

**MORFOLOGIA COMPARATIVA DE EJEMPLARES DE *ASTYANAX BIMACULATUS*
(CHARACIFORMES, CHARACIDAE) DE LAS CUENCAS DEL RIO ORINOCO Y
DEL CARIBE (RIOS UNARE, MANZANARES Y LA TOMA), VENEZUELA**

**COMPARATIVE MORPHOLOGY IN *ASTYANAX BIMACULATUS* FROM THE
ORINOCO AND CARIBBEAN BASINS (UNARE, MANZANARES AND LA TOMA
RIVERS), VENEZUELA**

*José A. González-Carcacia*¹ y *Héctor López-Rojas*²

Laboratorio de Morfología y Genética Evolutiva, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, A. P. 47058 Los Chaguaramos, Caracas 1041-A, Venezuela (1): jagonzal@oikos.ivic.ve (2): helopez@strix.ciens.ucv.ve

RESUMEN

Se caracterizaron los patrones morfométricos de varias poblaciones de *Astyanax bimaculatus* provenientes de diferentes localidades de las cuencas del Río Orinoco y del Caribe mediante el método de las cerchas. Adicionalmente se determinaron 3 variables merísticas que permitieron separar distintos morfotipos de la especie en Venezuela. Los resultados del análisis univariado de los caracteres merísticos seleccionados y el análisis de componentes principales de la matriz de covarianza de los logaritmos de los datos, evidenciaron diferencias merísticas y morfométricas entre ejemplares, comprobándose la existencia de al menos dos morfotipos bien diferenciados. Los ejemplares de los ríos Orituco, Tamanaco y Arenas no presentan dimorfismo sexual, mientras las muestras de los ríos La Toma y Güere (Morfotipo A), sí lo presentan. Se evidencio que existen variaciones morfológicas ente los ejemplares de *A. bimaculatus* de las cuatro cuencas del estudio. La subcuenca del Río Güere conforma una zona por demás interesante pues en ella coexisten simpátricamente representantes de dos morfotipos. Existe evidencia de que esta simpatria puede ser el resultado de introducciones desde el Orinoco realizadas en los años 70. Los complejos patrones de variación morfológica encontradas en esta especie, tanto dentro de las localidades de cada cuenca, como intracuenas, señala las dificultades que se presentan en la correcta interpretación de la historia evolutiva de la ictiofauna venezolana, donde no solo hay que considerar el concurso de diferentes procesos de diferenciación ecológica y biológica, sino también el posible trasplante indiscriminado de especies entre cuencas, sin consideración por los posibles procesos históricos y geográficos del país.

ABSTRACT

To characterize patterns of morphological variation in different populations of *Astyanax bimaculatus* from several localities in the Orinoco River and Caribbean Basins, the Box Truss Method was used. Additionally, three meristic variables were determined that allowed the identification of two different morphotypes of the species in Venezuela. Results from univariate analysis of the meristic characters selected and principal components analysis of the log transformed covariance matrix of the homologous landmarks showed meristic and morphometric differences among the specimens and at least two different morphotypes were supported by the data. Specimens from the Orituco, Tamanaco and Arenas rivers showed no sexual dimorphism whereas specimens from La Toma and Guere (Morphotype A) rivers did so. Data showed substantial morphological variations among specimens of *A. bimaculatus* from the different localities studied. Remarkably representatives of the two morphotypes coexisted sympatrically in the Rio Guere sub basin. There exist evidence that this sympatry may be the result of transplantations of species from the Orinoco River realized in the 70's. The complex intra and inter basin morphological variation patterns observed in this study underscores the difficulties facing the correct interpretation of the evolutionary history of the Venezuelan ichthyofauna, because both the interplay of different biological and ecological differentiation processes and the possible indiscriminate human transplantation of species across basins, with disregard for historical geographical processes, should be considered.

Palabras Clave: Morfometría, Merística, *Astyanax*, Cercha, Dimorfismo sexual, Variación, Especiación.
Keywords: Morphometry, Meristics, *Astyanax*, Box Truss, Sexual Dimorphism, Variation, Speciation

INTRODUCCION

El género *Astyanax* perteneciente a la familia Characidae (Teleostei, Characiformes), posee una amplia distribución geográfica en América Tropical y Subtropical desde Texas hasta Argentina (Schmitter, 1998) y está presente en toda la vertiente oriental de Sudamérica, desde el Río de la Plata hasta las cuencas de los ríos Orinoco y Magdalena, y altitudes desde 0 hasta aproximadamente 1000 msnm. Este es un género complejo, con numerosas especies y subespecies, cuya revisión taxonómica más reciente fue realizada por Garutti (1998) y Garutti y Britski (1997). *Astyanax bimaculatus* (Linnaeus, 1758), es un complejo de especies que se caracterizan por poseer un cuerpo alto y comprimido que puede alcanzar 160 mm de longitud total (Garutti y Figueredo-Garutti, 1992); poseen además una mancha humeral negra horizontalmente ovalada. Tienen una distribución geográfica casi tan amplia como la del género: desde la cuenca del Magdalena hasta la del Río de la Plata (Géry, 1977), encontrándose también en el norte de la isla de Trinidad (Román, 1985).

