

00361



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

REVISION DEL GENERO *Priapella*

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

(BIOLOGIA)

P R E S E N T A :

HECTOR SALVADOR ESPINOSA PEREZ

DIRECTORA DE TESIS: M. EN C. PATRICIA FUENTES MATA

MEXICO, D.F.

2000



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

REVISIÓN DEL GÉNERO *Priapella*

Que para obtener el grado de Maestría

PRESENTA

Héctor Salvador Espinosa Pérez

TABLA DE CONTENIDO

Agradecimientos.....	i
Resumen.....	ii
Introducción.....	1
Hipótesis.....	2
Objetivo.....	3
Antecedentes.....	4
Revisión Histórica.....	5
Métodos.....	7
Abreviaturas.....	9
Resultados.....	10
Taxonomía.....	10
Diagnos del género <i>Priapella</i>	10
Diagnos de las especies.....	12
<i>Priapella bonita</i>	12
<i>Priapella intermedia</i>	15
<i>Priapella compressa</i>	13
<i>Priapella olmecae</i>	16
Osteología.....	17
Cráneo.....	17
Maxilar.....	24
Mandíbula.....	25
Aparato opercular.....	26
Arcos branquiales.....	27
Vértebras.....	28
Aleta caudal.....	28
Aleta dorsal.....	29
Aleta pectoral.....	30
Aleta y cintura pélvica.....	30
Suspensorio gonopódico.....	30
Gonopodio.....	33
Análisis filogenético.....	35
Relaciones.....	36
Relación entre géneros.....	38
Biogeografía y distribución.....	39
Discusión.....	43
Conclusiones.....	47
Apéndice 1.....	48
Apéndice 2.....	50
Literatura citada.....	52

AGRADECIMIENTOS

En especial deseo reconocer a la M. en C. Patricia Fuentes Mata directora del trabajo, a sí como a los sinodales del trabajo, que más que serlo son amigos y guías: Dr. Samuel Gómez Aguirre, M. en C. Alicia Durán González, Dr. Atilano Contreras, Dr. Shelton P. Applegate, Pindaro Díaz Jaime y Martha Reguero Reza. A todos ellos mi más profundo aprecio por su confianza.

Debo de agradecer a los Dr. Barry Chernoff y Mary Anne Rogers del Field Museum el préstamo de los paratipos de *P. bonita*, así como también al Dr. Edmundo Díaz Pardo de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas el préstamo de material de referencia de *P. intermedia*.

Por último deseo manifestar la ayuda prestada en diferentes partes del trabajo a los colegas y amigos: Leticia Huidobro C., Angélica Daza Z., Ernesto Mendoza V. y Nicolás Álvarez P.

A Héctor y Alejandro

RESUMEN

Por medio del análisis osteológico y morfológico de las cuatro especies que integran el género *Priapella*, así como de cuatro grupos externos integrados por: *Xiphophorus variatus*, *Gambusia hispaniola*, *Poeciliopsis gracilis* y *Poecilia reticulata*, especies pertenecientes a otros géneros de la Familia Poeciliidae, se determinaron las relaciones que definen al género *Priapella*. Como resultado se presentan los caracteres que se consideraron para cada una de las especies y se ofrece por medio de un cladograma el análisis filogenético. Se caracteriza al género como monofilético, no pudiendo resolver en el análisis al grupo hermano a partir de las relaciones que guardan con las especies usadas como grupos externos. También se realizó un análisis de la distribución actual de las especies a partir del análisis previo y se explica desde el punto de vista vicariante las relaciones del origen, distribución y posibles relaciones.

INTRODUCCIÓN

En el presente trabajo se hace una revisión sistemática o taxonómica del género *Priapella* (PISCES: Cyprinodontiformes: Poeciliidae), con el fin de reconocer sus posibles relaciones filogenéticas por medio del método cladístico de Hennig (1968), el cual considera el postulado Darwiniano de la evolución y rescata las formas tradicionales de hacer taxonomía, haciendo innovaciones que van desde el lenguaje hasta los métodos. En el caso particular de la ictiofauna, son muchos ya los trabajos realizados con esta metodología, en especial en los Cyprinodontiformes (Parenti, 1981), ya que estos peces constituyen un grupo idóneo para probar las relaciones monofiléticas que existen entre las especies.

Entre las principales características biológicas de los pecílidos, se encuentran, el tener una alta diversidad específica, ser vivíparos, el presentar una fertilización interna y en el caso de los machos, detentar una estructura gonopodial que modifica la aleta anal; estas son algunas de las razones, por las que este grupo de peces, parece haber sido el objeto de estudio de muchos investigadores, en áreas que van desde la genética molecular a la biogeografía vicariante (Parenti y Rauchenberger, 1989). Los poecílidos además de poseer una alta diversidad, tienen una amplia distribución en el continente americano y en México en particular.

El género *Priapella* ha sido poco estudiado y hasta el momento sólo se ha llegado a obtener el conocimiento de la taxonomía de las cuatro especies que lo componen. Estas representan endemismos notables, lo cual hace posible que éstas, al ser estudiadas incrementen nuestro entendimiento acerca de la evolución del grupo, lo cual justifica el principal objeto del presente trabajo, que pretende demostrar la monofilia del grupo, es decir que las cuatro especies descienden de un ancestro común único. Sin embargo para llegar a determinar, los caracteres que influyen para probar que existen las relaciones genealógicas en este grupo de especies, es necesario conocer los géneros que se relacionan con el taxa en cuestión. Así, de acuerdo a la metodología seguida, se utilizan varios grupos externos, entre ellos *Xiphophorus* que ha sido

considerado como grupo hermano del género *Priapella*. (Rosen y Bailey 1963; Meyer y Espinosa, 1991).

HIPÓTESIS

De acuerdo a la teoría darwinista la evolución de las especies ocurre de forma gradual con modificaciones. Entonces, se esperaría que en el caso del género estudiado, las diferentes especies muestren modificaciones osteológicas de tal forma que, si las especies están relacionadas por medio de caracteres morfológicos homólogos derivados (sinapomorfias), se podrá entonces demostrar que proceden de un solo linaje común (monofilia), dando por resultado conocer la genealogía del género. Por otro lado, la hipótesis alterna sería que no se presenten dichos caracteres o sus modificaciones y por lo tanto el origen sea desconocido y pudiesen ser agrupados los caracteres de varios grupos (polifilia).

considerado como grupo hermano del género *Priapella*. (Rosen y Bailey 1963; Meyer y Espinosa, 1991).

HIPÓTESIS

De acuerdo a la teoría darwinista la evolución de las especies ocurre de forma gradual con modificaciones. Entonces, se esperaría que en el caso del género estudiado, las diferentes especies muestren modificaciones osteológicas de tal forma que, si las especies están relacionadas por medio de caracteres morfológicos homólogos derivados (sinapomorfias), se podrá entonces demostrar que proceden de un solo linaje común (monofilia), dando por resultado conocer la genealogía del género. Por otro lado, la hipótesis alterna sería que no se presenten dichos caracteres o sus modificaciones y por lo tanto el origen sea desconocido y pudiesen ser agrupados los caracteres de varios grupos (polifilia).

OBJETIVOS

Por medio del análisis osteológico y morfológico de las cuatro especies que integran el género *Priapella*, así como de cuatro especies de otros géneros de la Familia Poeciliidae, se propone:

1. Determinar las características propias que separan evolutivamente a *Priapella* de otros géneros de la subfamilia Poeciliinae.
2. Caracterizar a las diferentes especies y conocer por medio de un análisis filogenético cuales son las relaciones genealógicas entre las especies y las que guarda *Priapella* con otros géneros de la subfamilia.
3. Llevar a cabo un análisis de la distribución actual de las especies y tratar de explicar su origen y relaciones.

ANTECEDENTES

El género *Priapella* ha sido poco estudiado, ya que sólo se conocen cinco trabajos, Meek (1904), Regan (1913), Álvarez (1948), Álvarez y Carranza (1952) y el de Meyer y Espinosa (1990), todos ellos descriptivos, siendo el último el único que trata las relaciones interespecíficas. Sobre la subfamilia Poeciliinae *sensu* Parenti (1989) se han realizado muchos trabajos acerca de la taxonomía y sistemática; ejemplo y principio de ellos es la magna y clásica obra de Rosen y Bailey (1963) sobre la estructura, zoogeografía y sistemática del grupo. A partir de ese trabajo una gran cantidad de autores se dedicaron al estudio de la sistemática y morfología de las especies y géneros de la familia. Rosen (1979), por ejemplo inicia los trabajos filogenéticos modernos de los peces, al hacer un estudio de revisión de los peces intermontanos de las cuencas de Guatemala, donde incluyó a los géneros *Heterandria* y *Xiphophorus*. No obstante, es hasta el trabajo de Parenti (1981) cuando se sientan las bases y se hace una revisión de las categorías superiores del Orden de los Cyprinodontiformes, ya que los poecilidos eran clasificados de acuerdo a Greenwood *et al.* (1966), dentro del grupo de los Atheriniformes y Atherinomorpha.

Otros trabajos recientes han contribuido a la taxonomía del grupo, sin embargo las relaciones filogenéticas y genealógicas han sido poco abordadas. Un trabajo que sí incluye consideraciones evolutivas es el de Maffe y Snelson (1989), donde se revisa a los peces de la familia Poeciliidae por su forma de reproducción, ecología y evolución, incluyendo algunas de las especies más importantes de la familia, revisando algunos aspectos fisiológicos y genéticos. A nivel genérico, el trabajo de Rauchenberger (1989) es posiblemente el único que ha presentado una revisión moderna, retomando la taxonomía tradicional basada en la osteología y presentando la filogenia del género *Gambusia*. Sobre los métodos cladísticos se debe decir que no muchos investigadores los usan actualmente involucrando el método osteológico, ya que las técnicas moleculares en boga han desalentado a estudiosos de la morfología en general. Solo restaría decir, que mucha de la taxonomía actual a nivel molecular, necesitará validarse en un futuro con trabajos de revisión morfológica.

Sobre la relación que guarda el género *Priapella* respecto a otros géneros, ya se mencionó que Rosen y Bailey (1963) y Meyer y Espinosa (1990), han indicado que el género *Xiphophorus* es el grupo hermano de *Priapella*. Sin embargo, ningún estudio filogenético ha demostrado lo anterior plenamente, incluso el autor ha recibido la sugerencia de R. R. Miller (com. pers.) en el sentido de que es difícil pensar que dichos géneros sean grupos hermanos, lo cual se intenta verificar en este trabajo. Rosen y Bailey (*op. cit.*) y Parenti y Rauchenberger (1989), incluyen dentro de la tribu de los Poeciliini a los géneros *Alfaro*, *Poecilia*, *Xiphophorus* y *Priapella*, aunque el primero de estos géneros no ha sido contrastado, en este trabajo ni en otros, por lo cual, se espera que esto sea hecho en un futuro, cuando sean obtenidas muestras de dicho taxa.

Revisión histórica

El género *Priapella* fue erigido en una revisión de la subfamilia Poeciliinae por Regan (1913), a partir de muestras, que el Museo Británico había recibido en donación del *Field Columbian Museum* de Chicago en 1905, provenientes de las extensas recolectas realizadas por el ictiólogo norteamericano Seth Eugene Meek en México y Centroamérica. Con anterioridad a la descripción del género, Regan (1906-1908), publicó en la magna *Biología Centrali-Americana*, una redesccripción parcial de la especie *Gambusia bonita*, la cual Meek (1904) había descrito originalmente en su trabajo *The fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec*. El ejemplar tipo de la especie es una hembra de 2.5 pulgadas (63 mm) de longitud, procedente de los tributarios altos de la Cuenca del Papaloapan, en Veracruz.

Los ejemplares, que consigna Meek, fueron depositados bajo el número de catálogo 4630 F.C.M., del *Field Columbian Museum*, hoy *Field Museum of Natural History* de Chicago. Este ejemplar, de acuerdo con Álvarez (1948), no se localizó durante la revisión del material ahí depositado, y en una visita del autor del presente estudio tampoco fue posible encontrarlo, por lo que se cree que se encuentra desaparecido.

En el estudio titulado *Contribución al conocimiento del género Priapella* de José Álvarez (*op. cit.*) menciona que por medio de C. J. Goodnight y su esposa, obtuvo 23 ejemplares de peces provenientes del arroyo colindante a las Ruinas de Palenque en Chiapas. Dichos ejemplares resultaron pertenecer al género *Priapella* y Álvarez designó a la especie con el nombre de *Priapella compressa*.

En 1950, en una expedición a los afluentes de la cabecera del río Coatzacoalcos en Oaxaca, Álvarez y Carranza (1952) recolectaron ejemplares de una forma ictiológica que posteriormente reconocieron como una tercera especie del género *Priapella*. Esta, al presentar medidas merísticas y morfométricas comprendidas entre las dos especies ya descritas, fue designada por los autores con el nombre de *P. intermedia*.

Después de varias colectas independientes en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, Meyer y Espinosa (1990) describieron conjuntamente una cuarta especie asignándole el nombre de *P. olmecae*. Ésta se distribuye en el río La Palma y en Laguna Escondida, de la cuenca del río Papaloapan.

MÉTODOS

Los ejemplares utilizados en el presente estudio se encuentran depositados en la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la UNAM (IBUNAM-P), con excepción de los ejemplares de *Priapella bonita*, los cuales se pidieron en préstamo al *Field Museum of Natural History* de Chicago (FMNH), E.U.A. Una muestra de las especies tratadas en el estudio, se transparentaron y tiñeron de acuerdo a la técnica de Taylor y Van Dyke (1985) para la tinción de hueso y cartílago. Las muestras se encontraban fijadas en formalina comercial al 10% y preservadas en alcohol etílico al 70%. Todo el material biológico tanto el que se usó para conteos y medidas morfométricas, así como aquel al que se le aplicó la técnica antes mencionada, es listado en la sección de material examinado de cada una de las especies. En el caso de los ejemplares de *P. bonita*, se utilizaron radiografías para la observación osteológica, ya que se trata de ejemplares de la serie tipo del FMNH y se solicitó en préstamo. Los conteos morfométricos y morfológicos se realizaron de acuerdo al trabajo de Hubbs y Lagler (1947) y se indican en la sección de taxonomía para cada una de las especies, donde también se presentan los intervalos de los conteos merísticos y las medidas morfométricas expresadas en mm.

Los caracteres osteológicos están agrupados siguiendo un patrón, de anterior a posterior, dorsal a ventral de acuerdo a los trabajos de Weitzman (1974) y Dyer y Chernoff (1996). Se realizaron figuras de las principales estructuras osteológicas por medio de un microscopio de disección, con el uso de una cámara lúcida, los dibujos fueron digitalizados con la ayuda de un escáner para su presentación; las abreviaturas de las estructuras se anotan en un apartado al final de este capítulo.

La osteología se describe con base en las características de *Priapella compressa* y se comparó con la de las otras especies del género, así como con los grupos externos para el análisis. Los grupos externos son especies representativas de las tribus propuestas por Rosen y Bailey (1963) y Parenti y Rauchenberger (1989) de la subfamilia Poeciliinae: *Poeciliopsis gracilis* de la tribu Heterandriini, Huidobro (en preparación), *Gambusia hispanola* tribu Gambusiini, Rauchenberger (1989), y

Poecilia reticulata y *Xiphophorus variatus* de la tribu Poeciliini. Se presentan los 46 caracteres que se tomaron en cuenta en el trabajo, descritos de forma resumida y enumerados en el apéndice I al final del trabajo.

