

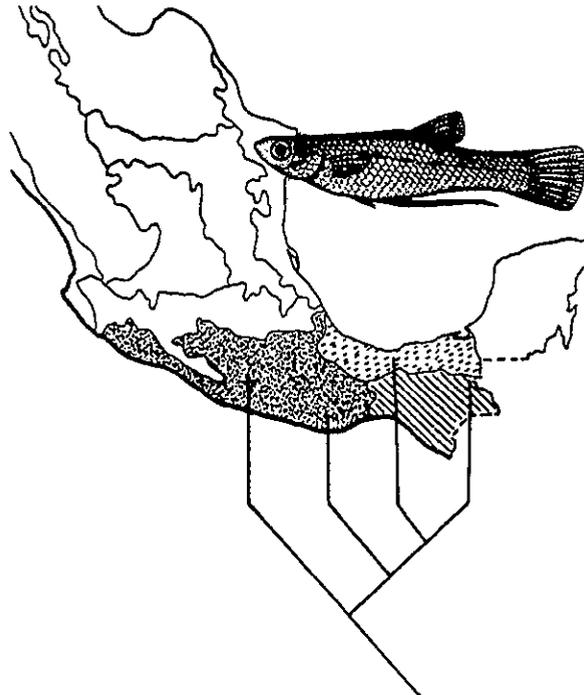
00344



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

**FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO**

**FILOGENIA DEL COMPLEJO *Poeciliopsis gracilis* Regan
(PISCES:POECILIIDAE) Y SU BIOGEOGRAFÍA**



TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRA EN CIENCIAS
(BIOLOGÍA DE SISTEMAS Y RECURSOS ACUÁTICOS)

PRESENTA

BIÓL. LETICIA HUIDOBRO CAMPOS

DIRECTORA DE TESIS
M. en C. MARÍA TERESA GASPAS DILLANES

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

A la M. en C. María Teresa Gaspar-Dillanes (Instituto Nacional de la Pesca), directora de tesis por la orientación y asesoría brindadas durante la realización de esta tesis.

A los sinodales: Dr. Felipe Amezcua Linares, Dr. Manuel Uribe Alcocer y M. en C. Margarito Álvarez Rubio (Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM), Dr. Javier Alcocer Durand (Escuela Nacional de Estudios Profesionales campus Iztacala, UNAM), Dr. Edmundo Díaz Pardo (Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN) y Dr. Juan Jacobo Schmitter-Soto (El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal), por la revisión del manuscrito y acertadas sugerencias.

Quiero agradecer de manera particular a los Drs. Juan Jacobo Schmitter-Soto y Atilano Contreras Balderas, por la revisión y críticas observaciones a versiones previas y final del trabajo de tesis.

Al M. en C. Héctor Espinosa Pérez, curador de la Colección Nacional de Peces del IBUNAM, por las facilidades prestadas durante la realización de la tesis, así como por la asesoría sobre temas de filogenia y cladismo.

A los compañeros biólogos del laboratorio de Ictiología del Instituto de Biología: Nicolás Álvarez, Angélica Daza, Rosalía Cordero, Ernesto Mendoza, Xavier Valencia, Lilia Arias y Héctor Espinosa, por ser mis amigos pero sobretodo por estar cuando más lo necesité.

A Felipe Villegas Márquez por la realización de los mapas, diseño de imágenes y ayuda con el equipo de cómputo.

Al Dr. Gerardo Pérez Ponce de León por la asesoría, uso del programa PAUP y comentarios de los resultados de la tesis.

A mis padres y hermanos, por el apoyo y cariño que nos une, gracias.

Especialmente a ese "yo", por los momentos compartidos.

CONTENIDO

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	2
ANTECEDENTES	3
Revisión histórica	3
OBJETIVOS	7
MÉTODO	8
Análisis biogeográfico	11
Ejemplares examinados	12
RESULTADOS	14
Osteología	14
Merística	22
Análisis de caracteres	25
Taxonomía	31
Tratamiento taxonómico	33
Subgénero <i>Poeciliopsis</i>	33
Complejo de especies <i>Poeciliopsis gracilis</i>	33
Descripción de las especies	34
Análisis filogenético	43
DISCUSIÓN	49
Relaciones dentro del complejo <i>Poeciliopsis gracilis</i>	49
Relaciones con los otros complejos del subgénero <i>Poeciliopsis</i>	63
Relaciones con los otros géneros	64
Biogeografía	69
Distribución del complejo <i>Poeciliopsis gracilis</i>	69
Distribución de los grupos externos	71
Áreas geográficas	73
CONCLUSIONES	79
LITERATURA CITADA	80
Matriz de datos	91
Apéndice	92

RESUMEN

Se realizó un análisis cladístico de los peces dulceacuícolas pertenecientes al complejo *Poeciliopsis gracilis*, con el objetivo de identificar los caracteres morfológicos que definieran a *P. gracilis*, *P. lutzi*, *P. hnilickai* y *P. catemaco*, como un grupo monofilético. Conjuntamente se analizó y discutió la biogeografía del complejo en el centro y sureste de México. En el trabajo se presentan datos para la comparación de estructuras óseas con grupos externos como *P. fasciata*, *P. occidentalis*, *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*. La comparación de dichas estructuras se analizó con ejemplares de las diferentes especies por medio de la técnica de transparentación y tinción de cartílago y hueso. Se obtuvo la monofilia del complejo *P. gracilis*, la cual se sustenta por siete sinapomorfias, con *P. gracilis* como la especie basal del grupo y con una amplia distribución; mientras que *P. catemaco* y *P. hnilickai* presentan mayor cantidad de caracteres apomórficos, además de tener una distribución restringida. Se discuten las relaciones del complejo con otras especies de la subfamilia Poeciliinae y se propone como hipótesis que el patrón de distribución actual en la vertiente del Pacífico mexicano se originó durante el Pleistoceno. Como objetivo paralelo se confirma la validez de la especie *P. lutzi*, la cual se encontraba bajo sinonimia.

INTRODUCCIÓN

El género *Poeciliopsis* es un miembro de la subfamilia Poeciliinae, el cual se encuentra clasificado dentro de la tribu Heterandrini, integrada ésta por 44 especies. El género está formado por un grupo de especies, que no habían sido previamente analizadas desde el punto de vista filogenético. En este trabajo, se realiza una revisión de las relaciones interespecíficas del complejo *Poeciliopsis gracilis*, uno de los cuatro complejos que conforman el género; con un enfoque cladístico el cual presupone hipótesis sobre las relaciones genealógicas de un grupo de especies.

Una de las preguntas iniciales del estudio fue si el grupo denominado "complejo" podría representar una categoría supraespecífica natural o bien simplemente ser un arreglo de especies, lo cual condujo a investigar si este grupo era monofilético.

Una segunda pregunta que surgió como resultado de la primera, fue que sí el grupo era monofilético debería existir una relación entre las especies del grupo con la historia de su distribución geográfica.

Para resolver estas preguntas se plantearon como objetivos, establecer las relaciones del grupo con otras especies del género, así como con algunas especies de otros géneros de la subfamilia, con el fin de conocer los caracteres más relevantes que definen el complejo *Poeciliopsis gracilis* y revisar la distribución de las especies, en la que se incluyen eventos histórico geológicos que han influido en su distribución actual. Como resultado del análisis derivó la revisión del estatus taxonómico de *P. lutzii*, especie que se encontraba en sinonimia con *P. gracilis* y que este trabajo confirma su validez.

ANTECEDENTES

La Subfamilia Poeciliinae consta de aproximadamente 200 especies (Rauchenberger, 1989a). Son peces de talla pequeña, la mayoría de menos de 50 mm de longitud total. Se distribuyen en los trópicos y subtropicos del continente americano, desde el noroeste de los Estados Unidos hasta el sur del Río de La Plata, Argentina, con un gran número de especies localizadas en México, Centro y Sudamérica (Rosen y Bailey, 1963), con alta diversidad en la vertiente del Pacífico mexicano (Miller, 1960; 1986). Estos peces habitan ambientes dulceacuícolas y salobres, constituyendo una fauna continental extensa y bien adaptada a ambientes no favorables para muchas especies estrictamente de agua dulce o marina (Meffe y Snelson, 1989), suelen estar ausentes en ambientes de corriente rápida de montaña y en ríos muy grandes (Endler, 1984).

Revisión histórica

La revisión de Rosen y Bailey en 1963, consideró a los pecílidos como familia Poeciliidae. Posteriormente, Parenti (1981) propuso una nueva clasificación basada en análisis cladísticos, donde al igual que Parenti y Rauchenberger (1989) reubican a las especies hasta entonces consideradas de la familia Poeciliidae como subfamilia Poeciliinae, compuesta por 22 géneros y 12 subgéneros integrados en siete tribus: de las cuales, las tribus Poeciliini y Gambusiini agrupan a más del 50% de las especies conocidas para la subfamilia; la tercera tribu con mayor diversidad es Heterandriini con 44 especies y las restantes 4 tribus se conforman con no más de 22 especies en conjunto.

En la tribu Heterandriini se encuentra uno de los géneros más diversos de la subfamilia, *Poeciliopsis*, el cual se divide en dos subgéneros, de acuerdo con Rosen y Bailey (1963) y Parenti y Rauchenberger (1989): *Poeciliopsis* y *Aulophallus*. En este último trabajo las autoras reunieron especies semejantes en complejos de especies de acuerdo con la estructura gonopodial, dividiendo al subgénero *Poeciliopsis* en cuatro complejos (complejo *Poeciliopsis turrubarensis*, complejo *P. gracilis*, complejo *P. occidentalis* y complejo *P. latidens-fasciata*), incluyendo tres especies no agrupadas en complejos. Para Meyer *et al.* (1986) el subgénero *Aulophallus* correspondería a un complejo más, denominado complejo *P. elongata* compuesto por tres especies. Sin embargo, Parenti y Rauchenberger (1989)

consideraron que estas especies de distribución centroamericana no representan un complejo.

El subgénero *Poeciliopsis* se distribuye en la vertiente del Pacífico, desde Arizona, E.E.U.U. hasta Colombia. En el Atlántico no se conoce más al norte del río Chachalacas, Veracruz y al sur hasta Guatemala y Honduras (Hubbs y Miller, 1954; Rosen y Bailey, 1963; Miller, 1975; Bussing, 1976; Meyer y Vogel, 1981; Meyer *et al.*, 1985a, 1985b).

Las especies del complejo *P. gracilis*: *P. gracilis* (Heckel, 1848), *P. hnilickai* Meyer y Vogel, 1981 y *P. catemaco* Miller, 1975, se parecen en su morfología general, merística y algunos aspectos del gonopodio. Estas especies se encuentran distribuidas en la cuenca Grijalva-Usumacinta, en los estados de Oaxaca, Chiapas y Veracruz, México; en la parte alta del Río Motagua en Guatemala y en los ríos Humuya, Comayagua y Choluteca en Honduras (Rosen y Bailey, 1963).

Los estudios sobre pecílidos en un sentido cladístico, los definen como un grupo monofilético, caracterizados por la morfología de caracteres derivados únicos del gonopodio y del suspensorio gonopodial, arcos branquiales y arcos hemales, además de modificaciones en la anatomía reproductiva para la viviparidad (Chambers, 1987) y con fertilización interna (Wourms, 1981), excepto *Tomeurus gracilis* Eigenmann 1909 el cual es vivíparo facultativo (Breder y Rosen, 1966). De acuerdo con Parenti (1981) la viviparidad es considerada como un carácter derivado en los pecílidos que los distingue de sus parientes hipotéticamente más cercanos.

A nivel de género se han propuesto las hipótesis de monofilia de *Gambusia* (Rauchenberger, 1989b), la de *Xiphophorus* (Rosen, 1979; Rauchenberger *et al.*, 1990) y la de *Heterandria* (Rosen, 1979), pero para *Poeciliopsis*, incluyendo los complejos que lo integran, no existen hipótesis cladísticas que evidencien relaciones entre los grupos.

La revisión más completa sobre *Poeciliopsis* la realizaron Rosen y Bailey (1963), la cual ha sido base de estudios posteriores; sin embargo, en ésta no se dejan claras las relaciones entre las especies del género, ni con los grupos más cercanos. Así mismo, Meyer *et al.* (1985a) y Rauchenberger (1989a), integran algunas especies en complejos con base en la estructura del gonopodio, los dientes y el patrón de coloración, sin mencionar las relaciones filogenéticas que las unen en tal agrupamiento.

De manera particular, De Buen (1943) elaboró una revisión de las especies de *Poeciliopsis* de las cuencas Lerma y del Marqués, así como del Lago de Chapala, con la descripción de dos especies nuevas, *P. anonas* y *P. porosus*, comparadas con *P. infans* (Woolman, 1894). Posteriormente dichas especies fueron sinonimizadas con *P. balsas* Hubbs, 1926 y *P. infans* respectivamente, por Rosen y Bailey (1963).

Álvarez y Aguilar (1957) realizaron un estudio de la suspensión gonopódica de las 13 especies conocidas de *Poeciliopsis*, con base en material topotípico o muy cercano a la localidad tipo, para compararlo con los restos de *P. maldonadoi*, una especie fósil de la República de El Salvador.

Desde 1972, Vrijenhoek ha puesto especial énfasis en aspectos reproductivos de los Poeciliinae, particularmente en *Poeciliopsis* (Vrijenhoek, 1972; 1976; 1979; Vrijenhoek y Schultz, 1974).

Finalmente, en la descripción original de cada una de las especies, se da información morfológica, de distribución y de algunos aspectos reproductivos que existe para *Poeciliopsis* en algunos casos mencionándose la similitud morfológica con algunas otras especies del mismo género.

Como ha sido expuesto, la mayoría de los estudios referentes a *Poeciliopsis*, han tenido principalmente un enfoque taxonómico y zoogeográfico, por lo que se consideró importante realizar un análisis filogenético de los grupos; aunado a esto, el complejo *Poeciliopsis gracilis* resulta interesante desde los puntos de vista sistemático y biogeográfico, ya que *P. hnilickai* y *P. catemaco* son especies endémicas de las cuencas Grijalva-Usumacinta y del Papaloapan respectivamente, en la planicie costera del Atlántico, consideradas dentro del segundo centro de endemismo de México (Miller, 1986).

Por la importancia sistemática y biogeográfica que representa el complejo *Poeciliopsis gracilis* en México, se consideró necesario realizar un análisis de las especies que lo integran, para resolver algunas de las interrogantes que aún continúan sin esclarecerse, como la monofilia del complejo y las relaciones de parentesco con las especies de los complejos *P. latidens-fasciata*, *P. occidentalis*, *P. elongata*, así como con especies de otros géneros (*Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*) de la misma subfamilia Poeciliinae.

Dadas las extremas semejanzas en caracteres morfológicos, merísticos y de distribución entre las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis* se planteó como hipótesis que es un grupo monofilético sustentado por caracteres sinapomórficos bien definidos, por lo que se establecieron los siguientes objetivos:

OBJETIVOS

- Analizar la hipótesis de que el complejo *Poeciliopsis gracilis* sea monofilético y las relaciones de parentesco con base en un método filogenético, entre *P. gracilis*, *P. catemaco* y *P. hnilickai* como miembros de dicho complejo.

- Determinar los caracteres sinapomórficos que definan la posible monofilia del complejo *P. gracilis* y los caracteres compartidos con los grupos externos, para saber qué tan emparentados están entre sí.

- Analizar la biogeografía histórica del complejo *P. gracilis* con base en la filogenia y en la distribución de las especies.

Como un objetivo paralelo, en este trabajo se pretende esclarecer el estatus taxonómico de *P. lutzii*, especie con problemas de sinonimia e incluida en el complejo *P. gracilis*.

MÉTODO

El proyecto de investigación se realizó en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, donde se encuentran depositados ejemplares de las tres especies que componen el complejo *P. gracilis*, así como las especies de los grupos externos [*P. occidentalis* (Baird y Girard, 1853), *P. fasciata* (Meek, 1904), *P. elongata* (Günther 1866), *Heterandria bimaculata* (Heckel, 1848) y *Priapella olmeca* Meyer y Espinosa, 1990], además de *P. lutzi*, considerada por R. R. Miller (*com. pers.*) como subespecie de *P. gracilis*. Los ejemplares proceden de colectas nacionales, principalmente de las localidades tipo, así como de la Colección de Peces de la Universidad de Arizona.

Inicialmente *Poeciliopsis elongata* fue incluida en la revisión osteológica del presente estudio para tener representantes de los diferentes complejos del género *Poeciliopsis*, pero después de un análisis inicial en donde se obtenía un árbol con una politomía basal y en el que no se resolvían las relaciones de las especies analizadas debido a la alta cantidad de caracteres no disponibles de *P. elongata*, se decidió excluirla del análisis cladístico, ya que no alteraba los objetivos del trabajo; sin embargo, se revisaron algunos caracteres en este taxón para la comparación merística y osteológica con las especies restantes del género.

Ejemplares de las tres especies del complejo *P. gracilis* (ver ejemplares examinados) fueron estudiados desde el punto de vista osteológico, comparando su morfología de acuerdo con los métodos y la nomenclatura de Hubbs y Miller (1954), Álvarez y Aguilar (1957), Rosen y Bailey (1963), Rosen (1969, 1979), Rauchenberger (1989b).

Posteriormente se realizó un análisis osteológico por medio de la transparentación y tinción de acuerdo a la técnica de Taylor y Van Dyke (1985), modificada en Potthoff (1983); esta técnica consiste en la transparentación del músculo mediante la aplicación de KOH al 4%, para posteriormente proceder a la tinción tanto de cartílago como de hueso, con azul de alciano y alizarina roja respectivamente.

Los datos merísticos fueron obtenidos de ejemplares preservados en alcohol y corroborados en ejemplares transparentados y teñidos; los conteos incluyen los radios de las

aletas dorsal, pectoral, anal y caudal. En el caso de la aleta caudal se contabilizaron los radios principales y recurrentes o secundarios (Rojo, 1988). Los conteos de las vértebras incluyen las precaudales y las caudales. El número de escamas en una línea longitudinal fue considerado de acuerdo a Hubbs y Miller (1954).

Los resultados obtenidos fueron analizados de acuerdo a los principios de la sistemática filogenética (cladística) para generar hipótesis de relaciones de parentesco; la metodología general es la seguida por Hennig (1966), posteriormente modificada por numerosos autores y sintetizada por Mayden y Wiley (1992).

Una de las bases fundamentales del método cladístico es la comparación de caracteres de un par o grupo de especies, lo que lleva a la búsqueda de caracteres homólogos definidos como: caracteres que en dos taxones mantienen una relación de ancestría-descendencia (Wiley, *et al.*, 1991), que es útil para evidenciar las relaciones de parentesco existente entre las especies que las componen y ubicar cuál sería el estado de carácter ancestral a partir del cual derivaron las formas actuales (de Souza, 1994). Para valorar la importancia de los caracteres se asume que un carácter homólogo tiene dos estados de carácter: uno primitivo (plesiomórfico) y uno derivado (apomórfico). Una sinapomorfía es el estado apomórfico compartido por dos o más organismos con un ancestro único, por lo que para los estudios de relaciones filogenéticas, la distribución de sinapomorfías es de suma importancia ya que son las que definen a los grupos monofiléticos (Nelson, 1970; Wiley, 1975). Este tipo de agrupamiento de caracteres sinapomórficos y, a su vez de especies es aplicado al concepto de grupo monofilético, que en el sentido dado por Hennig (1966), es el conjunto de especies que incluye al ancestro y todos sus descendientes.

Una pregunta que surge de la comparación de caracteres homólogos es cómo inferir la evolución del estado de carácter dentro de una serie de transformación. Un estado de carácter diferente es el resultado de un evento de mutación que da origen a una condición apomórfica a partir de una condición preexistente (plesiomórfica), suceso que ocurre dentro de un grupo de individuos de una población, que será transmitida a las generaciones futuras de esa población. Visualizando en el sentido contrario, el conjunto de todos los individuos que portan una característica apomórfica debe ser descendiente de una población ancestral común a él, por lo tanto, cada carácter apomórfico proporciona indicios de grupo monofilético (de Souza, 1994).

Las relaciones filogenéticas de acuerdo a la filosofía cladística, están representadas en diagramas de árbol, también conocidos como cladogramas. Su topología puede ser usada como una hipótesis del patrón de origen de las novedades evolutivas que ocurren en un grupo de organismos, los que reflejan a su vez la monofilia del grupo (lo cual implica un ancestro único) a través de los caracteres sinapomórficos (Hennig, 1966; Wiley, 1975).

Como resultado de un análisis cladístico, es posible obtener varios cladogramas que representen diferentes hipótesis de relaciones filogenéticas (Nelson y Platnick, 1981). Uno de los métodos numéricos que ayudan a elegir al árbol que mejor refleja la historia evolutiva de los caracteres es el método de la parsimonia, cuyo objetivo es determinar el posible patrón de cambio de las sinapomorfías que unan a los taxones estudiados, bajo el principio de minimizar las hipótesis de homoplasia [caracteres similares no homólogos que son compartidos por dos taxones (Wiley, *et al.*, 1991)]. El resultado es uno o varios cladogramas con el menor número de paralelismos, convergencias y reversiones y, por lo tanto con el mayor índice de consistencia o IC (Farris, 1989).

Cuando se inicia un análisis cladístico, todos los estados de carácter son potencialmente hipótesis de homología (Stevens, 1980), posteriormente la polaridad o dirección evolutiva del estado del carácter se asigna bajo el criterio de polarización individual, con el supuesto de que lo común es primitivo o poco derivado (plesiomórfico). El análisis del grupo externo establece que el estado de carácter que se manifiesta con mayor frecuencia en grupos relacionados con el grupo estudiado, es el carácter plesiomórfico (Watrous y Wheeler, 1981). Asimismo, los estados de carácter que unen subgrupos están unidos por sinapomorfías, evidenciando parentesco entre grupos hermanos.

Para la comparación y polarización de los caracteres se utilizó el método del grupo externo de Maddison *et al.* (1984), con el objetivo de aportar evidencias de relaciones basadas en los caracteres apomórficos, para lo cual se examinaron ejemplares de *Poeciliopsis occidentalis*, *P. fasciata* y *P. elongata* especies de los restantes complejos del subgénero *Poeciliopsis*; así como de *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*, especies representantes de dos géneros de la subfamilia Poeciliinae.

Las estructuras osteológicas y morfológicas se describieron primero a nivel del género *Poeciliopsis* y del complejo (*P. gracilis*) y posteriormente se hizo la descripción de cada una de las sinapomorfías que apoyan la hipótesis de monofilia del complejo. Finalmente se discutieron todos aquellos caracteres que fueron analizados. Estos resultados

en conjunto sirvieron para enriquecer la descripción de cada una de las especies del complejo *P. gracilis*.

El análisis cladístico se realizó con la información obtenida del programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) versión 3.1.1 (Swofford, 1993), para buscar el o los árboles más parsimoniosos por el método de intercambio y pegado de ramas (branch and bound). En los diferentes análisis se utilizó la optimización ACCTRAN. Los datos fueron procesados como desordenados (Wiley, *et al.*, 1991).

Análisis Biogeográfico

La sistemática filogenética (cladística) y la biogeografía cladística (biogeografía de la vicariancia) tienen como objetivo común la reconstrucción de las interrelaciones históricas, ya sea entre especies o taxones para la sistemática cladística, como entre biotas o áreas para la biogeografía de la vicariancia, es decir, investigar cómo están relacionados genealógica o históricamente los objetos (Sober, 1988). La manera en que se relacionan ambas es primero especificando cuáles son los objetos de comparación. Sober (*loc. cit.*) describe los términos usados en biogeografía de la vicariancia como objetos, propiedades e hipótesis. Los objetos son las localidades geográficas, las propiedades son los taxones que se encuentran en ellas y las hipótesis describen cómo los objetos geográficos llegan a tener relación de descendencia e historia común entre ellos.

El método de la biogeografía cladística presupone que existe una estrecha relación entre la historia de la biota y la de la Tierra (Croizat 1958, 1964, 1981; Rosen 1976, 1978; Platnick y Nelson 1978). Por lo que una vez resuelta la genealogía del complejo *P. gracilis*, con ayuda de información de la distribución de las especies compilada de varias fuentes, incluyendo la del material depositado en colecciones, así como las localidades tipo, se identificaron las áreas de endemismo, se reconocieron los problemas de incongruencia y sus soluciones, para finalmente llegar a la reconstrucción geológica que mejor concordó con las interrelaciones inferidas por la biogeografía y la hipótesis filogenética (Espinosa y Llorente, 1993).

Ejemplares examinados

Las especies examinadas se ordenaron de acuerdo a la clasificación de Rauchenberger (1989b), con su respectiva localidad, siglas, número de catálogo, número de ejemplares y colectores.

