *Bramocharax baileyi* es similar a *A. mexicanus*, excepto que la parte vertical es delgada; el borde posterior del vómer rebasa el borde posterior del etmoides lateral. En un ejemplar se presentó un orificio pequeño en la parte ventral (Lámina IVa-8). *B. dorioni* (Lámina IVa-7), *B. bransfordi* (Lámina IVa-6), *B. caballeroi* (Lámina IVa-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina IVb-10) presentaron este hueso de forma similar a *B. baileyi*.

En *Acestrorhynchus falcistrostris* tiene forma de hoja oval y el margen posterior rebasa el borde posterior del etmoides lateral (Lámina IVa-3). En *A. lacustris* (Lámina IVa-4) se presenta en forma de gota y en *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IVa-5) es de forma irregular (parte anterior globosa y la ventral alargada); en ambos casos el borde posterior del vómer no rebasa el borde posterior del etmoides lateral.

El vómer en *Bryconamericus terrabensis* tiene forma de “V” y el margen posterior no rebasa el borde posterior del etmoides lateral (Lámina IVb-13). *Astyanax bimaculatus* es semejante a la especie anterior excepto que los procesos laterales son más delgados (Lámina IVb-16). En *Knodus* sp. se presenta de forma semejante a un triángulo isósceles; el borde posterior del vómer rebasa el borde posterior del etmoides lateral (Lámina IVb-14). *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IVb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IVb-18) son semejantes a *A. mexicanus*.

Brycon guatemalensis (Lámina IVb-12) y *B. meeki* (Lámina IIIb-11) son similares a *A. mexicanus*. Sin embargo en el primero el borde posterior de este hueso rebasa el borde posterior del etmoides lateral, mientras en el segundo este borde no rebasa el borde posterior del etmoides lateral.

Hueso nasal

En *A. mexicanus*, estos huesos son tubulares lisos, ligeramente curvos, en posición anterolateral con respecto al cráneo, sobre el etmoides medio y cubriendo parte de la cavidad nasal. Aquí se encuentra una rama del sistema laterosensorial (Lámina IIb-15).

En *Charax gibbosus* (Lámina IIa-1), *Roeboides guatemalensis* (Lámina IIa-2), *Bramocharax baileyi* (Lámina IIa-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. bransfordi* (Lámina IIa-6), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9), *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10), *A. lacustris* (Lámina IIa-4), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-17), *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12) y *B. meeki* (Lámina IIb-11) estos huesos son muy semejantes a los de *A. mexicanus*.

En *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina IIa-4), *A. falcirostris* (Lámina IIa-3), y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5) también son similares pero más largos.

Anterorbital

En *Astyanax mexicanus* se localiza en posición ventral con respecto a cada orificio nasal. Con forma triangular, la parte dorsal delgada con respecto a la ventral. La parte ventral la mayoría de las veces hace contacto con el premaxilar. Presenta gran variación en cuanto a su contorno que aparentemente es independiente del sexo (Lámina IIb-15).

Charax gibbosus lo tiene de forma rectangular con bordes lisos (Lámina IIa-1), mientras que en *Roeboides guatemalensis* es de forma irregular, alargada, con márgenes lisos y en comparación con las especies aquí descritas es el que lo presenta más grande; dorsalmente hace contacto con el frontal y ventralmente con el maxilar (Lámina IIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina IIa-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. bransfordi*, (Lámina IIa-6), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10) son muy semejantes a *A. mexicanus* excepto que en el primero el anterorbital no hace contacto con el maxilar; el

segundo esta en contacto con el margen dorsal del infraorbital 1 y el tercero es más delgado.

Acestrorhynchus falcirostris lo tiene en forma de tubo, con márgenes rectos; la parte dorsal puede o no hacer contacto con el frontal y el margen ventral con la premaxila (Lámina IIa-3). *A. lacustris* (Lámina IIa-4) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5) son similares a *Ch. gibbosus* y en ambos el anterorbital hace contacto dorsalmente con el frontal y ventralmente con el maxilar en el caso del último, además presenta márgenes ondulados.

Bryconamericus terrabensis (Lámina IIb-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18) son semejantes a *A. mexicanus* excepto que en el primero la parte anterior es considerablemente más delgada y en el segundo su posición es diferente, ya que se encuentra ligeramente sobrepuesto al maxilar. En *Knodus* sp. es triangular y muy grande si consideramos que llega a medir casi la mitad del maxilar mientras que en *A. mexicanus* este mismo hueso apenas cubre una cuarta parte, la parte ventral hace contacto con el maxilar (Lámina IIb-14).

En *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12) y *B. meeki* (Lámina IIb-11) el anterorbital es triangular con la parte anterior globosa y el margen ventral en contacto con el margen dorsal del infraorbital 1 y el maxilar.

Infraorbital 1 (= lacrimal o preorbital)

En *Astyanax mexicanus* se presenta de forma similar a una hoja de bisturí. Se encuentran parcialmente sobrepuestos al maxilar. Todos estos huesos infraorbitales presentaron una textura lisa y asociado a ellos se encuentran los canales del sistema laterosensorial, comenzando con el circunorbital 1 y terminando en el 6, el cual se comunica con el canal del pterótico y el frontal hacia la parte dorsal del cráneo (Lámina IIb-15).

Charax gibbosus lo presenta con forma similar a un rectángulo; los canales del sistema laterosensorial comienzan en el circunorbital 1 y terminan en el 5 que se comunica con el canal del pterótico y el frontal hacia la parte dorsal del cráneo (Lámina IIa-1). En *Roebooides guatemalensis* tiene forma de domo, sobrepuesto al infraorbital 2 y la disposición del sistema laterosensorial es semejante a *A. mexicanus* (Lámina IIa-2).

Bramocharax dorioni (Lámina IIa-7), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9), *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10) y *Bramocharax baileyi* (Lámina IIa-8) son iguales que *A. mexicanus*, excepto el último, que tiene el margen anteroventral casi recto. En *B. bransfordi* (Lámina IIa-6) este margen es delgado a manera de espina.

En *Acestrorhynchus falcirostris* es largo, a manera de cuña y cubre casi todo el maxilar (Lámina IIa-3). *A. lacustris* es similar a *A. falcirostris* (Lámina IIa-4). *Oligosarcus hepsetus* es similar a una astilla y cubre una pequeña parte del maxilar (Lámina IIa-5).

Bryconamericus terrabensis (Lámina IIb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18) son similares a *A.*

mexicanus excepto que el primero tiene el margen anterior recto y se encuentra separado o ligeramente sobrepuesto al maxilar y el segundo presenta márgenes ondulados. En *Hyphessobrycon compressus* tiene forma irregular con los márgenes anterior y posterior en punta, pero se observó una gran variación intrapoblacional. No se encuentra sobrepuesto al maxilar (Lámina IIb-17).

Brycon guatemalensis (Lámina IIb-12) y *B. meeki* (Lámina IIb-11) lo presentan de forma rectangular con bordes redondeados y lisos; se encuentra sobrepuesto al maxilar y el canal laterosensorial llega hasta al antorbital pero en el primer caso el ángulo dorsoanterior es más águdo que en el caso del segundo.

Infraorbital 2 (= suborbital o yugal)

En *Astyanax mexicanus* es de forma triangular, con el borde infero-posterior alargado y generalmente liso, pero en ocasiones con algunas proyecciones. Se localiza lateralmente con respecto al anguloarticular y al cuadrado y está ligeramente superpuesto al margen anterior del infraorbital 3 (Lámina IIb-15).

Charax gibbosus lo tiene de forma rectangular, alargado y delgado; borde infero-posterior liso, no superpuesto al margen anterior del infraorbital 3 (Lámina IIa-1). *Roebooides guatemalensis* es semejante a *Charax gibbosus* (Lámina IIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina IIa-8) lo presenta de forma similar a *A. mexicanus* excepto que la parte inferior es un poco más larga y prácticamente no se sobrepone al infraorbital 3. *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. bransfordi* (Lámina IIa-7) y *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10) son similares a *B. baileyi*, mientras *B. caballeroi* es similar a *A. mexicanus* (Lámina IIa-9)

Acestrorhynchus falcirostris lo tiene con forma semejante a un triángulo isósceles, el margen anteroventral ligeramente curvo y sobre el maxilar (Lámina IIa-3). *A. lacustris* (Lámina IIa-4) y *Oligosarcus hepsetus* son parecidos a *A. falcirostris* excepto que en el primero no se encuentra totalmente sobre el premaxilar (Lámina IIa-5).

Bryconamericus terrabensis es como *A. mexicanus*, pero no se sobrepone al margen inferior del infraorbital 3 (Lámina IIb-13). *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18) son muy parecidos a *B. terrabensis*. *Knodus* sp. (Lámina IIb-14) es similar a *A. mexicanus*. *Hyphessobrycon compressus* lo tiene de forma triangular, no superpuesto al margen anterior del infraorbital 3 (Lámina IIb-17).

Brycon guatemalensis lo tiene similar a un rectángulo y no está sobrepuesto al infraorbital 3 (Lámina IIb-12). En *B. meeki* la forma es parecida a *B. guatemalensis*, pero con bordes redondeados (Lámina IIb-11).

Infraorbital 3 (= suborbital)

En *Astyanax mexicanus* (como en todos los carácidos) es el más grande de toda la serie infraorbital. Semicircular, ocasionalmente presenta pequeños orificios, que varían en tamaño y número. El margen ventral es liso y nunca alcanza a “tocar” al sistema

laterosensorial del preopérculo. Se localiza encima del cuadrado y el preopérculo (Lámina IIb-15).

Charax gibbosus es similar a *A. mexicanus*, pero el margen inferior tiene ligeras ondulaciones y no alcanza a tocar al sistema laterosensorial del preopérculo (Lámina IIa-1). En algunos ejemplares de *Roeboides guatemalensis* fueron similares a *A. mexicanus*, en otros se presentó rectangular, con los bordes curvos; el margen ventral apenas alcanza a tocar el borde anterior del preopérculo (Lámina IIa-2).

En *Bramocharax baileyi* tiene forma de abanico con textura lisa. El margen ventral cubre parte del preopérculo pero no alcanza a tocar al sistema laterosensorial (Lámina IIa-8). *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9) y *Bramocharax* sp (Lámina IIa-10) son similares a *B. baileyi*, pero en el primero lo presenta más pequeño, ya que el margen ventral no alcanza a rebasar el margen anterodorsal del preopérculo, dejando al descubierto el brazo vertical del cuadrado y una pequeña parte del hiomandibular. En el segundo lo tiene con bordes irregulares y el margen inferior rebasa el margen anterodorsal del preopérculo, a veces alcanza a tocar el margen del sistema laterosensorial del preopérculo y en el tercero el margen ventral alcanza a tocar el margen anterodorsal del sistema laterosensorial del preopérculo. *B. bransfordi* es similar a *A. mexicanus*, pero el margen ventroposterior apenas alcanza a llegar al margen anterodorsal del preopérculo (Lámina IIa-6).

En *Acestrorhynchus falcirostris* es de forma casi trapezoidal, el margen anterior es más pequeño que los demás: el margen posteroventral hace contacto con el canal del sistema laterosensorial (Lámina IIa-3). *A. lacustris* es de forma similar a *A. falcirostris* pero el borde posteroventral apenas llega a tocar el borde del margen anterior del preopérculo (Lámina IIa-4). *Oligosarcus hepsetus* es similar a *A. lacustris* (Lámina IIa-5),

Bryconamericus terrabensis es similar a *B. baileyi* (Lámina IIb-13). *Knodus* sp. (Lámina IIb-14) y *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16). *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18) son similares a *A. mexicanus* excepto el último y el penúltimo cuyo margen ventral no toca el margen anterior del preopérculo

Por otro lado *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12) y *Brycon meeki* (Lámina IIb-11) también son como *A. mexicanus*, pero el margen ventral llega a tocar el margen anterior del sistema laterosensorial.

Infraorbital 4 (= suborbital o postorbital)

Tiene forma rectangular en *Astyanax mexicanus*, margen posterior y anterior del mismo tamaño. En algunos casos la parte posterior se observó un poco más delgada debido al desarrollo de los infraorbitales III y V. El extremo anteroventral se proyecta ligeramente hacia abajo. Se ubica sobre el hiomandibular (Lámina IIb-15).

En *Charax gibbosus* es casi cuadrado, con el borde posterior curvo (Lámina IIa-1). *Roeboides guatemalensis* lo presenta de tamaño pequeño y de forma triangular (Lámina IIa-2)

Por otro lado, en *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina IIa-3) tiene forma irregular, la parte anterior es pequeña, con forma cuadrada y la parte posterior más grande y globosa, y está en contacto con el canal del sistema laterosensorial (Lámina IIa-4). *A. lacustris* (Lámina IIa-4) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5) son similares a *A. falcirostris* excepto que en el último el infraorbital 4 no hace contacto con el canal del sistema laterosensorial.

Bramocharax baileyi tiene forma rectangular más largo que el de *A. mexicanus*, con el margen posterior más pequeño que el anterior (Lámina IIa-8). *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. bransfordi* (Lámina IIa-6), *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10), *Knodus* sp. (Lámina IIb-14) y *Bramocharax caballeroi* (Lámina IIa-9) son similares a *B. baileyi* aunque en esta última especie, un ejemplar tuvo este hueso dividido, por lo que se apreciaba como si fueran dos (Lámina IIa-9).

Bryconamericus terrabensis (Lámina IIb-13) *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16), *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12) y *Brycon meeki* (Lámina IIb-11) son como *A. mexicanus*

Hyphessobrycon compressus presenta este hueso de forma cuadrada con ángulos redondeados. (Lámina IIb-17)

Infraorbital 5 (= suborbital o postorbital)

En *Astyanax mexicanus* es cuadrado con ángulos redondeados y márgenes rectos. Se localiza dorsalmente con respecto al infraorbital 4 y sobre el hiomandibular (Lámina IIb-15).

En *Charax gibbosus* también es cuadrado pero con el margen posterior curvo (Lámina IIa-1). *Roeboides guatemalensis* (Lámina IIa-2) lo tiene similar.

Bramocharax baileyi (Lámina IIa-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9), *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10) y *B. bransfordi* (Lámina IIa-6) lo presentan rectangular, con el margen posterior globoso

En *Acestrorhynchus falcirostris* es de forma triangular, con el margen dorsoposterior curvo (Lámina IIa-3). *A. lacustris* es parecido a *A. falcirostris* (Lámina IIa-4). *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5) presenta una forma similar a *Ch. gibbosus*.

Bryconamericus terrabensis (Lámina IIb-13) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-16) son semejantes a *A. mexicanus*. *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16) y *Knodus* sp (Lámina IIb-14) lo presentan de forma rectangular con el margen posterior curvo y de tamaño grande. En *Hyphessobrycon compressus* es oval pero en varios casos no se presentó (Lámina IIb-17).

Brycon guatemalensis lo tiene cuadrado, con el margen posterior curvo (Lámina IIb-12). *B. meeki* es similar a *Ch. gibbosus* (Lámina IIb-11).

Infraorbital 6 (= dermoesfenótico)

En *Astyanax mexicanus* es de forma casi rectangular con el margen dorsal semicircular. Se ubica por encima del esfenoides y el frontal (Lámina I Ib-15).

En *Charax gibbosus* no se presenta este hueso (Lámina I Ia-1). En *Roeboides guatemalensis* tiene una pequeña prolongación en el ángulo anteroventral que cubre parte del infraorbital 5. En uno de los ejemplares se observó una pequeña elevación en el margen anteroposterior como continuación del sistema sensorial (Lámina I Ia-2).

En *Bramocharax baileyi* es cuadrado con el margen dorsoposterior curvo (Lámina I Ia-8). *B. dorioni* (Lámina I Ia-7), *B. bransfordi* (Lámina I Ia-6), *B. caballeroi* (Lámina I Ia-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina I Ia-10) son parecidos a *B. baileyi*.

Por otro lado en *Acestrorhynchus falcistrostris* es triangular en un ejemplar y en el otro irregular, es donde se presenta el más pequeño de la serie (Lámina I Ia-3). *Acestrorhynchus lacustris* y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina I Ia-5) son iguales a la especie anterior (Lámina I Ia-4) pero en el último es más reducido.

Bryconamericus terrabensis tiene este hueso similar a *A. mexicanus* pero en dos ejemplares fue bilobulado; en la parte media corre el canal del sistema laterosensorial que se comunica con el canal del pterótico como el que proviene del frontal (Lámina I Ib-13). En *Knodus* sp. tiene forma semicircular, de la serie es el más pequeño (Lámina I Ib-14). *Astyanax bimaculatus* (Lámina I Ib-16) y *Deuterodon iguape* (Lámina I Ib-18) son similares a *A. mexicanus* y en varios ejemplares *Hyphessobrycon compressus* no se presentó pero en otros sí, con forma irregular y muy reducido (Lámina I Ib-17).

En *Brycon guatemalensis* es rectangular con el margen anterior delgado (Lámina I Ib-12) y *Brycon meeki* lo presenta a manera de cuña muy delgada (Lámina I Ib-11).

Supraorbital

Astyanax mexicanus y el resto de las especies no presentan este elemento óseo excepto *Acestrorhynchus falcistrostris* que lo tiene de forma irregular, alargado, con la parte anterior más ancha que la posterior (Lámina I Ia-3). Por otro lado en *A. lacustris* es irregular, alargado con la parte anterior más ancha que la posterior (Lámina I Ia-4).

Brycon guatemalensis lo tiene de forma irregular, con la parte posterior más ancha que la anterior, sin canal del sistema laterosensorial (Lámina I Ib-12), mientras en *Brycon meeki* es de forma alargada y delgada, sin canal del sistema laterosensorial (Lámina I Ib-11).

Orbitoesfenoides

En *Astyanax mexicanus* se localiza por detrás del etmoides medio. Se articula con el frontal en la parte medio ventral y posteriormente con el pteroesfenoides. Este hueso es muy variable tanto en longitud y ancho, tanto intra como interpoblacionalmente. En una vista en

posición lateral su forma recuerda una “J” siendo la parte ventral delgada y está ampliamente separada del paraesfenoides. En posición dorsal se observó que más o menos a la mitad del hueso, se divide en dos placas que se unen al frontal (Lámina IIb-15, Vb-15).

Charax gibbosus (Lámina IIa-1, Va-1), *Roeboides guatemalensis* (Lámina IIa-2, Va-2) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-1, Va-1) en cuanto a la forma del orbitoesfenoides son similares a *A. mexicanus* aunque en el caso del primero es más ancho y está unido al paraesfenoides, mientras en el segundo la parte ventral es recta.

Bramocharax baileyi (Lámina IIa-8, Va-8), *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, Va-6), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9, Va-9) *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10, Va-10) y *B. dorioni* son similares a *A. mexicanus*, excepto que el último presenta la proyección ventral más reducida y forma un ángulo menor (Lámina IIa-7, Va-7).

Acestrorhynchus falcirostris es semejante a *A. mexicanus* pero la parte dorsal es más ancha (Lámina IIa-3, Va-3) mientras que en *A. lacustris* (Lámina IIa-4, Va-4) es rectangular con superficie lisa o bien con un orificio hacia el ángulo anterodorsal.

Knodus sp. (Lámina IIb-14, Vb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16, Vb-16), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIb-13, Vb-13) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18, Vb-18) son parecidos a *A. mexicanus* excepto *B. terrabensis* que si bien tiene forma de “J”, la proyección ventral es más ancha y en el último es más ancho y está en contacto con el rinoesfenoides. Por otra parte, si se observa este hueso en *Hyphessobrycon compressus*, en posición lateral su forma recuerda una “X”, debido a que hay dos proyecciones ventrales (Lámina IIb-17, Vb-17).

Brycon guatemalensis (Lámina IIb-12, Vb-12) y *B. meeki* (Lámina IIb-11, Vb-11) también son semejantes a *A. mexicanus*, aunque en el primero la proyección ventral es ancha, robusta y unida al rinoesfenoides.

Pteroesfenoides (= pleuroesfenoides o alisfenoides)

En *Astyanax mexicanus* es de forma rectangular en vista lateral, de textura y bordes lisos. Forma parte del techo del cráneo y divide junto con el orbitoesfenoides a la cavidad ocular. Dorsalmente se articula con el frontal, lateralmente con el esfenótico, ventralmente con el paraesfenoides y anteriormente con el orbitoesfenoides. Un pequeño foramen se presenta entre la unión del orbitoesfenoides y el pteroesfenoides, es el espacio donde se inserta el nervio troclear (Weitzman, 1962) (Lámina IIb-15, Vb-15).

Charax gibbosus lo tiene de forma cuadrada en vista lateral, de textura y bordes lisos (Lámina IIa-1, Va-1). Mientras que en *Roeboides guatemalensis* son parecidos a *A. mexicanus*, sólo que más largos (Lámina IIa-2, Va-2).

La forma que tiene este hueso en *Bramocharax baileyi* (Lámina IIa-8, Va-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7, Va-7), *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, Va-6), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9, Va-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10, Va-10) es casi igual a *A. mexicanus*, pero en estas especies es más alargado y ventralmente presentan un pliegue óseo central

Por otra parte, estos huesos en *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina IIa-3, Va-3), *A. lacustris* (Lámina IIa-4, Va-4), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5, IVa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIb-13, Vb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIb-14, Vb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-16, Vb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-17, Vb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18, Vb-18), son parecidos a *A. mexicanus* excepto que en el primero son más pequeños y en el último que se encuentra una estructura a manera quilla en la parte medio ventral.

Brycon guatemalensis (Lámina IIb-11, Vb-11) y *Brycon meeki* (Lámina IIb-12, Vb-12) también son similares a *A. mexicanus*, excepto que presentan bordes muy irregulares.

Rinoesfenoides

En *Astyanax mexicanus* es pequeño de forma cuadrada o irregular. Se localiza en posición anterior al orbitoesfenoides, entre los etmoides laterales. El rinosfenoides osificado solo se registró en 5 individuos, en el resto posiblemente se perdió durante el proceso de transparentación o bien pudiera estar reducido o ausente (Lámina IIb-15, Vb-15).

En los dos ejemplares revisados de *Charax gibbosus* no se observó esta estructura (Lámina IIa-1, Va-1). Sin embargo en *Roebooides guatemalensis* es de forma tubular o casi rectangular. En un ejemplar fue tan largo que casi llegó al borde anterior del orbitoesfenoides (Lámina IIa-2, Va-2).

En *Bramocharax baileyi* (Lámina IIa-8, Va-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7, Va-7) y *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, Va-6) tampoco se presentó, pero en un ejemplar (de tres) de *Bramocharax* sp. lo tuvo pequeño, de forma circular (Lámina IIa-10, Va-10) y en algunos ejemplares de *B. caballeroi* fue de forma rectangular y más grande que en *A. mexicanus* (Lámina IIa-9, Va-9).

En *Acestrorhynchus falcirostris* es grande de forma irregular (Lámina IIa-3, Va-3) mientras que en *A. lacustris* es de forma de semicircular y se articula ventralmente con el paraesfenoides (Lámina IIa-4, Va-4). *Oligosarcus hepsetus* lo tiene pequeño, de forma rectangular (Lámina IIa-5, Va-5)

Al igual que en las otras especies señaladas, en *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIb-13, Vb-13) y en *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-13, Vb-13) no se observó esta estructura. En *Knodus* sp. es grande con forma rectangular y márgenes redondeados, unido directamente al orbitoesfenoides y al etmoides lateral (Lámina IIb-14, Vb-14). En *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-17, Vb-17) y en *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-18, Vb-18) se presenta grande y de forma irregular pero en el caso del primero puede o no estar unido al etmoides lateral mientras que en el segundo tiene contacto con el orbitoesfenoides y en un ejemplar estaba unido con la parte dorsal del cráneo.

Brycon guatemalensis (Lámina IIb-12, Vb-12) y *Brycon meeki* (Lámina IIb-11, Vb-11) lo tienen de forma irregular y grande.

Frontal

En *Astyanax mexicanus* son laminares que cubren gran parte de la región dorsal del cráneo, conectados entre sí por la barra epifisiaria (infrafrontal) y separados por la presencia de dos fontanelas craneales, la anterior siempre es más pequeña que la posterior. Ventralmente presentan una quilla en posición media. Dorsalmente se encuentran articulados con el etmoides medio, nasal y los etmoides laterales, posteriormente con los parietales y ventralmente con el orbitoesfenoides, pteroesfenoides, esfenoides y pterótico. Cada frontal presenta canales del sistema acusticolateral. En una vista dorsal del cráneo, se pueden observar 5 canales principales, la primera es una rama larga y ancha que se dirige hacia la parte anterior y se comunica con el canal nasal; la segunda se dirige hacia la barra epifisiaria y se comunica con su contraparte del lado opuesto; del lado contrario a esta rama, se localiza otra dividida en dos: la tercera que corre hacia la parte anterior del cráneo y la cuarta que va hacia la parte posterior y se comunica con el canal del pterótico. Finalmente, la quinta rama es la posterior que se comunica con el canal sensorial del parietal (Lámina IIIb-15).

La forma en *Charax gibbosus* es similar a *A. mexicanus*, pero más alargado, con bordes laterales rectos y el margen posterior con varias proyecciones; sin barra epifisiaria, por lo que los frontales se comunican directamente entre sí (Lámina IIIa-1). En *Roeboides guatemalensis* también es alargado pero la barra epifisiaria está bien desarrollada y ancha; Las fontanelas craneales prácticamente son de la misma longitud (Lámina IIIa-2).

Bramocharax baileyi en general es similar a *A. mexicanus* pero con márgenes laterales rectos; la barra epifisiaria está bien desarrollada (Lámina IIIa-8). *B. dorioni* (Lámina IIIa-7) *B. bransfordi* (Lámina IIIa-6) y *B. caballeroi* (Lámina IIIa-9) son muy similares a *B. baileyi*. En el caso de *Bramocharax* sp. en general son parecidos a *A. mexicanus* pero presenta las siguientes diferencias: con 4 o 5 canales laterosensoriales principales, el primero es corto (no llega hasta el borde anterior del frontal como en las otras especies aquí descritas) y ancho, se dirige hacia la parte anterior y se comunica con el canal nasal; el segundo se dirige hacia la barra epifisiaria y se comunica con su contraparte del lado opuesto; el tercero corre hacia la parte anterior del cráneo y el cuarto puede presentarse hacia la parte anterior del cráneo o no. Finalmente, el quinto se comunica con el canal sensorial del parietal (Lámina IIIb-10).

En *Acestrorhynchus falcistrostris* son laminares, alargados, con el margen lateral cóncavo, separado por la presencia de dos fontanelas craneales, la anterior más pequeña que la posterior; la barra epifisiaria está bien desarrollada; cada frontal presenta 5 canales del sistema acusticolateral, con disposición similar a *A. mexicanus* pero el quinto no llega a cruzar el margen posterior del frontal (Lámina IIIa-3). En *A. lacustris* (Lámina IIIa-4) y en *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIIa-5) son parecidos a *A. falcistrostris* excepto que en el primero presenta 4 canales del sistema acusticolateral, faltando el que se dirige al pterótico y en el segundo la disposición de dichos canales es semejante a *A. mexicanus*.

Bryconamericus terrabensis (Lámina IIIb-13) y *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIIb-16) son parecidos a *A. mexicanus* excepto que en el primero la barra epifisiaria está reducida, por lo que las dos fontanelas craneales casi están juntas. En una vista dorsal, se pueden

observar de 4 a 5 canales principales del sistema laterosensorial, siendo el que se comunica con el canal del pterótico el que está reducido. El margen lateral del frontal es convexo en *Deuterodon iguape*, además la barra epifisiaria es delgada y se distinguen claramente las dos fosas. Con 4 a 5 canales principales del sistema laterosensorial, siendo el que se comunica con el canal del pterótico el que puede estar reducido (Lámina IIIb-18). *Knodus* sp. (Lámina IIIb-14) e *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIIb-17) tienen forma similar a *A. falcirostris* pero sólo tienen 4 canales principales del sistema laterosensorial; barra epifisiaria bien desarrollada y en el caso del último las fontanelas son grandes, especialmente la anterior donde el borde está muy cerca del margen anterior del frontal

Los márgenes laterales son curvos en *Brycon guatemalensis* (Lámina IIIb-12) mientras que en *Brycon meeki* (Lámina IIIb-11) son rectos. Ambas especies presentan la barra epifisiaria bien desarrollada; las fontanelas craneales son del mismo tamaño; con 5 canales laterosensoriales principales con disposición semejante a *A. mexicanus* aunque el primer canal es más delgado.

Esfenótico (= autoesfenótico)

En *Astyanax mexicanus* es de forma cuadrangular con ángulos curvos. Presenta un proceso alargado con el margen ventral redondeado, que se proyecta hacia los lados del cráneo. En posición lateral se observa que se dirige dorsoventralmente. Se ubica por debajo de los frontales y se articula con el pterótico y el proótico (Lámina IIIb-15, IVb-15, Vb-15).

En *Charax gibbosus* tiene forma triangular con bordes redondeados; presenta un proceso espinoso pequeño en la parte anterior que se proyecta hacia los lados del cráneo. En posición lateral se observa que se proyectan hacia la parte posterior (Lámina IIIa-1, IVa-1, Va-1). En *Roeboides guatemalensis* son de forma irregular, bordes redondeados y un proceso cuadrado donde su margen anteroventral es más alargado (Lámina IIIa-2, IVa-2, Va-2).

En *Bramocharax baileyi* (Lámina IIIa-8, IVa-8, Va-8), *B. dorioni* (Lámina IIIa-7, IVa-7, Va-7), *B. caballeroi* (Lámina IIIa-9, IVa-9, Va-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina IIIa-10, IVa-10, Va-10) el esfenótico es robusto de forma irregular (aunque en posición lateral se observa de forma casi rectangular); con dos procesos laterales que en el caso del segundo son más grandes que el primero; en el caso del tercero la proyección anterior más larga que la posterior y en el cuarto los procesos laterales son pequeños y cuadrados. En *B. bransfordi* (Lámina IIIa-6, IVa-6, Va-6) es casi cuadrado con bordes irregulares y los procesos son pequeños.

Acestrorhynchus falcirostris los tiene de forma irregular con un pequeño proceso curvo hacia la parte central del hueso (Lámina IIIa-3, IVa-3, Va-3), mientras que en *A. lacustris* el proceso espiniforme es largo y curvo (Lámina IIIa-4, IVa-4, Va-4). *Oligosarcus hepsetus* los tiene de forma cuadrada, con un pequeño proceso espinoso en el ángulo anteroventral (Lámina IIIa-5, IVa-5, Va-5).

En *Bryconamericus terrabensis* es de forma casi cuadrada con bordes redondeados y un proceso espinoso separado del margen ventral por una pequeña muesca (Lámina IIIb-13,

IVb-13, Vb-13). En *Knodus* sp es semejante al anterior (Lámina IIIb-14, IVb-14, Vb-14), excepto que el proceso espinoso es menos desarrollado en comparación con todas las especies anteriores.

Astyanax bimaculatus (Lámina IIIb-16, IVb-16, Vb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIIb-17, IVb-17, Vb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIIb-18, IVb-18, Vb-18) son semejantes a *A. mexicanus*, excepto que en el primero el proceso espinoso es más largo llegando a tocar el borde anteroventral; en el segundo el proceso espinoso es más largo debido a que llega hasta el borde ventral del esfenótico y en el tercero el proceso espinoso esta localizado en el margen anterior, es puntiagudo y ligeramente separado.

En *Brycon guatemalensis* es de forma irregular, en posición lateral tiene una proyección espinosa grande que se proyecta anterolateralmente (Lámina IIIb-12, IVb-12, Vb-12). *B. meeki* es semejante a *A. mexicanus* (Lámina IIIb-11, IVb-11, Vb-11).

Pterótico

En *Astyanax mexicanus* es de forma casi cuadrada (en posición lateral). Cada pterótico presenta un proceso redondeado que se proyecta posteroventralmente y da fijación al músculo elevador del opérculo (Weitzman, 1962). Este proceso es corto y delgado ya que no llega hasta la unión del exoccipital con el pterótico. Estos huesos anteriormente se articulan con el esfenótico, dorsalmente con el frontal y parietal, medioventralmente con el proótico, posteriormente con el epioccipital, formando parte de los canales simicirculares del oído, además se articula con el hiomandibular por medio de un surco. En la superficie dorsal se encuentra un canal sensolateral en forma de "V" y en su vértice se encontró un pequeño orificio. Se observa un pequeño foramen entre el esfenótico y el pterótico. El extrascapular cubre una parte del pterótico (Lámina Vb-15).

Charax gibbosus (Lámina Va-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina Va-a) lo tienen de forma irregular pero en el caso del primero el proceso es bifurcado y se proyecta posteroventralmente; canal sensolateral con forma de "V", mientras que en el segundo el proceso es corto, con el margen posterior cuadrado.

En *Bramocharax baileyi* (Lámina Va-8), *B. bransfordi* (Lámina Va-6), *B. caballeroi* (Lámina Va-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina Va-10) son de forma cuadrada, pero en la primera especie se presenta un proceso redondeado que da fijación al músculo elevador del opérculo que es corto y delgado y puede o no presentarse un pequeño foramen entre el esfenótico y el pterótico; en la segunda especie el proceso que da fijación es largo y delgado (en posición ventral se ve que el borde posterior se proyecta a manera de pico); en la tercera el proceso es redondeado, corto y delgado que en posición ventral se ve que el borde posterior se proyecta formando dos picos, con un foramen entre el esfenótico y el pterótico y en la cuarta especie el proceso es corto y delgado (en posición ventral se observó que el borde posterior se proyecta a manera de pico), puede o no presentarse un foramen entre el esfenótico y el pterótico. En *B. dorioni* (Lámina Va-7) es de forma rectangular, el proceso redondeado que da fijación es largo y robusto, puede o no presentarse un foramen entre el esfenótico y el pterótico. En todos los *Bramocharax* la

rama posterior del canal laterosensorial es reducida, mientras que la anterior es más grande, sobrepasando el margen anterior del pterótico.

En *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina Va-3) el pterótico es rectangular con un proceso redondeado y largo, con bordes irregulares que llegan a sobrepasar el margen posterior del epioccipital. En *A. lacustris* también son rectangulares, pero el proceso redondeado es corto, no llega a sobrepasar el margen posterior del epioccipital. En *O. hepsetus* (Lámina Va-5) son cuadrados y el proceso es redondeado, delgado y muy largo que llega a sobrepasar el margen posterior del epioccipital. En las tres especies el canal laterosensorial tiene forma de "V", siendo el brazo posterior más pequeño que el anterior y en su vértice esta un pequeño orificio, además presenta un diminuto foramen entre el esfenótico y el pterótico

Knodus sp. los tiene como *O. hepsetus*, pero el el proceso redondeado es corto y delgado, sin foramen entre el pterótico y el esfenótico. La rama posterior del canal laterosensorial está reducida, mientras que el anterior es más grande, pero no sobrepasa el margen anterior del pterótico (Lámina Vb-14).

En *Bryconamericus terrabensis* (Lámina Vb-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina Vb-16) y *Deuterodon iguape* (Lámina Vb-18) es cuadrado, el proceso redondeado es delgado y corto y sin foramen entre el esfenótico y el pterótico. En *Hyphessobrycon compressus* es similar a *A. mexicanus*, excepto que el proceso redondeado es más largo y grueso por lo que alcanza a cubrir parte del exoccipital. Canal sensorial en forma de "V" pero reducido y no sale del margen dorsal del pterótico. Sin foramen entre esfenótico y el pterótico (Lámina Vb-17).

Brycon guatemalensis (Lámina Vb-12) en general lo tiene como *A. mexicanus* pero el proceso redondeado es más largo y espinoso; con un foramen entre el esfenótico y el pterótico. En *B. meeki* es irregular pero el proceso redondeado es triangular y muy largo llegando hasta el exoccipital; con un foramen entre el esfenótico y el pterótico (Lámina Vb-11).

Proótico

En *Astyanax mexicanus* es grande de forma muy compleja a manera de medio arco, con márgenes redondeados. Constituye buena parte de la base del cráneo. Anteriormente se articula con el pteroesfenoides; medialmente con el proótico; posteriormente con el opistótico, exoccipital y el basioccipital y dorsalmente con el esfenótico y el pterótico y ventralmente con el paraesfenoides. Con tres forámenes de diferentes tamaños, siendo el auditivo el más grande (Lámina Vb-15).

En *Charax gibbosus* tiene forma de medio arco, alargado con márgenes rectos, con la parte dorsal de forma rectangular (Lámina Vb-13). En *Roebooides guatemalensis* también tienen forma de medio arco, pero en la parte dorsal los márgenes son redondeados (Lámina Va-2).

En *Bramocharax baileyi* y *Bramocharax* sp. (Lámina Va-10), lo presentan con márgenes rectos y la parte dorsoposterior se proyecta hacia atrás, formando una lengüeta (Lámina Va-

8. *B. dorioni* (Lámina Va-7), *B. caballeroi* (Lámina Va-9) y *B. bransfordi* son similares a *A. mexicanus*, pero con márgenes rectos. Este último además tiene la parte dorsal más ancha (Lámina Va-6).

Acestrorhynchus falcirostris presenta el proótico con bordes rectos, pero la parte ventral es muy grande en comparación con el dorsal (Lámina Va-3). *A. lacustris* es similar a *A. falcirostris* (Lámina Va-4), al igual que *Oligosarcus hepsetus* pero en este último la parte ventral presenta márgenes redondeados (Lámina Va-5).

Bryconamericus terrabensis (Lámina Vb-4), *Astyanax bimaculatus* (Lámina Vb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina Vb-17) y *Deuterodon iguape* en general son semejantes a *A. mexicanus*, excepto que en el primero los bordes son más angulosos y en el último la parte ventral es cuadrada. En *Knodus* sp. estas estructuras se observaron rectangulares (Lámina Vb-14).

Brycon guatemalensis (Lámina Vb-12) y *B. meeki* (Lámina IVb-11, Vb-11) son semejantes a *A. mexicanus*.

Epioccipital (= epiótico)

En *Astyanax mexicanus* es tubular y liso; forma los canales semicirculares verticales del sistema auditivo. Se encuentran articulados dorsalmente al supraoccipital, posteroventralmente con el exoccipital, y anteroventralmente con el pterótico. Lateralmente presentan un canal (proceso) horizontal que conecta al epioccipital con el pterótico, dividiendo las fosas temporales en dos de cada lado, de tamaño casi igual (Lámina IIIb-15, Vb-15).

En *Charax gibbosus* los canales semicirculares están más plegados y compactos, por lo que las fosas temporales son más pequeñas y el margen posterior recto. El proceso horizontal sobresale del margen posterior del epiótico (Lámina IIIa-1, Va-1). En *Roeboides guatemalensis* la parte ventral del canal semicircular es más alargada que la dorsal. La fosa temporal dorsal es más pequeña que la ventral. El margen posterior es recto y el proceso horizontal es delgado y sobresale del margen posterior del epiótico (Lámina IIIa-2, Va-2).

Bramocharax baileyi (Lámina IIIa-8, Va-8), *B. dorioni* (Lámina IIIa-7, Va-7) y *B. bransfordi* (Lámina IIIa-6, Va-6) tienen los canales semicirculares tubulares y lisos con el margen posterior curvo. Existe un proceso horizontal delgado y largo sobrepasando el borde posterior. En *B. caballeroi* los canales también son semicirculares con el margen posterior curvo pero el proceso horizontal es grueso y no sobrepasa el borde posterior (Lámina IIIa-9, Va-9). *Bramocharax* sp. en general es similar a *B. caballeroi*, pero el proceso horizontal es más delgado (Lámina IIIa-10, Va-10).

