

*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 falcistrostris* 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. falcistrostris* 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 1 primer radio branquiostego (1.1) (Lámina VIIIb-11).

### **Hipohial dorsal**

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

En *Charax gibbosus* (Lámina VIIIa-1) y *Roebooides 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 *Roebooides 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 basihial, 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 basihial; 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 *Roebooides 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 basihiales 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). *Roebooides 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 hipobranquial de forma rectangular con márgenes rectos; el segundo hipobranquial 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 hipobranquial 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. falcistrostris* son semejantes a *A. mexicanus* sólo que en el último son más alargados (Lámina VIIIa-3).

En los tetragonopterinos, el segundo branquial 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*.

### Ceratobranquiales

Son cinco huesos que forman la mayor parte ventral de cada arco branquial. En el caso de *Astyanax mexicanus*, los primeros tres ceratobranquiales son elongados y ligeramente aplanados, cada uno articulándose proximalmente con un hipobranquial y distalmente con un epibranquial. Cuarto ceratobranquial elongado y ligeramente aplanado, articulándose proximalmente con un hipobranquial y distalmente con el cuarto epibranquial. Los primeros cuatro ceratobranquiales portan branquispinas a lo largo de los ejes anterior y posterior. Quinto ceratobranquial 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 basihial) 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 falcistrostris* 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 generalmente 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. falcistrostris*. 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 tri 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 Cheirodentinae.

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 branquióstegos que presentaron una relación diferente. En los tetragonopterinos y en *A. lacustris* y *A. falcistrotris* fueron los más pequeños, mientras que en el resto de los taxa fueron casi de igual tamaño.

El basihiial 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. falcistrotris* 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*, redonda en *A. falcistrotris* 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 mesopterigoides, 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.

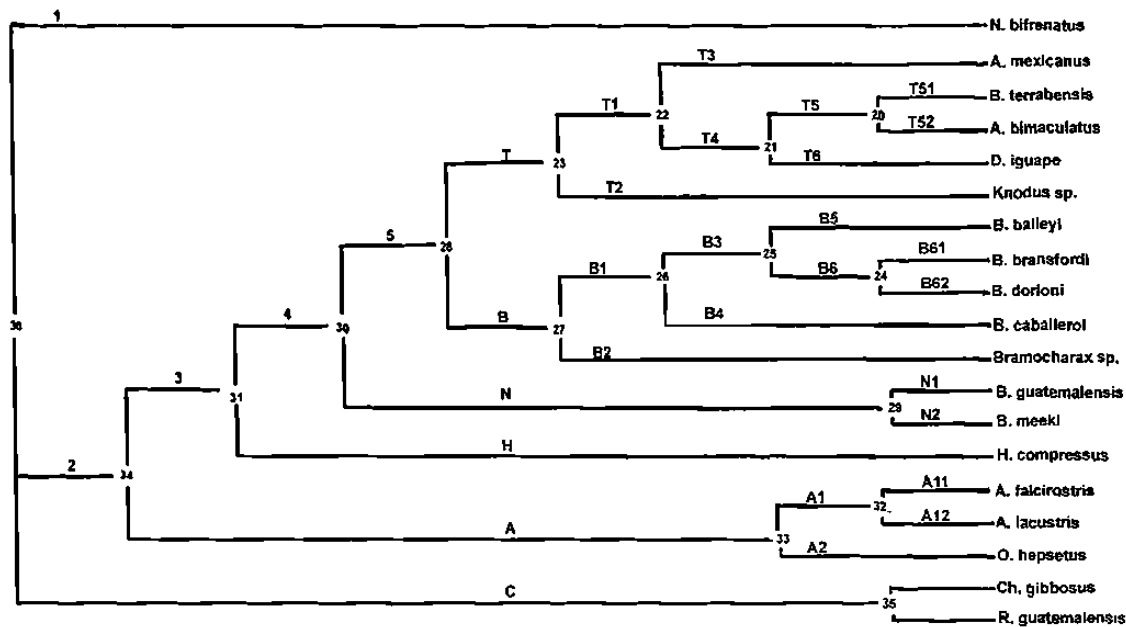
La elaboración de la matriz de caracteres y la codificación de los mismos se realizó tomando en cuenta los criterios propuestos por Forey et al. (1992), Villaseñor, et al. (1992), de Luna (1996) y Kitching (2000) (Cuadro 4 y 5).

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 está 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: anteorbital 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 ectopteriogoides semicircular (58), ectopteriogoides mayor con respecto al mesopteriogoides (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 esfenótico 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 Acestrorrinquinos, 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 multicuspidés, la interna con 2 a 6 dientes multicuspidés. Dentario con 3 a 6 dientes unicúspides o multicuspidés, pero la central grande y a los lados son pequeñas, seguidos de 6 a 12 dientes más pequeños multicuspidés. Maxilar con 3 a 15 dientes multicuspidés (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) quien 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).

## 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 filogénicos 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 sinapomorfias: 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 multicuspides y la interna con 2 a 6 dientes multicuspides; 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 multicuspides. Maxilar con 3 a 15 dientes multicuspides. 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.

## 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. 4

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. (1989<sup>a</sup>) Systematics of the Neotropical Characiform genus *Curimata* Bosc (Pisces: Characiformes). Smithsonian Contributions to Zoology. 474, pp. 1-63.

Vari, R. P. (1989<sup>b</sup>) 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.

4

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 Zoología de San Paulo, Brasil (USP)	UANL-14411	2	144-153
<i>Acestrorhynchus lacustris</i>	Museo de Zoología de Sao Paulo, Brasil (USP)	UANL-14412	2	141-151
<i>Oligosarcus hepsetus</i>	Museo de Zoología 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: Briconini				
<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	-	-	-

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	2			
meris	0	0	0	1	2	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
left	0	0	0	2	1	0	3	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	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	0			
knod	0	0	1	3	1	2	3	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0			
bnms	0	0	0	2	1	2	3	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	4	1	0	0	1	0	0			
hyph	0	0	1	1	9	0	2	0	2	1	0	2	1	3	9	2	1	1	2	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0			
igua	0	0	0	2	1	0	3	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0				
bgua	0	0	0	1	1	3	3	1	0	2	1	2	0	1	1	6	1	1	1	1	2	1	1	1	1	0	5	0	3	1	1	2	1	0	0	1	3	2	0	0	2	0	1			
meek	0	0	0	1	1	3	3	5	0	2	1	2	0	1	1	2	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
ghbb	1	2	1	3	1	0	2	2	0	2	1	1	0	1	1	1	1	0	0	2	1	5	2	0	1	0	2	0	1	0	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
roob	1	2	1	3	1	3	1	3	0	2	1	0	1	0	1	2	1	1	1	1	2	1	4	2	0	3	1	9	9	2	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
baal	0	0	1	1	0	3	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	1	1	1	3	1	1	2	0	3	1	2	1	1	0	1	0	1	0	0	1	2	1	2	1	1			
brwn	1	1	1	1	0	3	1	1	1	1	0	0	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	2	1	2			
don	1	1	1	1	2	3	1	1	1	1	0	0	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	3	1	2	1	1	0	1	1	0	1	1	0	1	2	1	1			
cate	0	0	1	1	0	3	1	1	1	1	0	1	0	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	0	1	1	0	1	1	3	1	2	1	2	1	0	0			
brsp	0	0	1	1	2	3	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0			
falc	1	1	1	3	1	3	3	4	1	3	2	0	1	1	2	2	1	0	1	1	2	3	0	3	1	9	9	1	2	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	2	4	1	5	
lacu	1	1	1	3	1	3	3	4	1	3	2	0	1	1	2	2	3	0	1	1	1	2	3	0	3	1	9	9	1	1	1	1	0	1	1	1	2	0	1	2	0	1	2	4	1	4
olig	1	2	1	3	1	1	3	6	1	3	2	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	1	9	9	1	1	1	0	0	0	2	0	1	1	3	1	3	1	3		

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						
bifo	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				
mext	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0				
terr	7	3	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	2	0	0				
knod	1	1	0	7	1	2	1	1	1	1	1	1	3	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	0				
hima	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	2	1	0	0	1	1	2	1	0	0	1	1	1	0	0				
hyph	3	1	0	7	3	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	2	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0				
igua	3	1	0	7	3	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0			
igua	4	1	3	0	1	7	0	1	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	9	1	1	0	0		
mest	5	1	3	0	1	1	0	1	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	1	2	0	0			
gibb	3	7	2	1	2	1	0	1	2	1	1	1	0	2	1	0	0	1	2	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	1	2	0	0	
rocb	3	7	2	0	2	1	0	1	2	1	1	1	0	2	1	0	0	1	2	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	2	1	1	0	0	2	1	1	2	0	0			
baal	1	1	7	0	1	7	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	2	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0			
bran	3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0			
dori	3	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	2	0	0	0	1	2	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0		
calu	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	
brpp	1	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	
falu	2	2	1	0	1	0	1	2	1	1	1	1	2	0	1	1	0	2	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	1	3	0	2
lees	2	2	2	3	0	1	0	1	0	1	3	1	2	0	1	0	1	0	2	2	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	0	0	1	3	1	1	1	
olig	3	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	2	1	1	2	0	0	1	1	0	2	1	0	0	1	0	2	1	0	1	0	1	1	1	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 de 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. Relacion 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)<sup>4</sup>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. Numero 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

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  
 Arbol 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 inf rmativ s para la parsimonia  
 Optimiza i n de l s estad s de cara ter Transformacion acelerada (ACCTRAN)

Longitud del árbol = 248  
 Índice de consistencia CI = 6452

Lista de cambios de carácter

Caracter	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 1 de 3 1 => 3 knod
5	1	1	r de 6 1 > 0 bifre 1 de 3 3 > 2 node_28 1 n de 1 2 => 0 node_20 1 de 2 > 0 node_26 1 n de 4 --> 2 dori 1 n de 3 3 > 1 olig de 3 3 > gibo
7	1	1	de 3 2 ==> 3 noce 34 1 n de 31 3 => hyp1 1 de 2 -> 1 r eb
8	1	1	de 36 2 => bifre 1 n de 1 2 => 1 node 30 1 n de 9 1 => 5 meek 1 n de 34 2 -> 4 node_33 1 de 33 4 --> 6 lig 1 n de 2 > 3 r eb
9	0	1	n de 3 > 1 node 28 1 n de 4 ==> 1 node_33
10	1	1	n de 36 2 => bifre 1 n de 3 2 ==> 1 node 28 1 n de 34 2 > 3 node_33
11	1	1	n de 36 1 > 0 bifre 1 n de 34 1 > 2 node 33
12	0 4	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 1 n de 6 0 ==> 1 node_35
13	1	1	n de 31 0 => 2 hyp1 1 n de 33 0 => 1 node_32
14	0 5	1	n de 36 1 ==> 0 bifre 1 n de 23 1 ==> 0 node_22
15	1 0	1	n de_36 1 ==> 0 bifre 1 n de 31 1 ==> 3 hyp1 1 node 33 1 ==> 2 node 32
16	0 857	1	node 36 2 ==> 0 bifre 1 node 30 2 ==> 1 node_28

		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
17	1 0	1	n de 36 1 => 0 bifre
		1	n de 31 1 ==> 2 hyph
		1	n de 32 1 ==> 3 lacu
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 faic
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
23	1	1	n e 5 4 -> 5 gibb
		1	de 6 -> 1 n de 34
			n de 1 n de 32
24		1	n de 6 > 4 n de 3
		1	n > 1 n de 28
25	62	1	de 1 > n de_24
			6 1 > bifre
		1	d 2 1 > igua
		1	n e 3 1 > 4 kn d
		1	n e 1 > 2 n de_26
			n e 9 1 > bgua
		1	d 4 1 > 2 de 33
			n d > node 32
			--> r eb
26			e 4 > n de 33
27		1	de > 1 r eb
		1	d 6 > 1 n de 34
			6 > 3 n de 5
			d 4 > 1 bran
		1	e 9 1 > bgua
28		1	de 6 > 2 de 35
		1	n e 7 > 1 n de 26
			n de 4 > 0 bran
		1	d > 1 n de 29
29	0	1	de 6 -> 1 node 4
		1	n e 1 -> 2 n de_25
		1	n de 4 -> bran
			de > 2 n de 3
30	2	1	e 2 > 1 ode 21
		1	n d > 2 terr
		1	n de > 1 node_27
			n de 6 > ste
		1	n de => 2 node 29
		1	4 > 1 node_33
		1	de 3 > 2 faic
		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 lacu
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

