

Contribución al estudio de los peces Cheirodontinae (Familia Characidae) de Costa Rica y Panamá. Géneros Compsura y Pseudocheirodon

por

Myrna I. López S.*

(Recibido para su publicación el 16 de diciembre de 1971)

ABSTRACT

The present paper defines the taxonomic position of *Compsura gorgonae*. The genus *Pseudocheirodon* is maintained tentatively distinct from *Cheirodon*. *Compsura gorgonae* is distinguished from *Pseudocheirodon affinis* by the presence of spines on the anal fin of males, fewer maxillary teeth and longer maxillary bone. A key is provided to distinguish the genera *Compsura*, *Cheirodon*, *Odontostilbe* and *Pseudocheirodon*.

Over 2,800 specimens from 54 Panamanian and Costa Rican collections were utilized.

The number of lateral line pores of *C. gorgonae* increases in a westward direction and this may be related to the shorter rivers of steeper gradient and more turbid waters in the rainy season in western Panamá.

The number of lateral line pores of *P. affinis*, also quite variable (7-33), showed a random rather than clinal variation. Both the above species, when sympatric, exhibit nearly the same average number of lateral line pores, which suggests an adaptation to the same environmental factors.

The length of the maxillary bone of *C. gorgonae* decreased from east to west, whereas in *P. affinis* the situation was reversed. No hypothesis could be offered for this latter relationship.

Los peces de los géneros *Pseudocheirodon* y *Compsura*, de los Cheirodontinae, son frecuentes en aguas territoriales de Panamá y Pacífico sur de Costa Rica; su tamaño es muy reducido (hasta 60 mm 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 entre los 30 y los 100 m, con excepción de *P. terrabae* que ha sido colectado en alturas hasta de 800 m. Por sus características externas se les confunde frecuentemente entre sí (*C. gorgonae* y *P. affinis*,

* Departamento de Biología, Universidad de Costa Rica, Costa Rica.

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 quiro dontino 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 escamas modificadas en *C. gorgonae*.

El análisis preliminar del material colectado (2,800 especímenes aproximadamente) mostró que en realidad existen pocas características diferentes entre estas dos entidades taxonómicas, pero sí las suficientes para hacer el reconocimiento definitivo de estos dos géneros.

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

RESEÑA PALEOGEOGRÁFICA: La paleogeografía de la zona de distribución de las especies en estudio corresponde en parte a la región denominada Orógeno Sur-Centroamericano (DENGO, 4); 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: i.) 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. ii.) Durante el Cretáceo hubo gran actividad volcánica que, junto con la erosión, aportó 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. iii.) Entre el Cretáceo 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 (14) denominó Isla de Guanarivas. iv.) En el Eoceno Superior (50 millones) el espolón de Panamá se hundió haciendo desaparecer la Isla de Guanarivas. v.) 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. vi.) En el Mioceno la actividad volcánica de la nueva cordillera determinó la formación de conos volcánicos en su extremo sur (Panamá). vii.) En el Plioceno (10 millo-

nes o principios del Cuaternario, Pleistoceno, 2 millones) 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. viii.) El Territorio de Panamá alcanzó su extensión máxima en este período (un tercio más de la 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. ix.) 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 (HISTORIA): Los géneros *Pseudocheirodon* y *Compsura* se incluyen en el orden Cypriniformes del superorden Ostariophysi, éste 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 *physis*, vejiga) llamada "Aparato de Weber". GREENWOOD *et al.* (9) presentaron un análisis sistemático de este superorden recientemente.

La sub-familia Cheirodontinae pertenece a la familia Characidae; EIGENMANN (5) consideró homogéneo y primitivo al grupo de los quirodotinos, distinguibles por su pequeño tamaño y por sus dientes cónicos o multicúspides en una sola fila en ambas mandíbulas. Sin embargo, BÖHLKE (1) concluyó que este conjunto de unos cuarenta y tres géneros es de origen polifilético. Para mostrar esta diversidad de los "Cheirodontinae", sugirió ocho nuevas tribus. Mientras no se haga un estudio exhaustivo de cada uno de los géneros de la familia Characidae para situar a los quirodotinos en su respectiva línea evolutiva, debe mantenerse la denominación de Cheirodontinae.

El género *Odontostilbe* fue descrito por COPE (3) en 1870 con la especie *fugitiva*. Como la mayoría de los quirodotinos, 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. Se ha descrito ocho especies de las cuales dos posiblemente no pertenecen a este género (EIGENMANN, 6). BUSSING (2), al identificar un nuevo caracino del sur de Costa Rica, encontró que esta nueva especie, de acuerdo con 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 dien-

tes premaxilares y maxilares. LOFTIN (13) hace mención de algunos especímenes de *P. affinis* del oeste de Panamá con línea lateral también completa.

Girard en 1854 (EIGENMANN, 6) describió al género *Cheirodon* con base en el tipo *Cb. pisciculus*. EVERMANN y GOLDSBOROUGH (8) aumentaron el grupo de los quirodontinos con la nueva especie *Cb. gorgonae*, posteriormente incluida dentro del género *Compsura* (MEEK y HILDEBRAND, 16). La especie *Cb. insignis* descrita por Steindachner en 1880 (EIGENMANN, 6) cuya distribución comprende las cuencas de los Ríos Atrato y Magdalena (Colombia), dio origen a otro problema taxonómico en este grupo. EVERMANN y GOLDSBOROUGH (8) informaron sobre un ejemplar de 39 mm de longitud estándar clasificado como "*Cb. insignis*" que fue colectado en una 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 *Cb. insignis*, si bien como especie es válida, no se encuentra en el istmo. El material identificado por EIGENMANN en 1916 (7) como *Cheirodon insignis* fue colectado cerca de la represa Gorgona en la Zona del Canal y correspondía en parte a especímenes de *Compsura gorgonae* y posiblemente de *P. affinis*, según corroboración del mismo autor y de HILDEBRAND (10). De lo anterior se deduce que la confusión al identificar como *Cb. insignis* a otros caracinos de Panamá parte de que EVERMANN y GOLDSBOROUGH (8) designaron un ejemplar de *P. affinis* como *Cb. insignis* y de hecho introdujeron "ficticiamente" esta especie de Colombia en Panamá. BÖHLKE (1) asignó al género *Cheirodon* las formas descritas bajo el nombre genérico de *Pseudocheirodon* ya que no consideró como suficiente el carácter de "ausencia de interhemales agrandados" para separar este último género; basó además su decisión en el hecho de que aun dos especies de *Cheirodon* (*Cb. stenodon* y *Cb. microdon*) presentan también interhemales muy pequeños. Al respecto también recalca BÖHLKE (1) que el tamaño de los interhemales muestra una verdadera "gradación" por cuanto hay especies de *Cheirodon* con interhemales muy desarrollados (*Cb. piaba*) y otras con esas estructuras muy pequeñas (como en las especies ya mencionadas *Cb. stenodon* y *Cb. microdon*). BUSSING (2) prefiere no aceptar la inclusión de las formas de *Pseudocheirodon* en el género *Cheirodon*; sus argumentos 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, convirtiéndose así en el género con mayor extensión hacia el 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.

MEEK y HILDEBRAND (16) 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 las vertientes del Pacífico y del Atlántico de Panamá y el Pacífico sur de Costa Rica. Se relacionan directamente con *Cheirodon*, *Odontostilbe* (16) y con *Compsura* (estudio presente). 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 (1), las especies de *Pseudocheirodon* deben incluirse en el género *Cheirodon* por las razones expuestas en el análisis anterior de este género. BUSSING (2) 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 radios 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 (7) también hace la observación de que las dos especies (*Ch. stenodon* y *Ch. microdon*), a las que se refiere BÖHLKE (1), 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, considero en el presente estudio a las formas *affinis* y *terrabae* como pertenecientes al género *Pseudocheirodon* y no al género *Cheirodon*.