Astyanax bimaculatus (sensu estricto) tiene su localidad tipo citada de manera imprecisa como América Meridional (Garutti, 1998). Debido a esta imprecisión y a cierta subjetividad de los caracteres diagnósticos utilizados en la descripción original y en las claves de identificación de Eigenmann (1921, 1927), muchos ejemplares pertenecientes al género, provenientes de ambientes muy distintos y alejados geográficamente, se han identificado como *Astyanax bimaculatus*. En Venezuela, esta especie está presente en las cuencas de los ríos Orinoco, Unare y muchas otras cuencas de ríos de las regiones Central, Occidental y Oriental que desembocan en el mar Caribe (Géry, 1977; Román, 1985; Taphorn, 1992).

Valdener Garutti de la Universidad de Sao Paulo (Brasil), trabajando con material preservado y basándose exclusivamente en caracteres merísticos, ha logrado separar distintos morfotipos de *Astyanax bimaculatus* de distintas partes de Venezuela e inclusive elaboró una clave preliminar para la diferenciación de dichos morfotipos (Garutti, com. pers.). La existencia de distintos morfotipos puede ser evidencia de que en *Astyanax bimaculatus* haya ocurrido un proceso de especiación alopátrica

entre las poblaciones presentes en diferentes cuencas del país.

El objetivo general de este trabajo es caracterizar los patrones morfológicos de diferentes poblaciones de *Astyanax bimaculatus*, para establecer si existen diferencias morfométricas y merísticas inter e intrapoblacionales entre ejemplares provenientes de las cuencas del Río Orinoco y del Caribe (ríos Unare, Manzanares y La Toma), actualmente aisladas entre sí.

MATERIALES Y METODOS

Se realizaron análisis morfométricos y merísticos en 132 ejemplares de *Astyanax bimaculatus* pertenecientes a poblaciones presentes en las cuencas del Río Orinoco y del Caribe. Para ello se colectaron individuos de la especie en distintos lugares de las mencionadas cuencas, así como también se utilizaron ejemplares depositados en la Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV), (Figura 1, Tabla 1).

Las colectas se realizaron mediante redes tipo chinchorro de 10 mm de abertura de malla. Los ejemplares fueron fijados inicialmente en formol al 10% y se preservaron posteriormente en solución acuosa de etanol al 70%.

A los ejemplares se les realizaron los siguientes conteos merísticos: Número de escamas en la línea lateral, número de series transversales de escamas y número de radios blandos de la aleta anal. Esto permitió discriminar visualmente cuales de los grupos diferían en cuanto a los caracteres merísticos utilizados. Una vez identificados los grupos que presentaban patrones merísticos similares, se procedió a realizar los análisis morfométricos cuantitativos.

Por medio de un calibrador digital Mitutoyo con 0.01 mm de precisión, se obtuvieron las medidas de ancho interorbital de cada uno de los individuos. Se fotografiaron los ejemplares con una cámara digital Kodak, las imágenes obtenidas fueron procesadas a través del programa *Scion Image versión Beta 4.0.2* (Scion Corporation) en un computador PC. Este programa permite, a través de una medida de referencia tomada con una regla graduada, calibrar las unidades de longitud, con respecto a las unidades de pantalla (*píxeles*). Con esta calibración,

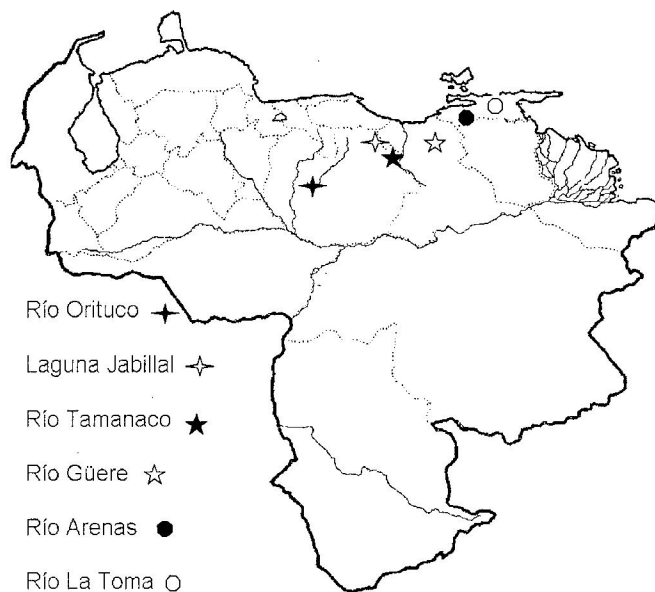


Figura 1. Ubicación geográfica de los puntos de muestreo

las mediciones hechas sobre la imagen digitalizada representan el tamaño real del ejemplar.