Poeciliopsis gracilis: Río Tequisistlán, Oax. IBUNAM-P 1813 (6), A. Cantú, J.C. Nates y J.L. Villalobos; río Totolapa, Oax. IBUNAM-P 1814 (31), H. Espinosa y P. Fuentes; río Ostuta, Oax. IBUNAM-P 1859 (5), H. Espinosa y P. Fuentes; río Lagartero, Oax. IBUNAM-P 1865 (5), H. Espinosa y P. Fuentes; río El Naranjo, Pijijiapan, Chis. IBUNAM-P 1960 (13), H. Espinosa y P. Fuentes. arroyo que pasa por el kilómetro 12 de la carretera Trinitaria, Montebello, Chis. IBUNAM-P 3618 (19), J.L. Villalobos y colabs.; lago Azul, lagunas de Montebello, Chis. IBUNAM-P 3623 (13), J.L. Villalobos y colabs.; río Usila, Oax. IBUNAM-P 8842 (1509), M.A Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; Km 110 de la carretera Tuxtepec a Matías Romero, Oax. IBUNAM-P 8860 (6), M.A Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; puente Malatenango, carretera Tuxtepec a Matías Romero, Oax. IBUNAM-P 8870 (203), M.A Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; río Grande, Oax. IBUNAM-P 8876 (103), M.A Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; río los Perros, aproximadamente 10 kms al N sobre la carretera Asunción de Ixtatepec, Oax. IBUNAM-P 8879 (50), M.A Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; río Mixteco, Oax. IBUNAM-P 8915 (46), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río Atoyac, Oax. IBUNAM-P 8916 (97), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; bordo aproximadamente 500 m de la desviación a Santa Cecilia Jalieza, Oax. IBUNAM-P 8917 (33), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río entre Ocotlán y los Vázquez, Oax. IBUNAM-P 8918 (94), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río Coapa, Oax. IBUNAM-P 8919 (266), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río de la Anona, Oax. IBUNAM-P 8920 (27), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río de la Arena, junto a la cascada, Oax. IBUNAM-P 8921 (1), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río Putla, Oax. IBUNAM-P 8922 (67), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río Mixteco, junto a la presa Yosocuta, Oax. IBUNAM-P 8923 (249), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río a 10 kms de Huajuapán de León, Oax. IBUNAM-P 8924 (161), D. Becerril, R. Palma y C. Rosales; río Zacatepec, Oax. IBUNAM-P 8925 (1), D. Becerril, R. Palma y C. Rosales; río el Platanar, Oax. IBUNAM-P 8926 (192), D. Becerril, R. Palma y C. Rosales; río Verde, Oax. IBUNAM-P 8927 (9), D. Becerril, R. Palma y C. Rosales; paradero turístico de la carretera Puerto Escondido a Oax. IBUNAM-P 8942 (275), M.A Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; río de la población Sola de Vega, carretera Puerto Escondido a Oax. IBUNAM-P 8946 (166), M.A Burgos, H. Espinosa y C. Rosales.

Poeciliopsis lutzi: río Grande km 109, Oax. IBUNAM-P 8928 (90), D. Becerril, L. Huidobro, R. Palma, C. Rosales; río Tuxtepec, Oax. IBUNAM-P 8931 (271), M.A. Burgos, H. Espinosa, C. Rosales; Carretera Tehuacán-Oaxaca km 117. IBUNAM-P 8932 (25), M.A. Burgos, H. Espinosa, C. Rosales.

Poeciliopsis catemaco: Lago de Catemaco, Ver. IBUNAM-P 6812 (1), G. Salgado; 7565 (13), R. Lamothe; 8929 (2), G. Salgado; 8930 (6), R. Palma.

Poeciliopsis hnilickai: Río Salinas, Chis. IBUNAM-P 3581 (3), Vogel, Muller y Meyer; lagunas de Montebello, Chis. IBUNAM-P 8524 (5), D. Becerril, M.A. Burgos y C. Rosales; arroyo a 12 kms de la desviación a las lagunas de Montebello, Chis. IBUNAM-P 8525 (170), D. Becerril, M.A. Burgos y C. Rosales; arroyo Salado, Ixtapan. IBUNAM-P 8530 (4), D. Becerril, M.A. Burgos y C. Rosales; lago Tziscaco, lagunas de Montebello, Chis. IBUNAM-P 8540 (50), M.A. Burgos y H. Espinosa.

Poeciliopsis occidentalis: Cuenca cerca de la boca del río Altar, Son. IBUNAM-P 5701 (10), D. Hendrickson, Varela y Simmons; Az: Pinal Co., Boyce-Thompson Arboretum Pond ASU 12458.

Poeciliopsis fasciata: Laguna Superior, Oax. IBUNAM-P 1851 (1), H. Espinosa y P. Fuentes; río Ostuta, Oax. IBUNAM-P 1860 (2), H. Espinosa y P. Fuentes; río Juchitán, Oax. IBUNAM-P 1862 (5), H. Espinosa y P. Fuentes; Paredón, Chis. IBUNAM-P 1869 (2), A. Cantú, J.C. Nates y J.L. Villalobos; Mar Muerto, Chis. IBUNAM-P 1932 (28), H. Espinosa y P. Fuentes y 1945 (7), H. Espinosa y P. Fuentes; río El Naranjo, Pijijiapan, Chis. IBUNAM-P 1959 (59), H. Espinosa y P. Fuentes; río los Perros, aproximadamente 10 kms al N de la carretera Asunción de Ixtatepec, Oax. IBUNAM-P 8878 (159), M.A. Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; carretera Salina Cruz- San Mateo del Mar, Oax. IBUNAM-P 8886 (29), M.A. Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; río Ayuta, Oax. IBUNAM-P 8894 (53), M.A. Burgos, H. Espinosa y C. Rosales; 8910 (8), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río entre los kms 60-63 de la carretera Puerto Escondido-Pinotepa Nacional, Oax. IBUNAM-P 8911 (116), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales, tres ríos, Oax. IBUNAM-P 8912 (30), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; arroyo San Miguel (entre San Miguel y Zacatepec), Oax. IBUNAM-P 8913 (40), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales; río Santa María Zacatepec, Oax. IBUNAM-P 8914 (69), H. Espinosa, L. Huidobro y C. Rosales.

Heterandria bimaculata: Laguna Escondida, Los Tuxtlas, Ver. IBUNAM-P 1331 (11), A. Reséndez y L. Vázquez; arroyo Las Cruces, Los Tuxtlas, Ver. IBUNAM-P 2463 (5), A. Cantú; río Yautepec, Mor. IBUNAM-P 2733 (21), J.F. Barba y M.T. Gaspar; río la Virgen, camino a las ruinas de Tonina, Mpio. Ocosingo, Chis. IBUNAM-P 3629(5), J.L. Villalobos y colabs.; San Miguel del Milagro, Rancho Santa Elena, Tlax. IBUNAM-P 3685 (27), C. D.; río Agua Fría, Los Tuxtlas, Ver. IBUNAM-P 5564 (10), P. Fuentes.

Priapella olmeca: Río Agua Fría, a 30 km al N de laguna Escondida, Los Tuxtlas, Ver. IBUNAM-P 2798 (2), H. Espinosa y P. Fuentes; laguna Escondida, Los Tuxtlas, Ver. IBUNAM-P 2799 (19), H. Espinosa y P. Fuentes, 4569 (9), H. Espinosa y P. Fuentes; río Agua Fría, Sontecomapan, Los Tuxtlas, Ver. IBUNAM-P 5565 (9), P. Fuentes; laguna de Zacatal, Los Tuxtlas, Ver. IBUNAM-P 5555 (2), P. Fuentes.

RESULTADOS

OSTEOLOGÍA

Se compararon estructuras óseas en las diferentes especies, las estructuras que a continuación se describen presentaron alguna variación en la forma y por ello fueron incluidas en el análisis.

Mandíbula superior

La mandíbula superior está formada por huesos pares de la maxila y la premaxila. La maxila es ligeramente extensible y se sobrepone a la premaxila en su parte dorsal y lateral. En el proceso dorsal de la maxila, así como en el proceso ascendente de la premaxila se observan variaciones, algunas formas son largas, amplias y triangulares, otras cortas, reducidas y casi rectangulares. La parte posterior del proceso ascendente en *Heterandria bimaculata* se encuentra casi unido, al igual que en *Priapella olmeca*; en las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis* se encuentra marcadamente separado. La forma del proceso dorsal de la maxila está relacionada con la forma de la premaxila y de su proceso ascendente, de esta manera, en las especies del complejo *P. gracilis* se reduce la longitud de la premaxila y del proceso ascendente y conforme se agranda la premaxila el proceso ascendente es más desarrollado (Fig. 1).

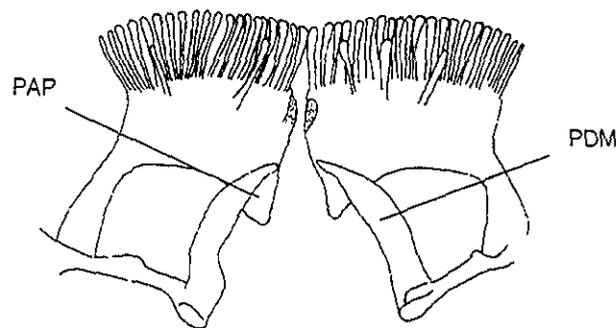


Figura 1. Vista dorsal de la mandíbula superior de *Poeciliopsis gracilis*.

El proceso superior de la maxila es de forma laminar con dos proyecciones, una dorsal y la otra ventral, ambas dirigidas anteromedialmente. La proyección dorsal, por lo regular, es muy delgada y terminada en punta, la parte ventral tiende a ensancharse (Fig. 2).

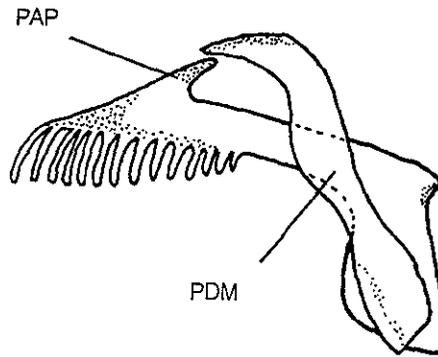


Figura 2. Vista lateral de la mandíbula superior de *Poeciliopsis gracilis*.

Sobre la parte anterior de la premaxila, justo en el área de inserción de las hileras de dientes, hay un adelgazamiento del hueso, observándose fosas de diferentes tamaños.

Los dientes están dispuestos en dos bandas o hileras; los dientes externos de la premaxila son de tipo incisivo, largos y curvados, en número variable (de 23 a 90), algunas veces con un ligero engrosamiento en la parte media de la superficie superior del diente, que los hace de forma lanceolada. Sólo en *Poeciliopsis gracilis* se presentan en la parte posterior inmediata algunos dientes sueltos o libres. Los dientes internos son de tipo cónico, pequeños y dispuestos muy juntos en varias hileras, su arreglo es irregular. De manera general la forma, orientación y número de dientes es muy variable en las diferentes especies de *Poeciliopsis* (Hubbs, 1936).

Vértebras

En las primeras seis vértebras se observan modificaciones importantes, respecto a su forma y disposición, principalmente de las espinas neurales (Fig. 3).

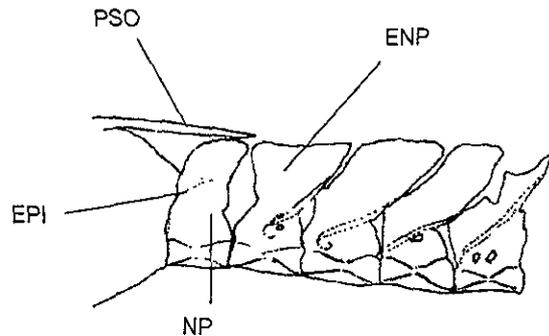


Figura 3. Vista lateral de las vértebras anteriores de *Poeciliopsis gracilis*.

La neurapófisis de la primera vértebra alcanza a cubrir una mínima parte de la base del exoccipital y del borde del foramen magnum. La parte superior del primer arco neural alcanza el proceso supraoccipital excepto en *Poeciliopsis occidentalis* y en *P. catemaco*, en la que cubre sólo 3/4 partes, quedando ligeramente por debajo del proceso supraoccipital. La forma de la neurapófisis semeja una espátula, cuyo borde dorsal es de redondeado a recto. En el punto donde se inserta el epioccipital en la neurapófisis, ésta se abre lateralmente a manera de alas (Fig. 3).

De la segunda a la quinta espina neural se observa gran variación en cuanto a la expansión en un plano anteroposterior. Las parapófisis de las espinas neurales se encuentran muy desarrolladas hacia los flancos. Las costillas pleurales se insertan en la parte basal-lateral de las espinas neurales (Fig. 3).

Suspensorio gonopodial

El suspensorio gonopodial consiste de una serie de modificaciones sexuales de las espinas hemales e interhemales llamadas gonapófisis y gonactinos respectivamente (Fig. 4), las cuales están ventralmente asociadas con los radios de la aleta anal, modificación que sólo se presenta en los machos (Fig. 5). El conjunto de modificaciones óseas, junto con el conjunto de ligamentos y tejido fibroso conectivo que dan lugar al gonopodio, hacen que sea posible la fertilización interna de los pecilinos (Rosen y Gordon, 1953). Las modificaciones de

las estructuras se presentan en diferentes grados de acuerdo al grupo, entre los géneros e incluso entre las especies del mismo género.

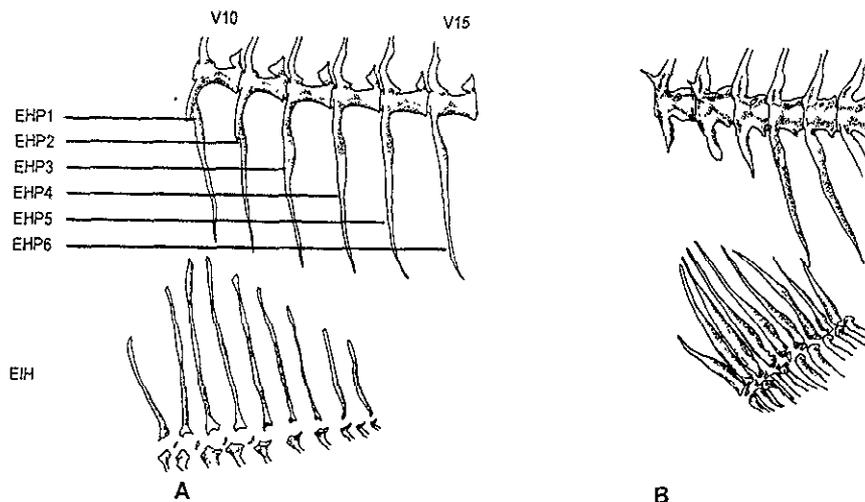


Figura 4. Modificaciones de las espinas hemales e interfemales que dan origen al suspensorio gonopodial en Poeciliinae. A) juvenil, B) hembra.

El suspensorio gonopodial de las especies de *Poeciliopsis* está constituido por la modificación de los arcos y espinas hemales de las vértebras 14 a la 16, raramente de la 13 a la 17, que forman las gonapófisis (Fig. 5), éstas presentan orientación aguda hacia la parte anterior; la parte distal de las gonapófisis puede ser recta, curva o formando un ángulo; hacia la parte media del eje principal (gonapófisis) se localizan los procesos uncinados, que sobresalen en la parte posterior y son estructuras que sujetan los músculos que dan movimiento al gonopodio (Rauchenberger, 1989a). Los procesos uncinados de las dos primeras gonapófisis, son por lo general desarrollados; en la primera de ellas el eje se presenta con una posición anterior, curvada hacia abajo, con el perfil anterior de forma sigmoidea, su ápice alcanza los gonactinos V y VI, en ésta la inserción de los procesos uncinados generalmente se localiza más cerca de la parte basal. La segunda gonapófisis es de igual forma y orientación que la gonapófisis I, su ápice alcanza los gonactinos VII y VIII, generalmente es más largo y menos curvo que el anterior. En la gonapófisis III los procesos uncinados pueden estar ausentes o ser muy pequeños; el perfil anterior de la gonapófisis es ligeramente curvo hacia adelante, inclusive puede llegar a formar un ángulo obtuso, en cuyo

vértice se insertan los procesos uncinados, cuando están presentes, el ápice apenas si toca el gonactino IX o incluso queda por fuera del complejo gonactinostal (Álvarez y Aguilar, 1957).

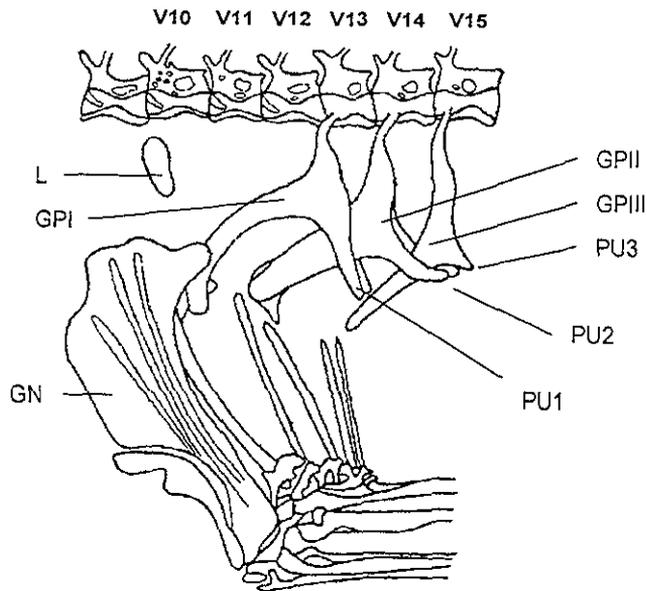


Figura 5. Suspensorio gonopodial de *Poeciliopsis*. Espinas hemale modificadas en gonapófisis y complejo gonactinostal.

Una segunda modificación se encuentra en los radios anteriores de la aleta anal, que dan origen al complejo gonactinostal, cuyo dorso se asocia con las gonapófisis (Fig. 5) y a su vez relacionado directamente con la forma y funcionamiento del gonopodio (Rosen y Gordon, 1953).

Gonopodio

Es la modificación de la aleta anal en los machos adultos, en forma de tubo alargado hacia la región caudal, contiene espinas o sierras y ganchos, actúa a manera de órgano intromitente con la función de introducir el esperma en el oviducto femenino (Constantz, 1989). Su longitud suele ser casi tan larga como la longitud de la cabeza. En *Poeciliopsis* los dos primeros radios de la aleta están reducidos, los radios 3, 4 y 5 están alargados y

doblados hacia el interior formando un tubo cerrado o casi cerrado, que gira hasta formar una estructura helicoidal; en la parte subdistal del radio 3 se observan varios grados de fusión; subdistalmente también en el radio 4 hay un par de sierras simétricas unicúspides, la parte distal del radio 4a generalmente está reducida y doblada hacia un lado. Los segmentos de los radios 5, 6, 7, y 8 no presentan sierras. Los segmentos subdistales del radio 3, variablemente fusionados en un sólo segmento alargado en forma de media luna (característica que no es constante en todas las especies del *Poeciliopsis*), puede llegar a presentarse una pequeña estructura membranosa en la parte distal de este radio, semejante al de *Poecilia*, pero de menor tamaño (Fig. 6).

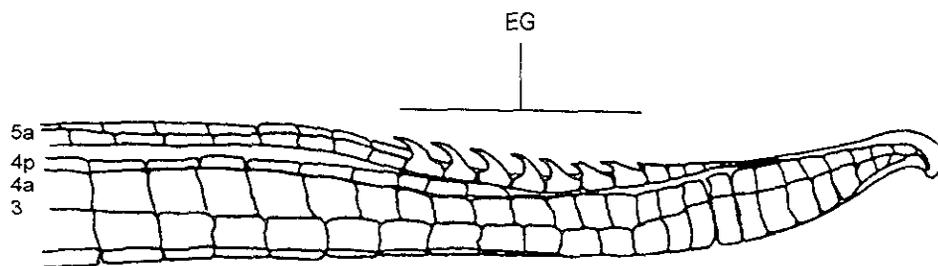


Figura 6. Distribución y forma de los radios anales modificados que dan origen al gonopodio en *Poeciliopsis*.

El número de espinas en los radios varía en número y posición entre las diferentes especies de *Poeciliopsis*, incluso pueden estar ausentes, como en *P. occidentalis*.

Complejo hipural

El esqueleto caudal está formado por las últimas vértebras caudales y por el complejo hipural (Fig. 7), éste es la fusión de las hipurales en una sola placa llamada hipúrica, que a su vez se une con la fusión del centro ural I más el centro pleural 1, ambos representan la primera vértebra fusionada con la placa hipúrica. Sobre los bordes dorsales del centro pleural y centro ural se desarrollan unas pequeñas prolongaciones óseas que varían en forma y tamaño, además de que no pasan más allá del borde inferior de la epural. Rauchenberger (1989b) menciona que pueden ser reminiscencias del arco neural "presumiblemente de la primera vértebra ural". El urostilo en los adultos está completamente fusionado a la placa hipúrica y se pueden observar pequeños ganchos a cada lado de esta

estructura. Sobre la parte dorsal de los centros pleurales se forman proyecciones a cada lado, como parte de los arcos neurales. La variación de la fusión de las hipurales entre las especies de *Poeciliopsis* se manifiesta en la longitud de la abertura entre ellas (probablemente entre la parhipural 2 y 3). Esta abertura se extiende a partir de la parte posterior del centro ural hasta aproximadamente $\frac{2}{3}$ como máximo (*P. occidentalis*) de la longitud de la placa hipúrica. En algunas especies, como en *P. catemaco*, puede estar casi cerrada, observándose sólo una pequeña fisura con una longitud de $\frac{1}{3}$ en la longitud de la placa hipúrica.

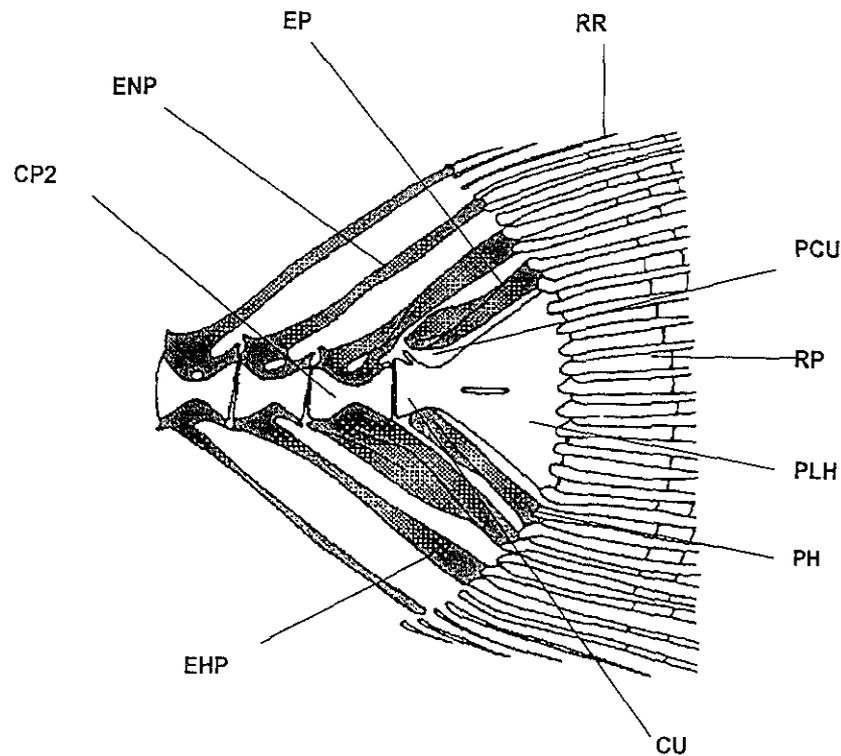


Figura 7. Elementos óseos del complejo hipural, radios principales y secundarios de la aleta caudal en *Poeciliopsis*.

La epural al igual que la placa hipúrica y la parhipural presentan cartílago en la parte distal, el cual la separa del centro neural.

Aleta caudal

Los radios de la aleta caudal se diferencian en principales y procurrentes o secundarios; los primeros tienen relación con la placa hipúrica, la epural, las parhipurales, las espinas neurales, hemales 2, 3 e incluso hasta la 4; la característica de estos radios, además de su unión con el complejo hipural, es su longitud. En la mayoría de las especies alcanza el borde posterior de la propia aleta caudal. Los radios procurrentes son los que se encuentran en los extremos superior e inferior de la aleta, son de mucho menor tamaño y por lo regular se localizan entre las espinas neural y hemal 4 y 5 (Fig. 7).

MERÍSTICA

Los valores merísticos observados en las diferentes especies analizadas se muestran en los siguientes cuadros. En ellos se observa que los intervalos de valores de cada especie algunas veces se sobreponen, ocasionando problemas de determinación de ejemplares cuando son revisados mediante el uso de claves taxonómicas.

Cuadro 1. Frecuencia del número de radios de la aleta dorsal en ejemplares de *Poeciliopsis*, *Heterandria* y *Priapella*.

Especie \ No. radios	8	9	11	13	14	15	16
<i>P. gracilis</i>	35	5					
<i>P. lutzi</i>	38						
<i>P. hnlickai</i>	46						
<i>P. catemaco</i>		57					
<i>P. elongata</i>	10	5					
<i>P. occidentalis</i>	10	6					
<i>P. fasciata</i>	46	9					
<i>H. bimaculata</i>				6	9	17	6
<i>P. olmeca</i>			10				

Cuadro 2. Frecuencia del número de radios de las aletas pectoral y anal en ejemplares de *Poeciliopsis*, *Heterandria* y *Priapella*.

Especie \ No. radios	a n a l				p e c t o r a l			
	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>P. gracilis</i>			40			40		
<i>P. lutzi</i>			30			38		
<i>P. hnlickai</i>			46		39	7		
<i>P. catemaco</i>			57		29	28		
<i>P. occidentalis</i>	1	3	9		14			
<i>P. fasciata</i>	20	35			27	28		
<i>H. bimaculata</i>			4	34	2	6	28	2
<i>P. olmeca</i>				10			10	

Cuadro 3. Frecuencia del número de radios principales y secundarios de la aleta caudal en *Poeciliopsis*, *Heterandria* y *Priapella*.

Especie \ No. radios	p r i n c i p a l e s			s e c u n d a r i o s				t o t a l e s
	10	11	12	18	19	21	22	
<i>P. gracilis</i>		x					x	33
<i>P. lutzi</i>		x			x			30
<i>P. hnlickai</i>	x				x			29
<i>P. catemaco</i>		x					x	33
<i>P. occidentalis</i>	x				x			29
<i>P. fasciata</i>	x			x				28
<i>H. bimaculata</i>			x		x			31
<i>P. olmeca</i>		x				x	10	32

Cuadro 4. Frecuencia del número de escamas en ejemplares de *Poeciliopsis*, *Heterandria* y *Priapella*.

