

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS Y LETRAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CONTRIBUCION AL ESTUDIO DE LOS PECES
CHEIRODONTINOS (FAMILIA CHARACIDAE)
DE COSTA RICA Y PANAMA
GENEROS COMPSURA Y PSEUDOCHIRODON

TESIS DE GRADO PRESENTADA
PARA OPTAR AL TITULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGIA

POR

MIRNA I. LOPEZ SANCHEZ

CIUDAD UNIVERSITARIA RODRIGO FACIO
DICIEMBRE 1969

UNIVERSIDAD DE COSTA RICA
FACULTAD DE CIENCIAS Y LETRAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CONTRIBUCION AL ESTUDIO DE LOS PECES
CHEIRODONTINOS (FAMILIA CHARACIDAE)
DE COSTA RICA Y PANAMA:
GENEROS Compsura y Pseudocheirodon

Tesis de Grado presentada
para optar al título de
Licenciada en Biología

Por

MYRNA I. LOPEZ SANCHEZ

Ciudad Universitaria "Rodrigo Facio"
Diciembre 1969

TRIBUNAL DE TESIS

Prof. William A. Bussing

W. A. Bussing

Dr. Luis A. Fournier O.

Luis A. Fournier O.

Dr. Jorge Jiménez J.

Jorge Jiménez J.

Dr. José Miguel Jiménez S.

José Miguel Jiménez S.

Dr. Rafael L. Rodríguez C.

Rafael L. Rodríguez C.

iii

A mi madre

AGRADECIMIENTO

Deseo manifestar mi sincero agradecimiento al Prof. William A. Bussing, Consejero de esta investigación por su constante asesoramiento y a los Doctores Luis A. Fournier O., Jorge Jiménez J., José Miguel Jiménez S., y Rafael L. Rodríguez C., miembros del Tribunal de Tesis, por la revisión y corrección del manuscrito. Al Dr. Horace G. Loftin, Florida State University, por facilitarme todas las colecciones de Panamá, así como las notas de campo correspondientes. Al Dr. Jay M. Savage, University of Southern California, por facilidades en el uso de equipo y laboratorios en esa Universidad. A la señorita Liliana Sáenz R. por su colaboración, lo mismo que al señor Carlos G. Mata R. por su ayuda en la elaboración de los diagramas.

CONTENIDO

	<u>Página #</u>
LISTA DE FIGURAS	vii
LISTA DE MAPAS	ix
INTRODUCCION	1
REVISION BIBLIOGRAFICA	3
Reseña paleográfica	3
Sistemática	6
Dispersión de peces sudamericanos	17
La línea lateral	19
MATERIALES Y METODOS	21
Colecciones	21
Localización de los lugares de recolección	24
Descripción del ambiente	31
Métodos de colección. Medidas	33
Método estadístico	37
RESULTADOS Y DISCUSION	39
Sistemática	39
Clave de los géneros	39
Género <u>Compsura</u>	41
Género <u>Pseudocheiroduon</u>	46
Variación intraespecífica: <u>C. gorgonae</u>	51
Variación intraespecífica: <u>P. affinis</u>	60

	<u>Página #</u>
RESULTADOS Y DISCUSION (Cont.)	
Comparación <u>C. gorgonae</u> - <u>P. affinis</u>	63
Dispersión de las especies estudiadas en Costa Rica	73
RESUMEN	75
BIBLIOGRAFIA	77
APENDICE	80

LISTA DE FIGURAS

<u>Figura #</u>		<u>Página</u>
1	Diagrama de los huesos premaxilar y maxilar en las especies : A. <u>Compsura gorgonae</u> y B. <u>Pseudocheirodon affinis</u>	36
2	<u>Compsura gorgonae</u> : hembra y macho	42
3	Variación de las escamas del pedúnculo caudal en <u>Compsura gorgonae</u>	43
4	<u>Pseudocheirodon terrabae</u> : hembra y macho	47
5	Diagrama de las aletas anales en <u>Compsura gorgonae</u>	58
6	Gráfico de la estimación a intervalo del número de poros de la línea lateral en <u>Compsura gorgonae</u> y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas.....	64
7	Gráfico de la estimación a intervalo del número de poros de la línea lateral en <u>Pseudocheirodon affinis</u> y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas	65
8	Gráfico de la estimación a intervalo de la longitud del maxilar en <u>Compsura gorgonae</u> y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas	66

<u>Figura #</u>		<u>Página</u>
9	Gráfico de la estimación a intervalo de la longitud del maxilar en <u>Pseudocheirodon affinis</u> y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas.....	67
10	Diagrama de las escamas de <u>Compsura gorgonae</u> : filas superior y media y <u>Pseudocheirodon terrabae</u> , fila inferior	72

MAPAS

<u>Mapa #</u>		<u>Página</u>
1	División zoogeográfica para la ictiofauna panameña (Loftin, 1965).....	23
2	Distribución geográfica aproximada de las especies: <u>Compsura gorgonae</u> , <u>Pseudocheirodon affinis</u> y <u>P. terrabae</u>	32
3	Distribución geográfica aproximada de <u>Pseudocheirodon affinis</u> (Panamá) y <u>P. terrabae</u> (Costa Rica)	49
4	Distribución geográfica aproximada de <u>Compsura gorgonae</u> en Panamá y Costa Rica	52

INTRODUCCION

Los peces pertenecientes a los géneros Pseudocheirodon y Compsura, del grupo de los cheirodontinos, son frecuentes en aguas territoriales de Panamá y Pacífico sur de Costa Rica; su tamaño es muy reducido (hasta 60 milímetros aproximadamente) siendo C. gorgonae el caracino de menor tamaño conocido en Centro América. Estos peces habitan los ríos en aguas poco profundas y tranquilas y son más abundantes en lugares con elevaciones que oscilan entre los 30 y los 100 metros, con excepción de P. terrabae que ha sido colectado en alturas hasta de 800 metros. Por sus características externas estos caracinos son frecuentemente confundidos (C. gorgonae y P. affinis, por ejemplo) y aún en la literatura misma, la posición taxonómica de C. gorgonae ha sido confundida.

Esa posición poco definida dentro de la sistemática del grupo cheirodontino de las especies antes mencionadas, dio base para desarrollar el presente trabajo. Se analizan las características principales que distinguen a las cuatro especies (variación interespecífica), así como la variación intraespecífica en P. affinis y C. gorgonae de ciertos caracteres que consideré de importancia: poros en la línea lateral y longitud del maxilar en ambas especies y la presencia de es camas modificadas en C. gorgonae.

El análisis preliminar del material colectado (2800 especímenes aproximadamente) mostró que en realidad existen pocas características diferenciales entre estas dos entidades taxonómicas, pero sí las suficientes como para hacer el reconocimiento definitivo de estos dos géneros.

Con el estudio de la fisiografía de las zonas de distribución de estas especies, se incluye una explicación posible para el mayor o menor desarrollo de la línea lateral.

Dispuse de una muestra bastante representativa procedente de las dos vertientes de Panamá y de la zona Pacífico sur de Costa Rica, además se examinó material de la cuenca del río Atrato de Colombia.

La parte preliminar del trabajo de laboratorio (identificación, análisis de estructuras, medidas y radiografías) la realicé en la Universidad del Sur de California durante los años 1964-1965 con autorización del Departamento de Biología de la Universidad de Costa Rica.

Con este trabajo espero contribuir para un mejor y más fácil reconocimiento de las especies apuntadas y mostrar con cierto fundamento la tendencia de aumento en el número de poros en C. gorgonae con una dirección de este a oeste (de Panamá a Costa Rica).

REVISION BIBLIOGRAFICA

Reseña Paleográfica

La Paleogeografía de la zona de distribución de las especies en estudio corresponde en parte a la región denominada Orógeno Sur Centroamericano (Dengo, 1962); esta región comprende una porción de Nicaragua al sur del paralelo 13° 30', toda Costa Rica y el oeste de Panamá hasta la Zona del Canal. También se incluye dentro del área de distribución de estos géneros, la parte este de Panamá a partir de la Zona del Canal que corresponde al espolón o entronque de Panamá.

Los eventos geológicos más importantes de esta área se resumen a continuación:

1.- En el Jurásico Superior el canal centroamericano fue sometido a presiones que plegaron el fondo y formaron una serie de serranías; la serranía más occidental se rompió y derramó lava formando conos volcánicos erguidos desde el fondo del canal, lo que originó el Archipiélago Occidental. Es muy probable que el complejo de Nicoya se formara en este período, como parte de la serranía Jurásica.

2.- Durante todo el Cretácico hubo gran actividad volcánica que, junto con la erosión, aportaron los materiales y sedimentos que rellenarían el canal. El espolón de Panamá, originado mucho antes como parte de Sudamérica, se proyectaba

sobre la superficie de las aguas en este período.

3.- Entre el Cretácico y el Eoceno Superior, la configuración del Archipiélago no sufrió cambios fundamentales, con excepción de la emergencia de una masa de tierra al noroeste de Costa Rica que Lloyd denomina Isla de Guanarivas (1963).

4.- En el Eoceno Superior (50 millones) el espolón de Panamá se hundió haciendo desaparecer la Isla de Guanarivas.

5.- Los inicios del Oligoceno (35 millones) fueron de relativa calma volcánica; a mediados de la misma época se activó el desarrollo de un pequeño plegamiento hacia el centro del canal que originó la primitiva Cordillera de Talamanca; posteriormente aparecieron algunas islas hacia el sur de Costa Rica y norte de Panamá. La Cordillera de Talamanca emergió al final del Oligoceno, completándose su formación en el Mioceno Superior.

6.- En el Mioceno la actividad volcánica de la nueva cordillera determinó la formación de conos volcánicos en su extremo sur (Panamá).

7.- Fue en el Plioceno (10 millones) o principios del Cuaternario (Pleistoceno, 2 millones) que se produjo una gran falla en el Pacífico, a lo largo del istmo provocando el levantamiento del complejo Jurásico de Nicoya, lo mismo que una cadena volcánica que se extendió del norte de Nicaragua hacia el sur hasta Costa Rica (Guanacaste), doblando hacia el este

para formar la Cordillera Volcánica Central y finalmente rematar en Turrialba.

8.- El territorio de Panamá alcanzó su extensión máxima en este periodo (un tercio más del actual) aumentando especialmente toda la costa Pacífica. En general, durante el Terciario, el territorio panameño constituyó una vía marítima de comunicación entre ambos océanos; esta región presentaba una configuración con canales casi continuos.

9.- En el Cuaternario Superior la fosa de Nicaragua se rellenó, quedando formados los dos grandes lagos de Managua y Nicaragua; la Cordillera de Talamanca se estabilizó; casi todos los volcanes de Panamá estaban extinguidos; la Cordillera Volcánica de Costa Rica estaba relativamente inactiva y la región Atlántica al noreste de este país estaba emergiendo. Costa Rica y Panamá habían alcanzado la forma que hoy conocemos.

Sistemática

Los géneros Pseudocheiroduon y Compsura pertenecen al Super Orden Ostariophysii el cual comprende a la mayoría de los peces de agua dulce presentes hoy día en todas las masas territoriales del mundo, con excepción de Groenlandia y Antártica. A pesar de la diversidad morfológica de este grupo, todos sus miembros presentan la conexión otofísica (del griego oto, oído y physa, vejiga) llamada "Aparato de Weber". Un análisis sistemático de este super orden ha sido presentado recientemente por Greenwood et al. (1966). Los ostariofisos se dividen en dos órdenes: Cypriniformes y Siluriformes. Aunque los fósiles más antiguos, que con seguridad se pueden definir como ostariofisos, se sitúan en el Terciario, no hay aún evidencias suficientes para determinar su verdadero origen ni su antigua distribución.

Orden Siluriformes

El orden Siluriformes comprende 30 familias y unas 2000 especies; la mayoría de las familias son de aguas dulces y sólo 3 de ellas (con numerosas especies) son marinas. La distribución geográfica de estas familias es muy amplia comprendiendo todo el Continente Americano, Europa, Africa, Asia y el norte de Australia.

Orden Cypriniformes.

A pesar de las muchas modificaciones que muestran algunas especies, los cipriniformes, en general, son menos especializados que los siluriformes. Presentan huesos parietales, suboperculares e intramusculares; cuerpo con escamas en la mayoría de ellos, pero en ningún caso muestran la presencia de placas óseas fuertes como en algunos siluriformes. Las branquias varían en número de 3 a 5; no poseen dientes vomerinos y el otolito más grande es el asterisco incluido en la lagena. Pertenecen a este orden los caracoideos (Characoidei), gimnotoideos (Gymnotoidei) y ciprinoideos (Cyprinoidei), con amplia distribución en Eurasia (ciprínidos), Africa y América (los tres grupos). Este orden comprende unas 4000 especies.

En el presente trabajo se estudiará sólo al grupo de los caracoideos por contener las especies en estudio.

Sub-orden Characoidei.

El sub-orden de los caracoideos, considerado por muchos autores (Eigenmann 1912, Weitzman 1962) como una sola familia (Characidae), se ha dividido recientemente en 16 familias (Greenwood et al. 1966).

Este grupo incluye alrededor de unas 1000 especies, distribuidas en Africa y la región Neotropical hasta el río Grande en Norteamérica. Los dientes mandibulares en estos peces

son de forma muy variada, y constituyen una de las principales características taxonómicas para la determinación de las especies; algunas familias no presentan dientes y en otras estas estructuras están reducidas. Con algunas excepciones, los caracoideos presentan dientes pterigoideos y palatinos; ocho huesos orbitales; una pequeña aleta adiposa; coloración vistosa (generalmente plateados) y el esqueleto caudal lo forman siete elementos hipurales conectados con el último centrum y el urostilo.

El único carácter constante en todos los caracoideos lo constituye una estructura especial en el Aparato de Weber formada por la unión del tripus con el centrum de la tercera vértebra. El movimiento de esta articulación es muy reducido y se efectúa por medio de la región anterior laminar del tripus situada entre el cuerpo de éste y la articulación tripus-centrum.

Sub-familia Cheirodontinae.

La Sub-familia Cheirodontinae pertenece a la familia Characidae. Eigenmann (1915) consideró homogéneo a este grupo de "caracinos primitivos", distinguibles por su pequeño tamaño, dientes en una sola fila en ambas mandíbulas, cónicos o multicúspides. Sin embargo, Böhlke (1954) definió a este grupo como un conjunto de géneros no relacionados filogenéticamente, sino como un grupo artificial que por convergencia presentaban las características anteriormente apuntadas; muchas de las formas originales perdieron su dentición característica biseriada en forma independiente.

Es opinión del autor que mientras no se haga un estudio exhaustivo de cada uno de los géneros de la familia Characidae para situar a los cheirodóntinos en su respectiva línea evolutiva, debe seguirse la denominación de Cheirodontinae y caracterizar a este grupo en la forma siguiente: peces pequeños, generalmente menos de 50 milímetros de longitud estándar, con excepción de Paragoniates alburnus que alcanza 90 milímetros; Pseudocheirodon terrabae (holotipo) 49.5 milímetros y Compsura gorgonae 34 milímetros. La altura máxima del cuerpo (al origen de la aleta dorsal) es aproximadamente de un cuarto a un tercio de la longitud estándar; la longitud cefálica es una cuarta parte de la misma longitud estándar. El ojo es

grande, cerca de un tercio de la longitud cefálica. Boca terminal. Los dientes constituyen el carácter más variable y significativo de este grupo; se presentan siempre en una sola fila en el premaxilar, ángulo superior del maxilar y en toda la mandíbula inferior; generalmente son multicúspides, aunque en un género son cónicos.

La aleta dorsal es corta, puntiaguda, formada por un radio rudimentario y diez radios normales; su origen es generalmente en el punto medio de la longitud estándar.

La aleta adiposa, como en la mayoría de los caracinos, es un lóbulo libre colocada sobre el final de la aleta anal. La aleta anal es alargada; su origen se encuentra debajo del último radio de la aleta dorsal. La aleta caudal es pronunciadamente bifurcada y las pectorales son lanceoladas y cortas, mientras que las pélvicas colocadas delante del origen de la aleta dorsal, no llegan a la anal.

Estos peces no tienen escamas en las aletas, salvo unas pocas en la base de los primeros radios de la aleta anal; de 33 a 36 escamas forman la serie longitudinal; el número de escamas con poros es muy variable. La pared del cuerpo sobre la parte anterior de la vejiga natatoria está formada solamente por piel y peritoneo lo que origina un área triangular delgada (pseudotímpano); este carácter varía mucho y logra el tamaño máximo en el género Pseudocheirodon.

Hacia el final del pedúnculo caudal se presenta una fuerte mancha negra de forma romboidal que se extiende hasta la base de la aleta caudal.

Se discuten a continuación los géneros Odontostilbe, Pseudocheirodon, Cheirodon y Compsura, ya que este estudio incluye análisis de algunas de las especies de estos géneros.

Género Odontostilbe.

Este género fue descrito por Cope en 1870 con la especie fugitiva. Como la mayoría de los cheirodontinos, son peces pequeños que alcanzan hasta 50 milímetros de longitud estándar. Poseen una distribución muy amplia comprendida desde Colombia hasta el Río de la Plata (Argentina) y en la Isla de Trinidad. Ocho especies han sido descritas, sin embargo 2 de éstas posiblemente no pertenecen a este género (Eigenmann, 1915). Bussing (1966), al identificar un nuevo caracino del sur de Costa Rica, encontró que esta nueva especie, de acuerdo a la Clave de Eigenmann, pertenecía al género Odontostilbe, con base en el carácter de "línea lateral completa", no obstante, luego de examinar cinco especies de este género y varios especímenes de Pseudocheirodon affinis de Panamá, se determinó que la nueva especie debía incluirse, con más propiedad, en el género Pseudocheirodon por sus características generales y por el número igual de dientes premaxilares y maxi-

lares. Loftin (1965) hace mención de algunos especímenes de P. affinis del oeste de Panamá con línea lateral también completa.

Género Cheirodon.

Girard (1854) describió el género Cheirodon de acuerdo con el tipo Ch. pisciculus. Evermann y Goldsborough (1909) aumentaron el grupo de los cheirodontinos con la nueva especie Ch. gorgonae, posteriormente incluida dentro del género Compura (Meek y Hildebrand, 1916).