Acestrorhynchus falcirostris tiene los canales semicirculares pequeños y lisos con el margen posterior recto. El proceso horizontal no rebasa el margen del epioccipital. Las fosas temporales son muy pequeñas (Lámina IIIa-3, Va-3). *A. lacustris* es similar al anterior pero el proceso horizontal es más delgado (Lámina IIIa-4, Va-4). En *Oligosarcus*

hepsetus los canales semicirculares son compactos con el margen posterior curvo. Las fosas temporales son pequeñas y el proceso horizontal grueso (Lámina IIIa-5, Va-5).

Bryconamericus terrabensis en general es semejante a *A. mexicanus*. pero el borde posterior es recto y el proceso horizontal rebasa ligeramente este borde (Lámina IIIb-13, Vb-13). En *Knodus* sp. los canales semicirculares son grandes; el margen posterior curvo; el proceso horizontal muy delgado y no sobrepasa el margen del epioccipital (Lámina IIIb-14, Vb-14). *Astyanax bimaculatus* tiene la parte anterior del canal semicircular más ancha que la ventral, el proceso horizontal es delgado y no sobrepasa el margen posterior (Lámina IIIb-16, Vb-16). *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIIb-17, Vb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IIIb-18, Vb-18) son similares a *A. bimaculatus*, excepto que en el caso del primero el proceso horizontal es más delgado y el margen posterior es recto y en el caso del segundo el margen posterior es recto y la anchura que presenta la parte dorsal es notable.

Brycon guatemalensis y *B. meeki* (Lámina IIIb-11, Vb-11) tienen canales semicirculares con el margen posterior curvo. El proceso horizontal se proyecta después del margen posterior y las fosas temporales son casi del mismo tamaño (Lámina IIIb-12, Vb-12).

Opistótico

En *Astyanax mexicanus* es pequeño, delgado, de forma sacular, con ángulos redondeados. Se encuentran sobre la unión entre el pterótico, exoccipital y proótico pero no toca el margen posterior de estas estructuras (Lámina IVb-15).

Charax gibbosus lo tiene de forma romboidal, el margen posterior del opistótico llega hasta el margen posterior del pterótico y exoccipital (Lámina IVa-1). En los ejemplares estudiados de *Roebooides guatemalensis* (Lámina IVa-2) no existe este hueso.

En *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina IVa-3), *A. lacustris* (Lámina IVa-4) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IVa-5) no se observaron estos huesos.

Bramocharax baileyi (Lámina IVa-8), *B. dorioni* (Lámina IVa-7) y *Bramocharax* sp. (Lámina IVb-10) lo tienen con forma similar a una "bota" (vista ventral) donde la parte dorsal es delgada y recta y la posterior es alargada y ancha. casi rectangular con bordes irregulares; el margen posterior del opistótico toca el borde posterior del exoccipital y el pterótico. En *B. bransfordi* (Lámina IVa-6) y *B. caballeroi* (Lámina IVa-9) son similares a *A. mexicanus* pero en el caso del último el borde posterior del opistótico si llega a tocar el borde posterior del epioccipital y el pterótico

Bryconamericus terrabensis (Lámina IVb-13) y *Knodus* sp. (Lámina IVb-14) lo tiene de forma sacular, pequeño no llega a cubrir más de la mitad de la unión entre el pterótico y el exoccipital. En *Astyanax bimaculatus* (Lámina IVb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IVb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IVb-18) el opistótico también es sacular pero de tamaño más grande en comparación a las especies anteriores.

Brycon guatemalensis los tiene en forma de “bota” (Lámina IVb-12) mientras que en *B. meeki* (Lámina IVb-11) son de forma sacular y en ambos el opistótico toca el borde posterior del epioccipital y el pterótico.

Parietal

En *Astyanax mexicanus* es laminar, de forma rectangular con el margen anterior y posterior curvos, que cubren la parte posterior del cráneo. Están separados por una fontanela craneana. Sin accidentes anatómicos. Se articulan dorsoanteriormente con el frontal, posteriormente con el epioccipital, dorsoposteriormente con el supraoccipital y lateroventralmente con el pterótico. Los canales laterosensoriales de cada parietal se comunican entre sí en posición dorsal y posterolateralmente con el extraescapular (Lámina IIIb-15, Vb-15).

En *Charax gibbosus* son de forma irregular, la parte lateral externa es ancha mientras que la parte interna posterior se proyecta hacia atrás del cráneo. Con bordes irregulares. El margen posterior presenta una escotadura profunda (Lámina IIIa-1, Va-1). *Roeboides guatemalensis* es similar a *Ch. gibbosus*, con la diferencia del notable desarrollo del margen lateroposterior interno ya que su ápice llega incluso a sobrepasar el margen posterior del epioccipital, condición que no se dio en ninguna de las otras especies aquí descritas (Lámina IIIa-2, Va-2).

Bramocharax baileyi (Lámina IIIa-8, Va-8) y *B. dorioni* (Lámina IIIa-7, Va-7) son similares a *Ch. gibbosus*. En *B. bransfordi* la parte anterior externa es globosa mientras que la parte interior se adelgaza, el margen posterior interno forma una pequeña prolongación hacia atrás del cráneo. En el margen posterior hay una profunda escotadura (Lámina IIIa-6, Va-6). *Bramocharax* sp. (Lámina IIIb-10 Vb-10) y *B. caballeroi* son semejantes a *A. mexicanus*, excepto que en el primero los márgenes son más redondeados y en el segundo las prolongaciones posteriores son más largas (Lámina IIIa-9, Va-9).

Oligosarcus hepsetus es muy parecido a *B. baileyi* sólo que con bordes irregulares (Lámina IIIa-5, Va-5).

Acestrorhynchus falcirostris (Lámina IIIa-3, Va-3), *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina IIIa-4, Va-4), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIIb-13, Vb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIIb-14, Vb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIIb-16, Vb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIIb-17, Vb-17), *Deuterodon iguape* (Lámina IIIb-18, Vb-18), *Brycon guatemalensis* Lámina (IIIb-12, Vb-12) y *B. meeki* (Lámina IIIb-11, Vb-11) son prácticamente iguales a *A. mexicanus* excepto en el primero que presenta los bordes laterales externos con dos ondulaciones

Supraoccipital

Es un hueso medial en *Astyanax mexicanus*, que forma la parte posterior del cráneo. Dorsoanteriormente se articula con los parietales y forma el borde posterior de la fontanela dorsal posterior, ventrolateralmente con el epioccipital y ventralmente con el pterótico. En vista dorsal, el supraoccipital tiene forma de triángulo isósceles, en medio se observa un

surco que se extiende hacia la parte posterior. La espina supraoccipital rebasa el margen posterior de los epioccipitales. En posición ventral se proyecta una quilla que se relaciona con el complejo neural del aparato de Weber (Mejía y Díaz-Pardo. 1991). La relación entre el ancho de la base y la altura de la espina del supraoccipital es de 1:1.6 (Lámina IIIb-15, Vb-15).

Este elemento óseo tiene la misma forma en todas las especies estudiadas, lo que cambia es el ancho y la longitud de la espina supraoccipital, por lo que se estableció la relación entre estas dos medidas para poder compararlas. Así en *Charax gibbosus* la proporción longitud anchura es = 1:3.3 (Lámina IIIa-1, Va-1), *Roeboides guatemalensis* = 1:3.5 (Lámina IIIa-2, Va-2), *Bramocharax baileyi* = 1:2.4 (Lámina IIIa-8, Va-8), *B. dorioni* = 1:2.2 (Lámina IIIa-7, Va-7), *B. bransfordi* = 1:2.6 (Lámina IIIa-6, Va-6), *B. caballeroi* = 1:1.7 (Lámina IIIa-9, Va-9), *Bramocharax* sp. = 1:2.3 (Lámina IIIb-10, Vb-10), *Acestrorhynchus falcirostris* = 1:3.0 (Lámina IIIa-3, Va-3), *A. lacustris* = 1:1.3 (Lámina IIIa-4, Va-4), *Oligosarcus hepsetus* = 1:2.75 (Lámina IIIa-5, Va-5), *Bryconamericus terrabensis* = 1:3 (Lámina IIIb-13, Vb-13), *Knodus* sp. = 1:1 (Lámina IIIb-14, Vb-14), *Astyanax bimaculatus* = 1:2 (Lámina IIIb-16, Vb-16), *Hyphessobrycon compressus* = 1:1.5 (Lámina IIIb-17, Vb-17), *Deuterodon iguape* = 1:2.1 (Lámina IIIb-18, Vb-18), *Brycon guatemalensis* = 1:3.5 (Lámina IIIb-12, Vb-12) y *B. meeki* = 1:3.4 (Lámina IIIb-11, Vb-11)

Exoccipital

En *Astyanax mexicanus* es laminar, de textura lisa, que forman la parte inferoposterior de la caja craneana. Cada uno se puede dividir en dos partes, una dorsal laminar, alargada, donde en su parte inferior se encuentra el foramen magnum y una ventral globosa que constituye el techo de la cápsula ótica para el otolite lagena. Dorsalmente se articulan con el epioccipital, ventralmente con el basioccipital, anteriormente con el proótico y anterolateralmente con el pterótico y opistótico (Lámina Vb-15).

Charax gibbosus tiene la parte dorsal reducida por lo que la parte globosa esta cerca del borde ventral del epioccipital (Lámina Va-1). En *Roeboides guatemalensis* son estructuras grandes, donde la parte dorsal es larga, lo que hace que la parte globosa esté separada del exoccipital (Lámina Va-2).

En posición lateral se observó en *Bramocharax baileyi* que la parte dorsal es alargada y bifurcada; en la parte media reciben la prolongación del proótico (Lámina Va-8).

Acestrorhynchus falcirostris (Lámina Va-3), *B. bransfordi* (Lámina Va-6), *B. caballeroi* (Lámina Va-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina Va-10) también se parecen a *A. mexicanus* excepto que en el primero es una estructura más compacta; en el segundo la parte dorsal es más grande; en el tercero y cuarto la parte dorsal es mucho más amplia

B. dorioni (Lámina Va-7), *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina Va-4), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina Va-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina Vb-13), *Knodus* sp. (Lámina Vb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina Vb-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina Vb-17), *Deuterodon iguape* (Lámina Vb-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina Vb-12) y *B. meeki* (Lámina Vb-11) son semejantes a *A. mexicanus*.

Otolitos

En *Astyanax mexicanus* son tres estructuras óseas: El lapillus de forma ovoidal que se localiza dentro del saco utricular formado a su vez por el proótico; La sagitta de forma espiniforme que se localiza en el hueco sacular formado por el proótico, basioccipital y exoccipital y el asteriscus que es el más grande de los otolitos, de forma semicircular con pequeñas proyecciones alrededor de su borde (Lámina IIIb-15).

En *Charax gibbosus* (Lámina IVa-1), *Bramocharax baileyi* (Lámina IVa-8) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IVa-5) el lapillus y asterisco son parecidos a *A. mexicanus*, la sagitta no se observó.

En *Roeboides guatemalensis* sólo se pudo observar al asterisco, que es parecido a *A. mexicanus* (Lámina IVa-2).

Bramocharax dorioni tiene el lapillus y el asterisco semejantes a *A. mexicanus*, la sagitta tiene forma de un tubo curvo (Lámina IVa-7). En *B. bransfordi* el lapillus es de forma irregular. El asterisco es circular sin pequeñas proyecciones alrededor de su borde y la sagitta no se observó en ninguno de los ejemplares estudiados (Lámina IVa-6). En *B. caballeroi* el lapillus y el asterisco son semejantes a *A. mexicanus*, aunque algunos ejemplares presentaron un borde circular interno y la sagitta es en forma de cuña (Lámina IVa-9). *Bramocharax* sp. tiene estos huesos similares a los de *A. mexicanus*, pero la sagitta es de forma irregular alargada (Lámina IVb-10).

Acestrorhynchus falcirostris tiene el lapillus triangular, con bordes redondeados y un canal central. La sagitta es espiniforme, con un margen aplanado y el asterisco ovoidal con el margen armado de una serie de proyecciones (Lámina IVa-3).

En *A. lacustris* y en *Bryconamericus terrabensis* no se observaron estas estructuras.

En *Knodus* sp. (Lámina IVb-14) los tres huesos fueron semejantes a *A. mexicanus*. *Astyanax bimaculatus* tiene el asterisco semejante a *A. mexicanus* y la sagitta es más ancha (Lámina IVb-16), mientras que en *Hyphessobrycon compressus* el lapillus es de forma circular, la sagitta espiniforme y asterisco circular, pero sin la muesca central (Lámina IVb-17). En *Deuterodon iguape* el lapillus es ovoidal, la sagitta es gruesa y rectangular y el asteriscus semicircular (Lámina IVb-18).

En *Brycon guatemalensis* no se observaron y Weitzman (1962) no los describió en *B. meeki*.

Paraesfenoides

En *Astyanax mexicanus* se ubica desde el techo de la cavidad bucal hasta la base posterior del cráneo, por lo que es el más largo de todos. Se articula anteriormente con el vómer y dorsoposteriormente con el proótico y el basioccipital. Casi a la mitad del hueso, se forma una quilla que es donde se une, mediante ligamentos a los suspensores faríngeos. En su

parte posterior se forman dos procesos laminares a manera de media luna (Lámina IVb-15, Vb-15).

En *Charax gibbosus* es largo, como en *A. mexicanus* y de perfil ligeramente curvo. En su parte posterior no se observaron procesos laminares (Lámina IVa-1, Va-1), mientras en *Roeboides guatemalensis* el perfil es más curvo que en *Ch. gibbosus*. En su parte posterior se observó un solo proceso laminar (Lámina IVa-2, Va-2).

En todos los *Bramocharax* el paraesfenoides es alargado y curvo y presentan una pequeña proyección con forma de pico en el margen ventral, a la altura del proótico. Todos ellos difieren en el grosor y la parte posterior de este hueso, así en *Bramocharax baileyi* al final se forman dos procesos laminares, el dorsal muy ancho que se une al basioccipital y el ventral termina en punta (Lámina IVa-8, Va-8). En *B. bransfordi* (Lámina IVa-6, Va-6), *B. dorioni* (Lámina IVa-7, Va-7) y *B. caballeroi* con un solo proceso laminar (Lámina IVa-9, Va-9) y *Bramocharax* sp. en también se forman dos procesos laminares a manera de media luna (Lámina IVb-10, Va-10).

En *Acestrorhynchus falcistrostris* es largo, pero de perfil recto. La proyección que une al paraesfenoides con el proótico es redondeada y ancha. La parte posterior, con una sola proyección que llega a sobrepasar el borde del basioccipital, situación que no se había dado en ninguno de los peces estudiados (Lámina IVa-3, Va-3). En *Acestrorhynchus lacustris* también tiene el perfil recto, pero la proyección que une al paraesfenoides con el proótico es delgada. La parte posterior en forma de media luna llega a sobrepasar el borde del basioccipital (Lámina IVa-4, Va-4). Por otro lado, *Oligosarcus hepsetus* es parecido a *A. mexicanus*, aunque menos curvo (Lámina IVa-5, Va-5).

Bryconamericus terrabensis (Lámina IVb-13, Vb-13). *Knodus* sp. (Lámina IVb-14, Vb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IVb-16, Vb-16). *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IVb-17, Vb-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina IVb-18, Vb-18) son muy similares a *A. mexicanus* excepto que en el primero es más curvo; en el segundo es más delgado y en el cuarto se aprecia más grueso.

Brycon guatemalensis tiene el perfil curvo y en la parte posterior no se forma ningún proceso (Lámina IVb-12, Vb-12), al igual que *B. meeki* (Lámina IVb-11, Vb-11).

Basioccipital

En *Astyanax mexicanus* constituye la base posterior del cráneo, con una parte anterior globosa y una anterior laminar. Dorsalmente se articula con el exoccipital, anteriormente con el proótico, ventromedialmente con el paraesfenoides y posteriormente con la primera vértebra. El basioccipital también forma parte de la cápsula ótica para la lagena y la parte posterior de la cavidad sacular del asteriscus. El margen posterior de la parte globosa llega hasta el margen anterior del paraesfenoides (Lámina IVb-15, Vb-15).

Charax gibbosus (Lámina IVa-1, Va-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina IVa-2, Va-2) en lo general son parecidos a *A. mexicanus*, excepto que en el primero el margen posterior de la parte globosa llega hasta el margen anterior del paraesfenoides y en el segundo la

parte anterior está reducida, incluso pareciera comprimida por lo que en una vista ventral se observaron muy juntas y el margen posterior de la parte globosa llega hasta el margen anterior del paraesfemoides

Bramocharax baileyi (Lámina IVa-8, Va-8), *Bramocharax* sp. (Lámina IVa-10, Va-10), *Acestrorhynchus falcistrostris* (Lámina IVa-3, Va-3), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IVa-5, Va-5), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IVb-16, Vb-16), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IVb-13, Vb-13), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IVb-17, Vb-17), *Deuterodon iguape* (Lámina IVb-18, Vb-18) y *Brycon meeki* (Lámina IVb-11, Vb-11) son semejantes a *A. mexicanus*.

Bramocharax dorioni (Lámina IVa-7, Va-7), *B. bransfordi* (Lámina IVa-6, Va-6), *B. caballeroi* (Lámina IVa-9, Va-9), *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina IVa-4, Va-4) y *Brycon guatemalensis* (Lámina IVb-12, Vb-12) también son parecidos a *A. mexicanus*, pero en los tres primeros el margen posterior de la parte globosa no llega hasta el margen anterior del paraesfemoides; en el cuarto y quinto el margen posterior de la parte globosa no llega hasta el margen anterior del paraesfemoides y en *Knodus* sp. en posición ventral, la distancia entre las dos cápsulas se ha reducido hasta quedar juntas (Lámina IVb-14, Vb-14)

Premaxilar

En *Astyanax mexicanus* son huesos fuertes y triangulares. La parte anterior es corta y la posterior es alargada. Se articula dorsalmente con el etmoides y el nasal y lateralmente con el maxilar. Cada premaxila con dos hileras de dientes y en un ejemplar se observó una hilera de reemplazo. La hilera anterior consiste de cuatro dientes cada uno con tres, a veces cuatro cúspides. La hilera posterior con cuatro a cinco dientes, cada uno con tres a seis cúspides. La superficie dorsal de la premaxila es lisa, mientras la ventral con un pequeño foramen. Un espécimen tuvo un diente malformado en la hilera posterior (Lámina I1b-1, VIb-15).

En *Charax gibbosus* la parte posterior es más larga que en *A. mexicanus*; con 10 a 13 dientes unicúspides, los primeros y los últimos muy grandes. Con una hilera de dientes de reemplazo (Lámina I1a-1, VIa-1). En *Roeboides guatemalensis* la parte posterior es corta; con 2 grandes dientes cónicos en la hilera dental anterior. Hilera posterior con 6 a 9 dientes unicúspides. Presenta una hilera de dientes de reemplazo (Lámina I1a-2, VIa-2).

En *Bramocharax baileyi* la parte anterior y posterior son alargadas. El margen posterior es muy escotado; con bordes muy irregulares y pequeños orificios en la superficie dorsal. Cada premaxila con dos hileras de dientes y una hilera de reemplazo. En los ejemplares estudiados se observó que la hilera dental anterior estuvo constituida de cuatro dientes con 3 a 4 cúspides, de tamaño ligeramente más pequeña que en los cinco dientes posteriores. Estos dientes mostraron de 4 a 6 cúspides (Lámina I1a-8, VIb-8). *B. dorioni* (Lámina I1a-7, VIb-7), *B. bransfordi* (Lámina I1a-6, VIa-6) y *B. caballeroi* (Lámina I1a-9, VIb-9) son parecidos a *B. baileyi*, excepto que en el primer caso presenta pequeños orificios en la superficie dorsal. La hilera dental anterior consistió de cinco dientes pequeños, con dos a cuatro cúspides y la hilera posterior con cinco dientes, cada uno con cuatro a siete cúspides. En el segundo caso, presenta el extremo dorsal muy angosto, con pequeños orificios en la

superficie dorsal y bordes irregulares. La hilera dental anterior presenta cuatro dientes unicúspides pequeños y la posterior con seis dientes uni a tricúspides, el primero más grande, como si fuera un colmillo. En el segundo con o sin pequeños orificios en la superficie dorsal; y en el tercero la hilera dental anterior esta constituida por cuatro dientes, de uni a pentacúspides, la hilera posterior con cinco dientes, cada uno con una a siete cúspides. Por otra parte, *Bramocharax* sp. es como *A. mexicanus* pero la hilera dental anterior del premaxilar tiene cuatro dientes pequeños, con tres a cuatro cúspides, un ejemplar con 7 cúspides y la hilera posterior con cinco dientes, cada uno con tres a ocho cúspides (Lámina IIa-10, VIb-10). En todos ellos cada premaxila con dos hileras de dientes y una hilera de reemplazo.

En *Acestrorhynchus falcirostris* la parte anterior es muy alargada mientras que la posterior y dorsal son cortas, presentan dos orificios de diferente tamaño asociados a un canal del sistema laterosensorial, que a su vez corre en dirección anteroposterior y se comunica con el nasal. Cada premaxila con 11 a 13 dientes unicúspides siendo el segundo y los últimos dientes de mayor tamaño, con diastemas entre todos ellos. Fila de reemplazo presente (Lámina IIa-3, VIa-3). En *A. lacustris* la forma fue muy parecida a *A. falcirostris* aunque más robusto. Solo un ejemplar con 9 dientes cónicos y diastemas entre ellos (Lámina IIa-4, VIa-4). En *Oligosarcus hepsetus* la parte anterior y posterior se proyectan un poco no así la dorsal que es más alargada y presenta un orificio grande que llega al borde anterior del nasal. Cada premaxila con siete dientes unicúspides donde el primero, el sexto y el séptimo son los más grandes. Con fila de reemplazo presente (Lámina IIa-5, VIa-5).

El premaxilar en *Bryconamericus terrabensis* tiene una hilera anterior con 5 a 6 dientes tricúspides. La hilera posterior con 4 dientes tetra a hexacúspides (Lámina IIa-12, VIb-12). En *Knodus* sp. la parte dorsal es puntiaguda; la hilera dental anterior está constituida de 3 a 6 dientes tricúspides mientras que la posterior tiene 4 dientes de tetra a pentacúspides (Lámina IIb-14, Vc-14). En *Astyanax bimaculatus* es similar a los dos anteriores pero la hilera dental anterior con 3 a 4 dientes tricúspides, la hilera posterior con 5 dientes tri a hexacúspides (Lámina IIb-16, Vc-16). La parte posterior es más larga en *Hyphessobrycon compressus*, la fila dental anterior con 7 a 8 dientes tri a pentacúspides y la posterior con 5 dientes de tri a pentacúspides (Lámina IIb-17, Vc-17). *Deuterodon iguape* tiene 5 dientes anteriores y 5 dientes posteriores con 2 a 8 cúspides. La superficie ventral tiene varios forámenes pequeños. Cabe mencionar que en el último caso, los ejemplares utilizados para este estudio presentaron pérdida de piezas dentarias y dientes muy gastados, por lo que no se pudieron realizar los conteos adecuadamente (Lámina Ib18, Vc-18). Todas estas especies tienen una hilera de dientes de reemplazo.

En *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12, VIb-12) y *B. meeki* (Lámina IIb-11) cada premaxila presenta 3 hileras de dientes presentes, la anterior con 9 dientes tricúspides, la medial con 8 dientes tricúspides y la posterior con tres dientes con tetracúspides

Maxila

En *Astyanax mexicanus* es delgado a manera de barra ligeramente cóncava, con la parte anterior más delgada que la posterior. Está articulado anteriormente con la premaxila y la

parte posterior está sobre el dentario. Presenta de 1 a 2 dientes penta a octacúspides, insertados por arriba de la mitad de la longitud de la maxila (Lámina IIa-15, Vc-15).

En *Charax gibbosus* tiene forma de barra cóncava muy larga, su borde posterior llega a cubrir al cuadrado; con 59 a 60 dientes unicúspides (Lámina IIa-1, VIa-1). En *Roeboides guatemalensis* es similar a *Ch. gibbosus* e incluso más cóncavo pero el borde posterior solo se sobrepone al anguloarticular. Con 10 a 12 dientes unicúspides (Lámina IIa-2, VIa-2). En *Oligosarcus hepsetus* tiene forma de barra con márgenes rectos, cada uno con 15 a 23 dientes unicúspides de tamaño similar (Lámina IIa--5, VIa-5).

En *Bramocharax baileyi* este hueso también es una barra con márgenes anteriores ligeramente cóncavos; presenta una hilera dental principal, con 8 a 10 dientes con 3 a 7 cúspides (Lámina IIa-8, VIa-8). *B. caballeroi* es similar a *B. baileyi*, incluso es más cóncavo; la hilera dental principal con 5 a 15 dientes de diferentes tamaños con 2 a 8 cúspides (Lámina IIa-9, VIb-9). *B. dorioni* es parecido a *B. baileyi*, sin embargo la hilera dental principal tiene de 12 a 13 dientes de diferentes tamaños con 1 a 7 cúspides. (Lámina IIa-7, VIb-7). En *B. bransfordi*, el maxilar tiene márgenes rectos y la parte dorsal anterior termina en punta; presenta de 13 a 16 dientes casi del mismo tamaño con 1 a 6 cúspides (Lámina IIa-6, VIa-6). *Bramocharax* sp. se parece a *B. baileyi* pero con menor número de dientes, de tres a siete dientes con 3 a 7 cúspides. (Lámina IIa-10, VIb-10). En todos ellos existe una hilera de dientes de reemplazo.

En *Acestrorhynchus falcirostris* la parte anterior sostiene a los grandes caninos y la posterior sostiene al resto de los dientes; el margen dorsal es casi recto y el ventral es curvo. Cada maxila con 32 a 33 dientes unicúspides, siendo el primero, el segundo, el sexto y el séptimo los de mayor tamaño, con diastemas entre ellos (Lámina IIa-3, V-3). *Acestrorhynchus lacustris* es similar a *A. falcirostris* aunque más robusto. Cada maxila tiene 38 a 39 dientes unicúspides, siendo los primeros 6 más grandes (Lámina IIa-4, VIa-4).

En *Bryconamericus terrabensis* también tiene forma de barra, pero la parte anterior es más delgada con respecto a *A. mexicanus*. Presenta de 1 o 2 dientes con tres a cinco cúspides (Lámina IIb-13, VIb-13). *Knodus* sp. es similar a *B. terrabensis* pero los dientes se encuentran insertados por arriba de la mitad de la longitud de la maxila; tiene de 2 a 3 dientes de tri a pentacúspides (Lámina IIb-14, Vc-14). *Astyanax bimaculatus* en cuanto a la forma del maxilar se parece a *A. mexicanus* pero no se pudo realizar el conteo de los dientes porque ninguno de los ejemplares estudiados los presentó (Lámina IIb-16, Vc-16). En *Hyphessobrycon compressus* la parte anterior más corta y delgada con respecto a las otras especies estudiadas; presenta de 4 a 7 dientes tricúspides, insertados por arriba de la mitad de la longitud de la maxila (Lámina IIb-17, Vc-17). En *Deuterodon iguape* la parte anterior grande y delgada y la posterior ancha y corta; con 3 a 4 dientes insertados en la mitad de la longitud de la maxila, cada uno con 5 a 7 cúspides (Lámina IIb-18, Vc-18).

En *Brycon guatemalensis* la forma del maxilar es similar a *O. hepsetus*; presenta de 10 a 14 dientes uni a tricúspides (un ejemplar con 4) (Lámina IIb-12, VIb-12). *B. meeki* tiene forma de barra, pero la parte anterior es curva y la posterior es recta; con 13 a 15 dientes (Lámina IIb-11).

Dentario

En *Astyanax mexicanus* es robusto de forma casi cuadrada. Está articulado dorsoposteriormente con el anguloarticular y el retroarticular, posteriomedialmente con el cartílago coromeckeliano. Con una hilera de cuatro dientes frontales y algunos posteriores. Primer y tercer diente frontal, similares en tamaño y apariencia; el segundo de tamaño ligeramente más pequeño que el primero. El cuarto más pequeño que los otros tres dientes frontales. Todos ellos con cinco a siete, usualmente seis cúspides. Quinto diente más pequeño que los primeros cuatro, con cinco o seis cúspides, usualmente cinco. Dientes remanentes más pequeños (cinco a diez) con una o dos cúspides. Hilera de reemplazo presente, pero los dientes se encuentran en diversos estados de desarrollo y en posición vertical. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral con tres pequeños forámenes. Este canal continúa en su parte posterior con el canal anguloarticular. Diastemas sinfisiales y laterales ausentes (Lámina IIa-15, Vc-15).

En *Charax gibbosus* es un hueso robusto, alargado, la parte anterior es más delgada, con una hilera de 39 a 40 dientes unicúspides. El primero y el sexto dientes son los más grandes, el segundo, tercero, cuarto y quinto de tamaño intermedio. El resto más pequeños. Hilera de reemplazo presente. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral, con varios pequeños forámenes. Diastema sinfisial ausente, la lateral presente (Lámina IIa-1, VIa-1).

Roeboides guatemalensis es similar a *Ch. gibbosus*, presenta una hilera de 10 a 15 dientes unicúspides. Del primer al cuarto dientes son grandes, sobresaliendo el tercero, que es el mayor y se proyecta hacia delante. El resto van decreciendo paulatinamente de tamaño. Hilera de reemplazo presente. Superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral, con varios forámenes. Diastema sinfisial ausente, pero la lateral presente (Lámina IIa-2, VIa-2).

Tiene forma rectangular en *Bramocharax baileyi*, con el margen anterodorsal inclinado, margen anterior a la mitad del tamaño del margen posterior. Con cuatro a cinco dientes principales y de 10 a 11 posteriores, sumando en total de 15 a 16 dientes. El primer y tercer diente frontales similares en tamaño y apariencia, el segundo de tamaño ligeramente más pequeño que el primero. El cuarto ligeramente más pequeño que los otros tres dientes frontales y del quinto en adelante el tamaño fue disminuyendo. En cuanto al número de cúspides, del primero al quinto se presentaron 3 (principalmente los más grandes, que mostraron una fuerte erosión) a 7, el sexto de 3 a 5 cúspides y el resto unicúspides y tricúspides. Hilera de reemplazo presente, con dientes en diversos estados de desarrollo. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral y varios forámenes pequeños. Diastemas sinfisial y lateral presentes, pero de tamaño reducido (Lámina IIa-8, VIb-8).

En *B. dorioni* es rectangular, margen dorsal ondulado, margen anterior menor de la mitad del margen posterior. Con cuatro dientes frontales y de 9 a 11 posteriores, sumando en total de 13 a 15 dientes aserrados. El primer diente es el más grande seguido del tercero y el cuarto que son similares. El segundo es más pequeño que los tres antes mencionados y el resto son muy pequeños. En el caso del ejemplar mas chico la dentición fue semejante a *A.*

mexicanus. En cuanto al número de cúspides, del primero al quinto fue de 6 a 7 cúspides, aunque hay que señalar que en el ejemplar más grande los dientes estaban erosionados por lo que el conteo fue menor. La hilera de reemplazo se encuentra presente, con dientes en diversos estados de desarrollo. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral, con varios forámenes pequeños. Grandes diastemas sinfisiales y laterales presentes (Lámina IIa-7, VIb-7).

En cuanto a la forma del dentario en *B. bransfordi*, es parecido a *B. dorioni*, no así la dentición. Con cuatro dientes frontales y de 7 a 12 posteriores, sumando en total de 11 a 16 dientes aserrados. El primer diente es el más grande, seguido del tercero, el segundo es más pequeño que los dos antes mencionados; del cuarto en adelante el tamaño va decreciendo. En cuanto al número de cúspides, del primero al tercero son unicúspides o caninos (aunque un ejemplar mostró 3 cúspides), el cuarto con 3 a 6 cúspides, el quinto y sexto tuvieron de 1 a 7 cúspides y el resto uni a tricúspides. Los conteos fueron muy variables debido a que muchos dientes mostraron erosión, aunque los conteos pueden variar. Hilera de reemplazo presente, con dientes en diversos estados de desarrollo. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústico lateral y pequeños forámenes. Grandes diastemas sinfisiales y laterales presentes (Lámina IIa-6, VIa-6).

B. caballeroi es similar a *B. baileyi*. Con cuatro a cinco dientes frontales y de 7 a 12 posteriores, sumando en total de 11 a 17 dientes aserrados. Primer y tercer dientes frontales similares en tamaño y apariencia; el segundo de tamaño ligeramente más pequeño o igual que el primero. El cuarto más pequeño que los otros tres frontales. Todos ellos con cinco a siete (2 ejemplares con 8), usualmente siete cúspides. Quinto diente más pequeño que los primeros cuatro, con cuatro a seis cúspides. Dientes remanentes más pequeños, con una a tres cúspides. Hilera de reemplazo presente. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral y varios forámenes pequeños. Sin diastemas laterales y en pocos ejemplares una diastema sinfisial pequeña (Lámina IIa-9, VIb-9).

Bramocharax sp. es similar a *A. mexicanus*. Con cuatro dientes frontales y de 8 a 10 posteriores, sumando en total 12 a 14 dientes aserrados. Los dos primeros dientes semejantes en tamaño, a partir de éste se va reduciendo. En cuanto al número de cúspides, los tres primeros mostraron de 5 a 7 cúspides; el cuarto y quinto con 5 a 6 cúspides. En el resto, la mayoría mostró 3 cúspides y algunos con una o cinco. Hilera de reemplazo presente, con dientes en diversos estados de desarrollo. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral y varios forámenes pequeños. Sin diastemas sinfisiales y laterales (Lámina IIa-10, VIb-10).

En *Acestrorhynchus falcistrostris* es robusto, de forma rectangular muy alargada, margen anterior rectangular, como si fuera una extensión. Margen anteroventral con una pequeña escotadura, con 18 a 21 dientes unicúspides. El primer, quinto y sexto dientes fueron los mayores, seguidos por el primero, tercero, cuarto y séptimo considerados como medianos. El resto fueron más pequeños. Diastemas laterales presentes entre los primeros siete dientes. Con un canal del sistema laterosensorial con dos orificios grandes asociados a él.

A. lacustris es similar a *A. falcistrostris*. Con 22 a 23 dientes unicúspides. El segundo, sexto, séptimo y octavo dientes fueron mayores, seguidos por el primero, tercero, cuarto y quinto

de tamaño mediano, y el resto pequeños. Diastemas laterales presentes en los dientes principales. Con un canal del sistema laterosensorial que presenta varios orificios asociados a él (Lámina IIa-4, VIa-4). *Oligosarcus hepsetus* es parecido al anterior, pero la parte anterior no es tan larga. Con 17 a 19 dientes unicúspides. Los cuatro primeros son los más grandes, en especial el primero. Diastemas laterales presentes entre los primeros 4 dientes (Lámina IIa-5, VIa-5).

Bryconamericus terrabensis es similar a *A. mexicanus*, excepto el quinto diente, donde la diferencia de tamaño es mucho más grande con respecto al cuarto diente, además sólo presentó como máximo 3 cúspides. El canal para el sistema acústico lateral está asociado con tres forámenes más pequeños (Lámina IIb-13, VIb-13).

Knodus sp. también es semejante a *A. mexicanus*, con una hilera principal de dientes y una de reemplazo. La hilera principal presentó de 8 a 9 dientes. Los primeros tres de tamaño semejante, pentacúspides; el cuarto y quinto de tamaño menor, con 3 a 5 cúspides, y el resto más pequeños con 1 a 3 cúspides. Sin diastemas (Lámina IIb-14, Vc-14).

Astyanax bimaculatus es similar al anterior con una hilera principal de 8 a 10 dientes y una de reemplazo. En cuanto al tamaño de los dientes también es igual. El primer y segundo dientes con 5 a 6 cúspides, tercero y cuarto pentacúspides, quinto con 3 a 5 cúspides y el resto con 1 a 3 cúspides (Lámina IIb-16, Vc-16).

Hyphessobrycon compressus es semejante a *B. baileyi*. Se observó que al ocluirse la mandíbula, ésta se desplaza ligeramente hacia fuera. Presenta una hilera de 12 a 13 dientes en total. Los primeros cinco similares en tamaño y apariencia con 3 a 5 cúspides y del sexto en adelante el tamaño se reduce y presentan de 1 a 3 cúspides. Todos los ejemplares mostraron una hilera de reemplazo. Sin diastemas (Lámina IIb-17, Vc-17).

Deuterodon iguape se parece a *A. mexicanus*. Con una hilera de 9 a 10 dientes; los primeros cuatro con 6 a 7 cúspides, el quinto y sexto con 6 cúspides y el resto con 3 a 5 cúspides. En cuanto a su tamaño los dientes centrales son más grandes y el resto van disminuyendo gradualmente. Presentaron una hilera de reemplazo. Sin diastemas (Lámina IIb-18, Vc-18).

Brycon guatemalensis es similar a *B. baileyi*. Con 14 a 16 dientes serrados. El segundo diente es el más grande, seguido de los demás que van disminuyendo en tamaño. En cuanto al número de cúspides, del primero al cuarto se presentaron de 4 a 6, el resto de los dientes con 1 a 3. Un diente grande unicúspide se encuentra por detrás de primer diente. La superficie lateral de cada dentario tiene un canal del sistema acústicolateral con forámenes pequeños. Sin diastemas sinfisiales y laterales presentes (Lámina IIb-12, VIb-12).

B. meeki se parece a *B. baileyi*. Con 14 a 16 dientes aserrados. El segundo diente es más grande, los demás van disminuyendo en tamaño. En cuanto al número de cúspides, del primero al cuarto se encuentran de 4 a 6, el resto con 1 a 3. Un diente grande unicúspide se encuentra por detrás del primer diente. La superficie de cada dentario con forámenes pequeños y un canal del sistema acústicolateral. Sin diastemas sinfisiales y laterales presentes (Lámina IIb-11).

Anguloarticular

En *Astyanax mexicanus* su forma es similar a un abanico, con tres proyecciones, el medial es el más largo y termina en punta, el dorsal es romo de tamaño medio y el ventral también romo pero más pequeño, que apenas se esboza. Este hueso establece la unión entre la mandíbula inferior y el cráneo debido a que se articula anteriormente con el dentario, ventroposteriormente con el retroarticular, posteriormente con el cuadrado vía un cóndilo, y medialmente con el cartilago coromeckeliano. El anguloarticular tiene un canal del sistema acústicolateral que se comunica posteriormente con el canal del preopérculo (Lámina Vc-15).

De forma irregular en *Charax gibbosus*, con dos picos, el ventral más largo y puntiagudo (Lámina VIa-1). *Roeboides guatemalensis* es similar a *Ch. gibbosus* aunque más robusto (Lámina VIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina VIb-8), *B. caballeroi* (Lámina VIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIb-10) son similares a *A. mexicanus*, aunque en el caso del último la proyección ventral está más desarrollada. *B. dorioni* (Lámina VIb-7) y *B. bransfordi* (Lámina VIa-6) sólo presentaron dos proyecciones, siendo la ventral es la más grande.

En cuanto al patrón general, *Acestrorhynchus falcirostris* se parece a *A. mexicanus*, pero la proyección medial es mucho más larga y delgada en comparación a la ventral que es pequeña a manera de espina; el canal laterosensorial es muy ancho en la parte posterior (Lámina VIa-3). *A. lacustris* es parecido a la especie anterior (Lámina VIa-4). *Oligosarcus hepsetus* tiene sólo dos proyecciones, la ventral más larga y puntiaguda (Lámina VIa-5).

Bryconamericus terrabensis (Lámina VIb-13), *Knodus* sp. (Lámina Vc-14) y *Astyanax bimaculatus* (Lámina Vc-16) son semejantes a *A. mexicanus*, pero en el caso del primero la proyección central es más corta y en el segundo el medial es más corta. *Hyphessobrycon compressus* (Lámina Vc-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina Vc-18) son similares a *Ch. gibbosus*.