Especie \ No. escamas	27	28	29	30	31	32	33
<i>P. gracilis</i>					4	36	
<i>P. lutzi</i>				32	3	3	
<i>P. hnlickai</i>					41	5	
<i>P. catemaco</i>		5	7	42			
<i>P. occidentalis</i>	3	5	6				
<i>P. fasciata</i>				26	29		
<i>H. bimaculata</i>			4	24	8	1	1
<i>P. olmeca</i>				10			

Cuadro 5. Frecuencia del número de vértebras en ejemplares de *Poeciliopsis*, *Heterandria* y *Priapella*.

Especie \ No. vértebras	29	30	31	32
<i>P. gracilis</i>		57		
<i>P. lutzi</i>		37	1	
<i>P. hnlickai</i>		23	23	
<i>P. catemaco</i>		57		
<i>P. occidentalis</i>				
<i>P. fasciata</i>				
<i>H. bimaculata</i>		5	33	
<i>P. olmeca</i>		10		

Cuadro 6. Frecuencia del número de puntos o manchas oscuras a lo largo del cuerpo en ejemplares de *Poeciliopsis gracilis*, *P. lutzi* y *P. catemaco*.

Especie \ No. puntos	8	9	10	11	12	13	14
<i>P. gracilis</i>	19	17	4				
<i>P. lutzi</i>			21	12	5		
<i>P. catemaco</i>	2	1	8	25	19	5	7

ANÁLISIS DE CARACTERES

Carácter 1. Las prolongaciones ventrales de las vértebras que dan origen al suspensorio gonapofisial, en la mayoría de los pecílidos tienen 0.25% de la longitud del eje (estado 0) antes de la inserción de los procesos uncinados, excepto en *P. gracilis* en la que la longitud de las prolongaciones es menor a 0.25% (estado 1).

Carácter 2. La curvatura (estado 1) de la parte basal del eje gonapofisial I es un carácter que sólo se presentó en *P. hnilickai*, *P. catemaco* y *P. occidentalis*, en las restantes el eje es recto (estado 0) hasta la inserción de los procesos uncinados.

Carácter 3. Procesos uncinados de la gonapófisis I. En casi todos los miembros del género *Poeciliopsis* se presenta una modificación de los procesos uncinados, en el complejo *P. gracilis* la parte terminal es muy delgada y con curvatura (estado 1). En *P. elongata*, *P. fasciata*, *P. occidentalis*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* ésta es recta (estado 0).

Carácter 4. La parte dorsal de la porción distal de la gonapófisis I, en la mayoría de las especies de pecílidos, forma un engrosamiento que al parecer sirve como soporte de los músculos que sujetan y mueven parte del gonopodio (estado 1). En *P. occidentalis* no se forma esta estructura (estado 0).

Carácter 5. El engrosamiento dorsal de los procesos uncinados II es un carácter que se presenta en el género *Poeciliopsis* (estado 1) y no se observa en los géneros *Heterandria* y *Priapella* (estado 0).

Carácter 6. Los procesos uncinados de la gonapófisis III están bien formados en *P. gracilis*, *P. lutzi*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* (estado 0), pero en las otras especies desaparecen como tales, quedando únicamente pequeños esbozos o vestigios (estado 1).

Carácter 7. La parte distal (o inferior) del eje gonapofisial I, en su porción de unión con los gonactinos, muestran un doblamiento vertical tan pronunciado que se llega a formar un ángulo de 45° en *P. gracilis*, *P. lutzi* y *P. catemaco*, también se presenta en *P. fasciata* como grupo externo (estado 1). Esta inclinación tan evidente se pierde en *P. hnilickai*, donde sólo es un pequeño engrosamiento sin llegar a formar el ángulo, observándose la parte distal

recta (estado 0). En *H. bimaculata*, *Priapella olmeca*, *P. elongata* y *P. occidentalis* la terminación es recta sin el engrosamiento.

Carácter 8. El perfil anterior de la gonapófisis III forma un ángulo (obtusos) notable (estado 2) en las especies del complejo *P. gracilis*; lo cual sucede también en *P. occidentalis*. En *P. fasciata* la parte distal se curva ligeramente hacia adelante (estado 1), en *H. bimaculata* y en *Priapella olmeca* el eje es completamente recto (estado 0).

Carácter 9. Las porciones terminales tanto del eje gonapofisial I, como de los procesos uncinados están dispuestas en forma perpendicular (estado 1), carácter que es compartido por *P. lutzi*, *P. hnilickai*, *P. fasciata* y *Priapella olmeca*; en la mayoría de las especies del género *Poeciliopsis* y en *H. bimaculata* la disposición es no perpendicular y casi siempre es paralela (estado 0).

Carácter 10. El grosor de la parte basal del eje de la gonapófisis II es un carácter compartido por las cuatro especies del complejo *P. gracilis*, en estos taxones la parte basal del eje es del mismo grueso que los ejes de las gonapófisis I y III (estado 1). En comparación, en las otras cinco especies analizadas el eje II siempre es más delgado, especialmente en *P. fasciata* (estado 0).

Carácter 11. La inserción de los procesos uncinados tanto en la primera como en la segunda gonapófisis está orientada con mayor frecuencia hacia la parte basal del eje gonapofisial, carácter compartido por la mayoría de los pecílidos (estado 0). En la tercera, los procesos uncinados tienden a desplazarse hacia la porción media del eje (estado 1) como se observa en *P. gracilis* y *H. bimaculata*.

Carácter 12. Presencia de costillas pleurales en las gonapófisis. En las especies del complejo *P. gracilis* no se observaron estas costillas (estado 1), al igual que en *H. bimaculata*; en los restantes grupos externos son muy notorias (estado 0).

Carácter 13. Presencia de sierra en el radio 5a (estado 1), para las especies del complejo *P. gracilis*, *P. fasciata* y *P. occidentalis*; la ausencia de tales estructuras se presenta en *P. elongata*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* (estado 0).

Carácter 14. La presencia de sierras o ganchos en los segmentos terminales 8 ó 9 del radio 5a del gonopodio es un carácter compartido por las especies del complejo *P. gracilis* (estado

2); en *P. fasciata* y *P. occidentalis* cambia la localización de la sierra hacia el segmento 3 (estado 1) y desaparece en *P. elongata*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* (estado 0).

Carácter 15. La serración en el radio 4p (estado 1) sólo se observó en *Poeciliopsis catemaco* y *Priapella olmeca*, este carácter no lo presentaron (estado 0) las especies restantes del género *Poeciliopsis*, ni *H. bimaculata*.

Carácter 17. La base de las crestas neurales del centro pleural 1 + el centro ural, es por lo regular de amplitud menor que el ancho de la epural (estado 0), es un carácter compartido por las especies de *Poeciliopsis* y *Priapella olmeca*, pero en *H. bimaculata* es mayor que la epural (estado 1).

Carácter 18. Sólo en *P. catemaco* y *Priapella olmeca* se observaron completamente fusionadas las hipurales (estado 1), por lo que en estas especies desaparece la ranura; en el caso de presencia de abertura (estado 0), hay diferentes grados de fusión en las restantes especies de *Poeciliopsis* y en *H. bimaculata*.

Carácter 19. Por la longitud de la fusión en la hipurales se pueden separar dos grupos; uno, en el que la longitud de la abertura es más de la mitad de la longitud de las hipurales (estado 1), el que incluye a *P. lutzi* y *P. occidentalis*. El otro, corresponde a una longitud menor de la mitad o fusionadas (estado 0), en el que se incluye a *P. gracilis*, *P. hnilickai*, *P. catemaco*, *P. fasciata*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca*.

Carácter 20. Las prolongaciones cartilaginosas más grandes y desarrolladas en el centro ural (estado 0) se presentaron en *P. gracilis*, *P. fasciata* y *P. occidentalis*, al igual que *H. bimaculata* y *Priapella olmeca*. Por el contrario, las especies restantes presentan estructuras pequeñas y poco desarrolladas (estado 1).

Carácter 21. La amplitud de la base de la parhipural 2 es igual que la longitud del centro pleural 2, es decir, el punto de unión entre ambos abarca la misma área (estado 1) como sucede en *P. gracilis*, *P. fasciata*, *P. occidentalis*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca*; en cambio en *P. hnilickai*, *P. lutzi* y *P. catemaco* la base de la parhipural es de menor amplitud (estado 0).

Carácter 22. El área de unión de la espina neural 2 varía entre las diferentes especies, pero hay dos patrones que las separan, el que cubre la misma longitud de la vértebra (centro

pleural) (estado 1), que se presenta sólo en *P. gracilis* y *Priapella olmeca*; la otra forma es la que el área entre ambas estructuras es más reducida (estado 0).

Carácter 23. Se observa un adelgazamiento en la parte ventral de la espina hemal en los pecílidos analizados; en algunas especies éste se continúa hasta la parte distal de la espina (estado 0), aunque puede ser variable la longitud y forma. En *P. catemaco* se presenta una muesca notable en la parte basal (estado 1).

Carácter 24. La forma de la base de la epural es muy variable, en *P. catemaco* se forma una pequeña proyección ósea en la parte posterior (estado 1), en las especies restantes la terminación es redondeada (estado 0).

Carácter 25. Los radios principales de la aleta caudal en las especies analizadas de *Poeciliopsis* es de 9 a 11 (estado 1); para *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* siempre fue de 12 radios (estado 0).

Carácter 26. El patrón de coloración en los costados del cuerpo de las especies de *Poeciliopsis* se presentan tanto en forma de pequeños puntos oscuros, como barras verticales que varían en número y tamaño (estado 1). *P. gracilis*, *P. lutzi* y *P. catemaco* comparten el carácter de puntos oscuros; *P. occidentalis* presenta barras oscuras verticales, al igual que *P. fasciata*; *P. hnilickai* sólo presenta una línea longitudinal plateada a la altura de la línea lateral; en comparación con *H. bimaculata* que tiene una gran mancha oscura sobre el pedúnculo caudal, dos veces del tamaño del ojo y *Priapella olmeca* no tiene pigmentación (estado 0).

Carácter 27. Coloración oscura alrededor del ano. La presencia de melanóforos perianales, sólo se detectó en *P. gracilis* y en *P. lutzi* (estado 1) en las especies restantes esta área es incolora (estado 0).

Carácter 28. Coloración oscura alrededor de la abertura genital. Es un patrón de coloración particular de *P. hnilickai* (estado 1), en las demás especies no se observó pigmentación (estado 0).

Carácter 29. La banda oscura del ojo en posición vertical (estado 1) es un carácter exclusivo de *P. lutzi*. Tal pigmentación que no se observa en las especies restantes estado 0).

Carácter 30. Las costillas en las gonapófisis se presentan de manera evidente en *P. elongata*, *P. fasciata*, *P. occidentalis* y *Priapella olmeca* (estado 0), pero en el complejo *P. gracilis* no aparecen, lo mismo sucede en *H. bimaculata* (estado 1).

Carácter 31. Tamaño del epioccipital. Sólo en las especies del complejo *gracilis* el proceso epioccipital es grande, alcanzando la parte posterior de la primera espina neural (estado 1); el epioccipital no alcanza la parte posterior de la primera neural en las especies restantes (estado 0).

Carácter 32. En *Poeciliopsis* la neurapófisis en su parte dorsal es redondeada a manera de espátula (estado 1). En cambio en *H. bimaculata* y en *Priapella olmeca* la neurapófisis tiene forma de triángulo (estado 0). En el caso de *P. elongata* el carácter no fue observado (representado en la matriz de datos por el símbolo de ?).

Carácter 33. Altura de la neurapófisis. En las especies del complejo *P. gracilis*, la proyección dorsal de la neurapófisis o primera vértebra alcanza el proceso supraoccipital e incluso puede llegar a rebasarlo ligeramente (estado 1); en los grupos externos ésta no lo alcanza (estado 0). En *P. elongata* el carácter no se observó (representado en la matriz de datos por el símbolo de ?).

Carácter 34. El proceso supraoccipital en forma de aguja lo presentan todas las especies; lo que es característico en las especies del complejo *P. gracilis* es que la unión con el exoccipital es muy aguda (estado 1). En *P. fasciata*, *P. occidentalis*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* el punto de unión es ligero a totalmente cóncavo (estado 0). En *P. elongata* el carácter es no disponible (?).

Carácter 35. El número de dientes externos de la premaxila es variable, con un intervalo de 38-41 (estado 2) para el complejo *P. gracilis*; 23 a 29 para *P. fasciata* y *P. occidentalis* (estado 1); en *P. elongata* el número oscila de 85 a 90 por la disposición en pequeños racimos de 6 y 7 dientes, por lo que es un carácter no comparable en esta especie (?) y el menor número de dientes externos lo presentaron *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* 12-13 (estado 0).

Carácter 36. En *Poeciliopsis* se presentan expansiones laterales a manera de "alas" en los ejes gonapofisial I y II (estado 1). Hay ausencia de éstas en *Heterandria* y *Priapella* (estado 0).

Carácter 37. La aleta dorsal se inserta por detrás de la localización del ano en *Poeciliopsis* (estado 1), inserción de la aleta antes del ano (estado 0).

TAXONOMÍA

Uno de los objetivos del trabajo fue esclarecer las relaciones entre las especies del complejo *P. gracilis* con representantes de los restantes complejos del género y con *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*. El ordenamiento a nivel de familia y subfamilia fue de acuerdo con Parenti (1981) y para los géneros fue siguiendo las clasificaciones de Rosen y Bailey (1963) y Rauchenberger (1989a). Cabe resaltar que los cambios en las clasificaciones de los diferentes grupos son a nivel familia, subfamilia y supertribu; mientras que el ordenamiento a nivel tribu y género se mantiene igual, salvo las descripciones nuevas posteriores a Rosen y Bailey (*loc. cit.*), mismas que son incluidas en Rauchenberger (*loc. cit.*). A nivel de especie, esta última autora y a su vez Meyer *et al.* (1986) mantienen el mismo criterio en la formación de complejos de especies, únicamente aumentando el número de especies en la revisión más reciente y, para el caso de *P. elongata* en este estudio, se siguió el criterio de Rauchenberger (*loc. cit.*) de integrarlo como representante del subgénero *Aulophallus* y no de incluirlo en el complejo *P. elongata* como propusieron Meyer *et al.* (*loc. cit.*).

Clasificación de la subfamilia Poeciliinae de acuerdo a Rauchenberger (1989a).

Subfamilia Poeciliinae

Tribu Heterandriini

Género *Priapichthys* Regan, 1913
Género *Neoheterandria* Henn, 1916
Género *Heterandria* Agassiz, 1853
Género *Poeciliopsis* Regan, 1913

Subgénero *Poeciliopsis* Regan, 1913

Subgénero *Aulophallus* Hubbs, 1926

Clasificación del género *Poeciliopsis* de acuerdo Meyer *et al.* (1986) y Rauchenberger (1989a).

Género *Poeciliopsis* Regan, 1913
Subgénero *Poeciliopsis* Regan, 1913

Complejo *Poeciliopsis turrubarensis*

P. turrubarensis (Meek, 1912)
P. maldonadoi Alvarez y Aguilar, 1957†
P. presidionis (Jordan, 1895)
P. scarlli Meyer, Riehl, Dawes y Dibble, 1985

Complejo *Poeciliopsis gracilis*

P. gracilis (Heckel, 1848)
P. catemaco Miller, 1975
P. hnilickai Meyer y Vogel, 1981

Complejo *Poeciliopsis occidentalis*

P. infans (Woolman, 1894)
P. viriosa Miller, 1960
P. lucida Miller, 1960
P. occidentalis (Baird y Girard, 1853)
P. monacha Miller, 1960

Complejo *Poeciliopsis latidens-fasciata*

P. fasciata (Meek, 1904)
P. latidens (Garman, 1895)
P. baenschi Meyer, Radda, Riehl y Feichtinger, 1986

Especies no agrupadas en complejos

P. prolifica Miller, 1960
P. turneri Miller, 1975
P. balsas Hubbs, 1926

Subgénero *Aulophallus*

P. elongata (Günther, 1866)
P. retropinna (Regan, 1908)
P. paucimaculata Bussing, 1967

TRATAMIENTO TAXONÓMICO

Subgénero *Poeciliopsis*

Diagnosis. Aleta dorsal en posición posterior al ano; el gonopodio forma un tubo parcialmente cerrado, casi tan largo como la cabeza. Segmentos terminales del radio 3 generalmente fusionados en un sólo segmento largo, con sierra retrorsa pareada, asimétrica y terminal en el radio 4p, segmentos terminales del radio 5 sin ornamentos, radios 7 y 8 muy juntos casi unidos; los procesos uncinados de las gonapófisis en posición casi distal sobre el eje, procesos uncinados de base amplia y formando un arco ventral (Hubbs 1936; Hubbs y Miller 1954; Rosen y Bailey, 1963). Álvarez y Aguilar (1957) señalan que la primera y segunda gonapófisis tienen "expansiones laterales o alas" a ambos lados, únicas en *Poeciliopsis*, carácter que se observa de manera notable en los individuos analizados en este estudio.

Complejo de especies *Poeciliopsis gracilis*

Diagnosis. Las especies del complejo *P. gracilis* se caracterizan por presentar: 19 a 21 dientes en la premaxila. La gonapófisis I curvada en un ángulo de 45° en posición anterodorsal. Procesos uncinados de la gonapófisis I con una pequeña curvatura hacia abajo, en porción terminal. La parte dorsal de la gonapófisis II notablemente más abultada. Grosor del eje gonapofisial II de mayor grosor que los ejes de la gonapófisis I y III. Presencia de sierra a partir de los segmentos 8 o 9 hacia la parte terminal del radio 5a del gonopodio. Epioccipital muy desarrollado. La región dorsal de la neurapófisis alcanza el proceso supraoccipital. El proceso supraoccipital tiene forma estilizada a manera de aguja.

Descripción de las especies***Poeciliopsis gracilis* (Heckel)**

(Fig. 8)

- Xiphophorus gracilis* Heckel, 1848:300-302, pl 9. (descripción original: Montañas de Orizaba, Veracruz).
- Gambusia heckeli* Bleeker, 1860:485. (nombre sustituto por *Xiphophorus gracilis* Heckel).
- Girardinus pleurospilus* Gunther, 1866:353-354. (descripción original: Lago de Dueñas, Guatemala).
- Poeciliopsis pleurospilus*: Álvarez y Aguilar, 1957:164.
- Heterandria pleurospilus* Jordan y Evermann, 1896(1896-1900):148.
- Poeciliopsis pleurospilus* Regan, 1913:997.
- Poecilistes pleurospilus* Hubbs, 1926:68; Álvarez, 1950:88.
- Poecilistes pleurospilus pleurospilus* Hubbs, 1950: pl. 4.
- Heterandria lutzi* Meek, 1902:106. (descripción original: Río Quiotepec, Cuicatlán, Oaxaca).
- Girardinus lutzi* Regan, 1906-1908:99.
- Poeciliopsis lutzi* Regan, 1913:996.
- Priapichthys letonai* Hildebrand, 1925:258. (descripción original: Río San Miguel, San Miguel, El Salvador).
- Poeciliopsis gracilis*: Rosen y Bailey, 1963:136 (diagnosis; distr); Miller, 1966:790 (mención neotropicales); Álvarez, 1970:116 (claves); Miller, 1986:144 (lista); Meyer *et al.*, 1985b:320 (diagnosis; distr.); Rauchenberger, 1989a:367 (lista); Page y Burr, 1991:240 (diagnosis; distr.); Espinosa *et al.*, 1993:51 (lista).

DESCRIPCIÓN. Esta especie presenta el cuerpo esbelto con la cabeza picuda, la talla máxima que alcanzan los machos en estadio adulto es de 3 a 4 cm y las hembras de 5 a 6 cm.

Las tonalidades el cuerpo van del color oliva al café, que cuando reciben luz directa se reflejan en tonos metálicos plateados. El patrón de coloración característico en *P. gracilis* se manifiesta en 8 a 10 manchas o puntos oscuros (Cuadro 6) localizados en la parte media lateral del cuerpo, generalmente son puntos grandes de forma irregular, cuyo diámetro es casi tan grande como la órbita del ojo.

Las aletas son ligeramente amarillas, la anal tiene el borde oscuro; casi inmaculada el área alrededor del ano. Los melanóforos que dan la coloración oscura al gonopodio son de menor tamaño que los del cuerpo, encontrándose más separados entre sí, lo que le da una coloración transparente, por la distancia y el menor número de ellos.

En la premaxila se pueden contar 39 dientes. El número de radios en la aleta dorsal para esta especie es de 8 en machos, pudiendo variar en las hembras entre 8 a 9 radios (moda 8), la aleta pectoral presenta 13 radios, la aleta anal presenta 10 radios y en la caudal el número de radios es de 30 a 33 (moda 30). Se observan de 31 a 32 escamas en una serie longitudinal. El número de vértebras es 30. (Cuadros 1, 2, 3, 4, 5).

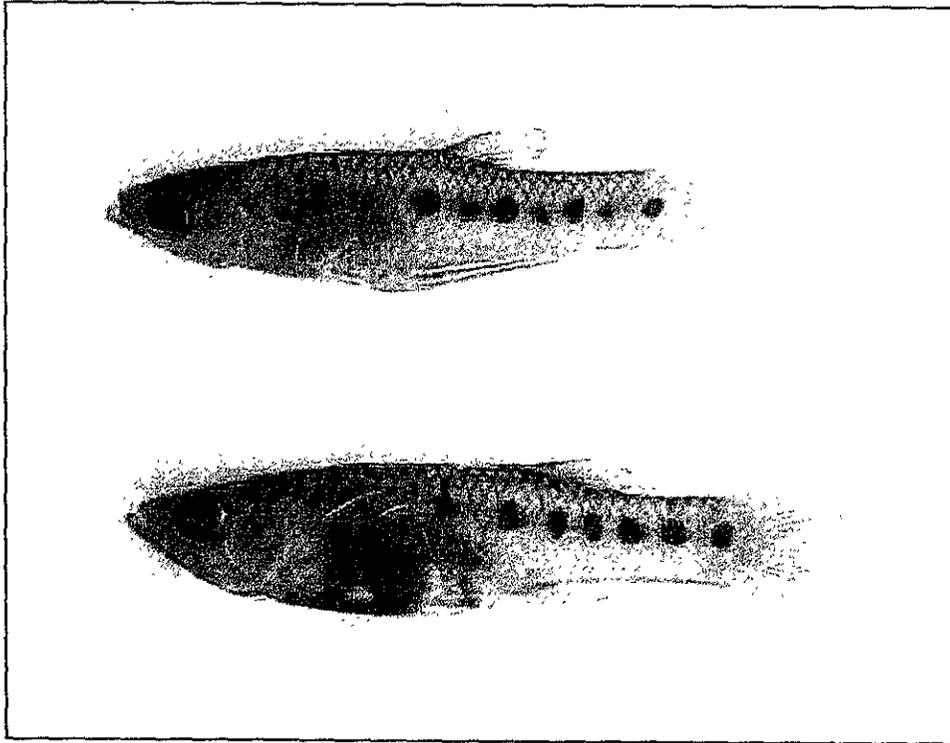


Figura 8. *Poeciliopsis gracilis*, macho (superior) y hembra (inferior).

En el suspensorio gonopodial, los procesos uncinados de la gonapófisis I están dirigidos hacia la parte anterior de ésta. En la gonapófisis II se presenta un engrosamiento en la parte dorsal de los procesos uncinados. La primera espina hemal después del suspensorio es de mayor grosor y longitud con respecto a las de las otras tres especies analizadas. Las prolongaciones ventrales de las vértebras que sostienen al suspensorio alcanzan un cuarto de la longitud del eje de las gonapófisis (Fig. 16).

El gonopodio presenta los segmentos terminales del radio (5a) con sierra a partir del segmento 8 de la parte distal a la base del radio.

En el complejo hipural se presentan dos pequeñas y delgadas prolongaciones del centro ural + centrum pleural 1, de base ancha, dirigidas hacia la base de la espina neural 2. La parhipural se encuentra unida con el centro ural. El espacio entre la unión de hipurales casi la mitad de la longitud de éstas. Son más desarrolladas las prolongaciones cartilagosas de los centros pleurales y las de la base de las espinas neurales con respecto a las otras tres especies estudiadas (Fig. 9). La base de la hipural 2 abarca la longitud del centro pleural 2.

Poeciliopsis lutzi (Meek)

(Fig. 9)

Heterandria lutzi Meek, 1902:106. (Localidad típica: Venta Salada, Cuicatlán, Oaxaca).*Heterandria lutzi* Meek, 1904:148. (Localidad: ríos Motzorongo, Otopa, El Hule, Pérez y Tehuantepec).*Poeciliopsis lutzi* Regan, 1913:996.*Poeciliopsis gracilis* (Heckel): Rosen y Bailey, 1963:136 (diagnosis; distr).*Poeciliopsis lutzi*: Espinosa *et al.*, 1993:52 (lista).

DESCRIPCIÓN. Son peces de forma esbelta, que no alcanzan tallas muy grandes, la cual es entre 6 y 7 centímetros. En *P. lutzi* se presentan entre 10 y 12 puntos oscuros de forma difusa en los costados del cuerpo (Cuadro 6), con un diámetro semejante al de la pupila. Color negro a café oscuro en el dorso y vientre del cuerpo. Una pequeña mancha oscura alrededor del ano, tanto en machos como en hembras. En el ojo se presenta en posición vertical una banda oscura de amplitud igual al diámetro del ojo. Por presentar una gran cantidad de melanóforos, además de ser éstos más grandes, la coloración del gonopodio es oscura respecto a las otras tres especies.