Sobre las fotografías digitalizadas de los ejemplares se determinaron las coordenadas cartesianas de 13 puntos homólogos. Estos son puntos de referencia presentes en todos los ejemplares, tienen un origen común y representan variables que expresan aspectos del tamaño y/o la forma de los individuos (Bookstein, 1982). Los mismos se corres-

ponden unívocamente entre los ejemplares de todas las cuencas y son fáciles de ubicar sobre el contorno de los peces y las imágenes digitalizadas (Figura 2).

Sobre la imagen se construyó una serie de cerchas (*Box Trusses*) (Bookstein, F. 1982; Bookstein *et al.*, 1985; Strauss y Bookstein, 1982), las cuales consisten en la unión de los hitos homólogos para formar una figura de líneas extendida sobre el perfil fotográfico del ejemplar (Figura 2).

Tabla 1. Localidad de origen y número de ejemplares de estudio

Localidad	Cuenca	Ubicación	Ejemplares	Origen
Río Orituco	Río Orinoco	Calabozo, Edo. Guárico	42	Colecta y Museo (MBUCV-21925)
Río Arenas	Río Manzanares, Caribe	Cumaná, Edo. Sucre	17	Colecta
Río Güere	Río Unare, Caribe	La Margarita del Llano, Edo. Anzoátegui	30	Colecta
Río Tamanaco	Río Unare, Caribe	Tucupido, Edo. Guárico	19	Colecta
Laguna Jabillal	Río Unare, Caribe	Tucupido, Edo. Guárico	4	Museo (MBUCV-22837)
Río La Toma	Caribe	Carúpano, Edo. Sucre	22	Museo (MBUCV-5034)

Utilizando el programa Microsoft Excel 97 se calcularon las distancias que conforman las cerchas, a partir de las coordenadas cartesianas de cada punto homólogo.

A partir de las distancias que componen las cerchas y las medidas de ancho interorbital tomadas con el calibrador, se procedió a realizar los análisis de variación morfológica interpoblacional y dimorfismo sexual, por medio de una serie de Análisis de Componentes Principales (ACP), método de procesamiento simultáneo de grandes cantidades de datos que permite visualizar posibles diferencias entre los patrones de forma corporal de los individuos pertenecientes a los distintos cuerpos de agua incluidos en el estudio, además de permitirnos identificar cuales de las variables morfométricas están asociadas a tales diferencias. Para ello se utilizó el programa NewPc (Versión 0.93 University of Chicago & Illinois Natural History Survey), el cual posee una opción de cizallamiento (*shear*), la cual elimina el factor de tamaño en el análisis a partir del segundo componente principal (CP2), con el fin de que los individuos sean discriminados solo con base en formas y proporciones corporales (Bookstein, 1982). El análisis se realiza a partir de la matriz de varianza-covarianza hecha con los logaritmos de las distancias calculadas, y permite preservar el patrón de covariación alométrica existente en los datos, a la vez que elimina los problemas producidos por la variación en el tamaño de los ejemplares, (Jolicœur, 1963).

Los resultados del ACP se presentan en gráficas en donde los *scores* (coeficientes) de las

distancias morfológicas en el espacio definido entre el segundo, tercero y cuarto componente principal (CP2, CP3 y CP4 respectivamente), determina que aquellos individuos que posean mayor similitud morfológica se encuentren agrupados. De esta manera se obtiene una discriminación visual de los diferentes individuos estudiados, que permite evidenciar las diferencias morfológicas entre los ejemplares en estudio. Igualmente, a través de las cargas o *loadings* obtenidos del ACP se puede determinar cuales son las variables que reflejan la mayor variación morfométrica entre los individuos estudiados. Como último paso, se procedió a determinar el sexo de los ejemplares estudiados mediante observación gonadal.

RESULTADOS

Merística. Los ejemplares provenientes de los Ríos Tamanaco, Arenas, La Toma y 21 individuos de la muestra del Río Güere (Fracción A), presentaron de 35 a 39 escamas en la línea lateral, de 13 a 15 series transversales de escamas, y 29 o 30 radios en la aleta anal; mientras que los provenientes de la Laguna Jabillal, el Río Orituco y 9 ejemplares de la muestra del Río Güere (Fracción B), presentaron siempre de 40 a 42 escamas en la línea lateral, 16 o 17 series transversales, y de 26 a 28 radios en la aleta anal.

