

# ANÁLISIS MORFOMÉTRICO GEOMÉTRICO COMPARATIVO DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Gephyrocharax* (CHARACIFORMES) DE VENEZUELA, COLOMBIA Y PANAMÁ

*Ana Bonilla Rivero\* y Héctor López Rojas*

Laboratorio de Ictiología, Centro Museo de Biología de la UCV (CMBUCV),  
Instituto de Zoología y Ecología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad  
Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. \*ana.bonilla@ciens.ucv.ve.

## RESUMEN

Las investigaciones sobre la diversidad morfológica, biogeográfica y el estudio de diversos procesos evolutivos que la gobiernan, requieren la identificación inequívoca de las especies como unidades evolutivas naturales, y biológicamente significativas. En relación con la identificación taxonómica de las especies, la determinación de los patrones de forma corporal basados en los principios metodológicos de la morfometría geométrica es cada vez más común, debido a las supuestas ventajas que ésta tiene sobre los estudios morfológicos tradicionales. El objetivo de este trabajo fue describir y comparar los cambios inter e intraespecíficos de la forma corporal de especies del género *Gephyrocharax* (Characiformes: Characidae: Stevardiinae), distribuidas en Venezuela, Colombia y Panamá, cuya diferenciación ha sido fundamentada, básicamente, en patrones de coloración. Con este propósito, se realizó un análisis de morfometría geométrica en ejemplares de especies representativas panameñas, venezolanas y colombianas, depositadas en museos de estos países. Los resultados muestran que aunque las especies presentan una forma aparentemente homogénea, demuestran diferencias significativas cuando se analizan entre y dentro de cada país. De forma notable, el análisis morfométrico no confirma la posible separación de *G. melanocheir* de Colombia de *G. cf. melanocheir* de Venezuela, dos especies consideradas sinónimas. Un análisis conjunto de las variaciones en la forma corporal de las especies, distribución e información geomorfológica, nos permite proponer un posible patrón general de procesos evolutivos que han condicionado los cambios encontrados en la forma corporal de las especies en estudio, que enriquecen el entendimiento de la historia evolutiva del grupo.

**Palabras clave:** *Gephyrocharax*, morfometría geométrica, vicarianza, dispersión.

## Comparative geometric morphometric analysis of species of the genus *Gephyrocharax* (Characiformes) from Venezuela, Colombia and Panama

### Abstract

Research on morphological and biogeographical diversity and the study of diverse evolutionary processes that govern it requires the unequivocal identification of species as natural, biologically significant evolutionary units. In relation to the taxonomic identification of the species, the determination of body shape patterns based on the methodological principles of geometric morphometrics is increasingly common, due to the supposed advantages it has over traditional morphological studies. The objective of this work was to describe and compare the inter and intraspecific changes of body shape of species of the genus *Gephyrocharax* (Characiformes:

Characidae: Stevardiinae), distributed in Venezuela, Colombia and Panama, whose differentiation has been largely based on coloration patterns. For this purpose an analysis of geometric morphology was carried out on specimens of Panamanian, Venezuelan and Colombian representative species, deposited in museums of these countries. The results show that although the species present an apparently homogeneous body form, they show significant differences when analyzed between and within each country. Interestingly, the morphometric analysis does not confirm the possible separation of *G. melanocheir* from Colombia from *G. cf. melanocheir* of Venezuela, two species supposedly synonymous. A joint analysis of the variations in body shape of the species, their distribution and geomorphological information allows us to propose a possible general pattern of evolutionary processes that have conditioned the differences or similarities found in the body shape of the species under study, which enrich the understanding of the evolutionary history of the group.

**Keywords:** *Gephyrocharax*, morphometrics, vicariance, dispersion.

## INTRODUCCIÓN

Aunque algunos autores consideran las herramientas genéticas modernas (secuenciación, DNA bar-coding) una condición esencial sine qua non para la delimitación de las especies y favorecen la idea de que el DNA Bar-coding podría reemplazar la designación de especies en la taxonomía, tal como se realiza hoy en día, en la determinación de nuevas especies, otros autores advierten acerca de los riesgos que involucra la utilización exagerada de esta técnica, mientras que otros la proponen más bien como un complemento de las prácticas taxonómicas tradicionales (Hebert *y col.*, 2005; Kipling *y col.*, 2005; Hajibabaei *y col.*, 2007). La mayoría de los autores concurre, sin embargo, en la idea que es obligatoria la correcta identificación taxonómica de las especies como entes biológicos separados, previa a cualquier estudio de las causas de la multiplicidad morfológica de las biotas. En ausencia de información genética adecuada, los criterios operacionales de la taxonomía clásica (variaciones de los patrones morfológicos y de coloración, medidas corporales, conteos merísticos, entre otros) de las diferentes especies, proporcionan la información necesaria y suficiente para identificar inequívocamente los diferentes linajes en una región determinada como unidades evolutivas naturales, biológicamente significativas. En una buena medida, los análisis de morfometría, bien clásica o, más modernamente, geométrica, proveen una forma práctica, fácil y robusta de analizar las diferencias en forma entre los diferentes grupos (Cavalcanti *y col.*, 1999; Douglas *y col.*, 2001; Parsons *y col.*, 2003; Klingenberg *y col.*, 2003; Trapani, 2003, Kovarovic *y col.*, 2011) e identificarlos así apropiadamente.