La especie Ch. insignis descrita por Steindachner (1880) cuya distribución comprende las cuencas del río Atrato y Magdalena (Colombia), dio origen a otro problema taxonómico en este grupo. Evermann y Goldsborough (1909) informaron sobre un espécimen de 39 milímetros de longitud estándar clasificado como "Ch. insignis", que fue colectado en una pequeña quebrada de Tabernilla, en la región Atlántica de la Zona del Canal, Panamá. Este ejemplar probablemente correspondía a Pseudocheirodon affinis, especie localizada únicamente en Panamá, mientras que Ch. insignis si bien como especie es válida, no se encuentra en el istmo.

El material identificado por Eigenmann en 1916, como Cheirodon insignis, fue colectado cerca de la represa Gorgona en la Zona del Canal y correspondía en parte a especímenes de Com-

psura gorgonae y posiblemente de P. affinis, según corroboración del mismo autor (1922) y de Hildebrand (1938). De lo anterior se deduce que la confusión al identificar como Ch. insignis a otros caracinos de Panamá parte de que Everman y Goldsborough (1909) designaron un ejemplar de P. affinis como Ch. insignis y de hecho introdujeron "ficticiamente" esta especie de Colombia en Panamá.

Böhlke (1954), asignó al género Cheirodon las formas descritas bajo el nombre genérico de Pseudocheirodon ya que no consideró como suficiente el carácter de "no presencia de interhemales agrandados" para separar este último género; basó además su decisión en el hecho de que aún dos especies de Cheirodon (Ch. stenodon y Ch. microdon) presentan también interhemales muy pequeños. Al respecto también recalca Böhlke (1954) que el tamaño de los interhemales muestra una verdadera "gradación" por cuanto hay especies de Cheirodon con interhemales muy desarrollados (Ch. piaba) y otras con esas estructuras muy pequeñas (como en las especies ya mencionadas Ch. stenodon y Ch. microdon).

Bussing (1966), prefiere no considerar la inclusión de las formas de Pseudocheirodon en el género Cheirodon; los argumentos aducidos por este investigador serán expuestos en la discusión siguiente del género Pseudocheirodon.

Las formas del género Cheirodon tienen una distribución

muy amplia, siendo el único género de caracinos que llega a Chile, por lo que constituye así el género que muestra la mayor latitud sur registrada para caracinos. Se localizan en Panamá, Colombia, cuenca del Amazonas, encontrándoseles hasta la cuenca del Río de la Plata y el este de Chile. Han sido descritas más de veinte especies del género Cheirodon.

Género Pseudocheirodon.

Meek y Hildebrand (1916), describieron un nuevo género de caracinos de la región del Canal de Panamá que denominaron Pseudocheirodon, con la especie tipo P. affinis. Estos peces tienen una distribución mucho más restringida que las formas de Cheirodon y se encuentran en la vertiente del Pacífico y del Atlántico de Panamá y el Pacífico sur de Costa Rica. Se relacionan directamente con Cheirodon, Odontostilbe (Meek y Hildebrand) y con Compsura (presente estudio). Este nuevo género se diferencia del género Cheirodon por la ausencia de interhemales en el pedúnculo caudal y de Odontostilbe por presentar la línea lateral incompleta; no obstante, este último carácter no es muy constante. Según Böhlke (1954), las especies de Pseudocheirodon deben incluirse en el género Cheirodon por las razones expuestas en el análisis anterior de este género. Bussing (1966) prefirió mantener el nombre genérico de Pseudocheirodon, ya que las especies analizadas

por él (P. affinis y P. terrabae), difieren notoriamente de la mayoría de las especies de Cheirodon en las siguientes características: ausencia de radio con espinas; ausencia de interhemales y dientes en el dentario con todas las cúspides del mismo tamaño versus cúspide central muy agrandada en Cheirodon. Además Eigenmann (1922), también hace la observación de que las dos especies (Ch. stenodon y Ch. microdon), a las que se refiere Böhlke (1954), al proponer la no validez de dos géneros, son tan diferentes de las demás especies de Cheirodon que probablemente también ameriten situarlas en un género aparte. Planteado así el problema, nosotros consideraremos en el presente estudio a las formas affinis y terra-bae como pertenecientes al género Pseudocheirodon y no al género Cheirodon.

Género Compsura.

Este género fue descrito por Eigenmann en 1915 con el tipo heterura, haciendo referencia, en forma especial, a las características peculiares que lo diferenciaban del género cercano Cheirodon. Meek y Hildebrand (1916) denominaron Compsura gorgonae a la especie anteriormente asignada por Evermann y Goldsborough (1909) como Cheirodon gorgonae, ya que las características de esta especie correspondían con más propiedad a las asignadas al nuevo género Compsura (escamas modificadas

en la parte media de la base de la aleta caudal para formar una bolsa; espinas interhemales normales; longitud del maxilar, etc.), que a las características sistemáticas del género Cheirodon (escamas normales en la base de la aleta caudal, espinas interhemales proyectadas, y longitud del maxilar notoriamente menor).

Se han descrito solamente dos especies en este género: C. heterura y C. gorgonae; aunque Böhlke (1954) opina que las 2 especies del género Compsura deben considerarse como una sola. Las dos especies habitan regiones muy distantes entre sí: C. heterura se encuentra en el Brasil occidental, en los ríos San Francisco, Barreiras, e Itapicurú, Quemai - das, y C. gorgonae desde el noroeste de Colombia, en la cuenca del río Atrato hasta la región del Pacífico sur de Costa Rica.

Dispersión de peces sudamericanos en Costa Rica.

Loftin (1965) considera que han ocurrido por lo menos tres invasiones de peces desde Panamá hacia Costa Rica y, de acuerdo con el mayor o menor grado de especiación de los géneros y a la distribución de éstos hacia el norte, hizo la siguiente división:

Estrato I o Dispersión Temprana. En esta categoría se incluyen los géneros Rhamdia, Astyanax, Brycon, Cichlasoma y otros. Parece bastante lógica la determinación de esta categoría por cuanto esos peces han llegado muy hacia el norte de Centro América y la especiación ha sido mayor en estos géneros que en los de las invasiones subsiguientes. Hoy día se considera que los géneros Bramocharax, Neetroplus y Herotilapia tuvieron su origen en Centro América, probablemente de predecesores provenientes de esta primera invasión. Algunas de estas formas soportan aguas de bastante salinidad, lo que se cree facilitó aún más su dispersión a través de Centro América.

Estrato II o Dispersión Media. Este estrato incluye peces con distribución restringida a Costa Rica y tal vez a Nicaragua, habitando en ambas vertientes o sólo en la del Pacífico; representado está por los géneros Pseudocheirodon, Compsura, Bryconamericus, Pygidium, Piabucina y Hypheobrycon.

Estrato III o Dispersión Tardía. En este estrato se incluyen a los géneros Pimelodella, Plecostomus, Loricaria, Hoplías y Curimata, restringidos a las dos vertientes de Panamá y el sur de Costa Rica.

La Dispersión Temprana tuvo lugar en el Cretácico Superior al unirse por primera vez, y por medio del espolón panameño, la masa continental de Sudamérica con el istmo centroamericano, lo que permitió que los primeros "peces dulceacuícolas" pasaran hacia el norte a través del archipiélago volcánico hasta alcanzar la Centro América Nuclear (Norte de Nicaragua - Guatemala). El espolón comenzó a hundirse nuevamente durante el Eoceno Inferior y a principios del Eoceno medio (40 millones) había desaparecido bajo las aguas, formando una barrera ecogeográfica. En el Pleistoceno, emerge una lengua de tierra bordeada por el Océano Pacífico, así con la formación de la fosa de Nicaragua en su mayor parte, se comunicó de nuevo la masa continental Sudamericana con el resto de Centro América. Fue así como la migración de peces del sur hacia el norte se pudo reanudar. A esta etapa corresponde lo que Loftin (1965), llamó Estrato II y III; durante esta última dispersión o estrato se supone que ocurrió el establecimiento de Compsura con su única especie gorgonae en Costa Rica y Panamá.

La línea lateral.

Dada la importancia que tiene esta estructura en el presente estudio, se hará a continuación una descripción breve de la misma, así como de su posible funcionamiento.

Estructura.

El sistema de la línea lateral presente en peces, especialmente dulceacuícolas, consiste fundamentalmente en una serie de estructuras nerviosas (neuromastos) incluidas en la capa superficial de la epidermis en la cabeza y en los costados del pez; estos neuromastos están localizados a lo largo de un canal que se comunica con el exterior por medio de los poros, de las escamas. Cada neuromasto está constituido de: a) una cúpula (generalmente gelatinosa), estructura ésta que queda libre en el canal; b), células sensoriales localizadas en la base de la cúpula y c), una fibra nerviosa (Lowenstein, 1957; Marshall, 1965).

Función.

En los peces dulceacuícolas la orientación con respecto a las corrientes de agua es de especial importancia. Hofer (1908) fue el primer investigador que atribuyó la función de "receptora de corrientes de agua" a esta estructura. Este autor dedujo tales conclusiones al estudiar el comportamiento del pez Esox lucius cuando fue sometido experimentalmente a

diferentes corrientes de agua sobre su línea lateral e hizo estudios comparativos entre el comportamiento de peces normales con otros a los que se les había removido la conexión nerviosa correspondiente.

Lowenstein (1957), basado en los experimentos de Dijkgraaf (1933), considera que la línea lateral puede intervenir en los siguientes procesos: a) "orientación a distancia", en ambientes acuáticos en donde los órganos de la vista no le sirven al pez para localizar objetos a distancia (presa, predadores, etc.); al moverse estos objetos producirán efectos especiales detectables por los órganos sensores de la línea lateral; b) "localización del eco", función muy importante ya que da una "idea" tridimensional de la topografía general del medio ambiente inmediato; c) se considera a la línea lateral como un "órgano accesorio reotáctico" de menor importancia aunque su participación, como órgano auditivo o receptor de temperatura, es considerada como mínima.

MATERIALES Y METODOS

Colecciones.

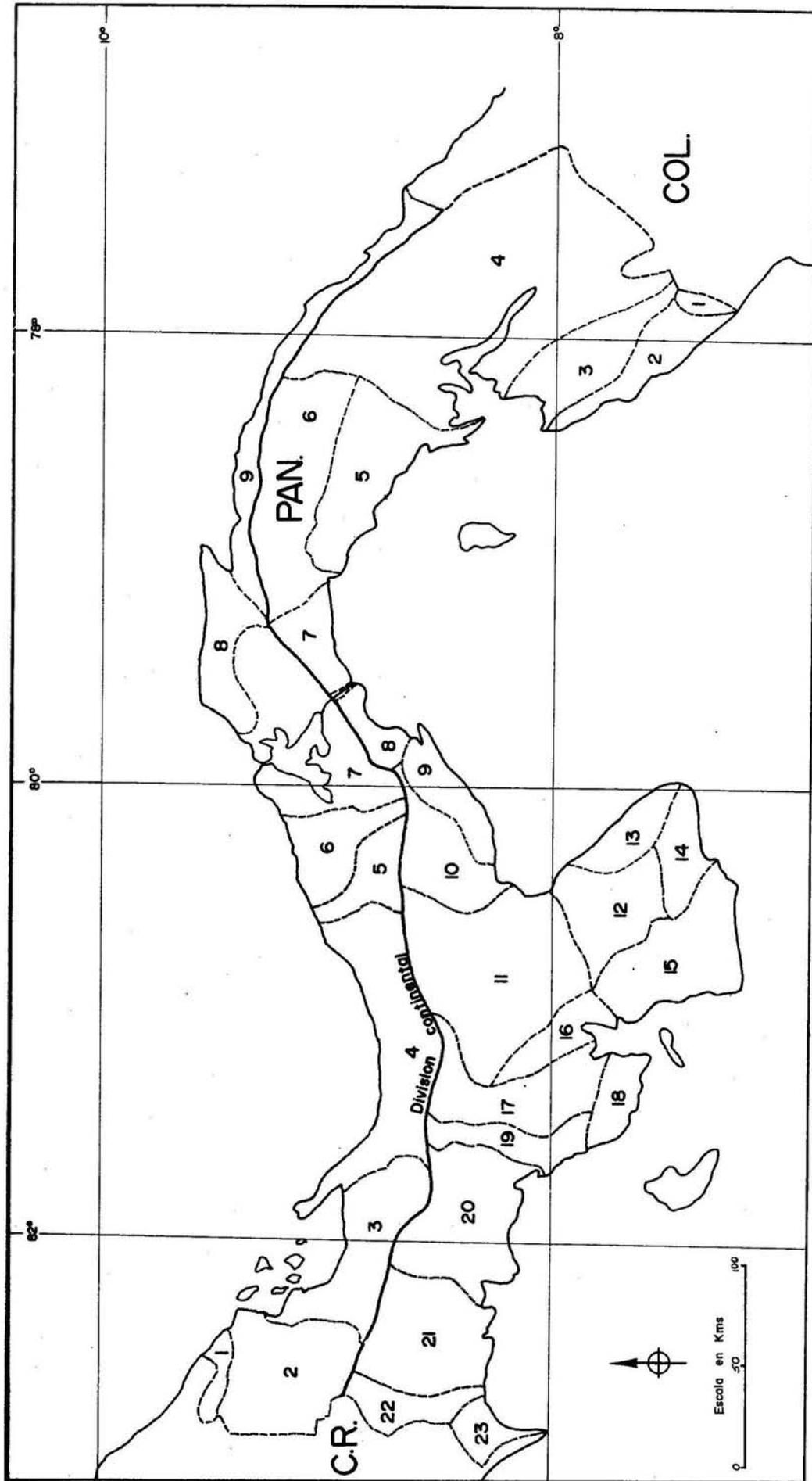
El material empleado en esta investigación procede principalmente de la región Pacífica de Panamá y abarca las provincias de Chiriquí, Veraguas, Herrera, Los Santos, Panamá y Darién. Este material fue colectado por el Dr. Horace Loftin (ejemplares designados con las letras HL) durante los años 1961 a 1965 y actualmente depositado en el Museo de los Estados Unidos (USNM) y el Museo de la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia, E.U.A.

También se utilizaron de las especies costarricenses C. gorgonae y P. terrabae, procedentes del Pacífico sur (provincias de San José y Puntarenas) colectadas por William A. Bussing, Oscar Blanco B., Carlos Mata R., Jay M. Savage y Norman J. Scott; este último material se encuentra depositado en el Museo de Historia Natural de Los Angeles, California, U.S.A. y en el Museo de Zoología del Departamento de Biología, Universidad de Costa Rica.

La determinación de las cuencas en Panamá se basa en el estudio de Loftin (1965), quien define como "cuena" a una zona geográfica definida que contiene un río principal o grupos de ríos menores; con este criterio se determinaron 23 cuencas en la vertiente Pacífica de ese país de este a oeste, mientras

que en el Atlántico se establecieron sólo 9, de Oeste a Este (Mapa 1). Esta división hidrográfica sirvió de base para la comparación de poblaciones de acuerdo a las características que se explican más adelante en el capítulo de Resultados.

Se examinaron 2753 especímenes de Panamá (debidamente identificados), divididos de la siguiente forma: 34 colecciones de Compsura gorgonae, 17 de Pseudocheiroduon affinis y 70 especímenes de Costa Rica provenientes de 9 colecciones: 3 de C. gorgonae y 6 de P. terrabae. Solamente el 20 por ciento del total del material colectado fue usado para hacer las cinco medidas escogidas, ya que las escamas (una de las principales características) en estos peces se desprenden muy fácilmente con el manipuleo y se dañó la mayoría de ellos.



Mapa 1. División zoogeográfica para la ictiofauna panameña (Loftin, 1965).

Cuenca # 21 (continuación)

- HL-79 Chiriquí, río Gualaca (puente), camino a Gualaca
9.6 Km. de Chiriquí (50 m.); 16 Dic. 1961. C
- HL-82 Chiriquí, quebrada en una plantación de arroz cerca
de David en el camino que conduce al Hospital (60m.);
16 Dic. 1961. C
- HL-84 Chiriquí, quebrada (puente) en el camino a Boquete a
11 Km. de David (250m.); 16 Dic. 1961. C

Cuenca # 20

- HL-61 Chiriquí, río San Félix 3.2 Km. al oeste de Remedios
sobre CI (menos de 30 m.); 18 Nov. 1961. C
- HL-62 Chiriquí, quebrada a 200 m. de la unión del camino
de San Félix sobre nueva CI (50 m.); 18 Nov. 1961 C
- HL-63 Chiriquí, entrada del río San Félix cerca del puen-
te sobre nueva CI (40 m.); 18 Nov. 1961. C
- HL-71 Chiriquí, quebrada cerca de la Chorcha sobre CI
(30 m.); 1° Dic. 1961. C

Cuenca # 17

- HL-39 Veraguas, quebrada a 30 Km. de Santiago sobre CI
(50 m.); 21 Oct. 1961. C
- HL-40 Veraguas, quebrada a 32 Km. al oeste de Santiago so-
bre CI (80m.); 28 Oct. 1961. C

Cuenca # 17 (continuación)

- HL-45 Veraguas, quebrada (puente) a 5 Km. al oeste de Soná (15 m.); 29 Oct., 1961. C
- HL-91 Veraguas, quebrada a 3 Km. del río San Pablo, sobre CI (100 m.); 4 Ene. 1962. C
- HL-92 Veraguas, río Cobre sobre nueva CI (150 m.); 4 Ene. 1962. C

Cuenca # 16

- HL-37 Veraguas, quebrada a 20 Km. al oeste de Ocutí sobre CI (100 m.); 21 Oct. 1961 C
- HL-90 Veraguas, río San Pedro 10 Km. al norte de la Peña sobre nueva CI (30m.); 4 Ene. 1962. C
- HL-95 Veraguas, quebrada (puente) en camino a San Francisco a 8 Km. al norte de Santiago (60m.); 14 Ene. 1962. P.
- HL-98 Veraguas, río Martín Grande, 6.4 Km. al Sur de Santiago en el camino a Montijo (30 m.); 14 Ene. 1962. C
- HL-104 Veraguas, quebrada a 27 Km. al oeste de Santiago sobre CI (150 m.); 28 Ene. 1962. C
- HL-105 Veraguas, quebrada a 18 Km. al oeste de Santiago sobre CI (100 m.); 23 Ene. 1962. C

