

00343 12  
29



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO



ESTUDIO COMPARATIVO OSTEOLÓGICO DE LAS  
FORMAS OCLADAS ACTUALES DEL GÉNERO  
Astyanax EN DIVERSAS CUENCAS DE MÉXICO.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
MAESTRO EN CIENCIAS  
P R E S E N T A :  
MARTHA ELENA VALDEZ MORENO

DIRECTOR DE TESIS: DR. SALVADOR CONTRERAS BALDERAS

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

1997



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



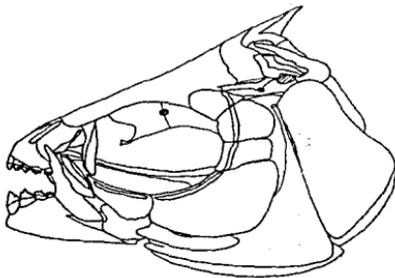
**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**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.

**ESTUDIO COMPARATIVO OSTEOLOGICO DE LAS FORMAS  
OCULADAS ACTUALES DEL GENERO Astyanax EN  
DIVERSAS CUENCAS DE MEXICO.**



**Este trabajo esta dedicado a mi esposo Manuel, por tu amor, apoyo y comprensión que siempre me haz brindado.**

**A mis padres Prisciliano y Martha y mis hermanos Lourdes, Raul , Mildred que siempre han estado conmigo compartiendo la aventura de la vida, en particular a ti Dany, por que me haz enseñado a tener esperanza.**

**Y en especial a un pequeñito, que a pesar de que aún no pisa esta Tierra ya es la personita más importante de mi vida.**

## **AGRADECIMIENTOS**

En especial deseo reconocer al Dr. Salvador Contreras Balderas por su amistad, confianza, apoyo y dirección que me brindó en el desarrollo y conclusión de este trabajo, mostrandome con su ejemplo lo importante y valiosa que es la investigación científica.

Al laboratorio de Ictiología de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de Nuevo León por haber proporcionado el material ictiológico.

A los sinodales: Dr. Edmundo Díaz Pardo, M. en C. Patricia Fuentes Mata, M. en C. Rene Hernández, Dra. Marisol Montellano, Dr. Manuel Elías Gutiérrez y el M. en C. Rodolfo García Collazo, por sus valiosas opiniones que contribuyeron de manera significativa al mejoramiento de este trabajo.

A la U.N.A.M. Campus Iztacala que me brindó los materiales, equipo y espacio necesarios para el desarrollo de esta investigación.

Al M. en C. Jacobo Schmitter Soto y al Biol. Jorge Gersenowies por sus valiosos comentarios.

A mi alumno Federico Villaurrutia quién entintó algunos esquemas que aquí se presentan.

Y a todos aquellos que de alguna u otra forma estuvieron involucrados en la elaboración de este trabajo, mi más sincero agradecimiento.

## CONTENIDO

RESUMEN.....	2
INTRODUCCION.....	3
ANTECEDENTES.....	5
OBJETIVOS.....	12
RESULTADOS Y ANALISIS DE RESULTADOS.....	15
DATOS MORFOMÉTRICOS Y MERÍSTICOS.....	15
ESTUDIO DEL CRÁNEO.....	16
COMPARACIÓN INTRAPOBLACIONAL.....	24
DENTICIÓN.....	41
ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	43
DISCUSION.....	52
DATOS MORFOMÉTRICOS Y MERÍSTICOS.....	52
ESTUDIO DEL CRÁNEO.....	52
VARIACIÓN INTRAPOBLACIONAL.....	53
DENTICIÓN.....	54
ANÁLISIS FILOGENÉTICO.....	56
CONCLUSIONES.....	60
LITERATURA CITADA.....	62
ANEXO 1.....	68
TABLAS Y FIGURAS.....	80

## RESUMEN

México es un país que posee una alta diversidad de peces dulceacuícolas. La familia Characidae es una de las principales, constituida por 5 géneros, donde Astyanax es el más abundante y complejo. La mayor parte de los estudios de estos organismos se han centrado en la biometría, sin embargo la osteología puede aportar nuevos elementos para la resolución del problema taxonómico. Para la realización de este estudio se transparentaron 120 ejemplares pertenecientes a 26 localidades de la República Mexicana. El análisis se centró en el osteocráneo, la dentición y su cuspidización. Se elaboraron esquemas de cada elemento óseo con ayuda de una cámara clara y se compararon mediante un análisis cualitativo de similitud morfológica. Se utilizó el programa PAUP para el análisis filogenético. El cráneo del género Astyanax está constituido por 58 elementos óseos, de los cuales 48 son pares y los 9 restantes (el etmoides medio, vomer, orbitoesfenoides, rinoesfenoides, supraoccipital, paraesfenoides, urohial y el basihial) impares. En general, la mayoría de los huesos fueron constantes en cada población, excepto 20 que presentaron mayor variabilidad morfológica: angular, anterorbital, articular, basibranchial, cuadrado, dentario, esfenótico, hiomandibular, infraorbital I, infraorbital VI, interhial, maxilar, metapterigoides, nasal, orbitoesfenoides, palatinos, rinoesfenoides, simpléctico y urohial.

El premaxilar presentó dos hileras de dientes. En la primera o interna se presentaron 5 dientes y la segunda o externa tuvo 4. Por otra parte, el maxilar tuvo una sola hilera de dientes, con un número de hasta 9 cúspides como máximo. La dentición del dentario se encontró compuesta por cuatro dientes principales: el primero y el tercero fueron similares en tamaño y apariencia, el segundo se apreció del mismo tamaño o un poco más pequeño que los anteriores, el quinto se consideró como intermedio. En cuanto a la cuspidización la tendencia de los 4 primeros dientes fue a ser hexacúspide más que pentacúspide o heptacúspide. El quinto diente fluctuó entre 3 y 6 cúspides. Los dientes posteriores fueron unicúspides, rara vez bicúspides, de tamaño pequeño y en número desde un mínimo de 6 hasta un máximo de 11. En ninguno de los peces revisados se encontraron diastemas premaxilares, en 10 poblaciones se presentaron diastemas sinfisiales. A partir del análisis filogenético se pudo establecer la existencia de una especie norteña a la cual corresponde el nombre específico de Astyanax mexicanus. Su distribución comprende desde las cuencas del Río Bravo al Río Pánuco y posiblemente hasta el Tecoluitla. La región comprendida entre el Río Solteros (Conjunto B) hasta el Río La Antigua constituye una zona de transición, por lo que se les considera Astyanax mexicanus x aeneus. La otra especie, considerada como sureña, corresponde a Astyanax aeneus, sin embargo la relación de este taxón con A. fasciatus no podrá ser resuelta con certeza, hasta que se establezcan con precisión sus límites.

## INTRODUCCION

En México convergen dos zonas zoogeográficas, la Neártica y la Neotropical. La fisiografía que muestra a lo largo del país y los numerosos sistemas hidrológicos, especialmente hacia la región del sureste, contribuyen a que existan gran variedad de hábitats que se reflejan en un alto porcentaje de especies acuáticas (Cohen, 1970) y que lo hace uno de los lugares que posee alta diversidad de peces dulceacuicolas.

Se estima que de este tipo de peces en nuestro país existen 18 ordenes y 33 familias con 506 especies. Esto correspondería a cerca del 60% de los peces de agua dulce presentes en E.U. y Canadá, confinados a un territorio que ocupa la quinta parte de esos dos países (Espinoza, et al. 1993), y al 5.1 % del total conocido, considerando que existen alrededor de 9847 especies de agua dulce en todo el mundo (Nelson, 1994).

Una de las principales familias presente en México, es la denominada Characidae (Orden: Characiformes). Según Weitzman (1962) está compuesta de 250 a 270 géneros, distribuidos en Africa tropical y en el continente americano desde el sur de Texas, América Central hasta Argentina (Berra, 1943; Miller, 1966). Roberts (1969) mencionó la existencia de 30 géneros en Africa y 250 en Sudamérica. Sin embargo, en revisiones recientes, Gery (1977) reconoce 150 géneros con 700 especies y Nelson (1994) 170 géneros con 885 especies, aproximadamente.

Es importante remarcar que esta familia existe en ambos continentes, y por lo tanto representa una evidencia zoogeográfica sólida para confirmar la hipótesis de que ambos continentes formaron una sola masa en el pasado (Roberts, 1969).

Los peces que pertenecen a este grupo se han caracterizado porque generalmente presentan una aleta adiposa y casi siempre escamas bien desarrolladas, dientes presentes incluso en tallas pequeñas, no tienen huesos rostrales ni preetmoideo, el vomer carece de dientes y se articula directamente con los palatinos y los etmoides laterales, el aparato de Weber es completo y el tripus está fijo al cuerpo de la tercera vértebra por medio de una lamela vibrante (Gery, 1977; Weitzman, 1962).

Además se ha definido a los carácidos como peces primarios (aquellos que casi exclusivamente viven en agua dulce) y neotropicales (Myers, 1966; Miller, 1986).

En nuestro país se reconoce la presencia de varios géneros de Characidae: Astyanax, (incluyendo Anoptichthys), Hyphessobrycon, Roebooides y Brycon (Alvarez 1950). Más recientemente se agregó una especie más asignada a Bramocharax (Catemaco) caballeroi (Contreras y Rivera, 1985).

El género Astyanax Baird & Girard (1854) tiene distribución desde el río Nueces en Texas hasta la Patagonia. De hecho es el grupo de peces que más al norte ha llegado dentro del orden (Banarescu, 1990); Eigenmann (1921) lo consideró como el más dominante en Sudamérica.

Tomando en cuenta esta distribución, sus numerosas especies descritas y el tiempo que tienen evolucionando (desde el Mesozoico), es evidente que este grupo de peces es sumamente complicado para la determinación de especies, y se sabe que su distribución geográfica específica es confusa por la falta de definición de algunas especies.

De hecho, hay informes mencionando formas que no han sido descritas y posiblemente existen otras que ni siquiera se conocían al iniciar este trabajo, y que se han descubierto casi al terminarlo (Contreras, com. pers.). Si a esto añadimos el efecto de las actividades humanas, muchas de las especies, ya se encuentran afectadas e incluso en peligro de extinción. De ahí la conveniencia de realizar estudios taxonómicos para que al ser conocidas y localizadas se puedan establecer programas adecuados para su cuidado y protección (Hubbs, 1947)

Por otra parte, para realizar estudios sistemáticos, la metodología más utilizada ha sido el análisis morfométrico y merístico. Sin embargo, conforme avanza el conocimiento de estos organismos, se ha tenido la necesidad de utilizar otro tipo de características taxonómicas como son las osteológicas e incluso considerar la ontogenia de los huesos (Dunn, 1983), ya que esto último puede ser más importante desde el punto de vista filogenético. Así, por ejemplo, Gosline (1965) propuso una filogenia de los teleosteos a partir de la comparación de huesos del cráneo de varias especies. Esto no quiere decir que se proponga realizar exclusivamente trabajos osteológicos, sino que ambas metodologías pueden complementarse para obtener resultados más claros conforme a la identidad del material trabajado. Para análisis de este tipo puede tomarse en cuenta la descripción y comparación de todo el esqueleto o solo una parte y mostrar si existen o no diferencias entre las especies.

## ANTECEDENTES

### Taxonomía:

Como ya se mencionó, la familia Characidae es una de las más complejas, en particular el género Astyanax y esto se refleja en las citas bibliográficas revisadas.

En seguida se hará mención de los principales trabajos que se han hecho para este género. Es importante señalar que Contreras y Lozano (en prensa) ya abordaron los problemas nomenclatoriales del género Astyanax en nuestro país. Además Paulo-Maya (1994) que realizó un estudio biométrico e incluyó una revisión bibliográfica sobre este mismo género, que fundamenta esta revisión.

El primer reporte de la presencia de estos peces en México fue como Tetragonopterus mexicanus, de la Ciudad de México (Filippi, 1853 *In* Jordan y Everman, 1896), donde no ha vuelto a ser colectado (Lozano y Contreras, 1990). Un año después se describió Astyanax argentatus Birard y Girard, 1854 en el río Nueces, Texas.

Gunther, 1860 describió a Tetragonopterus aeneus proveniente de Oaxaca, sin hacer mayor especificación de la localidad tipo y Bocourt (1868) describió Tetragonopterus oaxacanensis de Oaxaca, T. nitidus de Taxco, Guerrero, T. fulgens de Cuernavaca, Morelos y T. finitimus de Orizaba, Veracruz. Sin embargo, Jordan y Everman (1896) mencionan que fueron insuficientemente caracterizados para recibir un lugar definitivo en el sistema de esta familia.

Fue desde el inicio del siglo XX que hubo mayor número de trabajos en nuestro continente y por consiguiente en nuestro país, como se menciona a continuación.

A principios de este siglo Meek (1904) reconoció para México sólo a Tetragonopterus mexicanus y T. aeneus.

Regan (1906-1908) describió a Tetragonopterus angustifrons de México, sin señalar un sitio específico y a T. macrophthalmus de Motzorongo, Veracruz.

En el trabajo realizado por Eigenmann (1921) se mencionó la presencia de Astyanax angustifrons procedente de algún lugar de México ("some part of Mexico. "). Astyanax mexicanus (desde río Grande, Balsas, Papaloapan y Lago Petén) y A. fasciatus (desde México hasta Buenos Aires) con dos subespecies A. fasciatus macrophthalmus en Motzorongo Veracruz, y A. fasciatus aeneus (de México a Panamá).

Hubbs en 1936 publicó la descripción de A. fasciatus altior del estado de Yucatán.

Posteriormente los peces ciegos o sardinias ciegas fueron descritos por Hubbs e Innes (1936) asignándoles el nombre específico de Anoptichthys jordani, provenientes de la cueva de El Pujal (Cueva Chica) en San Luis Potosí, al sudeste de Valles, drenada por el río Tamaoán, cuenca del río Pánuco

Hildebrand, 1938 (in Paulo-Maya, 1994) duda de la existencia de Astyanax fasciatus en México, indicando que solo hay A. aeneus, refiriéndose al sur de México.

En el inicio de los años cincuenta Alvarez (1950) consideró que todas las especies oculadas eran subespecies de Astyanax fasciatus. El diferenció solo A. f. mexicanus (Balsas, parte norte del Pánuco y vertiente del Golfo), A. f. aeneus (Papaloapan, Tabasco y Campeche), A. f. altior y A. f. angustifrons y a las no oculadas las ubicó dentro de Anoptichthys. El mismo autor describió dos nuevas especies anoftalmas: Anoptichthys antrobius procedente del Pachón, Tamaulipas y Anoptichthys hubbsi de la Cueva Sabinos, San Luis Potosí.

Gery (1977) mencionó a A. fasciatus como una especie ubicuita con varias subespecies incluyendo a A. f. mexicanus, considerado por algunos autores como una especie y no una subespecie, pero reconoció como especies a A. angustifrons.

Schuppa (1984) estudió la morfometría de 19 poblaciones de Astyanax distribuidas en los estados de Yucatán, Quintana Roo, Campeche, Veracruz, Tabasco, Chiapas, San Luis Potosí y Tamaulipas. A través de un análisis de varianza encontró diferencias significativas en cuanto al número de radios anales, número de escamas y número de vértebras totales, dividiendo a las poblaciones en norte y sur, además de separar a las procedentes de Catemaco, Ver. y de Pijijiapan, Chiapas. Sin embargo, al aplicar un análisis de cluster a los mismos datos, esta autora encontró que dicha separación no fue tan evidente. A pesar de los resultados, menciona que hubo "momentos subjetivos" en el análisis estadístico, por lo que concluyó que las especies reconocidas en México en realidad son una sola, con alto grado de variabilidad y de acuerdo al principio de prioridad sería Astyanax fasciatus. Dicha conclusión es contradictoria al contrastaría con sus resultados obtenidos.

Más recientemente, Miller (1986) indicó que la distribución de A. fasciatus comprende las costas de Veracruz, río Coatzacoalcos y el sistema Grijalva-Usumacinta; en el Pacífico desde el río Armería, Balsas, costas de Guerrero, río Verde y Atoyac hasta Tehuantepec-Guatemala; reconoció A. mexicanus como una especie norteña que se encuentra en los ríos Bravo, Soto la Marina, Pánuco, costas de Veracruz hasta el Papaloapan y a A. jordani sólo en la cuenca del Pánuco.

Lozano y Contreras (1990) describieron una nueva especie, a la que denominaron A. armandoi en el Edo. de Chiapas, México, y propusieron que las especies de amplia distribución en México son A. mexicanus como el taxón nortero y A. aeneus fue considerado el sureño. Obregón (1990), al trabajar con la ictiofauna de la parte norte y centro del estado de Veracruz, señaló la presencia de A. mexicanus desde el río Pánuco hasta el río Tecolutla y A. aeneus desde el río Actopan (= Chachalacas) hasta el Blanco. En su estudio abarcaron también la zona que va desde el sur de Tecolutla hasta laguna del Llano (al norte de Chachalacas), donde el material correspondiente fue difícil de asignar dado que no existe una clara diferenciación que indique si pertenece a alguna de las dos formas antes mencionadas posición sostenida en Obregón et al., (1994)

Williams et al. (1989), señalaron la presencia de una especie labiosa indescrita en Oaxaca. Espinosa et al. (1993), reconocieron 5 especies Astyanax armandoi de Pénjamo, Chiapas, A. fasciatus desde Argentina hasta la cuenca del río Balsas en el Pacífico y en el Golfo de México desde Veracruz hasta Yucatán A. mexicanus como especie nortea en Texas, río Bravo, Balsas y Papaloapan hasta Petén, A. jordani como la sardinita ciega y la especie indescrita del estado de Oaxaca, indicada arriba

Finalmente, Paulo-Maya (1994) reconoció para México una forma específica que se distribuye en la vertiente del Golfo de México y del Pacífico y que se empalma con la distribución de otras dos especies distintas en las regiones del Bravo y Soto la Marina por un lado y por el otro con el Balsas. Además señaló la existencia de dos conjuntos menores de las regiones del Verde-Atoyac y en los ríos que desembocan en la costa chiapaneca. Finalmente mencionó que las formas de Astyanax difícilmente corresponden con el "Astyanax fasciatus" sudamericano

En resumen se puede concluir, de la lectura de estos trabajos que hasta el momento con los métodos morfológicos tradicionales se reconocen las siguientes especies de Astyanax oculadas presentes en nuestro país

A. mexicanus, de acuerdo con Contreras (1978) y Miller (1978) como la especie que se distribuye al norte de la República Mexicana, desde los ríos Bravo, Soto la Marina, Pánuco, costas de Veracruz hasta el Papaloapan (Miller, 1986)

A. aeneus propuesta por Myers (1966) y Obregón, et al. (1994), como la especie que se distribuiría al sur de nuestro país, o bien asignar todas estas formas sureñas a A. fasciatus, de acuerdo con Miller y Smith (1986), que en tal caso A. aeneus sería un sinónimo o una subespecie. Sin embargo, al no contar con material de A. fasciatus, es difícil establecer claramente si son sinónimos o no

A. armandoi Lozano y Contreras (1990) procedente del estado de Chiapas

A. altior por Hubbs (1936), confirmado por Contreras y Lozano (en prensa), y Schmitter-Soto (com. pers.) para la península de Yucatán.

Es así que la sistemática del grupo en la actualidad se presenta de manera confusa, y debido a la falta de material tipo, no es posible establecer la verdadera identidad de los taxa presentes y su distribución específica. Cabe destacar que la designación de neotipos sobre todo de A. fasciatus, es sumamente difícil, debido a que las descripciones originales solo señalan que procede de Brasil sin asignar una localidad específica (Cuvier, 1841 in Eigenmann, 1921). Por lo que hace necesario recurrir a otro tipo de estudios como los osteológicos y dentarios para tratar de resolver este problema.

### **Osteología:**

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

Myers (1929), realizó estudios con dos carácidos africanos que estaban agrupados en un solo género. Este autor concluyó separarlos en dos diferentes (Alestes y Brycinus) con base en el estudio del neurocráneo.

Gregory y Conrad (1938) realizaron el estudio filogenético de la familia Characinae y propusieron clasificarla en base a la revisión del cráneo, dentición y algunas partes del esqueleto, en 9 subfamilias (Cheirodontinae, Serrasalminae, Erythrinae, Hemiodontidae, Anostomatinae, Citharininae, Distichodontinae y Gymnodidae).

Weitzman (1954, 1962, 1994) es uno de los investigadores que ha trabajado con mayor énfasis en la fauna sudamericana de carácidos, describiendo nuevas especies, e incluso géneros, además de buscar relaciones de índole filogenética entre ellos. También se ha destacado por utilizar caracteres osteológicos para apoyar sus hipótesis. Algunos ejemplos son: en 1954 realizó comparaciones entre los gasteropelecinos y los géneros Astyanax, Brycon y Bryconamericus con ayuda de caracteres osteológicos craneales y la cintura pectoral considerándolos altamente especializados en función del tipo de alimentación (insectos acuáticos superficiales) que tienen.

Posteriormente (Weitzman, 1962) describió la osteología de Brycon meeki, considerándolo como un pez que muestra las características generales que puede presentar cualquier carácido, definiendo así a la familia Characidae y la subfamilia Characinae.

Recientemente (Weitzman, 1994) describió un nuevo género y especie dentro del grupo de Glandulocaudine (Phythocharax rhyacophila), del sur de Venezuela, utilizando caracteres de la región hipural para distinguirlas.

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

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

En los estudios realizados por Vari (1989b y 1989c) también se utilizaron varios caracteres osteológicos del cráneo en la sistemática del género Curimata Bosc y la del género Pseudocurimata Fernández-Yépez. Ambos grupos son de peces carácidos sudamericanos. Es interesante señalar que para la reconstrucción filogenética utilizó el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony).

Este mismo autor investigó las relaciones filogenéticas entre las familias Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae y Chilodontidae (Pisces: Characiformes) (Vari, 1983), así como la filogenia de la familia Curimatidae de Sudamérica (Vari, 1989a) para lo cual utilizó una metodología semejante a la ya mencionada.

En nuestro país se han realizado pocas investigaciones osteológicas. Para el grupo en cuestión solo se encontró el trabajo de Mejía y Díaz-Pardo (1991) que describieron el cráneo de Astyanax fasciatus basados en material del río Balsas.

Por otro lado, la familia Characidae se considera de hábitos alimenticios diversos que van desde herbívoros, planctófagos, carnívoros hasta aquellos que se alimentan de escamas y aletas de otros peces (Gery, 1977). En virtud de estas formas de alimentación, las mandíbulas y dentición han sufrido importantes cambios evolutivos (Myers, 1966), básicos para la sistemática del grupo (Gery, 1977).

En la actualidad no existe un trabajo específico sobre la dentición de Astyanax, por lo que al analizar la literatura más utilizada para el estudio de este grupo se encontró que Jordan y Everman (1986), en la definición de la familia, mencionaron que presentan dientes cortantes y a nivel del género Tetragonopterus tomaron solo el tamaño de los dientes, puntualizando únicamente que el premaxilar tiene dos series de dientes.

Regan (1908) y Gregory & Conrad (1938), prácticamente no mencionaron acerca de la dentición de estos peces.

Eigenmann (1921), señaló con mayor precisión que el premaxilar tiene dos hileras de dientes donde la segunda presenta de 4 a 5 dientes con crestas denticuladas; además la mandíbula armada de dientes cónicos fuertes al frente. Finalmente encontraron que el maxilar tuvo un número variable que osciló desde 0 hasta 10.

Alvarez (1950) señaló que el premaxilar tiene dos series de dientes, los anteriores fuertes como incisivos y multicúspides. El maxilar una sola serie, no aserrados y la mandíbula con una serie de dientes, los del centro mayores y pentacúspides.

Weitzman (1962), mencionó que la dentición para la familia Characidae es de multicúspide a unicúspide.

Gery (1977) no consideró la dentición en la descripción de la familia, a nivel de la subfamilia Tetragonopterinae definió los dientes como cónicos, el mandibular con dientes uniseriales, la premaxila raramente con 3 hileras. En el género Astyanax mencionó el dentario con 4 o 5 dientes frontales principales, seguidos por 5 a 10 más pequeños; finalmente para las especies mexicanas, tomó en cuenta el número de dientes en el maxilar, que generalmente son 2.

Contreras y Rivera (1985) mencionaron que Astyanax presenta dientes maxilares de 0 a 7 (o 3 a 5), tricúspides, además 4 (o 5) dientes principales mandibulares tricúspides y sin diastemas.

Mejía y Díaz Pardo (1991) cuando describieron el cráneo de A. fasciatus, mencionaron que el premaxilar presenta dos hileras de dientes, el maxilar con 2 dientes, y el dentario con dientes aserrados, todos ellos pentacúspides.

Paulo Maya (1994) generalizó que los dientes son multicúspides, afilados y fuertes, el premaxilar los presenta dispuestos en dos hileras, ocasionalmente tres, el maxilar con 2 a 3 dientes y el dentario presenta una sola hilera, sin especificar el número.

Con estos antecedentes es claro lo poco estudiado del tema y la confusión que existe al considerar la dentición de estos peces.

Existen pocos estudios sobre la formación y reemplazo de los dientes en los characoideos, donde es evidente la relación de la especialización trófica y la tasa de evolución en las altas categorías de este grupo. Los tipos de formación y reemplazamiento son característicos y aparecen tempranamente en su historia. Esta provee de una base importante para la radiación adaptativa de estos organismos.

Claves importantes en la filogenia de los caracoideos pueden encontrarse a partir del estudio de la morfología de los dientes en diferentes estadios ontogénicos. La mayoría de las especies actuales presentan dientes multicúspides, mientras que los más primitivos los tienen cónicos, algunas veces se desarrolla una fila extra, similar en extensión y componentes, migratoria, constituida por dientes en formación, que son de reemplazo (Roberts, 1967) y no tienen línea ósea de inserción con posición fija (Contreras, com. pers.)

En resumen, en el estudio de los Astvanax mexicanos hay problemas para la correcta identificación de estos organismos, debido en gran medida al gran parecido morfológico que hay entre todas las poblaciones pertenecientes a este género, la falta de revisión del material original disperso en museos de Europa, las primeras descripciones de los ejemplares fueron incompletas, los datos de localización inespecíficos y la falta de ubicación de los tipos de estas especies. Esto se ve reflejado en la gran confusión nomenclatorial que actualmente existe, como se mencionó en los antecedentes

Estudios más recientes y mucho más detallados y basados solo en la morfometría han indicado diferencias entre ellos, pero que no ha sido lo suficientemente estudiada o se requiere de otros caracteres que ayuden a resolver este problema. Es por esto que los caracteres osteológicos craneales y de dentición han sido considerados como elementos lo suficientemente constantes (como lo demuestran los trabajos antes mencionados) para ser utilizados con este fin, comparando diferentes estados de carácter y realizar estudios de filogenia.

## **OBJETIVOS**

Con base en lo anterior, el presente trabajo tiene los siguientes objetivos:

- Realizar un análisis comparativo del osteocráneo de las formas oculadas actuales del género Astyanax en 24 cuencas de México para contribuir a establecer con claridad su identidad específica.
- Determinar la posible relación filogenética entre las diferentes poblaciones del género Astyanax en 24 cuencas de México.

## **MATERIAL Y METODOS**

Se revisaron un total de 120 ejemplares, de la Colección Ictiológica, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Nuevo León, México.

Estos peces pertenecen a 24 localidades diferentes dentro de México, y una de Guatemala. Los datos de fecha, lugar de colecta, cuenca a la que pertenece y localidad exacta, número total de ejemplares colectados, número de catálogo y especie nominal a la que fueron asignados se muestran en la Tabla 1 y Mapa 1.

Del total de individuos colectados por localidad se tomaron cinco ejemplares adultos, de 40 mm o más, que es el mínimo conocido de madurez sexual en el grupo (Paulo Maya, 1994).

Posteriormente se realizó la biometría de cada uno de ellos con ayuda de un microscopio estereoscópico, un vernier de dos puntas marca Helios-digit, con precisión de 0.05 mm. Estos datos solo servirán de referencia para verificación (Figs. 1 y 2) y otros estudios, dado que tales datos se pierden en el proceso técnico.

Para el estudio osteológico, todos los ejemplares fueron lavados con agua corriente y re-fijados con formol al 4% durante 2 semanas. Posteriormente se transparentaron con la técnica de digestión con hidróxido de potasio y rojo de alizarina propuesta por Hollister (1934), modificada por Gersnowies et al. (1993). Al final se conservaron en glicerina al 100%.

El análisis se concentró exclusivamente en el osteocráneo (debido a que esta región del esqueleto tiene mayor variación que el resto, ya que puede existir relación con el tipo de alimentación y por ende haber modificaciones a este nivel), visto del lado izquierdo (aunque se revisó el derecho de manera general), el cual se dividió en las siguientes regiones propuestas por Chávez (1987) y Mejía y Díaz-Pardo (1991). La terminología osteológica se basó en Weitzman (1962), Contreras y Lozano (1992) y Gersnowies et al. (1993).

### **Neurocráneo:**

- 1.- Nasal
- 2.- Orbital
- 3.- Ótica
- 4.- Basal

### **Branquiocráneo:**

- 5.- Oromandibular
- 6.- Hioidea
- 7.- Branquial

Además se hizo énfasis en la dentición tomando en cuenta las siguientes características:

- 1.- Número y tipo de dientes (en premaxilares, maxilares y dentarios)
- 2.- Cuspidización
- 3.- Presencia de diastemas y localización (sinfisial, premaxilar 1-2, premaxilar 2-3 y premaxilar 3-4)

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

Una vez realizado lo anterior, se procedió a realizar la diagnosis y comparación osteológica craneal de las diferentes formas del género Astyanax analizadas. Se anotaron las diferencias y similitudes en cada una mediante un análisis cualitativo de similitud morfológica (Chávez, 1987). Es importante mencionar que de los cinco ejemplares, se procuró que uno de ellos se mantuviera completo, sin desarticular, a fin de que permaneciera como referencia.

El análisis filogenético consideró la hipótesis inicial de que el género Astyanax es un grupo monofilético, se procedió al estudio de los caracteres de las diferentes poblaciones, determinando cuales presentaban más de un estado a fin de utilizarlos en la matriz de comparación (Villaseñor y Dávila, 1992).

Para la polarización de los estados de carácter se utilizó el criterio del grupo externo de acuerdo con Wiley (1981), Villaseñor y Dávila (1992) y Llorente y Luna (1994).

El grupo externo contra el cual se compararon las 24 poblaciones de Astyanax fue Brycon maeeki. La razón de haber seleccionado esta especie se funda en que está muy relacionada con el grupo bajo estudio, se considera un carácido típico o bien generalizado, de acuerdo con Weitzman (1962), y su cráneo está constituido por los mismos elementos óseos que las poblaciones de Astyanax comprendidas en este estudio.

La matriz de caracteres para el análisis filogenético, la forma y los criterios que se tomaron para hacerla, se en listan en el Anexo 1. Para realizar los cálculos se utilizó el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) Vers 2.4, de acuerdo con la metodología planteada por Swofford (1985).

## **RESULTADOS Y ANALISIS DE RESULTADOS**

### **Datos morfométricos y merísticos**

Los resultados de las medidas morfométricas y merísticas de los ejemplares de las 24 poblaciones en estudio se resumen en la Tabla 2. En ésta se muestran los promedios y las desviaciones estándar de cada una de ellas.

En general la longitud patrón de cada una de las poblaciones estuvo por arriba de los 40 mm, talla mínima que debían tener para ser considerados como adultos (Contreras, com. pers.) En el río Tuxpan, Veracruz, se encontraron los más pequeños con 45.52 mm y los más grandes en Michoacán con 80.77 mm.

