



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

REVISIÓN MORFOLÓGICA Y MORFOMÉTRICA DEL
GÉNERO *RHAMDIS* EN MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A :

DALIA ANGÉLICA DE LA CRUZ FERNÁNDEZ



DIRECTOR DE TESIS:
M. en C. HÉCTOR SALVADOR ESPINOSA PÉREZ

Ciudad Universitaria, Cd. Mx. 2019



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

Hoja de datos del jurado

1. Datos de la alumna

De la Cruz
Fernández
Dalia Angélica
5530730300
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
303252805

2. Datos del tutor

M. en C.
Héctor Salvador
Espinosa Pérez

3. Datos sinodal 1

Dra.
Claudia Patricia
Ornelas
García

4. Datos sinodal 2

Dr.
Jairo Andrés
Arroyave
Gutiérrez

5. Datos sinodal 3

Dr.
Juan José
Morrone
Lupi

6. Datos sinodal 4

M. en C.
Carlos Alberto
Garita
Alvarado

7. Datos del trabajo escrito

Revisión morfológica y morfométrica del género *Rhamdia* en México
76 p
2019

Contenido

RESUMEN	7
ABSTRACT	8
INTRODUCCIÓN	9
ANTECEDENTES	10
MARCO TEÓRICO	11
GRUPO GUATEMALENSIS.....	12
GRUPO LÁTICAUDA.....	12
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	14
HIPÓTESIS	14
JUSTIFICACIÓN	14
OBJETIVO GENERAL	15
OBJETIVOS PARTICULARES	15
DISTRIBUCIÓN	16
MATERIAL	17
MÉTODO	18
MUESTREO DE MATERIAL.....	18
<i>COLECTA 1</i>	18
<i>COLECTA 2</i>	19
REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA.....	20
DETERMINACIÓN TAXONÓMICA.....	20
MORFOMETRÍA MERÍSTICA.....	21
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA.....	23
<i>Distancia de Procrustes y Mahalanobis</i>	26
ERROR DE MEDICIÓN.....	26
RESULTADOS	27
DETERMINACIÓN TAXONÓMICA.....	27

MORFOLOGÍA MERÍSTICA	27
<i>Análisis de Componentes principales</i>	27
<i>Primer componente principal</i>	28
<i>Segundo componente principal</i>	29
MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA.....	31
<i>Análisis de componentes principales</i>	31
<i>Análisis de variables canónicas</i>	36
<i>Distancia de Procrustes y Mahalanobis</i>	41
DIAGNOSIS DE LAS ESPECIES DE <i>RHAMDIA</i> DESCRITAS PARA MÉXICO	43
GRUPO GUATEMALENSIS.....	43
GRUPO LATICAUDA	48
<i>Rhamdia laticauda</i> (Kner, 1857).....	48
<i>Rhamdia parryi</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888	50
<i>Rhamdia reddelli</i> Miller, 1984	52
<i>Rhamdia zongolicensis</i> Wilkens, 1993.....	53
<i>Rhamdia macuspanensis</i> Weber & Wilkens, 1998	55
<i>Rhamdia laluchensis</i> Allegrucci & Sbordoni, 2003	56
SP1 Y SP2	58
DISCUSIÓN	65
CONCLUSIONES.....	70
SUGERENCIAS Y RECOMENDACIONES.....	72
AGRADECIMIENTOS.....	73
REFERENCIAS.....	73
ANEXO I. DESCRIPCIÓN DEL GÉNERO <i>RHAMDIA</i> SEGÚN LA REVISIÓN DE SILFVERGRIP (1996).....	75

LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1. MAPA DE LA DISTRIBUCIÓN DE LAS ESPECIES DE <i>RHAMDIA</i> EN MÉXICO (LOCALIDADES DEL MATERIAL REVISADO INDICADAS CON COLORES, LÍNEAS NEGRAS INDICAN CUENCAS).....	16
FIGURA 2. ELECTROPESCA EN EL RÍO SAN PABLO, CHAJUL, CHIAPAS.	18
FIGURA 3. PERFIL TOPOGRÁFICO DEL SÓTANO DE POPOCATL, ZONGOLICA, VERACRUZ.	19
FIGURA 4. SÓTANO DE POPOCATL, ZONGOLICA, VERACRUZ.	20
FIGURA 5. LOCALIZACIÓN DE LOS PUNTOS (LANDMARKS).	24
FIGURA 6. GRÁFICA DE DISPERSIÓN DE PUNTOS. PRIMER CONTRA SEGUNDO COMPONENTE PRINCIPAL (MORFOMETRÍA MERÍSTICA)	30
FIGURA 7. CURVA DE ACUMULACIÓN DE LOS COMPONENTES PRINCIPALES.....	31
FIGURA 8. PRIMER COMPONENTE PRINCIPAL. A) LADO POSITIVO DEL EJE; B) LADO NEGATIVO DEL EJE.	32
FIGURA 9. SEGUNDO COMPONENTE PRINCIPAL A) LADO POSITIVO DEL EJE; B) LADO NEGATIVO DEL EJE.....	33
FIGURA 10. GRÁFICA DE DISPERSIÓN DE LOS EJEMPLARES DE PRIMER CONTRA SEGUNDO COMPONENTE PRINCIPAL (MORFOMETRÍA GEOMÉTRICA)	34
FIGURA 11. TERCER COMPONENTE PRINCIPAL. A) FORMA DEL LADO POSITIVO DEL EJE. B) FORMA DEL LADO NEGATIVO DEL EJE.....	35
FIGURA 12. PRIMER VARIABLE CANÓNICA. A) FORMA DEL LADO POSITIVO DEL EJE. B) FORMA NEGATIVA DEL EJE	37
FIGURA 13. SEGUNDA VARIABLE CANÓNICA. A) FORMA DEL LADO POSITIVO DEL EJE. B) FORMA DEL LADO NEGATIVO DEL EJE.....	38
FIGURA 14. GRÁFICA DE DISPERSIÓN DE LOS EJEMPLARES DE LA PRIMERA CONTRA SEGUNDA VARIABLE CANÓNICA	39
FIGURA 15. MAPA DE LA DISTRIBUCIÓN DE <i>RHAMDIA</i> EN MÉXICO, CON LAS CUENCAS MARCADAS. INCLUYENDO LAS SEIS POBLACIONES DE <i>R. GUATEMALENSIS</i> DESTACADAS (CON BASE EN EL MATERIAL REVISADO).	40
FIGURA 16. <i>R. GUATEMALENSIS</i> (FORMA REGULAR)	46
FIGURA 17. POBLACIÓN TONALÁ (CNPE-IBUNAM12249).....	46
FIGURA 18. POBLACIÓN CALAKMUL (CNPE-IBUNAM9589)	46
FIGURA 19. <i>R. GUATEMALENSIS</i> (FORMA REGULAR DE LOS CENOTES DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN Y TIPOS DE ESPINA).....	47
FIGURA 20. <i>R. GUATEMALENSIS</i> (JA-L24) (ÚNICO EJEMPLAR DESPIGMENTADO ENCONTRADO EN CENOTE)	47

FIGURA 21. <i>R. LATICAUDA</i> (MORFOTIPO DE ESPINA CON LADO ANTERIOR LISO Y MORFOTIPO DE ESPINA CON LADO ANTERIOR RUGOSO).....	50
FIGURA 22. <i>R. PARRYI</i>.....	51
FIGURA 23. <i>R. REDDELLI</i>.....	53
FIGURA 24. <i>R. AFF. ZONGOLICENSIS*</i> (SÓTANO DE POPOCATL).....	54
FIGURA 25. <i>R. MACUSPANENSIS</i>.....	56
FIGURA 26. <i>R. LALUCHENSIS</i>.....	58
FIGURA 27. SP1.....	58

LISTA DE TABLAS

TABLA 1. VALORES DE LA VARIANZA DEL ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES.....	27
TABLA 2. VALORES PARA CADA CARÁCTER EN EL PRIMER Y SEGUNDO COMPONENTE PRINCIPAL.....	28
TABLA 3. VALORES DE LOS PRIMEROS CINCO COMPONENTES PRINCIPALES.....	31
TABLA 4. VALORES DE LAS PRIMERAS CINCO VARIABLES CANÓNICAS.....	36
TABLA 5. DISTANCIAS DE MAHALANOBIS Y VALOR DE P (NEGRITAS) UTILIZANDO 1000 PERMUTACIONES ENTRE LAS ESPECIES.....	41
TABLA 6. DISTANCIAS DE MAHALANOBIS Y VALOR DE P (NEGRITAS) UTILIZANDO 1000 PERMUTACIONES ENTRE LAS ESPECIES Y LAS POBLACIONES.....	42
TABLA 7. TABLA COMPARATIVA DE LAS SIETE ESPECIES DE <i>RHAMDIA</i> PRESENTES EN MÉXICO (TEXTO EN NEGRO: DESCRIPCION ORIGINAL, TEXTO EN AZUL: RESULTADOS OBTENIDOS).....	59

RESUMEN

Este estudio constituye el primer análisis morfológico y morfométrico para el género *Rhamdia* en México. Desde la última descripción de la especie de cueva *R. lahuchensis* realizada por Weber (2003), pocos estudios se han realizado con las especies mexicanas de este género, ninguno que incluya a las especies troglobias. El objetivo de este trabajo fue analizar la variación morfológica entre las siete especies del género presentes en México, de las cuales cuatro son troglobias, endémicas de sus respectivas cuevas. Se realizaron dos tipos de análisis, se revisaron un total de 310 ejemplares correspondientes a 91 localidades. Para la morfometría merística, se consideraron 299 individuos, a los que se le evaluaron 10 caracteres merísticos y 16 cuantitativos, por medio de un análisis de Componentes Principales. En la morfometría geométrica se utilizaron 200 individuos a los que se les registraron 13 puntos de referencia en la vista lateral de cada ejemplar, y se alinearon mediante un análisis de Procrustes; posteriormente se efectuó un análisis de Componentes Principales para determinar las regiones con mayor variación y se utilizó un análisis de Variables Canónicas para determinar las diferencias entre especies. La variación en las formas encontradas concuerda con los caracteres utilizados tradicionalmente para discriminar entre grupos y especies. No obstante, la morfometría geométrica aporta nueva información sobre la variación morfológica. Este trabajo también muestra la amplia diversidad y distribución de las especies troglobias de *Rhamdia* en México, las cuales constituyen un importante y frecuente elemento de la fauna subterránea y puede representar una prometedora herramienta para la investigación biológica, ya sea en la evolución convergente, procesos de adaptación a cuevas o biogeografía.

Palabras clave: Heptapteridae, *Rhamdia*, troglobias, morfometría merística, morfometría geométrica.

Abstract

This study includes the first morphological and morphometric analysis for the genus *Rhamdia* in Mexico. Since the last description of the cave species *R. laluchensis* by Weber (2003), few studies have been conducted with Mexican species of this genus. The objective of this work was to analyze the morphology among the seven species of the genus present in Mexico, which are four troglobias, endemics of their respective caves. A total of 310 individuals corresponding to 91 localities will be analyzed. For the meristic morphometry, 299 individuals were considered, 10 meristic and 16 quantitative characters were evaluated, which were tested through a Principal Component analysis. In the geometric morphometry, 200 individuals were used, 13 reference points were registered in the lateral view of each specimen, and were aligned by an analysis of Procrustes. Afterwards, an analysis of the Principal Components was applied to determine the body regions with the greatest variation and an analysis of Canonical Variables to determine the differences between the species. The variation in forms matches with traditional characters. However, geometric morphometry provides new information on morphological variation. This work also shows the wide diversity and distribution of *Rhamdia* stygobitic species in Mexico, which are an important and frequent element of the subterranean fauna and may represent a promising tool for biological research, convergent evolution, adaptation to caves and biogeography.

Key words: Heptapteridae, *Rhamdia*, troglobitic, meristic morphometry, geometric morphometry

INTRODUCCIÓN

Los peces del género *Rhamdia* del orden Siluriformes, son conocidos comúnmente como bagres o juiles, se encuentran distribuidos entre los trópicos del Continente Americano, actualmente su límite de distribución al norte es el estado de Veracruz en México, y al sur hasta Argentina (Silfvergrip, 1996; Fishbase, 2019). La distribución geográfica de los congéneres de *Rhamdia* indican que el género se originó en América del Sur (Perdices, 2002). Este grupo de peces se caracteriza principalmente por poseer tres pares de barbillones, piel sin escamas, una aleta adiposa más larga que la aleta dorsal, aleta caudal profundamente horquillada, espina de la aleta dorsal rígida o flexible, las espinas de las aletas pectorales son rígidas y poseen aserraciones, ya sea en uno o ambos lados dependiendo de la especie (Miller *et al*, 2005; Nelson *et al*, 2016).

Anteriormente el género estaba catalogado en la familia Pimelodidae, actualmente pertenece a la familia Heptapteridae, la cual, ha tenido problemáticas en la determinación de varios de sus miembros a lo largo de la historia, ya que sus características externas son muy similares entre especies (de Pinna, 1998)

Los peces del género *Rhamdia* tienen características anatómicas, fisiológicas y conductuales que los pre adaptan a la vida en cavernas. Son de hábitos y actividad nocturnos, presentan comportamiento foto negativo, suelen vivir en hendiduras y cuentan con órganos sensitivos como lo son sus barbillones; Así mismo sus ojos son normalmente pequeños y de importancia secundaria en su vida (Miller, 1984). Estas características han facilitado su colonización en ambientes cavernícolas donde se ha encontrado una alta variación fenotípica, principalmente en la disminución de talla, alargamiento de barbillones y reducción parcial o total de ojos y pigmentación. (Miller, 1984; Silfvergrip, 1996). Durante los últimos 40 años numerosas exploraciones espeleológicas han revelado sistemas de cuevas en México, que han dejado descubrir una rica fauna subterránea, donde varias especies troglobias (de *Rhamdia* han sido encontradas y descritas como especies nuevas para la ciencia y endémicas de sus respectivas cuevas (AMCS, 1983, 1984; Wilkens, 1998).

ANTECEDENTES

La historia de la nomenclatura del género *Rhamdia* comprende alrededor de 109 especies nominales en el continente Americano. Actualmente comprende 27 especies válidas de las cuales seis son troglobias, cuatro de ellas presentes en México (*R. reddelli*, *R. zongolicensis*, *R. macuspanensis* y *R. laluchensis*), siendo *R. laticauda*, *R. guatemalensis* y *R. parryi* las únicas formas de superficie mexicanas. (Fricke *et al.*, 2019)

En la revisión sistemática del género *Rhamdia* de Silfvergrip (1996), sólo reconoce 11 especies válidas a nivel global, de las cuales únicamente 2 estarían presentes en México, *R. quelen* y *R. laticauda*; exponiendo que las otras especies mexicanas descritas son sinonimias de estas. También considera inválidas a las dos especies troglobias descritas en ese momento *R. reddelli* y *R. zongolicensis*, afirmando que estas representan solamente poblaciones cavernícolas de *R. laticauda*, en función a su similitud morfológica con la especie epigea (que habitan en la superficie), donde los cambios principales más evidentes son la pérdida de ojos y pigmentación, siendo estas adaptaciones a la vida en cueva. Wilkens (2001) considera válidas a *R. reddelli* y *R. zongolicensis*; sin embargo; Miller (2005) considera válida a *R. reddelli* y a *R. zongolicensis* como sinonimia de la primera.

Perdices (2002) con base en análisis filogeográficos, utilizando mtDNA, distinguió múltiples linajes con una congruencia geográfica evolutivamente independiente entre determinados clados de *Rhamdia*; indicando que la vicarianza ha jugado un papel importante en la diversificación mesoamericana de este género. Los análisis de relaciones filogenéticas a nivel de especie dieron soporte a la hipótesis de un clado monofilético transandino con tres taxa *R. guatemalensis*, *R. laticauda* y *R. cinerascens*. Utilizando relojes moleculares, Perdices (*op. cit.*) sugiere que la separación de las *Rhamdia* cis y transandinas ocurrió hace 8 Millones de años (Ma)., y la división entre estas tres especies hace 6 Ma en el Mioceno-Plioceno. La dispersión y diversificación dentro de los clados transandinos fue probablemente el resultado de transgresiones y regresiones marinas durante el Mioceno tardío; así como la emergencia del Istmo de Panamá y del desarrollo de las cadenas de montañas centrales y occidentales de los Andes, las cuales jugaron un papel importante en la expansión del género por Mesoamérica. Los resultados indicaron que tanto *R.*

laticauda como *R. guatemalensis* se dispersaron rápidamente por América Central, sus distancias genéticas con base en su mtDNA, indican que *R. laticauda* se dispersó y diversificó en Mesoamérica 1 Ma. antes que *R. guatemalensis* (Perdices, 2002).

Hernández *et al.*, (2015), con base en análisis con el gen mitocondrial citocromo b, indica que *Rhamdia quelen*, revindicado por Silfvergrip (1996), representa más de un solo linaje e incluye grupos de poblaciones que son fenéticamente distinguibles y diagnosticables, argumentando que los linajes individuales de *Rhamdia* que corresponden a grupos fenéticamente distinguibles deberían ser reconocidos como especies. En este caso *R. cinerascens*; *R. guatemalensis* y *R. saijaensis*, todas sinonimizadas con *R. quelen* por Silfvergrip (1996), se eliminaron de la sinonimia y actualmente son consideradas especies válidas. Además de ser fenéticamente distinguibles, estos grupos son recíprocamente monofiléticos y grandes valores de divergencia, y en algunos casos incluso ocupan diferentes nichos ecológicos (Hernández *et al.*, 2015).

MARCO TEÓRICO

Clase Actinopterygii

Orden Siluriformes

Familia Heptapteridae

Género *Rhamdia*

***Rhamdia*, Blecker 1858**

Dos aletas dorsales, la anterior radiada y la posterior adiposa; aleta anal de tamaño mediano; mandíbula con múltiples hileras de dientes cerdosos e iguales; sin dientes en el vómer y placa; seis barbillones; membrana branquiostegal con 7 a 9 radios; espina dorsal muy delgada; escudo de la cabeza conspicuo; nostrilos no tubulares o con válvulas; aleta adiposa larga y libre; aleta caudal bilobulada.

Las siete especies mexicanas descritas pueden dividirse en dos grupos de acuerdo a los trabajos de Miller (1984); Weber y Wilkens (1998); Perdices (2002) Hernández *et al.* (2015).

Grupo Guatemalensis

Se caracteriza por la espina de la aleta pectoral con aserraciones tanto en el lado posterior, como en el anterior; el barbillón maxilar es largo, alcanza por lo menos el origen de la aleta adiposa. Este grupo solo consiste de la especie *R. guatemalensis*

- *Rhamdia guatemalensis* Günther, 1864

Localidad tipo Huamuchal, Guatemala. Su distribución va desde la región transandina de Colombia hasta el sur de México, lo que la convierte en la especie más extendida dentro del grupo transandino (Hernández *et al.*, 2015). *R. guatemalensis* ha sido observada en varios sistemas de agua subterránea en la península de Yucatán y puede considerarse como troglófila, ya que no hay registros de poblaciones troglóbias verdaderas (Wilkens, 1982).

Grupo Laticauda

Se caracteriza por presentar la espina de la aleta pectoral con aserraciones solo en el lado posterior; el lado anterior es liso o rugoso. En especies epigeas la longitud del barbillón maxilar es moderado, no alcanza el fin de la base de la aleta dorsal. El grupo *R. laticauda* comprende actualmente seis especies válidas en México de las cuales cuatro son troglóbias ; las cuales desarrollan su ciclo de vida sólo en el agua subterránea y nunca salen a la superficie.

- *Rhamdia laticauda* (Kner, 1857) tiene como su límite norte de distribución la Sierra Madre Oriental, con el Río Jamapa y Atoyac, Veracruz, México llegando hasta Panamá. Relacionada con las especies de cueva que se mencionan más adelante.
- *Rhamdia parry* Eigenmann & Eigenmann, 1888, es la representante de la vertiente del Pacífico, distribuida en el sur de México y Guatemala. (Espinosa *et al.*, 1993)
- *Rhamdia reddelli* Miller, 1984, Cueva del Nacimiento del Río San Antonio, Oaxaca.
- *Rhamdia zongolicensis* Wilkens, 1993,. Holotipo de la Cueva del Ostoc. (Cueva del Túnel); Sierra de Zongolica; Veracruz. Además de la localidad tipo, hay cuatro cuevas en la

región kárstica de la sierra de Zongolica para las que han sido reportadas poblaciones troglobias de *Rhamdia*; hasta ahora designadas como *R. zongolicensis* (Mosier, 1984)

- *Rhamdia macuspanensis* Weber & Wilkens, 1998, Grutas de Agua Blanca, Tabasco.
- *Rhamdia laluchensis* Allegrucci & Sbordoni, 2003; Cueva de la Lucha, Chiapas México.

Perdices (2002) con base en análisis filogeográficos, utilizando mtDNA, sugiere en México la existencia de tres linajes de *R. guatemalensis* y tres linajes de *R. laticauda*, en su análisis incluye a *R. reddelli* y *R. parryi*, sin embargo, sugiere que dada la poca diferencia genética encontrada con *R. laticauda*, estas deberían ser consideradas únicamente como linajes morfológicamente distinguibles.