Brycon guatemalensis tiene forma irregular, en la parte anterior presenta dos picos muy reducidos, con bordes irregulares (Lámina VIb-12). Finalmente, en *B. meeki* son ovales con una proyección en posición anterior (VIIb-11).

Retroarticular

En *Astyanax mexicanus* es triangular, de tamaño igual o ligeramente más pequeño que el cartilago coromeckeliano. Está articulado ventroposteriormente con el anguloarticular. De bordes variables (Vc-15).

Charax gibbosus (Lámina VIa-1), *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIa-2), *Bramocharax baileyi* (Lámina VIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIb-6), *B. caballeroi* (Lámina VIb-7), *Bramocharax* sp. (Lámina VIb-10) *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIb-13), *Knodus* sp. (Lámina Vc-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina Vc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina Vc-17),

Deuterodon iguape (Lámina Vc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina Vc-12), y *B. meeki* (Lámina VIIb-11) son similares a *A. mexicanus*.

Finalmente, en *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina VIa-3) y *A. lacustris* (Lámina VIa-4) son alargados, a manera de cuña.

Cartílago coromeckeliano

En *Astyanax mexicanus* es pequeño, oval, con una superficie externa lisa. Se localiza a lo largo de la cara medial del anguloarticular. En su superficie medial presenta una costilla medial (Vc-15).

Charax gibbosus (Lámina VIa-1), *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIa-2), *Bramocharax baileyi* (Lámina VIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIb-6), *B. caballeroi* (Lámina VIb-9), *Bramocharax* sp. (Lámina VIb-10), *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina VIa-4), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIb-13), *Knodus* sp. (Lámina Vc-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina Vc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina Vc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina Vc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina Vc-12) y *Brycon meeki* (Lámina VIIb-11) son similares a *A. mexicanus*. En *Acestrorhynchus falcirostris* tiene forma de espina (Lámina VIa-3).

Opérculo

En *Astyanax mexicanus* se puede decir que tiene forma trapezoidal, donde la parte anterior es semicircular y más corta en comparación de la posterior que es más larga, ancha y el margen anteroventral se proyecta hacia abajo. Con superficies y bordes lisos. El opérculo se articula anteriormente con el hiomandibular por medio de un cóndilo y ventralmente con el subopérculo (Lámina Iib-15, VI-15).

En *Charax gibbosus* (Lámina IIa-2, VIIa-2) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina IIa-1, VIIa-1) son de forma casi rectangular, pero si se toma como referencia el punto de unión con el hiomandibular, la parte anterior es pequeña con respecto a la posterior.

Bramocharax baileyi (Lámina IIa-8, VIIa-8) *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, VIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9, VIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10) son similares a *A. mexicanus* excepto que en el segundo es más delgado en la parte anterior; en el tercero presenta sus márgenes curvos y en el tercero la parte ventral es más ancha y el margen posterior es recto.

Tanto *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina IIa-3, VIIa-3) como *A. lacustris* (Lámina IIa-4, VIIa-4) son semejantes a *Ch. gibbosus*, pero en el primer caso la parte anterior es más corta que la ventral y el margen posterior es curvo; y en el segundo presenta una proyección en el margen dorsal. *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5, VIIa-5) es similar a *A. mexicanus*, excepto por el margen anterior, que presenta una pequeña muesca.

Bryconamericus terrabensis (Lámina Iib-13, VIIb-13), *Knodus* sp. (Lámina Iib-16, VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina Iib-17, VIIc-16), *Deuterodon iguape* (Lámina Iib-19,

VIIc-18) e *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-18, VIIc-17) son muy semejantes a *A. mexicanus*, excepto que en el primero y segundo lo tienen más delgado y en el último tiene el margen anterior plano.

En *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12) y *B. meeki* (Lámina IIb-11, VIIb-11) es semicircular, con el margen anterior plano y posterior curvo, el ángulo anteroventral se proyecta hacia abajo.

Subopérculo

En *Astyanax mexicanus* es de forma casi rectangular con el margen posterior en punta, presenta un pequeño proceso dorsal en la parte anterior. Con superficies lisas. Está articulado dorsalmente con el opérculo (Lámina IIb-15, VIIb-15).

Charax gibbosus (Lámina IIa-1, VIIa-1), *Roeboides guatemalensis* (Lámina IIa-2, VIIa-2), *Bramocharax baileyi* (Lámina IIa-8, VIIa-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, VIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9, VIIa-9), *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10), *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina IIa-3, VIIa-3), *A. lacustris* (Lámina IIa-4, VIIa-4), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5, VIIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIb-13, VIIb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIb-16, VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-17, VIIc-16), *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-19, VIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12), *B. meeki* (Lámina IIb-11, VIIb-11) son semejantes a *A. mexicanus*. *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-18, VIIc-17) también es semejante sólo que en *B. meeki* es ligeramente más más ancho.

Interopérculo

En *Astyanax mexicanus* su forma es semejante a una cuña (o triángulo isósceles), donde la parte posterior es más ancha que la anterior que termina en punta. Márgenes curvos. Su tamaño es similar al del subopérculo. El interopérculo se articula dorsalmente con el preopérculo (Lámina IIb-15, VIIb-15).

De forma triangular en *Charax gibbosus* pero de tamaño más corto y el margen anterior redondeado (Lámina IIa-1, VIIa-1). *Roeboides guatemalensis* es similar a *Ch. gibbosus* (Lámina IIa-2, VIIa-2).

Acestrorhynchus falcirostris es parecido a los dos anteriores, pero es más pequeño, ya que no alcanza a rebasar el margen anterior del hiomandibular (Lámina IIa-3, VIIa-3). En *A. lacustris* es globoso (Lámina IIa-4, VIIa-4) y en *Oligosarcus hepsetus* es casi rectangular, con bordes redondeados (Lámina IIa-5, VIIa-5).

Bramocharax baileyi (Lámina IIa-8, VIIa-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, VIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9, VIIa-9), *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIb-13, VIIb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIb-16, VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-17, VIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-18, VIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-19, VIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12) y *B. meeki* (Lámina IIb-11) son similares a *A. mexicanus*.

Preopérculo

En *Astyanax mexicanus* son un par de huesos grandes, aplanados, con forma de “L” invertida (⊥), donde la parte ventral es ancha y su margen anterior se proyecta para unirse al anguloarticular y es adonde se aloja parte del cuadrado. La parte dorsal es muy delgada, constituida prácticamente por el canal del sistema laterosensorial que se extiende en toda la longitud del preopérculo. Anteriormente, el canal se comunica con el canal anguloarticular y dorsalmente con el canal del pterótico (Lámina IIb-15, VIIb-15).

Charax gibbosus es parecido a *A. mexicanus* pero la base ventral es más corta (Lámina IIa-1, VIIa-1). *Roeboides guatemalensis* (Lámina IIa-2, VIIa-2) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina IIa-5, VIIa-5) son similares al anterior.

Bramocharax baileyi (Lámina IIa-8, VIIa-8), *B. dorioni* (Lámina IIa-7), *B. caballeroi* (Lámina IIa-9, VIIb-9), *Bramocharax* sp. (Lámina IIa-10) y *B. bransfordi* (Lámina IIa-6, VIIa-6) son semejantes a *A. mexicanus* aunque en el último la parte anterior es más alargada.

De forma semicircular en *Acestrorhynchus falcistrostris* (Lámina IIa-3, VIIa-3) y *A. lacustris* (Lámina IIa-4, VIIa-4), con la parte dorsal constituida sólo por el canal sensorial. Se encuentra unido directamente con el dentario

Por otra parte, *Bryconamericus terrabensis* (Lámina IIb-13, VIIb-13), *Knodus* sp. (Lámina IIb-16, VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina IIb-17, VIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina IIb-18, VIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina IIb-19, VIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina IIb-12, VIIb-12), y *B. meeki* también son semejantes a *A. mexicanus* (Lámina IIb-11).

Hiomandibular

En *Astyanax mexicanus* la parte dorsal del hueso es ancha y rectangular con ángulos redondeados, margen anterior ondulado, mientras que la parte ventral es alargada. Se encuentra articulado dorsalmente con el neurocráneo a través de una fosa en el pterótico y otra con el esfenótico. Dorsoposteriormente se articula con el opérculo, ventralmente con el metapterigoideo (Lámina VIIb-15).

Charax gibbosus (Lámina VIIa-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIa-2) son similares a *A. mexicanus*.

En comparación con *A. mexicanus*, *Bramocharax baileyi* y *B. bransfordi* (Lámina VIIa-6) tienen la parte dorsal del hueso más ancha y robusta con el margen anterior recto (Lámina VIIa-8), mientras que *B. dorioni* (Lámina VIIa-7) *B. caballeroi* (Lámina VIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIb-10) presentan el margen dorsal curvo.

Acestrorhynchus falcistrostris presenta la parte dorsal rectangular y ancha, la porción ventral corta y en el margen anterior tiene una proyección puntiaguda (Lámina VIIa-3). *A. lacustris*

es similar a *A. falcistrostris* pero la proyección lateral es mas corta (Lámina VIIa-4). *Oligosarcus hepsetus* tiene la parte dorsal del hueso globosa y la parte ventral corta (Lámina VIIa-5).

Bryconamericus terrabensis (Lámina VIIb-13), *Knodus* sp. (Lámina VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIc-16) y *Deuterodon iguape* (Lámina VIIc-18) son semejantes a *A. mexicanus* excepto porque el último presenta una pequeña muesca en el margen dorsal. En *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIc-17) el hiomandibular es alargado y delgado con márgenes rectos.

La parte dorsal del hueso es más ancha y robusta en *Brycon guatemalensis*, en comparación con *A. mexicanus* (Lámina VIIb-12), mientras que en *B. meeki* la parte dorsal es recta, más ancha y robusta (Lámina VIIb-11).

Cuadrado

En *Astyanax mexicanus* se encuentran sobre el preopérculo y articulados anteroventralmente con el anguloarticular por medio de un cóndilo. Presenta una forma a manera de "L", con el apéndice vertical más corto que el horizontal. El ancho de la parte vertical ligeramente menor o igual a la parte horizontal. A veces se presenta a lo largo del margen dorsal una proyección horizontal dirigida hacia atrás de tamaño variable. La variación en este proceso es aparentemente independiente del sexo (Lámina VIIb-15).

En *Charax gibbosus* el apéndice horizontal es muy ancho y corto (Lámina VIIa-1). *Roeboides guatemalensis* es similar a *Ch. gibbosus* (Lámina VIIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina VIIa-8), *B. dorioni* (Lámina VIIa-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIb-10) son semejantes a *A. mexicanus*.

En *Acestrorhynchus falcistrostris* la forma general de "L" se mantiene, sólo que el brazo horizontal es muy ancho y corto (Lámina VIIa-3). *A. lacustris* es parecido a la especie anterior pero el brazo horizontal es delgado a manera de una astilla (Lámina VIIa-4).

Oligosarcus hepsetus (Lámina VIIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIb-13), *Knodus* sp. (Lámina VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIb-12) y *B. meeki* (Lámina VIIb-11) son semejantes a *A. mexicanus*.

Simpléctico

En *Astyanax mexicanus* es liso en forma de tubo, ligeramente curvado o recto, localizado medialmente en el hueso cuadrado (Lámina VIIb-15).

Roeboides guatemalensis (Lámina VIIa-2), *Bramocharax baileyi* (Lámina VIIa-8), *B. dorioni* (Lámina VIIa-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIb-9),

Bramocharax sp. (Lámina VIIb-10), *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina VIIa-4), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIb-13), *Knodus* sp. (Lámina VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIb-12) y *B. meeki* (Lámina VIIb-11) son semejantes a *A. mexicanus*.

Charax gibbosus (Lámina VIIa-1) y *Acestrorhynchus falcistrostris* son parecidos a *A. mexicanus* en la forma, pero su posición cambio, ya que está casi vertical, a diferencia del resto de las especies estudiadas, donde estuvieron horizontales (Lámina VIIa-3).

El metapterigoides, mesopterigoides, ectopterigoides, palatinos y la parte vertical del cuadrado forman el mecanismo suspensor anterior de la mandíbula inferior.

Metapterigoides

En *Astyanax mexicanus* es de forma irregular con superficies lisas. La parte posterior del metapterigoides es más ancha que la parte anterior y su margen ventral se proyecta como un pico. Dos pequeños procesos de forma variable presentes en la superficie dorsoposterior. Un pequeño foramen se encuentra en la parte medioposterior del metapterigoides. Se encuentra articulado dorsoanteriormente con el mesopterigoides y dorsoposteriormente con el hiomandibular (Lámina VIIb-15).

En general la forma de *Charax gibbosus* y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIa-1) es parecida a *A. mexicanus* pero en el caso del primero la parte anterior es más ancha y en el margen dorsal los dos procesos mostraron diferencias en tamaño y orientación entre los ejemplares estudiados por lo que no se pudo establecer claramente una forma definida. En el segundo son más delgados, con márgenes ondulados y los dos procesos dorsoposteriores más largos (Lámina VIIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina VIIa-8), *B. caballeroi* (Lámina VIIb-9), *B. dorioni* (Lámina VIIa-7), *Bramocharax* sp. (Lámina VIIb-10) y *B. bransfordi* (Lámina VIIa-6) son semejantes a *A. mexicanus* excepto que en el tercero y cuarto, la parte anterior es más amplia y el margen dorsal es curvo y en *B. bransfordi* la parte anterior es más amplia pero el margen dorsal es irregular.

En *Acestrorhynchus falcistrostris* la forma es a manera de gancho, sin foramen ni proyecciones dorsales (Lámina VIIa-3). *A. lacustris* (Lámina VIIa-4) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIa-5) son parecidos al anterior, pero en el primero la proyección ventral es delgada y tiene un diminuto foramen presente, y en el segundo en el margen dorsoposterior se encuentra una proyección muy desarrollada dirigida hacia delante; hay un pequeño foramen en la parte posterior del metapterigoides.

Por otro lado, *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIb-13), *Knodus* sp (Lámina VIIb-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIb-16) y *Deuterodon iguape* (Lámina VIIc-18) son muy parecidos a *A. mexicanus* excepto que en el primero tiene el margen dorsal curvo y los dos procesos dorsoposteriores son más grandes; en el segundo es alargado y apenas se

sobrepone al hiomandibular en la parte dorsoposterior; el margen dorsal es recto y sin procesos. En *Hypheobrycon compressus* tiene forma irregular, la parte posterior con dos procesos, uno en posición dorsal y el otro ventral, al centro se localiza un foramen de gran tamaño. La parte anterior es ancha con el ángulo anteroventral proyectado hacia abajo (Lámina VIIc-17).

En *Brycon guatemalensis* tiene forma irregular, la parte posterior es bífida con puntas cuadradas; margen dorsal y ventral cóncavos; puede presentarse un foramen bien formado o solo observarse como una hendidura (Lámina VIIb-12). En *B. meeki* similar al anterior, pero sin forámenes (Lámina VIIb-11).

Mesopterigoides

Es de forma triangular en *Astyanax mexicanus*, con superficies lisas. El ángulo dorsoposterior se proyecta hacia atrás. Está articulados anteriormente con el palatino, anteroventralmente con el ectopterigoides y ventralmente con el metapterigoides y el cuadrado (Lámina VIIb-15).

En *Charax gibbosus* es triangular como en *A. mexicanus*, pero el margen dorsal es curvo y el margen posterior ancho. (Lámina VIIa-1). *Roeboides guatemalensis* es parecido al anterior pero el borde dorsal es ondulado (Lámina VIIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina VIIa-8), *B. dorioni* (Lámina VIIa-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIb-10) son semejantes a *A. mexicanus*, aunque en el primero el margen posterior es irregular.

En *Acestrorhynchus falcirostris* el metapterigoides también es triangular pero el ángulo dorsoposterior es más corto que el ventroposterior que es alargado; margen posterior ondulado y el dorsal recto (Lámina VIIa-3). En *A. lacustris* es semicircular, con el borde ventral recto y una pequeña proyección en el margen posterior (Lámina VIIa-4). *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIa-5) es similar a *A. mexicanus*

Bryconamericus terrabensis (Lámina VIIb-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIc-16), *Hypheobrycon compressus* (Lámina VIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIc-18) y *Knodus* sp. (Lámina VIIb-14) son muy parecidos a *A. mexicanus* excepto que en el último tiene el margen posterior más ancho.

Brycon guatemalensis (Lámina VIIb-12) y *B. meeki* (Lámina VIIb-11) son parecidos a *A. mexicanus*, pero en el caso del último la parte anterior es más delgada

Ectopterigoides

Es triangular en *Astyanax mexicanus*, pero el ápice del triángulo se localiza hacia la parte posterior. Se localiza en posición adyacente al mesopterigoides. De tamaño igual o ligeramente más corto que el mesopterigoides, la textura y el grosor son similares (Lámina VIIb-15).

En *Charax gibbosus* (Lámina VIIa-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIa-2), este hueso es delgado y mantiene el mismo grosor a todo lo largo; con márgenes ondulados, sin dientes

En *Bramocharax baileyi* es más alargado y delgado con respecto a *A. mexicanus* (Lámina VIIa-8). *B. dorioni* (Lámina VIIa-7) y *B. bransfordi* es parecido a *B. baileyi*, excepto que en el segundo es ligeramente más corto que el mesopterigoides (Lámina VIIa-6). *B. caballeroi* es semejante a *A. mexicanus* (Lámina VIIb-9), mientras que *Bramocharax* sp. es diferente porque lo tiene más delgado (Lámina VIIb-10).

En *Acestrorhynchus falcirostris* es muy alargado, el margen anterior ligeramente más ancho que el posterior y más largo que el mesopterigoides. Ventralmente con numerosos dientes pequeños unicúspides (Lámina VIIa-3). *A. lacustris* es casi igual a *A. falcirostris* (Lámina VIIa-4) al igual que *Oligosarcus hepsetus*, pero ventralmente presentaron menor número de dientes grandes, unicúspides (Lámina VIIa-5).

En *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIb-13), *Knodus* sp (Lámina VIIb-14) presentan la parte anterior más ancha que la parte posterior, siendo mucho más evidente en el caso del primero. *Astyanax bimaculatus* es similar a *A. mexicanus* (Lámina VIIc-16). *Hyphessobrycon compressus* es similar a *Ch. gibbosus* (Lámina VIIc-17) y *Deuterodon iguape* lo tiene de forma alargada y terminando en punta en la parte posterior (Lámina VIIc-18).

En *Brycon guatemalensis* es semejante a *A. mexicanus*, sólo que más delgado (Lámina VIIb-12). *B. meeki* es semejante a *Ch. gibbosus* (Lámina VIIb-11).

Palatinos

En *Astyanax mexicanus* se presenta de forma cuadrada con ángulos redondeados y superficies lisas. Está articulado anteriormente con el maxilar y posteriormente con el ectopterigoides y el mesopterigoides. Carece de dientes (Lámina VIIb-15).

En *Charax gibbosus* es de forma rectangular en un ejemplar y en otro como un hongo (Lámina VIIa-1), mientras en los dos ejemplares de *Roeboides guatemalensis* es de forma rectangular (Lámina VIIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina VIIa-8) y *B. caballeroi* (Lámina VIIb-9) son similares a *A. mexicanus*, mientras que en *B. dorioni* (Lámina VIIa-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIa-6) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIb-10) es de forma rectangular, con la superficie lisa.

Los palatinos son rectangulares o triangulares en *Acestrorhynchus falcirostris*, con ángulos redondeados y numerosos dientes unicúspides (Lámina VIIa-3), mientras en *A. lacustris* son rectangulares, sin dientes (Lámina VIIa-4). En *Oligosarcus hepsetus* se presentan de forma cuadrada, con ángulos ligeramente redondeados, sin dientes (Lámina VIIa-5).

Knodus sp. (Lámina VIIb-14) y *Astyanax bimaculatus* son parecidos a *A. mexicanus* (Lámina VIIb-16), mientras *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIb-13) y *Deuterodon*

iguape (Lámina VIIc-18) son semejantes a *A. mexicanus*, excepto que en el penúltimo son más pequeños y en el último la superficie de unión con el maxilar es más grande. En *Hyphessobrycon compressus* son muy delgados y de forma rectangular (Lámina VIIc-17).

En *Brycon guatemalensis* no se observaron de manera adecuada (Lámina VIIb-12) y en *B. meeki* en los esquemas realizados por Weitzman (1962) no se ven claramente (Lámina VIIb-11).

Interhial

En *Astyanax mexicanus* es pequeño, cilíndrico. Se localiza en posición ventral con respecto al hiomandibular, posterior al simpléctico y abajo del interopérculo. Se articula con el hiomandibular y el simpléctico (Lámina VIIIc-15).

Todos los ejemplares mostraron una forma básica cilíndrica con diversas modificaciones que varió tanto intra como interpoblacionalmente por lo que sólo se consideró el tamaño. Así en *Charax gibbosus* (Lámina VIIIa-1), *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIIa-2), *Acestrorhynchus falcistrostris* (Lámina VIIIa-3), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIIa-5), *A. lacustris* (Lámina VIIIa-4), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12) y *B. meeki* (Lámina VIIIb-11) es largo, mientras en *Bramocharax baileyi* (Lámina VIIIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9), *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIIc-13), *Knodus* sp. (Lámina VIIIc-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18) es corto.

Ceratohial posterior

Este hueso se presenta de forma triangular en *Astyanax mexicanus*, con el margen dorsal ligeramente curvo y el ventral recto, el ápice es romo o con una pequeña muesca. Presenta un foramen localizado hacia el centro o ligeramente desplazado hacia el borde posterior, asociado o no con un canal. Estos elementos óseos se encuentran articulados anteriormente con el ceratohial anterior y posteriormente con el interhial. Ventralmente soporta al cuarto branquiostego (Lámina VIIIc-15).

En *Charax gibbosus* la parte posterior con una muesca y margen ventral curvo. Presenta un foramen localizado hacia al borde posterior, asociado o no con un canal (Lámina VIIIa-1). *Roeboides guatemalensis* tiene el margen ventral curvo (Lámina VIIIa-2).

En *Acestrorhynchus falcistrostris* es de forma ovalada, el margen anterior recto, con una pequeña muesca en el margen posterior y el foramen asociado a un canal. En este hueso se insertan el tercer y cuarto radio branquiostego. (Lámina VIIIa-3). *Acestrorhynchus lacustris* es parecido a *A. falcistrostris* (Lámina VIIIa-4). *Oligosarcus hepsetus* es de forma cuadrada, con el margen dorsal y ventral rectos, margen posterior con una muesca grande donde se articula con el interhial (Lámina VIIIa-5).

Bramocharax baileyi (Lámina VIIIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9), *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10),

Bryconamericus terrabensis (Lámina VIIIc-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12), *B. meeki* (Lámina VIIIb-11) y *Knodus* sp. (Lámina VIIIc-14) son semejantes a *A. mexicanus*, excepto el último que presenta la muesca más grande en el margen dorsoposterior.

Ceratohial anterior

En *Astyanax mexicanus* es de forma irregular, con el margen posterior ancho y convexo que se va adelgazando hacia la parte anterior hasta donde se inserta el primer radio branquiostego y después se vuelve a ensanchar ligeramente. Margen ventral con dos muescas donde se insertan dos de los tres primeros radios branquiostegos. Margen dorsal cóncavo, con superficies lisas. Se encuentran articulados anteriormente con los hipohiales dorsal y ventral, posteriormente con el ceratohial posterior, y ventralmente soporta los primeros tres radios branquiostegos. Longitud del primer radio branquiostego 1.6 veces mayor que la longitud entre el borde anterior de los hipohiales ventral y el borde posterior del ceratohial posterior (Lámina VIIIc-15).

En *Charax gibbosus* la parte anterior es más alargada y delgada y el margen ventral carece de surcos. La longitud del primer radio branquiostego es casi igual a la longitud entre el borde anterior de los hipohiales ventrales y el borde posterior del ceratohial posterior (Lámina VIIIa-1). *Roeboides guatemalensis* es similar a *Ch. gibbosus*, con el margen ventral sin surcos o ligeramente marcados. (Lámina VIIIa-2).

En los *Bramocharax*, la forma es similar a la que se presenta en *A. mexicanus* (y en la gran mayoría de los carácidos) y en lo que difieren es su tamaño. En *B. baileyi* (Lámina VIIIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10) la longitud del primer radio branquiostego es de 1.0 a 1.1 vez mayor que la longitud entre el borde anterior del hipohial ventral y el borde posterior del ceratohial posterior.

En general *Acestrorhynchus falcistrois* no presenta muescas en el margen ventral y sólo el primer y segundo radios branquiostegos se articulan con él. Los cuatro radios branquiostegos son extremadamente delgados. La longitud del primer radio branquiostego es 0.5 veces menor que la longitud entre el borde anterior de los hipohiales ventral y el borde posterior del ceratohial posterior (Lámina VIIIa-3). *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina VIIIa-4) es parecido a *A. falcistrois* sólo que la longitud del primer radio branquiostego de 0.6 veces menor. En *Oligosarcus hepsetus* también es más delgado con una longitud del primer radio branquiostego 0.8 veces menor que la longitud entre el borde anterior de los hipohiales ventral y el borde posterior del ceratohial posterior. (Lámina VIIIa-5).

En *Bryconamericus terrabensis* también la longitud del primer radio branquiostego es 1.4 veces mayor (Lámina VIIIc-13). En *Knodus* sp. presenta un valor de 2 veces mayor (Lámina VIIIc-14). *Astyanax bimaculatus* es 1 vez mayor (Lámina VIIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17) con un valor de 1.2 veces mayor y en *Deuterodon iguape* el valor es 1.1 veces mayor (Lámina VIIIc-18).

Brycon guatemalensis (Lámina VIIIb-12) y *B. meeki* tienen casi igual la longitud de l primer radio branquióstego (1.1) (Lámina VIIIb-11).

Hipohial dorsal

En *Astyanax mexicanus* es cuadrado y esta articulado con el hipohial ventral y el ceratohial anterior (Lámina VIIIc-15).

En *Charax gibbosus* (Lámina VIIIa-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIIa-2) es parecido a *A. mexicanus*, sólo que más robusto.

Bramocharax baileyi (Lámina VIIIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9), *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10), *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina VIIIa-3), *A. lacustris* (Lámina VIIIa-4) *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIIc-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17) *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12) y *B. meeki* (Lámina VIIIb-11) son muy parecidos a *A. mexicanus*. *Knodus* sp. lo tiene de forma rectangular (Lámina VIIIc-14).

Hipohial ventral

En *Astyanax mexicanus* es cuadrado con ángulos redondeados, articulados con los ceratohiales anteriores y los hipohiales dorsales.

En *Charax gibbosus* (Lámina VIIIa-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIIa-2) son más robustos.

Bramocharax baileyi (Lámina VIIIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9), *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10), *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina VIIIa-3), *A. lacustris* (Lámina VIIIa-4), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIIc-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12) y *B. meeki* (Lámina VIIIb-11) son similares a *Astyanax mexicanus*. En *Knodus* sp. es de forma rectangular (Lámina VIIIc-14).

Urohial

En *Astyanax mexicanus* es un hueso triangular. La parte anterior es delgada, el ángulo dorsoposterior es alargado y el resto del margen posterior con proyecciones que varían en número y longitud. Se localiza insertado entre los hipohiales ventrales (Lámina VIIIc-15).

En general este elemento óseo presentó una forma básica triangular por lo que solo se hará mención a las diferencias.

Charax gibbosus (Lámina VIIIa-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIIa-2) tienen la parte anterior corta y el margen ventral muy ancho, con dos proyecciones

Bramocharax baileyi tiene la parte anterior corta pero más ancha que como se presenta en *A. mexicanus* (Lámina VIIIb-8). En *B. dorioni* el margen posterior es diferente ya que presenta un menor número de proyecciones y más grandes (Lámina VIIIb-7). *Bramocharax caballeroi* (Lámina VIIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10) similares a *A. mexicanus*.

En *Acestrorhynchus falcirostris* tiene la parte anterior muy alargada y el margen posterior con dos proyecciones redondeadas (Lámina VIIIa-3). *A. lacustris* es parecido a *A. falcirostris* (Lámina VIIIa-4). *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIIa-5) es semejante a *A. mexicanus*.

Knodus sp. (Lámina VIIIc-14) y *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16) son parecidos a *A. mexicanus*. En *Bryconamericus terrabensis* es más pequeño y robusto y en su margen ventral presenta dos proyecciones (Lámina VIIIc-13). *Hyphessobrycon compressus* tiene una o dos proyecciones en el margen posterior (Lámina VIIIc-17) y en *Deuterodon iguape* la parte anterior del urohial es semicircular y el margen posterior con 2 proyecciones (Lámina VIIIc-18).

También en *Brycon guatemalensis* la parte anterior es semicircular, de base ancha y el margen posterior con dos o tres proyecciones en la parte ventral (Lámina VIIIb-12). *Brycon meeki* es parecido al anterior. (Lámina VIIIb-11).

Basihial

Astyanax mexicanus presenta este hueso medial cilíndrico, ligeramente aplanado con márgenes lisos, rectos o ligeramente curvos. Margen anterior más ancho que el posterior. Constituye el elemento más anterior del esqueleto branquial, se encuentra localizado entre los hipohiales dorsales. En un espécimen se observó el primer basibranquial deformado (Lámina VIIIc-15).

Charax gibbosus (Lámina VIIIa-1), *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIIa-2), *Bramocharax baileyi* (Lámina VIIIb-8), *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7), *B. bransfordi* (Lámina VIIIa-6), *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9), *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10), *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIIa-5), *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIIc-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12), *Brycon meeki* (Lámina VIIIb-11), *Acestrorhynchus falcirostris* (Lámina VIIIa-3), *A. lacustris* (Lámina VIIIa-4) y *Knodus* sp. (Lámina VIIIc-14) son muy parecidos a *A. mexicanus* excepto que *A. falcirostris* y *A. lacustris* lo tienen más alargado y en *Knodus* sp. la parte anterior es más ensanchada y se encuentra fusionado con el basibranquial 1.

Basibranquiales

Junto con el basihiial, estos cuatro huesos basibranquiales no pareados forman la espina medial del esqueleto del arco branquial.

En *Astyanax mexicanus*, el primer basibranquial (más anterior) es aplanado, rectangular y se encuentra unido por un ligamento al basihiial; el segundo y tercer basibranquiales alargados; el cuarto con forma de hoja y más pequeño que los dos precedentes.

Charax gibbosus (Lámina VIIIa-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIIa-2) sólo presentan tres basibranquiales, su forma es parecida a la de *A. mexicanus*, pero en tamaño y grosor son menores.

Bramocharax baileyi (Lámina VIIIb-8), *B. bransfordi* (Lámina VIIIb-8), *B. sp.* (Lámina VIIIb-10), *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7) y *B. caballeroi* son semejantes a *A. mexicanus* excepto que en el caso de *dorioni*, el cuarto basibranquial estuvo presente y en otros ausente. En el caso de *caballeroi* tiene el segundo hueso más alargado (Lámina VIIIb-9).

En *Acestrorhynchus falcirostris* los basihiiales 3 y 4 se encuentran unidos directamente, por lo que sus formas cambiaron a cuadradas (Lámina VIIIa-3). *A. lacustris* (Lámina VIIIa-4) y *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIIa-5) similares a *A. mexicanus*.

Bryconamericus terrabensis (Lámina VIIIc-13), *Knodus sp.* (Lámina VIIIc-14), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16), *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17) y *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18) son muy parecidos a *A. mexicanus*, pero el primero tiene el basibranquial anterior con forma de cuña y el segundo lo tiene más pequeño.

Los tres primeros basibranquiales son de formas irregulares en *Brycon guatemalensis*, ya que se pueden encontrar separados en diferentes longitudes o bien fusionados; el cuarto basibranquial está ausente (Lámina VIIIb-12). *B. meeki* es similar a *B. guatemalensis* (Lámina VIIIb-11).

Hipobranquial

Son tres elementos óseos pareados en *Astyanax mexicanus*. En cuanto a posición se encuentran más proximales a los primeros arcos branquiales. El primer hipobranquial con forma semicircular, con el margen anterior convexo y el ventral recto. Se articula con el primer basibranquial y el primer ceratobranquial. Segundo hipobranquial en forma de domo, articulándose con el segundo basibranquial y segundo ceratobranquial. Tercer hipobranquial con forma de saco, articulándose con el tercer basibranquial y el tercer ceratobranquial. Las uniones con los basibranquiales son mediante ligamentos, por lo que se observa un espacio entre ellos. Todos los hipobranquiales portan branquispinas en su borde anterior (Lámina VIIIc-15).

Charax gibbosus tiene los dos primeros parecidos a *A. mexicanus* y el tercero parecido a una "coma" (Lámina VIIIa-1). *Roeboides guatemalensis* los tiene parecidos a *A. mexicanus*,

pero se encuentran unidos directamente a los basibranchiales y en el caso del tercero esta unido con su homólogo (Lámina VIIIa-2).

En *Bramocharax baileyi* tiene el primer hipobranchial de forma rectangular con márgenes rectos; el segundo hipobranchial triangular y el tercero con forma de saco (Lámina VIIIb-8). En *B. dorioni* es similar a la especie anterior (Lámina VIIIb-7). *B. bransfordi* tiene el primer y tercer hipobranchial similares a *A. mexicanus*, el segundo rectangular con márgenes redondeados (Lámina VIIIa-6). *Bramocharax caballeroi* (Lámina VIIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10) son similares a *A. mexicanus*.

Oligosarcus hepsetus (Lámina VIIIa-5), *Acestrorhynchus lacustris* (Lámina VIIIa-4) y *A. falcirostris* son semejantes a *A. mexicanus* sólo que en el último son más alargados (Lámina VIIIa-3).

En los tetragonopterinos, el segundo branchial es variable, así, en *Bryconamericus terrabensis* (Lámina VIIIc-13) tiene forma de coma pero el tercero no se pudo establecer una forma, debido a que se deshizo durante el proceso de transparentación. En *Knodus* sp. (Lámina VIIIc-14) es de forma cuadrada mientras en *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17) y *Deuterodon iguape*, es casi rectangular, con bordes redondeados (Lámina VIIIc-18).

Astyanax bimaculatus (Lámina VIIIc-16), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12), *Brycon meeki* (Lámina VIIIb-11) son semejantes a *A. mexicanus*.

Ceratobranchiales

Son cinco huesos que forman la mayor parte ventral de cada arco branchial. En el caso de *Astyanax mexicanus*, los primeros tres ceratobranchiales son elongados y ligeramente aplanados, cada uno articulándose proximalmente con un hipobranchial y distalmente con un epibranchial. Cuarto ceratobranchial elongado y ligeramente aplanado, articulándose proximalmente con un hipobranchial y distalmente con el cuarto epibranchial. Los primeros cuatro ceratobranchiales portan branquispinas a lo largo de los ejes anterior y posterior. Quinto ceratobranchial modificado para formar el hueso o placa faríngea inferior la cual presenta un margen anterior recto con branquispinas. La superficie dorsal tiene numerosos dientes dispersos, pequeños y unicúspides. La forma de la parte anteroventral es acampanada (Lámina VIIIc-15).

Charax gibbosus (Lámina VIIIa-1) y *Roeboides guatemalensis* (Lámina VIIIa-2), son similares a *A. mexicanus*.

En el caso de *Bramocharax baileyi* (Lámina VIIIb-8) difiere de *A. mexicanus* por la posición de los dientes de la placa faríngea inferior que se distribuyen principalmente hacia el margen posterior. En *B. bransfordi* (Lámina VIIIa-6) los dientes de la placa faríngea inferior se distribuyen principalmente en el margen ventral. En *B. dorioni* (Lámina VIIIb-7), *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10) no hay diferencias importantes.

En *Acestrorhynchus falcirostris* la placa faríngea inferior que mostró forma triangular y toda la superficie cubierta de dientes unicúspides, grandes (Lámina VIIIa-3). *A. lacustris* es similar a la especie anterior (Lámina VIIIa-4). En *Oligosarcus hepsetus* los dientes de la placa faríngea inferior son pequeños y dispersos (Lámina VIIIa-5).

Bryconamericus terrabensis (Lámina VIIIc-13), *Astyanax bimaculatus* (Lámina VIIIc-16), *Knodus* sp. (Lámina VIIIc-14), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18) e *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17) son parecidos a *A. mexicanus* excepto que en el caso de *B. terrabensis* en la placa inferior los dientes son más numerosos y están concentrados hacia la parte ventral. En *A. bimaculatus*, el margen dorsal del faríngeo inferior es convexo y en *Knodus* sp. el margen ventral del quinto ceratobranquial mostró un pico y los dientes de la placa inferior están distribuidos principalmente hacia la parte ventral.

En *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12) y *B. meeki* (Lámina VIIIb-11) la placa faríngea inferior presenta dientes unicúspides más grandes distribuidos principalmente hacia el margen ventral.

Epibranquial

Son cuatro huesos que forman la mayor parte de la porción dorsal de cada arco branquial. En *Astyanax mexicanus* los dos primeros son elongados, ligeramente aplanados con márgenes ondulados. El tercero también es elongado, pero porta un proceso uncinado dirigido posteriormente cerca del lado distal del hueso. Cuarto epibranquial de forma triangular con márgenes rectos y ápice romo, con varios dientes pequeños unicúspides distribuidos en toda la superficie interna. Todos los epibranquiales tienen pequeñas branquiespinas a lo largo del margen anterior y los primeros tres cuentan con branquiespinas a lo largo del margen posterior. El tercer y cuarto epibranquiales sostienen la placa faríngea superior. Esta última tiene forma de "S" y está dividida en dos partes, la dorsal más grande que la ventral (Lámina VIIIc-15).

Charax gibbosus tiene el segundo epibranquial más ancho en la parte posterior. El tercero es bifido con márgenes rectos. El cuarto con el margen posterior curvo. La placa faríngea superior en forma de "v" invertida con varios dientes pequeños unicúspides distribuidos en toda la superficie ventral. La parte dorsal es más pequeña que la ventral (Lámina VIIIa-1). *Roeboides guatemalensis* presenta los tres primeros similares a *A. mexicanus*. El cuarto es parecido a *Ch. gibbosus*. La placa faríngea oval, con la parte dorsal más grande que la posterior (Lámina VIIIa-2).

Bramocharax baileyi tiene la placa faríngea superior asimétrica, pues la parte inferior está reducida (Lámina VIIIb-8). *B. dorioni* tiene la placa faríngea superior más larga llegando a hacer contacto con el tercer suspensor faríngeo (Lámina VIIIb-7). *B. bransfordi* es semejante a *B. baileyi* (Lámina VIIIa-6). *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9) y *Bramocharax* sp. (Lámina VIIIb-10) son parecidos a *A. mexicanus*.

En *Acestrorhynchus falcirostris* los dientes en la placa faríngea superior son grandes, cónicos, robustos y se localizan en toda la superficie del hueso (Lámina VIIIa-3). *A. lacustris* es parecido a *A. falcirostris*, aunque los dientes de la placa faríngea superior no

son tan grandes (Lámina VIIIa-4). *Oligosarcus hepsetus* (Lámina VIIIa-5) es similar a *A. mexicanus*.

El cuarto epibranchial es triangular en *Bryconamericus terrabensis*, pero el borde ventral es redondeado. La placa faríngea superior con un mayor número de dientes (Lámina VIIIc-13). En *Knodus* sp. la parte posterior de la placa faríngea superior es triangular y reducida (Lámina VIIIc-14). En *Astyanax bimaculatus* el borde posterior de la placa faríngea superior es curvo (Lámina VIIIc-16) y en *Hyphessobrycon compressus* (Lámina VIIIc-17), *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18), *Brycon guatemalensis* (Lámina VIIIb-12) y *Brycon meeki* (Lámina VIIIb-11) es similar a *A. mexicanus*.