		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
		-	node_2 1 ==> 3 node_24
		1	n de_30 1 --> 4 node_29
		-	n de 29 4 --> 5 meek
		-	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
		-	n de 33 0 --> 2 olig
		1	n de 36 0 --> 2 node_35
47	1 0	-	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

```

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 bail
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 8 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 ==> n de 32
76 1 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 rfias

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

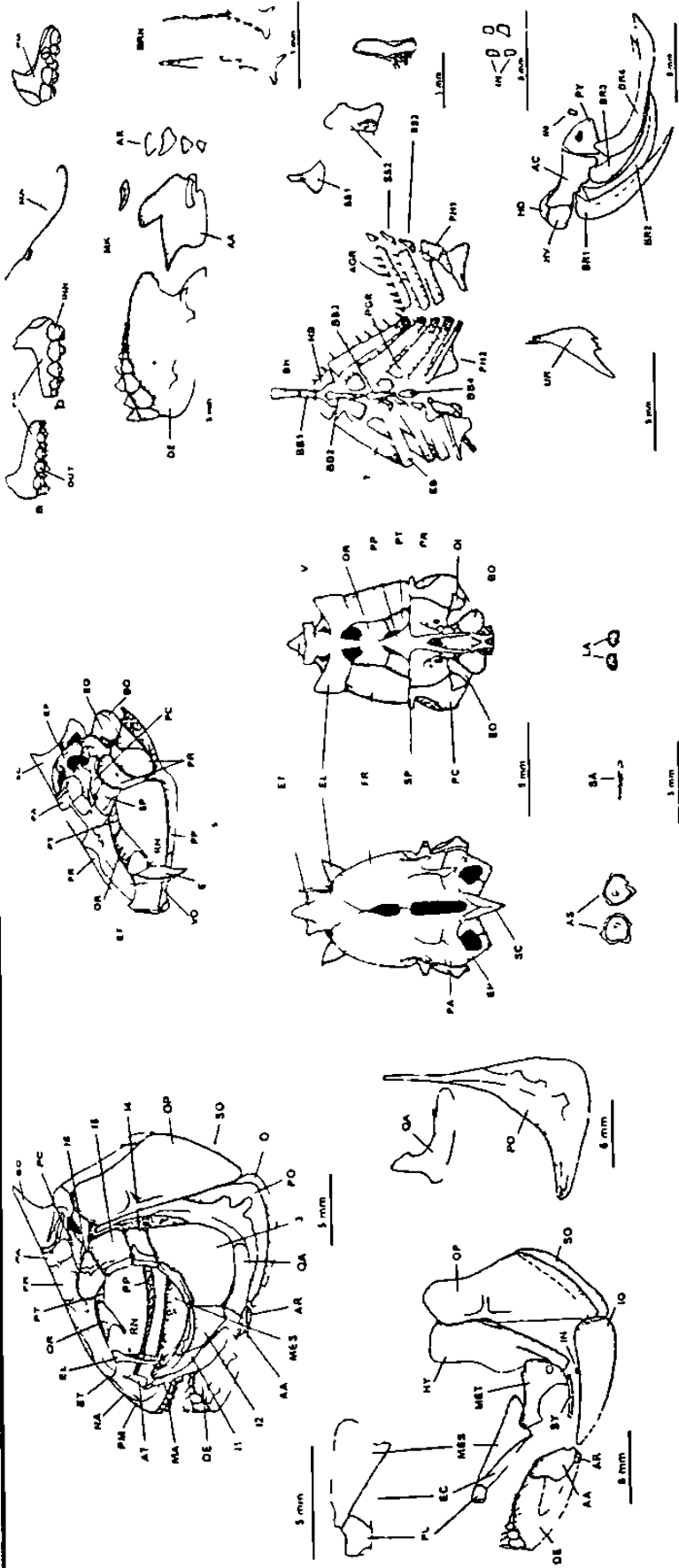
	17	1	1	000	1	==>	0
	20	1	0	667	2	==>	0
	21	1	0	500	1	==>	0
	25	1	0	.625	1	==>	0
	31	1	1	000	1	==>	0
	41	1	0	625	0	-->	2
	42	1	0	.714	3	==>	0
	43	1	1	000	1	==>	0
	47	1	1	000	1	==>	0
	49	1	1	.000	1	==>	0
	1	1	1	000	1	==>	0
	52	1	1	000	1	==>	0
	53	1	1	000	1	==>	0
	9	1	0	.333	1	==>	0
	6	1	0	500	2	==>	0
	6	1	1	000	1	==>	0
	69	1	0	5	1	==>	0
		1	1	000	1	==>	0
node 36 --> n de 4		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	500	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
		1	0	667	2	==>	0
	4	1	0	750	3	==>	1
	35	1	0	.571	2	-->	3
	36	1	1	000	0	==>	1
	46	1	0	667	0	==>	1
	67	1	1	000	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	500	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	500	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		1	0	.750	1	==>	2
	4	1	0	.250	0	==>	1
	3	1	0	.571	3	==>	4
	35	1	0	.500	2	==>	0
node 21 --> n de 2	6	1	0	.200	1	-->	0
	56	1	0	.857	1	==>	4
node_20 --> terr	16	1	0	.500	1	==>	2
	21	1	0	.250	1	==>	2
	30	1	0	.500	0	==>	1
	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



node_21 --> bima		1	0	286	1	==>	2	
	6	1	0	4	0	0	-->	2
node_23 -> kn d		1		750	1	==>	3	
	4	1	0	857	1	==>	5	
	16	1		625	1	==>	4	
	5	1	0.667	0	0	==>	2	
	3	1		50	0	==>	2	
	48	1	0	50	0	==>	3	
	4	1	0	500	0	-->	1	
	8	1	0	333	1	-->	2	