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Con base en los análisis de morfometría merística y morfometría geométrica, se puede determinar el grado de variación en la forma del cuerpo y estructuras, entre las especies de *Rhamdia* presentes en México?

HIPÓTESIS

Hipótesis nula: Las especies de *Rhamdia* registradas para México no presentan un alto grado de variación morfológica que las distingan.

Hipótesis alternativa: Las especies de *Rhamdia* registradas para México presentan un alto grado de variación morfológica que las distinguen.

JUSTIFICACIÓN

Uno de los estudios más importantes que se ha llevado a cabo desde los inicios de la biología, es la descripción anatómica y morfológica de los seres vivos con la finalidad de analizar diferencias entre especies y dentro de una misma especie (Adams *et al.*, 2013).

En *Rhamdia* la variación fenotípica es alta, haciendo difícil discernir, si sus diferencias morfológicas entre y dentro de las especies son solo cambios inducidos por el ambiente y el aislamiento geográfico o si realmente es un proceso de especiación, donde la hibridación puede que juegue un papel importante.

En el caso de México cuatro de las siete especies de *Rhamdia* presentes son troglobias, endémicas de las cuevas a las que pertenecen. Los peces del género *Rhamdia* tienen capacidad de colonizar ambientes cavernícolas, que son nichos especialmente aislados geográficamente, donde los procesos de especiación son altos y a menudo sufren la degeneración o pérdida de varios caracteres, esto ha conducido a varios autores a asignar a los peces cavernícolas como especies distintas a la epigea relativa *R. laticauda* (Silfvergrip, 1996). Por otro lado; Lucena *et al.*, (1992)

sugieren que cualquier variación consistente entre dos poblaciones, sea discreta o no, es evidencia de que ambas evolucionan independientemente. Pasar por alto tales diferencias y considerar dos poblaciones distinguibles como una sola especie puede implicar pérdida de información filogenética o biogeográfica; por lo cual el esclarecimiento de cuantas especies válidas del género *Rhamdia* están presentes en México contribuirá de manera importante a la taxonomía del género completo, así como de la familia.

OBJETIVO GENERAL

Determinar el grado de variación intra e inter específica en la forma del cuerpo y estructuras en las especies de *Rhamdia* para el territorio mexicano, esto con el fin de identificar nuevos caracteres para la determinación de las especies, así como las formas del género no descritas.

OBJETIVOS PARTICULARES

Mediante el análisis de las descripciones originales y diferentes claves de identificación evaluar los caracteres diagnósticos de las especies

Por medio de los análisis detectar nuevos caracteres morfológicos que permitan y faciliten la identificación de las especies de *Rhamdia*

Analizar y actualizar la información taxonómica y la distribución geográfica de las especies de *Rhamdia* en México

Con base en la bibliografía y los resultados obtenidos realizar una tabla descriptiva-comparativa que incluya las siete especies de *Rhamdia* presentes en México

DISTRIBUCIÓN

El presente trabajo abarca la parte Centro-Sur de México; los estados de Veracruz, Oaxaca, Chiapas, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo; con base en los registros de presencia del género *Rhamdia* (Figura 1)

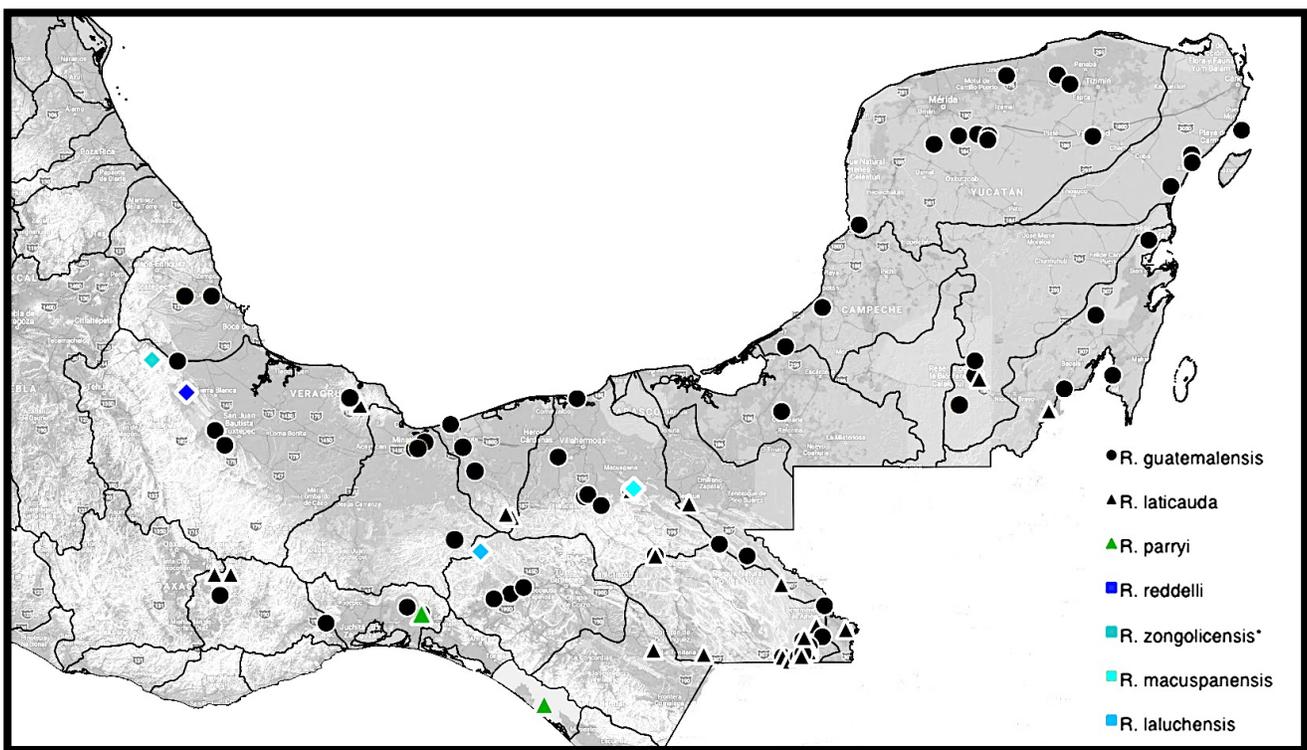


Figura 1. Mapa de la distribución de las especies de *Rhamdia* en México (localidades del material revisado indicadas con colores, líneas negras indican cuencas)

MATERIAL

Se revisó material depositado en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (CNPE-IBUNAM). Material colectado por el Dr. Jairo Arroyave Gutiérrez, en los cenotes de la península de Yucatán; y el material colectado en 2 muestreos realizados. Siendo un total de 310 ejemplares revisados, de 91 localidades, se revisaron entre 1 y 9 ejemplares por localidad. Para los análisis solo se consideraron las especies válidas registradas en México, ya que de las especies nominales no se contó con material preservado de las localidades tipo.

Existe gran variación del número de ejemplares por especie, debido a la poca representación de algunas en las colecciones, principalmente las de cueva ya que su colecta suele ser difícil y escasa.

- *Rhamdia laticauda* (201 ejemplares de 67 localidades)
- *Rhamdia guatemalensis* (64 ejemplares de 35 localidades)
- *Rhamdia parryi* (3 ejemplares, localidad tipo)
- *Rhamdia reddelli* (3 ejemplares, localidad tipo)
- *Rhamdia zongolicensis* (8 ejemplares del Sótano de Popocatl)
- *Rhamdia macuspanensis* (3 ejemplares, localidad tipo)
- *Rhamdia laluchensis* (7 ejemplares, localidad tipo)

MÉTODO

Muestreo de material

COLECTA 1

En el 2017, se realizaron muestreos en 7 localidades de la Cuenca del Río Lacantún; Chiapas, México. En: Arroyo San Pablo, Río Puerto Rico, Arroyo San José, Río Manzanares, Arroyo Danta, Río Lagartos y Río Tzendales. Obteniendo un total de 32 ejemplares, los cuales fueron fijados, catalogados y depositados en la CNPE-IBUNAM

Las colectas se realizaron en el mes de abril y mayo; durante el día. Las artes de pesca utilizadas en el muestreo fueron: atarraya (1 individuo); chinchorro (0 individuos) y electropesca (31 individuos) el cual, resulto ser el método más eficaz para la captura de *Rhamdia* (Figura 2). Es importante considerar que la colecta de *Rhamdia* así como de otros bagres, debido a su comportamiento nocturno, habitas oscuros y cavernosos; difiere a la de los peces diurnos como los caraciformes y cíclidos. (Silfvergrip; 1996).

Figura 2. Electropesca en el Río San Pablo, Chajul, Chiapas.



COLECTA 2

Se realizaron 2 muestreos en el Sótano de Popocatl, en la Sierra de Zongolica, Veracruz, el primero en febrero del 2015 y el segundo en febrero del 2018. Se descendió a 80 metros de profundidad con técnicas de descenso y equipo profesional de espeleología (Figura 4).

Los peces se encontraron en la poza al final del sistema, la cual tenía una profundidad máxima de 1.5 -2 metros aproximadamente, y se encuentra en oscuridad total (recuadro rojo en Figura 3).

El muestreo se realizó durante el día; sin embargo, al ser una cueva el sitio se encuentra en total oscuridad, por lo que es posible, que la actividad de los peces no se vea influenciada por el horario, como sucede con los de superficie. Se colocaron dos trampas nasa a 70 cm de profundidad de la poza y se obtuvieron 8 ejemplares en total. Los organismos de este sótano son considerados como *R. zongolicensis* según el registro de Mosier (1984). No obstante la localidad tipo es La Cueva del Ostoc; a 30km del Sótano es un sistema aislado de este.

Para el presente trabajo estos ejemplares son considerados como *R. zongolicensis*, por el registro previo; sin embargo, la descripción original difiere con los caracteres encontrados en estos organismos. Siendo necesaria una comparación morfológica y genética de ambas poblaciones troglobias para determinar su identidad.

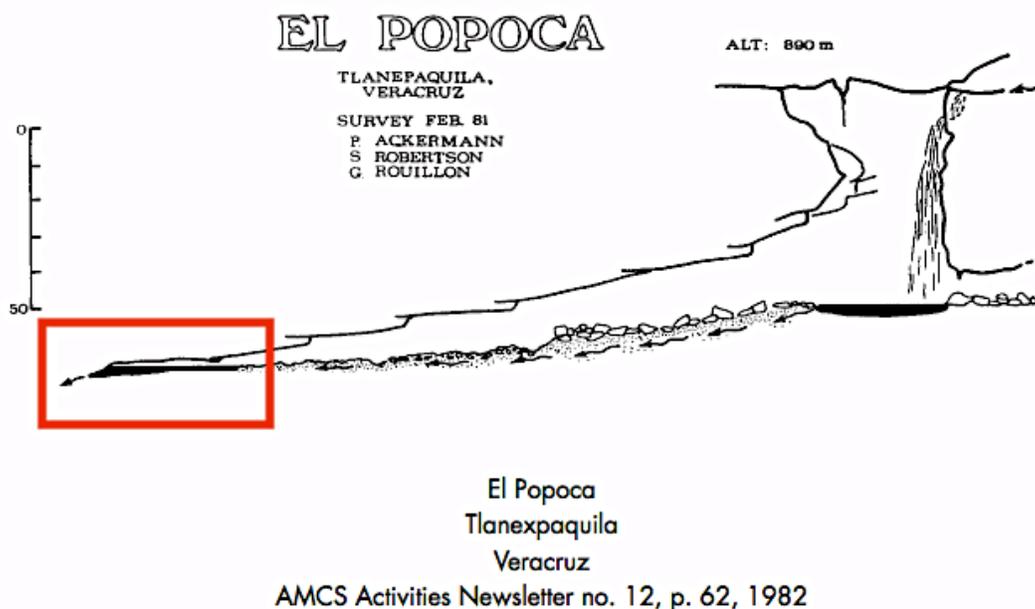


Figura 3. Perfil topográfico del Sótano de Popocatl, Zongolica, Veracruz.

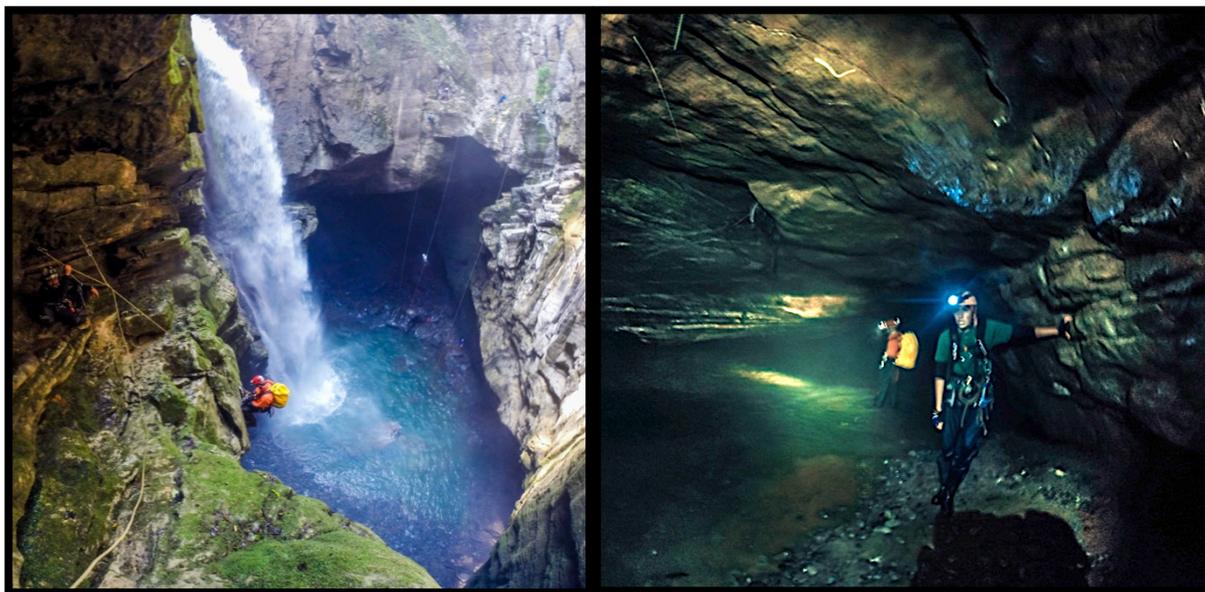


Figura 4. Sótano de Popocatl, Zongolica, Veracruz.

Revisión Bibliográfica

Se utilizaron las descripciones originales de las especies válidas y publicaciones del género, para reconocer y determinar cuáles son los caracteres de importancia taxonómica para la determinación de las especies. Aunado a esto se realizó la revisión de las publicaciones previas del género (Anexo I) y bases de datos actualizadas, con el objetivo de determinar las especies de *Rhamdia* que están citadas para México.

Determinación Taxonómica

Para cada especie se examinaron los caracteres de importancia diagnóstica y se revisó que la identificación de los organismos depositados en la CNPE fuera la correcta. Los organismos colectados y no catalogados en la CNPE-IBUNAM fueron identificados, curados, catalogados y depositados.

Los ejemplares se dividieron en dos grupos anteriormente mencionados: 1) Guatemalensis: donde la espina de la aleta pectoral presenta aserraciones en ambos lados de la espina 2)

Laticauda: donde la espina de la aleta pectoral presenta aserraciones solo en el lado posterior y el lado anterior es liso o rugoso (Weber & Wilkens, 1998).

Los ejemplares de cueva (provenientes de las localidades tipo) se sabe que están estrechamente relacionados con la especie epigea *R. laticauda*, y fueron asignados automáticamente a este grupo, ya que todos están genéticamente relacionados a causa de que derivan de la misma especie ancestral (Perdices, 2002).

Los ejemplares que tuvieron problemas en la determinación y asignación a un grupo, se consideraron como sp1 (Chetumal) y sp2 (PMA), debido a que sus caracteres no coincidieron del todo con las especies descritas, y presentaban caracteres mezclados de ambos grupos.

Morfometría Merística

Este análisis se basó en la medición y evaluación de caracteres cuantitativos y merísticos, tomando como base los parámetros utilizados en trabajos y publicaciones previas (Mayr, 1953; Silfvergrip, 1996; Miller, 2005; Perdices, 2002; Hernández, 2015). A cada ejemplar se le determinaron 16 caracteres cuantitativos y 10 merísticos.

Variables que se tomaron en cuenta para el análisis:

- | | |
|---|--|
| 1: Longitud total (TL) | 13: Aleta dorsal; longitud (DF) |
| 2: Longitud estándar (SL) | 14: Espacio interdorsal dorsal-adiposa (DF_ ADF) |
| 3: Aleta caudal; longitud (CFL) | 15: Aleta adiposa, longitud (ADF) |
| 4: Altura del cuerpo (BD) | 16: Hocico, ancho (MW) |
| 5: Cabeza, longitud(HL) | 17: Aleta dorsal # Espinas/radios (DFr) |
| 6: Cabeza altura (HD) | 18: Aleta pectoral # espinas/radios (PFr) |
| 7: Cabeza ancho (HW) | 19: Aleta pélvica # radios (VFr) |
| 8: Ojos longitud (EL) | 20: Aleta anal # radios (AFr) |
| 9: Longitud del barbillón maxilar (BM) | 21: Aleta caudal #radios Lsup |
| 10: Longitud del barbillón interno mentolar (BMI) | 22: Aleta caudal # radios Linf |
| 11: Longitud del barbillón externo mentolar (BMO) | 23: Tipo de espina (aserraciones) |
| 12: Aleta pectoral; longitud de la espina | 24: Presencia ausencia de ojos |

25: Pigmentación (0;5)

26: Presencia-ausencia línea lateral (0;2)

Todas las mediciones morfométricas fueron tomadas en milímetros con un calibrador digital. Una vez obtenidos los valores de las distancias, se transformaron a porcentajes que estuvieron en función de la longitud estándar (SL) y fue sobre estos valores que se realizaron las pruebas. Esta técnica es ventajosa comparada con otras ya que los resultados se pueden obtener independientemente del tamaño del ejemplar (Silfvergrip, 1996).

Los valores obtenidos se analizaron con el método multivariado de Componentes Principales (ACP); con el software PAST 3.23 (Hammer *et al.*, 2001). El ACP es un método multivariado de síntesis de la información o reducción de las dimensiones (número de variables), para resumir los patrones de variancia morfológica y al mismo tiempo, identifica los caracteres que más contribuyen a la variación. De modo que se obtienen las variables más útiles para la determinación y agrupación de los ejemplares. Este análisis multivariado de ordenación tiene un carácter exploratorio y se caracteriza por realizar la comparación de cada individuo con el total de la muestra, independientemente de la categoría a la que este asignado, por lo que no pone a prueba los grupos a priori.

Consideraciones

Se asumió simetría bilateral, por lo que se eligió el barbillón más largo de cada par, ya que los barbillones suelen ser delicados y sufrir daños (Silfvergrip, 1996; Weber, 2003).

La altura del cuerpo se midió en la perpendicular al axis del cuerpo a la altura del origen de la aleta dorsal.

El conteo de los radios principales ramificados de lóbulo superior e inferior de la aleta caudal fueron contados separadamente.

Morfometría Geométrica

La Morfometría geométrica es el estudio cuantitativo de la variación de las formas biológicas (Boosktein, 1996). Se analiza la forma de los organismos considerando el espacio geométrico, empleando métodos estadísticos multivariados para describir las diferencias en la forma y su covariación con otras variables (Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004; Toro *et al.*, 2010). En este método se define a la forma como la información geométrica que resulta de retirar los efectos de la posición, escala y rotación (Kendall, 1977), por lo tanto esta metodología permite el estudio cuantitativo de la forma, pero a diferencia de la morfometría merística tradicional, recupera la forma de los organismos, por lo que se puede generar una evaluación cualitativa de los cambios observados. La base de la morfometría geométrica es la selección de los puntos; en las propiedades de estos es que radica la fuerza de este método para hacer comparaciones entre los organismos. Los puntos entonces se caracterizan por ser homólogos entre individuos y esa homología tiene la ventaja de permitir establecer hipótesis de índole biológica.

El análisis morfométrico geométrico se puede dividir en tres pasos esenciales, 1) La obtención de datos que se realiza mediante la localización de puntos, hitos o landmarks en las imágenes o fotografías de la estructura u organismo; 2) la obtención de la información que describe la forma que se realiza mediante ajustes en el morfoespacio, donde la posición, la escala la rotación son eliminados; 3) finalmente la aplicación de análisis exploratorios de covariación de la forma (Toro *et al.* 2010).

El método de preparación de los ejemplares para la toma de fotografías fue el siguiente:

- Se hidrataron los organismos, lo que facilita su acomodo en una posición recta.
- Sobre una superficie plana de fondo blanco, fueron estirados y fijados con alfileres, para reducir las posibles deformaciones
- Se marcaron los caracteres y las estructuras seleccionadas con alfileres
- Con una cámara Canon T1i réflex de 12 megapíxeles, montada en un soporte, se tomaron las fotografías de la vista lateral izquierda de cada individuo; se colocó una escala métrica al lado para referencia.

Todos los ejemplares fueron fotografiados, pero solo se utilizaron los 200 individuos de la muestra que no presentaban deformación pronunciada.