Dentro de los peces dulceacuícolas, el género *Gephyrocharax* ofrece un interesante caso para el estudio de la importancia de la morfometría geométrica en la correcta identificación de las especies; el género está constituido por 12 especies válidas diferenciadas fundamentalmente por los

patrones de coloración de sus aletas y manchas corporales (Eigenmann, 1912; Hildebrand, 1938; Schultz, 1944; Dahl, 1971; Bonilla y López, 1997). Sus especies se encuentran distribuidas en Bolivia (*G. major*, Myers, 1929 y *G. chaparae*, Fowler, 1940), Colombia (*G. melanocheir*, Eigenmann, 1912, *G. chocoensis*, Eigenmann, 1912, *G. caucanus*, Eigenmann, 1912, *G. sinuensis*, Dahl, 1964 y *G. marthae*, Dahl, 1943), Venezuela (*G. venezuelae*, Schultz, 1944, *G. valencia*, Eigenmann, 1920, y *Gephyrocharax* cf. *melanocheir*, Eigenmann, 1912 y Panamá (*G. intermedius*, Meek y Hildebrand, 1916), *G. whaleri*, Hildebrand, 1938, y *G. atracaudatus* (Meek y Hildebrand, 1912). Recientemente, Vanegas-Ríos (2016) presentó una revisión del género en el cual propone sólo 11 especies válidas, con las sinonimias de *G. whaleri* y *G. chaparae* y una nueva especie colombiana: *G. torresi*, Vanegas-Ríos y col., 2013.

La identificación taxonómica de las especies del género se fundamenta, principalmente, en pequeñas diferencias relacionadas con los patrones de coloración de las aletas y manchas corporales. Entre las especies colombianas las descripciones incluyen: *G. caucanus*, sin mancha en los primeros radios de la aleta dorsal y con una gran mancha en la región pectoral; *G. marthae*, sin mancha humeral, primeros radios de la aleta anal muy extendidos, sin mancha en la región pectoral; *G. sinuensis*, sin mancha humeral, mancha negra difusa antes de la inserción de las aletas pélvicas; *G. melanocheir* caracterizada por una mancha negra en la base de los primeros radios de la aleta dorsal y una mancha negra en el extremo distal de los radios de las aletas pectorales (Dahl, 1971). El resto de las especies del género también son muy similares externamente; por ejemplo, para el grupo de especies venezolanas, *G. venezuelae* muestra dimorfismo sexual en la coloración de las aletas caudal y anal, con manchas negras verticales en la región humeral y manchas horizontales en la región hipural que se extienden hasta el final de los radios de la aleta caudal (Schultz, 1944; Dahl, 1971; Bonilla y López, 1997), mientras que *G. valencia* no presenta ningún tipo de manchas o coloración corporal. La especie *Gephyrocharax* cf. *melanocheir* presenta una mancha negra en la base de los primeros radios dorsales muy similar a la de *G. melanocheir* pero los machos no muestran la mancha negra en el extremo distal de las aletas pectorales. Las especies de Panamá presentan las mismas dificultades de diferenciación taxonómica que tienen el resto de las especies del género, siguiendo los patrones de manchas corporales y posición de las aletas. Hildebrand (1938) resume las diferencias más resaltantes entre estos taxa: *G. atracaudatus* es la especie más fácilmente diferenciable, ya que posee una mancha caudal negra que se extiende hacia los bordes exteriores de ambos lóbulos de la aleta caudal. *G. intermedius* y *G. whaleri*, son más difíciles de diferenciar a simple vista, puesto que la mancha caudal negra es muy similar (no se extiende hasta los bordes externos de la caudal), y el carácter más obvio es que la aleta dorsal alcance al origen de la aleta adiposa (*G. whaleri*) o que no la alcance por diferencia de dos o tres escamas (*G. intermedius*). Otras diferencias

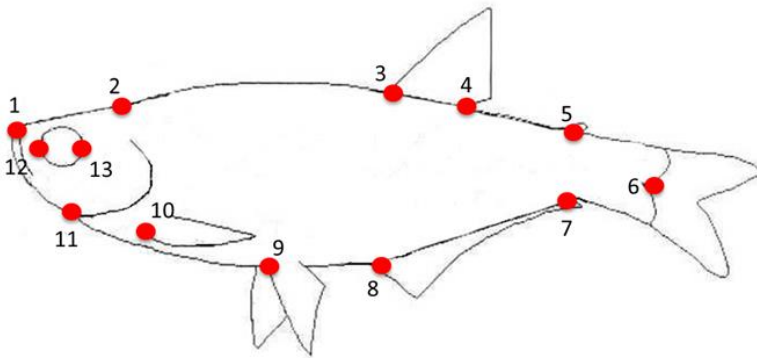
taxonómicas entre las tres especies son la posición de la boca (anterior en *G. atracaudatus* y *G. intermedius* y superior en *G. whaleri*), el grosor del labio inferior (delgado en *G. atracaudatus* y *G. intermedius* y grueso en *G. whaleri*) y el perfil superior de la cabeza (convexo en *G. atracaudatus* y *G. intermedius* y recto en *G. whaleri*).