node_28 -> n de 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		1		5	0	2	-->	0
	6	1		4	0	2	-->	1
	2	1	0	857	1	==>	3	
	6	1	0	625	1	-->	2	
	-	1		333	0	==>	1	
	8	1		25	0	-->	1	
	4	1	0	667	0	==>	2	
	8	1		667	0	-->	1	
node 26 -> de		1		6	1	-->	3	
	9	1	0	0	1	-->	2	
	4	1	0	5	0		>	1
	41	1		625	0	==>	1	
node 25 -> ba l		1	0	250	1	-->	0	
	4	1	0	33	1	==>	2	
n de_25 -> d 24		1	0		0	=	>	1
	1	1		667	0	==>	1	
	2	1		4	1	==>	0	
	4	1		0	1	-->	0	
	42	1	0	714	1		>	3
	48	1	0	5	0	0	-->	1
		1		5	0	1	==>	2
n de 24 -> bra		1		6	3	-->	1	
	8	1		3	3	1	==>	0
	9	1		0	2	-->	1	
	4	1		625	1	-->	2	
	9	1		333	1	-->	0	
node 24 -> d r		1		5	0	0	-->	2
	6	1		286	1	==>	2	
	1	1		25		-->	1	
node 26 -> ate		1		250	1	-->	0	
		1		571	0	-->	3	
node_7 -> br p		1	0	667	2	-->	1	
node_30 --> de 9		1	0	500	1	==>	0	
	3	1	0	333	0	-->	1	
	8	1		50	0	=	>	2
	6	1	1	0	1	==>	2	
	4	1	0	714	1	-->	4	
	44	1		750	1	==>	3	
	2	1	1	0	1	==>	2	
	3	1	1	00	1	==>	2	
		1	0	286	1	-->	0	
	61	1		250	0	-->	1	
node_29 -> bqua		1		857	2	-->	6	
	6	1	0	625	1	-->	5	
	2	1	0	6	0	1	-->	3
	7	1		250	0	==>	1	
node_29 -> meek		1	1	0	0	1	==>	5
	4	1		625	0	==>	1	
	8	1	0	714	4	-->	5	
	41	1		1.000	3	-->	0	
node_31 --> hyph		1	1	000	0	==>	2	
	42	1	1	000	1	==>	3	
	7	1	1	000	1	==>	2	
	13	1	1	000	1	==>	2	
	1	1	0.500	1	==>	2		
	17	1	0	571	3	-->	4	
	21	1	0	667	2	-->	1	
	35	1	0	500	0	==>	2	
	39	1	0	500	0	==>	2	
	48	1	0	500	0	==>	2	

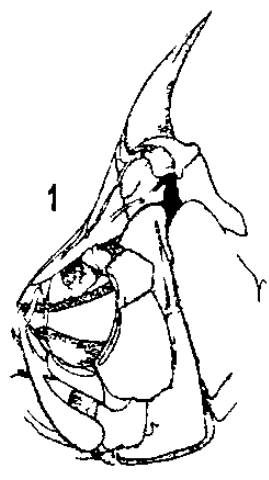
	56	1 0 200 0 ==> 1
node 34 -> n de 3	8	1 1 000 2 --> 4
	9	1 0 500 0 ==> 1
	1	1 1.000 2 ==> 3
	11	1 1 000 1 ==> 2
	2	1 0 667 2 ==> 1
	25	1 0 625 1 --> 2
	26	1 500 0 ==> 1
	3	1 0 250 0 ==> 1
	7	1 0 667 0 ==> 1
	38	1 0 667 0 --> 1
	39	1 0 667 2 --> 3
	4	1 0 500 0 ==> 1
	41	1 0 625 0 --> 3
	4	1 0 750 0 --> 1
		1 1 000 0 ==> 1
	9	1 0 333 1 ==> 2
	6	1 0 250 0 --> 1
node 33 -> de	6	1 0 667 0 --> 1
	2	1 667 2 ==> 1
		1 1 0 0 0 ==> 1
	1	1 1 0 1 ==> 2
		1 333 1 --> 0
		1 1 00 1 ==> 2
	2	1 1 0 1 --> 3
	2	1 625 2 --> 3
		1 1 0 0 ==> 1
		1 667 1 --> 2
