

Variación morfológica de las especies de *Astyanax*, subgénero *Zygogaster* (Teleostei, Characidae)

R. I. Ruiz–C., C. Román–Valencia,
B. E. Herrera–M., O. E. Peláez & A. Ermakova–A.

Ruiz–C., R. I., Román–Valencia, C., Herrera–M., B. E., Peláez, O. E. & Ermakova–A., A., 2011. Variación morfológica de las especies de *Astyanax*, subgénero *Zygogaster* (Teleostei, Characidae). *Animal Biodiversity and Conservation*, 34.1: 47–66.

Abstract

Morphological variation of Astyanax species, subgenus Zygogaster (Teleostei, Characidae).— The diverse Neotropical fish genus *Astyanax* inhabits a variety of aquatic environments. As with other species in this genus, the taxonomic status and phylogenetic relationships of species of this subgenus remain largely undetermined. Based on 354 individuals, we analyzed the morphological variation of four species of the subgenus *Zygogaster* (*A. atratoensis*, *A. caucanus*, *A. filiferus*, and *A. magdalenae*) using procrustes analysis and compared findings with two species of the sister group: subgenus *Poecilurichthys* (*A. orthodus* y *A. superbus*). The PCA (Principal Component Analysis) and CVA (Canonical Variates Analysis) showed morphological affinity between the subgenera and indicated variance in body depth, anterior trend of dorsal fin origin and humeral spot, depression on the dorsal surface of the skull, and ventral displacement of the orbit and snout. The variation in these structures may provide evidence supporting adaptive speciation as an alternative to speciation driven by geographical isolation.

Key words: *Astyanax*, Characid fish, Morphogeometry, Disparity, Colombia.

Resumen

Variación morfológica de las especies de Astyanax, subgénero Zygogaster (Teleostei, Characidae).— *Astyanax* es un género diverso de peces neotropicales, cuyas especies habitan gran variedad de ambientes acuáticos. La situación taxonómica de los subgéneros y de sus especies, no difiere de la problemática que presenta el género *Astyanax*. Basándonos en 354 individuos, se analizó la variación morfológica de cuatro especies del subgénero *Zygogaster* (*A. atratoensis*, *A. caucanus*, *A. filiferus* y *A. magdalenae*) mediante un análisis morfométrico comparado con dos especies del grupo hermano *Poecilurichthys* (*A. orthodus* y *A. superbus*). El ACP (Análisis de Componentes Principales) y AVC (Análisis de Variables Canónicas) evidenciaron afinidad morfológica entre los subgéneros e indicaron varianza en la profundidad del cuerpo, tendencia anterior del origen de la aleta dorsal y mancha humeral, depresión sobre la superficie dorsal del cráneo, y desplazamiento ventral de la orbita y el hocico. La variación entre las especies indicó aislamiento del tercer infraorbital del preopérculo y protrusión del extremo ventral del maxilar. La variación en estas estructuras evidencia especiación adaptativa como posible alternativa a la especiación por aislamiento geográfico.

Palabras clave: *Astyanax*, Characido, Morfogeometría, Disparidad, Colombia.

(Received: 24 V 10; Conditional acceptance: 10 X 10; Final acceptance: 21 XII 10)

R. I. Ruiz–C., C. Román–Valencia, B. E. Herrera–M., O. E. Peláez, Lab. de Ictiología, Univ. del Quindío, A. A. 2639, Armenia, Quindío, Colombia.– A. Ermakova–A., Dept. of Biology, Univ. of Edinburgh, UK.

Corresponding author: R. I. Ruiz–C. E–mail: zutana_1@yahoo.com

Introducción

Astyanax es un género diverso de peces neotropicales, cuyas especies habitan gran variedad de ambientes acuáticos (Román-Valencia & Ruiz-C., 2005; Ruiz-C. & Cipriani, 2006; Ruiz-C., 2010). El género incluye alrededor de 130 especies válidas (Eschmeyer, 2010), distribuidas desde el sur de los Estados Unidos hasta el río Negro en el norte de la Patagonia en Argentina (Almirón et al., 1997).

Astyanax fue discutido por Eigenmann (1917) como un grupo con morfología generalizada en Characidae, e identificado como el núcleo en la clasificación radial propuesta. En la redescrición del género *Astyanax* (Eigenmann, 1921) se plantea tres subgéneros: 1) *Astyanax* en el sentido estricto, caracterizado por presentar una serie continua de escamas sobre el área predorsal, incluye la especie tipo del género: *Astyanax mexicanus* (De Filippi, 1853); 2) *Poecilurichthys* con el área predorsal sin serie continua de escamas; y 3) *Zygogaster* cuya área preentral es comprimida, comparte con *Poecilurichthys* la ausencia de una serie continua de escamas sobre el área predorsal.

La situación taxonómica de estos subgéneros y de sus especies, no difiere de la problemática que presenta en general el género *Astyanax* (Ruiz-C., 2010). A partir de descripciones iniciales para especies que conforman el grupo, se ha resaltado su difícil identificación, en especial entre las más relacionadas por su similitud morfológica y solapamiento de caracteres útiles en su reconocimiento; dado el rampante paralelismo de caracteres externos y osteológicos observados en Characidae (Mirande, 2010).

Cinco especies son reconocidas en el subgénero *Zygogaster* (Eigenmann, 1921), descritas para drenajes trasandinos: *A. stilbe* (Cope, 1870), *A. caucanus* (Steindachner, 1879), *A. atratoensis* Eigenmann, 1907, *A. magdalenae* Eigenmann & Henn 1916 y *A. filiferus* (Eigenmann, 1913). De éstas especies cuatro (*A. magdalenae*, *A. atratoensis*, *A. caucanus* y *A. filiferus*) presentan localidad tipo en Colombia, mientras sólo *A. stilbe* fue descrita para el río Pará en Brazil. Las especies de *Zygogaster* se caracterizan, al igual que las especies de *Poecilurichthys*, por presentar un modelo de pigmentación críptico (Ruiz-C., 2010).

La semejanza morfológica puede ser producto del aislamiento geográfico reciente y de sus relaciones de parentesco (González-Díaz et al., 2005). Sin embargo, existen evidencias de que las formas se encuentran asociadas a condiciones dadas por el ambiente en que habitan; así, especies gregarias presentes en ambientes lénticos poseen mayor profundidad del cuerpo y engrosamiento en el pedúnculo caudal, en relación a especies no gregarias, que habitan la corriente del cauce (Román-Valencia & Ruiz-C., 2005; Ruiz-C., 2010).

La morfometría geométrica es una herramienta para distinguir entre forma y talla (Bookstein, 1989; Zelditch et al., 2004). Permite comparar organismos mediante estructuras homólogas, cuantificar la variabilidad de la forma en múltiples escalas espaciales y estudiar las posibles correlaciones entre la variabilidad y otros parámetros morfológicos y/o ambientales

(Bookstein et al., 1999; Ruiz-C. & Cipriani, 2006; García-Alzate et al., 2010).

Conocer la información obtenida del análisis de la forma en las especies de *Zygogaster*, así como la existencia de alguna relación morfológica con otras especies, posiblemente relacionadas por caracteres externos, incluidas en *Poecilurichthys*, es útil en la medida que permite identificar probables estrategias evolutivas relacionadas con la forma, en grupos exitosos como los subgéneros de *Astyanax*, dada la alta diversidad y riqueza descrita para éste género.

Evaluar la disparidad morfológica expresada en especies distribuidas en simpatria, como sucede con en la mayoría de las especies de *Zygogaster* (*A. caucanus*, *A. filiferus* y *A. magdalenae*), respecto a la morfología de *A. atratoensis*, distribuida en alopatría respecto a éstas, podría proporcionar una idea sobre su evolución en dichas condiciones. Con base en lo anterior, el objetivo del presente estudio fue realizar un análisis morfológico comparado, mediante morfometría geométrica, entre especies del subgénero *Zygogaster* y algunas del subgénero *Poecilurichthys*, presentes en Colombia.

Material y métodos

Los datos analizados en éste trabajo incluyen cuatro especies del subgénero *Zygogaster*: *A. magdalenae*, *A. atratoensis*, *A. caucanus* y *A. filiferus* y dos del subgénero *Poecilurichthys*: *A. orthodus* y *A. superbus* (fig. 1), con localidad tipo en Colombia, excepto *A. superbus* (fig. 2); las observaciones corresponden a diversas poblaciones para las especies analizadas (tabla 1). Las acronimias de los museos siguieron a Sabaj-Perez (2010), con adición de la Colección de Ictiología, Instituto de Biología de la Universidad de Antioquia, Medellín, Colombia (CIUA).

Un método generalizado de superposición fue usado en la obtención de una matriz de coordenadas procrustes, requerida en el análisis morfo geométrico de las especies de *Poecilurichthys* y *Zygogaster*, sobre ejemplares adultos. Se registró la imagen del lado izquierdo de cada ejemplar con una cámara digital Cyber Shot w360 Sony instalada sobre un banco de fotografía; se utilizó la opción macro del lente para adquirir imágenes sin deformaciones en los márgenes; se empleó papel milimetrado como fondo en cada imagen para verificar la existencia de dicha deformación, y determinar la escala en cada imagen (Ruiz-C. & Cipriani, 2006). Se creó un archivo tps por medio del programa tpsUtil (Rohlf, 2004a). Se digitalizaron los hitos morfológicos sobre la imagen de cada individuo en el programa tpsDig2 (Rohlf, 2004b). Los hitos corresponden a estructuras homólogas que permitieron describir la forma general del cuerpo; se registraron 26 hitos tipo I y II (tabla 2).

La talla de cada configuración fue estimada al usar la "talla del centroide" (TC) que es la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las distancias entre cada hito y su centroide (Bookstein, 1991). Una vez que todas las imágenes fueron digitalizadas se eliminaron los efectos de traslación, escala y rotación

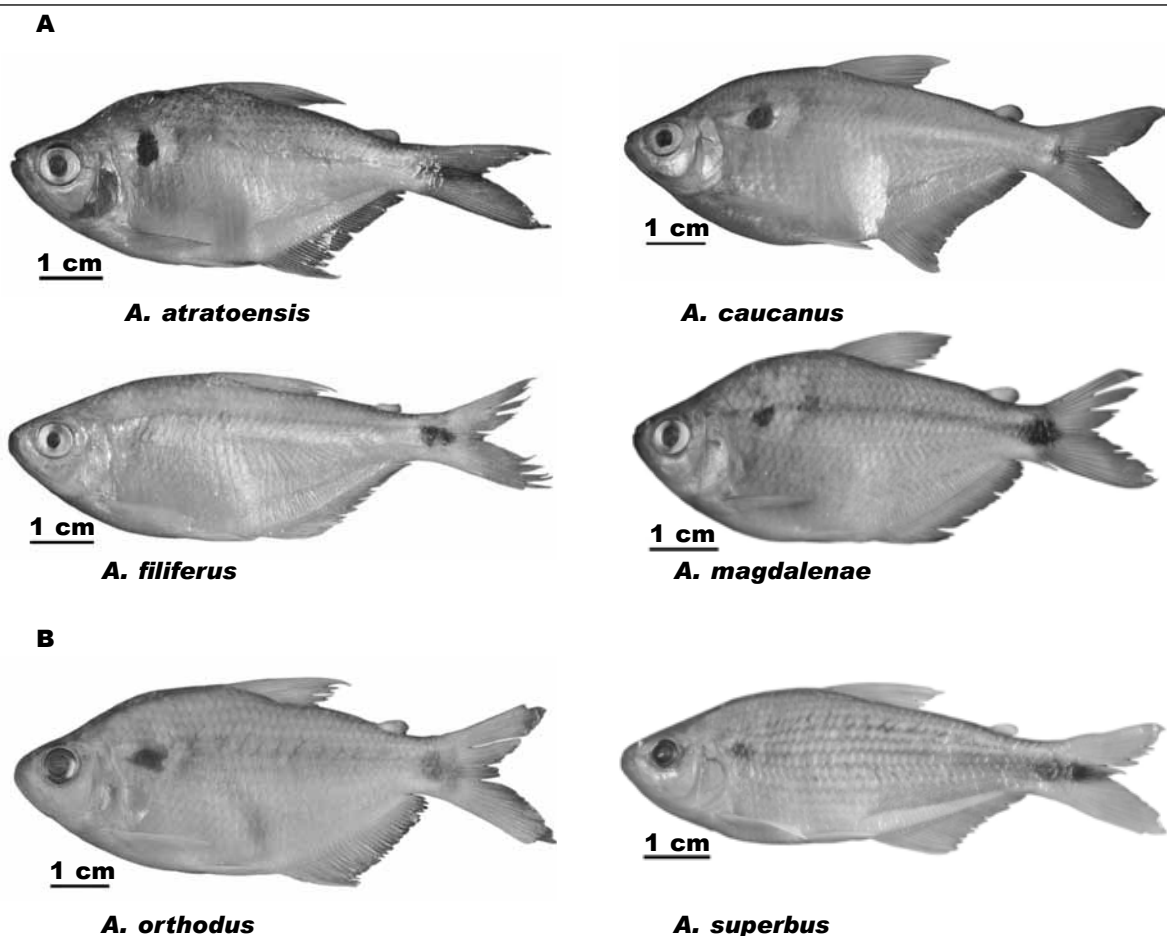


Fig. 1. Especies del género *Astyanax*: A. Subgénero *Zygogaster*; B. Subgénero *Poecilurichthys*.