Otro aspecto relevante acerca de los integrantes del género es la condición de alopatria que muestran predominantemente sus especies, hecho que podría estar vinculado con procesos de especiación vicariante al norte del continente suramericano (Albert *y col.*, 2006) y de especiación post-dispersión de los grupos colombianos hacia territorio panameño. Basados en estos antecedentes, el objetivo principal de este trabajo fue establecer los patrones de diferenciación morfológica de las especies del género *Gephyrocharax* venezolanas, panameñas y una de las colombianas, con el fin de presentar un esquema general de los posibles procesos evolutivos que hayan condicionado las diferencias o semejanzas en la forma corporal de las especies en estudio.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Los ejemplares de las especies estudiadas forman parte de la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), de la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad del Zulia (MBLUZ) y de las colectas en campo realizadas por los autores de este trabajo. Las muestras de Panamá fueron estudiadas por uno de los autores (ABR) en la Colección de Peces del Instituto Smithsonian de Panamá (STRI), mientras que la muestra de la única especie colombiana utilizada para comparaciones, fue obtenida por un préstamo temporal de la Colección de Peces de la Universidad de Tolima (CZUT-IC). Se analizaron 149 individuos, distribuidos de la siguiente manera: 26 individuos pertenecientes a la especie *G. melanocheir* de las quebradas Potrerilla y Bernal en Colombia, (CZUT-IC 615 y CZUT-IC 1240, respectivamente); 30 individuos de *Gephyrocharax* cf. *melanocheir* de la quebrada Meachiche (MBUCV-V-35689) y represa El Manito (MBLUZ s/n), 20 individuos de *G. valencia* de los ríos Cúpira y Panaquirito (s/n) y 21 individuos de *G. venezuelae* de los ríos Machango (MBLUZ 3021) y Alparatón (MBUCV-V-35688) de Venezuela; en Panamá se estudiaron 20 individuos de *G. atracaudatus* de los ríos Tuira y Bayano (STRI 01162), 17 individuos de *G. intermedius* del río Moreno (STRI 05945) y 15 individuos de *G. whaleri* de los ríos Moreno y Toabré (STRI 05945; STRI 05944, respectivamente). En fotos digitales de los individuos por cada especie se determinaron las coordenadas cartesianas de 13 hitos morfológicos homólogos (landmarks) definidos en el contorno externo de los ejemplares, vistos por su lado izquierdo (Figura 1). Estos hitos son estructuras anatómicas homólogas de referencia presentes en todos los ejemplares, y corresponden a los hitos tipos

I y II, según la tipificación de Bookstein *y col.*, (1985) y Bookstein (1991). Las imágenes obtenidas fueron procesadas con los programas TPSdig versión 2.16 (Rohlf, 2010), para la obtención de las coordenadas cartesianas y MorphoJ versión 1.03d (Klingenberg, 2008), el cual permitió realizar la comparación de la variación de los patrones de forma entre los grupos en estudio mediante análisis de componentes principales y discriminante. La metodología de obtención de las fotos digitales y procesamiento de los datos, sigue en general lo formulado por Zelditch *y col.* (2005).



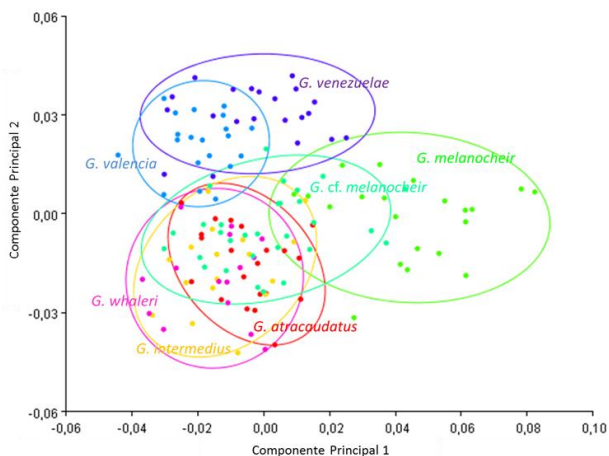
**Figura 1.** Hitos homólogos definidos sobre el esquema del contorno externo de un representante de la especie *Gephyrocharax*, mostrando los 13 hitos homólogos: (1) punta del hocico, (2) occipital, (3) origen de la aleta dorsal, (4) final de la aleta dorsal, (5) origen de la aleta adiposa, (6) complejo hipural, (7) final de la aleta anal, (8) origen de la aleta anal, (9) origen de la aleta pélvica, (10) origen de la aleta pectoral, (11) istmo, (12) borde anterior del ojo, (13) borde posterior del ojo.

Para analizar la forma externa de las especies se utilizaron las herramientas de la morfometría geométrica, análisis de componentes principales y análisis canónico discriminante. Para todos los análisis se calculó la matriz de covarianza a partir de las coordenadas Procrustes fijadas y alineadas previamente de acuerdo con los hitos 1 y 6 por ser los puntos extremos en el eje longitudinal de los ejemplares. Para el análisis discriminante se establecieron como identificadores las variables ESPECIE, PAÍS y SEXO (10.000 permutaciones). Se realizó un análisis intraespecífico a fin de observar posibles diferencias entre machos y hembras de cada especie (SEXO). En las comparaciones interespecíficas, de acuerdo con los grupos formados, se realizaron análisis de variación canónica, calculando el nivel de significancia al 95% de confianza para hallar los patrones de forma que mejor diferencian a múltiples grupos de individuos, así como análisis discriminante por pares de grupos específicos (ESPECIE).