	9	1 667 3 --> 4
	4	1 0 625 3 --> 4
	4	1 14 3 ==> 2
	4	1 1 000 1 ==> 2
	44	1 7 0 1 --> 2
		1 0 0 0 1 --> 0
		1 0 286 1 --> 0
		1 1 ==> 1
		1 1 0 0 ==> 1
		1 333 1 --> 0
	69	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
	7	1 75 1 --> 3
node 32 -> fa	9	1 1 0 0 --> 1
	1	1 500 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
node 32 --> a u	9	1 1 0 1 --> 2
		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
node_33 -> l g	6	1 0. 00 3 ==> 1
	8	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

	27	1	0	600	0	-->	2	
	29	1	0	5	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	-->	1	
		1	0	75	0	-->	2	
node 35	>	6		0	3	==>	0	
		1	0	857	2	==>	1	
		2	1	1	0	4	-->	5
		9	1	0	66	2	-->	4
		4	1	0	75	0	-->	1
node 35	-->	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	

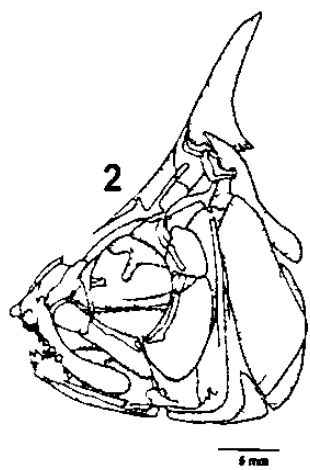


**Lámina I.-** Abreviaciones: AA -anguloarticular; AC -ceratohial anterior; AR -retroarticular; AT -antorbital; BB1 -basibranchial; BB2 -basibranchial 2; BB3 -basibranchial 3; BB4 -basibranchial 4; BH -basihial; BO -basioccipital; BR1 -radio branquiostego 1; BR2 - radio branquiostego 2; BR3 - radio branquiostego 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; 11 -infraorbital 1; 12 -infraorbital 2; 13 -infraorbital 3; 14 -infraorbital 4; 15 -infraorbital 5; 16 -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; PY -pterofenoides; RN -rinofenoides; SC -supraoccipital; SO -subopérculo; SP -esfenótico; SS1 -susensor faringea1; SS2 -susensor faringea 2; SS3 -susensor faringea 3; SU -supraorbital; SY -simpléchnico; UA -urohial; VO -vómer.

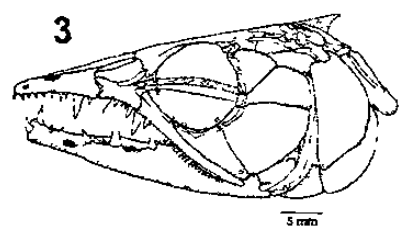
# Ila



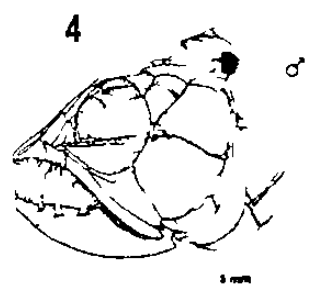
1  
*Charax gibbosus*



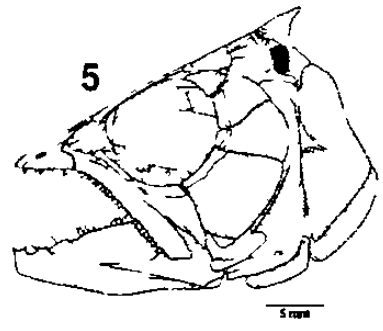
2  
*Roeboides guatemalensis*



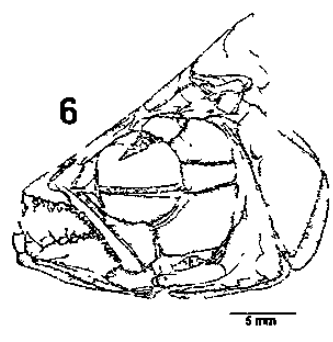
3  
*Acestrorhynchus falcirostris*



4  
*Acestrorhynchus acustris*



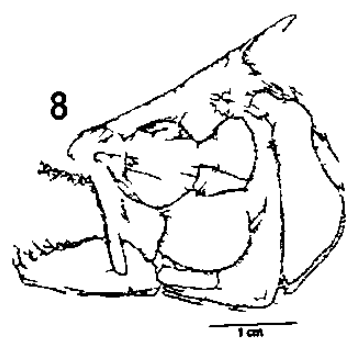