Fig. 1. Species of *Astyanax* genus: A. *Zygogaster* subgenus; B. *Poecilurichthys* subgenus.

del conjunto de configuraciones, mediante un análisis ortogonal de mínimos cuadrados generalizados de procrustes (AGP) (Rohlf & Slice, 1990), con en el programa tpsSmall (Rohlf, 2003); en éste procedimiento todas las configuraciones fueron escaladas a TC = 1.

La matriz de coordenadas generada a partir del programa tpsDig2 fue analizada con el programa MorphoJ en el que se realizó: 1) un Análisis de Componentes Principales (ACP) para evaluar la variación morfológica entre individuos de las especies analizadas, sobre datos estandarizados; 2) un análisis de variables canónicas (AVC), realizado sobre los datos estandarizados, éste análisis multivariado maximiza la varianza entre grupos, en contraste con la varianza entre individuos (ACP), fue útil para discriminar la variación entre los subgéneros, entre las especies de los subgéneros, así como entre las poblaciones de cada especie; ésta exploración evalúa la significancia de las distancias de Mahalanobis entre los grupos; los cambios en la forma asociados a cada variable canónica (VC) son reflejados en rejillas de deformación que describen las diferencias entre grupos.

Material examinado

Subgénero *Zygogaster*

Astyanax atratoensis

Colombia: IAvHP-7140, 21 (55,02–117,97 mm LE), río Atrato, S.F.; IAvHP-7187, 2 (78,42–82,32 mm LE), caño Muerto, última Ciénaga, vereda el Cuarenta, Turbo, Antioquia, cuenca del río Atrato, S.F.; IAvHP-7206, 3 (71,25–91,87 mm LE), ciénaga Tumarado, vereda El cuarenta, Turbo, Antioquia, cuenca del río Atrato, S.F.; IUQ-84, 2 (85,73–88,20 mm LE), 2 D&T (83,60– 84,95 mm LE), río Atrato en Malecón de Quibdó, II 1993; IUQ- 696, 3 (90,21–110,72 mm LE), río Negro, vereda El Ganado, río Atrato, 10 II 1988; IUQ-745, 2 (68,93–76,09 mm LE), 1 D&T (64,85 mm LE), ciénaga de Achuara, en el medio Atrato, Chocó, 7 I 1988.

Astyanax caucanus

Colombia: ICN-9580, 3 (76,23–84,05 mm LE), río Magdalena, Purificación, Tolima, 28 XII 2005.

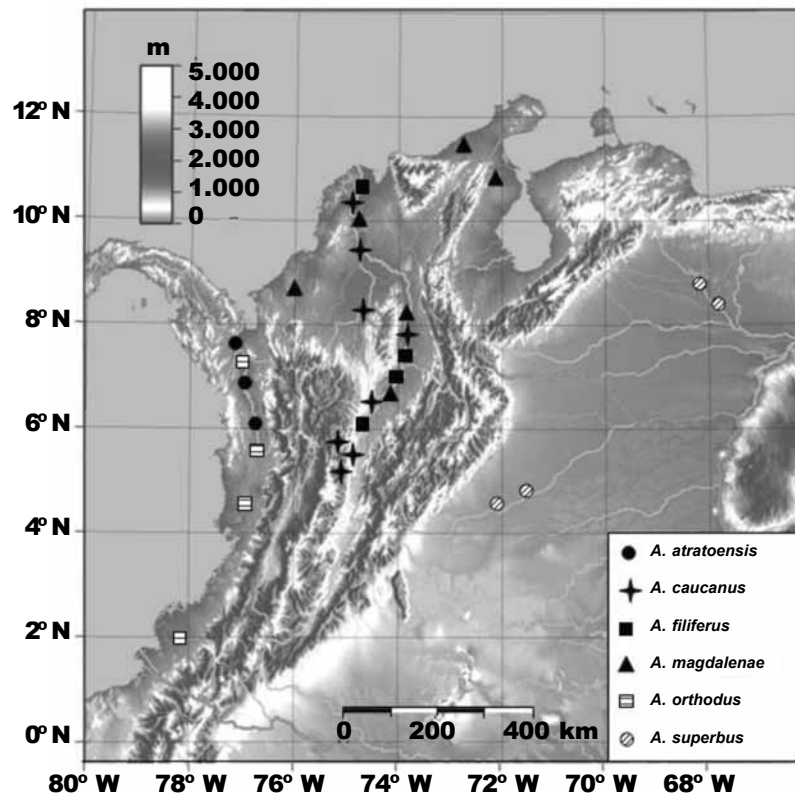


Fig. 2. Distribución de las especies de los subgéneros *Zygogaster* y *Poecilurichthys*: *A. atratoensis*, *A. caucanus*, *A. filiferus*, *A. magdalenae*, *A. orthodus* y *A. superbus*.

Fig. 2. Distribution of species of subgenera *Zygogaster* y *Poecilurichthys*: *A. atratoensis*, *A. caucanus*, *A. filiferus*, *A. magdalenae*, *A. orthodus*, and *A. superbus*.

IAvHP-8439, 23 (56,51–76,52 mm LE), 1 C&T (73,11 mm LE), Quebrada La Arenosa, afluente del río La Miel, sistema del Magdalena medio, La Dorada, Caldas, S.F.; IAvHP-10568, 1 (79,32 mm LE), río Chicamocha, área de Pescadero, Pie de cuesta Santander, Magdalena, S.F.; ICN-10968, 3 (71,47–94,15 mm LE), quebrada Bocorná, en confluencia con el río Guarín, sistema del Magdalena, La Dorada, Caldas, 1 VIII 2003; ICN-11490, 2 (68,25–69,06 mm LE), río Guarín, sistema del Magdalena, corregimiento La Victoria, La Dorada, Caldas, VII–VIII 2004; ICN-11522, 1 (75,91 mm LE), Quebrada Casanquilla, afluente del río Guarín, sistema del Magdalena, en la vía La Dorada–Victoria, Caldas, VII–VIII 2004; IUQ-171, 2 (81,35–90,91 mm LE), Canal del Dique, Atlántico, 5 VIII 1991; IUQ-1025, 1 (52,03 mm LE), 1 C&T (71,45 mm LE), Suan, Atlántico, 28 IV 1990; IUQ-1296, 3 (61,16–61,98 mm LE), El Jaguey, Dique Viejo, Canal del Dique, Atlántico, 28 IV 1990; IUQ-2249, 1 (89,64 mm LE), río La Miel, cuenca del Magdalena, corregimiento San Miguel, Sonsón, Antioquia, 8 IX 2006; IUQ-2250, 1 (113,89 mm LE), río La Miel, corregimiento San Miguel, Sonsón, Antio-

quia, 1 II 2006; IUQ-2807, 10 (59,68–97,58), 2 C&T (72,28–74,57 mm LE), quebrada Casanquilla, puente vía a La Victoria, Caldas, 13 II 2010; IUQ-2808, 10 (65,53–90 mm LE), 2 C&T (74,32–78,55 mm LE), Quebrada Casanquilla, afluente río Guarín, La Victoria, Caldas, 13 II 2010; ICN-11728, 1 (68,58 mm LE), La Dorada, Caldas, S.F.; ICN-11538, 5 (60,24–102,37 mm LE), La Dorada, Caldas, S.F.; ICN-15074, 3 (70,21–70,65 mm LE), La Dorada, Caldas, S.F.

Astyanax filiferus

Colombia: ICN-15618, 1 (71,38 mm LE), río Samaná, Caldas, S.F.; CIUA-692, 8 (59,43–89,21 mm LE), lago Los Deseos, La Dagua de Ibérico, Puerto César, cuenca del río Magdalena, S.F.; IUQ-2230, 2 (71,49–83,96 mm LE), río La Miel en La Cachaza, Norcasia, Caldas; 8 XI 2006; IUQ-2232, 1 (79,13 mm LE), río La Miel en La Cachaza, Norcasia, Caldas, 30 I 2006; IAvHP-3969, 3 (74,32–91,15 mm LE), 2 C&T (67,35–70,08 mm LE), Quebrada Palagua, Puerto Boyacá, Boyacá, cuenca del río Magdalena medio, 27 VI 1999; IUQ-988, 4 (18,98–84,17 mm LE), 2 D&T (55,5–60,53 mm LE), canal del Dique,

Tabla 1. Especies y poblaciones de los subgéneros *Poecilurichthys* y *Zygogaster* examinadas en este estudio: N. Número de individuos.

Table 1. Species and populations of *Poecilurichthys* and *Zygogaster* subgenera examined in this study: N. Number of individuals..

Especie		Especie	
N	Localidad	N	Localidad
Zygogaster			
<i>A. atratoensis</i>			Total 33
25	Río Atrato, Quibdo, medio Atrato	5	Última cienaga, bajo Atrato
3	Cienaga Achuara, medio Atrato		
<i>A. caucanus</i>			Total 67
3	Purificación, medio Magdalena	26	Río La Miel, medio Magdalena
31	Río Guarino, medio Magdalena	7	Canal El Dique, bajo Magdalena
<i>A. filiferus</i>			Total 28
8	Puerto Cesár, bajo Magdalena	3	Río La Miel, Caldas
5	Puerto Boyacá, medio Magdalena	12	Canal El Dique, bajo Magdalena
<i>A. magdalena</i>			Total 89
10	Bajo Magdalena	14	Caño Juan esteban, medio
2	La Dorada, medio Magdalena	20	Río Ranchería, caribe colombiano
1	Río Tigre, caribe colombiano	13	Río Cachirí, lago de Maracaibo
8	Río Guasare, lago de Maracaibo	8	Río Palmar, lago de Maracaibo
5	Río Catatumbo, lago de Maracaibo	8	Río Escalante, lago Maracaibo
Poecilurichthys			
<i>A. orthodus</i>			Total 114
2	Truandó, bajo Atrato	1	Río Yuto, alto Atrato
2	Bajo Atrato	18	Río San Juan
51	Río Telembi		
<i>A. superbus</i>			Total 23
6	Río Guache, medio Orinoco	6	Río Apure, medio Orinoco
5	Río Tua, alto Orinoco	6	Río Tacuya, alto Orinoco
			Total 354

en Soplaviento, Bolívar, 1 VI 2003; IUQ 1019, 4 (78,87–66,66 mm. LE), 2 D&T (39,66–78,41 mm LE), canal del Dique, en Soplaviento, Bolívar, 01 VI 2003.

Astyanax magdalena

Colombia: CIUA-470, 7 (53,54–66,72 mm LE), 2 D&T (47,64–51,09 mm LE), complejo lagunar del bajo Sinú, Lorica, Momil, Córdoba, IX 2006; IAvHP-8185, 6 (48,50–59,32 mm LE), Caño Juan Esteban, sistema del Magdalena, Santander, 2 II 1998; IAvHP-8186, 8 (40,08–52,62 mm LE), Caño Juan Esteban, sistema del Magdalena, Santander, 25 IX 2008; IUQ-1413, 1 (49,22 mm LE), Arroyo frente a Santa Lucía, At-

lántico 12 XI 1999; MPUJ-4221, 2 (50,97–52,69 mm LE) río Magdalena, La Dorada, Caldas, S.F.; ICN-16626, 4 (54,92–66,45), 1 C&T (58,19 mm LE), S.F.; ICN-9678, 2 (75,98–77,59 mm LE), Ranchería, 1 V 1992; IMCN-3040, 1 (102,32 mm LE), río Tigre, Córdoba, 1 IX 2004; IUQ-1004, 5 (60,57–86,02 mm LE), 2 D&T (73,17–75,38 mm LE), río Ranchería, Guajira, 6 I 1988; ICN-9619, 7 (71,15–100,20 mm LE), río Ranchería, Guajira, 1 III 006; IUQ-938, 1 (101,24 mm LE), río Ranchería, 16 VI 1981; IUQ-715, 2 (108,11–110,20 mm LE), río Ranchería, Guajira, 16 VI 1981; IUQ-1390, 1 (69,19 mm LE), río Ranchería, III 1988.