## RESULTADOS

Según al análisis intraespecífico utilizando el identificador SEXO, no se encontraron diferencias significativas entre machos y hembras de las especies analizadas: *G. melanocheir* ( $p=0,4173$ ), *G. cf. melanocheir* ( $p=0.4585$ ), *G. valencia* ( $p=0.8223$ ), *G. venezuelae* ( $p=0.7806$ ), *G. atracaudatus* ( $p=0,8435$ ) *G. intermedius* ( $p=0,9969$ ) y *G. whaleri* ( $p=0,8617$ ); en consecuencia, se consideraron todos los ejemplares en cada especie en conjunto para los fines de las pruebas de diferenciación interespecífica.

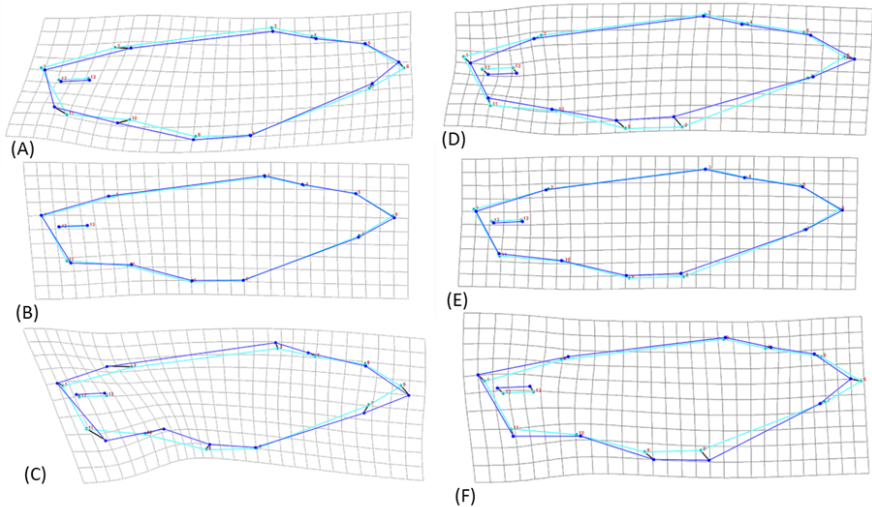
Según el identificador ESPECIE, los tres primeros componentes principales del análisis interespecífico explicaron aproximadamente el 60 % de la varianza total de la muestra. En la Figura 2 se muestran los dos primeros componentes principales (46 % de la varianza), mientras que la Figura 3 despliega los cambios de forma entre las especies mediante rejillas de deformación. En general, el análisis de los dos primeros componentes mostró una forma corporal relativamente homogénea para seis de las especies, diferenciándose singularmente *G. melanocheir* con la forma más divergente del conjunto de especies estudiadas (Figura 2).



**Figura 2.** Análisis de componentes principales de la forma externa de siete especies del género *Gephyrocharax*, según el identificador ESPECIE.

El primer componente segregó a las especies con relación a la región anterior del cuerpo revelando a *G. melanocheir* con esta región relativamente más corta que el resto de las especies; en consecuencia, su rejilla de deformación mostró una relativa contracción antero-posterior de la región anterior del cuerpo (Figura 3C).

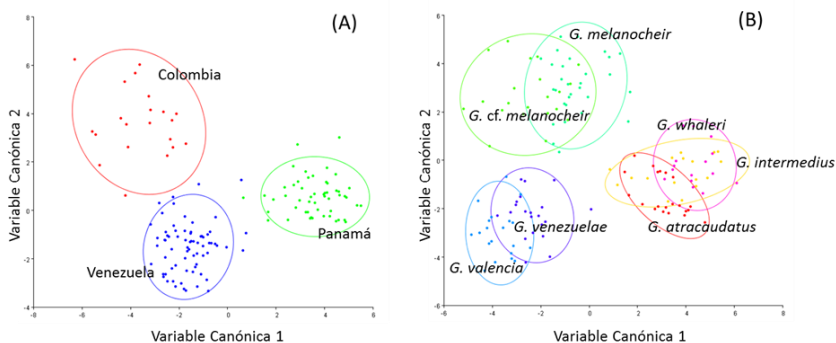
En el extremo izquierdo del primer componente principal de la Figura 2 se ubican las formas de una de las especies de Venezuela, *G. valencia*, y las especies de Panamá, cuyas rejillas de deformación muestran una relativa ligera reducción dorso-ventral en la región media del cuerpo, que define un perfil dorsal relativamente recto (Figura 3A). *G. venezuelae* y *G. cf. melanocheir*, las otras dos especies venezolanas, están situadas en una posición intermedia en el primer componente, sin mayores cambios morfológicos respecto del promedio (Figura 3B). *G. valencia* y *G. venezuelae* presentan un cuerpo menos profundo, la región del pedúnculo caudal relativamente más alargada y la cabeza relativamente más reducida (segundo componente; Figura 2). La rejilla de deformación correspondiente muestra estas características, con una ligera contracción en la parte anterior del cuerpo (Figura 3D). Las especies *G. cf. melanocheir* (Venezuela) y *G. melanocheir* (Colombia), ocupan una posición intermedia en este segundo componente, expresando una forma corporal generalizada, donde no se detecta la reducción de la región anterior el cuerpo, apreciable en las otras especies venezolanas y en la única representante colombianas de la que disponíamos (Figura 3E). En la parte inferior de la Figura 2, a lo largo del segundo componente principal, se ubican las especies panameñas; la rejilla de deformación correspondiente a estas especies muestra un relativo desarrollo dorso-ventral en la regiones anterior y media del cuerpo, más pronunciado que las especies descritas anteriormente y una porción caudal relativamente más corta, tal como indican las líneas de deformación de la cuadrícula (Figura 3F).