5  
*Oligosarcus hepsetus*



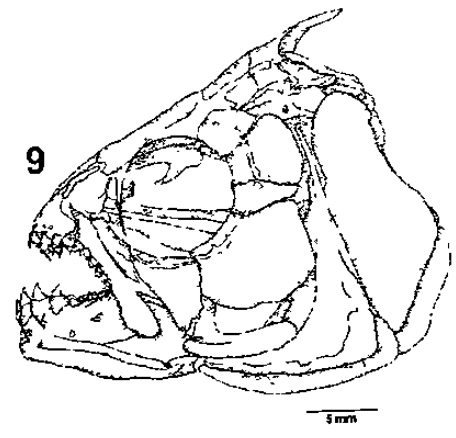
6  
*Bramocharax bransfordi*



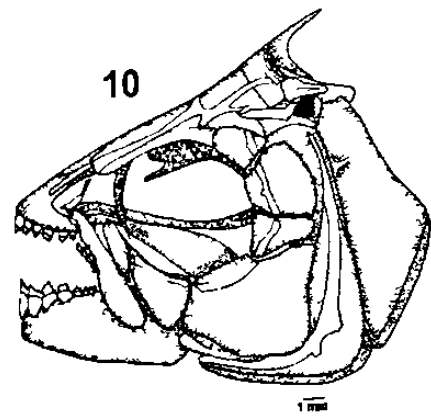
7  
*Bramocharax doriani*



8  
*Bramocharax baileyi*

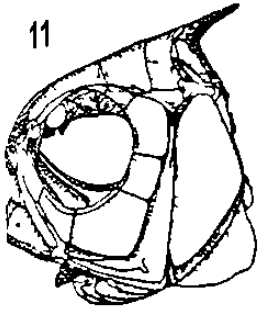


9  
*Bramocharax caballeroi*

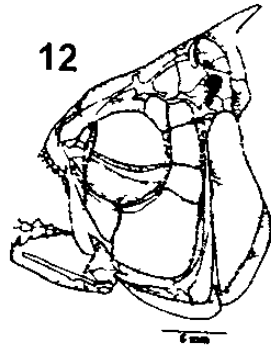


10  
*Bramocharax sp.*

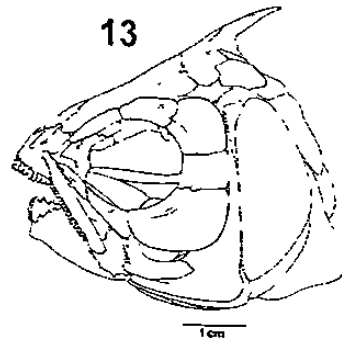
**IIb**



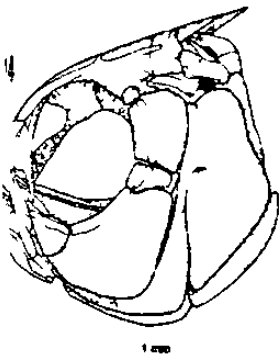
*Brycon meeki*



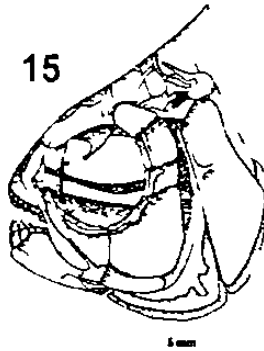
*Bryconamencus terrabensis*



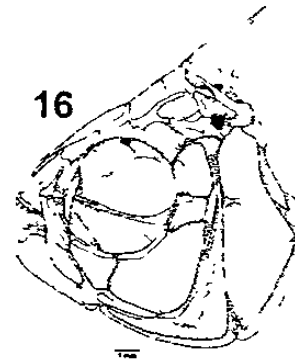
*Brycon guatemalensis*



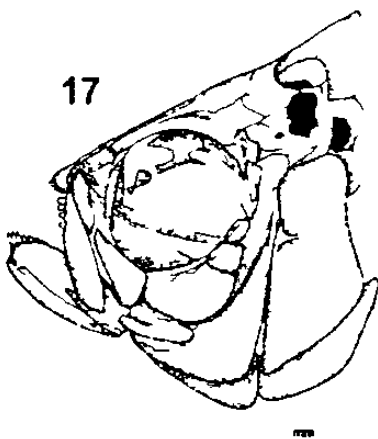
*Knodus* sp



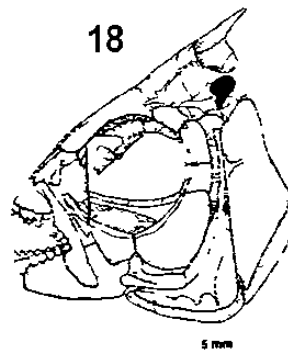
*Astyanax mexicanus*



*Astyanax bimaculatus*



*Hyphessobrycon compressus*



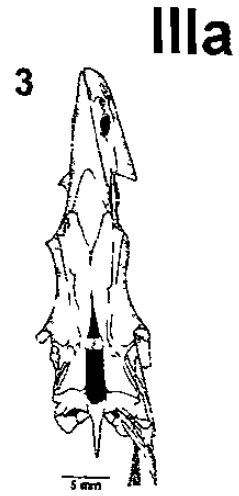
*Deuterodon Iguape*



*Charax gibbosus*



*Roeboides guatemalensis*



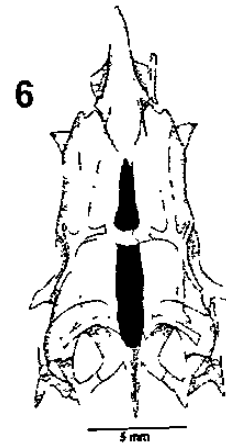
*Acestrorhynchus falcirostris*



*Acestrorhynchus lacustris*



*Oligosarcus hepsetus*



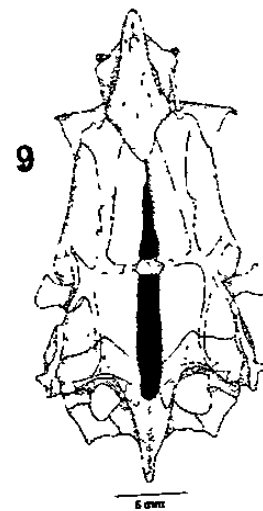
*Bramocharax bransfordi*



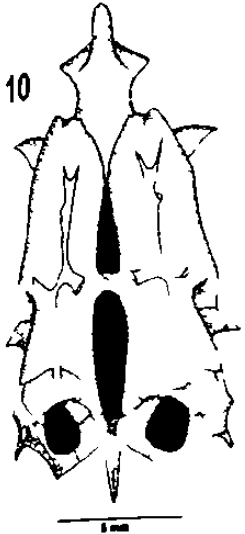
*Bramocharax dononi*



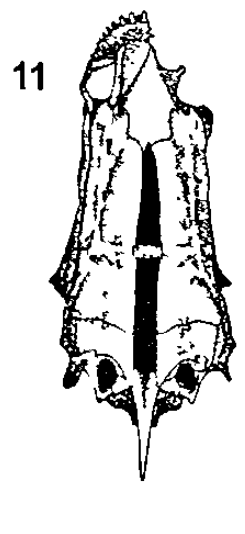
*Bramocharax baileyi*



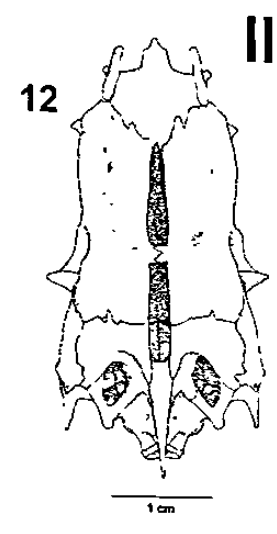
*Bramocharax caballeroi*



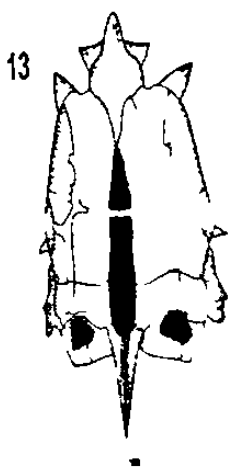
*Bramocharax* sp



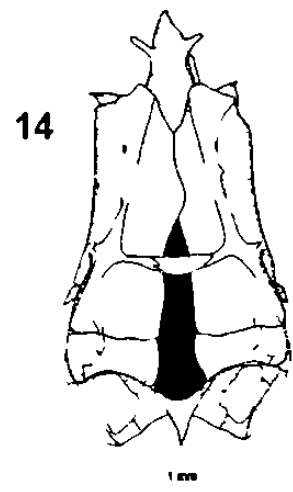
*Brycon meeki*



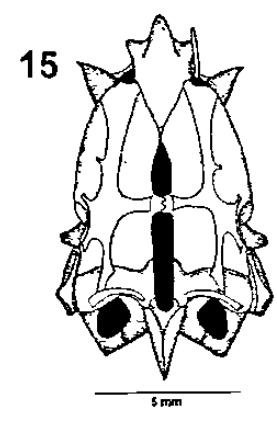
*Brycon guatemalensis*



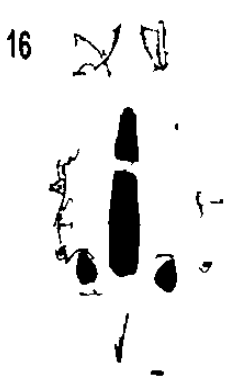
*Bryconamencus terrabensis*



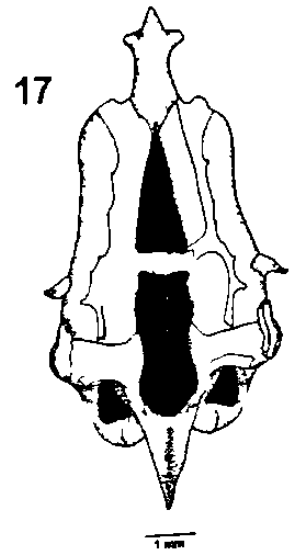
*Knodus* sp.



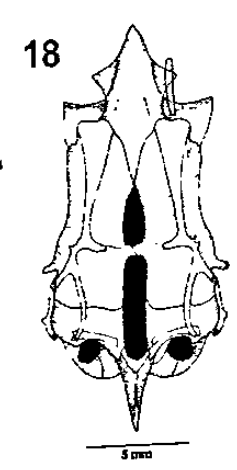
*Astyanax mexicanus*



*Astyanax bimaculatus*



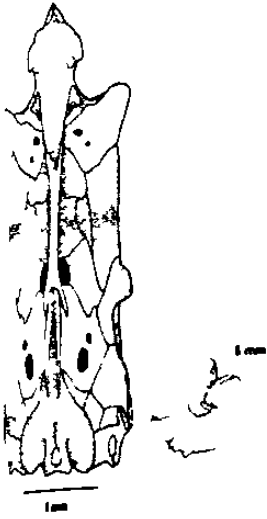
*Hyphessobrycon compressus*



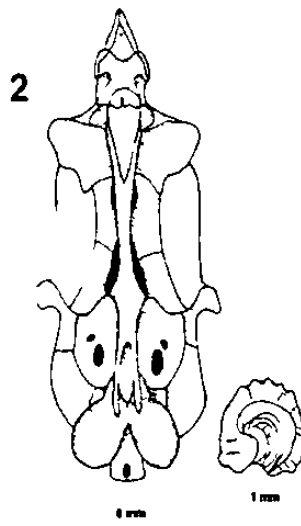
*Deuterodon Iguape*



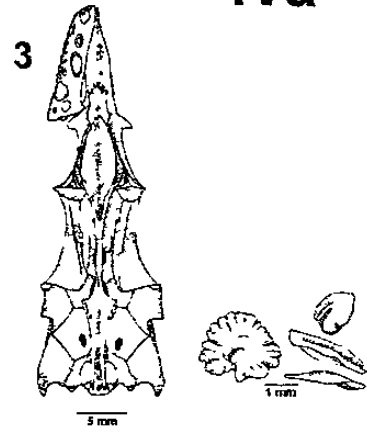
# IVa



*Charax gibbosus*



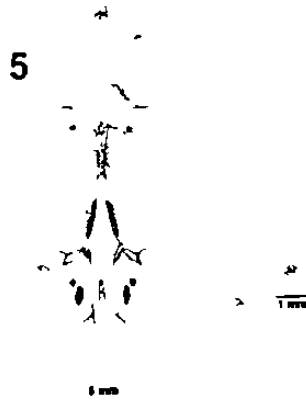