Con base en los resultados merísticos, se diferenciaron dos morfotipos diferentes: el Morfotipo A, el cuál incluye a los ejemplares provenientes de los ríos Tamanaco, Arenas, La Toma y la fracción A

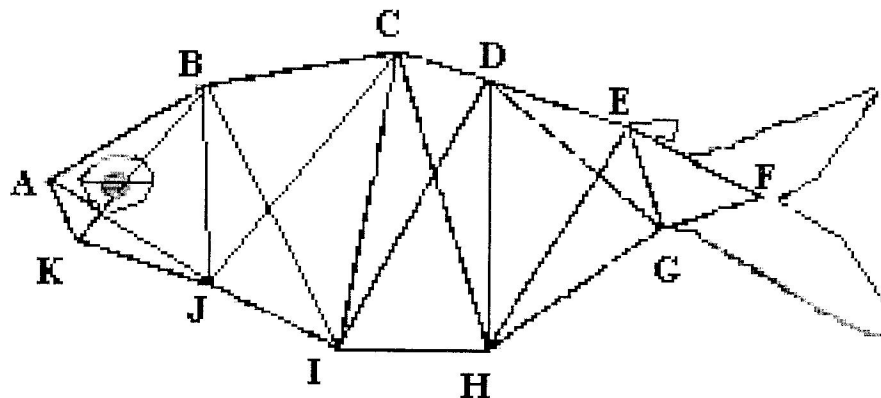


Figura 2. Cerchas y Puntos Homólogos sobre el contorno del cuerpo de un ejemplar de *Astyanax bimaculatus*. A. Extremo del hocico; B. Extremo del proceso supraoccipital; C. Origen de la base de la aleta dorsal; D. Final de la base de la aleta dorsal; E. Origen de la base de la aleta adiposa; F. Origen del complejo hipural de la aleta caudal; G. Final de la base de la aleta anal; H. Origen de la base de la aleta anal; I. Origen de la aleta pélvica; J. Origen de la aleta pectoral; K. Punto de unión del istmo; L. Borde anterior del ojo; M. Borde posterior del ojo.

Tabla 2. Río Güere. Cargas de las variables en los cuatro primeros Componentes Principales. Los valores en negrita indican aquellas distancias que evidencian la existencia de dimorfismos sexual.

Distancia	CP1	CP2	CP3	CP4	Distancia	CP1	CP2	CP3	CP4
A-B	0,152	-0,052	0,046	0,043	J-B	0,190	0,035	-0,060	-0,040
B-C	0,175	0,054	-0,193	-0,022	I-B	0,210	0,050	-0,060	-0,060
C-D	0,310	-0,144	0,227	-0,273	J-C	0,200	0,043	-0,140	-0,050
D-E	0,181	-0,144	-0,123	0,095	I-C	0,250	0,042	-0,090	-0,150
E-F	0,170	0,167	0,520	0,608	I-D	0,260	0,027	-0,070	-0,150
F-G	0,204	0,481	0,579	-0,295	H-C	0,230	-0,130	0,020	-0,110
G-H	0,233	0,301	-0,286	0,325	H-D	0,240	-0,010	-0,080	-0,090
H-I	0,206	-0,671	0,273	-0,051	H-E	0,240	0,269	-0,180	-0,050
I-J	0,189	0,066	-0,129	0,058	D-G	0,190	-0,170	-0,110	0,350
J-K	0,165	-0,043	0,039	-0,056	E-G	0,200	-0,130	0,022	0,316
K-A	0,127	0,021	-0,045	-0,015	A-J	0,150	-0,030	-0,020	-0,060
L-M	0,099	0,031	-0,100	-0,191	AIO	0,160	0,037	-0,070	0,051
K-B	0,174	-0,009	0,041	0,039					

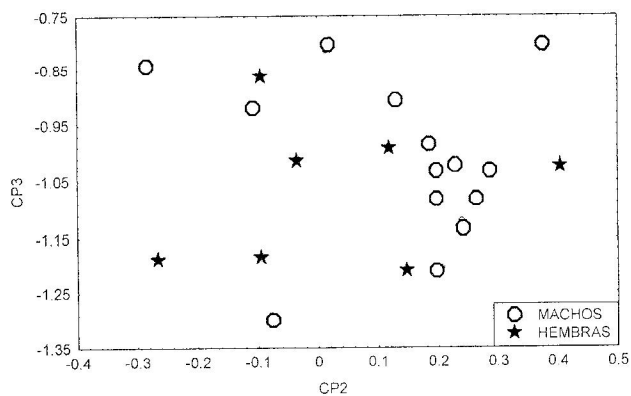


Figura 3. Río Güere. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 y 3.

(Tabla 4), permitió determinar que la diferencia en la forma corporal se debe a que los primeros poseen un mayor ancho interorbital (AIO) y una mayor distancia entre la base del complejo hipural y el final de la base de la aleta anal (F-G), mientras que a su vez poseen una menor distancia entre el punto de unión del istmo y la punta del hocico (K-A), menor longitud de la base de la aleta anal (G-H) y un menor diámetro ocular (L-M).