El análisis sistemático de los caracteres sigue el método de Hennig (1966) y se complementó con la propuesta de Mayden y Wiley (1992) para la selección de los caracteres. El procedimiento de descubrir grupos monofiléticos caracterizados por caracteres derivados o sinapomorfias, está basado en el concepto de homología, haciendo que se rechacen todos aquellos caracteres que no se mantienen como homólogos a posteriori. Por último se usó el programa Hennig 86 (Farris, 1988), el cual usa un análisis de parsimonia, que une los puntos más próximos de una línea, para obtener a partir de los caracteres, los árboles filogenéticos óptimos. El criterio que sigue es el de parsimonia, basado en la simplicidad, asumiendo que las hipótesis de los cambios evolutivos son las más económicas plausibles.

Entre los parámetros para analizar la matriz de datos son los siguientes: buscar todos los árboles de longitud mínima, lo cual hace el programa por medio del algoritmo de Wagner, dar una lista de los cambios de estado de carácter, donde puede observarse tanto apomorfias como homoplasias; índice de consistencia (ic) y el índice de retención (ir) para cada carácter y globalmente para todo el árbol. Como resultado se obtienen cladogramas probables que explican las relaciones genealogicas entre las especies, así como las relaciones con los géneros incluidos como grupos externos. Para la verificar los resultados también se corrió la matriz de datos en el programa PAUP para Macintosh de (Swofford, 1993), con la opción de ACCTRAN para la optimización.

El análisis biogeográfico se basa en la misma metodología cladista. Se asignan áreas de endemismo a las ramas terminales de los clados del análisis filogenético, siendo entonces que a cada internodo corresponderán, ciertas características dadas por las especies. De esta manera se infiere la hipótesis de las relaciones entre las áreas de distribución actual. El método llamado de la vicariancia, es parte de la disciplina de la biogeografía histórica y surge en parte de la Panbiogeografía de Croizat (1958) y el método filogenético de Hennig (1968).

Abreviaturas

Instituciones:

FMNH Field Museum Natural History. Chicago, E.U.A., Fish Division.

IBUNAM-P Instituto de Biología UNAM, Colección Ictiológica.

IPN Colección de peces del Instituto Politécnico Nacional.

Morfológicas y osteológicas:

4p	Cuarto radio del gonopodio	MAX	Maxilar
A	Aleta anal	MET	Mesoetmoides
AAR	Anguloarticular	MKC	Cartilago de Meckel
Br	Branquiespinas	MX	Maxilar
BRO	Radios branquiostegos	NA	Neurapófisis
C	Aleta caudal	NAS	Nasal
CEP	Costilla epipleural	OP	Opérculo
CP	Costilla pleural	P	Aleta pectoral
D	Aleta dorsal	PA	Parietal
DEN	Dentario	PAP	Proceso ascendente del Maxilar
DSP	Dermoesfenótico	PAR	Parietal
EN	Espina neural	PDM	Proceso descendente del Maxilar
Es	Escamas en una línea	PMX	Premaxilar
ETLA	Etmoides laterales	POP	Preopérculo
FR	Frontal	PrD	Longitud predorsal
GNA	Gonactinósteos 1, 2, 3 y 5	RAR	Retroarticular
GP2	Gonapófisis	SO	Supraoccipital
GP1, 3, 4 UN	Gonapófisis 3, 4 uncinada	SOCP	Proceso supraoccipital
LAC	Lacrimonal	SOP	Subopérculo
Lc	Longitud cefálica	V	Vomer
LET	Lateral etmoidal		
LIG	Ligamento		
Ls	Longitud estándar		
Lt	Longitud total		

RESULTADOS

Taxonomía

SUBPHYLUM. Vertebrata

SUPERCLASE. Gnathostomata

GRADO Teleostomi

CLASE. Actinopterygii

SUBCLASE. Neopterygii

DIVISIÓN. Teleostei

ORDEN. Cyprinodontiformes

FAMILIA. Poeciliidae (= Subfamilia Poeciliinae (Parenti, 1981)

SUBFAMILIA. Poeciliinae

TRIBU. Poeciliini

GÉNERO *Priapella*

Diagnosis del género

Priapella Regan

Gambusia Meek. 1904. 132. Descripción *Gambusia bonita* (Localidad tipo: Motzorongo, Refugio, Ver.).

Regan 1907. Río Papaloapan en México

Priapella Regan. 1913. 993. Revisión, (género nuevo).

Descripción: Peces pequeños de la Subfamilia Poeciliidae, las hembras de mayor talla que los machos, alcanzan a medir entre siete a ocho centímetros de longitud total. Los machos llegan a medir como máximo seis centímetros. Además de lo anterior, el dimorfismo sexual es evidente debido a que los machos están ligeramente más comprimidos dorsoventralmente que las hembras. La coloración de las aletas anales se presenta en todas las especies observadas (*P. bonita* no examinada en vivo), de un color naranja a rojizo, el vientre es amarillo verdoso y se presentan tres líneas oscuras no bien definidas a lo largo del cuerpo en la serie longitudinal media de escamas en los

costados, desde el pedúnculo caudal al opérculo. En el perímetro ventral del ojo coloración azul iridiscente en vida. El gonopodio es alargado y su longitud puede llegar a ser hasta tres veces la longitud total, se caracteriza por poseer los radios en un mismo plano. El tercer radio anal y primero del gonopodio no tiene procesos en forma de espina, variando los últimos segmentos de forma redondeada a casi cuadrada, el terminal es largo y con un ápice curvado en forma de gancho. El cuarto radio es simple y no tiene procesos, los segmentos disminuyen de tamaño a medida que se encuentran más próximos al ápice. El tercer y cuarto radio, son los únicos elementos que alcanzan el extremo distal del gonopodio. La rama posterior del cuarto radio no entra en la estructura distal del gonopodio, los cuatro segmentos terminales son simples y los anteriores presentan espinas en forma de espina de rosa, que se modifican hacia la parte curvada, al aumentar y disminuir de tamaño gradualmente hasta tomar una forma de cuadrada a rectangular.

Clave dicotómica analítica para la separación de las especies del género.

- 1.- Aletas dorsal 9–10 y anal 11 radios; primer arco branquial con 13-16 branquiespinas; hasta cinco espinas del radio 4p del gonopodio en, con formas de placas distintivas alargadas en el radio 3 del gonopodio. Río Palenque, Chis..... ***Priapella compressa* Álvarez**
- Aletas dorsal y anal con 10 radios o más, nunca 9; primer arco branquial con menos de 14 branquiespinas.....**2**

- 2. Aleta dorsal con 10 radios o más, anal con 9 a 10 radios.....**3**
- Aleta dorsal con 11 radios, anal con 10 radios; 13 - 14 (raro) branquiespinas en el primer arco branquial; 5 a 6 espinas en forma de espina de rosa en el radio 4p. Unión completa de la primera neurapófisis al exoccipital, con formas de placas distintivas alargadas Río Coatzacoalcos, Ver.....***Priapella intermedia* Álvarez y Carranza**

- 3. Gonopodio con 7 a 9 espinas en forma de espina de rosa en el radio 4p; 11 - 12 branquiespinas; formas alargadas en la gonapofisis en las hipofisis uncinadas.

angulación más abierta de las mismas. Espina hemal casi recta. Región de Los Tuxtlas, Ver.....*Priapella olmecae* Meyer y Espinosa

- Gonopodio con 5 a 7 espinas en forma de espina de rosa en el radio 4p; 12 - 13 branquiespinas en el primer arco branquial. Unión no completa de la primera neurapófisis al exoccipital, número de espinas del radio 3 del gonopodio, con formas de placas distintivas que van de alargadas a redondeadas; reducción en número de radios caudales, dorsales y pectorales Río Motzorongo, Ver.....*Priapella bonita* Meek

Diagnosís de las especies

Priapella bonita (Meek)



Fig. 1. Radiografía de *P. bonita* FMNH-72538 paratipos.

Gambusia bonita Meek, 1904: 132. Descripción original (Localidad tipo: Motzorongo, Refugio, Ver.); Regan 1907 Lista Río Papaloapan en México, de Buen (1940), Lista agua dulce, Afluentes altos del río Papaloapan, Motzorongo, Refugio.

Priapella bonita Regan, 1913: 993. Nuevo género. (Río Papaloapan en México); Álvarez (1950) Claves (Afluentes altos del Papaloapan, Motzorongo Ver.); Álvarez (1970) Claves (Altos afluentes del río Tonto); Espinosa *et al.* (1993) Lista

Diagnosis de referencia: Pez del género *Priapella* con 9 radios en la aleta anal, 8-9 en la dorsal. De 13 a 16 branquiespinas en el primer arco branquial. Altura del cuerpo 3 veces en la longitud patrón. Longitud del gonopodio menos de 2.8 veces en la longitud patrón.

Distribución: Río Tonto cerca de Refugio, Veracruz.

Material: FMNH-4630 (1). México: Vera Cruz, Refugio. Col Seth E. Meek. Lt. 52.8; Ls 42.5; La 11.3, Lc. 11.1; PrD 28.7; D 8; A 10; P 12; C 28; Es 29; Br 14. Paratipo. FMNH-72538 (3) México. Vera Cruz, Refugio, Rio Tonto. Col. Seth E. Meek. Lt. 40.2; Ls 33.1; La 7.7; Lc 8.3; PrD 22.4; D 8; A 10; P 12; C 28; Es 28; Br. 14. Topotipo

Nota: Se desconoce la información de las condiciones y requerimientos ecológicos de la especie, al parecer el sistema del río donde habitaba cambiaron completamente al ser entubado el río Motzorongo. Esta especie no se ha recolectado desde 1950 por lo que se le considera extirpada del ambiente natural. La Norma Oficial Mexicana- ECOL-059- 1994, la considera en peligro de extinción.

Priapella compressa Álvarez



Fig. 2. *Priapella compressa*. macho y hembra Ruinas de Palenque. Chis. IBUNAM-P 9490.

Priapella compressa Álvarez, 1948 335. Descripción original (Localidad tipo. Ruinas de Palenque, Chis., Velasco 1976. Lista Chiapas; Espinosa *et al.* 1993 Lista.

Diagnosia de referencia: Pez del género *Priapella* con 9 - 10 radios en la aleta anal, 10 en la dorsal. Con 13 - 16 branquiespinas en el primer arco branquial. Altura del cuerpo 4.5 a 5.5 veces en la longitud patrón. 28 a 29 escamas a lo largo del cuerpo. Color plateado verdoso en el vientre, aletas naranja ténue y rojizo en la anal, con manchas a lo largo de una línea.

Distribución: Cuenca media y baja de los ríos Grijalva-Usumacinta, Pichucalco ruinas de Palenque, Chiapas.

Material: IBUNAM-9490 (46) Arroyo ruinas de Palenque. Chiapas. Col. Espinosa, Fuentes, Martínez. Lt. : Ls 42.5; La 11.3, Lc. 11.1; PrD 28.7; D 8. A 10; P 12. C 28; Es 29; Br 14; IBUNAM-9489 (13) *Priapella compressa* Arroyo a 13 Km de Pichucalco, Chiapas. Col. Rosales, Huidobro, Becerril y Palma. Lt. 68.1 - 43; Ls 50.8 - 30.3; La 16 - 10, Lc. 15 - 9.8; PrD 14.00 - 8.8; D 9 - 10; A 11; P 14 - 13; C 28; Es 26 - 27; Br 13- 14.

Nota: La especie ha sido colectada en ríos de poco caudal como los de Palenque y Pichucalco, representados por pequeños arroyos con cascadas, donde en pozas de profundidades de entre .50 y 1.25 m conviven con langostinos del género *Macrobrachium* e insectos acuáticos. Los parámetros físico-químicos varían entre 26 a 28° C de temperatura; oxígeno disuelto entre 6.11 y 8.62 cc/l y alcalinidad de 6.44 a 8.44 de pH. Dichos arroyos se caracterizan por poseer aguas limpias y bien oxigenadas, además de la presencia de materia orgánica en descomposición en el fondo, conformado principalmente por hojarasca de la selva circundante bien conservada. Sobre las poblaciones de la especie se puede mencionar, que se encuentran bien conservadas, pero que son sumamente vulnerables ya que en zonas visitadas en las localidades, donde la selva ha sido perturbada no se colectaron organismos de la especie. La norma oficial mexicana NOM-059-ECOL-1994, considera a la especie como amenazada, sin embargo debería cambiar de categoría ya que actualmente se han visto poblaciones saludables en las localidades mencionadas.

Priapella intermedia Álvarez y Carranza



Fig. 3. *Priapella intermedia*. macho y hembra IBUNAM-P 9489. Jalahi. Oax.

Priapella intermedia Álvarez y Carranza 1951: 284-286. Descripción original (Localidad tipo Santa María Chimalapa, Oax. El Zacatal, afluente del río Negro cuenca del Coatzacoalcos Espinosa et al. 1993 Lista

Diagnosis de referencia: Pez del género *Priapella* con 10 radios en la aleta anal, 9 radios en la dorsal; pectoral con 12 – 13 radios. De 13 - 14 branquiespinas en el primer arco branquial. Altura del cuerpo 2.8 veces en la longitud patrón; con 26 a 29 escamas en una línea. Color castaño claro en alcohol. Escamas de una línea media con cinco manchas a la altura de la base de la aleta dorsal.

Distribución: Cuenca alta de los ríos Coatzacoalcos, Tonalá y Papaloapan.

Material: IBUNAM-9488 *Priapella intermedia* (176) Arroyo río Playa Vicente en Arenal (Frente al Hotel), Ver. Ls 44.30 – 22.4; La 16 - 10, Lc. 15 – 9.8; PrD 27 –13.4; D 9 - 10; A 11; P 14 - 13; C 28; Es 26 - 27; Br 13- 14. IBUAM-9489 (12) *Priapella intermedia* Arroyo a 2 Km. De Jalahui, Oaxaca (brecha Tuxtepec-Zacatepec) Lt. 68.1 - 43; Ls 50.8 – 30.3; La 16 - 10, Lc. 15 – 9.8; PrD 14.00 –8.8; D 9 - 10; A 11; P 14 - 15; C 28; Es 26 - 27; Br 13 – 14; IPN s/n.

Nota: Como ya se mencionó esta especie es la que tiene un intervalo de distribución más amplio; su presencia en tres cuencas de ríos importantes de la vertiente del Golfo de México, la hace poco vulnerable, sin embargo se encuentra en la NOM-059-ECOL-

1994 como amenazada, por lo cual se sugiere cambiar ese estatus a especie rara. Además de lo anterior esta especie se localizó a 3Km de la desembocadura del río Coatzacoalcos en aguas corrientes y no de buena calidad. Al igual que la anterior, se localiza en lugares de aguas transparentes, como en el arroyo de Playa Vicente y en Jalahui donde se registraron 27.13 y 29.42 °C de temperatura, concentraciones de oxígeno disuelto de 7.66 y 7.35 cc/l y una alcalinidad de 7.12 y 7.19 pH. Las profundidades de hasta 2.00 m con fondos lodosos y arcillosos con vegetación riparia abundante.

Priapella olmecae Meyer y Espinosa

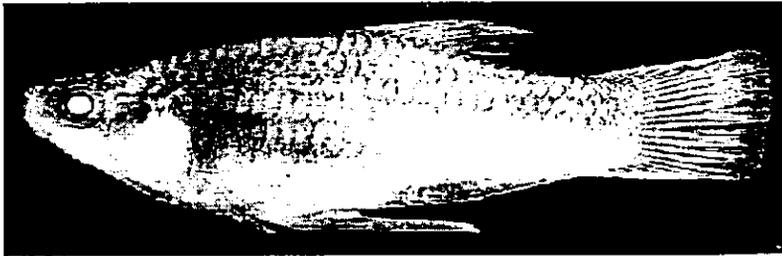


Fig. 4. *Priapella olmecae*, macho. IBUNAM-P Paratipo, río de la Palma, Ver

Priapella olmecae Meyer y Espinosa, 1990: 121-126 Descripción original (Localidad tipo río de la Palma 10 Km al N-NO de Sontecomapan, Ver.; Espinosa *et al* (1993) Lista
Priapella sp Chernoff y Miller (1984)

Diagnos de referencia: Pez del género *Priapella* con 8-9 radios dorsales; 10 en la aleta anal; 11-12 branquiespinas en el primer arco branquial; Color de plateado en el dorso a amarillo en el vientre; aletas de amarillo a rojo en la anal; escamas de la linea lateral con manchas oscuras en forma de zig-zag.