Suspensores faríngeos

Son tres huesos pequeños articulados con los primeros tres epibranchiales y con el parasfenoides. En *Astyanax mexicanus* el primero es triangular sin dientes. El segundo casi rectangular con pocos dientes unicúspides. El tercero triangular, con numerosos dientes unicúspides (Lámina VIIIc-15).

En *Charax gibbosus* el primero es a manera de saco, sin dientes. El segundo es triangular con el ángulo posteroventral alargado. El tercero también es triangular, con numerosos dientes unicúspides (Lámina VIIIa-1). En *Roeboides guatemalensis* en general mostraron formas parecidas a *A. mexicanus*, pero más alargados (Lámina VIIIa-2).

Bramocharax baileyi (Lámina VIIIb-8), *B. bransfordi* (Lámina VIIIb-6), *Bramocharax* sp (Lámina VIIIb-10) y *B. caballeroi* (Lámina VIIIb-9) difieren de *A. mexicanus*, en el caso de la primera especie porque el primer suspensor tiene la parte posterior curva y la anterior recta con pocos dientes unicúspides, pequeños y el tercero triangular con varios dientes unicúspides. En el caso de la segunda y tercera especie presentan el tercer suspensor con más dientes unicúspides. En el caso de la cuarta, el segundo suspensor es de forma irregular, la parte dorsal semicircular y la ventral rectangular; con varios dientes unicúspides (más que en *A. mexicanus*). *B. dorioni* es parecido a *A. mexicanus* (Lámina VIIIb-7).

En *Acestrorhynchus falcistrostris* el primero es rectangular y sin dientes; el segundo triangular, con dos o tres dientes cónicos y el tercero también triangular, con los dientes cónicos dispuestos en una fila (Lámina VIIIa-3). En *A. lacustris*, el segundo es triangular con varios dientes cónicos y el tercero presenta la parte dorsal más larga y los dientes unicúspides son más pequeños que *A. falcistrostris* (Lámina VIIIa-4). *Oligosarcus hepsetus* es parecido a *A. mexicanus* pero en el tercero, los dientes son más grandes (Lámina VIIIa-5).

Bryconamericus terrabensis tiene el primer suspensor es en forma de coma, sin dientes; el segundo casi rectangular sin dientes y el tercero triangular, con menor número de dientes unicúspides, aparentemente más grandes y gruesos (Lámina VIIIc-13). En *Knodus* sp. (Lámina VIIIc-14) el primero es triangular pero la parte dorsal muy ancha, sin dientes; el segundo casi rectangular, con pocos dientes unicúspides y el tercero triangular con numerosos dientes unicúspides. En *Astyanax bimaculatus* el primero y tercero son igual a

A. mexicanus, pero el segundo es rectangular sin dientes unicúspides (Lámina VIIIc-16). En *Deuterodon iguape* (Lámina VIIIc-18) el primero es triangular pero la parte dorsal es mas larga, sin dientes; el segundo rectangular con pocos dientes unicúspides o sin ellos y el tercero es triangular con numerosos dientes unicúspides. En *Hyphessobrycon compressus*, el primero solo se observó en un ejemplar pero estaba incompleto, aparentemente es de forma triangular; el segundo se observó rectangular sin dientes y el tercero triangular con numerosos dientes unicúspides (Lámina VIIIc-17).

Brycon guatemalensis es semejante a *A. mexicanus* pero con más dientes en el segundo y tercer suspensor (Lámina VIIIb-12). Con *B. meeki* no se pudo hacer la comparación, debido a que no lo describieron.

Branquiespinas

El número total de las branquiespinas anteriores del primer arco en *Astyanax mexicanus* fue de 18 a 21. El segundo y el tercer arco portan de 18 a 20, y el cuarto arco con 13 a 18. En el primer arco, cinco branquiespinas posteriores, el segundo con cinco a seis, el tercero con 14 a 16, y el cuarto con cinco a seis. El borde dorsal del faringeal inferior con seis a diez estructuras similares a las branquiespinas. Todas las branquiespinas son cónicas con algunas pequeñas proyecciones a manera de espínulas cortas cónicas arregladas irregularmente (Lámina VIIIc-15).

En *Charax gibbosus* el número total de las branquiespinas anteriores del primer arco fue de 14 a 18. En *Roeboides guatemalensis* tuvo 17.

Bramocharax baileyi tiene de 21 a 22. *B. dorioni* de 20 a 21. *B. bransfordi* presenta de 22 a 36 en el primer arco; el segundo con 26 a 30, el tercero porta de 19 a 26 y el cuarto arco con 19 a 20. El borde dorsal del faringeo inferior con ocho estructuras similares a las branquiespinas (Lámina VIIIa-6). *B. caballeroi* tiene de 25 a 36 branquiespinas en el primer arco, en el segundo con 25-37, el tercero porta 15 a 29 y el cuarto arco con 19 a 22 (Lámina VIIIb-9). *Bramocharax* sp. con 24 a 27 branquiespinas en el primer arco.

En *Acestrorhynchus falcirostris* las branquiespinas son romas, con pequeñas proyecciones en el margen dorsal. El número total de las branquiespinas anteriores del primer arco fue de 35 (Lámina VIIIa-3) mientras que en *A. lacustris* (Lámina VIIIa-4) las branquiespinas son cuadradas, con proyecciones unicúspides y robustas en el margen dorsal. El número total de las branquiespinas anteriores del primer arco es de 40 a 43. En *Oligosarcus hepsetus* hay 15 branquiespinas en el primer arco, de forma similar a *A. mexicanus* (Lámina VIIIa-5).

Bryconamericus terrabensis tiene de 18 a 20 branquiespinas anteriores en el primer arco, el resto no pudo observarse. *Knodus* sp. presentó de 16 a 18 branquiespinas en el primer arco. Para *Astyanax bimaculatus* no hay datos porque las branquiespinas. Solo en un ejemplar de *Hyphessobrycon compressus* presentó 12 en el primer arco branquial y *Deuterodon iguape* solo en un ejemplar se pudieron contar 22 branquiespinas en el primer arco branquial.

Brycon guatemalensis tiene 26 a 31 branquiespinas en el primer arco branquial (Lámina VIIIb-12) y *B. meeki* tiene 31 a 33 branquiespinas (Lámina VIIIb-11).

DISCUSION PARTE OSTEOLÓGICA

Como se mencionó, la familia Characidae es un grupo de peces con una gran diversidad de formas (adaptadas a sus hábitos alimenticios) que se ven reflejadas directamente en la forma del cráneo.

Sin embargo, a pesar de esta diversidad, todos ellos poseen un modelo osteológico craneal básico (Weitzman, 1962).

El número total de elementos óseos en la mayoría de las especies estudiadas fue de 58, de los cuales 9 (etmoides medio, vómer, rinoesfenoides, supraoccipital, paraesfenoides, orbitoesfenoides, basioccipital, urohial y basihiial) fueron impares, el resto fueron pareados.

Las especies que fueron diferentes a esta condición fueron: *Hyphessobrycon compressus*, que no presentó anterorbital y mostró una gran variación en el número de los infraorbitales (de 4 hasta 7). Estas observaciones son diferentes a lo que se reporta en la literatura donde se afirma que solo llegan a presentar de 4 a 5 (Géry, 1977). Por otro lado, *Charax gibbosus* presentó 5 infraorbitales, lo cual concuerda con las observaciones de Lucena (1987) para esta especie.

Varios autores mencionan que la reducción o miniaturización de los elementos óseos es consecuencia de la reducción del tamaño de los organismos asociado al fenómeno de paedomorfosis (Weitzman y Fink, 1985; Weitzman y Malabarba, 1988 y Buckup, 1993).

Aunque algunos investigadores señalan que no se deben utilizar caracteres paedomórficos en análisis filogenéticos, porque pueden ser convergentes u homoplásicos, otros sí los han utilizado bajo el argumento de que estos no deben ser juzgados *a priori* en cuanto al posible valor filogenético que puedan tener (Weitzman y Malabarba, 1998). Weitzman y Fink (1985) estudiando la filogenia de Xenurobriconini, encontraron que la reducción del tamaño estaba acompañada por un incremento en la complejidad de estructuras relacionadas con la reproducción (cortejo), obteniendo un buen número de sinapomorfias para aplicar un análisis cladístico. Por tal motivo el carácter infraorbital 5 fue incluido en el análisis.

El caso contrario se presentó en las especies de mayor tamaño (*Brycon guatemalensis*, *B. meeki*, *Acestrorhynchus lacustris* y *A. falcirostris*) que presentaron supraorbitales, aumentando el número total de huesos.

En cuanto a la forma de los huesos craneales, se puede decir que aproximadamente el 80% de ellos mostraron mucha similitud entre sí. Las diferencias las encontramos principalmente en el tamaño, ya sea en lo ancho o la longitud, como en el caso del interhial, nasal, supraoccipital, retroarticular, parietal y los radios branquióstegos. También se observó una variación en su posición, por ejemplo el infraorbital 5 y 3, el exoccipital, el basioccipital y el opistótico. Otras variantes fueron en la forma de sus márgenes como ocurre con el

paraesfenoides y el opérculo. Una variación importante fue también la presencia o ausencia de crestas, forámenes, surcos y canales, como ocurrió con el metapterigoides, el frontal, el parietal y el ceratohial posterior. Algunos otros fueron diferentes como el vómer, el infraorbital 6 y el metapterigoides.

El etmoides medio presentó dos tendencias básicas en la forma: los que tenían una proyección pequeña y procesos laterales amplios (ej. tetragonopterinos) y los de proyección larga con procesos laterales cortos, o bien los que los tuvieron ausentes (por ej. *Ch. gibbosus*). Estos cambios en el tamaño de la proyección medial se ven reflejados en la longitud del hocico, basta con ver los ejemplos aquí estudiados (Lámina IIa y IIb) y lo reportado por Menezes para los acestrórriquinos (Menezes, 1969).

El vómer fue uno de los pocos huesos que mostró morfologías diferentes (al menos 4) entre las especies. En cuanto al tamaño, es notable el que se presenta en *Ch. gibbosus* y en *Oligosarcus hepsetus*, que cubre casi toda la superficie ventral del etmoides medio, mientras que en el resto fue más pequeño. La forma y tamaño de este hueso están directamente relacionados con la del etmoides medio.

La variación del etmoides lateral fue principalmente en el tamaño, en el número de proyecciones en el margen posterior, y en su forma. En general se apreció que las especies con cráneos anchos y robustos presentaron un etmoides grande, con o sin proyecciones, mientras las que presentaron cráneos delgados lo tuvieron pequeño, con o sin proyecciones. La excepción fue *Knodus* sp. que tuvo un cráneo robusto y los etmoides pequeños, sin proyecciones. Como se puede ver, este hueso tiene limitaciones para su uso en análisis filogenéticos, especialmente con respecto al número de proyecciones (al menos en estos grupos), debido a la alta variabilidad entre las especies, y como se demostró también, existen variaciones entre diferentes poblaciones de *A. mexicanus* (Valdez, 1997).

El nasal fue muy constante en cuanto a la forma tubular, pero no así en el tamaño, ya que se observó que estaba en función del espacio disponible entre el margen anterior del frontal y la premaxila, además del grado de flexión. En las especies con cráneos cuyo perfil dorsal es plano el nasal es recto, y curvo en aquellas con perfil craneal redondo.

Aunque se pudieron establecer diferentes formas entre las especies con el anterorbital, es importante señalar que cuando se estudió el caso de *Astyanax mexicanus* y *Bramocharax caballeroi* (especies con un mayor número de ejemplares transparentados), se observó una alta variación intrapoblacional, además de ser un hueso que tiende a reducirse e incluso perderse por paedomorfosis, por lo que su uso en análisis cladísticos podría ser cuestionado. Sin embargo si se analiza su posición (ya que no es tan variable), entonces sí puede ser utilizado para este fin.

Los infraorbitales son un conjunto de huesos que rodean la cuenca ocular, cubren y protegen en parte al músculo aductor mandibular y el dilatador del opérculo. Se observó que hay una relación directa con el tamaño del cráneo. Así, en las especies con cráneos alargados, los infraorbitales se presentan de igual manera, mientras que los que presentan cráneos redondos tuvieron más cortos estos huesos. El extremo fue *Hyphessobrycon compressus* que mostró reducción e incluso pérdida de éstos, por el fenómeno de neotenia.

Los infraorbitales 1, 2, 3, y 5 presentaron una variación discreta, suficiente para poder distinguir diferentes estados de carácter entre las especies estudiadas, como se explica en los resultados. Sin embargo la forma del infraorbital 4 estuvo limitada por los infraorbitales adyacentes, por lo que se podría pensar que “aparentemente” es un hueso dependiente de los otros. Esta condición de dependencia limitaría su uso en análisis filogenéticos, al igual que el Infraorbital 6, que presentó una variabilidad muy alta.

En casi todas las especies estudiadas el orbitoesfenoides estuvo presente, separado del paraesfenoides, excepto en *Acestrorhynchus falcirostris* y *A. lacustris*, donde ambos huesos se encontraron unidos. Esta última condición se ha correlacionado con la alimentación. Se menciona que al estar juntos le daría un “refuerzo” al cráneo, lo que permitiría atrapar presas más grandes, a diferencia de los peces donde no están unidos que generamente atrapan presas más pequeñas (Menezes, 1969; Lucena, 1987).

Charax gibbosus es un caso especial, pues en un ejemplar el orbitoesfenoides y el paraesfenoides estaban ligeramente separados mientras en otro se apreciaron unidos, corroborando lo señalado por Howes (1976), de que esta especie presenta diferentes grados de unión en estos huesos.

Cuando se analizó el orbitoesfenoides en las formas oculadas del género *Astyanax* de México (Valdez, 1997), se observó que si bien mantenía una forma patrón en forma de “J”, la apófisis ventral cambiaba en orientación y grosor, dando como resultado una gran variación intra e interpoblacional, por lo que no se tomó en cuenta para establecer las relaciones entre ellas. Sin embargo, en este caso es un carácter importante, debido a que se observó que entre las especies hay diferencias (ver esquemas).

El rinoesfenoides es un hueso que puede o no presentarse, de tal manera que no se pudieron establecer comparaciones. Por tal motivo actualmente se cuestiona el uso de este carácter dentro de los análisis filogenéticos (Lucena, 1987), aunque anteriormente se haya afirmado lo contrario (Weitzman, 1962).

El frontal y el parietal también se relacionan directamente con el tamaño del cráneo. Puede haber pérdida de canales, como en el caso de las especies más pequeñas tales como *Hyphessobrycon compressus* o *A. falcirostris*. En esta última el cráneo es grande, pero muy delgado. Todos estos caracteres se utilizaron en el análisis cladístico, excepto el relacionado con el canal del parietal, que puede o no estar unido al canal posterior del frontal, porque en algunos peces se dieron ambas condiciones.

En las especies que presentaron cráneos aplanados y largos (por ej. *Acestrorhynchus* y *Bramocharax*), la región formada por el esfenótico y el pterótico fue también larga. Esto implica que hay un incremento en el área de inserción del músculo aductor de la mandíbula y del dilator del opérculo, lo que repercute en la capacidad de captura del alimento, es decir, un tamaño mayor de presa y una capacidad incrementada en la salida del agua a través del opérculo en el momento de la captura. Esto concuerda con lo reportado para los cinodontidos por Howes (1976) y *Hoplias*, estudiado por Alexander, 1964 (en Howes, 1976). Ambas especies tienen cráneos similares. Contrariamente, los cráneos cortos y

curvos, tienen la región del esfenótico y el pterótico también cortas, por lo tanto el área de inserción muscular es menor.

Al existir variación en estos huesos, es probable que hubiera alguna modificación en esta musculatura por lo que es necesario realizar estudios miológicos, que complementen a los osteológicos ya efectuados.

Por otro lado, el hiomandibular se articula ventralmente con los huesos antes mencionados. De tal manera que a mayor área en el esfenótico y el pterótico, más grande es el hiomandibular y viceversa. Esto concuerda con lo reportado por Howes (1976). Además es importante señalar que la presencia de una proyección en el margen anterior de este hueso sólo ha sido reportada en *A. lacustris* y *A. falcistrostris*, además del género *Salminus* (Roberts, 1969).

También se observó en las especies depredadoras con cráneos grandes, que los huesos que componen el arco palatino (metapterigoides, mesopterigoides, ectopterigoides y palatinos) se alargan y se encuentran en posición casi perpendicular con respecto al hiomandibular, mientras en los que presentan cráneos pequeños, estos huesos son más cortos y forman ángulos menores a 90 grados. Un caso especial fueron aquellas especies que son depredadoras pero que no muestran alargamiento de la parte anterior y posterior del cráneo (ej. *Ch. gibbosus*), donde la orientación de la suspensión mandibular tendió a ser más perpendicular.

Roberts (1969) mencionó que la presencia de dientes en el ectopterigoides tiene una distribución en mosaico entre los carácidos. Sin embargo, es muy constante en las especies que se presenta. Sólo *Acestrorhynchus lacustris*, *A. falcistrostris* y *Oligosarcus hepsetus* presentaron dientes en el ectopterigoides. De hecho este carácter es una de las razones por las cuales se consideraba que estas tres especies estaban juntas, sin embargo, actualmente se considera a los *Oligosarcus* más relacionados con los tetragonopterinos que con los acestrorinquinos (Buckup, 1998)

El cuadrado es el responsable de articular la mandíbula inferior con el resto del cráneo, de tal manera que la forma más robusta se presentó en *Ch. gibbosus*, *Roeboides guatemalensis* y *A. falcistrostris*, porque tiene que unir a una mandíbula más grande. Un caso particular fue *A. lacustris* ya que la parte horizontal fue muy delgada. El resto fue como *A. mexicanus*.

El opistótico se presentó en la mayoría de las especies, excepto en *Oligosarcus hepsetus*, *A. falcistrostris*, *A. lacustris* y *Roeboides guatemalensis*. En el caso de los tres primeros coincide con que los cráneos de estas especies son muy delgados tendiendo a la pérdida del hueso, siendo pequeño en *R. guatemalensis*.

La forma del supraoccipital fue similar en todos los taxa, lo que cambió fue su longitud y anchura. Se encontró que en *Knodus* sp. es muy pequeño, en *Hyphessobrycon compressus* es muy ancho y corto y en *Charax gibbosus* y *Roeboides guatemalensis* es muy largo y curvo, lo que modifica la forma del perfil dorsoposterior del cráneo. Además, en este hueso se insertan los músculos epiaxiales y se esperaría encontrar diferencias en su forma y constitución, en función de los cambios a este nivel.

El resto de los huesos que componen la parte posterior del cráneo también se vieron relacionados con el tamaño del cráneo.

Los otolitos no siempre pudieron localizarse, debido a que se deshicieron durante el proceso de transparentación por lo tanto no se pudo hacer la comparación.

El tamaño de las mandíbulas incluyendo el anguloarticular, retroarticular y el cartílago de Meckel (junto con el etmoides medio) determina de manera directa el tamaño del hocico y en consecuencia el tamaño de la presa de la cual se alimentan.

En las especies más grandes el premaxilar presentó canales sensoriales (ej. *Acestrorhynchus* y *Oligosarcus*). Otras sólo mostraron fosas de diferentes tamaños (ej. algunos *Bramocharax*) y en los de tamaño más pequeño se observó la superficie dorsal lisa. Probablemente la presencia de estos canales en esta zona los haría más eficientes para la búsqueda de alimento, al alojar un mayor número de conexiones nerviosas.

Las diastemas en el dentario se presentaron en *Bramocharax bransfordi*, *B. dorioni*, *B. baileyi*, *Oligosarcus hepsetus*, *A. falcirostris* y *A. lacustris*, sin embargo es importante señalar que en ciertas poblaciones de *Astyanax* (Valdez, 1997) también llegaron a presentar este espacio, aunque pequeño.

A. lacustris, *A. falcirostris*, *O. hepsetus* y *Bramocharax bransfordi*, mostraron una prolongación de la zona sinfisial. Roberts (1969) mencionó que esta característica se presenta en organismos adaptados para matar y comer presas grandes como son *Hydrocynus* y *Hoplias*.

En cuanto al número y tipo de dientes en el premaxilar, maxilar y dentario, se observó que correspondieron a lo reportado en la bibliografía taxonómica (Menezes, 1969, Rosen, 1972, Géry, 1977, Contreras y Rivera, 1985, Bussing, 1998, entre otros). En donde se pudo hacer un análisis más completo fue en *Bramocharax caballeroi* y en *Astyanax mexicanus*. En el primer caso, los ejemplares estudiados presentaron de 5 a 6 dientes principales de tetra a nonacúspides e incluso se llegó a observar a simple vista la presencia de caninos, sin embargo al observarlos con mayor aumento se encontró que había más cúspides, sólo que desgastadas. A continuación se estableció una relación entre estos dos datos morfométricos (ver resultados). Estos datos concuerdan con lo reportado por Contreras y Rivera (1985) para esta especie. A pesar de lo anterior Contreras (com. pers.), señaló que para lograr una conclusión definitiva es necesario realizar un estudio de la ontogenia de la cuspidización de los dientes. Este último análisis queda fuera de los objetivos del presente trabajo y requiere un modelo experimental para descartar un desgaste por erosión de las cúspides de la dentición, por lo que queda abierta la posibilidad de un re-arreglo de las relaciones en esta tribu.

En el caso de *A. mexicanus*, en la literatura se menciona que el dentario presenta 4 dientes principales trí a pentacúspides, un intermedio pentacúspide, seguido por varios pequeños (Géry, 1977, Contreras y Rivera, 1985). Sin embargo Valdez (1997, 2003) encontró que para los 4 dientes principales, la tendencia fue a ser hexacúspides (con intervalo de 5 a 7

cúspides), seguidos de un diente intermedio pentacúspide (con intervalo de 3 a 6), y de 6 a 11 dientes posteriores bi o unicúspides. Esta diferencia se puede explicar considerando que todos los ejemplares aquí estudiados eran adultos y presentaban los dientes bastante erosionados. Por otro lado, también se observó que los dientes tienden a encimarse, perdiendo las cúspides laterales, particularmente las más pequeñas y externas, de tal manera que los conteos se ven modificados. Esta situación es muy importante de considerar en el momento en que se pretende utilizar estos datos para diferenciar a las especies, particularmente en los carácidos, lo que ha llevado a una gran confusión en el momento de establecer las relaciones filogenéticas entre los grupos (Weitzman y Malabarba, 1998). Si se desea utilizar estos caracteres en un análisis filogenético se sugiere realizar estudios más detallados, tal como los que realizó Malabarba (1998) para el grupo de los Cheirodontinae.

La serie opercular se observó con muy pocas variaciones, principalmente en el tamaño y forma de los márgenes. En particular, el preopérculo presentó un canal del sistema laterosensorial que mostró una alta variación en el número de ramas secundarias en todos los ejemplares.

La gran mayoría de los huesos que componen tanto el arco hioideo como el arco branquial exhibieron una relación de tamaño y forma con respecto a la que tiene el cráneo, con excepción de los radios branquiostegos que presentaron una relación diferente. En los tetragonopterinos y en *A. lacustris* y *A. falcistrostris* fueron los más pequeños, mientras que en el resto de los taxa fueron casi de igual tamaño.

El basihiel y el basibranchial fueron similares en todas las especies en cuanto a forma, pero en referencia al número de basibranchiales, algunos presentaron 3 y otros 4.

En el caso de los suspensores faríngeos, hasta la fecha nadie los ha descrito adecuadamente. Ésta es la primera vez que se analizaron en varias de estas especies. El primer suspensor mostró 3 formas: sacular en *Ch. gibbosus*, *Roeboides guatemalensis* y *Bryconamericus terrabensis*; rectangular en *A. falcistrostris* y *A. lacustris*, y triangular en el resto de las especies. Algunos presentaron dientes en el segundo suspensor y otros no. En el tercer suspensor se tomó en cuenta el tamaño relativo de los dientes: grandes en *A. lacustris* y pequeños en las demás. Nuevamente este carácter posiblemente esté relacionado con el tamaño y tipo de alimento.

El número de branquiespinas no pudo ser comparado adecuadamente, debido a que en muchos ejemplares se perdieron durante el proceso de transparentación. En cuanto a la forma se encontraron 3 condiciones: cuadradas en *A. lacustris*, redondas en *A. falcistrostris* y triangulares en el resto de las especies.

Por último, analizando los trabajos que utilizan huesos para realizar análisis filogenéticos, por lo regular trabajan con pocos ejemplares (de 1 a 3 en promedio), de cada especie que trabajan. Esto plantea un problema, y es que no se conoce la variabilidad real que puedan tener esos huesos dentro de una especie determinada. Esto es muy importante de considerar en el momento de la elección de caracteres para estudios de este tipo, por lo que se recomienda primero conocer muy bien la osteología de los grupos de interés a partir de la

revisión de al menos 5 ejemplares. Hay casos en los cuales sólo es posible tener pocos ejemplares, pero debieran ser la excepción más que la regla.

RESULTADOS DEL ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Con base a lo señalado anteriormente, se consideraron 46 de los 58 elementos óseos, para las 19 especies, con un total de 79 estados de carácter.

Fueron eliminados de este análisis el etmoides lateral, el margen posterior del vómer, el infraorbital 4, el frontal, la rama posterior del parietal, el margen anterior y posterior del epioccipital, el proceso dorsal y la parte posterior del premaxilar, el margen dorsoposterior del maxilar, el interopérculo, el margen ventral del mesoptergoides, el ceratohial posterior, el basibranchial, el hipobranchial, el segundo suspensor faríngeo, el nasal y la parte posterior del paraesfenoides, debido a que algunos presentaron una gran variación intrapoblacional y otros tuvieron un índice de consistencia muy bajo después de haber sometido a todos los caracteres (incluyendo a los que se eliminaron) en un primer análisis con el PAUP.

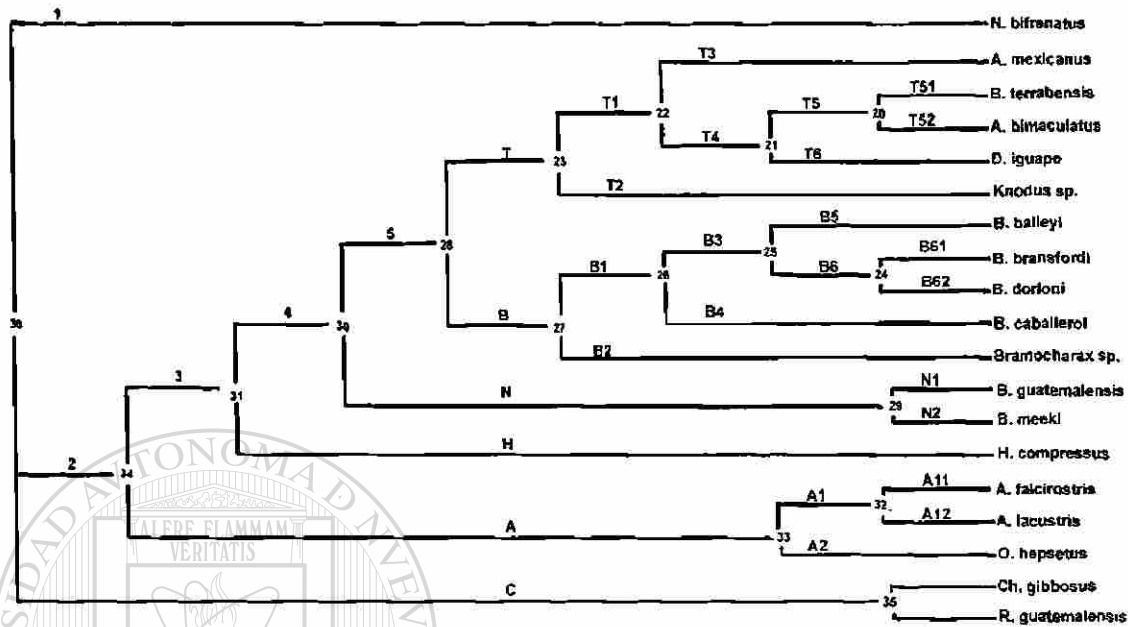
La elaboración de la matriz de caracteres y la codificación de los mismos se realizó tomando en cuenta los criterios propuestos por Forey et al. (1992), Villaseñor, et al. (1992), de Luna (1996) y Kitching (2000) (Cuadro 4 y 5).

Como grupo externo se eligió a *Notropis bifrenatus* considerando los criterios ya mencionados en el método y por lo que señala Ridley (1986), “si el grupo elegido tiene los mismos caracteres bajo comparación y está estrechamente relacionado el grupo bajo estudio, el cambio evolutivo estimado será minimizado y las relaciones filogenéticas serán mejor estimadas”. Sin embargo, hay que tener en cuenta, como menciona Wheeler (1990), en los grupos escasamente conocidos o con parientes muy distantes la elección del grupo externo es realmente un problema, lo cual no sucedió con este trabajo.

Las condiciones que se establecieron para correr el programa PAUP (vers. 2.4), la lista de cambios o de series de transformación observados en los estados de carácter así como la lista de apomorfias se encuentran en la Cuadro 6.

Se obtuvo un solo árbol de máxima simplicidad con una longitud de 248 pasos y un índice de consistencia de 0.6452.

La topología del árbol se muestra a continuación:



La evidencia que soporta el reconocimiento de cada clado, además de la discusión de la composición de cada grupo se hará a continuación. Los números entre paréntesis corresponden a los utilizados para cada carácter en la (Cuadro 5) y el orden en que se presenta está de acuerdo al valor de índice de consistencia (IC).

Clado 1 (*Notropis bifrenatus*)

Diagnosis: los caracteres apomórficos que definieron al grupo externo fueron más de 20. Los que tuvieron un IC igual a 1 fueron: anterorbital ausente (5), infraorbital 1 cuadrado (8), infraorbital 2 cuadrado (10), infraorbital 3 rectangular (11), ángulo que forman el margen anterior y dorsal del infraorbital 5 recto (15), orbitoesfenoides globoso (17), exoccipital plano (31), retroarticular oval (43), canal del sistema sensorial del preopérculo no llega hasta el margen posterior del preopérculo (47), proceso vertical del cuadrado semicircular (49), parte anterior del metapterigoides corto (51), margen ventroposterior del metapterigoides ondulado (52), margen posterior del metapterigoides recto (53), 3 radios branquiales (65), 3 suspensores faríngeos (76).

Clado C (Characini)

Diagnosis: 16 sinapomorfias lo definieron. Los principales (con valores de IC igual a 1) fueron: proceso lateral del esfenótico cuadrado (22), pterótico cuadrado con el margen anteroposterior alargado (23), parte posterior más grande con respecto a la anterior que forman la placa faríngea superior (74), primer suspensor faríngeo sacular (77). Este clado tuvo un valor en el bootstrap de 59%.

Este grupo es el primero que se separa de todo el conjunto e incluye las dos especies que pertenecen a la tribu Characini (subfamilia Characinae). Esto concuerda con lo reportado por Lucena (1998), Géry (1977) de que son dos especies muy relacionadas entre sí.

Clado C1 (*Charax gibbosus*)

Diagnosis: infraorbital 6 en contacto con el maxilar (16) interopérculo triangular con márgenes rectos (45), +de 30 dientes en el maxilar (39), el anterorbital no hace contacto con ningún hueso.

Clado C2 (*Roeboides guatemalensis*)

Diagnosis: número de infraorbitales variable de 5 a 6 (7), infraorbital 1 forma de domo (8), orbitoesfenoides separado ampliamente del pteroesfenoides (18), barra epifisiaria presente (19), parte ventral de epiótico pentagonal (25), Opistótico ausente (26), ceratohial posterior oval (62), muescas en el margen ventral del ceratohial anterior presentes (66), margen dorsal de la placa faríngea superior recto (73).

Clado 2

Diagnosis: 15 sinapomorfias definen a este clado. Los caracteres que tienen el mayor IC son: la forma del proceso lateral del esfenótico rectangular (22), pterótico cuadrado (23), opistótico sacular (27), opérculo oval ángulo anteroventral alargado y margen dorsal curvo (44), margen dorsoposterior del metapterigoides con 1 proceso (54), margen dorsal de la placa faríngea superior cóncavo (73) y primer suspensor faríngeo triangular (77).

Clado A (Acestrorhynchini)

Diagnosis: esta definido por 18 sinapomorfias. Los más importantes son el infraorbital 1 en forma de cuña (8), parte posterior del infraorbital 2 triangular (10), infraorbital 3 poligonal (11), con dientes en el margen ventral del ectopterigoides (57), fosas temporales de tamaño diferente (20), parte ventral de epiótico semicircular (25), Superficie dorsal del premaxilar con canales de la línea sensorial (37), parte anterior del premaxilar ligeramente corta (38), de 18 a 23 dientes en el maxilar (39), interopérculo triangular con márgenes rectos (45) y parte anterior del infraorbital 2 triangular (9).

Clado A1 (*Acestrorhynchus*)

Diagnosis: 26 apomorfias lo definen pero las que tienen un IC igual a 1 son: margen anterior del Infraorbital 5 cóncavo (13), ángulo que forman el margen anterior y dorsal del infraorbital 5 agudo (15), proceso lateral del esfenótico espinoso (22), pterótico rectangular con el margen anterodorsal alargado (23), paresfenoides recto (32), retroarticular triangular con el ápice muy alargado (43), 2 radios que se insertan en el ceratohial posterior (63), margen dorsal del ceratohial posterior recto (64), margen posterior del urohial angosto (70), hipobranquial largos (71), parte ventral del ceratobranquial triangular (72), dientes de la placa faríngea superior grandes (75).

Parte de estos caracteres son tomados en cuenta para definir a la tribu Acestrorhynchini así como para cada uno de los integrantes (Menezes, 1969). Este clado esta bien soportado ya que presentó 14 estados de carácter con valor de IC=1, además de un valor de bootstrap de 100% por lo que es el grupo más consistente, y está formado por las siguientes especies:

Clado A11 (*Acestrorhynchus falcistrostris*)

Diagnosis: branquiespinas semicirculares (79), margen dorsoposterior del metapterigoides liso (sin proceso) y curvo (54), 4 canales del sistema laterosensorial (21), espina supraoccipital larga (de 3 en adelante) (30), ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo de 10-20 grados (35), relación del ancho con respecto a largo del dentario de 6.0 a 6.5 veces (41), proceso horizontal del cuadrado muy ancho (50), relación entre la longitud del margen posterior del mesopterigoides con respecto al margen ventral igual o mayor (56).

Clado A12 (*Acestrorhynchus lacustris*)

Diagnosis: orbitoesfenoides rectangular (17), margen ventroposterior del metapterigoides rectangular (52), dientes del tercer suspensor faringeo grandes (78), margen ventral del basioccipital con respecto al margen dorsal del paraesfenoides se observa arriba del paraesfenoides (34), interopérculo globoso (45), forámen en la parte posterior del metapterigoides pequeño (55).

Clado A2 (*Oligosarcus hepsetus*)

Diagnosis: infraorbital 1 con forma de clavo (8), interopérculo rectangular (45), preopérculo triangular ángulo anteroventral poco alargado (46), ceratohial posterior cuadrado (62), palatinos cuadrados (60), relación entre la longitud del primer radio branquial con la longitud que V1a del margen anterior del hipohial ventral hasta el borde posterior del ceratohial anterior menor de menos de 1 (68), anterorbital hace contacto sólo con el frontal (6).

Sólo el carácter 8 tuvo un valor de IC= 1, el resto menor a 0.75 y un valor de bootstrap igual a 60%.

Clado 3

Diagnosis: con 2 filas de dientes en el premaxilar (36), longitud relativa la parte anterior del ceratorial anterior corta (67), Longitud del proceso anterior del etmoides medio corto (1), Longitud de los procesos laterales del etmoides medio amplios (2), Vómer en forma de "T" (4), ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo de 41-50 grados (35), preopérculo triangular (46), branquiespinas triangulares (79).

Ésta rama incluye tres tribus: Bryconini, Bramocharacini y Tetragonopterini. Los dos primeros estaban considerados dentro de la subfamilia Characinae mientras que la última está dentro de la subfamilia Tetragonopterinae. En este análisis aparecen juntos, además de considerar a *Hyphessobrycon compressus* como un grupo basal. El valor de IC para los caracteres 36 y 67 fue igual a 1, el resto fue menor a 0.75.

Clado H (*Hyphessobrycon*)

Diagnosis: Número de infraorbitales variable de 4 a 5 llegando en ocasiones a 7 (7), margen anterior del Infraorbital 5 convexo. (13), ángulo que forman el margen anterior y dorsal del infraorbital 5 curvo (15), orbitoesfenoides forma de "X" (17), de 4-7 dientes en el maxilar (39), ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo 51-60 grados (35), parte dorsal del hiomandibular alargado con base delgada

(48), 4 canales del sistema laterosensorial (21) y relación entre la longitud del margen posterior del mesopterigoides con respecto al margen ventral igual o mayor (56).

De los 9 estados de carácter que lo definieron, cuatro de ellos tuvieron valores de IC=1.

Esta especie estaba considerada dentro de los tetragonopterinos, pero por estos caracteres se separa completamente del grupo, Sin embargo, para poder establecer claramente su posición taxonómica es necesario incluir más especies.

Clado 4

Diagnosis: infraorbital 1 en forma de bisturí (8), infraorbital 3 llega hasta la rama ventral del sistema laterosensorial horizontal (12), tres proyecciones en el margen anterior del anguloarticular siendo a media la de tamaño un poco más grande que las otras (42), palatinos cuadrados (60), relación entre la longitud del primer radio branquial con la longitud que va del margen anterior del hipohial ventral hasta el borde posterior del ceratohial anterior igual a 1 (68).

A partir de este clado se derivan dos ramas: la de los tetragonopterinos y los briconinos.

Clado N (Bryconini)

Diagnosis: está definido por 10 estados de carácter, los más relevantes fueron: más de 2 filas en el premaxilar (36), margen ventroposterior del metapterigoides cuadrado (52), margen posterior del metapterigoides con una hendidura (53), 2 proyecciones en el margen anterior del anguloarticular, la ventral de tamaño mucho más grande que la dorsal (42) y opérculo oval, angulo anteroventral no alargado (44).

En cuanto al carácter 36, hay una discusión en cuanto al número de filas, algunos piensan que son dos (resultado de la fusión de más filas), otros consideran más de dos. En este caso se consideraron más de dos.

Los estados de carácter 52 y 53 fueron los que tuvieron el valor más alto de IC igual a 1, el resto fue menor a 0.75. Este clado fue muy consistente, lo cual se refleja en el valor de bootstrap que fue de 98%.

Clado N1 (*Brycon guatemalensis*)

Diagnosis: infraorbital 6 rectangular (16), parte ventral de proótico cuadrado (25), Opistótico en forma de "bota" (27) y margen ventral del basioccipital con respecto al margen dorsal del paraesfenoides se observa arriba del paraesfenoides (34).

El carácter 16 fue el que tuvo el valor más alto de IC=.857 el resto fue menor.

Clado N2 (*Brycon meeki*)

Diagnosis: infraorbital una pentagonal (8), 1 proyección en el margen anterior del anguloarticular (42) y relación del ancho con respecto a largo del dentario de 2.6 a 3.0 (41).

El carácter 8 fue el único con un valor IC =1

Clado 5

Diagnosis: parte posterior del infraorbital 2 semicircular (10), infraorbital 6 semioval (16), anterorbital hace contacto sólo con el frontal (6), infraorbital 2 triangular (9), fosas temporales de tamaño diferente (20), proceso lateral del pterótico corto, no llega a tocar la unión del exoccipital con el pterótico (24), margen dorsoposterior del metapterigoides con dos procesos (54).

Sólo el carácter 10 tuvo $IC=1$, el resto fue menor a 0.85. El valor de bootstrap fue de 50%.