El promedio de la altura máxima fluctuó entre 16.25 y 30.05 mm mientras que el intervalo para la altura mínima fue de 5.53 a 9.65 mm. La longitud cefálica registró valores de 14.17 a 21.85 mm y la longitud del pedúnculo caudal de 4.20 a 7.66 mm.

Los valores mínimos para las distancias predorsal y postdorsal fueron de 24.52 y 21.57 mm y el máximo 42.02 y 41.85 siguiendo el mismo orden.

Las longitudes de la base de la aleta dorsal y la anal fue de 6.11 a 10.79 y de 11.35 a 21.53 mm respectivamente.

Por último, las distancias mínimas y máximas del promedio del origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal fue de 16.84 a 30.91, del origen de la dorsal al término de la anal de 18.95 a 38.54, del término de la dorsal al origen de la anal 13.57 a 25.96, del término de la dorsal con el término de la anal 14.03 a 28.20 y de la dorsal 1 a la adiposa 12.22 a 21.57, todos los valores en mm.

En cuanto a los datos merísticos, el promedio del número de radios de la aleta dorsal en la mayoría de las poblaciones fue de 10 excepto las del río Huixtla, Chiapas y las del río Jamapa, Ver. que presentaron 11

El promedio de el número de radios de la aleta anal fluctuó entre 20 y 27 mientras que para las aletas pectorales de 10 a 13 y las pélvicas fue de 8 con excepción de la población del río Nazas, Dgo. que registró 9 y la del río Jamapa con 7.

Finalmente, el número de escamas en la línea lateral y predorsales variaron entre 34 a 37 y 14 a 17 respectivamente.

Estos datos solo son de referencia para tener idea de las medidas que los individuos tenían antes de la transparentación y confirmar que corresponden a las medidas y conteos que llega a presentar Astvanax

### **Estudio del cráneo**

Para facilitar el análisis de los diferentes elementos óseos que conforman a cada una de las regiones en que fue dividido el esqueleto craneal, se procedió a la descripción general del cráneo de Astvanax, proponiendo un patrón básico para el género y así contar con un modelo de comparación (láminas I y II).

Las figuras fueron iluminadas de diferentes colores para mejor ubicación de las diferentes regiones.

### **Neurocráneo**

#### **Región Olfatoria** (No de elementos óseos = 4)

**Etmoides medio (ETM):** es el hueso más anterior del neurocráneo, plano, de forma irregular, presenta un proceso óseo cónico redondeado hacia la parte anterior y dos laterales a manera de "alas". Este ensambla en posición posterior con los frontales, ventralmente con el vómer y en su parte anterior con los premaxilares

**Etmoides lateral (ETL)** es una estructura pareada que se encuentra comunicada dorsalmente con el frontal y con el vómer. Son delgados, a manera de lámina triangular donde el ángulo de la parte inferior interna se proyecta hacia atrás con pequeñas proyecciones que varían en número, con superficies lisas. Estos corren dorsoventralmente y dividen la cavidad nasal de la ocular, formando así la pared anterior del ojo.

**Nasal (NAS):** huesos tubulares lisos, ligeramente curvos en posición lateral, sobre el etmoides medio, que cubre parte de la cavidad nasal.

**Vomer (VOM)** forma parte del techo de la cavidad bucal, es una estructura en forma de "T", donde sus procesos laterales se comunican con el etmoides lateral a través de una pequeña proyección, como consecuencia de estas uniones se forman dos forámenes por donde pasa el nervio facial (Weitzman, 1962). Hacia abajo se une con el parasenooides y dorsalmente con el etmoides medio. No presenta accidentes anatómicos en su cara ventral y pocos en la dorsal.

**Región Orbital**  
(No. de elementos óseos = 11)

**Anterorbital (ANT):** se localiza en la parte inferior del orificio nasal, no se encuentra relacionado con los infraorbitales; en general presenta forma de triángulo o de "S" alargada, donde la parte anterior se adelgaza de manera considerable. Su contorno es irregular, por lo que no es posible establecer un patrón general.

Los Astyanax presentan 6 huesos circumorbitales, para su nomenclatura se consideró la propuesta de Weitzman (1962) que los denominó infraorbitales y los relacionó con números romanos.

**Infraorbital I (INF I):** (lacrimal o preorbital) tiene una forma a manera de hoja de bisturí donde el ángulo inferior izquierdo presenta una prolongación que es muy variable en la longitud y anchura. Se encuentra parcialmente sobrepuesto al maxilar.

**Infraorbital II (INF II):** (suborbital o yugal) tiene una forma triangular donde el borde infero-posterior varía desde tener diversas proyecciones, hasta prácticamente no presentarlas. Su posición es sobre el articular.

**Infraorbital III (INF III):** (suborbital) es el hueso más grande de toda la serie, semicircular, en ocasiones lleva pequeños orificios, que varían en tamaño y número. Se localiza encima del cuadrado y el preopérculo.

**Infraorbital IV (INF IV) -** (suborbital o postorbital) tiene forma rectangular, su extremo inferior izquierdo se proyecta ligeramente hacia abajo. En algunos casos se observa que es más estrecho hacia la parte posterior del mismo, esto según el desarrollo que tengan los infraorbitales III y V, por lo que su forma se ve modificada. Se ubica encima del hiomandibular.

**Infraorbital V (INF V):** (suborbital o postorbital), su forma es casi cuadrada, pero el borde posterior es más largo que el anterior, los ángulos están redondeados. En cuanto a su posición es la misma que el anterior solo que más superior.

**Infraorbital VI (INF VI):** (dermoesfenótico), la tendencia de este hueso es a presentar forma cuadrada en su base y semicircular en el lado opuesto. Su localización es por encima del esfenoides y el frontal.

Todos los huesos circumorbitales presentan textura lisa, asociados a ellos se encuentran los canales del sistema laterosensorial, comenzando con el circunorbital I y terminando en el VI, para continuar hacia la parte dorsal del cráneo.

**Orbitoesfenoides (ORBF):** se encuentra por debajo del frontal y detrás del etmoides medio, forma parte del piso craneal, se proyecta hacia abajo y por delante, por lo que su apófisis esta dirigida hacia el etmoides medio. su forma en posición lateral recuerda una "J". En vista dorsal se observó que más o menos a la mitad del hueso, se divide en dos placas, que son las que se unen al frontal y es a lo que Mejía y Díaz Pardo (1991) denominaron "semejando a la pieza como un ave en vuelo". Está posteriormente comunicado con el pteroesfenoides

Es una estructura que presenta variaciones morfológicas intra e interpoblacionales

**Pteroesfenoides (PTEF):** (pleuroesfenoides o alisfenoides) es una pieza rectangular, de textura y bordes lisos. Forma parte del techo del cráneo y divide junto con el orbitoesfenoides a las cavidades oculares. Se encuentra rodeado en su dorso por el frontal, lateralmente por el esfenoides, paraesfenoides y el orbitoesfenoides, al cual está unido en su porción anterior.

Entre la unión del orbitoesfenoides y el pteroesfenoides se encuentra un pequeño foramen donde se inserta el nervio troclear (Weitzman, 1962)

**Rinoesfenoides (RINO)** este elemento óseo, de presentarse, debería encontrarse enfrente del orbitoesfenoides, entre los etmoides laterales, pero sólo se registró en cinco individuos, probablemente debido a que se perdió durante el proceso de transparentación o bien está reducido o no lo tienen. Cuando se registró presentó formas semicuadradas o irregulares

**Frontal (FRO):** son dos huesos laminares que cubren gran parte de la región dorsal del cráneo, conectados entre si por la barra epifisaria (infrafrontal) y separados por la presencia de dos fontanelas craneales. A él se encuentran asociados los canales del sistema sensorial, que en este trabajo no se describirán. Se encuentra comunicado en su porción posterior con los parietales, anteriormente con el etmoides medio, nasal y los etmoides laterales y en su parte ventral con el orbitoesfenoides, pteroesfenoides, esfenoides y pteroiótico.

#### **Región Ótica**

(No. de elementos óseos = 9)

**Esfenótico (ESF):** (autoesfenótico) observando el neurocráneo en posición lateral muestra que el esfenótico tiene una forma irregular con bordes redondeados. Hacia su parte anterior presenta un proceso espinoso que se proyecta hacia los lados del cráneo. Se encuentra por debajo de los frontales y articulado con el pterótico y el proótico

**Pterótico (PTEO):** hueso de forma irregular, se localiza por debajo del frontal y parietal, en su porción anterior está en contacto directo con el esfenótico, medioventralmente con el proótico, posteroventralmente con el exoccipital y posteriormente con el epiótico, formando parte de los canales simicirculares del oído. En su parte anteroventral se inserta el hiomandibular y en su porción posterodorsal se comunica con el extraescapular. En su extremo infero-posterior se localiza una proyección a manera de espina que da fijación al músculo elevador del opérculo (Weitzman, 1962). En su superficie dorsal se encuentra un canal sensolateral en forma de "V" y en su vértice se encuentra un pequeño orificio

**Proótico (PROO):** forma buena parte de la base del neurocráneo, es un hueso grande, de márgenes redondeados a manera de medio arco. Anteriormente se encuentra articulada con el pteroesfenoides, dorsalmente con el esfenótico y el pterótico; en posición posterior con el opistótico, exoccipital y el basioccipital, ventralmente con el paraesfenoides. Presenta varios forámenes de diferentes diámetros asociados con el sistema auditivo, y tiene pocos accidentes óseos en su superficie.

**Epiótico (EPIO)** hueso tubular, liso, que forma los canales semicirculares del sistema auditivo, se encuentra dorsalmente unido con el supraoccipital y en su porción posteroventral con el exoccipital, casi a la mitad se proyecta una prolongación que se comunica con el pterótico y el parietal y divide las fosas temporales, que son dos de cada lado.

**Opistótico (OPIS):** hueso pequeño de forma sacular, que se encuentra sobre la unión entre el pterótico, exoccipital y proótico.

**Parietal (PAR):** pieza laminar de forma rectangular que cubre la parte posterior del neurocráneo, se une de manera directa con la parte anterior del frontal, posteriormente, por medio de una prolongación del ángulo interno, con el supraoccipital y lateroventralmente con el pterótico. Ambos parietales se encuentran separados por una fontanela craneana.

**Supraoccipital (SUPRA):** es el último hueso del neurocráneo, y forma la parte posterior del mismo. Destaca un largo proceso de base gruesa que se proyecta hacia la parte posterior del cuerpo. Anteriormente se observa una concavidad que correspondería a la última parte de la fontanela craneal. Ventralmente se proyecta una quilla que se relaciona con el complejo neural del aparato de Weber (Mejía y Díaz-Pardo, 1991).

**Exoccipital (EXOC):** forma la parte inferoposterior de la caja craneana. Se puede dividir en dos partes, la dorsal laminar, donde en su parte inferior se encuentra el foramen magnum. Y una ventral globosa que constituye el techo de la cápsula ótica para el otolito lagena.

**Otolitos:** son tres estructuras óseas denominadas b) lapillus de forma ovoidal, c) sagitta que no se pudo observar y a) asteriscus de forma semicircular con pequeñas proyecciones periféricas, parecidos a los de otros carácidos

#### **Región Basal**

(No. de elementos óseos = 2)

**Paresfenoides (PARAF):** esta estructura corre desde el techo de la cavidad bucal hasta la base del cráneo, por lo que es el hueso más largo de todos. Lo más relevante es su parte posterior que presenta dos procesos laminares aplanados y que corren por debajo del proótico y el basioccipital. En la su parte anterior se une con el vomer.

**Basioccipital (BAS):** prácticamente es la base posterior del cráneo, donde destaca la forma globosa que tiene, ya que forma la cavidad que alberga al otolito asteriscus. Por delante se comunica con el proótico y posteriormente con la primera vértebra.

#### **Branquiocráneo**

#### **Región Oromandibular**

(No. de elementos óseos = 10)

**Premaxilar (PMA):** estructura muy robusta, de forma rectangular y de la cual parte un proceso que se dirige dorso-posteriormente. Presentan dos filas de dientes cónicos cuspidados y en ocasiones una fila de reemplazo. Se encuentra unida en su parte dorsal con el etmoides medio y el nasal

**Maxilar (MAX):** hueso alargado a manera de una barra. En su parte anterior se adelgaza y se comunica con el premaxilar. En el extremo inferior se une con el dentario. Con una sola hilera de dientes.

**Dentario (DEN):** estructura sumamente fuerte y robusta, posteriormente unido con el articular y por su parte interna con el hueso meckeliano. En su superficie se pueden encontrar uno o varios pequeños orificios asociados al sistema sensorial. Presenta una sola hilera de dientes cuspidados donde se observan cuatro dientes principales, un intermedio y varios en tamaño decreciente en dirección cefalocaudal, existe además una línea de dientes de reemplazo.

El análisis de los dientes para cada una de estas tres estructuras se hará más adelante, en un apartado diferente.

**Articular (ART):** (angular) este hueso es muy importante, ya que es el que permite la articulación del dentario con el resto de la cabeza, a través del cuadrado, dándole así la capacidad de movimiento. Su forma es como un abanico con tres picos, su superficie es accidentada. En la parte inferoposterior se comunica con el angular.

**Hueso meckeliano (MEC):** (sesamoidal) se alberga dentro de la pared interna del articular, de forma oval, muy pequeño, de superficie plana en su cara externa, mientras que la interna presenta una quilla media.

**Angular (ANG):** (retroarticular) con forma de triángulo, de tamaño igual o mayor que el hueso meckeliano, se articula en una escotadura inferoventral del articular.

**Metapterigoides (METP):** hueso laminar de forma irregular, ensanchado en sus extremos, en el lado posterior se encuentra un pequeño orificio. Está unido en su extremo anterior con el mesopterigoides y el posterior al hiomandibular.

**Mesopterigoides (MESP):** esta pieza delimita a la cavidad ocular de la bucal. Es triangular y extremadamente delgado con superficies lisas, su extremo inferior es muy ensanchado y se une, como ya se indicó, al metapterigoides y con el cuadrado. En su parte ventral se une con el ectopterigoides.

**Ectopterigoides (ECTP):** corre paralelamente al mesopterigoides y aunque también tiene forma triangular es mucho más delgado que el anterior con las mismas características de superficie y grosor. En su extremo inferior se une también al cuadrado.

**Palatino (PAL):** está directamente articulado con el ecto y mesopterigoides y comunicado por detrás de la premaxila, es de forma cuadrada con ángulos redondeados. Sin dientes

#### **Región Hioidea** (No. de elementos óseos = 14)

**Hiomandibular (HIO):** elemento óseo muy fuerte, su extremo anterior está muy ensanchado, redondeado y convexo; hacia el lado posterior se adelgaza paulatinamente. Está unido al opérculo a través de un cóndilo en posición lateral, el preopérculo se encuentra encima de él. En su parte dorsal se encuentra fuertemente articulado con el esfénótico y el pterótico; en la ventral se une al metapterigoides, formando una suspensión mandibular tipo hioestílica.

**Cuadrado (CUA):** tiene forma de "L", en donde el extremo vertical es más delgado y corto que el horizontal, que en su parte dorsal presenta una pequeña prolongación que corre paralela y varía en tamaño o simplemente no se presenta

**Simpléctico (SIM):** tubular, alargado, ligeramente convexo o lineal, se localiza abajo del cuadrado.

**Interhial (INHI):** hueso muy pequeño, que en general presenta una forma cilíndrica. Se localiza justamente por detrás del simpléctico

**Epihial (EPIH):** forma triangular con ángulos redondeados y bordes y superficies lisas, con un agujero en posición central o dirigido hacia su parte posterior, se encuentra unido al ceratohial y ventralmente al cuarto radio branquiostego

**Ceratohial (CEHI):** elemento óseo de consistencia robusta, alargado, rectangular, de superficies lisas. Articulado con los hipohiales dorsal y ventral, además de los tres primeros radios branquiostegos donde los dos últimos se encuentran ubicados en escotaduras.

**Hipohial ventral (HIPV):** tiene forma cuadrada con sus ángulos redondeados localizado junto con el hipohial dorsal y articulado con el ceratohial y el basihial.

**Hipohial dorsal (HIPD):** forma y localización semejante al anterior.

**Radios branquiostegos (RBRA):** son cuatro huesos laminares que corren en dirección cefalo-caudal, unidos al epihial y al ceratohial. Su tamaño se va reduciendo del cuarto al primero.

**Urohial (UHI):** se localiza por debajo hacia la parte anterior de la región branquiostega, entre los dos hipohiales. Es de forma triangular con el ápice dirigido hacia adelante. El borde inferior es extremadamente variable, ya que presenta diferente número de proyecciones.

**Opérculo (OP):** de forma trapezoidal, con superficies y bordes lisos, se encuentra fuertemente unido en la parte anterior por medio de un cóndilo al hiomandibular. De la serie opercular es el más grande.

**Preopérculo (POP):** se localiza entre el hiomandibular y el opérculo, es de forma triangular, cuya base es sumamente ancha y su ápice extremadamente delgado. Asociado a él se encuentra un canal de la línea lateral.

**Subopérculo (SOP):** es una estructura muy delgada de forma casi rectangular puesto que se adelgaza hacia la parte posterior, se localiza debajo del opérculo. Presenta una pequeña proyección en posición antero-superior.

**Interopérculo (INOP):** presenta forma de cuña, muy delgado y se encuentra por abajo del preopercular.

**Región Branquial**  
(No. de elementos óseos = 8)

**Basihial (BAHI):** es un hueso que se localiza en la parte anterior de esta región entre los hipurales dorsal y ventral, es de forma cilíndrica, aplanada; en su parte media inferior se observa una división, dando la impresión de que son dos huesos.

**Basibranquial (BASIB):** son tres huesos posteriores al basihial. El primero es de forma cilíndrica y alargada con la parte anterior aplanada a manera de flecha. El segundo también es de forma cilíndrica, comunicado al primero en posición posterior y el tercero, más pequeño que los otros dos, tiene forma de gota y no se encuentra comunicado directamente con los anteriores.

**Hipobranquial (HIPOB):** son tres huesos pares, el primero se articula con el basihial, tiene forma de "coma" y en él se insertan algunas branquiespinas. El segundo es de forma casi circular mientras que el tercero presenta forma sacular. Estos se insertan en el basibranquial y en su parte distal están unidos con el ceratobranquial.

**Ceratobranquial (CERB):** son cuatro huesos alargados, ligeramente aplanados, dan soporte a las branquiespinas en su parte dorsal ya que en la ventral sostienen los filamentos branquiales.

Los hipobranquiales y los ceratobranquiales forman las ramas inferiores de los arcos branquiales.

**Epibranquial (EPIB):** son 4 huesos alargados que dan soporte a las branquiespinas y filamentos branquiales. Son más cortos que los anteriores, su forma y tamaño varía, siendo el último diferente, ya que tiene forma triangular y es aplanado.

**Suspensores faríngeos (SUFAR):** son tres pequeños huesecillos responsables de la unión de los tres primeros arcos faríngeos con el parasfenoides del neurocráneo. Su tamaño y forma son diferentes entre sí. Estos huesos y los epibranquiales forman las ramas superiores de los arcos branquiales.

**Dientes faríngeos:** estos se localizan en dos placas laminares, una dorsal de forma oval y dividida en dos partes (**faríngeales superiores (FARSUP)**) y otra ventral triangular (**faríngeales inferiores (FARINF)**). En ambas se encuentran dientes que son pequeños y unicúspides. A todas estas placas se les considero como un solo elemento óseo.

### **Comparación intrapoblacional**

En este análisis solo se hará énfasis en aquellos huesos que mostraron variaciones, por lo que se asume que el resto del cráneo se mantuvo constante quedando para cada población de estudio un esquema tipo, que además, es compatible con el patrón general antes mencionado.

Es importante señalar que durante el análisis de los 120 ejemplares que se trabajaron, en algunos no se pudo realizar de manera adecuada la esquematización y estudio de la zona occipital inferior (incluyendo en ocasiones parte de los arcos branquiales y los otolitos), debido a que se encontraron totalmente desechos.

**Localidad: Chihuahua, Rio Conchos**

**No. de catálogo: UANL- 6944**

**Fecha de colecta: 20-03-87**

### **LAMINA III, figuras 1-17**

Estos ejemplares después de la transparentación quedaron desechos en gran parte, por lo que la parte ventral y occipital no se describió.

#### **Neurocráneo:**

El orbitoesfenoides fue diferente en todos los peces que se revisaron (lámina III, fig. 6). El esfenoides en un caso se encontró con la proyección más ancha que la del esquema tipo de la población (lámina III, fig. 5).

#### **Branquiocráneo**

Aunque todos los metapterigoideos revisados mostraron la forma básica, fueron variables en los bordes de la parte dorsal y en la proyección del lado inferoposterior, que se presentó de corta a muy larga, por lo que no se estableció un esquema en particular (lámina III, fig. 1). Al comparar los huesos hioides mostraron ser diferentes en cuanto al ancho y uno se mostró distinto en la forma del borde lateral izquierdo (lámina III, fig. 2). El maxilar varió en la porción inferior siendo ancha y recta o bien, delgada y curva, no pudiendo establecerse ningún patrón (lámina III, fig. 3). El urohial fue distinto en los bordes inferiores (lámina III, fig. 4).

Relación del resto de las figuras de las láminas III y III cont., fig. 7 vista lateral del cráneo; fig. 8 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 9 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 10 vista lateral premaxilar; fig. 11 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 12 vista dorsal del dentario; fig. 13 vista dorsal del aparato branquial; fig. 14 vista lateral de radios branqueoostegos; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad:** Coahuila, Río Salado

**No. de catálogo:** UANL- 7271

**Fecha de colecta:** 02-06-78

#### **LAMINA IV, figuras 1-17**

##### **Neurocráneo:**

Los cinco anterorbitales revisados fueron diferentes, por lo que no se estableció un esquema tipo (lámina IV, fig. 1). Tres ejemplares presentaron los infraorbitales I con bordes muy irregulares, por lo que se tomó como base a los dos restantes, que los presentaron más regulares (lámina IV, fig. 2).

##### **Branquiocráneo**

El interhial varió en el borde inferior mostrando un desarrollo diferente en la proyección (lámina IV, fig. 3). El angular mostró gran variación morfológica, por lo que no se pudo establecer un patrón específico (lámina IV, fig. 4). Es importante señalar que el premaxilar de un ejemplar tuvo malformaciones a nivel de dientes (lámina IV, fig. 5). Uno de los pteroesfenoides resultó ser distinto al resto en la forma y número de forámenes (lámina IV, fig. 6).

Relación del resto de las figuras de las láminas IV y IV cont., fig. 7 vista lateral del cráneo; fig. 8 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 9 vista lateral preopercular y cuadrado; fig. 10 premaxilar; fig. 11 dentario, angular y articular; fig. 12 vista lateral del premaxilar; fig. 13 vista dorsal del aparato branquial y lateral del urohial; fig. 14 vista lateral de radios branqueoostegos; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Tamaulipas, Río Atamo**  
**No. de catálogo: UANL- 3932**  
**Fecha de colecta: 14-03-81**

**LAMINA V, figuras 1-19**

**Neurocráneo:**

El anteorbital fue de forma triangular, pero en todos los casos variable en sus bordes (lámina V, fig. 2). La parte dorsal del infraorbital I fue diferente, aunque mantuvo la forma de bisturi (lámina V, fig. 1). El infraorbital IV dividido en dos elementos se encontró en un solo caso, por lo que se consideró como una anomalía (lámina V, fig. 3). El orbitoesfenoides presentó variaciones en tres casos (lámina V, fig. 8).

**Branqulocráneo:**

La proyección del cuadrado varió desde muy desarrollada hasta no tenerla (lámina V, fig. 4). La variación del maxilar sólo se registró en el grosor de la parte posterior y la posición de la parte anterior (lámina V, fig. 5). Solo en un caso se encontró en el articular, que los vértices de los ángulos formados por las proyecciones eran menores (lámina V, fig. 6). El basibranchial se registró de diferentes formas y en un caso la unión entre los huesos que lo conforman fue diferente (lámina V, fig. 7).

Relación del resto de las figuras de las láminas V y V cont., fig. 9 vista lateral del cráneo; fig. 10 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 11 vista lateral del preopercular; fig. 12 premaxilar; fig. 13 vista lateral del dentario, articular y hueso meckeliano; fig. 14 vista dorsal el dentario; fig. 15 vista dorsal del aparato branchial; fig. 16 vista lateral de radios branqueostegos y urohial; fig. 17 vista lateral del neurocráneo; fig. 18 vista dorsal del neurocráneo; fig. 19 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Nuevo León, Río San Juan**  
**No. de catálogo: UANL- 4924**  
**Fecha de colecta: 05-02-82**

**LAMINA VI, figuras 1-16**

Estos ejemplares después de la transparentación quedaron desechos por lo que la parte ventral y occipital no se pudo describir adecuadamente.

**Neurocráneo:**

El anterorbital fue totalmente diferente en los ejemplares que se pudieron observar (lámina VI, fig. 1). El infraorbital I en un caso tuvo forma totalmente diferente (lámina VI, fig. 2). El infraorbital IV varió en cuanto al ancho y largo en tres peces. Como consecuencia del cambio de forma del hueso anterior el infraorbital V también sufrió modificaciones, siendo muy evidentes en dos de ellos (lámina VI, fig. 3), mientras el orbitoesfenoides varió en el desarrollo de la apófisis inferior pero conservó en general la forma ya descrita (lámina VI, fig. 6).

**Branquiocráneo:**

El cuadrado presentó proyecciones o careció de ellas (lámina VI, fig. 4). Los maxilares y dentarios desde antes de la transparentación no presentaban dientes (lámina VI, fig. 5).

Relación del resto de las figuras de las láminas VI y VI cont., fig. 7 vista lateral del cráneo; fig. 8 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 9 vista lateral del preopercular; fig. 10 vista lateral del premaxilar; fig. 11 vista lateral del maxilar; fig. 12 vista dorsal el dentario; fig. 13 vista dorsal del aparato branquial; fig. 14 vista lateral de radios branqueoestegos y urohial; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo.

**Localidad: Coahuila, Río Nazas**

**No. de catálogo: UANL- 1122**

**Fecha de colecta: 27-08-68**

**LAMINA VII, figuras 1-17****Neurocráneo:**

El anterorbital mostró variaciones en sus bordes sin perder la forma básica triangular (lámina VII, fig. 2); el infraorbital VI mostró diferencias en todos los individuos estudiados donde la proyección inferoposterior se ve desarrollada en mayor o menor grado (lámina VII, fig. 1).

El orbitoesfenoides fue muy diferente por lo que no se estableció un patrón específico (lámina VII, fig. 6).

**Branquiocráneo:**

El simpléctico mostró formas convexas, cóncavas e incluso casi lineales (lámina VII, fig. 3). Mientras el urohial mantuvo su forma general en todos los ejemplares, sólo que el borde inferior varió notablemente (lámina VII, fig. 4). El interhial se encontró desde formas cilíndricas rectas hasta curvas (lámina VII, fig. 5). La proyección del cuadrado en dos casos se observó más desarrollada (no se esquematizó).

Relación del resto de las figuras de las láminas VII y VII cont., fig. 7 vista lateral del cráneo; fig. 8 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 9 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 10 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 11 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 12 vista dorsal del dentario; fig. 13 vista dorsal del aparato branquial y vista lateral de los radios branqueostegos; fig. 14 pteroesfenoides; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Durango, Río Nazas**

**No. de catálogo: UANL- 4379**

**Fecha de colecta: 29-08-51**

**LAMINA VIII, figuras 1-20****Neurocráneo:**

En un caso el anteorbital fue totalmente irregular, en dos más sólo los bordes se mostraron diferentes (lámina VIII, fig. 1). En el Infraorbital IV de un ejemplar se encontró fusión de este elemento con el quinto y en otro caso la forma fue diferente (lámina VIII, fig. 2). Otra fusión que se apreció fue con el infraorbital I y II, sólo en un ejemplar (lámina VIII, fig. 3). Ambos casos se consideraron como anomalías. El orbitoesfenoides fue muy variable por lo que no se pudo establecer un patrón (lámina VIII, fig. 9). El rinoesfenoides en dos casos fue diferente (lámina VIII, fig. 10).

**Branquiocráneo:**

El interhial mostró patrones diferentes, principalmente en el borde inferior (lámina VIII, fig. 5), mientras el simpléctico de un pez presentó una forma poco común (lámina VIII, fig. 4). El hueso meckeliano registró gran variación morfológica, por lo que no se pudo establecer un patrón general (lámina VIII, fig. 6). Los pterigoideos se encontraron fusionados en un solo caso, constituyendo otra anomalía. El basihial en un individuo se encontró con forma irregular (lámina VIII, fig. 7), mientras el urohial mantuvo forma constante con excepción del borde inferior que se presentó muy desigual en todos los ejemplares (lámina VIII, fig. 8).

Relación del resto de las figuras de las láminas VIII y VIII cont., fig. 11 vista lateral del cráneo; fig. 12 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 13 preopercular cuadrado, vista lateral; fig. 14 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 15 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 16 vista dorsal del aparato branquial; fig. 17 vista lateral de radios branqueoestegos; fig. 18 vista lateral del neurocráneo; fig. 19 vista dorsal del neurocráneo; fig. 20 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad:** Durango, Rio Nazas  
**No. de catálogo:** UANL- 8301  
**Fecha de colecta:** 21-05-89

#### **LAMINA IX, figuras 1-20**

##### **Neurocráneo:**

Todos los nasales revisados en esta población resultaron de diferente forma, sin un patrón definido (lámina IX, fig. 3). El anterorbital, que en esencia conservó la forma triangular, difirió del patrón propuesto, debido a que la parte anterior fue más ancha (lámina IX, fig. 1), entre ellos tuvieron bordes diferentes, por lo que se consideró solamente el más general. El infraorbital I conservó la forma pero varió en los bordes y grosor de la parte posterior (lámina IX, fig. 2). El infraorbital VI de dos casos mostró bordes irregulares (lámina IX, fig. 4). Los dos únicos orbitoesfenoides encontrados fueron parecidos, solo que uno tuvo el borde posterior irregular (lámina IX, fig. 9).

##### **Branquiocráneo**

El metapterigoides solo mostró un caso diferente, donde se observó el hueso incompleto, sin embargo se apreció deforme (lámina IX, fig. 5). El cuadrado varió en la anchura del brazo horizontal y en la presencia o ausencia de la proyección dorsal (lámina IX, fig. 6). El maxilar mostró en un caso diferencias en la parte inferior (lámina IX, fig. 7). El urohial tuvo los bordes posteriores diferentes (lámina IX, fig. 8).

Relación del resto de las figuras de las láminas IX y IX cont., fig. 10 vista lateral del cráneo; fig. 11 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 12 vista lateral del preopercular; fig. 13 vista lateral del premaxilar; fig. 14 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 15 vista dorsal del dentario; fig. 16 vista dorsal del aparato branquial; fig. 17 vista lateral de radios branqueoestegos; fig. 18 vista lateral del neurocráneo; fig. 19 vista dorsal del neurocráneo; fig. 20 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Tamaulipas, Río Tamesí**  
**No. de catálogo: UANL- 6687**  
**Fecha de colecta: 20-07-84**

**LAMINA X, figuras 1-17**

**Neurocráneo:**

El anterorbital mostró variación en tres individuos, no estableciéndose un esquema tipo (lámina X, fig. 2). Las diferencias observadas en el infraorbital I principalmente fueron en la forma de los extremos en cada uno de los casos (lámina X, fig. 1). El orbitoesfenoides de todos fue diferente (lámina X, fig. 6).