*Roeboides guatemalensis*



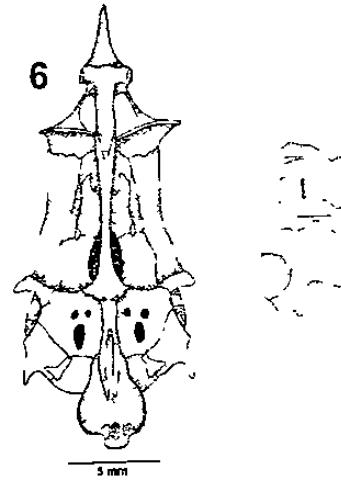
*Acestrorhynchus falcirostris*



*Acestrorhynchus lacustris*



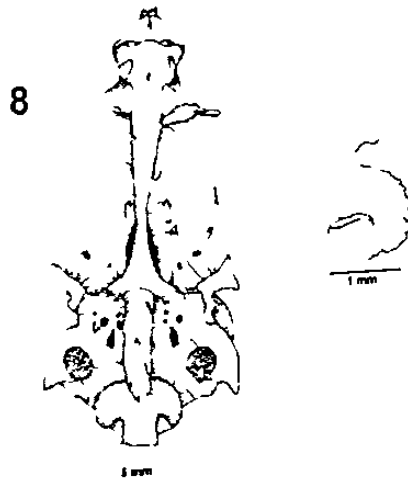
*Oligosarcus hepsetus*



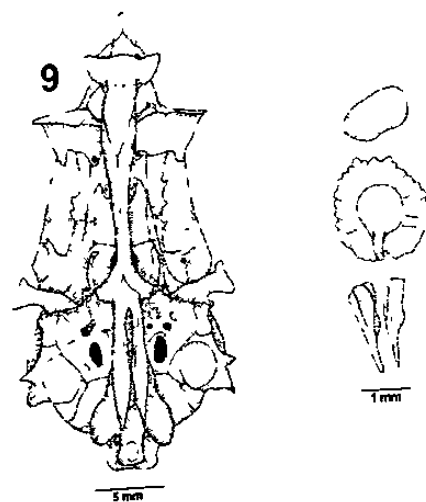
*Bramocharax bransfordi*



*Bramocharax dortoni*

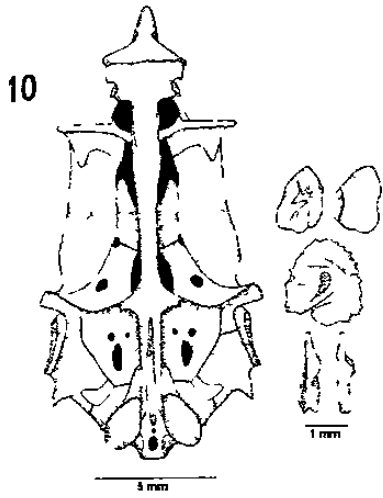


*Bramocharax baileyi*

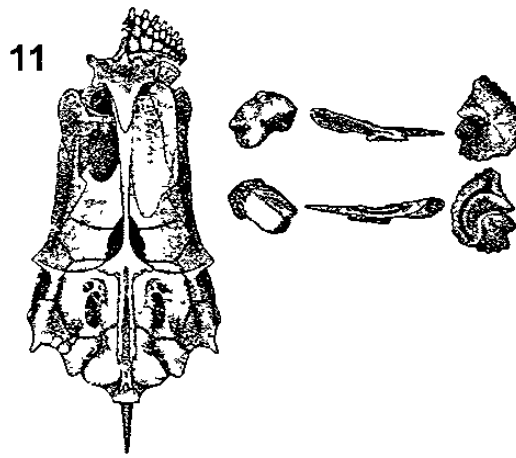


*Bramocharax caballeroi*

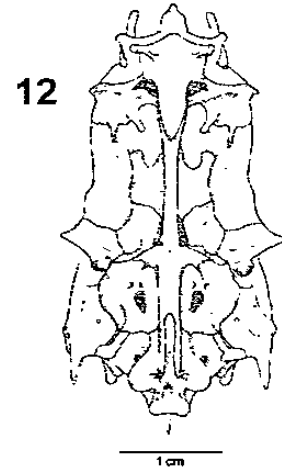
# IVb



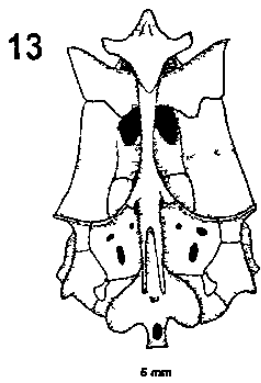
*Bramocharax* sp.



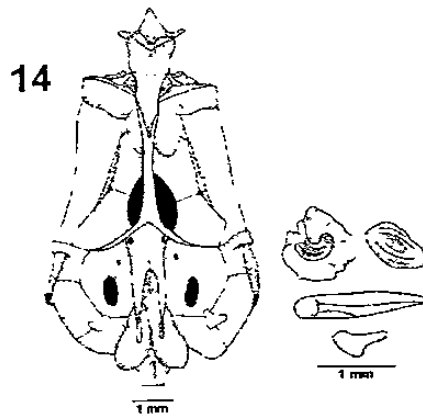
*Brycon meeki*



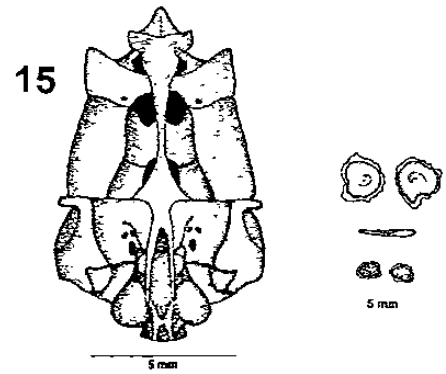
*Brycon guatemalensis*



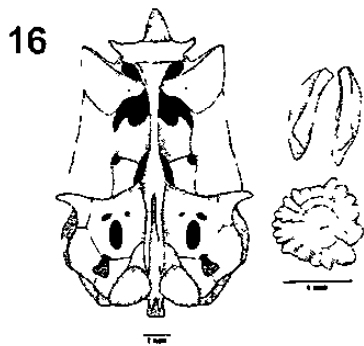
*Bryconamericus terrabensis*



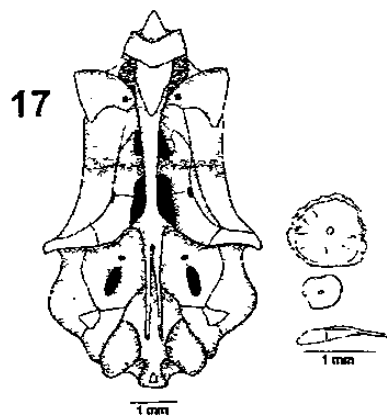
*Knodus* sp.



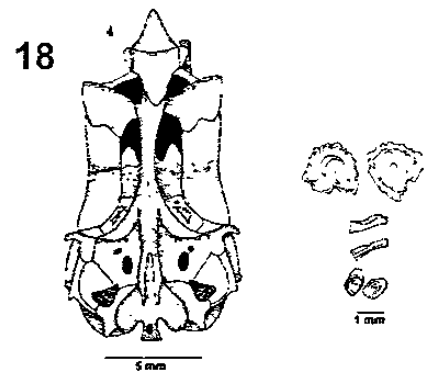
*Astyanax mexicanus*



*Astyanax bimaculatus*

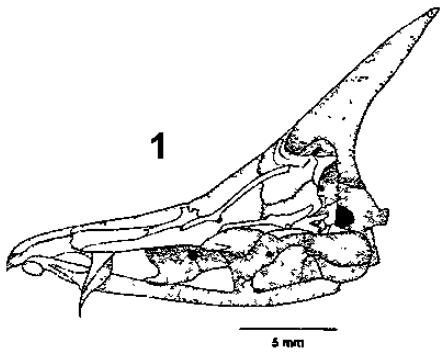


*Hypheosobrycon compressus*

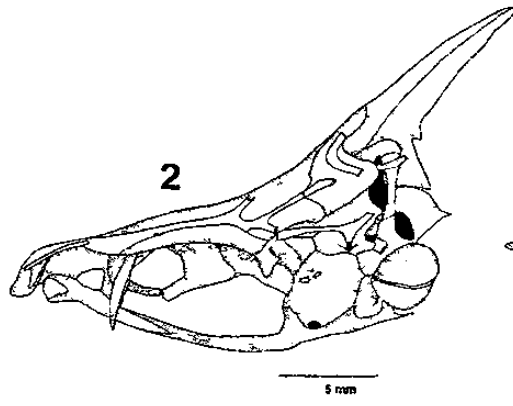


*Deuterodon liguape*

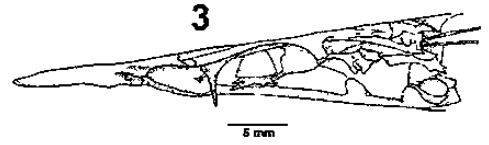
**Va**



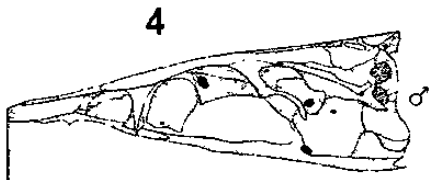
**1**  
*Charax gibbosus*



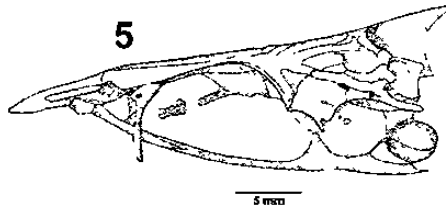
**2**  
*Roeboides guatemalensis*



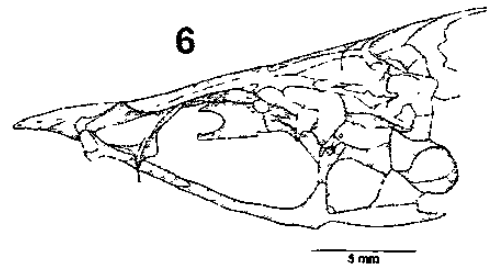
**3**  
*Acestrorhynchus falcirostris*



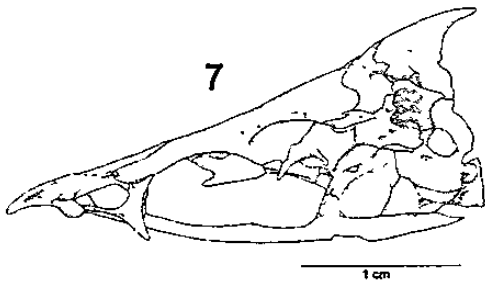
**4**  
*Acestrorhynchus lacustris*



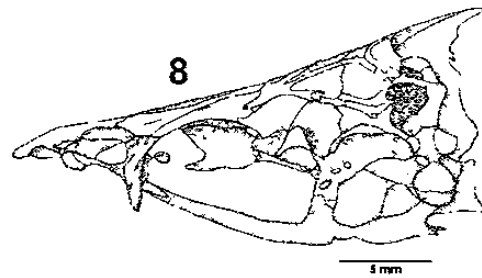
**5**  
*Oligosarcus hepsetus*



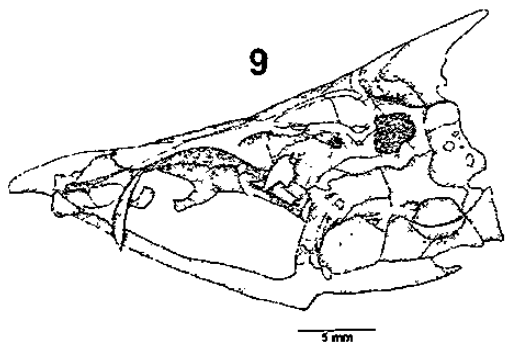
**6**  
*Bramocharax bransfordi*



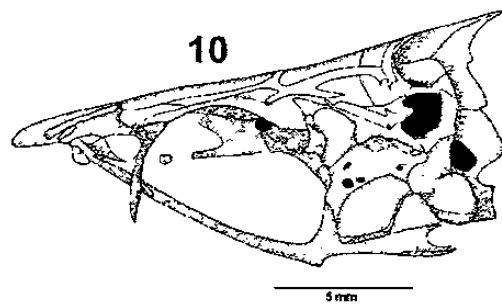
**7**  
*Bramocharax dorioni*



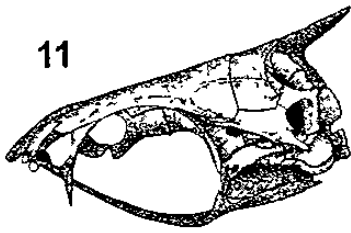
**8**  
*Bramocharax baileyi*



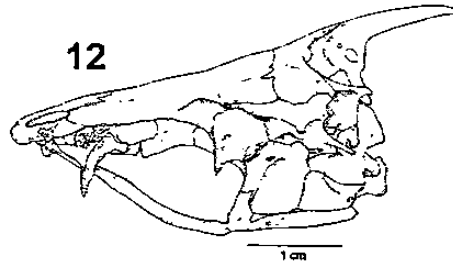
**9**  
*Bramocharax caballeroi*



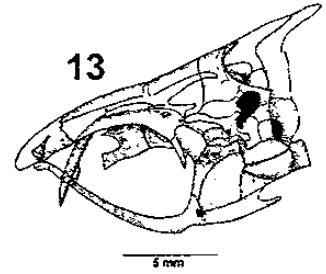
**10**  
*Bramocharax* sp.



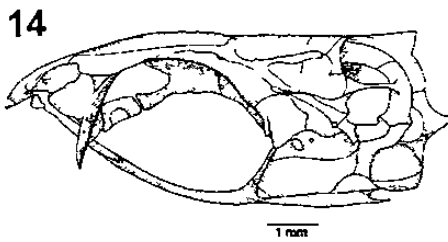
*Brycon meeki*



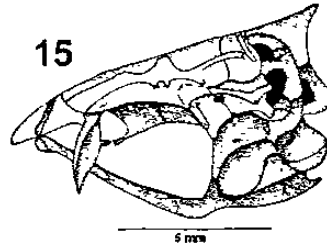