Simultáneamente se tomaron fotografías de la espina pectoral derecha de cada ejemplar (o izquierda en caso de que estuviera dañada la derecha) a través de un microscopio estereoscópico, con una cámara digital de 8 megapíxeles. Estas fotografías solo se utilizaron para observar la forma de la espina y poder asignar los ejemplares a los diferentes grupos. No se sometieron a un análisis morfométrico geométrico

Se crearon y organizaron los archivos fotográficos usando como clasificador el grupo y la especie. Las fotografías se transformaron a formato TPS mediante el software TPSutil, Rohlf, (2005).

Para la localización de los puntos se consideraron estructuras que son de importancia para la determinación de varias especies de heptapteridos; tomando principalmente como base los parámetros utilizados en Hernández (2015). La digitalización de estos se realizó mediante el software TPSdig2 (Rohlf, 2010). Se colocaron 13 puntos de referencia, 11 del tipo 1 que corresponden a hitos localizados ya sea en la inserción de tres estructuras, centros de estructuras o inserciones de curvas y dos puntos del tipo 2, que corresponden a puntos ubicados en curvaturas máximas; siendo en este caso el extremo anterior de la cabeza y el extremo posterior del opérculo.

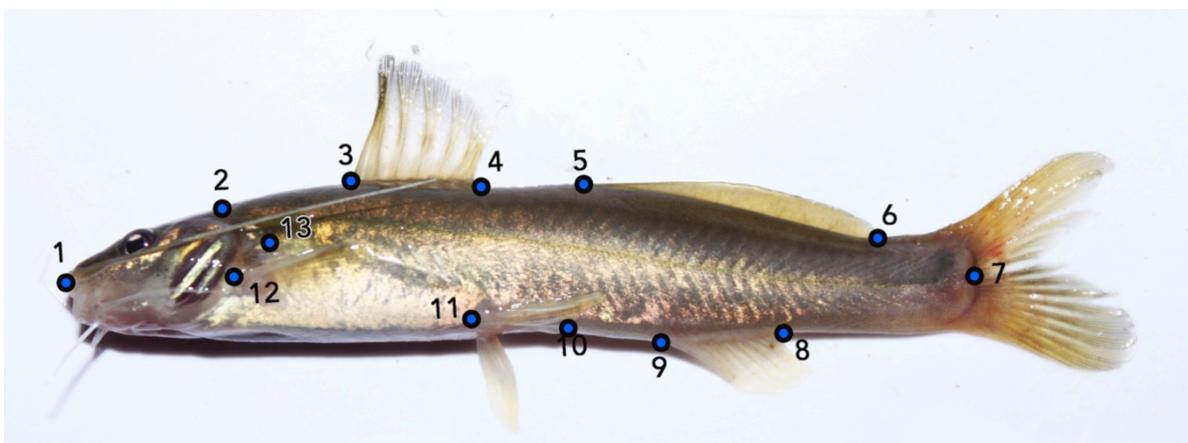


Figura 5. Localización de los puntos (landmarks).

Estructuras a las que se asociaron los puntos de referencia de la (Figura 5).

- | | |
|---|--------------------------------------|
| 1. Extremo anterior de la cabeza | 8. Inserción posterior de aleta anal |
| 2. Proceso occipital | 9. Inserción anterior de aleta anal |
| 3. Inserción anterior de aleta dorsal | 10. Ano |
| 4. Inserción posterior de aleta dorsal | 11. Inserción de aleta pélvica |
| 5. Inserción de anterior de aleta adiposa | 12. Inserción de aleta pectoral |
| 6. Inserción posterior de aleta adiposa | 13. Extremo posterior del opérculo |
| 7. Punto medio final del pedúnculo caudal | |

El análisis geométrico subsecuente se realizó con el software MorphoJ (Klingenberg, 2011). Para el conjunto de datos se realizó el ajuste de Procrustes, que es un método de superposición que compara formas definidas por configuraciones de puntos, ajustándolas mediante el uso de los criterios de traslación centrando las configuraciones de puntos. La rotación ajusta las configuraciones para minimizar la diferencia entre ellas; la escala estandariza la configuración de puntos con respecto al tamaño del centroide.

Los análisis o métodos de ordenación que se utilizaron son:

- Análisis de Componentes Principales (ACP)

Este análisis está basado en la aplicación del método *thin plate splines* (Bookstein, 1991), permite visualizar las diferencias de las deformaciones ocurridas en un conjunto de puntos de referencia con relación a una morfología consenso. Se calcularon los *relative warps*, componentes principales de los *partial warps*. Estos describen toda la variación morfológica descomponiéndola en componentes, los primeros *relative warps* capturan los ejes de mayor variación morfológica al igual que los componentes principales ordinarios, pero permiten su visualización a través de la rejilla de deformación (Rohlf, 2004). En este análisis la ordenación tiene un carácter exploratorio y se caracteriza por realizar comparación de cada individuo con el total de la muestra, independientemente de la categoría a la que este asignado, por lo que no pone a prueba los grupos a priori

- Análisis de Variables Canónicas (AVC), esta herramienta descriptiva facilita observar y explicar la variación entre grupos formados a priori y mutuamente excluyentes. Mediante el cual se encuentran los caracteres que separan mejor a los grupos dentro de una muestra, los resultados

producidos por este método difieren a los del ACP debido a que describe diferencias entre grupos y no entre individuos.

Los resultados de ACP y AVC son visualizados mediante rejillas de deformación obtenidas con el software MorphoJ. La ventaja de las representaciones visuales es que pueden ser referidas a una unidad de escala que se encuentra en los diagramas de dispersión de puntos.

Distancia de Procrustes y Mahalanobis

Dadas las diferencias del número de individuos por localidad, se aplicó una prueba de permutación. Este método fue introducido por R.A. Fisher en la década de 1930, con el fin de poner a prueba un conjunto de datos de los cuales se desconoce su distribución. Se aplicó una prueba de T-cuadrada con 1000 permutaciones entre pares de especies, para determinar si existían diferencias significativas entre categorías. En el análisis se utilizaron tanto la distancia de Procrustes como la distancia de Mahalanobis

Error de Medición

Antes de realizar el análisis, se realizó una prueba de error de medición con el software Rstudio (2015). Consiste en evaluar el error de medición durante la digitalización realizando dos o tres digitalizaciones a un grupo de individuos. De tal manera podremos separar las posibles diferencias, en las formas causadas por un error humano al digitalizar los marcos anatómicos. Se usó el método propuesto por Bailey & Byrnes (1990) para separar la varianza asociada al error de digitalización y la varianza existente entre los individuos que componen el análisis. Para tal fin se efectúa un análisis multivariado de varianza, que presenta como variables de respuesta las coordenadas de Procrustes y como variable predictora categórica, la identidad de la fotografía (individuo). Así distinguimos la varianza existente entre la forma de los individuos y la variación que presentan las mediciones realizadas a un mismo individuo.

En este caso el error de medición fue menor al 1%, por lo que podemos concluir que la variación de la forma, al ser evaluada en los análisis posteriores, corresponde a fenómenos biológicos y no a errores humanos.

RESULTADOS

Determinación taxonómica

Con base en la información bibliográfica encontrada, los ejemplares se dividieron en dos grupos principales, siendo el carácter determinante las aserraciones de la espina pectoral. El grupo Guatemalensis: ejemplares con aserraciones en ambos lados de la espina pectoral; donde la única especie es *R. guatemalensis*, y el grupo Laticauda: ejemplares con aserraciones solo en el lado posterior y lado anterior liso o rugoso. Que incluye dos especies de superficie *R. laticauda* y *R. parryi*; y cuatro especies troglobias *R. reddelli*, *R. zongolicensis*, *R. macuspanensis* y *R. laluchensis*. (Miller, 1984; Weber & Wilkens, 1998; Perdices, 2002; Weber, 2003; Hernández, 2015).

Morfología Merística

Análisis de Componentes principales

Una vez obtenidos los valores de las distancias, y transformados a porcentajes en función de la longitud estándar (SL), se aplicó un Análisis de Componentes Principales utilizando 299 individuos de la muestra total, ya que solo se consideraron los ejemplares que tenían completas todas las estructuras consideradas para el análisis.

Este análisis dio como resultado 13 componentes principales que explican el 100% de la variación (Tabla 1). Solo los dos primeros componentes explican más del 10% de la variación y en conjunto explican el 73.457% .

Tabla 1. Valores de la varianza del análisis de Componentes Principales.

PC	Eigenvalor	% Varianza	Acumulativo%
1	0.0518495	57.359	57.359
2	0.0145513	16.098	73.457
3	0.00677033	7.4898	80.946
4	0.00385076	4.26	85.206
5	0.00314134	3.4752	88.682

Tabla 2. Valores para cada carácter en el Primer y Segundo Componente Principal

Carácter	PC 1	PC 2
DF	0.067937	0.029028
DF_ADF	0.69666	0.68693
ADF	0.11197	0.11853
BD	0.036448	0.10642
HD	0.089711	0.081817
HL	0.10111	0.090984
HW	0.090898	0.13308
MW	0.16256	0.19669
BM	0.3952	0.29207
BMO	0.35612	0.43108
BMI	0.39469	0.39503
CLF	0.065004	0.01971
SPL	0.014299	0.054493

VARIABLES QUE SE TOMARON EN CUENTA PARA EL ANÁLISIS: Aleta Dorsal, longitud (DF); Espacio interdorsal dorsal-adiposa (DF_ADF); Aleta Adiposa, longitud (ADF); Altura del cuerpo (BD); Cabeza altura (HD); Cabeza longitud(HL); Cabeza ancho (HW); Hocico, ancho (MW); Longitud del Barbillón maxilar (BM); Longitud del Barbillón mentolar interno (BMI); Longitud del Barbillón mentolar externo (BMO); Aleta caudal, longitud (CLF); Aleta Pectoral, longitud de la espina (SPL).

Primer componente principal

El primer componente principal explica el 57.359% de la variación total de la muestra. Este componente agrupa cambios relacionados principalmente con el espacio interdorsal (DF_ADF), también se observan cambios en el barbillón maxilar (BM), barbillón mentolar externo (BMO) e interno (BMI) (Tabla 2). Al analizar la dispersión de los ejemplares en la gráfica del primer contra segundo Componente Principal (Figura 6). En la región negativa del eje X, se agrupan todas las especies del grupo Laticauda. Los cambios que caracterizan esta región son un espacio interdorsal amplio y barbillones cortos. En la región positiva del eje se agrupan en su mayoría R.

guatemalensis. Los cambios en esta región se caracterizan por la posesión de un espacio interdorsal reducido y barbillones más largos.

Existe cierto grado de solapamiento entre los grupos Guatemalensis y Laticauda, debido a que existen individuos Guatemalensis que presentan un espacio interdorsal amplio y barbillones cortos.

Segundo componente principal

El segundo componente principal de este análisis, explica el 16.098% de la variación total de la muestra. La desviación de las categorías desde el centro del eje es menor que en el componente anterior. Las especies de cueva *R. laluchensis*, *R. zongolicensis* y *R. macuspanensis* presentan un desplazamiento hacia la región positiva del eje *Y*, mientras que *R. parryi* hacia la negativa. Este componente agrupa cambios en la longitud del espacio interdorsal y longitud de los barbillones. En la región negativa, se presenta una disminución en el espacio interdorsal y longitud de los barbillones corta.

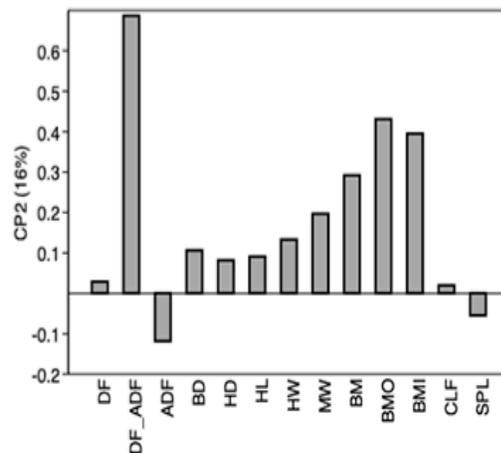
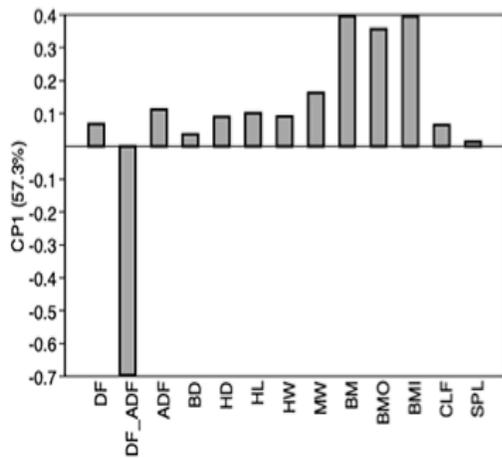
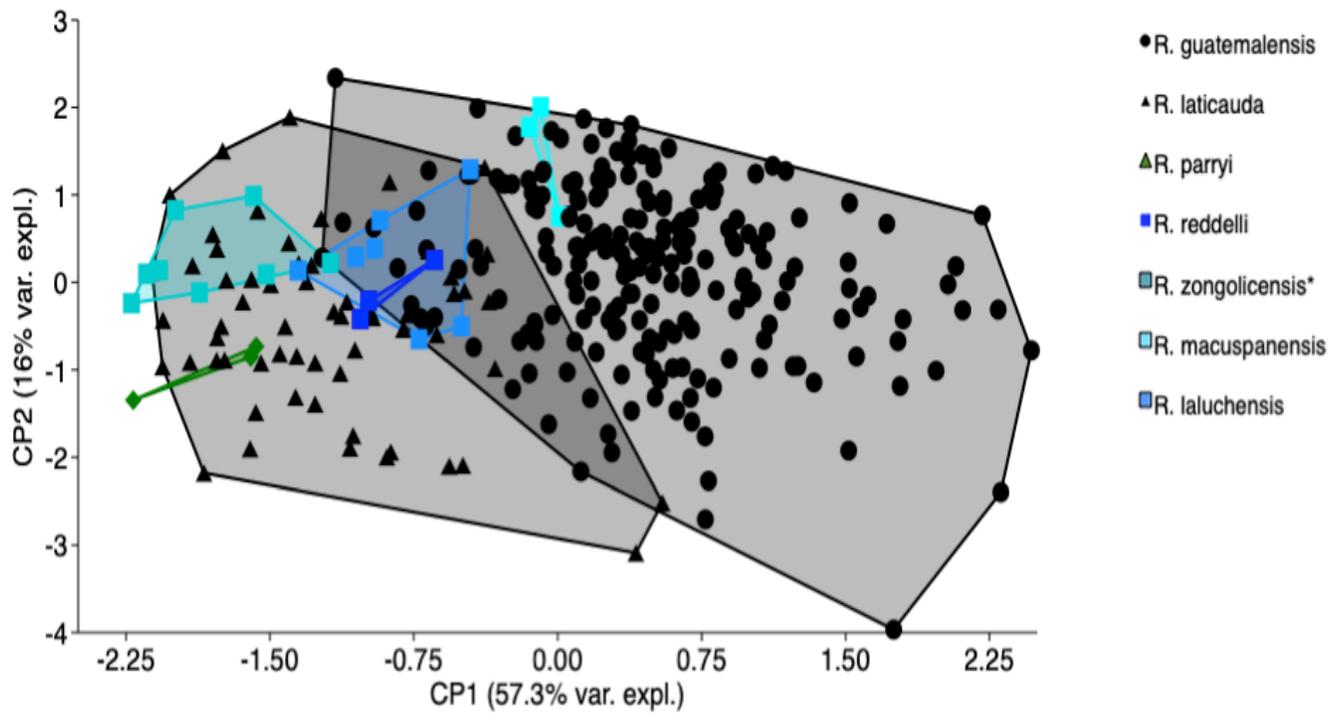


Figura 6. Gráfica de dispersión de puntos. Primer contra Segundo Componente Principal (morfometría métrica)

Análisis de componentes principales

Una vez realizado el ajuste de Procrustes se aplicó un Análisis de Componentes Principales. El análisis dio como resultado 22 componentes principales que explican el 100% de la variación. Solo los cuatro primeros componentes explican más del 10% de la variación y los cuatro en conjunto explican el 65.913% (Tabla 3). De los 18 componentes restantes 17 explican menos del 5% de la variación cada uno (Figura 7).

Tabla 3. Valores de los primeros cinco Componentes Principales

Componente	Eigenvalor	% Varianza	Acumulativo%
1	0,00098213	24,916	24,916
2	0,00066055	16,758	41,673
3	0,00055664	14,121	55,795
4	0,00039886	10,119	65,913
5	0,00033380	8,468	74,381

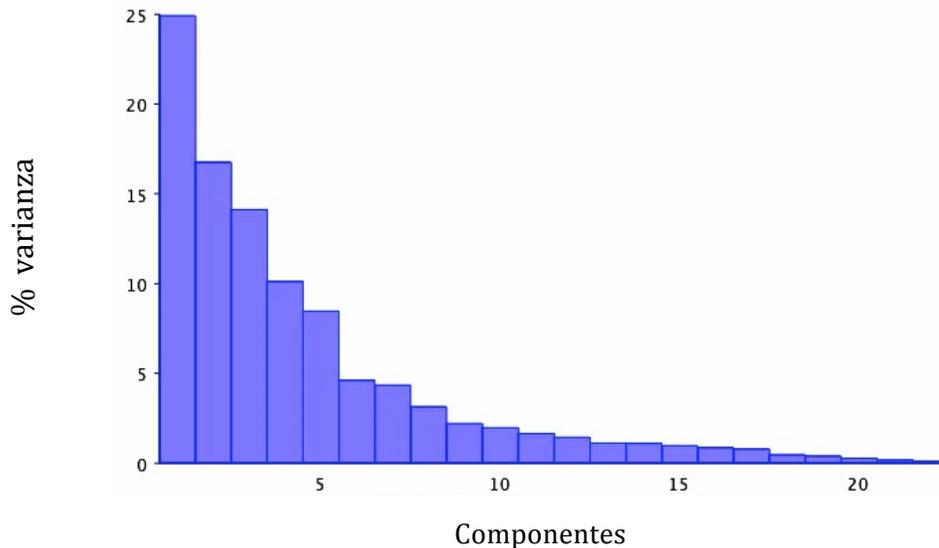


Figura 7. Curva de acumulación de los Componentes Principales

Primer Componente Principal

El primer componente principal explica el 24.916% de la variación total. Este componente agrupa principalmente cambios en la longitud del espacio interdorsal y por ende, la posición relativa de la inserción anterior de la aleta adiposa (Figura 8). Así como cambios en la región cefálica, que se refleja en la variación del tamaño de la cabeza, principalmente en su longitud. Al analizar la dispersión de los ejemplares en la gráfica del Primer contra Segundo Componente Principal (Figura 10), se observa sobre el eje X una tendencia del *R. guatemalensis* a presentarse en la región positiva, indicando que ese grupo presenta un espacio interdorsal reducido y cabeza grande (24-31% de SL.) (Figura 8A), al contrario de *R. laticauda* que se observa con un espacio interdorsal muy amplio, y cabeza pequeña (21-26% de SL.), localizándose del lado negativo (Figura 8B), asimismo las cuatro especies de cueva pertenecientes al grupo Laticauda se ubican del lado negativo. Se observa una amplia zona de traslape entre *R. guatemalensis* y todo el grupo Laticauda, que es debida a algunos individuos guatemalensis que presentan cabeza pequeña y espacio interdorsal amplio (Figura 10)

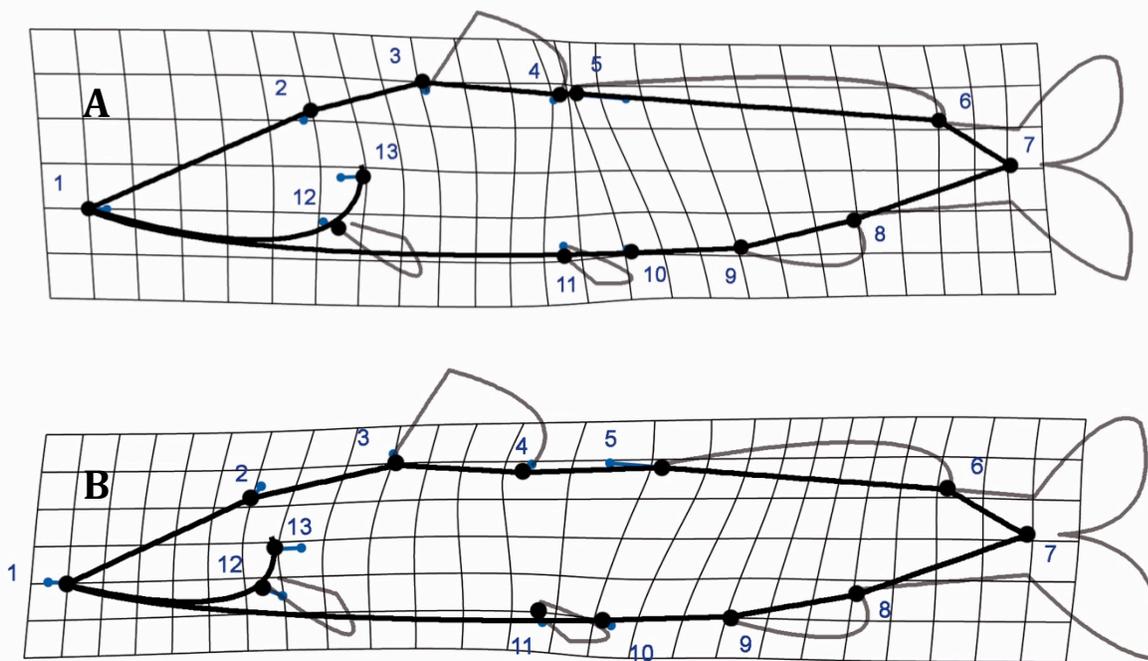


Figura 8. Primer Componente Principal. A) lado positivo del eje; B) lado negativo del eje.