Cuenca # 11

- HL-24 Coclé, quebrada a 8 Km. al oeste de Aguadulce sobre CI (casi nivel del mar); 15 Oct. 1961. C y P
- HL-26 Herrera, quebrada a 9.6 Km. de CI sobre camino a Chitre (menos que 100 m.); 20 Oct. 1961. C
- HL-27 Herrera, quebrada a 11.2 Km. de CI sobre camino a Chitre (menos que 100 m.); 20 Oct., 1961. C
- HL-35 Herrera, quebrada a 11.2 Km. de CI sobre camino a Ocú (60m.); 21 Oct. 1961. C
- HL-97 Veraguas, quebrada a 1.6 Km. al sur del río Santa María camino a San Francisco (50 m.); 14 Ene. 1962. C y P
- HL-116 Coclé, río Membrillar, a 8 Km. al este de Divisa sobre CI (menos de 100 m.); 25 Feb. 1962. P

Cuenca # 12

- HL-07 Los Santos, río Estibaná, a 21 Km. de Sabana Grande, cerca Macaracas (30 m.); 30 Set. 1961. C
- HL-08 Los Santos, río Tebarico a 5 Km. al oeste de Llano de Piedra (130 m.); 30 Set. 1961. C
- HL-32 Herrera, quebrada en el camino a Pesé a 6.4 Km. de la carretera a Chitre. C

Cuenca # 10

- HL-21 Coclé, quebrada a 3.2 Km. al este de Natá sobre CI (menos de 100 m.); 15 Oct. 1961. C
- HL-22 Coclé, quebrada a 8 Km. al este de Natá sobre CI (menos de 100 m.); 15 Oct. 1961. C
- HL-118 Coclé, río Churubé (puente) 220 Km. al este de Natá en CI (menos de 100 m.); 25 Feb. 1962. P
- HL-134 Coclé, río Marica a 8 Km. al norte de Penonomé en el camino a La Pintada (150 m.); 23 Mar. 1962. C
- HL-135 Coclé, río Coclé en la Pintada (85 m.); 23 Mar. 1962 P

Cuenca # 9

- HL-14 Coclé, río Arenal (puente) en CI al este de San Carlos (menos de 100 m.); 13 Oct. 1961. C
- HL-17 Coclé, quebrada a 8 Km. al oeste del río Hato sobre CI (casi a nivel del mar); 14 Oct. 1961. P
- HL-119 Coclé, río Chorrera, 8 Km. al este de Penonomé (menos de 100 m.); 25 Feb. 1962. P
- HL-120 Coclé, río Antón sobre CI (casi nivel del mar); 11 Mar. 1962. P
- HL-127 Panamá, río Corona (puente) en CI a 5 Km. al este de San Carlos (50m.); 11 Mar. 1962. C

Cuenca # 9 (continuación)

HL-136 Panamá, río Las Lajas (puente) en CI al este de San Carlos (60m.); 24 Mar. 1962. C

HL-137 Panamá, quebrada del río Chame en camino al norte de Bejuco (menos de 100 m.); 24 Mar. 1962. C

Cuenca # 8

HL-162 Panamá, quebrada del río Caimito en camino a Nuevo Emperador a 12.8 Km. de Chorrera (30 m.); 17 Ag. 1962. C

Cuenca # 7

HL-114 Panamá, quebrada a 14.4 Km. al este de Pacora sobre CI (menos de 100 m.); 24 Feb. 1962. P

Cuenca # 6

HL-132 Panamá, quebrada a 6.4 Km. al oeste de El Llano sobre CI (casi a nivel del mar); 17 Mar. 1962. P

Cuenca # 5 ATLANTICO

HL-172 Coclé, río Tambo, cerca de Tambo y Toabré -nacimiento del río Coclé del Norte - (500 m.); 15 Set. 1962. C

COSTA RICA

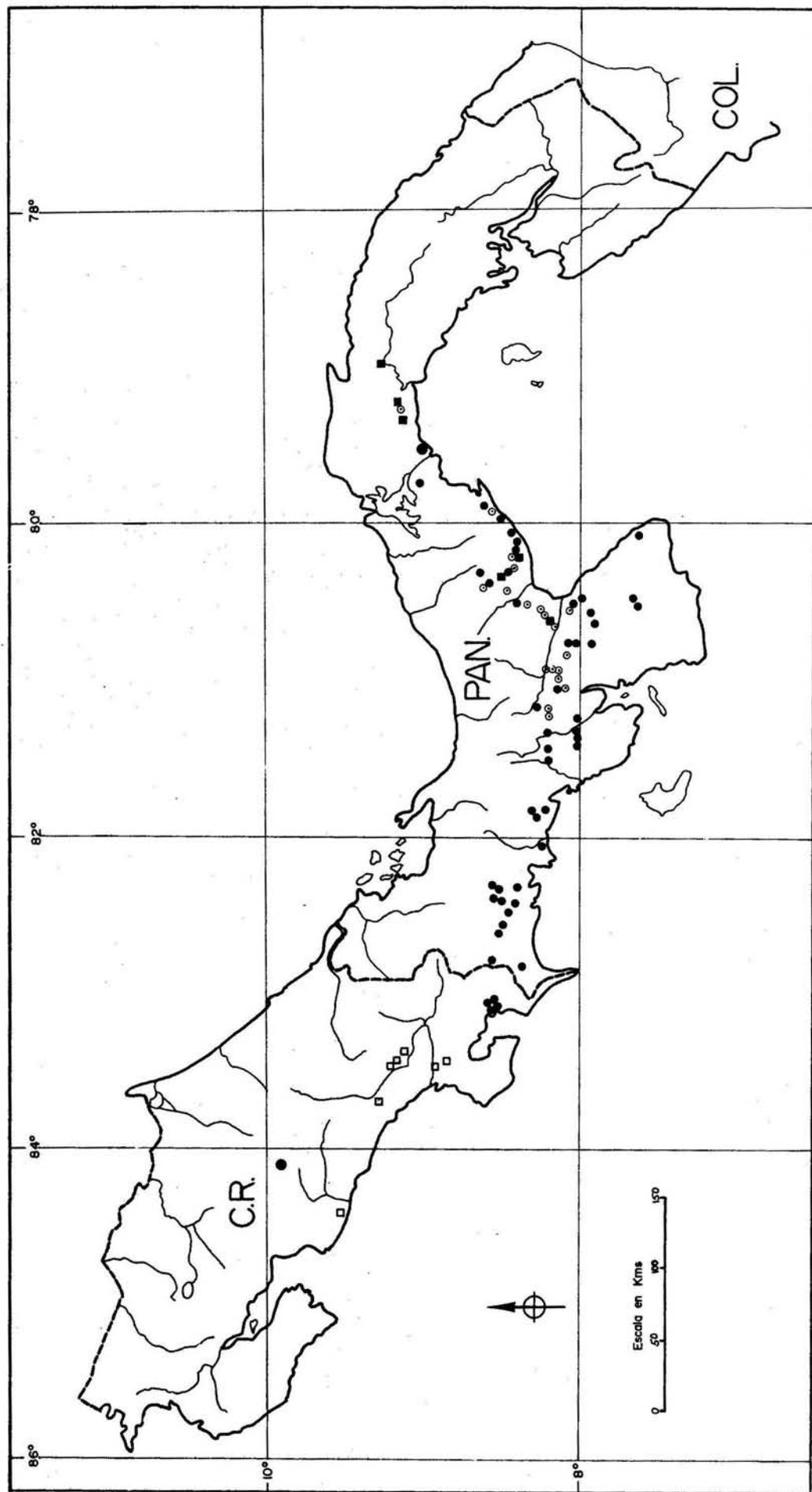
UCR-46 Puntarenas, río Ceibo, 6 Km. al oeste del desvío a Buenos Aires, en CI (260 m.); WAB, JMS y NJS; 8 Ene. 1964. Pt

- UCR-104 Puntarenas, tributario del río Corredores 0.5 Km. al este de Villa Neilly en CI (40 m.); WAB, OB; 3 Ene. 1967. C
- UCR-103 Puntarenas, quebrada a 9.7 Km. al sur del pueblo Río Claro, camino a Golfito (20 m.); WAB, OB; 4 Ene. 1967. C
- UCR-110 Puntarenas, quebrada 5.4 Km. al Sur del pueblo de Río Claro, camino a Golfito (menos de 20 m.); WAB, OB; 4 Ene. 1967. C
- UCR-111 Puntarenas, Quebrada 36, 12 Km. al Oeste del pueblo de Río Claro en CI (30 m.); WAB, OB; 5 Ene. 1967. Pt
- UCR-112 Puntarenas, quebrada 200 m. al S.E. de río Salamá Nuevo en CI (menos de 20 m.); WAB, OB; 5 Ene. 1967. Pt
- UCR-114 Puntarenas, quebrada a 2 Km. al S.O. de Palmar Sur en CI (menos de 20 m.); WAB; 6 Ene. 1967. Pt
- UCR-300 San José, San Isidro del General quebrada detrás del Matadero Municipal (680 m.); CM; 23 Dic. 1968. Pt
- UCR-304 Puntarenas, tributario del río Jicote, 0.5 Km. al sur de Loma carretera Puriscal-Parrita (15 m.); WAB, CM, J. Perry y R. Nishimoto; 16 Ene. 1969. Pt

Descripción del ambiente.

Los peces del género Compsura fueron colectados prácticamente a lo largo de la vertiente Pacífica de Panamá y sur de Costa Rica, en ríos y riachuelos generalmente cortos y poco profundos, de aguas claras en la mayoría de los casos; ocasionalmente se colectó en aguas turbias que correspondían a las épocas de lluvia. La temperatura del agua fue siempre superior a 25°C con un límite máximo de 30°C. El ancho de estos ríos y quebradas variaba entre 1.5 y 17 metros y la profundidad de captura generalmente fue entre 0.3 y 1 metro, con una velocidad de flujo moderada. El fondo era arenoso con rocas y lodo en algunos casos. La vegetación era escasa en la mayoría de los ríos, predominando las gramíneas sumergidas, sobre las pocas algas o masas pequeñas de Lemna y Azolla. Los sitios de colección variaron desde el nivel del mar hasta 500 metros de altura, correspondiendo este último límite a una sola colección en el río Coclé del Norte (provincia de Colón, vertiente Atlántica). Aunque en este estudio no contamos con especímenes de la cuenca del río Chagres (Atlántico), Meek y Hildebrand (1916) informaron de estos peces procedentes de dicha región norte del Canal de Panamá.

El ambiente acuático en que se encuentra el género Pseudocheirodon es semejante al descrito para C. gorgonae. Estos géneros son simpátricos en varias localidades (Mapa 2) y en



Mapa 2. Distribución geográfica aproximada de las especies: ● Compsura gorgonae; ■ Pseudocheirodon affinis; ○ C. gorgonae y □ P. terrabae.

los pocos sitios en que se encontró sólo P. affinis, las características del "habitat" eran muy semejantes a los anteriores. Sin embargo la distribución de P. affinis es más restringida llegando hacia el oeste hasta la cuenca del río San Pedro (extremo oeste de la Península de Azuero) y no fueron encontrados en ríos con elevaciones mayores de 150 metros.

Métodos de colección. Medidas y conteo de estructuras.

Estos incluyeron el uso de chinchorros pequeños y redes de mano, especialmente en las colectas de Panamá, y de rotenona en Costa Rica. Los especímenes se colocaron en una solución de formalina al 10 por ciento por volumen y después de unas tres semanas, se trasladaron a una solución de alcohol e tílico al 70 por ciento por volumen.

Los métodos principales para el estudio del material fueron los usados corrientemente en investigaciones ictiológicas de sistemática: examen microscópico directo con estereoscopio. Las medidas y el recuento de estructuras se efectuaron con base en el ya ampliamente conocido método de Hubbs y Lagler (1947).

En el apéndice se incluye la definición de algunos términos empleados en este trabajo.

Al principio se estudiaron 16 características morfológi-

cas, pero posteriormente se determinó que sólo 5 de ellas mostraban mejor las variaciones entre los peces. Las características originales fueron las siguientes:

1. Radios de la aleta dorsal D
2. Radios de la aleta anal A
3. Poros de la línea lateral
4. Número de escamas de la serie longitudinal
5. Longitud estándar
6. Longitud de la cabeza
7. Diámetro orbital
8. Diámetro del ojo
9. Hocico
10. Longitud del maxilar
11. Profundidad del cuerpo
12. Longitud del pedúnculo caudal
13. Altura del pedúnculo caudal
14. Distancia pre-dorsal
15. Distancia pre-anal
16. Longitud del cuarto radio anal.

El estudio preliminar de estas 16 características en 30 ejemplares de C. gorgonae (provenientes de 13 colectas de diferentes cuencas), y de 25 individuos del género Pseudocheirodon de localidades muy separadas, mostró que solamente las

cinco siguientes variaban en forma notable:

1. Longitud estándar
2. Número de poros de la línea lateral
3. Longitud del maxilar
4. Profundidad del pedúnculo caudal
5. Profundidad máxima del cuerpo

Así pues, se decidió estudiar sólo estas cinco características estructurales en aquellos ejemplares que mostraban las mejores condiciones (alrededor de 500 entre las tres especies). Para determinar la longitud del maxilar se tomaron como límites de referencia el extremo infero-posterior del hueso y el punto de contacto del maxilar con el premaxilar (Fig. # 1).

El recuento de los poros de la línea lateral comprendió aquellos localizados entre la primera escama en contacto con el cleitrum (extensión superior de la cintura pectoral) y la última escama con poro visible, siempre y cuando que a ésta le siguieran escamas normales de la línea lateral.

Al definir la línea lateral completa, se consideró hasta la escama con poro en la base estructural de la aleta caudal.

Con base en el examen radiológico de más de 400 especímenes, se hizo un conteo de las vértebras, considerando el urostilo como la última vértebra; este método fue de gran utili -

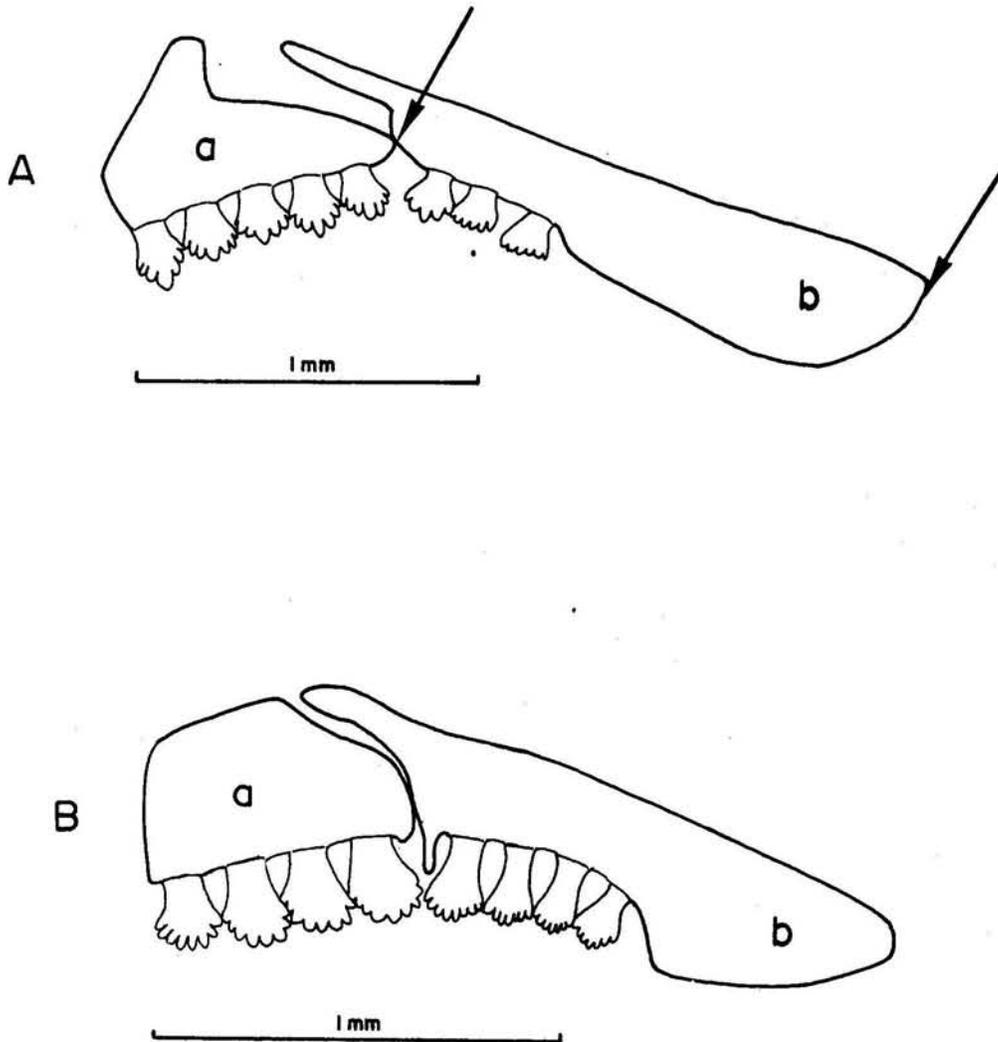


Figura #1. Diagrama de los huesos premaxilar y maxilar en las especies: A. *Compsura gorgonae* (HL-91) y B. *Pseudocheirodon affinis* (HL-105). Las flechas indican los límites que se establecieron para verificar la medida: longitudinal del maxilar, en las dos especies. a. premaxilar, b. maxilar.

dad para determinar características óseas de difícil observación aún bajo el estereoscopio tales como los radios de las aletas, dientes, etc. El método de diafanización con tinción de especímenes (Taylor, 1967), fue utilizado para el estudio de las estructuras óseas y la dentición, especialmente para el conteo de dientes en el maxilar. Dicho método se basa en una digestión parcial de los músculos por medio de solución de tripsina purificada (proteasa pancreática) seguida de una tinción con el colorante alizarina.

Método estadístico.

Para determinar la variación en el número de poros y en la longitud del maxilar en las especies Compsura gorgonae y Pseudocheiroidon affinis, se calculó la desviación estándar y errores estándar (límites de confianza), para lo cual se aplicaron las siguientes fórmulas:

Error estándar

Desviación estándar

$$s_{\bar{x}} = \sqrt{\frac{1}{n(n-1)} \left[\sum x^2 - \frac{(\sum x_i)^2}{n} \right]}$$

$$s_x = s_{\bar{x}} \cdot \sqrt{n}$$

$$L_1 = \bar{x} - 2 s_{\bar{x}}, \quad L_2 = \bar{x} + 2 s_{\bar{x}}$$

De donde:

$s_{\bar{x}}$ = Error estándar

s_x = Desviación estándar

\bar{x} = Promedio aritmético

n = número de individuos (u observaciones) de la muestra

x_i = cada una de las variables.