El análisis no reflejó una variación morfométrica clara entre los ejemplares provenientes de los ríos Tamanaco, La Toma y Güere; sin embargo esto no

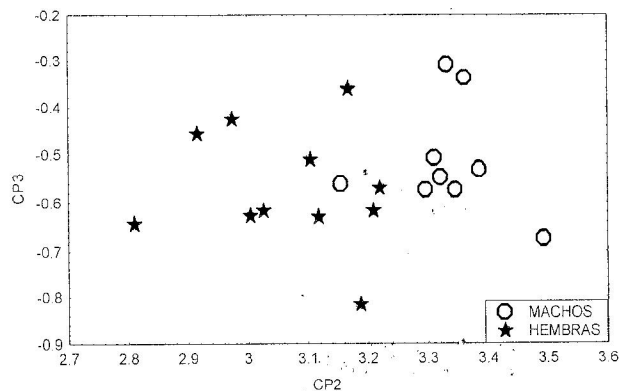


Figura 4. Río La Toma. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 y 3.

necesariamente implica que no exista dicha variación, ya que también cabe la posibilidad de que esta se encuentre opacada por la mayor variación morfológica existente entre los ejemplares provenientes del Río Arenas y los restantes ejemplares. Para evaluar esta posibilidad, se realizaron otros tres ACP que solo incluyeron a ejemplares provenientes de los ríos Tamanaco, La Toma y Güere. Estos análisis se hicieron de forma que se compararan las medidas corporales de individuos originarios de dos cuencas cada vez.

El ACP que incluyó a los ejemplares de los ríos La Toma y Güere acumuló hasta el cuarto

Tabla 2. Río Güere. Cargas de las variables en los cuatro primeros Componentes Principales. Los valores en negrita indican aquellas distancias que evidencian la existencia de dimorfismos sexual.

Distancia	CP1	CP2	CP3	CP4	Distancia	CP1	CP2	CP3	CP4
A-B	0,152	-0,052	0,046	0,043	J-B	0,190	0,035	-0,060	-0,040
B-C	0,175	0,054	-0,193	-0,022	I-B	0,210	0,050	-0,060	-0,060
C-D	0,310	-0,144	0,227	-0,273	J-C	0,200	0,043	-0,140	-0,050
D-E	0,181	-0,144	-0,123	0,095	I-C	0,250	0,042	-0,090	-0,150
E-F	0,170	0,167	0,520	0,608	I-D	0,260	0,027	-0,070	-0,150
F-G	0,204	0,481	0,579	-0,295	H-C	0,230	-0,130	0,020	-0,110
G-H	0,233	0,301	-0,286	0,325	H-D	0,240	-0,010	-0,080	-0,090
H-I	0,206	-0,671	0,273	-0,051	H-E	0,240	0,269	-0,180	-0,050
I-J	0,189	0,066	-0,129	0,058	D-G	0,190	-0,170	-0,110	0,350
J-K	0,165	-0,043	0,039	-0,056	E-G	0,200	-0,130	0,022	0,316
K-A	0,127	0,021	-0,045	-0,015	A-J	0,150	-0,030	-0,020	-0,060
L-M	0,099	0,031	-0,100	-0,191	AIO	0,160	0,037	-0,070	0,051
K-B	0,174	-0,009	0,041	0,039					

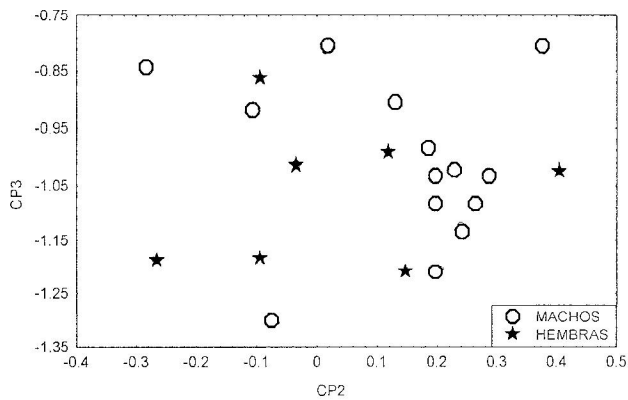


Figura 3. Río Güere. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 y 3.

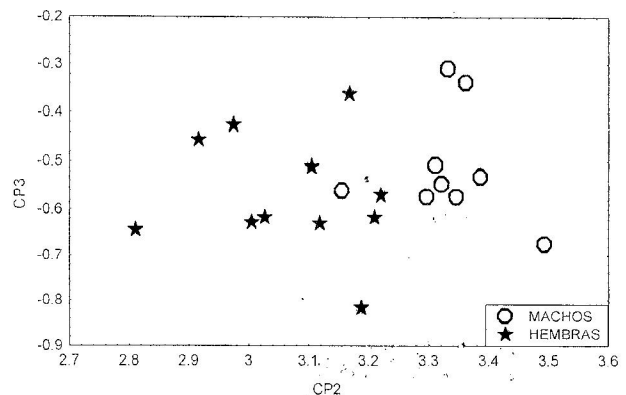


Figura 4. Río La Toma. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 y 3.