Segundo componente principal

El segundo componente principal explica el 16.758% de la variación total de la muestra. Este componente agrupa cambios en la altura de los individuos que se observa en la covariación de dos regiones, la dorsal y la ventral, también se observan cambios en la longitud de la cabeza. La desviación de las categorías desde el centro del eje *Y* es menor que en el primer componente, *R. guatemalensis* tiene una distribución amplia a través de todo el eje. *R. parryi* y *R. macuspanensis* se ubican del lado negativo, presentando un cuerpo alto, mientras que *R. laluchensis* y *R. zongolicensis* se mantienen del lado positivo presentando un cuerpo delgado y una cabeza mas larga.

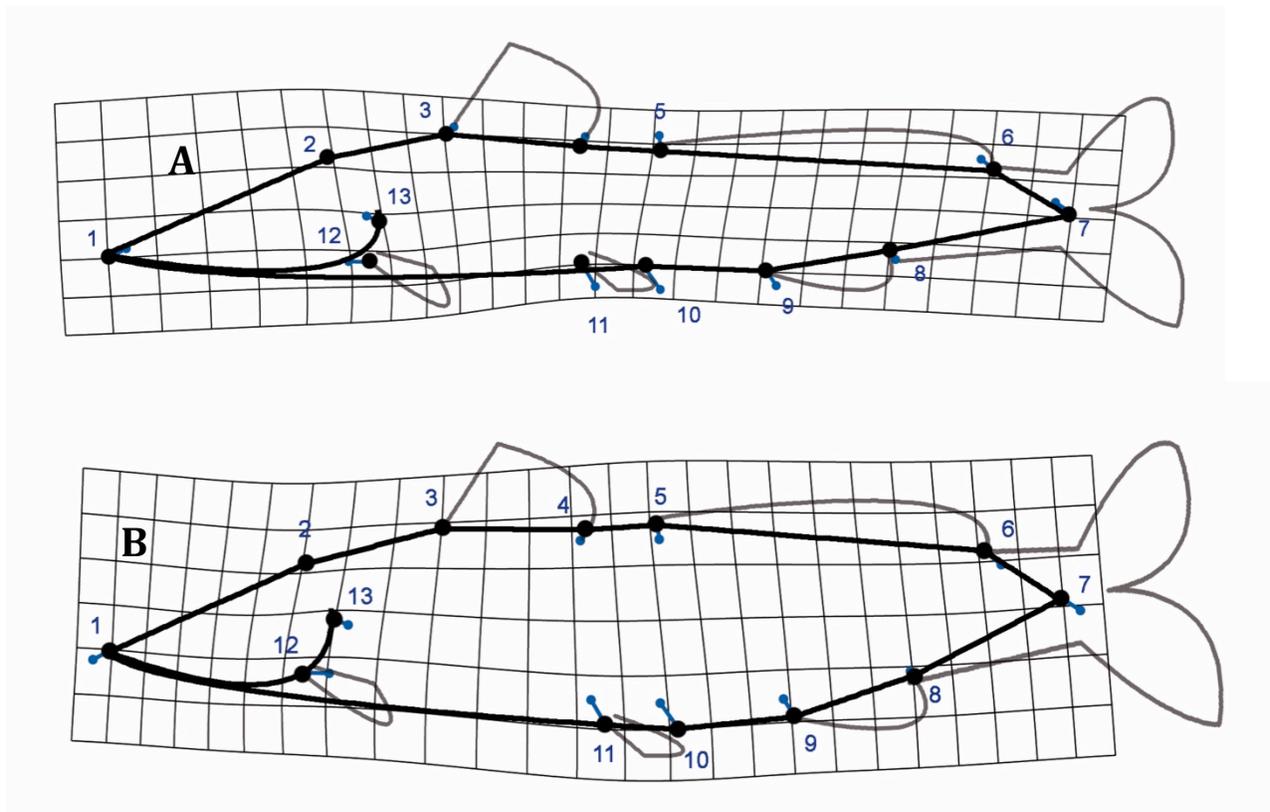


Figura 9. Segundo Componente Principal A) lado positivo del eje; B) lado negativo del eje

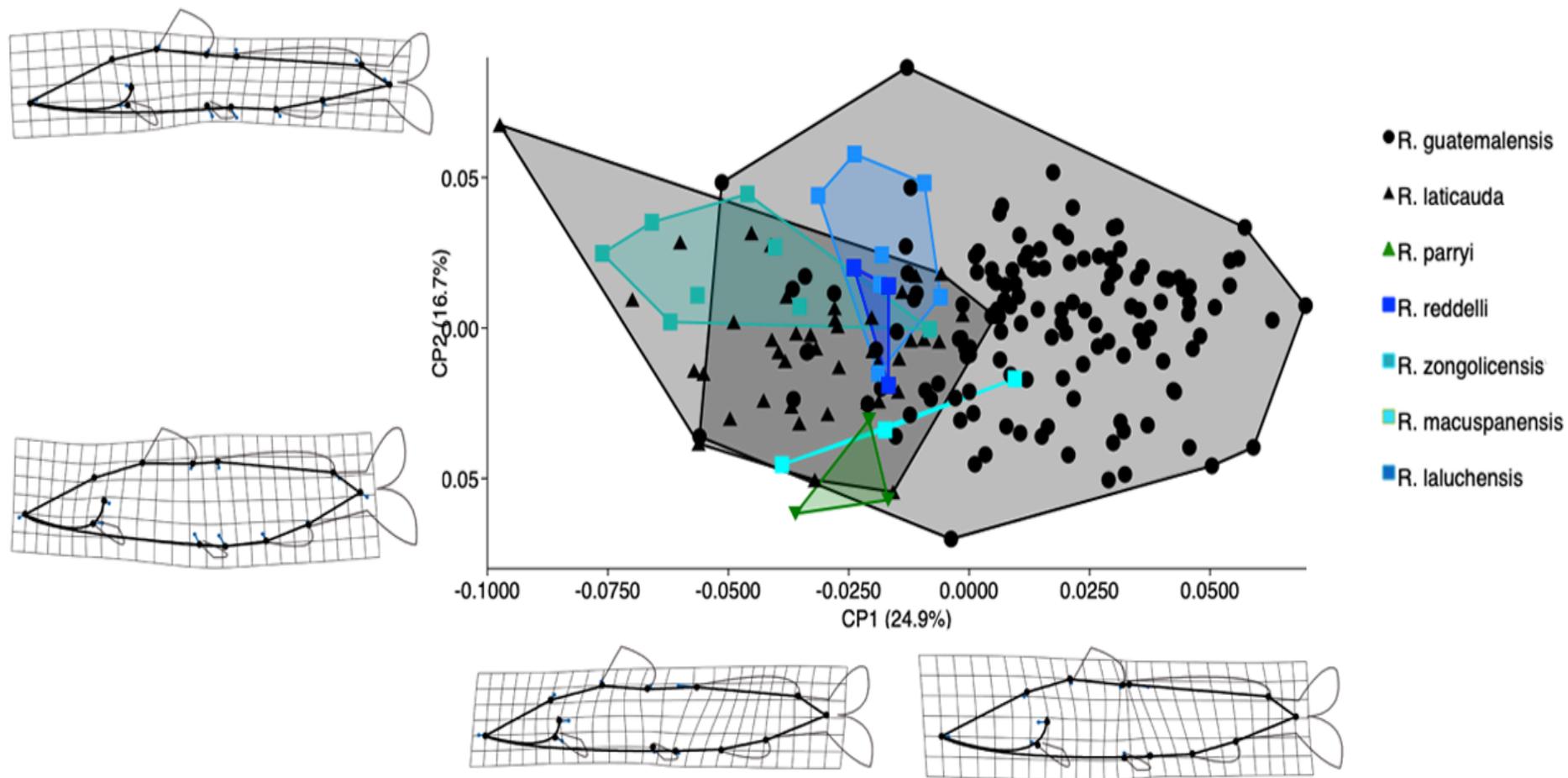


Figura 10. Gráfica de dispersión de los ejemplares de Primer contra Segundo Componente Principal (morfometría geométrica)

Tercer componente principal

El tercer componente principal explica el 14.121% de la variación total de la muestra. Al igual que en el segundo componente, la desviación de las categorías es aún menor que en el primero. Este componente agrupa cambios en la región anterior dorsal, del lado positivo del eje encontramos individuos con un dorso más pronunciado, a forma de “joroba” y un cuerpo más alto, mientras que hacia el lado negativo encontramos individuos con un cuerpo más, plano y delgado, es decir, la pronunciación dorsal es mínima. La mayoría de las especies se distribuyen a través de todo el eje, ponderando al centro, a excepción de *R. macuspanensis* que presenta un desplazamiento claro hacia la región positiva, siendo la única especie que presenta una diferencia pronunciada en la región dorsal a modo de joroba (Figura 11A).

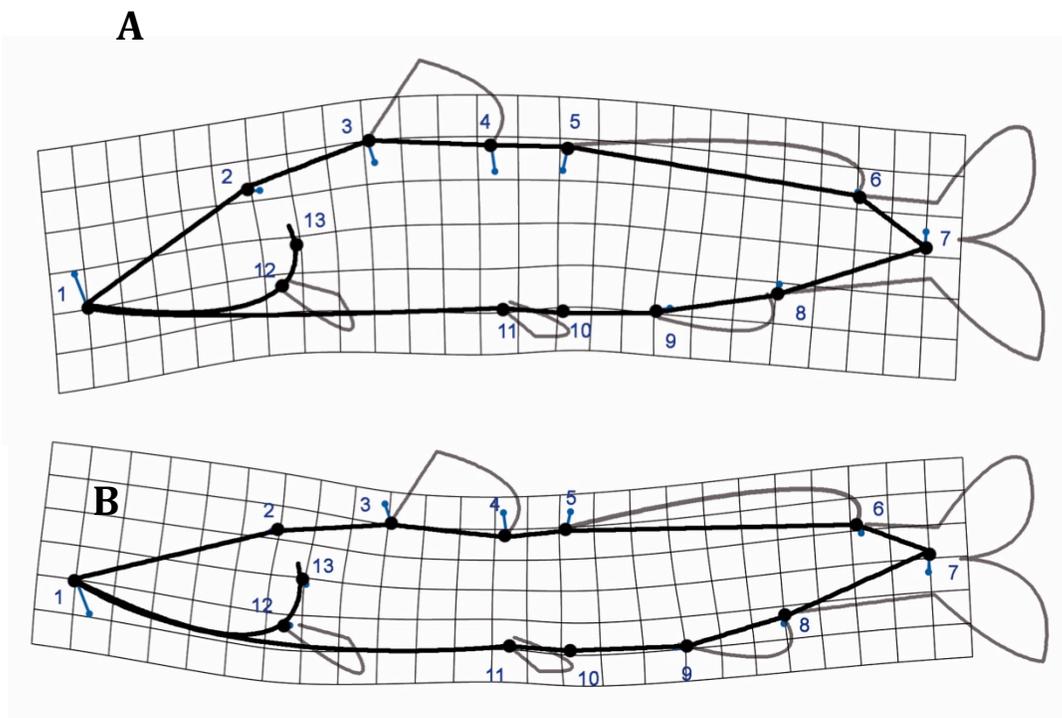


Figura 11. Tercer Componente Principal. A) Forma del lado positivo del eje. B) forma del lado negativo del eje

Análisis de variables canónicas

Finalmente se aplicó un análisis de Variables Canónicas, se incluyeron los mismos 200 individuos y los 13 puntos que en el análisis de Componentes Principales anterior. Se destacaron con clasificadores seis poblaciones de Guatemalensis que diferían de la morfología descrita para *R. guatemalensis*, esto con el fin de observar cómo se comportaba la muestra al utilizar estos clasificadores. Cabe mencionarse que todos los individuos de las poblaciones Guatemalensis destacadas presentan la espina de la aleta pectoral aserrada de ambos lados, característica del grupo. La población de Jamapa y Catemaco, presentan aserraciones menos conspicuas en el lado anterior.

El análisis dio como resultado 12 componentes principales que explican el 100% de la variación. Solo los dos primeros componentes explican más del 10% de la variación y en conjunto explican el 65.823% (Tabla 4).

Al igual que el análisis de Componentes Principales, se utilizan las puntuaciones en cada componente para construir una gráfica de dos dimensiones de la primer contra la segunda Variable Canónica (Figura 14)

Tabla 4. Valores de las primeras cinco Variables Canónicas

	Eigenvalores	% Varianza	Acumulativa %
1	412,166,158	55,600	55,600
2	0,75789725	10,224	65,823
3	0,65020062	8,771	74,594
4	0,46938282	6,332	80,926
5	0,42587490	5,745	86,671

Primer variable canónica

La primer variable explica el 55.6% de la variación, al igual que en el análisis de Componentes Principales, este componente agrupa principalmente cambios en el espacio interdorsal y el tamaño de la región cefálica. Los cambios en la forma negativa (Figura 12B) se caracterizan por un espacio interdorsal reducido y aumento de la región cefálica. el grupo Guatemalensis se agrupa en la región negativa (Figura 14). La región positiva donde se ubican la mayoría de las especies del grupo Laticauda (Figura 12A) da como resultado organismos con un espacio interdorsal muy amplio y una proporción cefálica pequeña. Con respecto a las poblaciones de Guatemalensis agregadas, se observa que las poblaciones de Coatzacoalcos, Tonalá y Catemaco se ubican en la región más negativa del eje X, también se observó una zona de traslape entre *R. laticauda* y *R. guatemalensis*, dondee ubicó la población Calakmul, la cual presenta un espacio interdorsal largo (8-17% de SL), aleta adiposa corta (24.3-34%), barbillones cortos (50.1-68.2%) y región cefálica mediana (25.6-26.7%). En el otro extremo de la distribución, encontramos a la población de Tonalá, donde los ejemplares presentaron un espacio interdorsal muy reducido, casi nulo (2.6-3.9% de SL), Aleta adiposa larga (39.4-41.5%), barbillones muy largos (95.8-107.1%) y una cabeza grande (28.4-30.8%) estos valores se salen de los intervalos registrados para *R. guatemalensis*.

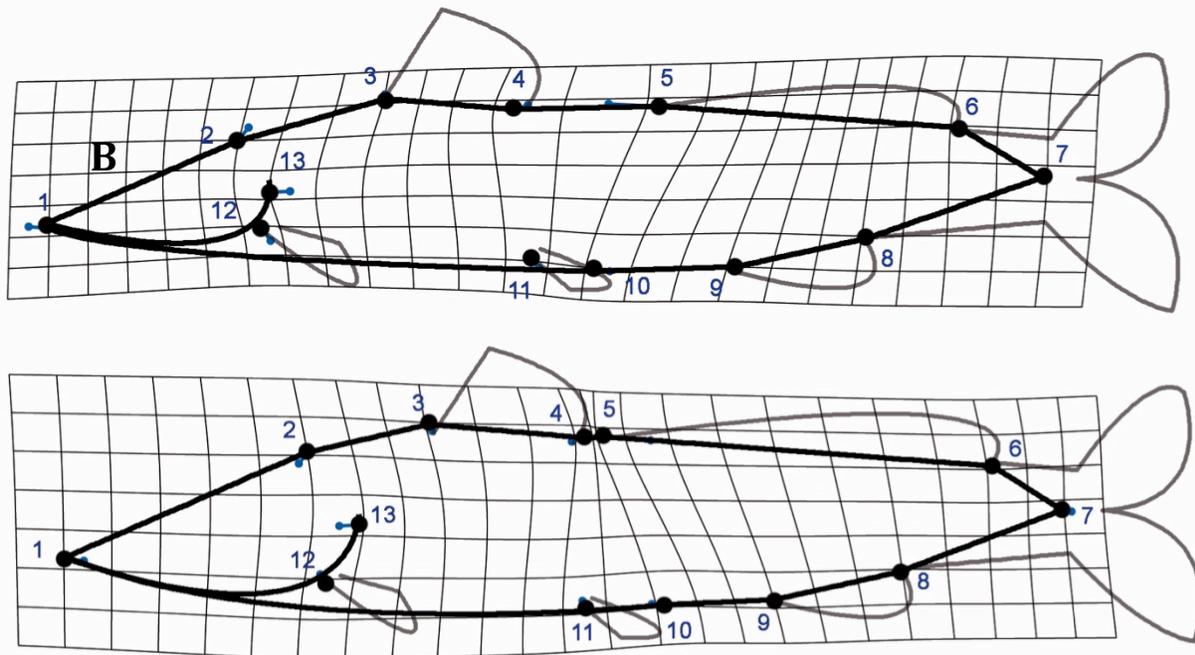


Figura 12. Primer Variable Canónica. A) Forma del lado positivo del eje. B) Forma negativa del eje

Segunda variable canónica

La segunda Variable Canónica explica el 10.2% de la variación, lo que acumulado con el primer componente resulta en el 65.8% de la variación total. El cambio de mayor magnitud se observa en la altura del cuerpo y la longitud cefálica. En la región negativa observamos organismos con cuerpos delgados y se observa un alargamiento en la cabeza (puntos 1 y 13) (Figura 13B). En la región positiva del eje encontramos individuos con cuerpos gruesos (expansión de los puntos 4, 5, 11, 10, 9 y 8) y una reducción en la longitud cefálica (puntos 1 y 13) (Figura 13A). En esta variable las especies de cueva *R. reddelli*, *R. zongolicensis* y *R. laluchensis* se agrupan del lado negativo del eje, ya que poseen un cuerpo más delgado, al contrario de *R. parryi* que tiene un cuerpo alto y se ubica en la región positiva.

Para las poblaciones de Guatemalensis se observa que la población de Catemaco se encuentra en el extremo más positivo del eje, lo que indica que estos individuos presentan un cuerpo muy alto.