Venezuela: MBUCV-24776, 3 (73,24–82,87 mm LE), río Cachimí, lago de Maracaibo, Zulia, 14 XII 1982; MBUCV-18265, 4 (51,86–77,49 mm LE), río Cachimí, lago de Maracaibo, Zulia, 4 XII 1982; MBUCV-17027, 5 (60,28–102,76 mm LE), Guasare, lago de Maracaibo, Zulia, 13 XII 1982; MBUCV-23828, 8 (85,20–103,55 mm LE), río Palmar, Sierra de Perijá, lago de Maracaibo, Zulia, 7 XII 1982; MBUCV-23790, 5 (51,63–81,37 mm LE), río Catatumbo, lago de Maracaibo, Zulia, 11 XII 1982; MBUCV-23827, 6 (60,61–86,22 mm LE), río Cachimí, lago de Maracaibo, Zulia, 4 XII 1982; UF-25431, 3 (51,75–94,40 mm LE), río Guasare, hacienda Pamplona, municipio de Guajira, Estado de Zulia, 4 IV 1977; INHS-55460, 6 (63,51–82,47 mm LE), 2 D&T (83,89–87,45 mm LE), caño El Padre, río Onia, río Escalante, lago Maracaibo. Sobre la carretera de Hwy. 2 a town del km 35, Zulia, S.F.

Subgénero *Poecilurichthys*

Astyanax orthodus

Colombia: AMNH-5370, 2 (66,28–72,04 mm LE), Truando, 1913; IAvHP- 6494, 1 (85,32 mm LE), río Yuto, Yuto-Chocó, cuenca del Atrato, 26 VI 2008, IAvHP- 7146, 19 (39,95–97,73), Atrato, río Suci, S.F.; IAvHP-7208, 11 (38,68–51,37 mm LE), quebrada Tendal al lado de la motobomba PNN Katios, vereda Sautata, Riosucio, Chocó, cuenca del Atrato, S.F.; IAvHP-7209, 11 (32,50–77,07 mm LE), quebrada tendal, vereda Sautata PNN Katios, Riosucio, Chocó, cuenca del Atrato, S.F.; IAvHP-7210, 1 (82,46 mm LE), quebrada Tendal al lado de la motobomba PNN Katios, vereda Sautata, Riosucio, Chocó, cuenca del Atrato, S.F.; ICN-207, 6 (48,88–86,95 mm LE), San Juan, 1 XI 2002; INCIVA (IMCN) 1594, 2 (87,08–90,69 mm LE), quebrada Nalde-río San Juan, Itsmina, 17 I 003; INCIVA (IMCN) 1822, 4 (67,92–82,24 mm LE), Chocó, 1 I 002; INCIVA (IMCN) 1834, 6 (51,58–85,36 mm LE), San Juan, Chocó, 7 VIII 2002; IUQ 2252, 47 (38,07–76,65 mm LE), 4 D&T (39,88–69,11 mm LE), Quebrada finca La Hacienda, afluente río Telembi, 16 VII 2008.

Astyanax superbus

Venezuela: INHS-28666, 1 (43,62 mm LE), 2 D&T (37,21– 44,55 mm LE), río Guache, afluente del río Portuguesa, sistema del Orinoco, Portuguesa, S.F.; MCNG-6350, 4 (64,09– 89,86 mm LE), 2 D&T (56,98– 65,70 mm LE), caño Musao, afluente del río Apure, Barinas, 30 V 2005; MCNG-36349, 3 (68,72–70,97 mm LS), río Guache, en Garabote, afluente del río Portuguesa, sistema del Orinoco, Portuguesa, 26 III 1993.

Colombia: IAvHP-7910, 1 (62,46 mm LE), río Túa en el puente de la vía Villao, Yopal, Monterrey-Casanare, S.F.; IAvHP-7911, 2 (71,99–73,05 mm LE), quebrada afluente del río Túa, Monterrey, Casanare, S.F.; IAvHP 3539, 2 D&T (73,21–76,80 mm LE), río Cravo Sur, río Túa y Unete, Orinoco-Meta, S.F.; IAvHP 3547, 4 (66,16–75,34 mm LE), 2 D&T (68,51–74,53 mm LE), río Tacuya, Orinoco-Meta, S.F.

Resultados

Aunque el ACP indicó que la morfología de las especies de *Zygogaster* y *Poecilurichthys* es generalizada y presenta solapamiento, existe cierto nivel de divergencia entre ambos (fig. 3A), el primer componente principal explica la mayor divergencia entre ambos (23%), indica cambio en la profundidad del cuerpo, desplazamiento anterior del origen de la aleta dorsal y de la mancha humeral, la cual fue representada como proyecciones verticales de ésta sobre el área predorsal, transformación con tendencia ventral de la superficie dorsal del cráneo, orbita y hocico, el cual, es probable, se encuentre relacionado con la menor altura del cráneo en las especies de *Zygogaster*. Se indica aislamiento del tercer infraorbital del preopérculo, carácter presente y variable de las especies de *Zygogaster* y protrusión del extremo ventral del maxilar, el cual es más corto en las especies de *Zygogaster* respecto a las especies de *Poecilurichthys* (fig. 3B).

La variación morfológica de las especies del subgénero *Zygogaster*, representada en los componentes principales reveló ambigüedad relacionada con la semejanza existente entre especies, reconocidas como crípticas; aunque indica que la forma de *A. caucanus* es generalizada entre las especies del subgénero *Zygogaster*, *A. filiferus* y *A. magdalenae*, distribuidas en la región trans-interandina junto con *A. caucanus*, exhiben tendencias opuestas entre ambas; mientras *A. atratoensis*, en alopatria con relación a otras especies de *Zygogaster*, presenta forma centralizada entre especies de éste subgénero (fig. 4A).

El ACP generó una mayor discriminación entre las especies de *Poecilurichthys* (fig. 4B), indicó contracciones y expansiones generales en diferentes regiones del cuerpo (cefálica, pectoral, dorsal, pélvica y caudal), comunes entre especies y subgéneros, que en algunos casos, presentaron direcciones contrarias, así que en consenso éstas deformaciones son contrastadas y no revelan una forma común para los subgéneros mencionados.

El AVC reveló diferencias entre subgéneros (fig. 5A), sin embargo se confirma el resultado obtenido por el ACP, en el sentido de señalar formas generalizadas entre ambos, así la variación fue significativa (Distancia de Mahalanobis: 4,7; $P < 0,0001$), en una prueba de permutación con 1.000 repeticiones, de la cual se obtuvo un único autovalor (valor propio: 3,2), que explicó la totalidad de la variación de la forma entre ambos subgéneros (fig. 5B), describe: contracción en el hocico (hito 1), depresión en la superficie dorsal del cráneo (hitos 2 y 3), contracción entre el origen de la aleta dorsal (hitos 4, 5 y 6) y el área predorsal (hito 17), reducción en la longitud del borde posterior del tercer infraorbital (hitos 22, 23), protrusión anterior dorsal del extremo ventral del maxilar (hito 18), leve disminución en la profundidad del cráneo (hitos 25, 26), incremento en la profundidad ventral del cuerpo (hitos 13 y 14) y contracción anterior del pedúnculo caudal.

Tabla 2. Hitos morfológicos incluidos en el análisis: H. Hito; T. Tipo de hito.

Table 2. Morphological landmarks included in the analysis: H. Landmark; T Landmark type.

H	T	Rasgo morfológico	H	T	Rasgo morfológico
1	I	Extremo anterior del hocico	14	I	Origen de la aleta pelvica
2	II	Proyección vertical del borde anterior de la orbita sobre la superficie dorsal del cráneo	15	I	Origen de la aleta pectoral
3	II	Proyección vertical del borde posterior de la orbita sobre la superficie dorsal del cráneo	16	II	Proyección vertical del origen de la aleta pectoral sobre el área preventral
4	II	Proyección vertical del borde anterior de la mancha humeral sobre área predorsal sobre el área prepectoral	17	II	Proyección horizontal anterior del origen de la aleta pectoral
5	II	Proyección vertical del borde posterior de la mancha humeral sobre área predorsal	18	I	Extremo ventral posterior del maxilar
6	I	Origen de la aleta dorsal	19	II	Borde anterior de la orbita trazado desde una horizontal respecto al hito
7	I	Origen de la aleta adiposa	20	II	Borde posterior de la orbita trazado desde una horizontal respecto al hito 1
8	II	Proyección vertical del extremo posterior de la aleta anal sobre la superficie dorsal del pedunculo caudal	21	I	Punto de union dorsal de los infraorbitales 2 y 3
9	I	Extremo posterior del penultimo radio procurrente en el lobulo dorsal de la aleta caudal	22	II	Proyección horizontal del hito 21 sobre el borde posterior del tercer infraorbital
10	I	Extremo posterior del penultimo radio procurrente en el lobulo ventral de la aleta caudal	23	II	Eje transversal entre los hitos 2 y 15 sobre el borde posterior del tercer infraorbital
11	I	Extremo posterior de la aleta anal	24	II	Eje transversal entre los hitos 1 y 15 sobre el borde posterior del tercer infraorbital
12	II	Proyección vertical del origen de la aleta adiposa sobre la base de la aleta anal	25	II	Proyección vertical del borde posterior de la orbita sobre la superficie ventral del cráneo
13	I	Origen de la aleta anal	26	II	Proyección vertical del borde anterior de la orbita sobre la superficie ventral del cráneo

Subgénero *Zygogaster*

Diferencias morfológicas entre las especies de *Zygogaster* fueron establecidas como significativas a partir del AVC (tabla 3); descritas por tres autovalores (valores propios: 4,7; 1,1; 0,4), que aportan a la explicación de la variación de la forma entre especies (tabla 4). La variación de la forma en *Zygogaster* es afectada por la distribución de las especies que lo conforman, así: *A. atratoensis* en la cuenca del Pacífico, difiere en forma con otras especies del subgénero distribuidas en la región trans inter-andina (*A. caucanus*, *A. filiferus* y *A. magdalenae*) (fig. 6A). A partir del AVC se determinó que *A. atratoensis* es más parecida a

A. caucanus, mientras ésta última presenta forma generalizada entre las especies trans-interandinas de *Zygogaster* (fig. 6A, tabla 3).