(Tabla 4), permitió determinar que la diferencia en la forma corporal se debe a que los primeros poseen un mayor ancho interorbital (AIO) y una mayor distancia entre la base del complejo hipural y el final de la base de la aleta anal (F-G), mientras que a su vez poseen una menor distancia entre el punto de unión del istmo y la punta del hocico (K-A), menor longitud de la base de la aleta anal (G-H) y un menor diámetro ocular (L-M).

El análisis no reflejó una variación morfométrica clara entre los ejemplares provenientes de los ríos Tamanaco, La Toma y Güere; sin embargo esto no

necesariamente implica que no exista dicha variación, ya que también cabe la posibilidad de que esta se encuentre opacada por la mayor variación morfológica existente entre los ejemplares provenientes del Río Arenas y los restantes ejemplares. Para evaluar esta posibilidad, se realizaron otros tres ACP que solo incluyeron a ejemplares provenientes de los ríos Tamanaco, La Toma y Güere. Estos análisis se hicieron de forma que se compararan las medidas corporales de individuos originarios de dos cuencas cada vez.

El ACP que incluyó a los ejemplares de los ríos La Toma y Güere acumuló hasta el cuarto

componente principal un 98.6% de la varianza total de los datos originales. Se evidenció en el CP2 y CP4 una ligera separación de las poblaciones de ambas cuencas (Figura 6), presentando los peces del Río Güere mayor separación entre el complejo hipural y las aletas adiposa y anal (distancias E-F y F-G, respectivamente); un mayor diámetro ocular (L-M); y mayor separación entre la punta del hocico, las aletas pectorales y el istmo (distancias A-J, A-K y J-K), (Tabla 5).

Adicionalmente, los ejemplares del Río Güere presentan en relación a los del Río La Toma, la aleta dorsal con base de menor longitud (C-D), aletas adiposa y anal más cercanas a la dorsal (distancias D-E y D-G, respectivamente), las aletas pélvicas menos distanciadas de la aleta anal (H-I) y de las pectorales (I-J). También poseen los del Río Güere una menor distancia entre el proceso supraoccipital y la aleta dorsal (B-C). Esto determina que los ejemplares del Río Güere presenten un cuerpo relativamente más corto que los del Río La Toma, pero con la cabeza y el pedúnculo caudal un poco más alargados y ojos de mayor tamaño.

Posteriormente se realizó otro ACP que involucró a los ejemplares provenientes de los ríos La Toma y Tamanaco. Este análisis explicó el

97.4% de la varianza original de los datos hasta el CP4. Se evidenció un claro patrón de variación morfométrica entre los ejemplares de ambas cuencas a nivel del CP2 (Figura 7). En este caso, las variables que determinaron las diferencias en la forma corporal de los individuos provenientes de ambos ríos fueron las distancias entre el complejo hipural y las aletas adiposa y anal (E-F y F-G respectivamente), la distancia entre el istmo y las aletas pectorales (J-K) y el istmo y la punta del hocico (K-A) y la distancia entre las aletas pélvicas y la aleta anal (H-I), (Tabla 6).

Los ejemplares provenientes del Río La Toma tienen un pedúnculo caudal más largo, aletas pares en una posición más posterior, al estar las aletas pectorales más distanciadas del istmo, las pélvicas más cercanas a la aleta anal, y una mayor distancia entre el istmo y la punta del hocico que los ejemplares del Río Tamanaco.

El ACP que incluyó a los ejemplares provenientes de los ríos Tamanaco y Güere, explicó un 95.2% de la varianza hasta el CP4. En este caso no se pudo evidenciar patrón alguno de diferenciación morfológica, por lo cual se interpreta que los ejemplares provenientes de ambos ríos presentan formas corporales similares.

Tabla 3. Río La Toma. Cargas de las variables en los cuatro primeros Componentes Principales. Los valores en negrita indican aquellas distancias que evidencian la existencia de dimorfismos sexual.