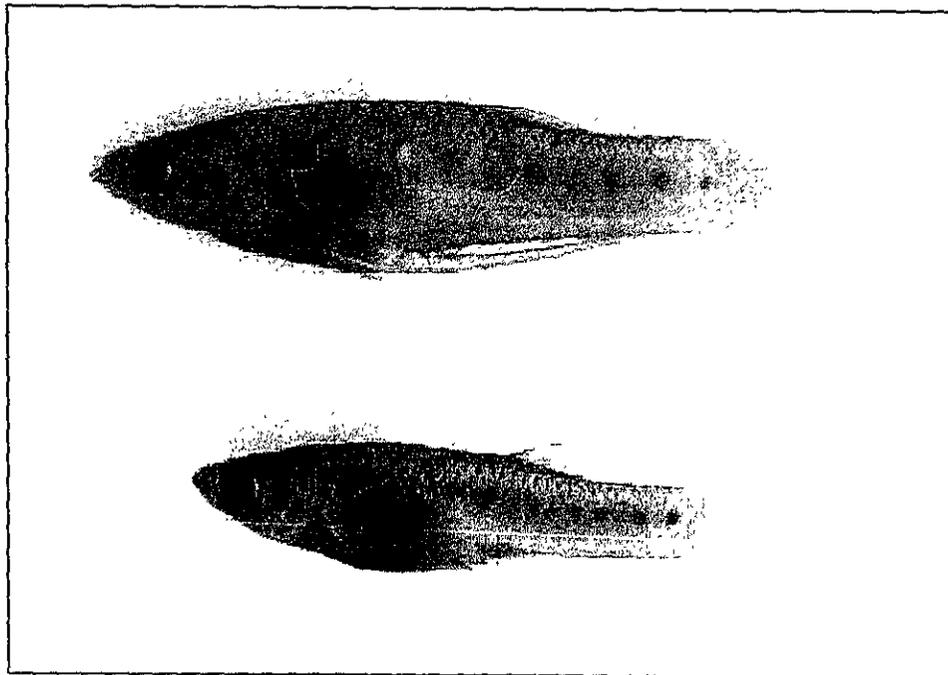


Figura 9. *Poeciliopsis lutzi*, macho (superior) y hembra (inferior).

En la premaxila se pueden contar entre 38 y 40 dientes. El número de radios dorsales es de 8, pectorales 13, anales 10 y caudales 29. El número de escamas es de 30 a 32 (moda 30). Con 30 a 31 vértebras, sólo un ejemplar con 31 (Cuadros 1, 2, 3, 4, 5).

La parte superior del eje que sostiene a las gonapófisis de las vértebras es muy pequeña con relación a las otras tres especies (Fig. 16).

La serración de los segmentos del radio (5a) del gonopodio empieza en el segmento 9 de la parte distal hacia la base.

En el complejo hipural la base de los engrosamientos del centro ural + centro pleural 1 son amplios, abarcando la anchura de la epural. La abertura de la unión de las hipurales es menos de la mitad de la longitud de éstas. La base de la espina neural 2 cubre casi la longitud del centro pleural 2. La paripural no está unida al centro ural + centro pleural 1. La espina hemal mantiene el mismo grosor en toda su longitud (Fig. 19).

***Poeciliopsis hnilickai* Meyer y Vogel**

(Fig. 10)

Poeciliopsis hnilickai Meyer y Vogel, 1981:357-360. (Localidad típica: 1 km al oeste de Ixtapa, Chiapas).

Poeciliopsis hnilickai: Meyer *et al.*, 1985b:320 (diagnosis; distr.); Miller, 1986:144 (lista); Rauchenberger, 1989a:367 (lista); Espinosa *et al.*, 1993:51 (lista).

DESCRIPCIÓN. Los ejemplares de esta especie tienen el cuerpo alargado, esbelto y con la cabeza redondeada; la talla promedio que alcanzan estos peces es entre 4 y 5 centímetros. El color del cuerpo es apenas perceptible en el dorso y en el vientre, éste es gris y al incidir la luz sobre él se vuelve verde plateado, tiene una franja horizontal azul oscuro casi tan ancha como el ojo a ambos lados del cuerpo, que va de la parte posterior de la cabeza a la base de la caudal. Las aletas son incoloras a excepción de la dorsal que tiene pequeños melanóforos oscuros. Sólo en hembras hay pigmentación alrededor de la abertura genital.

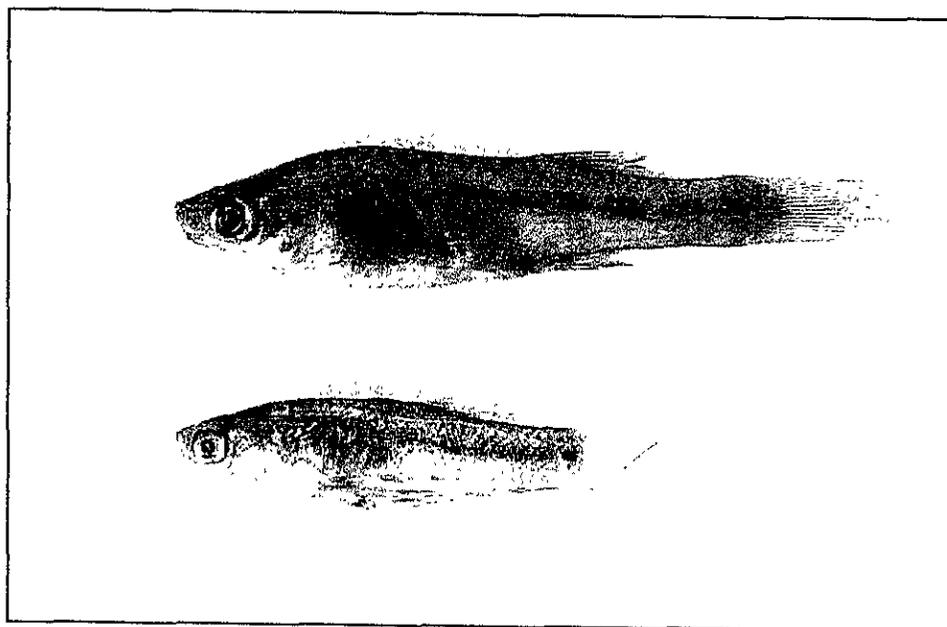


Figura 10. *Poeciliopsis hnilickai*, hembra (superior) y macho (inferior)

En la premaxila de *P. hnilickai* se pueden contar 38 dientes. El número de radios dorsales es de 8, radios pectorales 12 - 13 (moda de 12), anales 10 y caudales 30. El número de escamas en una serie longitudinal es de 31 a 32 (moda 31). Con 30 a 31 vértebras (Cuadros 1, 2, 3, 4, 5).

Con una ligera curvatura en el eje de la gonapófisis I; la II y III son paralelas entre sí. La parte distal de los procesos uncinados de la gonapófisis I levemente dirigida hacia la parte posterior de ésta. La proyección anterior de la gonapófisis II notablemente engrosada en su parte distal, con los procesos uncinados cortos y no terminados en punta. Los procesos uncinados de la gonapófisis III son apenas visibles (Fig. 16). La serración en los radios del gonopodio es a partir del segmento 8. En el complejo hipural las prolongaciones del centro ural + centro pleural 1 son poco desarrolladas y paralelas a las espinas neurales. La abertura entre la unión de las hipurales es un 1/5 de su longitud. La base de paripural con una ligera proyección perpendicular a ésta, su base es más ancha que la parte distal. Están poco desarrolladas las prolongaciones de las espinas neural y hemales (Fig. 19).

***Poeciliopsis catemaco* Miller**

(Fig. 11)

Poeciliopsis catemaco Miller, 1975:35. (Localidad típica: Lago de Catemaco, Los Tuxtlas, Veracruz).
Poeciliopsis catemaco: Meyer *et al.*, 1985b:315 (diagnosis; distr.); Miller, 1986:145 (lista);
Rauchenberger, 1989a:367 (lista); Espinosa *et al.*, 1993:51 (lista); Fuentes y Espinosa,
1997:459 (lista); Miller y Van Conner, 1997:453 (descripción, distr.).

DESCRIPCIÓN. Son peces de cuerpo delgado y cabeza puntiaguda, pueden alcanzar tallas entre 8 y 9 centímetros, que ubican a esta especie como la más grande del complejo *P. gracilis*. La coloración del cuerpo de *P. catemaco* es plateada amarillenta con un ligero brillo metálico. Tiene de 8 a 17 (11-13 en promedio) pequeñas manchas en forma de puntos oscuros a lo largo del cuerpo (cuadro 6), de tamaño menor a la pupila del ojo, que se extienden justo sobre y detrás de la base de la aleta pectoral, hasta la base de la aleta caudal, están dispuestos sobre una fina línea axial que va desde la parte posterior de la cabeza hasta la base de la caudal. No presenta coloración alrededor del ano. Los melanóforos que dan color al gonopodio son de menor tamaño que los del cuerpo, están muy juntos y se concentran de manera marcada sobre el dorso y en la base del gonopodio. Todas las aletas, excepto la caudal, tienen ligeros puntos negros. En las hembras la coloración de la aleta anal se localiza en la parte distal de ésta.

En la premaxila se pueden contar 40 dientes. Con 9 radios dorsales, de 12 a 13 pectorales, 10 anales y 33 caudales. De 28 a 30 escamas con una moda de 30. Todos los ejemplares con 30 vértebras (Cuadros 1, 2, 3, 4, 5).

En el suspensorio gonopodial la prolongación anterior de la gonapófisis I es casi recta, con un ángulo de 45° respecto al eje de ésta, la parte distal es perpendicular a la prolongación de la gonapófisis. El eje de la gonapófisis II es más delgado que la I y III. Sin procesos uncinados en la gonapófisis III (Fig. 16).

Los radios 3, 4a, 4p, 5a y 5p del gonopodio forman un ligero arco. El margen posterior del radio 4p con serración débil, la serración del radio 5a empieza en el segmento 9.

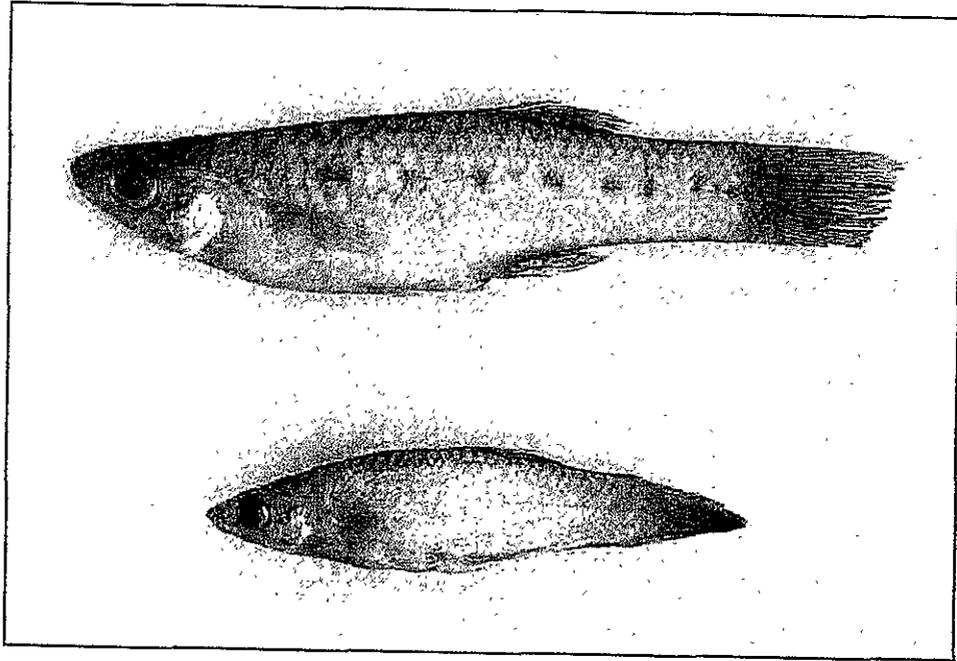


Figura 11. *Poeciliopsis catemaco*, hembra (superior) y macho (inferior)

En el esqueleto caudal se observa en el dorso del centro ural + centro pleural 1 una pequeña proyección en posición antrorsa. La base de la epural con una prolongación en la parte posterior. Están completamente unidas las hipurales, no se observa la abertura como en las otras especies. Las prolongaciones de las espinas neurales y hemales son poco desarrolladas. El cartílago de la espina hemal presenta ondulaciones en borde (Fig. 19).

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El análisis de parsimonia de los 37 caracteres de las cuatro especies del complejo *P. gracilis* (incluyendo *P. lutzii*) con *P. occidentalis*, *P. fasciata*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* como grupos externos, fue realizado usando la matriz de caracteres (ver apéndice I). Se obtuvieron dos árboles de mayor parsimonia con una longitud de 49 pasos, un índice de consistencia (IC) = 0.77, un índice de homoplasias (IH) = 0.22 y un índice de retención (IR) = 0.76 (Fig. 12).

En el cladograma de la figura 12 se muestran las diferentes ramificaciones, una subterminal formada por el grupo interno [complejo *P. gracilis* (rama E)] y las otras por los grupos externos (ramas A, B, C y D).

Por considerarse de mayor importancia, se empieza a describir la topología del cladograma a partir de la rama que comprende al grupo interno (rama E).

La rama E está definida por siete sinapomorfias estrictas que definen la monofilia del complejo *P. gracilis* (*P. gracilis*, *P. hnilickai*, *P. catemaco* y *P. lutzii*).

Sinapomorfias (*), Homoplasias (~), Autapomorfias (•).

RAMA E

Las sinapomorfias estrictas (IC = 1.00) son:

- * Procesos uncinados de la gonapófisis I curvados en la parte terminal (carácter 3).
- * De igual grosor el eje gonapofisial de las gonapófisis I, II y III (carácter 10).
- * Mayor el desarrollo del epioccipital (carácter 31).
- * La altura de la neurapófisis alcanza el proceso supraoccipital (carácter 33).
- * El número de dientes en la premaxila es de 38 a 41 (carácter 35).
- * Segmentos terminales del radio 5a con sierra a partir del segmento 8 y 9, contados de la parte distal hacia la base del radio (carácter 14).
- * La unión del proceso supraoccipital con el exoccipital es muy aguda (carácter 34).

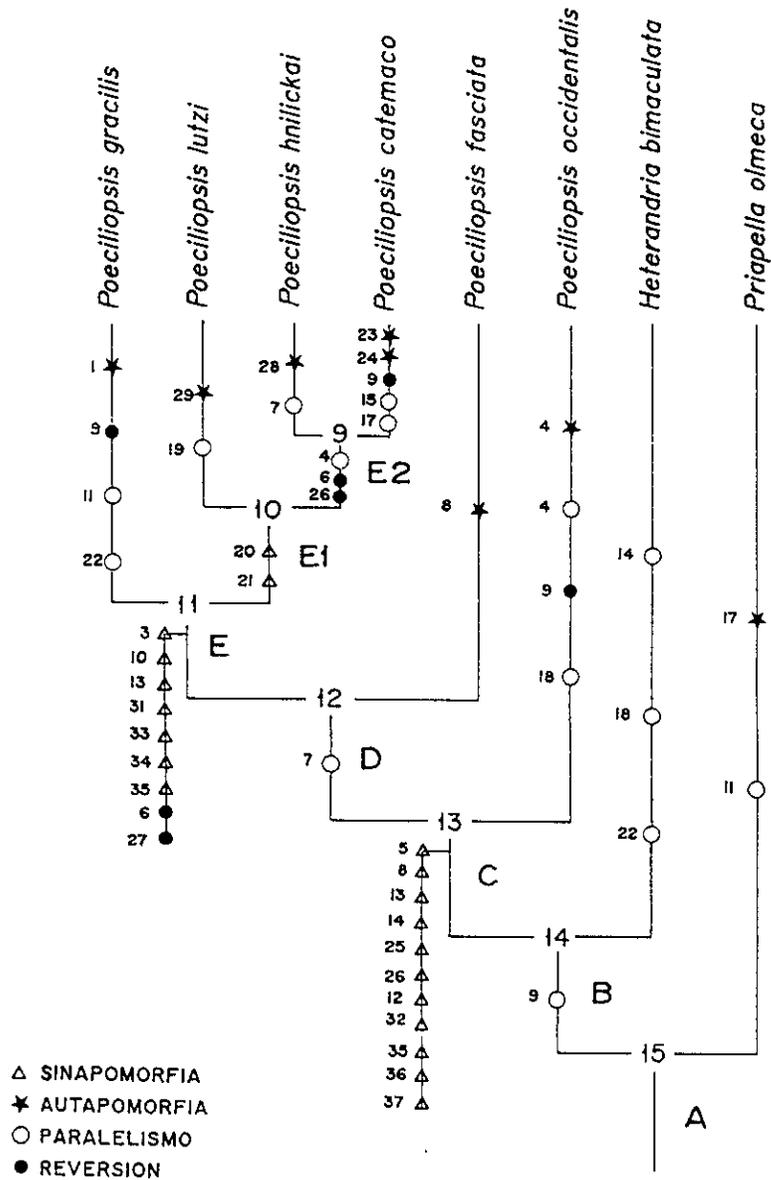


Figura 12. Cladograma producido por un análisis de parsimonia, de una matriz de caracteres (cuadro 7); con una longitud = 49, I.C. = 0.77 y I.R. = 0.76.

Sinapomorfias no estrictas u homoplasias (IC = 0.5) de la Rama E:

~ Coloración oscura alrededor del ano (carácter 27).

La rama del nodo 11 a *P. gracilis* está apoyada por una autapomorfia y tres homoplasias:

- Longitud de las prolongaciones ventrales de las vértebras del suspensorio gonopodial, menos de 0.25 % de la longitud del eje (carácter 1, IC = 1.0).
- ~ Parte distal del eje gonapofisial y de los procesos uncinados dispuestos no perpendicularmente (carácter 9, IC = 0.25).
- ~ Inserción de procesos uncinados en el eje gonapofisial III en la parte media del eje (carácter 11, IC = 0.5).
- ~ Área de unión entre la espina neural y la vértebra de igual longitud (carácter 22, IC = 0.5).

RAMA E1

La rama E1 (nodo 11 al nodo 10), representa a *P. lutzi*, *P. hnilickai* y *P. catemaco*, unidas por dos sinapomorfias.

- * Prolongaciones cartilagosas menos desarrolladas en centros pleurales y espinas neurales (carácter 20, IC = 1.0).
- * Amplitud de la base de la paripural 2 menor a la del centro pleural 2 (carácter 21, IC = 1.0).

El nodo E1 a *P. lutzi* se define por una autapomorfia y una homoplasia:

- Banda oscura en el ojo en posición vertical (carácter 29, IC = 1.0).
- ~ Abertura entre parhipurales más de la mitad de la longitud de éstas (carácter 19, IC = 0.5).

RAMA E2

La rama E2 (nodo 10 a 9) integra a *P. hnilickai* y *P. catemaco* agrupadas por dos homoplasias:

- ~ Curvatura en la parte basal del eje gonapofisial (carácter 2, IC = 0.5).
- ~ Sin coloración oscura alrededor del ano (carácter 27, IC = 0.5).

Del nodo 9 a *P. hnilickai* se presentan una autapomorfía y una homoplasia.

- Coloración oscura alrededor de la abertura genital (carácter 28, IC = 1.0).
- ~ Parte distal del eje gonapofisial I semirecta (carácter 7, IC = 0.5).

La rama que va del nodo 9 a *P. catemaco* está definida por dos autapomorfías y tres homoplasias:

- Muesca en la parte basal de la espina hemal (carácter 23, IC = 1.0).
- Proyección ósea en la base de la epural (carácter 24, IC = 1.0).
- ~ Porción terminal del eje gonapofisial I perpendicular a la de los procesos uncinados (carácter 9, IC = 0.25).
- ~ serración en el radio 4p (carácter 15, IC = 0.5).
- ~ Fusión total de hipurales (carácter 18, IC = 0.5).

RAMA D

La rama D está representada de un lado por la rama E, el otro por *P. fasciata*, definida por una homoplasia.

- ~ Parte distal de la gonapófisis I con un ángulo de 45° (carácter 7, IC = 0.5).

Del nodo 12 a *P. fasciata* se presenta una autapomorfía.

- Parte distal anterior de gonapófisis III curvado ligeramente hacia delante (carácter 8, IC = 1.0).

RAMA C

La rama C, se compone de la rama D y por *P. occidentalis*, unidas por 12 sinapomorfías.

- * Ausencia de engrosamiento dorsal en procesos uncinados II (carácter 5, IC = 1.0).
- * Perfil anterior de gonapófisis III recto (carácter 8, IC = 1.0).

- * Ausencia de sierra en el radio 5a (carácter 13, IC = 1.0).
- * Ausencia de sierra en el segmento 8 o 9 (carácter 14, IC = 0.1).
- * 12 radios principales en aleta caudal (carácter 25, IC = 1.0).
- * Patrón de coloración sin puntos oscuros (carácter 26, IC = 1.0).
- * Presencia de costillas pleurales en las gonapófisis (carácter 12, IC = 1.0).
- * Neurapófisis en forma de triángulo (carácter 32, IC = 1.0).
- * De 12 a 13 dientes externos en la mandíbula (carácter 35, IC = 1.0).
- * Expansiones laterales en el eje gonapofisial (carácter 36, IC = 1.0).
- * Aleta dorsal insertada por detrás del ano (carácter 37, IC = 1.0).

Del nodo 13 a *P. occidentalis*, se presentan una autapomorfía y tres homoplasias:

- Ausencia de engrosamiento en la parte dorsal distal de la gonapófisis I (carácter 4, IC = 1.0).
- ~ Sin curvatura en la parte basal del eje gonapofisial (carácter 2, IC = 0.5).
- ~ Porción terminal del eje gonapofisial I no perpendicular a los procesos uncinados (carácter 9, IC = 0.25).
- ~ Abertura de las hipurales más de la mitad de su longitud de éstas (carácter 19, IC = 0.5).

RAMA B

La rama B que incluye por un lado C y por el otro a *Heterandria bimaculata*, se define por una homoplasia.

- ~ Porción terminal del eje gonapofisial I no perpendicular a los procesos uncinados (carácter 9, IC = 0.25).

Del nodo 14 a *H. bimaculata* se presentan tres homoplasias.

- ~ Sin serración en el radio 4p (carácter 15, IC = 0.5).
- ~ Presencia de abertura entre las hipurales (carácter 18, IC = 0.5).
- * Área de unión entre la espina neural y la vértebra reducida (carácter 22, IC = 0).

RAMA A

La rama A, compuesta por la B y por *Priapella olmeca*, se define por los estados de carácter plesiomórficos analizados.

Del nodo 15 a *P. olmeca* se presentan una autapomorfía y una homoplasia.

- Base de las crestas neurales mayor que la de la epural (carácter 17, IC = 1.0).
- ~ Inserción de los procesos uncinados en la parte media del eje gonopofisial III (carácter 11, IC = 0.5).

DISCUSIÓN

Relaciones dentro del complejo *Poeciliopsis gracilis*

Las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis*: *P. gracilis*, *P. lutzi*, *P. hnlickai* y *P. catemaco*, forman un grupo monofilético apoyado por siete caracteres sinapomórficos, uno de los cuales se localiza en la parte anterior del cráneo [**carácter 35**], tres en la parte posterior [**caracteres 31, 33, 34**], dos en el suspensorio gonopodial [**caracteres 3, 10**] y uno en el gonopodio [**carácter 14**], así como por una homoplasia [**carácter 27**].

En la región de la mandíbula, la forma y disposición de dientes es muy variable entre las diferentes especies de *Poeciliopsis* (Hubbs, 1936). Constituyen un carácter que, aunque muy debatido, es informativo en la definición y separación de los géneros *Poeciliopsis* y *Poecilistes*. No obstante se considera que no es un carácter válido para separar especies, precisamente por su gran variabilidad y por ser compartido por una gran cantidad de especies de la familia Poeciliidae (Hubbs, 1936; Rauchenberger, 1989b).

Por otro lado, en cuanto al número de dientes, sólo Rosen y Bailey (1963) mencionan que se podría separar el género *Poeciliopsis* de *Poecilistes* por el menor número de éstos en el primero. Esta situación concuerda con este estudio, en el que el número de dientes [**carácter 35**] en las especies del complejo *P. gracilis* es de 38 a 41, mientras que en algunas otras especies del género, como *P. fasciata*, *P. infans*, *P. occidentalis* y *P. scarlii*, es entre 23 y 30. Alternativamente *P. elongata* y *P. presidionis* cuentan con 85 a 90 dientes en la mandíbula superior. Por lo anterior el carácter número de dientes en este análisis es sinapomórfico para el complejo *P. gracilis*.

De la descripción y comparación del cráneo de *Poeciliopsis* se conoce muy poco. Rosen y Bailey (1963) describen algunos de los huesos principales de éste, mencionando que los procesos supraoccipitales están bien desarrollados en el grupo. En las especies del complejo *P. gracilis* además de tener forma de aguja en una vista lateral, el supraoccipital casi se une al exoccipital [**carácter 34**] separándolos una pequeña hendidura entre el borde ventral del primero y el borde dorsal del segundo. En estas especies se reduce el espacio de contacto entre ambos huesos (Fig. 13), carácter que es apomórfico para el complejo y

que conduce a suponer que la tendencia de la disposición de los huesos es hacia la disminución del espacio entre ambos.