La variación morfológica entre especies de *Zygogaster* es descrita por tres VC (fig. 6B). La VC1 explica el 74.8% de la variación morfológica, indica una extensión anterior de la orbita (hitos 2, 3, 19, 20), reducción en la longitud del maxilar (hito 18), proyección anterior dorsal de la unión de los infraorbitales dos y tres (hito 21), extensión dorsal del borde posterior del tercer infraorbital, expansión anterior ventral de la región prepectoral (hitos 17, 25), proyección posterior del origen de la aleta pectoral y de su prolongación vertical sobre el área ventral (hitos 15 y 16), contracción en sentido dorsal de la región

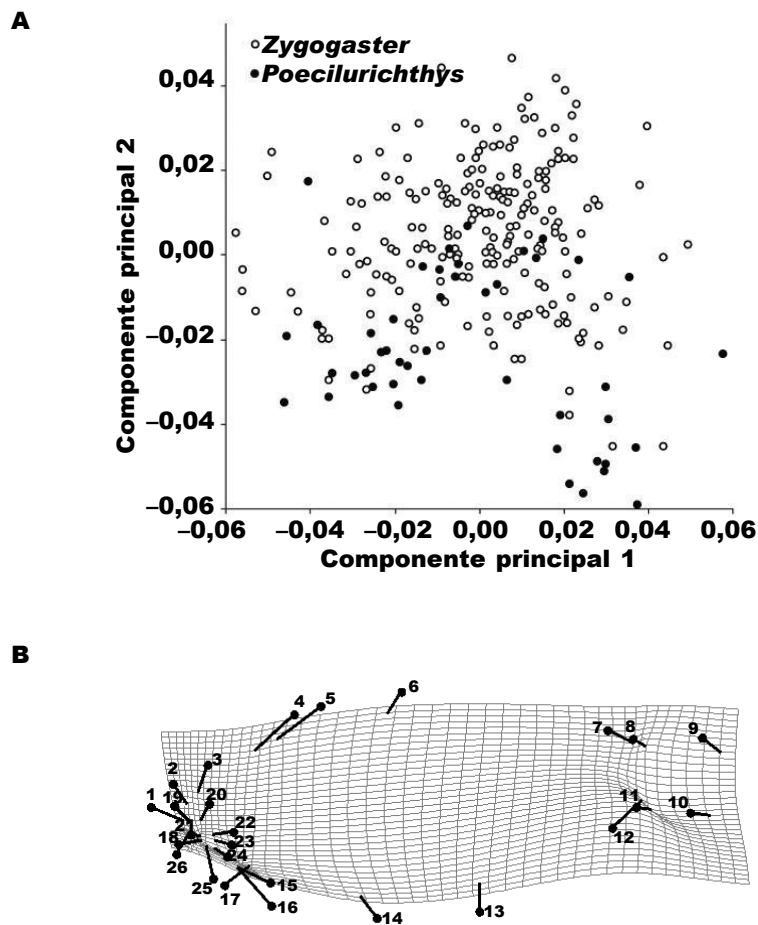


Fig. 3. A. Análisis de componentes principales que explica la variación morfológica entre las especies de los subgéneros *Poecilurichthys* y *Zyggogaster*; B. Deformación expresada por el primer componente, representa el 23% de la divergencia entre ambos subgéneros.

Fig. 3. A. Principal component analysis explaining the morphological variation among species of the subgenera *Poecilurichthys* and *Zyggogaster*; B. Deformation expressed by the first component, representing 23% of the difference between the two subgenera.

ventral en el origen de la aleta pélvica y anal (hitos 13, 14), contracción anterior de la región precaudal (hitos 7, 8, 11, 12), y encogimiento sobre el origen de la aleta dorsal (fig. 6B-a).

La VC2 revela el 18% de variación morfológica, se observa una contracción anterior del borde posterior de la orbita (hitos 3, 20), contorsión anterior del borde posterior del tercer infraorbital, enseña un aislamiento de ésta estructura del preopérculo, encogimiento general en la profundidad del cuerpo (hitos 4, 5, 6, 13, 14, 16), expansión en la base del pedúnculo caudal (hitos 7, 8, 9, 10, 11, 12), contorsión en el área prepectoral (hitos 15, 17) (fig. 6B-b). La VC3 explica el 7% de la variación morfológica entre las especies de *Zyggogaster*, señala deformaciones congruentes con las expresa-

das por las dos primeras VC: contracción anterior del tercer infraorbital, expansión del área prepectoral y encogimiento de la región precaudal. Sin embargo, expresa información independiente en relación a la contracción en la longitud del hocico y en la depresión de la superficie dorsal del cráneo (fig. 6B-c).

Astyanax caucanus

A. caucanus está ampliamente distribuida en la cuenca del río Magdalena. El AVC permitió identificar variación morfológica entre poblaciones de *A. caucanus*, significativa entre algunas poblaciones (tabla 5), aunque la diferencia entre poblaciones de los ríos Magdalena-Cauca no son significativas, indica

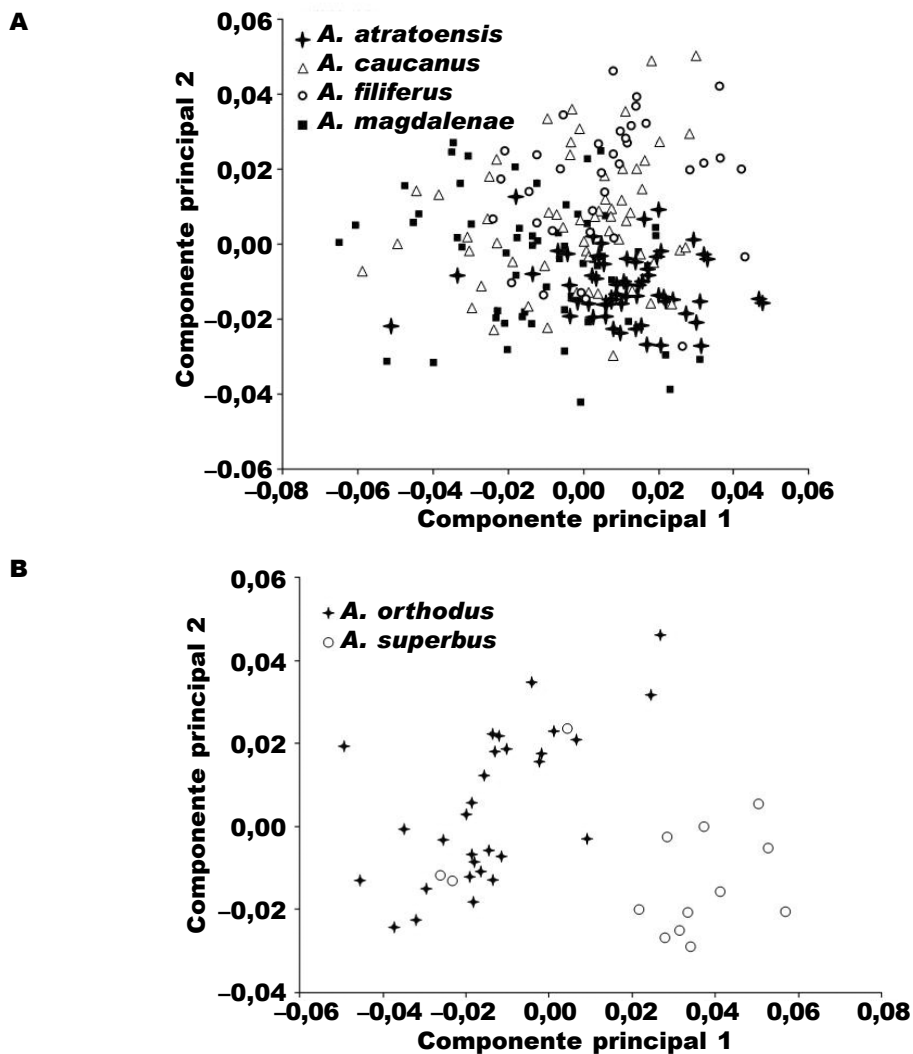


Fig. 4. A. Análisis de componentes principales que explica la variación morfológica entre las especies de: A. Subgénero *Zyggaster*; B. Subgénero *Poecilurichthys*.

Fig. 4. Principal component analysis explaining the morphological variation among species of: A. Subgenus *Zyggaster*; B. Subgenus *Poecilurichthys*.

formas diferentes (fig. 7A). Fueron obtenidos cuatro autovalores (valores propios: 19,9; 12,1; 11,1; 2,2) y las contribuciones de cada uno en la explicación de la variación de la forma entre las poblaciones de *A. caucanus* (tabla 4). La variación morfológica entre éstas poblaciones es descrita por cuatro VC (fig. 7B).

La VC1 explica el 43,8% de la variación morfológica entre poblaciones de *A. caucanus*, describe un aumento en la superficie del cráneo, se indica por la extensión anterior del hocico (hito 1), leve prolongación dorsal de la superficie del cráneo (hito 2, 3) y pronunciada proyección de la superficie ventral del cráneo en sentido ventral (hitos 25, 26). El borde

posterior del tercer infraorbital se proyecta en igual sentido, con aumento del contacto en el preopérculo, sin embargo, el borde ventral del tercer infraorbital no presenta desplazamientos, una contracción hacia la parte anterior de la región pectoral (hitos 15, 16, 17), al igual que en el cuerpo (hitos 4, 5, 6, 13, 14), encogimiento entre el origen de las aletas pélvica y anal, y en la región precaudal (hitos 7, 8, 10, 11) (fig. 7B-a). La VC2 explica el 26,6% de la variación morfológica entre poblaciones, presenta una deformación generalizada en todos los hitos con fuerte tendencia de expansión, excepto una contracción evidente entre el origen de las aletas pélvica, anal y en el extremo distal del lóbulo

Tabla 3. Distancias de Mahalanobis entre las especies de *Zygogaster*: Aa. *A. atratoensis*; Ac. *A. caucanus*; Af. *A. filiferus*; Am. *A. magdalanae*.

Table 3. Mahalanobis distances between species of *Zygogaster*. (For abbreviations see above.)

	Aa	Ac	Af	Am
Aa	0			
Ac	4,7*	0		
Af	5,3*	2,3*	0	
Am	5,0*	2,2*	3,2*	0

dorsal del pedúnculo caudal (hito 9), el cual se retrae con notable energía en relación al lóbulo ventral de ésta estructura (fig. 7B–b).

La VC3 explica el 24,5% de la deformación entre las poblaciones de *A. caucanus*, describe una contracción generalizada del cráneo, con tendencia ventral del segundo y tercer infraorbital, sin embargo, a diferencia de otras variables canónicas, indica aislamiento del tercer infraorbital y el preopérculo (fig. 7B–c). La VC4 explica 5% de la variación entre poblaciones de *A. caucanus*. Revela acortamiento del hocico, contracción en la longitud de la orbita; otras deformaciones descritas son congruentes con lo expuesto por las tres primeras VC. Sin embargo, a diferencia de lo descrito en la VC1, el tercer infraorbital tiene contacto ventral con el preopérculo. En contraste con la VC2, el extremo distal del lóbulo ventral del pedúnculo caudal contrae hacia la parte anterior, mientras el extremo dorsal se extiende en sentido ventral. Otra novedad de ésta VC consiste en que es la única que describe una expansión entre el origen de la aleta pélvica y anal (fig. 7B–d).

Astyanax filiferus

El AVC permitió identificar variación morfológica entre poblaciones de *A. filiferus*, y es significativa (tabla 6), e indica formas diferentes entre poblaciones reconocidas como *A. filiferus* (fig. 8A). Fueron obtenidos dos autovalores (valores propios: 7,3; 5,8) y las contribuciones de cada uno en la explicación de la variación de la forma entre las poblaciones de *A. filiferus* (tabla 4). La variación morfológica entre éstas poblaciones es descrita por dos VC (fig. 8B).

La VC1 explica el 55,5% de la variación morfológica entre poblaciones de *A. filiferus*, describe un incremento en la profundidad ventral del cráneo (hitos 25, 26), leve aumento con tendencia anterior dorsal del hocico, proyección anterior del extremo ventral posterior del maxilar, ligera tendencia dorso posterior de la orbita y proyectada sobre la superficie dorsal del cráneo, hitos relacionados con la unión del segundo y tercer infraorbital como del borde posterior del tercer

Tabla 4. Variación entre subgéneros *Zygogaster* y *Poecilurichthys*, como entre poblaciones de las especies incluidas en el análisis: Vc. Variable canónica; Vp. Valores propios. V. Varianza (%); A. Acumulado (%).

Table 4. Variation among subgenus *Zygogaster* and *Poecilurichthys*, and among populations of the species included in the analysis. (For abbreviations see above.)

Taxon	Vc	Vp	V	A
<i>Zygogaster</i>	1	4,7	74,8	74,8
	2	1,1	18	92,9
	3	0,4	7	100
<i>A. caucanus</i>	1	19,9	43,8	43,8
	2	12,1	26,6	70,4
	3	11,1	24,5	94,9
	4	2,2	5	100
<i>A. filiferus</i>	1	7,3	55,5	55,5
	2	5,8	44,5	100
<i>A. magdalanae</i>	1	37,8	65,9	65,9
	2	12	20,9	86,8
	3	4,8	8,4	95,2
	4	2,7	4,7	100
<i>Poecilurichthys</i>	1	16,4	100	100
<i>A. orthodus</i>	1	7,8	69,3	69,3
	2	2,1	19,3	88,7
	3	1,21	1,2	100
<i>A. superbis</i>	1	5	100	100

Tabla 5. Distancias de Mahalanobis entre poblaciones de *A. caucanus*: Cs. Casanquilla; Cc. Cauca; Dq. El Dique; MI. La Miel; Mg. Magdalena.

Table 5. Mahalanobis distances between populations of *A. caucanus*. (For abbreviations see above.)