RESULTADOS Y DISCUSION

I. Sistemática

A. Géneros

En este trabajo se reconoce la distinción de los cuatro géneros considerados, Cheirodon, Pseudocheirodon, Compsura y Odontostilbe, rechazándose la inclusión de Pseudocheirodon en el género Cheirodon propuesta por Böhlke (1954), y siguiendo en esto la opinión de Bussing (1967). Aparte de las diferencias ya anotadas entre Cheirodon y Compsura, Pseudocheirodon se diferencia de Compsura por los siguientes caracteres: Pseudocheirodon: aletas normales; sin ganchos en los radios bifurcados de las aletas; escamas normales en la base de la aleta caudal; 3-5 dientes maxilares; profundidad y tamaño del cuerpo mayores. Compsura: en los machos, radios bifurcados de las aletas anal, caudal y ventrales provistos de ganchos; generalmente sólo dos dientes maxilares; peces más pequeños y delgados, escamas modificadas en la parte inferior de la base de la caudal.

De la anterior diferenciación se incluye la siguiente clave.

Clave de los Géneros.

- 1a. Radios de las aletas anales, ventrales y caudal (en machos) desprovistos de ganchos; sin escamas agrandadas en la base de la aleta caudal; interhemales muy reducidos.....Pseudocheirodon

- 1b. Radios de las aletas anales, ventrales y caudal (en machos) con ganchos; a veces escamas agrandadas en la base de la aleta caudal 2.
- 2a. Interhemales agrandados y fuertes; línea lateral incompleta; escamas normales en la base de la aleta caudal Cheirodon
- 2b. Interhemales débiles, no salientes; línea lateral a veces completa; escamas agrandadas en la base de la caudal 3.
- 3a. Tercer suborbital en contacto con el preopérculo; línea lateral completa; dientes mandibulares anchos con cúspides redondeadas en un mismo nivel..
..... Odontostilbe
- 3b. Segundo suborbital en contacto con el preopérculo; línea lateral completa o incompleta; dientes mandibulares con la cúspide central más pronunciada....
..... Compsura

B. Género Compsura

1. Diagnosis.

Peces muy pequeños que pueden medir hasta 37 milímetros, siendo por esta característica los caracinos más pequeños presentes en Centroamérica. Cuerpo comprimido; perfiles dorsal y ventral más o menos con la misma curvatura, proceso occipital ancho y corto (Fig. #2). Boca pequeña, con escasos dientes; incisivos con 7 o más cúspides, la central más prominente y 3 a cada lado colocados en una sola fila; fórmula dentaria: maxilares 2-2 ó 3-3 (generalmente 2-2); premaxilares 4-4 ó 5-5; mandibulares más pequeños que los anteriores 7-7 á 9-9 (raras veces 10-10), decreciendo gradualmente hacia los extremos, los últimos con una sola cúspide. Segundo hueso suborbital en contacto con el preopérculo ventroposteriormente; aleta adiposa bien desarrollada; interhemales cubiertos por escamas en ambos sexos; en algunos machos y hembras, tres filas de escamas modificadas agrandadas lateralmente con respecto a las normales, (Fig. #3) que forman una bolsa definida en la base de la aleta caudal; línea lateral generalmente incompleta. En los machos, la ramificación posterior de los radios bifurcados de las aletas ventrales, anal y caudal presenta ganchitos con dirección antrorsa y a ambos lados de esas aletas.

No presentan mancha humeral; la parte anterior de la veji

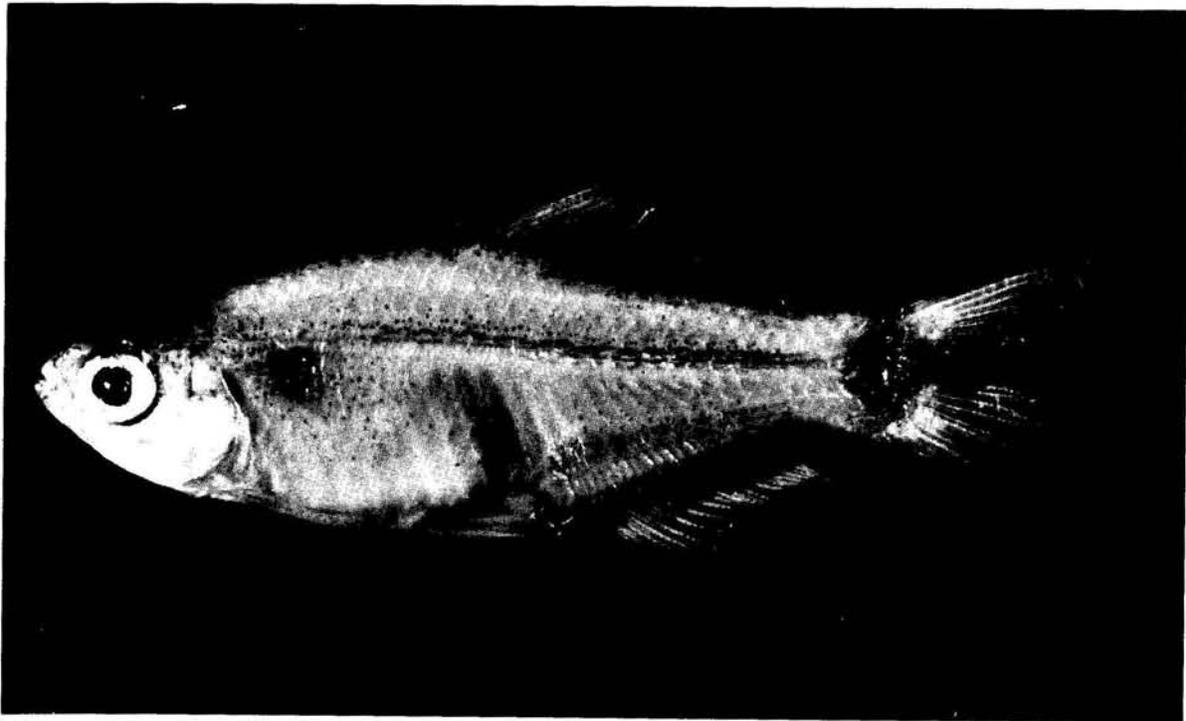
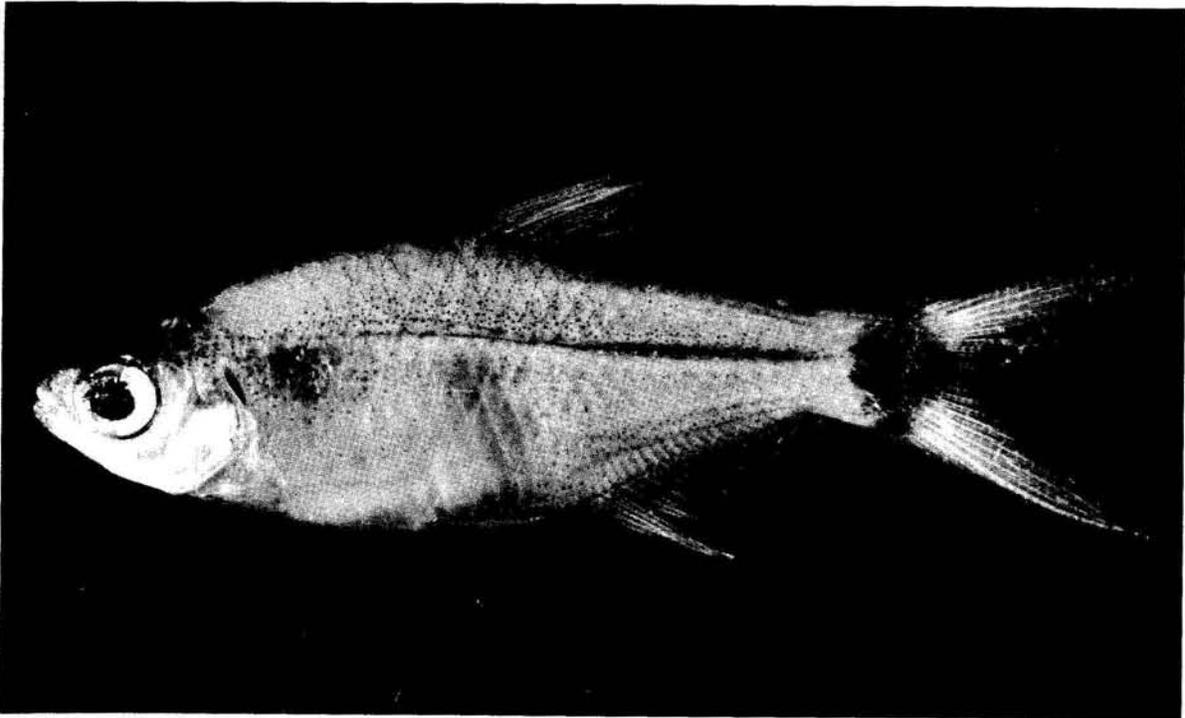


Figura #2. Compsura gorgonae (UCR-110-1) procedente de Río Claro al este de Golfito, provincia de Puntarenas, Costa Rica. Arriba: hembra 25.5 mm.; abajo: macho, 25.8 mm.

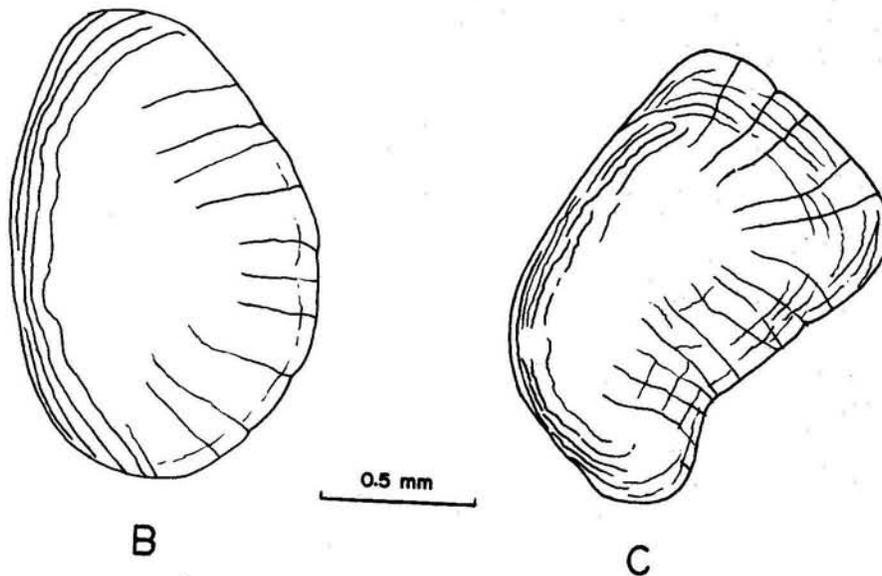
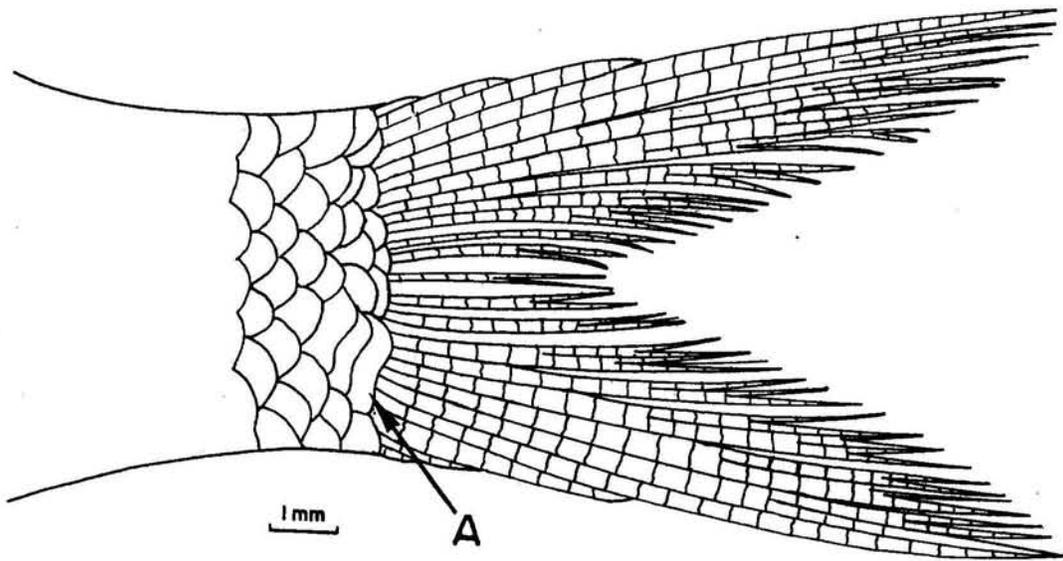


Figura #3. Variación de las escamas en la base del pedúnculo caudal en Compsura gorgonae. A. Saco o bolsa originada por esta modificación. B. Escama normal obtenida de la penúltima fila del pedúnculo. C. Escama modificada.

ga natatoria cubierta por una membrana delgada formando un seu dotímpano triangular inmediatamente detrás de la cabeza en la región media.

Dorsal i-ii, 9-10; anal ii-iv, 17-20; pectoral i-ii, 10-11; ventral i, 7-8; caudal i-ii, 18-19, i-ii.

Distancia pre-dorsal ligeramente mayor que la distancia desde el origen de la dorsal al punto medio de la caudal. Las pectorales llegan o pasan el origen de las ventrales. La forma de la anal es diferente en cada sexo. Mancha romboidal en la base de la aleta caudal.

2. Especies.

El género Compsura presenta dos especies bien definidas. Compsura heterura, de la cuenca del río San Francisco en Brasil y C. gorgonae, de las dos vertientes de Panamá y posiblemente en el N.O. de Colombia, cuenca del río Atrato.

Aunque Böhlke (1954), considera el posible reconocimiento de sólo una especie, en este trabajo se retienen las dos especies por cuanto la asignación de una sola entidad taxonómica justificaría un trabajo más intensivo y la disponibilidad de una serie de colecciones desde Panamá a la cuenca del río San Francisco en la región central de Brasil.

Para este estudio se contó con el material obtenido del

examen directo de especímenes de C. gorgonae y con los datos obtenidos en la literatura (Eigenmann, 1915) para la especie heterura. La única diferencia presente observada, además de la gran separación de las localidades que ellos habitan (C. heterura en las cuencas de los ríos San Francisco e Itapicuru, Brasil occidental, y C. gorgonae de la cuenca del río Atrato en Colombia hasta el Pacífico sur de Costa Rica), es - triba en una modificación poco consistente de las escamas de la base de la aleta caudal en C. gorgonae. En los únicos ejemplares en que se determinó claramente esta modificación, fue en la colección HL-162 procedente de una cuenca localizada cerca de la Zona del Canal, vertiente Pacífica de Panamá. Posiblemente en algunos especímenes no se logró determinar estas escamas modificadas por el problema anteriormente apuntado del mal estado de estas colecciones, en especial por el desprendimiento de escamas. Tomando como base nuestros estudios referentes a esas diferencias estructurales mínimas y lo argumentado por Böhlke (1954), se podría pensar en la posibilidad de reunir las especies C. gorgonae y C. heterura en una sola; aunque sería conveniente hacer un estudio más exhaustivo del problema antes de tomar una decisión definitiva.

C. Género Pseudocheirodon.

1. Diagnosis.

Peces pequeños de 20 a 60 milímetros de longitud estándar. Cuerpo alargado y comprimido, raras veces robusto; perfil dorsal recto o escasamente cóncavo en su parte superior. Profundidad máxima del cuerpo en el origen de la dorsal. (Fig. #4). Cabeza pequeña; el segundo suborbital cubre casi en su totalidad la mejilla; boca terminal; maxilar corto con el lóbulo posterior curvo y hacia abajo, casi en dirección con el borde anterior del ojo en algunos individuos. Dientes multicúspides con 7 a 9 cúspides; generalmente estas proyecciones están reducidas en los últimos dientes maxilares y los dientes mandibulares, pueden presentarse en forma cónica. Fórmula dentaria: maxilares 3-3 a 6-6, generalmente 4-4; pre-maxilares 4-4 a 6-6, generalmente 5-5; mandibulares 6-6 a 10-10. Branquiespinas 17-20, generalmente 19. Escamas en la línea lateral 32 a 34; línea lateral completa o incompleta. Filas de escamas arriba de la línea lateral 6, abajo de la línea lateral 5-6; escamas pre-dorsales 9 a 12.

Dorsal ii, 9; anal iii-iv, 19-20; pectoral i, 10-12; ventral i, 7; caudal i, 17, i.