Distancia	CP1	CP2	CP3	CP4	Distancia	CP1	CP2	CP3	CP4
A-B	0,141	0,251	-0,081	-0,061	J-B	0,160	0,167	0,091	0,037
B-C	0,228	-0,061	-0,002	0,154	I-B	0,240	-0,050	-0,070	0,109
C-D	0,154	0,226	0,276	0,126	J-C	0,190	0,038	-0,040	0,191
D-E	0,100	0,218	-0,156	0,099	I-C	0,240	-0,030	0,065	0,214
E-F	0,352	-0,370	-0,103	-0,155	I-D	0,210	0,018	0,147	0,225
F-G	0,465	-0,561	0,090	-0,323	H-C	0,190	0,013	0,044	0,143
G-H	0,074	0,182	-0,211	-0,055	H-D	0,190	-0,010	0,015	0,163
H-I	0,126	0,101	0,388	0,197	H-E	0,140	0,097	-0,070	0,081
I-J	0,282	-0,192	-0,583	0,244	D-G	0,110	0,165	-0,140	0,009
J-K	0,134	0,050	0,415	-0,257	E-G	0,160	0,061	0,003	0,010
K-A	0,059	0,367	-0,284	-0,508	A-J	0,100	0,056	0,127	-0,360
L-M	0,026	0,108	-0,036	-0,247	AIO	0,230	-0,030	-0,050	0,003

Tabla 4. Morfotipo A. Ríos Tamanaco, Arenas, La Toma y Güere. Cargas de las variables en los Componentes Principales 2, 3 y 4. Los valores en negritas indican aquellas distancias que evidencian variación morfométrica interpoblacional

Distancia	CP2	CP3	CP4	DISTANCIA	CP2	CP3	CP4
A-B	-0,190	0,104	-0,040	J-B	-0,030	-0,040	0,028
B-C	0,006	-0,080	0,042	I-B	0,075	-0,030	0,106
C-D	-0,030	-0,110	-0,000	J-C	-0,040	-0,050	0,062
D-E	-0,100	-0,030	0,054	I-C	0,050	-0,090	0,066
E-F	0,094	0,438	-0,280	I-D	0,041	-0,130	0,023
F-G	0,290	0,661	-0,190	H-C	0,014	-0,150	-0,020
G-H	-0,200	0,063	0,332	H-D	0,031	-0,140	0,088
H-I	-0,030	-0,390	-0,740	H-E	-0,050	0,009	0,284
I-J	0,036	0,074	0,267	D-G	-0,140	-0,060	-0,010
J-K	0,030	0,086	-0,100	E-G	-0,070	-0,060	-0,060
K-A	-0,340	-0,050	0,001	A-J	-0,110	0,007	-0,060
L-M	-0,420	0,077	-0,060	AIO	0,671	-0,290	0,127
K-B	-0,120	0,059	-0,020				

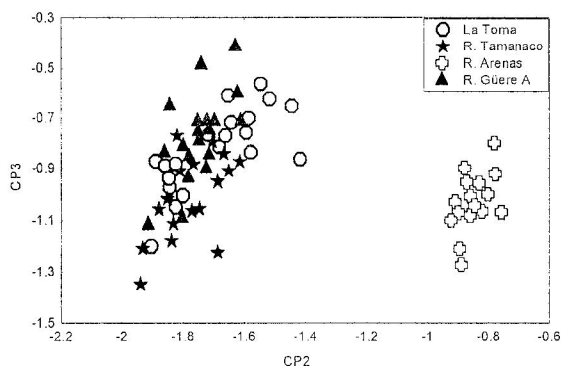


Figura 5. Morfotipo A. Ríos Tamanaco, Arenas, La Toma y Güere. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 vs. 3.

Morfotipo B.

Morfometría Intrapoblacional:

1. Río Orituco, Cuenca del Río Orinoco.

El ACP de los ejemplares de la cuenca del Río Orituco, explicó un 95.6 % de la varianza de los datos en los cuatro primeros componentes principales. Los resultados del análisis no mostraron ninguna evidencia de dimorfismo sexual en los ejemplares provenientes de esta cuenca.

2. Río Güere y Laguna Jabillal, Cuenca del Río Unare.

Con respecto a los ejemplares del Río Güere y la laguna Jabillal, el escaso número de ejemplares

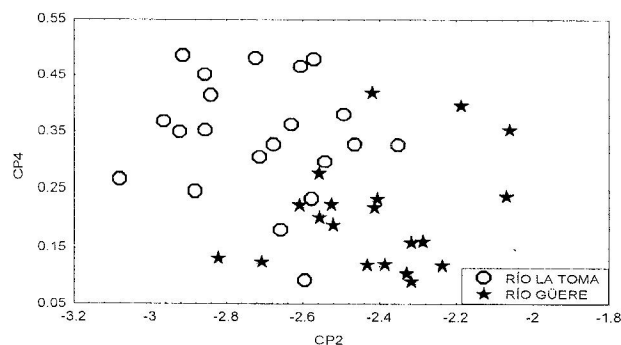


Figura 6. Ríos La Toma y Güere. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 y 4.

disponibles (9 y 4, respectivamente), imposibilitó que se les realizaran análisis de variación morfométrica a nivel intrapoblacional. Se consideraron, aunque con bastante cautela por su bajo número, en el análisis interpoblacional junto con los provenientes del Río Orituco.