El género *Compsura* fue descrito por EIGENMANN (6) en 1915 con el tipo *heterura*, haciendo referencia, en forma especial, a las características peculiares que lo diferencian del género cercano *Cheirodon*. MEEK y HILDEBRAND (16) denominaron *Compsura gorgonae* a la especie anteriormente designada por EVERMANN y GOLDSBOROUGH (8) 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 de este género: *C. heterura* y *C. gorgonae*; aunque BÖHLKE (1) opina que estas dos especies deben considerarse como una sola; habitan regiones muy distantes entre sí: *C. heterura* se encuentra en el Brasil occidental, en los Ríos San Francisco, Barreiras e Itapicurú, Queimadas, y *C. gorgonae* desde el noroeste de Colombia, en la cuenca del Río Atrato hasta la región del Pacífico sur de Costa Rica.

MATERIAL Y METODOS

COLECCIONES: El material empleado en esta investigación procede principalmente de la región Pacífico 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 Nacional de los Estados Unidos (USNM) y el Museo de la Academia de Ciencias Naturales de Filadelfia (ANSP), EUA. También se utilizaron 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., Car-

los Mata R., Jay Savage y Norman J. Scott; éste último material se encuentra depositado en el Museo de Historia Natural de Los Angeles, California, EUA y en el Museo de Zoología del Departamento de Biología, Universidad de Costa Rica.

Se dispuso de una muestra bastante representativa procedente de las dos vertientes de Panamá y de la zona Pacífico sur de Costa Rica (cuencas de Coto, Térraba y Turrubares); 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 de California del Sur durante los años 1964-1965 con autorización del Departamento de Biología de la Universidad de Costa Rica.

La determinación de las cuencas en Panamá se basa en el estudio de LOFTIN (13), quien define como "cuenca" 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 o oeste, mientras que en el Atlántico se establecieron sólo 9, de oeste a este; la distribución en Costa Rica de las formas en estudio abarca tres cuencas, determinadas por Bussing (comunicación personal) en el Pacífico sur (Fig. 1). Esta división hidrográfica sirvió de base para la comparación de poblaciones de acuerdo con las características que se explican más adelante en el capítulo de Resultados. Se examinaron 2,753 especímenes de Panamá, divididos de la siguiente forma: 34 colecciones de *Compsura gorgonae*, 17 de *Pseudocheirodon affinis* y 70 especímenes de Costa Rica provenientes de 9 colecciones, 3 de *C. gorgonae* y 6 de *P. terrabae*. Solamente el 20% 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 la mayoría de ellos estaba dañada.

LOCALIZACIÓN DE LOS LUGARES DE COLECCIÓN: La información para cada lugar de colección comprende los siguientes datos y aparecen enumerados en la descripción en ese mismo orden: número de colección, provincia, localidad, elevación (en paréntesis), nombre del colector (en colecciones de Costa Rica) y fecha de colección; las especies se indican de la siguiente manera: *C.* (*Compsura gorgonae*), *P.* (*Pseudocheirodon affinis*) y *Pt.* (*P. terrabae*). También se hace uso de las siguientes abreviaturas: CI (Carretera Interamericana), HL (Horace Loftin y colaboradores), WAB (William A. Bussing), OB (Oscar Blanco B.), CM (Carlos Mata R.), JMS (Jay M. Savage) y NJS (Norman J. Scott). Todas las colecciones asignadas con (HL) proceden de Panamá, las de Costa Rica se denominan (UCR). Las distancias se expresan en kilómetros y las elevaciones en metros. Los lugares de colección se agrupan en cuencas (Fig. 1) de acuerdo con la división zoogeográfica para la ictiofauna de Panamá, (LOFTIN, 13), y Costa Rica (CO=Coto, TE=Térraba, TU=Turrubares; Bussing comunicación personal).

PANAMA - PACIFICO

CUENCA 21

- HL—72 Chiriquí, quebrada 8 km al oeste de David, junto a CI (menos de 100 m); 2 Dic. 1961. C
- HL—74 Chiriquí, quebrada 18 km al oeste de David junto a CI (50 m); 2 Dic. 1961. C
- 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 (60 m); 16 Dic. 1961. C
- HL—84 Chiriquí, quebrada (puente) en el camino a Boquete a 11 km de David (250 m); 16 Dic. 1961. C

CUENCA 20

- HL—61 Chiriquí, Río San Félix 3.2 km al oeste de Remedios junto a CI (menos de 30 m); 18 Nov. 1961. C
- HL—62 Chiriquí, quebrada a 200 m de la unión del camino de San Félix con la nueva CI (50 m); 18 Nov. 1961. C
- HL—63 Chiriquí, entrada del Río San Félix cerca del puente de la nueva CI (40 m); 18 Nov. 1961. C
- HL—71 Chiriquí, quebrada cerca de la Chorchá junto a CI (30 m); 1º Dic. 1961. C

CUENCA 17

- HL—39 Veraguas, quebrada a 30 km de Santiago junto a CI (50 m); 21 Dic. 1961. C
- HL—40 Veraguas, quebrada a 32 km al oeste de Santiago junto a CI (80 m); 28 Oct. 1961. C
- 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, junto a CI (100 m); 4 Ene. 1962. C

CUENCA 16

- HL—37 Veraguas, quebrada a 20 km al oeste de Ocú junto a CI (100 m); 21 Oct. 1961. C
- HL—90 Veraguas, Río San Pedro 10 km al norte de la Peña junto a la nueva CI (80 m); 4 Ene. 1962. C
- HL—95 Veraguas, quebrada (puente) en camino a San Francisco a 8 km al norte de Santiago (60 m); 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 junto a CI (150 m); 28 Ene. 1962. C
- HL—105 Veraguas, quebrada a 18 km al oeste de Santiago junto a CI (100 m); 28 Ene. 1962. C

CUENCA 11

- HL—24 Coclé, quebrada a 8 km al oeste de Aguadulce junto a CI (casi nivel del mar); 15 Oct. 1961. C y P
- HL—26 Herrera, quebrada a 9.6 km de CI por el camino a Chitré (menos de 100 m); 20 Oct. 1961. C
- HL—27 Herrera, quebrada a 11.2 km de CI por camino a Chitré (menos de 100 m); 20 Oct. 1961. C

- HL—35 Herrera, quebrada a 11.2 km de CI por camino a Ocú (60 m); 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 por CI (menos de 100 m); 25 Feb. 1962. P

CUENCA 12

- HL—07 Los Santos, Río Estibaná, a 21 km de Sabana Grande, cerca de Macaracas (80 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 Chitré. 21 Oct. 1961. C

CUENCA 10

- HL—21 Coclé, quebrada a 3.2 km al este de Natá junto a CI (menos de 100 m); 15 Oct. 1961. C
- HL—22 Coclé, quebrada a 8 km al este de Natá por CI (menos de 100 m); 15 Oct. 1961. C
- HL—118 Coclé, Río Churubé (puente) 22 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 junto a 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 junto a CI (casi al nivel del mar); 11 Mar. 1962. P
- HL—127 Panamá, Río Corona (puente) en CI a 5 km al este de San Carlos (50 m); 11 Mar. 1962. C
- HL—136 Panamá, Río Las Lajas (puente) en CI al este de San Carlos (60 m); 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 Ago. 1962. C