Distribución: Laguna Escondida, ríos Agua Fría y La Palma, región de Los Tuxtlas, Ver.

Material: IBUNAM-5571 *Priapella olmecae* (6). Laguna Escondida, Los Tuxtlas, Ver. Col. Espinosa y Fuentes. Ls 36 – 26.8; Lc. 9.7 – 7.0; PrD 14.00 –8.8; D 9 - 10; A 11; P 13 - 14; C 28; Es 26 - 27; Br 13- 14. IBUNAM-2798 *Priapella olmecae* (21) río Agua Fria 300 m N Laguna Escondida, Los Tuxtlas, Ver., Col. Espinosa y Fuentes paratipos IBUNAM-2799 *Priapella olmecae* (13) río de la Palma 10 Km NNW Sontecomapan, 25 Km Lago de Catemaco, Ver., Col. Espinosa y Fuentes paratipos IBUNAM-5565 *Priapella olmecae* (9) desembocadura del río Frio, Los Tuxtlas, Ver., Col. Espinosa y Fuentes.

Nota: La presencia de esta especie solo en tres ambientes dulceacuícolas: el río de La Palma, el río Frio y la Laguna Escondida en la región de Los Tuxtlas, la hacen de una distribución sumamente restringida, lo cual justifica su presencia en la NOM-059-ECOL-1994 como amenazada. Estos ambientes de aguas transparentes rodeadas de selva tropical de la región, proporcionan un hábitat único para la especie. Las profundidades de colecta fueron de .10 a 1.20 m en los ríos con arcilla y lodo en el fondo y materia orgánica en descomposición, al igual que en la laguna, donde este último componente fue predominante, la temperatura del agua osciló entre los 21 y 27°C

OSTEOLOGÍA

La descripción osteológica se basó en un ejemplar macho maduro de *Priapella compressa* de 43 mm de longitud total, número de catálogo IBUNAM-9490. De dicho ejemplar se presentan los dibujos generales y los particulares corresponden a algunas estructuras de las especies en estudio de los grupos externos, así como, de las especies del género tratado.

Cráneo. El cráneo para su estudio se puede dividir en dos partes; el neurocráneo y el branquicráneo, estas a su vez se dividen en regiones: etmoidea, esfenoidea, ótica, basal, oral branquial y opercular o dermocráneo.

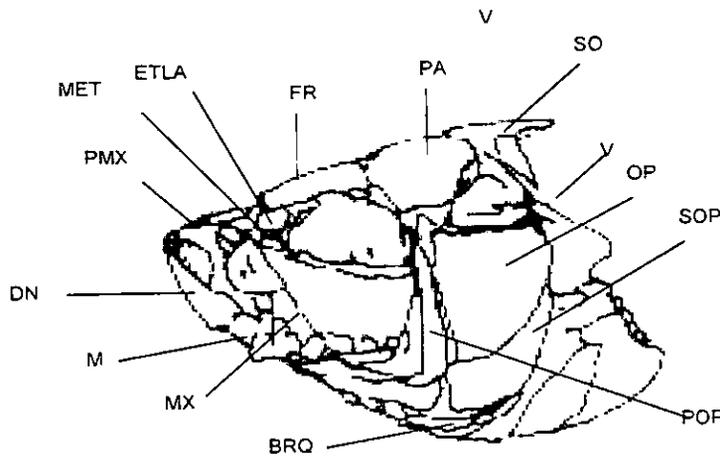


Fig. 5. Cráneo de *Prapella compressa*

1. Mesoetmoides. El bloque mesoetmoidal (MET) es cartilaginoso, llena el frente del cráneo y está ligeramente osificado, tiene forma de disco, se localiza ventralmente en la región dorsal del vomer. En la parte superior se proyecta bajo los nasales y posteriormente hasta la parte media de los frontales hasta el borde medio posterior del paraesfenoides. Sostiene a los etmoides laterales en los extremos. La condición plesiomórfica en los Cyprinodontiformes es la osificación del mesoetmoides (Parenti, 1981) sin embargo al igual que en los Atheriniformes (Chernoff, 1986), se considera que esta estructura ha derivado varias veces independientemente dentro del grupo de los Cyprinodontiformes. En esta contribución todas las especies presentan esta condición apomórfica, (Fig. 5). 0= mesoetmoides osificado completamente; 1= mesoetmoides osificado en parte.

2. Etmoides laterales (LET). Estos huesos complejos se encuentran a los lados del borde anterior del frontal en la sección supraorbital. En la sección media está unido al bloque mesoetmoidal, forma una proyección media que, con la parte cartilaginosa, sirve de punto de articulación con el autopalatino. Una estructura en la parte superior en forma de trébol se expande lateralmente hacia el centro por abajo de los frontales en la

masa mesoetmoidal y hacia afuera hasta el borde del supraorbital. La región superior dobla por la parte ventral de los huesos nasales. Esta región sirve de paso al nervio nasal hacia el lacrimal. La condición plesiomórfica (Dyer y Chernoff, 1996) es el contacto del frontal y los etmoides laterales, así como la expansión del proceso lateral del etmoides (LET) Fig. 6. En *Gambusia* solo presenta dos alas (Rauchenberger, 1989), al igual que en *Poeciliopsis* y *Heterandria*. *Poecilia* y *Xiphophorus* solo presentan una reminiscencia hacia la parte superior, en *Priapella* se presenta completamente desarrollada (Fig. 6). Dos alas en la parte media y reminiscencia de una tercera = 0; Presencia de una tercera porción superior del etmoides lateral = 1.

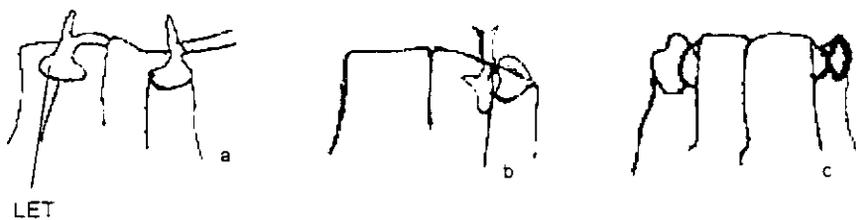


Fig 6. Etmoides laterales en: a) *P. intermedia*, b) *P. compressa*, c) *P. olmecae*.

3. Lacrimal (LAC). Se presenta el hueso lacrimal plano y ancho. Este hueso se encuentra en la parte lateral externa anterior a los etmoides laterales. Tiene un canal nervioso en la superficie externa. En *Priapella* este canal atraviesa dorsoventralmente hacia la porción posterior del lacrimal, junto al etmoides lateral y la órbita del ojo. En *Poecilia* pasa lateralmente por la parte superior del lacrimal, en *Xiphophorus* pasa dorsoventralmente por el centro; en *Heterandria* también, pero ocupa la parte superior al igual que en *Poeciliopsis* y *Gambusia*. Este carácter generalizado en los Cyprinodontiformes se encuentra derivado en cuanto a su posición de acuerdo a las afinidades del grupo de los Poeciliidae. Esta condición depende de la forma en que se distribuyen los canales nerviosos y la escamación de la cabeza (Fig. 7). Se hipotetiza

que la posición alargada dorsoventralmente es un carácter plesiomórfico y la reducción se considera derivada. Posición del canal sensorial atravesando dorsoventralmente= 0; canal sensorial en la región superior o media = 1.

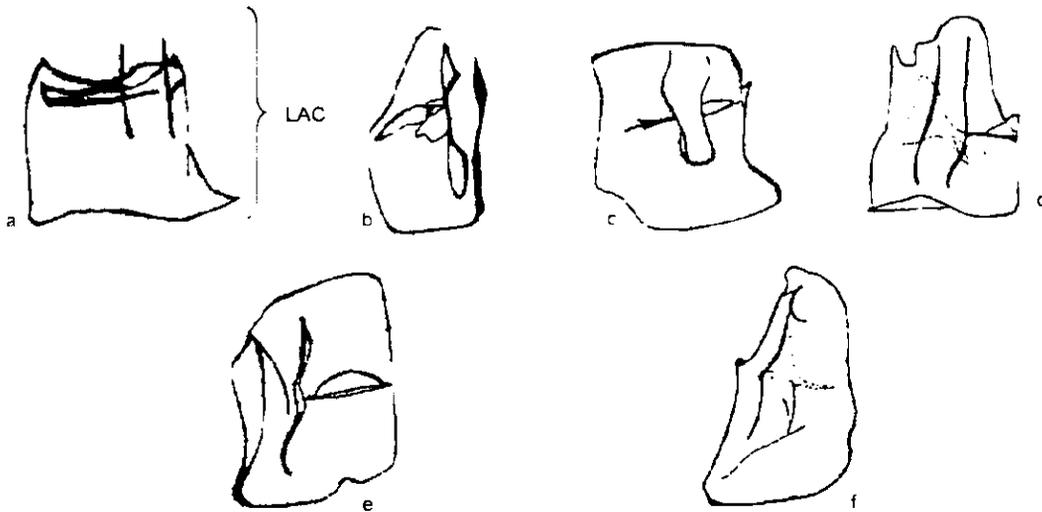


Fig. 7. Lacrimal. a) *Poecilia reticulata*, b) *Priapella intermedia*, c) *Poeciliopsis gracilis*, d) *Xiphophorus variatus*, e) *P. compressa* f) *P. olmecae*

4. Dermoestenótico (DSP). El dermoestenótico es un hueso pequeño y alargado, en forma de gota en *Gambusia*, en *Priapella* se presenta de forma casi elíptica unido al frontal y al esfenoides. Los canales nerviosos atraviesan de forma lateral y son independientes del preopérculo. Este carácter es distintivo en los Cyprinodontiformes debido a que junto con el lacrimal representan la serie infraorbital. Se hipotetiza en este trabajo como carácter derivado al presentar forma de gota ya que (Dyer y Chernoff, 1996) mencionan la derivación de este carácter en Atheriniformes de los géneros *Oryzias* y *Dentatherina*. (Figs. 8 y 10). Canales nerviosos independientes y forma alargada= 0; canales nerviosos independientes y en forma de gota= 1.

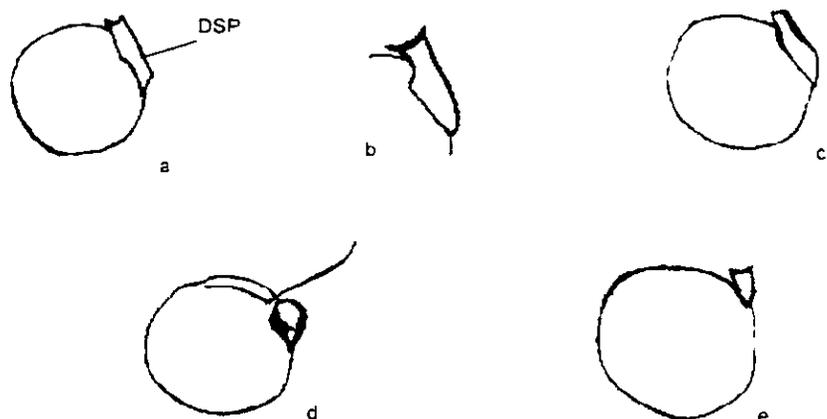


Fig 8. Dermoestenótico. a) *P. compressa*, b) *P. intermedia*, c) *P. olmecae*, d) *Poecilia reticulata*, f) *Xiphophorus variatus*

5, 6. Frontales (FR). Los frontales huesos pares, son largos, cubren mas de la mitad del cráneo sobreponiéndose en la parte media, hasta separarse en la parte posterior por el supraoccipital (SO) Figs. 5 y 10. En los grupos revisados no se notó una gran diferencia como para considerarlos informativos, sin embargo, la inserción nerviosa, que depende de los poros cefálicos indica la derivación de estos caracteres, como en el caso del lacrimal. Los poros cefálicos sensoriales se considera una apomorfia en el género, Rosen y Mendelson (1960) han notado que las especies altamente carnívoras poseen canales abiertos entre los poros cefálicos, estos están en contacto con las inserciones óseas y superficialmente son seguidos neuromastos, organos sensoriales de la línea lateral. En todos los miembros del género existen diferencias en la forma y dirección de los canales, entre estas las que se tomaron en cuenta en el análisis fueron: si van de continuos = 0 a discontinuos = 1 los canales infraorbitales y si esa continuidad no tiene interrupciones o algún tipo de variación.

7. Nasaes. Son huesos pares anchos, planos y en forma subtriangular. Existen diferencias en la inserción y unión a los frontales entre las formas que se revisaron, sin embargo no se notaron diferencias sustantivas que pudiesen ser informativas Fig. 10

8. Parietales (PAR). Los parietales de acuerdo a Parenti (1981) y Rauchenberger (1989), pueden estar presentes o ausentes en Cyprinodontiformes a diferencia de los Atheriniformes donde la ausencia de parietales se considera un carácter derivado o como una pérdida independiente secundaria; se encuentran presentes en *Tomeurus*, en *Gambusia* se presentan como huesos delgados y alargados, que se localizan por detrás de los frontales. En *Priapella* se encuentran de forma similar, sin embargo son mucho más delgados. En *Xiphophorus* la base junto a los parietales es más ancha que la que llega al supraoccipital y en *Poecilia* la misma base es mucho más ancha. En este trabajo se encontró en todos los géneros revisados la presencia de parietales, delgados y alargados; esta reducción que se presenta se hipotetiza como derivada al reducirse (Fig. 9). Parietales gruesos terminados en punta y largos = 0; parietales delgados terminados en punta y cortos = 1.

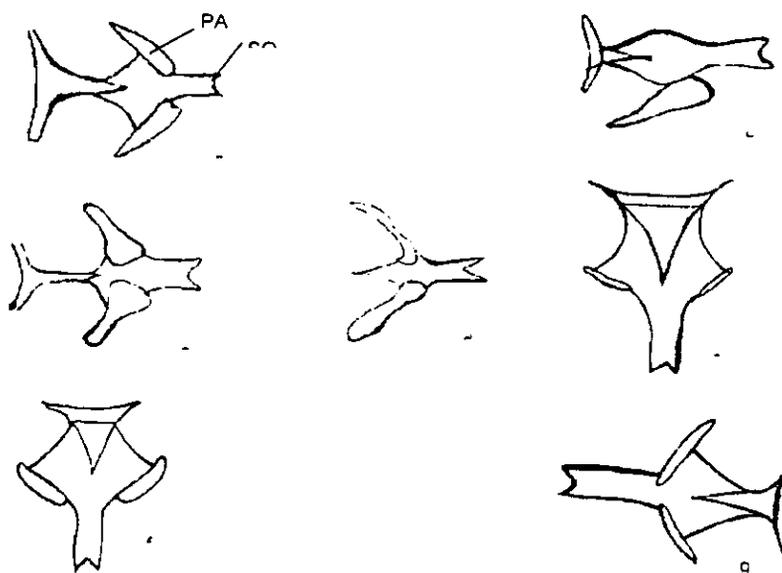


Fig 9. Supraoccipital. a) *Xiphophorus variatus*. b) *Poecilia reticulata*
d) *Heterandria bimaculata* e) *Priapella compressa* f) *P. olmeca* a)

9. Supraoccipital (SOC). Este hueso cubre dorsalmente la mitad posterior del cráneo, los bordes anteriores se unen a los frontales y lateralmente a los parietales (Figs. 9 y 10). En las diferentes formas analizadas se observan cambios en forma y estructura en

los procesos supraoccipitales, estos se encuentran situados en la parte media posterior en forma de delgadas alas en *Gambusia* = 1. En *Priapella* son más gruesas y con terminación roma = 0.