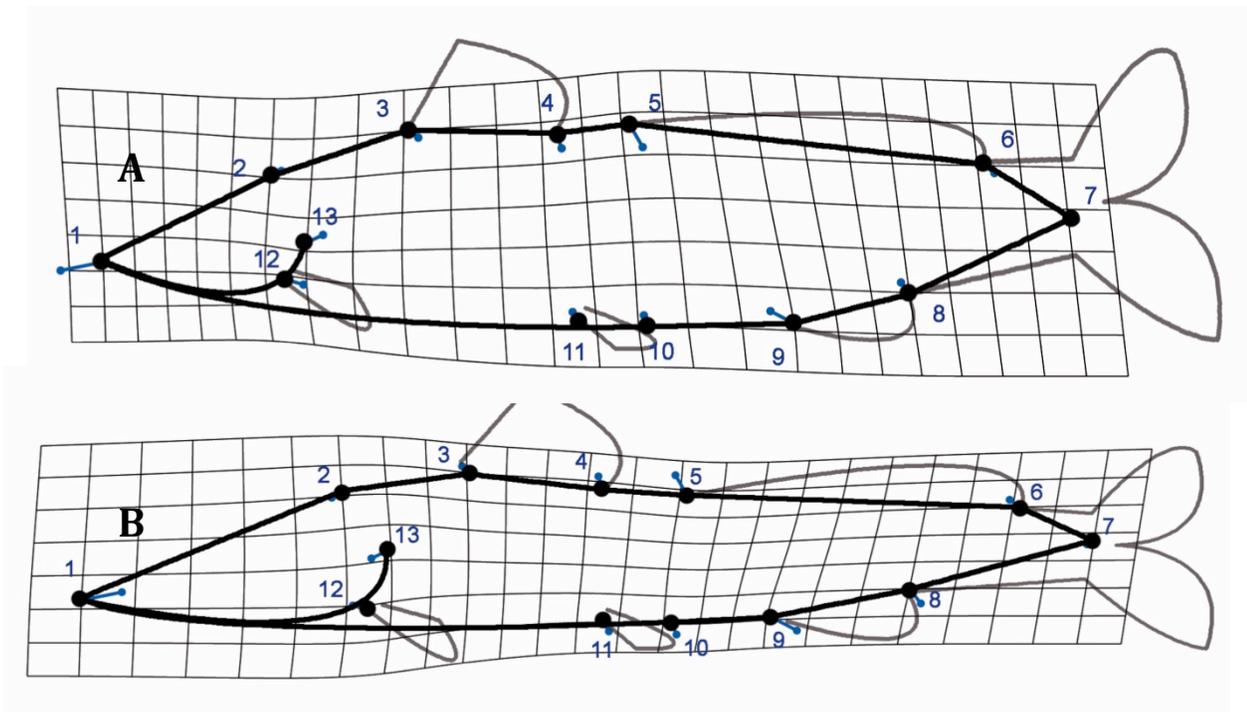


Figura 13. Segunda variable canónica. A) Forma del lado positivo del eje. B) forma del lado negativo del eje

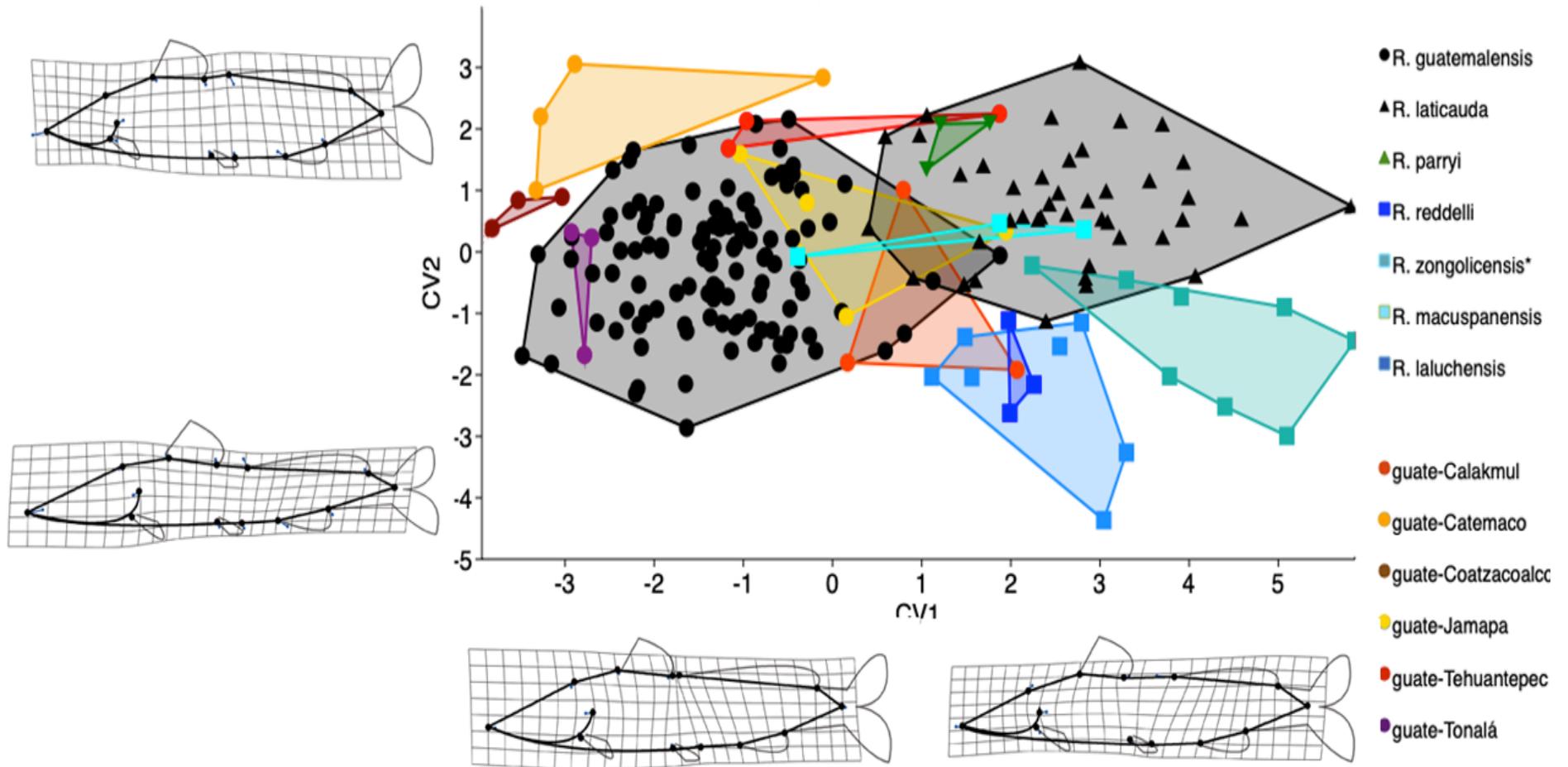


Figura 14. Gráfica de dispersión de los ejemplares de la Primera contra segunda variable canónica

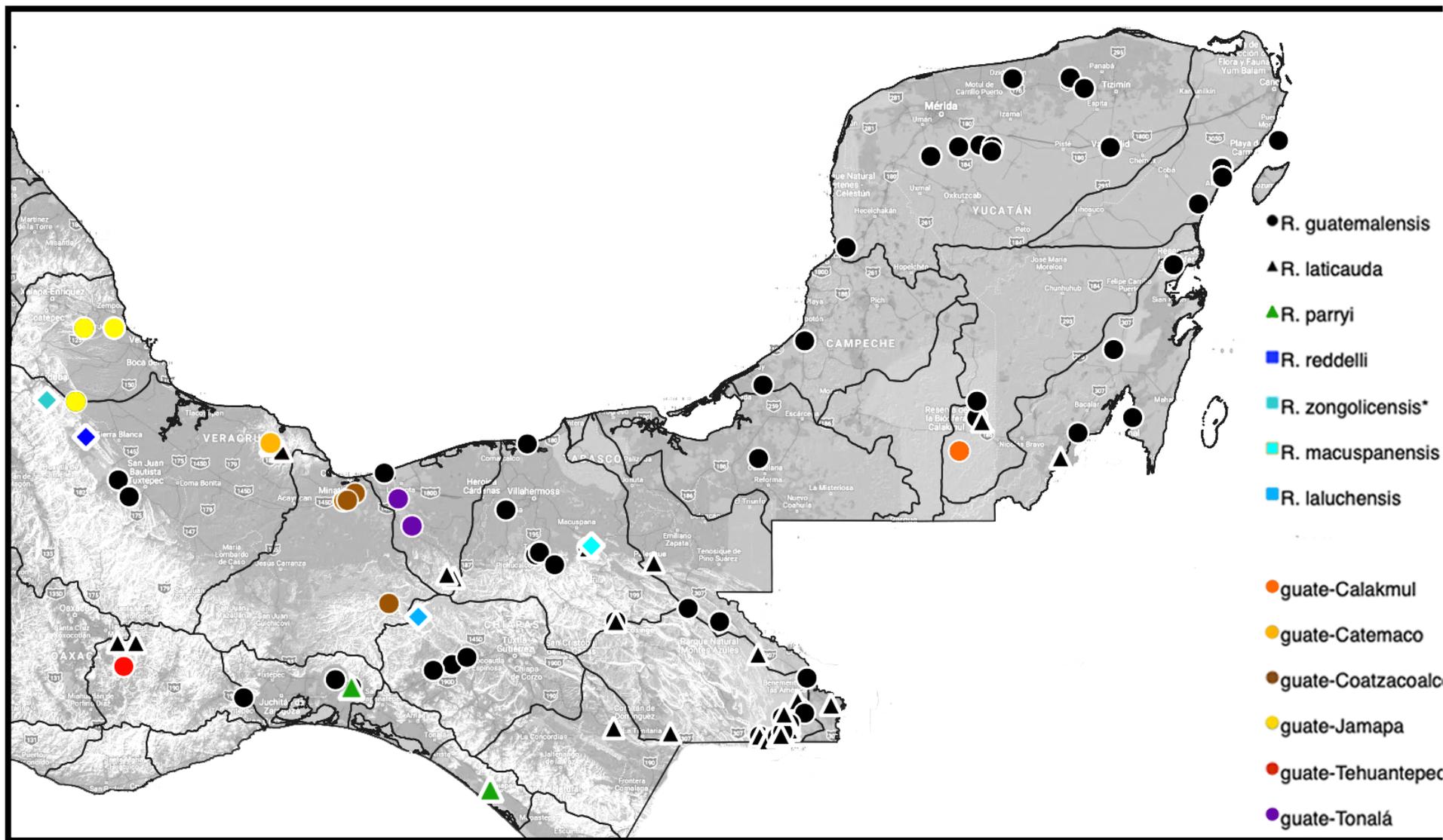


Figura 15. Mapa de la distribución de *Rhamdia* en México, con las cuencas marcadas. incluyendo las seis poblaciones de *R. guatemalensis* destacadas (con base en el material revisado).

Distancia de Procrustes y Mahalanobis

Se aplicó una prueba de T-cuadrada con 1000 permutaciones entre pares de especies y poblaciones para determinar si existían diferencias significativas entre categorías. En el análisis se utilizaron tanto la distancia de Procrustes como la distancia de Mahalanobis y se encontraron diferencias significativas para varios pares y esta aumentaba al utilizar Mahalanobis (Tabla 5 y 6). También se encontraron varios pares que no presentaron diferencias significativas en ambas distancias.

Tabla 5. Distancias de Mahalanobis y valor de P (negritas) utilizando 1000 permutaciones entre las especies

	Gua		Lat		Lcluc		Lcmac		Lczon		Lcred	
	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.
Lat	0,0516	37,668										
	<.0001	<.0001										
Lcluc	0,0550	45,687	0,0512	39,549								
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001								
Lcmac	0,0626	48,414	0,0511	40,363	0,0701	50,599						
	0,0020	<.0001	0,0330	0,0080	0,0030	0,0090						
Lczon	0,0717	58,835	0,0447	40,733	0,0467	47,687	0,0750	58,600				
	<.0001	<.0001	0,0010	<.0001	0,0010	<.0001	0,0070	<.0001				
Lcred	0,0596	55,186	0,0528	46,894	0,0433	48,704	0,0702	54,454	0,0591	55,777		
	0,0010	<.0001	0,0380	<.0001	0,1080	0,0010	0,0110	<.0001	0,0030	0,0020		
Lpar	0,0681	43,633	0,0503	34,282	0,0854	53,514	0,0446	49,693	0,0783	61,850	0,0772	59,743
	<.0001	<.0001	0,0460	0,1010	<.0001	<.0001	0,2020	0,0630	0,0100	0,0090	0,0240	0,0780

También se aplicó una prueba de T-cuadrada con 1000 permutaciones entre pares de especies y las especies de *R. guatemalensis* destacadas, para determinar si existían diferencias significativas entre estas categorías.

Tabla 6. Distancias de Mahalanobis y valor de P (negritas) utilizando 1000 permutaciones entre las especies y las poblaciones .

	Gua		GuaCATE		GuaCLK		GuaCOAT		GuaJAM		GuaTEH		GuaTONA		Lat	Lcluc		Lcmac		Lcpop		Lcred		
	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.	D.P.	D.M.
GuaCATE		4.59																						
	0,0640																							
	<.0001	<.0001																						
GuaCLK		4.67		6.89																				
	0,0727		0,1106																					
	<.0001	<.0001	0,0120	0,0300																				
GuaCOAT		3.97		4.69		7.60																		
	0,0533		0,0690		0,1179																			
	0,0080	0,0030	0,0610	0,1860	0,0500	0,0230																		
GuaJAM		3.59		5.24		5.23		6.19																
	0,0487		0,0650		0,0767		0,0908																	
	0,0020	<.0001	0,0130	0,0240	0,0250	0,0230	0,0130	0,0080																
GuaTEH		4.62		5.35		5.71		5.67		6.12														
	0,0407		0,0761		0,0593		0,0740		0,0590															
	0,1210	<.0001	<.0001	0,0130	0,2080	0,0590	0,0410	<.0001	0,0360	0,0430														
GuaTONA		3.45		5.95		6.27		4.77		6.08		6.38												
	0,0509		0,0888		0,1065		0,0388		0,0939		0,0726													
	0,0110	0,0460	0,0200	0,0450	0,0080	0,0850	0,6300	<.0001	0,0470	0,0150	0,0100	<.0001												
Lat		4.08		6.56		4.69		6.91		4.10		5.03		6.24										
	0,0519		0,0888		0,0681		0,0947		0,0415		0,0484		0,0916											
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0,0010	0,0020	<.0001	<.0001	0,0430	<.0001	0,0500	<.0001	<.0001	<.0001										
Lcluc		4.82		7.44		5.32		7.44		4.64		6.62		7.14		3.97								
	0,0538		0,1032		0,0666		0,0947		0,0695		0,0618		0,0885		0,0512									
	<.0001	<.0001	0,0040	0,0060	0,0100	0,0090	0,0070	0,0070	0,0060	0,0040	0,0110	0,0110	0,0030	0,0070	<.0001	<.0001								
Lcmac		4.80		6.83		6.53		6.61		5.36		6.68		6.62		4.15		5.12						
	0,0620		0,0918		0,1058		0,0909		0,0551		0,0774		0,0944		0,0511		0,0701							
	<.0001	<.0001	0,0250	0,0180	0,0830	<.0001	0,0090	0,0380	0,1080	0,0120	0,0250	<.0001	0,0410	0,0130	0,0330	0,0080	0,0070	0,0070						
Lcpop		6.27		8.26		5.56		8.71		6.38		6.60		8.22		4.11		4.84		6.09				
	0,0713		0,1129		0,0601		0,1161		0,0694		0,0644		0,1117		0,0447		0,0467		0,0750					
	<.0001	<.0001	<.0001	0,0010	0,0080	0,0020	0,0020	0,0010	0,0030	0,0020	0,0050	0,0030	0,0030	0,0010	<.0001	<.0001	0,0030	0,0010	0,0030	<.0001				
Lcred		5.52		8.18		6.86		7.59		6.18		7.32		6.85		4.78		4.91		5.43		5.80		
	0,0587		0,0974		0,0818		0,0969		0,0653		0,0703		0,0940		0,0528		0,0433		0,0702		0,0591			
	<.0001	<.0001	<.0001	0,0250	0,0740	<.0001	0,0960	0,0370	0,0080	<.0001	0,0240	0,0430	0,0650	<.0001	0,0280	<.0001	0,1030	<.0001	0,0100	<.0001	0,0020	0,0030		
Lpar		4.47		6.38		6.43		6.82		4.38		5.94		6.70		3.52		5.39		4.94		6.35		
	0,0686		0,0790		0,1060		0,0992		0,0439		0,0759		0,1067		0,0503		0,0854		0,0446		0,0783		0,0772	
	0,0010	<.0001	0,0210	0,0310	0,0540	0,0930	0,0540	0,0430	0,2260	0,0080	<.0001	0,0130	0,0550	0,0990	0,0350	0,0810	0,0050	<.0001	0,1910	0,0180	0,0040	0,0020	0,0150	<.0001

Diagnos de las especies de *Rhamdia* descritas para México

Con base en las descripciones originales de las especies, la revisión del género realizada por Silfvergrip (1996) (Anexo I) y los datos obtenidos en la búsqueda bibliográfica; se presentan las diagnos para las siete especies de *Rhamdia* presentes en México. Asimismo se presenta de forma complementaria los resultados obtenidos para cada especie, señalando las estructuras y caracteres que resultaron principales, así como la variación posible existente.

Las especies se dividieron en dos grupos según la forma de la espina de la aleta pectoral, que también resulto ser un carácter clave en la determinación de las especies.

Los parámetros considerados importantes según los resultados de los análisis de son:

Con base en el análisis de Componentes Principales con Morfometría Merística:

CP1: Espacio interdorsal, que está directamente relacionado con la longitud de la Aleta Adiposa; y longitud de los Barbillones (se consideró el Barbillón Maxilar, ya que los tres demostraron tener correlación en la variación de la longitud en función de SL).

Con base en los análisis de Morfometría Geométrica y Variables Canónicas

CP1: Espacio Interdorsal y tamaño de la cabeza

CP2: Altura del cuerpo

Grupo *Guatemalensis*

Se caracteriza por la espina de la aleta pectoral con aserraciones en el lado posterior y anterior; el barbillón maxilar es largo, alcanza por lo menos el origen de la aleta adiposa. Este grupo solo consiste en la especie nominal *R. guatemalensis*

***R. guatemalensis* Günther, 1864**

Holotipo: Huamuchal, Lagos con agua salobre, 12" de largo.

Sinonimias registradas de *Rhamdia guatemalensis* (Eschmeyer, 2019)

- *Pimelodus boucardi*, Regan 1907. Yucatán. Sinonimia de *R. guatemalensis depressa*
- *Rhamdia oaxacae*, Meek 1902. Río Quiotepec, Cuicatlan, Oaxaca
- *Rhamdia guatemalensis stygaea* Hubbs 1936. Cueva San Isidro, Yucatán
- *Pimelodus deppei* Müller [J.] & Troschel 1849. México
- *Rhamdia depressa* Barbour & Cole 1906. Cenote Ikil, Yucatán México
- *Pimelodus godmanni* Günther 1864. Río Montagua, debajo de Vera Paz, Guatemala.
- *Rhamdia guatemalensis decolor* Hubbs 1936. Cueva San Bulha, Motúl, Yucatán

- Aleta adiposa larga, $2/5$ de SL (40% de SL); está separado por un corto interespacio de la aleta dorsal y caudal

- Aleta Anal, radios 13, longitud igual a la A. Dorsal, sus radios posteriores se extienden hasta el final de la a. Adiposa si se retrae hacia atrás.

- Aleta caudal más de $1/6$ de TL (16% de SL) , lóbulo inferior más largo

- Aleta Dorsal $1/6$, con una espina débil, escasamente más alta que su largo

- Aleta Pectoral, radios $1/9$, corta, $1/2$ de HL, espina un poco más larga que la de la aleta dorsal, sin poros mucosos en la axila

- Aleta pélvica (Ventral) más corta que la pectoral

Barbillones maxilares se extienden más allá del origen o mitad de la aleta adiposa, o la extremidad de la pectoral.

- Cabeza longitud $1/4$ de SL (25%), ancho $3/4$ de HL (75%), deprimida, cubierta con piel delgada

- Coloración pardusco oscuro, las partes bajas blanquecinas, a. Dorsal con una banda longitudinal indistinta más clara

- Mandíbula inferior es un poco más corta que la superior, la banda de dientes intermaxilares seis veces más ancha que su largo

- Ojos diámetro $1/3$ del hocico, y $2/5$ del ancho del espacio interorbital.

- la menor profundidad de la cola es $2/5$ de HL. - Altura del cuerpo $1/6$ de SL

Distribución: va desde la región transandina de Colombia hasta el sur de México, lo que la convierte en la especie más extendida dentro del grupo transandino *R. guatemalensis* ha sido observada en varias cuevas mexicanas y puede considerarse como troglófica (Organismo que

puede encontrarse dentro y fuera de la cueva); en la península de Yucatán está ampliamente distribuida en el sistema de agua subterránea (Wilkins & Weber, 1998). Hubbs (1936, 1938) informó de varias subespecies en la península de Yucatán, *R. guatemalensis decolor* y *R. guatemalensis stygaea*, que están restringidas a las cavernas, y *R. guatemalensis depressa* que es la forma común de la península presente en los cenotes de Yucatán, aun que estas no ha desarrollado caracteres troglomórficos y solo difieren entre regiones por cambios en la pigmentación corporal (Wilkins, 2001). Actualmente están sinonimizadas con *R. guatemalensis*

Ya que en los tres análisis morfométrico realizados, la distribución de los ejemplares de *R. guatemalensis* a través de las gráficas de dispersión era demasiado amplia, se detectaron las poblaciones que quedaban en los extremos, las cuales aunque presentaban espina aserrada por ambos lados como los otros organismos, mostraron gran diferenciación con respecto al promedio, por lo que se decidió considerarlas como poblaciones específicas para esta parte de la descripción.

Datos obtenidos en los análisis

Carácter	<i>R. guatemalensis</i>	Población Tonalá	Población Calakmul
Espacio interdorsal	3.3-10.9%	2.6-3.9%	8-17%
Longitud de la Aleta adiposa	30.1-40-1%	39.4-41.5%	24.3-34%
Longitud de los Barbillones	45.5-84-5%	95.8-107.1%	50.1-68.2%
Longitud de la cabeza	22.4-31.1%	28.4-30.8%	25.6-26.7%

Material revisado de *R. guatemalensis*: CNPE (IBUNAM1858, IBUNAM2400, IBUNAM2765, IBUNAM3122, IBUNAM3656, IBUNAM3684, IBUNAM3871, IBUNAM4626, IBUNAM5595, IBUNAM5628, IBUNAM6264, IBUNAM6340, IBUNAM6357, IBUNAM6583, IBUNAM6609, IBUNAM6913, IBUNAM6970, IBUNAM8426, IBUNAM8427, IBUNAM9096, IBUNAM9598, IBUNAM9633, IBUNAM9674, IBUNAM9675, IBUNAM9688, IBUNAM10267, IBUNAM10613, IBUNAM11626, IBUNAM11770, IBUNAM12057, IBUNAM12120, IBUNAM1234, IBUNAM12395, IBUNAM18116, IBUNAM18119, IBUNAM18158, IBUNAM18548, IBUNAM18656, IBUNAM19586, IBUNAM20128, IBUNAM20650, IBUNAM20773, IBUNAM20873, IBUNAM20900, IBUNAM21002, IBUNAM21079, IBUNAM22288, IBUNAM22359, IBUNAM22379, IBUNAM22412, IBUNAM23011, IBUNAM23046, IBUNAM23210, IBUNAM23211, IBUNAM23213, IBUNAM23214, IBUNAM23215, IBUNAM23216, IBUNAM23218, IBUNAM23219, IBUNAM23220, IBUNAM3686, IBUNAM8463, Gua-Catemaco [IBUNAM6823, IBUNAM6823, IBUNAM10170, IBUNAM10171, IBUNAM12902, IBUNAM16905, IBUNAM20048, IBUNAMSN19, IBUNAMSN20], GuaCalakmul [IBUNAM9589], Gua-Coatzacoalcos [IBUNAM17741, IBUNAM17741, IBUNAMSN01, IBUNAMSN06, IBUNAMSN11] Gua-Jamapa [IBUNAM2453] Gua-Tehuantepec [IBUNAM1816] Gua-Tonala

[IBUNAM12048, IBUNAM12249]. Colectado por el Dr. J. Arroyave (JA-L06 , JA-L08 , JA-L09, JA-L10, JA-L12, JA-L14, JA-L15, JA-L21, JA-L24, JA-L34, JA-L38, JA-L41).