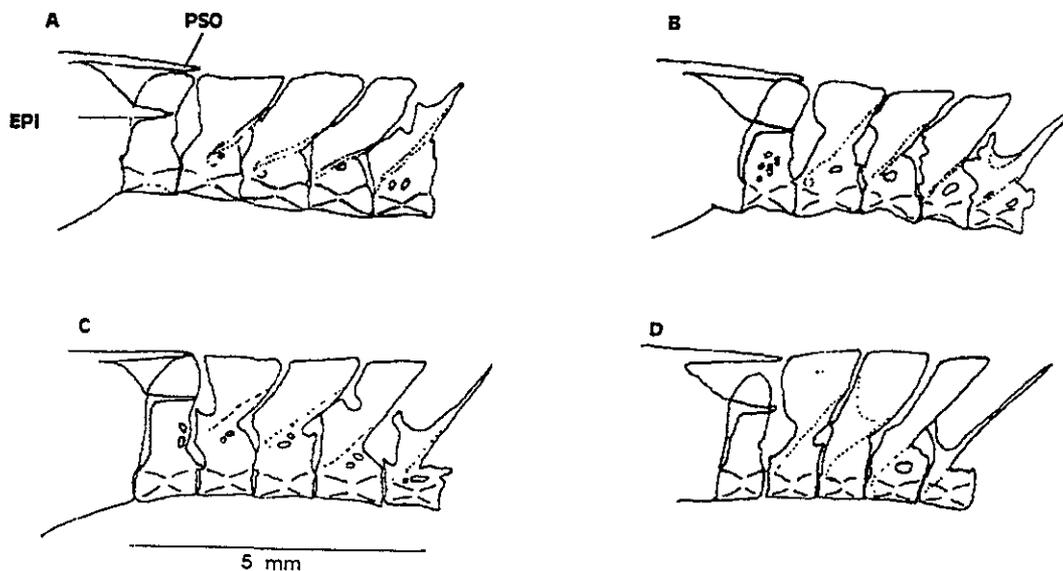


Figura 13. Vista posterolateral del cráneo y vértebras de las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis*, en donde se observa la forma de los procesos supraoccipitales (PSO) y del epioccipital (EPI). A) *P. gracilis*, B) *P. lutzi*, C) *P. hnlickai* y, D) *P. catemaco*.

El hueso epioccipital en el complejo *P. gracilis* se encuentra muy desarrollado, alcanza el borde posterior de la primera espina neural [**carácter 31**] y con una longitud igual a ligeramente menor que la del proceso supraoccipital (Fig. 13), lo que lo ubica como un carácter sinapomórfico; por lo contrario, aparentemente el desarrollo limitado del epioccipital es un estado de carácter plesiomórfico tanto de *P. fasciata* y *P. occidentalis* como en *H. bimaculata* y *Priapella olmeca*. Si se compara con *Gambusia hispaniolae*, una especie de la tribu Gambusiini, en la que el hueso es paralelo al supraoccipital y considerablemente de mayor longitud que éste (Rauchenberger, 1989b), se observa que la tendencia es hacia un mayor desarrollo del epioccipital.

La forma de la neurapófisis es muy variable en los pecilinos, ésta puede ser desde una delgada espina como en *Gambusia hispaniolae* (Rauchenberger, 1989b)(Fig. 14), hasta

la forma espatulada que se observa en el género *Poeciliopsis*; la altura de la neurapófisis también es un estado de carácter muy variable, el cual va de muy pequeño hasta alcanzar o rebasar el proceso supraoccipital [**carácter 33**], en los miembros de la tribu Gambusiini y en algunos de la Heterandriini, la parte superior de la neurapófisis (algunas veces llamada proyección del primer arco neural) descansa sobre el borde posterior del exoccipital (Rauchenberger, 1989b). Por la forma como se presenta en el complejo *P. gracilis* y en algunos grupos externos (Fig. 15) se deduce que la dirección de cambio de la forma y altura de la neurapófisis es de forma espiniforme a espatula y, de menor a mayor altura. Por lo que el estado de carácter plesiomórfico es la forma espiniforme y altura pequeña, por el contrario el estado apomórfico para algunos pecilinos, como en las especies del complejo *P. gracilis*, la neurapófisis es expandida (Parenti, 1981).

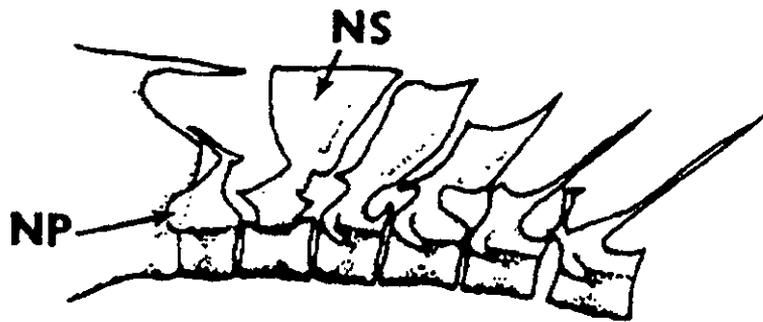


Figura 14. Vista lateral de las vértebras anteriores de *Gambusia hispaniolae* (Tomado y modificado de Rauchenberger, 1989b).

Una de las estructuras óseas consideradas como indicadores de relaciones entre las especies de pecílidos, es el suspensorio gonopodial (Álvarez y Aguilar, 1957; Rosen y Bailey, 1963). Como parte importante de éste se encuentran las gonapófisis que sirven de sostén, por un lado a los músculos que dan movimiento al gonopodio y por otro están en relación directa con el complejo gonactinostal (Rosen y Gordon, 1953), las gonapófisis son estructuras que están en relación con la forma y talla del organismo, es decir, a mayor altura del cuerpo la longitud del gonopodio es más corta y las gonapófisis presentan tendencia a ser iguales en altura y grosor. Los ejemplares del complejo *P. gracilis* son fusiformes, las tallas de los adultos oscilan entre 30 y 70 mm, por lo que podría esperarse que el eje de las

gonapófisis fuera de forma y grosor diferente, como menciona Álvarez y Aguilar (1957) para *Poeciliopsis*; sin embargo, se observó que los ejemplares analizados tienen los ejes de las gonapófisis I, II y III del mismo grosor [carácter 10], lo que se transforma en una sinapomorfía para el complejo. Otro grupo de pecilinos en el que se menciona que las gonapófisis son iguales, es en *Gambusia luma* (Rauchenberger, 1989b), pero no se señala como carácter sinapomórfico para el género, probablemente es una autapomorfía de la especie.

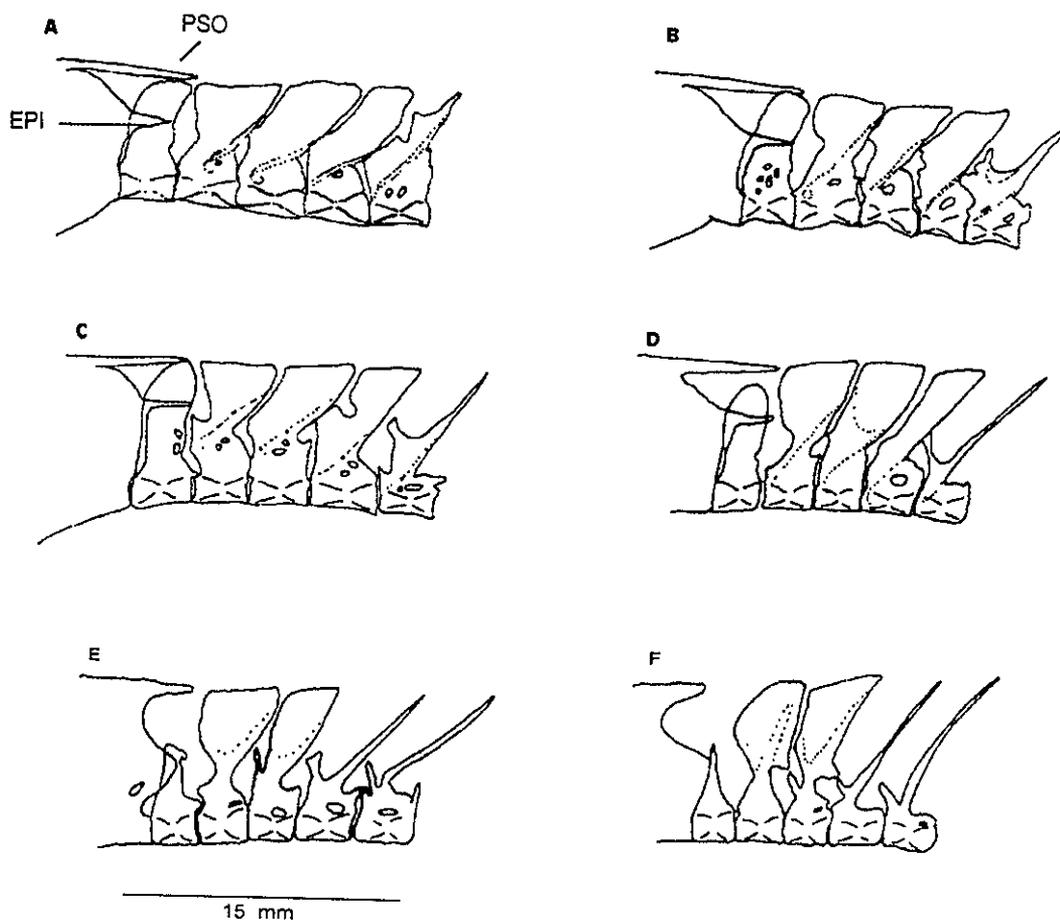


Figura 15. Vista lateral de las vértebras anteriores de las especies del complejo *P. gracilis*: A) *P. gracilis*, B) *P. lutzi*, C) *P. hnilickai*, D) *P. catemaco* y de los grupos externos: E) *Heterandria bimaculata* y F) *Priapella olmeca*.

De igual forma, los procesos uncinados son modificaciones de las gonapófisis, representan la formación de tejido óseo en el borde posterior de éstas, su forma y posición es muy variada entre los pecílidos, aunque sigue un patrón básico (Rosen y Bailey, 1963). La parte distal de los procesos uncinados en *Poeciliopsis* [**carácter 3**] se manifiesta de dos formas; la primera es recta y sin ornamentaciones, la cual es compartida por los grupos externos de este estudio; en los pecilinos esta forma e incluso la falta de procesos uncinados en la gonapófisis es un carácter plesiomórfico, por lo que se deduce que la forma más sencilla es plesiomórfica. La otra forma encontrada de los procesos uncinados es una curvatura en la parte terminal, como lo presenta el complejo *P. gracilis*; si se parte de la dirección de cambio de la forma más sencilla hacia la curvada, esta última es una apomorfia y por lo tanto una sinapomorfia para el complejo *P. gracilis* (Fig. 16).

Otra de las grandes modificaciones en los pecílidos es el gonopodio. El mecanismo de reproducción vivípara en pecílidos está asociado con la fertilización interna, la cual es posible por la modificación de los radios anteriores de la aleta anal del macho en un gonopodio; tanto la estructura como el arreglo de las partes que lo componen es utilizado en el ordenamiento sistemático de géneros y especies de pecílidos (Rosen y Gordon, 1953). La aleta anal está compuesta de 8 radios, de los cuales los que sufren mayor modificación en los machos adultos, son el 3, 4 y 5, que son de mayor tamaño y poseen segmentos con ornamentaciones como espinas o sierras, cuya función principal es la sensorial durante la fertilización. La disposición y número de sierras es distintivo de cada una de las especies. En *Poeciliopsis*, los radios 4 y 5 presentan sierra en los segmentos terminales, este género junto con los miembros de las tribus Girardinini y Quintanini y algunos de la Poecilini, son los únicos que presentan sierra en el radio 5 (Rosen y Gordon, *loc cit*). En un estudio posterior de Rosen y Bailey (1963) se señala únicamente a la tribu Girardinini con sierra en el radio 5. Como se puede observar, la presencia de sierra en este radio es difícil de ubicar, tal vez, por la posición del gonopodio, ya que muchas veces de acuerdo hacia donde esté dirigido el doblamiento del gonopodio, es como se pueden observar los segmentos con sierra, probablemente es el motivo de discrepancia entre los dos trabajos anteriores. Aún así, en la mayoría de los pecilinos el gonopodio no cuenta con sierra en el radio 5, la presencia de ésta es por lo tanto un carácter apomórfico y, en el complejo *P. gracilis*, la sierra del segmento 8 o 9 [**carácter 14**], es un carácter sinapomórfico (Fig. 17).

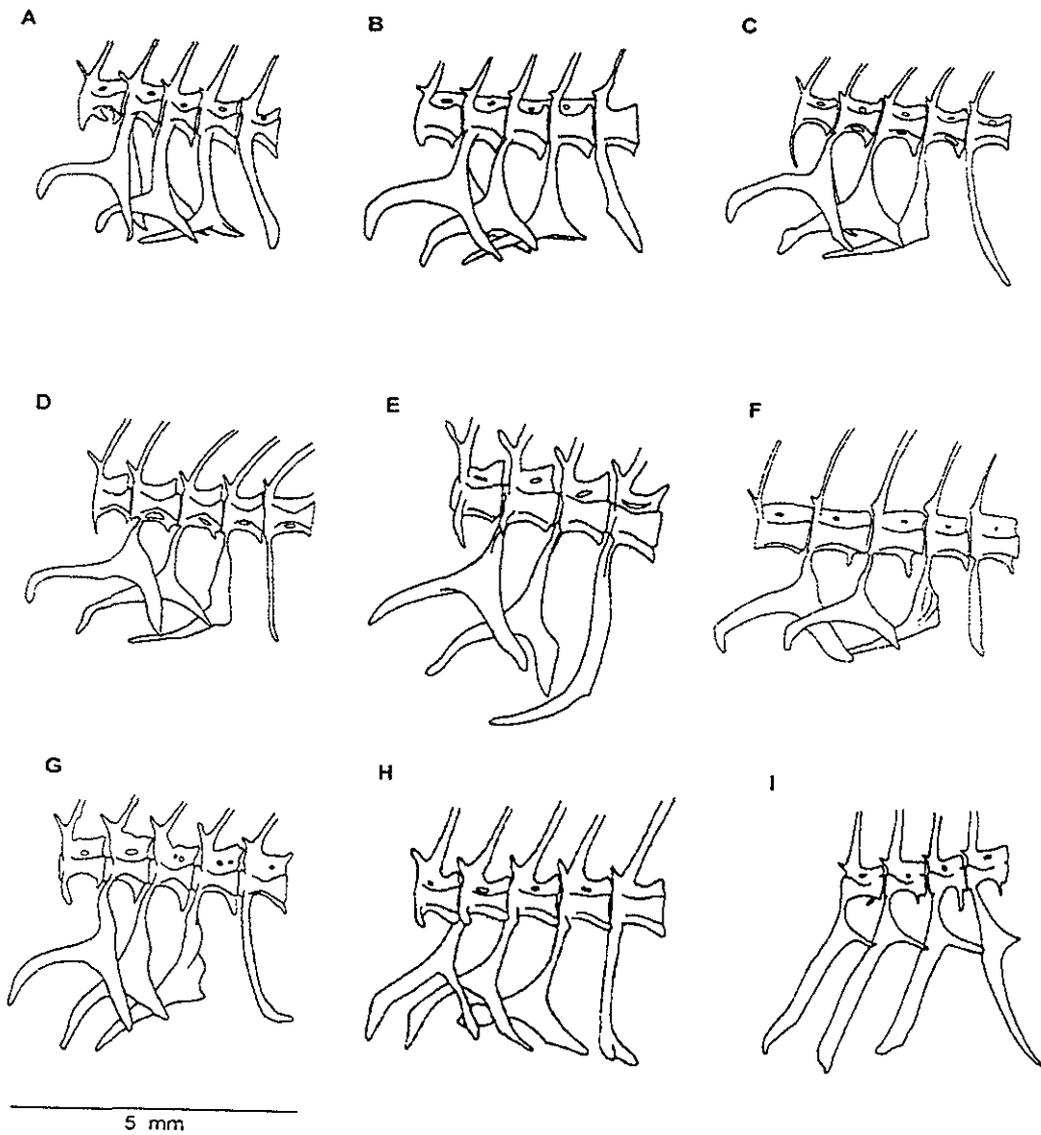


Figura 16. Suspensorio gonopodial; gonapófisis y procesos uncinados en las especies del complejo *P. gracilis*: **A)** *P. gracilis*, **B)** *P. lutzi*, **C)** *P. hnlickaj* y **D)** *P. catemaco*, en comparación con **E)** *P. elongata*, **F)** *P. fasciata*, **G)** *P. occidentalis*, **H)** *H. bimaculata*, e **I)** *Priapella olmea*.

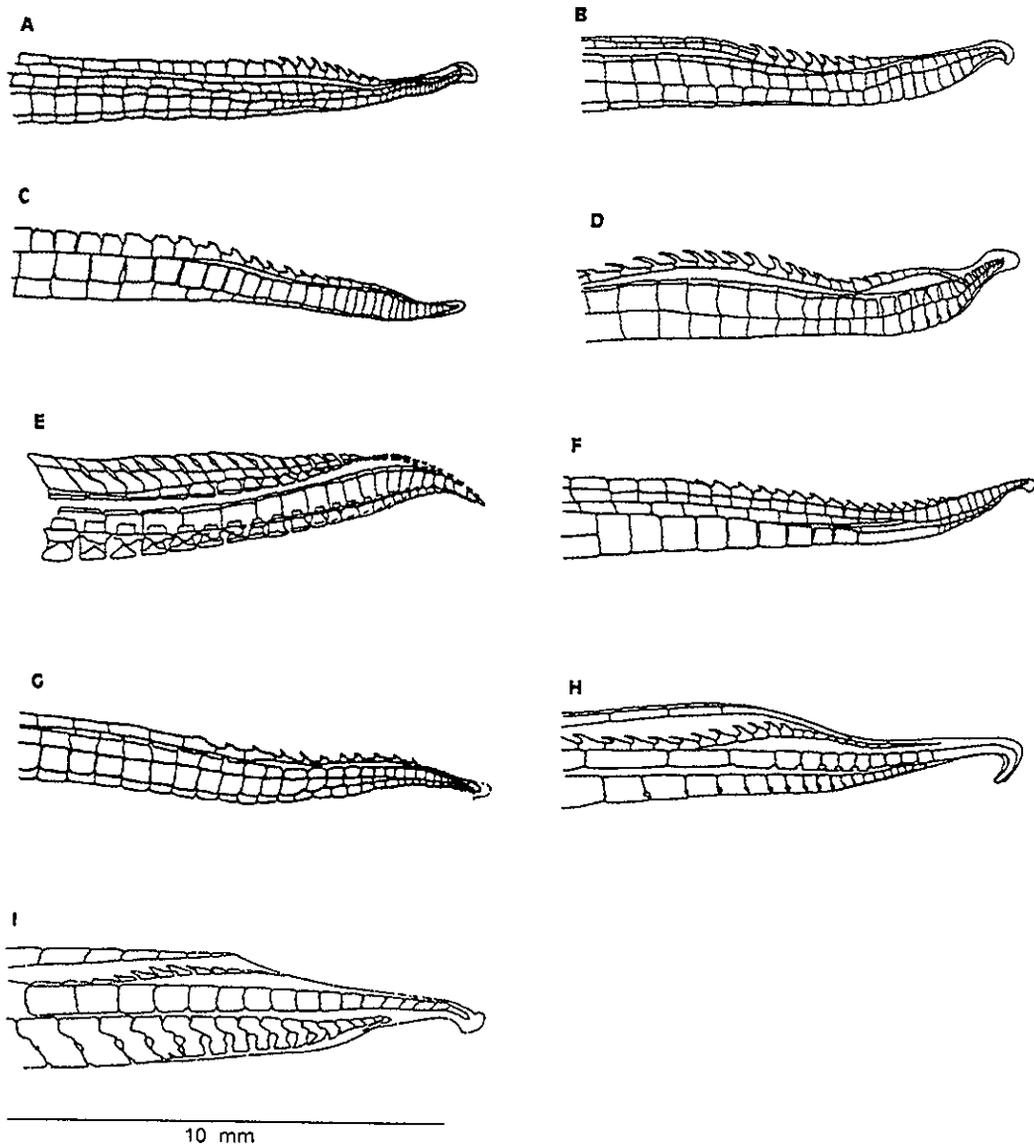


Figura 17. Gonopodio de las especies del complejo *P. gracilis*: A) *P. gracilis*, B) *P. lutzi*, C) *P. hnlickai*, D) *P. catemaco* y de los grupos externos: E) *P. elongata*, F) *P. fasciata*, G) *P. occidentalis*, H) *H. bimaculata*, e I) *Priapella olmeca*.

El carácter homoplásico que se presenta a nivel del complejo *P. gracilis* es la coloración oscura alrededor del ano [**carácter 27**] en *P. gracilis* y *P. lutzi*, la cual desaparece en las especies restantes. A nivel de complejo *P. gracilis*, este carácter representa una apomorfía, que posteriormente se convierte en una reversión en *P. hnilickai* y *P. catemaco*.

En el complejo analizado en este estudio, *P. gracilis* es la especie con más caracteres plesiomórficos del grupo. Entre las modificaciones que sufren las espinas hemales para dar origen a las gonapófisis se encuentran las prolongaciones en la parte ventral de las vértebras, localizadas posterior a la gonapófisis [**carácter 1**]; en casi todos los pecilinos éstas suelen ser largas alcanzando más de un cuarto de la longitud del eje gonapofisial, probablemente la forma y longitud de ellas esté relacionada a su vez con la forma y longitud de las gonapófisis; la situación contraria serían prolongaciones cortas como en el caso de *P. gracilis*, donde su longitud es menor a un cuarto de la longitud de la gonapófisis, lo que representa un carácter autapomórfico para *P. gracilis*. Analizando el desarrollo osteológico de las gonapófisis, la inserción de los procesos uncinados [**carácter 11**], las cuales constituyen las estructuras que sirven de sostén a los músculos que sujetan el gonopodio, presentan una tendencia a desplazarse hacia la parte superior del eje y por la localización observada de los procesos uncinados en *P. gracilis* y *H. bimaculata*, se considera que el carácter es una adquisición paralela para ambas especies.

Respecto al área de unión entre la espina neural y la vértebra [**carácter 22**], al nivel del complejo caudal, en *P. gracilis* y *H. bimaculata* es de igual longitud en estas especies. Por el desarrollo que presentan las espinas neurales, el área que cubren éstas para unirse a la vértebra en los pecilinos generalmente es menor a la longitud de la vértebra, por lo que este carácter es una adquisición paralela.

Dentro de las especies del complejo *P. gracilis* hay dos grupos que están más cercanamente relacionados entre sí; *P. gracilis* con *P. lutzi*, *P. hnilickai* y *P. catemaco*, por un lado (Fig. 18A) y por el otro, *P. hnilickai* y *P. catemaco* (ambas especies hermanas) con *P. lutzi* (Fig. 18B).

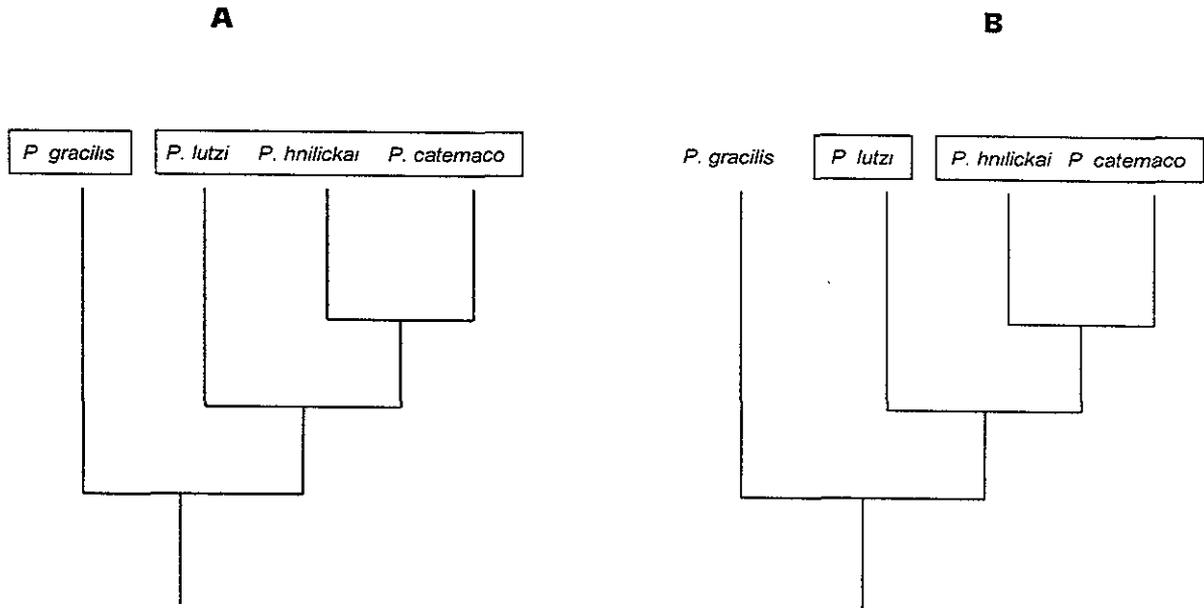


Figura 18. Cladograma que muestra las relaciones entre las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis*. A. *P. gracilis* con su grupo hermano. B. *P. lutzi* con su grupo hermano.

El grupo compuesto por *P. lutzi*, *P. hnilickai* y *P. catemaco* presenta las prolongaciones cartilaginosas que se forman sobre la parte dorsal de los centros pleurales [carácter 20], constituye un carácter sinapomórfico para el grupo, aparentemente en *P. gracilis* este carácter se encuentra muy desarrollado como en los grupos externos. Sin embargo, la naturaleza cartilaginosa de las prolongaciones no constituye un carácter que refleje transmisión de información genética, como lo son las estructuras óseas, en las cuales las modificaciones adquiridas heredables son más constantes. Al parecer, en estas especies las prolongaciones cartilaginosas se encuentran poco desarrolladas (Fig. 19), lo que indica que hubo una reducción en tamaño y forma.