El origen de la aleta dorsal es casi equidistante del hocico y de la base de la caudal, posterior al origen de las ale

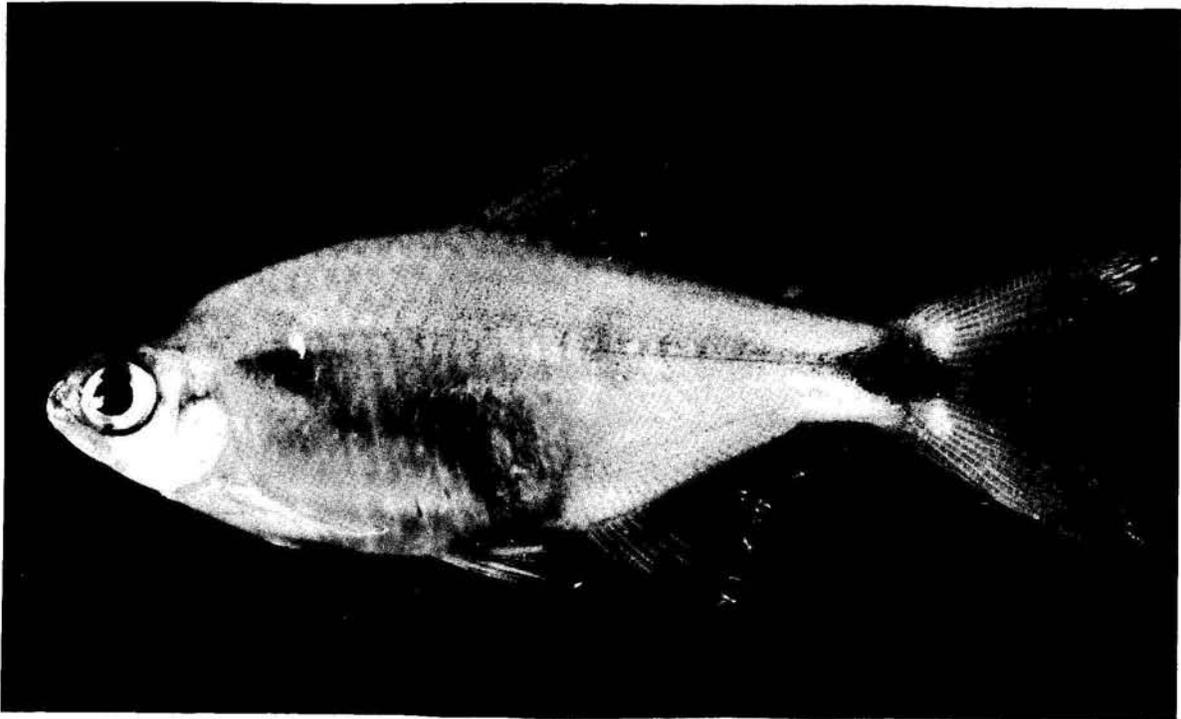
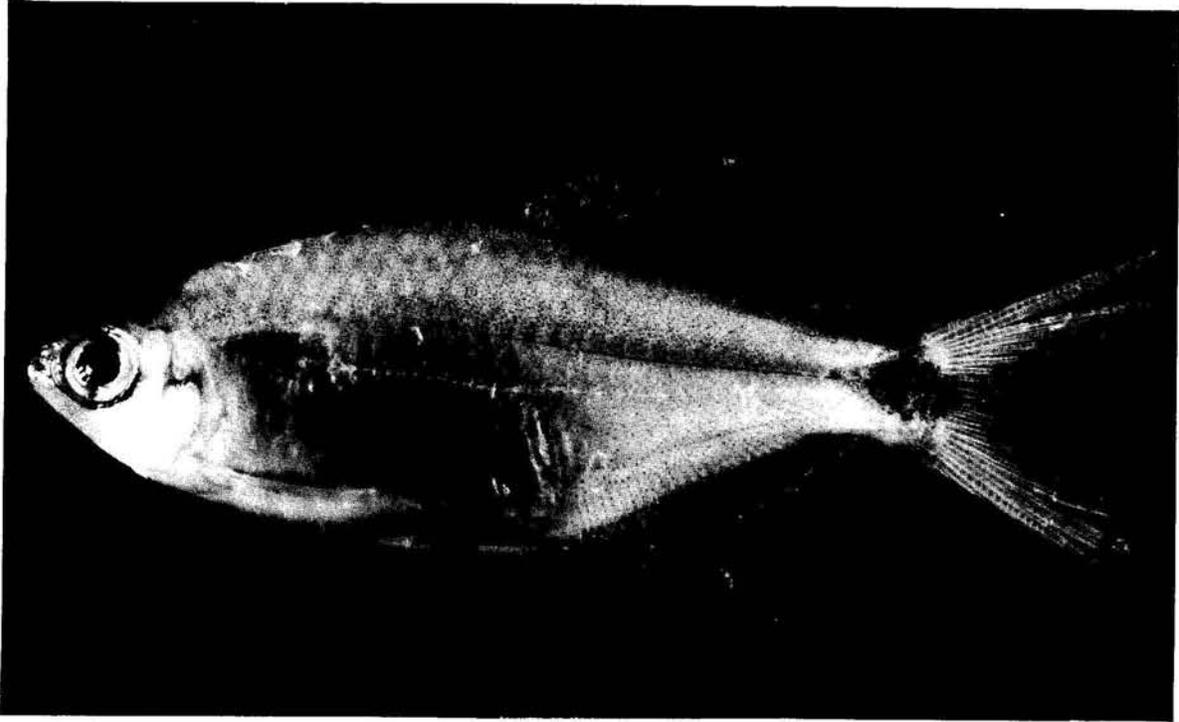


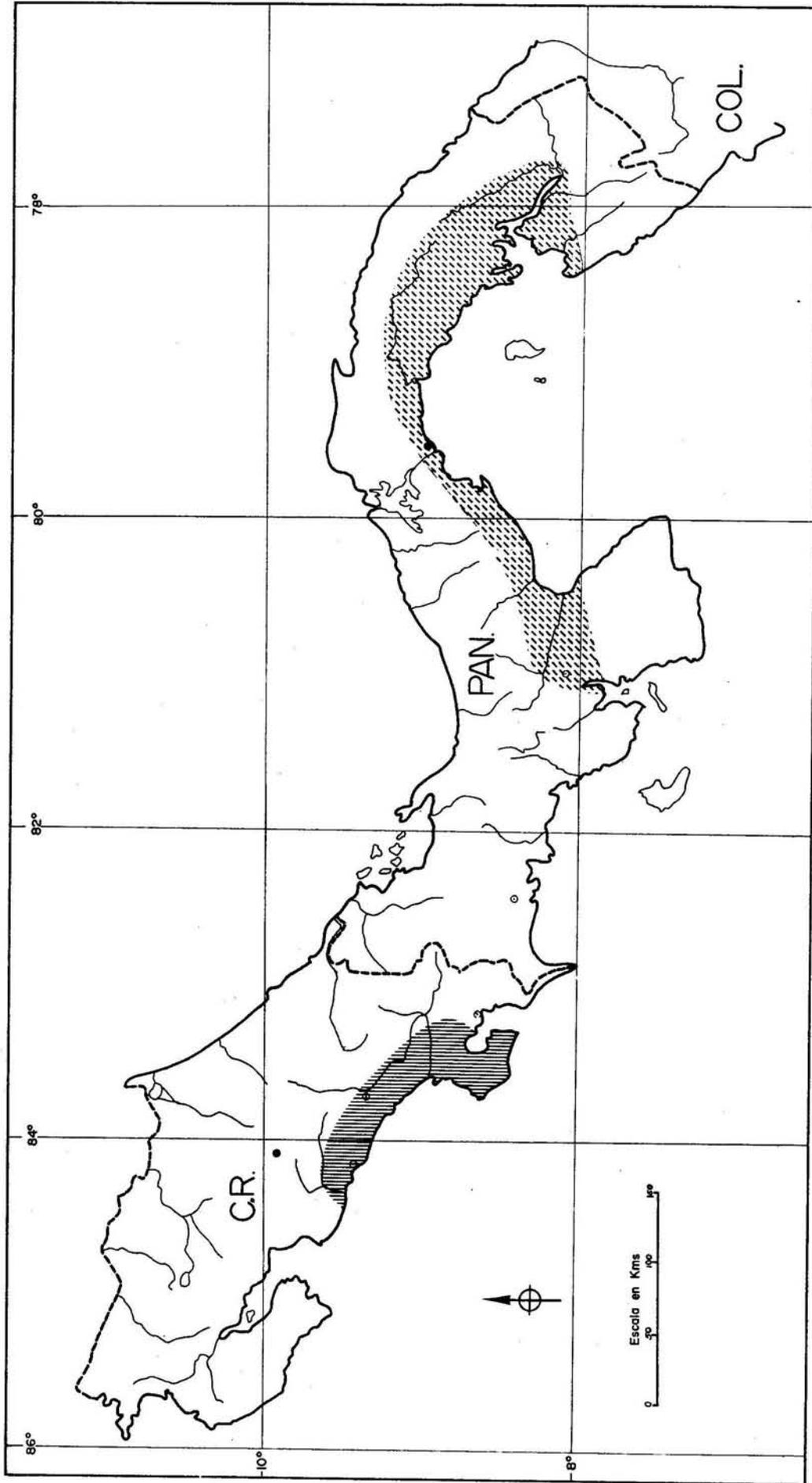
Figura #4. Pseudocheirodon terrabae (UCR-43-1) procedente de Río Ceibo, Buenos Aires en Carretera Interamericana, provincia de Puntarenas, Costa Rica. Arriba: hembra, 39.9 mm.; abajo: macho, 39.9 mm.

tas ventrales y anterior al origen de la aleta anal. Aleta adiposa desarrollada. Las aletas pectorales, en algunos especímenes, casi llegan al origen de las ventrales. Las aletas ventrales se extienden hasta el origen de la anal, o lo sobrepasan. No existen ganchos en los radios de las aletas en ninguno de los sexos. Parte anterior de la vejiga natatoria cubierta por una membrana muy delgada que forma un pseudotímpano triangular. Mancha conspicua romboidal en la base de la aleta caudal.

Pseudocheirodon difiere de Cheirodon, el género más próximo, por los siguientes caracteres: ausencia de ganchos en los radios de las aletas; pocos radios interhemales (5 ó 6); interhemales en los machos maduros son normales y no agrandados.

2. Especies.

Las dos especies estudiadas del género Pseudocheirodon presentan distribuciones geográfica bien definidas y a su vez perfectamente separadas una de la otra (Mapa 3). Las características taxonómicas de ambas especies P. affinis y P. terrabae, a su vez, difieren notablemente de la mayoría de las especies afines del género Cheirodon al cual estuvieron asociadas. Las características diferenciales de las dos especies del género Pseudocheirodon son:



Mapa 3. Distribución geográfica aproximada de *Pseudocheirodon affinis* (Panamá) y *P. terrabae* (Costa Rica) de acuerdo a las localidades mencionadas en el texto.

P. affinisP. terrabae

Línea lateral	Incompleta, raras veces completa.	Completa, raras veces incompleta
Radios anales divididos	19-20	21-22
Dientes maxilares	3-4 (general 3)	3-6 (general 5)

II. Variación intraespecífica.

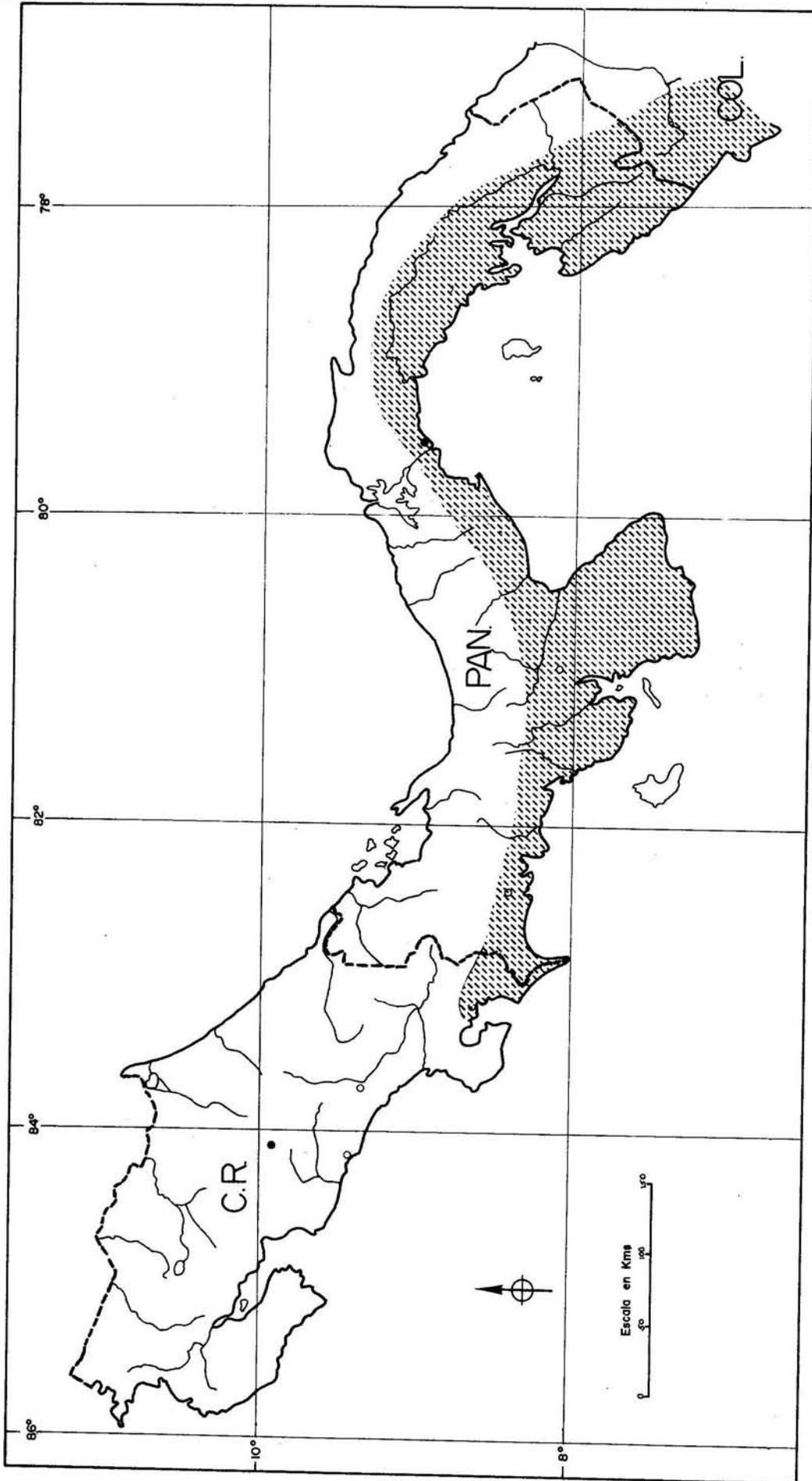
A. Compsura gorgonae.

El estudio demostró que la especie C. gorgonae posee una distribución geográfica bastante restringida (Mapa 4) habitando en altitudes que varían entre 10 y 650 metros.

Esta especie posee características que muestran un gran poder de variabilidad tanto en poblaciones casi continuas como en poblaciones alopátricas. Esta variabilidad morfológica está bien acentuada en el número de poros de la línea lateral, en los caracteres merísticos, (longitud del maxilar y longitud y altura del pedúnculo caudal) así como también en la presencia de escamas modificadas en la base de la aleta anal.

1. Variación en el número de poros de la línea lateral.

Las poblaciones presentaron en general bastante variabilidad en cuanto a este carácter; así, en una misma colección se encontraron individuos con un número de poros en la línea lateral que variaba de 9 a 33. Cuando se realizó un análisis del conjunto de poblaciones se observó claramente una tendencia a aumentar en el número de poros conforme las poblaciones se desplazaban de este a oeste (Cuadro #1).



Mapa 4. Distribución geográfica aproximada de *Compsura gorgonae* en Panamá y Costa Rica de acuerdo a las localidades mencionadas en el texto.

Además del número variable de poros en la serie longitudinal, se encuentran variaciones en la posición o en la dirección misma de éstos. Las escamas con poros (una o dos) pueden desviarse hacia arriba o hacia abajo del plano de la serie longitudinal para formar un leve arco; en algunos individuos esta serie de escamas con poros se encuentra interrumpida por una o varias escamas normales.

En el cuadro #1 se han resumido los datos obtenidos en el presente estudio con respecto a la variación del número de por en C. gorgonae de acuerdo a su distribución en Panamá.

CUADRO #1

Variación en el número de poros en la línea lateral de C. gorgonae en Panamá. Las primeras cifras de la columna "Variación" indican la fluctuación de variación y el número en paréntesis es el promedio correspondiente.

# de cuenca	Localidad (provincia)	Variación	
9 y 10	Coclé-Panamá	5-9 (6)	ESTE
12	Herrera-Los Santos	9-17 (12)	
11	Herrera-Coclé	5-14 (9)	
16	Veraguas		
17	Veraguas	7-32 (13)	
20	Chiriquí		
21	Chiriquí	10-33 (32)	OESTE

El incremento en el número de poros observado en los individuos del oeste de Panamá, podría obedecer a una adaptación o respuesta de esta especie ante el ambiente mismo. Al analizar la hidrografía de la parte oeste del territorio panameño se descubre que sus ríos son generalmente cortos, con pendiente bastante abrupta lo que origina una corriente considerable y en la época de mayor precipitación lluviosa sus aguas son extremadamente turbias. Por el contrario en la parte este de Panamá la cadena montañosa corre más hacia el norte cerca del Atlántico, dando origen a un amplio valle en el Pacífico con ríos más largos y con poca gradiente; así por ejemplo, el río Chucunaque en el Pacífico es afectado por las mareas bastante adentro de su desembocadura.

Estas características peculiares de los ríos del oeste de Panamá, podrían ser los factores para que, ante un ambiente con aguas turbias y con mucha corriente, C. gorgonae desarrollara un mayor número de poros en su línea lateral, que funcionen como un posible "detector de objetos a distancia"; es decir, sería una característica adaptativa de gran valor para su supervivencia. Es interesante hacer notar aquí que los individuos de la colección HL-172, única muestra en este estudio procedente del Atlántico, presentaron un promedio de 34 poros en la línea lateral; estos peces fueron colectados en un riachuelo (nacimiento del río Coclé del Norte) con

aguas muy turbias, rápidas, con fondo de piedra y a una altura de 500 metros. Este hecho vendría a apoyar la hipótesis explicativa sobre el aumento en el número de poros de la línea lateral como un proceso adaptativo a las condiciones del medio ambiente.

2. Variación en la longitud del maxilar y del pedúnculo caudal.

En el cuadro #4 (apéndice) se muestran los datos obtenidos en nuestro estudio con respecto a las variaciones de tipo merístico.

Para el estudio comparativo de tales caracteres, como longitud de maxilar, longitud del pedúnculo caudal y altura del cuerpo, se dan las medidas correspondientes en porcentajes con respecto a la longitud estándar.

La longitud del maxilar es la distancia entre el punto medio de la concavidad inferior y el extremo posterior del mismo maxilar (Fig. #1). La variación, aunque no muy evidente, presenta un ámbito de 5.0 a 7.5 milímetros y no está relacionada directamente con otros caracteres como altura del cuerpo y longitud cefálica. Sin embargo, esta estructura presenta cierta tendencia a disminuir de longitud según la localización de las poblaciones de este a oeste, es decir, los individuos de la región este de Panamá presentan un maxilar más largo que los de las poblaciones más cercanas a Costa Rica.

3. Presencia de escamas modificadas.

La presencia de escamas modificadas a ambos lados del lóbulo inferior de la aleta caudal constituye un carácter de importancia en la sistemática del género Compsura. Aunque el material analizado procede de una área geográfica adecuada para un estudio de esta naturaleza, y el número de individuos era suficiente, sólo en los especímenes de la colección HL-162 se observó este carácter en forma clara y definida.