	Cs	Cc	Dq	MI	Mg
Cs	0				
Cc	12*	0			
Dq	15,1*	13,8	0		
MI	8,8*	12,8*	15,1*	0	
Mg	10,1*	15,6	12*	10,6*	0

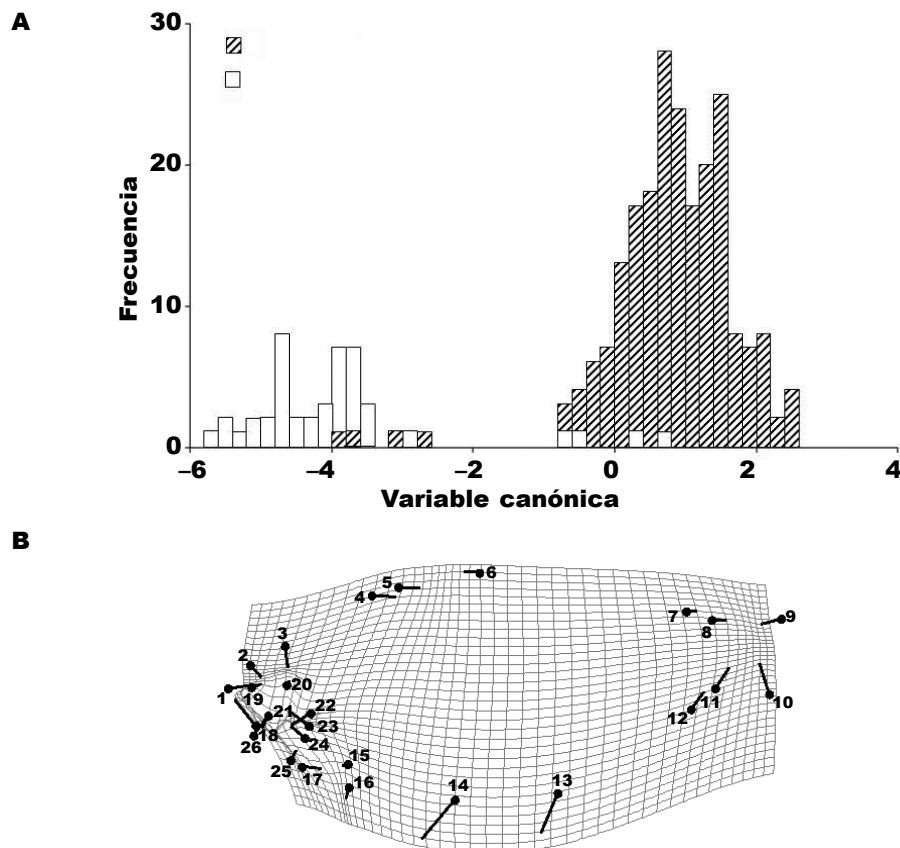


Fig. 5. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las especies de los subgéneros *Poecilurichthys* y *Zygogaster*; B. Deformación morfológica entre los subgéneros *Poecilurichthys* y *Zygogaster*, a partir de la variable canónica obtenida por datos morfogeométricos.

Fig. 5. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among species of the subgenera *Poecilurichthys* and *Zygogaster*; B. Morphological deformation between subgenera *Poecilurichthys* and *Zygogaster*, from the canonical variable data obtained by procrustes.

infraorbital son estáticos, sin embargo, señala leve tendencia anterior dorsal del extremo ventral del tercer infraorbital, lo que representa un aislamiento de ésta estructura del preopérculo (hito 24), una expansión de la región prepectoral (hitos 15, 16, 17) revela una expansión general del cuerpo y una contracción anterior sobre la región precaudal (fig. 8B–a).

La VC2 explica el 44,5% de la variación morfológica entre poblaciones de *A. filiferus*, describe una depresión en la superficie dorsal del cráneo (hitos 2, 3) respecto a la expansión dorsal observada sobre el área predorsal, contracción del hocico, leve extensión del extremo posterior ventral del maxilar en igual sentido. A diferencia de lo observado en la VC1, el tercer infraorbital demuestra un mayor contacto con el preopérculo sobre el borde posterior (hitos 22, 23) en relación al extremo ventral (hito 24), y expansión anterior de la región prepectoral (hitos 15, 16, 17). Otras deformaciones son congruentes con lo descrito para la VC1 (fig. 8B–b).

Astyanax magdalenae

La variación morfológica identificada a partir AVC entre las poblaciones de *A. magdalenae*, fue significativa (tabla 7), indica formas diferentes entre las reconocidas como *A. magdalenae* (fig. 9A). Fueron obtenidos cuatro autovalores (valores propios: 37,8; 12,0; 4,8; 2,7) y las contribuciones de cada uno en la explicación de la variación de la forma entre las poblaciones de *A. magdalenae* (tabla 4). La variación morfológica entre éstas poblaciones es descrita por cuatro VC (fig. 9B).

La VC1 explica el 65,9% de la variación morfológica entre poblaciones de *A. magdalenae*, describe una depresión en la superficie dorsal del cráneo, contracción en la longitud del hocico (hito 1), y en la profundidad del cráneo (hitos 25, 26), proyección posterior del extremo ventral del maxilar, el tercer infraorbital describe una contracción en longitud horizontal, se observa un

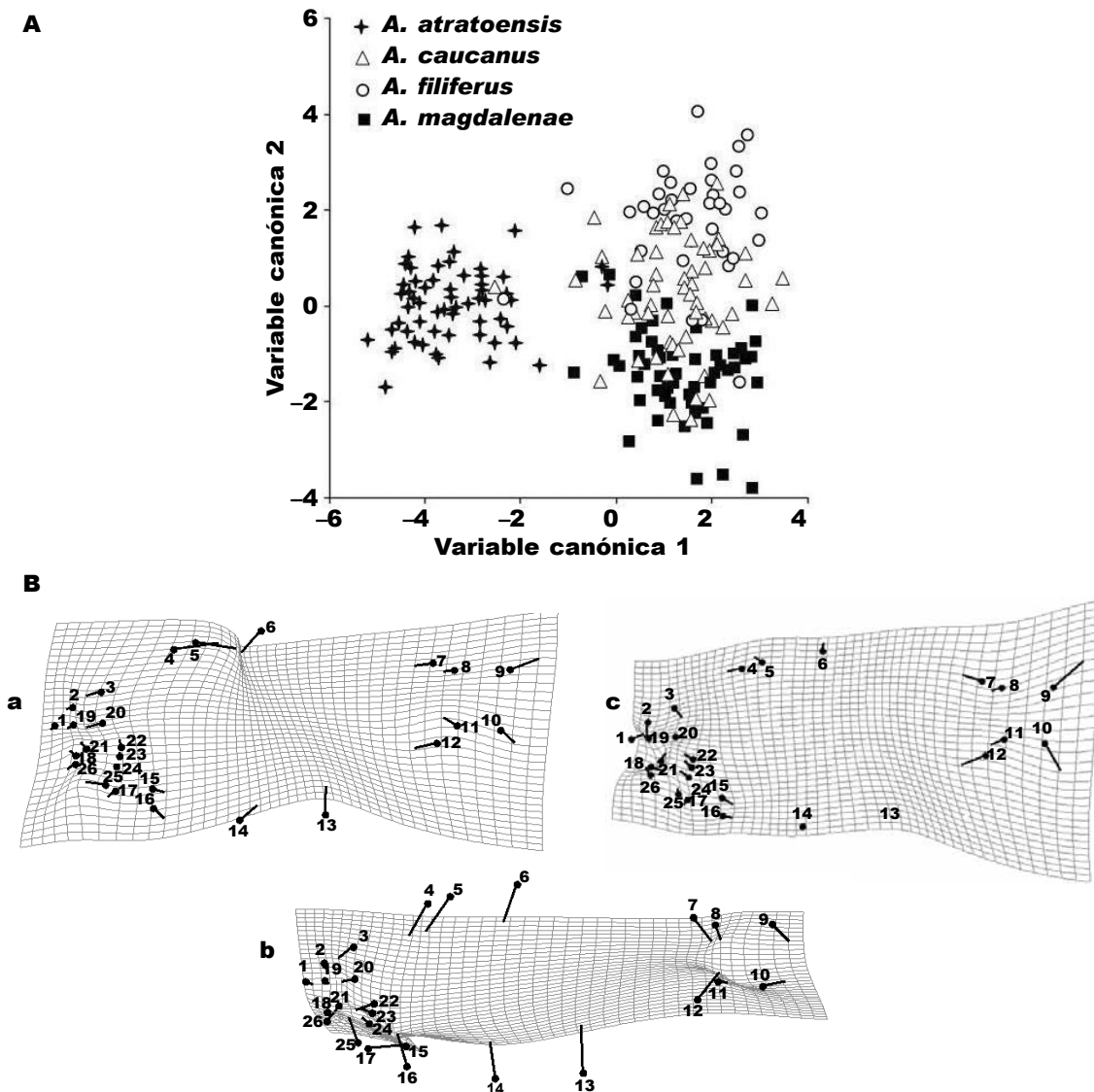


Fig. 6. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las especies del subgénero *Zygodaster*; B. Deformación morfológica entre las especies de *Zygodaster*, expresadas por las variables canónicas obtenidas por datos morfogeométricos: a. Variable canónica 1; b. Variable canónica 2; c. Variable canónica 3.

Fig. 6. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among species of the subgenus *Zygodaster*; B. Morphological deformation among *Zygodaster* species, expressed by the canonical variables obtained by procrustes data: a. Canonical variable 1; b. Canonical variable 2; c. Canonical variable 3.

aislamiento del borde posterior del tercer infraorbital con el preopérculo, mientras el extremo ventral posterior se pliega al preopérculo. Proyección anterior de la región pectoral, leve expansión anterior de la superficie ventral del cuerpo (hitos 13, 14) y prolongación posterior de la región precaudal (hitos 7, 12) (fig. 9B-a).

La VC2 explica el 20,9% de la variación entre poblaciones de *A. magdalenae*, describe, en general, las deformaciones expresadas en la VC1, sin embargo,

a diferencia de ésta plantea un aislamiento del tercer infraorbital del preopérculo y definida proyección dorsal anterior del extremo posterior del pedúnculo (hitos 9, 10) (fig. 9B-b).

La VC3 representa el 8,4% de la variación morfológica entre poblaciones de *A. magdalenae*. Revela una expansión anterior del hocico, proyección de la superficie dorsal del cráneo en igual sentido, incremento en la longitud horizontal del tercer infraorbital