**Branquiocráneo:**

Los palatinos tuvieron formas irregulares en dos casos (lámina X, fig. 3). Al cotejar todos los urohiales, se observaron diferencias en ambos extremos y bordes extremadamente variables, por lo que no se estableció un esquema tipo (lámina X, fig. 4). Sólo de un ejemplar se recobró el rinosfenoides, no pudiéndose hacer la comparación correspondiente (lámina X, fig. 5). Los esquemas de los elementos óseos de las regiones óticas y parte de la basal fueron hechos a partir de un solo ejemplar, por lo que no se hicieron las comparaciones correspondientes.

Relación del resto de las figuras de las láminas X y X cont., fig. 7 vista lateral del cráneo; fig. 8 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 9 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 10 premaxilar vista lateral e interna; fig. 11 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 12 vista dorsal el dentario y frontal y lateral de algunos dientes; fig. 13 vista dorsal del aparato branquial; fig. 14 vista lateral de radios branqueoestegos; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Veracruz, Río Cucharas**  
**No. de catálogo: UANL- 9641**  
**Fecha de colecta: 06-08-90**

**LAMINA XI, figuras 1-16**

**Neurocráneo:**

En el orbitoesfenoides, la tendencia de la forma fue similar, aunque hubo cambios en el borde ventral de un ejemplar (lámina XI, fig. 4).

**Branquiocráneo:**

El simpléctico mostró diferentes formas por lo que no se estableció ningún patrón (lámina XI, fig. 1). El interhial mostró diferencias en el extremo inferior (lámina XI, fig. 2). El cuadrado se registró con dos tendencias, la primera con el extremo posterior ancho y cuadrado, mientras la segunda lo presentó puntiagudo (lámina XI, fig. 3).

Relación del resto de las figuras de las láminas XI y XI cont., fig. 5 vista lateral del cráneo; fig. 6 ectopterigoides, mesopterigoides y metapterigoides; fig. 7 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 8 vista lateral preopercular; fig. 9 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 10 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 11 vista lateral del dentario; fig. 12 vista dorsal del aparato branquial; fig. 13 urohial; fig. 14 vista lateral de radios branqueoestegos; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo.

**Localidad: Veracruz, Río Tuxpan****No. de catálogo: UANL- 9379****Fecha de colecta: 04-08-90****LAMINA XII, figuras 1-16****Neurocráneo:**

El anteorbital conservó la forma, pero con bordes un poco diferentes (lámina X, fig. 1). El infraorbital I en un caso se vio muy redondeado, casi ovalado (lámina X, fig. 2). El infraorbital VI en un espécimen se presentó de forma irregular. El orbitoesfenoides fue diferente en los cuatro ejemplares que se revisaron (lámina XII, fig. 4).

**Branquiocráneo:**

El interhial mostró variación en la parte ventral (lámina XII, fig. 3).

Relación del resto de las figuras de las láminas XII y XII cont., fig. 5 vista lateral del cráneo; fig. 6 ectopterigoides, mesopterigoides, metapterigoides; fig. 7 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 8 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 9 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 10 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 11 vista dorsal del dentario; fig. 12 vista dorsal del aparato branquial; fig. 13 urohial; fig. 14 vista lateral del neurocráneo; fig. 15 vista dorsal del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Veracruz, Río Tecolutla**  
**No. de catálogo: UANL- 9861**  
**Fecha de colecta: 08-08-90**

**LAMINA XIII, figuras 1-17**

Estos ejemplares después de la transparentación quedaron desechos, por lo que la parte ventral y occipital no se describió.

**Neurocráneo:**

En general, los anterorbitales fueron semejantes, solo fueron distintos en la parte ventral, que se observó alargada o achatada (lámina XIII, fig. 2). El infraorbital I en dos casos apareció diferente al patrón propuesto (lámina XIII, fig. 1). Por otra parte el orbitoesfenoides, en uno de los tres ejemplares analizados fue más aplanado que en los restantes (lámina XIII, fig. 6).

**Branquicráneo:**

El metapterigoides solo se encontró diferente en un ejemplar donde se apreció más robusto en la parte anterior (lámina XIII, fig. 3). El simpléctico mostró diferencias en forma y grosor (lámina XIII, fig. 4) y el urohial tuvo bordes ventrales distintos (lámina XIII, fig. 5).

Relación del resto de las figuras de las láminas III y III cont., fig. 7 vista lateral del cráneo; fig. 8 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 9 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 10 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 11 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 12 vista dorsal y frontal del dentario; fig. 13 vista dorsal del aparato branquial; fig. 14 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Veracruz, Río Solteros, Conjunto 8**  
**No. de catálogo: UANL- 9524**  
**Fecha de colecta: 07-08-90**

**LAMINA XIV, figuras 1-19**

**Neurocráneo:**

Los infraorbitales I fueron diferentes en todos los ejemplares por lo que no se estableció un esquema tipo (lámina XIV, fig. 1). El infraorbital VI en un ejemplar se encontró fusionado con el Infraorbital V, otros dos tuvieron formas casi circulares y bordes irregulares (lámina XIV, fig. 2). El orbitoesfenoides en dos de ellos fue similar, solo que la proyección inferior se encontró en posición diferente (lámina XIV, fig. 8).

**Branquiocráneo:**

Los palatinos mostraron ligeras variaciones en los bordes inferiores (lámina XIV, fig. 3). El cuadrado tuvo diferencias en los ejemplares revisados por lo que no se realizó un esquema (lámina XIV, fig. 4). El simpléctico cambió sólo en el grosor del extremo posterior (lámina XIV, fig. 5). El interhial registró cambios en la parte inferior (lámina XIV, fig. 6). Por otra parte, el urohial fue constante excepto en un pez, donde tuvo forma irregular (lámina XIV, fig. 7).

Relación del resto de las figuras de las láminas XIV y XIV cont., fig. 9 vista lateral del cráneo; fig. 10 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 11 vista lateral del preopercular; fig. 12 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 13 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 14 vista dorsal y lateral del dentario; fig. 15 vista dorsal del aparato branquial; fig. 16 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 17 vista lateral del neurocráneo; fig. 18 vista dorsal del neurocráneo; fig. 19 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad:** Veracruz, Río Nautla

**No. de catálogo:** UANL- 10167

**Fecha de colecta:** 09-08-90

**LAMINA XV, figuras 1-18****Neurocráneo:**

El anterorbital conservó la forma, sin embargo los bordes se apreciaron diferentes (lámina XV, fig. 2). El anterorbital VI mantuvo formas alargadas semicirculares en tres casos, pero los bordes fueron diferentes, por lo que se tomó como base a los otros dos (lámina XV, fig. 1). El orbitoesfenoides en todos los casos fue diferente (lámina XV, fig. 7).

**Branquiocráneo:**

Los palatinos de un ejemplar fueron distintos en los bordes (lámina XV, fig. 3). En el simpléctico las diferencias se establecieron a nivel del grosor (lámina XV, fig. 4). El maxilar en todos los casos revisados fue distinto por lo que no se estableció un esquema común (lámina XV, fig. 5). El interhial tuvo ligeras variaciones (lámina XV, fig. 6).

Relación del resto de las figuras de las láminas XV y XV cont., fig. 8 vista lateral del cráneo; fig. 9 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 10 vista lateral del preopercular; fig. 11 vista lateral del premaxilar vista lateral e interna; fig. 12 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 13 vista dorsal del dentario; fig. 14 vista lateral y frontal de algunos dientes; fig. 15 vista dorsal del

aparato branquial y lateral del urohial; fig. 16 vista lateral de los radios branqueostegos; fig. 17 vista lateral del neurocráneo; fig. 18 vista dorsal del neurocráneo; fig. 19 vista ventral del neurocráneo y vista lateral de otolitos.

**Localidad: Veracruz, Río Chachalacas**

**No. de catálogo: UANL- 10026**

**Fecha de colecta: 16-10-88**

#### **LAMINA XVI, figuras 1-18**

##### **Neurocráneo:**

Uno de los anterorbitales fue diferente de los demás, en la forma del extremo anteroinferior (lámina XVI, fig. 2). En un caso se registró la fusión de el infraorbital V y VI (lámina XVI, fig. 1). El orbitoesfenoides en los dos casos encontrados fue parecido (lámina XVI, fig. 6). Uno de los esfenoides mostró diferencias en su extremo inferoposterior (lámina XVI, fig. 7).

##### **Branquiocráneo:**

El maxilar fue diferente en todos los ejemplares por lo que no se estableció ningún patrón (lámina XVI, fig. 3). El articular tuvo diferencias en la forma de los tres picos por lo que tampoco se estableció un esquema patrón (lámina XVI, fig. 4). Sólo en un caso el urohial estaba completo y se observó que los bordes inferiores eran diferentes (lámina XVI, fig. 5).

Relación del resto de las figuras de las láminas XVI y XVI cont., fig. 8 vista lateral del cráneo; fig. 9 vista dorsal del ectopterigoides, mesopterigoides y metapterigoides; fig. 10 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 11 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 12 vista lateral del premaxilar; fig. 13 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 14 vista dorsal del dentario; fig. 15 vista dorsal del aparato branquial; fig. 16 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 17 vista lateral del neurocráneo; fig. 18 vista dorsal del etmoides medio; fig. 19 vista ventral del neurocráneo y otolitos.

**Localidad: Veracruz, Río la Antigua**  
**No. de catálogo: UANL- 1176**  
**Fecha de colecta: 20-08-71**

#### **LAMINA XVII, figuras 1-19**

En todos los peces de esta población, después de la transparentación, se encontraron huesos totalmente desechos (principalmente los de la región ótica) por lo que no fueron descritos y los que aparecen en el esquema corresponden a un solo ejemplar.

##### **Neurocráneo:**

La parte dorsal del premaxilar se encontró con bordes irregulares en un solo caso (lámina XVII, fig. 5). El orbitoesfenoides solo se registró en un pez (lámina XVII, fig. 7)

##### **Branqulocráneo:**

Los palatinos registraron formas irregulares (lámina XVII, fig. 2). El metapterigoideo mostró en un caso diferencias en el borde dorsal, observándose recto (lámina XVII, fig. 1).

El interhial en todos se encontró diferente (lámina XVII, fig. 3). En el cuadrado las diferencias que se encontraron se centraron en que podían o no presentar la proyección dorsal, la forma del brazo vertical (recto o curvo) y en el ancho del brazo horizontal (lámina XVII, fig. 4). El urohial se observó con bordes inferiores irregulares (lámina XVII, fig. 6).

Relación del resto de las figuras de las láminas XVII y XVII cont., fig. 8 vista lateral del cráneo; fig. 9 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 10 vista lateral del preopercular; fig. 11 vista lateral del maxilar; fig. 12 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 13 vista dorsal del dentario; fig. 14 vista dorsal interna de los dientes; fig. 15 vista dorsal del aparato branquial; fig. 16 vista lateral de radios branquostegos; fig. 17 vista lateral del neurocráneo; fig. 18 vista dorsal del neurocráneo; fig. 19 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Veracruz, Río Jamapa**  
**No. de catálogo: UANL- 9471**  
**Fecha de colecta: 03-08-90**

#### **LAMINA XVIII, figuras 1-13**

##### **Neurocráneo:**

El anterorbital mostró diferencias en la porción terminal (lámina XVIII, fig. 1). En un solo caso se apreció fusión de los Infraorbitales III, IV y V, la cual no se esquematizó. El orbitoesfenoides fue distinto en los peces revisados (lámina XVIII, fig. 2).

Es importante señalar que los esquemas de los elementos óseos de las regiones óticas y parte de la basal fueron hechos a partir de un solo ejemplar por lo que no se hicieron las comparaciones correspondientes.

Relación del resto de las figuras de las láminas XVIII y XVIII cont., fig.3 vista lateral del cráneo; fig. 4 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 5 cuadrado vista lateral ; fig. 6 vista lateral del premaxilar; fig. 7 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 8 vista dorsal del aparato branquial; fig. 9 urohial; fig. 10 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 11 vista lateral del neurocráneo; fig. 12 vista dorsal del neurocráneo; fig. 13 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad: Veracruz, Río Otapa.**

**No. de catálogo: UANL- 6725**

**Fecha de colecta: 23-07-84**

#### **LAMINA XIX, figuras 1-14**

##### **Neurocráneo:**

Los infraorbitales IV y V se encontraron fusionados en dos casos constituyendo anomalías que no se esquematizaron. El pteroesfenoides de un caso se apreció más corto en la extremidad inferoposterior (lámina XIX, fig. 1). El orbitoesfenoides presentó gran variabilidad en todos los peces revisados (lámina XIX, fig. 2).

Relación del resto de las figuras de las láminas XIX y XIX cont., fig. 3 vista lateral del cráneo; fig. 4 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas y vista dorsal del ectopterigoides, mesopterigoides y metapterigoides; fig. 5 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 6 vista lateral premaxilar y maxilar; fig. 7 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 8 vista dorsal del dentario; fig. 9 vista dorsal del aparato branquial; fig. 10 urohial; fig. 11 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 12 vista lateral del neurocráneo; fig. 13 vista dorsal del neurocráneo; fig. 14 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad:** Veracruz, Río Coatzacoalcos.  
**No. de catálogo:** UANL- 2580  
**Fecha de colecta:**

**LAMINA XX, figuras 1-17**

**Neurocráneo:**

El nasal se observó convexo o cóncavo (lámina XX, fig. 1). Es de notar que en estos ejemplares se encontró la presencia de rinosfenoides, pero que en todos la forma fue diferente aunque con la tendencia a ser rectangulares, más angostos hacia la parte posterior (lámina XX, fig. 7). El orbitoesfenoides fue diferente en todos los casos (lámina XX, fig. 8).

**Branquiocráneo:**

El mentón del dentario tuvo variaciones en un ejemplar a manera de gancho y otro a manera de una simple proyección (lámina XX, fig. 5). El cuadrado con o sin proyección en la parte posterior y cambios en el ancho del extremo posterior (lámina XX, fig. 4). El hueso meckeliano se presentó a manera de hoja o romboidal (lámina XX, fig. 6). El simpléctico varió en cuanto a la curvatura, cóncavo o convexo (lámina XX, fig. 3). Los palatinos se observaron de cuadrados a circulares con los bordes irregulares (lámina XX, fig. 2).

Relación del resto de las figuras de las láminas XX y XX cont., fig. 9 vista lateral del cráneo; fig. 10 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 11 vista lateral del preopercular; fig. 12 vista lateral del premaxilar; fig. 13 vista lateral del dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 14 vista dorsal del dentario; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad:** Chiapas, Río Usumacinta.  
**No. de catálogo:** UANL - 5879  
**Fecha de colecta:** 16-02-80

**LAMINA XXI, figuras 1-18**

Estos ejemplares después de la transparentación quedaron desechos por lo que la parte ventral y occipital no se describió.

**Neurocráneo:**

En el infraorbital I se observó la forma descrita de bisturi, lo que varió fueron los bordes (lámina XXI, fig. 1) mientras el orbitoesfenoides fue diferente, su variabilidad en los ejemplares observados no permitió establecer un patrón (lámina XXI, fig. 7).

**Branquiocráneo:**

En el cuadrado fue variable su parte posterior, que se encontró achatada o bien puntiaguda, en un caso se vio una forma anómala (lámina XXI, fig. 2) El hueso meckeliano mostró variación morfológica por lo que no se pudo establecer un patrón general (lámina XXI, fig. 3). Los faringeaes superiores en un caso tuvieron anomalías morfológicas (lámina XXI, fig. 5). El extremo inferior de los faringeaes inferiores varió en cuanto a longitud (lámina XXI, fig. 6). El urohial fue diferente, principalmente en su borde posterior (lámina XXI, fig. 4). La prolongación del esfenoides mostró ser más ancha que el patrón general propuesto (lámina XXI, fig. 8).

Relación del resto de las figuras de las láminas XXI y XXI cont., fig. 9 vista lateral del cráneo; fig. 10 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 11 vista lateral del preopercular; fig. 12 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 13 vista lateral del dentario, angular, articular; fig. 14 vista dorsal del aparato branquial; fig. 15 vista lateral de radios branqueoestegos; fig. 16 vista lateral del neurocráneo; fig. 17 vista dorsal del neurocráneo; fig. 18 vista ventral del neurocráneo

**Localidad: Michoacán, Río Balsas-Tepalcatepec.**

**No. de catálogo: UANL- 10803**

**Fecha de colecta: 27-04-81**

**LAMINA XXII, figuras 1-14**

Buena parte del esqueleto craneal se apreció desecho en todos los ejemplares de esta localidad.

**Neurocráneo:**

El orbitoesfenoides revisado en cuatro ejemplares fue diferente, no se estableció ningún patrón (lámina XXII, fig. 4 )

**Branquiocráneo:**

El simpléctico mostró diferencias de forma y grosor (lámina XXII, fig. 1). El cuadrado se presentó con tres formas distintas (lámina XXII, fig. 2). El maxilar de los cuatro ejemplares fue diferente (lámina XXII, fig. 3).

Relación del resto de las figuras de las láminas XXII y XXII cont., fig 5 vista lateral del cráneo; fig. 6 vista dorsal del ectopterigoides, mesopterigoides, metapterigoides; fig. 7 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 8 vista lateral del preopercular; fig. 9 premaxilar vista lateral e interna; fig. 10 vista lateral dentario, angular, articular y hueso meckeliano; fig. 11 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 12 vista lateral del neurocráneo; fig. 13 vista dorsal del neurocráneo; fig. 14 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad:** Oaxaca, Tamazulapan.

**No. de catálogo:** s/n

**Fecha de colecta:**

#### LAMINA XXIII, figuras 1-15

**Neurocráneo:**

El orbitoesfenoides en dos casos fue diferente en forma y grosor (lámina XXIII, fig. 3)

**Branquiocráneo**

El articular varió en todos los ejemplares (lámina XXIII, fig. 1), mientras el basihiyal y basibranchial mostraron anomalías en tres ejemplares (lámina XXIII, fig. 2).

Relación del resto de las figuras de las láminas XXIII y XXIII cont., fig. 4 vista lateral del cráneo; fig. 5 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 6 vista lateral del preopercular y cuadrado; fig. 7 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 8 vista lateral del dentario y hueso meckeliano; fig. 9 vista dorsal del dentario; fig. 10 vista dorsal del aparato branquial; fig. 11 urohial; fig. 12 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 13 vista lateral del neurocráneo; fig. 14 vista dorsal del neurocráneo; fig. 15 vista ventral del neurocráneo y otolito.

**Localidad:** Chiapas, Río la Nueva.

**No. de catálogo:** UANL- 6319

**Fecha de colecta:** 18-12-85

#### LAMINA XXIV, figuras 1-17

**Neurocráneo:**

Solo en dos casos se encontraron formas semejantes en el anterorbital ya que en los otros tres fueron diferentes hasta encontrarse dividido en dos elementos óseos, esta variación fue considerada como una anomalía (lámina XXIV, fig. 2). En el Infraorbital VI, tres ejemplares fueron semejantes aunque en el extremo inferoposterior mostraron

diferente desarrollo, los otros dos organismos lo presentaron dividido en dos elementos (lámina XXIV, fig. 1). Dichas variaciones también fueron considerados como anomalías.

**Branquiocráneo:**

El angular (lámina XXIV, fig. 4) , el hueso meckeliano (lámina XXIV, fig. 3) y el interhial (lámina XXIV, fig. 6) variaron en un solo caso. El urohial difirió sólo en el borde posterior (lámina XXIV, fig. 5).

Relación del resto de las figuras de las láminas XXIV y XXIV cont., fig. 7 vista lateral del cráneo; fig. 8 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas, dorsal del ectopterigoides, mesopterigoides y metapterigoides, lateral del nasal; fig. 9 preopercular y cuadrado vista lateral; fig. 10 premaxilar vista lateral e interna y maxilar; fig. 11 vista lateral del dentario y angular; fig. 12 vista dorsal del dentario; fig. 13 vista dorsal del aparato branquial; fig. 14 vista lateral de radios branqueoostegos y urohial; fig. 15 vista lateral del neurocráneo; fig. 16 vista dorsal del neurocráneo; fig. 17 vista ventral del neurocráneo y otolito.

**Localidad:** Chiapas, Río Huixtlá.

**No. de catálogo:** UANL- 3169

**Fecha de colecta:** 09-02-79

**LAMINA XXV, figuras 1-18**

**Neurocráneo:**

El anterorbital fue muy diferente en tres casos, básicamente en el ápice del hueso (lámina XXV, fig. 1). El orbitoesfenoides fue diferente en todos los casos (lámina XXV, fig. 7). El pteroesfenoides mostró diferencias en la forma y largo de los extremos posteriores (lámina XXV, fig. 6). En estos peces se encontraron los otolitos en buenas condiciones y fueron los que se tomaron para el patrón general (lámina XXV, fig. 8).

**Branquiocráneo:**

El cuadrado varió en la forma general descrita para el patrón general, fue mucho más robusto en el brazo horizontal y en el desarrollo de la prolongación dorsal (lámina XXV, fig. 2). En cuanto a la dirección de los tres picos, el articular fue diferente (lámina XXV, fig. 4). El hueso de meckel se observó más largo en dos casos (lámina XXV, fig. 3). Finalmente en un solo caso, el etmoides medio tuvo una parte anterior muy afilada (lámina XXV, fig. 5).

Relación del resto de las figuras de las láminas XXV y XXV cont., fig. 9 vista lateral del cráneo; fig. 10 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas y dorsal del ectopterigoides, mesopterigoides y metapterigoides; fig. 11 vista lateral del

preopercular y cuadrado; fig. 12 vista lateral del premaxilar y maxilar; fig. 13 vista lateral del dentario y angular; fig. 14 vista dorsal del aparato branquial; fig. 15 vista lateral de radios branqueostegos y urohial; fig. 16 vista lateral del neurocráneo; fig. 17 vista dorsal del neurocráneo; fig. 18 vista ventral del neurocráneo.

**Localidad:** Guatemala, Taxisco, Santa Rosa.

**No. de catálogo:** UANL- 7382

**Fecha de colecta:** 11-06-87

#### LAMINA XXVI, figuras 1-10

Los tres ejemplares que se utilizaron estaban totalmente desechos, solo se pudieron rescatar algunos elementos óseos que fueron esquematizados y comparados. Estos fueron los infraorbitales II y III, opérculo, preopérculo, subopérculo, maxilar, premaxilar, dentario, angular, articular, angular, cuadrado y hiomandibular. Ninguno de ellos mostró variación.

Relación del resto de las figuras de las láminas XXVI y XXVI cont., fig. 1 vista lateral del cráneo; fig. 3 vista lateral del sistema de sostén de las mandíbulas; fig. 2 preopercular y cuadrado vista lateral; fig. 4 premaxilar vista lateral; fig. 5 dentario, angular y articular; fig. 6 vista lateral del premaxilar, maxilar y dentario; fig. 7 vista lateral de radios branqueostegos; fig. 8 simplécnico e interhial; fig. 9 vista dorsal del etmoides medio; fig. 10 vista lateral urohial

#### Dentición

##### Premaxilar

Se apreció como una estructura robusta de forma triangular, con 2 hileras de dientes (principal y secundaria). En la primera o interna el número de dientes fluctuó entre 4 y 5, siendo este último el valor modal que la mayoría de las poblaciones presentaron. En la segunda o externa prácticamente fue de 4, excepto en 3 poblaciones, donde se encontraron 3 sin que se pudiera localizar la inserción.

En el análisis del número de cúspides se decidió dar solamente los valores máximos y mínimos de cada hilera y no diente por diente como se hizo para el dentario. Esto fue en razón de que en los premaxilares se encontraron valores valores tanto para la fila externa como la interna. A diferencia de la pieza anterior, el dentario mostró mayor heterogeneidad entre los valores de las cúspides por diente. Los resultados para éstos se muestran en la tabla 5.

Para la hilera externa el número de cúspides fluctuó entre 3 y 4, ocasionalmente 5, mientras que la interna fue de 3 a 7, siendo 5 un valor muy común en todas las poblaciones.

#### Maxilar

Este hueso presentó una sola hilera de dientes que posiblemente se perdieron debido al manejo en el momento de la colecta. Esto impidió tener datos completos, como se aprecia en la tabla 5. Con estos resultados se puede decir que la tendencia en general fue a presentar un solo diente, en ocasiones 2 y rara vez 3.

En cuanto al número de cúspides, en muchos casos no se evaluó adecuadamente debido a la erosión que presentaban, por lo que los resultados son muy disímiles encontrándose desde 1 hasta 9 cúspides en dientes muy grandes.

Es importante señalar que se encontraron malformaciones y aunque fueron raras no se habían mencionado. Otro factor que influyó en el conteo de cúspides fue que existe un sobreposición de los dientes, principalmente en el dentario.

#### Dentario

Presentó una sola hilera dentaria (más una de reemplazo) con 4 dientes principales los cuales tuvieron el siguiente arreglo: el primero y tercero fueron similares en tamaño y apariencia, el segundo se apreció del mismo tamaño o un poco más pequeño que los anteriores. El quinto diente se consideró intermedio, pero en ocasiones su tamaño fue parecido al cuarto.

El resto de los dientes posteriores varió en número, de un mínimo de 6 hasta un máximo de 11 ( en un caso excepcional se encontraron 13), siendo todos de tamaño pequeño. La serie de reemplazo se apreció compuesta por dientes en diversos estadios de desarrollo y en diferente altura, localizados en la pared interna del dentario.

Los datos del número de cúspides de los 4 dientes principales se presentan en las tabla 4, en las que se encuentran los valores en cada uno de los dientes principales de cada población, las cuales tienen un arreglo marcado por el número de catálogo.

A todos los datos de cada población se les evaluó la moda y los valores mínimo y máximo, el resultado aparece en la tabla 5.

Considerando todos los valores modales para las cúspides de los 4 primeros dientes del dentario tanto del lado izquierdo como el derecho, se registró que la mayoría osciló entre 5 y 7, siendo 6 el valor más frecuente. Estos mismos valores se reflejaron en el número mínimo y máximo que tuvo cada población. Algunos registraron valores menores debido en gran medida a la erosión que presentaban los dientes. En 2 casos excepcionales se encontraron hasta 8 cúspides. Con esto se puede decir que la tendencia de los 4 primeros dientes fue a ser hexacúspide más que pentacúspide o heptacúspide. Los valores modales para las cúspides del quinto diente fluctuaron entre 3 y 6 siendo 5 el más frecuente. Por otra parte, los dientes posteriores fueron unicúspides, raramente bicúspides.

La simetría de ambos dentarios (tomando en cuenta dientes y cúspides) se confirmó en 15 de 24 poblaciones, mientras que en las demás no fue así, debido a que hubo pérdida y erosión de piezas dentarias, lo que no permitió hacer una buena evaluación.

#### **Diastemas**

En ninguno de los peces revisados se encontraron diastemas premaxilares laterales. Se registraron diastemas sinfisiales en 10 poblaciones: Chiapas (6319), Tamaulipas (6687), Veracruz (6725), Chihuahua ( 6944), Durango ( 8301), Veracruz (9524), Oaxaca (Tamz.), Veracruz (1176), Veracruz (2580) y Nuevo León ( 4924). No se observó una tendencia a un arreglo geográfico de los organismos que las presentaron. Además, es importante mencionar que de 4 o 5 ejemplares examinados a partir de una misma población, no todos la presentaron. Cabe hacer notar que en la bibliografía consultada pocos autores han hecho referencia a la dentición de estos peces, siendo un factor notable de variabilidad, como se puede apreciar a partir de los resultados presentados.

#### **Análisis filogenético**

El programa generó 5 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud total de 107 pasos y un índice de consistencia de 0.393 para todos ellos. En general todos fueron semejantes pues las diferencias principales se mostraron en la posición de las poblaciones del Río Conchos, Chihuahua (UANL 6944) con el Río San Juan, Nvo. León (UANL 4924) que se invierten, pero en general no se consideró que estas modificaciones alteraran la información básica generada de la interpretación de todos ellos en conjunto.

A fin de seleccionar un sólo árbol, se utilizó el criterio de consenso de mayoría. Este árbol filogenético es el que se muestra, junto con la lista de transformaciones sucesivas y la lista de estados apomórficos.