A ambos lados del lóbulo inferior de la aleta caudal las tres últimas filas de escamas (generalmente a partir del origen de los radios de esa aleta) se presentan modificadas, formando una especie de bolsa con una profundidad más o menos equivalente a la mitad de la altura del pedúnculo caudal (Fig. #3). Esta modificación consiste en un ensanchamiento de las partes laterales de las escamas, de modo que los "círculos" se presentan como "óvalos" muy alargados y en algunos casos sólo la mitad de los mismos es visible (Fig. #3)

Nelson (1964), al referirse al origen de los glandulocódinos (Ostariophysi, Characidae), considera aceptable la tesis de Böhlke (1954), aunque supone que el origen de los glandulocódinos es polifilético y que la modificación de las escamas caudales es el resultado de un proceso independiente del que sucedió en Compsura; sin embargo, este análisis considera

la posibilidad de una función glandular en estas estructuras especiales. En Glandulocaudini y Xenurobryconini estas modificaciones corresponden generalmente a áreas con estructuras glandulares de diversas formas, especialmente tubulares.

4. Dimorfismo sexual.

El dimorfismo sexual en la especie estudiada está determinado por tres características principales: a) Por la presencia de espinas en las aletas ventrales, anal y caudal en los machos adultos; b) por la forma típica de la aleta anal en cada sexo; c) por la altura del cuerpo.

a) Espinas de las aletas.

En las aletas ventrales las espinas se presentan sólo en el lado inferior (ventral) a partir del primer radio bifurcado y en número de 3 a 6 por radio.

En la aleta anal, las espinas se localizan a ambos lados de ésta a partir del tercer o cuarto radio, en la parte posterior de la bifurcación de los radios; los 2 ó 3 últimos radios anales no tienen espinas (Fig. #5 B y C).

La aleta caudal también presenta espinas a ambos lados, pero restringidas a los radios superiores del lóbulo inferior de la aleta. El tamaño de estas espinas es semejante en todas las aletas y corresponde más o menos con el ancho o grueso del radio mismo.

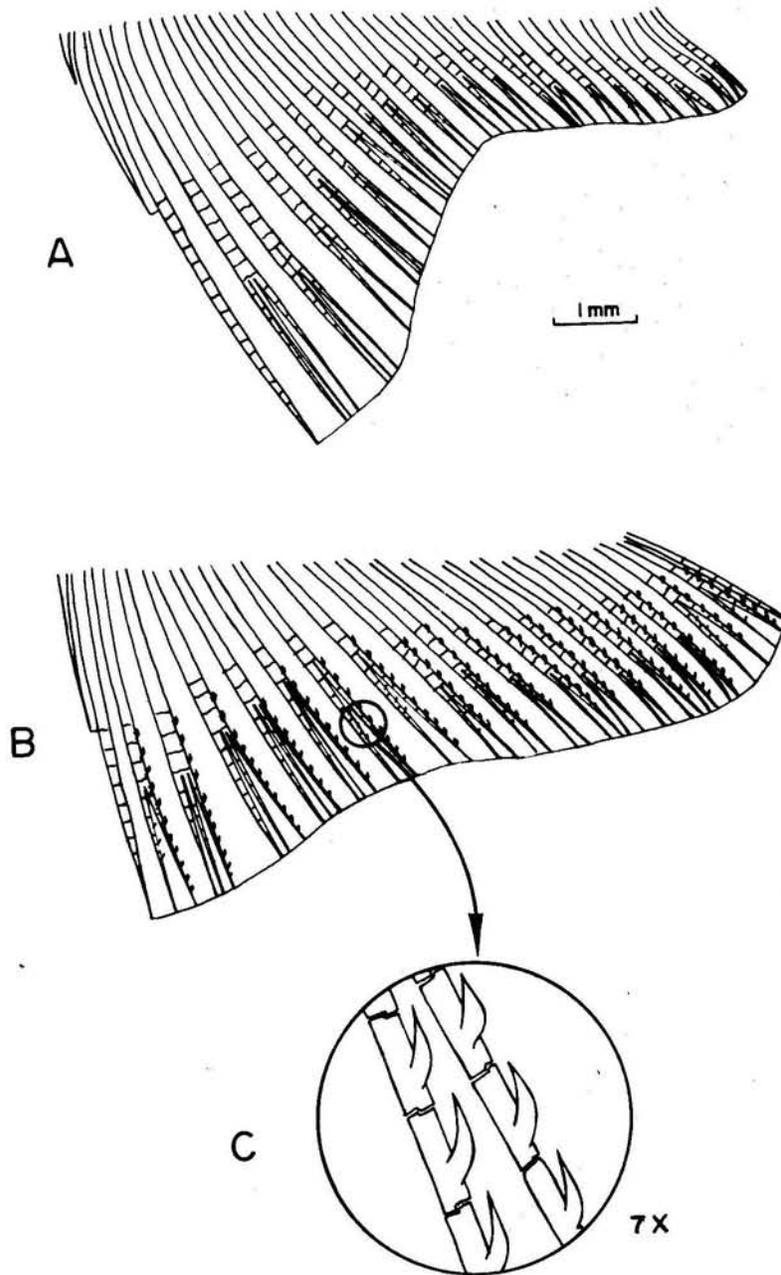


Figura #5. Diagrama de las aletas anales en Compsura gorgonae. A. hembras, B. machos y C. características de los radios de la aleta anal de un macho.

Existe una sola espina o gancho en cada división del radio en dirección antrorsa, por lo que se le atribuye una función accesoria para asir a la hembra en la fecundación.

Böhlke (1968), afirma que estos ganchos en los radios de las aletas ocurren relativamente en pocas especies de caracinos, entre otros, en Corynopoma, Gephyrocharax, Roeboides y Astyanax. Siendo Acrobrycon el único género en que Böhlke encontró ganchos en la aleta dorsal. Otros géneros de caracinos presentan esta clase de estructura sólo en las aletas pélvicas (Landonia, Phenacobrycon, Bryconamericus, Glandulocauda).

Las hembras carecen de espinas en las aletas. En los individuos jóvenes se puede determinar el sexo sólo por la configuración de la aleta anal, aún cuando sus ganchos o espinas sean poco conspicuos.

b) Configuración de la aleta anal.

La aleta anal es diferente en cada sexo. En los machos se presenta de forma casi rectangular, y está determinada por la poca diferencia que hay en la longitud de los radios; del segundo al sétimo radios son más largos, y a partir del octavo o noveno y hasta el vigésimo inclusive, son más o menos de igual tamaño.

La aleta anal de las hembras presenta un ángulo más agu-

do en su extremo anterior libre, ocasionado por la mayor diferencia en la longitud entre los cuatro primeros radios y el resto de los mismos; a partir del décimoprimeros la longitud es aproximadamente la mitad con respecto a los más largos (Fig. #5).

c. Altura del cuerpo.

La altura del cuerpo varía ligeramente con el sexo. En los individuos adultos, los machos son generalmente más delgados que las hembras.

B. Pseudocheirodon affinis.

Esta especie se encuentra sólo en Panamá, con los siguientes límites: en la vertiente del pacífico, del río San Pedro (provincia de Veraguas) al río Tuirá (Darién), y en la cuenca del río Chagres en la vertiente atlántica.

Las colectas se hicieron en altitudes que variaron entre 35 y 100 metros y estuvieron constituidas por 800 especímenes en total. Debido al mal estado de muchos de los peces (al igual que en el caso de C. gorgonae), especialmente por la carencia de escamas), no fue posible hacer un estudio en detalle de todas las colecciones, y sólo 133 individuos, correspondientes a 14 estaciones, pudieron ser analizados.

1. Variación en el número de poros de la línea lateral.

La variación de mayor importancia encontrada fue el número de poros en la línea lateral. Este carácter resultó extremadamente variable; así por ejemplo, en una misma población se encontraron individuos con 9 poros y otros con 33, aunque predominaron los que presentaban de 10 a 12. No se encontró ninguna relación entre esta característica y el ambiente, según se desprende de la información contenida en el cuadro número 2.

CUADRO #2

Variación en el número de poros en la línea lateral de la especie P. affinis en Panamá. Las primeras cifras de la tercera columna corresponde al ámbito de variación, y el promedio está incluido en paréntesis.

# de cuenca	Localidad (provincia)	Variación # de poros
16	Veraguas	6-26 (12)
11	Herrera-Coclé	3-20 (10)
9 y 10	Coclé-Panamá	8-15 (10)
6 y 7	Panamá	6-23 (12)

2. Variación en la longitud del maxilar.

Se notó un aumento significativo en el largo del maxilar de P. affinis con una dirección (de las poblaciones) de este a oeste (Panamá) y un ámbito de variación correspondiente de 3.7 a 6.2 mm.; así, en las muestras de la Cuenca #6 (este) el promedio para este carácter es de 4.34 mm., mientras que en la cuenca #16 (oeste) es de 5.25 mm. (Fig. #9). La razón para que estos peces presenten un maxilar de mayor tamaño en la región este de Panamá, no podría justificarla en este estudio por cuanto: 1. no conozco ninguna investigación en que se mencione alguna posible causa (elevación, temperatura, presión) que pudiera determinar el aumento de esa estructura en peces y 2. no conté con especímenes frescos para el análisis por ejemplo, del contenido de estómagos y determinar una posible relación de ese aumento con la clase de alimentación.

III. Comparación del número de poros y longitud del maxilar entre *Compsura gorgonae* y *P. affinis*.

A. Variación en el número de poros.

El número de poros de *C. gorgonae* mostró un incremento en las poblaciones de Panamá con una dirección de este a oeste (Fig. #6); los individuos con el mayor número de poros (línea lateral completa) se localizan en la cuenca #21, provincia de Chiriquí, y los especímenes de la cuenca #9 (este de la Zona del Canal y parte de la provincia de Coclé hacia el oeste), presentan el menor número de poros. Los cálculos estadísticos (cuya representación gráfica se resume en las Figs. 6, 7, 8 y 9) se realizaron con base en muestras de 30 individuos. Cuenca #9: la variación encontrada fue entre 9 y 15 poros, con un promedio de 9.60. Con excepción de los individuos de la cuenca #11, las muestras de las restantes cuencas presentaron un aumento en este carácter hasta alcanzar su máximo valor en las poblaciones de la cuenca #2 (Chiriquí). En la última cuenca, aunque el ámbito de variación fue muy grande (13 a 33 poros), el promedio obtenido fue de 25,40, es decir, una línea lateral casi completa.

En *Pseudocheirodon affinis* (Fig. #7), los ámbitos de variación para este carácter fueron mayores que en la anterior especie, y de los cinco grupos o cuencas estudiados, tres de ellos presentaron una diferencia muy marcada (9 a 23; 7 a 26;

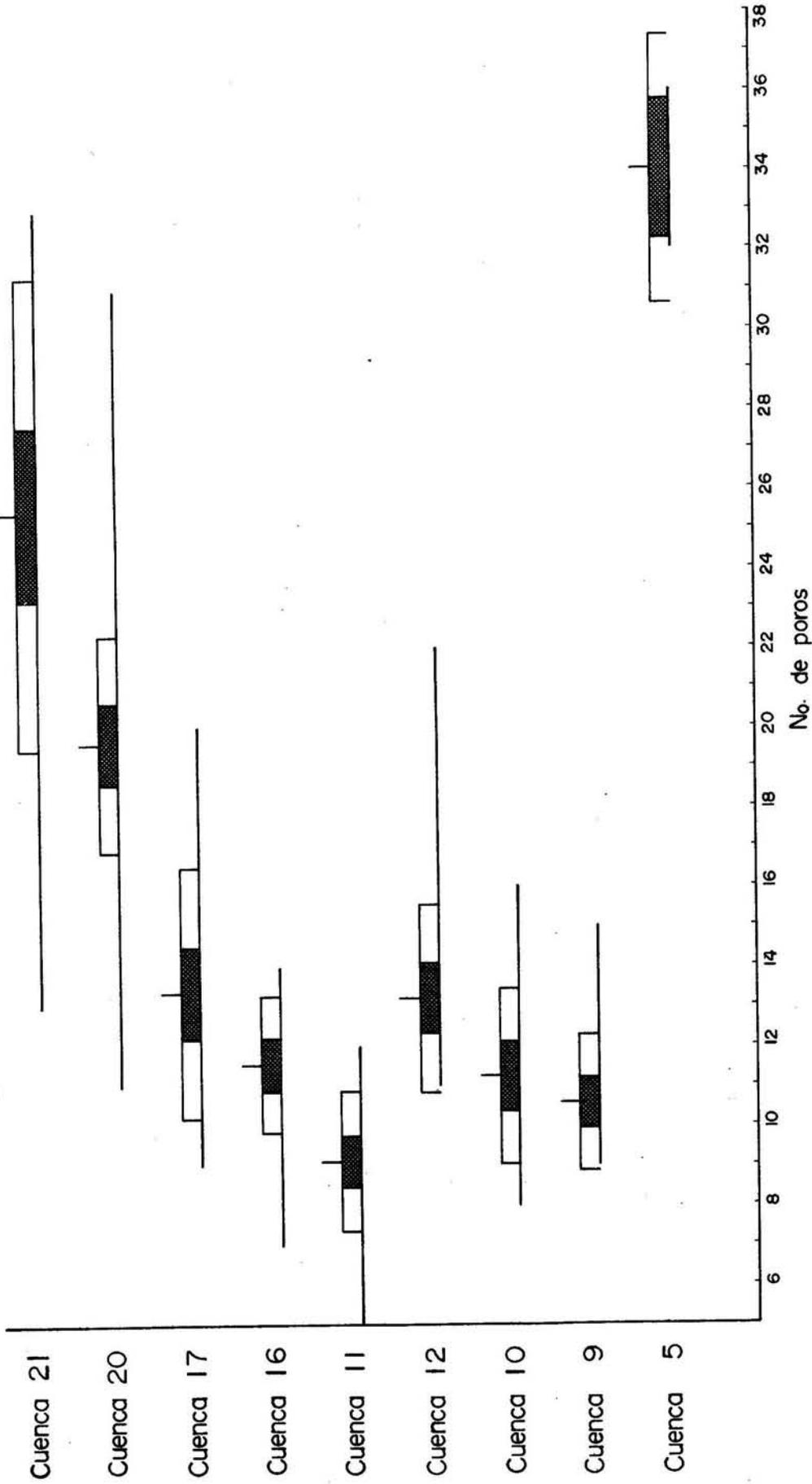


Figura #6. Gráfico de la estimación a intervalo del número de poros de la línea lateral en *Compsura gorgonae* y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas. Con la línea gruesa horizontal se indica el ámbito de variación del carácter en estudio; la línea pequeña vertical representa el promedio (\bar{X}); la barra sombreada indica dos errores estándar a cada lado del promedio, y del promedio al extremo libre de la barra sin sombrar, una desviación estándar.

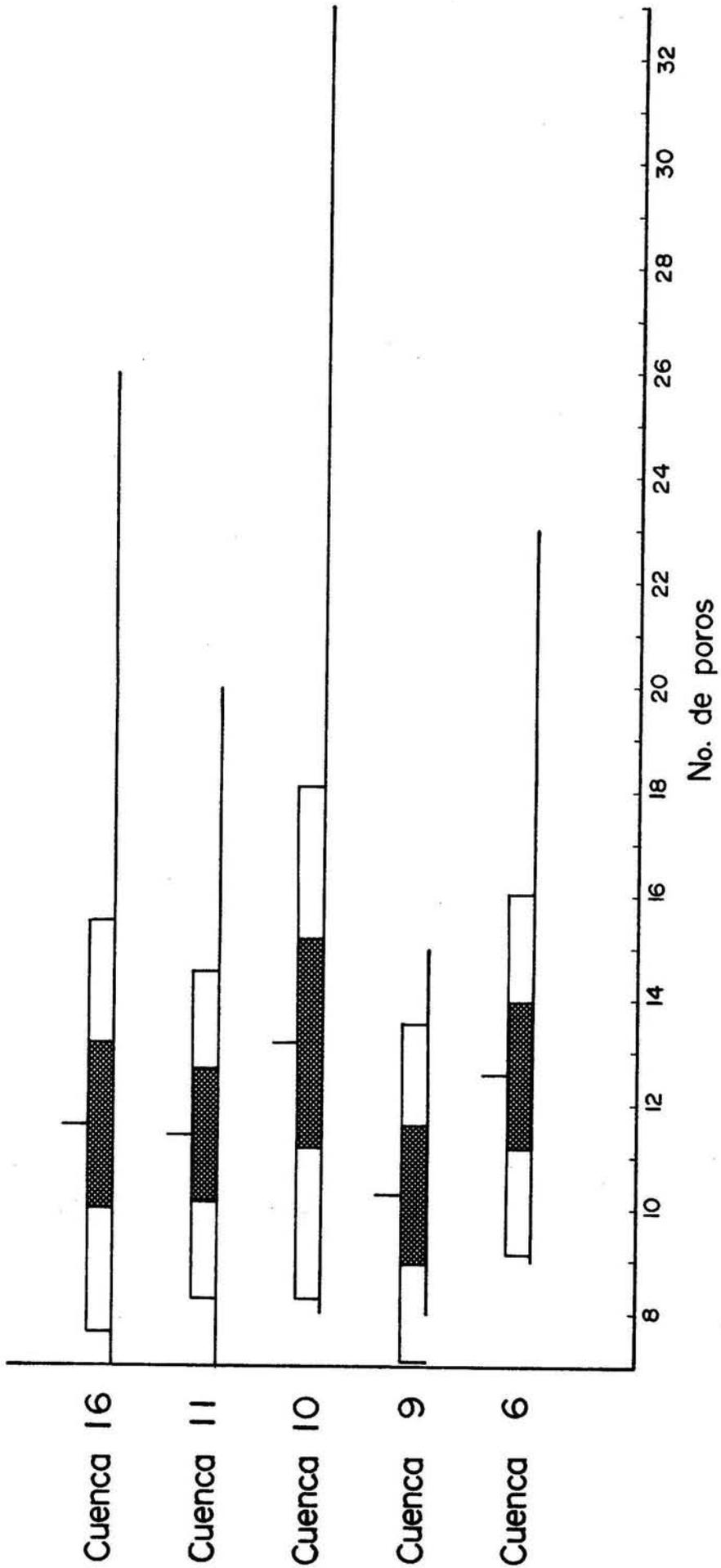


Figura #7. Gráfico de la estimación a intervalo del número de poros de la línea lateral en *Pseudocheirodon affinis* y dispersión de esta característica, según cuencas estudiadas. Explicación en Fig. #6.