Este clado une a dos tribus que se encontraban en diferentes subfamilias, a los Tetragonopterini y a los Bramocharacini. Estos resultados confirman lo propuesto por Rosen (1972), que menciona que los Bramocharacini deberían estar dentro de la familia Tetragonopterinae.

Clado B (*Bramocharax*)

Diagnosis: proceso lateral del esfenótico bifurcado (22), espina supraoccipital con una relación largo ancho, de 2 a 2.9, (30), proceso en la parte media ventral del paraesfenoides presente (33) y ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo 31-40 grados (35).

El único carácter con valor de $IC=1$ fue el 22, el resto menor a 0.57

Clado B1

Diagnosis: infraorbital 6 cuadrado (16), parte ventral de proótico semicircular (25), superficie dorsal del premaxilar con agujeros (37), longitud relativa del la parte anterior del premaxilar (vista frontal) ligeramente corta (38), anterorbital no hace contacto con ningún hueso (6), infraorbital 3 cubre parte dorsal del preopérculo (12), margen posterior del opistótico llega hasta el margen posterior del exoccipital y el pterótico (28).

Los estados de carácter que están incluidos en este clado tuvieron valores de IC menores de 0.85, siendo el más alto para el carácter 16. El valor de bootstrap fue de 57%.

Este clado esta compuesto por por cuatro especies.

Clado B2 (*Bramocharax* sp.)

Diagnosis: de 4 a 7 dientes en el maxilar (39)

Este estado de carácter tuvo un valor de 0.667 de IC .

Clado B3

Diagnosis: Opistótico en forma de "bota"(27), ancho con respecto a largo del dentario de 2.6 a 3.0 veces (41), parietal irregular con una escotadura grande y espina posterior desarrollada (29) y Diastemas en el dentario presentes (40).

En este clado se encuentran las tres especies más relacionadas, *B. bransfordi* y *B. dorioni* (clado B6) y *B. baileyi* (clado B5). Es un conjunto muy consistente ya que mostró un valor de 74% en el bootstrap. Estas relaciones ya habían sido propuestas por Rosen (1972).

Clado B4 (*Bramocharax caballeroi*)

Diagnosis: ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo de 41 a 50 grados (35) y espina supraoccipital relación largo/ancho: corto (de 1 a 1.9) (30).

Sólo dos estados de carácter definieron a este clado con valores de IC= a 0.571 y 0.250 respectivamente. Esta especie se relaciona con el grupo siguiente.

Clado B5 (*Bramocharax baileyi*)

Diagnosis: ectopterigoides mayor con respecto al mesopterigoides (59), el margen ventral del basioccipital se observa al mismo nivel con respecto al margen dorsal del paraesfenoides (34)

Ambos estados de carácter tuvieron valores bajos de IC, 0.333 y 0.25 respectivamente.

Clado B6

Diagnosis: 2 proyecciones en el margen anterior del anguloarticular, la ventral de tamaño un poco más grande que la dorsal (42), longitud del proceso anterior del etmoides medio largo (1), longitud de los procesos laterales del etmoides medio cortos (2), infraorbital 3 separado del preopérculo (12), proceso lateral del pterótico largo, llega a tocar la unión del exoccipital con el pterótico (24), hiomandibular semicircular (48) y palatinos rectangular (60).

Los valores de IC fluctuaron entre 0.74 y 0.44

Clado B61 (*Bramocharax bransfordi*)

Diagnosis: ancho con respecto a largo del dentario de 3.1 a 3.5 veces (41), opistótico sacular (27), el margen posterior del opistótico no llega hasta el margen posterior del exoccipital y el pterótico (28), parietal rectangular con márgenes curvos (29), ectopterigoides menor con respecto al mesopterigoides (59)

Los valores de IC fluctuaron entre 0.600 y 0.333

Clado B62 (*Bramocharax dorioni*)

Diagnosis: anterorbital hace contacto sólo con el frontal (6), foramen en la parte posterior del metapterigoides pequeño (55), interhial largo (61)

Los valores de IC fueron 0.50, 0.28 y 0.25 respectivamente

Clado T (Tetragonopterini)

Diagnosis: de 1-3 dientes en el maxilar (39) y relación entre la longitud del primer radio branquial con la longitud que va del margen anterior del hipohial ventral hasta el borde posterior del ceratohial anterior mayor de 1 (68).

Este clado está definido sólo por estados de carácter con valores de IC de 0.667 y .0400 respectivamente. Aquí se encuentran reunidas las especies de tetragonopterinos excepto *Hyphessobrycon compressus* y *Knodus* sp. El valor de bootstrap para esta rama fue de 63%.

Clado T3 (*Astyanax mexicanus*)

Diagnosis: margen posterior del mesoptergoides igual o mayor con respecto al margen ventral (56)

Una sola apomorfía define este clado con un IC de 0.200

Clado T4

Diagnosis: vómer forma de "V" (4), supraoccipital relación largo/ancho medio (de 2 a 2.9) (30), ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo 51-60 grados (35).

Los valores de IC fueron 0.750, 0.25 y 0.571 respectivamente y un valor de bootstrap de 60. Aquí se encuentran agrupadas tres especies

Clado T5

Diagnosis: anterorbital no hace contacto con ningún hueso (6), margen posterior del mesoptergoides menor con respecto al margen ventral (56).

Los valores de IC para estos estados de carácter fueron de 0.500 y 0.200. En este clado se encuentran las dos especies que desde el punto de vista osteológico se encuentran más relacionadas (valor de bootstrap igual a 58), pero pertenecen a géneros diferentes.

Clado T51 (*Bryconamericus terrabensis*)

Diagnosis: infraorbital 6 semicircular (16), 5 canales del sistema laterosensorial (21), supraoccipital largo (relación largo/ancho de 3 veces en adelante) (30), parte anterior del ectoptergoides semicircular (58), primer suspensor faríngeo sacular (77).

Los mayores valores de IC fueron 0.857 y 0.750 en los caracteres 16 y 77 respectivamente. Los demás fluctuaron de 0.500 a 0.200.

Clado T52 (*Deuterodon iguape*)

Diagnosis: parte ventral de proótico cuadrada (25), anguloarticular con dos proyecciones; la ventral de tamaño un poco más grande que la dorsal (42), ectoptergoides mayor con respecto al mesoptergoides (59).

Los valores de IC fueron de 0.716, 0.625 y 0.333 respectivamente

Clado T6 (*Astyanax bimaculatus*)

Diagnosis: foramen en la parte posterior del metaptergoides pequeño (55), primer radio branquial con la longitud del margen anterior del hipohial ventral el borde posterior del ceratohial anterior menor de 1 (68).

El IC para estos estados de carácter fueron menores a 0.400.

Clado T2 (*Knodus* sp.)

Diagnosis: vómer con forma de gota (4), infraorbital 6 rectangular (16), parte ventral de epiótico rectangular alargado (25), superficie dorsal del premaxilar con agujeros (37), parte dorsal del hiomandibular alargado con base delgada (48), margen dorsoposterior del metapterigoides liso y recto (54), parte anterior del ectopterigoides semicircular (58), ectopterigoides mayor con respecto al mesopterigoides (59).

Las apomorfias con valores más altos de IC fueron el 16, 4 y 54 con valores de 0.857 para el primero y los otros dos con 0.75, el resto con valores entre 0.65 y 0.33

DISCUSIÓN ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Después de haber analizado estos resultados podemos decir que se confirma que *Bramocharax caballeroi* es un verdadero *Bramocharax*, al menos eso es lo que indica la evidencia osteológica. Esta conclusión se basa en las siguientes características: un esfénótico bifurcado, el supraoccipital largo (relación largo/ancho= de 2 a 2.9 veces), la presencia de un pequeño proceso en el margen ventral del paraesfenoides y por último, el ángulo formado por el perfil dorsal del cráneo y el paresfenoides es de 31 a 40 grados (clado B). Además se estableció que el grupo de los *Bramocharax* es monofilético.

También se estableció que la tribu Bramocharacini está más relacionada con el grupo de los Tetragonopterinos que con los Acestrorinquininos, y como se mencionó anteriormente esto ya había sido observado y anotado por otros autores (Rosen, 1972; Weitzman, 1983), basados en principalmente en caracteres morfométricos y algunos osteológicos. Por lo tanto considero que es necesario cambiarlos de subfamilia.

En la diagnosis original de *Bramocharax* realizada por Gill y Bransford (1877) se describen los dientes como uniseriados. Cuando Rosen (1970) publicó a *B. dorioni* como una nueva subespecie de este grupo, este carácter ya no era aplicable por lo que la re describió y propuso una nueva diagnosis con más caracteres dentarios: premaxilar con dos filas dentarias, la externa con 3 a 4 dientes unicúspides en los adultos y en los jóvenes multicúspides y la interna con 2 a 6 dientes multicúspides; el maxilar con 6 a 9 dientes cuspidados y el dentario con 3 a 4 dientes cónicos que en ocasiones pueden presentar pequeñas cúspides a los lados, seguidos de 6 a 8 dientes más pequeños, no observándose degradación entre ellos. Si comparamos estos datos con los resultados obtenidos en cuanto al premaxilar son similares, incluso con los conteos que se presentan en *A. mexicanus* y en general con los tetragonopterinos aquí estudiados, no así con la cuspidización ya que en estos últimos nunca son unicúspides (cónicos). En cuanto al conteo de dientes principales en el dentario hay que ampliarlo hasta 5 o 6 (considerando lo reportado por Contreras y Rivera, 1985); el número de dientes posteriores también hay que ampliarlo, quedando de 6 hasta 12; en cuanto a que no existe degradación en el tamaño de los dientes, no en todos es así, como en el caso de *Bramocharax* sp. En cuanto al maxilar, igualmente hay que ampliarlo de 3 a 15 dientes.

De tal manera que esta diagnosis se tiene que modificar nuevamente, tomando como base la de Rosen (1970) quedaría de la siguiente manera: premaxilar con dos filas dentarias, la externa constituida por 3 a 4 dientes unicúspides en los adultos y en los jóvenes multicúspides, la interna con 2 a 6 dientes multicúspides. Dentario con 3 a 6 dientes unicúspides o multicúspides, pero la central grande y a los lados son pequeñas, seguidos de 6 a 12 dientes más pequeños multicúspides. Maxilar con 3 a 15 dientes multicúspides (hasta 19 según contreras y Rivera, 1985). Además de considerar que presenten un proceso lateral del esfenótico bifurcado, una espina supraoccipital de tamaño medio con una relación de largo/ancho de 2 a 2.9, la presencia de un proceso en la parte media ventral del paraesfenoides y el ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo sea de 31-40 grados.

Para Rosen (1972) el miembro más primitivo del grupo es *B. baileyi* por lo poco especializado de su dentición y su coloración que a comparación de las otras dos especies no es tan avanzada. Este es el grupo hermano de *B. dorioni* y *B. bransfordi* que son las especies más relacionadas. Hasta aquí el resultado de este análisis coincide con las especies que este autor conocía. Sin embargo, el esquema se complementa de la siguiente forma, con los nuevos taxa descritos posteriormente a Rosen (1972) de la siguiente forma: *B. caballeroi* es la especie hermana de este grupo y la especie más "antigua" es *Bramocharax* sp. y la menos especializada. Es importante señalar el bajo número de dientes que presenta en el maxilar y que recuerda al grupo de los Tetragonopterinos.

En función de los caracteres osteológicos *Bramocharax* sp. es una nueva especie. Esta aseveración es soportada hasta este momento exclusivamente por el osteocráneo y tendrá que ser sustentada adicionalmente con los caracteres que se utilizan para la descripción de los peces, como son los morfométricos y merísticos.

Con respecto a la tribu Acestrorhynchini, las especies pertenecientes al mismo género fueron las más relacionadas y *Oligosarcus hepsetus* vendría a ser la especie hermana basal de este grupo. Sin embargo, Ortí (1997) separó a esta última especie de la tribu y la relacionó con los tetragonopterinos sobre la base de caracteres moleculares. Buckup (1998) quién utilizó algunos caracteres osteológicos del cráneo, además del resto del esqueleto y algunos músculos, coincidió en parte con Ortí (1997). Considero que la utilización de unos cuantos huesos son insuficientes para apreciar la complejidad de estos grupos en todas sus dimensiones, mientras que los caracteres moleculares están referidos a un solo gen. Por esta razón es muy común que las filogenias moleculares sean diferentes a las que se basan en la morfología. Para concluir de la manera más acertada posible respecto a esta problemática, es necesario considerar la evidencia total (*sensu* Fitzhugh, 2004; <http://www.nhm.org/research/annelida/requirements/>)

Hay una separación muy clara entre la tribu Characini, representada por *Charax gibossus* y *Roebooides guatemalensis* y la tribu Acestrorhynchini, de hecho están ubicadas en dos ramas diferentes.

La tribu Bryconini se mantuvo como un grupo muy estable y relacionado con los tetragonopterinos. Esto se ve apoyado de alguna manera por el trabajo de Buckup (1998)

que estableció las relaciones de Characiniinae, donde encontró que *Brycon* se encuentra en el mismo grupo que *Tetragonopterus* y *Oligosarcus*.

El grupo de los tetragonopterinos es el que más necesita revisión, por otro lado *Hyphessobrycon compressus* se separa como grupo basal de los tetragonopterinos debido al número de infraorbitales, que es muy variable, de 4 a 5 llegando en ocasiones a 7; al margen anterior del Infraorbital 5 que es convexo y por el orbitoesfenoides que tienen forma de "X". Cabe señalar que solo se incluyó una especie de este grupo y por lo tanto para establecer con claridad las relaciones de los tetragonopterinos con otros carácidos será necesario incluir más especies.

CONSIDERACIONES BIOGEOGRÁFICAS

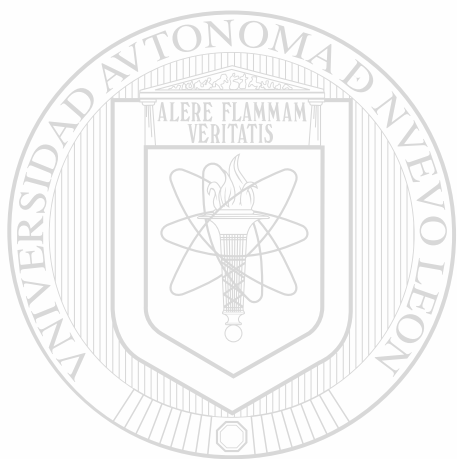
Rosen (1972) había mencionado que el centro de origen de este grupo es el río Usumacinta donde se originó el complejo *dorioni-bransfordi*. El explica en su trabajo lo siguiente "...the genus originated in the Río Usumacinta Basin, that the *dorioni-bransfordi* complex might be expected to be found somewhere in the largely unexplored waters of eastern Guatemala, Honduras and Nicaragua, between the Río Usumacinta and the río San Juan"

Posiblemente el área de distribución de los *Bramocharax* ancestrales, muy semejantes a *Bramocharax* sp. fue bastante amplia, abarcando la cuenca completa del Usumacinta y extendiéndose hasta parte la cuenca de lo que hoy es el Río San Juan. La aparición de *bransfordi* la atribuye a un evento de dispersión a través del Río San Juan, un evento difícilmente comprobable con la información con que se cuenta actualmente.

El resultado que se obtuvo en este trabajo coincide en parte con el punto de vista de Rosen (1972), como ya se dijo, al considerar que los taxa más emparentados son *dorioni* y *bransfordi*, aunque en este momento no se puede explicar si fue un evento de vicarianza lo que separó a *bransfordi* de *dorioni*, ya que en la actualidad no hay barreras geográficas importantes que separen estos dos taxa. *B. baileyi* es el grupo hermano de las dos anteriores. Al incluir dos especies más que Rosen (1972) no conocía, ahora la especie hermana de los anteriores es *B. caballeroi*. Es especie aparece separada del clado resto de los integrantes del género *Bramocharax*, además de que es endémica exclusiva del lago Catemaco, que es una cuenca endorreica situada en el macizo volcánico de los Tuxtlas. Su origen está relacionado con actividad volcánica (Mayer, 1962), de naturaleza basáltica, ocurrida en el área a partir del Plioceno (Pérez, 1984). De ser así la aparición de este lago aisló las poblaciones que dieron origen a *caballeroi*, que de por sí ya estaban aisladas del resto por la Sierra Lacandona que presenta estratos geológicos del Terciario inferior hasta el Cuaternario (The Nature Conservation, 2004) y la Sierra Cojolita que presenta estratos geológicos desde el Terciario inferior hasta el Cretácico superior y el Cuaternario (The Nature Conservation, 2004). *Bramocharax* sp. es la especie considerada más primitiva, posiblemente conservó el hábitat ancestral de los *Bramocharax*, mientras que las poblaciones que se localizaban a través del Lacanjá hacia el sur, se especializaron en una dieta más carnívora, lo que ocasionó una dentición aún más especializada, como es la

presencia de caninos y mandíbulas más prominentes, junto con una tendencia al incremento del número de dientes en el maxilar, que pasó de 3 hasta 16.

Se concluye entonces que deben haber habido dos eventos de vicarianza, el primero surge cuando las sierras Lacandona y Cojolita se formaron y el segundo cuando se forma el Lago de Catemaco a partir de un evento de vulcanismo (Lámina IX).



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

CONCLUSIONES

Por primera vez se describe el cráneo de 17 especies: *Charax gibbosus*, *Roeboides guatemalensis*, *Bramocharax baileyi*, *Bramocharax dorioni*, *Bramocharax bransfordi*, *Bramocharax caballeroi*, *Bramocharax sp.*, *Oligosarcus hepsetus*, *Bryconamericus terrabensis*, *Knodus sp.*, *Astyanax bimaculatus*, *Hyphessobrycon compressus*, *Deuterodon iguape*, *Brycon guatemalensis* y *Astyanx mexicanus*.

A pesar de la gran diversidad que se presenta en los carácidos, se pudo apreciar que todos ellos poseen un modelo osteológico craneal básico.

En cuanto a la forma de los huesos craneales, aproximadamente el 80% mostraron mucha similitud entre sí.

Existen tres tendencias básicas en la forma de los cráneos de las especies aquí estudiadas:

- a) Aquellos en donde se observa un cráneo alargado y por lo tanto los huesos que lo constituyen, especialmente los asociados a las mandíbulas, el sostén y la dentición se observan así. Se encuentran altamente especializados para la carnivoría. Un ejemplo de lo anterior son los *Acestrorhynchus*.
- b) Los que presentan cráneos más reducidos y con un perfil más redondo. Las mandíbulas y su sostén son más pequeños y la dentición no es tan especializada. Podría considerarse que estos son omnívoros. Un ejemplo son los *Astyanax*.
- c) Los que presentan cráneos cortos pero con mandíbulas grandes con dientes especializados en donde el ángulo que se forma de la posición de los huesos meta, meso y ectopterigoides con respecto al hiomandibular es reducido, permitiendo una mayor apertura de las mandíbulas. Son también carnívoros, posiblemente especializados en presas mayores que los del inciso b. Un ejemplo son los *Charax*.

El uso de caracteres osteológicos para estudios filogenéticos es muy importante, pero se recomienda antes de usarlos conocer bien la osteología de los grupos de interés. Esto se debe realizar a partir de la revisión de varios ejemplares y no uno solo, como ocurre en algunos estudios publicados previamente, pues existen patrones de variabilidad que deben ser detectados. Lo anterior sería el fundamento de la adecuada elección de los caracteres osteológicos para estudios filogenéticos.

La evidencia que se obtuvo a partir del análisis de la osteología y la filogenia derivada de la misma, indica que *Bramocharax caballeroi* pertenece a la tribu Bramocharacini, definido por las siguientes características: ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo de 41 a 50 grados y espina supraoccipital relación largo/ancho: corto (de 1 a 1.9).

El género *Bramocharax* es monofilético con las siguientes sinaporfias: esfenótico bifurcado, el supraoccipital largo (relación largo/ancho= de 2 a 2.9 veces), presentan un

pequeño proceso en el margen ventral del paraesfenoides y el ángulo formado por el perfil dorsal del cráneo y el paraesfenoides es de 31 a 40 grados (clado B).

Bramocharax es parte de la subfamilia Tetragonopterinae y no de los Acestrorhynchinae donde actualmente se encuentran, por lo tanto se sugiere cambiarlos de subfamilia.

La diagnosis para los *Bramocharax* fue modificada y quedaría de la siguiente manera: dos filas dentarias, la externa con 4 a 3 dientes unicúspides en los adultos y en los jóvenes multicúspides y la interna con 2 a 6 dientes multicúspides; el maxilar con 6 a 9 dientes cuspidados y el dentario con 3 a 6 dientes unicúspides o con más cúspides pequeñas cúspides a los lados, seguidos de 6 a 12 dientes más pequeños multicúspides. Maxilar con 3 a 15 dientes multicúspides. Además de considerar que presenten un proceso lateral del esfénótico bifurcado, una espina supraoccipital de tamaño medio con una relación de largo/ancho de 2 a 2.9, la presencia de un proceso en la parte media ventral del paraesfenoides y el ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo sea de 31-40 grados.

B. dorioni y *B. bransfordi* son las especies más relacionadas. El grupo hermano de ésta es *B. caballeroi*, seguido de *B. baileyi* y la especie más primitiva es *Bramocharax* sp. lo cual se refleja principalmente en la forma de mandíbulas y su dentición.

La distribución actual de los *Bramocharax* probablemente se deba a dos eventos de vicarianza, el primero surge cuando las sierras Lacandona y Cojolita se formaron y el segundo cuando se forma el Lago de Catemaco a partir de un evento de vulcanismo.

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



LITERATURA CITADA

Berra, T. M. (1981) An Atlas of Distribution of the Freshwater Families of the World. Lincoln, University of Nebraska Press.

Buckup, P. A. (1993) Phylogenetic interrelationships and reductive evolution in Neotropical characidiin fishes (Characiformes, Ostariophysi). *Cladistics*, 9, pp.305-341.

Buckup, P. A. (1998) Relationships of the Characidiinae and phylogeny of characiform fishes (Teleostei: Ostariophysi). EN: Malabarba, L. R. Reis, R., E. Vari, R. P. Z. Lucena, M. S. eds. Phylogeny and classification of neotropical fishes. Brasil. ADIPUCRS.

Burns, R. J. Weitzman, S. H. Lange, K. R. y Malabarba, L. R. (1998) Sperm ultrastructure in characid fishes (Teleostei: Ostariophysi). EN: Malabarba, L. R. Reis, R., E. Vari, R. P. Z. Lucena, M. S. eds. Phylogeny and classification of neotropical fishes. Brasil. ADIPUCRS.

Bussing, W. A. (1967) New species and new records of Costa Rican freshwater fishes with a tentative list of species. *Revista de Biología Tropical*. 14(2), pp.205-249

Bussing, W. A. (1998) Peces de aguas continentales de Costa Rica. 2ª ed. *Revista de Biología Tropical*. 46, pp. 2468

Contreras B. S. y Rivera, R. T. (1985) *Bramocharax (Catemaco) caballeroi* subgen. et. sp. nv., del Lago de Catemaco, Veracruz, México *Investigaciones Científicas, Universidad Autónoma de Nuevo León*. 2(1) pp. 7-29.

De Luna, E. y Mishler, B. D. (1996) El concepto de homología filogenética y la selección de caracteres taxonómicos. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. 59, pp.131-146.

Dunn, J. R. (1983) Ontogeny and systematics of fishes. En: *Developmental osteology*. American Society of Ichthyology & Herpetology. 1, pp. 48-50

Forey, P.L. Humphries, C. J. Kitching, I. L. Scotland, R. W. Siebert, D. J. y Williams, D. M. (1992) *Cladistics. A practical course in systematics*. Oxford, Clarendon Press.

Gill, T. y Bransford, J. F. (1877) Synopsis of the fishes of lake Nicaragua. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 2, pp. 175-191.

Géry, J. R. (1977) *Characoids of the World*. Tropical Fish Hobbyist. Neptune city

Gregory, W.I. y Conrad, M. (1938) The phylogeny of the Characid fishes. *Zoologica* 23, pp. 319-360.

Harrington, R. W. (1955) The osteocranium of the American cyprinid fish, *Notropis bifrenatus*, with an annotated synonymy of teleost skull bones. *Copeia*, 4(18), pp. 267-290.

Hollister G. (1934) Clearing and dyeing fish for bone study. *Zoologica*, 12(10), pp. 89-101.

Hubbs, C. L. y Hubbs, C. (1953) An improved graphical analysis and comparison of series of simples. *Systematic Zoology*, 2, pp. 49-56

Howes, G. J. (1976) The cranial muculature and taxonomy of characoid fishes of the tribes Cynodontini and Characini. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Zoology*, 29(4), pp. 203-248

Kitching, I. J. Forey, P. L. Humphries, C. J. y Williams, D. M. (2000) *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. Oxford, Clarendon Press.

Lengeani, F. (1998) Phylogenetic study of the Hemiodontidae (Ostariophysi: Characiformes). EN: Malabarba, L. R. Reis, R., E. Vari, R. P. Z. Lucena, M. S. eds. *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Brasil. ADIPUCRS.

Lucena S.A. (1987) Revisão e refinicão do gênero neotropical *Charax* Scopoli, 1777 com a descrição de quatro espécies novas (Pisces:Characiformes; Characidae). *Comunicações de Museu e Ciências da PUCRS. Serie Zoologia*. 40, pp. 5-124.

Lucena, C. A. S. y Menezes, N. A. (1998) A phylogenetic analysis of *Roestes* Günther and *Gilbertolus* Eigenmann, with a hypothesis on the relationships of the Cynodontidae and Acestrorhynchidae (Teleostei: Characiformes). EN: Malabarba, L. R. Reis, R., E. Vari, R. P. Z. Lucena, M. S. eds. *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Brasil. ADIPUCRS.

Malabarba, L. R. (1988) Monophyly of the Cheirodontinae, characters and major clades (Ostariophysi: Characidae). EN: Malabarba, L. R. Reis, R., E. Vari, R. P. Z. Lucena, M. S. eds. *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Brasil. ADIPUCRS.

Mayer, I. R. (1962) Estudio vulcanológico de la región de los Tuxtlas, Veracruz. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México.

Meek, S. E. (1907) Notes on Fresh-water fishes from México and Central America. *Field Columbian Museum. Publications. Zoological Series*. 7(5), pp. 134-155.

Mejía, M. H. y Díaz-Pardo, E. (1991) Descripción del cráneo de *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 34, pp. 191-214.

Menezes, N. A. (1969) Systematics and evolution of the tribe Acestrorhynchini (Pisces: Characidae) *Arquivos de Zoologia*. 18(1-2), pp. 3-149.

Menezes, N. A. (1976) On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characoidei). *Arquivos de Zoologia*. 28(2), pp. 1-91.

Miller, R. R. (1966) Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*. 4, pp. 773-802.

Miller, R. R. (1986) Composition and Derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. 30, pp.121-153.

Myers, G. S (1966) Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*. 4, pp.766-772.

Nelson, J. S. (1994) *Fishes of the world*. 3ª ed. John Wiley & Sons, Nueva York.

Ortí, G. (1997) Radiation of characiform fishes: evidence from mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Systematic Biology*. 46(1), pp. 75-100.

Paulo-Maya, J. 1994. Análisis Morfométrico del Género *Astyanax* (Pisces: Characidae) en México. Tesis de Maestría. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, I.P.N.

Pérez-Rojas, A. (1984) Investigaciones geológicas preliminares en el Lago de Catemaco Veracruz, Mexico. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de México.

Ridley, M. (1986) Evolution and classification. The reformation of cladism. Longman. Londres.

Rivera, T. R. (1976) Análisis de las pesquerías de la Laguna de Catemaco. Memorias Primer Simposio de Pesquerías en Aguas Continentales. 1, pp. 245-257.

Roberts, T. R. (1969) Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolucius* and *Acestrorhynchus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. 36(15), pp. 391-500.

Rosen, D.E. (1967) New poeciilid fishes from Guatemala with comments on the origins of some South and Central American forms. *American Museum Novitates*. 2303, pp. 1-15.

Rosen, D.E. (1970) A New Tetragonopterine Characid Fish from Guatemala. *American Museum Novitates*. 2435, pp. 1-17.

Rosen, D. E. (1972) Origin of the Characid fish genus *Bramocharax* and a description of a second, more primitive, species in Guatemala. *American Museum Novitates*. 2500, pp. 1-21.

Swofford, D. L. (1985) *PAUP Phylogenetic Analysis Using Parsimony*. Vers 2.4. Illinois Natural History Survey, Champaign.

The Nature Conservation, El Colegio de la Frontera Sur, Conservación Internacional, Pronatura, Fundación Defensores de la Naturaleza y Programme for Belize. (2004) Plan Ecorregional de las selvas Maya, Zoque y Olmeca. CD productos intermedios.

Valdez-Moreno M. (1997) Estudio comparativo osteológico de las formas oculadas actuales del género *Astyanax* en diversas cuencas de México.- Tesis de Maestría, Universidad Nacional Autónoma de México.

Valdez-Moreno M y Contreras-Balderas, S. (2003) Skull osteology of the characid fish *Astyanax mexicanus* (teleostei: Characidae). Proceedings of the Biological Society of Washington. 116(2), pp. 341-355.

Villaseñor, J. L. y Dávila, P. (1992) Breve introducción a la metodología cladista. Instituto de Biología, UNAM. México.

Vari, R. P. (1989a) Systematics of the Neotropical Characiform genus *Curimata* Bosc (Pisces: Characiformes). Smithsonian Contributions to Zoology. 474, pp. 1-63.

Vari, R. P. (1989b) Systematics of the Neotropical Characiform genus *Pseudocurimata* Fernández-Yépez (Pisces: Ostariophysii). Smithsonian Contributions to Zoology . 490, pp. 1-27

Vari, R. P. y Harold, A. S. (1998) The genus *Creagrutus* (Teleostei: Characiformes: Characidae) monophyly, relationships, and undetected diversity. EN: Malabarba, L. R. Reis, R., E. Vari, R. P. Z. Lucena, M. S. eds. Phylogeny and classification of neotropical fishes. Brasil. ADIPUCRS.

Weitzman, S. H. (1954) The osteology and relationships of the South American Characid fishes of the Gasteropelecinae. Stanford Ichthyological Bulletin. 4(4), pp. 213-264.

Weitzman, S. H. (1962) The osteology of *Brycon meeki*. a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. Stanford Ichthyological Bulletin. 8(1), pp. 1-77.

Weitzman, S. H. (1994) A new genus and species of Glandulocaudinae (Teleostei: Characidae) from southern Venezuela. Ichthyological Exploration of Freshwaters. 5(1), pp. 45-64.

Weitzman, S. H. Y Fink, S. V. (1983) Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei: Characidae), with comments on the phylogeny of the New World characiforms. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. 150(6), pp. 339-395.

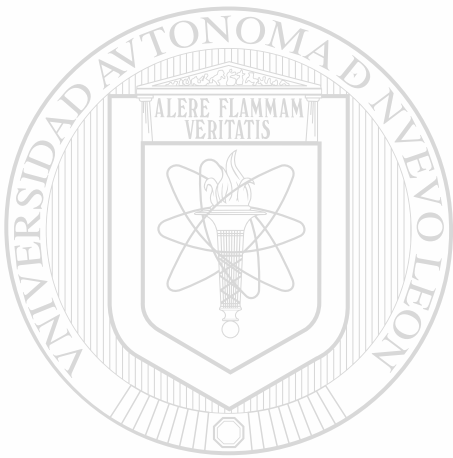
Weitzman, S. H. y Fink, S. V. (1985) Xenurobriconini phylogeny and putative pheromone pumps in glandulocaudine fishes (Teleostei: Characidae). Smithsonian Contributions to Zoology. 421, pp.1-121.

Weitzman, S. H. y Malabarba, L. R. (1998) Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes. EN: Malabarba, L. R. Reis, R., E. Vari, R. P. Z. Lucena, M. S. eds. Phylogeny and classification of neotropical fishes. Brasil. ADIPUCRS.

Weitzman, S. H. y Vari, R. P. (1988) Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington*. 101(2), pp. 444- 465.

Wheeler, Q.D. (1990) Ontogeny and character phylogeny. *Cladistics*. 6, pp. 225- 268.

Wiley E. O. (1981) *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons. Nueva York.



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

®

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Cuadro 1. Cuadro comparativo entre las principales características distintivas entre *B. bransfordi bransfordi*, *B. bransfordi dorioni*, *B. baileyi*, *B. caballeroi* y *Astyanax* spp a partir de o reportado por Rosen (1970, 1972), Contreras y Rivera (1985), Paulo Maya (1994) y Valdez (1997).

Caracteres	<i>B. bransfordi bransfordi</i>	<i>B. bransfordi dorioni</i>	<i>B. baileyi</i>	<i>B. Catemaco caballeroi</i>	<i>Astyanax</i> sp. formas mexicanas
No. de radios primera dorsal	11	11	11	10	10-11
No. de radios anal	28-31	25-30	25-28	25	18-29
No. de radios pectoral	14-15	13-14	14-15	12-16	12-13
No. de radios pelvica	8	8	8	8	8
No. de escamas linea lateral	37-41	37-39	36-37	35	32-36
Tamaño relativo de los dientes premaxilares (fila externa)	reducidos	reducidos	bien desarrollados	bien desarrollados	bien desarrollados
No. de dientes premaxilares fila externa/ fila interna	4 6	4 6	4/6	4/5	4/5
Presencia de cuspides en dientes premaxilares	ligeras o ausentes	ligeras o ausentes	notables	notables	notables
Caninos superiores	Expuestos en el labio inferior	escondidos	escondidos	raramente presentes	ausentes
No. de dientes maxilares	13-14	9-12	mayor de 10	0-19	1-2 raramente 3
No. de cuspides en dientes maxilares	3	3	3	5	4-8
No. de dientes principales en el dentario	4-5	4-5	4-5	5-6	4-5
No. de cuspides en los dientes del dentario	5	5	5	7-9	5-7
Tamaño del segundo diente mandibular con respecto al 1° y 2°	notablemente menor	notablemente menor	ligeramente menor	ligeramente menor o igual	ligeramente menor o igual
Presencia de diastemas laterales en el premaxilar y en el dentario	grandes	grandes	pequeños o ausentes	ausentes	ausentes
Presencia de diastema sinfisial	si	si	si	pequeña	raramente se han reportado en algunos ejemplares

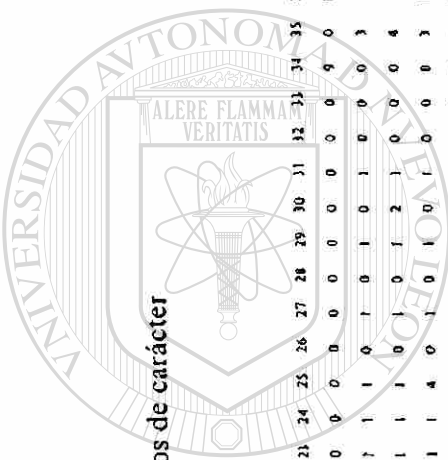
Cuadro 2. Muestra las especies consideradas para este trabajo, la institución donadora, institución donde se encuentran depositados, número de ejemplares estudiados y su intervalo de talla.

Especie	Institución donadora	Institución donde actualmente se encuentran depositados los ejemplares	Número de ejemplares trabajados	Intervalo de tallas de los ejemplares trabajados (mm)
Familia Characidae Subfamilia Characinae				
Tribu: Characini				
<i>Charax gibbosus</i>	Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, USA. (USNM)	UANL-14425	2	83-96
<i>Roeboides guatemalensis</i>	Coleccion Ictiologica de la Facultad de Ciencias Biologicas de Nuevo León (UANL)	UANL-1696 UNAL-11696	7	46-57
Tribu. Bramocharacini				
<i>Bramocharax caballeroi</i>	Coleccion Ictiologica de la Facultad de Ciencias Biologicas de Nuevo León (UANL)	UANL-2930 UANL-10801	14	118-164
<i>Bramocharax baileyi</i>	Coleccion Ictiologica de El Colegio de la Frontera sur-Chetumal, Quintana Roo. (ECO-CH)	ECO-CH-5383	3	115-116
<i>Bramocharax bransfordi</i>	Coleccion Ictiologica de la Universidad de Costa Rica (UCR)	UCR-542-4 UCR-1063-10	4	76-96
<i>Bramocharax dorionii</i>	Coleccion Ictiologica de El Colegio de la Frontera sur-Chetumal, Quintana Roo (ECO-CH)	ECO-CH5385	3	100-120
<i>Bramocharax sp</i>	Coleccion Ictiologica de El Colegio de la Frontera sur-San Cristóbal, Chiapas (ECO-SC-P)	ECO-SC56P176	3	62-84
Tribu Acestrorhynchini				
<i>Acestrorhynchus falcirostris</i>	Museo de Zoologia de San Paulo, Brasil (USP)	UANL-14411	2	144-153
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	Museo de Zoologia de Sao Paulo, Brasil (USP)	UANL-14412	2	141-151
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	Museo de Zoologia de Sao Paulo, Brasil (USP)	UANL-14421	2	83-97
Subfamilia Tetragonopterinae Tribu: Tetragonopterini				

<i>Bryconamericus terrabensis</i>	Colección Ictiológica de la Universidad de Costa Rica (UCR)	UCR757-5	5	64-78
<i>Knodus</i> sp.	Museo de Zoología de Sao Paulo, Brasil (USP)	UCR30556	5	33-39
<i>Astyanax mexicanus</i>	Colección Ictiológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de Nuevo León (UANL)	UANL-3932 UANL-4924 UANL-6944 UANL-7271	20	52-74
<i>Astyanax bimaculatus</i>	Museo de Zoología de Sao Paulo, Brasil (USP)	USP-16925	3	47-48
<i>Hyphessobrycon compressus</i>	Colección Ictiológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de Nuevo León (UANL)	UANL-5849 UANL-5784	7	26-37
<i>Deuterodon iguape</i>	Smithsonian Institution, National Museum of Natural History, USA. (USUM)	UANL-14429	5	61-97
Subfamilia Bryconinae tribu: Bryconini				
<i>Brycon guatemalensis</i>	Colección Ictiológica de la Facultad de Ciencias Biológicas de Nuevo León (UANL)	UANL-6209 UANL-5819 COL.#81-6	7	10-25
<i>Brycon meeki</i>	literatura	-	-	-
Familia Cyprinidae				
<i>Notropis bifrenatus</i>	literatura	-	-	-

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Cuadro 3. Matriz de datos con la distribución de los estados de carácter

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41							
bifre	9	9	9	0	0	9	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0					
nuera	0	0	0	1	2	3	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	7	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0					
icet	0	0	0	2	1	0	3	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	4	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	2	1	0	0	0	4	1	0	0	0	0					
laod	0	0	1	3	1	2	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0					
banis	0	0	0	2	1	2	3	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	4	1	0	0	9	0	0	0					
hyph	0	0	1	1	1	9	0	2	0	2	1	0	2	1	3	9	2	1	1	2	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	4	1	0	0	4	1	0	0	1	0	0			
igua	0	0	0	2	1	0	3	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
bgua	0	0	0	1	1	3	2	1	0	2	1	2	0	1	1	1	1	6	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
meek	0	0	0	1	1	3	3	5	0	2	1	2	0	1	1	1	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
gbb	1	2	1	3	1	0	2	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	2	1	5	2	0	1	0	1	0	2	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
renb	1	2	1	3	1	3	1	3	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
baal	0	0	1	1	1	0	3	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
bran	1	1	1	1	1	0	3	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
don	1	1	1	1	1	1	2	3	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
ette	0	0	1	1	1	0	3	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
brsp	0	0	1	1	1	1	2	3	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
falc	1	1	1	3	1	3	1	1	1	3	2	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
lacu	1	1	1	3	1	3	1	1	1	3	2	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
olig	1	2	1	3	1	1	1	1	3	6	1	3	2	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Cuadro 3. Continuación.