CUENCA 7

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

CUENCA 6

HL—132 Panamá quebrada a 6.4 km al oeste de El Llano por CI (casi a nivel del mar); 17 Mar. 1962. P

PANAMA - ATLANTICO

CUENCA 5

HL—172 Coclé (nacimiento del Río Coclé del norte), cerca de Tambo y Toabré (500 m); 15 Set. 1962. C

COSTA RICA - PACIFICO

CUENCA COTO (Co)

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. P†

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—108 Puntarenas, quebrada a 9.7 km S del pueblo de 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 (80 m); WAB, OB; 5 Ene. 1967. P†

CUENCA TÉRRABA (Te)

UCR—112 Puntarenas, quebrada 200 m al SE de Río Salamá Nuevo en CI (menos de 20 m); WAB, OB; 5 Ene. 1967. P†

UCR—114 Puntarenas, quebrada a 2 km al SO de Palmar Sur en CI (menos de 20 m); WAB, OB; 6 Ene. 1967. P†

UCR—300 San José, San Isidro de El General, quebrada detrás del Matadero Municipal (680 m); CM; 28 Dic. 1968. P†

CUENCA TURRUBARES (Tu)

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. P†

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 en épocas de lluvia. La temperatura del agua fue siempre superior a 25 C. El ancho de estos ríos y quebradas variaba entre 1.5 y 17 m y la profundidad de captura generalmente fue entre 0.3 y 1 m con una velocidad de flujo moderada. El fondo era arenoso, con rocas y lodo en algunos casos y la vegetación 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 260 m de altura, con excepción de una localidad en Panamá a 500 m (HL-172, Río Coclé del Norte, Colón, vertiente Atlántica) y otra en Costa Rica a 680 m (UCR-300, San Isidro de El General, San

José, vertiente Pacífica). Aunque en este estudio no se colectó especímenes de la cuenca del río Chagres (Atlántico), MEEK y HILDEBRAND (16) 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 (Fig. 2) y en 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 se les encontró en ríos con elevaciones mayores de 150 m.

MEDIDAS Y RECUENTO DE ESTRUCTURAS: Las medidas y el recuento de estructuras se efectuaron con base en el ya difundido método de HUBBS y LAGLER (11). Se estudió inicialmente 16 características morfológicas en una muestra de unos 100 individuos de las dos especies y se comprobó que sólo las cuatro siguientes características variaban en forma considerable: a.) número de poros de la línea lateral; b.) longitud del maxilar; c.) profundidad del pedúnculo caudal; y d.) profundidad máxima del cuerpo, por lo que se decidió estudiar sólo estas cuatro características, además de incluir la longitud estándar en aquellos ejemplares que mostraban las mejores condiciones (alrededor de 500 entre las tres especies). Para determinar la longitud del maxilar se tomó como límites de referencia el extremo ínfero-posterior del hueso y el punto de contacto del maxilar con el premaxilar (Fig. 3). 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 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 recuento de las vértebras, considerando el urostilo como la última vértebra; este método fue de gran utilidad para determinar características óseas de difícil observación aún bajo el microscopio estereoscópico, tales como los radios de las aletas, espinas en la aleta anal (en machos de *C. gorgonae*), dientes, etc. Se utilizó el método de diafanización con tinción de especímenes (TAYLOR, 19) para el estudio de las estructuras óseas y la dentición, especialmente para el recuento 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 alizarina.

MÉTODO ESTADÍSTICO: Para determinar la variación en el número de poros y en la longitud del maxilar en las dos especies estudiadas, se calculó la desviación estándar y el error estándar (límites de confianza), con base en los procedimientos de HUBBS y PERLMUTTER (12).

RESULTADOS Y DISCUSION

SISTEMÁTICA: En este trabajo se reconoce como distintos los cuatro géneros considerados, *Cheirodon*, *Pseudocheirodon*, *Compsura* y *Odontostilbe*, rechazándose la inclusión de *Pseudocheirodon* en el género *Cheirodon* propuesta por BÖHLKE (1), y siguiendo en esto la opinión de BUSSING (2). *Pseudocheirodon* difiere de *Cheirodon*, el género más próximo, por la ausencia de ganchos en los radios de las aletas; por tener pocos radios interhemales (5 ó 6); y por tener los interhemales en los machos maduros normales y no agrandados. Aparte de las diferencias ya anotadas entre *Cheirodon* y *Compsura*, *Pseudocheirodon* se diferencia de *Compsura* por ser peces más grandes y más robustos; por tener escamas normales en la base de la aleta caudal; 3 a 5 dientes maxilares (vs. 2 ó 3); radios anales más cortos; y por carecer de ganchos en las aletas. De la anterior diferenciación se deriva la siguiente clave:

CLAVE DE GÉNEROS

- 1a. Radios de las aletas anales, ventrales y caudal (en machos) desprovistos de ganchos; escamas normales 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 a veces 3
- 3^a. 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*

Compsura

DIAGNOSIS: Peces muy pequeños que pueden medir hasta 37 mm, siendo por esta característica los caracinos más pequeños en Centroamérica. Cuerpo comprimido, perfiles dorsal y ventral más o menos con la misma curvatura, proceso occipital ancho y corto (Fig. 5). 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 a 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 posteroventralmente; aleta adiposa bien desarrollada; interhemales cubiertos por escamas en ambos sexos; en algunos machos y algunas hembras, tres filas de escamas modificadas agrandadas lateralmente con respecto a las normales (Fig. 4) 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 bifurca-

dos 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 vejiga natatoria cubierta por una membrana delgada formando unseudotímpano 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.

ESPECIES: El género *Compsura* presenta dos especies, *C. heterura*, de la cuenca del Río San Francisco en Brasil y *C. gorgonea*, de las dos vertientes de Panamá y posiblemente en el NO de Colombia, cuenca del Río Atrato. Aunque BÖHLKE (1), 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 detallado 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. gorgonea* y con los datos obtenidos en la literatura (EIGENMANN, 6) para la especie *C. heterura*. La única diferencia observada, además de la gran separación geográfica de las poblaciones estriba en una modificación poco consistente de las escamas de la base de la aleta caudal en *C. gorgonea*. 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 (1), se podría pensar en la posibilidad de reunir esas dos especies, después de un estudio exhaustivo, en una sola.

Pseudocheirodon

DIAGNOSIS: Peces pequeños de 20 a 60 mm 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 aleta dorsal (Fig. 6). 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 con 7 a 9 cúspides, generalmente reducidas en los últimos dientes maxilares y los 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 aletas ventrales y anterior al origen de la aleta anal. Aleta adiposa presente. 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 seudotímpano triangular. Mancha conspicua romboidal en la base de la aleta caudal.

ESPECIES: Las dos especies estudiadas del género *Pseudocheirodon* presentan distribuciones geográficas bien definidas y a su vez perfectamente separadas una de la otra (Fig. 7). Las características taxonómicas de ambas especies *P. affinis* y *P. terrabae*, difieren notablemente de la mayoría de las especies afines del género *Cheirodon* al cual estuvieron asociadas, y se pueden resumir como sigue: *P. affinis*, línea lateral incompleta, raras veces completa; radios anales divididos 19-20; dientes maxilares 3-4, generalmente 3; *P. terrabae*, línea lateral completa, raras veces incompleta; radios anales divididos 21-22; dientes maxilares 3-6, generalmente 5.

VARIACION INTRAESPECIFICA

Compsura gorgonae posee una distribución geográfica bastante restringida (Fig. 8), habitando en altitudes que varían entre 10 y 650 m. 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.