En los teleósteos primitivos se observa que existe una relación uno a uno entre el centro ural y sus elementos ventrales y dorsales (Schultze y Arratia, 1989), por lo que la misma área entre la base de la parhipural 2 y centro pleural 2 [carácter 21], en *P. gracilis*, *P. fasciata*, *P. occidentalis*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca* se considera como un carácter

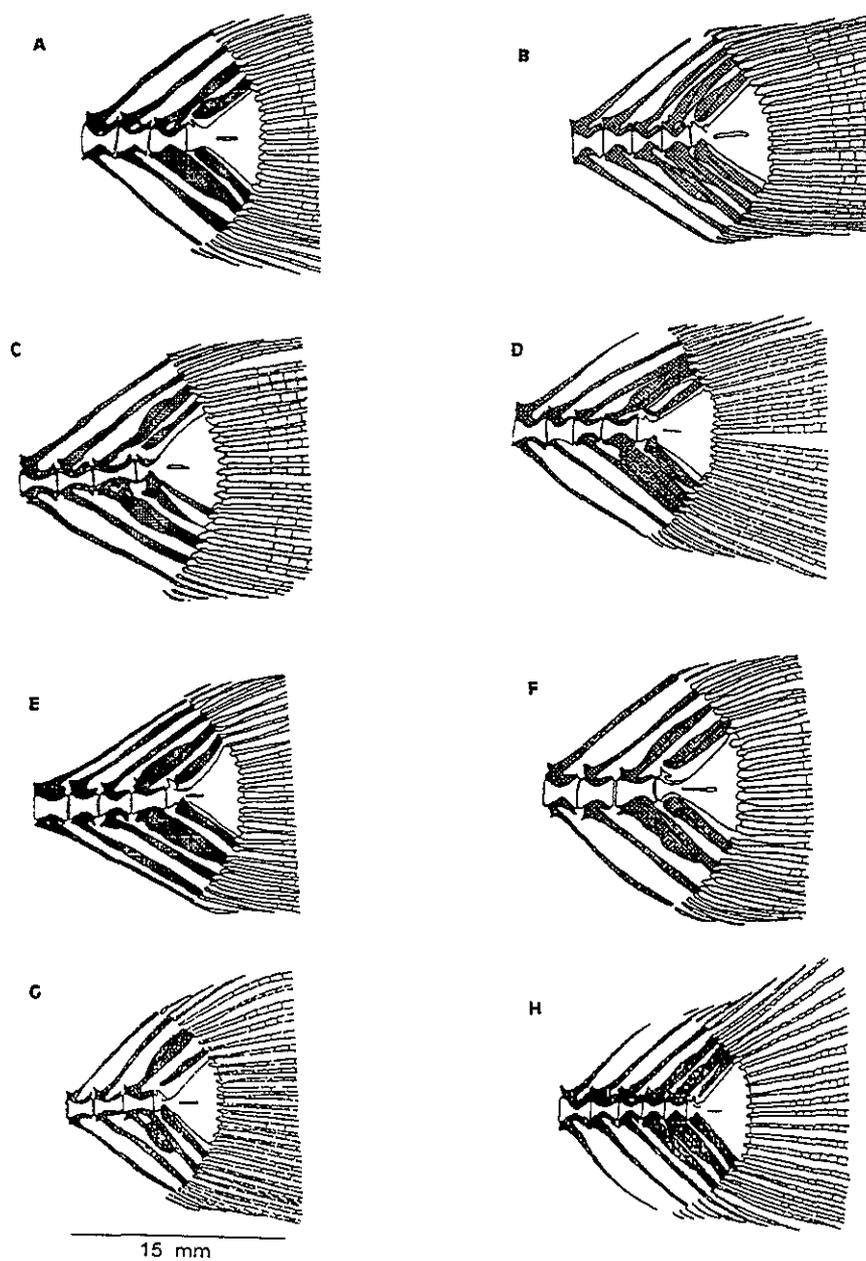


Figura 19. Últimas vértebras y esqueleto caudal de A) *P. gracilis*, B) *P. lutzi*, C) *P. hnlickai*, D) *P. catemaco*, E) *P. fasciata*, F) *P. occidentalis*, G) *H. bimaculata* y H) *Priapella olmea*.

simplesiomórfico. El caso contrario es menor área de unión entre estas estructuras (Fig. 19), estado de carácter sinapomórfico para *P. hniliickai*, *P. lutzi* y *P. catemaco*.

En los cladogramas de la figura 18A y B se muestra que *P. lutzi* y *P. gracilis* son dos especies diferentes y que, aunque son filogenéticamente muy cercanas, se separan en el cladograma por ocho caracteres, de los cuales dos son autapomorfías, que las definen como especies separadas al presentar caracteres únicos en cada una.

La pigmentación en pecilinos es el resultado de la combinación de una gran cantidad de pigmentos celulares diferentes, cuya manifestación se observa en la dermis y epidermis, existen al menos cuatro pigmentos básicos que componen el patrón de coloración en los pecilinos, estos son: los melanóforos (negro), los xantóforos (amarillo), eritróforos (rojo) e iridóforos (metálicos)(Fujii, 1969). Entre ellos existen los micromelanóforos y los macromelanóforos, los últimos en forma agregada sobre algunas regiones del cuerpo, representan patrones de pigmentación melanística característica de las especies (Angus, 1989).

El patrón de pigmentación no es un carácter que permita evidenciar relaciones filogenéticas; sin embargo, es evidente la diferencia en el tamaño y número de puntos oscuros en los costados del cuerpo en *P. gracilis* y *P. lutzi*. En *P. lutzi* se presentan más de 10 puntos oscuros en los costados del cuerpo (cuadro 6), de tamaño pequeño y de forma difusa, en comparación con *P. gracilis* en la que las manchas son de mayor tamaño y en promedio ocho. La coloración del cuerpo es oscura en el dorso y vientre en *P. lutzi* y, en *P. gracilis* es muy leve el tono oscuro, acentuándose más hacia los tonos plateados. Estas características en la coloración representan caracteres observables que pueden ayudar a la diferenciación de ambas especies.

De igual manera, el número de radios de la aleta caudal de *P. gracilis* está en un intervalo de 30 a 33 (33 moda) y en *P. lutzi* el número total es de 29 radios, aunque la diferencia entre ambas especies es un radio, se pueden delimitar claramente las dos especies (cuadro 3).

Respecto al número de escamas en la línea lateral, éste varía entre 31 y 32 en *P. gracilis* y entre 30 y 32 en *P. lutzi*, con una moda bien marcada en 36 y 32 respectivamente (cuadro 4).

Aunque algunos autores, como Rosen y Bailey (1963) y Miller (1983), consideran que constituyen ambas una sola especie, el análisis cladístico realizado en este estudio demuestra lo contrario por la presencia de autapomorfías en cada una de las especies, lo que las hace estar en clados diferentes y por clara diferencia de caracteres merísticos. Lo anterior confirma la opinión de Meyer *et al.* (1986) de que *P. lutzi* puede ser una especie válida.

Cabe señalar que los caracteres autapomórficos no definen la monofilia de cualquier grupo, pero en este análisis apoyan la validez de *P. lutzi*, como sucede con la banda oscura en el ojo [carácter 29], carácter sólo presente en esta especie (Fig. 20). En *Gambusia* y *Arthrophallus* se presenta una barra suborbital oscura que varía en forma y cantidad de melanóforos (Rauchenberger, 1989b), carácter que representa una autapomorfía para *P. lutzi*, siendo constante tanto en hembras como en machos y en juveniles y adultos. En *Gambusia*, el grado de expresión de la barra varía de acuerdo con la edad, sexo y estado fisiológico de los organismos.

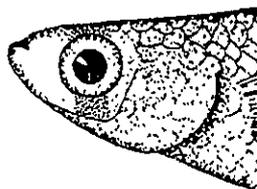


Figura 20. Barra suborbital observada únicamente en *P. lutzi*.

El problema de la sinonimia entre *P. gracilis* y *P. lutzi* existe desde 1848, fecha de la primera descripción de *P. gracilis* por Heckel, quien la designó como *Xiphophorus gracilis*, posteriormente surgieron al menos 11 sinonimias para la especie, en las que se incluye *P. lutzi*. Más recientemente Meyer *et al.* (1986) y Rauchenberger (1989a) plantearon la posibilidad de que sean especies separadas, hipótesis confirmada en este trabajo.

Meek (1904) y Regan (1906-1908 y 1913) autores que hasta 1908 ubicaban a *P. gracilis* en el sur de México y América central y a *P. lutzi* en ríos del sur de México,

propusieron claves para separar a ambas especies. Años después, Regan (1913) mencionó que *P. lutzi* además de estar en Oaxaca, Méx., se localiza en el río Motagua en Guatemala y *P. gracilis* se encuentra en el Lago Dueñas y Nacasil, Guatemala. Tal confusión acerca de los diversos nombres persistía hasta 1963, año en que Rosen y Bailey integraron las sinonimias en una sola especie *P. gracilis* con una amplia distribución, situación que describió Meyer *et al.* (1985b).

El clado que agrupa a *P. hnilickai* y *P. catemaco* (Fig. 12) está sustentado por dos caracteres homoplásicos; el primero es la ausencia de coloración alrededor del ano [carácter 27], la cual se manifiesta también en *P. fasciata*, *P. occidentalis*, *H. bimaculata* y *P. olmeca*. A nivel de las especies hermanas *P. hnilickai* y *P. catemaco*, este carácter es una reversión que se comparte con las especies antes mencionadas. La segunda homoplasia es la curvatura del eje gonapofisial I [carácter 2], al parecer es un paralelismo entre estas especies y *P. occidentalis*, ya que en los restantes grupos externos la característica es presentar el eje gonapofisial recto (Fig. 16). Aunque es un carácter no analizado en estudios anteriores, se puede suponer de acuerdo con Rodríguez (1997) en su estudio con *Xiphophorus*, *Alfaro* y *Pamphorichthys*, que el eje gonapofisial recto es un carácter en estado plesiomórfico. En este análisis el carácter apomórfico tiende a la forma de arco. Retomando la hipótesis del eje gonopodial recto como plesiomórfico y si en *P. hnilickai*, *P. catemaco* y *P. occidentalis* es curvo, entonces el carácter es una adquisición paralela.

Como resultado de este análisis, la coloración oscura alrededor de la abertura genital [carácter 28] es un carácter exclusivo de las hembras de *P. hnilickai* (autapomorfía). Este carácter se presenta también en los miembros del grupo *Gambusia panuco*, en las especies del género *Brachyrhaphis* del subgénero *Arthrophallus* y en algunas especies de *Gambusia* (Rauchenberger, 1989b). Es importante señalar que en este estudio no se especifica que la mancha alrededor de la abertura genital sea característica de las hembras, sin embargo, ha sido señalado como un carácter derivado y sinapomórfico en relación con lo observado por Peden (1973) para las hembras de la tribu Gambusiini. En *Poeciliopsis*, sólo *P. hnilickai* presenta esta coloración, igual que *Gambusia* y *Brachyrhaphis*, carácter que finalmente se convierte en una reversión en *P. gracilis*, *P. lutzi* y *P. catemaco*. Al igual que los demás caracteres relacionados con patrones de coloración, éstos están sujetos a factores fisiológicos y conductuales de las especies, pero que se mantienen constantes, aún en ejemplares conservados.

En *P. hnlickai*, la parte distal del eje gonapofisial es ligeramente curva [**carácter 7**], se plantea para este carácter que la dirección del cambio de carácter es de una posición recta pasando por ligeramente curva a completamente curva (Fig. 16), por lo que en este estudio, tanto en *P. hnlickai* y *P. occidentalis* el carácter representa una adquisición paralela.

En el caso de *P. catemaco*, la presencia de una muesca en la parte basal de la espina hemal [**carácter 23**] y la proyección ósea en la base de la epural [**carácter 24**] son caracteres autapomórficos de la especie (Fig. 19). Ambos representan modificaciones óseas del complejo caudal, localizadas en una estructura considerada muy importante para separar especies (Schultze y Arratia, 1989). La presencia y disposición de sierra en los radios del gonopodio suele ocurrir en los distintos géneros de la subfamilia Poeciliinae, llegando incluso a faltar, como en algunas especies de *Phallichthys*, *Priaprichthys*, *Neoheterandria*, *Gambusia*, *Belonesox*, entre otros géneros (Rosen y Gordon, 1953; Rosen y Bailey, 1963). Al igual que los géneros mencionados, la sierra en *Poeciliopsis* sólo se presenta en *P. catemaco* [**carácter 15**], así como en *H. bimaculata*, por lo que es una adquisición paralela en ambos, ya que está ausente en las demás especies analizadas en este estudio (Fig. 17). En *Poeciliopsis* no se han realizado a la fecha estudios sobre la función de la sierra, pero probablemente tenga la misma función que en *Xiphophorus*, la cual consiste en sujetar a la hembra durante la cópula (Rosen y Gordon, *loc cit.*).

En los ciprinodontiformes, las hipurales que en su conjunto componen el soporte de la aleta caudal, están simétricamente distribuidas en dos placas hipurales, una dorsal (fusión de la 3ª, 4ª y 5ª) y la otra ventral (fusión de la 1ª y 2ª), a su vez la fusión total de estas dos placas se puede presentar en varios grupos monofiléticos a nivel de géneros (Parenti, 1981). Dado que es difícil trazar la dirección de cambio de la fusión de las hipurales, puesto que todos los estados posibles se presentan entre los pecilinos, probablemente la ontogenia sería de ayuda, en algunos embriones se observan las dos placas separadas, estado que se presenta en seis de las ocho especies analizadas en este estudio, por lo que se infiere que las dos placas tienden a fusionarse por completo [**carácter 18**], carácter que representa una adquisición paralela en *P. catemaco* y *Priapella olmeca* (Fig. 19).

Relaciones con los otros complejos del subgénero *Poeciliopsis*.

De acuerdo a los resultados de este estudio, la comparación entre *P. fasciata* como representante del complejo *P. latidens-fasciata* y *P. occidentalis* del complejo *P. occidentalis* mostraron para ambas especies escasamente seis caracteres, de los cuales sólo una homoplasia los separa, lo que hacen suponer que las especies están muy cercanamente emparentadas, ya que no se encontraron suficientes caracteres que dieran sustento a los grupos. Es pertinente señalar que no fueron revisadas todas las especies de cada uno de los complejos para dar mayor peso a la hipótesis de cercanía filogenética entre ellas. Sin embargo, las autapomorfias los separan en ramas diferentes, colocando en este estudio a *P. fasciata* como especie hermana del complejo *P. gracilis*, es interesante hacer notar que *P. fasciata* no mostró homoplasias y que en los diferentes análisis siempre se mantuvo como hermana del complejo *P. gracilis*.

El carácter que separa el clado de *P. fasciata* del complejo *P. gracilis*, es la forma ligeramente curvada hacia adelante de parte anterior de la gonapófisis III [**carácter 8**], representando para *P. fasciata* una autapomorfia. Este estado de carácter es intermedio entre la forma completamente curvada (complejo *P. gracilis*) y la recta (*H. bimaculata* y *P. olmeca*), dirección de cambio congruente con el desarrollo de la gonapófisis en el que la presencia de procesos uncinados, junto con los músculos que sujetan al gonopodio, dan la forma curva para dar un mayor soporte al gonopodio (Rosen y Gordon, 1953).

En el caso de *P. occidentalis*, hay un carácter que diferencia a esta especie de los otros complejos, es la porción distal de la gonapófisis I sin engrosamiento [**carácter 4**], carácter que en los restantes pecilinos se manifiesta con engrosamiento, el cual aparentemente es constante. Los caracteres homoplásicos en *P. occidentalis* son adquisiciones paralelas compartidas con *P. hnlickai* y *P. catemaco* [**carácter 2**]. La fusión de hipurales, con su variación en los grados de fusión, es un patrón constante entre las especies de *Poeciliopsis*. Una mayor abertura entre las hipurales [**carácter 19**] en *P. lutzii* y *P. occidentalis*, representa una adquisición paralela. Siguiendo el desarrollo ontogenético de la placa hipúrica, en *Gambusia* se ha visto que en los embriones hay una gran abertura entre las hipurales, conforme se alcanza el estado adulto éstas se fusionan casi completamente (Rauchenberger, 1989b) y puesto que existe gran variación en los grados de fusión entre los pecilinos, se propone que la dirección del carácter es hacia una fusión completa de las hipurales, hasta formar una sola placa hipúrica.

La porción terminal del eje gonapofisial que inicialmente va del estado perpendicular [**carácter 9**] y que posteriormente sufre varios cambios alternativos hasta llegar a no perpendicular en *P. gracilis*, *P. catemaco* y *P. occidentalis*, representa una reversión paralela en estas especies.

Relaciones con los otros géneros

Heterandria bimaculata aparece en el cladograma como el género filogenéticamente más cercano a *Poeciliopsis*, lo que es de esperarse, ya que ambos pertenecen a la misma tribu Heterandriini. Mientras que *Priapella olmeca* es de la tribu Poecilini, por lo que aparece en segundo lugar de parentesco en relación al género. De acuerdo con la posición de la tribu Poecilini en las clasificaciones de Rosen y Bailey (1963) y de Rauchenberger (1989a), podría considerarse más plesiomórfico a este último grupo y apomórfico a la tribu Heterandriini, lo que se refleja en el cladograma obtenido en este estudio (Fig. 12).

El grupo hermano de las especies de *Poeciliopsis* analizadas en este estudio es *H. bimaculata*, los caracteres que los separan son las siguientes 12 sinapomorfias, las cuales son propias de *Poeciliopsis*.

Álvarez y Aguilar (1957) mencionan la presencia de expansiones laterales [**carácter 36**] a manera de "alas" en el eje gonapofisial I y II en *Poeciliopsis*, de igual manera el engrosamiento dorsal de los procesos uncinados II [**carácter 5**], este último observado en el presente análisis, son caracteres exclusivos del género y por lo tanto sinapomórficos y, que en el estudio que nos ocupa no se encontraron en *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca* (Fig. 16).

El grado de inclinación del eje gonapofisial con respecto a la vértebra [**carácter 8**], en muchos pecilinos es marcadamente agudo, carácter que es simplesiomórfico para *Poeciliopsis* y que en *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca* es casi recto (Fig. 16). Rodríguez (1997) menciona que la forma perpendicular es derivada para *Alfaro* y *Xiphophorus*, lo que corrobora la dirección de cambio del carácter de agudo a recto.

La presencia de la sierra en los últimos segmentos del radio 5a [**carácter 13**] es un carácter que en este estudio relaciona a *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*; también lo presenta la tribu Girardinini, en la que se incluyen *Girardinus*, *Quintana* y *Carlhubbsia*

(Rosen y Bailey, 1963), sin embargo, por la forma de la sierra *Girardinus cubensis* es el que podría ser el más cercano al complejo *P. gracilis*. De acuerdo con Rosen y Bailey (*op cit.*) también *Phalloptychus* debe tener sierra en los segmentos del radio 5a, aunque la forma en general no es igual a la de *Heterandria* y *Priapella*.

Como se discutió en el apartado del complejo *P. gracilis*, la presencia de sierra en los segmentos terminales [**carácter 14**] es un carácter que no lo presentan *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*, por lo que es simplesiomórfico para éstas y sinapomórfico para *Poeciliopsis* en este estudio; además de ser un carácter que Rodríguez (1997) menciona como una apomorfia para *Limia*, *Pamphorichthys*, *Alfaro* y *Xiphophorus*, ya que presentan sierra en los segmentos terminales del radio 4p.

El número de radios de la aleta caudal [**carácter 25**], por su variación en los diferentes géneros de la subfamilia Poeciliinae, no había sido considerado como carácter que pudiese separarlos filogenéticamente, no obstante, en este estudio se observó que probablemente haya una relación entre el número de radios principales y la forma del complejo hipural, es decir, al aumentar el espacio que ocupa la placa hipúrica, es mayor el número de radios que conforman la aleta caudal. En *Poeciliopsis* el número de radios principales fue de 9 a 11 y en *Heterandria* y *Priapella* siempre se contabilizaron 12 radios (Cuadro 3).

El número de radios caudales principales [**carácter 25**] es una característica importante en los teleósteos, aún cuando existe gran variación intraespecífica (Lundberg y Baskin, 1969; Arratia, 1982; Schultze y Arratia, 1988). Si la tendencia del número de radios principales es hacia la disminución (Schultze y Arratia, 1989), en *Heterandria* y *Priapella*, 12 radios constituyen un carácter simplesiomórfico y de 9 a 11 radios representa una apomorfia en *Poeciliopsis*.

Al parecer el patrón de pigmentación [**carácter 26**] no es un carácter informativo, como se mencionó en párrafos anteriores, por la gran variación que se presenta en las diferentes especies de la familia Poeciliidae; sin embargo, *Poeciliopsis* no es muy conocido por presentar pigmentación polimórfica y la poca variación de pigmentos ha sido bien documentada (Angus, 1989), aunque en muchos casos la separación a nivel de especie se basa en el patrón de coloración de los machos, el cual se mantiene constante en el estado adulto. Con respecto a *Heterandria bimaculata* que presenta pigmentación característica en forma de mancha sobre el pedúnculo caudal. En las distintas especies de *Heterandria*

existe poca variación de pigmentación, al parecer se mantiene constante el patrón de pigmentación. *Poeciliopsis* se caracteriza por tener pigmentación en forma de puntos oscuros, barras verticales u horizontales, o en su caso carecer de pigmento como *P. retropinna* y *P. viriosa*.

En las diferentes tribus de los Poeciliinae las costillas pleurales posteriores [**carácter 12**] son abruptamente curvadas hacia atrás y lateralmente expandidas, carácter que se observó en *Gambusia*, *Xenodexia* y *Brachyrhaphis* (Rodríguez, 1997) y en *Priapella olmeca* y *Heterandria bimaculata* (en este estudio), la ausencia de este carácter en *Poeciliopsis* representa una sinapomorfía para el género.

Existe una gran variación en la forma de la neurapófisis en los diferentes miembros de la subfamilia Poeciliinae, la forma espatulada [**carácter 32**], sólo se observa en *Poeciliopsis* (Fig. 15) lo que representa una sinapomorfía para el género y la forma triangular en *Heterandria* y *Priapella* sería un carácter simpliomórfico, esta forma también se observa en los miembros de la tribu Gambusiini (Rauchenberger, 1989b); la dirección de cambio que se propone para el carácter es de la forma triangular hacia la espatulada.

El tipo de dentición y número de dientes en los pecilinos es un carácter muy debatido por su alta variabilidad (Hubbs, 1936; Rauchenberger, 1989b). Sin embargo, en este estudio se observó que por el número de dientes [**carácter 35**] se agrupan los miembros de *Poeciliopsis*, el cual es mayor comparado con *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*. El carácter mayor número de dientes se interpreta como una sinapomorfía para *Poeciliopsis*. Entre los pecilinos *Priapichthys* y *Poecilia* son los que tiene entre 25 y 38 dientes en la mandíbula superior y los que tienen menos de 20 son *Quintana*, *Phalloceros*, *Carlhubbsia*, *Phallotorynus* y *Priapella* (Rosen y Bailey, 1963). De manera general se observa que predominan las especies con menor número de dientes (Fig. 21), por lo que se interpreta como un carácter plesiomórfico.

La aleta dorsal se inserta por detrás de la localización del ano en *Poeciliopsis* [**carácter 37**], al menos en *Heterandria* y *Priapella* la inserción de la aleta es antes del ano, este carácter separa a los géneros analizados.

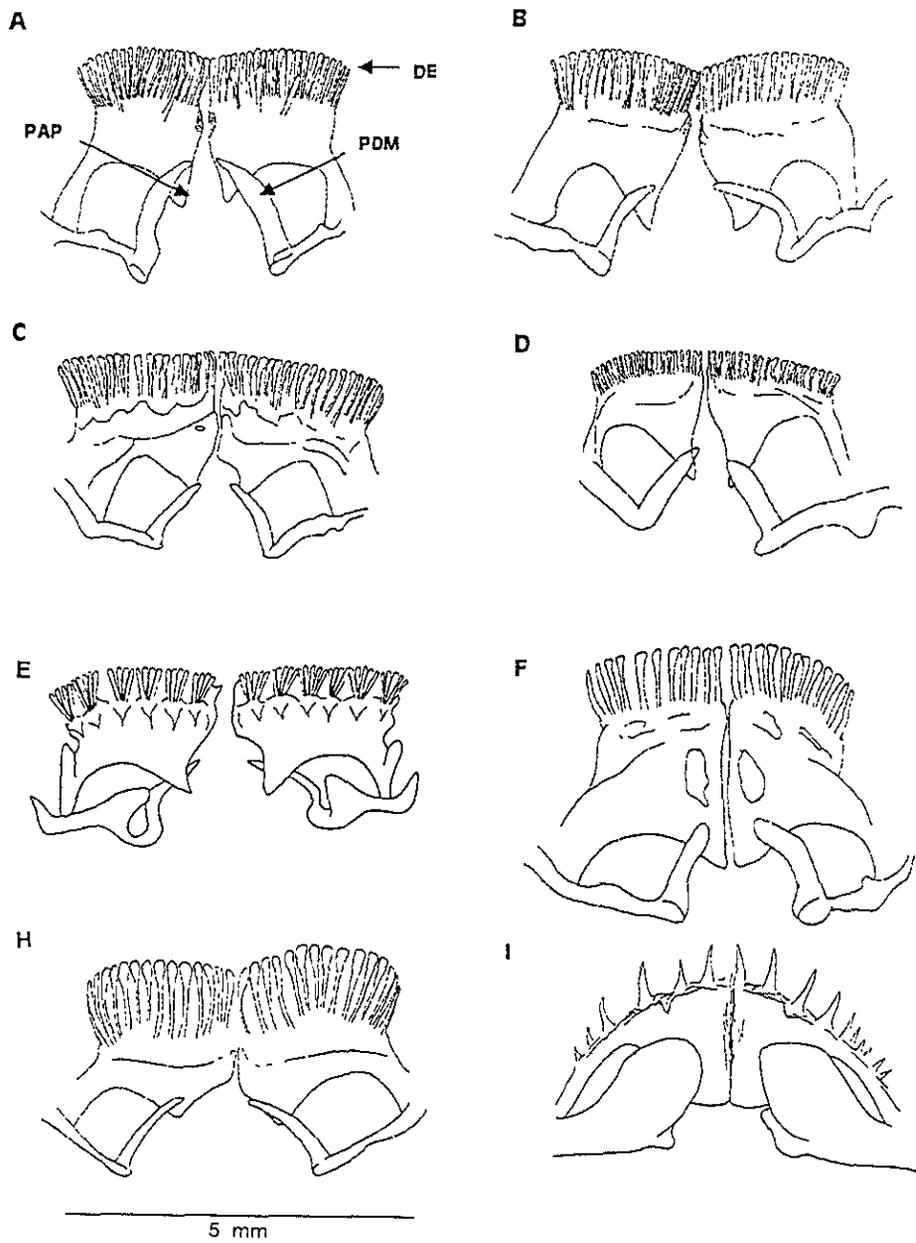


Figura 21. Mandíbulas superiores, con el tipo y número de dientes en cada una de las especies analizadas. A) *P. gracilis*, B) *P. lutzi*, C) *P. hniliickai*, D) *P. catemaco*, E) *P. elongata*, F) *P. fasciata*, G) *P. occidentalis*, H) *H. bimaculata*, e I) *Priapella olmeca*.