Figura 16. *R. guatemalensis* (Forma regular)



Figura 17. Población Tonalá (CNPE-IBUNAM12249)



Figura 18. Población Calakmul (CNPE-IBUNAM9589)

La poblaciones de *R. guatemalensis* de los Cenotes de la Península de Yucatán presentaron gran variación en la espina pectoral, así como en su morfología, sin embargo en los análisis no se observó diferencia significativa en la variación. En las Gráficas de dispersión de los tres análisis, los individuos siempre se localizaron en la zona acumulativa. La mayor variación se observó en el diámetro ocular que es mayor al promedio.



Figura 19. *R. guatemalensis* (Forma regular de los Cenotes de la Península de Yucatán y tipos de espina)



Figura 20. *R. guatemalensis* (JA-L24) (Único ejemplar despigmentado encontrado en Cenote)

Grupo Laticauda

Se caracteriza por presentar la espina de la aleta pectoral con aserraciones solo en el lado posterior; en especies epigeas la longitud del barbillón maxilar es moderado, no alcanza el fin de la base de la aleta dorsal. El grupo *R. laticauda* comprende actualmente seis especies válidas en México, dos epigeas y cuatro troglobias .

Rhamdia laticauda (Kner, 1857)

(Síntesis de la descripción original)

Holotipo México, Localidad desconocida Silfvergrip encontró una nota en branquias que decía Río Xamapa. 9" ejemplar más grande

Sinonimias de *Rhamdia laticauda* (Eschmeyer, 2019)

- *Pimelodus baronis muelleri* Troschel in Müller 1865. Lado pacífico de México.
- *Pimelodus brachypterus* Cope 1867. Orizaba, Veracruz
- *Pimelodus hypselurus* Günther 1864. Orizaba, Veracruz
- *Rhamdia sacrificii* Barbour & Cole 1906. Cenote de los sacrificios, Chichen Itza, Yucatán

- Aleta Adiposa, base $3 \frac{1}{2}$ (28.57% de 100) veces en la longitud del cuerpo entendida, su centro está frente al anal;

Aleta anal, radios 13

- aleta caudal, radios 17, está ligeramente reservada, casi truncada.

- aleta dorsal, radios I/6, espina delgada, sin perforar

- Aleta Pectoral, I/8

- Aleta Pélvica, radios I/6, se desvían detrás del extremo de la dorsal.

- Barbillones maxilares alcanzan las aletas pélvicas. Los otros 4 barbillones están uno junto a al otro, los interiores son casi la mitad más cortas que los externos, que alcanzan la base de las aletas pectorales.

- Cabeza , completamente desarrollada, $5 \frac{1}{2}$ veces en SL (18% de 100), ligeramente más larga que ancha, el perfil se eleva a la parte dorsal en un arco muy plano. El proceso occipital es

puntiagudo, pero corto, y está lejos de alcanzar el pequeño escudo de la base de la dorsal. la hendidura branquial está abierta en el medio de la garganta.

- Coloración, el color marrón oscuro aparece en la parte posterior y los lados, gris-blanco en vientre, todas las aletas sin mancha, sólo la aleta caudal en la base con unas bandas verticales oscuras. Línea lateral fuertemente pronunciada desde el casco delantero, hasta la cola, a media altura del cuerpo.

- Espina de la aleta pectoral, mide la mitad de los radios ramificados, longitudinal, gruesa, lisa por afuera, densamente dentada en el margen interno, y terminando en una punta flexible, pero sin alcanzar completamente la longitud de los siguientes rayos

- Mandíbula inferior más corta que la superior. Boca, ancho es $2 \frac{1}{3}$ veces en hl, los dientes en ambas mandíbulas son bastante anchos.

- Ojos, 3 diámetros longitudinales desde la hendidura branquial, un poco más de 2 desde el borde del hocico y $2 \frac{1}{2}$ desde el otro ojo

- Cuerpo, la cola se comprime fuertemente y su altura es solo un poco menor que la altura del cuerpo por encima de las a. Pélvicas. la espina escapular también se pela y termina deliberadamente a la mitad de la longitud de la espina pectoral.

-el mayor de los ejemplares es una hembra de 9" de largo que fue capturada durante el periodo de desove con papila muy grande, llena de huevos maduros ovarios. Poros pectorales pequeños. la vejiga natatoria es simple.

Distribución: la Sierra Madre Oriental, con el Río Jamapa y Atoyac, Veracruz, México llegando hasta Panamá. *R. laticauda* es una especie epigea, aun que está estrechamente relacionada con las especies de cuevas en México y Belice, ya que todos derivan de la misma especie ancestral.

Datos obtenidos del análisis

Espacio interdorsal:	6-17.6%
Longitud de la Aleta adiposa:	25.4-38.9%
Longitud de los Barbillones:	29.5-53.6%
Longitud de la cabeza:	21-26.8%

Material Revisado de *R. laticauda*: CNPE (IBUNAM3651, IBUNAM8337, IBUNAM8425, IBUNAM8464, IBUNAM8494, IBUNAM10177, IBUNAM10191, IBUNAM10192, IBUNAM10263, IBUNAM10579, IBUNAM10587, IBUNAM11907, IBUNAM12112, IBUNAM12274, IBUNAM12280, IBUNAM18116,

IBUNAM18681, IBUNAM19003, IBUNAM19008, IBUNAM19025, IBUNAM19586, IBUNAM19949,
IBUNAM20220, IBUNAM20478, IBUNAM20484, IBUNAM21002, IBUNAM21019, IBUNAM22289,
IBUNAM22397, IBUNAM22978, IBUNAM22989, IBUNAM23012, IBUNAM23035, IBUNAM23053,
IBUNAM23061, IBUNAM23061, IBUNAM23208, IBUNAM23221)



Figura 21. *R. laticauda* (Morfotipo de espina con lado anterior liso y morfotipo de espina con lado anterior rugoso)

***Rhamdia parryi* Eigenmann & Eigenmann, 1888**

(Síntesis de la descripción original)

Holotipo, No. 26292 a. Seis especímenes .093-.10m de longitud. Rio Zanaleneo. Cerca de Tonalá, Chiapas, Mexico. Relacionado con *R. jenynsii*

- Aleta dorsal, espina $1 \frac{3}{5}$ de HL (160% de 100), equidistante del hocico y del primer radio anal, más alto

- Barbillones maxilares cortos, que se extienden hasta o más allá de la aleta dorsal, mentales y post-mentales insertadas en una línea casi recta, el primero que llega al borde de la abertura branquial, el posmental a la base del pectoral.

- Cabeza cónica, ancho $1 \frac{1}{4}$ de HL (125%). su profundidad en la base del proceso occipital $1 \frac{1}{3}$ a $1 \frac{1}{2}$; parte superior de la cabeza completamente cubierta con piel fina; fontanela que se extiende desde el frente de los ojos hasta la base del proceso occipital, separada en dos partes por un puente estrecho opuesto al borde orbital posterior; Proceso occipital muy angosto y corto, la porción expuesta es tan larga como ancha, extendiéndose hacia atrás, incrustada en la piel, un tercio de la distancia desde su base hasta la espina dorsal. Placa dorsal bastante grande, triangular, completamente oculta por la piel, que no se articula con el proceso occipital; espacio entre las aberturas nasales anterior y posterior igual al diámetro del ojo que es 2 en anteorbital, $1 \frac{1}{2}$ en interocular, 5 en la cabeza.

- Mandíbula inferior completamente incluida; ancho de la boca $2 \frac{2}{3}$ – 3 de HL. banda de dientes de igual profundidad en ambas mandíbulas, la banda intermaxilar alrededor de 3 en la cabeza.

Distribución: Es la representante de la vertiente del Pacífico, distribuida en el sur de México y Guatemala. También sinonimizada con *R. laticauda* por Silfvergrip (1996).

Datos obtenidos del análisis

Espacio interdorsal:	11.1-12.5%
Longitud de la Aleta adiposa:	32.3-33-3%
Longitud de los Barbillones:	32.3-35.4%
Longitud de la cabeza:	19.8-24.2%

Material Revisado de *R. parryi*: CNPE (IBUNAM1858, IBUNAM1958)



Figura 22. *R. Parryi*

Rhamdia reddelli Miller, 1984

(Síntesis de la descripción original)

Holotipo: Macho, 98.5 SL. (16 ejemplares) Cueva del Nacimiento del Rio San Antonio, 9 km, Acatlán Oaxaca. Relacionado a *R. laticauda*

- Aleta adiposa (más larga que *R. laticauda*)
- Aleta anal, radios 13 o 14
- Aleta caudal con muesca profunda , lóbulos redondeados. radios principales 17-19 (16-18 ramificados)
- Aleta dorsal 1,6, espina suave y flexible. deprimida se traslapa con la aleta adiposa
- Aleta pectoral, radios pectorales I/10 o I/11. 22 de 33 tuvieron I/10
- Aleta pélvica, radios 6
- Barbillones, Barbillón maxilar más largo que en *R. laticauda*. Y mucho más que *R. parry*, *salvini* y *cabrerai*. Pero más corto que en *guatemalensis*. Se puede extender desde la punta de la aleta dorsal deprimida, hasta más allá del origen de la adiposa, pero en otros apenas alcanza la dorsal.
- Branquiespinas primer arco con mayor número y más largos 9-12 (*R. laticauda* 11-16), espinas branquiales delgadas 3+8 o 4+12
- Cabeza larga 3.25-3.75 de SL (30.7-26.6%) (más que *R. laticauda* 4-5.5 (25-18%), Cráneo moderadamente deprimido , proceso occipital débil y corto, poros sensoriales de la cabeza cavernosos especialmente en la barba
- Coloración sin pigmentación, holotipo en alcohol mostro manchas dispersas arriba y en los lados de la cabeza, y una banda marrón en la línea lateral. Membrana interrredial de a. caudal con tono poco más oscuro
- Espina a. p. Con Aserraciones retrorsas en el lado posterior, número de aserraciones posteriores varia con la talla de 6-6 en espécimen de 36.7mm SL, y 15-14 en espécimen de 90.5mm. en el más grande las aserraciones eran triangulares , con bases anchas y muy próximas (en *R. laticauda* no hay espacio entre ellas). ligeramente curvada en adultos. Menores a 70mm SL es recta y hay espacios entre las aserraciones.
- Ojos ausentes (un ejemplar con punto-ojo diminuto)
- vertebras, precaudales 7 o 8, caudales 29-32, totales 37-39, 5 en complejo weberiano

especímenes mantenidos vivos expuestos a la luz empezaron a pigmentarse

Distribución: Endémica de la Cueva del Nacimiento del Río San Antonio, Oaxaca.

Datos obtenidos del análisis

Espacio interdorsal:	9.7-10.1%
Longitud de la Aleta adiposa:	32.3-33.4%
Longitud de los Barbillones:	41.9-47.3%
Longitud de la cabeza:	27.6-28.6%

Material Revisado de *R. reddelli*: CNPE (IBUNAM2400)



Figura 23. *R. reddelli*

***Rhamdia zongolicensis* Wilkens, 1993**

(Síntesis de la descripción original)

Holotipo 92mm SL. (3 ejemplares) Cueva del Ostoc, Sierra de Zongolica (Veracruz, México).

- Aleta adiposa 29-36% de SL presenta una “costilla” adiposa debajo de la aleta dorsal, también encontrado en *R. reddelli*
- Aleta Anal, radios 13
- Aleta Caudal, radios 20-21, con muesca poco profunda
- Aleta Dorsal, radios I/6
- Aleta pectoral radios I/8 o I/10
- Aleta Pélvica, radios 6 , La inserción está más allá del final de la base de la aleta dorsal.

- Barbillones, barbillón maxilar largo 50% de SL.
- branquiespinas, más numerosas y largas, 11
- Cabeza larga, 28 % SL (vs. 23% de *R. laticauda*), cráneo moderadamente deprimido,
- Coloración, casi completamente despigmentado, amarillenta. En preservación se oscurece ligeramente, especialmente en los lados. Especímenes vivos expuestos a luz se oscurecen
- Espina a. P. ligeramente curvada en adultos y recta en jóvenes, aserraciones posteriores 9-10, triangulares.
- Ojos reducidos dependiendo de la talla
- Vertebras, 39

Anotaciones: En laboratorio se entrecruzaron *R. zongolicensis* con *R. laticauda* y *R. reddelli*, se obtuvo una generación, corroborando su estrecha relación. difiere de *R. reddelli* en la reducción de los ojos principalmente, las variabilidad se traslapa.

Distribución: presente en las cuevas de la Sierra de Zongolica, Veracruz, México. Holotipo de la Cueva del Ostoc, aproximadamente a 30 km de la localidad tipo de *R. reddelli*; ambas cuevas pertenecen al drenaje del Rio Tonto.

Datos obtenidos del análisis

Espacio interdorsal:	11.5-17%
Longitud de la Aleta adiposa:	26.2-34.8%
Longitud de los Barbillones:	28.9-35.8%
Longitud de la cabeza:	23.2-26-2%

Material Revisado de *R. zongolicensis* (Sótano de Popocatl): (DADF02-55, DADF02-18)

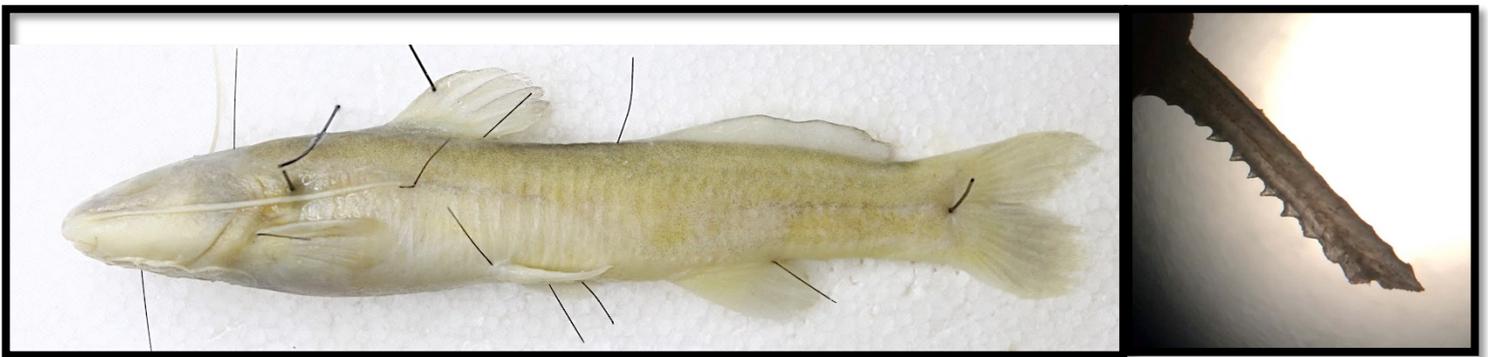


Figura 24. *R. aff. Zongolicensis** (Sótano de Popocatl)

Rhamdia macuspanensis Weber & Wilkens, 1998

(Síntesis de la descripción original)

Holotipo: 124.7 mm SL, 150.8mm. suelen ser de talla grande 120mm promedio TL. En el curso del agua de las Grutas de Agua Blanca, del Balneario de Agua Blanca. (10 especímenes).

- Aleta adiposa con margen convexo
- Aleta anal, radios 14-16
- aleta caudal, radios lóbulo superior: segmentados 9-10, ramificados 7. Lóbulo inferior: segmentados 11-13, ramificados 7-11.
- Aleta dorsal invariable I/6, espina flexible, no puntiaguda.
- Aleta pectoral, radios I/8-I/10
- Aleta pélvica, radios I/5, un paratipo I/6
- Barbillones muy largos (los más largos de *Rhamdia* mex), el barbillón maxilar puede alcanzar 75% de SL, se extiende más allá del origen de la aleta adiposa
- Branquiespinas, primer arco 2-3 up, 8-9 , radios branquiostegales 6 en cada lado *
- cabeza, cráneo abultado y deprimido, con proceso supraoccipital débil y corto. dos especímenes mostraron la fontanela posterior abierta, algo inusual en *Rhamdia*
- Coloración, marcada reducción de pigmentación, animales vivos tienen una coloración pálida con un suave color amarillo. Especímenes muertos comienzan a oscurecerse significativamente, especialmente en la cabeza y parte trasera
- Espina a. P. bien desarrollada, ligeramente curvada hacia atrás. margen anterior suave, margen posterior con fuertes aserraciones, con espacios pequeños entre ellas. Aserraciones bicúspides o a veces tricúspides.
- Ojos rudimentarios, ausentes, en algunos especímenes la posición anterior de los ojos estaba indicada por pequeños pozos en el integumento cubiertos por piel
- Vertebras, post-weberianas libres 36-38el número promedio es más bajo que en los otros miembros del grupo. (37 vs 38-39 *R. laticauda* y *R. zongolicensis*)

Distribución: Endémica de las Grutas de Agua Blanca, Tabasco. El habita difiere de *R. zongolicensis* y *R. reddelli* a que el fondo es predominantemente suelo duro calcáreo, en lugar de lodo o limo. Pocos depósitos de materia orgánica* posiblemente se alimentan de guano de murciélago

Datos obtenidos del análisis

Espacio interdorsal:	8-10%
Longitud de la Aleta adiposa:	30-33.8%
Longitud de los Barbillones:	47-63.1%
Longitud de la cabeza:	26.2-27%

Material Revisado de *R. macuspanensis*: CNPE (IBUNAM22287, JA742)



Figura 25. *R. Macuspanensis*

***Rhamdia laluchensis* Allegrucci & Sbordoni, 2003**

(Síntesis de la descripción original)

Holotipo ZHM9373, 119.5 mm, SL 139.9 TL. En el curso del agua subterránea en el sistema de la Lucha, Ocozocuatla, Chiapas(17°03'40''N, 93°53'23''W) . (10 tipos)

- Aleta anal radios 13-16 (14-15)
- aleta caudal LS principal 1, ramificados 8, simples 1
- aleta dorsal radio I/6, Espina flexible, no osificada.
- aleta pectoral, radios I/10, long. 14-17% SL
- Aleta pélvica radios I/5 (I/4 en un espécimen)
- barbillones. barbillón maxilar 39-47% SL, con una sección ovoide, alcanza y va más allá del fin de la base de la aleta dorsal. Barbillones mentolares aplanados. Barbillones mentolares internos un poco más anteriores que los externos

- Branquiespinas, 2-3 superior 8-9 Inferior
- Cabeza más grande q *R. laticauda*, largo 24.6-27.1% (*R. laticauda* 19.7-23.9%), ancho (18.4-21.9 % SL vs. 17.9-20.2%)cráneo deprimido, con proceso occipital corto. membranas branquiales no se traslapan en medio y libres del istmo. nostrilo anterior tubular, posterior parcialmente envuelto por un velum, línea lateral en la cabeza y tronco, completa sin interrupciones. Canaliculos (túbulos) simples, no ramificados, terminando en poros simples, cavernosos en el canal mandibular. Dos especímenes con poros fusionados 6 del canal supraorbital en medio de la frente resultan en un poro coronal simple, conectando ambos lados del canal del sistema cefálico. -boca inferior,
- Coloración: de acuerdo con Sbordoni et al. (1986). Reducción de pigmentación del cuerpo, en vida presenta apariencia troglomorfa, pero con un rango variable de pigmentación, de completamente pigmentados a café claro. En etanol todos los especímenes se pusieron pálidos, pero se observaron numerosos melanóforos distribuidos en la parte dorsal de la cabeza y cuerpo, con un alta concentración en la nuca y la aleta dorsal
- espina a. P. bien desarrollada, recta o suavemente curvada hacia atrás, con aserraciones solo en lado posterior, usualmente fuertes, puntiagudas y retrotorsas, el número de aserraciones varia entre especímenes (rango 9-21, moda 12) y en varios casos también entre lados del mismo individuo.
- ojos rudimentarios, cubiertos por piel y no son visibles externamente. En especímenes pequeños la posición de ojo está indicada por un hoyo en la piel
- vertebras, aparato weberiano 5, post-weberiano 38-39 (39)

Datos obtenidos del análisis

Espacio interdorsal:	8-10.9%
Longitud de la Aleta adiposa:	29.3-33.7%
Longitud de los Barbillones:	40.8-49.6%
Longitud de la cabeza:	24.6-29.1%

Material Revisado de *R. laluchensis*: CNPE (IBUNAM18455, JA-743)

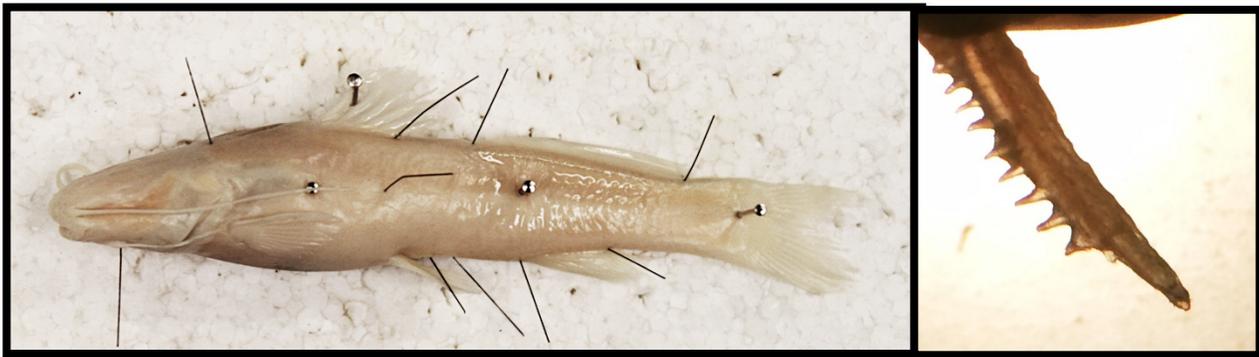


Figura 26. *R. laluchensis*

sp1 y sp2

Se encontraron dos poblaciones con las que se tuvo problemas en su identificación; fueron agrupadas como sp1 Chetumal (IBUNAM6264) y sp2 PMA (IBUNAM11770). La dificultad para determinar la especie a la que pertenecían, radica en que estos individuos presentaban una espina amorfa, donde el lado anterior (externo) de la espina es liso y el posterior (interno) presenta protuberancias tipo “molares-laminares” no descritas antes en la literatura, no obstante los caracteres que presentan entran en los intervalos encontrados en *R. guatemalensis*. Cabe señalar que estos individuos son de los ejemplares de talla mas grande en la muestra (200-280mm). Una posible hipótesis es que estos individuos pertenecen a la especie *R. guatemalensis*, y presentan espina amorfa-lisa en respuesta al desgaste generado por la edad.