10. La extensión posterolateral del supraoccipital se une al epioccipital, a través de esa unión se forma el foramen magnum. Una placa vertical se extiende desde los procesos supraoccipitales (SOCP) y contacta los exoccipitales en la punta del foramen magnum. Este carácter varía entre las especies del género *Priapella*; en los grupos externos se pueden ver, desde aquellas en las que se ve la placa vertical unida hasta en las que se liga por un pequeño extremo. En éste trabajo se considera que la reducción de este carácter es una novedad, por lo cual se hipotetiza: Placa vertical completamente unida a los procesos supraoccipitales=0; Placa vertical unida por solo una parte de la placa:=1.

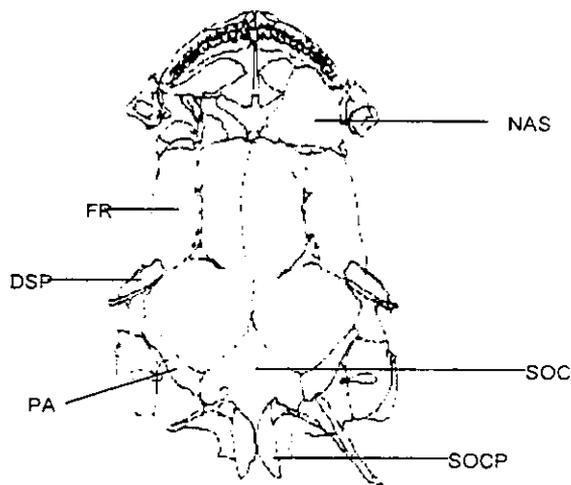


Fig. 10. Vista dorsal del cráneo de *P. compressa*.

Mandíbula superior. Está compuesta por dos huesos pares, estos son el maxilar y el premaxilar. Estos huesos se encuentran sobrepuestos en la parte dorsal, donde el

proceso ascendente del premaxilar forma una estructura larga y gruesa. Este carácter no fue informativo y no se incluyó en la matriz básica de datos.

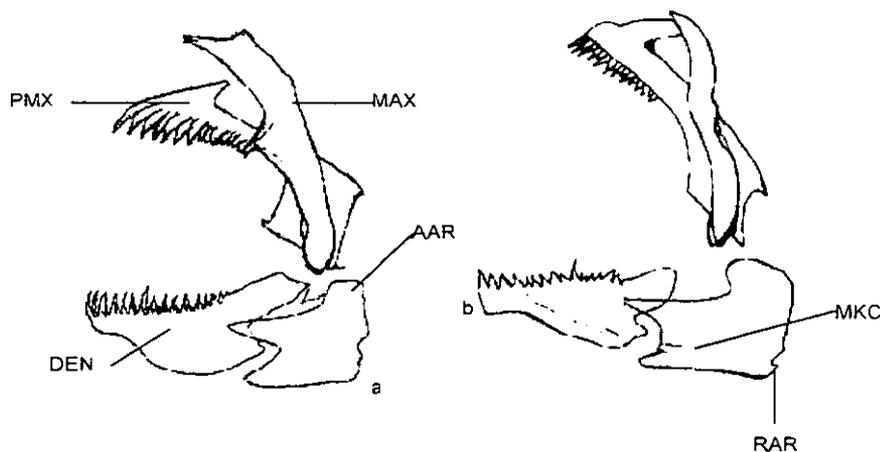


Fig. 11. Mandibula superior e inferior de: a) *Priapella intermedia* y b) *Priapella compressa*.

11. Maxilar (MAX). El maxilar es un hueso largo y par, que se une al anguloarticular (AAR) en la mandíbula inferior y en la parte superior forma una inserción, para envolver la premaxila (PMX), con dos procesos que tienen forma diferente en cada género y especie de la subfamilia de los Poeciloidea. Este carácter se considera pleisomórfico y en el género *Priapella* (Fig. 12) se puede notar de forma gruesa y con estructuras que envuelven casi por completo a la premaxila, por lo que se considera poco derivado (Fig. 11). Maxilar grueso con formas romas =0; maxilar delgado y formas triangulares o afiladas =1



Fig. 12 Maxilar de *P. compressa*.

12. Premaxilar. Este hueso posee un proceso ascendente (PAP) en la parte de unión con su par. Se pueden observar variaciones entre las diferentes especies, así como en los géneros de los Poecilioidea. Este carácter de acuerdo con Rauchenberger (1989), es apomórfico en el género *Belonesox*. En *Priapella* se puede observar, el alargamiento del proceso, casi como una estructura cerrada en los dos huesos de la región. Este proceso es grueso por lo que en este trabajo se hipotetiza como plesiomórfico para *Priapella*. En los Atheriniformes (Dyer y Chernoff, 1996), se considera, de acuerdo a la variación de la dentición, como plesiomórfico. Premaxilar grueso, con procesos grandes en forma redondeada formando una especie de campana; dientes irregulares y alargados=0. Premaxilar delgado, con procesos cortos y finos con terminaciones triangulares, dientes de forma regular y de igual tamaño=1.

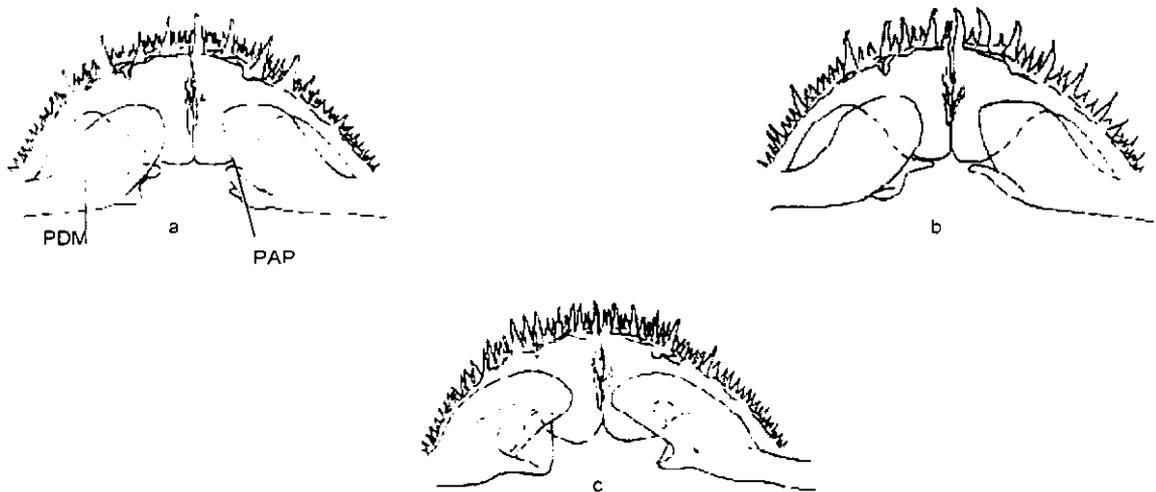


Fig 13 Vista dorsal del maxilar y pocesos descendente (PDM) y ascendente de: a) *Priapella olmecae*, b) *P. compressa* y c) *P. intermedia*.

14. Mandíbula inferior (Figs. 1 y 11). La mandíbula inferior está compuesta por los huesos pares: dentario (DEN), anguloarticular (AAR), retroarticular (RAR) y coronomeckeliano. Dos regiones de la mandíbula son importantes, el cartilago de Meckel (MKC), que rodea al dentario anteriormente y al anguloarticular posteriormente junto con la conexión del cartilago articular que rodea al retroarticular y dorsalmente

cubre al anguloarticular. La variación entre los géneros analizados, así como entre las especies tiene derivaciones que van desde la completa osificación que se considera apomórfica, hasta la articulación del cartílago de Meckel, que se considera plesiomórfico de acuerdo a (Nelson, 1973) para los Clupeomorfos.

13. 15. 16. Dentario (DEN). El dentario es parecido a la premaxila en cuanto a la dentición en *Priapella*, se pueden observar hileras irregulares de dientes de distintos tamaños. Los dientes llegan hasta el proceso coronoides, (Figs. 11 y 13) La posición de los dientes así como la de los canales sensoriales varía en las diferentes especies y géneros. Dentario con dientes de distintos tamaños en hileras irregulares; fusión incompleta del cartílago de Meckel y canales sensoriales anteriores = 0; Dientes en hileras regulares y del mismo tamaño; fusión completa del cartílago de Meckel y canales sensoriales posteriores = 1.

17. 18. Aparato opercular. Es un conjunto de huesos planos que en *Priapella* presentan aserraciones en dos partes, a diferencia de otros géneros donde no se presentan como en *Gambusia* (Rauchenberger, 1989). Articula con el hiomandibular en la parte posterior. Sobre la parte media ventral se localiza el subopérculo (SOP), el cual se proyecta más allá de los límites ventrales y posteriores del opérculo (OP), en ambos huesos se presentan canales nerviosos que en el caso del opérculo llegan al cuadrado y al articular, en el subopérculo conectan al opérculo, (Fig. 14). El interopérculo por lo general pasa los bordes del preopérculo (POP), en la región posterior ventral y anteriormente se une en la parte dorsal media al retroarticular. La presencia de espinas en el opérculo se considera una plesiomorfia, por la reducción de este carácter en otros géneros, así como la conexión del canal nervioso al retroarticular, se considera apomórfica, ya que en *Atherinomorphos* se presenta expuesto en la región externa de la misma forma (Dyer y Chernoff, 1996). Espinas operculares y conexión nerviosa al retroarticular= 0; Sin espinas y conexión nerviosa expuesta= 1.

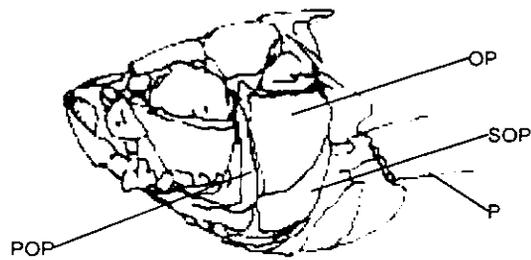


Fig 14. Vista lateral de *P. compressa* mostrando la región opercular y branquial

19. Arcos branquiales. Se puede decir que la región branquial principia en el complejo hiomandibular, ésta inicia con los huesos urohial, ceratohial, interhial y el epyhial, este último de acuerdo a Rosen (1964) es el lugar de inserción de los radios branquiostegos. Existen varias clasificaciones de esta región, habiendo diferencias en la apreciación de los cartílagos que la conforman, ya que el grado de osificación es tiene variaciones tanto en las especies como en las distintas edades, pero se ha generalizado el uso de esta estructura, ya que de acuerdo a Parenti (1981) los cyprinodontidos no tienen hipohial. Aquí se puede incluir a los poecílidos que tienen un bloque cartilaginoso que delimita al ceratohial, pero que algunos autores opinan que existe osificación en esta parte. A diferencia de lo mencionado por Parenti (*op cit.*), en *P. compressa* se muestra una estructura ósea, seguida de cartílago por lo cual se considera como plesiomórfico. Rauchenberger (1989), interpreta esto, en *Gambusia*, como el hipohial ventral, donde se ve sólo una fracción de hueso. Hipohial calcificado en parte = 0; hipohial cartilaginoso = 1

20, 21. Ceratohial. El ceratohial puede ser dividido en dos partes, la posterior o epihial, que es el lugar donde se unen los radios branquiostegos en la superficie lateral dorsal y la hipohial ventral, la cual se une al ceratohial que presenta en la parte anterior una forma bilobulada siendo uno de los lóbulos el que une al hipohial. En las especies de *Priapella* este carácter puede variar de acuerdo a las especies pudiéndose manifestar como multiestado, sin embargo se considera que la forma lobulada = 0 es plesiomórfica, así como formas bilobulada = 1 y triangulares incompletas = 2 apomórficas.

22, 23, 24. Vértex. El total de vértebras en el género varía de 30 a 31, solo se pueden observar variaciones intraespecíficas en cuanto a las primeras cuatro vértebras, la disposición de las costillas pleurales (CP), las epipleurales (CEP) y las neuroapófisis (NA). Las vértebras en *P. compressa*, son 15 precaudales y 16 caudales. La variación con los géneros no es notoria en cuanto a número, pero entre las especies se puede distinguir entre diversas formas y posiciones en las primeras cuatro. Entre estos caracteres, resalta que, las vértebras de las distintas especies poseen espinas neurales (EN) con diferentes formas características en cuanto a su tamaño y forma. Este carácter plesiomórfico se presenta en los otros géneros, considerándose una novedad la reducción de estas espinas, (Fig. 15). Espinas neurales expandidas en las primeras vértebras y presencia de parapófisis alargadas en las siguientes = 0; espinas neurales reducidas a las primeras tres vértebras y parapófisis= 1

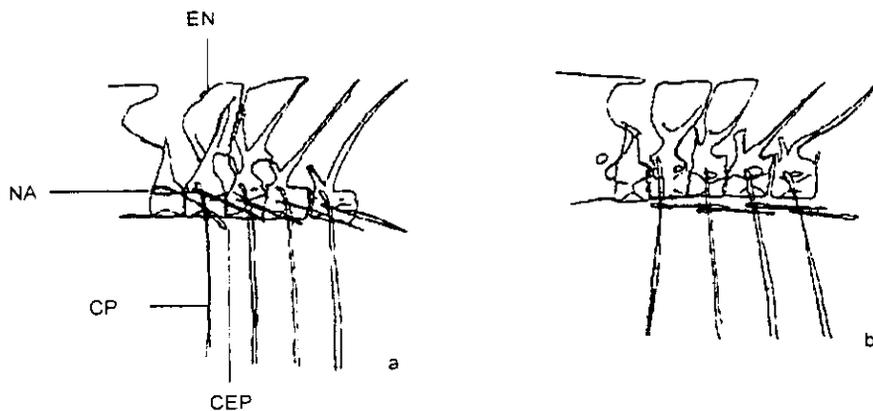


Fig 15 Primeras vértebras precaudales de a) *Poeciliopsis gracilis* y b) *Priapella olmecae*

43. Aleta caudal. La aleta caudal está formada por el complejo hipural, el cual ésta constituido por las últimas vértebras caudales y la placa hipural, misma que es una fusión de las espinas hipurales, unida a la fusión del centro ural y el pleural, que forman parte de la primera vértebra fusionada en la placa hipural. Al igual que en *Gambusia* (Rauchenberger, 1989), se presentan variaciones que se observan en esta estructura, en *Priapella* y en *Poeciliopsis* (Huidobro, en prep.), las variaciones son en la forma de

las fusiones, lo cual causa un reducción en el número de radios de la aleta caudal, que van de 10 a 14, por lo cual depende de el lugar de fisión del centum: todas las hipurales se fusionan en la mitad del centrum vertebral = 0; las hipurales se fusionan en diversas partes del centrum = 1.