	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79				
bife	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
mest	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
reer	7	7	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
kened	1	1	1	0	7	1	2	1	2	1	1	7	3	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
bima	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
hyph	3	1	1	0	7	3	2	1	3	1	1	1	1	1	1	0	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
igua	3	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
igua	4	1	3	0	1	7	0	1	3	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
mest	5	1	3	0	1	1	0	1	1	1	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
gubb	3	7	2	1	2	1	0	1	2	1	1	1	0	2	1	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
roeb	3	7	2	0	2	1	0	1	2	1	1	1	0	2	1	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
baul	1	1	1	0	1	4	0	3	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
bran	3	1	1	0	1	1	7	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
dori	3	1	1	0	1	1	1	1	7	1	7	1	0	2	0	0	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
caus	1	1	1	0	1	1	0	1	3	1	7	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
brup	1	1	1	0	1	1	0	1	8	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
falo	2	2	3	1	0	1	0	1	2	1	1	1	3	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
lect	2	2	2	3	0	1	0	1	0	1	3	7	1	2	0	1	0	2	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
olig	3	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Cuadro 4. Codificación de caracteres

La codificación de los caracteres se realizó tomando en cuenta los criterios propuestos por Forey et al. (1992), Villaseñor, et al. (1992), De Luna (1996) y Kitching (2000).

1. Longitud del proceso anterior del etmoides medio: (0) corto; (1) largo.
2. Longitud de los procesos laterales del etmoides medio: (0) amplios; (1) cortos; (2) margen liso.
3. Longitud de la parte posterior del etmoides medio: (0) corto; (1) largo.
4. Forma del vómer: (0) bifurcada, (1) forma de "T"; (2) forma de "V"; (3) forma de gota.
5. Anterorbital: (0) ausente; (1) presente.
6. Relación del anterorbital con otros huesos: (0) no hace contacto con ningún hueso; (1) hace contacto solo con el frontal; (2) hace contacto solo con el frontal; (3) hace contacto con el maxilar y frontal o supraoccipital.
7. Número de infraorbitales: (0) variable de 4 a 5 llegando en ocasiones a 7; (1) variable de 5 a 6; (2) 5; (3) 6.
8. Forma del infraorbital 1: (0) cuadrado; (1) de bisturí; (2) rectangular; (3) domo; (4) cuña; (5) pentagonal; (6) clavo

9. Forma de la parte anterior del infraorbital 2: (0) cuadrada; (1) triangular
10. Forma de la parte posterior del infraorbital 2: (0) cuadrada; (1) semicircular; (2) globosa; (3) triangular.
11. Forma del infraorbital 3: (0) rectangular con márgenes curvos; (1) semicircular; (2) polígono
12. Ubicación del infraorbital 3 con respecto al preopérculo y el sistema laterosensorial horizontal: (0) separado del preopérculo; (1) cubre parte dorsal del preopérculo; (2) llega hasta la rama ventral del sistema laterosensorial horizontal.
13. Forma del margen anterior del Infraorbital 5: (0) recto; (1) cóncavo; (2) convexo.
14. Forma del margen posterior del infraorbital 5: (0) recto; (1) curvo; (2) triangular
15. Angulo que forman el margen anterior y dorsal del infraorbital 5: (0) recto; (1) obtuso; (2) agudo; (3) curvo.

16. Forma del infraorbital 6: (0) tubo; (1) semioval; (2) triangular; (3) cuadrada; (4) semicircular; (5) rectangular.
17. Forma del orbitoesfenoides: (0) globoso; (1) forma de "J"; (2) forma de "X"; (3) rectangular
18. Relación del orbitoesfenoides con el pteroesfenoides: (0) unido o muy cercano al pteroesfenoides; (1) separado ampliamente del pteroesfenoides.
19. Estado de la barra epifisiaria: (0) ausente; (1) presente.
20. Estado de las fosas temporales: (0) sin fosas; (1) tamaño diferente; (2) tamaño igual.
21. Número de canales del sistema laterosensorial: (0) 1; (1) 5; (2) 4.
22. Forma del proceso lateral del esfenótico: (0) triángulo; (1) rectángulo; (2) espinoso; (3) bifurcado; (4) cuadrado; (5) curvo.
23. Forma del pterótico: (0) semicircular; (1) cuadrado; (2) cuadrado con el margen anteroposterior alargado; (3) rectangular con el margen anterodorsal alargado.
24. Longitud relativa del proceso lateral del pterótico: (0) largo, llega a tocar la unión del exoccipital con el pterótico; (1) corto, no llega a tocar la unión del exoccipital con el pterótico.
25. Forma de la parte ventral de proótico: (0) rectangular; (1) parte anteroventral globosa y la dorsoposterior alargada en forma rectangular; (2) semicircular; (3) pentagonal; (4) rectangular alargado; (5) cuadrado.
-
26. Opistótico: (0) presente; (1) ausente.
27. Forma del Opistótico: (0) oval; (1) sacular; (2) romboidal; (3) "bota".
28. Margen posterior del opistótico: (0) No llega hasta el margen posterior del exoccipital y el pterótico; (1) Si llega hasta el margen posterior del exoccipital y el pterótico.
29. Forma del parietal: (0) rectangular con márgenes rectos; (1) rectangular con márgenes curvos; (2) irregular con una escotadura grande y espina posterior desarrollada; (3) semicircular.
30. Espina supraoccipital relación largo/ancho: (0) corto (de 1 a 1.9); (1) medio (de 2 a 2.9); (2) largo (de 3 en adelante).
31. Forma del exoccipital: (0) plano; (1) globoso
32. Forma del paresfenoides (vista lateral): (0) curvo; (1) recto.

33. Pequeño proceso en la parte media ventral del paraesfenoides: (0) ausente; (1) presente.
34. Posición del margen ventral del basioccipital con respecto al margen dorsal del paraesfenoides: (0) se observa al mismo nivel; (1) se observa arriba del paraesfenoides.
35. Ángulo que se forma tomando en cuenta la base del paraesfenoides y el perfil dorsal del cráneo: (0) 31-40 grados; (1) 10-20; (2) 21-30; (3) 41-50; (4) 51-60.
36. Número de filas en el premaxilar: (0) 1; (1) 2; (2) "aparentemente" más de 2 filas.
37. Superficie dorsal del premaxilar: (0) lisa; (1) con canales de la línea sensorial; (2) con agujeros.
38. Longitud relativa del la parte anterior del premaxilar (Vista frontal): (0) corta; (1) ligeramente corta; (2) larga.
39. Número de dientes en el maxilar: (0) 1-3; (1) 4-7; (2) 8-17; (3) 18-23; (4) + 30.
40. Diastemas en el dentario: (0) ausentes; (1) presentes.
41. Relación del ancho con respecto a largo del dentario: (0) de 2.0 a 2.5 veces; (1) de 2.6 a 3.0; (2) de 3.1 a 3.5; (3) de 4.0 a 4.5; (4) de 5.5 a 6.0; (5) de 6.0 a 6.5.
42. Número y posición de las proyecciones en el margen anterior del anguloarticular: (0) una proyección en el ángulo anterodorsal; (1) tres proyecciones; a media de tamaño un poco más grande que las otras; (2) tres proyecciones; la media extremadamente larga; (3) dos proyecciones; la ventral de tamaño un poco más grande que la dorsal; (4) dos proyecciones; la ventral de tamaño mucho más grande que la dorsal; (5) una proyección.
43. Forma del retroarticular: (0) oval; (1) triangular; (2) triangular con el ápice muy alargado.
44. Forma del opérculo: (0) cuadrado; (1) oval, ángulo anteroventral alargado y margen dorsal curvo; (2) oval, ángulo anteroventral alargado y margen dorsal recto; (3) oval, ángulo anteroventral no alargado.
45. Forma del interopérculo: (0) triangular con márgenes curvos; (1) triangular con márgenes rectos; (2) rectangular; (3) globoso.
46. Forma del preopérculo: (0) semicircular; (1) triangular, ángulo anteroventral muy alargado; (2) triangular, ángulo anteroventral poco alargado.
47. Ubicación de la parte terminal dorsal del canal del sistema sensorial del preopérculo: (0) no llega hasta el margen posterior del preopérculo; (1) llega hasta el margen posterior del preopérculo.

48. Forma de la parte dorsal del hiomandibular: (0) rectangular con base ancha; (1) semicircular; (2) alargado con base delgada.
49. Forma del proceso vertical del cuadrado: (0) semicircular; (1) recto.
50. Grosor del proceso horizontal del cuadrado: (0) delgado; (1) medio; (2) muy ancho.
51. Longitud relativa de la parte anterior del metapterigoides: (0) corto; (1) largo.
52. Forma del margen ventroposterior del metapterigoides: (0) ondulado; (1) triangular; (2) cuadrado; (3) rectangular.
53. Forma del margen posterior del metapterigoides: (0) recto; (1) curvo; (2) con una hendidura.
54. Forma del margen dorsoposterior del metapterigoides: (0) con dos procesos; (1) 1 proceso; (2) liso (sin proceso) y curvo; (3) liso y recto.
55. Estado del forámen en la parte posterior del metapterigoides: (0) ausente; (1) bien desarrollado; (2) pequeño.
56. Relación entre la longitud del margen posterior del mesopterigoides con respecto al margen ventral: (0) menor; (1) igual o mayor.
57. Presencia de dientes en el margen ventral del ectopterigoides: (0) ausente; (1) presente
58. Forma de la parte anterior del ectopterigoides: (0) rectangular; (1) semicircular.
-
59. Relación del tamaño relativo del ectopterigoides con respecto al mesopterigoides: (0) menor; (1) igual; (2) mayor.
60. Forma de los palatinos: (0) cruz; (1) cuadrado; (2) rectangular.
61. Longitud relativa del interhial: (0) corto; (1) largo.
62. Forma del ceratohial posterior: (0) triangular; (1) oval; (2) cuadrada.
63. Número de radios que se insertan en el ceratohial posterior: (0) 1; (1) 2.
64. Forma del margen dorsal del ceratohial posterior: (0) cóncavo; (1) recto
65. Número de radios branquiales: (0) 3; (1) 4
66. Estado de las muescas en el margen ventral del ceratohial anterior: (0) ausentes (liso); (1) presente.
67. Longitud relativa la parte anterior del ceratorial anterior: (0) alargada; (1) corta

68. Relación entre la longitud del primer radio branquial con la longitud que va del margen anterior del hipohial ventral hasta el borde posterior del ceratohial anterior: (0) +1; (1) 1; (2) -1.
69. Longitud relativa de la parte anterior del urohial: (0) larga; (1) corta.
70. Grosor relativo del margen posterior del urohial: (0) ancho; (1) angosto.
71. Tamaño relativo del hipobranquial 1: (0) cortos; (1) largos.
72. Forma de la parte ventral del ceratobranquial: (0) acampanada; (1) triangular
73. Forma del margen dorsal de la placa faríngea superior: (0) convexo; (1) cóncavo; (2) recto.
74. Comparación del tamaño de la parte posterior con respecto a la anterior que forman la placa faríngea superior: (0) menor; (1) mayor.
75. Tamaño de los dientes de la placa faríngea superior: (0) grandes; (1) pequeños
76. Número de suspensores faríngeos: (0) 2; (1) 3.
77. Forma del primer suspensor faríngeo: (0) alargado; (1) triangular; (2) sacular; (3) rectangular.
78. Tamaño de los dientes del tercer suspensor faríngeo: (0) pequeños; (1) grandes
-
79. Forma de las branquiespinas: (0) triangulares; (1) rectangulares, (2) semicirculares

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Cuadro 5. Resultados del análisis filogenético: lista de cambios o de series de transformación observados en los estados de carácter así como la lista de apomorfias.

Descripción del árbol
 Árbol sin raíz usando el método de grupo externo
 Criterio de optimización parsimonia
 Condición de los caracteres
 79 caracteres fuer n in luid s
 Todos los caracteres fuer n del tipo desordenado
 Todos los caracteres tuvier n el mismo peso
 10 caracteres fuer n n in formativ s para la parsimonia
 Optimización de los estados de carácter Transformación acelerada (ACCTRAN)

Longitud del árbol = 248
 Índice de consistencia CI = 6452

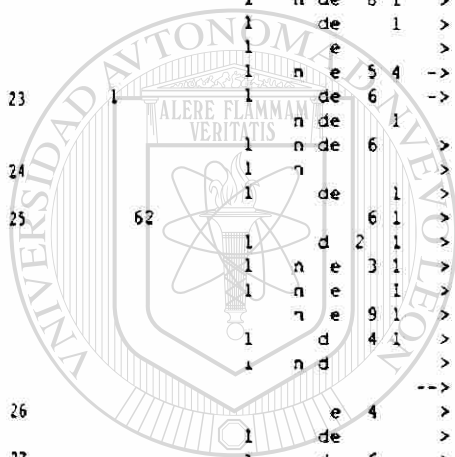
Lista de cambios de carácter

Carácter	I	Pas s	amb s
1	0	1 n de 34 1	> 0 node 31
		1 n de 25 0	=> 1 node 24
2	0 667	1 n de 34 2	=> 0 n de 31
		1 n de 25	=> 1 node 24
		1 n de 33 2	=> 1 node 32
3	0 5	1 n de 23 1	=> 0 node 22
		1 n de 3 1	=> 0 n de 29
4	5	1 n de 36 3	=> 0 bifre
		1 n de 34 3	=> 1 node_31
		1 n de 2 1	=> 2 node_21
5	1	1 n de 3 1	=> 3 knod
		1 r de 6 1	> 0 bifre
		1 n de 3 3	> 2 node_28
		1 n de 1 2	=> 0 node_20
		1 n de 2	> 0 node_26
		1 n de 4	--> 2 dor
7	1	1 n de 3 3	> 1 olig
		1 n de 3 3	> gibo
		1 n de 3 2	=> 3 noce 34
8	1	1 n de 31 3	=> hyph
		1 n de 2	-> 1 r eb
		1 n de 36 2	=> bifre
		1 n de 1 2	=> 1 node 30
		1 n de 9 1	=> 5 meek
9	0	1 n de 34 2	-> 4 node_33
		1 n de 33 4	--> 6 lig
		1 n de 2	> 3 r eb
10	1	1 n de 3	> 1 node 28
		1 n de 4	=> 1 node_33
11	1	1 n de 36 2	=> bifre
		1 n de 3 2	=> 1 node 28
12	0 4	1 n de 34 2	> 3 node_33
		1 n de 36 1	> 0 bifre
13	1	1 n de 34 1	> 2 node 33
		1 n de 31 0	=> 2 node 30
		1 n de 3 2	-> 1 node 22
		1 n de 7 2	=> 1 node 26
		1 n de 25 1	=> 0 node_24
14	0 5	1 n de 6 0	=> 1 node_35
		1 n de 31 0	=> 2 hyph
15	1 0	1 n de 33 0	=> 1 node_32
		1 n de 36 1	=> 0 bifre
16	0 857	1 n de 23 1	=> 0 node 22
		1 n de 36 1	=> 0 bifre
		1 n de 31 1	=> 3 hyph
		1 node 33 1	=> 2 node 32
		1 node 36 2	=> 0 bifre
		1 node 30 2	=> 1 node_28

```

17 1 0 1 n de 20 1 => 4 terr
1 n de 23 1 > 5 knod
1 node 27 1 => 3 node 26
1 n de 29 2 => 6 bgua
1 n de 35 2 => 1 gibb
1 n de 36 1 => 0 bifre
1 n de 31 1 ==> 2 hyph
1 n de 32 1 ==> 3 iacu
18 0 3 3 1 n de 36 0 -> 1 node 34
1 n de 33 1 --> node 32
1 n de 5 -> 1 roeb
19 0 5 1 n de 6 --> 1 node 34
1 n de 3 -> 1 r eb
20 667 1 de 36 2 => bifre
1 node 2 > 1 n de_28
1 n de 4 2 > 1 n de_33
21 0 5 1 n de 6 1 > bifre
1 n de 1 => 2 terr
1 n de 1 1 > 2 hyph
1 n de 2 1 > 2 falc
22 1 1 e 36 -> 1 node 34
1 n de 8 1 > 3 n de 27
1 de 1 > 2 n de 32
1 e > 4 n de 35
1 n e 5 4 -> 5 gibb
23 1 1 n de 6 -> 1 n de 34
1 n de 1 n de 32
1 n de 6 > 2 n de 3
24 1 n > 1 n de 28
1 de 1 n de_24
25 62 1 d 6 1 > bifre
1 d 2 1 > igua
1 n e 3 1 > 4 kn d
1 n e 1 > 2 n de_26
1 n e 9 1 > bgua
1 d 4 1 > 2 de 33
1 n d > node 32
1 e 4 --> r eb
26 1 de 4 > n de 33
1 d 6 > 1 r eb
27 1 d 6 > 1 n de 34
1 d 6 > 3 n de 5
1 d 4 > 1 bran
1 e 9 1 > bgua
28 1 de 6 > 2 de 35
1 n e 7 > 1 n de 26
1 n de 4 > 0 bran
1 d > 1 n de 29
29 0 1 de 6 -> 1 n de 4
1 n e 1 -> 2 n de_25
1 n de 4 -> bran
1 de > 2 n de 3
30 2 1 e 2 > 1 ode 21
1 n d > 2 terr
1 n de > 1 node_27
1 n de 6 > ate
1 n de => 2 node 29
1 4 > 1 node_33
1 de 3 > 2 falc
1 de > 2 n de 35
31 1 1 n de > bifre
32 1 1 e 33 > 1 node 32
33 1 1 n de 8 > 1 node 27
34 2 1 n de > 1 n de 26
1 n de 1 > bail
1 n de 9 > 1 bgua
1 n de => 1 iacu
35 0 571 1 n de 36 -> 2 node_34
1 n de 34 2 -> 3 n de 31
1 n de => 4 node 21
1 n de 8 3 > node_27

```



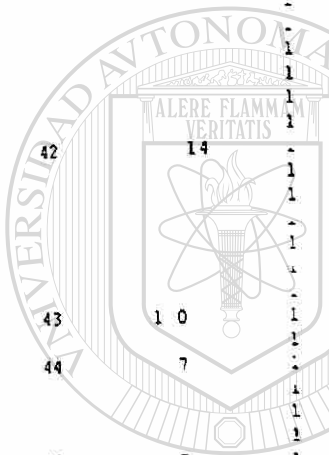
UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

		1	node_26 0 --> 3 cate
		1	node_31 3 --> 4 hyph
		1	n de 32 2 ==> 1 falc
36	1 00	1	node_34 0 ==> 1 node_31
		1	node_30 1 ==> 2 node_29
37	0 667	1	node_23 0 ==> 2 knod
		1	n de 27 0 ==> 2 node_26
		1	n de 34 0 ==> 1 node_33
38	0 667	1	node_27 0 ==> 1 node_26
		1	node_34 0 --> 1 node_33
		1	node_33 1 --> 2 node_32
39	0 667	1	node_28 2 ==> 0 node_23
		1	node_27 2 --> 1 brsp
		1	node_31 2 --> 1 hyph
		1	node_34 2 --> 3 node_33
		1	n de 33 3 --> 4 node_32
		1	node_35 2 --> 4 gibb
40	50	.	n de 26 0 ==> 1 node_25
		1	n de 34 0 ==> 1 node_33
41	0 625	1	n de 36 0 --> 2 bifre
		1	node_26 0 ==> 1 node_25
		-	node_24 1 ==> 2 bran
		-	node_29 0 ==> 1 meek
		1	n de 34 0 --> 3 node_33
		1	node_33 3 --> 4 node_32
		1	n de 32 4 --> 5 falc
		1	n de 36 0 --> 1 node_35
42		14	n de 36 3 ==> 0 bifre
		1	n de 31 3 --> 1 node_30
		1	n de 20 1 ==> 3 igua
		1	node_2 1 --> 3 node_24
		1	n de 30 1 --> 4 node_29
		1	n de 29 4 --> 5 meek
		1	n de 33 3 --> 2 node_32
43	1 0	1	n de 36 1 ==> 0 bifre
		1	n de 33 1 ==> 2 node_32
44	7	1	n de 36 0 --> 1 node_34
		1	node_30 1 ==> 3 node_29
		1	n de 33 1 --> 2 node_32
		1	node_36 0 --> 2 node_35
45	7	1	n de 34 0 --> 1 node_33
		1	n de 32 1 --> 3 lacu
		1	n de 33 1 --> 2 olig
		1	node_35 0 --> 1 gibb
46	667	1	n de 34 0 ==> 1 node_31
		1	n de 33 0 --> 2 olig
		1	n de 36 0 --> 2 node_35
47	1 0	1	n de 36 1 --> 0 bifre
48	0	1	node_23 0 ==> 2 knod
		1	node_25 0 --> 1 node_24
		1	n de 31 0 ==> 2 hyph
		1	node_33 0 ==> 1 olig
49	1	1	node_36 1 ==> 0 bifre
50		1	node_36 0 --> 1 node_34
		1	node_33 1 --> 0 node_32
		1	node_32 0 --> 2 falc
		1	node_36 0 --> 2 node_35
51	1 0	1	node_36 1 ==> 0 bifre
52	1 0	1	n de 36 1 --> 0 bifre
		1	node_30 1 ==> 2 node_29
		1	node_32 1 ==> 3 lacu
53	1.000	1	node_36 1 ==> 0 bifre
		1	node_30 1 ==> 2 node_29
54	0 750	1	n de 36 0 ==> 1 node_34
		1	node_30 1 ==> 0 node_28
		1	node_23 0 ==> 3 knod
		1	node_32 1 ==> 2 falc
55	0 286	1	node_36 0 --> 1 node_34
		1	node_21 1 ==> 2 bima
		1	node_24 1 ==> 2 dori
		1	node_30 1 --> 0 node_29



JANIL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

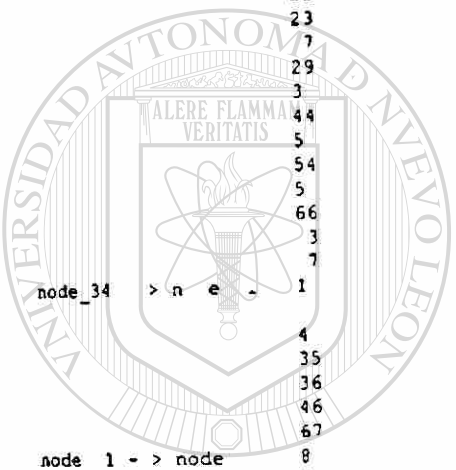
```

1 n de 33 1 --> 0 node_32
1 n de 32 0 -> 2 lacu
1 n de 36 0 --> 2 node_35
56 0 2 0 1 n de 23 0 --> 1 node_22
1 n de 21 1 --> 0 node_20
1 n de 31 ==> 1 hyph
1 node 32 0 ==> 1 falc
1 n de 36 0 ==> 1 node_35
57 1 1 n de 34 0 ==> 1 node_33
58 0 1 n de 2 ==> 1 terr
1 n de 23 0 ==> 1 knod
59 0 3 3 1 n de 36 1 > 0 bifre
1 n de 1 ==> 2 igua
1 n de 23 1 ==> 2 knod
1 n de 25 1 ==> 2 ball
1 n de 24 1 ==> 0 bran
1 node 34 1 ==> 2 node_33
60 0 0 1 n de 6 2 => bifre
1 n de 31 2 > 1 node_30
1 n de 5 1 => 2 node_24
1 n de 3 2 > 1 olig
61 0 2 1 n de 24 ==> 1 dori
1 n de -> 1 n de 29
1 de 4 --> 1 node_33
1 n de 6 0 -> 1 node 35
62 66 1 n de 4 -> 1 n de 33
1 n e 3 1 > 2 olig
1 n de 5 > 1 reb
63 1 0 1 n de 3 > 1 n de 32
64 1 1 n de 3 > 1 node 32
65 1 1 n e 36 1 > 0 bifre
66 3 3 1 n de 6 > 1 n de 34
1 n de 33 1 -> 0 node_32
1 n de 3 > 1 roeb
67 1 1 n de 34 > 1 n de 31
68 4 1 n d 1 > 1 node_30
1 de 0 1 > n de 23
1 n de 21 > 2 bima
1 n de > 2 lig
1 n de 6 > 1 n de 35
69 1 n de 6 1 > 0 bifre
1 n de 3 1 > 0 n de 32
70 1 1 n de = > 1 node 32
71 1 1 de > 1 node_32
72 1 1 n de > 1 n de 32
73 66 1 n de 36 -> 1 n de 34
1 n de 3 1 -> 0 node_32
1 n de --> 2 roeb
74 1 1 n de 6 --> 1 node 35
75 1 n de 3 1 => 1 n de 32
76 1 de 36 1 > bifre
77 1 d b -> 1 n de 34
de 1 > 2 terr
1 n de 1 > 3 n de 32
1 n de 6 > 2 n de 35
78 1 n de 32 > 1 lacu
79 1 1 n de 0 > 1 n de 32
1 n de 32 1 -> 2 falc

```

Lista de ap m r fias

Bran h	Chara ter	teps	CI	Change
node_36 --> bifre	4	1	0.750	3 ==> 0
		1	1.000	1 ==> 0
	8	1	1.000	2 ==> 0
	1	1	1.000	2 ==> 0
	11	1	1.000	1 ==> 0
	14	1	0.500	1 ==> 0
	15	1	1.000	1 ==> 0
	16	1	0.857	2 ==> 0



```
17 1 1 000 1 ==> 0
20 1 0 667 2 ==> 0
21 1 0 500 1 ==> 0
25 1 0.625 1 ==> 0
31 1 1 000 1 ==> 0
41 1 0 625 0 --> 2
42 1 0.714 3 ==> 0
43 1 1 000 1 ==> 0
47 1 1 000 1 ==> 0
49 1 1.000 1 ==> 0
1 1 1 000 1 ==> 0
52 1 1 000 1 ==> 0
53 1 1 000 1 ==> 0
9 1 0.333 1 ==> 0
6 1 0 500 2 ==> 0
6 1 1 000 1 ==> 0
69 1 0 5 1 ==> 0
1 1 000 1 ==> 0
1 1 000 2 ==> 3
18 1 0.333 0 --> 1
19 1 0 500 0 --> 1
22 1 1 000 0 --> 1
23 1 1 000 0 --> 1
7 1 0 600 0 --> 1
29 1 0 5 0 0 --> 1
3 1 0.571 0 --> 2
44 1 0 750 0 --> 1
5 1 0 500 0 --> 1
54 1 0 750 0 ==> 1
5 1 0 286 0 --> 1
66 1 0.333 0 --> 1
3 1 0 667 0 --> 1
7 1 0 750 0 --> 1
node_34 > n e 1 1 0 500 1 ==> 0
4 1 0 667 2 ==> 0
35 1 0 750 3 ==> 1
36 1 0 571 2 --> 3
46 1 1 000 0 ==> 1
67 1 0 667 0 ==> 1
node 1 -> node 8 1 1 000 2 ==> 1
1 1 0 400 0 ==> 2
42 1 0 714 3 --> 1
6 1 0 5 0 2 ==> 1
8 1 0.400 0 --> 1
node 3 --> n de 8 1 0 500 3 ==> 2
9 1 0 500 0 ==> 1
1 1 1 000 2 ==> 1
16 1 0 857 2 ==> 1
2 1 0 667 2 ==> 1
24 1 0 5 0 0 ==> 1
54 1 0.750 1 ==> 0
node_28 --> n de 3 39 1 0 667 2 ==> 0
68 1 0 400 1 --> 0
node_23 --> n de 2 3 1 0.500 1 ==> 0
12 1 0 400 2 ==> 1
14 1 0 500 1 ==> 0
6 1 0 200 0 --> 1
node_22 --> n de 21 4 1 0.750 1 ==> 2
3 1 0 250 0 ==> 1
35 1 0.571 3 ==> 4
node 21 --> n de 2 6 1 0 500 2 ==> 0
56 1 0.200 1 --> 0
node_20 --> terr 16 1 0.857 1 ==> 4
21 1 0.500 1 ==> 2
30 1 0.250 1 ==> 2
8 1 0.500 0 ==> 1
77 1 0.750 1 ==> 2
node_20 -> igua 25 1 0.625 1 ==> 5
42 1 0.714 1 ==> 3
59 1 0.333 1 ==> 2
```

ANL

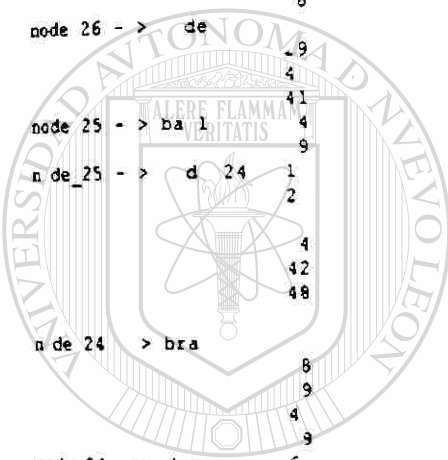
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



```

node_21 --> b.lma      6      1 0 286 1 ==> 2
                        4      1 0 4 0 0 --> 2
node_23 -> kn d       16      1 750 1 ==> 3
                        5      1 0 857 1 ==> 5
                        3      1 625 1 ==> 4
                        48     1 0.667 0 ==> 2
                        4      1 50 0 ==> 2
                        8      1 0 50 0 ==> 3
                        9      1 0 500 0 --> 1
node_28 -> n de 2    --      1 0 333 1 --> 2
                        --      1 1 0 0 1 ==> 3
                        --      1 250 0 --> 1
                        --      1 1 0 0 0 --> 1
                        --      1 0 571 3 --> 0
node_27 -> n de 26   6      1 5 0 2 --> 0
                        2      1 4 0 2 --> 1
                        6      1 0 857 1 ==> 3
                        -      1 0 625 1 --> 2
                        8      1 333 0 ==> 1
                        4      1 25 0 --> 1
                        8      1 0 667 0 ==> 2
node_26 -> de        8      1 667 0 ==> 1
                        9      1 6 1 --> 3
                        4      1 0 0 1 --> 2
                        41     1 0 5 0 --> 1
node_25 -> ba l      41     1 625 0 ==> 1
                        4      1 0 250 1 --> 0
n de_25 -> d 24      9      1 0 33 1 ==> 2
                        1      1 0 0 0 --> 1
                        2      1 667 0 ==> 1
                        4      1 4 1 --> 0
                        42     1 0 1 --> 0
                        48     1 0 714 1 --> 3
n de 24 -> bra      48     1 0 5 0 0 --> 1
                        8      1 5 0 1 ==> 2
                        9      1 6 3 --> 1
                        4      1 3 3 1 ==> 0
node_24 -> d r       9      1 0 2 --> 1
                        4      1 625 1 --> 2
                        9      1 333 1 ==> 0
node_26 -> ate       9      1 5 0 0 --> 2
                        5      1 286 1 ==> 2
node_7 -> br p       1      1 25 --> 1
node_30 --> de 9     1      1 250 1 --> 0
                        1      1 571 0 --> 3
                        9      1 0 667 2 --> 1
                        8      1 0 500 1 ==> 0
                        6      1 0 333 0 --> 1
                        44     1 50 0 --> 2
                        2      1 1 0 1 ==> 2
                        3      1 0 714 1 --> 4
                        61     1 0 750 1 ==> 3
node_29 -> bqua      2      1 1 0 1 ==> 2
                        7      1 0 714 1 --> 4
                        4      1 750 1 ==> 3
node_29 -> meek      44     1 1 0 1 ==> 2
                        2      1 1 0 1 ==> 2
                        3      1 1 0 1 ==> 2
                        61     1 0 286 1 --> 0
node_31 --> hyph     1      1 250 0 --> 1
                        6      1 857 2 --> 6
                        2      1 0 625 1 --> 5
                        7      1 0 6 0 1 --> 3
                        4      1 0 6 0 1 --> 3
node_29 -> meek      8      1 250 0 ==> 1
                        41     1 1 0 0 1 ==> 5
                        42     1 625 0 ==> 1
node_31 --> hyph     41     1 0 714 4 --> 5
                        42     1 0 714 4 --> 5
                        7      1 1.000 3 --> 0
                        13     1 1 000 0 ==> 2
                        17     1 1 000 1 ==> 3
                        21     1 1 000 1 ==> 2
                        35     1 0.500 1 ==> 2
                        39     1 0 571 3 --> 4
                        48     1 0 667 2 --> 1
                        48     1 0 500 0 ==> 2

```



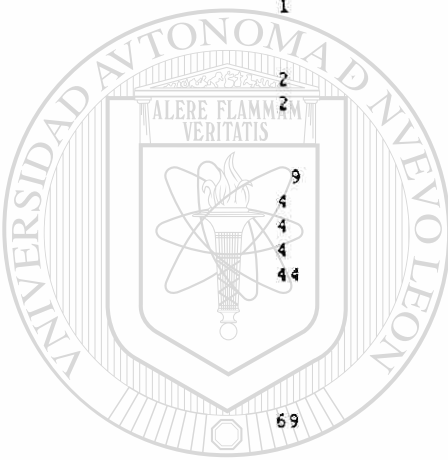
ANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

```

56
node 34 -> n de 3 8 1 0 200 0 ==> 1
9 1 1 000 2 --> 4
1 1 0 500 0 ==> 1
11 1 1 000 2 ==> 3
2 1 1 000 1 ==> 2
25 1 0 667 2 ==> 1
26 1 0 625 1 --> 2
3 1 500 0 ==> 1
7 1 0 250 0 ==> 1
30 1 0 667 0 --> 1
39 1 0 667 2 --> 3
4 1 0 500 0 ==> 1
41 1 0 625 0 --> 3
4 1 0 750 0 --> 1
9 1 1 000 0 ==> 1
6 1 0 333 1 ==> 2
6 1 0 250 0 --> 1
node 33 -> de 2 1 0 667 0 --> 1
1 1 667 2 ==> 1
1 1 1 0 0 0 ==> 1
1 1 0 1 ==> 2
1 333 1 --> 0
1 1 00 1 ==> 2
1 1 0 1 --> 3
1 625 2 --> 3
1 1 0 0 ==> 1
1 667 1 --> 2
1 667 3 --> 4
1 0 625 3 --> 4
1 14 3 ==> 2
1 1 000 1 ==> 2
1 7 0 1 --> 2
1 0 0 1 --> 0
1 0 286 1 --> 0
1 1 ==> 1
1 1 0 0 ==> 1
1 333 1 --> 0
1 500 1 ==> 0
1 1 0 ==> 1
1 1 0 ==> 1
1 1 0 ==> 1
1 667 1 --> 0
1 1 00 1 ==> 0
1 75 1 --> 3
9 1 1 0 0 --> 1
node 32 -> fa 1 2 500 1 ==> 2
1 250 1 ==> 2
1 0 571 2 --> 1
4 1 625 4 --> 5
1 500 0 --> 2
4 1 750 1 ==> 2
1 0 2 0 0 ==> 1
9 1 1 0 1 --> 2
node 32 --> a u 1 1 1 ==> 3
4 1 0 250 0 ==> 1
4 1 0 75 1 --> 3
1 1 1 ==> 3
1 0 286 0 --> 2
1 1 0 0 0 ==> 1
1 0 00 3 ==> 1
node_33 -> l q 6 1 1 0 0 4 --> 6
4 1 750 1 --> 2
46 1 0 667 0 --> 2
4 1 0 50 0 ==> 1
6 1 0 500 2 ==> 1
62 1 0 667 1 --> 2
68 1 0 400 0 ==> 2
node 36 --> n de 12 1 0 400 0 ==> 1
22 1 1 000 0 --> 4
3 1 1 000 0 --> 2

```



UNANIL

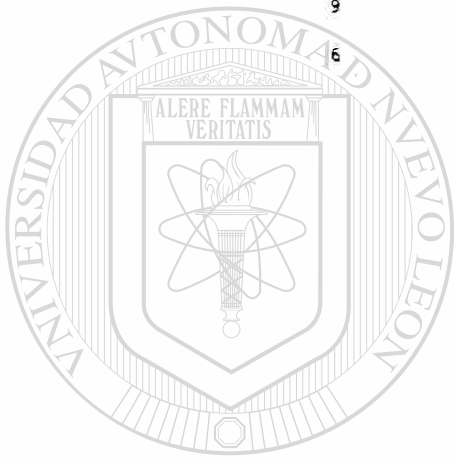
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



```

27      1 0 600 0 --> 2
29      1 0 5 0 0 --> 2
3        1 0 250 0 --> 2
41      1 0 625 0 --> 1
44      1 0 750 0 --> 2
46      1 0 667 0 --> 2
5        1 0 500 0 --> 2
5        1 0 286 0 --> 2
6        1 0 00 0 ==> 1
6        1 0 250 0 --> 1
68      1 400 0 ==> 1
74      1 1 0 0 0 --> 1
        1 0 75 0 --> 2
node 35 > g1 b 6 1 0 3 ==> 0
1        1 0 857 2 ==> 1
2        1 1 0 4 --> 5
9        1 0 66 2 --> 4
4        1 0 75 0 --> 1
        1 1 0 0 2 ==> 1
        1 1 2 --> 3
18      1 333 0 --> 1
9        1 5 0 --> 1
        1 0 62 1 --> 3
6        1 5 0 ==> 1
        1 667 0 ==> 1
        1 333 0 --> 1
        1 667 0 --> 2
node 35 --> r e
18      1 333 0 --> 1
9        1 5 0 --> 1
6        1 0 62 1 --> 3
        1 5 0 ==> 1
        1 667 0 ==> 1
        1 333 0 --> 1
        1 667 0 --> 2

```



UANL

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

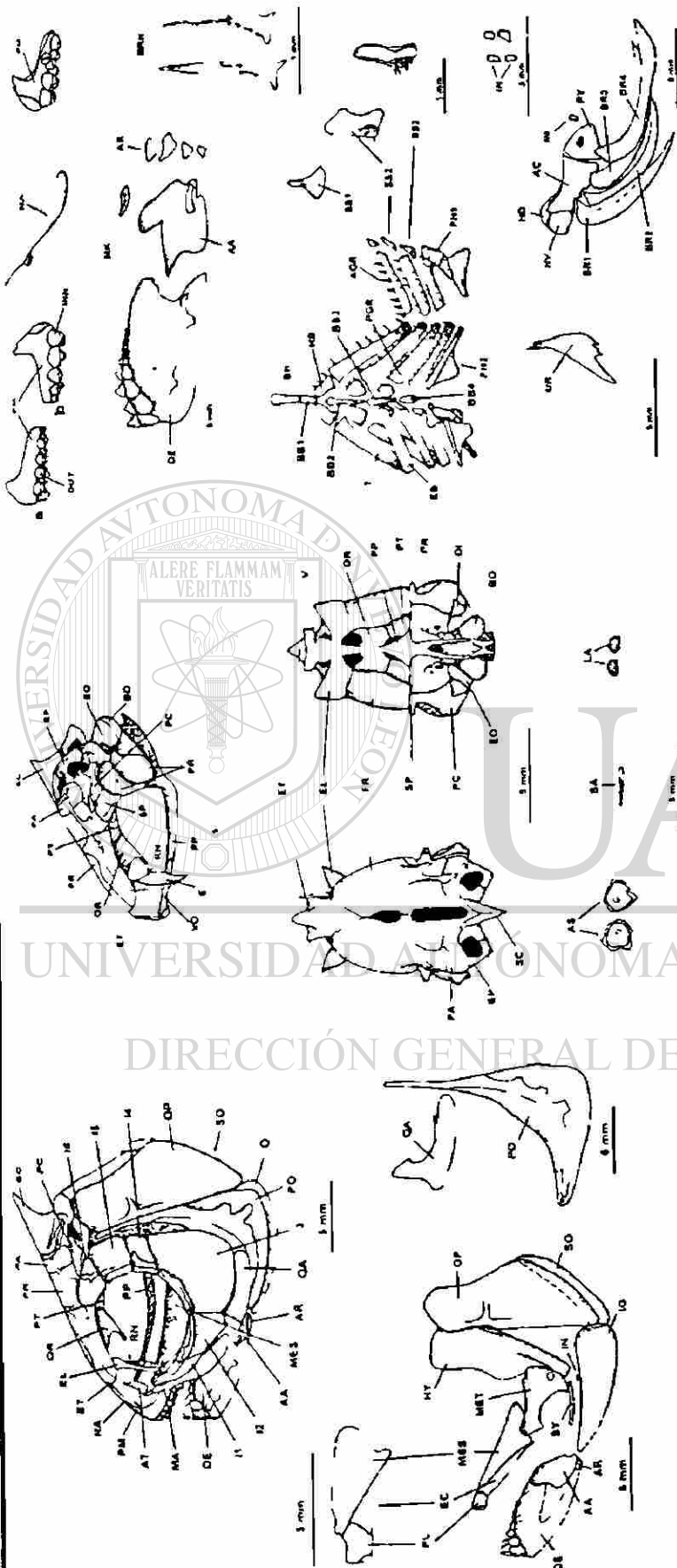
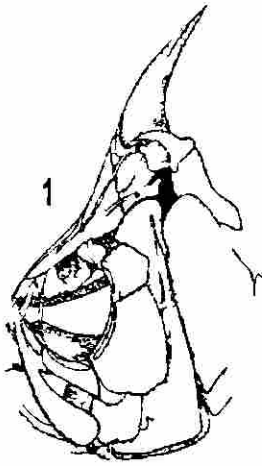
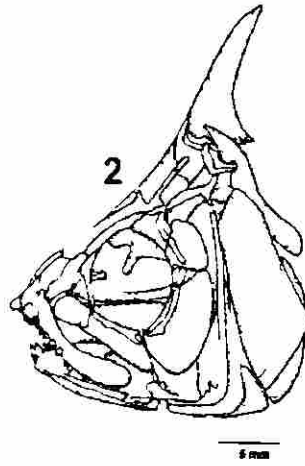


Lámina 1.- Abreviaciones: AA -anguloarticular; AC -ceratohial anterior; AR -retroarticular; AT -antorbital; BB1 -basibranchial 1; BB2 -basibranchial 2; BB3 -basibranchial 3; BB4 -basibranchial 4; BH -basihial; BO -basioccipital; BR1 -radio branquiostego 1; BR2 - radio branquiostego 2; BR3 - radio branquiostego 3; BR4 - radio branquiostego 4; CT -ceratobranquial; DE -dentario; EB -epibranchial; EC -ectopteriogoides; EL -etmoides lateral; EO -exoccipital; EP -epioccipital; ET -etmoides; FR -frontal; HB -hipobranquial; HD -hipohial dorsal; HV -hipohial ventral; HY -hiomandibular; I1 -infraorbital 1; I2 -infraorbital 2; I3 -infraorbital 3; I4 -infraorbital 4; I5 -infraorbital 5; I6 -infraorbital 6; IN -interhial; IO -interopérculo MA -maxilar; MES -mesopteriogoides; MET -metapteriogoides; MK -cartilago coromeceliano; NA -nasal; OI -opistótico; OP -opérculo; OR -orbitosfenoides; PA -parietal; PC -pterótico; PH1 -placa faringea superior; PH2 -placa faringea inferior; PL -palatinos; PM -premaxila; PO -preopérculo; PP -parasfenoides; PR -proótico; PT -pterostenoides; PY -ceratohial posterior; OA -cuadrado; RN -rinosfenoides; SC -supraoccipital; SO -subopérculo; SP -esfenótico; SS1 -suspensor faringea1; SS2 -suspensor faringea 2; SS3 -suspensor faringea 3; SU -supraorbital; SY -simplécnico; UR -urohial; VO -vómer.