VARIACIÓN EN EL NÚMERO DE POROS DE LA LÍNEA LATERAL: Las poblaciones presentan en general bastante variabilidad en cuanto a este carácter, así, en una misma colección se encontró individuos con un número de poros en la línea lateral que variaba de 9 a 33. En conjunto, se observó claramente una tendencia a aumentar en el número de poros conforme las poblaciones se desplazaban de este a oeste (Cuadro 1). 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.

CUADRO 1

Variación en el número de poros en la línea lateral de *C. gorgonae* en Panamá.

Cuenca	Localidad (provincia)	Variación*	
9 y 10	Coclé-Panamá	8-16 (11)	Este
11	Herrera-Coclé	6-14 (9.56)	
12	Herrera.-Los Santos	10-22 (13)	
16	Veraguas	7-21 (11.68)	
17	Veraguas	9-20 (13.26)	
20	Chiriquí	10-32 (21)	
21	Chiriquí	13-34 (24.19)	Oeste

* Promedio entre patétesis.

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 observa que sus ríos son generalmente cortos, con pendientes bastante abruptas, 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, Provincia de Darién, 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 funciona como un posible "detector de objetos a distancia". De acuerdo a una de las funciones que le atribuye LOWENSTEIN (15) a este órgano, 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, presentan un promedio de 34 poros en la línea lateral; estos peces fueron colectados en un riachuelo (nacimiento del Río Coclé del Norte) de aguas muy turbias y rápidas, de fondo de piedra y a una altura de 500 m. Este hecho vendría a apoyar la explicación sobre el aumento en el número de poros de la línea lateral como un proceso adaptativo a las condiciones del medio ambiente.

VARIACIÓN EN LA LONGITUD DEL MAXILAR: En este caso la longitud del maxilar se consideró como la distancia entre el punto medio de la concavidad inferior y el extremo posterior del mismo maxilar (Fig. 3). La variación, aunque no muy evidente, presenta un ámbito de 5.0 a 8.1 mm 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. El largo del pedúnculo caudal fue, de los caracteres escogidos, el que varió en menor proporción: 13.93% a 16.25%, variación que no considero significativa para atribuirla a factores ambientales como podría suceder con la diferencia en el número de poros de la línea lateral.

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. 4). 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. 4). NELSON (18), al referirse al origen de los glandulocódinos (Ostariophysii, Characidae), considera aceptable la tesis de BÖHLKE (1), 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; de este mismo estudio de Nelson se deduce que estas modificaciones de carácter glandular no son muy evidentes en todos los individuos del género, lo que confirmaría los resultados obtenidos en el presente trabajo. En Glandulocaudini y Xenurobryconini estas modificaciones corresponden generalmente a áreas con estructuras glandulares de diversas formas especiales tubulares.

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

ESPINAS EN 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 tercero o cuarto radio, en la parte posterior de la bifurcación de los radios; los dos o tres últimos radios anales no tienen espinas (Fig. 9). 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 seme-

jante en todas las aletas y corresponde más o menos con el ancho o grueso del radio mismo. 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 (1), afirma que estos ganchos en los radios caudales ocurren relativamente en pocas especies de caracinos; NELSON (18), encontró dichas estructuras, además de en la aleta anal que siempre las presenta, en las pélvicas y caudales de varios géneros del grupo glandulocódino, entre otros, *Corynopoma*, *Gephyrocharax* y *Compsura*, siendo *Acrobrycon* el único género en que determinó ganchos en la aleta dorsal. Otros géneros de caracinos presentan esta clase de estructura sólo en las aletas anales y 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.

CONFIGURACIÓN DE LA ALETA ANAL: La aleta anal es diferente en cada sexo. En los machos se presenta de forma casi rectangular y se caracteriza por la poca diferencia que hay en la longitud de los radios: del segundo al sétimo los radios son más largos, y a partir del octavo o noveno, hasta el vigésimo inclusive, son más o menos de igual tamaño. La aleta anal de las hembras presenta un ángulo más agudo en su extremo anterior libre, ocasionado por la mayor diferencia en la longitud entre los cuatro primeros radios y los restantes; a partir del décimoprimer o la longitud es aproximadamente la mitad con respecto a los más largos (Fig. 9).

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.

VARIACION INTRAESPECIFICA

Pseudocheirodon affinis se encuentra sólo en Panamá, con los siguientes límites: en la vertiente del Pacífico, del Río San Pedro (provincia de Veraguas) al Río Tuira (Darién), y en la cuenca del Río Chagres en la vertiente Atlántica. Las colectas se hicieron en altitudes que variaron entre 35 y 100 m con un total de 800 especímenes. 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 se pudo analizar sólo unos 200 individuos, correspondientes a 14 estaciones.

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 muy variable; así por ejemplo, en una misma pobla-

ción se encontró 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 (Cuadro 2).

CUADRO 2

Variación en el número de poros en la línea de P. affinis en Panamá

Cuenca	Localidad (provincia)	Variación*
16	Veraguas	7-33 (12.0)
11	Herrera-Coclé	8-20 (10.0)
9 y 10	Coclé-Panamá	8-33 (12.0)
6 y 7	Panamá	6-23 (12.0)

* Promedio entre paréntesis.

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 en Panamá y un ámbito de variación correspondiente de 3.7 a 6.2%; así, en las muestras de la cuenca 6 (este) el promedio para este carácter es de 4.34%, mientras que en la cuenca 16 (oeste) es de 5.25% (Fig. 13). No podría justificar en este estudio la razón por la que estos peces presenten un maxilar de mayor tamaño en la región este de Panamá por cuanto 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 porque no conté con especímenes frescos para el análisis del contenido de estómagos y determinar una posible relación de ese aumento con la clase de alimentación.

COMPARACIONES ENTRE *C. GORGONAE* Y *P. AFFINIS*

NÚMERO DE POROS: Esta característica en *C. gorgonae* mostró un incremento en las poblaciones de Panamá con una dirección de este a oeste (Fig. 10); 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. Los cálculos estadísticos (Figs. 10, 11, 12 y 13) se realizaron con base en muestras de 30 individuos.

La variación encontrada en la cuenca 9 fue entre 9 y 15 poros, con un promedio de 9.6. Con excepción de los individuos de la cuenca 11, las muestras de las restantes cuencas presentan un aumento en este carácter hasta alcanzar su máximo valor en las poblaciones de la cuenca 21 (Chiriquí). En esta 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 *P. affinis* (Fig. 11), los ámbitos de variación para este carácter fueron mayo-

res que en la especie anterior, y en las cinco cuencas estudiadas, los individuos de tres de ellas presentan una diferencia muy marcada (9 a 23, 7 a 26 y 8 a 33), pero sus promedios son muy semejantes (10.0 a 13.2). Lo más significativo de la variación de este carácter es la semejanza en el promedio entre las dos especies (Cuadro 3).

CUADRO 3

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

Cuenca	Promedio		Variación	
	<i>C. gorgonae</i>	<i>P. affinis</i>	<i>C. gorgonae</i>	<i>P. affinis</i>
9 y 10	11.0	12.0	8-16	8-33
11	9.50	10.0	6-14	8-20
16	11.50	12.0	7-21	7-33

En la mayoría de las colecciones de estas cuencas, las dos especies son simpátricas y al mostrar promedios casi iguales, se corrobora 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 lateral, aunque, como vemos en el mismo cuadro, los ámbitos de variación son mayores en *P. affinis*.