*Brycon guatemalensis*



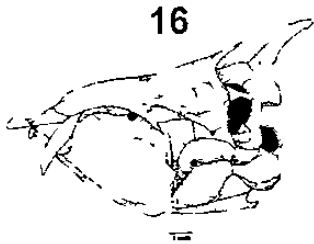
*Bryconamericus terrabensis*



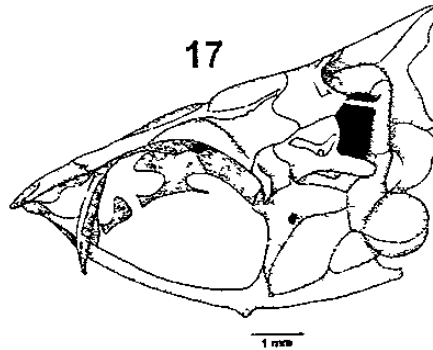
*Knodus* sp.



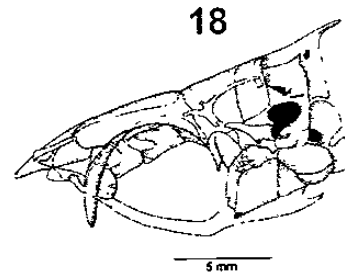
*Astyanax mexicanus*



*Astyanax bimaculatus*

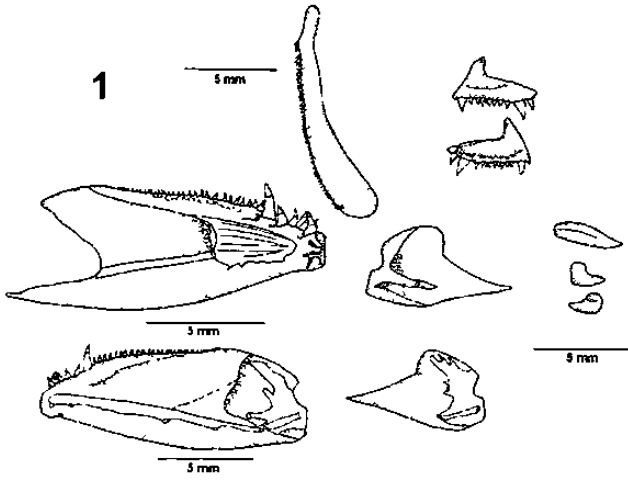


*Hyphessobrycon compressus*

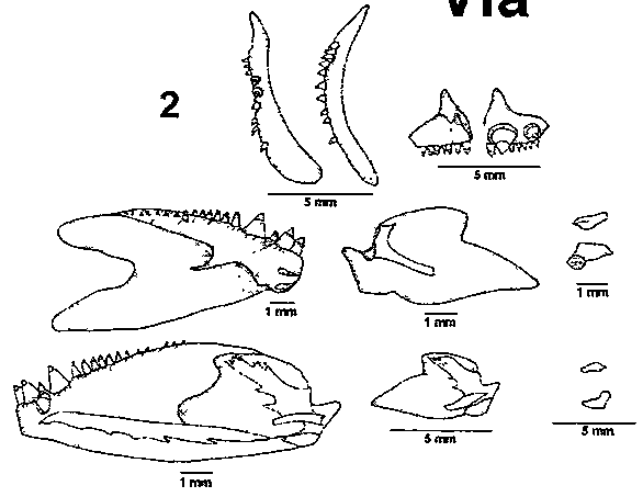


*Deuterodon iguape*

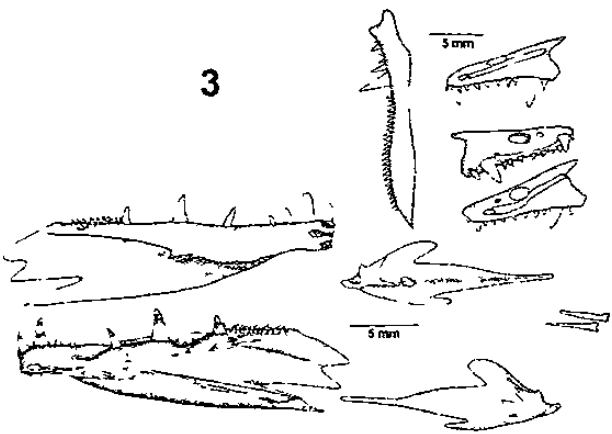
# V1a



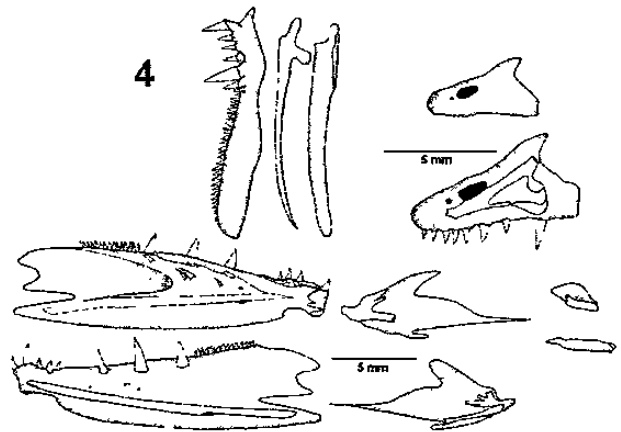
*Charax gibbosus*



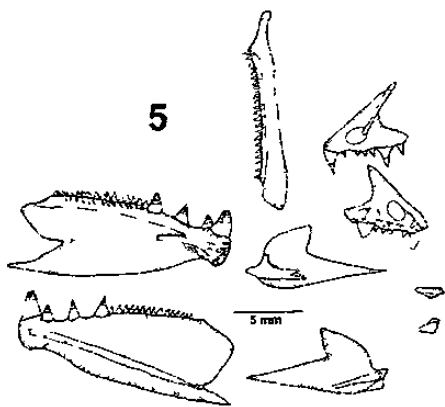
*Roeboides guatemalensis*



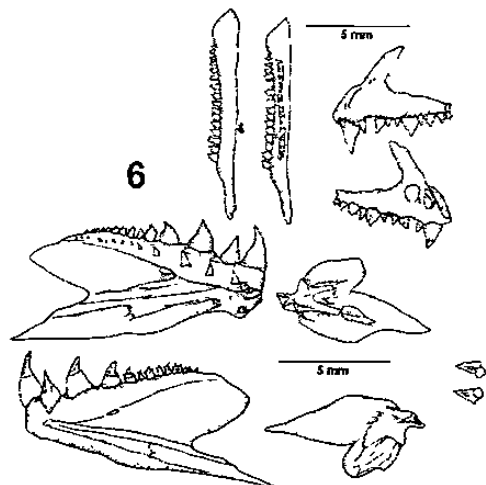
*Acestrorhynchus falcirostris*



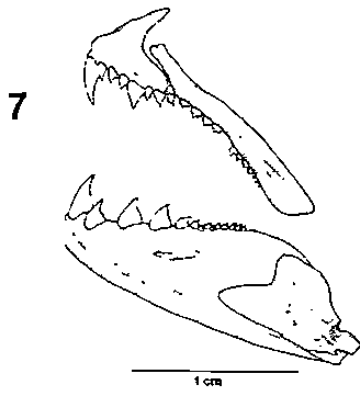
*Acestrorhynchus lacustris*



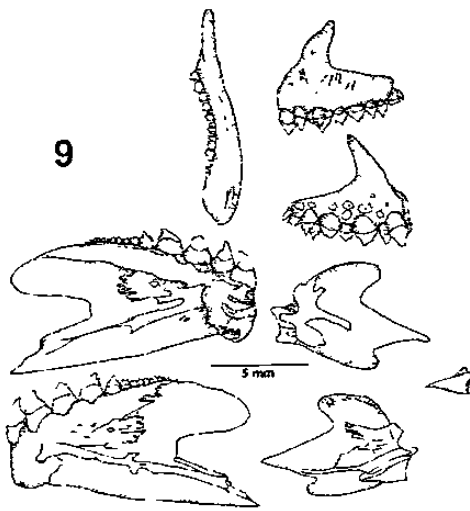
*Oligosarcus hepsetus*



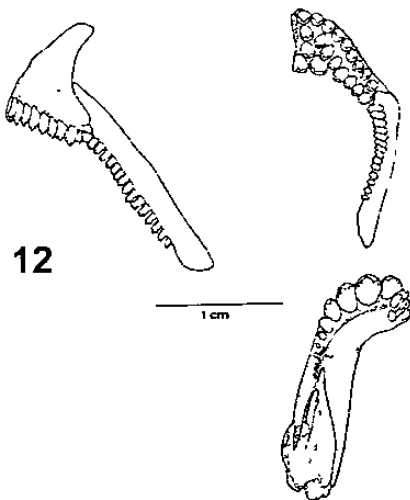
*Bramocharax bransfordi*



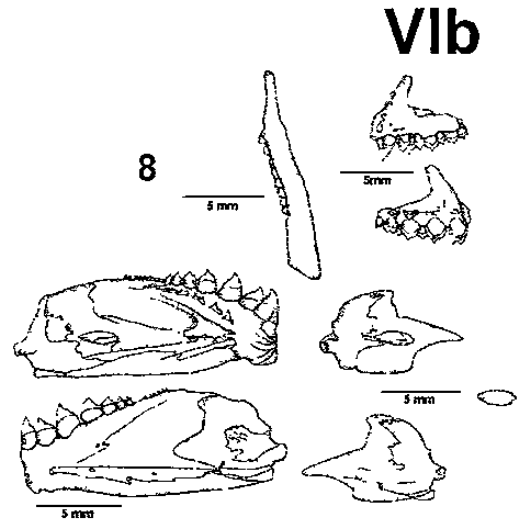
*Bramocharax dorioni*



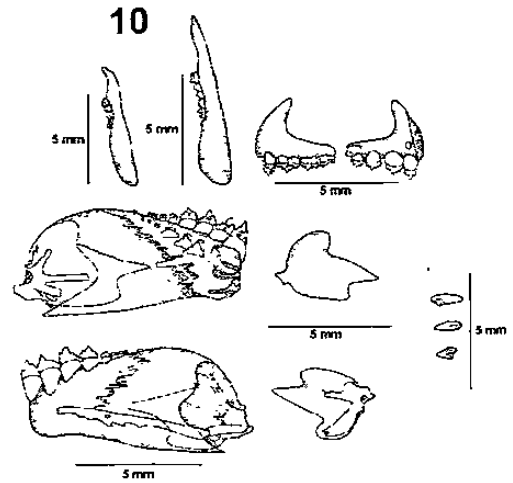
*Bramocharax caballeroi*



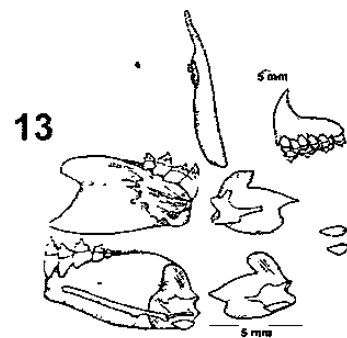
*Brycon guatemalensis*



*Bramocharax baileyi*



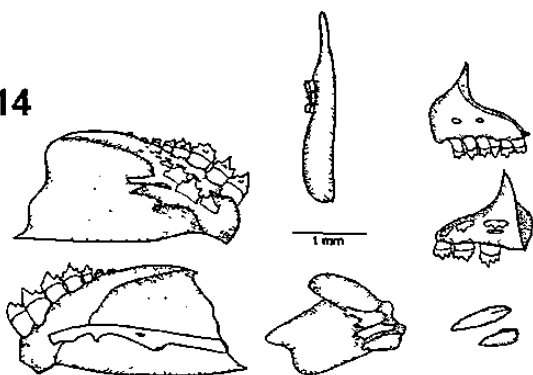
*Bramocharax* sp.



*Bryconamericus terrabensis*

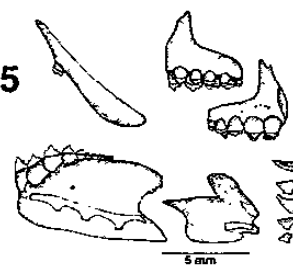
# Vlc

14



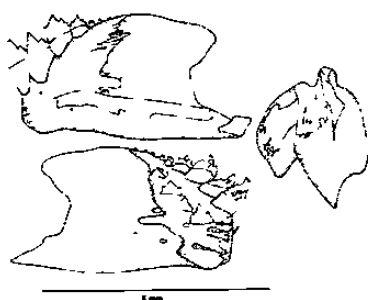
*Knodus* sp.

15



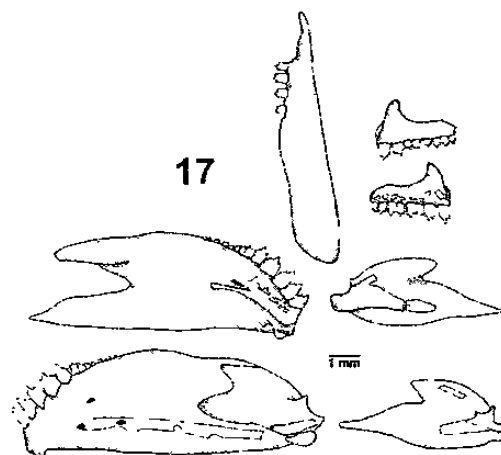
*Astyanax mexicanus*

16



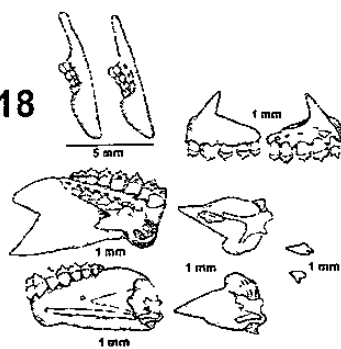
*Astyanax bimaculatus*

17



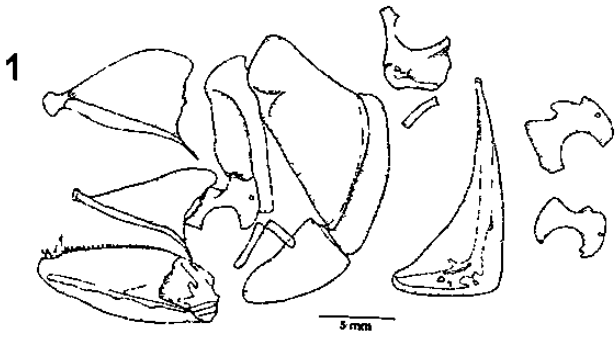
*Hyphessobrycon compressus*

18

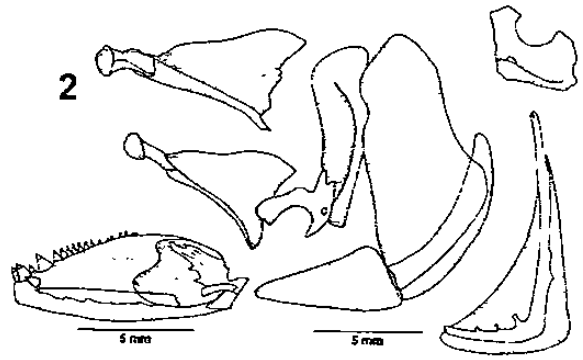


*Deuterodon iguape*

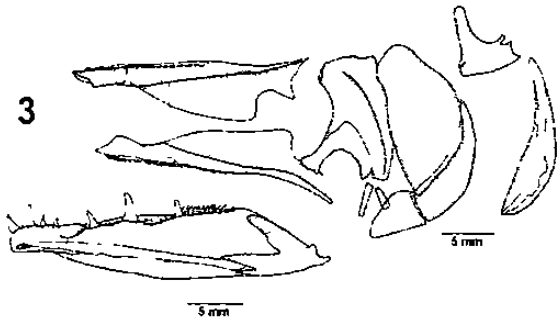
# VIIa



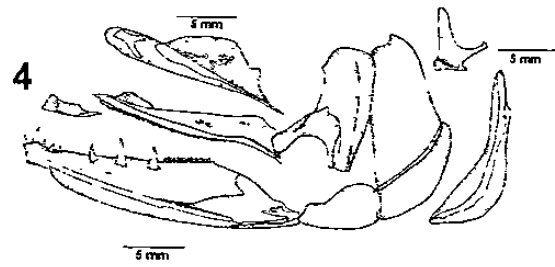
*Charax gibbosus*



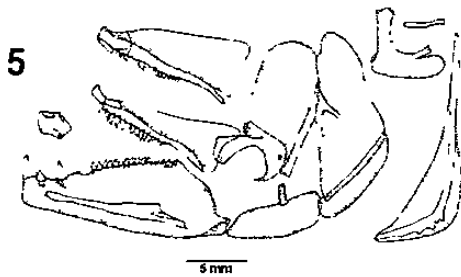
*Roeboides guatemalensis*



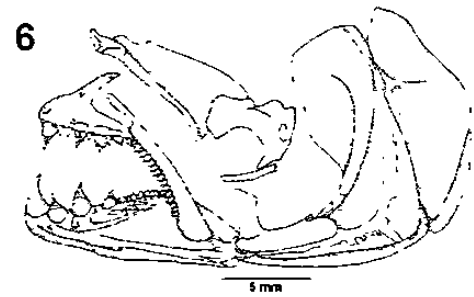
*Acestrorhynchus falcirostris*



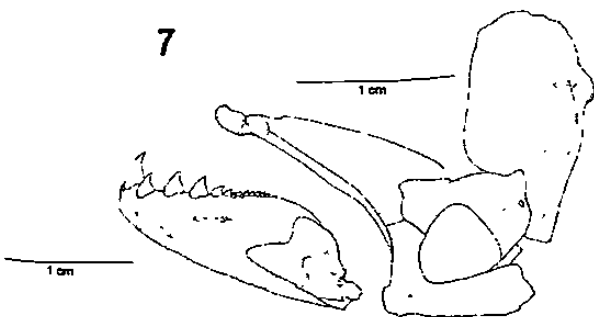
*Acestrorhynchus lacustris*



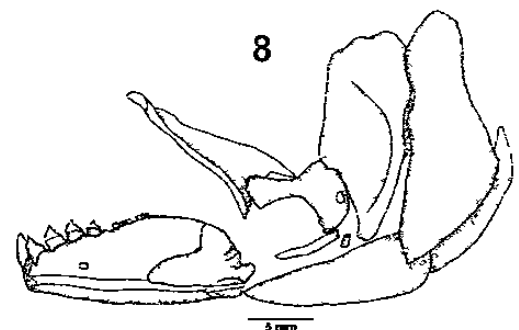