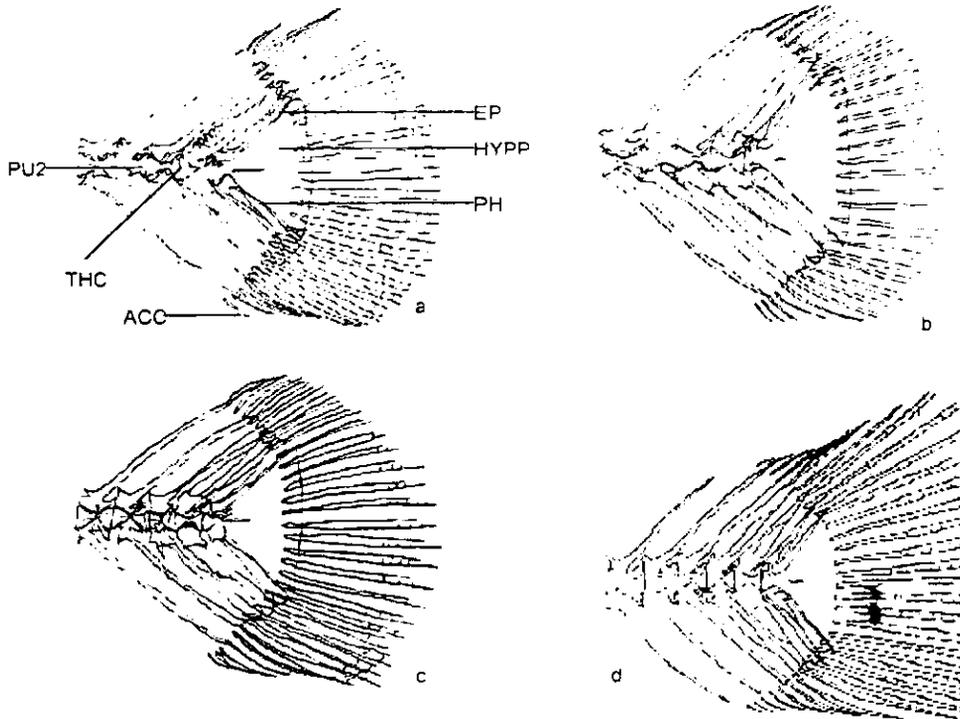


Fig 16. Complejo caudal de: a) *Priapella compressa*. b) *P. olmecae*. c) *P. intermedia* y d) *P. bonita*.

44, 45. Aleta dorsal. En el género *Priapella* el número de radios dorsales va de 8 a 11, cada radio está soportado por un radio proximal. Estos radios en los géneros estudiados, así como en *Priapella* presentan variaciones, que van desde radios proximales gruesos y cortos con ornamentaciones =0; a radios proximales largos y delgados sin ornamentar = 1. Por otro lado, la unión por medio de cartilago se considera apomórfica, ya que se ve una simplificación de las estructuras óseas. Unión de los radios proximales directa =0; unión de los radios proximales por medio de cartilago = 1.

46. Aleta pectoral. La aleta pectoral se une por medio de la cintura pectoral al posttemporal, el cual, es furcado y alcanza con la parte dorsal al epioccipital en la parte anterior. En la base se une al supracleitrum, que es un huesecillo pequeño en *Gambusia* = 1 y de mucho mayor tamaño en *Priapella* = 0; por lo cual la reducción se considera apomórfica. La localización de ese hueso es sobre el cleitrum, el cual se presenta lateral al opérculo y perpendicular al coracoides y a la escápula, éste último situado encima del anterior y por debajo de supracleitrum. En la región posterior de ambos huesos, se encuentra la unión con los radios pectorales en *Gambusia* (Rauchenberger, 1989), los primeros tres radios en la escápula = 1; y en *Priapella*, se encuentra solo en una pequeña fracción de la escápula la inserción del primer radio = 0. La variación con los géneros estudiados es grande, ya que en *Gambusia* se presenta la unión de la aleta en el coracoides sin llegar al postcleitrum. Este último hueso es delgado como la primera costilla en *Gambusia*, pero de menor tamaño = 1; En *Priapella* es más grueso y largo y se distingue de la primera costilla = 0. Por último el número de radios se considera un carácter. Al presentar más de 14 = 0 se considera plesiomórfico, menor número apomórfico = 1.

Aleta y cintura pélvica. Los dos huesos pares pélvicos se encuentran de forma paralela con su extensión media posterior encimada. La extensión anterior central de los huesos forma un tubo óseo, que se prolonga hasta la punta de la extensión anterior distal de los huesos formando una especie de triángulo elevado en *Priapella compressa*. En *Gambusia* es ligeramente ovalada y en *Poeciliopsis* es solo una ligera elevación en forma de campana. Por lo anterior las formas triangulares que presentan las especies del género *Priapella* se consideran plesiomórficas y no se consideran en el análisis.

Suspensorio gonopódico

25. Se pueden observar dos tipos de modificaciones en los huesos del suspensorio gonopodial: los arcos hemales y espinas de las vértebras 14 a 16. En los machos, se transforman en una gonapófisis, así como los radios anteriores proximales de la aleta anal se modifican en el complejo gonactinostal. Las variaciones se orientan a la

reducción de las estructuras, que varían no solo en los géneros examinados, sino incluso entre las especies del género. Estructura actinostal conformada por más de cuatro elementos= 0; Estructura gonactinostal con menos de cuatro elementos= 1

26, 27. La primera gonapófisis se proyecta anteroventralmente, del borde anteroventral del centrum de la vértebra 13, con una ligera inclinación que varía en cada especie. Cerca de la base se forma una parahipófisis que se extiende hacia atrás y puede decirse que envuelve a la base de la segunda. En los extremos, alcanza a tocar la costilla de la misma vértebra. La primera gonapófisis se extiende anteriormente hacia adelante a una longitud de tres centrum vertebrales, donde se encuentra con el complejo gonactinostal. Primera gonapófisis conectada a la costilla y casi recta =0; primera gonapófisis sin conexión a la costilla y con un ángulo menor a 45° =1

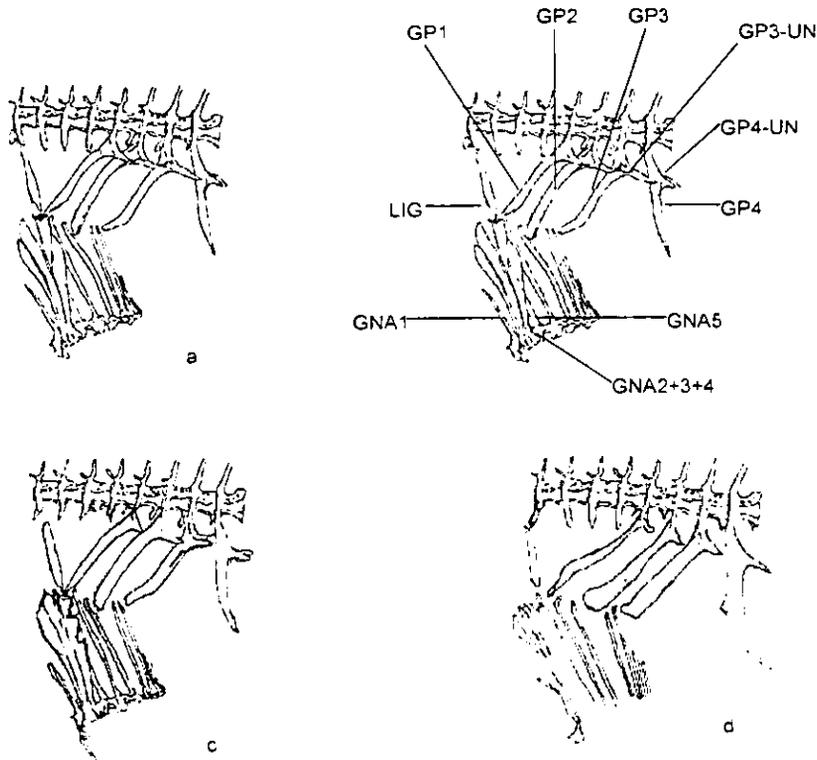


Fig. 17. Complejos gonactinostal y gonopodial de: a) *Priapella compressa* Pichucalco, b) *P. compressa* Palenque, c) *P. olmecae*, d) *P. intermedia*.

28. La segunda gonapófisis se encuentra por atrás de la primera, en *P. compressa* es de mayor tamaño que ésta y tiene una parapófisis menor, que no se une a su costilla respectiva, forma un proceso uncinado, el cual sirve de apoyo a la siguiente gonapófisis. Por la parte anteroventral de ésta se extiende hasta el sexto gonactinostio donde se apoya en una estructura con forma de huso.

La tercera gonapófisis tiene una estructura muy similar a la segunda sólo que anteroventralmente se recarga en la octava gonapófisis.

29. Cuarta gonapófisis. Por último se puede observar que una cuarta gonapófisis está presente, pero en forma de espina hemal, ya que se presentan las parapófisis uncinadas grandes en este y el siguiente elemento, sin embargo ya no forman parte de la región gonapofisial. Este carácter se hipotetiza como plesiomórfico = 0; parapófisis uncinadas cortas como apomórfico = 1.

30, 31, 32. El complejo gonactinostal, es una característica constante en todos los machos de la familia, sin embargo sufre cambios entre los géneros analizados y las especies de *Priapella*. En *P. compressa* el primer radio proximal anal se encuentra reducido y no involucrado en el complejo, y parece servir como último soporte. El segundo, tercero y cuarto radios proximales de la anal, crecen encimados formando una columna, donde el segundo radio da sostén y forma la parte anterior, el tercer radio forma una estructura de forma alada, que envuelve al cuarto radio y dorsalmente se ensancha proyectándose en a manera de copa o receptáculo donde apoya el ligastilo, hueso que varía de forma y posición en las especies del género y no se desarrolla de forma regular en los géneros revisados el cual da soporte en la reproducción. El cuarto radio tiene una forma de base reducida dentro del tercero y el quinto radio toma una forma semejante a la del tercer radio pero se presenta de forma adelgazada. La participación de más de tres elementos = 0; se considera un carácter primitivo, siendo la reducción el carácter apomórfico = 1.

33. Gonopodio. El gonopodio está formado principalmente por la unión de los radios 3, 4, y 5 de la aleta anal, la cual consta en todas las especies de 10 radios y en los machos en particular se transforma al crecer los radios mencionados con anterioridad, diferenciándose en un gonopodio al llegar la madurez sexual. El primer radio de la aleta es reducido al igual que el segundo, que es de mayor tamaño y sirven de base y apoyo al gonopodio, ya que este realiza un movimiento pendular y lateral en el apareamiento. Los radios restantes del 6 al 10 en *P. compressa* son de menor tamaño, aunque presentan del 6 al 8 estructuras que pudiesen ayudar en la elongación especializada del gonopodio. La variación intragenérica es mucha ya que cambia el número de radios y forma de sostén, mientras que entre las especies varía la base y número de radios, considerándose la disminución de radios la condición apomórfica. Más de 9 radios en la aleta anal=0; menos de 9 radios en la aleta anal=1.

34-37. Tercer radio. El radio número tres esta ampliamente expandido y termina en un tejido esponjoso (que podría ser un principio del prepucio de otros géneros). Dicho tejido es precedido por un segmento en forma de hoz, orientado hacia la región ventral en *P. compressa*, ese último segmento, tiene variaciones graduales en las especies hasta llegar a formar un pequeño gancho en *P. bonita*. Este carácter se considera apomórfico. Último segmento del tercer radio en forma de hoz = 0; último segmento en forma de gancho = 1. En la región dorsal se aprecian delgados segmentos en forma creciente de pequeños cuadros o formas de pala o paletas, estas pueden degenerar a parecer gotas como en *P. bonita*. La variación en número y forma entre las especies de *Priapella*, constituyen motivo de análisis, considerándose que la reducción en la forma ventral, así como en el número de elementos es apomórfico. Segmentos del último tercio del tercer radio en forma de cuadros y palas, en número de 14 o más = 0;. Segmentos del último tercio del tercer radio en forma de cuadros y gotas, en número menor a 14 =1

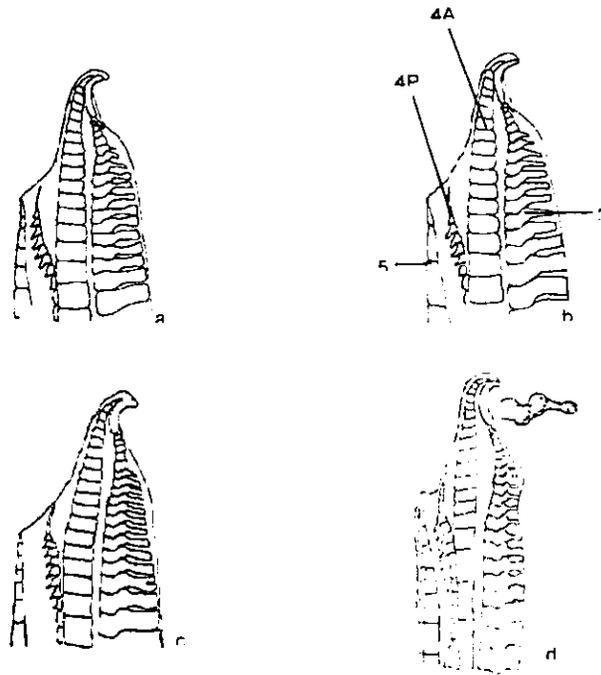


Fig 18. Gonopodio de: a) *Priapella compressa*, b) *P. intermedia* c) *P. olmecae* y d) *P. bonita*

40, 41. Cuarto radio. Esta constituido por segmentos gruesos que reducen de tamaño gradualmente hacia la región terminal terminando en varios segmentos que forman una punta. También lo hace en la segunda rama del cuarto radio, 4p, la cual es más corta que las dos anteriores y forma una especie de cresta que se eleva y baja, los segmentos son más pequeños y delgados hacia la parte terminal. En la región dorsal presenta espinas en forma de espina de rosa, que permiten separar a las especies. Con siete a nueve espinas en el radio $4p = 0$; con menos de siete espinas en el radio $4p = 1$.

42. Quinto radio. Este radio, más corto que cualquiera de los anteriores es delgado y termina en punta, está compuesto de segmentos de forma rectangular que disminuyen de tamaño hacia la parte terminal y que en conjunto tienen cierta curvatura hacia la región ventral. El número de segmentos varia de especie a especie.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Como resultado del análisis filogenético por medio del programa Hennig 86, se obtuvo un solo árbol, el cual se presenta con la descripción correspondiente en la (Fig. 19). Los resultados del análisis se verificaron por medio del programa PAUP ambos análisis se discuten más adelante. En la discusión de los caracteres usados para realizar el análisis filogenético, cada carácter está seguido de un número entre paréntesis, que se explica de forma resumida en el apéndice 1. Se presenta para cada una de las dos ramas del árbol el resultado sistemático encontrado. En la tabla 1, se puede observar la matriz de datos y un resumen de los resultados; el árbol obtenido tuvo una longitud total de 67 pasos, el índice de consistencia (ic) para todo el árbol (índice de consistencia) fue de 0.731 y el de retención (ir), (índice de retención) igual a 0.735. El índice de homoplasia (IH) fue de 0.269.

TABLA 1. Matriz de datos usada de ocho especies de la familia Poeciliidae. cuatro como grupos externos: *Poecilia reticulata*, *Gambusia hispaniola*, *Xiphophorus variatus* y *Poeciliopsis gracilis* y las cuatro especies del género *Priapella*. los caracteres están agrupados y numerados de acuerdo a su posición morfológica para explicación de los caracteres véase el texto y el apéndice 1.