De acuerdo con DICE y LERAAS (5), cuando las representaciones gráficas para dos errores estándar (barra sombreada en los gráficos) apenas se sobreponen, esto indica una "variación significativa" del carácter en estudio. Con base en lo anterior, se analiza seguidamente el gráfico para variación en el número de poros de la especie *C. gorgonae* (Fig. 10); 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 de los 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.) cuencas 17 y 12; b.) cuencas 16, 10 y 9; y c.) cuenca 11. Los individuos de la cuenca 11 difieren significativamente de los individuos de los bloques a y b. El grupo b 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 de éstos o sea una línea lateral completa.

LONGITUD DEL MAXILAR: Los resultados obtenidos al comparar los gráficos correspondientes a la longitud del maxilar en *C. gorgonae* y *P. affinis* (Figs. 12 y 13) muestran claramente diferencias considerables entre ambas especies y el por qué este carácter es 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 la Fig. 10 observamos que en *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. 12). 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 interpretar este aumento del maxilar como una adaptación a ciertos factores limitantes (clase de alimentación) por no haberse estudiado este carácter en el presente trabajo. Lo que sí puede establecerse es que esta especie presenta variaciones considerables en cuanto a longitud del maxilar y así, si observamos la representación gráfica para las desviaciones estándar correspondientes a las cuencas 21, 20, 11 y 10, se corrobora ese aumento.

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 escamas de cuatro diferentes partes del cuerpo: línea lateral; entre la línea lateral y base de la aleta anal; región media del pedúnculo caudal; base de la aleta caudal. Se observó lo siguiente (Fig. 14): *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; 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.

FORMA Y NÚMERO DE DIENTES: Los dos géneros presentan una sola fila de dientes diminutos y multicúspides en ambas mandíbulas, pero su forma, especialmente la de los pre-maxilares, los diferencia notoriamente. *Compsura* tiene dientes puntiagudos con una cúspide central prominente y tres gradualmente más pequeñas a ambos lados, mientras que en *Pseudocheirodon* son más romos y de 6 a 7 cúspides más o menos de igual tamaño. En ambas especies los dientes mandibulares son más redondeados que los premaxilares. Como ya se indicó, el número de dientes también varía, siendo otro carácter distintivo a nivel genérico: *Compsura*, 4 a 5 premaxilares (generalmente 4), 2 a 3 maxilares (generalmente 2); *Pseudocheirodon*, 4 a 6 premaxilares (generalmente 5), 3 a 6 maxilares (generalmente 4).

DISPERSION 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 hicieron su aparición en Panamá y Costa Rica en tiempos muy recientes, Pleistoceno Superior y Reciente, por cuanto su especiación y distribución en Costa Rica ha sido mínima. Se ha llegado a tal conclusión al comparar los procesos radiativos de éstos 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, 17); en general, se considera que las formas pertenecientes a la familia Cichlidae hicieron su ingreso a la Centro América Nuclear al final del Cretáceo. En cuanto a los barbudos, el género *Rhamdia* es el de mayor variación en esta zona, con 20 especies, algunas de las cuales llegan hasta Guatemala y México; estos pimelódidos posiblemente son posteriores a los cíclidos, después de que se estableció por completo el puente Costa Rica-Panamá. 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 a la del resto del país; los géneros presentes tienen una o muy pocas especies y representan el límite norte de esas formas provenientes del sur.

AGRADECIMIENTOS

Deseo manifestar mi agradecimiento al Prof. William A. Bussing por su constante asesoramiento en la realización de este trabajo y por el uso de su biblioteca, a los doctores Luis A. Fournier O., Jorge Jiménez J., José Miguel Jiménez S. y Rafael Lucas Rodríguez C. por la revisión y corrección del manuscrito. Al Dr. Horace Loftin, Florida State University, por facilitarme las colecciones de Panamá, así como a las siguientes personas que colectaron parte del material de Costa Rica: Oscar Blanco B. y doctores Jay M. Savage y Norman J. Scott, y a Carlos Mata R. por la elaboración de las figuras.

RESUMEN

En este trabajo se estudió aproximadamente 2,800 ejemplares de 54 colecciones procedentes de Panamá y del Pacífico sur de Costa Rica; 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 el macho; número reducido de dientes en el maxilar; y longitud mayor de esta estructura. Se incluye una clave para los géneros *Compsura*, *Cheirodon*, *Odontostilbe* y *Pseudocheirodon*.

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 probable-

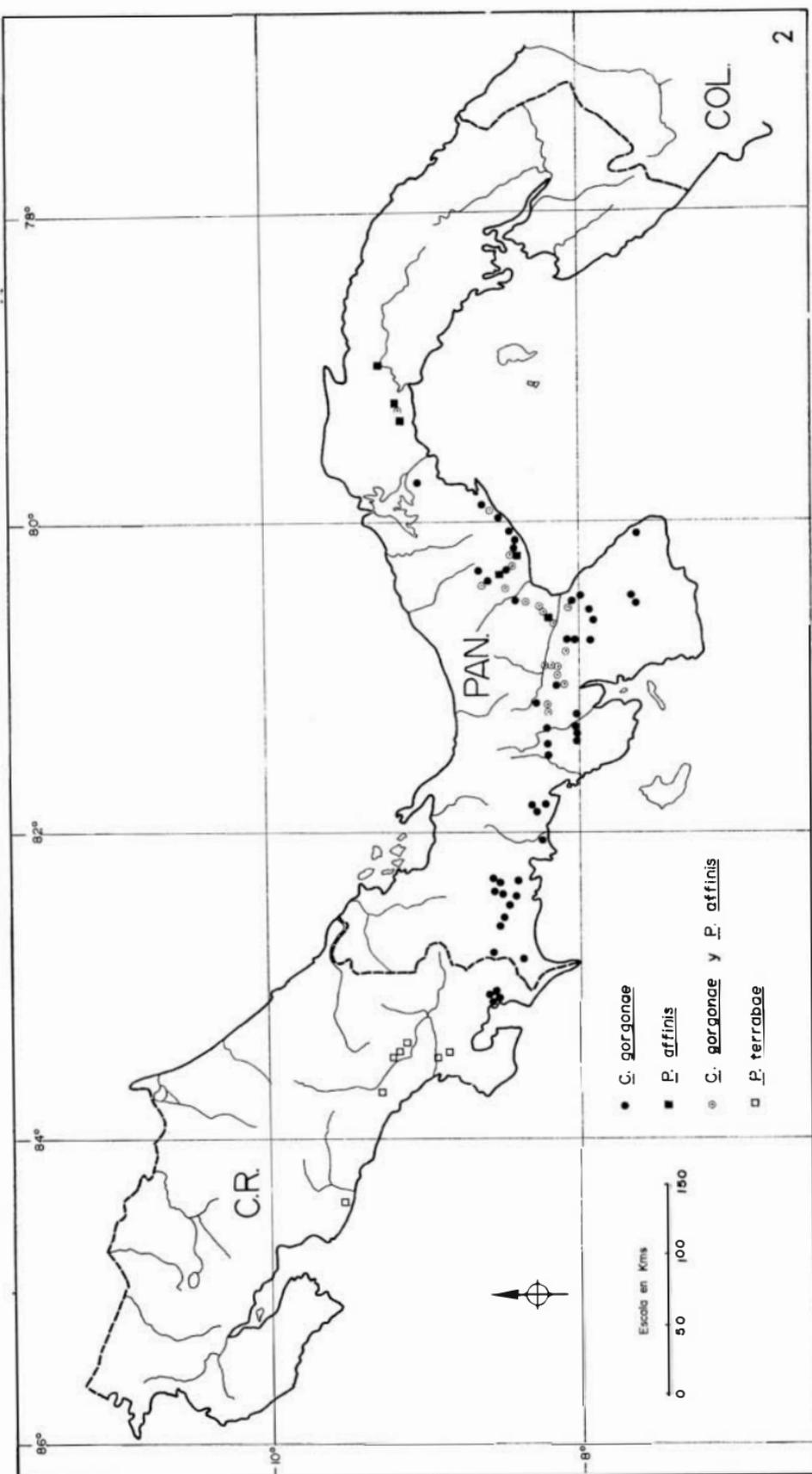
mente se deba a una adaptación de estos peces al ambiente: los ríos de esta región son más cortos, de pendiente mayor y con aguas muy turbias en la época lluviosa. Los peces del este de Panamá exhiben menos poros (menos del 50% del número que presentan los individuos del oeste). Se determinó una variación en el número de poros de *P. affinis* de 7 a 33, pero no se relaciona con variaciones geográficas. Cuando se encontraron simpátricas estas especies presentaron un promedio en el número de poros casi igual, lo que indica probablemente una adaptación similar a algún factor ambiental. El análisis de variación en la longitud del maxilar mostró 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.