Al considerar únicamente una especie del género *Heterandria* (*H. bimaculata*) se corre el riesgo de que los caracteres considerados sean homoplásicos, como corresponde a la presencia de sierra en el radio 4p [**carácter 15**] y a la fusión de las hipurales [**carácter 18**], ambas en este análisis representan una adquisición paralela entre esta especie y *P. catemaco*. De igual manera la unión entre la espina neural y la vértebra [**carácter 22**], es una adquisición paralela compartida con *P. gracilis* (estos caracteres se discuten anteriormente como homoplasias de *P. gracilis*).

En *Priapella olmeca* la mayoría de los caracteres se encuentran en estado plesiomórfico, lo que la coloca en una posición muy basal del árbol, en este estudio, sólo se encontró que existe una autapomorfía [**carácter 17**] y una homoplasia [**carácter 11**], la primera como carácter propio de la especie.

Se ha observado que hay una relación proporcional entre la forma y tamaño de los centros pleurales, urales y las epurales [**carácter 17**], situación que comparten las especies de *Poeciliopsis* y *H. bimaculata*. En *Priapella olmeca* el área de las crestas neurales se reduce con respecto a la epural, carácter que representa una apomorfía para esta especie (Fig. 19). Al igual que en las prolongaciones cartilagosas del centro ural, la tendencia es hacia la reducción de área.

El carácter inserción de los procesos uncinados en la porción media del eje es una adquisición paralela compartida por *Priapella olmeca* con *Poeciliopsis gracilis* (discutida en párrafos anteriores).

De manera general y de acuerdo con diversos estudios, en los últimos años, se ha demostrado que el esqueleto caudal de los peces teleósteos es de especial interés en el estudio de relaciones entre los peces (Fujita, 1989; Schultze y Arratia, 1989); por lo que en este análisis el complejo hipural presentó caracteres apomórficos [15, 17, 18, 19, 20, 21, 22, 23, 24] que aportaron información que permitió evidenciar relaciones filogenéticas importantes dentro de los Poeciliinae.

BIOGEOGRAFÍA

Distribución del complejo *Poeciliopsis gracilis*

La distribución general de las especies del complejo *P. gracilis*, se encuentra localizada en la región centro y sur de México, dentro de la provincia Usumacinta la cual comprende el área del Río Papaloapan al Río Polochic, Guatemala, con sus dos grandes divisiones o cuencas: la Grijalva-Usumacinta y la Papaloapan-Coatzacoalcos; y las dos menores, la Península de Yucatán y la Polochic-Lago Izabal (Miller, 1966).

La distribución de las especies puede ser descrita en dos patrones: el primero incluye a las especies endémicas; una en la región de Los Tuxtlas, Ver., otra en la vertiente del Pacífico y, una especie asociada a cuerpos de agua a una altura entre 1,000 y 2,000 msnm en Chiapas; el segundo corresponde a una especie ampliamente distribuida en la cuenca del Grijalva-Usumacinta (Fig. 22).

Especies Endémicas

P. catemaco es el único taxón del género en el Lago de Catemaco, el cual se encuentra ubicado en una montaña volcánica aislada, aproximadamente a 340 msnm en la región de los Tuxtlas, Veracruz, cuenca del Papaloapan y dentro de la planicie costera del Golfo de México (Ferrusquía, 1993). El único tributario importante del lago es el Río Cuetzalapan; a su vez, la salida más grande de agua del lago es a través del Río Grande de Catemaco, con destino final en el Río Papaloapan, Ver. Este lago se ubica dentro de una región tropical lluviosa con temporadas de estiaje no definida (Soto y Gama, 1997). De las especies del género *Poeciliopsis*, sólo *P. catemaco* es semipelágica (Miller y Van Conner, 1997), adaptada a ambientes lacustres, con caracteres morfológicos que le han permitido vivir en aguas abiertas como las que se presentan en el Lago de Catemaco (Miller, 1975).

En los ríos del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, se localiza *P. lutzi*, dentro de una de las provincias geológicamente más complejas de México: la Sierra Madre del Sur, particularmente en la subprovincia denominada Planicie Costera del Pacífico (Ferrusquía, 1993), la cual es una angosta franja de tierra comprendida de Acapulco, Gro. hasta el Río Verde, Oax, en el Istmo de Tehuantepec, con una amplitud de 10 km y una longitud aproximada de 20 km. Como parte de la provincia Sierra Madre del Sur, se ubica la

provincia ictológica denominada Chiapas-Nicaragua, que se caracteriza por su baja diversidad como consecuencia de la poca descarga y lluvia que recibe (Miller, 1966).

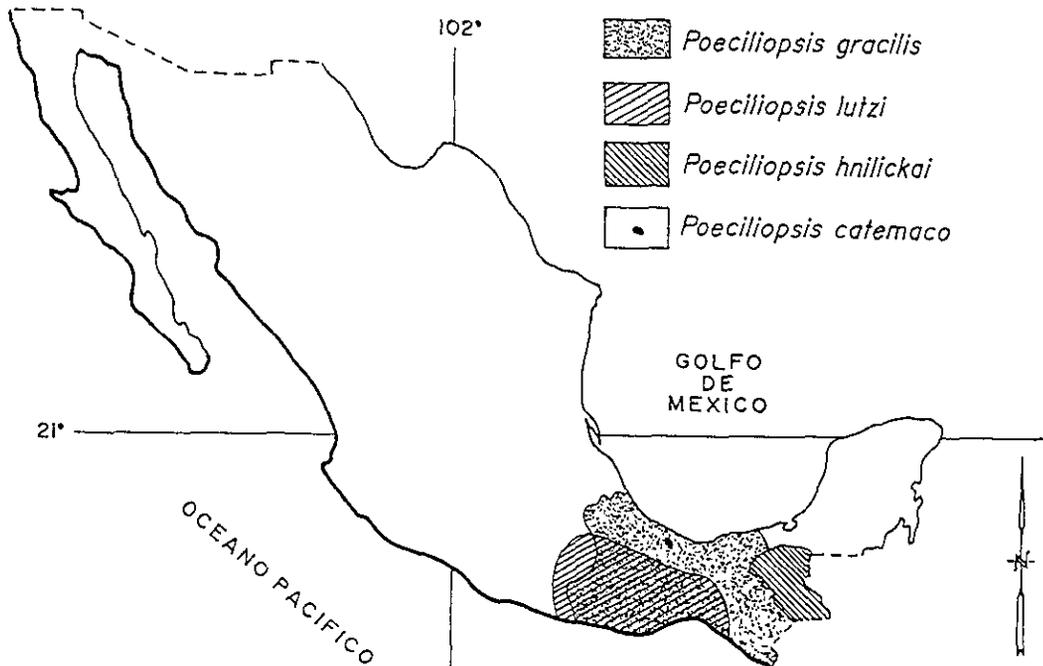


Figura 22. Distribución de las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis* en México.

P. hnlickai es endémica de las partes altas del sistema de ríos Grijalva-Usumacinta (Miller, 1986). Lozano y Contreras (1987) colectaron gran cantidad de ejemplares de esta especie en el Valle Central de Chiapas. En 1993 fue colectada por Espinosa y colaboradores en la localidad tipo, así como en las lagunas de Montebello, Chis., a una altura comprendida entre 1,000 y 2,000 msnm. De acuerdo con la clasificación morfotectónica de México, propuesta por Ferrusquía (1993), la distribución de *P. hnlickai* corresponde a la Sierra Madre de Chiapas, en la subprovincia denominada depresión Central, que se caracteriza por un clima templado húmedo (García, 1988).

Especie de amplia distribución

Poeciliopsis gracilis se distribuye ampliamente en el sureste de México, en la vertiente del Atlántico, desde el Río Chachalacas, Ver. hasta el oriente de Guatemala (Motagua) y en el Pacífico de Honduras. La cuenca Grijalva-Usumacinta es una de las áreas donde se le encuentra con mayor frecuencia, la cual comprende el sur de México a Honduras. En esta cuenca se encuentra la mayor diversidad de peces dulceacuícolas en Centroamérica (Miller, 1966).

Distribución de los grupos externos

La distribución de las especies de los grupos externos comprende la parte más norteña y sureña de la distribución general del género *Poeciliopsis*, así como algunas áreas compartidas con el complejo *P. gracilis*, como es el caso de *P. fasciata*, *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca* (Fig. 23).

Poeciliopsis occidentalis es una especie endémica de la cuenca del Río Gila en Nuevo México y en el Río Santa Cruz, Arizona, E.E.U.U. y, en la cuenca del Río Yaquí, en la planicie costera del estado de Sonora, México (Rosen y Bailey, 1963; Álvarez, 1970; Meffe, 1983; Meyer *et al.* 1985b).

Poeciliopsis fasciata se distribuye en la vertiente del Pacífico mexicano, desde la laguna de Coyuca, Gro. hasta el Río Pijijapan, Tonalá, Chis. Así como en la vertiente atlántica en la cabecera del Río Coatzacoalcos, Oax. (Rosen y Bailey, 1963).

Poeciliopsis elongata, es una especie con distribución centroamericana, se encuentra en las costas del Pacífico de Costa Rica, oriente y centro de Panamá (Hildebrand, 1938; Meyer *et al.* 1985b).

Priapella olmeca se distribuye en los ríos de la Palma y Agua Fría y en la Laguna Escondida, dentro de la región de los Tuxtlas en el estado de Veracruz. Se considera endémica del área, ya que únicamente ha sido colectada en la localidad tipo y en los cuerpos de agua aledaños (Meyer y Espinosa, 1990).

El límite norte de la distribución de *Heterandria bimaculata* es el Río Tamesí al sur de Tamaulipas, en la costa atlántica de México y su límite sur llega a Nicaragua (Rosen y Bailey, 1963), incluyendo gran parte de la península de Yucatán (Vega-Cendejas *et al.*, 1997, Schmitter-Soto, 1998). Actualmente se encuentra introducida de manera artificial en la cuenca alta del Río Balsas y en otros cuerpos de agua del país; como son los canales de Xochimilco, en el Valle de México (Miller, 1974; Gaspar-Dillanes, 1988; Espinosa *et al.*, 1993).

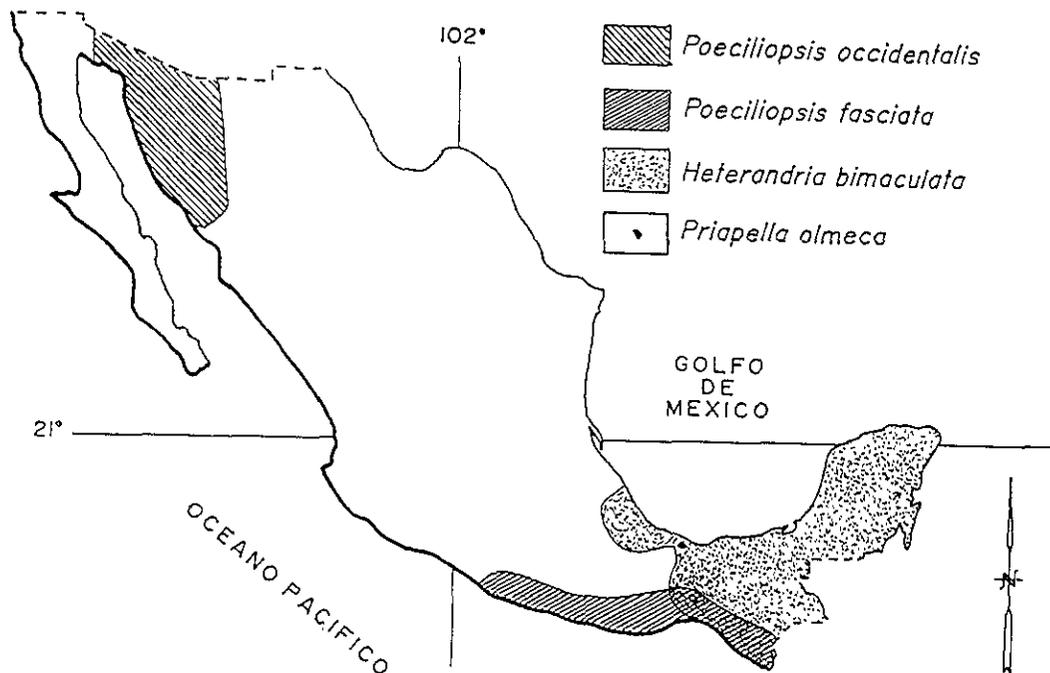


Figura 23. Distribución de los grupos externos: *Poeciliopsis occidentalis*, *P. fasciata*, *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*.

Áreas geográficas

La hipótesis de distribución histórica del complejo *P. gracilis* está sustentada por el análisis filogenético. En la figura 24 se muestran las provincias morfotectónicas propuestas por Ferrusquía (1993) y las áreas de distribución de los taxones terminales.

Mediante la relación de parentesco entre las especies del complejo *P. gracilis* se puede inferir la historia geológica de la región. El grupo *P. gracilis* está presente en una área restringida de la cuenca del Grijalva-Usumacinta, dentro de la provincia ictiológica Usumacinta, la cual cuenta con el mayor número de endemismos en peces en Centroamérica (Miller, 1966).

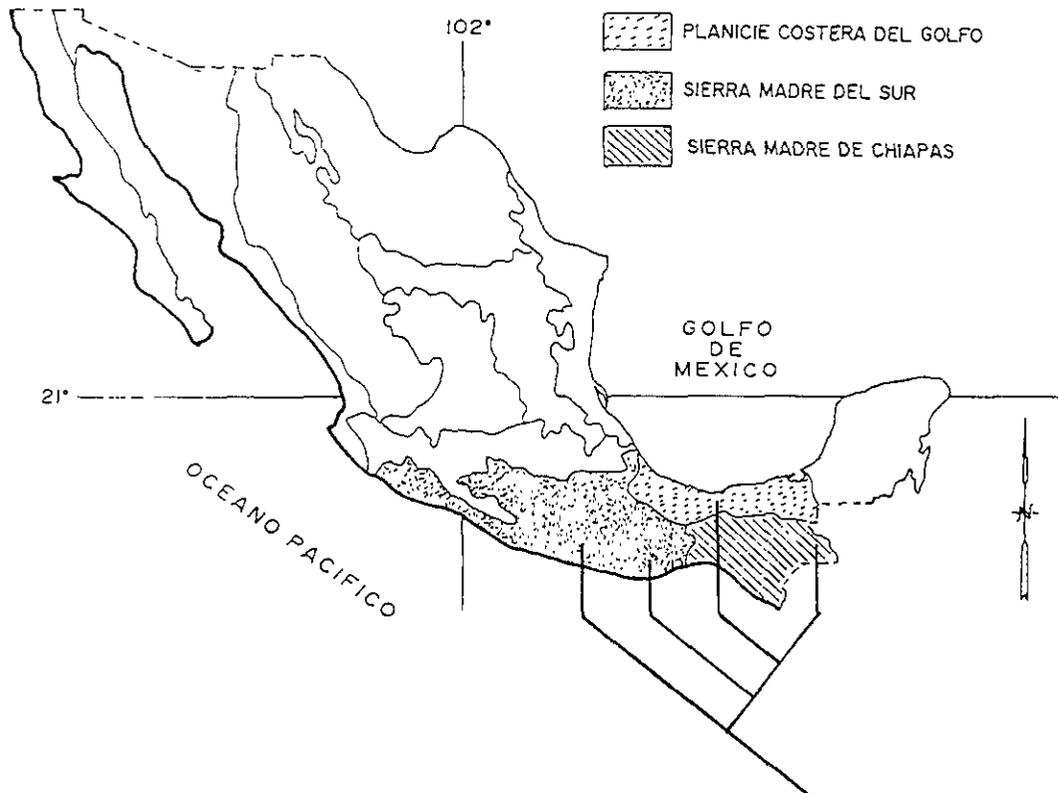


Figura 24. Provincias morfotectónicas propuestas por Ferrusquía (1993) y las áreas de distribución de los taxones terminales.

La laguna de Catemaco es resultado de un evento geológico vicariante, se formó por procesos volcánicos durante el Terciario superior, aparentemente quedó aislada de los cuerpos de agua originales, durante una siguiente serie de emisiones volcánicas en el Pleistoceno (Torres-Orozco *et al.*, 1997).

La región de los altos de Chiapas, lo que correspondería a la Depresión central en la Sierra Madre de Chiapas, se formó por una fuerte actividad tectónica regional que incluyó plegamientos y fallas con desplazamientos verticales y laterales, probablemente relacionados con la evolución de la placa del norte de Centroamérica (Ferrusquía, 1993); formando cuerpos de agua como pequeños lagos en las partes altas de la sierra, así como ríos que originalmente tuvieron conexión con los que se localizan en las partes bajas de la zona y que en la actualidad se comunican a través de una gran cantidad de ríos que se bifurcan en la parte costera.

Desde el punto de vista geológico, las regiones de Oaxaca principalmente y Chiapas en su parte costera, son consideradas como de las más complejas de México (Ferrusquía, 1993), lo que hace difícil trazar una historia evolutiva que explique cómo se fueron separando las poblaciones de *P. lutzi* de *P. gracilis*.

El patrón de distribución de las especies del complejo *P. gracilis*, muestra tanto alopatría como simpatría; es decir, existe disyunción total entre las áreas de distribución de al menos dos especies; pero también, se da una sobreposición total o parcial de áreas, incluyendo dos tipos de simpatría propuestas por Papavero (en Espinosa y Llorente, 1993), la alelopatría, que se define cuando dos especies presentan áreas de distribución diferentes con una área de intersección no vacía y la endopatría que aparece cuando de dos áreas de distribución una está incluida en la otra.

La amplia distribución de *P. gracilis* (en el sur de México y a ambos lados de Centroamérica), una mayor cantidad de caracteres plesiomórficos y la gran cantidad de lugares donde habita (euritopía), como pequeños estanques sucios hasta arroyos de corriente rápida y agua cristalina (Meyer *et al.*, 1985b), indica la capacidad que tiene para tolerar grandes intervalos ecológicos, que le permiten ocupar más de una provincia fisiográfica, por lo que es una especie endopátrida con respecto a *P. catemaco* y *P. hnilickai*; así mismo, es alelopátrida con respecto a *P. lutzi*. No obstante, a pesar de su amplia distribución, no se encuentra en simpatría ecológica con alguna de las otras especies del complejo *gracilis*.

En el caso de *P. catemaco*, ésta sólo se distribuye en el Lago de Catemaco, Ver. México; Miller (1975) registró a la población más cercana de *P. gracilis* en el Río Bravo, también conocido como Río Tuxtla (Tamayo, 1949), un afluente de ese lago, separado por una gran barrera, el Salto de Eyipantla, distribución que fue corroborada por colectas realizadas en la región en 1994, por personal de la Colección Ictiológica del IBUNAM. Por lo que es una especie alopátrida con respecto a *P. lutzi* y *P. hnlickai*.

Al quedar aislado el lago de Catemaco, una pequeña población ancestral de *P. lutzi* permaneció ahí y posteriormente dio origen a *P. catemaco*, los ejemplares analizados en el presente estudio de esta especie muestran caracteres derivados en comparación con *P. lutzi*, taxón que conserva mayor cantidad de caracteres plesiomórficos (Fig. 12). Una probable explicación del origen de *P. catemaco* es mediante el análisis de la dirección del sistema hidrológico de la cuenca del río Papaloapan y la orografía de la zona, esto hace probable que una pequeña población de *P. lutzi* quedara geográficamente aislada y con el tiempo dio origen a *P. catemaco*, a través de un proceso de especiación alopátrica en su modalidad peripátrica (Fig. 22). El patrón de distribución de caracteres es congruente, en parte, con lo que plantea Miller (1975), al señalar a *P. catemaco* como un derivado lacustre de *P. gracilis*; sobre todo si consideramos que *P. lutzi* ha sido identificada como una subpoblación de *P. gracilis* (Miller, *com. per.*) y que en este estudio resultaron ser filogenéticamente cercanas.

En lo que se refiere a *P. lutzi*, cladísticamente resultó ser una especie distinta de *P. gracilis*, aún cuando por su distribución sean alelopátridas; al parecer la alelopatría en este caso es de aparición reciente o apomórfica y que en su origen ambas especies eran simpátricas, lo que conduciría a suponer que efectivamente *P. lutzi* es una especie válida; afectada durante el proceso de especiación por procesos de vicarianza geológica y fisiográfica.

En el caso de *P. lutzi* se plantea la hipótesis que su aparición como especie se dio probablemente a través de especiación simpátrica, partiendo de que la distribución de *P. gracilis* incluye a la de *P. lutzi* (Fig. 22) y como resultado de procesos de selección y aislamiento reproductivo se originó *P. lutzi*, los cuales se expresan en las ligeras diferencias morfológicas y merísticas en cada una de las especies, a tal grado que los descendientes de la población parental (hermana de *P. gracilis*) son ahora *P. lutzi*. En este tipo de proceso de especiación, los cambios morfológicos no son muy apreciables, por lo que las dos especies son muy similares y pueden llegar a ser consideradas especies hermanas "sibling

species" de acuerdo con Mayr y Ashlock (1991), situación que ocurre entre *P. gracilis* y *P. lutzi*, dentro de la vertiente del Pacífico mexicano. El término "complejo de especies" para el género *Poeciliopsis* es utilizado por Meyer *et al.* (1986) y Rauchenberger (1989a) y es aplicado a los pecilinos morfológicamente similares y cercanamente emparentados. Otro estudio en el que se menciona el término "complejo", es el de Schultz y Miller (1971) en el que discuten si por similitud morfológica y de distribución se pueden agrupar a varias especies de *Poecilia* en un complejo denominado *Poecilia sphenops*; o si la variación encontrada entre las especies consideradas es resultado de formas polítipicas.

Poeciliopsis hnilickai está geográficamente restringida a las partes altas de la Sierra Madre de Chiapas, en apariencia la temperatura y la altitud son los principales factores que determinan la distribución de esta especie, ya que no se han documentado registros de localidades menores a esta altitud, ni en ambientes tropicales; este taxón constituye junto con algunas especies de *Profundulus* una de las pocas especies que viven por arriba de 1500 m en Centroamérica (Miller, 1966). El proceso de especiación de *P. hnilickai* es de tipo alopátrico, ya que las barreras de temperatura y altitud permitieron un aislamiento periférico vicariante y que al comparar la amplia distribución de *P. gracilis*, como especie ancestral del complejo, seguida por la cercanía geográfica de *P. lutzi*, con la distribución muy puntual de *P. hnilickai*, probablemente su aparición se dio vía microvicarianza a partir de *P. lutzi*.

De manera general, en el complejo *P. gracilis* se presenta distribución alopátrida, esto se ve reflejado principalmente en las especies endémicas como sería el caso de *P. catemaco*, *P. hnilickai* y *P. lutzi*, cuyas áreas de distribución son en su totalidad disyuntas desde el punto de vista geográfico y ecológico. Esta distribución apoya el planteamiento de Miller (1986), de catalogar a la cuenca Grijalva-Usumacinta como el segundo centro de endemismo de México.

Entre los factores que han contribuido a la formación de endemismos en el complejo *P. gracilis* se encuentran la fragmentación topográfica y la intensa actividad volcánica en la región de los Tuxtlas, Ver. Situaciones que particularmente para *P. catemaco*, junto con otras 11 especies de peces, les permiten formar una fauna insular en la cuenca del Papaloapan (Miller y Van Conner, 1997). Con respecto a *P. hnilickai*, un factor importante es la formación de áreas montañosas como consecuencia de la fuerte actividad tectónica en la Sierra Madre de Chiapas (Ferrusquía, 1993). Para *P. lutzi*, como se menciona en párrafos anteriores, es difícil de explicar por la complejidad tectónica del área, ya que se presentan estratos geológicos tanto del Mesozoico como del Cenozoico, e incluso posiblemente del

Precámbrico y del Paleozoico (Ferrusquía, *loc cit.*), lo que dificulta establecer una posible relación con los estratos geológicos en los que se encuentran las especies restantes del complejo *P. gracilis*.