**Figura 3.** Rejillas de deformación que muestran los cambios de forma externa de las especies de *Gephyrocharax* descritas en la Figura 2: Componente Principal 1 (A, B y C), Componente Principal 2 (D, E y F).

A pesar del aparente parecido morfológico de las especies del género, como ya ha sido mencionado, al comparar siete de las doce especies reconocidas de *Gephyrocharax*, es posible establecer que *G. melanocheir* es la más distinta de todas, con la región de la cabeza más reducida y una zona caudal más corta. Las especies venezolanas *G. valencia* y *G. venezuelae*, pueden ser definidas por poseer un cuerpo alargado y menos profundo, el perfil dorsal más recto y sólo una ligera reducción de la zona anterior del cuerpo. Las especies panameñas se sitúan morfológicamente entre estos dos morfotipos, con la región anterior relativamente más desarrollada y un cuerpo relativamente más profundo.

El análisis de las especies según el identificador PAIS, (varianza acumulada = 70,136) reveló una evidente similitud morfológica entre los representantes dentro de cada país, tal como se muestran las variables canónicas CV1 vs CV2 (Figura 4A), aunque aún es posible advertir las distintas variaciones morfológicas de las especies dentro de cada uno (Figura 4B).



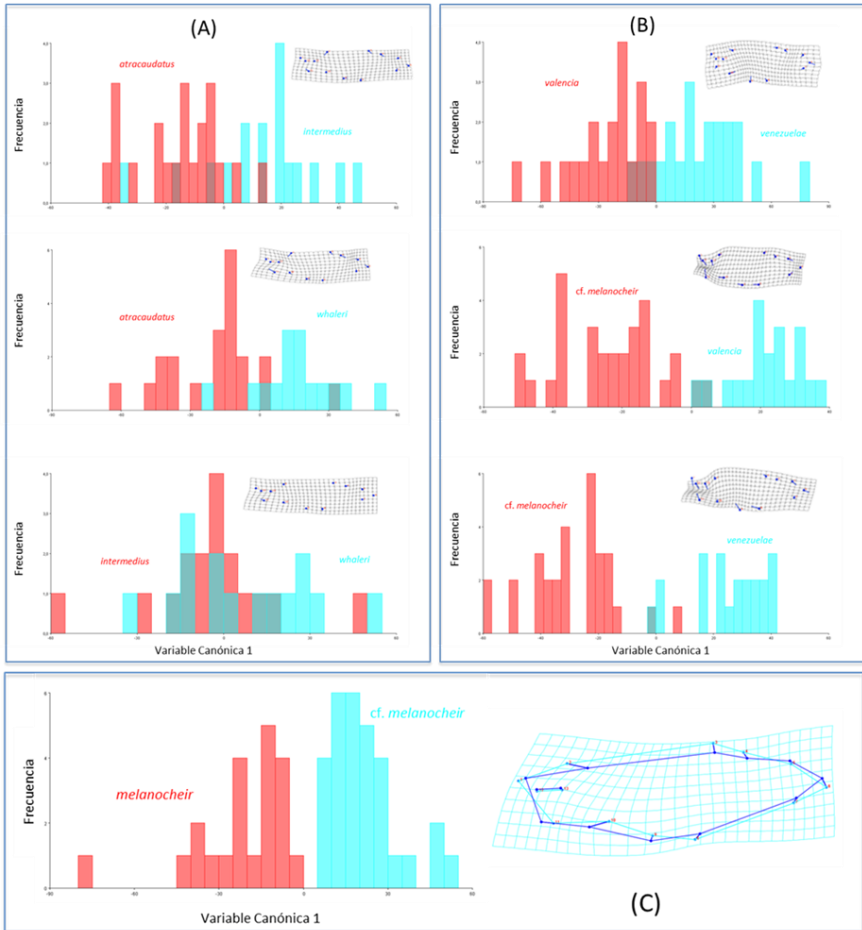
**Figura 4.** Variación de la forma corporal de las especies de *Gephyrocharax* de Colombia, Venezuela y Panamá, según análisis canónico. (A) Comparación por país. (B) Comparación entre las especies de *Gephyrocharax* de Colombia (*G. melanocheir*), Venezuela (*G. valencia*, *G. venezuelae*, *G. cf. melanocheir*) y Panamá (*G. atracaudatus*, *G. intermedius*, *G. whaleri*).

Todas las comparaciones interespecíficas arrojaron valores de significación alta ( $p < 0.0001$ ). Para Panamá, *G. atracaudatus* y *G. whaleri* tendieron a diferenciarse entre sí, mientras que *G. intermedius* mostró formas con elementos de las dos primeras. Para Venezuela, se observó una mayor afinidad de forma corporal entre *G. valencia* y *G. venezuelae*, destacándose la completa separación de estas dos especies de *G. cf. melanocheir* (Figura 4B). Es interesante observar que aunque *Gephyrocharax cf. melanocheir* se agrupa cercanamente a *G. melanocheir* de Colombia cuando la comparación incluye a todas las especies analizadas, estas dos especies se diferencian claramente entre sí, tal como se detallará más adelante.