### Lista de cambios

Caracter	Cambio		A lo largo de la rama	Consistencia
	De	A		
1	1	0	44 <--> BRYCO	0.667
	1	2	40 --> 34	
	2	1	26 --> O3932	
2	2	0	44 <--> BRYCO	0.500
	2	1	41 --> 40	
	2	1	43 --> O9471	
	1	2	33 --> O6301	
3	1	0	44 <--> BRYCO	0.500
	1	3	41 --> 40	
	3	2	39 --> 38	
	2	3	28 --> TAMAZ	
	1	2	43 --> O9471	
	2	1	35 --> O9379	
4	1	0	44 <--> BRYCO	0.500
	1	0	28 --> TAMAZ	
5	0	1	44 --> 43	0.500
	1	0	24 --> O2560	
6	1	0	44 <--> BRYCO	0.500
7	1	0	44 <--> BRYCO	1.000
8	2	0	44 <--> BRYCO	0.333
	2	1	43 --> 42	
	1	2	34 --> 33	
	2	1	31 --> 30	
	1	2	35 --> O9524	
	1	2	28 --> O6725	
	1	0	44 <--> BRYCO	
9	1	0	44 <--> BRYCO	1.000
10	1	0	44 <--> BRYCO	0.500
	1	2	27 --> 26	
	1	2	41 --> O9661	
	1	2	24 --> O6319	
11	1	0	44 <--> BRYCO	0.400
	1	2	43 --> O9471	
	1	0	35 --> O9379	
	1	2	34 --> O9667	
	1	2	31 --> O1122	

12						
	N	0	44	←→	BRYCO	
	N	0	34	→	33	
	N	0	32	→	31	
	N	1	28	→	TAMAZ	
	N	0	29	→	O8944	
	N	0	24	→	O2580	
13		1	44	←→	BRYCO	0.333
14						1.000
	O	1	37	→	36	
	O	1	34	→	33	
	O	0	30	→	29	
	O	1	41	→	O9951	
15						0.250
	3	0	44	←→	BRYCO	
	3	1	44	→	43	
	1	3	38	→	37	
	1	3	31	→	30	
	3	2	27	→	26	
	1	2	25	→	24	
	3	2	35	→	O9524	
	1	1	33	→	O8301	
	3	1	29	→	O8944	
	3	2	24	→	O2390	
	1	2	42	→	O1176	
16						0.273
	O	2	44	→	43	
	2	1	42	→	41	
	1	2	38	→	37	
	1	0	33	→	32	
	2	0	36	→	28	
	2	1	35	→	O9524	
	O	1	27	→	O4924	
	1	0	25	→	O3199	
17						0.250
	O	1	33	→	32	
	O	1	27	→	26	
	O	1	41	→	O9951	
18						0.333
	0	1	44	→	43	
	1	0	31	→	O1122	
19						0.500
	1	0	44	←→	BRYCO	
	1	2	38	→	I0167	
20						1.000
	2	0	44	←→	BRYCO	
	2	1	40	→	39	
	1	1	32	→	31	
	1	2	36	→	28	
	1	2	26	→	O9641	
21						0.400
	O	1	36	→	35	
	O	1	32	→	31	
	O	1	39	→	25	
						0.333

22	0	1	39 --> 38	
	0	1	33 --> 32	
	1	0	35 --> C9524	
23				0.333
	1	0	44 <--> BRYCO	
	1	2	39 --> 38	
	1	2	34 --> 33	
	2	1	30 --> C7271	
	2	1	28 --> C6725	
	1	3	24 --> C2560	
24				0.500
	1	0	44 <--> BRYCO	
25				1.000
	2	0	44 <--> BRYCO	
	2	1	40 --> 39	
	2	1	25 --> C9541	
	2	1	44 --> C5879	
26				0.500
	1	0	44 <--> BRYCO	
	1	0	40 --> 39	
	0	1	36 --> 35	
	1	0	26 --> C9541	
27				0.250
	1	0	44 <--> BRYCO	
	1	0	43 --> 42	
	0	1	28 --> TAMAZ	
	0	2	34 --> C6687	
	0	1	31 --> C1122	
28				0.400
	1	0	44 <--> BRYCO	
	1	2	40 --> 34	
	2	1	30 --> 29	
29				0.607
	0	1	40 --> 34	
	0	1	38 --> I0167	
	1	0	32 --> C4379	
30				0.333
	1	0	44 <--> BRYCO	
				1.000

### Lista de apomorfias

Nodo	Ancestro	Caracter	Estado	Estado Ancestral	Longitud	Derivado
O1122	31	11	1	2	1 000	
		18	1	0	1 000	
		27	0	1	1 000	
O1175	42	15	1	2	1 000	
O2580	24		5	1	0	1 000
		12	2	0	1 000	
		15	3	2	1 000	
		23	1	3	1 000	
O3169	25			0	1 000	
O3932	26		1	2	1	1 000
O4379	32		29	1	0	1 000
O4924	27		16	0	1	1 000
O5879	44		25	2	1	1 000
O6319	24	10	1	2	1 000	
O6687	34	11	1	2	1 000	
		27	0	2	1 000	
O6725	28		8	1	2	1 000
		23	2	1	1 000	
O6944	29	12	2	1	1 000	
		15	3	1	1 000	
O7271	30		23	2	1	1 000
O8301	33		2	1	2	1 000
O9379	35	15	1	2	1 000	
O9471	43	11	3	2	1	1 000
O9524	35		2	2	1	1 000
			3	1	2	1 000
		11	1	2	1 000	
			8	1	2	1 000
O9641	26	15	3	2	1 000	
		16	2	1	1 000	
		22	1	0	1 000	
O9861	41	20	1	2	1 000	
		25	2	1	1 000	
		26	1	0	1 000	
10026	37	10	1	2	1 000	
		14	0	1	1 000	
		17	0	1	1 000	

10167	38	19	1	2	1,000	
		29	0	1	1,000	
TAMAZ	28		3	2	3	1,000
			4	1	0	1,000
		12	2	0	1,000	
		27	0	1	1,000	
24	25	15	1	3	1,000	
25	39	21	0	1	1,000	
26	27	10	1		1,000	
		15	3	2	1,000	
		17	1	0	1,000	
27	29	16	2	0	1,000	
28	36	20	1	2	1,000	
29	30	14	1	0	1,000	
		28	2	1	1,000	
30	31		8	2	1	1,000
		15	1	3	1,000	1,000
31	32	12	0	2	1,000	
		20	2	1	1,000	
		21	0	1	1,000	
32	33	16	1	0	1,000	
		17	0	1	1,000	
		22	0	1	1,000	
33	34		8	1	2	1,000
		12	2	0	1,000	1,000
		14	0	1	1,000	
		23	1	2	1,000	
34	40		1	1	2	1,000
		28	1	2	1,000	1,000
35	36	29	0	1	1,000	
		21	0	1	1,000	
36	37	25	0	1	1,000	
37	36	14	0	1	1,000	
		15	1	3	1,000	
38	39	16	1	2	1,000	
			3	3	2	1,000
		22	0	1	1,000	1,000
		23	1	2	1,000	
39	40	20	2	1	1,000	
		29	2	1	1,000	
40	41	30	1	0	1,000	
			2	2	1	1,000
41	42		3	1	3	1,000
		16	2	1	1,000	
42	43		8	2	1	1,000
		27	1	0	1,000	1,000

	5	0	1	1.000
15	3	1	1.000	
16	0	2	1.000	
18	0	1	1.000	

Los cambios entre el nodo BRYCO y 44 no pueden ser polarizados  
Estos cambios son:

Caracter BRYCO	-----Estados-----		Longitud
	BRYCO	44	
1	0	1	1.000
2	0	2	1.000
3	0	1	1.000
4	0	1	1.000
6	0	1	1.000
7	0	1	1.000
8	0	2	1.000
9	0	1	1.000
10	0	1	1.000
11	0	1	1.000
12	0	2	1.000
13	0	1	1.000
15	0	3	1.000
19	0	1	1.000
20	0	2	1.000
23	0	1	1.000
24	0	1	1.000
25	0	2	1.000
26	0	1	1.000
27	0	1	1.000
28	0	1	1.000
30	0	1	1.000

En la lista de cambios de los caracteres se muestran las series de transformación en cada nodo, así como el índice de consistencia de cada carácter. Es así que los caracteres 4 (infraorbital V), 6 (premaxilar), 7 (maxilar), 9 (hueso meckel), 13 (interopérculo), 24 (etmoides lateral) y 30 (vomero) fueron los más altos, con valor de 1 en el índice de consistencia y además separan claramente a los Astyanax de Brycon.

(interopérculo), 24 (etmoides lateral) y 30 (vomer) fueron los mas altos, con valor de 1 en el índice de consistencia y además separan claramente a los Astyanax de Brycon.

El carácter 25 (frontal) y el 28 (pterótico) registraron un valor de 0.667 y los caracteres 1 (infraorbital II), 2 (infraorbital III), 5 (dentario), 11 (opercular), 20 (basibranchial), 21 (faríngeales inferiores) y 26 (parietal) de 0.500 por lo que pueden ser considerados caracteres con "poca" homoplasia. Los otros 13 caracteres fueron inconsistentes.

La lista de apomorfias estableció 19 condiciones ancestrales hipotéticas y los estados de carácter en cada nudo del cladograma. Sin embargo, quedó claramente definido el taxon Astyanax como un grupo monofilético, a partir de los caracteres 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 13, 14, 15, 20, 22, 23, 24, 25, 28 y 30 (ver anexo 1).

En general, en el árbol filogenético se separa en el nodo 42 el taxón de Tamazulapan; luego se establecieron a partir del nodo 41 dos ramas bien definidas. La primera, norteña, formada por las localidades de los ríos Nazas Coah. y Dgo., Salado, Coah., San Juan, Nvo. León., Conchos, Chih., Alamo, Tamps., y las veracruzanas de Cucharas, Tuxpan, Conj. 8, Nautla, y Chachalacas, ms las chiapanecas de Huixtla y la Nueva. La segunda, sureña, constituida por Tecolutla, Antigua, Jamapa, Otapa del estado de Veracruz, Tamesi de Tamps., y Usumacinta.

## DISCUSION

### Datos morfométricos y merísticos

Todos los ejemplares con los que se trabajó fueron adultos. Considerando en general al género Astyanax, los conteos realizados concuerdan con Paulo-Maya (1994) que reportó 10 a 11 radios para la aleta dorsal, de 12 a 13 radios en la pectoral, en la pélvica 8 radios y la anal en general de 24 a 25 en el Golfo y de 24-28 en el Pacífico, los datos aquí señalados corresponden dentro de estos intervalos. El número de escamas en línea longitudinal es menor de cuarenta (Alvarez, 1970) y entra en el intervalo de 32 a 36 escamas indicado por Paulo-Maya (1994).

### Estudio del Cráneo

El número total de elementos óseos en el cráneo de estos individuos fue de 58, de los cuales sólo 9 (etmoides medio, vomer, rinoesfenoides, supraoccipital, paraesfenoides, orbitoesfenoides, basioccipital, urohial y el basihial) fueron impares.

El número total de huesos encontrado fue diferente al reportado por Mejía y Díaz Pardo (1991) en lo que describieron para Astyanax fasciatus debido a que no consideraron al rinoesfenoides. En el presente trabajo sí se llegó a observar, aunque en pocos casos, por lo que se le tomó en cuenta. Hasta la fecha no se había registrado la presencia del rinoesfenoides en las formas mexicanas de Astyanax.

Al comparar los resultados con la descripción del cráneo de Astyanax fasciatus sensu Mejía y Díaz-Pardo (1991), también surgieron diferencias en relación a algunos de los elementos óseos, las más relevantes, a juzgar por sus esquemas, son los que a continuación se enuncian:

En el caso del nasal se menciona la presencia de quillas que comunican a este hueso con el etmoides medio, sin embargo en este trabajo no se observaron tales estructuras.

Los circunorbitales no se describieron en el trabajo de dichos autores y al cotejarlos con los esquemas, solo el infraorbital III fue parecido. Los otros cinco fueron distintos en forma y proporciones, por ejemplo el infraorbital II lo describen con tres lóbulos en la parte dorsal mientras que en el esquema propuesto en este trabajo no se observaron dichas proyecciones.

Los esquemas para los huesos etmoides lateral, orbitoesfenoides, parietal, basioccipital, ceratohial y preopérculo, mostraron desigualdades posiblemente porque se dibujaron en posición diferente o como en el caso del angular, metapterigoides, palatinos y hiomandibular, tal vez se trate de casos poco frecuentes, ya que es rara la presencia de bordes tan irregulares.

Los que presentaron fuertes diferencias fueron: pteroesfenoides, esfenótico, pterotítico, proótico, opistótico, exoccipital, inter y subopérculo.

La parte ventral del frontal se encuentra una quilla que lleva un canal sensorial en la parte media y anteroposterior y que articula al etmoides lateral y al orbitoesfenoides (Mejía y Díaz Pardo, 1991); sin embargo, no se observó en ninguno de los ejemplares revisados, a menos que esto corresponda a la unión de los huesos.

El dibujo presentado para el cuadrado es semejante, excepto que la proyección o proceso espiniforme nunca se observó unida al brazo horizontal. Es posible que la forma que describieron estos autores sea excepcional en algunos ejemplares.

Las diferencias encontradas con respecto al trabajo de Mejía y Díaz-Pardo (1991) puede haberse debido a que no mencionaron con cuántos ejemplares trabajaron, lo que es muy importante de considerar ya que esto descartaría la posibilidad de que sea una excepción más que una generalidad, ni describieron el método de realización de los esquemas.

Finalmente, y después de la revisión de todos los ejemplares y del análisis y comparación del trabajo realizado para *A. fasciatus* por Mejía y Díaz-Pardo (1991), se propone un nuevo patrón esquemático para el género *Asiyanax* (lámina I y II) que sirva como base para futuras comparaciones entre las especies asociadas a este grupo o bien con otros.

### **Variación intrapoblacional**

Los huesos del cráneo que mayor variación tuvieron se indican en la Tabla 3. De los 58 huesos que conforman el cráneo, 20 fueron los que presentaron mayor diversidad morfológica.

De estos, el orbitoesfenoides fue el que más varió en todas las poblaciones, seguido por el cuadrado, este último mostró las principales diferencias en el desarrollo de la proyección dorsal y el brazo horizontal.

El anterorbital se mostró muy diferente a nivel de los bordes, ya que la gran mayoría conservó la forma triangular.

A pesar de que se señaló al urohial como otro elemento con mucha variación, ésta solo se apreció en el borde inferior ya que el superior fue constante en cada población.

Después de revisar los ejemplares, esquematizarlos, describir el patrón general propuesto para el género y analizarlos, se puede decir que presentaron una estructura craneal con las características típicas de los miembros de la familia Characidae (una aleta adiposa y casi siempre escamas bien desarrolladas, dientes presentes incluso en tallas pequeñas, no tienen huesos rostrales ni preetmoideo, el vomer carece de dientes y se articula directamente con los palatinos y los etmoides laterales, el aparato de Weber es completo y el tripus está fijo al cuerpo de la tercera vértebra por medio de una lamela vibrante), de acuerdo con Weitzman (1962) y Gery (1977).

Como se comentó en la metodología, se analizó el lado izquierdo, pero al compararlo con el derecho, se observó que existe una notable asimetría entre ambos lados, y que existen ciertas diferencias entre ellos, como por ejemplo en la forma y tamaño de los circumborbitales.

La mayoría de los huesos fueron marcadamente constantes en cuanto a morfología para cada una de las poblaciones, excepto en cinco elementos óseos del neurocráneo de la región orbital (nasal, anterorbital, infraorbital I, infraorbital VI, orbitoesfenoides). Por otra parte, para el branquiocráneo las regiones que variaron fueron la oromandibular (maxilar palatinos, hueso de meckel, metapterigoides, rinoesfenoides, dentario, articular y angular) y la hioidea (interhial, simpléctico, cuadrado, urohial, basibranquial, esfenótico, hiomandibular).

Con estos datos, se infiere que la parte asociada con la dentición, las mandíbulas y su sostén son las que se han modificado en mayor grado, y pueden sufrir importantes cambios evolutivos dentro del género (Myers, 1966). El resto del cráneo en todos los casos se mostró constante.

El orbitoesfenoides se mostró sumamente variable intra e interpoblacionalmente por lo que no es un elemento firme para realizar estudios comparativos, lo que se contrapone a Lozano y Contreras (1990), quienes lo consideraron como una buena opción. La situación es semejante para el cuadrado.

### **Dentición**

Con los resultados obtenidos podemos afirmar que el dentario está constituido por 4 dientes principales con tendencia a ser hexacúspides (con un intervalo entre 5-7 cúspides), seguidos por 1 diente intermedio, pentacúspide (variando entre 3-6) a los que se agregan varios dientes posteriores cuyo número fluctuó entre 6 y 11, generalmente unicúspides, ocasionalmente bicúspides.

Específicamente para el dentario se menciona que posee una hilera de dientes fuertes, cónicos y aserrados o multicúspides (Eigenmann, 1921; Weitzman, 1962; Gery, 1977; Mejía y Díaz-Pardo, 1991; Paulo Maya, 1994), que de primera instancia concuerda con lo observado.

Los datos de Gery (1977) señalaron la presencia de 4 a 5 dientes principales, seguidos de 5 a 10 o más dientes pequeños, lo cual fue confirmado.

En cuanto al número de cúspides en los dientes centrales, Alvarez ( 1950; 1970) y Mejía y Díaz Pardo (1991) mencionaron que son multicúspides, sin especificar número, mientras Contreras y Rivera (1985) señalaron que son tricúspides, lo que no concuerda con los resultados de este trabajo donde se encontraron de 5 a 7. Esta diferencia se puede explicar considerando que en la mayoría de los ejemplares revisados se observó una gran erosión de la dentición y en algunos casos no se pudo realizar el conteo. Este fenómeno se debió a la edad de los peces, ya que al ser adultos, sus dientes estaban más gastados. Por otro lado, se encontró que los dientes tienden también a encamarse, perdiendo las cúspides laterales, particularmente las más pequeñas y externas. Por esta razón el conteo de 5 cúspides puede ser frecuente e incluso menor (afectando los valores máximos y mínimos).

El número de cúspides para el resto de los dientes del dentario, no había sido comentado, por lo que estos resultados constituyen nuevos datos para el género.

La premaxila coincidió con lo descrito en trabajos previos en cuanto al número de hileras y número de dientes ( Eigenmann, 1921). En cuanto a la cuspidización ningún autor la apreció con anterioridad, por lo que estos datos son una aportación adicional de este trabajo.

En el caso de la maxila, el número de dientes coincidió con lo reportado por Géry (1977), Mejía y Díaz-Pardo (1991) y Paulo-Maya (1994) quienes mencionaron de 2 a 3 dientes para los taxa mexicanos. Esto también es diferente a las observaciones de Contreras y Rivera (1985) que reportaron de 0 a 7 y Eigenmann (1921) de 0 a 10, excepto que ambos refiriéndose al género y no exclusivamente para las especies mexicanas.

El único autor que hizo mención a la cuspidización fue Alvarez (1970) quién los consideró no aserrados, aspecto totalmente opuesto a lo encontrado, la razón de estas diferencias pudieron ser las mismas de erosión y solapamiento de dientes antes mencionada.

Los Astyanax examinados carecen de diastemas laterales, pero algunos individuos presentaron diastema sinfisial, es por esta última característica que permite relacionar a Astyanax con Bramocharax (Catemaco) caballeroi (Contreras y Rivera 1985), que separaron dicha forma de Catemaco, anteriormente interpretada como Astyanax.

Por observaciones anteriores a este trabajo, se tenía la hipótesis de que el número de cúspides presentes en los dientes, podría ser una característica que pudiera ayudar a diferenciar las especies de Astyanax; sin embargo, al no tener los datos completos de la dentición en este estudio (por las razones antes expuestas), no se puede rechazar o confirmar dicha hipótesis, simplemente se necesitan más observaciones.

### **Análisis filogenético**

La longitud total (o número de pasos o "cambios") del árbol y el índice de consistencia registraron los valores ya mencionados de 107 y 0.393 respectivamente, lo cual refleja un cladograma con alto grado de homoplasias, que significa que varios caracteres se repitieron dentro de las diferentes ramas del árbol.

A partir de este árbol filogenético, se establecieron dos ramas claramente definidas y varias unidades biológicas reconocibles.

En la primera, se observó un grupo muy compacto formado por las localidades de los ríos Salado, Coah., San Juan, Nvo León, Conchos, Chih., Alamo, Tamps. y Cucharas, Ver. que se caracterizan por presentar el infraorbital de forma triangular y con el borde inferoposterior largo, infraorbital III redondeado, interpérculo corto y ancho, frontal corto y robusto, supraoccipital corto con base ancha, etmoides medio por lo general de forma cuadrada, faringéales superiores en forma de "S" y la parte anterior del urohial ancha. Por su localización geográfica le llamaremos por el momento "grupo norteño", excepto Cucharas, que se interpreta como homoplásico.

Los ejemplares de las 3 localidades del Nazas, se separaron un poco de este grupo; las diferencias osteológicas más evidentes fueron el interpérculo mucho más corto y ancho, el urohial es delgado y el etmoides medio también es más delgado. Sin embargo es claro que están estrechamente relacionados con el grupo norteño de Astyanax (especialmente del Río Bravo), del que ostensiblemente divergen tanto la forma como el Río Nazas.

Las localidades veracruzanas de Tuxpan, Conj. 8, Nautla y Chachalacas presentan una mezcla de características óseas (infraorbital II, infraorbital III, interopercular, frontal, supraoccipital, faringéales y etmoides medio) tanto de los grupos del norte como del sur, por lo que podrían ser considerados como poblaciones intermedias (=

intergrados). Al revisar más detenidamente estas poblaciones, en estricto orden geográfico de norte a sur y analizando como varían estas características, se observó que en ese orden van disminuyendo las características del norte y aumentando las del sur a manera de un gradiente, que se manifiesta entre estos ríos.

Las poblaciones de Tecolutla y el Tamesí a pesar de encontrarse ubicadas dentro del árbol filogenético en otra rama, por su perfil craneal, tamaño del frontal corto y robusto, supraoccipital corto, faringeal superior, entre otras características parecen pertenecer al grupo de los norteños. Este caso y el anterior, se presentan en ríos pequeños por lo que esto podría relacionarse a deriva génica o a que los caracteres son independientes y pueden evolucionar en mosaico, por lo tanto pueden regresar a una u otra de las formas.

La segunda rama, presentó un grupo muy constante formado por los ríos de La Antigua, Ver., Jamapa, Ver., Otapa, Ver., Usumacinta, que se ubican en la mitad sur de México, por lo que por el momento se denominarán "grupo sureño"; las cuales se caracterizaron por presentar infraorbital II triangular con borde inferoposterior corto, infraorbital III con proyección dorsoposterior y de forma angulosa, interpéculo largo de base corta, frontal largo y delgado, supraoccipital largo, etmoides medio rectangular y faringeales ovalados.

El grupo más alejado de los restantes es el de Tamazulapan, Oax. que presentó combinación especial de características (supraoccipital corto, etmoides ancho, frontal alargado, faringeales en "S", interpéculo ancho y corto), aislado de los demás que el cual se interpreta como un taxón distinto, que en el cladograma se separa en el primer nodo.

Las localidades de los ríos Huixtla y La Nueva, Chiaps. se establecieron como una rama convergente en apariencia con el grupo norteño; sin embargo, sólo por 3 características osteológicas el programa PAUP los une con este grupo, los demás huesos los señalan emparentados con los sureños, por lo que pueden ser reubicados dentro del árbol filogenético, como una unidad biológica distinta, propia del sur de Chiapas, que podría interpretarse como otra especie, cuya resolución depende de un estudio ad hoc en Guatemala.

Resumiendo, las poblaciones que se encuentran en el Río Bravo, al Pánuco-Tamesí, Tamps., y por lo menos hasta Cucharas, Ver. pertenecerían a la especie norteña. Del Río Tuxpan hasta el Río Chachafacas serían considerados como grupos intermedios y a partir de La Antigua hasta Chiapas se consideraría como el grupo sureño.

Casos aparentemente especiales lo constituyen los ejemplares de la localidad de Tamazulapan, Oax. que no se enmarcan con ninguno de los grupos analizados

Esta distribución coincide con lo señalado por la mayoría de los autores en el sentido de que existe una especie norteña a la cual correspondería al nombre específico de Astyanax mexicanus sensu Contreras (1978), Miller (1978), Shuppa (1984), Espinosa, et al. (1993), entre otros. Su distribución sería desde cuencas del Río Bravo, probablemente al Pánuco, hasta Cucharas, lo que es semejante con lo reportado por Lozano y Contreras (1990), Obregón, et al. (1994) excepto que lo establecieron hasta Tecolutla. También Paulo-Maya (1994) distingue esta unidad sin aplicar nombre específico. Se difiere de Miller (1986) y de Espinosa (1993) que señalan el límite hasta el Papaloapan y El Petén, respectivamente, ya que dichas áreas corresponden a la forma interpretada como A. aeneus, como se indica adelante.

La zona comprendida entre el Río Tuxpan hasta Chachalacas es una zona de transición entre A. mexicanus y A. aeneus y que es acorde con lo que señalaron Obregón et al. (1994) y Paulo Maya (1994), ambos en base al cambio gradual de algunas características morfológicas y que también se refleja a nivel del cráneo. En éste trabajo mas bien se observaron combinaciones en mosaico de características óseas de los grupos norteños y sureños. Esto puede interpretarse de tal manera que en esta zona, las cuencas están muy cercanas entre si, lo que no ha permitido un aislamiento total entre las poblaciones por lo que por lo que no hay una diferenciación morfológica clara y solo cuando se presenta una barrera puede diferenciarse una especie. Por esta razón no es posible asignar a una u otra especie a los ejemplares de estas poblaciones, sino interpretarlos como intergradados.

El límite superior para la especie sureña de este trabajo se estableció en el Río Antigua, que al compararlo con lo reportado por Obregón et al. (1994) es diferente ya que ellos lo establecieron en el Río Chachalacas. Esto es relativo, ya que como antes se explicó, esta zona es sumamente compleja y se trata de cuencas vecinas por lo que en términos generales ambos resultados son semejantes.

El nombre específico para los ejemplares sureños correspondería a la forma llamada Astyanax aeneus por Myers (1966) y Obregón, et al. (1994). Esta forma fue asignada al taxón Astyanax fasciatus sensu Espinosa (1993), Miller (1986) y Mejía y Díaz-Pardo (1991). Sin embargo, Paulo Maya (1994) pone en duda el parentesco de las formas mexicanas con el A. fasciatus sudamericano, que coincide con lo expresado por Obregón et al. (1994). Este problema no podrá ser resuelto completamente hasta que se establezca claramente la identidad correcta de A. fasciatus y la serie de formas de Brasil a Guatemala.

Se reconoce una unidad biológica diferenciable en las cuencas de la costa de Chiapas (Huixtla, Río Nuevo), indicada también por Schuppe (1984), sin asignar nombre.

Finalmente el caso de Tamazulapan, Oax. puede considerarse como una nueva forma, como fue mencionado por Williams et al. (1989), en que señalan la presencia de una forma labiosa en este estado de la República.

Posterior a la terminación del presente trabajo, se han señalado unidades biológicas diagnosticables en los manantiales del Alto Río Verde-Media Luna (González et al. 1996), en el Río Verde-Río Tehuantepec, Oaxaca (Contreras et al. 1997), y en otras secciones del Río Pánuco (Miller, com. pers. a Contreras, 1997).

Por otra parte la población de Catemaco, tratada como Astyanax por Martín del Campo (1938), Schuppa (1984) y Paulo Maya (1994), no corresponde a dicho género y fue descrita como subgénero y especie nueva, Bramocharax Catemaco caballeroi Contreras y Rivera (1985)

En este trabajo el análisis filogenético utilizando caracteres osteológicos sirvió para diferenciar las poblaciones norteñas de las sureñas, sin embargo, es de mencionar el que recientemente se han reconocido o descubierto otras formas nuevas de Astyanax en el sur y centro de México y que tales unidades biológicas no concuerdan con ninguna de las anteriores por lo que tendrán que ser revisadas con cuidado y ser descritas y nombradas según las normas del código de nomenclatura zoológica.

## CONCLUSIONES

1. Se estableció el esquema patrón del cráneo del género Astyanax , el cual está constituido por 58 elementos óseos, de los cuales 48 son pares y los 9 restantes (el etmoides medio, vomer, orbitoesfenoides, rinoesfenoides, supraoccipital, paraesfenoides, urohial y el basihial ) fueron impares.
2. En general los huesos fueron constantes, excepto 20 que presentaron mayor divergencia morfológica. Estos fueron los siguientes: angular, anterorbital, articular, basibranchial, cuadrado, dentario, esfenótico, hiomandibular, infraorbital I, infraorbital VI, interhial, maxilar, metapterigoides, nasal, orbitoesfenoides, palatinos, rinoesfenoides, simpléctico y urohial.
3. El premaxilar presentó dos hileras de dientes. La principal o interna con 5 dientes y la secundaria o externa que generalmente presenta 4. Mientras el maxilar tuvo una sola hilera de dientes. Es importante señalar que se encontraron malformaciones, aunque fueron raras, que no se habían mencionado. Otro factor que influyó en el conteo de cúspides fue que existe una sobreposición con erosión de los dientes, principalmente en el dentario.
4. En el caso del dentario, su dentición se encuentra compuesta por 4 dientes principales: el primero y el tercero fueron similares en tamaño y apariencia, el segundo se apreció del mismo tamaño o un poco más pequeño que los anteriores. Finalmente, el quinto se consideró como intermedio, pero variable en tamaño. Los dientes posteriores fueron unicúspides, raramente bicúspides. Los dientes posteriores variaron en número, de un mínimo de 6 hasta un máximo de 11; todos ellos presentaron un tamaño pequeño.
5. Por primera vez se revisó la cuspidización en los dientes de estos taxa. Se encontró en el dentario que la tendencia de los 4 primeros dientes fue a ser hexacúspide más que pentacúspide o heptacúspides. El quinto diente fluctuó entre 3 y 6, siendo 5 el más frecuente. El maxilar con un número de cúspides hasta de 9 como máximo.
6. La simetría de ambos huesos dentarios (tomando en cuenta dientes y cúspides) se confirmó en 15 de 24 poblaciones, mientras que en las demás no fue así, debido a que hubo pérdida y erosión de piezas dentarias, lo que no permitió hacer una buena evaluación.
7. En ninguno de los peces revisados se encontraron diastemas premaxilares laterales, pero si se registraron diastemas sinfisiales en 10 poblaciones.

8. A partir del análisis filogenético se pudo establecer la existencia de una especie norteña a la cual correspondería el nombre específico de Astivanax mexicanus. Su distribución sería desde la cuenca del Río Bravo, el Pánuco hasta Cucharas.
9. Las características osteológicas que definen a A. mexicanus son: infraorbital triangular con el borde inferoposterior largo, infraorbital III redondeado, interopérculo corto y ancho, frontal corto y robusto, supraoccipital corto con base ancha, etmoides medio por lo general de forma cuadrada, faringales superiores en forma de "S" y la parte anterior del urohial ancha.
10. Por otra parte, la zona comprendida entre el Río Solteros (Conjunto 8) hasta La Antigua constituye una zona de transición, por lo que no es posible asignar un nombre específico a los ejemplares de estas poblaciones y se considera Astivanax mexicanus x aeneus.
11. La especie sureña correspondería a Astivanax aeneus; sin embargo, la identidad de esta especie no podrá ser resuelta claramente, hasta que se establezcan con precisión los límites del taxón A. fasciatus sudamericano y su relación con las especies mexicanas. Las características óseas que distinguirían a este grupo serían: infraorbital II triangular con borde inferoposterior corto, infraorbital III con proyección dorsoposterior y de forma angulosa, interopérculo largo de base corta, frontal largo y delgado, supraoccipital largo, etmoides medio rectangular y faringales ovalados.
12. Las poblaciones del Nazas se interpretan como especie derivada de A. mexicanus.
13. El caso de Tamazulapan, Oax. puede reconocerse como una nueva forma de Astivanax hasta el momento indescrita.
14. Las poblaciones de La Nueva y Huixtla presentan características que permiten plantear la posibilidad de considerarlos como taxón diferente.
15. Quedan áreas de características no resueltas, para las que se requerirá analizar un mayor número de ejemplares sobre todo de las regiones del Río Pánuco, el Río Balsas-Río Tehuantepec, Alto Usumacinta, costa de Chiapas-Guatemala y Península de Yucatán.
16. Los estudios osteológicos como se demostró en el presente estudio pueden ser útiles para la caracterización de estas especies; sin embargo, éstos deben ser además correlacionados con los datos morfométricos para una mejor definición de los mismos.

## LITERATURA CITADA

- Alvarez, J.  
1950. Claves para la determinación de especies en los peces de las aguas continentales mexicanas. Dir. Gral. de Pesca. México.
- 
1970. Peces Mexicanos (Claves). Dir. Gral. de Pesca e Ind. México.
- Birard S. F. y C. Girard  
1854. Description of new species of fishes collected in Texas, New Mexico and sonora. by Mr Jhon H. Clark on the united states an Mexico boundary survey and in texas by Capt. van vliet U.S.A., second part. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila. 7:24-29.
- Banarecu, P.  
1990. Zoogeography of fresh waters. AULA Verlag GmbH Wiesbaden. Alemania
- Berra, T.M.  
1943. An Atlas of Distribution of the Freshwater Families of the World. University of Nebraska Press.
- Boucourt, F. M.  
1868. Note sur les poissons du genre Tetragonoptere provenant du Mexique et du Guatemala. 5 Ser. Sci. Nat. Zool. 9:62
- Chávez, O. J.  
1987. Osteología comparada de los Cyprinodóntidos , Cyprinodon atrorus Miller y Cyprinodon bifasciatus Miller, endémicos de la región de Cuatro Ciénegas Coah. Mex. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Nuevo León: 1-5
- Cohen, M.D.  
1970. How many recent fishes are there?. Proceedings of the California Academy of Sciences. 38(17):341-346.
- Contreras, S.B.  
1978. Speciation aspects and man made community composition changes in Chihuahuan desert fishes. Trans. First. Symp. Biol. Res. Chih. Des. (Alpine, Texas) 1974:405-431
- Contreras B., S. y R. Rivera T.  
1985. Bramocharax (Catemaco) caballeroi subgen. et. sp. nv., del Lago de Catemaco, Veracruz, México. Publ. Biol. Inst. Inv. Cient.. UANL, 2(1): 7-29.