REFERENCIAS

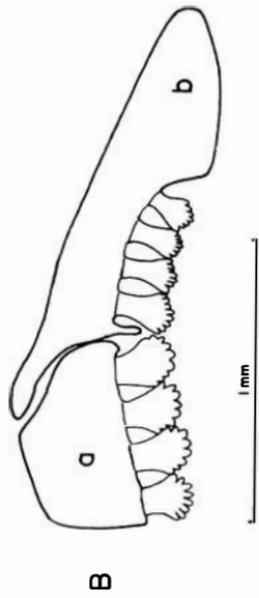
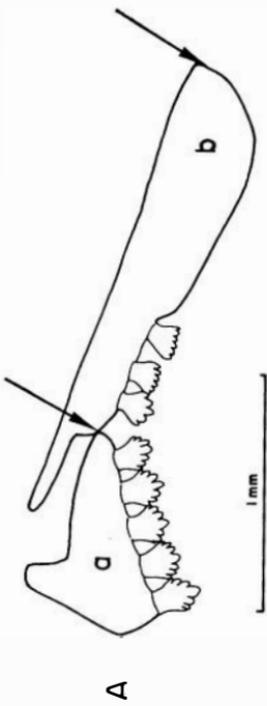
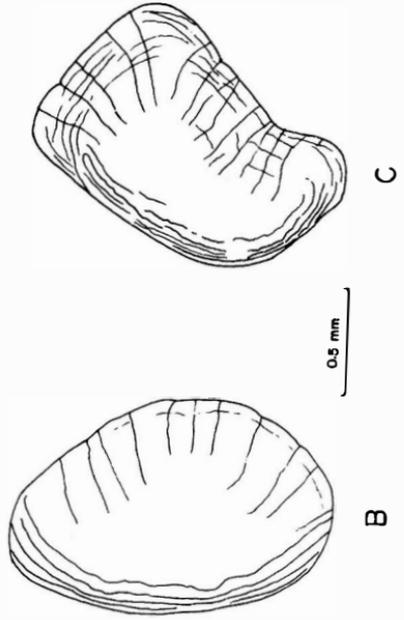
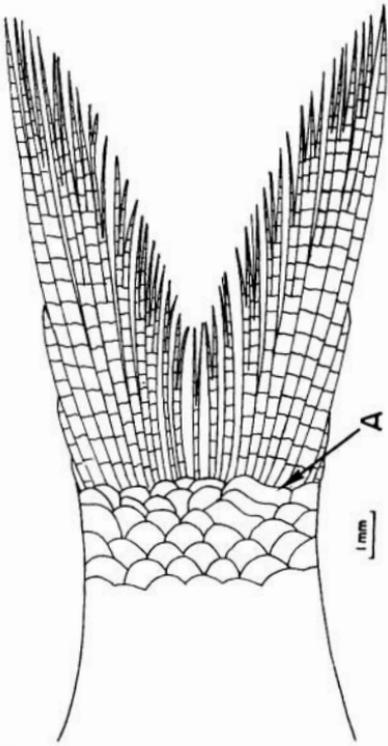
1. BÖHLKE, J. E.
1954. *Studies in the phylogeny and systematics of fishes of the family Characidae*. Tesis doctoral sin publicar. Stanford University, pp. 131-141.
2. BUSSING, W. A.
1966. New species and new records of Costa Rican freshwater fishes with a tentative list of species. *Rev. Biol. Trop.*, 14: 205-249.
3. COPE, E. D.
1870. Contribution to the ichthyology of the Marañón. *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 85: 559-570.
4. DENGO, G.
1962. *Estudio geológico de la región de Guanacaste, Costa Rica*. Inst. Geog. de Costa Rica, San José, Costa Rica. 112 pp.
5. DICE, L. R., & H. J. LERAAS
1936. A graphic method for comparing several sets of measurements. *Contr. Lab. Vert. Gen. Univ. Mich.*, No. 3.
6. EIGENMANN, C. H.
1915. The Cheirodontinae, a sub-family of minute characid fishes of South America. *Mem. Carnegie Mus.*, 7: 1-99.
7. EIGENMANN, C. H.
1922. The fishes of western South America. I. The freshwater fishes of north-western South America, including Colombia, Panamá. *Mem. Carnegie Mus.*, 9: 1-350.
8. EVERMANN, B. W., & E. L. GOLSBOROUGH
1909. Notes on some fishes from the Canal. *Proc. Biol. Soc. Wash.*, 22: 95-104.
9. GREENWOOD, P. H., D. E. ROSEN, S. H. WEITZMAN, & G. S. MYERS
1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131: 339-456.

10. HILDEBRAND, S. F.
1938. A new catalogue of the freshwater fishes of Panama. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 22: 250-251.
 11. HUBBS, C. L., & K. LAGLER
1958. Fishes of the Great Lakes region. *Bull. Cranbrook Inst. Sci.*, 26: 1-11.
 12. HUBBS, C. L., & A. PERLMUTTER
1942. Biometric comparison of several samples, with particular reference to racial investigations. *Amer. Nat.*, 76: 582-592.
 13. LOFTIN, H. G.
1965. *The geographical distribution of freshwater fishes in Panama*. Tesis doctoral sin publicar. Florida State University. 274 pp.
 14. LLOYD, J. J.
1963. The backbone of the Americas, tectonic history from Pole to Pole. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 2: 88-100.
 15. LOWENSTEIN, O.
1957. The sense organs: the acoustico-lateralis system, p. 153-186. En M. E. Brown, ed., *The physiology of fishes*, v. 2. Academic Press, New York.
 16. MEEK, S. E., & S. F. HILDEBRAND
1916. The fishes of the freshwaters of Panama. *Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 10: 273-276.
 17. MILLER, R. R.
1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, 1966: 773-802.
 18. NELSON, K.
1964. Behavior and morphology in the Glandulocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). *Univ. Calif. Zool.*, 75: 59-152.
 19. TAYLOR, W. R.
1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 122: 1-17.
-

Fig. 2. Distribución geográfica aproximada de las especies *Compsura gorgonae*, *Pseudocheirodon affinis* y *P. terrabae*.



- Fig. 3. Diagrama de los huesos premaxilar y maxilar en las especies A. *Compsura gorgonae* (HL-91) y B. *Pseudochelirodon affinis* (HL-105). Las flechas indican los límites que se establecieron para verificar la medida: longitud del maxilar en las dos especies. a. premaxilar, b. maxilar.
- Fig. 4. 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.