Espacio interdorsal:	3.6-8.5%
Longitud de la Aleta adiposa:	32-39.2%
Longitud de los Barbillones:	62.9-69.5%
Longitud de la cabeza:	25.2-27.4%



Figura 27. sp1

Tabla 7. Tabla comparativa de las siete especies de *Rhamdia* presentes en México (texto en negro: descripción original, texto en azul: resultados obtenidos)

	<i>R. Laticauda</i> (Kner, 1857)	<i>R. Guatemalensis</i> (Guenther, 1864)	<i>R. Parryi</i> Eigenmann & Eigenmann, 1888	<i>R. Reddelli</i> Miller, 1984	<i>R. Zongolicensis</i> Wilkens, 1993	<i>R. Macuspanensis</i> Wilkes & Weber, 1998	<i>R. Laluchensis</i> Weber & Allegrucci, 2003)
Datos del Holotipo	Holotipo México, Localidad desconocida Silfvergrip encontró una nota en branquias que decía Río Xamapa. 9" ejemplar mas grande	Holotipo: Huamuchal, Guatemala. Lagos con agua salobre. 12" de largo.	Holotipo, No. 26292 6 especímenes .093-.10m de longitud. Río Zanaleneo. Cerca de Tonalá, Chiapas, México. Relacionado con <i>R. Jenynsii</i>	Holotipo: Macho, 98.5 SL. (16 ejemplares) Cueva del Nacimiento del Río San Antonio, 9 km, Acatlán Oaxaca, México	Holotipo 92mm SL. (3 ejemplares) Cueva del Ostoc, Sierra de Zongolica, Veracruz, México.	Holotipo: 124.7 mm SL, 150.8mm. Suelen ser de talla grande 120mm promedio TL. Grutas de Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, México(10 tipos).	Holotipo ZHM9373, 119.5 mm, SL 139.9 TL. Sótano de la Lucha, Ocozocuahtla, Chiapas, México (10 tipos)
Aleta Adiposa	Base 3 1/2 (28.57%) de SL. Su centro está frente al anal Espacio interdorsal 6-17.6% Longitud de la Aleta adiposa 25.4-38.9%	2/5 de SL (40%); está separado por un corto interespacio de la aleta dorsal y caudal Espacio interdorsal 3.3-10.9% Longitud de la Aleta adiposa 30.1-40-1%	Espacio interdorsal 11.1-12.5% Longitud de la Aleta adiposa 32.3-33-3%	Mas larga que <i>R. Laticauda</i> Espacio interdorsal 9.7-10.1% Longitud de la Aleta adiposa 32.3-33.4%	29-36% de SL, posee un "surco, lipídico ubicado en la base, también encontrado en <i>R. Reddelli</i> Espacio interdorsal 11.5-17% Longitud de la Aleta adiposa 26.2-34.8%	Con margen convexo Espacio interdorsal 8-10% Longitud de la Aleta adiposa 30-33.8%	Espacio interdorsal 8-10.9% Longitud de la Aleta adiposa 29.3-33.7%
Aleta Anal	Radios 13	Radios 13, longitud igual a la aleta Dorsal, sus radios posteriores se extienden hasta el final de la aleta adiposa si se retrae hacia atrás.		Radios 13 o 14	Radios 13	Radios 14-16	13-16 (14-15)
Aleta Caudal	Radios 17, está ligeramente reservada, casi truncada.	Mas de 1/6 de TL (16%), lóbulo inferior mas largo		Con muesca profunda , lóbulos redondeados. Radios principales 17-19 Ramificados 16-18	Radios 20-21, con muesca poco profunda	Radios lóbulo superior: segmentados 9-10, ramificados 7. Lóbulo inferior: segmentados 11-13, ramificados 7-11.	Lóbulo sup. Principal 1, ramificados 8, simples 1

Aleta Dorsal	Radios I/6, espina delgada.	Radios I/6, con una espina débil,	Espina 1 3/5 de HL (160%). Equidistante del hocico y del primer radio anal	I/6, espina suave y flexible. Deprimida se traslapa con la aleta adiposa	Radios I/6	Radios I/6, espina flexible, no puntiaguda.	Radios I/6, Espina flexible, no osificada.
Aleta Pectoral	Radios I/8	Radios I/9 Long. Corta, ½ de HL, espina un poco mas larga que la de la aleta dorsal		Radios I/10 o I/11.	Radios I/8 o I/10	Radios I/8-I/10	Radios I/10, long. Long. 14-17% SL
Aleta Pélvica	Radios 6, se originan detrás del extremo de la dorsal.	Mas corta que la pectoral		Radios 6	Radios 6, La inserción esta mas allá del final de la base de la aleta dorsal.	Radios I/5, un paratipo I/6	Radios I/5 (I/4 en un espécimen)
Barbillones	Barbillones maxilares (BM) alcanzan las aletas pélvicas. Los otros 4 barbillones están uno junto a al otro, los interiores son casi la mitad más cortas que los externos, que alcanzan la base de las aletas pectorales. BM 29.5-53.6%	Barbillones maxilares se extienden más allá del origen o mitad de la aleta adiposa, o de la pectoral. BM 45.5-84-5%	Barbillones maxilares cortos, que se extienden hasta o más allá de la aleta dorsal, mentalolares insertados en una línea casi recta, los internos llegan al borde de la abertura branquial, los externos a la base del pectoral. BM 32.3-35.4%	Barbillón maxilar mas largo que en <i>R. Laticauda</i> . Y mucho mas que <i>R. Parry</i> , Pero mas corto que en <i>R. Guatemalensis</i> . Se puede extender desde la punta de la aleta dorsal deprimida, hasta mas allá del origen de la adiposa, pero en otros apenas alcanza la dorsal. BM 41.9-47.3%	Barbillón maxilar largo 50% de SL. Se extiende tanto como en <i>R. Reddelli</i> . BM 28.9-35.8%	Barbillón maxilar puede alcanzar 75% de SL, se extiende mas allá del origen de la aleta adiposa BM 47-63.1%	Barbillón maxilar 39-47% SL, con una sección ovoide, alcanza y va mas allá del fin de la base de la aleta dorsal. Barbillones mentolares aplanados, internos un poco mas anteriores que los externos BM 40.8-49.6%
Branquiespinas				Primer arco con mayor numero y mas largos 9-12 (en <i>R. Laticauda</i> 11-16), espinas branquiales delgadas 3+8 o 4+12	Mas numerosas y largas, 11	Primer arco 2-3 sup. 8-9 inf. Radios branquiestegales 6 en cada lado	

Cabeza	<p>Completamente desarrollada, Longitud (HL) 5 1/2 veces en SL (18%), ligeramente mas larga que ancha, el perfil se eleva a la parte dorsal en un arco muy plano. El proceso occipital es puntiagudo, pero corto, y está lejos de alcanzar el pequeño escudo de la base de la dorsal. La hendidura branquial está abierta en el medio de la garganta.</p> <p>HL 21-26.8%</p>	<p>Longitud ¼ de SL (25%), ancho ¾ de HL (75%), deprimida, cubierta con piel delgada</p> <p>HL 22.4-31.1%</p>	<p>Cónica, ancho 1 ¼ de HL (125%). La profundidad en la base del proceso occipital es 1 1/3 – 1 ½ ; parte superior de la cabeza completamente cubierta con piel fina; fontanela que se extiende desde el frente de los ojos hasta la base del proceso occipital, separada en dos partes por un puente estrecho opuesto al borde orbital posterior; Proceso occipital muy angosto y corto, la porción expuesta es tan larga como ancha, extendiéndose hacia atrás, incrustada en la piel, un tercio de la distancia desde su base hasta la espina dorsal. Placa dorsal bastante grande triangular completamente oculta por la piel, que no se articula con el proceso occipital.</p> <p>BM 19.8-24.2%</p>	<p>Larga 3.25-3.75 de SL (30.7-26.6%) (mas que en <i>R. Laticauda</i> 4-5.5 (25-18%), Cráneo moderadamente deprimido , proceso occipital débil y corto, poros sensoriales de la cabeza cavernosos especialmente en la barba</p> <p>HL 27.6-28.6%</p>	<p>Larga, 28 % SL (vs. 23% de <i>R. Laticauda</i>), cráneo moderadamente deprimido</p> <p>HL 23.2-26-2%</p>	<p>Cráneo abultado y deprimido, con proceso supraoccipital débil y corto. Dos especímenes mostraron la fontanela posterior abierta, algo inusual en <i>Rhamdia</i></p> <p>HL 26.2-27%</p>	<p>Mas grande que <i>R. Laticauda</i>, largo 24.6-27.1% (<i>R. Laticauda</i> 19.7-23.9%), ancho 18.4-21.9 % SL (vs. 17.9-20.2%) cráneo deprimido, con proceso occipital corto. Membranas branquiales no se traslapan en medio y libres del istmo. Nostrilo anterior tubular, posterior parcialmente envuelto por un velum. Túbulos simples, no ramificados, terminando en poros simples, cavernosos en el canal mandibular. Dos especímenes con poros fusionados, 6 del canal supraorbital en medio de la frente resultan en un poro coronal simple, conectando ambos lados del canal del sistema cefálico.</p> <p>HL 24.6-29.1%</p>
--------	--	---	--	--	---	---	---

<p style="text-align: center;">Coloración</p>	<p>Marrón oscuro en la parte posterior y los lados, gris-blanco en vientre, todas las aletas sin mancha, sólo la aleta caudal en la base con unas bandas verticales oscuras. Línea lateral fuertemente pronunciada desde el casco delantero, hasta la cola, a media altura del cuerpo.</p>	<p>Pardusco oscuro, las partes bajas blanquecinas, Aleta Dorsal con una banda longitudinal indistinta mas clara</p>		<p>Sin pigmentación, holotipo en alcohol mostro manchas dispersas arriba y en los lados de la cabeza, y una banda marrón en la línea lateral. Membrana interr radial de aleta Caudal con tono poco mas oscuro</p>	<p>Casi completamente despigmentado, amarillento. En preservación se oscurece ligeramente, especialmente en los lados. Especímenes vivos expuestos a luz se oscurecen.</p>	<p>Marcada reducción de pigmentación, animales vivos tienen una coloración pálida con un suave color amarillo. Especímenes muertos comienzan a oscurecerse significativamente, especialmente en la cabeza y parte trasera.</p>	<p>Reducción de pigmentación del cuerpo, en vida presenta apariencia troglomorfa, pero con un rango variable de pigmentación, de completamente pigmentados a café claro. En etanol todos los especímenes se pusieron pálidos, pero se observaron numerosos melanóforos distribuidos en la parte dorsal de la cabeza y cuerpo, con un alta concentración en la nuca y la aleta dorsal</p>
--	--	---	--	---	--	--	--

Espina Aleta Pectoral	Mide la mitad de los radios ramificados, longitudinal, gruesa, lisa por afuera, densamente dentada en el margen interno, y terminando en una punta flexible, pero sin alcanzar completamente la longitud de los siguientes rayos			Con Aserraciones retrorsas en el lado posterior, número de aserraciones posteriores varia con la talla de 6-6 en espécimen de 36.7mm SL, y 15-14 en espécimen de 90.5mm. En el mas grande las aserraciones eran triangulares , con bases anchas y muy próximas (en <i>R. Laticauda</i> no hay espacio entre ellas). Ligeramente curveada en adultos. Menores a 70mm SL es recta y hay espacios entre las aserraciones.	Ligeramente curveada en adultos y recta en jóvenes, aserraciones posteriores 9-10, triangulares.	Bien desarrollada, ligeramente curveada hacia atrás. Margen anterior suave, margen posterior con fuertes aserraciones, con espacios pequeños entre ellas. Aserraciones bicúspides o a veces tricúspides.	Bien desarrollada, recta o suavemente curveada hacia atrás, con aserraciones solo en lado posterior, usualmente fuertes, puntiagudas y retrorsas, el numero de aserraciones varia entre especímenes (rango 9-21, moda 12) y en varios casos también entre lados del mismo individuo.
Mandíbula	Mandíbula inferior más corta que la superior. Boca, ancho es 2 1/3 veces en HL, los dientes en ambas mandíbulas son bastante anchos.	-Mandíbula inferior es un poco mas corta que la superior, la banda de dientes intermaxilares seis veces mas ancha que su largo	Mandíbula inferior completamente incluida; ancho de la boca 2 2/3 – 3 de HL. Banda de dientes de igual profundidad en ambas mandíbulas, la banda intermaxilar alrededor de 3 en la cabeza.				Boca inferior

Ojos		Diámetro 1/3 del hocico, y 2/5 del ancho del espacio interorbital.		Ausentes (un ejemplar con punto-ojo diminuto)	Reducidos dependiendo de la talla	Rudimentarios, ausentes, en algunos especímenes la posición anterior de los ojos estaba indicada por pequeños pozos en el integumento cubiertos por piel	Rudimentarios, cubiertos por piel y no son visibles externamente. En especímenes pequeños la posición de ojo esta indicada por un hoyo en la piel
Vertebras				Precaudales 7 o 8, caudales 29-32, totales 37-39, 5 en complejo weberiano	39	Post-weberianas libres 36-38 el numero promedio es mas bajo que en los otros miembros del grupo. (37 vs 38-39 <i>R. Laticauda</i> y <i>R. Zongolicensis</i>)	Aparato weberiano 5, post-weberiano 38-39 (39)
Anotaciones	El mayor de nuestros ejemplares es una hembra de 9" de largo que fue capturado durante el periodo de desove, papila urogenital muy grande, llena de huevos maduros -Poro pectoral pequeño - vejiga natatoria simple. - la cola se comprime fuertemente y su altura es solo un poco menor que la altura del cuerpo por encima de las a. Pélvicas. -espina escapular termina deliberadamente a la mitad de la longitud de la espina pectoral.	- la menor profundidad de la cola es 2/5 de HL. - Altura del cuerpo 1/6 de SL			En laboratorio se entrecruzaron <i>R. Zongolicensis</i> con <i>R. Laticauda</i> y <i>R. Reddelli</i> , se obtuvo una generación, corroborando su estrecha relación - Difiere de <i>R. Reddelli</i> en la reducción de los ojos	El habita difiere de <i>R. Zongolicensis</i> y <i>R. Reddelli</i> a que el fondo es predominantemente suelo duro calcáreo, en lugar de lodo o limo. Con pocos depósitos de materia orgánica, posiblemente se alimentan de guano de murciélago	

DISCUSIÓN

Determinación de los grupos y especies

Los ejemplares fueron clasificados en dos grupos con base en la espina pectoral; la forma, número y tamaño relativo de las aserraciones posterior y anterior, son de los elementos más ampliamente utilizados en la sistemática de los bagres y en *Rhamdia* han sido utilizados por varios autores (Wilkins & Weber 1998; Perdices, 2002); Silfvergrip (1996) en su revisión del género encontró a groso modo en *Rhamdia*, tres tipos de espinas que en parte constituyen el único diagnóstico para algunas especies. Comparar la espina de la aleta pectoral para la determinación primaria de los grupos, resultó difícil, ya que se encontró gran variación dentro de las especies. La evaluación de la espina puede presentar algunos problemas, Silfvergrip (1996) señala que cuando la espina crece, las aserraciones son agregadas y los especímenes grandes (viejos) tienen más aserraciones que los jóvenes de la misma especie, sin embargo, también sugiere que existe un crecimiento alométrico negativo donde la espina en adultos tiende a ser más delgada que en los juveniles y las aserraciones tienden a desvanecerse y fusionarse con la espina. Silfvergrip (*op. cit.*) señala que en *R. quelen* (el considera a *R. guatemalensis* como sinonimia de *R. quelen*) el tamaño de las aserraciones es variable, ya que las aserraciones distales del lado externo, suelen estar mejor definidas que las internas, debido a que cuando la espina crece, las aserraciones más próximas (viejas) son secuencialmente fusionadas con la base.

Para *R. laticauda* se encontraron dos morfotipos de la espina, claramente reconocibles, ambos con aserraciones en el lado posterior de la espina, pero uno con el lado anterior totalmente liso y otro con el lado anterior rugoso. En *R. guatemalensis* se distinguieron al menos cuatro morfotipos de espina pectoral diferentes. La diferencia morfológica encontrada en las espinas pectorales entre las especies troglobias de *Rhamdia* mexicanas fue pequeña. Solo *R. macuspanensis* difiere de las otras especies por poseer aserraciones tricuspides (vs. unicuspides).

Dos poblaciones tuvieron problemas para su determinación y se agruparon como sp1 (Chetumal) y sp2 (PMA), ya que presentaban una espina amorfa, donde el lado anterior (externo) es liso y el lado posterior (interno) presenta protuberancias a forma de “molares-laminas” a lo largo de la

espina, no descritas antes en la literatura. Considerando que el grupo Laticauda se distingue por presentar el lado anterior de la espina liso o rugoso, se podría inferir que sp1 y sp2 podrían ser alguna variante del grupo Laticauda; sin embargo; en las gráficas de dispersión de ambos análisis los análisis, los ejemplares se ubicaron en las región acumulativa de Guatemalensis; y presentan características distintivas de este grupo como el espacio interdorsal reducido, barbillones largos y región cefálica grande. Algo que cabe mencionarse es que la talla de la mayoría de sp1 y sp2, está por arriba de los 20cm, siendo de los individuos más grandes de la muestra total, por lo que una segunda hipótesis sería que se trata de individuos *R. guatemalensis* que debido su talla (edad) han sufrido gran desgaste en las espinas pectorales, dejando bordes lisos y amorfos, en lugar de las distintivas aserraciones en ambos lados de *R. guatemalensis*. No obstante, se requieren más análisis para determinar su identidad.

Análisis Multivariados

Al contrastar los resultados obtenidos en los tres análisis realizados se encontró similitud. En todos los casos se observa que el componente/variable que explica el mayor porcentaje de la variación, es la longitud del espacio interdorsal. Se observó en las gráficas de dispersión de los tres análisis, que la separación entre el grupo Guatemalensis y Laticauda estaba definida principalmente por la longitud del espacio interdorsal. *R. laticauda* presenta un espacio interdorsal muy amplio (hasta 17% de SL) y una aleta adiposa corta (> 35% de SL); por el contrario *R. guatemalensis* presenta un espacio interdorsal corto (en algunos ejemplares > 3% de SL) y una aleta adiposa larga (hasta el 40% de SL). Dentro de las especies de cueva también se encontró variación, *R. zongolicensis* presentó un espacio interdorsal amplio (11-17%), mientras que *R. macuspanensis*, *R. reddelli* y *R. laluchensis* presentan del 8-11%; ubicándose en la zona de traslape con *R. guatemalensis*. Es importante señalar que la longitud del espacio interdorsal está directamente relacionada con la longitud de la Aleta Adiposa, la forma y longitud de esta ha sido utilizada en la sistemática de los bagres tanto para diagnosis como inferencias filogenéticas. Un tema que expone Silfvergrip (1996) en su revisión del género, es que con el aumento en el número de vertebras, el largo de la aleta adiposa incrementa; ya que son las vertebras situadas de bajo de la aleta adiposa las que son adicionadas. Silfvergrip (1996), observó que en *R. quelen* la

aleta adiposa es susceptible al “Segmental Effect” donde los peces con 36 vértebras tienen una aleta adiposa alrededor del 39.3% de la SL. mientras que en peces con 44 vertebras está alrededor de 40%. También se observó que el ancho relativo del cuerpo decrece y la longitud relativa de la aleta adiposa incrementa con más vertebras.