- Contreras B., S. y M.L. Lozano Vilano.  
1992. Apuntes de Ictiología. Universidad Autónoma de Nuevo León. Facultad de Ciencias Biológicas: 85-98
- Contreras B.S. y M.L. Lozano vilano.  
1997. Peces del centro y sur de Oaxaca. V Congreso Nacional de Ictiología. Facultad de ciencias de mar Univ. Aut. Sinaloa. 23
- Contreras, B., S. y M. L. Lozano Vilano.  
1997. Problemas nomenclatoriales de las formas mexicanas del género Asivanax (Pisces Characidae). En Prensa
- Dunn, J.R.  
1983. Ontogeny and systematics of fishes. En Developmental osteology. Amer. Soc. Ichtyol. & Herpetol. Spec. Pub. No 1: 48-50
- Eigenmann, H.C.  
1921. The American Characidae. Cambridge. U.S.A.
- Espinoza, H., M. T. Gaspar-Dillanes y P. Fuentes-Mata  
1993. Listados faunísticos de México. III. Los peces dulceacuicolas mexicanos. Instituto de Biología.UNAM, México: 99 pp
- Espinosa, O. D. y J. Llorente  
1993. Fundamentos de Biogeografía Filogenética. U.N.A.M./ CONABIO. México
- Gersenowies, R.J., M.E. Valdez-Moreno, M. González-Iasis, A. Cisneros.  
1993. Introducción a la Metodología de la Anatomía Animal Comparada (Un acercamiento Teórico-Práctico). ENEP Iztacala UNAM. 2ª Ed.
- Gery, J.R.  
1977. Characoids of the World. T.F.H. Publications. U.S.A.
- Gosline, W.A.  
1965. Teleostean phylogeny. Copeia. 2: 186-194.
- Gregory W.I. y M. Conrad.  
1938. The phylogeny of the Characid fishes. Zoologica (N.Y.) 23:319-360.
- Gunter A.  
1862. catalogue of the fishes in the British Museum. Londres Vol. V-1864

- Hubbs, L.C. y W.T. Innes.  
1936. The first known blind fish of the family Characidae: A new genus from Mexico. Occasional Papers of the Museum of Zoology 342: 1-9
- Hubbs, C. L.  
1936. XVII. Fishes of the Yucatán Peninsula. Carnegie Inst. Washington Publ. (457):157-287.
- Hubbs, C.L. y K.F. Lagler.  
1970. Fishes of the Great Lakes region. Third Ed. University of Michigan Press. USA: 13-33
- Jordan, D.S. y B.W. Evermann.  
1896. The fishes of North and Middle America. Bull. U.S. Nat. Mus. 47: 31-345
- Llorente, B. J. y I. Luna Vega.  
1994. Taxonomía Biológica. Fondo de Cultura Económica. México
- Lozano V. M.L. y S. Contreras Balderas.  
1990. Astyanax armandoi, n. sp. from Chiapas, México (Pisces, Ostariophysii: Characidae) with a Comparison to the nominal species A. aeneus and A. mexicanus. Universidad y Ciencia 7(14): 95-107
- Martín del Campo r.  
1936. Nota a cerca de algunos peces del lago de Catemaco. Anal. Inst. Biol. Mex. Vol. IX (1-29:225
- Meek, S.E.  
1904. Fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. Field. Columb. Mus. Chicago, Zool. 5:1-252
- 
1907. Notes on Fresh-water fishes from México and Central America. Field Columbian Museum-Zoology 7(5): 134-155
- Mejía, M. H. y E. Diaz Pardo.  
1991. Descripción del cráneo de Astyanax fasciatus (Pisces: Characidae). An. Esc. Nac. Cienc. Biol. 34: 191-214
- Menezes, A. N.  
1969. Systematics and evolution of the tribe Acestrorhynchini (Pisces: Characidae) Arquivos de Zoologia. Brasil. 18(1-2)
-

1976. On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysii, Characoidei). Arquivos de Zoologia. Brasil. 28(2):1-91

Miller, R.R.

1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. Copeia 1966 4: 773-802.

---

1978. Composition and derivation of the native fish fauna of the Chihuahuan Desert region. U.S: Natl. Park Serv. Trans. Proc. Ser. 3:365-381

---

1986. Composition and Derivation of the freshwater fish fauna of Mexico. An. Esc. Nac. Cienc. Biol. 30: 121-153

Myers G.S.

1929. Craneal difference in the characid fishes of the genera Alestes and Brycinus, with notes on the arrangement of related genera. American Museum Novitates (N.Y.), 342: 1-7.

---

1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. Copeia 4: 766-771.

Nelson , J.S.

1994. Fishes of the world. Third Ed. John Wiley & Sons, New York, USA: 600 pp.

Obregón, O.H., S. Contreras, L. Lozano

1990. Análisis taxonómico y zoogeográfico de los peces de la zona norte y centro del Estado de Veracruz, México. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Nuevo León: 1-95

Obregón, O.H. et al.

1994. The fishes of northern and central Veracruz, México. Hydrobiologia. 286: 79-95

Paulo-Maya, J.

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

Regan, C.T.

1906-1908. *Biologia Centrali Americana. Pisces*

---

1967. Tooth formation and replacement in characoid fishes. *Stanford Ichthyol. Bull.* 8(4):231-249.

Roberts, T.

1969. Osteology and relationships of characoid fishes, particularly the genera Hepsetus, Salminus, Hoplias, Ctenolucius, and Ancestrorhynchus. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 36(15): 391-500.

Schuppa, M.

1984. Tesis Morphometrische und meristische Untersuchungen an verschiedenen Astyanax populationen (Characidae), Mexikos, Thesis, Fachbereich Biologie, Universität Hamburg, Alemania

Swofford, D.L.

1985. PAUP Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Vers 2.4 Champaign: Illinois Natural History Survey (Computer Program)

Vari, R.P.

1983. Phylogenetic relationships of the families Curimatidae, Prochilodontidae, Anostomidae and Chilodontidae (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* 378: 1-61

---

1989a. A phylogenetic study of the Neotropical Characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* 471: 1-71

---

1989b. Systematics of the Neotropical Characiform genus Curimata Bosc (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* 474: 1-63

---

1989c. Systematics of the Neotropical Characiform genus Pseudocurimata Fernández-Yépez (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* 490: 1-27

Villaseñor, J.L. y Dávila, P.

1992. Breve introducción a la metodología cladista. *Inst. de Biol. UNAM. México* 48 p.

Weitzman, S.H.

1954. The osteology and the relationships of the South American Characid fishes of the Gasteropelecinae. Stanford Ichthyol. Bull. 4(4): 213-264.

---

1962. The osteology of Brycon meeki, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. Stanford Ichthyol. Bull. 8(1): 1-77.

---

1994. A new genus and species of Glandulocaudinae (Teleostei: Characidae) from southern Venezuela. Ichthyol. Explor. Freshwaters. 5(1): 45-64

Willey E. O.

1981. Phylogenetics. John Willey and Sons, Inc. USA.

Williams, J.E., J.E. Jhonson, D.A. Hendrikson, S. Contreras-Balderas, J.D. Williams, M. Navarro-Mendoza, D.E. McAllister y J.E. Deacon. 1989. Fishes of North America Endangered, Threatened or of Special Concern. 14(6):2-20

## ANEXO I

### CRITERIOS DE SELECCION DE CARACTERES, SUS ESTADOS Y ANALISIS DE SU DISTRIBUCION ENTRE LOS TAXA

El cráneo de Astyanax esta compuesto de 58 elementos óseos de los cuales solo se utilizaron 29 (los dientes faríngeos se analizaron como 2 huesos, esta es la razón de que en el conteo sea 30) para la elaboración de la matriz de caracteres, esto se debió a que 8 de ellos estaban total o parcialmente desechos (paraesfenoides, pteroesfenoides, proótico, basioccipital, exoccipital, epiótico, opistótico y los otolitos), 8 mostraron ser muy variables intra e interpoblacionalmente (nasal, anterorbital, cuadrado, simpléctico, interhial, orbitoesfenoides, infraorbital I e infraorbital VI). El rinosfenoides no se tomo en cuenta ya que no se presentó y los radios branquiostegos no hubo patrón de comparación con Brycon meeki. Otros 7 huesos se eliminaron, ya que constituyeron simpliesiomorfias (angular, meso y ectopterigoides, epihial, los hipohiales ventral y dorsal, los epibranquiales) las cuales por lo general no tienen un significado genealógico (Espinosa y Llorente 1993) 2

A continuación se enlistan los caracteres seleccionados y sus diferentes estados.

#### Caracter 1.- Infraorbital II



0) forma Brycon rectangular

1) forma triangular con borde inferoposterior corto

2) forma triangular con borde inferoposterior largo

**Caracter 2.- Infraorbital III**



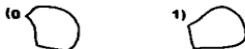
- 0) forma Brycon con forma cuadrada  
1) forma con proyección dorsoposterior  
2) forma semicircular sin proyección dorsoposterior

**Caracter 3.- Infraorbital IV**



- 0) forma Brycon cuadrada  
1) forma cuadrada con proyección inferoposterior pequeña  
2) forma cuadrada con proyección inferoposterior grande  
3) forma rectangular con proyección inferoposterior

**Caracter 4.- Infraorbital V**



- 0) forma Brycon rectangular con proyección anterodorsal dirigida a la izquierda  
1) forma cuadrada con bordes posteriores redondeados

**Caracter 5.- Dentario**



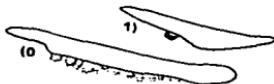
- 0) forma Brycon con un diente unicúspide por detrás del primer diente principal  
1) forma sin diente unicúspide por detrás del primer diente principal

**Caracter 6.- Premaxilar**



- 0) forma Brycon con tres hileras de dientes  
1) forma con dos hileras de dientes

**Caracter 7.- Maxilar**



- 0) forma Brycon larga con más de tres dientes  
1) forma corta con menos de tres dientes

**Caracter 8.- Articular**



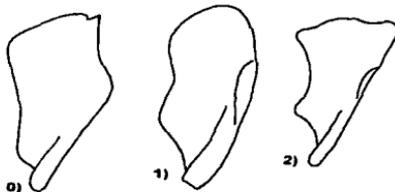
- 0) forma Brycon de abanico con dos picos, el más grande recto, el chico triangular.
- 1) forma de abanico con 3 picos
- 2) forma de abanico con dos picos, el más grande curvo, el chico redondeado

**Caracter 9.- Hueso de Meckel**



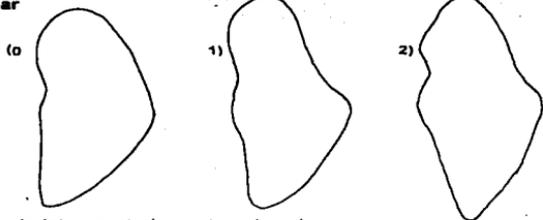
- 0) forma Brycon ovalado
- 1) forma de hoja

**Caracter 10.- Hiomandibular**



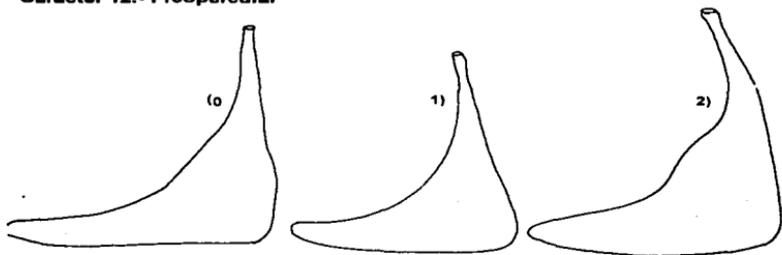
- 0) forma Brycon con borde dorsal recto y una proyección dorsoposterior
- 1) forma borde dorsal redondeado
- 2) forma borde dorsal ondulado

**Caracter 11.- Opercular**



- 0) forma Brycon con borde lateroposterior recto y dorsal curvo
- 1) forma con borde lateroposterior cóncavo y dorsal curvo
- 2) forma con borde lateroposterior cóncavo y dorsal con una pequeña proyección

**Caracter 12.- Preopercular**



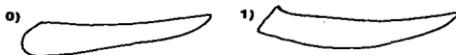
- 0) forma Brycon borde inferior recto y lateral anterior cóncavo
- 1) forma borde inferior curvo y lateral anterior convexo
- 2) forma borde inferior curvo y lateral anterior cóncavo

**Caracter 13.- Interopérculo**



- 0) forma Brycon a manera de cuña alargada
- 1) forma de cuña corta y de extremo posterior ancho

**Caracter 14.- Subopérculo**



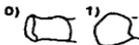
- 0) forma Brycon a manera de cuña
- 1) forma de cuña con una pequeña proyección en la parte dorsal anterior

**Caracter 15.- Metapterígoides**



- 0) forma Brycon sin orificio y borde dorsoposterior liso
- 1) forma con orificio y borde dorsoposterior con dos pequeñas proyecciones
- 2) forma con orificio y borde dorsoposterior con una proyección

**Caracter 16.- Palatinos**



- 0) forma Brycon cuadrada
- 1) forma redondeada

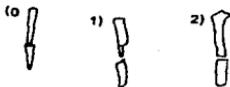
**Caracter 17.- Urohial**

Para analizar este caracter solo se consideró la parte dorsal ya que la ventral fue extremadamente variable en el número de proyecciones.



- 0) forma Brycon del ápice circular
- 1) forma del ápice en punta

**Caracter 18.- Basibranquial**



- 0) forma Brycon con dos elementos óseos de la misma anchura
- 1) forma con 3 elementos óseos
- 2) forma con dos elementos pero el primero ensanchado en su parte dorsal

**Caracter 19.- Faringeales inferiores**



- 0) forma Brycon, parte más ancha triangular localizada al inicio de la parte anterior  
1) forma donde la parte más ancha triangular localizada desplazada hacia el centro

**Caracter 20.- Faringeales superiores**



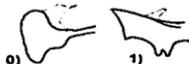
- 0) forma Brycon oval a manera de bastón, las dos partes de tamaños semejantes.  
1) forma oval recta a manera de " S ", las dos partes de tamaños diferentes.

**Caracter 21.- Etmoides medio**



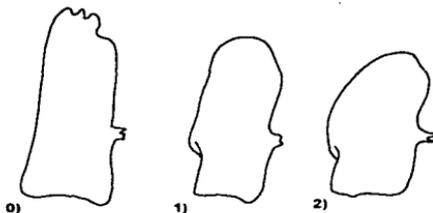
- 0) forma Brycon rectangular con dos proyecciones cuadradas dirigidas hacia arriba  
1) forma rectangular con proyecciones redondeadas dirigidas lateralmente  
2) forma cuadrangular con proyecciones redondeadas dirigidas lateralmente

**Caracter 22.- Etmoides lateral**



- 0) forma Brycon oval
- 1) forma triangular

**Caracter 23.- Frontal**



- 0) forma Brycon alargada y angosta con proyecciones en el borde dorsal
- 1) forma corta y angosta con borde dorsal liso
- 2) forma corta y ancha con borde dorsal liso

**Caracter 24.- Parietal**



- 0) forma Brycon con proyección inferior izquierdo largo  
1) forma con proyección inferior izquierdo corto

**Caracter 25.- Pterótico**



- 0) forma Brycon irregular con proyección puntiaguda dirigida hacia abajo  
1) forma del extremo inferoposterior no ensanchado  
2) forma del extremo inferoposterior ensanchado

**Caracter 26.. Supraoccipital**



- 0) forma Brycon triangular base corta  
1) forma triangular base ancha

**Caracter 27.- Vomer**



- 0) forma Brycon de borde dorsal ondulado  
 1) forma de borde dorsal liso

**MATRIZ DE CARACTERES PARA EL ANALISIS FILOGENETICO**

Idatos de Astyanax de México'

PARAM NOTU=23 NCHAR=30 OUTWIDTH=80 MISSING=9 ROOT=OUTGROUP;

DATA (A5,A1,30!1);

BRYCO*	00000000000000000000000000000000
O1122	213111121122111010111121211211
O1176	121111111112102201920011210101
Q2580	113101111110102199999931100101
Q3169	113111111112101001111011100101
Q3932	11311111212102001111121210111
Q4379	21311121110111911120121210201
Q4924	213111111112103111999199219919
Q5879	12110121112103090990011111109
O6319	113111111212103101111011100101
O6687	213111111122101101120011212211
O6725	112111121112113001120111100101
O6944	213111111111101011911121210111
O7271	213111111112113011119111210211
O8301	223111129110112109120029219911
O9379	11111111102113201911121110101
O9471	112111121122101201120011211101
O9524	112111121112112101991021110101
O9641	213111111212102001121129109119
O9861	121111111212111111990011219909
I0026	112111111112103209990121100909
I0167	112111111112101101210121100911
TAMAZ	113011111110113001990121101101

UNORDERED ALL;  
 INTERACT;  
 END;

Esta matriz de caracteres quedó finalmente constituida por 22 OTUs, que en este caso representan el número de poblaciones de Astyanax bajo estudio, incluyendo al grupo externo (inicialmente se consideró que fuera de 25, sin embargo las poblaciones 7382 y 10803 y 2580 fueron eliminadas debido a que no tenían huesos suficientes para ser comparados adecuadamente con los demás) y 27 caracteres óseos ubicados en las columnas. Con un asterisco se identificó al grupo externo.

El programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) permite el uso de caracteres multiestado, no impone restricciones a las reversiones, no presupone una dirección de cambio, no da prioridad a los caracteres según su orden de aparición en la tabla, además considera los estados desconocidos como un carácter potencial y toma en cuenta el criterio de parsimonia de Wagner (Villaseñor y Davila, 1992).

ESTA FOLIO NO DEBE  
SER DE LA BIBLIOTECA

## TABLAS Y FIGURAS

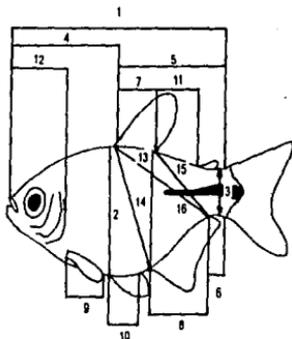
# DE CAT.	FECHA DE COLECTA	# TOTA EJEMPL.	LOCALIDAD ESTADO	CUENCA	# EJEMPL ESTUDIO
UANL-6944	20/03/87	155	CHIHUAHUA	RIO CONCHOS-BRAVO	5
UANL-7271	2/06/78	113	COAHUILA	RIO SALADO-BRAVO	5
UANL-3932	14/03/81	81	TAMAULIPAS	RIO ALAMO-BRAVO	5
UANL-4924	5/02/82	282	NUEVO LEON	RIO SAN JUAN-BRAVO	5
UANL-1122	27/08/68	33	COAHUILA	RIO NAZAS	5
UANL-4379	29/08/81	47	DURANGO	RIO NAZAS	5
UANL-8301	21/05/89	147	DURANGO	RIO NAZAS	5
UANL-6687	20/07/84	406	TAMAULIPAS	RIO TAMESI	5
UANL-9641	6/08/90	61	VERACRUZ	RIO CUCHARAS	5
UANL-9379	4/08/90	161	VERACRUZ	RIO TUXPAN	5
UANL-9861	8/08/90	59	VERACRUZ	RIO TECOLUTLA	5
UANL-9524	7/08/90	92	VERACRUZ	RIO SOLTEROS CONI.8	5
UANL-10167	9/08/90	95	VERACRUZ	RIO NAUTLA	5
UNAL-10026	16/10/88	21	VERACRUZ	RIO CHACHALACAS	5
UNAL-1176	20/08/71	157	VERACRUZ	RIO ANTIGUA	5
UANL-9471	3/08/90	13	VERACRUZ	RIO JAMAPA	5
UANL-6725	23/07/84	150	VERACRUZ	RIO OTAPA	5
UANL-2580			VERACRUZ	RIO COATZACOALCOS	5
UANL-5879	16/02/80	825	CHIAPAS	RIO USUMACINTA	5
UANL-10803	27/04/81	5	MICHOACAN	PRESA ZICUIRAN-BALSA	5
UANL-			OAXACA	TAMAZULAPAN	5
UANL-3169	9/02/79	225	CHIAPAS	RIO HUIXTLA	5
UANL-6319	18/12/85	284	CHIAPAS	RIO LA NUEVA	5
UANL-7382	11/06/87	19	GUATEMALA	STA. ROSA	3

Tabla 1.- Datos de las localidades estudiadas.



### Datos morfométricos:

- 1.- Longitud patrón
- 2.- Altura máxima
- 3.- Altura mínima
- 4.- Distancia predorsal
- 5.- Distancia postdorsal
- 6.- Longitud del pedúnculo caudal
- 7.- Base de la primera aleta dorsal
- 8.- Base de la aleta anal
- 9.- Longitud de las aletas pectorales
- 10.- Longitud de las aletas pévicas
- 11.- Distancia dorsal-adiposa
- 12.- Longitud cefálica
- 13.- Distancia del origen de la dorsal al final de la base de la anal
- 14.- Distancia del origen de la dorsal al inicio de la base de la anal
- 15.- Distancia del término de la base de la dorsal al origen de la base de la anal
- 16.- Distancia del término de la base de la dorsal al término de la anal



83

### Datos merísticos:

- 1.-No. Radios aleta dorsal
- 2.-No. Radios aleta anal
- 3.-No. Radios aleta pectoral
- 4.-No. Radios aleta pévica
- 5.-No. de escamas línea lateral
- 6.-No. de escamas predorsales

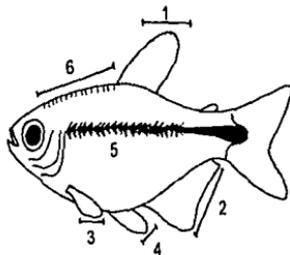


Fig. 1 y 2.- Relación de medidas morfométricas y merísticas.

Estado Localidad	Chihuahua R. Conchos		Coahuila R. Salado		Tamaulipas R. Alamo		Nuevo León R. San Juan		Coahuila R. Nazas		Durango R. Nazas		Durango R. Nazas		Veracruz R. Tamolisi	
	6944		7271		3932		4924		1122		4379		8301		1687	
Número de Catálogo	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.
MEDIDAS (mm)																
Longitud patrón	50.14	3.39	66.68	7.53	56.93	3.28	72.40	3.17	64.38	4.03	54.48	6.65	54.94	3.62	54.60	6.13
Altura máxima	18.01	1.66	20.19	3.97	19.51	1.75	27.81	1.24	25.56	2.02	20.16	2.96	21.62	2.22	19.85	2.48
Altura mínima	6.39	0.76	7.63	0.78	7.09	0.48	9.49	0.59	8.80	0.78	6.91	1.05	7.26	0.37	6.61	0.76
Distancia preaural	26.81	1.30	33.13	5.31	29.20	0.91	39.40	1.64	34.10	2.63	29.03	2.73	30.64	1.90	27.77	3.23
Distancia postaural	25.72	2.41	33.72	2.35	29.22	2.20	36.45	1.79	32.13	3.33	25.69	3.44	24.44	2.90	28.04	4.20
Long. pédoculo caudal	6.57	0.94	6.43	0.55	4.68	0.64	5.61	0.65	5.05	0.32	4.25	0.95	4.60	1.06	5.77	0.69
Long. base aleta D1	18.57	23.96	9.09	0.56	8.19	0.55	9.95	0.75	8.24	0.62	7.17	0.97	7.50	0.76	7.86	1.11
Long. base aleta A	11.35	1.15	16.74	0.81	16.13	1.40	19.82	0.77	17.16	1.23	13.80	1.88	14.07	1.29	14.24	2.28
Long. de P1	9.84	0.83	13.74	1.26	12.28	1.04	15.02	1.00	13.14	0.92	11.57	1.42	12.65	1.08	11.64	1.21
Long. de P2	7.42	0.57	10.88	0.51	9.43	1.14	11.75	0.51	9.89	0.68	8.00	1.32	8.69	0.96	8.51	0.82
Distancia D0-A0	18.48	2.29	22.26	3.80	20.86	1.84	29.42	1.09	26.96	1.93	21.54	3.47	21.95	1.15	20.97	3.25
Distancia D0-A1	21.32	2.56	29.76	3.44	27.29	2.02	35.66	2.33	29.10	2.07	24.00	3.00	24.56	1.42	24.57	3.24
Distancia D0-A0	15.03	1.80	17.42	3.05	16.61	1.48	24.00	0.58	22.61	1.82	17.78	2.81	16.84	2.21	18.12	2.96
Distancia D0-A1	15.57	1.72	21.16	3.30	18.93	1.39	25.88	0.33	21.62	1.61	17.18	2.10	17.17	0.87	17.44	2.51
Distancia D1-adiposa	10.81	0.93	17.51	2.29	14.83	0.91	19.92	2.09	15.28	0.99	12.39	1.61	12.22	0.77	12.89	1.71
Longitud cefálica	14.56	1.21	18.05	2.28	16.14	0.96	20.21	1.94	19.47	1.13	16.70	2.18	17.16	1.78	16.08	1.55
CONTUOS																
# radios en D1	10	0	10	0	10	0	10	0	10	0	10	0	10	0	10	0
# radios A	20	1	21	1	21	0	21	1	22	1	22	3	21	1	20	1
# radios P1	10	1	10	0	15	0	10	0	11	1	10	2	10	0	11	0
# radios P2	ND	ND	8	0	8	0	8	0	8	0	9	2	8	0	8	0
# Escamas L.L.	ND	ND	36	0	35	1	36	1	35	1	35	1	34	1	35	0
# escamas preaurales	ND	ND	15	0	15	0	15	0	16	0	16	0	15	1	16	1

Tabla2. - Promedio y desviación estandar de las medidas morfométricas y merísticas de los ejemplares estudiados

	Veracruz R. Cochran		Veracruz R. Teytan		Veracruz R. Teotitlán		Veracruz R. Nautila		Veracruz R. Chachalacas		Veracruz R. Antigua		Veracruz R. Jantipa		Veracruz R. Oajaca		Veracruz R. Coahuila		
	9641		9379		9863		10167		10026		1176		9471		6725		2580		
	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	
MEHD (US (mm))	55.74	5.04	45.52	1.04	60.41	3.48	46.62	3.53	54.61	3.19	72.12	5.27	73.18	8.27	56.55	4.89	61.50		
Longitud patón																			
Altura máxima	21.59	2.34	16.25	0.44	22.47	2.37	15.19	5.57	19.80	0.81	26.87	2.75	27.65	2.93	20.54	1.72	24.93		
Altura mínima	6.59	0.69	5.53	0.36	7.69	0.80	8.16	4.61	6.92	0.50	8.64	0.94	7.80	3.69	6.58	0.76	7.86		
Distancia prefrontal	28.14	3.79	25.18	0.76	31.98	2.04	24.52	1.62	28.25	1.56	37.25	3.87	36.92	4.52	29.98	2.08	32.39		
Distancia postorbital	27.93	2.58	21.57	0.80	29.28	1.85	22.60	1.66	28.61	2.15	37.83	2.47	38.61	4.41	27.45	2.37	32.16		
Long. pedículo ccaudal	5.47	0.96	4.25	0.68	5.67	0.38	4.25	0.76	5.16	0.71	7.75	0.55	6.83	1.32	4.20	0.76	6.87		
Long. base aleta D1	7.89	0.74	6.11	0.21	8.35	0.83	6.64	0.40	7.99	1.03	10.05	0.86	9.68	1.04	7.81	0.59	8.46		
Long. base aleta A	13.39	1.10	11.44	0.73	15.45	1.40	11.57	0.46	16.96	2.29	21.53	1.26	21.49	2.05	17.47	0.98	18.74		
Long. de P1	11.76	0.94	10.18	0.70	12.77	1.03	11.07	0.50	12.43	0.91	15.52	1.21	16.42	1.86	12.55	0.88	13.27		
Long. de P2	8.96	1.02	7.31	0.46	9.60	0.99	8.20	0.83	9.17	1.11	12.25	0.71	12.67	1.84	8.82	1.91	9.85		
Distancia Iho-No	22.99	2.77	16.84	0.59	23.96	2.23	18.36	1.22	20.76	0.83	27.97	2.64	28.97	3.30	21.84	1.53	25.82		
Distancia Do-M	25.60	2.37	19.91	0.28	27.15	1.68	18.95	4.38	26.47	1.93	33.96	2.54	34.21	3.68	26.01	2.08	29.00		
Distancia Do-No	18.30	2.25	13.57	0.66	19.80	2.12	14.75	0.98	17.26	1.00	23.82	1.85	23.95	3.17	18.12	0.96	21.62		
Distancia Di-M	18.44	1.77	14.03	0.34	19.75	1.52	14.68	1.06	18.47	0.94	21.89	1.84	24.39	2.58	18.52	1.37	20.83		
Distancia Di-adiposa	13.96	1.64	12.74	4.03	14.50	1.01	10.79	1.01	14.26	0.75	19.22	1.07	18.81	2.79	11.70	1.16	15.31		
Longitud cefálica	17.97	1.39	14.17	0.27	16.70	0.82	14.31	0.76	15.40	0.91	20.16	2.16	20.20	1.44	16.60	1.33	17.33		
CUNTIOS																			
# radios en D1	10	0	10	0	10	0	10	0	10	0	10	0	11	1	10	0	10		
# radios A	22	1	22	1	21	1	22	1	25	1	24	1	27	1	25	2	25		
# radios P1	11	0	10	1	11	1	10	0	13	0	11	0	7	3	10	1	12		
# radios P2	8	0	8	0	8	0	8	0	8	0	8	0	7	1	8	0	8		
# Escama L.L.	34	1	34	1	33	1	35	0	35	1	36	2	36	1	35	1	37		
# escamas prefrontales	14	0	14	1	15	0	15	0	15	1	15	0	15	1	15	0	15		

Tabla2.- Promedio y desviación estándar de las medidas morfométricas y merísticas de los ejemplares estudiados cont.

Medidas	Chiapas		Michoacán		Oaxaca		Chiapas		Chiapas		Guatemala	
	R. Usamacruzta		R. Balsas		Tamazulapán		R. La Nueva		R. Huixtla		R. Santa Rosa	
	5879		10803		511		6319		3169		7832	
Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.	Promedio	Dev. Est.
468 Longitud petrión	60.65	6.49	80.77	3.80	54.13	4.41	61.28	3.70	51.67	5.38	64.20	0.34
1.79 Altura máxima	23.24	3.26	30.05	2.23	22.46	4.51	21.45	2.40	20.34	1.72	28.82	0.14
0.49 Altura mínima	7.20	0.84	9.65	0.29	6.32	0.51	7.28	0.71	6.45	0.74	8.49	0.24
2.35 Distancia prefrontal	31.80	3.45	42.02	2.17	29.37	3.33	32.06	1.84	26.97	2.14	33.31	2.69
2.51 Distancia postdorsal	31.34	2.85	41.85	1.95	25.86	2.01	31.92	2.36	27.87	3.59	23.27	15.96
0.92 Long. pedículo caudal	5.74	0.63	7.66	0.86	5.49	0.90	5.46	0.65	5.13	0.59	5.66	0.52
0.78 Long. base aleta D1	9.09	1.06	10.79	1.15	6.96	0.80	8.66	0.50	7.05	1.11	9.33	0.19
1.29 Long. base aleta A	17.87	1.63	21.35	1.58	13.50	2.19	19.16	1.41	16.41	2.59	20.24	0.91
0.87 Long. de P1	13.09	1.06	15.82	1.36	11.76	1.23	13.46	1.03	11.75	1.02	14.49	0.15
0.61 Long. de P2	9.76	1.08	11.97	0.79	8.98	0.51	10.01	0.68	8.60	0.94	10.51	0.18
1.96 Distancia Do-Io	25.38	5.41	30.91	2.66	18.37	3.57	24.03	2.49	20.67	1.86	29.35	0.39
1.82 Distancia Do-At	28.77	2.84	38.54	1.93	23.13	2.42	29.12	2.13	24.44	2.75	31.44	0.18
1.48 Distancia Di-Io	20.12	2.90	25.96	1.65	15.86	1.54	19.85	2.24	16.82	1.58	24.96	0.28
1.43 Distancia Di-At	20.69	2.30	28.20	1.90	16.54	2.30	20.94	1.39	17.57	1.79	22.54	0.91
1.21 Distancia Di-adpasa	15.25	1.67	21.57	2.03	12.80	1.12	16.57	2.49	12.85	0.99	16.58	0.80
1.17 Longitud ofitica	18.00	2.22	21.85	1.39	17.85	1.22	17.35	1.32	15.62	1.83	19.61	1.02
CUNTEOS												
0 # radios en D1	10	0	10	1	ND	ND	10	0	11	0	10	0
1 # radios A	25	2	25	0	ND	ND	26	1	26	1	27	1
0 # radios P1	11	0	13	1	ND	ND	11	0	12	0	13	0
0 # radios P2	8	0	8	1	ND	ND	8	0	8	0	8	0
1 # Escamas L.L.	37	1	35	1	36	1	37	2	34	3	35	0
0 # escamas prefrontales	17	0	15	1	15	0	15	1	12	1	14	1

Tabla2.- Promedio y desviación estándar de las medidas morfométricas y merísticas de los ejemplares estudiados cont.