*Oligosarcus hepsetus*



*Bramocharax bransfordi*



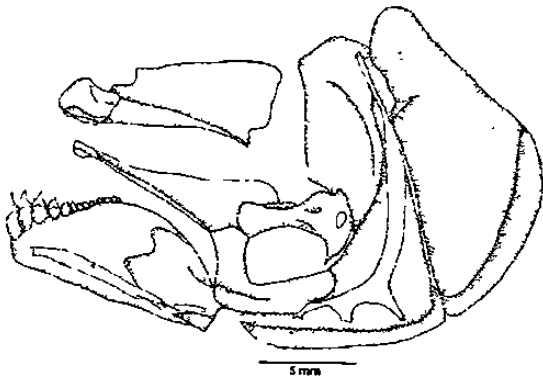
*Bramocharax dononi*



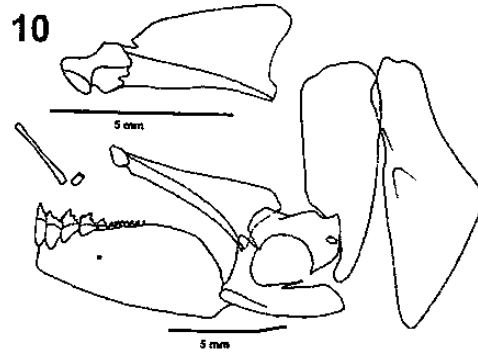
*Bramocharax baileyi*



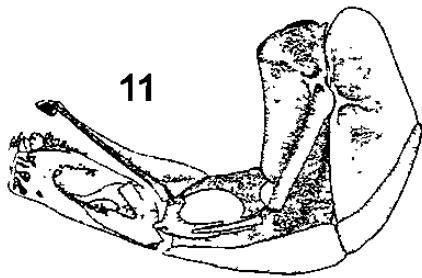
# VIIb



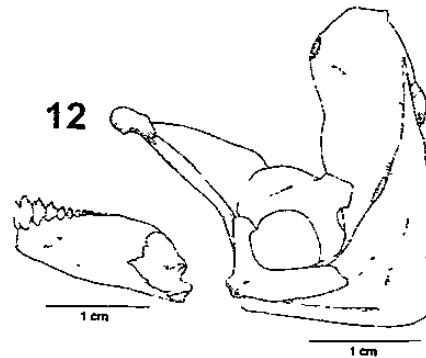
*Bramocharax caballeroi*



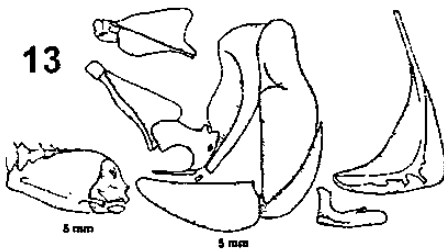
*Bramocharax* sp.



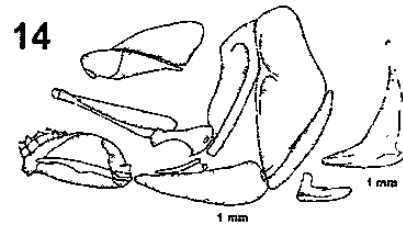
*Brycon meeki*



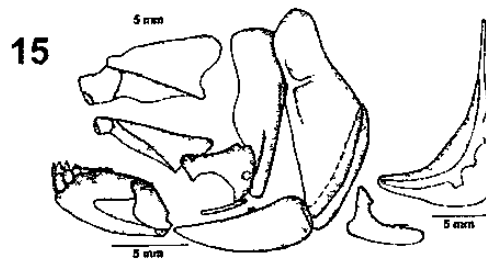
*Brycon guatemalensis*



*Bryconamericus terrabensis*

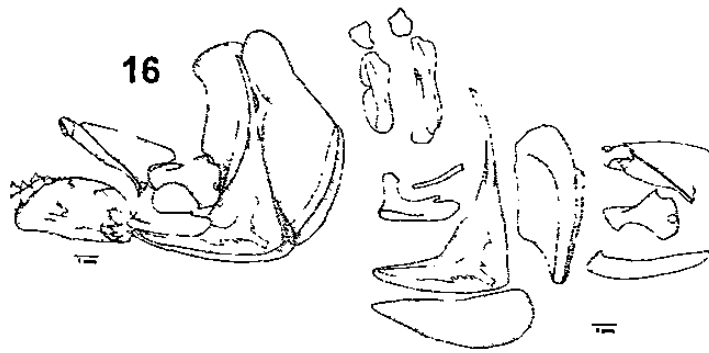


*Knodus* sp.

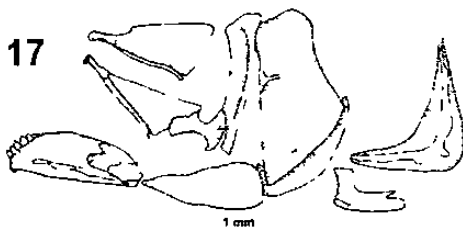


*Astyanax mexicanus*

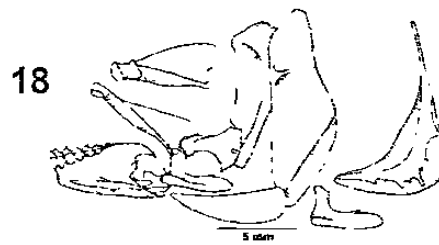
# VIIc



*Astyanax bimaculatus*

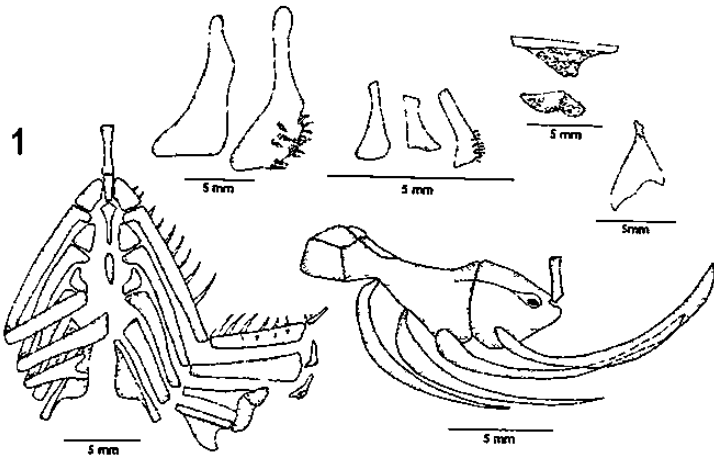


*Hyphessobrycon compressus*

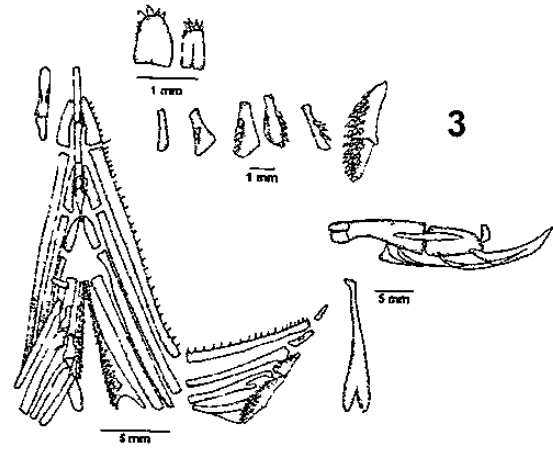


*Deuterodon iguape*

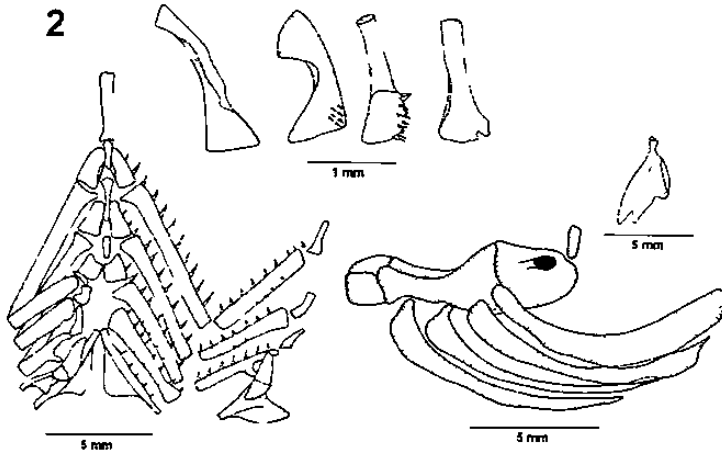
# VIIA



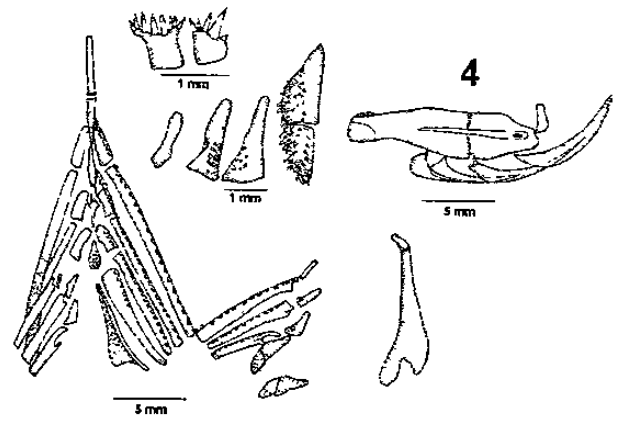
*Charax gibbosus*



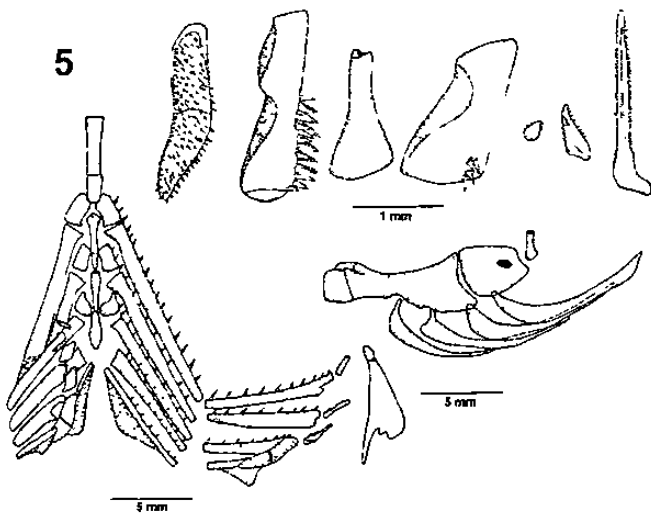
*Acestrorhynchus falcirostris*



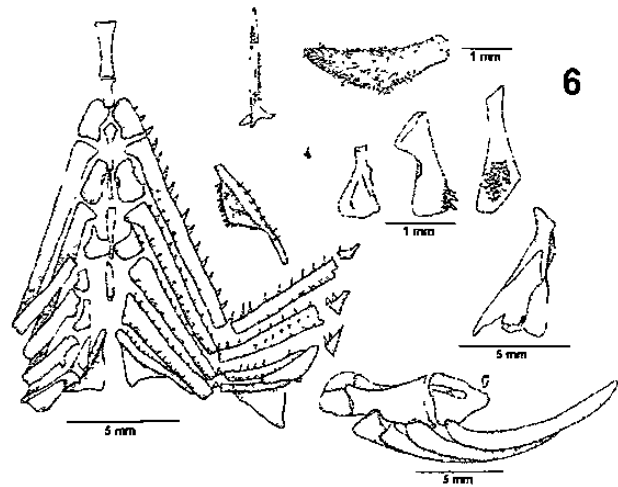
*Roeboides guatemalensis*



*Acestrorhynchus lacustris*

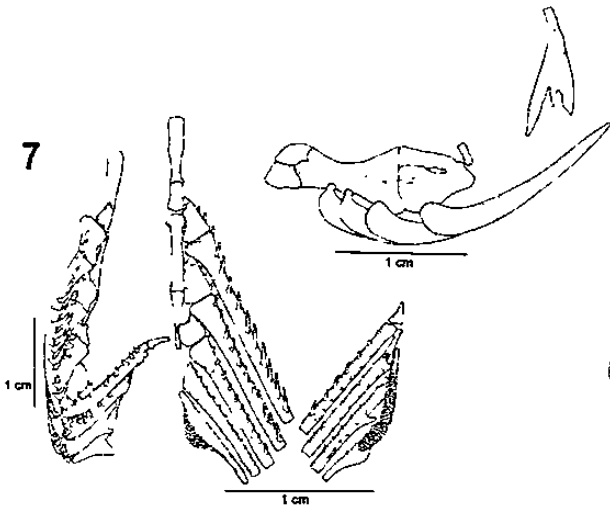


*Oligosarcus hepsetus*

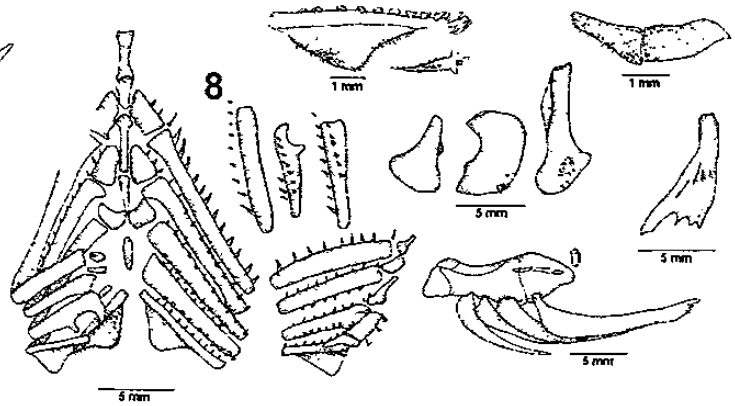


*Bramocharax bransfordi*

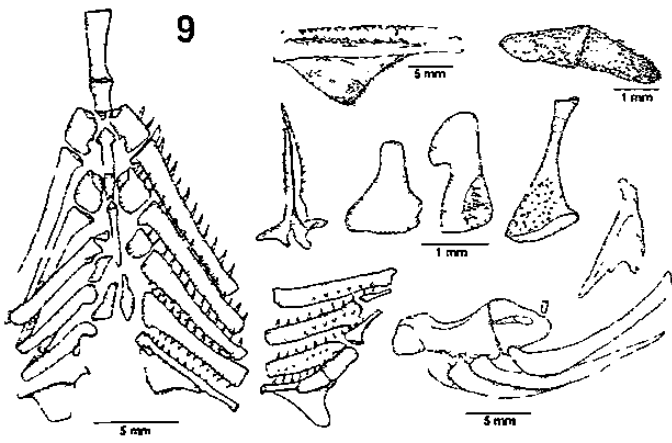
# VIIIb



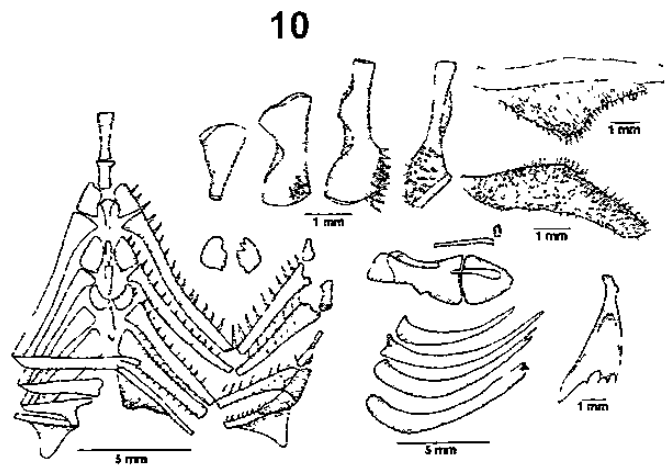
*Bramocharax dorionii*



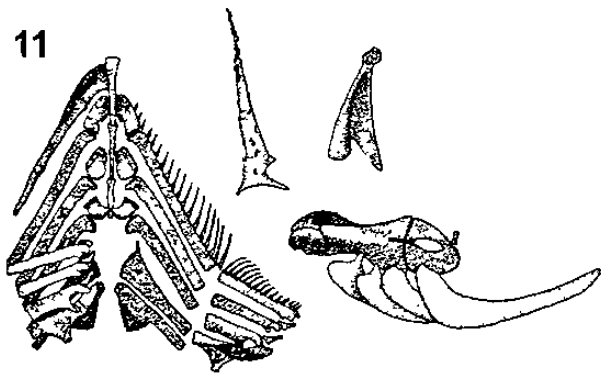
*Bramocharax baileyi*



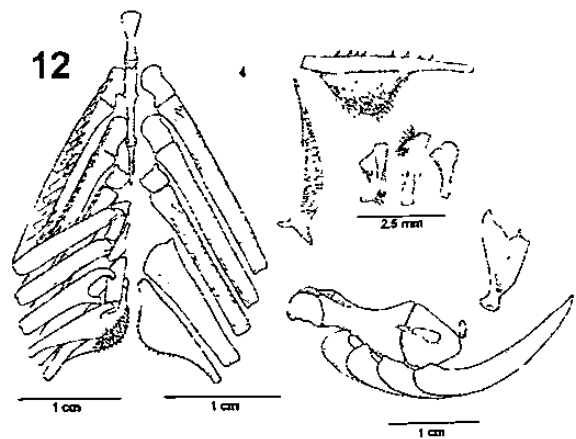
*Bramocharax caballeroi*



*Bramocharax* sp.

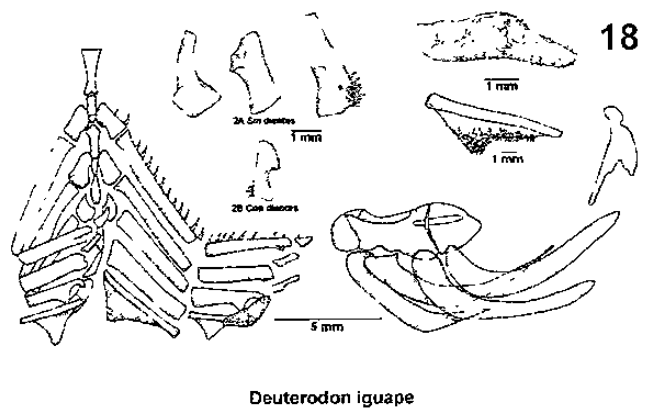
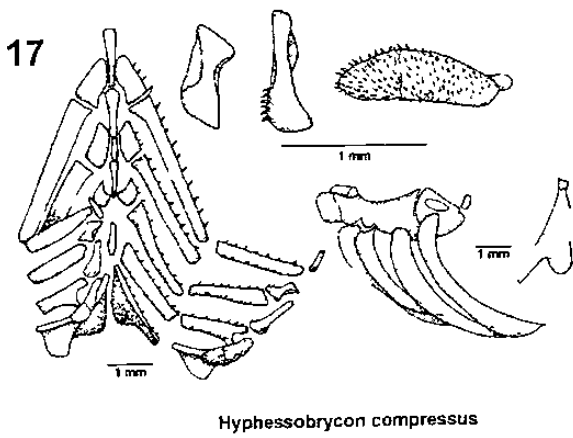
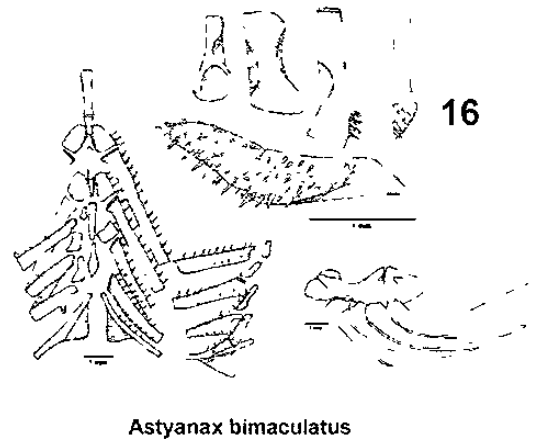
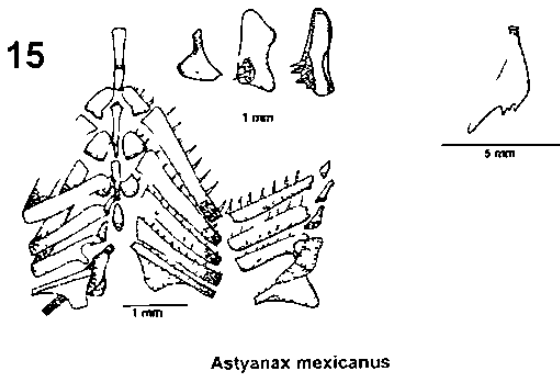
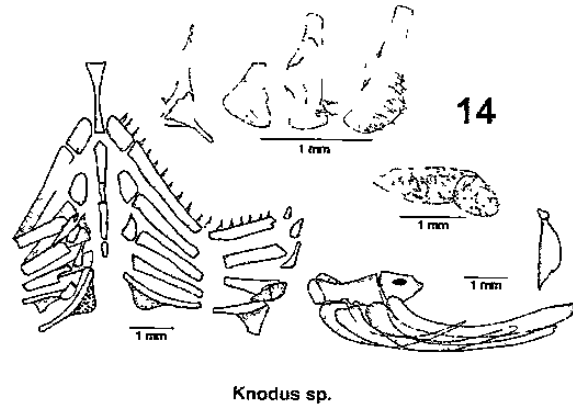
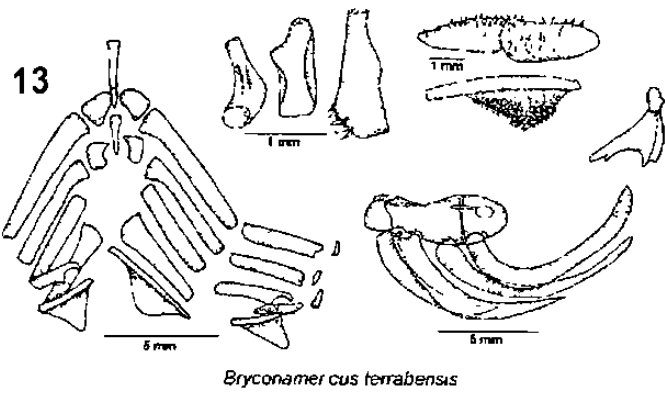


*Brycon meeki*



*Brycon guatemalensis*

# VIIIc



# IX

Fig. 1. *Bramocharax caballeroi* - *Bramocharax* sp.

Posible ruta de migración