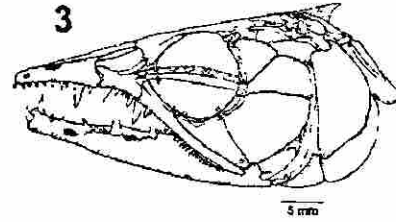
Ila



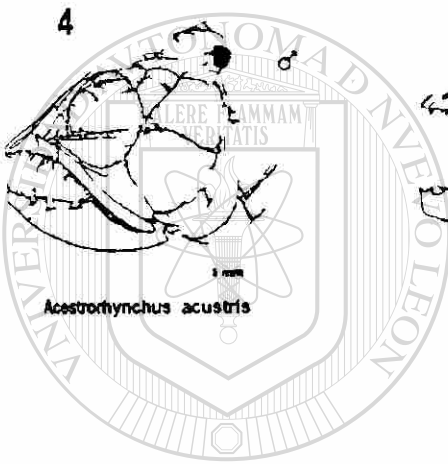
Charax gibbosus



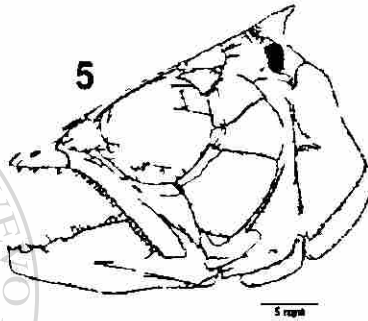
Roeboldes guatemalensis



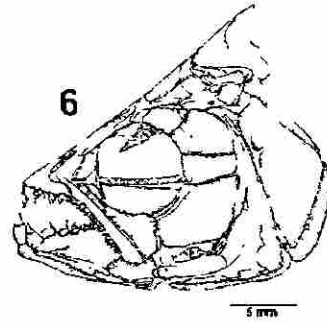
Acestrorhynchus falcirostris



Acestrorhynchus acustris



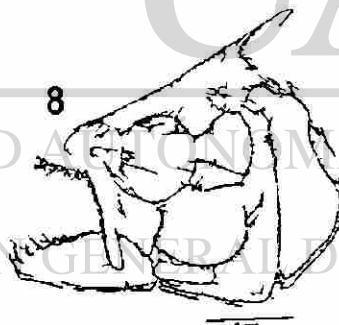
Oligosarcus hepsetus



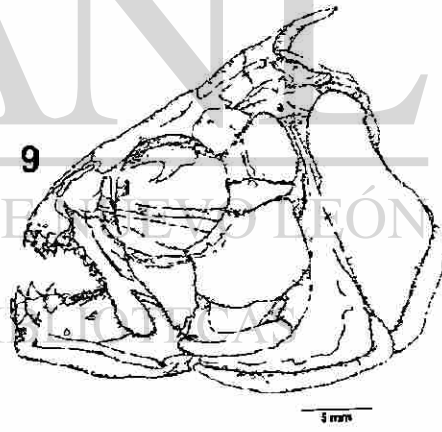
Bramocharax bransfordi



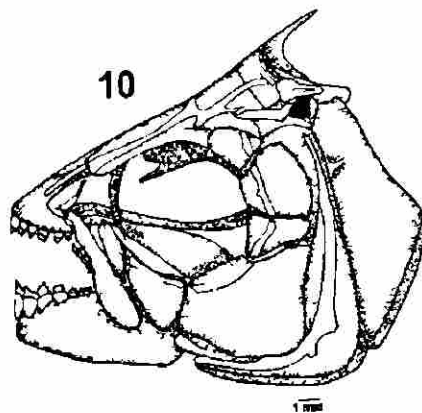
Bramocharax dortonii



Bramocharax baileyi

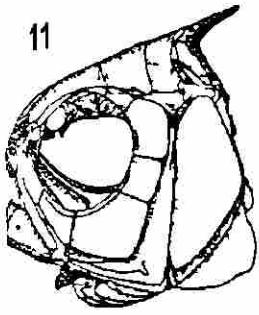


Bramocharax caballeroi



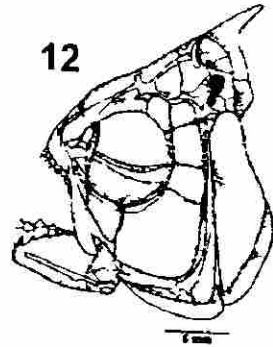
Bramocharax sp.

IIb



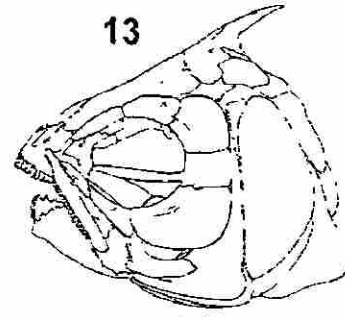
11

Brycon meeki



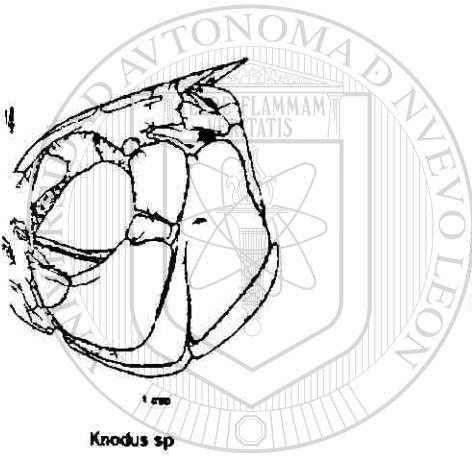
12

Bryconamericus tsrabensis

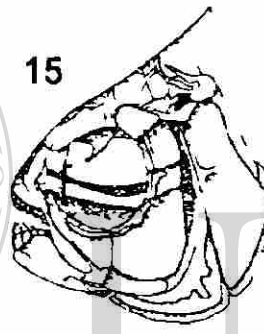


13

Brycon guatemalensis

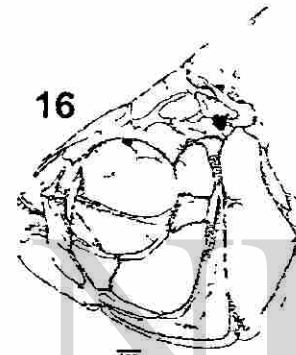


Knodus sp



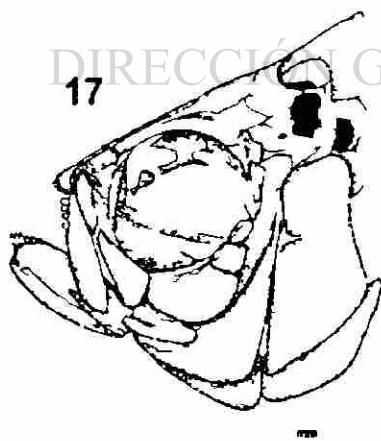
15

Astyanax mexicanus



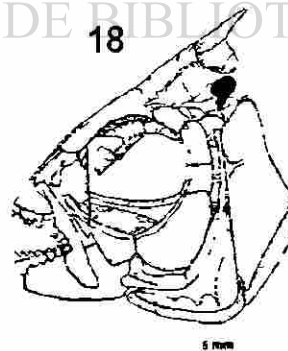
16

Astyanax bimaculatus



17

Hyphessobrycon compressus



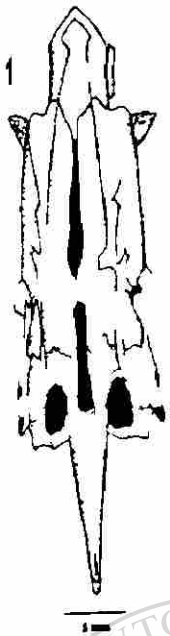
18

Duterodon iguape

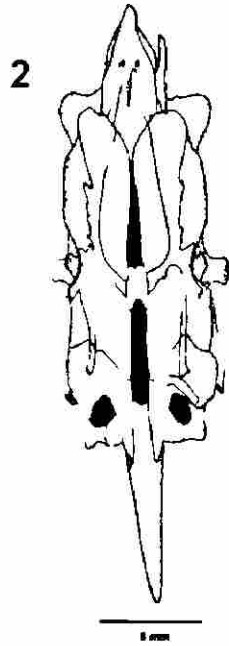
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

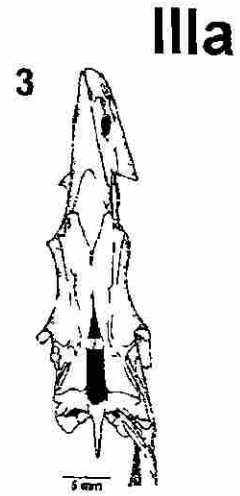
®



Charax gibbosus



Roeboldes guatemalensis



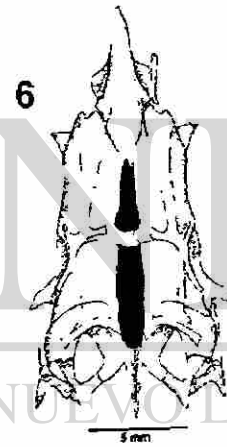
Acestorhynchus falcirostris



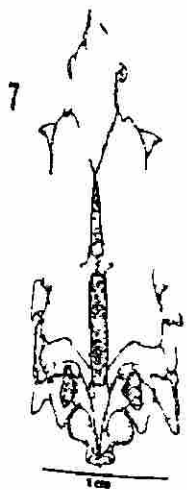
Acestorhynchus lacustris



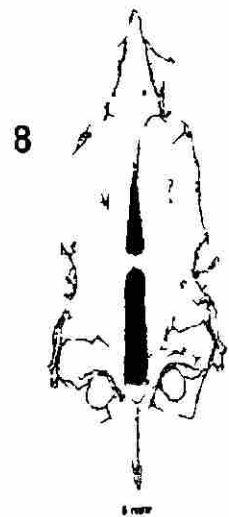
Oligosarcus hepsetus



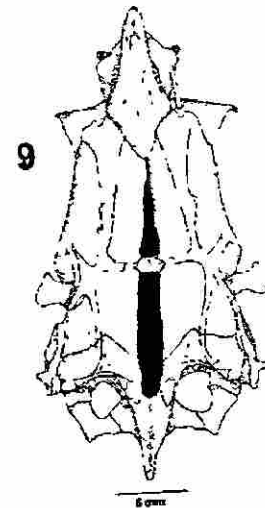
Bramocharax bransfordi



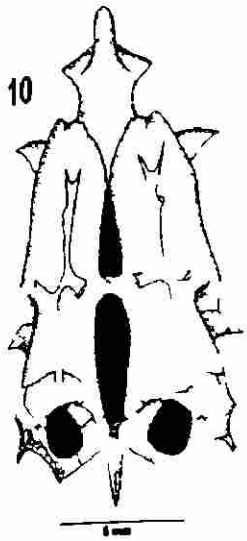
Bramocharax dononi



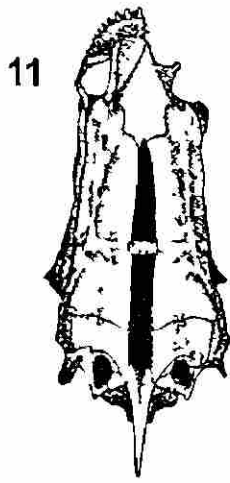
Bramocharax baileyi



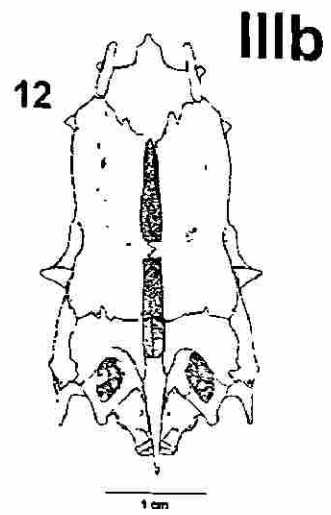
Bramocharax caballeroi



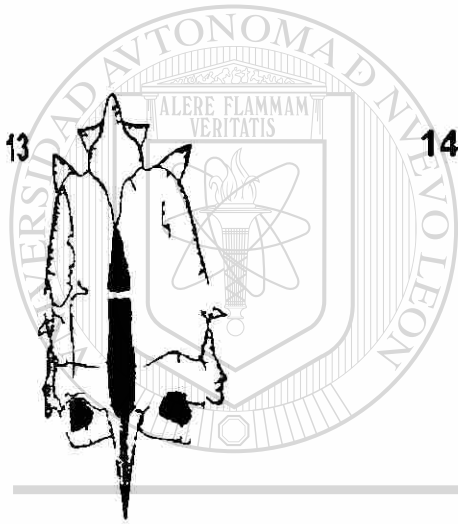
Brama-charax sp.



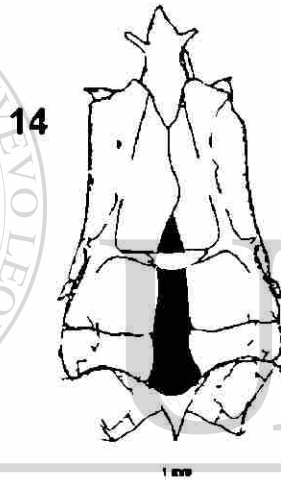
Brycon meeki



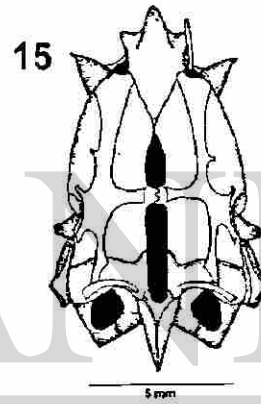
Brycon guatemalensis



Bryconamencus terrabensis



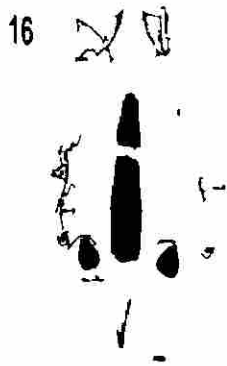
Knodus sp.



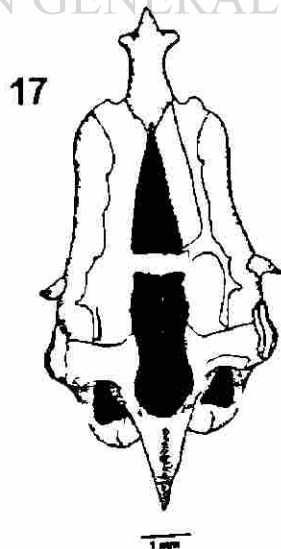
Astyanax mexicanus

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

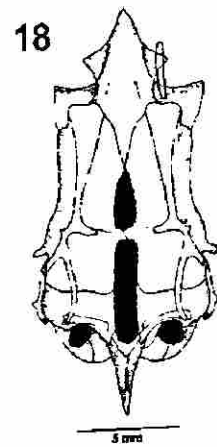
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



Astyanax bimaculatus

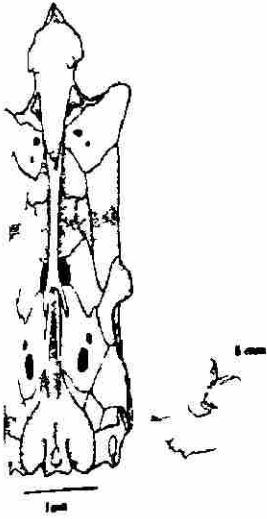


Hypessobrycon compressus

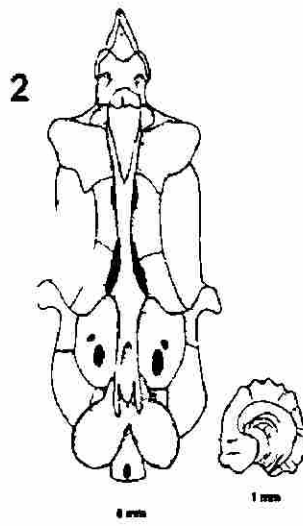


Deuterodon iguape

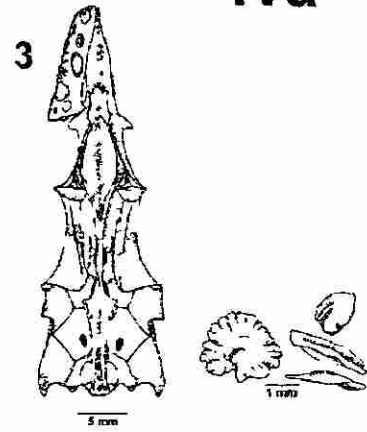
IVa



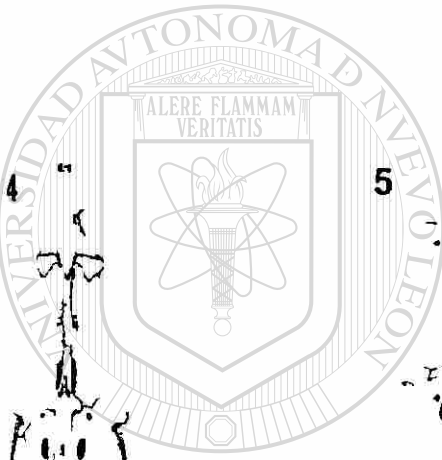
Charax gibbosus



Roeboides guatemalensis



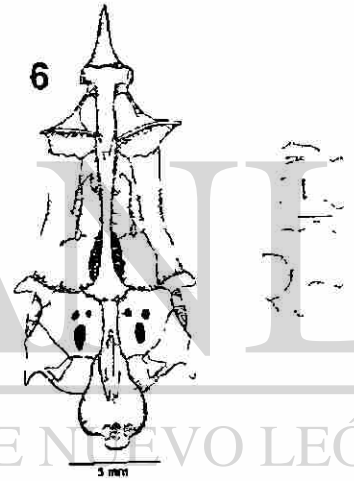
Acestrorhynchus falcirostris



Acestrorhynchus lacustris



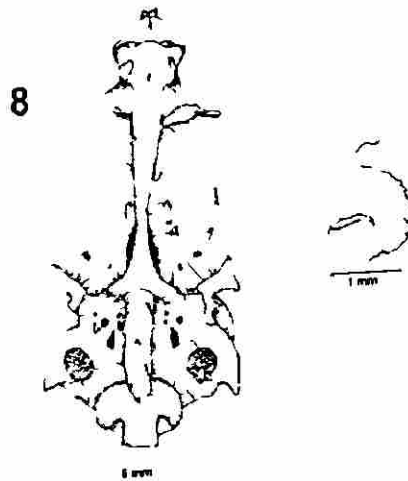
Oligosarcus hepsetus



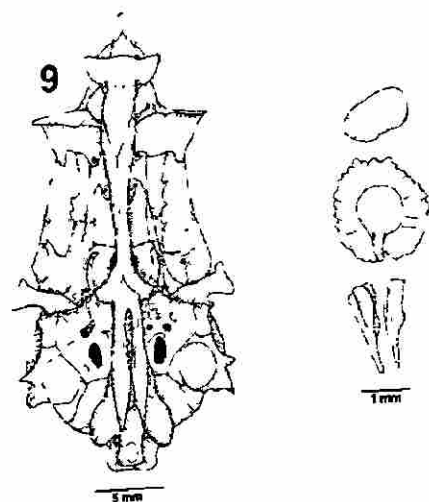
Bramocharax bransfordi



Bramocharax dortoni

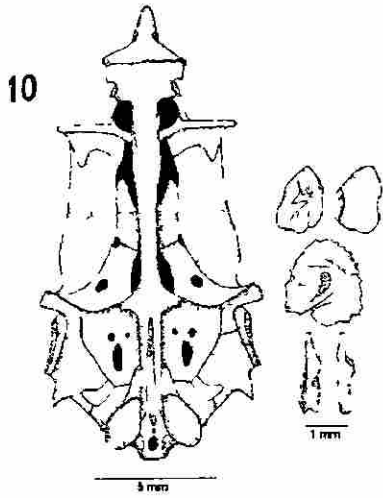


Bramocharax baileyi

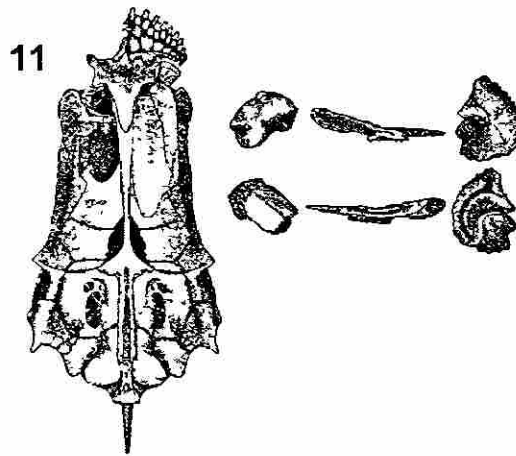


Bramocharax caballeroi

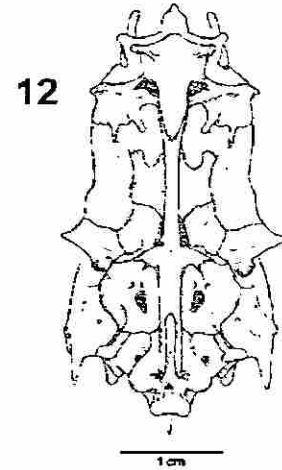
IVb



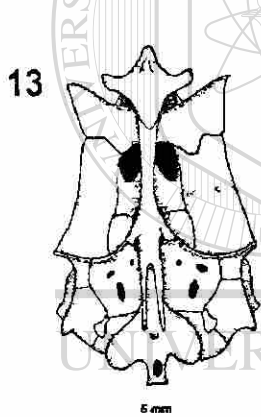
Bramocharax sp.



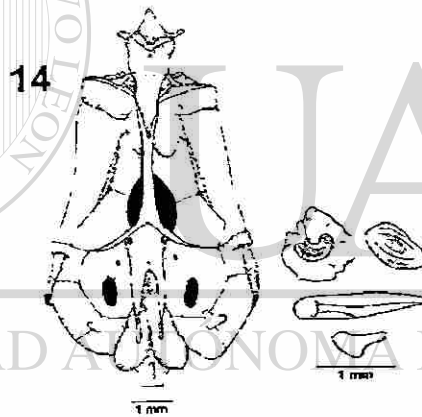
Brycon meeki



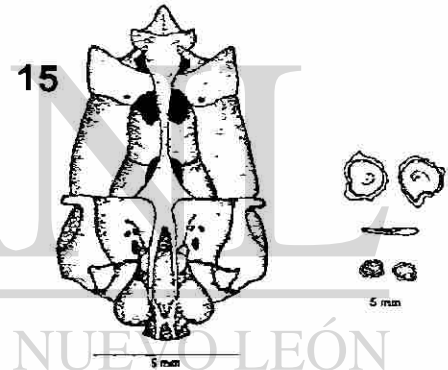
Brycon guatemalensis



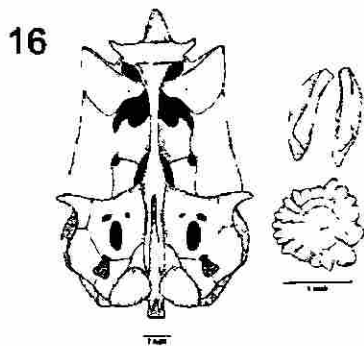
Bryconamericus terrabensis



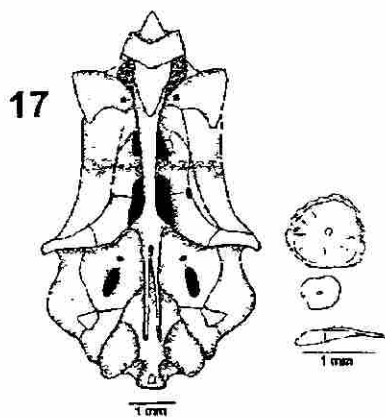
Knodus sp.



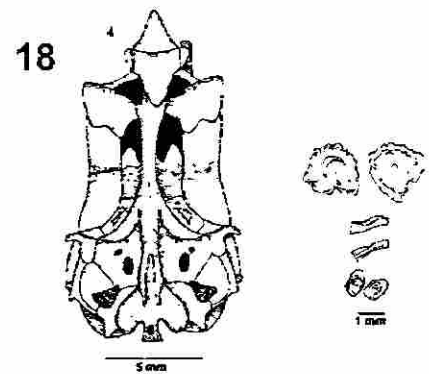
Astyanax mexicanus



Astyanax bimaculatus

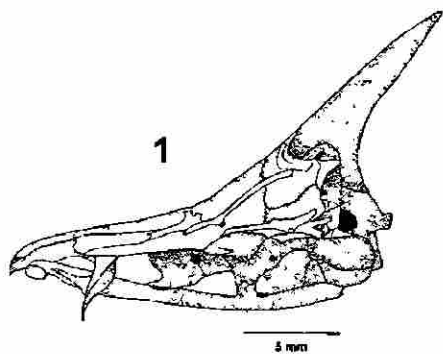


Hyphessobrycon compressus

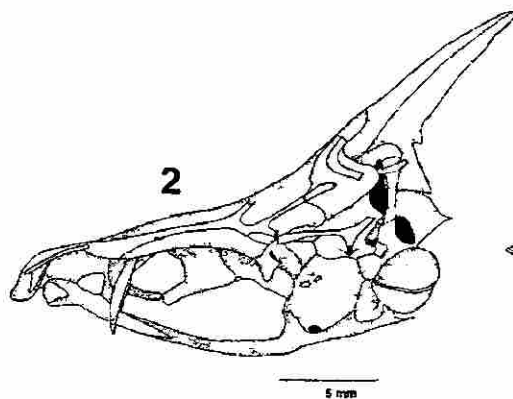


Deuterodon iguape

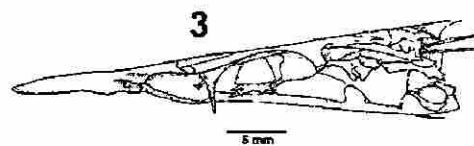
Va



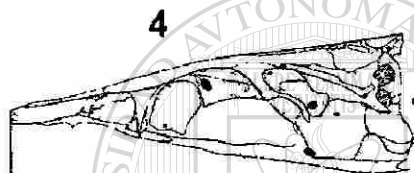
Charax gibbosus



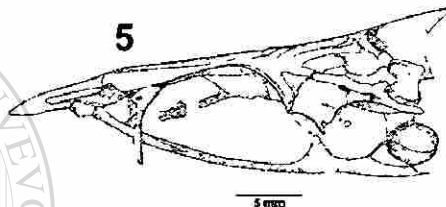
Roeboides guatemalensis



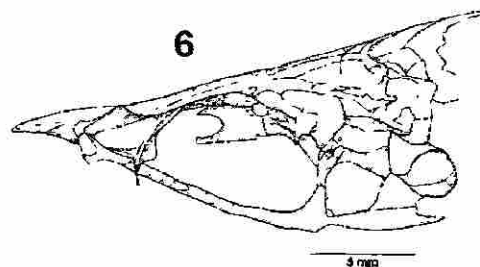
Acestrorhynchus falcirostris



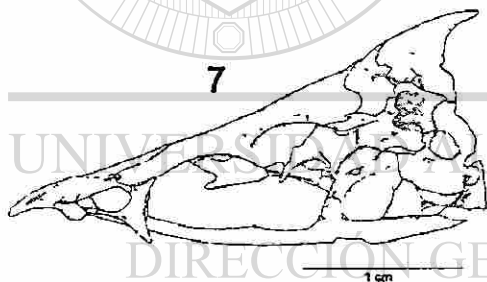
Acestrorhynchus lacustris



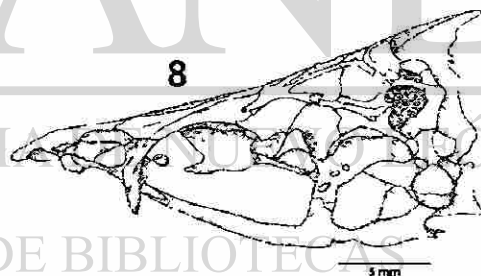
Oligosarcus hepsetus



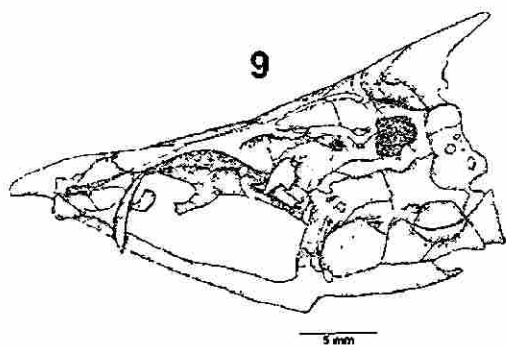
Bramocharax bransfordi



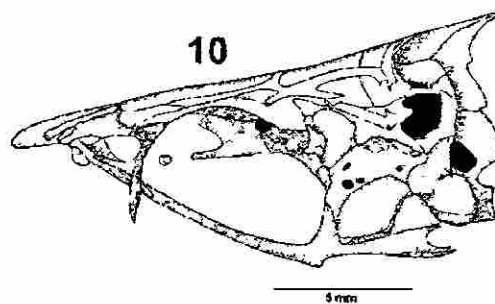
Bramocharax dorioni



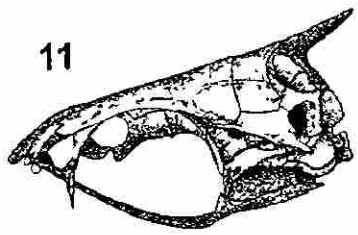
Bramocharax baileyi



Bramocharax caballeroi

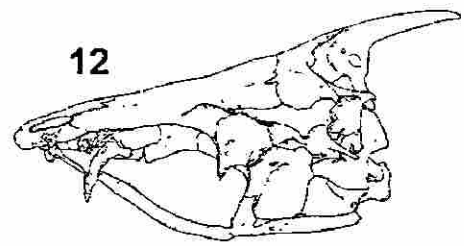


Bramocharax sp.



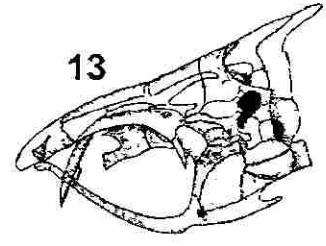
11

Brycon meeki



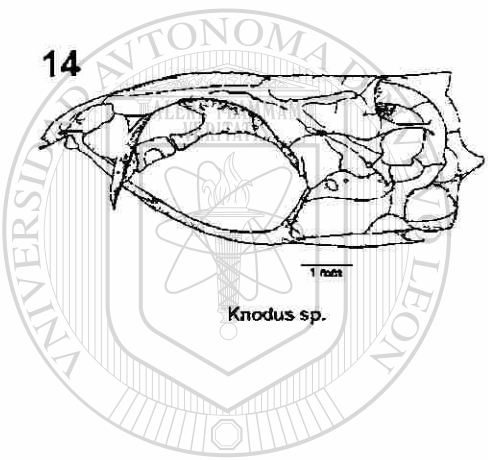
12

Brycon guatemalensis



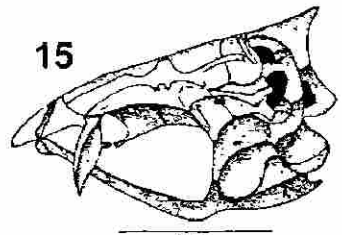
13

Bryconamericus terrabensis



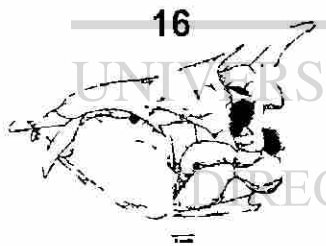
14

Knodus sp.