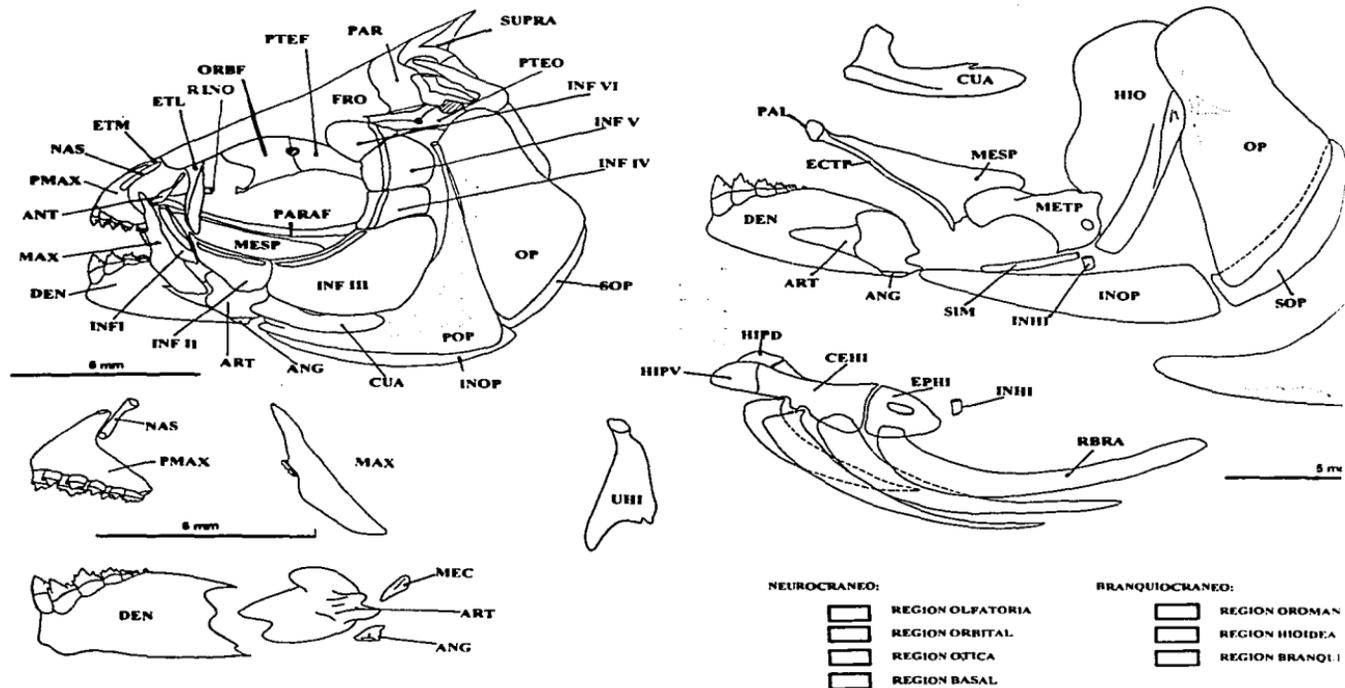
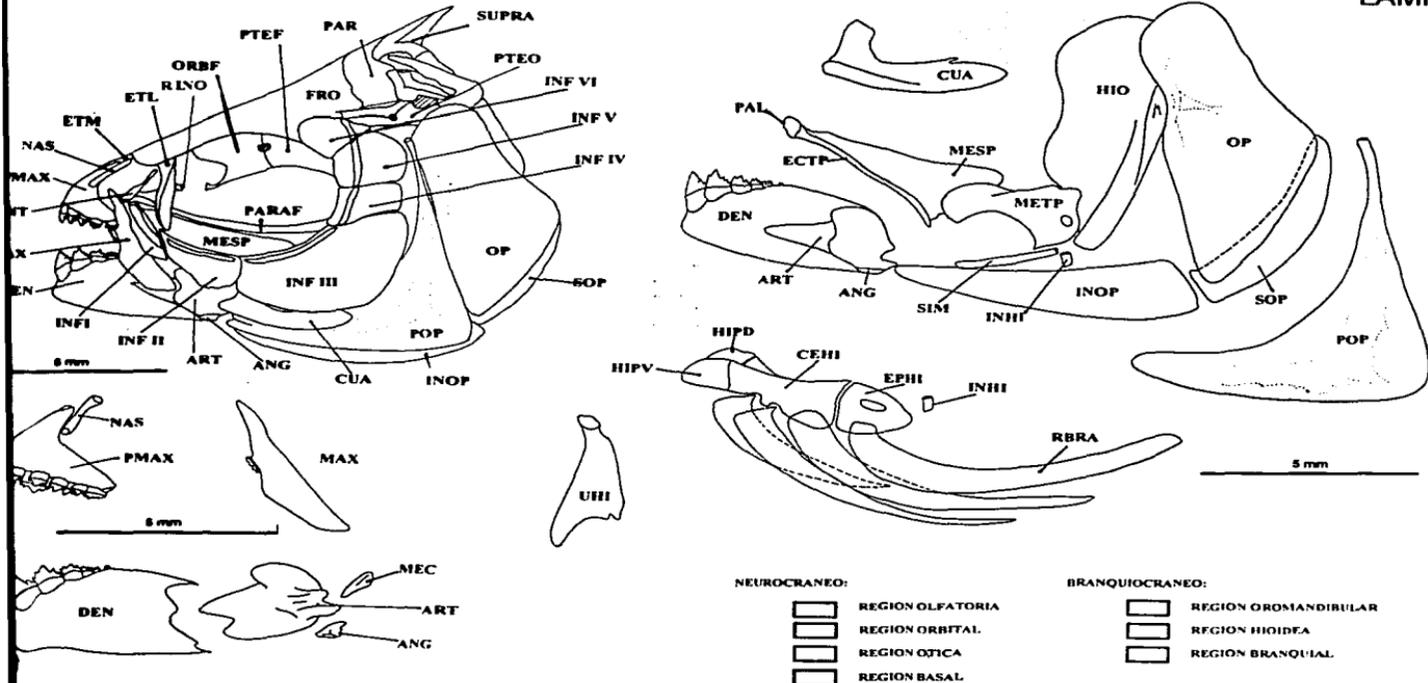


Lámina I.- Esquematación del cráneo de *Astyanax*.

Angular (ANG), Anterior orbital (ANT), Articular (ART), Beshial (BAHI), Basibranchial (BASIB), Basioccipital (BASIO), Branquiespinas (BRAG), Ceratohial (CEHI), C (CERB), Cuadrado (CUA), Dentario (DEN), Ectopterigoides (ECTP), Epilial (EPHI), Epibranchial (EPIB), Epitótico (EPIO), Esfenoides (ESF), Etmoides lateral (I medio) (ETM), Exoccipital (EXOC), Faringeal inferior (FARINF), Faringeal Superior (FARSUP), Frontal (FRO), Hiomandibular (HIO), Hipobranchial (HIPOB), (HIPD), Hipohial ventral (HIPV), Infraorbital I (INF I), Infraorbital II (INF II), Infraorbital III (INF III), Infraorbital IV (INF IV), Infraorbital V (INF V), Infraorbital VI (INF VI), Interopérculo (INOP), Maxilar (MAX), Hueso de Meckel (MEC), Mesopterigoides (MESP), Metapterigoides (METP), Nasal (NAS), Opérculo (OP), Op Orbitoesfenoides (ORBF), Otolitos, Palatinos (PAL), Parietal (PAR), Parasfenoides (PARAF), Premaxilar (PMAX), Preopercular (POP), Próptico (PROO), Pteróptico (PTEF), Pterótico (PTEO), Radios branqueoéstegos (RBRA), Rinoesfenoides (RINO), Simplicónico (SIM), Subopérculo (SOP), Suspensores faringeos (SUFAR), (SUPRA), Urohial (UHI), Vómer (VOM).



Lamina I.- Esquematación del cráneo de *Astyanax*.

Angular (ANG), Anteriororbital (ANT), Articular (ART), Bashial (BAHI), Basibranchial (BASIB), Basioccipital (BASIO), Branchiomas (BRAQ), Ceratohial (CEHI), Ceratobranchial (ERB), Cuadrado (CUA), Dentario (DEN), Ectopterigoides (ECTP), Epilial (EPIH), Epibranchial (EPIB), Epiótico (EPIO), Estenoides (ESF), Etmoides lateral (ETL), Etmoides medio (ETM), Exoccipital (EXOC), Faringeal inferior (FARINF), Faringeal Superior (FARSUP), Frontal (FRO), Hiomandibular (HIO), Hipobranchial (HIPOB), Hipohial dorsal (HIPD), Hipohial ventral (HIPV), Intraorbital I (INF I), Intraorbital II (INF II), Intraorbital III (INF III), Intraorbital IV (INF IV), Intraorbital V (INF V), Intraorbital VI (INF VI), Interhial (HI), Interopérculo (INOP), Maxilar (MAX), Hueso de Meckel (MEC), Mesopterigoides (MESP), Metapterigoides (METP), Nasal (NAS), Opérculo (OP), Oplistoico (OPIS), Pterostenoides (ORSB), Otolitos, Palatinos (PAL), Parietal (PAR), Parasfenoides (PARAF), Premaxilar (PMAX), Preopercular (POP), Proótico (PROO), Pterostenoides (PTEF), Pterótico (PTEO), Radios branqueóstegos (RBRA), Rinoesfenoides (RINO), Simpiónico (SIM), Subopérculo (SOP), Suspensores feringeos (SUFAR), Supraoccipital (SUPRA), Urohial (UHI), Vómer (VOM).

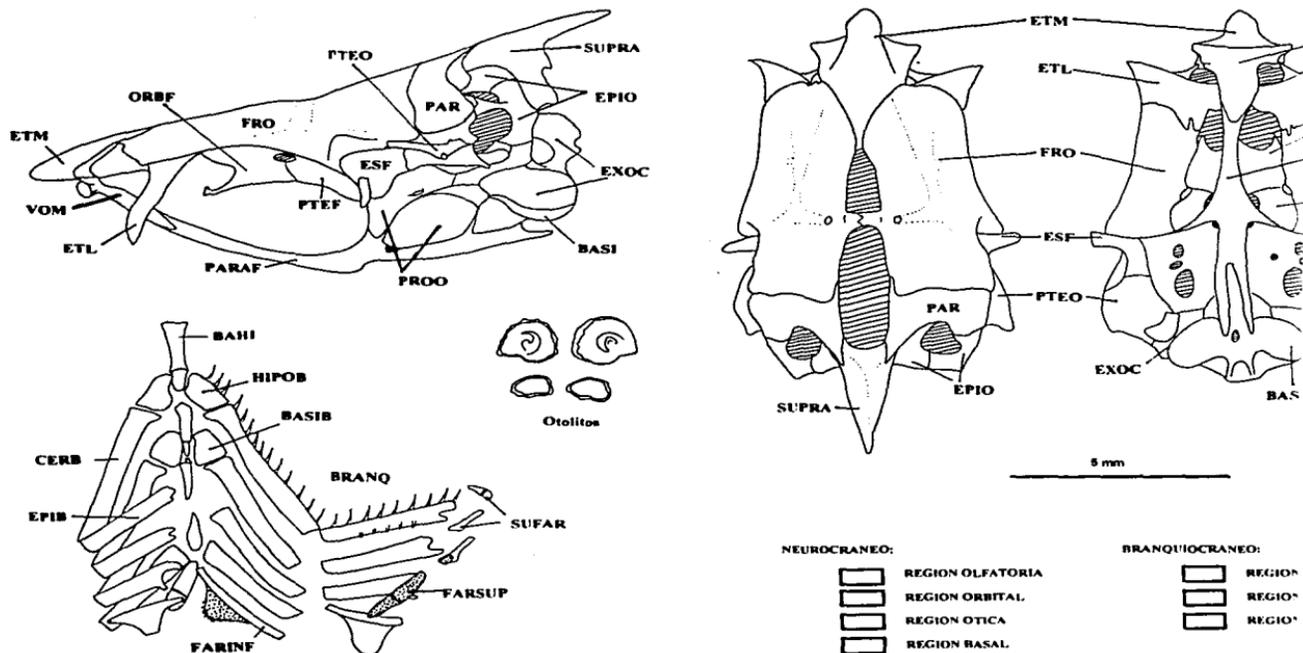
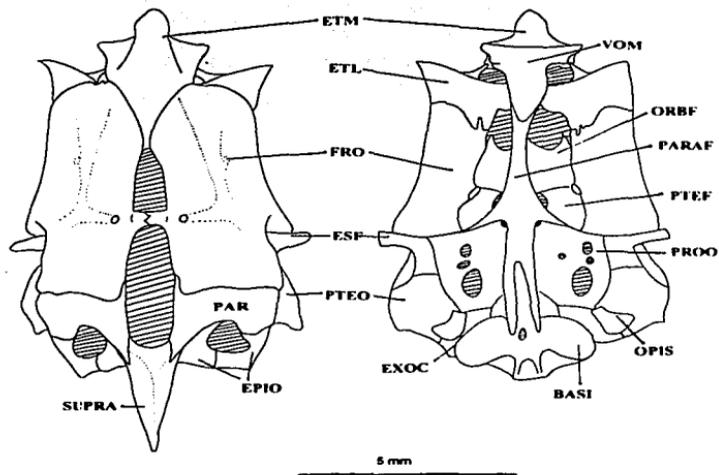
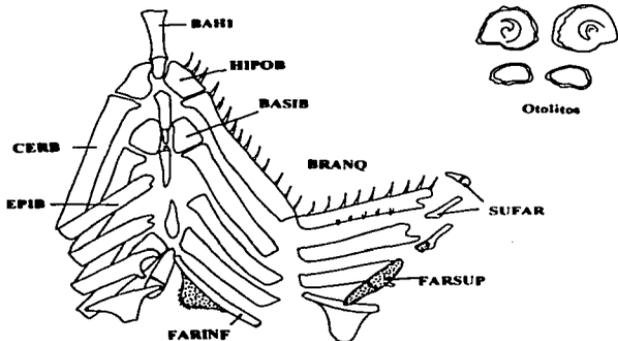
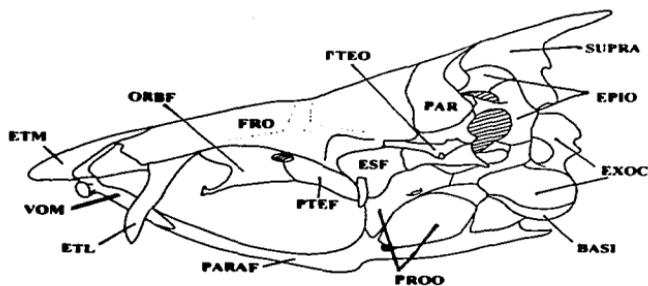


Lámina II.- Esquemática del cráneo de *Astyanax*.

Angular (ANG), Anterior orbital (ANT), Articular (ART), Bashial (BAHI), Basibranquial (BASIB), Basioccipital (BASI), Branquiespinas (BRAQ), Ceratohial (C (CERB), Cuadrado (CUA), Dentario (DEN), Ectopterigoides (ECTP), Epifial (EPIH), Epibranquial (EPIB), Epiótico (EPIO), Esfenoides (ESF), Etmoides la medio (ETM), Exoccipital (EXOC), Faringeal inferior (FARINF), Faringeal Superior (FARSUP), Frontal (FRO), Miomandibular (MIO), Hipobranquial (HI (HIPD), Hipohial ventral (HIPV), Infraorbital I (INF I), Infraorbital II (INF II), Infraorbital III (INF III), Infraorbital IV (INF IV), Infraorbital V (INF V), Infraorbit. (INH), Interopérculo (INOP), Maxilar (MAX), Hueso de Meckel (MEC), Mesopterigoides (MESP), Metapterigoides (METP), Nasal (NAS), Opérculo (O. Orbitoesfenoides (ORBF), Otolitos, Palatinos (PAL), Parietal (PAR), Paraesfenoides (PARAF), Premaxilar (PMAX), Preopercular (POP), Proótico (PR (PTEF), Pterótico (PTEO), Radios branqueostegos (RBRA), Rinoesfenoides (RINO), Simplécnico (SIM), Subopérculo (SOP), Suspensores feringeos (SI (SUPRA), Urohial (UHI), Vómer (VOM).



## NEUROCRANEO:

- |                          |                  |
|--------------------------|------------------|
| <input type="checkbox"/> | REGION OLFATORIA |
| <input type="checkbox"/> | REGION ORBITAL   |
| <input type="checkbox"/> | REGION OTICA     |
| <input type="checkbox"/> | REGION BASAL     |

## BRANQUIOCRANEO:

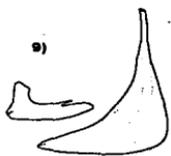
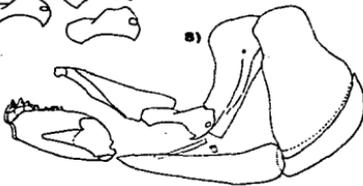
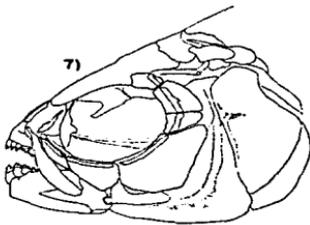
- |                          |                      |
|--------------------------|----------------------|
| <input type="checkbox"/> | REGION OROMANDIBULAR |
| <input type="checkbox"/> | REGION HIOIDEA       |
| <input type="checkbox"/> | REGION BRANQUIAL     |

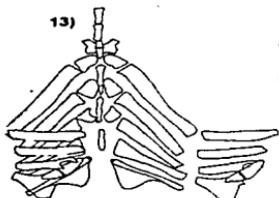
Lámina II- Esquemización del cráneo de *Astyanax*.

Angular (ANG), Anteriororbital (ANT), Articular (ART), Bashial (BAH1), Basibranchial (BASIB), Basioccipital (BASI), Branquiespinas (BRAQ), Ceratohial (CEH1), Ceratobranquial (CERB), Cuadrado (CUA), Dentario (DEN), Ectopterigoides (ECTP), Epihial (EPIH), Epibranchial (EPIB), Epiótico (EPIO), Estenoides (ESF), Etmoides lateral (ETL), Etmoides medio (ETM), Exoccipital (EXOC), Faringeal inferior (FARINF), Faringeal Superior (FARSUP), Frontal (FRO), Hiomandibular (HIO), Hipobranquial (HIPOB), Hipohial dorsal (HIPD), Hipohial ventral (HIPV), Intraorbital I (INF I), Intraorbital II (INF II), Intraorbital III (INF III), Intraorbital IV (INF IV), Intraorbital V (INF V), Intraorbital VI (INF VI), Interhial (INH), Interopérculo (INOP), Maxilar (MAX), Hueso de Meckel (MEC), Mesopterigoides (MESP), Metapterigoides (METP), Nasal (NAS), Opérculo (OP), Opiostótico (OPIS), Orbitoesfenoides (ORBF), Otolitos, Palatino (PAL), Parietal (PAR), Parasfenoides (PARAF), Premaxilar (PMA), Preopercular (POP), Proótico (PROO), Pteroesfenoides (PTEF), Pterótico (PTEO), Radios branquióstegos (RBRA), Rinoesfenoides (RINO), Simplicónico (SIM), Subopérculo (SOP), Suspensores feríngeos (SUFAR), Supraoccipital (SUPRA), Urohial (UH1), Vómer (VOM).

NO. CAT: 0542  
LENY. MUSE. C. MUSEO. C. HIST. NAT. ROMA

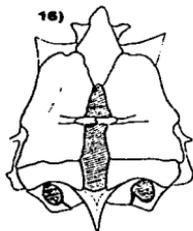
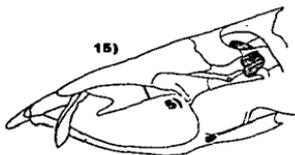
LAMINA III





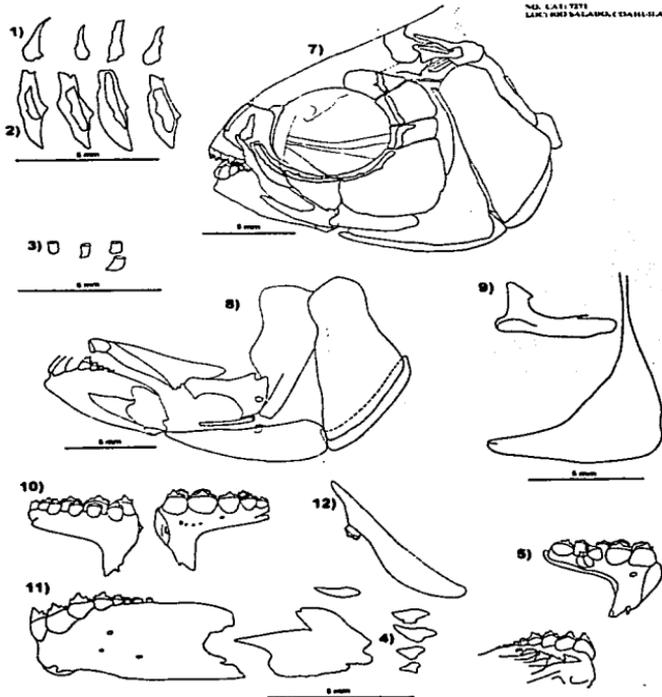
NO. CAT. 6946  
LOC. RIO EDIFICIO, CHIRIQUÍ

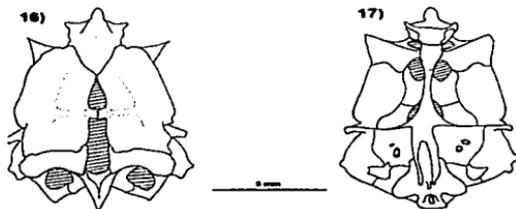
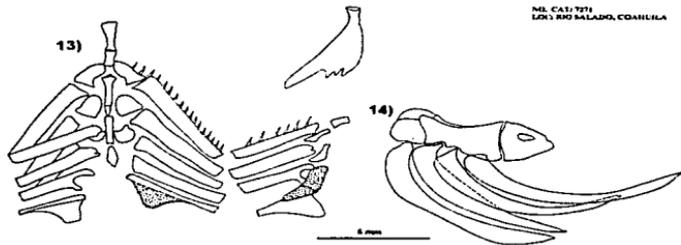
LAMINA III cont.

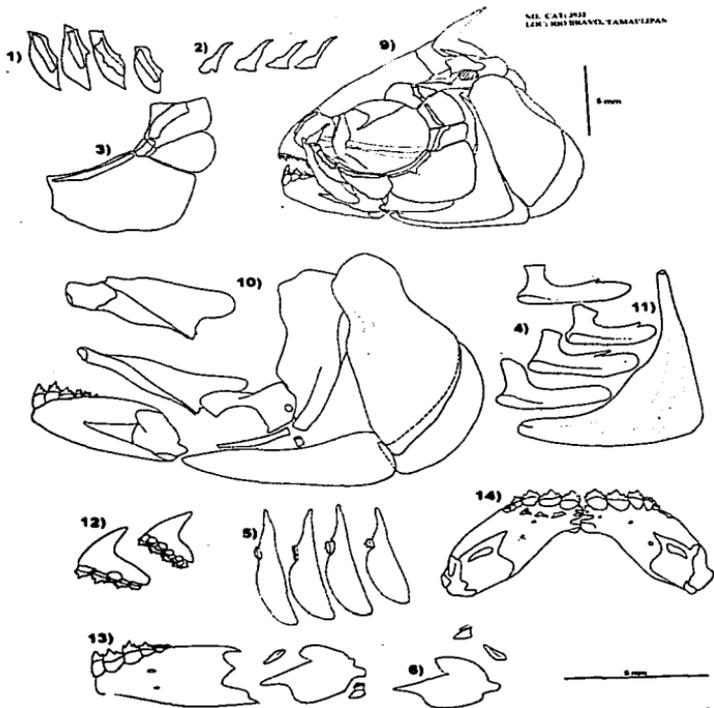


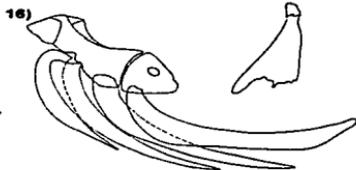
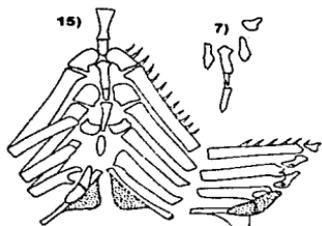
NO. CAT. 7211  
LICH. MUSEUM, BANGALORE, INDIA

LAMINA IV



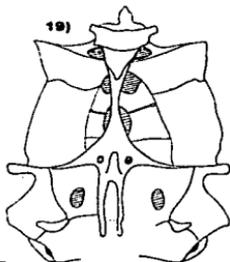
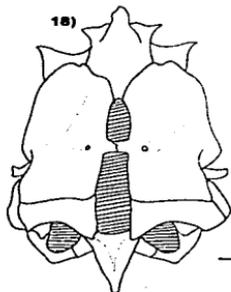
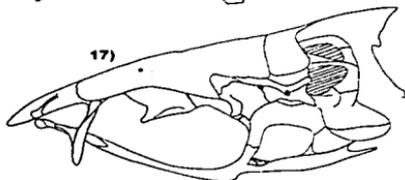


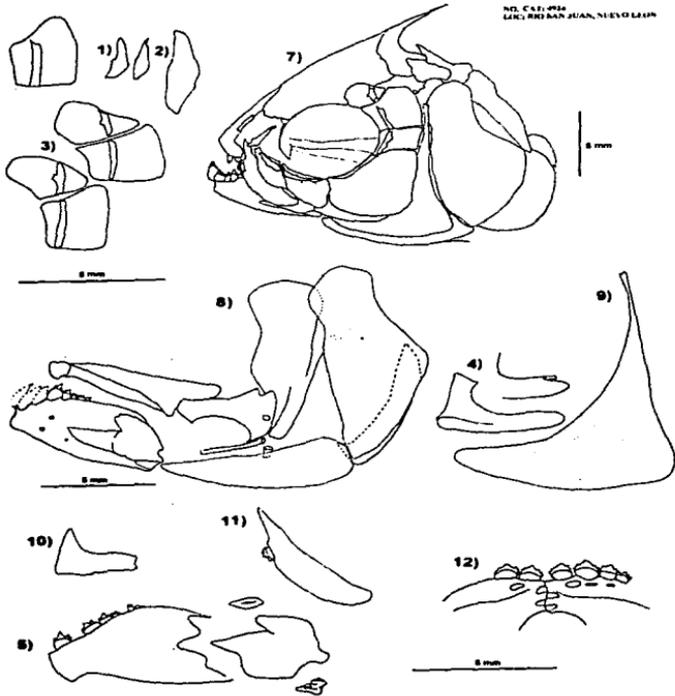


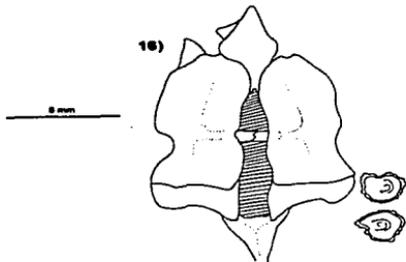
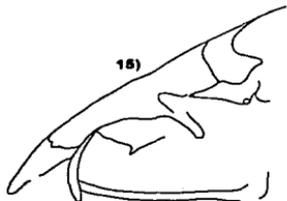
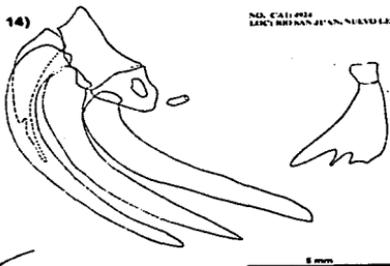
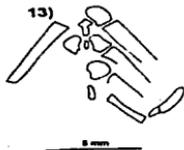


NO. CATI JNE  
LEON RINO BRAYO, TAMALEPAPA

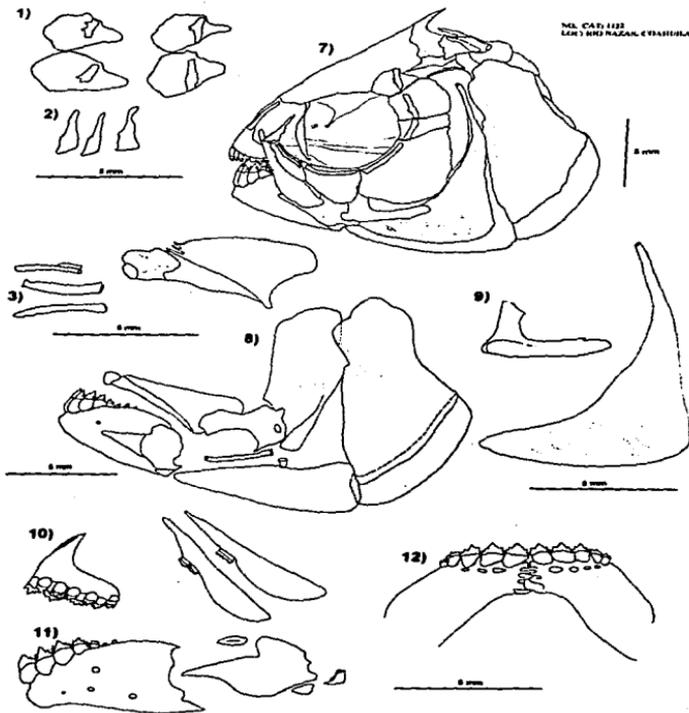
LAMINA V cont.