El análisis discriminante con validación cruzada realizado en las especies de *Gephyrocharax* bajo estudio, reveló que ellas difieren entre sí, por lo que se decidió explorar en cuáles regiones del cuerpo tales cambios de forma son más notorios. Al considerar las especies panameñas, *G. atracaudatus* presentó el cuerpo ligeramente más robusto y el pedúnculo caudal más corto que *G. intermedius* y *G. whaleri*, mientras que la cuadrícula de transformación que relaciona a *G. intermedius* y *G. whaleri* mostró la poca variación que presentan ambas especies en su forma externa (Figura 5A). Para Venezuela, el análisis de deformaciones reveló diferencias entre sus formas corporales externas: *G. valencia* y *G. venezuelae* poseen la cabeza ligeramente menos profunda y el pedúnculo caudal más largo que *G. cf. melanocheir*; las diferencias entre *G. valencia* y *G. venezuelae* se refieren a que *valencia* posee la región media del cuerpo más profunda y el pedúnculo más corto (Figura 5B). Estos resultados se documentaron igualmente por el análisis discriminante con validación cruzada. Un resultado resaltante de este trabajo es el hecho que la única especie colombiana considerada aquí, *G. melanocheir*, presentó afinidad morfológica con la especie *G. cf. melanocheir* de Venezuela, que interesantemente difiere morfológicamente de las otras dos especies que existen en el país. Al comparar *G. cf. melanocheir* con *G. melanocheir* las diferencias entre ellas son claras, como se puede observar en la posición de ambas en las cuadrículas de deformación: la especie venezolana ostenta un perfil dorsal más recto y región del pedúnculo caudal ligeramente más corta y delgada que la de Colombia; el análisis discriminante con validación cruzada para ambas, confirmó estas diferencias con un porcentaje de asignación de 100% (Figura 5C). Esta diferencia entre las formas corporales y el hecho que actualmente existen aisladas en ambos países, indican que muy probablemente se trate de linajes diferentes.

Los resultados de los procedimientos de validación cruzada del análisis discriminante confirmaron las diferencias establecidas en la forma del cuerpo entre pares de las especies estudiadas, en todos los países (todas las comparaciones interespecíficas arrojaron valores de  $p < 0.0001$ ). En las muestras de Panamá, los porcentajes de asignación correcta fueron mayores del 82% para los pares *G. atracaudatus*/*G. intermedius* y *G. intermedius*/*G. whaleri*, con un porcentaje menor pero moderado para el par *G. intermedius* (64.7%)/*G. whaleri* (46.7%). En las especies de Venezuela, se apreció un nivel de diferenciación morfológica muy alto, con niveles de asignación correcta, en cada par estudiado, mayor al 85%. Por disponer de una única especie, *G. melanocheir*, para Colombia, obviamente no fue posible realizar un análisis interespecífico; sin embargo, la comparación pareada con la especie venezolana designada aquí como *G. cf. melanocheir*, mostró que ambas están claramente diferenciadas en su forma corporal, con un nivel de asignación correcta de 100%.



**Figura 5.** Diferenciación de la forma corporal de las especies en estudio según análisis discriminante por pares de especies. (A) Grupo de especies de Panamá: *G. atracaudatus* vs. *G. intermedius*; *G. atracaudatus* vs. *G. whaleri* y *G. intermedius* vs. *G. whaleri* (B) Grupo de especies de Venezuela: *G. valencia* vs. *G. venezuelae*, *G. cf. melanocheir* vs. *G. valencia*; *G. cf. melanocheir* vs. *G. venezuelae*. (C) Discriminante *G. melanocheir* vs. *G. cf. melanocheir* y su correspondiente patrón de deformación (*G.m.*: azul claro; *G.cf.m.* azul oscuro). Las variaciones representadas por las deformaciones de las cuadrículas en los insertos se explican en el texto.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

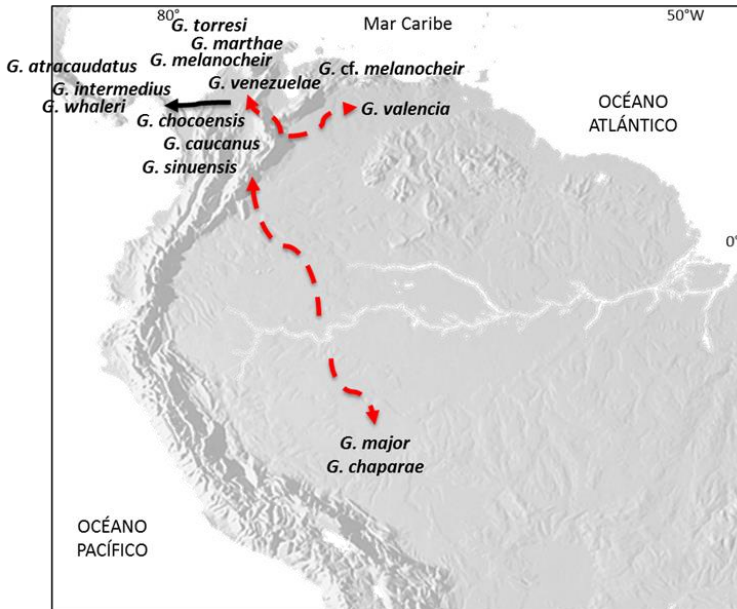
El análisis conjunto de los patrones de forma corporal y condición de alopatría de las especies del género *Gephyrocharax* de Venezuela, Colombia y Panamá, permite mostrar aspectos relacionados con la delimitación, orígenes y los posibles factores que pueden haber influenciado la variación morfológica externa aquí estudiada. El grupo de especies panameño mostró diferencias claras en cuanto a su forma corporal, con un patrón para *G. intermedius* intermedio entre las otras dos especies. Esta última especie y *G. whaleri* resultaron ser las especies más semejantes, aunque aún fue posible observar cierto nivel de diferenciación entre ellas. En este caso particular, sería de importancia fundamental contar con un mayor número de ejemplares de *G. whaleri* a fin de realizar un análisis más robusto. Vanegas (2016) ha sugerido un cambio en el estatus taxonómico de *G. whaleri* colocándola como sinonimia joven de *G. intermedius*, condición que es discutible a la luz de los resultados del presente estudio. Las especies venezolanas *G. valencia* y *G. venezuelae* mostraron diferencias en cuanto a su forma corporal y una clara diferenciación de la otra especie venezolana *G. cf. melanocheir*; esta última, a su vez, difiere claramente de *G. melanocheir* de Colombia. Bonilla y López (1995), Bonilla y López (2001), Bonilla y col. (2002) y Bonilla (2005), han reportado tanto la similaridad morfológica externa de las especies venezolanas *G. valencia* y *G. venezuelae*, como las diferencias de *Gephyrocharax cf. melanocheir*, con ambas.