4

C

B

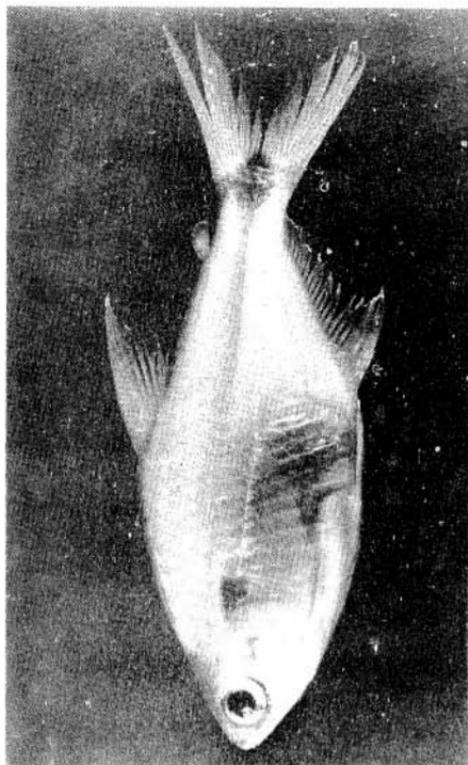
3

A

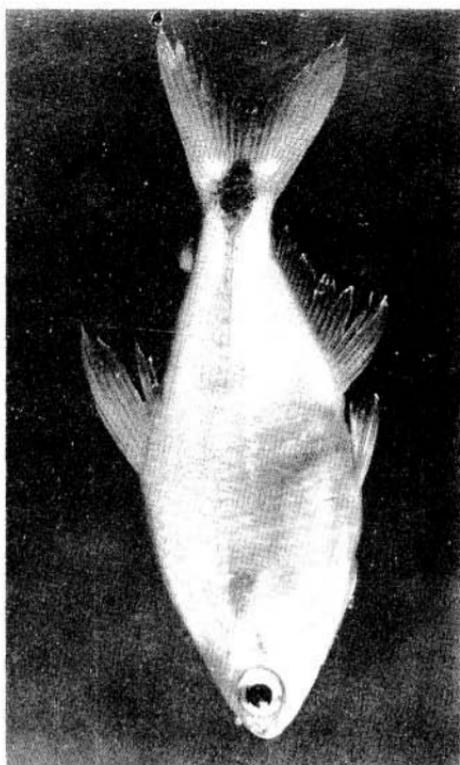
B

Fig. 5. *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.

Fig. 6. *Pseudocheiroduon 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.



♀



♂

6



5

- Fig. 7. Distribución geográfica aproximada de *Pseudocheiroduon affinis* (Panamá) y *Pseudocheiroduon terrabae* (Costa Rica).
- Fig. 8. Distribución geográfica aproximada de *Compsura gorgonae* en Panamá y Costa Rica.

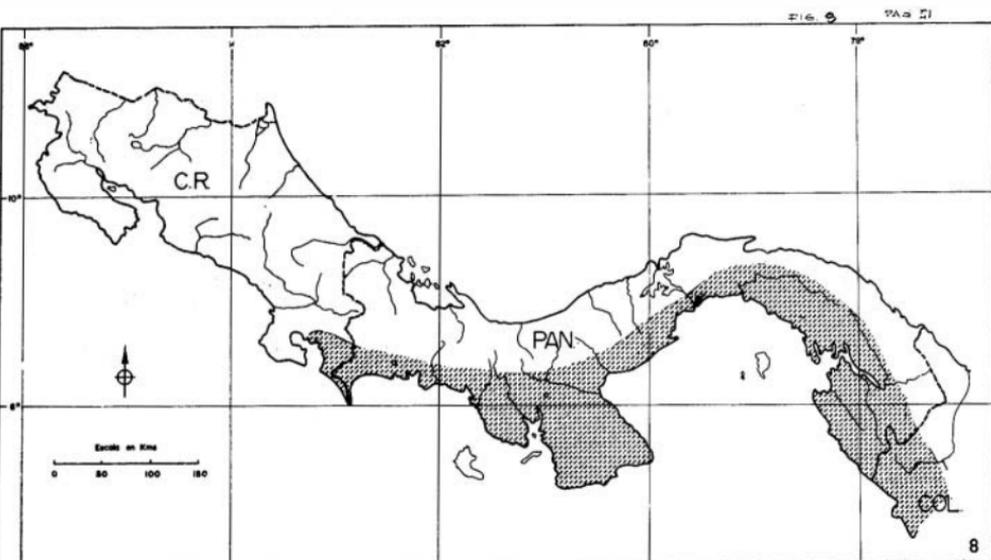
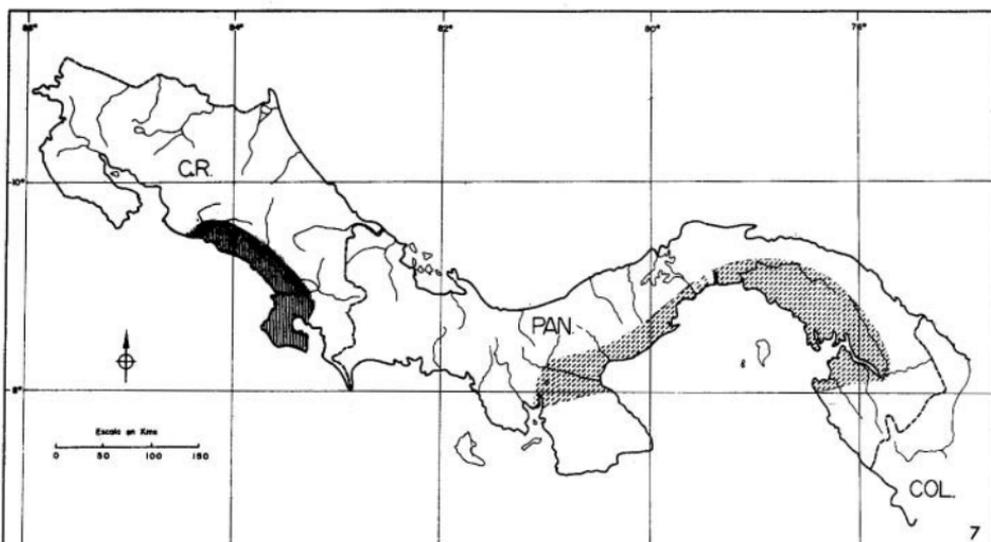
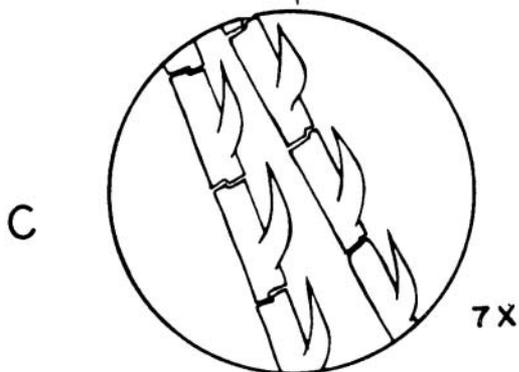
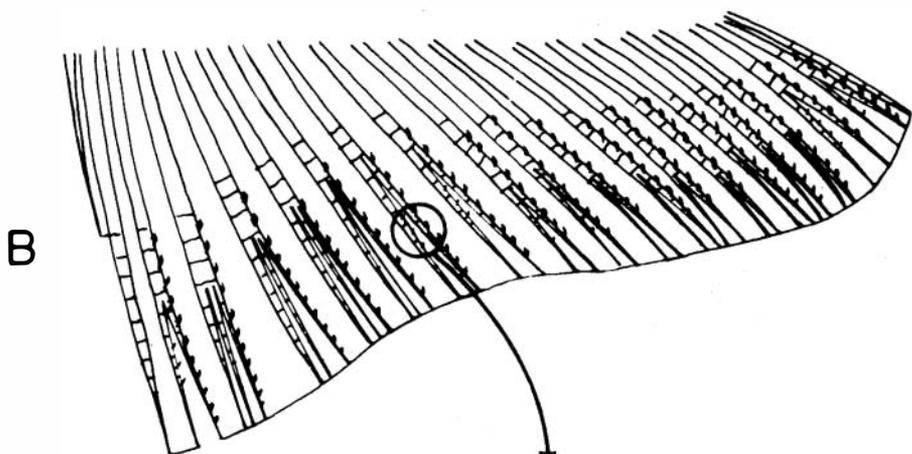
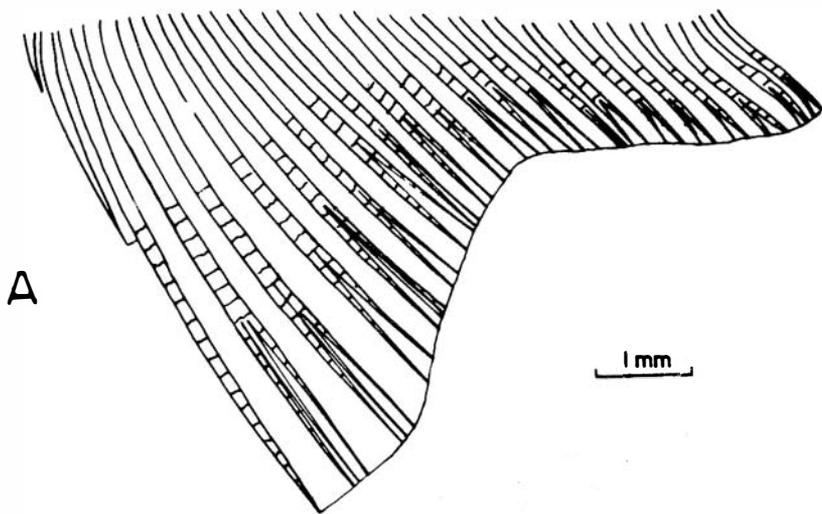
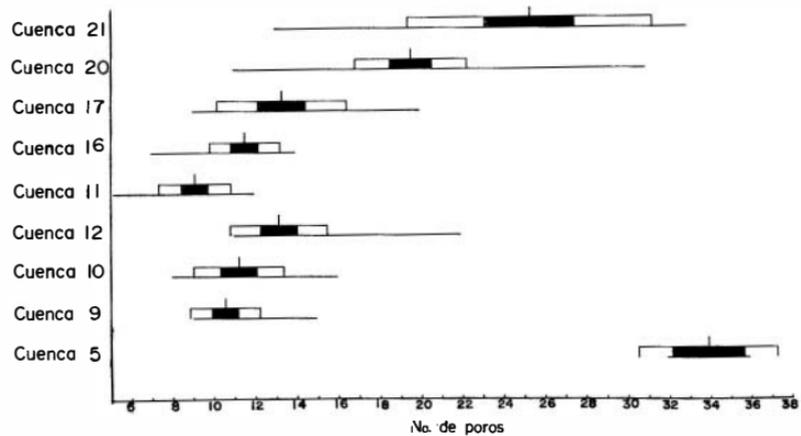