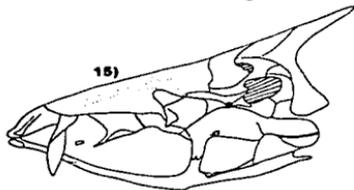
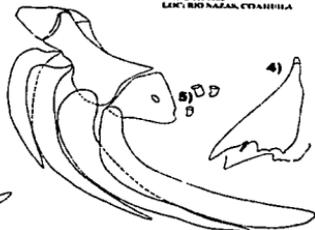
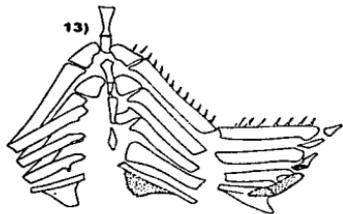




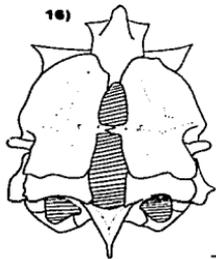


ML. CAT. 1122  
LEN. HRS NAZAR. C. CRISTINA

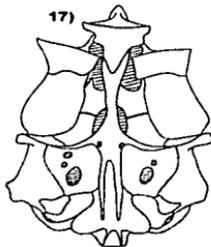


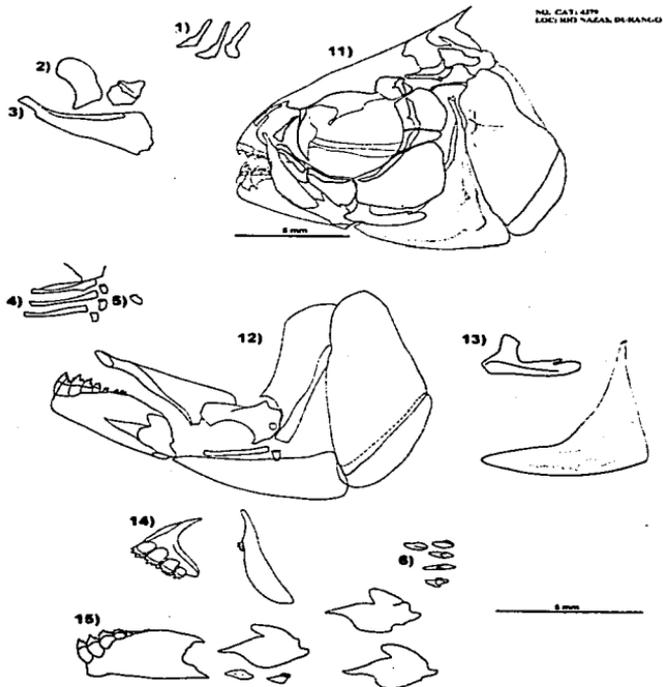


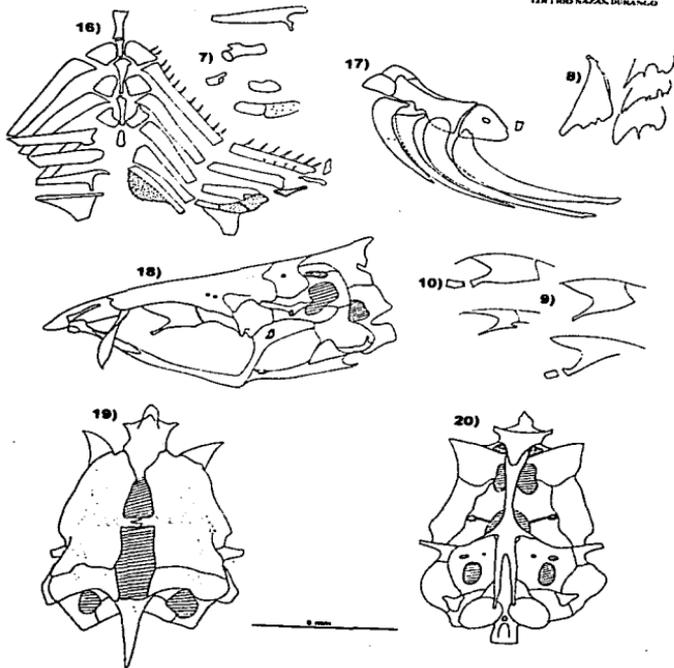
2 mm

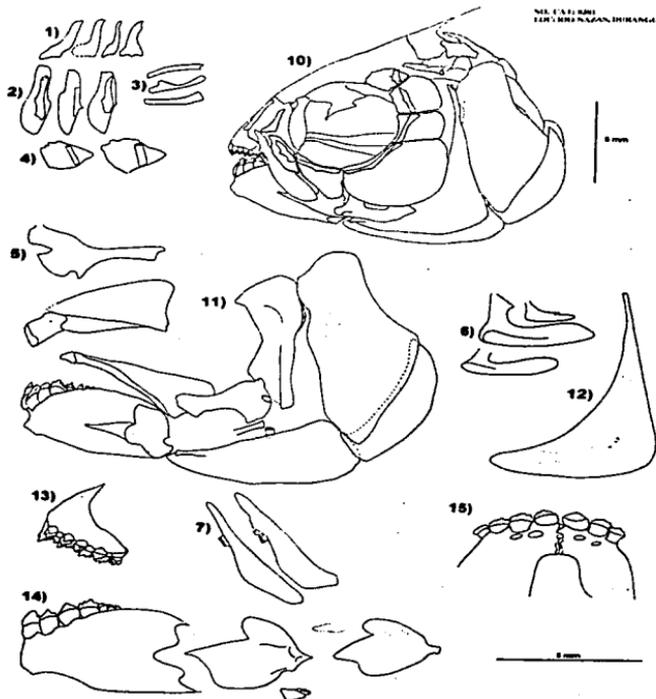


2 mm



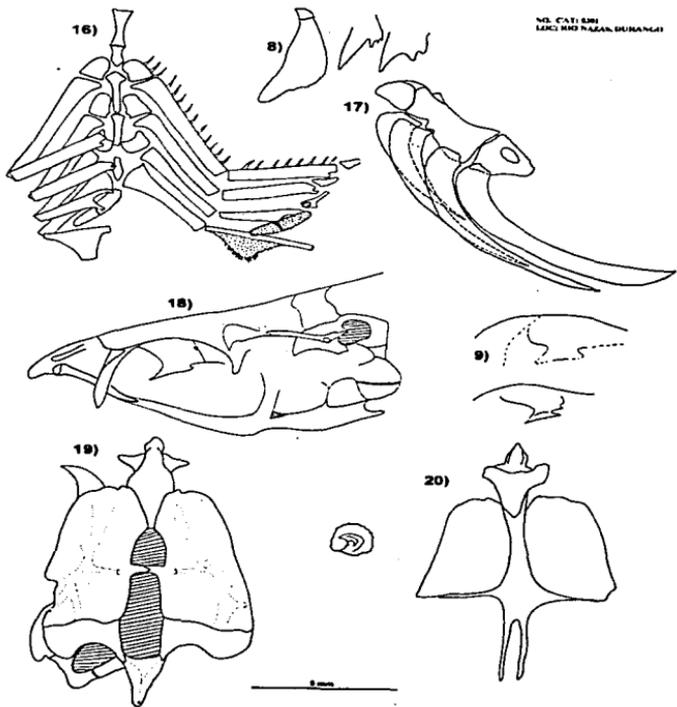






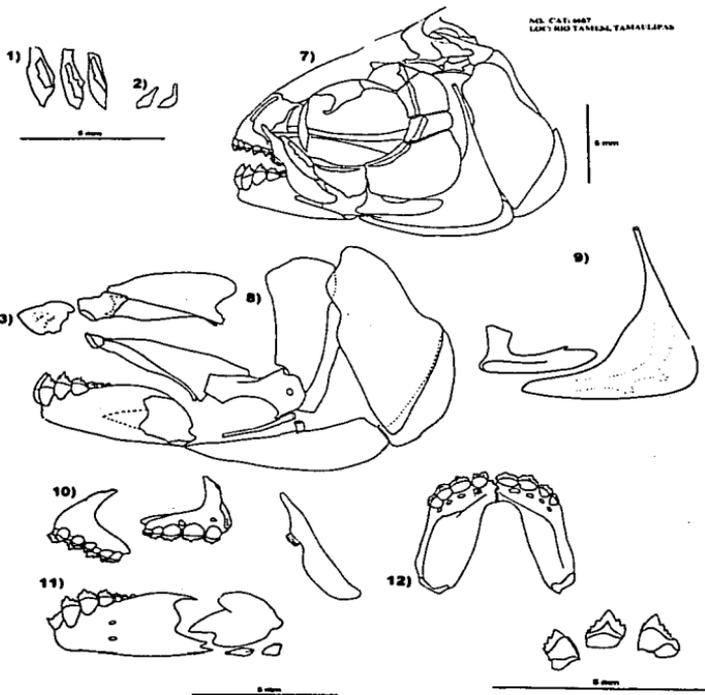
NO. CAT. 684  
LACI (MID. PASAN, BURANGI)

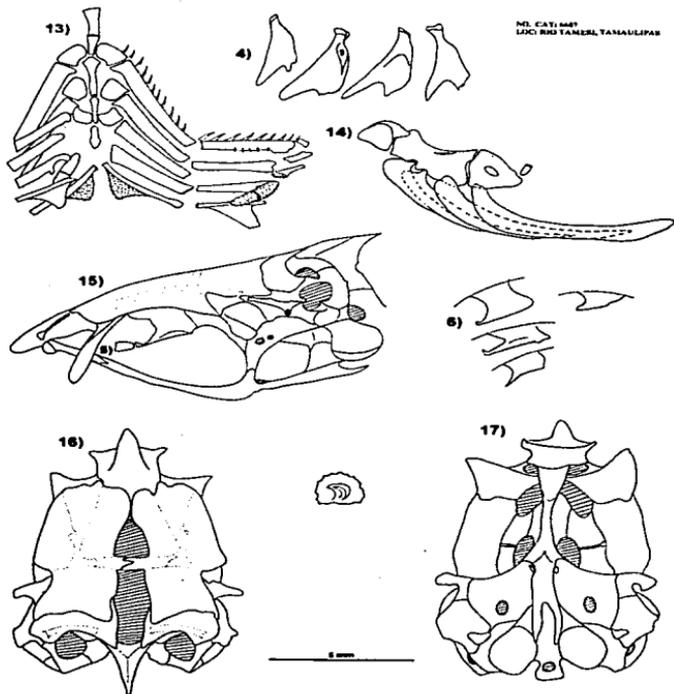
LAMINA IX cont.



DEL. CAT. 0667  
LANT' NHO TAIHANG, TAMAU LIPAN

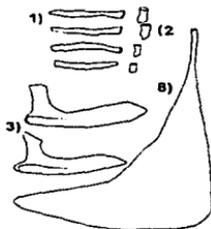
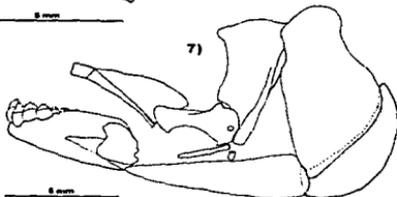
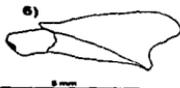
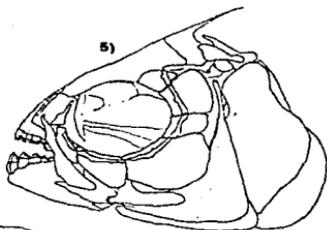
LAMINA X

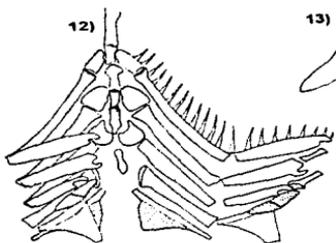




NO. CAT. 4487  
LUCO RING TAMELIL, TANAUULIPAN

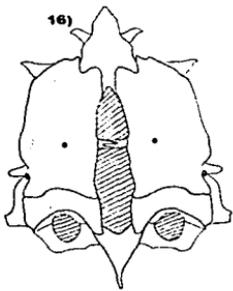
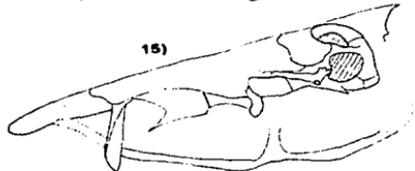
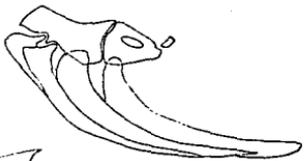
LAMINA X cont.



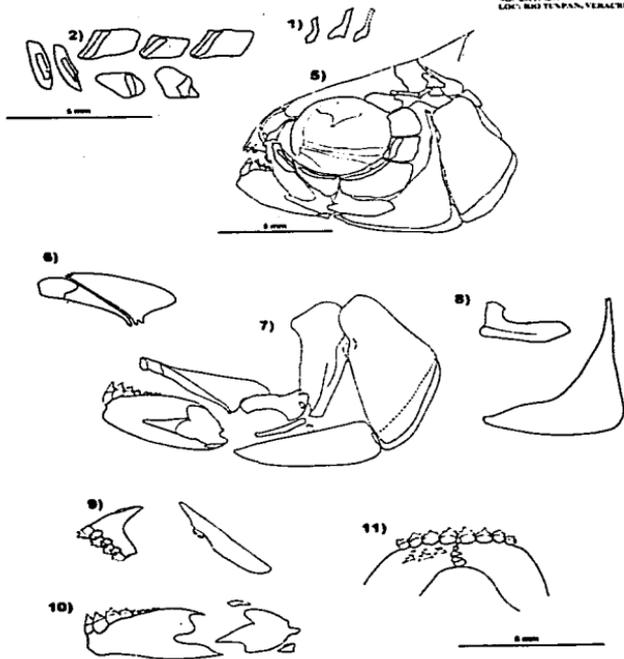


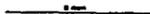
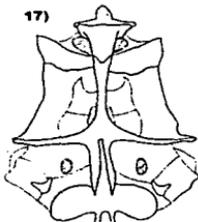
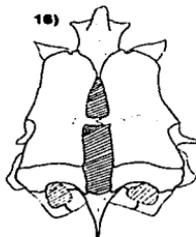
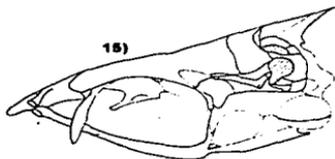
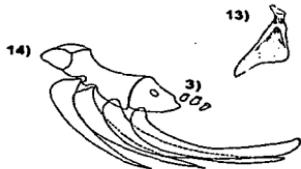
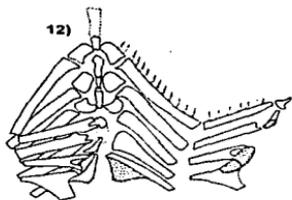
NO. CA 1, 1941  
LECI MO ET CHARAN, SERAE N. 6

LAMINA XI cont.



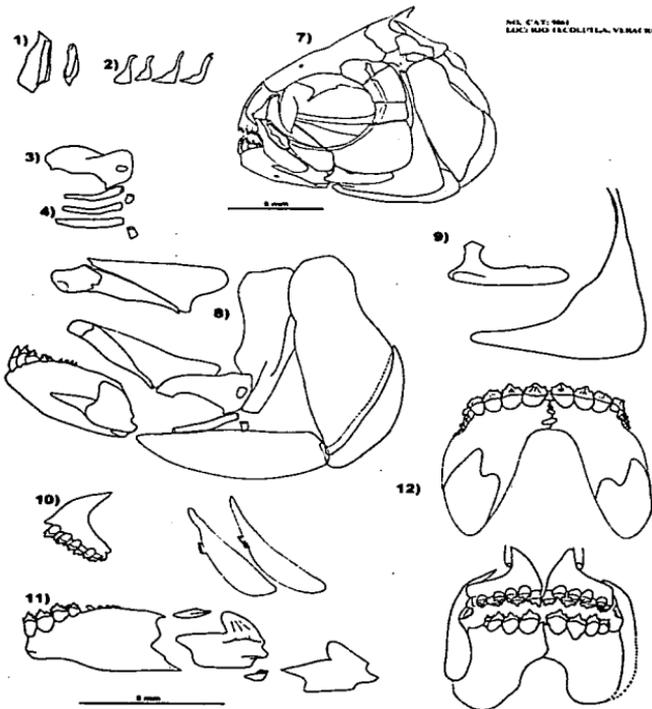
8 mm

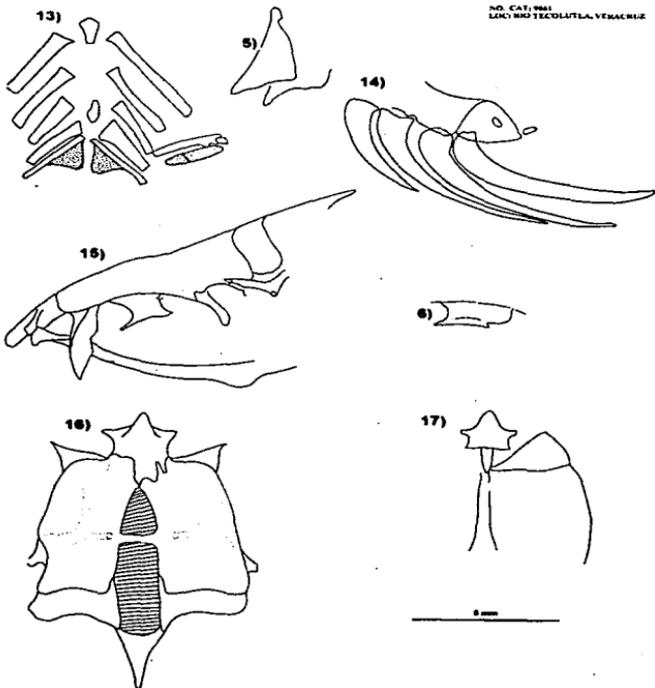


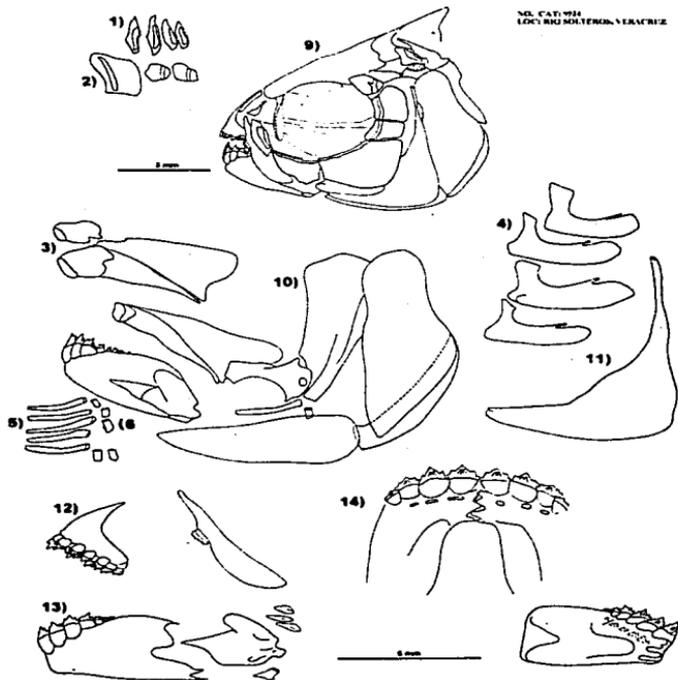


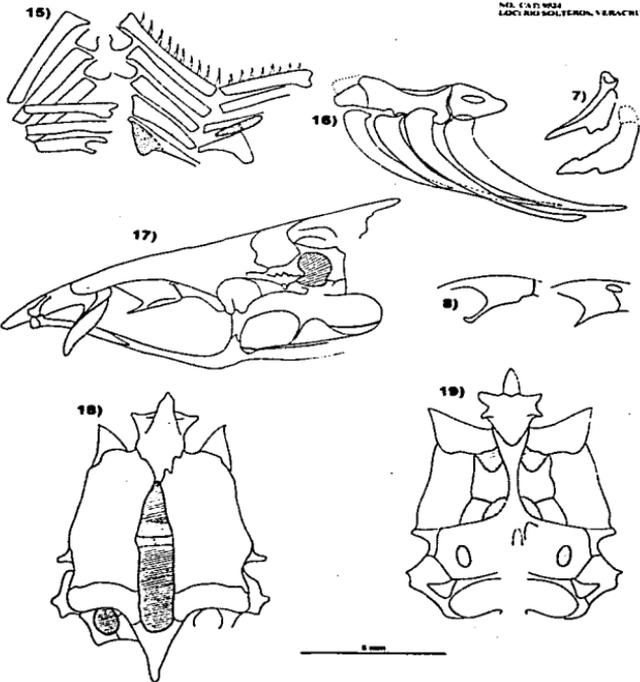
MIL. CAT. 984  
LACU MAG. TEOLOTELA, VER. MEX.

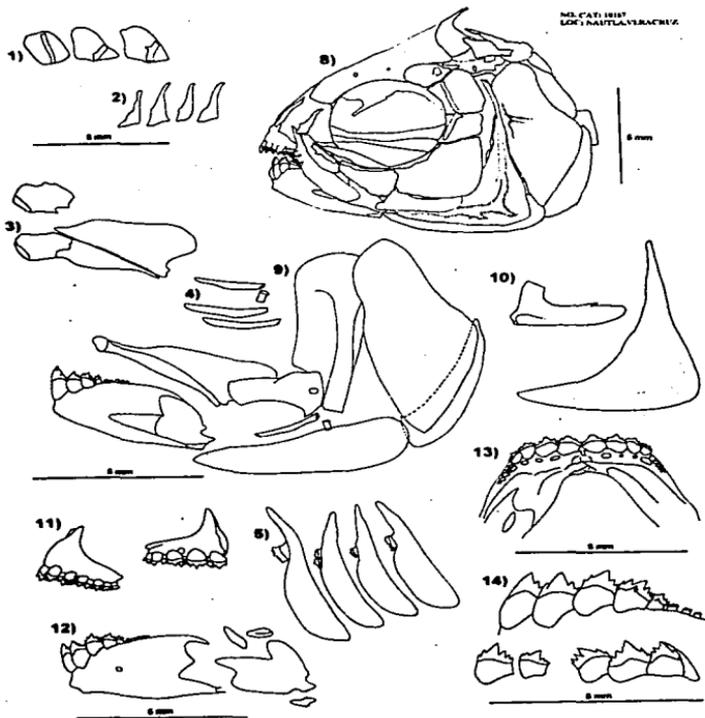
LAMINA XIII

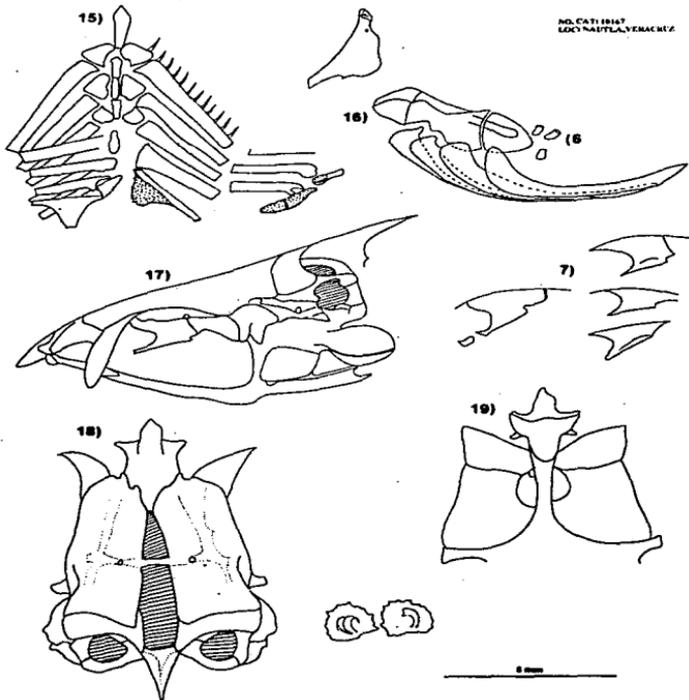


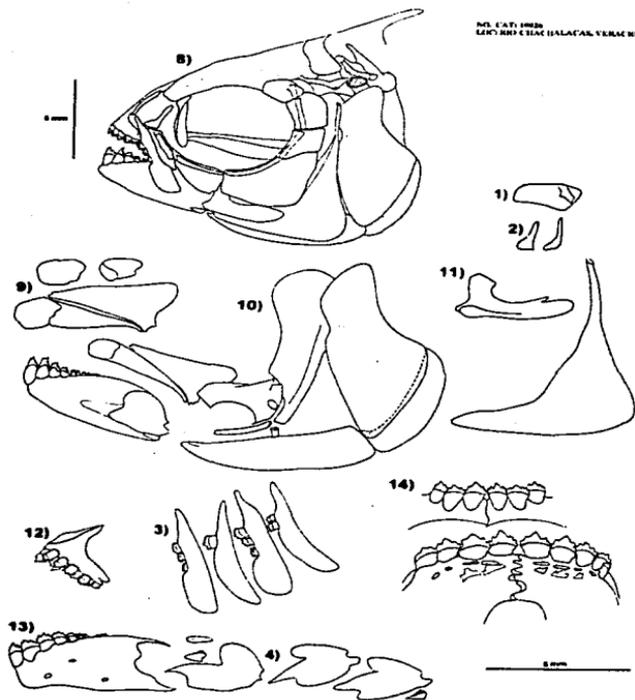


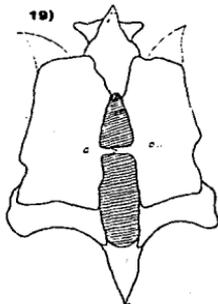
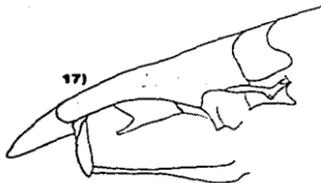
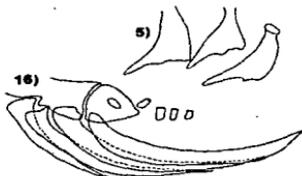
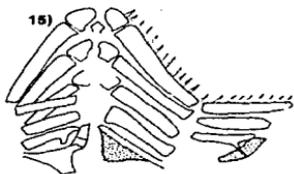


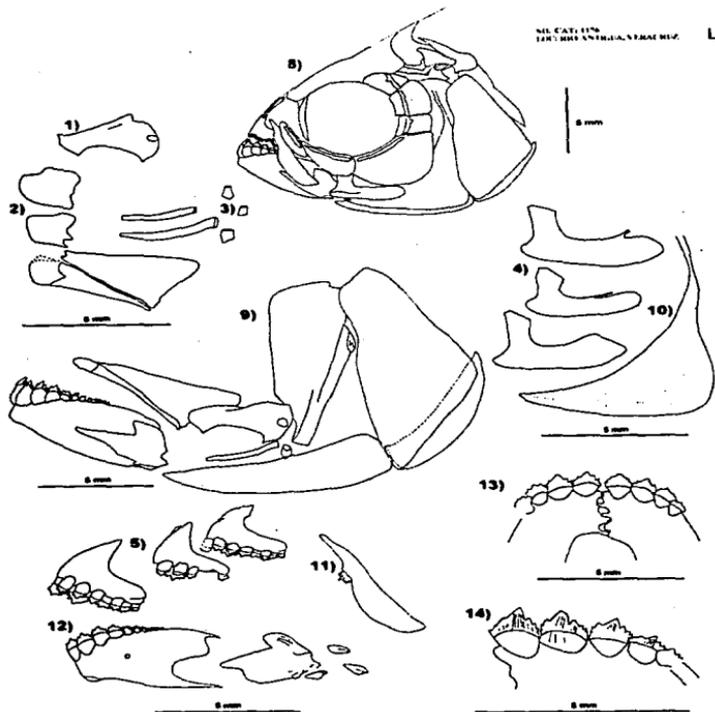


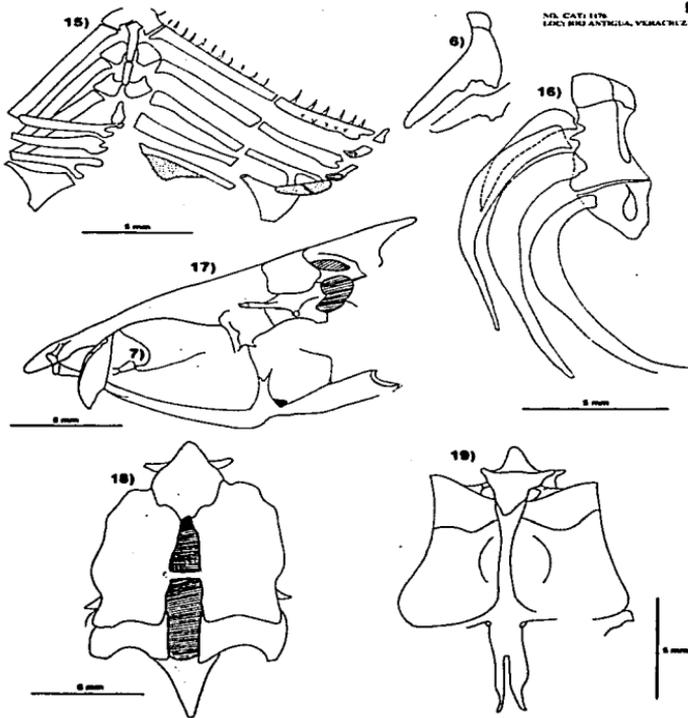


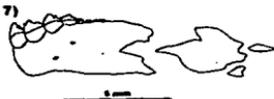
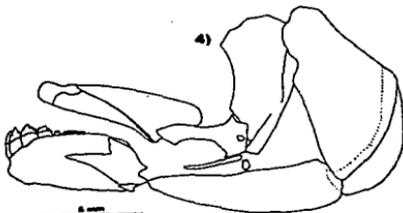
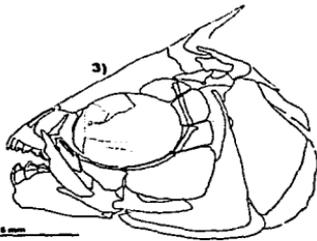
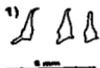