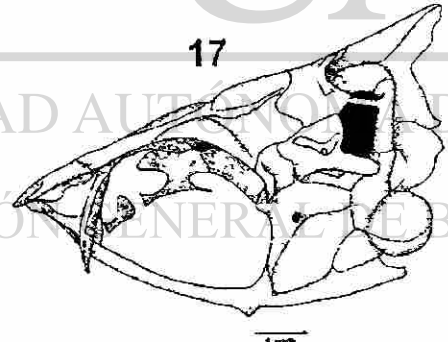
15

Astyanax mexicanus



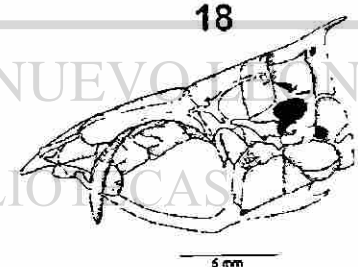
16

Astyanax bimaculatus



17

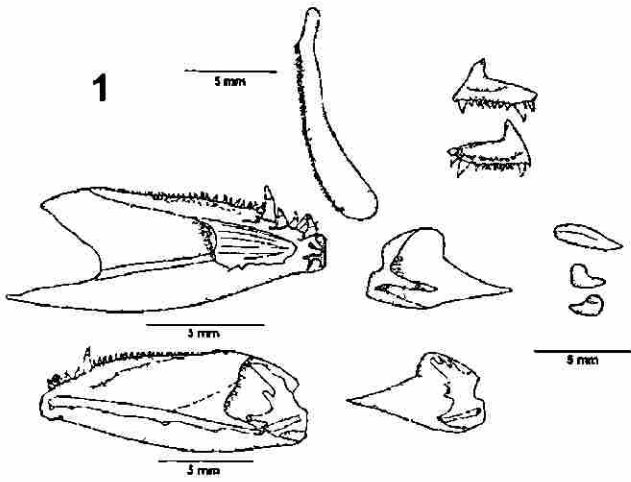
Hyphessobrycon compressus



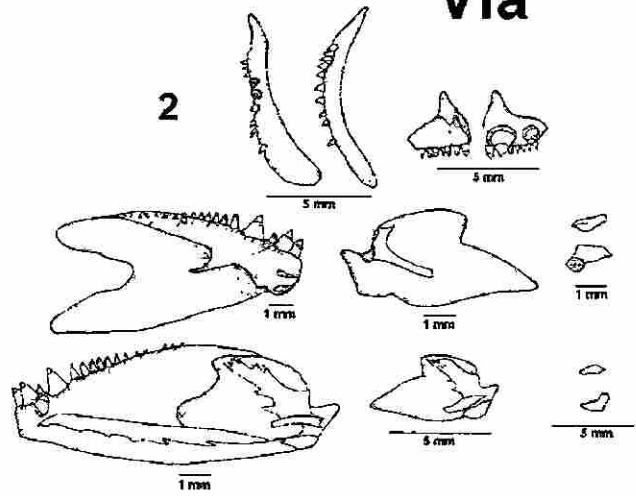
18

Deuterodon iguape

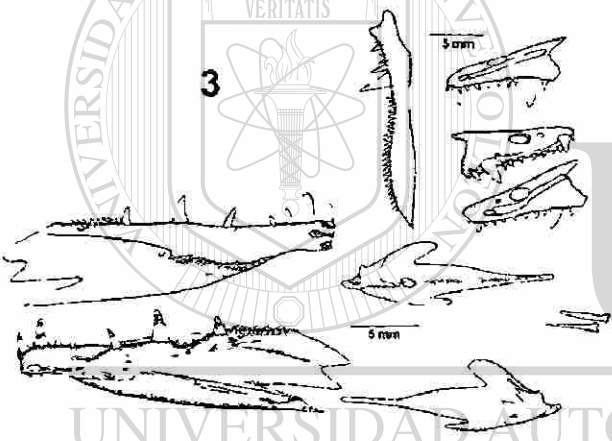
Vla



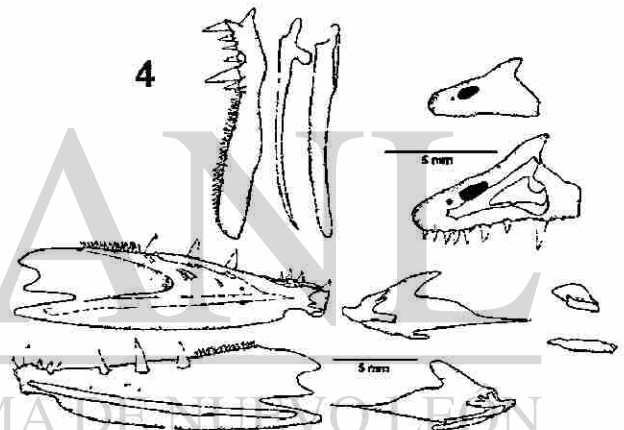
Charax gibbosus



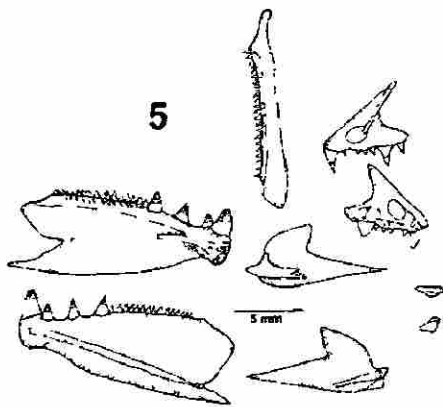
Roeboides guatemalensis



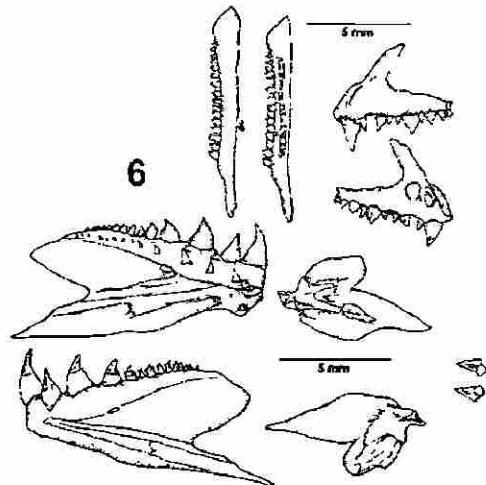
Acestrorhynchus falcirostris



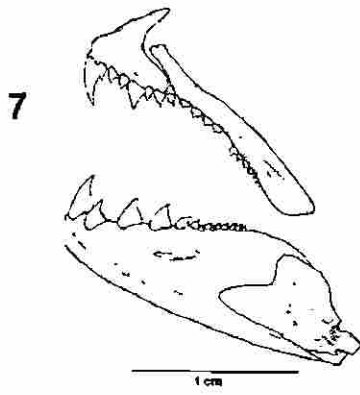
Acestrorhynchus lacustris



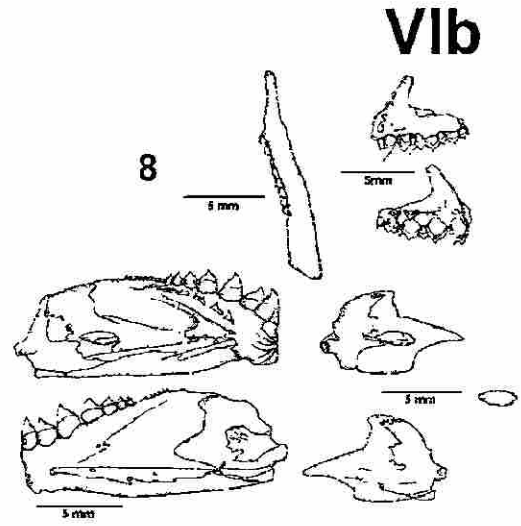
Oligosarcus hepsetus



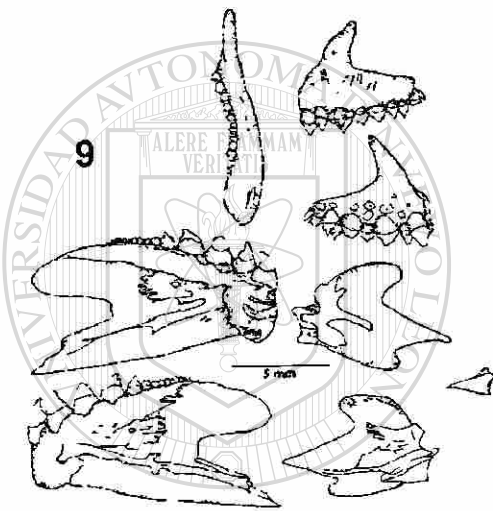
Bramocharax bransfordi



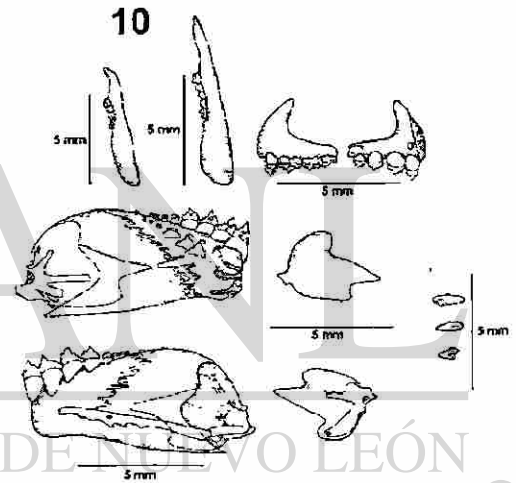
Bramocharax dorion



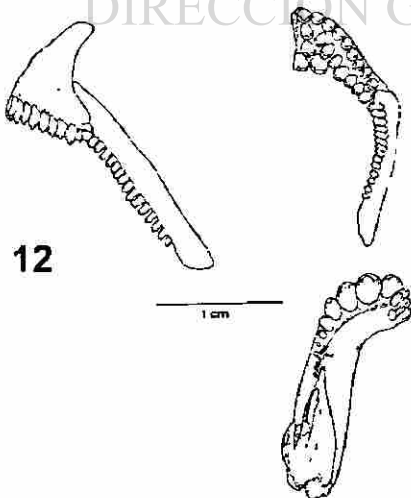
Bramocharax bailey



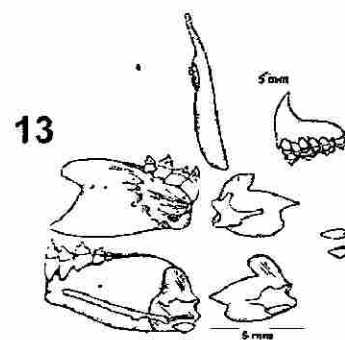
Bramocharax caballeroi



Bramocharax sp.

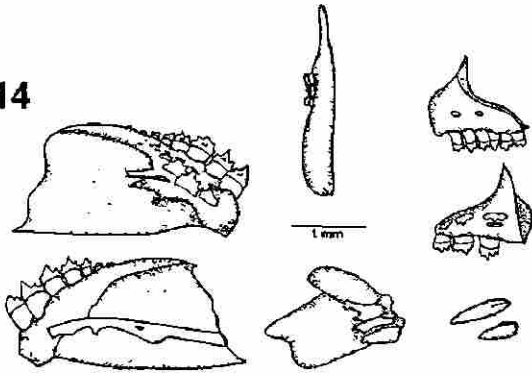


Brycon guatemalensis



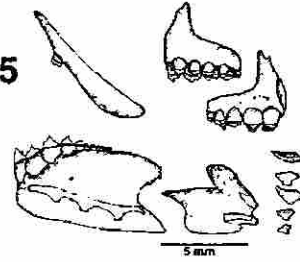
Bryconamericus terrabensis

14



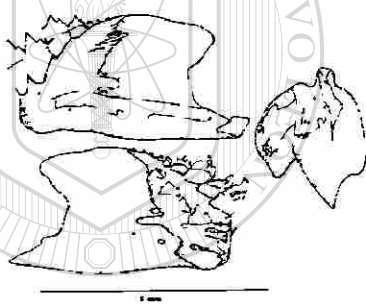
Knodus sp.

15



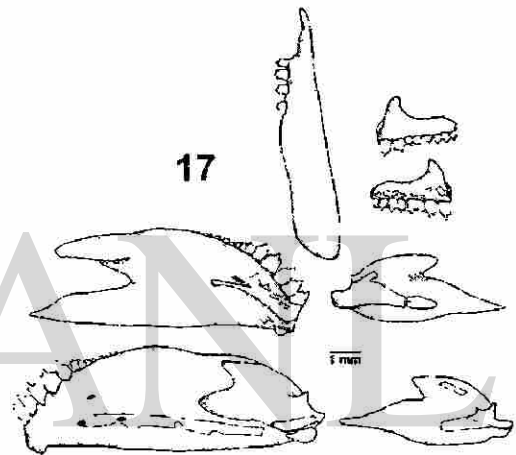
Astyanax mexicanus

16



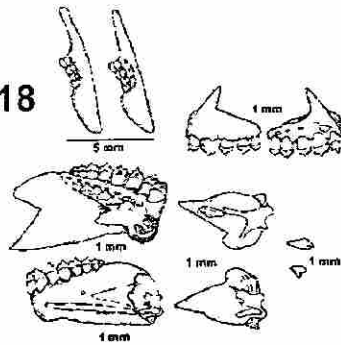
Astyanax bimaculatus

17

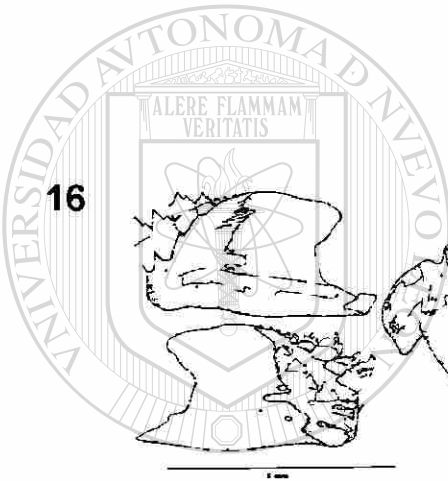


Hyphessobrycon compressus

18



Deuterodon iguape

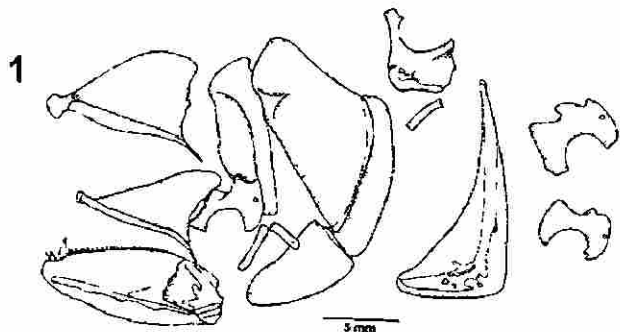


UANE

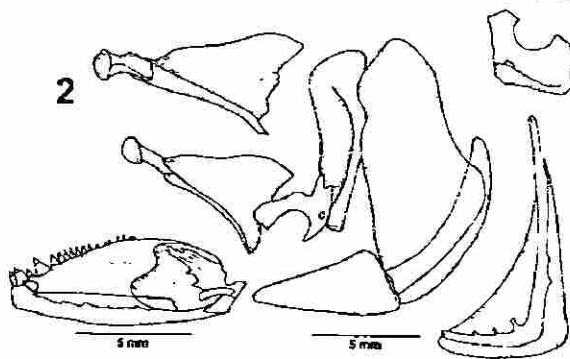
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN



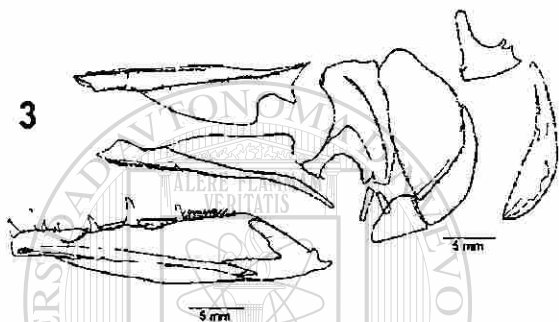
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



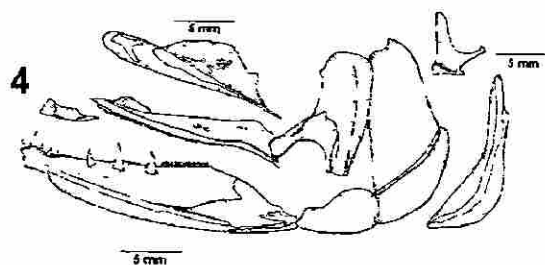
Charax gibbosus



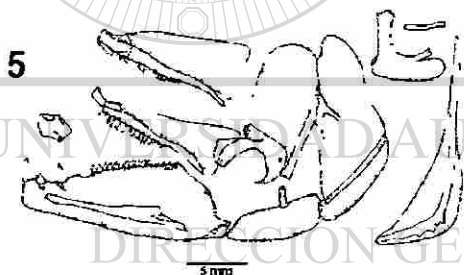
Roeboides guatemalensis



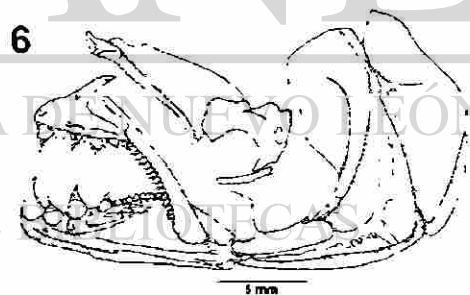
Acestrorhynchus falcirostris



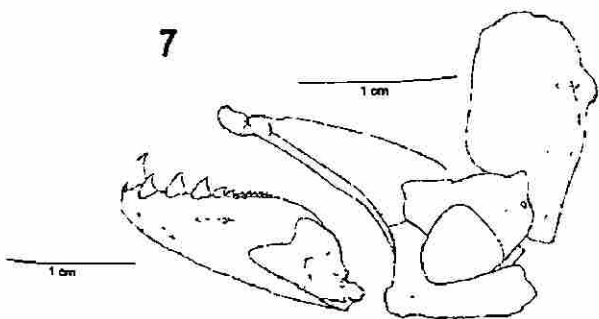
Acestrorhynchus lacustris



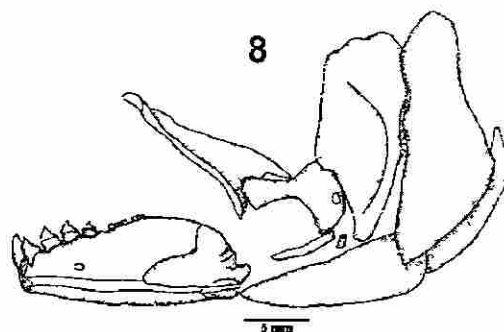
Oligosarcus hepsetus



Bramocharax bransfordi

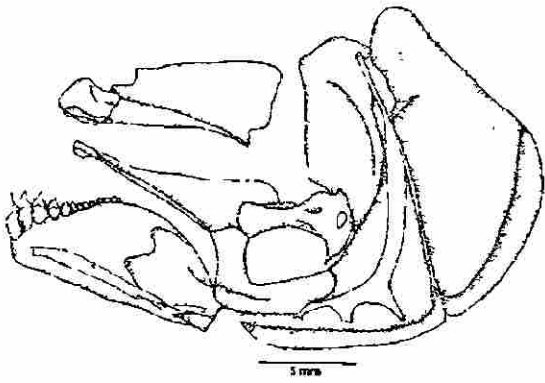


Bramocharax dononi

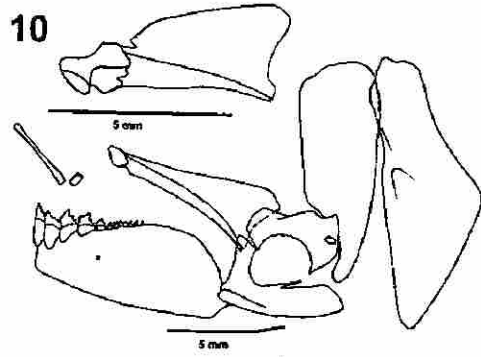


Bramocharax baileyi

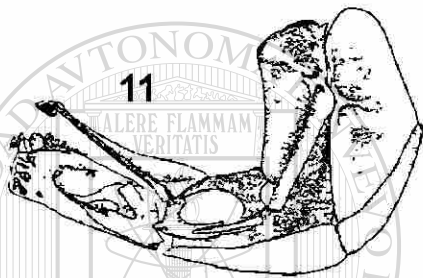
VIIIb



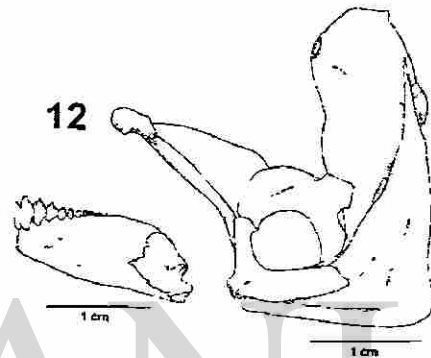
Bramocharax caballeroi



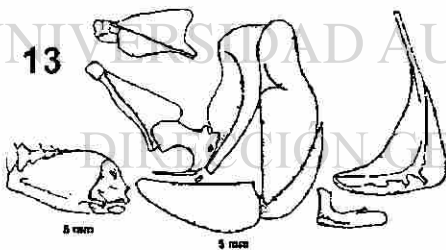
Bramocharax sp.



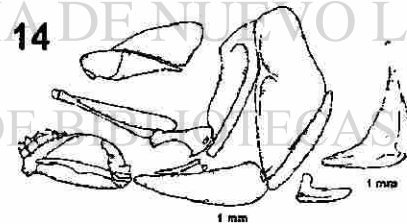
Brycon meeki



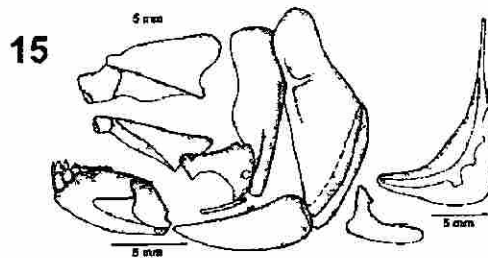
Brycon guatemalensis



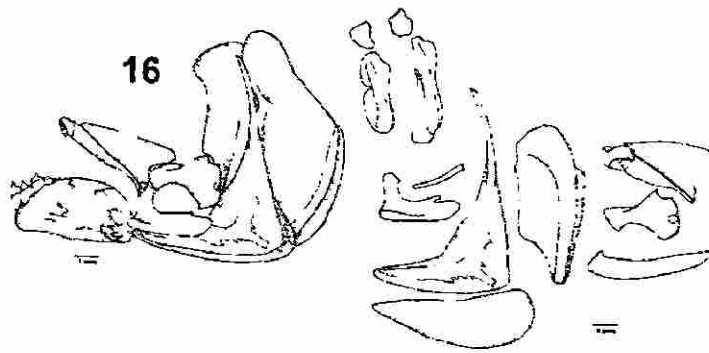
Bryconamericus terrabensis



Knodus sp.



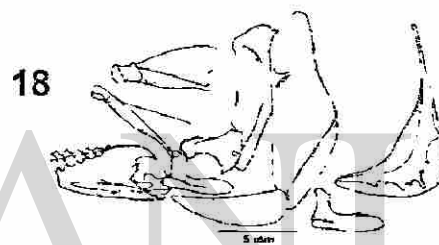
Astyanax mexicanus



Astyanax bimaculatus



Hyphessobrycon compressus

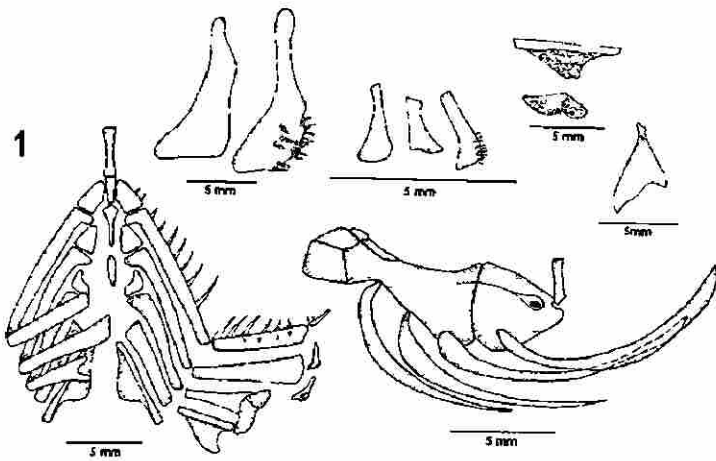


Deuterodon iguape

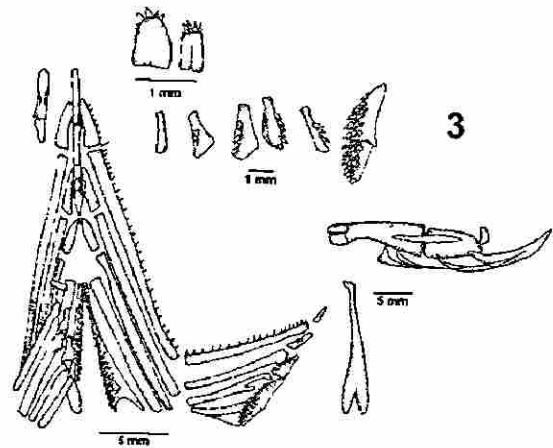
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

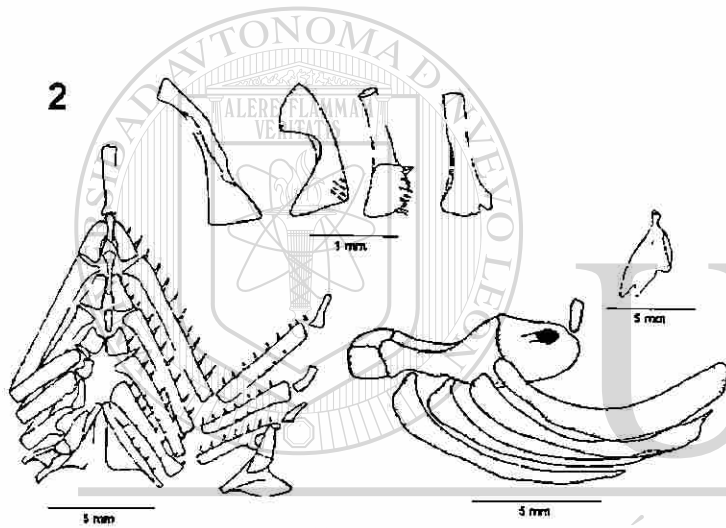
Villa



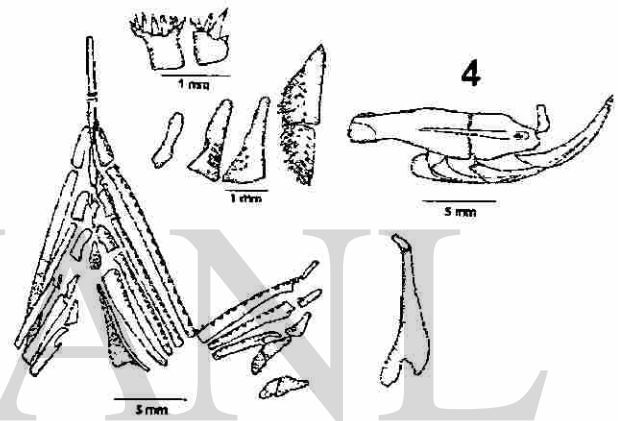
Charax gibbosus



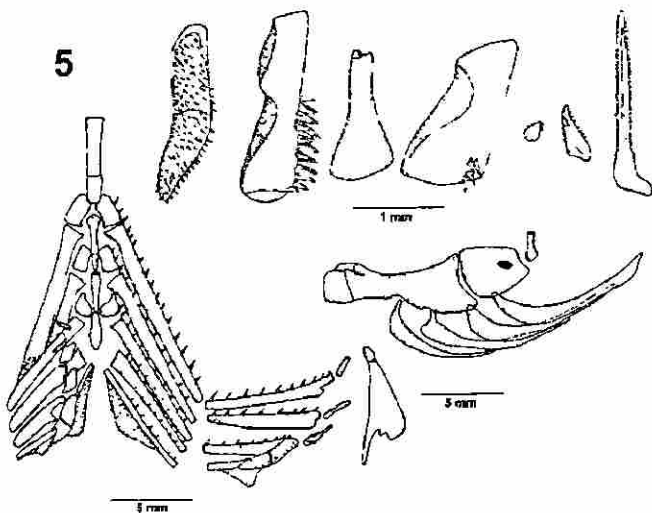
Acestrorhynchus falcirostris



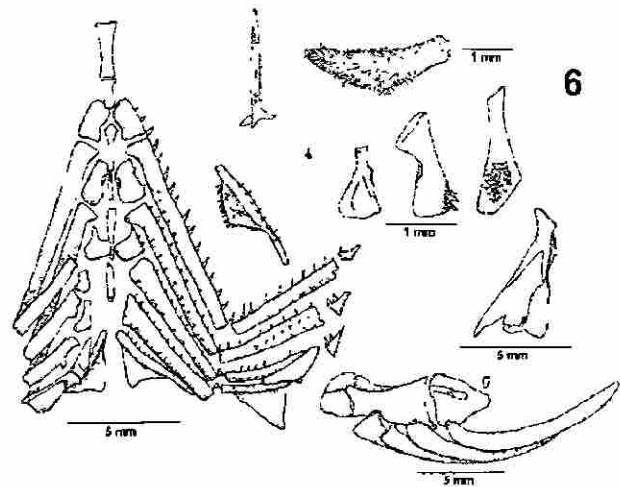
Roeboides guatemalensis



Acestrorhynchus lacustris

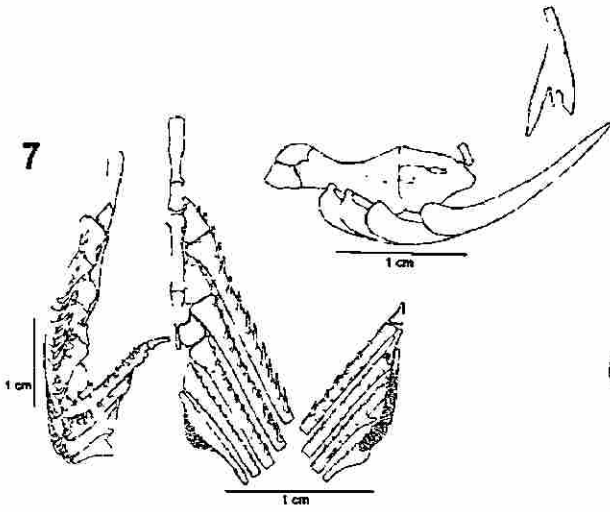


Oligosarcus hepsetus

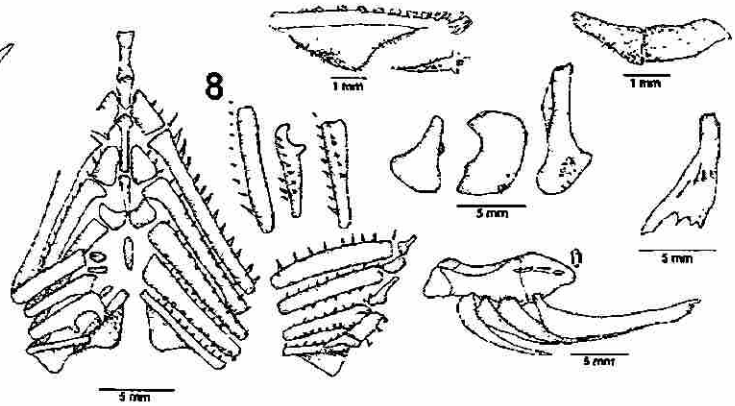


Brama-charax bransfordi

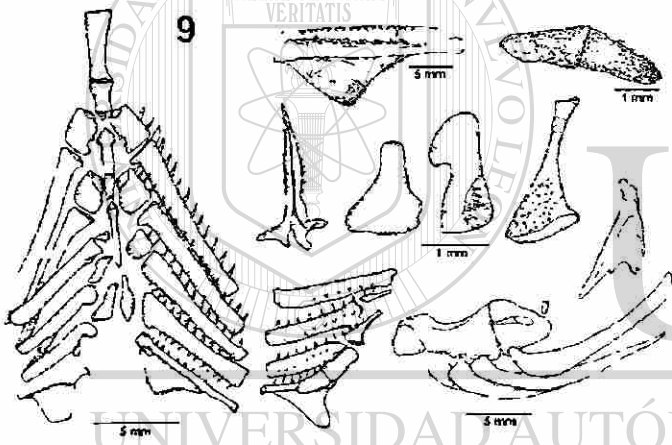
VIIIb



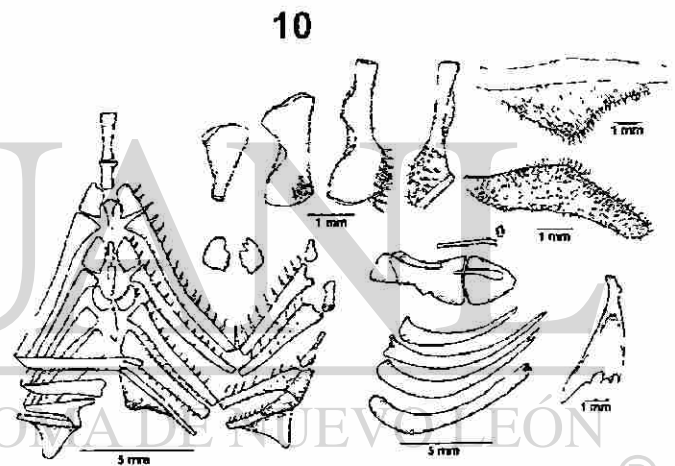
Bramocharax doriani



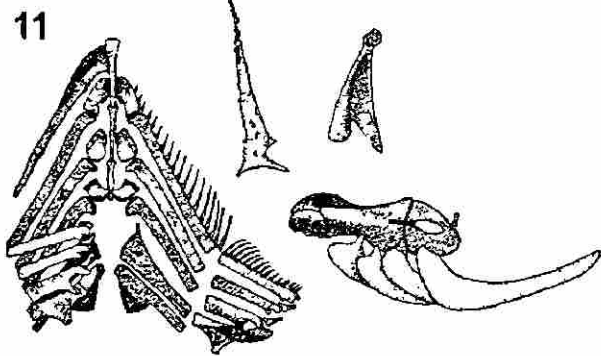
Bramocharax baileyi



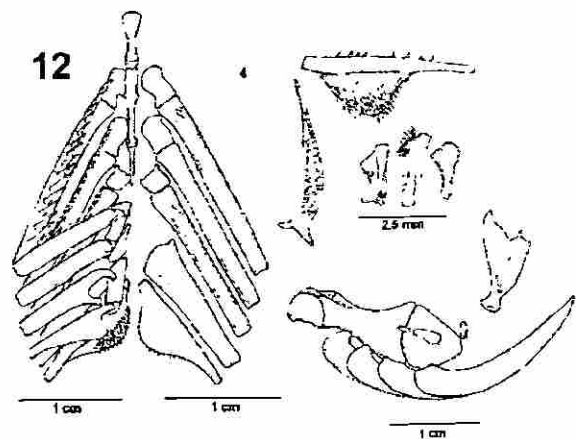
Bramocharax caballeroi



Bramocharax sp.

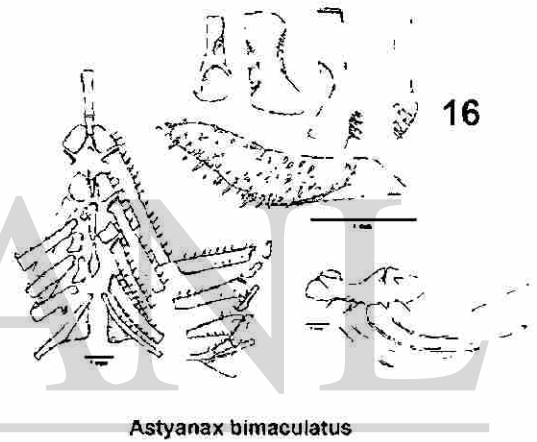
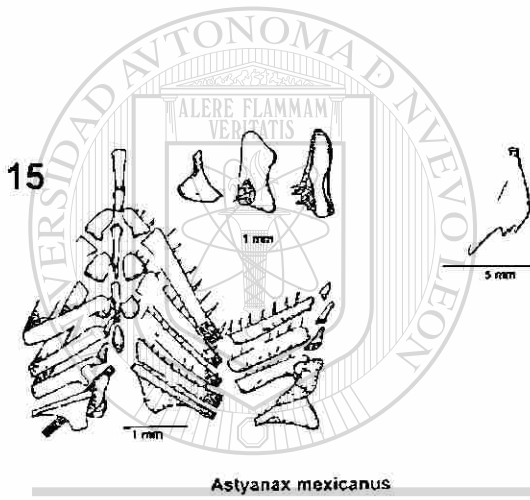
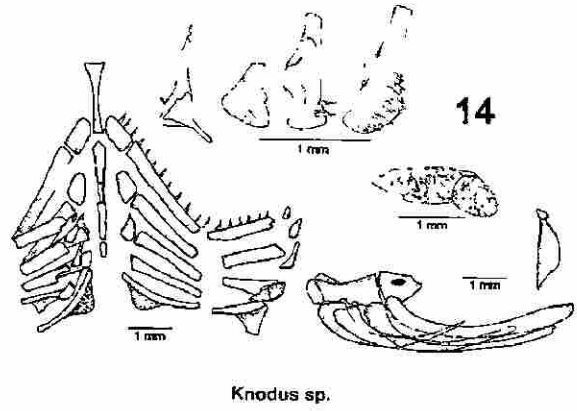
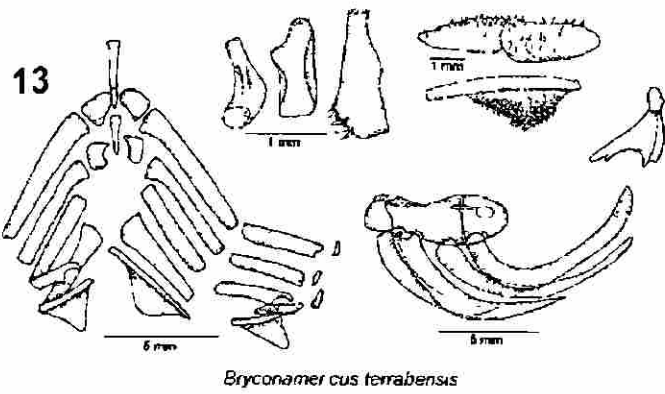


Brycon meeki



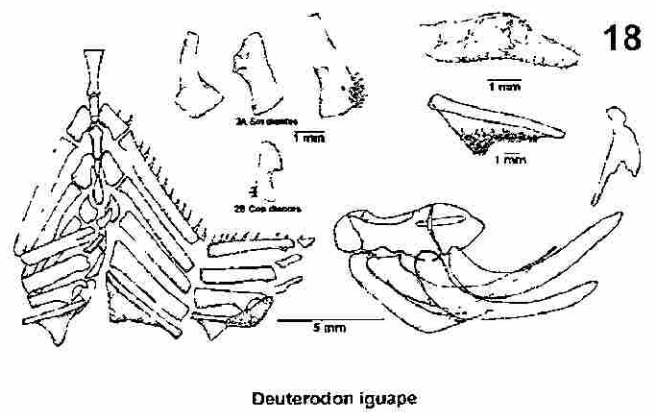
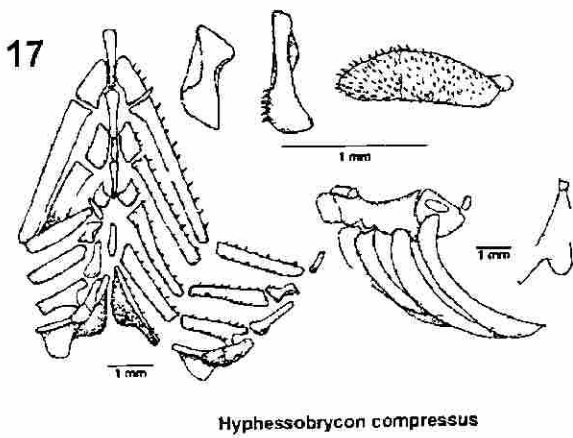
Brycon guatemalensis

VIIIc



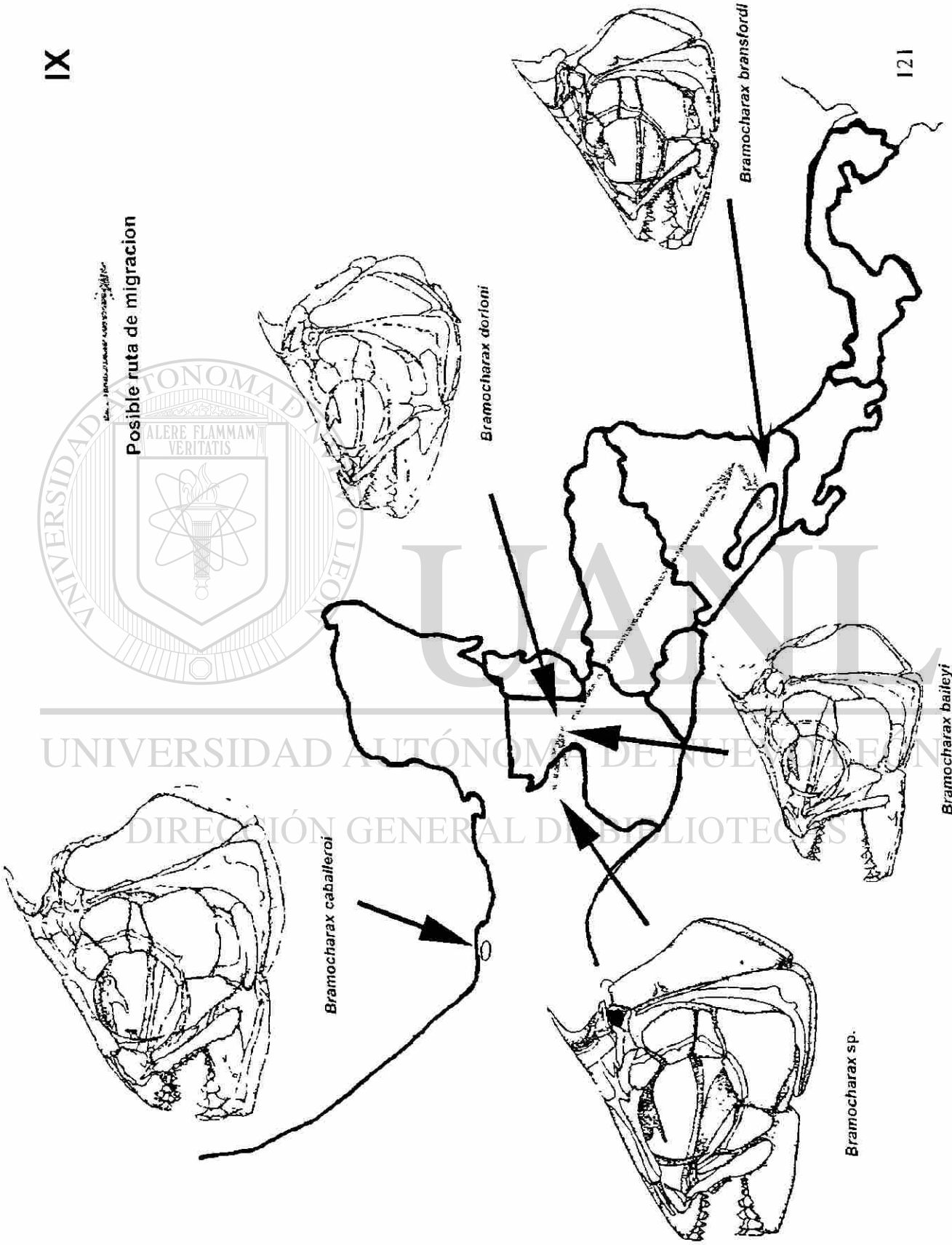
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN

DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS



UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE NUEVO LEÓN
DIRECCIÓN GENERAL DE BIBLIOTECAS

Posible ruta de migración



Bramocharax caballeri

Bramocharax dorloni

Bramocharax sp.

Bramocharax bransfordi

Bramocharax baileyi