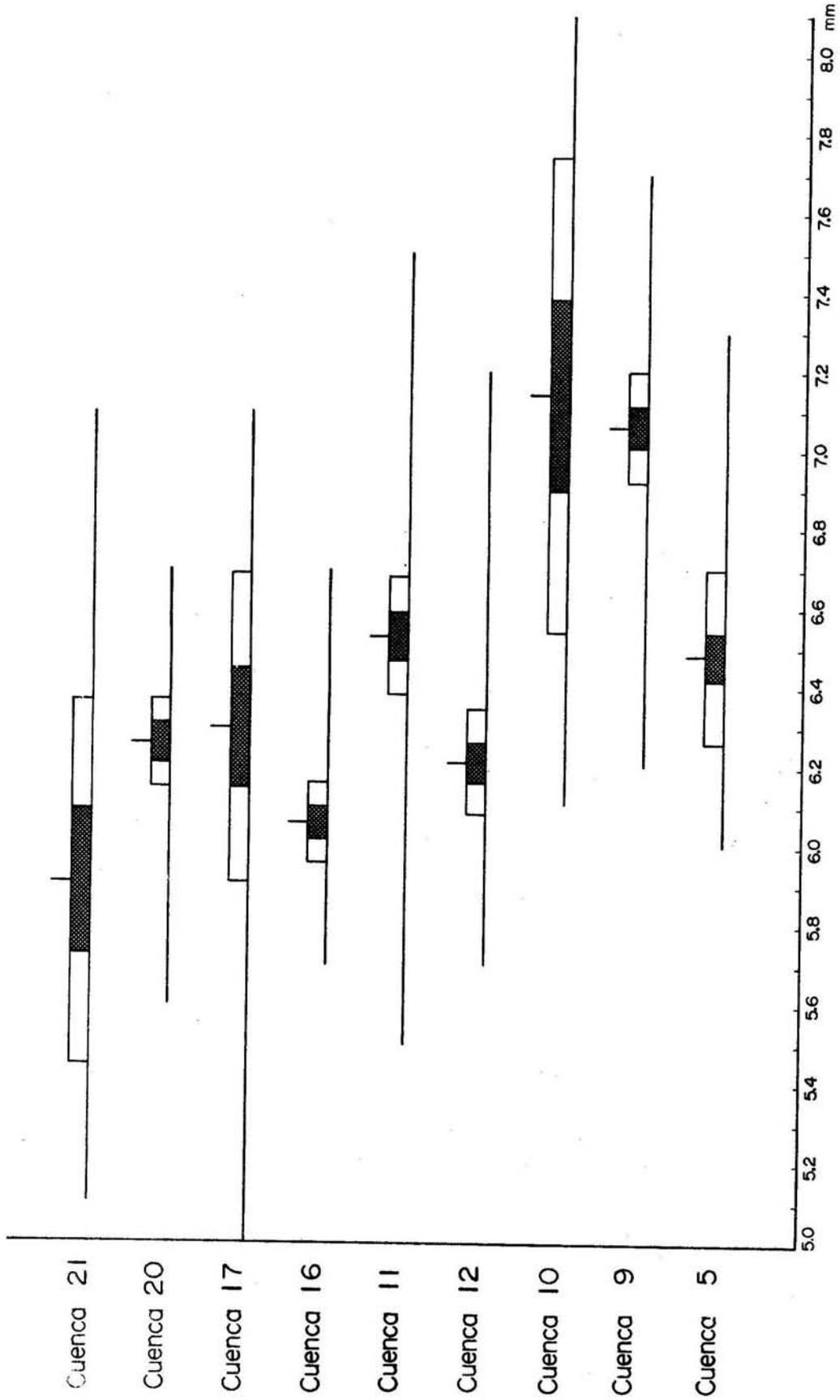


Figura #8. Gráfico de la estimación a intervalo de la longitud del maxilar en *Compsura gorgonae* y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas. Explicación en Fig. #6.

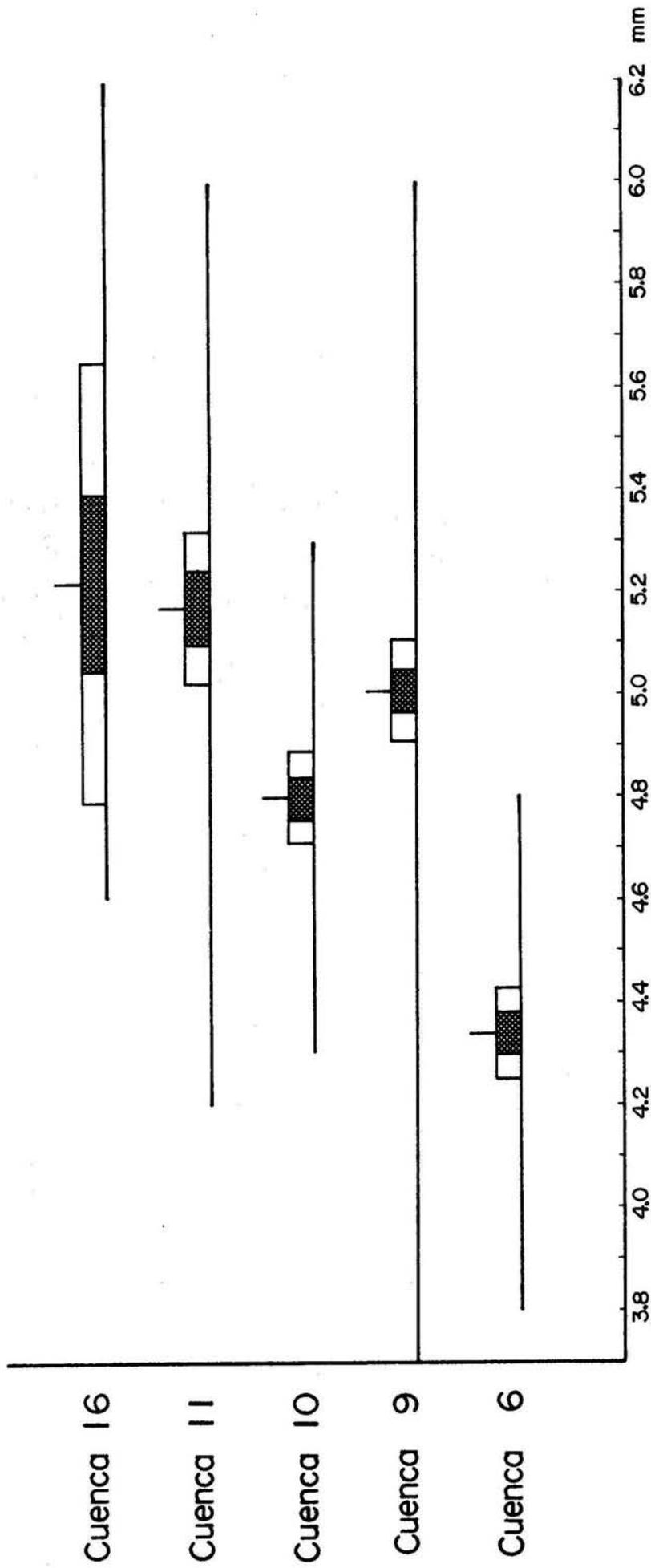


Figura #9. Gráfico de la estimación a intervalo de la longitud de maxilar en Pseudo-cheirodon affinis y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas. Explicación en Fig. #6.

y 8 a 33), pero sus promedios son muy semejantes (10.3 a 13.20). Lo más significativo de la variación de este carácter, es su correspondencia, casi completa entre las dos especies estudiadas, y que, analizadas por cuencas, podemos resumirlo en el siguiente cuadro.

CUADRO #3

Estudio comparativo del número de poros en la línea lateral de las especies C. gorgonae y P. affinis, según cuencas.

# de cuenca	Promedio		Variación	
	<u>C.gorgonae</u>	<u>P.affinis</u>	<u>C.gorgonae</u>	<u>P.affinis</u>
16	11.6	11.6	7-14	7-26
11	9.1	11.42	5-12	7-20
10	11.24	13.20	8-16	8-33
9	10.6	10.3	9-15	8-15

En la mayoría de las colecciones de estas cuencas, las dos especies se encontraron simpátricas y al mostrar promedios casi iguales, se corroboraría el hecho de que el desarrollo de este carácter obedece a una relación directa con el ambiente mismo, es decir, las dos especies en un mismo ambiente — tienden a desarrollar igual número de poros en la línea late-

ral, aunque, como vemos en el mismo cuadro, los ámbitos de variación son considerablemente mayores en P. affinis (Cuadro #3).

B. Largo del maxilar.

Los resultados obtenidos de comparar los gráficos correspondientes a la longitud del maxilar en C. gorgonae y P. affinis (Figs. 8 y 9) demuestran claramente las diferencias considerables entre ambas especies y el por qué este carácter es precisamente uno de los principales rasgos taxonómicos para la separación genérica. En C. gorgonae los promedios oscilan entre 5.9 y 7.14, mientras que en P. affinis aparecen entre 4.34 y 5.22

Al analizar las Figs. 6 y 8 observamos que en la especie C. gorgonae el número de poros aumenta en esas poblaciones con una dirección de este a oeste en Panamá, mientras que la longitud del maxilar, aumenta, pero en dirección contraria, es decir de oeste a este (Fig. #8). De tal forma que los individuos de la cuenca #21 exhiben el mayor número de poros y el maxilar más corto de todas esas poblaciones.

No se puede atribuir este aumento del maxilar como una adaptación a ciertos factores limitante (clase de alimentación) por no haber incluido un análisis para ese propósito en el presente trabajo. Lo que sí puede establecerse es que esta espe-

cie presenta variaciones considerables en la longitud del maxilar y así, si observamos la representación gráfica de las desviaciones estándar para las cuencas 21- 20- 11 y 10, éstas mostrarán un aumento de longitud de esta estructura de oeste a este. De acuerdo con Dice y Leraas (1936), cuando la representación gráfica para dos errores estándares (barra sombreada en los gráficos) apenas se sobreponen, esto indica una "variación significativa" entre esas poblaciones del carácter en estudio.

Con base en lo anterior, se analiza seguidamente el gráfico para variación en el número de poros de la especie Compsura gorgonae (Fig. #6); el mismo razonamiento es aplicable a los tres restantes gráficos.

1. En las cuencas números 21 y 20 esta variación es positivamente significativa, es decir, el número de poros en los individuos de la cuenca #21, es diferente al número de poros de la cuenca siguiente, #20 y consecuentemente de todos los demás.

2. De las restantes cuencas se pueden hacer tres bloques detallados a continuación:

- a) Cuenca # 17 y 12
- b) Cuenca #16, 10 y 9
- c) Cuenca #11.

~~Los individuos de la cuenca #11 difieren significativa-~~

mente de los individuos de los bloques a) y b). El grupo b (Cuencas 16, 10 y 9) es el que presenta la menor variación significativa entre esas mismas cuencas.

3. La muestra de la cuenca #5 (Atlántico) es completamente diferente a todas las demás: presenta el menor ámbito de variación en el número de poros (32 a 36) y el mayor número en este carácter: línea lateral completa.

C. Variación en la forma de escamas.

El estudio comparativo de las escamas de C. gorgonae y de P. affinis mostró diferencias en tamaño y forma. El análisis comprendió material escamoso proveniente de cuatro partes del cuerpo: A. línea lateral, B. entre la línea lateral y base de la aleta anal, C. región media del pedúnculo caudal y D. de la base de la aleta caudal. Se observó lo siguiente (Fig. #10): a) Pseudocheirodon presenta escamas ligeramente más circulares, con mayor número de círculos (circuli) y radios (radii); los círculos se encontraron recargados hacia la parte anterior de la escama; b) en Compsura las escamas son más ovaladas, con menor número de círculos y radios. La escama D. de la figura (HL-162) en la fila superior, corresponde a la estructura modificada que origina la bolsa o saco en algunos ejemplares de esta especie. Se considera que estas diferencias pueden ser utilizadas como carácter de importancia menor en la identificación de estos peces.

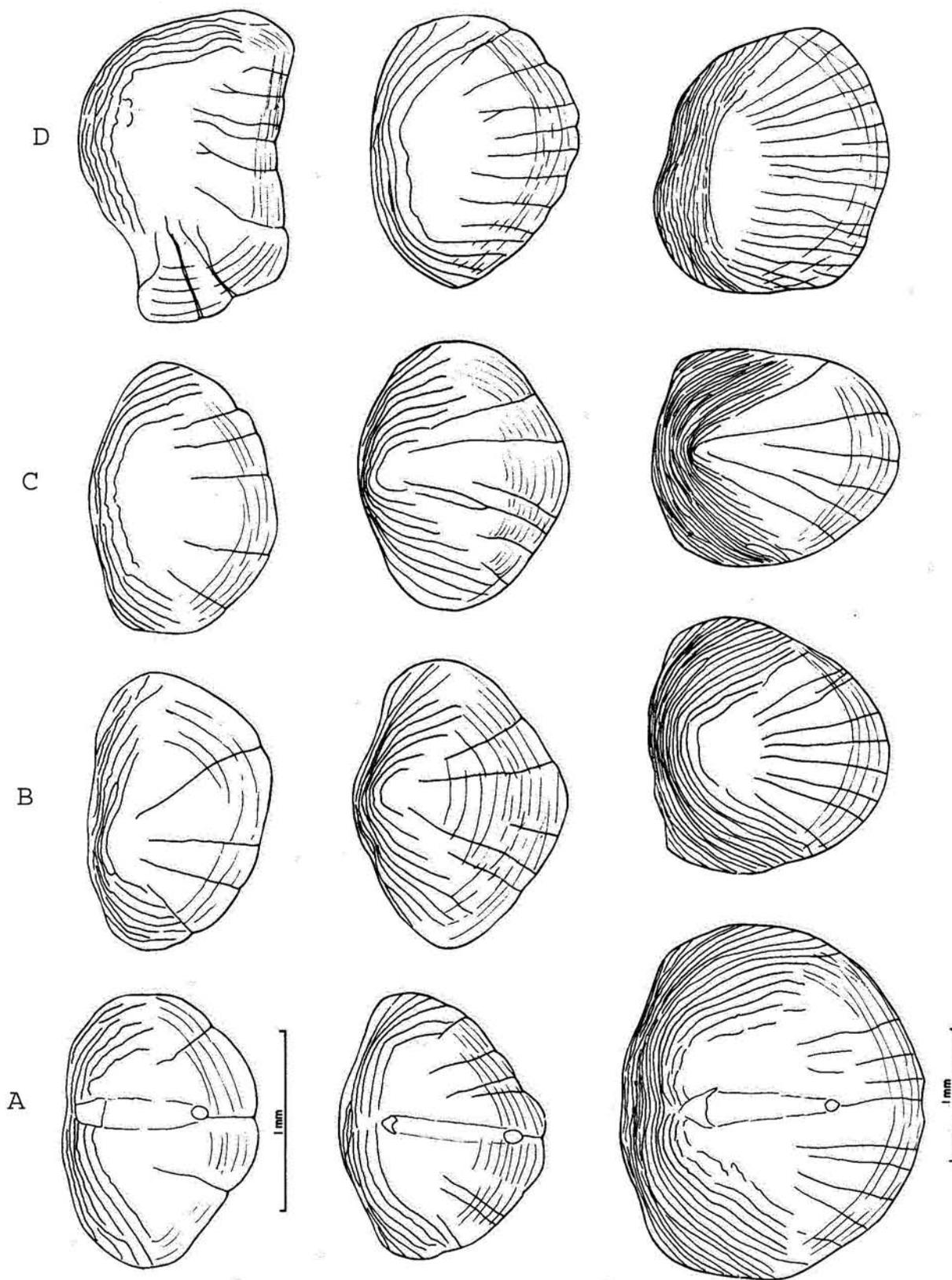


Figura #10. Diagrama de las series de escamas de *Compsura gorgonae*: fila superior (HL-162); fila media (UCR-100-1) y *Pseudocheirodon terrabae*, fila inferior. Las escamas A. pertenecen a la línea lateral, B. escamas entre la línea lateral y la base de la aleta anal, C. escamas del pedúnculo caudal y D. escamas de la base de la aleta caudal.

IV. Dispersión de las especies estudiadas en Costa Rica.

¿En qué momento se establecieron Compsura y Pseudocheirodon en Panamá y Costa Rica? Es muy probable que estos géneros hicieran su aparición en esta zona en tiempos muy recientes, Pleistoceno Superior y Reciente, por cuanto su especiación y distribución en Costa Rica ha sido mínima. Se llega a tal conclusión al hacer un estudio comparativo de los procesos radiativos de estos géneros con respecto a la radiación lograda en Centro América por otros peces de origen sudamericano como los cíclidos y los barbudos. Por ejemplo, en esta región hay más de 70 especies del género Cichlasoma (Miller, 1965); en general, se considera que las formas pertenecientes a la familia Cichlidae hicieron su ingreso a la Centro América Nuclear al final del Cretácico. En cuanto a los barbudos, el género Rhamdia es el de mayor especiación en esta zona con 20 especies, algunas de las cuales llegan hasta Guatemala y México; estos pimelódidos posiblemente hicieron su ingreso posteriormente a los cíclidos, después de que el puente Costa Rica-Panamá estuvo completamente establecido.

Loftin (1965) incluyó el género Compsura en la categoría de Dispersión Tardía y en la Dispersión Media o Estrato II Pseudocheirodon. De acuerdo con la forma como este autor define a estas épocas de dispersión de peces, se consideró que las especies en estudio deben incluirse en el Estrato III o

Dispersión Tardía, por su distribución restringida en Costa Rica.

Además del contraste de las numerosas especies de cíclidos y barbudos con las formas en estudio, cabe señalar también, que en general la fauna ictiológica de la región Pacífico Sur de Costa Rica es muy diferente de la del resto del país; por cuanto los géneros presentes tienen una o muy pocas especies y representan el límite norte de esas formas provenientes del sur, así como el último o más reciente grupo de peces que invade Costa Rica desde Panamá.