MATRIX	0000000000	1111111111	2222222222	3333333333	4444444444
	1234567890	1234567890	1234567890	1234567890	123456
<i>P. reticulata</i>	0100111000	1011111111	1011101010	110001001	????????????
<i>G. hispaniola</i>	0001201111	1111111111	1011110111	101001001	????????????
<i>X. variatus</i>	0100100110	1010101111	1111101001	10001001	????????????
<i>P. gracilis</i>	0011111111	1111111111	1101011000	1001	????????????
<i>P. bonita</i>	1100110???	0000011???	1110?11?1?	11101111111111	
<i>P. compressa</i>	1100010000	000010000000	1100011110	10000000000000	
<i>P. intermedia</i>	1100010000	00010011000	1020001111	1010011002000100	
<i>P. bonita</i>	1100010000	0000000100	000001001111	11001011110001;	

Tree length = 67

Consistency index (CI) = 0.731

Homoplasly index (HI) = 0.269

CI excluding uninformative characters = 0.695

HI excluding uninformative characters = 0.305

Retention index (RI) = 0.735

Rescaled consistency index (RC) = 0.538

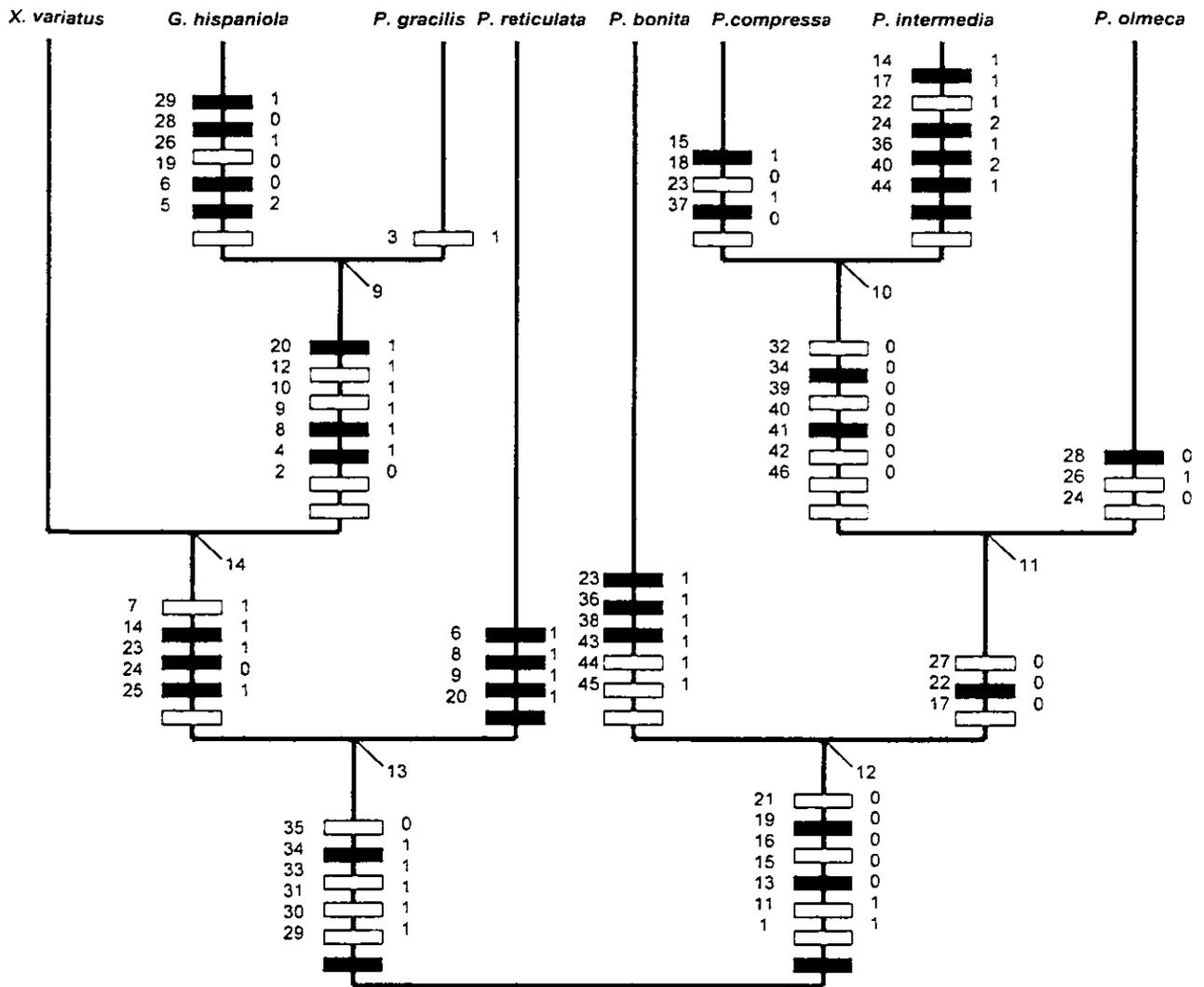


Fig 19. Cladograma resultante del análisis filogenético, los cambios de estado de carácter se muestran con una barra y en negritas el número de carácter, los cuadros negros indican no homoplásico, blancos homoplásico después del cambio.

Relaciones.

La rama que sopoprta al género estudiado está compuesta por siete caracteres considerados apomórficos, cuatro autapomorfias, estas son, el maxilar grueso con

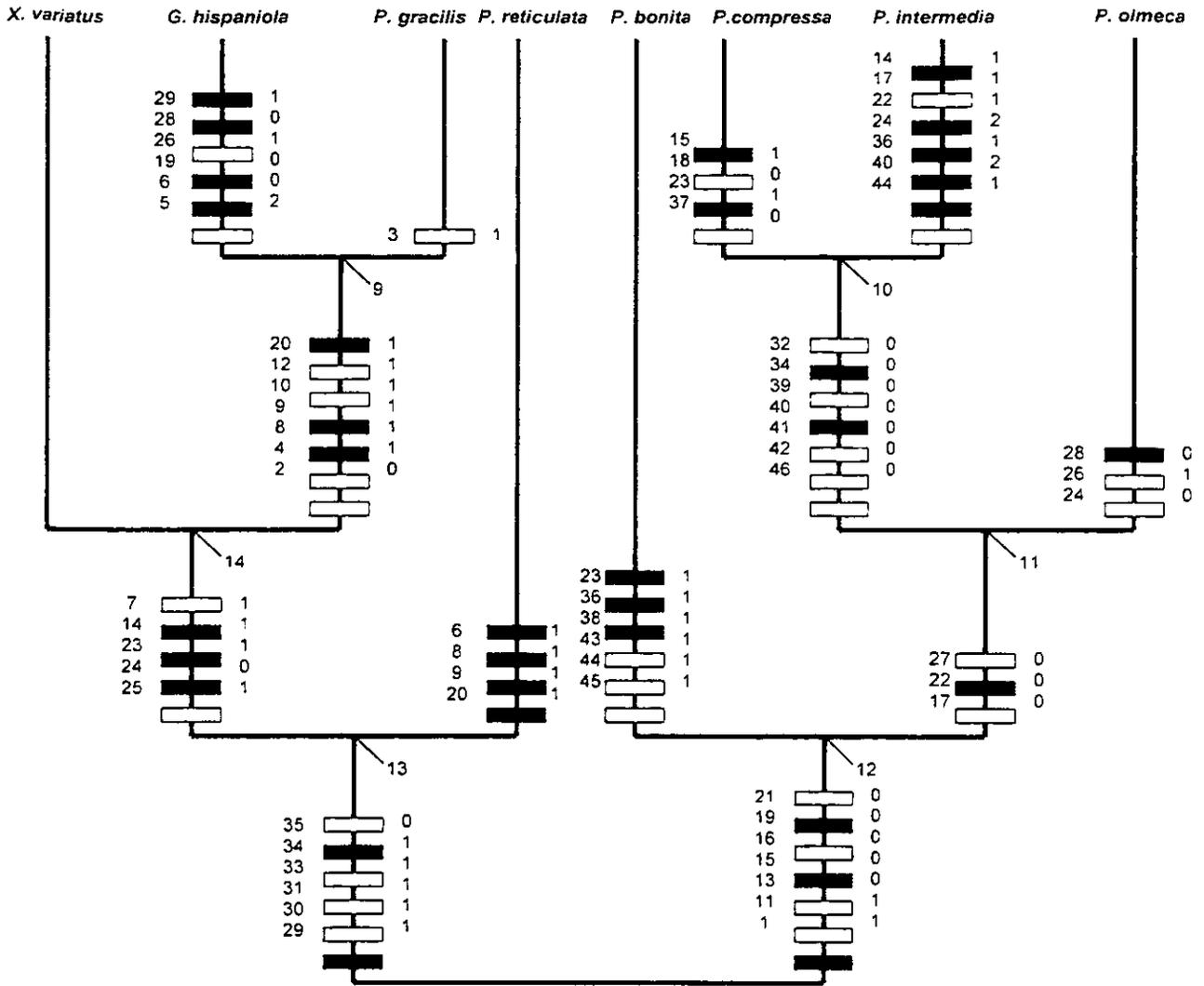


Fig 19. Cladograma resultante del análisis filogenético. los cambios de estado de carácter se muestran con una barra y en negritas el número de carácter, los cuadros negros indican no homoplásico, blancos homoplásico después del cambio.

Relaciones.

La rama que sopoprta al género estudiado está compuesta por siete caracteres considerados apomórficos, cuatro autapomorfias, estas son, el maxilar grueso con

alargados e irregulares (13) y las filas desordenadas de la dentición (15). La disposición de los canales sensoriales (16), el hiomandibular calcificado y la lobulación del ceratohial son caracteres que se presentan muy modificados en los grupos considerados externos.

Los caracteres de la región gonopodial no han derivado como en los otros géneros, estos se consideran apomórficos; la presencia de un ligastilo completo (30), la simetría bilateral del gonopodio (33), y la terminación en gancho del radio 3 (34), seguido por una estructura esponjosa (36). Por estas características se puede demostrar que el género *Xiphophorus* podría ser considerado el grupo hermano del género *Priapella*. Por otro lado confirmar la idea que la tribu Poeciliini tiene características suficientes para ser considerada, como parte del grupo del género estudiado, como se anotó en los antecedentes, salvo por la falta de ejemplares, así como de evidencias para poder considerar al género *Alfaro* en este estudio.

La clada de *Priapella bonita* se distingue por seis caracteres sinapomórficos, que se muestran en la rama son: la no completa unión de la primera neurapófisis al exoccipital (23), que representa un cambio considerado poco derivado, la presencia de una estructura esponjosa (35), que puede estar relacionada al almacenaje de esperma; el número de las espinas del radio 3 del gonopodio (37), con formas de placas distintivas que van de alargadas a redondeadas (38); la reducción en número de radios caudales (43), dorsales (44) y pectorales (46), que son caracteres considerados autapomórficos en *P. bonita*. La relación con *P. intermedia* soportada por la forma de unión en la primera neurohipófisis es un carácter derivado en todas las especies (23), ya que se encuentran en diferente grado de modificación, en particular *P. intermedia* la presenta cubriendo más de la mitad de la espina neural. El número y forma de las estructuras en el radio 3 del gonopodio (37), la conexión retroarticular (18) y las hileras irregulares de dientes (15) son el resto de los caracteres que separan a la especie.

Por otro lado las relaciones con *P. compressa*, se presentan por la forma de los radios del gonopodio en especial el radio 4p ((40), que puede considerarse al igual que la

anterior. Sin embargo también, otros caracteres de la rama 10 ya mencionados, los unen. Por último solo tres caracteres, dos considerados autopomórficos separan a *P. olmecae*, estos se pueden referir a la región gonopodial, donde se ven diferencias en las gonapófisis (24) tanto en forma como en tamaño, en el caso de esta especie tiene formas más alargadas y en diferente angulación (26). La presencia de la espina hemal (28) de forma casi recta y con cierto ángulo diferencial es exclusiva. Los caracteres sinapomórficos, como la derivación de la neurapófisis es un carácter que se presenta como multiestado y que aparece en las otras especies también.

Relaciones entre los géneros.

Los géneros utilizados como grupos externos no llegan a definir claramente las relaciones existentes con el género *Priapella*, por lo tanto no se puede afirmar que uno de los géneros analizados pueda ser considerado como hermano. Primero por que la metodología usada, ya que, en el caso del género *Poecilia*, el cual posee los caracteres considerados por el programa como apomórficos, en relación con el género estudiado, es apartado, sin embargo se puede notar de acuerdo a los antecedentes, que esto tiene sentido, ya que ese género, al igual que *Xiphophorus* han sido considerados como parte de la tribu Poeciliini. *Xiphophorus variatus*, comparte características que lo harían considerarse el grupo hermano del género estudiado Meyer y Espinosa (1993), sin embargo en el análisis osteológico muestra que esta especie se separa, no permitiendo llegar a conocer al grupo hermano del género, quedando en la rama de los grupos externos sin definir la relación con el género *Priapella*.

Los caracteres sinapomórficos que definen la rama de *X. variatus* son: la variación en la forma, posición y número de los poros cefálicos (6) fundamentalmente, sin embargo la conexión nerviosa de los frontales (5), que se relaciona con la anterior, es otra característica que separa al género estudiado. La forma de la primera espina hemal (26), la cual se presenta corta y en ángulo formando cierta curvatura en *X. variatus*, constituye otra diferencia definitiva para la separación de las especies estudiadas. *P. reticulata* esta separada principalmente por la diferencia en los parietales (7), la fusión

anterior. Sin embargo también, otros caracteres de la rama 10 ya mencionados, los unen. Por último solo tres caracteres, dos considerados autopomórficos separan a *P. olmecae*, estos se pueden referir a la región gonopodial, donde se ven diferencias en las gonapófisis (24) tanto en forma como en tamaño, en el caso de esta especie tiene formas más alargadas y en diferente angulación (26). La presencia de la espina hemal (28) de forma casi recta y con cierto ángulo diferencial es exclusiva. Los caracteres sinapomórficos, como la derivación de la neurapófisis es un carácter que se presenta como multiestado y que aparece en las otras especies también.

Relaciones entre los géneros.

Los géneros utilizados como grupos externos no llegan a definir claramente las relaciones existentes con el género *Priapella*, por lo tanto no se puede afirmar que uno de los géneros analizados pueda ser considerado como hermano. Primero por que la metodología usada, ya que, en el caso del género *Poecilia*, el cual posee los caracteres considerados por el programa como apomórficos, en relación con el género estudiado, es apartado, sin embargo se puede notar de acuerdo a los antecedentes, que esto tiene sentido, ya que ese género, al igual que *Xiphophorus* han sido considerados como parte de la tribu Poeciliini. *Xiphophorus variatus*, comparte características que lo harían considerarse el grupo hermano del género estudiado Meyer y Espinosa (1993), sin embargo en el análisis osteológico muestra que esta especie se separa, no permitiendo llegar a conocer al grupo hermano del género, quedando en la rama de los grupos externos sin definir la relación con el género *Priapella*.

Los caracteres sinapomórficos que definen la rama de *X. variatus* son: la variación en la forma, posición y número de los poros cefálicos (6) fundamentalmente, sin embargo la conexión nerviosa de los frontales (5), que se relaciona con la anterior, es otra característica que separa al género estudiado. La forma de la primera espina hemal (26), la cual se presenta corta y en ángulo formando cierta curvatura en *X. variatus*, constituye otra diferencia definitiva para la separación de las especies estudiadas. *P. reticulata* esta separada principalmente por la diferencia en los parietales (7), la fusión

completa en el cartilago de Meckel (14), la casi completa fusión del la primera neurapófisis y que no tiene extensiones que cubran a la primera espina neural (23, 24).

Con las ramas pertenecientes a *Gambusia hispaniola* y *Poeciliopsis gracilis* respectivamente, la separación es a varios niveles, entre ellos los ya mencionados para separar la clada o rama de *Xiphophorus variatus*, además de los observados en la rama 9. Estos son: los etmoides laterales (2) con dos alas, canales laterales de forma corta en el dermosfenótico (4), supraoccipital con alas delgadas (9), parietales cortos terminados en punta (8) y el epioccipital unido casi por completo a los supraoccipitales (10). Como resultado del análisis se puede mencionar que algunos de los caracteres encontrados corresponden a los mismos que Rauchenberger (1989) encontró para separar a las especies del género *Gambusia*.