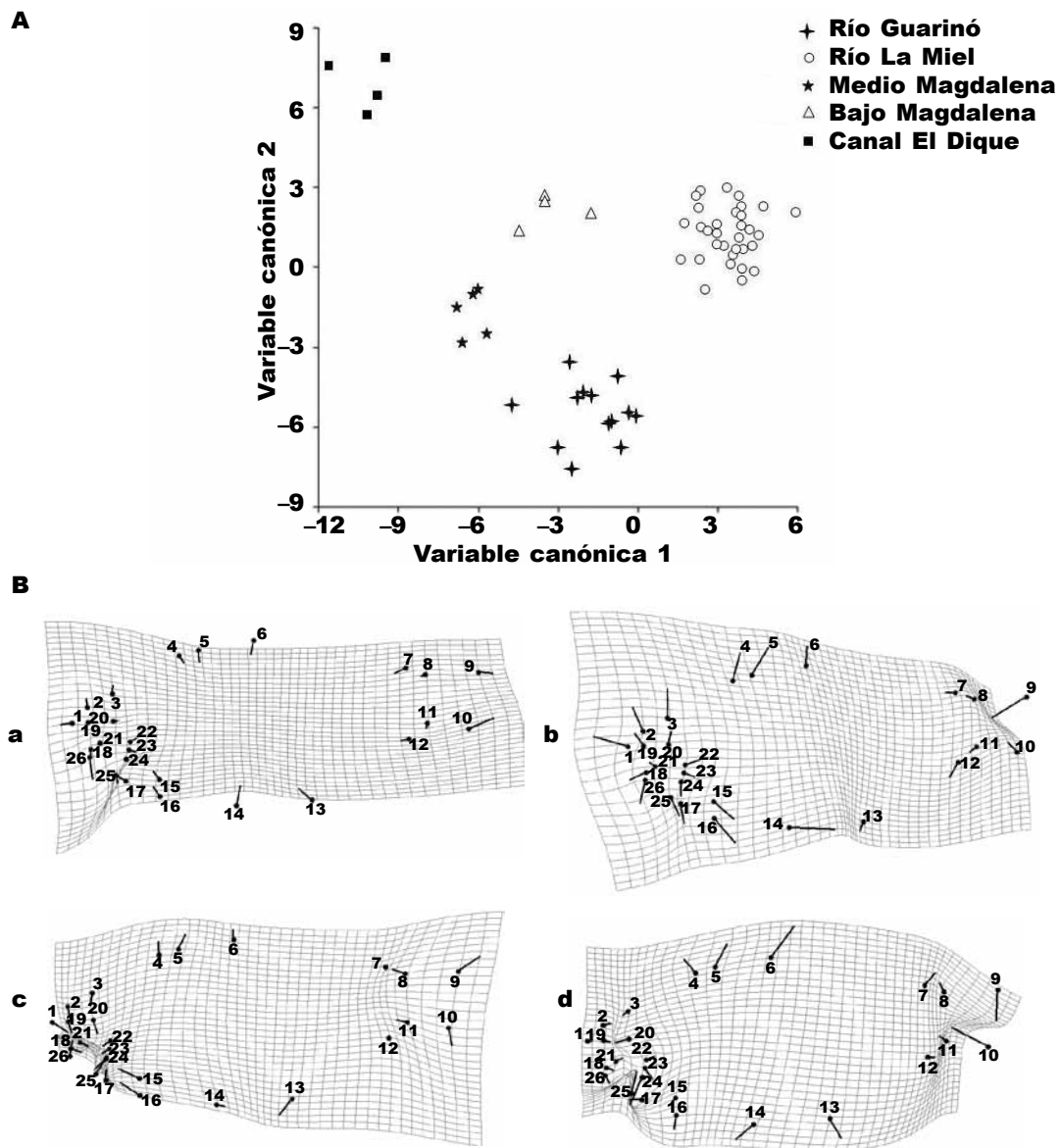


Fig. 7. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las poblaciones de *Astyanax caucanus*; B. Deformaciones morfológica entre las poblaciones de *A. caucanus*, representan variables canónicas obtenidas por datos morfogeométricos: a. Variable canónica 1; b. Variable canónica 2; c. Variable canónica 3; d. Variable canónica 4.

Fig. 7. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among populations of *Astyanax caucanus*; B. Morphological deformation among the populations of *A. caucanus*, represent canonical variables obtained from procrustes data: a. Canonical variable 1; b. Canonical variable 2; c. Canonical variable 3; d. Canonical variable 4.

(hito 21), prolongación antero ventral en el extremo del maxilar, y posterior de la región pectoral, contracción entre el área predorsal y el origen de la aleta dorsal, contracción dorso posterior del origen de las aletas pélvica y anal que describen concavidad en la región pélvica (fig. 9B–c).

La VC4 explica el 4,7% de la variación morfológica, es congruente con las deformaciones descritas en las VC anteriores, sin embargo, en ésta se plantea un contracción en la longitud del borde posterior del tercer infraorbital (hitos 22, 23) y una expansión en la superficie ventral del cráneo (fig. 9B–d).

Tabla 6. Distancias de Mahalanobis entre poblaciones de *A. filiferus*: Dq. EL Dique; MI. La Miel; Mg. Magdalena.

Table 6. Mahalanobis distances between populations of *A. filiferus*. (For abbreviations see above).

	Dq	MI	Mg
Dq	0		
MI	5,7*	0	
Mg	7,7*	7,4*	0

Subgénero *Poecilurichthys*

Diferencias morfológicas entre especies de *Poecilurichthys* fueron establecidas a partir del análisis de variables canónicas (AVC), y son significativas (fig. 10A); fue obtenido un autovalor (valor propio: 16,4) y explica en total la variación de forma entre especies (tabla 4); describe la diversidad de formas entre especies de *Poecilurichthys*, indica una leve expansión horizontal de la orbita; protrusión anterior del extremo ventral del maxilar, extensión en la longitud horizontal del tercer infraorbital (hito 21, 22) e incremento del contacto de ésta estructura con el preopérculo (hitos 22, 23, 24), contracción entre la superficie ventral del cráneo y la proyección anterior del origen de la aleta pectoral (hitos 17, 25) y expansión general en la profundidad del cuerpo (fig. 10B). Además, el AVC determinó la variación entre poblaciones de las especies de *Poecilurichthys* incluidas en éste análisis.

Astyanax orthodus

La variación morfológica entre poblaciones de *A. orthodus* fue significativa (tabla 9), indicó formas diferentes entre las reconocidas como *A. orthodus* (fig. 11A). Fueron obtenidos tres autovalores (valores propios: 7,8; 2,1; 1,2) y las contribuciones de cada uno en la explicación de la variación de la forma entre poblaciones de *A. orthodus* (tabla 4). La variación morfológica entre éstas poblaciones es descrita por tres VC (fig. 11B).

La VC1 explica el 69,3% de la variación entre poblaciones de *A. orthodus*, demuestra la extensión anterior del hocico, expansión de la orbita, protrusión posterior ventral del extremo ventral del maxilar, incremento en el contacto del tercer infraorbital con el preopérculo, contracción entre la superficie ventral posterior del cráneo con la proyección horizontal anterior del origen de la aleta pectoral. Leve contracción entre el área predorsal y el origen de la aleta dorsal como entre el origen de la aleta pélvica y anal, y leve encogimiento de la región precaudal (fig. 11B-a). La VC2, representa el 19,3% de la variación morfológica entre poblaciones de *A. orthodus*,

Tabla 7. Distancias de Mahalanobis entre poblaciones de *A. magdalanae*: C. Ciénaga; Mg. Magdalena; Mr. Maracaibo; Rn. Ranchería; Sn. Sinu.

Table 7. Mahalanobis distances between populations of *A. magdalanae*. (For abbreviations see above.)

	Cn	Mg	Mr	Rn	Sn
Cn	0				
Mg	9,5*	0			
Mr	11,3*	7,1*	0		
Rn	15,3*	8*	9,8*	0	
Sn	11,3	14,8*	16,9	18,5*	0

constituye deformaciones generales descritas en la VC1, sin embargo, la protrusión del extremo ventral del maxilar, contracción posterior de la superficie ventral del maxilar sobre la región pectoral, la cual se proyecta en sentido ventral, mientras el área predorsal y el origen de la aleta dorsal se proyectan en sentido dorsal (fig. 11B-b). La VC3 explica el 11,2% de la disparidad morfológica entre poblaciones de *A. orthodus*, describe ondulaciones a lo largo del cuerpo, y con mayor magnitud deformaciones planteadas en la VC1: un fuerte protrusión del extremo ventral del maxilar, y contracción entre la superficie ventral posterior del cráneo con la proyección horizontal anterior del origen de la aleta pectoral. Representa contracción dorsal del la región pélvica del cuerpo entre el origen de la aleta pélvica y anal, un contraste entre la extensión dorsal del área predorsal y depresión del origen de la aleta dorsal (fig. 11B-c).

A. superbus

La variación morfológica entre poblaciones de *A. superbus* no fue significativa (tabla 10), aunque indicó formas diferentes (fig. 12A). Se obtuvo un autovalor (valor propio: 5) que explica la totalidad de la variación en forma entre poblaciones de *A. superbus* (tabla 4). La variación morfológica entre estas poblaciones es descrita por una VC (fig. 12B), reveló un perfil dorsal de cráneo convexo, proyección ventral del hocico y de la orbita (hitos 19 y 20). Protrusión posterior ventral del extremo del maxilar, superficie ventral del cráneo con proyección anterior ventral, leve reducción en la longitud horizontal del tercer infraorbital e incremento del contacto de ésta estructura con el preopérculo. Contracción entre la superficie ventral posterior del cráneo con la proyección horizontal anterior del origen de la aleta pectoral, expansión posterior de la región pectoral, proyección dorsal del área predorsal y del origen de la aleta dorsal.

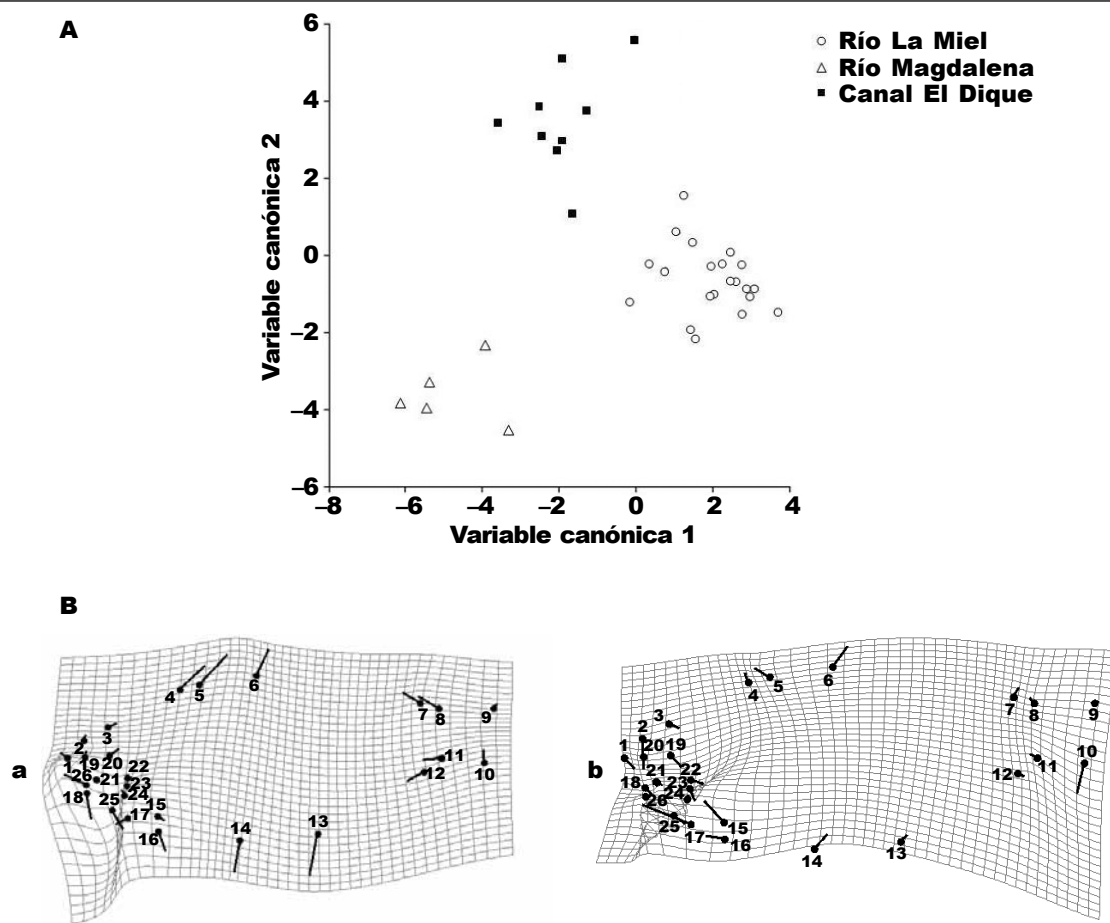


Fig. 8. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las poblaciones de *Astyanax filiferus*; B. Deformaciones morfológica entre las poblaciones de *A. filiferus*, representan variables canónicas obtenidas por datos morfogeométricos: a. Variable canónica 1; b. Variable canónica 2.

Fig. 8. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among populations of *Astyanax filiferus*; B. Morphological deformation between the populations of *A. filiferus* represent canonical variables obtained by procrustes data: a. Canonical variable 1; b. Canonical variable 2.

Discusión

Los resultados obtenidos en éste trabajo, confirman observaciones previas sobre la morfología de las especies del subgénero *Zygogaster* (Eigenmann, 1921); indican una forma generalizada entre las especies de éste subgénero, por lo que fue reconocido como un grupo críptico, de baja resolución taxonómica. Se observó similitud morfológica entre los subgéneros *Zygogaster* y *Poecilurichthys*, con tendencia a incrementar la profundidad del cuerpo en la parte anterior de éste; lo cual representa una estrategia para evadir la depredación, dado que los depredadores buscaran presas pequeñas o de cuerpos más fusiformes (Chizinski et al., 2010); este factor explica porque éstos grupos se encuentran entre los más exitosos de la ictiofauna de la región

neotropical. Sin embargo, a pesar de la similaridad morfológica, se identificó disparidad morfológica entre los subgéneros *Zygogaster* y *Poecilurichthys*, relacionado con estructuras del cráneo, indican diferencias en la posición de la orbita, extremo ventral del maxilar, longitud del maxilar, longitud del hocico, tercer infraorbital respecto al preopérculo y profundidad del cráneo, éstas diferencias también fueron observadas entre poblaciones de las especies que los representan en éste trabajo.