Bonilla-Rivero y López-Rojas (2013) han discutido el posible origen del grupo de especies venezolanas, proponiendo como ruta principal el paleo-Orinoco-Amazonas, seguido de eventos vicariantes al noroccidente como factores clave de especiación de las especies de Venezuela; estos autores definieron isoenzimáticamente dos clados: ( (*G. cf. melanocheir* + *G. venezuelae*) + *G. valencia*) con *Corynopoma riisei* como grupo externo. De esta manera, la evidencia morfométrica sugiere mayor afinidad en forma corporal entre *G. valencia* y *G. venezuelae*, mientras que la evidencia genética establece a *G. cf. melanocheir* y *G. venezuelae* como las más relacionadas.

Si se analiza esta información contrastante bajo un enfoque biogeográfico, *Gephyrocharax cf. melanocheir*, restringida en la región sedimentaria geomorfológicamente más reciente del noroccidente de Venezuela, presenta dos alternativas posibles de ocupación: (1) Por dispersión en la región norte vía conexiones de drenajes caribeños entre la cuenca del Magdalena (Colombia) y Caribe (Venezuela) o (2) por vicarianza a partir de un grupo ancestral común con *G. venezuelae*, luego del levantamiento del sistema montañoso del estado Falcón. La evidencia disponible hasta la fecha no permite concluir definitivamente respecto al origen de esta posible nueva especie, sin embargo, los resultados morfométricos son muy claros en la diferenciación de *G. melanocheir* de

Colombia y *G. cf. melanocheir* de Venezuela. Adicionalmente, los machos de las poblaciones de Venezuela no presentan un carácter considerado como diagnóstico en la descripción original de *G. melanocheir*, como lo es la mancha negra al final de los radios de las aletas pectorales.

La especie colombiana de que disponíamos para comparaciones, *G. melanocheir*, pertenece a la cuenca del río Magdalena (junto con *G. marthae* y *G. torresi*), y posiblemente de allí su mayor afinidad morfológica con las especies venezolanas. El resto de las especies colombianas, *G. chocoensis*, *G. caucanus* y *G. sinuensis*, no consideradas en este trabajo, presentan una distribución en las cuencas hidrográficas de la vertiente pacífica de ese Colombia, por lo que podría esperarse una relación biogeográfica entre éstas y las especies panameñas, por un posible origen dispersivo de estas últimas (Figura 6).



**Figura 6.** Distribución geográfica de las especies del género *Gephyrocharax*. Las flechas indican el posible origen y diversificación del grupo (flechas rojas: vicarianza; flecha negra: dispersión).

A pesar de la similitudes de forma de los representantes del género a que se hace referencia en la introducción de este trabajo, la utilización de las herramientas de la morfometría geométrica ha permitido revelar diferencias importantes entre las especies, que ayudan a sustanciar su estatus

taxonómico, elaborado con estudios más tradicionales convencionales basados patrones de coloración, la determinación de distancias, el cálculo de cocientes entre las mismas o la medición de ángulos entre estructuras corporales. Adicionalmente, la comparación de los patrones de forma corporal de la especie del género *Gephyrocharax* en el área de su distribución en Centro y Sur América en un contexto geomorfológico, facilita la formulación de hipótesis acerca de posibles mecanismos de especiación de las mismas, donde aparentemente dominan los procesos de especiación por vicarianza por levantamientos montañosos y divisoria de aguas en las regiones colombiana y venezolana, mientras que la unión del istmo de Centroamérica con Suramérica habría facilitado los procesos dispersivos hacia Panamá.

Es importante aprovechar la oportunidad para señalar que, no obstante las dificultades que representa la utilización de caracteres que pudieran ser considerados subjetivos en la identificación taxonómica de este grupo de especies, como son las pequeñas diferencias en los patrones de coloración de las aletas y manchas corporales, la utilización de herramientas más sofisticadas como la morfometría geométrica y la validación cruzada del análisis discriminante, confirma la separación de las especies de este grupo y reivindica procedimientos de la taxonomía más tradicional disputados por algunos autores.

## **AGRADECIMIENTOS**

Los autores agradecen la colaboración del Dr. Francisco Villa, curador de la Colección de Peces de la Universidad de Tolima, Colombia, así como la asistencia del Lic. Rigoberto González en la Colección de Peces del Instituto Smithsonian de Panamá (STRI) en el suministro de los ejemplares de esos países. Agradecemos la colaboración por el préstamo de ejemplares depositados en la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad del Zulia.