Biogeografía y distribución

Las especies del género *Priapella* son fundamentalmente tropicales y endémicas de la región sur y suroriental de la vertiente del Golfo de México. La distribución en los estados de Chiapas, Tabasco, Oaxaca y Veracruz coincide con la distribución conocida de muchos grupos de plantas y animales de afinidades neotropicales. El análisis de distribución está sustentado en el cladograma que refleja la genealogía del grupo. Por medio de las relaciones de parentesco entre las especies del género *Priapella*, se puede inferir la historia geológica de las áreas de endemismo. Así mismo los nodos de los taxa, al igual que los intermedios marcan las modificaciones morfológicas que se pueden relacionar con los efectos vicariantes de especiación.

completa en el cartilago de Meckel (14), la casi completa fusión de la primera neurapófisis y que no tiene extensiones que cubran a la primera espina neural (23, 24).

Con las ramas pertenecientes a *Gambusia hispaniola* y *Poeciliopsis gracilis* respectivamente, la separación es a varios niveles, entre ellos los ya mencionados para separar la clada o rama de *Xiphophorus variatus*, además de los observados en la rama 9. Estos son: los etmoides laterales (2) con dos alas, canales laterales de forma corta en el dermosfenótico (4), supraoccipital con alas delgadas (9), parietales cortos terminados en punta (8) y el epioccipital unido casi por completo a los supraoccipitales (10). Como resultado del análisis se puede mencionar que algunos de los caracteres encontrados corresponden a los mismos que Rauchenberger (1989) encontró para separar a las especies del género *Gambusia*.

Biogeografía y distribución

Las especies del género *Priapella* son fundamentalmente tropicales y endémicas de la región sur y suroriental de la vertiente del Golfo de México. La distribución en los estados de Chiapas, Tabasco, Oaxaca y Veracruz coincide con la distribución conocida de muchos grupos de plantas y animales de afinidades neotropicales. El análisis de distribución está sustentado en el cladograma que refleja la genealogía del grupo. Por medio de las relaciones de parentesco entre las especies del género *Priapella*, se puede inferir la historia geológica de las áreas de endemismo. Así mismo los nodos de los taxa, al igual que los intermedios marcan las modificaciones morfológicas que se pueden relacionar con los efectos vicariantes de especiación.

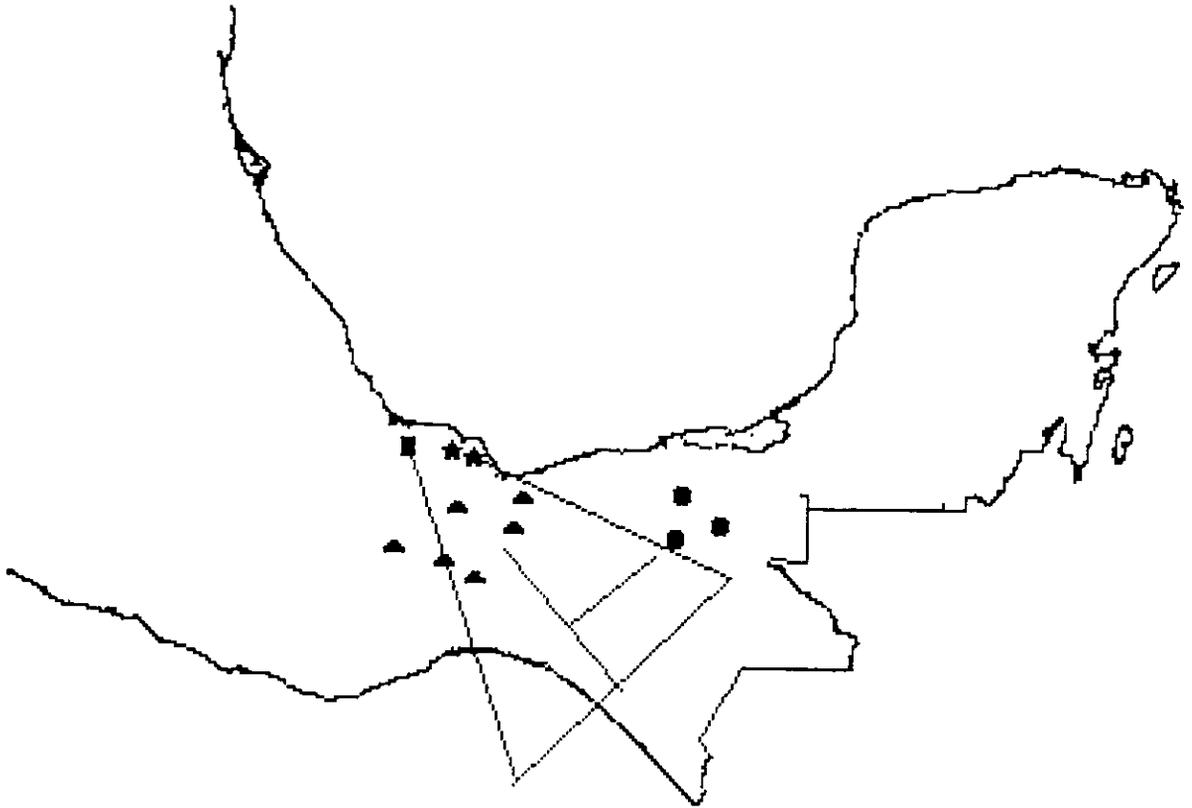


Fig.22. Mapa de distribución del género y cladograma de las relaciones biogeográficas de acuerdo a los resultados encontrados. ● *P. compressa*; ■ *P. bonita*; ▲ *P. intermedia*; ★ *P. olmecae*.

La región del Motzorongo, en Refugio, Ver., es una zona perteneciente a la parte alta de la zona conocida como Planicie Costera de Veracruz, es la zona donde fue conocida la distribución de *P. bonita*, la cual no se ha colectado en más de 40 años. Esta zona fue de una densa actividad geomorfológica, ya que se encuentra a las faldas del Pico de Orizaba, se caracteriza por ser reciente geológicamente, y localizada en la parte baja de la formación conocida como el Macizo de Tezuatlán del terciario medio (Ferrusquía, 1993). Corresponde a su vez a la cuenca del Papaloapan, la cual en esa región ocupa la parte norte de la cuenca.

La región de Los Tuxtlas en el estado de Veracruz, forma parte también de la cuenca del Papaloapan, sin embargo, el origen volcánico de edad cenozoica tardía de la región, Ferrusquía (1993), proporciona un aspecto único como fenómeno vicariante para la presencia de *P. olmecae*, la cual solo se localiza en la Laguna Escondida, río de la Palma y el río Frío, localidades cercanas y conectadas. Esta distribución corresponde parcialmente a la distribución que encontraron Chernoff y Miller (1984), para *Atherinella amophilla* también endémica. Por otro lado el endemismo de otros grupos de animales y plantas es alto en la región, pudiéndose explicar por medio del vulcanismo la distribución restringida de esta especie.

P. intermedia es la especie del género que tiene un intervalo de distribución más amplio, puede ser encontrada desde la parte alta y media del río Papaloapan, hasta el río Tonalá, con sus poblaciones principales en la parte alta del río Coatzacoalcos. Esta distribución también corresponde a la zona de la Planicie Costera, sin embargo la parte alta corresponde al cenozoico y se encuentra incluida entre las cuencas de los ríos Papaloapan, Coatzacoalcos y Tonalá, las cuales se encuentran separadas por cadenas montañosas de la sierra Madre del Sur, que sin embargo en épocas de mucha precipitación pluvial llegan a inundarse, e incluso a interconectarse por las inundaciones que se producen.

Por último la distribución de *P. compressa*, abarca de la región de Palenque hacia la zona de Pichucalco, Chiapas, se considera que es la Planicie Costera con origen de cuerpos de roca del Mioceno (Ferrusquía, 1993). La cadena montañosa de la sierra Madre del Sur divide a las cuencas, quedando incluida esta especie principalmente entre las cuenca de los ríos Grijalva y Usumacinta, pero principalmente en el Grijalva, ya que los ríos que forman el Usumacinta en la región no llegan a las localidades mencionadas.

Las relaciones resultantes del análisis muestran que *P. compressa* y *P. intermedia* se encuentran más estrechamente relacionadas entre sí, que con *P. olmecae* y *P. bonita*, además de que los caracteres considerados en este trabajo como más plesiomórficos,

se encuentran en *P. compressa*. De esta forma se puede inferir que la distribución actual del género, se origino en la periferia de las principales poblaciones de esta especie en la parte norte del Istmo de Tehuantepec, en el actual rio Grijalva, o tal vez de otras especies no registradas por extinción y que dieron lugar a las formas al norte de la distribución conocida del género. Esto pudo haber sido por medio de una especiación alopátrida con sucesivos fenómenos vicariantes, lo que justificaría el aislamiento actual a los sistemas del Tonalá, Coatzacoalcos y cuenca baja del Papaloapan, que aislaron a las distintas poblaciones que dieron lugar a *P intermedia* durante el Mioceno temprano (25 millones de años). Esta hipótesis se considera acertada debido a que en la actualidad en algunas zonas de la cuenca del Grijalva – Usumacinta que permanecen en la planicie costera, continúan siendo zonas de inundación, salvo aquellas donde la orografía actual ha separado, por elevación, la región y que ha causado efectos negativos, como en los ríos Tonalá y Coatzacoalcos, los cuales tienen pendientes negativas en su desembocadura, permitiendo la entrada de agua marina varios kilómetros en el continente.

El proceso de aislamiento en la distribución de *P. olmecae*, de acuerdo a lo anterior pudo deberse al mismo proceso, pero de poblaciones periféricas de *P. intermedia*, las cuales se separaron al norte de la planicie costera, aunando a esto, la intensa actividad ígnea durante el Terciario y Cuaternario. Esto permitió el aislamiento de la especie en esa parte de la cuenca del Papaloapan, como lo muestra el alto endemismo actual en la región de Catemaco y San Andrés Tuxla. De la misma forma, poblaciones aisladas de *P. intermedia*, que bien pudieron ser las mismas que dieron origen a *P. olmecae*, quedando aisladas en la zona noreste de la hoy cuenca del Papaloapan, durante el Terciario medio y Plioceno. Lo que ocasionó que algunas poblaciones de las que se derivó *P. bonita*, se diferenciaron definitivamente al formarse los cuerpos volcánicos de Teziutlán durante la formación de la franja volcánica transversal.

DISCUSIÓN

Poco queda por añadir a lo ya indicado en el análisis, sin embargo habrá que recapitular sobre la importancia del género estudiado. Primero es importante mencionar la falta de información que existe sobre las especies del género *Priapella*, el conocimiento de la biología básica y reproductiva de las especies es de vital importancia, ya que no se sabe mucho acerca de este tema, en comparación con otros géneros de la familia, por ejemplo *Xiphophorus*, *Gambusia* y *Poecilia*, *Poeciliopsis*, de los cuales se ha estudiado no solo el comportamiento reproductivo, sino hasta sus aplicaciones en otros campos del conocimiento, como en caso del cáncer (*Xiphophorus*) o el control biológico (*Gambusia*).

Lo anterior es importante ya que en el caso de *Poeciliopsis* las especies de este género son partenogenéticas, lo que le da una gran versatilidad a la reproducción y por lo tanto a la forma de especiación que ha tenido el género (Shultz, 1989). Por otro lado el caso de *Poecilia formosa*, la cual se sabía que era un híbrido y se consideraban hembras unisexuales, resultando que a últimas fechas se han producido machos en el laboratorio y se han reproducido, al mismo tiempo que se han detectado machos en el medio natural. Esto tiene que ver mucho con la forma de especiación, de la cual en este trabajo sólo se esboza la hipótesis, de que pudo haber sido de una forma alopátrida, pero que sin embargo queda aun por definir.

Sobre la metodología cladista usada, se presenta el resultado del análisis del programa PAUP, aunque se realizó también con el programa Hennig86, esto fue debido a que, aunque los árboles, resultado del análisis eran iguales salvo en la clada del grupo externo de *Xiphophorus*, el cual presentaba algunos caracteres compartidos con la clada de *Poecilia*, se prefirió presentar los resultados del primero, ya que dicho programa no impone restricciones a las reversiones, las cuales se presentaban con mucha frecuencia en el segundo análisis. Además por la simplificación de que, con el primer programa se presenta el resultado para cada una de las ramas de forma resumida (véase Apéndice 2).

Sobre no resolución en cuanto al grupo hermano del género con los géneros analizados como grupo externo, deben citarse tres aspectos: 1) Rosen y Bailey (1963) y Meyer y Espinosa (1990), han señalado que por sus características morfológicas los géneros *Priapella* y *Xiphophorus* deberían ser géneros hermanos, sin embargo de acuerdo al criterio de White (1981), las especies hermanas deben poseer caracteres casi idénticos, lo cual, como muestra el análisis, concuerda ya que ninguno de los géneros presentan caracteres que se puedan definir de esa forma. 2) En el caso de *Poecilia*, la presencia de un prepucio en el gonopodio, la hace diferente, aunque morfológicamente sea ligeramente parecida a *Priapella*. Y 3) *Xiphophorus* presenta además de espinas en los radios del gonopodio, que no existen en *Priapella*, un gancho exterior anexo, lo cual reproductivamente hace que esta especie y la anterior estén lejanamente relacionadas.

Por otro lado debe admitirse la falta de una de las especies que conforman a la tribu Poeciliini, el género *Alfaro*, el cual en apariencia, se ha visto en la literatura es más parecido al género estudiado, sin embargo no se obtuvieron ejemplares de *Alfaro culturatus*, una de las dos especies del género, la cual es la especie que se encuentra más cercana a la región estudiada, esto es en la frontera México–Guatemala en Centroamérica.

Como ya se mencionó, se prefirió el análisis efectuado en el programa PAUP de Swofford (1993), ya que presentaba ventajas o facilidades, sobre Hennig86, puesto que no impone restricciones, sin embargo acepta la polarización de los caracteres con base en el uso de grupos externos por medio de la opción ACCTRAN, la cual es equivalente a la optimización por la presencia de un ancestro de Hennig86. Esto modifica mínimamente el resultado como se mencionó en cuanto a los grupos externos, sin embargo a nivel intragenérico resultó ser igual. Al no haber restricción por reversiones, resultó más fácil interpretar los caracteres que se presentan en el apéndice 2 y en el cladograma. Se pudo notar entonces que las apomorfias que definían a cada una de las especies, representaban sinapomorfias y en varios casos autapomorfias, como en el caso de *P. bonita* y *P. intermedia* con dos autapomorfias cada una y *P. olmecae* con

tres. De esta forma la genealogía del grupo como se muestra en la fig 19, queda de la siguiente manera:

Priapella Regan

1. *P. compressa* Álvarez
2. *P. intermedia* Álvarez y Carranza
3. *P. olmecae* Meyer y Espinosa
4. *P. bonita* Meek

Esta hipótesis deberá confrontarse con resultados de análisis moleculares, para que de esta forma se valide el trabajo, pero además, deberá verse a la luz de nuevas formas de hacer taxonomía, al tener una visión más completa de filogenia de los grupos. La cual de acuerdo a Cantino et al. (1999), será en un futuro no muy lejano, más aproximada a la filogenia que a la taxonomía clásica Linneana, esto es, deberá compartir los criterios filogenéticos y los taxonómicos, de forma tal que al conocer el nombre de una especie, se pueda saber el nivel y rango de la jerarquía de solución a nivel genético del taxa. Lo cual indica que los epítetos específicos actuales o Linneanos, no reconocen las jerarquías o al menos no las indican, de forma tal, que una persona pudiese relacionar por el nombre los grupos superiores que el taxon está representando en sentido filogenético.