RESUMEN

En este trabajo se define la posición taxonómica de la especie Compsura gorgonae, así como también se retiene el nombre genérico de Pseudocheirodon. Se distingue la especie C. gorgonae de P. affinis por las siguientes características: presencia de ganchos en la aleta anal en individuos machos, número reducido de dientes en el maxilar y longitud mayor de esta misma estructura. Se incluye una clave para los géneros Compsura, Cheirodon, Odontostilbe y Pseudocheirodon.

Se utilizaron aproximadamente 2800 ejemplares de 54 colecciones procedentes de Panamá y del Pacífico sur de Costa Rica.

En C. gorgonae se encontró una correspondencia en cuanto al incremento en el número de poros de la línea lateral con respecto a la localización de las poblaciones del oeste de Panamá, vertiente del Pacífico. Este aumento probablemente se deba a una adaptación de estos peces al ambiente: los ríos de esta región son más cortos, de pendiente mayor y con aguas muy turbias en la época lluviosa. Los peces del este de Panamá exhiben menos poros (menos del 50 por ciento del número que presentan los individuos del oeste).

Se determinó una variación en el número de poros de P. affinis de 7 a 33, pero no se relaciona con variaciones geográficas.

Estas especies cuando se encontraron simpátricas presentaron un promedio en el número de poros casi igual, lo que indica una adaptación similar a algún factor ambiental.

El análisis de variación en la longitud del maxilar demostró una reducción en el tamaño de esta estructura, en C. gorgonae, en las poblaciones del oeste y un aumento en P. affinis. No se determinan los factores ambientales que podrían originar estas últimas relaciones.

BIBLIOGRAFIA

- Böhlke, J. E. 1954. Studies on the phylogeny and systematics of fishes of the family Characidae. Tesis doctoral sin publicar. Stanford University. 131-141.
- Bussing, W.A. 1966. New species and new records of Costa Rican freshwater fishes with a tentative list of species. Rev. Biol. Trop. 14(2): 205-249.
- Dengo, Gabriel. 1962. Estudio geológico de la región de Guanacaste, Costa Rica. Inst. Geog. de Costa Rica. 112 pp.
- Eigenmann, C. H. 1912. Freshwater fishes of British Guiana. Mem. Carnegie Mus., 5:312.
- _____ 1915. The Cheirodontinae, a sub-family of minute characid fishes of South America. Mem. Carnegie Mus., 7(1): 1-99.
- _____ 1922. The fishes of Western South America. Part I. The freshwater fishes of northwestern South America, including Colombia, Panama. Mem. Carnegie Mus., 9: 1-350.
- Evermann, B.W. & E.L. Goldsborough, 1909. Notes on some fishes from the Canal Zone. Proc. Biol. Soc. Wash., 22: 95-104.
- Fowler, H. 1913. Fishes from the Madeira River, Brazil. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 65: 523-531.
- Hildebrand, S. F. 1938. A new catalogue of the freshwater fishes of Panama. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., 22(4): 250-251.

- Hubbs, C. L. & C. Hubbs, 1953. An improved graphical analysis and comparison of series of samples. *Systematic Zoology*, 2(2): 49-57.
- Hubbs, C. L. & R. R. Miller, 1965. Studies of cyprinodont fishes. XXII. Variation in Lucana parva, its establishment in Western United States, and description of a new species from an interior basin in Coahuila, Mexico. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.*, 127: 1-104.
- Lagler, K. F., J.E. Bardach & R.R. Miller. 1962. *Ichthyology*. John Wiley & Sons, New York. 383-395.
- Loftin, H.G. 1965. The geographical distribution of freshwater fishes in Panama. Tesis doctoral sin publicar. Florida State University. 274 pp.
- Lowenstein, O. 1957. The sense organs: the acoustico-lateralis system. En *The physiology of fishes*. Vol. 2. (Ed. Brown, M.E.). New York, Academic Press. 153-186.
- Marshall, N.B. 1965. The life of fishes. Widenfel & Nicholson, Londres. 139-145.
- Meek, S.E. & S.F. Hildebrand. 1916. The fishes of the freshwaters of Panama. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 10(15): 273-276.
- Miller, R.R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*. 1966: 773-802.
- Myers, G.S. 1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*. 1966: 766-773.
- Rothschild, Brian J. 1963. Graphic comparisons of meristic data. *Copeia*. 1963: 601-603.

Taylor, W.R. 1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Procc. U.S. Nat. Mus.* 3596: 1-17.

Terry, R.A. 1956. A geological reconnaissance of Panama. *Occ. Papers Calif. Acad. Sci.* 23: 1-91.

Weitzman, S.H. 1962. The osteology of Brycon meeki, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Div. Systematics Biology, Stanford University.* 8(2): 1-77.

Weyl, R. 1957. Contribución a la geología de la Cordillera de Talamanca de Costa Rica. *Inst. Geog. de Costa Rica.* 77 pp.

Whitmore, F.C. & R.H. Stewart. 1965. Miocene mammals and Central American seaways. *Science* 148: 180-185.

APENDICE

APENDICE

Algunos términos, determinación de elementos estructurales y métodos para medir las características principales en peces.

En este trabajo se usó el método básico para el conteo y medida de estructuras en investigaciones ictiológicas de Hubbs y Lagler (1947), del cual se incluyen a continuación algunos términos y determinación de elementos estructuras que servirían de guía inmediata para la comprensión de algún concepto.

1. Para indicar el número de radios en las aletas, se anteponen a esas cifras las siguientes abreviaturas:
 - D. radios de la aleta dorsal
 - A. radios de la aleta anal
 - C. radios de la aleta caudal
 - P. radios de la aleta pectoral
 - V. radios de la aleta pélvica o ventral

2. Las espinas se indican con números romanos que se anteponen a los números arábigos; éstos representan el número de radios de la aleta correspondiente.

3. Longitud estándar. Es la distancia desde el extremo an-

terior de la cabeza y el extremo posterior de la columna vertebral; para la localización de este último punto se considera también la región media de la aleta caudal.

4. Longitud de la cabeza. Distancia entre el extremo anterior del labio superior y el punto más distante de la membrana opercular.
5. Diámetro orbital. Máxima distancia entre los bordes orbitales libres.
6. Diámetro del ojo. Distancia máxima entre los márgenes cartilaginosos del ojo.
7. Largo del hocico. Distancia entre el extremo anterior del labio superior y el margen anterior orbital.
8. Largo del maxilar. Se consideró la distancia entre el extremo libre del hueso y el ángulo que forma éste con el premaxilar. (Fig. #1)
9. Profundidad del cuerpo. Distancia mayor (en sentido vertical) del cuerpo sin incluir las aletas.
10. Longitud del pedúnculo caudal. Distancia oblicua entre el último radio anal y la parte media de la base de la aleta caudal.

11. Altura del pedúnculo caudal. Distancia (vertical) máxima del pedúnculo caudal.
12. Distancia pre-dorsal. Distancia entre el extremo anterior del labio superior y el punto anterior de la base de la aleta dorsal.

CUADRO #4

Número de poros y medidas proporcionales de Compsura gorgonae

Nº de colección.	Nº espécimen	Long. estándar	Nº de poros en línea lateral	Long. maxilar	Long. pedúnculo caudal	Profundidad del cuerpo
Cuenca #21						
HL-74	5	27.4-31.3 (29.42)	13-28 (20.8)	5.1-6.6 (5.8)	12.8-16.0 (14.36)	31.3-36.0 (32.98)
HL-72	20	27.6-33.8 (29.81)	14-30 (19.7)	5.0-6.9 (5.95)	13.3-15.8 (14.76)	31.2-38.0 (34.12)
HL-84	15	29.1-35.3 (32.58)	27-34 (30.68)	5.6-7.5 (6.04)	14.1-16.3 (15.06)	31.0-36.2 (33.9)
HL-82	6	20.5-27.5 (24.38)	19-28 (24.0)	5.8-7.1 (6.41)	13.2-14.5 (13.93)	31.8-37.9 (34.8)
HL-79	15	27.6-30.2 (28.85)	19-32 (25.4)	5.4-6.4 (5.83)	13.5-15.2 (14.41)	31.0-36.2 (32.92)
Cuenca #20						
HL-71	15	26.4-33.5 (30.50)	26-32 (29.4)	5.5-6.4 (5.96)	13.6-15.8 (14.72)	32.1-36.8 (33.86)
HL-61	15	24.2-27.6 (25.66)	12-19 (15.06)	5.9-6.7 (6.32)	12.7-16.9 (14.5)	29.4-34.8 (32.68)
HL-62	15	22.6-31.5 (26.86)	10-31 (20.6)	5.7-6.8 (6.29)	14.5-15.7 (15.08)	29.0-33.6 (31.66)
HL-63	15	22.7-27.1 (25.36)	13-31 (21.2)	5.4-7.3 (6.32)	12.3-15.7 (14.58)	27.5-37.0 (33.44)
Cuenca #17						
HL-92	15	27.8-31.9 (29.3)	11-30 (16.06)	5.9-6.7 (6.28)	14.2-15.7 (15.12)	31.3-36.4 (34.18)
HL-91	15	26.5-29.5 (28.16)	10-20 (13.86)	6.0-7.2 (6.54)	13.5-18.1 (15.63)	31.3-41.0 (36.83)
HL-45	15	27.2-31.2 (28.75)	9-16 (11.8)	6.1-6.8 (6.46)	12.8-15.2 (14.58)	32.9-36.2 (34.3)
HL-39	15	24.4-28.6 (26.21)	10-26 (13.73)	6.0-7.0 (6.44)	13.1-15.3 (14.25)	32.1-36.8 (35.11)
HL-40	14	24.8-27.9 (26.51)	11-18 (14.0)	5.7-6.9 (6.24)	13.5-15.8 (14.5)	33.4-37.0 (35.64)

Las medidas, en milímetros, realizadas de acuerdo al método de Hubbs y Lagler (1947) y expresadas en porcentajes de la longitud estándar. Se dan los ámbitos de variación y el promedio en paréntesis.

CUADRO #4
(Continuación)

N° de colec- ción	N° espécimen.	Long. estándar	N° de poros en línea lateral	Long. maxilar	Long. pedúnculo caudal	Profundidad del cuerpo
Cuenca #16						
HL-90	15	21.4-29.5 (25.26)	7-14 (11.26)	5.7-7.0 (6.3)	14.2-17.5 (15.16)	31.2-35.0 (33.44)
HL-104	15	24.2-30.0 (27.93)	7-19 (12.8)	5.6-6.7 (5.98)	14.0-18.8 (15.72)	32.8-36.1 (34.4)
HL-37	15	20.0-26.0 (22.94)	8-13 (9.6)	6.2-7.2 (6.52)	14.6-16.7 (15.65)	31.1-36.7 (33.89)
HL-98	22	20.7-31.6 (27.23)	10-16 (11.45)	5.4-6.8 (6.1)	11.4-16.8 (15.15)	30.0-37.6 (33.89)
HL-105	15	24.1-29.1 (27.24)	11-21 (13.53)	5.5-6.7 (6.21)	14.5-16.2 (15.37)	30.0-37.7 (34.42)
Cuenca # 11						
HL-97	10	20.5-25.7 (22.53)	6-11 (9.3)	6.2-7.0 (6.58)	13.5-16.0 (15.0)	30.4-35.0 (33.47)
HL-35	15	24.1-27.5 (26.06)	8-12 (10.2)	5.7-6.9 (6.18)	13.2-16.9 (15.15)	31.8-38.4 (35.02)
HL-27	15	21.1-29.5 (24.5)	7-12 (9.53)	5.5-7.2 (6.56)	12.7-16.7 (14.88)	32.8-42.0 (35.79)
HL-26	15	24.3-28.7 (26.03)	6-14 (9.73)	6.0-7.4 (6.72)	13.6-17.2 (15.47)	32.0-38.0 (35.61)
HL-24	8	19.4-24.8 (22.11)	5-12 (8.0)	6.3-7.5 (6.91)	15.1-17.0 (16.03)	31.3-36.8 (33.32)
Cuenca #10						
HL-21	15	24.0-28.2 (26.05)	8-16 (11.46)	6.1-7.4 (6.59)	14.5-16.8 (15.56)	31.4-39.1 (35.6)
HL-22	15	20.9-26.5 (24.15)	9-14 (10.93)	7.0-8.1 (7.44)	14.8-17.8 (15.95)	33.0-36.3 (34.41)
HL-134	14	22.9-30.0 (25.79)	9-16 (11.14)	6.5-7.9 (7.32)	14.6-16.6 (15.97)	32.4-35.7 (33.92)
Cuenca #12						
HL-32	15	24.2-28.1 (26.24)	10-17 (13.2)	5.7-6.7 (6.18)	13.3-15.4 (14.42)	31.8-37.0 (34.7)
HL-07	15	22.1-29.4 (27.4)	11-16 (12.73)	5.7-6.8 (6.0)	14.2-17.8 (15.53)	31.7-35.8 (33.79)
HL-08	15	24.8-29.4 (27.11)	10-22 (13.53)	5.4-7.2 (6.26)	14.6-15.8 (15.30)	30.2-37.8 (33.83)

CUADRO #4
(Continuación)

N° de colección	N° espécimen.	Long.estándar	N° de poros en línea lateral	Long. maxilar	Long. pedúnculo caudal	Profundidad del cuerpo
Cuenca #9						
HL-14	15	20.7-27.6 (23.52)	9-12 (10.0)	6.2-8.0 (7.18)	14.0-17.0 (15.28)	33.2-37.6 (35.16)
HL-137	1	23.4-	10	7.3	15.0	36.8
HL-136	2	31.2-32.8 (32.0)	10-15 (13.0)	6.7-6.7	16.0-16.5 (16.25)	32.3-32.4 (32.35)
HL-127	11	28.5-30.6 (29.84)	9-14 (10.58)	5.9-7.6 (7.02)	14.8-16.9 (15.71)	32.8-36.3 (34.32)
Cuenca #6						
HL-132	1	27.7	10	6.9	14.8	35.4
Cuenca #5						
HL-172	15	24.9-34.2 (28.1)	32-36 (34.0)	6.0-7.3 (6.48)	15.1-17.6 (16.14)	27.7-30.9 (29.74)
<u>Costa Rica</u>						
UCR-104	4	22.6-26.2 (24.37)	12-21 (16.5)	6.3-7.1 (6.77)	15.3-16.5 (16.02)	32.8-35.0 (34.1)
UCR-108	10	18.5-29.2 (21.95)	11-21 (15.62)	4.8-8.3 (7.16)	9.6-19.5 (14.8)	20.2-33.9 (30.2)
UCR-110	20	21.4-27.4 (25.13)	10-26 (17.85)	6.1-7.9 (6.94)	13.7-17.0 (15.44)	30.2-36.7 (32.77)

CUADRO #5

Número de poros y medidas proporcionales de Pseudocheirodon affinis

Nº de colec- ción	Nº espécimen.	Long. estándar	Nº de poros en línea lateral	Largo de maxilar	Largo de pedúnculo caudal	Profundidad del cuerpo
Cuenca #11						
HL-97	15	23.0-33.5 (25.92)	7-15 (10.13)	4.2-6.0 (5.48)	11.3-16.6 (14.18)	34.8-43.2 (37.52)
HL-24	10	25.7-30.6 (28.03)	9-19 (12.0)	4.7-5.8 (5.98)	12.4-14.7 (13.83)	33.8-41.3 (38.00)
HL-116	7	21.6-29.8 (26.37)	10-19 (12.71)	5.0-6.0 (5.38)	13.1-14.8 (14.14)	37.1-39.6 (38.3)
Cuenca #16						
HL-95	15	20.3-32.1 (25.11)	7-16 (11.13)	4.7-6.1 (5.40)	13.5-14.9 (14.3)	83.0-43.5 (36.48)
HL-104	8	22.7-29.2 (26.66)	7-13 (9.37)	4.6-6.2 (5.28)	13.9-16.5 (14.70)	31.7-37.1 (35.25)
HL-105	15	22.5-29.4 (25.5)	10-33 (14.26)	4.7-6.2 (5.40)	12.4-15.1 (13.92)	35.0-38.6 (36.73)
Cuenca #9						
HL-17	15	21.8-29.2 (25.6)	9-13 (10.46)	4.4-5.8 (5.04)	12.2-15.1 (13.5)	34.5-42.3 (37.74)
HL-119	8	24.8-30.6 (26.83)	9-14 (10.87)	4.6-6.0 (5.17)	12.8-15.0 (13.93)	36.2-40.4 (38.91)
HL-120	2	30.1-31.7 (30.90)	8-15 (11.15)	3.7-4.7 (4.2)	13.2-13.6 (13.4)	35.5-36.9 (36.2)
Cuenca #10						
HL-21	6	29.9-36.3 (32.71)	10-20 (13.16)	4.3-5.0 (4.73)	13.7-16.0 (14.90)	30.9-39.4 (34.61)
HL-118	15	25.8-33.6 (29.24)	8-17 (11.93)	4.2-5.3 (4.88)	13.3-15.3 (14.23)	38.5-42.6 (30.74)
HL-135	15	28.2-34.1 (31.24)	9-33 (13.13)	4.0-5.3 (4.6)	13.3-15.2 (14.38)	35.9-42.1 (38.61)
Cuenca #6						
HL-132	15	29.1-39.9 (32.72)	9-23 (12.86)	3.8-4.8 (4.34)	12.8-15.5 (13.99)	36.6-41.8 (38.52)
Cuenca #7						
HL-114	5	23.8-28.4 (26.46)	7-14 (10.6)	4.6-5.5 (5.16)	12.7-15.7 (14.43)	33.6-41.5 (36.84)

Explicación en cuadro #4.

Cuadro #6

Número de poros y medidas proporcionales de Pseudocheirodon terrabae

N° de colección.	N° especímen	Long. estándar	N° de poros en línea lateral	Largo de maxilar	Largo de pedúnculo caudal	Profundidad del cuerpo
LACM-4837	12	28.3-42.7 (33.72)	26-33 (30.41)	2.8-3.9 (3.40)	12.0-14.3 (13.39)	36.2-41.2 (39.3)
CR-63	4	38.5-43.3 (41.57)	31-33 (31.75)	2.6-3.1 (2.85)	11.9-13.3 (12.75)	37.1-41.1 (39.12)
UCR-43-1	18	27.2-49.6 (35.69)	30-34 (32.11)	2.3-4.4 (3.20)	11.4-15.0 (13.48)	29.8-38.3 (36.4)

Explicación en Cuadro #4.