La variación en estas estructuras evidencia especiación adaptativa como posible alternativa a la especiación por aislamiento, como es el caso de *A. caucanus*, *A. magdalena* y *A. filiferus*, las cuales se encuentran en simpatria en diversas localidades del sistema del río Magdalena. En éste aspecto, modelos de especiación han cambiado del énfasis tradicional

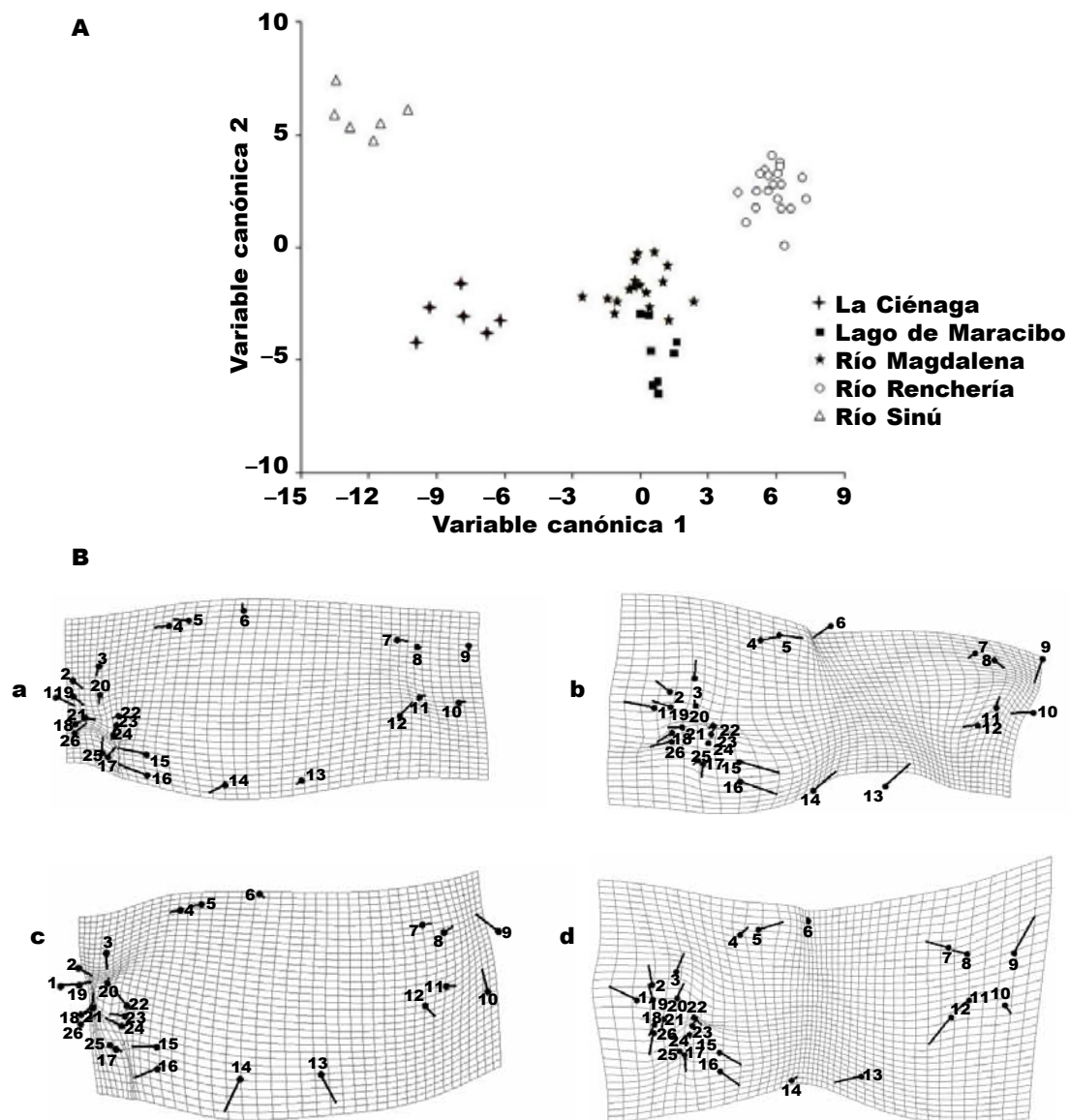


Fig. 9. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las poblaciones de *Astyanax magdalanae*; B. Deformaciones morfológicas entre las poblaciones de *A. magdalanae*, representan variables canónicas obtenidas por datos morfogeométricos: a. Variable canónica 1; b. Variable canónica 2; c. Variable canónica 3; d. Variable canónica 4.

Fig. 9. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among populations of *Astyanax magdalanae*; B. Morphological deformation among populations of *A. magdalanae*, represent canonical variables obtained from procrustes data: a. Canonical variable 1; b. Canonical variable 2; c. Canonical variable 3; d. Canonical variable 4.

en la distribución geográfica, a una perspectiva más amplia con hincapié en los mecanismos y diversificación evolutiva (Doebeli et al., 2005; Chizinski et al., 2010). La especiación bajo condiciones de contacto ecológico entre especies divergentes, podría ser generada por fuerzas de selección disruptiva que causan una discontinuidad en la variación intra poblacional

y genera dos o más fenotipos distintos. Fenotipos extremos se adaptan mejor a nichos alternos, dicha especialización ecológica ha sido documentada en diversos sistemas (Martin & Pfennig, 2009). Mientras la alta riqueza de especies y la uniformidad en estructura de hábitats complejos, han estado asociados con nichos fragmentados (Willis et al., 2005).

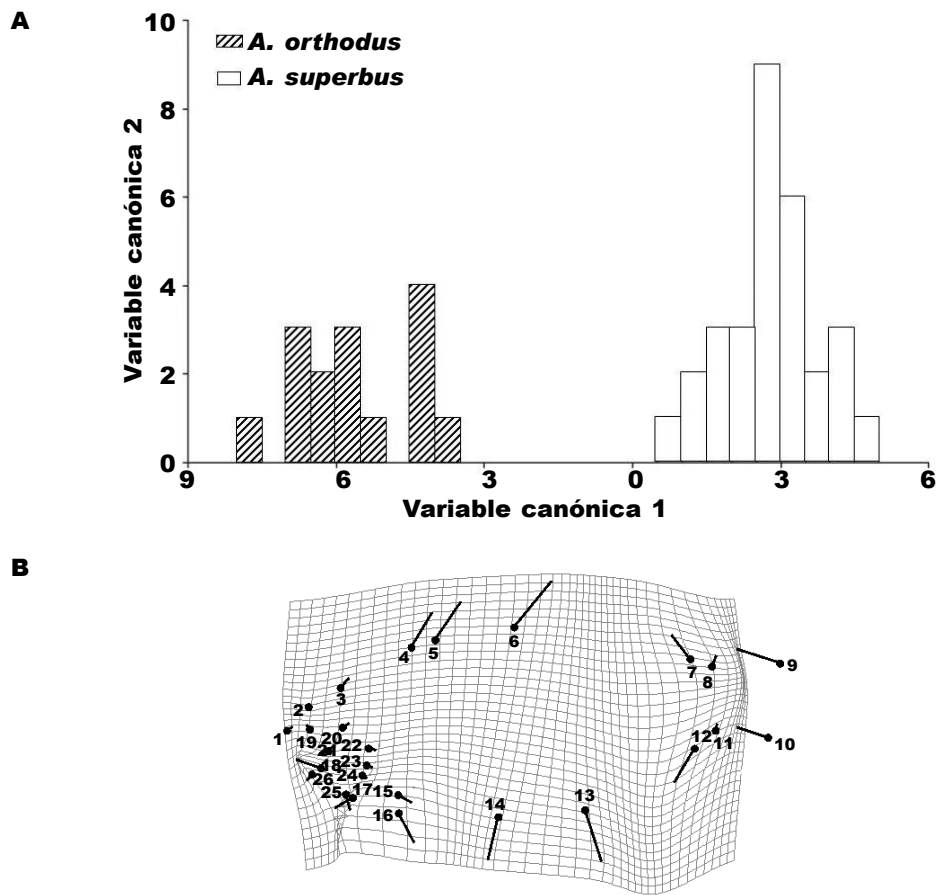


Fig. 10. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las especies del subgénero *Poecilurichthys*; B. Deformación morfológica entre las especies de *Poecilurichthys*, representa la única variable canónica obtenida por datos morfogeométricos.

Fig. 10. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among species of the subgenus *Poecilurichthys*; B. Morphological deformation among *Poecilurichthys* species is the only canonical variable obtained BY procrustes data.

Tabla 8 Distancias de Mahalanobis entre especies de *Poecilurichthys*: Ao. *A. orthodus*; As. *A. superbis*.

Table 8. Mahalanobis distances between species of *Poecilurichthys*. (For abbreviations see above.)

	Ao	As
Ao	0	
As	8,4	0

Tabla 9. Distancias de Mahalanobis entre poblaciones de *A. orthodus*: At. Atrato; Rs. Río sucio. Sj. San Juan. Tl. Telemi.

Table 9. Mahalanobis distances between populations of *A. orthodus*. (For abbreviations see above.)

	At	Rs	Sj	Tl
At	0			
Rs	3,7	0		
Sj	6,5*	5,7	0	
Tl	6,9	5,4*	6,8	0

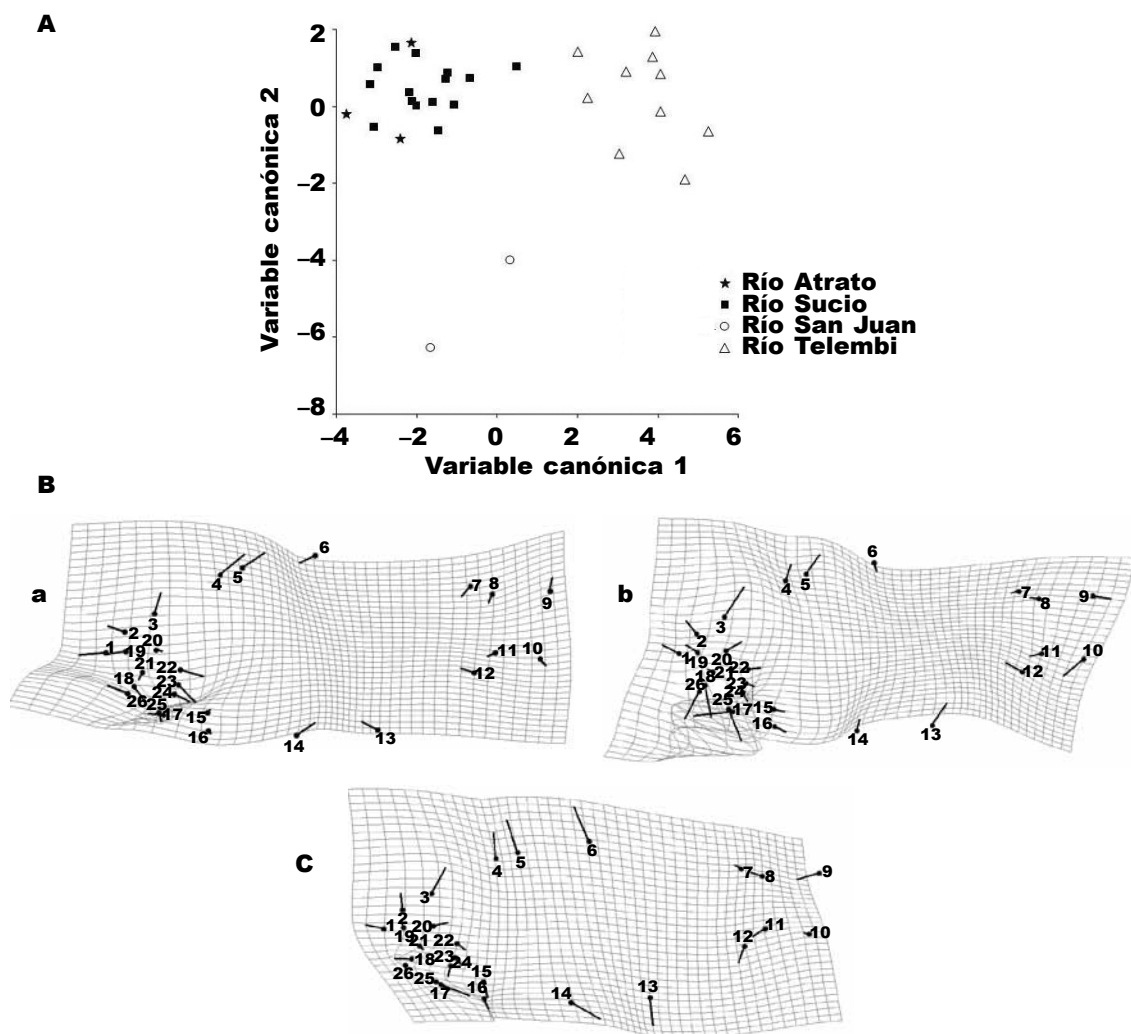


Fig. 11. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las poblaciones de *Astyanax orthodus*; B. Deformación morfológica entre las poblaciones de *A. orthodus*, representa la única variable canónica obtenida por datos morfogeométricos.