En el análisis de Componentes Principales con morfometría merística, el Primer componente principal aparte del espacio interdorsal, también está explicado por la longitud de los barbillones. Esta variable también explica la separación entre los dos grupos en este análisis. La longitud relativa de los barbillones está entre los caracteres más importantes utilizados en la taxonomía, ya que son conspicuos, fácil de medir y varían ampliamente entre los taxa. La longitud ha sido utilizada por varios autores para diagnosticar las especies de *Rhamdia* (Gunther, 1864; Eigenman & Eingeman, 1890; Silfvergrip, 1996). Hubbs (1936) demostró una gran variación en *R. guatemalensis* en las poblaciones de Yucatán. *Laticauda* que se ubicó de un lado del eje, presentando barbillones cortos (29.5-53.6%), del otro lado, *guatemalensis* presenta barbillones largos (45.5-107.5%). Dentro del grupo *Laticauda* también se encontró variación entre las especies de cueva; *R. zongolicensis* presenta barbillones muy cortos (26.2-34.8%), mientras que las otras especies presentan barbillones medianos (40-50%), siendo *R. macuspanensis* la que posee los más largos (47-63.1%). Los barbillones son estructuras de gran importancia para los bagres, están cubiertos por receptores y se usan como “antenas” para probar y percibir el entorno, ya que al tener hábitos bénticos nocturnos y a ambientes cavernícolas, la visibilidad es reducida (Miller, 1984). Silfvergrip (1996) observó que en *R. quelen* los barbillones tienen un fuerte crecimiento alométrico negativo; es posible que este enfoque se vea aumentado por la alta probabilidad de que los ejemplares más grandes (viejos), hayan sufrido daños o desgaste durante su vida y de este modo se hayan acortado; ya que el daño en los barbillones de *Rhamdia* es recurrente; siendo así que puede haber una alta asimetría entre los barbillones del lado derecho e izquierdo.

En los análisis de componentes Principales con morfometría geométrica,

En las gráficas de dispersión se observa una zona de traslape entre *R. laticauda* y *R. guatemalensis*, los individuos de esta región presentan morfologías muy similares, intermedias para ambas especies, y la única forma de diferenciarlos externamente fue a través de la espina de

la aleta pectoral. Así mismo se observó que en las zonas de traslape se encontraban recurrentemente las especies de cueva. Ya que estas, aun que son del grupo *Laticauda*, presentan una morfología parecida al grupo *Guatemalensis*, como son la cabeza larga y barbillones largos. Cabe mencionarse que la gran mayoría de los individuos localizados en la zona de traslape pertenecen a las tres poblaciones más norteñas de México, Jamapa y Catemaco del lado del Golfo y Tehuantepec del lado del Pacífico; siendo las últimas poblaciones del género al norte del continente. El tercer Componente Principal de este análisis está explicado por la variación en la altura del cuerpo. *R. Parryi* fue la especie que presentó mayor altura corporal.

En el análisis de Variables Canónicas, se destacaron por medio de los clasificadores, seis poblaciones *Guatemalensis* que diferían de la morfología regular de *Rhamdia*, esto con el fin de observar cómo se comportaba la muestra al utilizar estos los clasificadores. Cabe mencionarse todos los individuos de las poblaciones añadidas, presentan la espina de la aleta pectoral aserrada de ambos lados, característica del grupo. Solo la población Jamapa y Catemaco, presentan aserraciones menos conspicuas en el lado anterior

Se encontró que la población *Guatemalensis* de Tónala es el único registro de *Rhamdia* mexicana con barbillones tan largos (más del 100% de SL) y espacio interdorsal reducido (1-3%), La única especie registrada que posee barbillones de la misma longitud es *R. muelleri*, una especie Cis-Andina que su límite de distribución más norte es Brasil (Reis, 2003). Por lo que es posible que la población de Tonalá resulte en un nuevo registro de variación en la morfología de *R. guatemalensis* o incluso una forma nueva no descrita.

En la prueba de permutaciones con las distancias de Procrustes y Mahalanobis para las siete especies de *Rhamdia* varios de los pares tuvieron diferencias significativas; y la P aumentaba en las distancias de Mahalanobis; sin embargo, dentro del grupo *Laticauda* varios pares no tuvieron diferencias. Por otro lado en la comparación de especies y grupos, el número de pares con diferencias significativas disminuyó. Principalmente las diferencias no significativas fueron entre las poblaciones de *Guatemalensis*, por lo que varias de estas podrían descartarse como algo diferente.

Perdices (2002) indica que en México se distinguen filogenéticamente tres linajes para *R. guatemalensis* y tres para *R. laticauda*. Es posible que los diferentes morfotipos encontrados dentro de *R. guatemalensis* y *R. laticauda* coincidan con esos linajes.

Especies Troglobias

Las especies de la cueva son morfológicamente muy parecidas y muestran solo diferencias merísticas diagnósticas menores. El intervalo de variabilidad observado en los análisis, se traslapa entre las especies, debido posiblemente a una evolución convergente. En promedio *R. zongolicensis* del Sótano de Popocatl, muestra un menor grado de reducción de los ojos y despigmentación, que en las otras especies de cueva; esto sugiere un origen bastante reciente de estos peces de las cavernas. Datos geológicos indican que las especies de cuevas comenzaron la evolución troglobítica al final del Pleistoceno (Wilkins, 2001).

Cabe señalar que los ejemplares colectados en el Sótano de Popocatl, fueron considerados como *R. zongolicensis*, ya que están citados por Mosieur (1984) como esta especie, solo por el hecho de encontrarse en Sierra de Zongolica. Sin embargo, la veracidad del registro queda en suposición, ya que no se han realizado comparaciones morfológicas o genéticas entre las poblaciones de ambas cuevas hasta ahora. La población del Sótano de Popocatl, no coincide con la morfología de la descripción original de los ejemplares colectados en la Cueva del Ostoc (localidad tipo) la población de Popocatl presenta diferencias significativas, posee barbillones mas cortos 28.9-35.8% de SL. (vs 50% en *R. zongolicensis*), y una cabeza más pequeña 23.2-26.2% de SL. (vs 28%). Así mismo presentan mas radios en la aleta anal 14-16 (vs 13). Siendo así que podría tratarse de una forma diferente de *Rhamdia* no descrita.

El grado de adaptación en las diversas poblaciones de *Rhamdia* encontradas en cuevas mexicanas varía ampliamente. El aislamiento, la diversidad geográfica y variación morfológica, hace que sean descritas como especies nuevas (Mosier, 1984). Como es común en las especies troglobias, todas las estructuras dependientes de la luz están en proceso de reducción estructural, sin embargo; el troglomorfismo en las especies del género *Rhamdia* de cueva no es tan completo como en otras especies troglobias; sino que se encuentra en un intervalo intermedio (Wilkins, 2001). Para sobrevivir en condiciones de bajo suministro de alimentos en las cuevas; las barbillas

se alargan para mejorar los sentidos del gusto y del tacto. La evolución de las especies troglobias a menudo se caracteriza por la existencia de varias formas cavernícolas que están estrechamente relacionadas con una especie hermana superficial y que aún existe. La especie de superficie ancestral de las *Rhamdia* troglobias (*R. laticauda*), ya está perfectamente adaptada a la vida en la oscuridad, por lo tanto, solo se desarrollan pocas adaptaciones en las especies de cuevas. La similitud morfológica puede ser explicada como el resultado de un origen común; la evolución paralela bajo restricciones similares en ambientes subterráneos, y comparativamente una edad filogenética joven.

Los organismos cavernícolas están geográficamente bien separados y aislados; aun así pueden adquirir características similares en varias ocasiones (paralelismo); y también producir poblaciones con formas distinguibles unas de otras (Silfvergrip, 1996). Las poblaciones de cueva suelen ser pequeñas en comparación con las epigeas; lo cual puede generar que la historia de identidad sea susceptible a migrantes accidentales del exterior que se cruzan con las población de la cueva (Wilkins; 2001).

En el caso de *R. guatemalensis*, habita en varios sistemas subterráneos y Cenotes (considerados cavernas) de la Península de Yucatán; sin embargo esta solo puede considerarse como una especie troglófila, ya que no existe una troglobia verdadera; debido posiblemente a que no puede competir con otros peces más especializados (Weber; 2003). La poblaciones de *R. guatemalensis* de los Cenotes presentaron gran variación en la espina pectoral; y una morfología reconocible a simple vista, pero sus caracteres merísticos y morfología no tuvieron diferencia significativa en los análisis, los individuos siempre se localizaron en la zona de acumulación.

De los 40 ejemplares de Cenotes revisados, solo un individuo presento despigmentación (en forma de manchas, no uniforme como en las especies troglobias) y algo de reducción ocular.

CONCLUSIONES

Se determino el grado de variación intra e inter específica en la forma del cuerpo y estructuras en las especies de *Rhamdia* para el territorio mexicano y se identificaron nuevos caracteres morfológicos para la determinación de las especies, así como la variación en las formas

Se actualizó la información taxonómica y la distribución geográfica y se produjo una tabla descriptiva-comparativa que incluye las siete especies de *Rhamdia* presentes en México

La forma de la espina pectoral, especialmente la forma de las aserraciones en cada lado, son (como lo han indicado otros autores) un elemento clave que separa a los individuos en dos grupos. Y en el caso de *R. macuspanensis* sirve como carácter diagnóstico, ya que es la única que presenta una espina con aserraciones bicúspides-tricúspides en el lado posterior.

Se identificaron cuatro caracteres morfológicos que ayudan en la determinación de las especies: longitud de los barbillones; tamaño de la región cefálica, longitud de la aleta adiposa y longitud del espacio interdorsal, siendo este último el principal.

Dentro del género *Rhamdia* se observó una gran variación morfológica que dificulta una definición clara de las diferentes especies. Los ejemplares agrupados como sp1 y sp2, son afines a la morfología de *R. guatemalensis*, sin embargo presentan una espina amorfa-lisa que no coincide con el grupo, una posible hipótesis es que son de la especie *R. guatemalensis*, pero que debido a su talla (edad) la aserraciones de la espina pectoral se han desvanecido. Se requieren otros estudios para determinar su identidad.

Se encontró que la población Guatemalensis de Tónala es el único registro de *Rhamdia* mexicana con barbillones tan largos (más del 100% de SL) y espacio interdorsal reducido (1-3%), la única especie registrada que posee barbillones de la misma longitud es *R. muelleri*, una especie Cis-Andina. Por lo que es posible que la población de Tonalá resulte en un nuevo registro de variación en la morfología de *R. guatemalensis* o incluso una forma nueva no descrita.

La población del Sótano de Popocatl no coincide con la morfología de la descripción original de los ejemplares colectados en la Cueva del Ostoc (localidad tipo) la población de Popocatl presenta diferencias significativas, siendo así que podría tratarse de una forma diferente de *Rhamdia* no descrita.

Este trabajo es el primer acercamiento a las diferencias morfológicas de las especies del género *Rhamdia* para el territorio mexicano utilizando morfometría métrica y geométrica. Desde la publicación de la última especie de cueva descrita para México *R. laluchensis*, Weber (2003), no se han realizado trabajos que consideren a las especies troglobias.

La amplia diversidad y distribución de las especies troglobias de *Rhamdia* en México, muestran que ellas constituyen un importante y frecuente elemento de la fauna subterránea que puede representar una prometedora herramienta para la investigación de la evolución convergente, adaptaciones de cueva y biogeografía.

SUGERENCIAS Y RECOMENDACIONES

A partir de este estudio, se han generado nuevas interrogantes acerca de la problemática del género por lo que se recomienda:

Si bien se aplicaron métodos que permitieron poner a prueba la hipótesis utilizando pocos organismos, se recomienda utilizar muestras de mayor tamaño para cada localidad. Asimismo se recomienda realizar estas pruebas al interior de los grupos y especies, principalmente en *R. guatemalensis* y *R. laticauda*, que presentaron gran variación intraespecífica.

Hacer estudios desde el punto de vista genético, para determinar si las formas diferentes encontradas en este trabajo son solo muestra de una amplia variación morfológica de las especies, o en el caso contrario, estas son formas nuevas no descritas.

Así mismo en el caso de las especies de cueva, se requieren estudios genéticos para confirmar su validez y la relación filogenética con las especies epigeas. Así como corroborar si la variación morfológica encontrada es propia de una especiación ya concluida o simplemente son adaptaciones morfológicas cavernícolas adquiridas por organismos de la especie que ingresan a cuevas.

Agradecimientos

A NATURA Y ECOSISTEMAS MEXICANOS A.C por el apoyo brindado en las colectas realizadas en la cuenca del río Lacantun, Chiapas, México.

Al proyecto PAPIME PE208216, por el financiamiento para la salida de campo de colecta

REFERENCIAS

- Adams, D. C.; Rohlf, F. J. & Slice, D. E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Ital. J. Zool.*, 71:5;16.
- Adams, D.C.; Rohlf, J. F.; Slice, D. E. (2013). A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix; the Italian Journal of Mammalogy*. Vol. 24(1). 7;14.
- Bailey, R. & Byrnes, J. 1990. A new, old method for assessing measurement error in both univariate and multivariate morphometric studies. *Systematic Zoology*, 39(2):124–130.
- Bleeker, P. 1858. De visschen van den Indischen Archipel. Beschreven en toegelicht. *Siluri. Acta Societatis Regiae Scientiarum Indo; Neêrlandicae* 4: i;xii, 1;370.
- Bookstein, F. L. (1996). Biometrics; biomathematics and the morphometric synthesis. *Bulletin of Mathematical Biology*. Vol. 58(2); pp. 313;365.
- de Pinna, M.C.C. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses.
- Malabarba, L. R.; Reis, R. E.; Vari, R.P.; Lucena, Z. M. & Lucena; C.A.S. 1999. Phylogeny and classification of Neotropical fishes. *EDIPUCRS; Porto Alegre*; p.279;330.
- Espinosa, H., P. Fuentes y M. T. Gaspar Dillanes. 1993. Peces dulceacuícolas mexicanos. *Listado Faunístico III; Publicación Especial. IBUNAM*. 100p.
- Fricke, R., Eschmeyer, W. N. & Van der Laan, R. (eds) 2019. *Eschmeyer's Catalog Of Fishes: Genera, Species, References*. (<http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>). Electronic version accessed 20 may 2019.
- Froese, R. and D. Pauly. Editors. 2019. *FishBase*. World Wide Web electronic publication. Recuperado el 10 de octubre de 2017; de www.fishbase.org; version (06/2017).

- GBIF Secretariat (2019). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist Dataset recuperado el 20 de octubre de 2017; de <https://doi.org/10.15468/39omei> acceso via GBIF.org
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4(1):9pp. Anexo III
- Hernández, T. C. L. 2105. Species Delimitation, Phylogenetics, and Biogeography of the Catfish Genus *Rhamdia* Bleeker (Heptapteridae) of Central America and the Trans;Andean Region of Colombia. Doctor's dissertation. University of Southern Mississippi. 144 p.
- Hernández, T. C. L., A. Ortega-Lara, G. C. Sánchez-Garcés and M. H. Alford. 2015. Genetic and Morphometric Evidence for the Recognition of Several Recently Synonymized Species of Trans;Andean *Rhamdia* (Pisces: Siluriformes: Heptapteridae). *Copeia* 103: 563;579.
- Kendall, D. G. 1977. The diffusion of shape. *Adv. Appl. Prob.*,9:428;30.
- Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353;357.
- Lucena, C. A.; Malabarba, L. R. & Reis, R. E. (1992). Resurrection of the Neotropical pimelodid catfish *Parapimelodus nigribarbis* (boulenger); with a phylogenetic diagnosis of the genus *Parapimelodus* (teleostei: Siluriformes). *Copeia* (1):138;146.
- Mayr, E.; Linsley, E. G. & Usinger, R. L. (1953). *Methods and principles of systematic zoology*. McGraw;Hill. Nex York.
- Miller, R. R. 1984. *Rhamdia reddelli*; n. sp.; the first blind pimelodid catfish from Middle America; with a key to the Mexican species. *Trans. San Diego Soc.*
- Miller, R. R.; Minckley, W. L.; & Norris, S. M. (2005). *Freshwater Fishes of México*. Museum of Zoology; The University of Chicago Press. 490 pp.
- Nelson, J. S.; Grande, T. & Wilson, M. V. (2016). *Fishes of the World*. Hoboken; New Jersey: John Wiley & Sons.
- Perdices A.; Bermingham, E.; Montilla, A.; Doadrio, I. (2002). Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* ; 25:172;189.
- Reis, R. E.; Kullander, S. O. & Ferraris, C. J. (2003). *Check List Of The Freshwater Fishes Of South And Central America*. (P. U. Sul; Ed.) Porto Alegre; Brasil: Edipucrs.
- Rohlf, F. J. 2004. tpsRelw, relative warps analysis, version 1.39. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook

- Rohlf, F. J., 2005. Geometric morphometrics simplified. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(1): 13–14. [https:// doi.org/10.1016/j.tree.2004.08.005](https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.08.005)
- Rohlf, F. J., 2010. *Digitalized Landmarks and Outlines*. Stony Brook, Department of Ecology and Evolution, State University of New York. New York
- RStudio Team (2015). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.
- Silfvergrip, A. (1996) A Systematic Revision of the Neotropical Catfish Genus *Rhamdia* (Teleostei; Pimelodidae). Department of Zoology; Stockholm University and Department of Vertebrate Zoology; Swedish Museum of Natural History; Stockholm.
- Toro Ibacache, M. V.; Manriquez Soto, G. & Suazo Galdames, I., 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa geométrica. *International Journal of Morphology*, 28(4): 977–990. <https://doi.org/10.4067/S0717;95022010000400001>
- Weber, A. (1996). Cave dwelling catfish populations of HUBBS; C. L. 1936. Fishes of the Yucatán Peninsula. the genus *Rhamdia* (Pimelodidae; Siluroidei; Te; Carnegie Inst. Wash. Publ. 457:157;287. leostei) in México. *Ibid.* 23:73
- Weber, A. and H. Wilkens, 1998. *Rhamdia macuspanensis*: a new species of troglobitic pimelodid catfish (Siluriformes; Pimelodidae) from a cave in Tabasco, Mexico. *Copeia* 1998(4):998;1004. (Ref. 33862)
- Wilkens, H.; Junge, P. & Langecker, G. (1991). Speciation of troglobites: studies in the San Antonio cave (Oaxaca; México). *Int. J. Speleol* ; 1;13.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L. & Sheets, H. D. 2004. *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Elsevier Academic Press. Boston. <https://doi.org/10.1016/B978;0;12;778460;1.X5000;5>

Anexo I. Descripción del género *Rhamdia* según la revisión de Silfvergrip (1996)

Rhamdia es distinguido de todos los otros bagres por un set único de estados de carácter: tres pares de barbillones; vómer sin dientes; doble capa lipídica; proceso posterior del cuarto parapofisis expandido distalmente con una hendidura grande y varias más pequeñas; proceso

supraoccipital libre de la placa supraneural; cuenca orbital libre; aleta adiposa con margen posterior libre; fontanela posterior cerrada; proceso humeral bien desarrollado; cuerpo alargado, el ancho es $1/5$ de la longitud estándar (SL); su tamaño oscila entre 100-450 mm SL; El cráneo es dorso ventralmente aplanado cubierto por piel sin escamas y en general ligeramente más largo que ancho; el área interorbital y la nuca son aplanados o débilmente abovedado, nunca pronunciado; el contorno predorsal está suavemente inclinado; cresta medial, nunca ornamentada de forma llamativa (se pueden ver algunas crestas y surcos dispuestos radialmente en los huesos del dorso del cráneo).

La punta del barbillón maxilar alcanza normalmente la inserción de la aleta pectoral y puede ir hasta la aleta caudal. El barbillón mandibular es $1/3$ del largo del barbillón maxilar; y el barbillón mentoniano alrededor de $1/4$. Se ha visto que la longitud relativa de los tres pares de barbillones decrece con la edad. La espina de la aleta pectoral siempre es rígida mientras que la espina de la aleta dorsal puede ser flexible en algunas especies (*R. laticauda*) y rígida en otras. El número de radios ramificados de la aleta dorsal varía entre 4 y 9; siendo 6 más común. Los radios de las aletas pectorales van de 3;10; la mayoría entre 7 y 9. La aleta pélvica tiene un radio no ramificado y 5 ramificados; y está situada debajo o ligeramente posterior a la vertical de la base del último radio de la aleta dorsal. La longitud de la aleta adiposa varía de $1/5$ a $1/2$ de la SL y su punto más alto está entre $1/2$ y $3/4$ del origen al fin. La aleta anal es redondeada y convexa; el número de radios varía de 9 a 17. La aleta caudal es comúnmente desigual en longitud. El tamaño de los ojos varía de 12- 41% de la longitud de la cabeza (HL) y en algunas especies son de tamaño específico. Los nostrilos están separados en un par anterior ubicado en el margen del hocico; y el par posterior está a la mitad del hocico y los ojos. El ancho de la boca varía desde $1/2$ hasta $4/5$ del ancho del cuerpo. El patrón de coloración es variable dentro y entre especies; va desde colores terrosos con sombras de café; amarillo; y gris; algunas especies tienen manchas irregulares de diferente tamaño esparcidas en los lados laterales del cuerpo; sin embargo; hay una variación considerable en el patrón y no todos los especímenes tienen manchas; en algunas especies hay una línea lateral que se extiende del hocico a través del final del margen superior de la cubierta branquial hasta el final del pedúnculo caudal; la expresión de los colores varía individualmente sin una clara diferenciación entre especies; no obstante algunos patrones de color tienen una distribución restringida entre especies.