## **LITERATURA CITADA**

- Albert, J.; N.R. Lovejoy; W.G.R. Crampton. 2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans Andean river basins: Evidence from Neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21:14–27.
- Bonilla, A. 2005. El género *Gephyrocharax* de Venezuela: genética, morfología y biogeografía. Trabajo de Ascenso a la categoría de Asociado. Universidad Central de Venezuela, Facultad de Ciencias, Caracas, Venezuela. 49 pp.
- Bonilla, A.; H. López. 1995. A comparative morphological and genetic study of *Gephyrocharax valencia* (Characidae) in two isolated basins of Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 16 (1):33-45.

- Bonilla, A.L.; H.R. López. 1997. Sexual Dimorphism in *Gephyrocharax venezuelae* (Characidae: Glandulocaudinae) in Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 17(3):45-49.
- Bonilla, A.; H. López. 2001. Diferenciación morfológica cuantitativa de las especies del género *Gephyrocharax* Eigenman 1912 (Pisces, Characidae, Glandulocaudinae) de Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 21(2):1-10.
- Bonilla Rivero, A. y H. López Rojas. 2013. On the origin and diversification of Venezuelan freshwater fishes: the genus *Gephyrocharax* (Ostariophysi: Characidae) a case study. *Neotropical Ichthyology* 11(3):487-496.
- Bonilla, A.; H. López; Machado, A. 2002. Especiación vicariante en el género *Gephyrocharax* Eigenmann 1912 (Pisces: Characidae: Glandulocaudinae) de Venezuela. *Interciencia*, 27(3):118-127.
- Bookstein, F.; B. Chernoff; R. Elder; J. Humpries; G. Smith; R. Strauss. 1985. Morphometrics in Evolutionary Biology. Special Publication 15. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 277 pp.
- Bookstein, F. L. 1991. Morphometric tools for landmark data. Geometry and Biology. Cambridge University Press: New York.
- Cavalcanti, M.J., L. Rabello Monteiro y P.R. Duarte Lopes. 1999. Landmark-based Morphometric Analysis in Selected Species of Serranid Fishes (Perciformes: Teleostei). *Zoological Studies* 38(3):287-294.
- Dahl, G. 1971. *Los peces del norte de Colombia*. Ministerio de Agricultura, Colombia. *Inderena*, 391 pp.
- Douglas, M.E., M.R. Douglas, J.M. Lynch y D.M. Mcelroy. 2001. Use of Geometric Morphometrics to Differentiate *Gila* (Cyprinidae) within the Upper Colorado River Basin. *Copeia* 2001(2):389-400.
- Eigenmann, C.H. 1912. Some results from an ichthyological reconnaissance of Colombia, South America. *Indiana University Studies* 16:1-27.
- Hajibabaei M., Singer G. A. C., D. N., Hebert P. D. N., D. A. Hickey. 2007. DNA barcoding: how it complements taxonomy, molecular phylogenetics and population genetics. *Trends in Genetics*. 23(4):167-172
- Hildebrand, S.F. 1938. A new catalogue of the freshwater fishes of Panama. *Pu bl. Field. Mus. Nat. Hist. Zool. Ser.* 22:217-359.
- Hebert, P. D. N. Y T. R. Gregory. 2005. The Promise of DNA Barcoding for Taxonomy. *Syst Biol.* 54 (5): 852-859.
- Kipling, W. Will, B. D. Mishler y Q. D. Wheeler. 2005. The Perils of DNA Barcoding and the Need for Integrative Taxonomy. *Syst Biol.* 54 (5): 844-851.
- Klingenberg, C.P. 2008. MorphoJ. Faculty of Life Sciences, University of Manchester, UK. [http://www.flywings.org.uk/MorphoJ\\_page.htm](http://www.flywings.org.uk/MorphoJ_page.htm).
- Klingenberg, C.P., M. Barluenga y A. Meyer. 2003. Body shape variation in cichlid fishes of the *Amphilophus citrinellus* species complex. *Biological Journal of the Linnean Society* 80:397-408.
- Kovarovic K., L. C. Aiello, A. Cardini, C. A. Lockwood. 2011. Discriminant function analysis in archeology: are classification rates too good to be true? *J. Arch. Science.* 38(2011):3006-3018.
- Parsons, K.J., B.W. Robinson y T. Hrbek. 2003. Getting into shape: An empirical comparison of traditional truss-based morphometric methods with a newer geometric method applied to New World cichlids. *Environmental Biology of Fishes* 67: 417-431.
- Rohlf, F. 2010. tpsDig, digitize landmarks and outlines. Version 2.16. Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook.
- Schultz, L.P. 1944. The fishes of the family Characinidae from Venezuela, with descriptions of seventeen new forms. *Proc.US Nat. Mus.* 95:235-367.

- Trapani, J. 2003. Geometric morphometric analysis of body-form variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Ciénegas cichlid. *Environmental Biology of Fishes* 68: 357-369.
- Venegas-Ríos, J.A. 2016. Taxonomic review of the Neotropical genus *Gephyrocharax* Eigenmann, 1912 (Characiformes, Characidae, Stevardiinae). *Zootaxa* 4100(1):001-092.
- Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, H. D. Sheets, y W. L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: A primer. Elsevier Academic Press. 443 pp.