Por último el análisis de la distribución actual de las especies del género, indudablemente está relacionada con los movimientos geomorfológicos, que tuvieron lugar en el pasado en esa parte del país, ya que no se puede interpretar como causa de la distribución actual y el aislamiento, la dispersión. Esto es fundamental en el análisis vicariante que se hace de la distribución actual de las especies en el trabajo. Por un lado el evidenciar que la tierra y la vida tienen una evolución paralela de acuerdo a Croizat (1958) y por otro validar la metodología cladista, con la cual se infiere, a partir de las sinapomorfias o caracteres derivados, la posible evolución de la biota. En el caso del género *Priapella*, debe decirse que parece fácil explicar por este método su actual distribución y evolución, sin embargo, en el caso de *P. bonita*, la explicación no es

sencilla, salvo que se piense que las planicies que estuvieron inundadas en un pasado remoto quedaron listas para ser colonizadas por especies que se adaptaron a dichas condiciones y al presentarse los movimientos tectónicos alcanzaron las distribuciones actuales.

Como corolario de este trabajo, recientemente han aparecido muestras de ejemplares del género estudiado de la región de la sierra de Juárez en Oaxaca, estos ejemplares parecen representar una forma aún no conocida para la ciencia y que tendrá que ocupar nuevamente la atención de los ictiólogos.

CONCLUSIONES

A partir del análisis filogenético y biogeográfico se puede concluir lo siguiente:

1. El género *Priapella* es monofilético, ya que se ha demostrado que los caracteres osteológicos han derivado de un ancestro único.
2. Se puede caracterizar al género *Priapella* por siete caracteres sinapomórficos. (1) Mesoetmoides osificado, (11) Maxilar grueso con formas romas, (13) Dientes irregulares, (15) Hileras irregulares en la mandíbula, (16) Canales sensoriales anteriores, (19) Hiomandibular osificado al hipohial y (29) primera hemal con parapófisis recta.
3. No se conoce el grupo hermano del género *Priapella* a partir del análisis efectuado, faltando incluir en el análisis al género *Alfaro*.
4. Las especies del género están interrelacionadas entre sí, soportando esta hipótesis 12 caracteres sinapomórficos.
5. De acuerdo al análisis se puede decir que *P. bonita* es la especie más evolucionada a partir de *P. intermedia* y esta dio lugar a *P. olmecae*.
6. *P. compressa* es la especie con las características menos derivadas del género.
7. La distribución actual de las especies, indica que las especies del género pudieron haber derivado de un ancestro común cercano a *P. compressa*.
8. Es importante este tipo de trabajos que ayudan a conocer la evolución de la fauna, por lo cual se propone continuar con los estudios morfológicos como base del conocimiento.

Apéndice 1

En la lista de caracteres, cada carácter se encuentra descrito de forma general y resumida. la discusión sobre cada carácter se encuentra incluida en el texto del trabajo. La mayoría de los caracteres se codificaron como ausencia =0, presencia = 1, en el caso de caracteres multiestado se consignan en la lista. ? Indica que el carácter no se observó y por lo tanto no estuvo disponible.

1. Mesoetmoides osificado en parte.
2. Etmoides laterales con dos o tres alas.
3. Posición del canal nervioso lacrimal.
4. Canales nerviosos independientes y de forma alargada en el dermoesfenótico.
5. Frontal y conexión nerviosa lateral =0; media=1; doblada=2.
6. Hasta 8 poros cefálicos con escamas.
7. Parietales gruesos a delgados.
8. Parietales largos o cortos y terminados en punta.
9. Supraoccipital en forma de alas de gruesas a delgadas.
10. Epioccipital unido ampliamente a los supraoccipitales.
11. Maxilar grueso con formas romas a triangulares.
12. Premaxilar delgado a grueso en forma de S.
13. Dientes irregulares alargados a regulares e igual tamaño.
14. Fusión completa del cartílago de Meckel.
15. Hileras regulares a irregulares de dientes en la mandíbula.
16. Canales sensoriales de anteriores a posteriores.
17. Opérculo con espinas.
18. Conexión retroarticular expuesta del opérculo.
19. Hiomandibular calcificado con el hipohial.
20. Ceratohial y urohial adelgazados.
21. Ceratohial lobulado = 0; bilobado = 1; triangular incompleto= 2.
22. Espinas neurales reducidas o expandidas en las primeras tres vértebras.
23. Primera neurapófisis no en completo contacto con el exoccipital.

24. Primera neurapófisis expandida =0; cubriendo la mitad de la espina neural =1; llega a la altura de la espina neural = 2.
25. Suspensorio gonopodial con tres largas gonapófisis que llegan a las apófisis uncinadas.
26. Primera hemal larga y recta =2; curva =1; y corta y curva =0.
27. Papapófisis de las gonapófisis se originan en la base.
28. Parapófisis largas y en ángulo mayor a 90°.
29. Primera hemal con parapófisis rectas a diagonales.
30. Ligastilo completo y cilíndrico.
31. Ligastilo con ramificaciones terminales ventrales.
32. Complejo gonactinostal ancho con terminación dorsal de simple a forma de copa.
33. Gonopodio simétrico y bilateral radio tres termina en un gancho óseo.
34. Terminación del gancho del radio 3, de amplia a cerrada.
35. Presencia de estructura esponjosa en la terminación del radio 3.
36. Estructura esponjosa de larga a reducida.
37. De tres a seis estructuras oblongas precedidas del gancho en radio 3.
38. Espinas del radio 3 de formas redondeadas a alargadas.
39. Radio 4ª curvado ventralmente cubriendo con 3 a 6 segmentos la estructura esponjosa.
40. Radio 4p con 3 a 5 segmentos oblongos terminales.
41. Radio 4p con 9 = 0; 8 a 7 =1; 6 = 2 espinas dorsales.
42. Radio 5 más corto que el 4p con segmentos delgados a gruesos.
43. Presencia de 10 a 12 radios principales en la aleta caudal.
44. Presencia de 9 a 11 radios en la aleta dorsal.
45. Primer pterigioforo dorsal en forma de cuña de larga a corta.
46. Reducción en número de radios pectorales de 14 a 11. este carácter, se considera poco derivado, ya que en otros géneros se ha visto similar característica

ESTA TESIS NO DEBE SALIR DE LA BIBLIOTECA

Apéndice 2

Lista de cambios de caracter.

Character	CI	Steps	Changes
1	1.000	1	node_12 1 <=> 0 node_13
2	1.000	1	node_14 1 ==> 0 node_9
3	1.000	1	node_9 0 ==> 1 D
4	1.000	1	node_14 0 ==> 1 node_9
5	1.000	1	node_9 1 ==> 2 B
		1	node_12 1 ==> 0 node_11
6	0.500	1	node_9 1 ==> 0 B
		1	node_13 1 ==> 0 C
7	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_14
8	0.500	1	node_14 0 --> 1 node_9
		1	node_13 0 --> 1 C
9	0.500	1	node_14 0 --> 1 node_9
		1	node_13 0 --> 1 C
10	1.000	1	node_14 0 ==> 1 node_9
11	1.000	1	node_12 0 <-> 1 node_13
12	1.000	1	node_14 0 ==> 1 node_9
13	1.000	1	node_12 0 <=> 1 node_13
14	0.500	1	node_13 0 ==> 1 node_14
		1	node_10 0 ==> 1 G
15	0.500	1	node_12 0 <=> 1 node_13
		1	node_10 0 ==> 1 F
16	1.000	1	node_12 0 <=> 1 node_13
17	0.500	1	node_12 1 --> 0 node_11
		1	node_10 0 --> 1 G
18	1.000	1	node_10 1 ==> 0 F
19	0.500	1	node_9 1 ==> 0 B
		1	node_12 0 <-> 1 node_13
20	0.500	1	node_14 0 --> 1 node_9
		1	node_13 0 --> 1 C
21	1.000	1	node_12 0 <-> 1 node_13
22	0.500	1	node_12 1 --> 0 node_11
		1	node_10 0 --> 1 G
23	0.333	1	node_13 0 --> 1 node_14
		1	node_12 0 --> 1 E
		1	node_10 0 --> 1 F
24	0.667	1	node_13 1 ==> 0 node_14
		1	node_10 1 ==> 2 G
		1	node_11 1 ==> 0 H
25	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_14
26	0.500	1	node_9 0 ==> 1 B
		1	node_11 0 ==> 1 H
27	1.000	1	node_12 1 ==> 0 node_11
28	0.500	1	node_9 1 ==> 0 B
		1	node_11 1 ==> 0 H
29	0.500	1	node_9 0 ==> 1 B
		1	node_12 1 <-> 0 node_13
30	1.000	1	node_12 1 <=> 0 node_13
31	1.000	1	node_12 1 <-> 0 node_13
32	1.000	1	node_11 1 ==> 0 node_10
33	1.000	1	node_12 1 <=> 0 node_13

```

34      0.500  1  node_12 1 <-> 0 node_13
          1  node_11 1 --> 0 node_10
35      1.000  1  node_12 0 <=> 1 node_13
36      0.500  1  node_12 0 --> 1 E
          1  node_10 0 --> 1 G
37      1.000  1  node_10 1 ==> 0 F
38      1.000  1  node_12 0 --> 1 E
39      1.000  1  node_11 1 ==> 0 node_10
40      1.000  1  node_11 1 --> 0 node_10
          1  node_10 0 --> 2 G
41      1.000  1  node_11 1 ==> 0 node_10
42      1.000  1  node_11 1 ==> 0 node_10
43      1.000  1  node_12 0 --> 1 E
44      0.500  1  node_12 0 --> 1 E
          1  node_10 0 --> 1 G
45      1.000  1  node_12 0 --> 1 E
46      1.000  1  node_11 1 ==> 0 node_10

```

LITERATURA CITADA

- Álvarez, J. 1948. Contribución al conocimiento del género *Priapella* y descripción de una nueva especie. *Rev. Soc. Mexicana Hist. Nat.* 9: 331 -340.
- Álvarez, J. 1950. *Claves para la determinación de especies en los peces de aguas continentales mexicanas*. México Secr. de Marina, 36 p.
- Álvarez, J. y J. Carranza. 1952. Cuatro especies nuevas de peces dulceacuicolas del sureste de México. *Ciencia* 11: 281 - 289.
- Álvarez, J. 1970. *Peces Mexicanos (Claves)* Inst. Nal. Inv. Biol. Pesq., México. Ser. Invest. Pesq. 1- 166 pp.
- Cantino, P.D., H.N. Bryant, K. De Queiroz, M.J. Donoghue, T. Eriksson, D.M. Hillis y M.S.Y. Lee. 1999. Species name in phylogenetic nomenclature. *Syst. Biol.* 48 (4): 790 – 807.
- Chernoff , B. y R.R. Miller. 1984. *Atherinella amophila*, a new Atherinid fish from Eastern Mexico. *Notulae Nature.* 462: 1-12.
- Chernoff, B. 1986. Phylogenetic relationships and reclassification of menidiine silverside fishes with emphasis on the tribe Membrandini. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*, Philadelphia 138 (1): 189 - 249.
- Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Editado por el autor. Caracas, Venezuela. 806 p.
- De Buen, F. 1940. Lista de los peces de agua dulce de México. En preparación de su catálogo. *Publ. Estación Limnol. Patzcuaro*, 4: 51 – 65.
- Dyer, B.S. y B. Chernoff. 1996. Phylogenetic relationships among atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zool. Jour. of the Linnean Soc.* 117: 1 - 69.

- Espinosa, P.H., T. Gaspar D. y P. Fuentes M. 1993. Listados Faunísticos de México. III. Los peces dulceacuícolas mexicanos. Instituto de Biología, UNAM. 99 p.
- Farris, J.S. 1988. *Hennig 86* Manual de referencia, Publicado por el autor.
- Ferrusquia, V.I. 1993. Geology of Mexico: A synopsis 1: 3 - 107. En: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa. (Eds.). *Biological diversity of México*. Oxford University Press. 812 p.
- Greenwood, P.H., D. E. Rosen, S.H. Weitzman y G.S. Myers. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Mus. Am. Nat. Hist.* 131 (4): 339-456.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Editorial Universitaria de Buenos Aires, Buenos Aires Argentina. 353 p.
- Hubbs, C.L. y K.F. Lagler. 1947. Fishes of the Great Lakes Region. Cranbrook Institute of Sciences. Bull No. 26.
- Huidobro, C.L. 200_. Filogenia del complejo *Poeciliopsis* (Regan) (PISCES: POECILIIDAE) y su biogeografía. Tesis Maestria Fac. de Ciencias. UNAM.
- Maffe, G.K. y F.E. Snelson Jr. 1989. *Ecology and evolution of livebearing fishes* (Poeciliidae). Prentice Hall. New Jersey. 453 p.
- Meyer, M. F. y H. Espinosa. 1990. *Priapella olmecae* sp. n., a new species from Veracruz (Mexico) (Teleostei: Poeciliidae). *Zool. Abh. Mus. Triekd.* Dresden. 45 (12), pp. 121 -126.
- Mayden, R.L. y E.O. Wiley. 1992. The fundamentals of phylogenetic systematic. In: *Systematics, historical ecology, & North American Freshwater Fishes*. Stanford Univ. Press. 114- 185.

- Meek, S.E. 1904. Fresh-water Fishes of Mexico North of the Isthmus of Tehuantepec. *Field Columb. Mus. Chicago, Zool. Ser.* 5: 1 – 252.
- Nelson , G. 1973. Relationships of clupeomorphs, with remarks on the structure of the lower jaw in fishes. *In: P.H. Greenwood, R.S. Miles and C. Patterson, (eds.) Interrelationships of fishes*, 333-394. London. Academic Press.
- NOM-059-ECOL-1994. Norma Oficial Mexicana Diario Oficial de la Federación T. 488n No. 10, 16 de mayo 1994.
- Parenti, L.R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of the cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha) *Bull. Am. Mus. Nat Hist.* 168 (4): 335-557.
- Parenti, L.R. y M. Rauchenberger 1989. Systematic overview of the Poeciliines. *In: Meffe, G.K and F.F. Snelson Jr. Eds. Ecology and Evolution of Livebearing fishes (Poeciliidae)*. Chapter 1: 3 -12 Prentice-Hall, Inc. USA.453 pp.
- Rauchenberger, M. 1989. Systematics and Biogeography of the genus *Gambusia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Amer. Mus. Novitates* 2951, pp.1 - 74.
- Regan, C. T. 1906 - 1908. *In: F.D. Godman and O. Salvin (Eds.). Biologia Centrali-Americana (Pisces)*.Vol. 8: 203 p.
- Regan, C. T. 1913. A revision of the cyprinodont fishes of the subfamily Poeciliinae. *Proc. Zool. Soc. London* 11, pp 977 - 1018.
- Rosen, D.E. y R. M. Bailey. 1963. The poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 126 (1): 1 -176.
- Rosen, D.E. y J.R. Mendelson 1960. The sensory canals of the head in poeciliid fishes (Cyprinodontiformes) with reference to dentitional types. *Copeia* (3): 203-210.

- Rosen, D.E. 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 162 (5): 267 – 376.
- Shultz, J. 1989. Origins and relationships of unisexual poeciliids. En: Maffe, G.K. y F.E. Snelson Jr. Eds. *Ecology and evolution of livebearing fishes (Poeciliidae)*. Prentice Hall. New Jersey. 69 – 86p.
- Swofford, D.L. (1993). PAUP (*Phylogentic Analysis Using Parsimony*) ver. 3.1 for MacIntosh Computers. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Taylor, W.R. y Van Dyke G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* 9 (2): pp. 107 .109.
- Velasco, C.H. 1976. *Los peces de agua dulce del Estado de Chiapas*. Ed. Gob. del Estado de Chiapas.143 p.
- White, G.B. 1981. Semispecies, sibling species and superspecies.: 21 – 28. In: *The Evolving biosphere*. P.L. Ed. Forey. London British Museum (Natural History); New York Cambrdge University Press
- Weitzman, S. H. 1974. Osteology and evolutionary relationships of the Sternoptychthidae, with a new classification for stomiatooid families. *Bull Amer. Mus. Nat. Hist.* 153: pp. 329 -478.