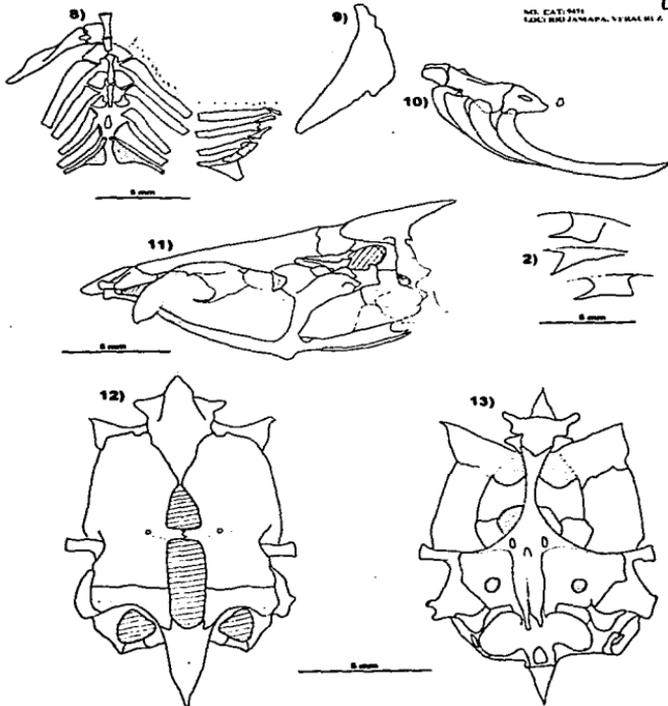




ML CAT. 1176  
L2(C) MID ANTENNA, VERACRUZ

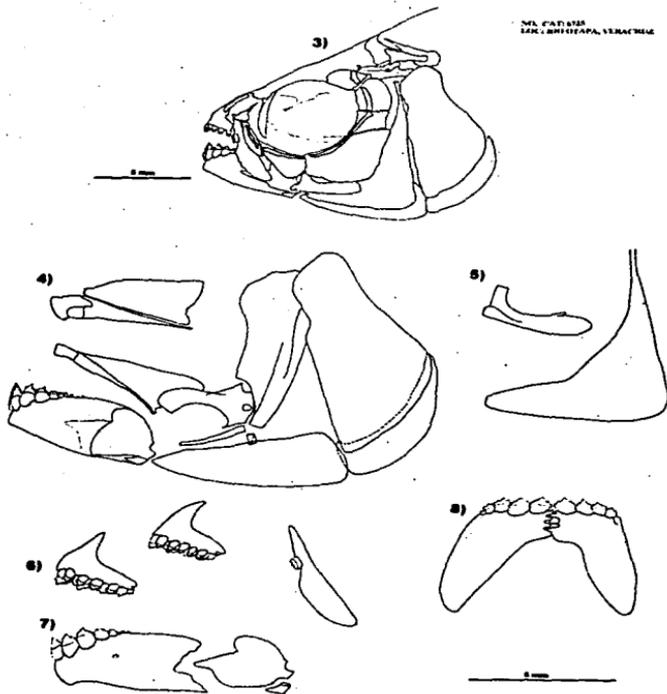


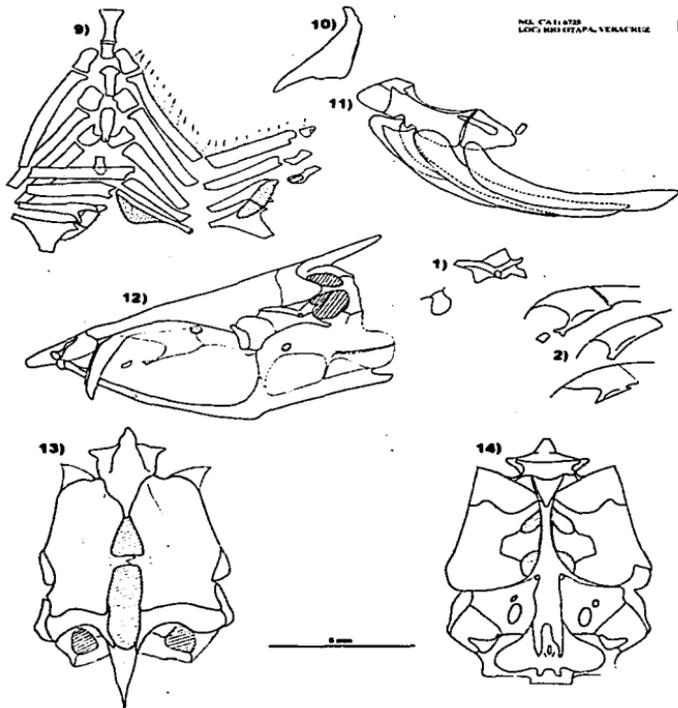
MS. CAT. 941  
 EAST IND. MUSEUM, STRAITS SETTLEMENTS



MOL. PARASITOL.  
EXPL. BRITISH MUSE, SERAPHEUM

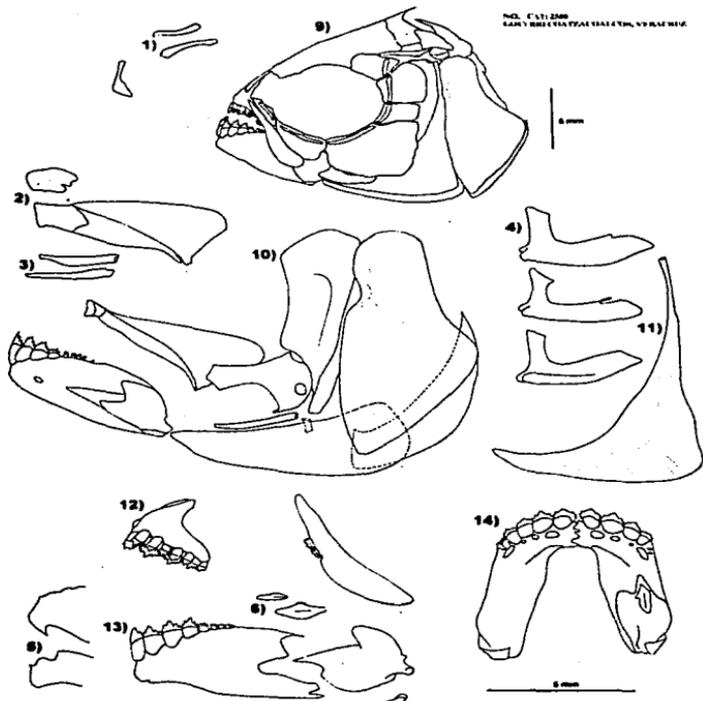
LAMINA XIX

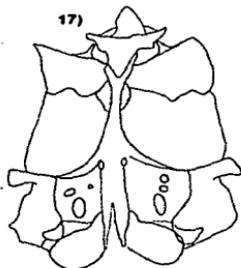
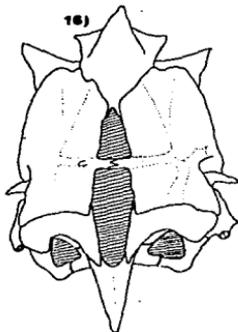
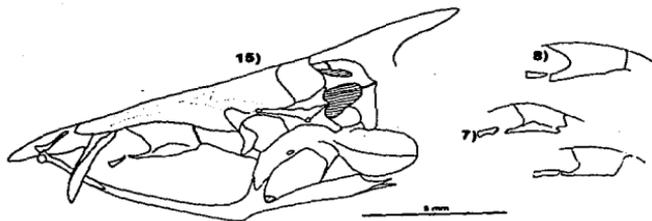


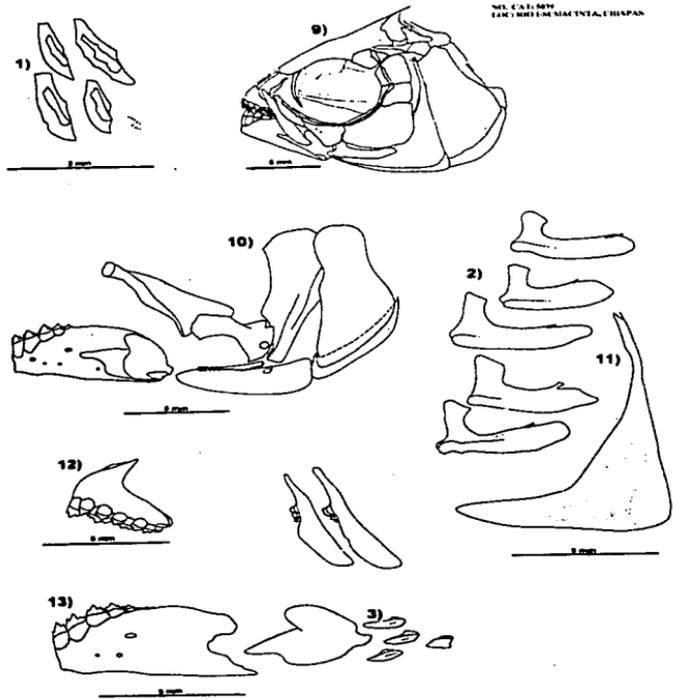


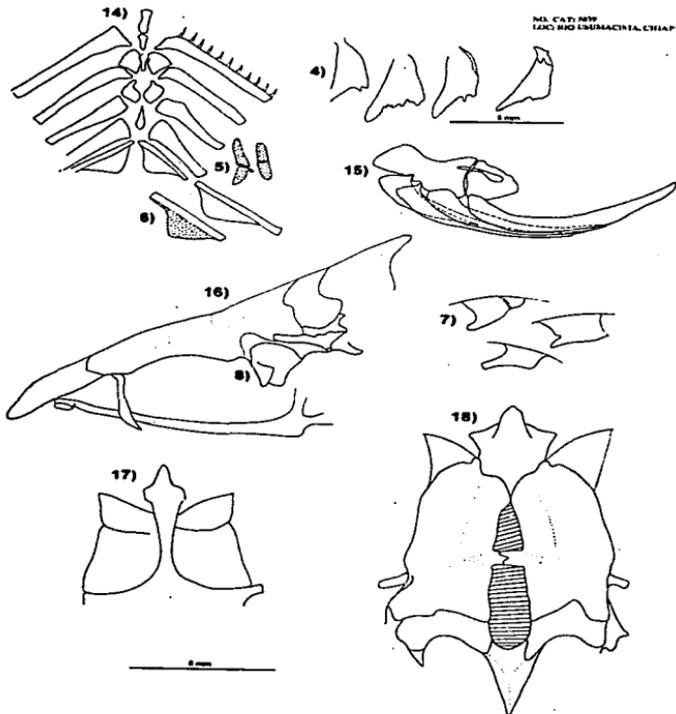
NO. C 511 2500  
LARRY W. BIRD, U.S. GEOLOGICAL SURVEY, WASHINGTON, D. C.

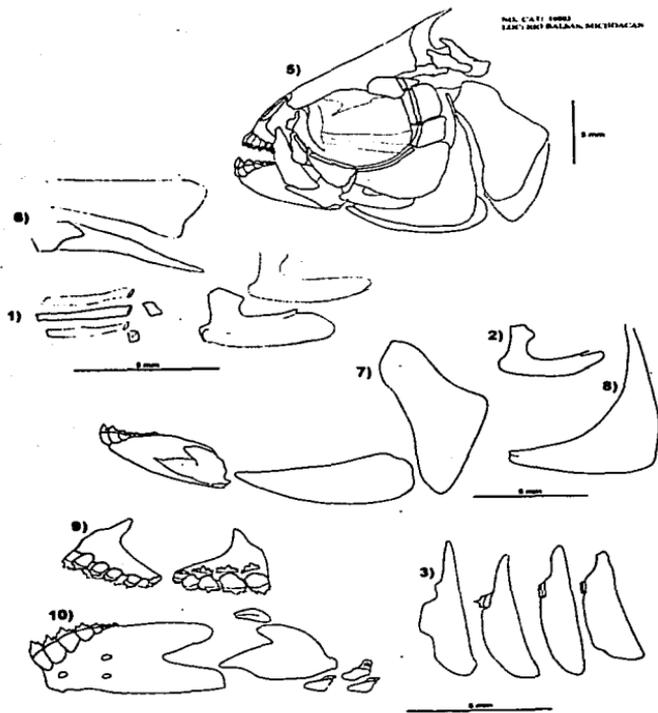
LAMINA XX

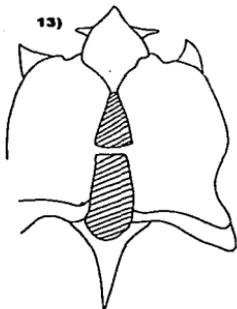
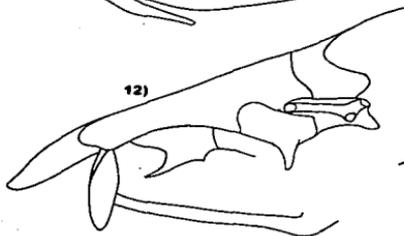
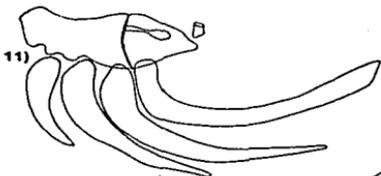


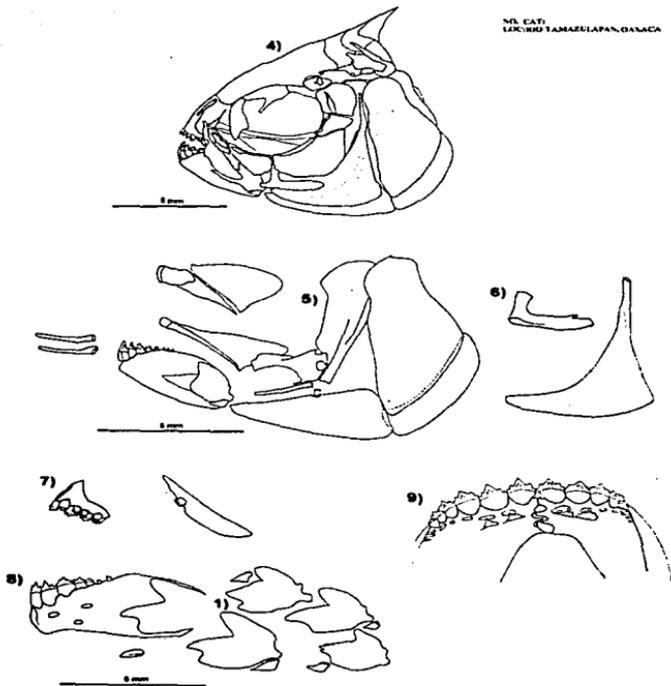


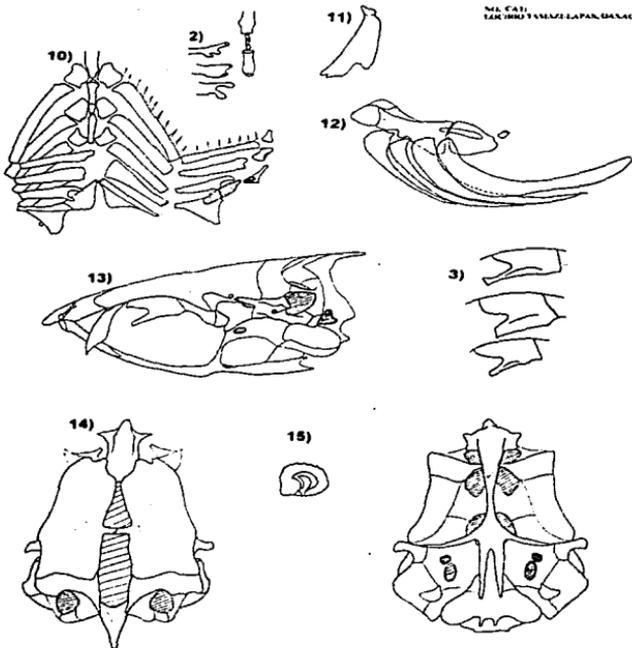




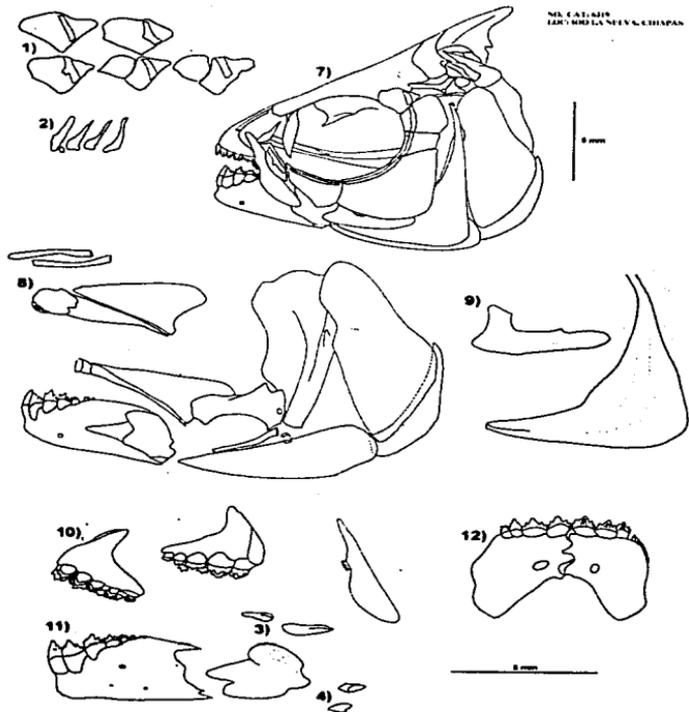


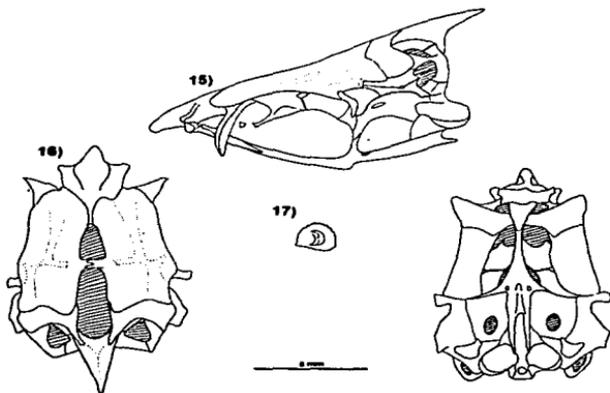
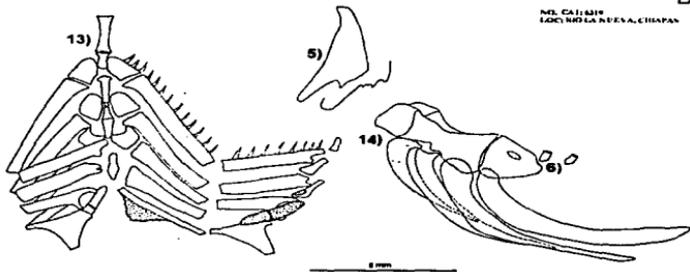


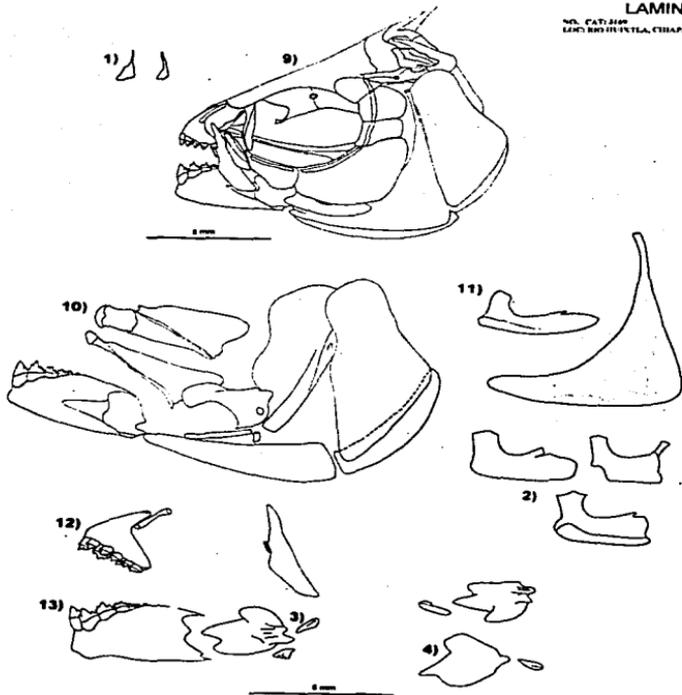


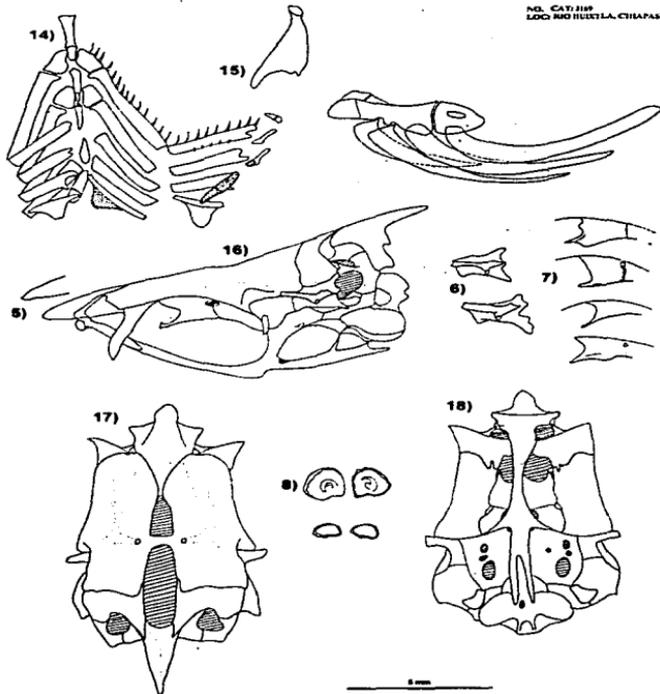


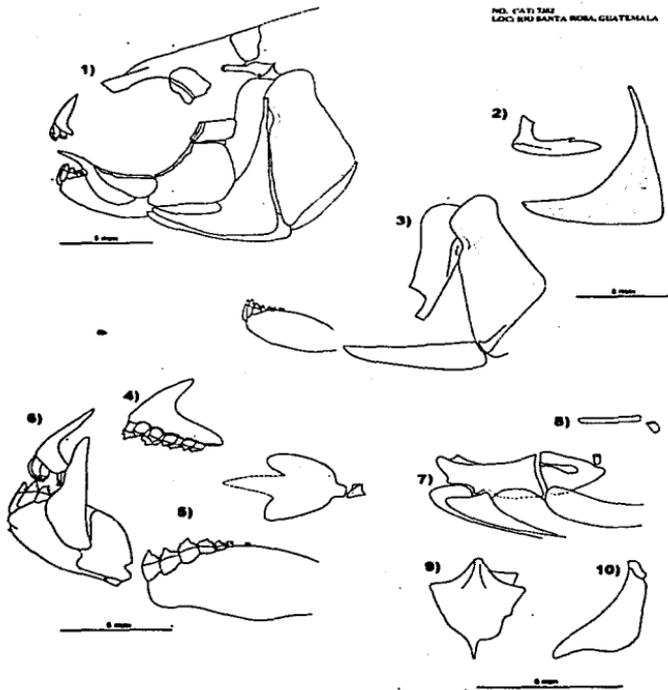
5 mm



MEX. CAT. 14219  
LACU. RIO LA NEVE S. CHIAPAN







NoCat.	NAS	ANT	INF I	INF VI	ORBF	MAX	INHI	SIM	CUA	UHI	PAL	MEC	OTROS
1122		+			+		+	+	+	+			
1176					?		+	+	+	+			METP
2580	+				+				+			+	RINO, DEN
3169		+			+				+				ART, BASIB
3932			+		+								RINO
4379		+			+		+			+			INF IV, INF I
4924		+			+				+				ESF
5879			+		+					+		+	
6319		+		+						+			
6687		+	+		+					+		+	
6725					+								
6944					+	+				+			HIO, METP
7271		+											ANG
7382													
8301	+	+	+		+				+	+			
9379		+			+		+						
9471					+								
9524			+	+	+		+		+				
9641					+		+		+	+			
9861		+	+	+	+		+		+				
10026					+	+				+			ART
10167		+			+	+		+					
10803					+	+		+	+				
TAM					+								ART

Tabla 3. - Relación de elementos óseos que más variaron en cada población estudiada.

ANG (angular), ANT (anterorbital), ART (articular), BASIB (basibranchial), CUA (cuadrado), DEN (dentario), ESF (esfenotico), HIO (hiomandibular), INF I (infraorbital I), INF VI (infraorbital VI), INHI (interhial), MAX (maxilar), MEC (hueso de meckel), METP (metapterigoides), NAS (nasal), ORBF (orbitoesfenoides), PAL (palatinos), RINO (rinoesfenoides), SIM (simplicético), UHI (urohial).

LOCALIDAD	No. CATAL.		No. DE CUSPIDES DENTARIO IZQUIERDO					No. DE CUSPIDES DENTARIO DERECHO						
			INDIET 1	INDIET 2	INDIET 3	INDIET 4	INDIET 5	INDIET 1	INDIET 2	INDIET 3	INDIET 4	INDIET 5		
COAHUILA R. CONCIOS	6944	MODA	ND	7	6	6	3	9	6	7	5	5	1	ND
		MIN	3	4	5	5	3	9	5	7	5	5	1	8
		MAX	7	7	6	6	4	9	7	7	6	7	4	10
COAHUILA R. SALADO	7271	MODA	5	6	6	7	ND	9	5	6	6	5	3	8
		MIN	3	4	4	5	3	4	4	4	5	3	3	7
		MAX	3	4	4	5	3	8	4	5	4	5	3	7
TAMAULIPAS R. ALAMO	3932	MODA	5	5	5	5	4	ND	5	5	5	5	3	ND
		MIN	5	5	4	4	3	7	4	4	4	5	3	8
		MAX	5	6	6	5	4	11	5	5	5	6	5	11
NVO. LEON R. SAN JUAN	4924	MODA	7	7	6	ND	ND	10	ND	ND	6	ND	ND	11
		MIN	5	6	6	3	7	10	5	6	6	6	5	9
		MAX	7	7	6	8	7	10	7	7	6	7	5	11
COAHUILA R. NAZAS	1122	MODA	6	6	6	6	5	9	6	6	6	6	5	10
		MIN	5	6	6	5	3	7	5	6	6	6	3	8
		MAX	6	7	6	6	5	11	6	7	6	6	5	10
DURANGO R. NAZAS	4379	MODA	6	6	6	5	5	10	6	6	6	5	5	11
		MIN	6	6	6	5	4	10	6	6	5	5	4	11
		MAX	6	6	6	6	5	10	7	6	7	6	5	11
DURANGO R. NAZAS	8301	MODA	6	6	6	5	4	ND	7	6	6	6	4	9
		MIN	5	5	6	5	3	7	5	5	5	3	3	8
		MAX	7	7	7	7	5	10	7	7	7	6	5	11
TAMAULIPAS R. TAMESI	6687	MODA	7	6	6	6	4	9	7	6	5	5	4	ND
		MIN	6	3	6	5	3	7	6	6	5	5	4	7
		MAX	7	6	6	6	5	10	7	6	6	5	5	9
VERACRUZ R. CUCHARAS	4641	MODA	6	7	6	6	5	10	7	7	5	6	5	11
		MIN	6	6	4	5	4	9	5	6	3	5	4	9
		MAX	7	7	6	6	5	12	7	7	6	6	5	11
VERACRUZ R. TUXPAN	9379	MODA	5	6	6	5	5	9	5	6	6	6	3	10
		MIN	5	6	5	5	3	8	5	6	5	6	3	10
		MAX	7	6	6	6	5	11	5	6	6	6	4	11
VERACRUZ R. TECOLUTLA	9861	MODA	7	6	6	6	ND	ND	7	6	6	5	ND	ND
		MIN	6	6	5	5	3	10	6	5	5	5	3	9
		MAX	7	7	6	6	5	11	7	7	6	6	4	10
VERACRUZ R. CONJ R	9524	MODA	7	7	6	6	5	6	5	7	6	6	ND	11
		MIN	4	5	3	4	4	6	5	6	6	5	7	9
		MAX	7	7	6	7	5	11	7	7	6	6	11	11
VERACRUZ R. NAUTLA	10167	MODA	7	7	6	7	5	9	6	6	6	6	5	10
		MIN	5	5	6	5	5	8	6	5	5	6	5	10
		MAX	7	7	7	7	6	10	6	6	6	6	5	11

Tabla 4 - Datos de las cuspides de los primeros cinco dientes del dentario de las poblaciones estudiadas

LOCALIDAD	No. CATAL.		No. DE CUSPIDES DENTARIO IZQUIERDO					No. DE CUSPIDES DENTARIO DERECHO					
			DIEN- TE 1	DIEN- TE 2	DIEN- TE 3	DIEN- TE 4	DIEN- TE 5	DIEN- TE 1	DIEN- TE 2	DIEN- TE 3	DIEN- TE 4	DIEN- TE 5	
VERACRUZ R. CHACIALA- CAS	10026	MODA MIN MAX	7 7 7	7 6 8	6 6 6	6 5 7	6 5 6	11 9 11	7 6 7	6 6 6	6 6 6	5 5 7	9 9 12
VERACRUZ R. ANTIQUA	1176	MODA MIN MAX	5 5 7	6 6 7	6 5 7	6 5 7	5 5 7	ND 9 12	5 5 7	ND 5 8	6 5 8	6 5 7	ND 9 11
VERACRUZ R. JAMAPA	9471	MODA MIN MAX	7 5 7	7 5 7	6 5 6	5 5 7	5 3 7	5 9 11	7 5 7	7 5 6	7 5 7	6 3 6	ND 8 11
VERACRUZ R. OTAPA	6725	MODA MIN MAX	6 5 7	6 6 6	6 5 7	6 6 5	5 4 7	ND 10 13	7 3 7	ND 1 7	6 4 6	6 5 6	ND 9 13
VERACRUZ R. COATZA- COALCOS	2580	MODA MIN MAX	5 5 5	6 6 6	6 6 6	5 3 6	4 8 10	5 10 10	6 3 6	6 5 6	6 5 6	5 3 6	10 10 11
CHIAPAS R. USUMACIN- TA	5879	MODA MIN MAX	5 5 7	6 5 6	6 5 6	5 3 6	ND 3 12	ND 3 7	5 4 7	6 5 6	4 5 6	5 5 6	7 7 11
MICHOACAN R. BALSAS	10803	MODA MIN MAX	7 6 7	6 6 7	6 6 6	6 5 6	ND 8 8	5 8 8	5 5 7	6 6 6	6 5 6	6 5 6	5 6 6
OAXACA TAMAZULA- PAN	S/N	MODA MIN MAX	5 5 7	5 5 6	5 5 5	5 3 5	8 7 9	5 7 9	5 5 5	5 5 6	5 5 6	5 5 6	3 7 9
CHIAPAS R. LA NUEVA	6319	MODA MIN MAX	7 6 7	7 5 7	6 4 6	6 4 5	5 6 10	9 6 10	7 4 7	7 5 7	6 5 6	5 5 6	9 7 9
CHIAPAS R. HUIXTLA	3169	MODA MIN MAX	5 5 5	5 5 6	5 5 5	5 4 5	4 7 9	7 7 9	5 5 6	6 6 6	6 5 5	5 5 6	ND 3 6
GUATEMALA R. STA. ROSA	7382	MODA MIN MAX	ND 6 6	6 6 6	6 6 6	5 5 6	5 8 10	ND 10 10	6 5 6	6 5 6	6 5 6	6 5 6	ND 5 10

Tabla 4.- Datos de los cúspides de los primeros cinco dientes del dentario de las poblaciones estudiadas

LOCALIDAD	# CATALOGO	PREMAXILAR		MAXILAR		
		# DIENTES FILA 2 EXTERNA	# DIENTES FILA 1 INTERNA	# DIENTES	# CUSPIDES	
CHIHUAHUA	6944	MODA	4		1	ND
R. Conchos		#CUSPIDES	3	3 Y 6		
COAHUILA	7271	MODA	4	5	1	ND
R. Salado		#CUSPIDES	3 Y 4	3 Y 4		
TAMAULIPAS	3932	MODA	4	5	1	ND
R. Alamo		#CUSPIDES	3	5		
NVO. LEON	4924	MODA	ND	ND	1	ND
R. San Juan		#CUSPIDES	ND	ND	ND	ND
COAHUILA	1122	MODA	4	5	1	7
R. Nazas		#CUSPIDES	3 Y 4	5		
DURANGO	4379	MODA	3	5	1	6
R. Nazas		#CUSPIDES	3 Y 4	5		
DURANGO	8301	MODA	4	5	1	5
R. Nazas		#CUSPIDES	3 Y 5	5 Y 6		
TAMAULIPAS	6687	MODA	4	5		8
R. Tamesí		#CUSPIDES	3 Y 4	6 Y 7		
VERACRUZ	9641	MODA	4	4	1	ND
R. Cucharas		#CUSPIDES	3	4 Y 6		
VERACRUZ	9379	MODA	4	5	1	8
R. Tuxpan		#CUSPIDES	3	4 Y 6		
VERACRUZ	9861	MODA	4	4	1	ND
R. Tecolutla		#CUSPIDES	3 Y 5	4 Y 6		
VERACRUZ	9524	MODA	4	5	2	6
R. Corj. 8		#CUSPIDES	3	4 Y 6		
VERACRUZ	10167	MODA	4	5	1	ND
R. Nautla		#CUSPIDES	3 Y 4	6 Y 7		
VERACRUZ	10026	MODA	4	5	1	ND
R. Chachalacas		#CUSPIDES	3 Y 4	5 Y 7		
VERACRUZ	1176	MODA	4	5	1	ND
R. Antigua		#CUSPIDES	4	5		
VERACRUZ	9471	MODA	4	3	1	7
R. Jamapa		#CUSPIDES	3 Y 4	4 Y 6		
VERACRUZ	6725	MODA	4	5	1	ND
R. Otapa		#CUSPIDES	3 Y 5	4 Y 5		
VERACRUZ	2580	MODA	3	5	ND	ND
R. Coatzacoalcos		#CUSPIDES	3 Y 4	5 Y 6		
CHIAPAS	5879	MODA	4	5	1	4
R. Usumacinta		#CUSPIDES	3 Y 5	3 Y 6		
MICHOACAN	10803	MODA	3	4	1	6
R. Balsas		#CUSPIDES	3 Y 4	4 Y 6		
OAXACA	s/n	MODA	4	4	1	ND
Tamazulapan		#CUSPIDES	3	3 Y 5		
CHIAPAS	6319	MODA	4	5	1	6
R. La Nueva		#CUSPIDES	3 Y 5	4 Y 7		
CHIAPAS	3169	MODA	4	5	1	ND
R. Huixtla		#CUSPIDES	3	3 Y 5		
GUATEMALA	7382	MODA	4	5	1	ND
R. Sta. Rosa		#CUSPIDES	3	4 Y 6		

Tabla 5.- Datos de número de dientes y número de cúspides del premaxilar y maxilar