Este patrón de evolución del complejo *P. gracilis* es semejante al que postulan Hubbs y Springer (1957) para los miembros del grupo *Gambusia nobilis*. Es probable que la formación de las especies del grupo *Gambusia nobilis* junto con *P. catemaco*, *P. lutzi* y *P. hnilickai*, sea resultado de aislamiento a través de barreras geográficas. Estas últimas especies estuvieron sometidas a variaciones geográficas y ecológicas que las condujeron a adaptarse a condiciones de vida muy particulares diferenciándose entre sí a través de caracteres autapomórficos, los cuales se han mantenido constantes, dado que el tamaño del área de distribución es reducida y los cambios ambientales han sido mínimos por su reciente formación geológica.

Por el contrario, *P. gracilis* al estar dentro de una amplia gama de hábitats y de regiones fisiográficas sugiere contar con plasticidad genética, lo que le ha permitido conservar caracteres plesiomórficos (Regla de progresión de Hennig, 1966). Contreras-MacBeath y Ramírez (1996) observaron en poblaciones de *P. gracilis* del Río Cuautla, Mor., que parte del éxito en ambientes extremos, se debe a las distintas estrategias reproductivas que desarrollan. Por lo que *P. gracilis* es un claro ejemplo de la plasticidad genética, característica de los pecilinos como respuesta a la gran variedad de ambientes en los que se encuentra, dentro de una área geográfica muy amplia (Trexler, 1989).

En los grupos externos se observa que los patrones de distribución son compartidos con algunas de las especies del complejo *P. gracilis*. Así, *P. fasciata* es simpátrida con *P. gracilis* en la región costera de Oaxaca y Chiapas; y con *P. lutzi* en la parte correspondiente a Oaxaca en el Istmo de Tehuantepec. El hecho de ser especies simpátridas aumenta la probabilidad de cercanía morfológica y filogenética, hipótesis sustentada por la teoría de la vicarianza (Wiley, 1980; Wiley, 1988a, b), por lo que es muy probable que la cercanía en distribución apoye el supuesto de que *P. fasciata* sea el grupo hermano filogenéticamente más cercano a las especies del complejo. Por otro lado, *P. occidentalis* y *P. elongata*, son por completo alopátridas con las especies del complejo *P. gracilis*, además de estar filogenéticamente poco relacionadas con *P. fasciata*, *H. bimaculata* y *Priapella olmeca*.

Al conjuntar la distribución de las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis* se nota una mayor afinidad por la vertiente del Pacífico, región de la cual probablemente se dio la

subdivisión a partir de la amplia distribución de una especie ancestral (*P. gracilis*), que a su vez dio origen a especies con un mayor número de caracteres apomórficos (*P. hnilickai* y *P. catemaco*), las cuales están restringidas a áreas geográficas pequeñas, como consecuencia de eventos geológicos recientes, como sería el caso de la Sierra Madre de Chiapas y la región volcánica de los Tuxtlas. Lo que conduce a suponer que los orígenes del complejo *P. gracilis* se encuentran en el sureste de México, antes del Pleistoceno y que la distribución actual de las especies es una consecuencia del levantamiento de la Sierra Madre Occidental durante el Pleistoceno, que ocasionó que pequeños cuerpos de agua de la vertiente del Pacífico quedaran y formaran parte de la vertiente atlántica con su respectivo componente faunístico. Esto se apoya con la hipótesis que plantea Bussing (1976) para *Poeciliopsis*, en la que supone que el género es derivado del elemento antiguo del sureste, es decir, que estaba restringido a la vertiente del Pacífico mexicano, América Central y Colombia y que posteriormente mediante diferentes procesos de especiación, su distribución comprendió parte de la vertiente de Atlántico.

CONCLUSIONES

1. De acuerdo al análisis filogenético (cladístico) basado en la osteología y merística de las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis*, se comprueba que es un grupo monofilético sustentado por siete sinapomorfias.
2. A su vez, se encontró que dentro del complejo *P. gracilis*; *P. gracilis* presenta mayor número de caracteres plesiomórficos, mientras que *P. catemaco* junto con *P. hnilickai* son las especies con más caracteres apomórficos.
3. *P. hnilickai* y *P. catemaco*, son especies endémicas y con mayor cantidad de caracteres apomórficos.
4. Tanto *P. fasciata* como *P. occidentalis* muestran sólo seis caracteres útiles, de los cuales dos son autapomorfias y cuatro son homoplasias. Esto hace suponer que las especies están cercanamente emparentadas, ya que no se encontraron suficientes caracteres para sustentar las ramificaciones, o probablemente tendrían que revisarse todas las especies de cada uno de los complejos para establecer cuales son las relaciones entre ellas.
5. La especie hermana del complejo *P. gracilis* es *P. fasciata*, la cual no mostró homoplasias y en los diferentes análisis siempre se mantuvo como hermana del complejo, apoyada por caracteres sinapomórficos.
6. Se plantea la hipótesis de que el origen del complejo *Poeciliopsis gracilis*, fue durante el Pleistoceno y que las especies integrantes surgieron más tarde en las áreas de su distribución actual.
7. Muchas de las homoplasias encontradas en este estudio son de *P. gracilis*, por lo que se puede concluir que es la especie del complejo *P. gracilis* con más caracteres plesiomórficos, los cuales son compartidos con *H. bimaculata* y *Priapella olmeca*; situación que se ve apoyada por la amplia distribución geográfica del taxón en el sureste

de México; lo que conduce a suponer que *P. gracilis* es la especie filogenéticamente basal con mayor número de plesiomorfias.

8. Se comprueba, con el apoyo de una autapomorfía y cuatro caracteres merísticos, que *P. lutzi* es una especie válida.

Finalmente, es necesario señalar que este tipo de estudios, con un enfoque cladístico y biogeográfico, en peces de agua dulce, son escasos en particular en México, por lo que se recomienda se intensifiquen los esfuerzos para un mejor conocimiento de la ictiofauna del país.

LITERATURA CITADA

- Álvarez del Villar, J. 1950. *Claves para la determinación de especies en los peces de las aguas continentales mexicanas*. Secretaria de Marina, Dir. GraI. Pesca e Industrias Conexas. México. 137 p.
- Álvarez del Villar, J. 1970. *Peces mexicanos (claves)*. Secretaria de Industria y Comercio. México. 166 p.
- Álvarez, J. & F. Aguilar. 1957. Contribución al estudio de la suspensión gonopódica del género *Poeciliopsis* con descripción de una nueva especie fósil procedente de El Salvador, Centro América. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* Tomo XVIII. 1-4:153-172.
- Angus, R. A. 1989. A genetic overview of poeciliid fishes. 51-68 pp. *In*: Meffe, G. K. & F. F. Snelson, Jr. (eds.). *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs. 453 p.
- Arratia, G. 1982. Esqueleto caudal de peces siluriformes y sus tendencias evolutivas (Diplomystidae y Trichomycteridae). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile*, 39:49-61.
- Bleeker, P. 1860. *Ichthyologiae archipelagii indici*. Vol. II. Cyprini. *Acta Soc. Indo-neerlandicae (verhandel. K. Natuur. Ver. Nederlandsch-Indie)*, vol. 7, 492 p.
- Breder, C. M. & D. E. Rosen. 1966. *Modes of reproduction in fishes*. American Museum of Natural History Press, Nueva York.
- Bussing, W. A. 1976. Geographic distribution of the San Juan ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology. 157-175 pp. *In*: T. B. Thorson. (ed.). *Investigations of the ichthyofauna of nicaraguan lakes*. School Life Sci., Univ. Nebraska, Lincoln. *Comprehensive account of the biogeography of freshwater fishes in southern Central America*.
- Chambers, J. 1987. The cyprinodontiform gonopodium, with an atlas of the gonopodia of the fishes of the genus *Limia*. *J. Fish. Biol.* 30:389-418.

- Constantz, G. D. 1989. Reproductive biology of poeciliid fishes. 33-50 pp. *In*: Meffe, G. K. & F. F. Snelson, Jr. (eds.). *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 453 p.
- Contreras-MacBeath, T. & H. Ramírez, E. 1996. Some aspects of the reproductive strategy of *Poeciliopsis gracilis* (Osteichthyes: Poeciliidae) in the Cuautla River, Morelos, Mexico. *J. Fresh. Ecol.*, 11(3):327-338.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Editada por el autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L. 1964. *Space, time, and form: the biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela. 890 p.
- Croizat, L. 1981. Biogeography: past, present, and future. 501-503 pp. *In*: Nelson, G. & Rosen, D. E. (eds.). *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia Univ. Press, Nueva York. 593 p.
- De Buen, F. 1943. *Poeciliopsis* en las cuencas de los ríos Lerma y Marques, con descripción de dos nuevas especies (Pisces-Poeciliidae). *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México*, 14(1):262-283.
- Souza de, A. D. 1994. Elementos básicos de sistemática filogenética. Sociedade brasileira de entomologia. São Paulo.
- Endler, J. A. 1984. Natural and sexual selection on color patterns in poeciliid fishes. 95-111 pp. *In*: Zaret, T. M. (ed.). *Evolutionary ecology of neotropical freshwater fishes*. Dr. W. Junk Publishers, La Haya.
- Espinosa, P. H., M. T. Gaspar-Dillanes & P. Fuentes-Mata. 1993. *Listados faunísticos de México III. Peces dulceacuícolas mexicanos*. Instituto de Biología, UNAM. 98 p.
- Espinosa, O. D. & J. Llorente. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM-CONABIO. 133 p.
- Farris, J. S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5:417-419.

- Ferrusquía, V. I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis. 3-107 pp. *In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot & J. Fa. (eds.). Biological diversity of Mexico. Origins and distribution.* Oxford University Press. Nueva York. 812 p.
- Fuentes, M. P. & H. Espinosa P. 1997. Peces de agua dulce y estuarinos. 457-461 pp. *In: González, S. E., R. Dirzo & R. C. Vogt. (eds.). Historia natural de Los Tuxtlas.* Instituto de Biología-Instituto de Ecología-CONABIO. México. 647 p.
- Fujii, R. 1969. Chromatophores and pigments. 307-357 pp. *In: W.S. Hoar & D. J. Randall. (eds.) Fish physiology.* Vol. 3. Academic Press, Nueva York.
- Fujita, K. 1989. Nomenclature of cartilaginous elements in the caudal skeleton of teleostean fishes. *Jpn. J. Ichthyol.*, 36(1):22-29.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana).* UNAM. Instituto de Geografía.
- Gaspar-Dillanes, M.T. 1988. Nuevo registro de *Heterandria (Pseudoxiphophorus) bimaculata* (Heckel, 1848) en la vertiente del Pacífico mexicano (Pisces: Poeciliidae). *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México*, 58(2):933-938.
- Günther, A. 1866. A catalogue of the fishes in the British Museum. London, vol. 6, 368 p.
- Heckel, J.J. 1848. Eine neue Gattung von poecilien mit rochenartigem Anklammerungs-Organ. *Sitzungsber. K. Akad. Wiss. Wien, Math. Nat. Cl.*, 1:289-303.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics.* University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- Hildebrand, S. F. 1925. Fishes of the Republic of El Salvador, Central America. *Bull. Bur. Fish.*, Washington, doc. no. 985, 41:237-287.
- Hildebrand, S. F. 1938. A new catalogue of the fresh-water fishes of Panama. *Field Mus. Nat. Hist.*, zool. ser. 22(4):217-359.

- Hubbs, C. L. 1926. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. VI. Misc. Publ. Mus. Mich., 16:1-86.
- Hubbs, C. L. 1936. Fishes of the Yucatan peninsula. Publ. Carnegie Inst. Washington, 457:157-287.
- Hubbs, C. L. 1950. Studies of Cyprinodont fishes. XX. A new subfamily from Guatemala, with ctenoid scales and a unilateral pectoral cluster. Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., 78:1-28.
- Hubbs, C. L. & R. R. Miller. 1954. Studies of Cyprinodont fishes. XXI. *Glaridodon latidens*, from northwestern Mexico, redescribed and referred to *Poeciliopsis*. Zoologica, 39(1):1-12.
- Hubbs, C. & V. G. Springer. 1957. A revision of the *Gambusia nobilis* species group, with description of three new species, and notes on their variation, ecology, and evolution. Texas J. Sci., 9(3):279-327.
- Jordan, D. S. & B. W. Evermann. 1896 (1896-1900). The fishes of north and middle America: a descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. Bull. U.S. Natl. Mus., no. 47, pts 1-4, pp. 1-1x, 1-3313.
- Lozano, V. M. L & S. Contreras B. 1987. Lista zoogeográfica y ecológica de la ictiofauna continental de Chiapas, México. Southw. Nat., 32(2):223-236.
- Lundberg, J. G. & J. N. Baskin. 1969. The caudal skeleton of the catfishes, order Siluriformes. Amer. Mus. Novit., 2398:1-29.
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue & D. R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool., 33(1):83-103.
- Mayden, E. L & E. O. Wiley. 1992. The fundamentals of phylogenetic systematics. 114-185 pp. In: Mayden R. L. (ed.). *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press. Stanford, California. 969 p.

- Mayr, E. & P. D. Ashlock. 1991. *Principles of systematic zoology*. McGraw-Hill, Inc. Nueva York.
- Meek, S. E. 1902. A contribution to the ichthyology of Mexico. Publ. Field Columbia Mus., zool. Ser., 3(6):63-128.
- Meek, S. E. 1904. The fresh-waters fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. Publ. Field Columbian Mus., zool. Ser., vol. 5, pp. v-1xiii, 1-252.
- Meffe, G. K. 1983. Attempted chemical renovation of an Arizona spring brook for management of the endangered Sonoran topminnow. N Amer. J. Fisheries Mgt. 3:315-321.
- Meffe, G. K. & F. F. Snelson. 1989. An ecological overview of poeciliid fishes. 13-31 pp. In: Meffe, G. K. & F. F. Snelson, Jr. (eds.). *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 453 p.
- Meyer, M. K. & H. Espinosa. 1990. *Priapella olmeca* sp. n., a new species from Veracruz (Mexico) (Teleostei: Poeciliidae). Zool. Abh. Mus. Tierka. Dresden, 45(12):121-126.
- Meyer, M. K., A. C. Radda, R. Riehl & W. Feichtiger. 1986. *Poeciliopsis baenschii* n. sp., un nouveau taxon de Jalisco, Mexique (Teleostei, Poeciliidae). Rev. Fr. Aquariol., 12:79-84.
- Meyer, M. K., R. Riehl & J. A. Dawes. 1985a. *Poeciliopsis scarlli* spec. nov., a new taxon from Michoacán, Mexico, (Teleostei:Poeciliidae) Rev. Fr. Aquariol., 12(1):23-26.
- Meyer, M. K. & D. Vogel. 1981. Ein neuer *Poeciliopsis* aus Chiapas, Mexico. Senckenbergiana Biol., 61(5/6):357-361.
- Meyer, M. K., L. Wischnath & W. Foerster. 1985b. *Lebendgebärende Zierfische. Arten der Welt*. Mergus Press. 496 p.
- Miller, Robert Rush: División peces, Museo de Zoología, Universidad de Michigan, Ann Arbor, Michigan.

- Miller, R. R. 1960. Four new species of viviparous fishes, genus *Poeciliopsis*, from northwestern Mexico. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 619:1-11.
- Miller, R. R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, 4:773:802.
- Miller, R. R. 1974. Mexican species of the genus *Heterandria*, subgenus *Pseudoxiphophorus* (Pisces: Poeciliidae). *San Diego Soc. Nat. Hist., Trans.*, 17(17):235-250.
- Miller, R. R. 1975. Five new species of Mexican poeciliid fishes of the genera *Poecilia*, *Gambusia*, and *Poeciliopsis*. *Occ. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 672:1-44.
- Miller, R. R. 1983. Checklist and key to the mollies of Mexico (Pisces: Poeciliidae: *Poecilia*, Subgenus *Mollienesia*). *Copeia*, 3:817-822.
- Miller, R. R. 1986. Composition and derivation of the fresh-waters fish fauna of Mexico. *An. Esc. nac. Cienc. Biol. Mex.* 30:121-153.
- Miller, R. R. & J. Van Conner. 1997. Peces de Catemaco. 451-456 pp. *In*: González, S. E., R. Dirzo & R. C. Vogt. (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología-Instituto de Ecología-CONABIO. México. 647 p.
- Nelson, G. 1970. Outline of a theory of comparative biology. *Syst. Zool.*, 19:373-384.
- Nelson, G. & N. I. Platnik. 1981. *Systematics and biogeographic. Cladistics and vicariance*. Columbia University Press. Nueva York.
- Page, L. N. & B. M. Burr. 1991. *A field guide to freshwater fishes, north american north of Mexico*. Houghton Mifflin Co. Boston. 432 pp.
- Parenti, L. R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiforms fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 168:335-557.
- Parenti, L. R. & M. Rauchenberger. 1989. Systematic overview of the poeciliines. 3-12 pp. *In*: Meffe, G. K. & F. F. Snelson, Jr. (eds.) *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 453 p.

- Peden, A. E. 1973. Variation in anal spot expression of gambusiin females and effect on male courtship. *Copeia*, 2:250-263.
- Platnick, N. & G. Nelson. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 27(1):1-6.
- Potthoff, T. 1983. Clearing and staining techniques. 35-37 pp. *In: Moser, H.G., Richards, W. J., Cohen, D. M., Fahay, M. P., Kendall, A. W. Jr. & Richardson, S. L. (eds.). Ontogeny and systematics of fishes. Based on an international symposium dedicated to the memory of Albert Halvor Ahlstrom. Amer. Soc. Ichthyol. Herpetol.*
- Rauchenberger, M. 1989a. Annotated species list of the subfamily Poeciliinae. 359-368 pp. *In: Meffe, G. K. & F. F. Snelson, Jr. (eds.) Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae). Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 453 p.*
- Rauchenberger, M. 1989b. Systematics and biogeography of the genus *Gambusia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Amer. Mus. Novit.*, 2951:1-74.
- Rauchenberger, M., K. D. Kaiman & D. C. Morizot. 1990. Monophyly and geography of the Rio Panuco basin swordtails (genus *Xiphophorus*) with descriptions of four new species. *Amer. Mus. Novit.*, 2975:1-41.
- Regan, C. T. 1906-1908. Pisces. *In: Godman, F. DucC. & O. Salvin, Biologia Centrali-Americana. London, pt. 193, pp1-203.*
- Regan, C. T. 1913. A revision of the cyprinodont fishes of the subfamily Poeciliinae. *Proc. Zool. Soc. London IV(59):168-173.*
- Rodríguez, C. L. 1997. Phylogenetic analysis of the tribe Poeciliini (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Copeia*, 4:663-679.
- Rojo, A. L. 1988. *Diccionario enciclopédico de anatomía de peces. Monogr. Inst. Esp. Oceanogr. No.3.*
- Rosen, D. E. 1969. A new fish of the genus *Xiphophorus* from Guatemala, with remarks on the taxonomy of endemic forms. *Amer. Mus. Novit.* 2379:1-29.

- Rosen, D. E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, 24(4):431-464.
- Rosen, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation of biogeography. *Syst. Zool.*, 27(2):159-188.
- Rosen, D. E. 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 162(5):267-376.
- Rosen, D. E. & R. M. Bailey. 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 126:1-176.
- Rosen, D. E. & M. Gordon. 1953. Funcional anatomy and evolution of male genitalia in Poeciliid fishes. *Zoologica*, 38:1-47.
- Schmitter-Soto, J. J. 1998. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Guías científicas, ECOSUR. 239 p.
- Schultz, R. J. & R. R. Miller. 1971. Species of the *Poecilia sphenops* complex (Pisces: Poeciliidae) in Mexico. *Copeia* 2:282-290.
- Schultze, H.-P. & G. Arratia. 1988. Reevaluation of the caudal skeleton of some actinopterygian fishes. II. *Hiodon*, *Elops* and *Albula*. *J. Morphol.*, 195:257-303.
- Schultze, H.-P. & G. Arratia. 1989. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). *Zool. J. Linn. Soc.*, 97:189-231.
- Sober, E. 1988. The conceptual relationship of cladistic phylogenetic and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37:245-253.
- Soto, E. M. & L. Gama. 1997. Clima. 7-18 pp. *In*: González, S. E., R. Dirzo & R. C. Vogt. (eds.). *Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología-Instituto de Ecología-CONABIO. México. 647 p.

- Stevens, P. F. 1980. Evolutionary polarity of character states. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 11:333-358.
- Swofford, D. L. 1993. *PAUP (Phylogenetic Analysis Usin Parsimony)*. Version 3.1.1. Illinois Natural History Survey. Champaign, Illinois.
- Tamayo, J. L. 1949. *Geografía general de México. Geografía física*. Tomo I. Talleres gráficos de la Nación. México. 628 p.
- Taylor, W. R. & V. Dyke, 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone cartilage study. *Cybiurn*, 9(2):107-119.
- Torres-Orozco, R. E., C. Jiménez-Sierra, J. L. Buen A. & A. Pérez-Rojas. 1997. Limnología. 33-41 pp. *In: González, S. E., R. Dirzo & R. C. Vogt. (eds.). Historia natural de Los Tuxtlas*. Instituto de Biología-Instituto de Ecología-CONABIO. México. 647 p.
- Trexler, J. C. 1989. Phenotypic plasticity in poeciliid life histories. 201-214 pp. *In: Meffe, G. K. & F. F. Snelson, Jr. (eds.). Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, Nueva Jersey. 453 p.
- Vega-Cendejas, M. E., M. Hernández de S. & G. de la Cruz-Agüero. 1997. *Los peces de la Reserva de Celestún*. CINVESTAV-MÉRIDA y PRONATURA, Península de Yucatán, A.C. 171 p.
- Virjenhoek, R. C. 1972. Genetic relationships of unisexual hibrid fishes to their progenitors using lactate dehydrogenase isozymes as gene markers (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). *Amer. Natur.*, 106:754-766.
- Virjenhoek, R. C. 1976. An allele affecting display coloration in the fish, *Poeciliopsis viriosa*. *J. Heredity*, 67:324-325.
- Virjenhoek, R. C. 1979. Genetics of a sexually reproducing fish in a highly fluctuating environment. *Amer. Natur.*, 113:17-29.
- Virjenhoek, R. C. & R. J. Schultz. 1974. Evolution of a trihybrid unisexual fish (*Poeciliopsis*, *Poeciliidae*). *Evolution*, 28:306-319.

- Watrous, L. E. & Q. D. Wheeler. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Syst. Zool.*, 30:1-11.
- Wiley, E. O. 1975. Karl R. Popper, systematics and classification: a reply to Walter Bock and evolutionary taxonomists. *Syst. Zool.* 24:233-243.
- Wiley, E. O. 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Syst. Bot.*, 5:194-220.
- Wiley, E. O. 1988a. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19:513-542.
- Wiley, E. O. 1988b. Parsimony and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37:290-290.
- Wiley, E. O., Brooks, D. R., Siegel-Causey, D. & V. A. Funk. 1991. The complete cladist. A primer of phylogenetic procedures. The University of Kansas Museum of Natural History. Special publication No. 19.
- Wourms, J. P. 1981. Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes. *Amer. Zool.*, 21:473-515.

Cuadro 7. Matriz de caracteres para el análisis filogenético, de las especies del complejo *Poeciliopsis gracilis* y de los grupos externos *P. fasciata*, *P. occidentalis*, *Heterandria bimaculata* y *Priapella olmeca*.

TAXA	CARACTERES																		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	2	
<i>P. gracilis</i>	1	0	1	1	1	0	1	2	0	1	1	1	1	2	0	1	0	0	1
<i>P. lutzi</i>	0	0	1	1	1	0	1	2	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	1
<i>P. hnilickai</i>	0	1	1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	1	2	0	1	0	0	0
<i>P. catemaco</i>	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	0	1	1	2	1	1	0	1	0
<i>P. fasciata</i>	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1
<i>P. occidentalis</i>	0	1	0	0	1	1	0	2	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	1
<i>H. bimaculata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>P. olmeca</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0

Continua....

TAXA	CARACTERES																	
	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	3	3	3	3	3	3	3	3
<i>P. gracilis</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	
<i>P. lutzi</i>	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	1	1	
<i>P. hnilickai</i>	1	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	1	1	1	2	1	1	
<i>P. catemaco</i>	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	1	
<i>P. fasciata</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	
<i>P. occidentalis</i>	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	1	
<i>H. bimaculata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>P. olmeca</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

Abreviaturas*Instituciones:*

IBUNAM-P	Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, Colección Ictiológica.
ASU	Arizona State University, Collection of fishes.

Osteológicas:

CG	Complejo Gonactinostal
CP2	Centro Pleural 2
CPL	Costilla Pleural
CU	Centro Ural
DE	Dientes Externos
EHP	Espina Hemal Pleural
EIH	Espina Interhemal
EPI	Epioccipital
EP	Epurai
ENP	Espina Neural Pleural
EXO	Exoccipital
FM	Foramen Magnum
GN	Gonastinos
GP I-III	Gonapófisis I, II, III
MAX	Maxila
NP	Neurapófisis
PAP	Proceso Ascendente de la Premaxila
PCU	Prolongaciones Cartilaginosas Urales
PDM	Proceso Dorsal de la Maxila
PH	Parhipural
PLH	Placa Hipural
PMX	Premaxila

Continua.

PSO	Proceso Supraoccipital
PU	Procesos Uncinados
RP	Radios Principales
RS	Radios Secundarios
SO	Supraoccipital
V	Vértebras