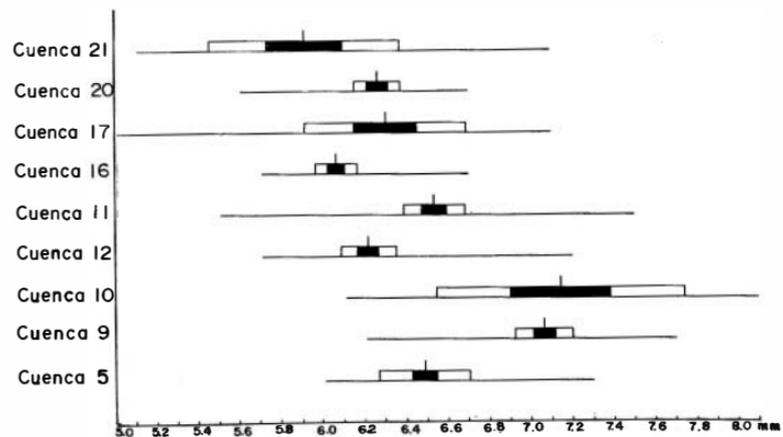
Fig. 9. Diagrama de las aletas anales en *Compsura gorgonae*.
A. hembras, B. machos y C. características de los radios de la aleta anal de un macho.



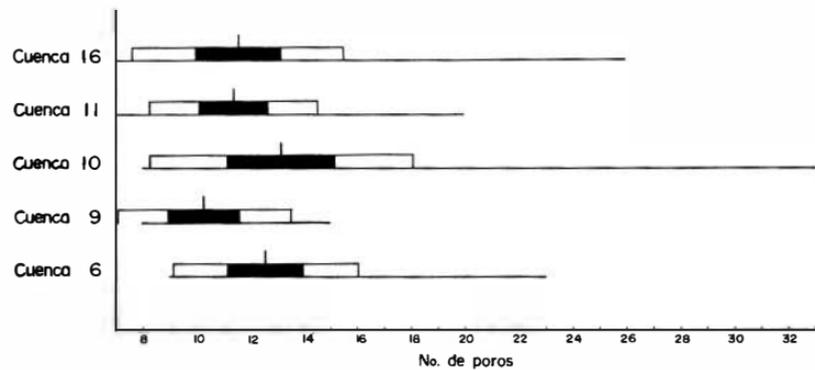
- Fig. 10. Gráfico de la estimación a intervalo del número de poros de la línea lateral en *Compsura gorgonae* y la dispersión de esta característica según cuencas estudiadas. La línea horizontal indica el ámbito de variación del carácter en estudio; la línea pequeña vertical representa el promedio (\bar{x}); la barra sombreada, dos errores estándar a cada lado del promedio, y del promedio al extremo libre de la barra sin sombrear, una desviación estándar.
- Fig. 11. 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. 10.
- Fig. 12. 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. 10.
- Fig. 13. Gráfico de la estimación a intervalo de la longitud del maxilar en *Pseudocheirodon affinis* y dispersión de esta característica según cuencas estudiadas. Explicación en Fig. 10.



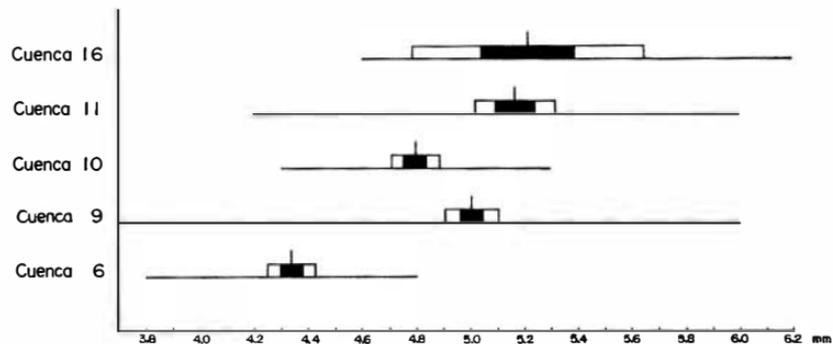
10



12



11



13

Fig. 14. Series de escamas de *Compsura gorgonae*: fila superior, (HL-162); fila media, (UCR-110-1) 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. base de la aleta caudal.