Fig. 11. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among populations of *Astyanax orthodus*; B. Morphological deformation among *A. orthodus* populations is the only canonical variable obtained from procrustes data.

La semejanza morfológica de las especies del subgénero *Zygodaster*, podría estar relacionada al aislamiento geográfico reciente y a las relaciones de parentesco (González-Díaz et al., 2005); además, indican una probable relación entre especies y las áreas de distribución de éstas, aunque se encontraron diferencias en su forma, que son identificadas en este trabajo como evidencia de polifenismo; es decir, fenotipos alternativos que muestran un uso diferente de los recursos (Pfennig & McGee, 2010).

Sin embargo, la forma de una de las especies del subgénero *Zygodaster*, se explica por aislamiento geográfico: *A. atratoensis* presenta una forma diferente a otras especies de *Zygodaster* distribuida a lo largo de

Tabla 10. Distancias de Mahalanobis entre poblaciones de *A. superbus*: Ap. Río Apure; Mt. Río Meta.

Table 10. Mahalanobis distances between populations of *A. superbus*. (For abbreviations see above.)

	Ap	Mt
Ap	0	
Mt	4,1	0

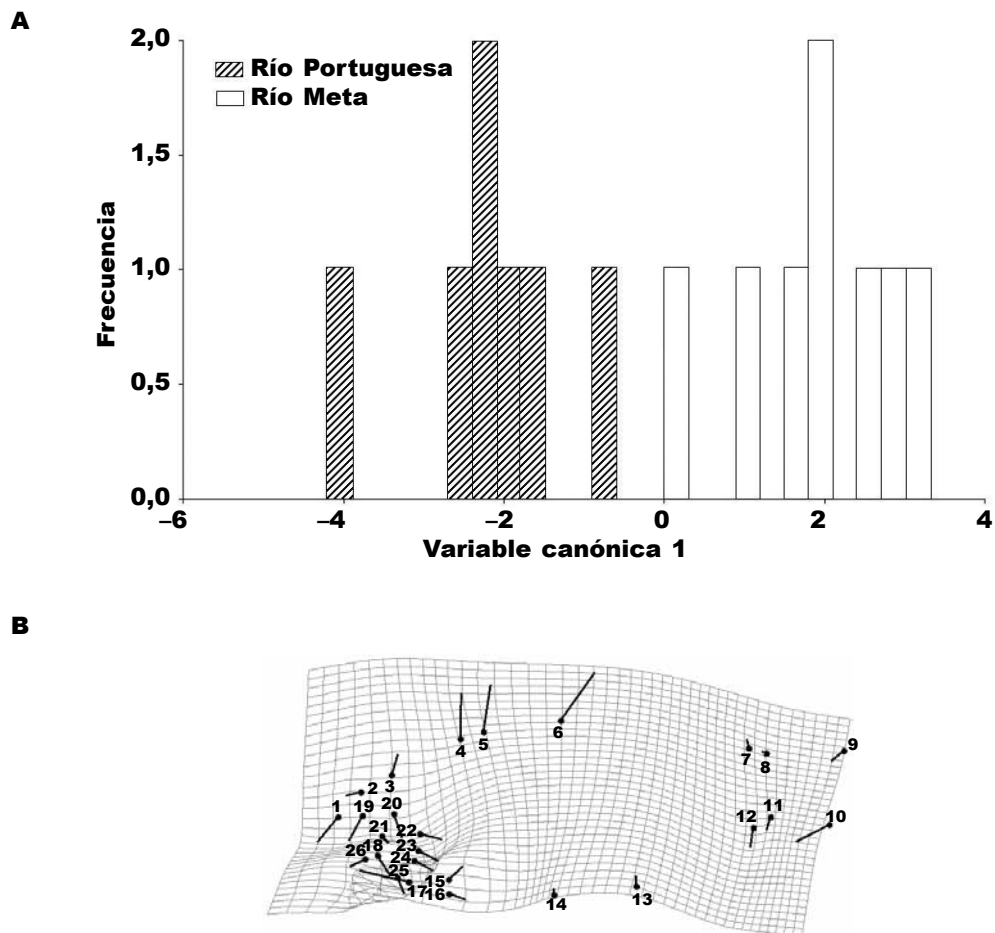


Fig. 12. A. Análisis de variables canónicas que explica la variación morfológica entre las poblaciones de *A. superbus*; B. Deformación morfológica entre las poblaciones de *A. superbus*, representa la única variable canónica obtenida por datos morfogeométricos.

Fig. 12. A. Canonical variates analysis explaining the morphological variation among populations of *A. superbus*; B. Morphological deformation among *A. superbus* populations is the only canonical variable obtained by procrustes data.

la cuenca del río Atrato, y en la cual, a diferencia de lo observado en otras especies de *Zygogaster*, no se encontraron diferencias significativas entre sus poblaciones.

Las especies de *Poecilurichthys*, en alopatria, presentan formas divergentes entre sí, aunque indican caracteres estables que difieren de lo observado en *Zygogaster*, como es el evidente incremento en el contacto del tercer infraorbital con el preopérculo y el aumento en la longitud del maxilar. Un caso similar se observó en peces del género *Hemibrycon* (Román-Valencia et al., 2009). Las especies de éste grupo analizadas aquí divergen en la forma general de la superficie dorsal del cráneo, mientras *A. orthodus* muestra una expansión dorsal continua en ésta área, *A. superbus* presenta una superficie convexa. También se encontraron diferencias generales relacionadas con la órbita, mientras *A. orthodus* presenta

un incremento en su longitud, el análisis indica un desplazamiento ventral de éste junto con el hocico en *A. superbus*.

También fueron encontradas diferencias significativas entre la forma descrita en las poblaciones de ambas especies. *A. orthodus*, con localidad tipo en el río Atrato, vertiente del Atlántico, posee forma diferente a las descritas para otras poblaciones aisladas como las de los ríos San Juan y Telembi en la vertiente del Pacífico. Igual sucede con la forma de *A. superbus*, para la cuenca del río Portuguesa, Orinoco medio en Venezuela, la cual difiere de la población del alto Orinoco.

En especies del género *Astyanax*, la disparidad morfológica corresponde a diferencias en la altura del cuerpo y deformaciones en la región cefálica y caudal (Ruiz-C. & Cipriani, 2006); éstos resultados concuerdan con el tipo de variación morfológica que se esta-

blece entre especies de los subgéneros *Poecilurichthys* y *Zygogaster*. Estos también son reportados para otro género de Characidae como es *Hyphessobrycon* (García-Alzate et al., 2010); por lo que podría evaluarse si este tipo de variaciones morfológicas hacen parte de la estrategia de diversidad de Characidae, en respuesta a los diversos ambientes que ocupan. Para tal propósito, se recomienda la implementación inicial de la morfometría geométrica en el análisis de la variación morfológica a nivel de especie, y de ésta manera, llegar a inferencias válidas que expliquen la diversificación de éstos grupos.

Agradecimientos

Ana Ermakova recibió financiación, para una pasantía de investigación en IUQ, de la Universidad del Quindío y Association for the Exchange of Students of Technical Experience (IAEST). También se obtuvo apoyo de la Universidad del Quindío–vicerrectoría de investigaciones. Donald C. Taphorn leyó una versión final de este artículo y ofreció valiosas sugerencias.

Referencias

- Almirón, A. E., Azpelicueta M., Casciotta J. R. & López Cazorla, A., 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica*, 73: 23–30.
- Bookstein, F. L., 1989. "Size and shape": A comment on semantics. *Systematic Zoology*, 38: 173–180.
- 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Bookstein, F. L., Schafer, K., Prossinger, H., Seidler, H., Fieder, M., Stringer, C., Weber, G. W., Arsuaga, J. L., Slice, D., Rohlf, F. J., Recheis, W., Mariam, A. J. & Marcus, L. F., 1999. Comparing frontal cranial profiles in archaic and modern Homo by morphometric analysis. *The Anatomical Record*, 257: 217–224.
- Chizinski, C. J., Pope K. L., Wilde G. R. & Strauss R. E., 2010. Implications of stunting on morphology of freshwater fishes. *Journal of Fish Biology*, 76: 564–579.
- Doebeli, M., Dieckmann, U., Metz, J. A. J. & Tautz, D., 2005. What we have also learned: adaptative speciation is theoretically plausible. *Evolution*, 59(3): 691–695.
- Eigenmann, C. H., 1917. The American Characidae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43: 1–102.
- 1921. The American Characidae. Part 3. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology*, 43: 209–310.
- Eschmeyer, W., 2010. CAS–Ichthyology–Catalog of Fishes, California academy of sciences, San Francisco, CA, USA. Disponible <http://www.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html>.
- García-Alzate, C., Román-Valencia, C. & González, M., 2010. Morfo geometría de los peces del género *Hyphessobrycon* (Characiformes: Characidae), grupo *heterohabdus*, en Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 58: 801–811.
- González-Díaz, A., Díaz-Pardo, E., Soria-Barreto, M. & Rodiles-Hernández, R., 2005. Análisis morfométrico de los peces del grupo *labialis*, género *Profundulus* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 76: 55–61.
- Martin, R. A. & Pfennig, D. W., 2009. Disruptive selection in natural populations: The roles of ecological specialization and resource competition. *The American Naturalist*, 174: 268–281.
- Mirande, J. M., 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei:Characiformes):from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*, 8: 385–568.
- Pfennig, D. W. & McGee, M., 2010. Resource polyphenism increases species richness: a test of the hypothesis. *Philosophical Transactions of Royal Society*, 365: 577–591.
- Rohlf, F. J., 2003. *TpsSmall, version 1.20*. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook.
- 2004a. *tpsUtil, file utility program. version 1.26*. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook.
- 2004b. *tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.0*. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook.
- Rohlf, F. J. & Slice, D. E., 1990. Extensions of the procruster method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39: 40–50.
- Román-Valencia, C., Arcila-Mesa D. & Hurtado, H., 2009. Variación morfológica de los peces *Hemibrycon boquiae* y *Hemibrycon rafaelse* (Characiformes: Characidae) en el Río Cauca, Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 57(3): 541–556.
- Román-Valencia, C. & Ruiz-C., R. I., 2005. Diet and reproduction aspects of *Astyanax aurocaudatus* (Teleostei: Characidae) from the upper part of the río Cauca, Colombia. *Dahlia* (Revista de la Asociación Colombiana de Ictiólogos), 8: 9–17.
- Ruiz-C., R. I., 2010. Filogenia y biogeografía de *Astyanax* subgénero *Poecilurichthys* (Pisces: Characidae). Tesis doctoral, Universidad Central de Venezuela–Instituto de Zoología Tropical, Caracas.
- Ruiz-C., R. I. & Cipriani, R., 2006. Análisis morfo geométrico de *Astyanax siapae*. *Dahlia* (Revista Asociación Colombiana de Ictiólogos), 9: 63–75.
- Sabaj-Pérez, N. H. (Ed.), 2010. Standard symbolic codes institutions resource collections in Herpetology and Ichthyology: an on line reference, version 1.5 (4 Oct.2010). Electronically accessible at <http://www.asih.org/>, American Society Ichthyologist and Herpetologist, Washington, D.C.
- Willis, S. C., Winemiller, K. O. & López-Fernández, H., 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a floodplain river. *Oecologia*, 142: 284–295.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D. & Fink, W. D., 2004. *Geometric morphometrics for biologists: A primer*. Elsevier Acad. Press, New York.