Morfometría Interpoblacional

El ACP realizado con los ejemplares del Morfotipo B retuvo el 96.1% de la varianza acumulada hasta el CP4. En este caso, el análisis permitió separar claramente con base en las medidas corporales, los ejemplares pertenecientes a los tres cuerpos de agua (Figura 8). Se observa a nivel del CP2 una clara separación entre los puntos

Tabla 5. Ríos La Toma y Güere. Cargas de las variables en los Componentes Principales 2, 3 y 4. Los valores en negritas indican aquellas distancias que evidencian variación morfométrica interpoblacional

Distancia	CP2	CP3	CP4	Distancia	CP2	CP3	CP4
A-B	-0,074	-0,014	0,104	J-B	-0,074	0,035	0,021
B-C	0,041	0,061	-0,215	I-B	0,056	0,015	-0,153
C-D	-0,212	-0,160	0,021	J-C	-0,024	0,070	-0,180
D-E	-0,232	0,082	0,111	I-C	0,007	0,006	-0,170
E-F	0,397	-0,157	0,091	I-D	-0,051	0,003	-0,147
F-G	0,657	-0,086	0,329	H-C	-0,090	-0,123	-0,085
G-H	-0,145	0,530	0,023	H-D	-0,063	0,015	-0,117
H-I	-0,334	-0,642	-0,012	H-E	-0,069	0,349	0,032
I-J	0,170	0,110	-0,467	D-G	-0,208	0,048	-0,004
J-K	-0,091	-0,120	0,355	E-G	-0,096	-0,069	-0,077
K-A	-0,130	0,207	0,359	A-J	-0,095	0,009	0,325
L-M	-0,133	0,136	0,299	AIO	0,044	-0,015	0,054
K-B	-0,046	-0,004	0,086				

que representan a los ejemplares de la laguna Jabillal y los ríos Orituco y Güere, mientras que estos últimos son separados a nivel del CP3. Las diferenciación morfométrica de los ejemplares de la laguna Jabillal con respecto a los otros dos cuerpos de agua se deben a que los peces de los ríos Orituco y Güere poseen menores distancias entre la base del complejo hipural y las aletas adiposa y anal (E-F y F-G, respectivamente), la región predorsal no es tan alargada (B-C), menor separación entre las aletas pélvicas y pectorales (I-J) y la cabeza más alta y ancha (distancias J-B y AIO, respectivamente) en este análisis se interpreta que los ejemplares de los ríos Orituco y Güere presentan la cabeza más voluminosa que los peces de la laguna Jabillal, (Tabla 7, CP2). Esto determina que los ejemplares de la laguna Jabillal posean un cuerpo más alargado que los ejemplares de los ríos Orituco y Güere.

Con respecto a estos últimos, la diferenciación morfométrica se debió a que los ejemplares del Río Orituco presentaron mayor separación de la base del pedúnculo caudal y las aletas adiposa y anal (distancias E-F y F-G, respectivamente), menor distancia entre la aleta dorsal y el proceso supraoccipital y la aleta adiposa (distancias B-C y D-E, respectivamente) y menos distancia entre las aletas pectorales y pélvicas (I-J), (Tabla 7, CP3). Así, se evidenció que los ejemplares provenientes

del Río Orituco presentan el cuerpo más corto y un pedúnculo caudal más largo.

DISCUSIÓN

Se evidenció que existen variaciones morfológicas ente los ejemplares de *A. bimaculatus* de las cuatro cuencas del estudio. La utilización de caracteres merísticos permitió la separación inicial de los ejemplares en dos formas, las cuales agruparon por una parte a los provenientes de las cuencas del Río Unare (ríos Tamanaco y Güere) y del Caribe (ríos Arenas y La Toma), denominadas Morfotipo A y por la otra el Morfotipo B, conformado por los individuos provenientes de las cuencas del Río Orinoco (Río Orituco) y del Río Unare (laguna El Jabillal y Río Güere). La sucuencia del Río Güere conforma una zona por demás interesante pues en ella coexisten simpátricamente representantes de los dos morfotipos.

Los análisis morfométricos intrapoblacionales revelan la ausencia de un dimorfismo sexual bien diferenciado, salvo en ejemplares del Morfotipo A, provenientes de los ríos Güere y La Toma. Sin embargo, éste no debería ser descartado por completo hasta que no se hayan estudiado series de desarrollo más completas o muestras más exhaustivas de las diferentes localidades. El dimorfismo sexual en los representantes de este grupo (o en

Tabla 6. Ríos la Toma y Tamanaco. Cargas de las variables en los Componentes Principales 2, 3 y 4. Los valores en negritas indican aquellas distancias que evidencian variación morfométrica interpoblacional

Distancia	CP2	CP3	CP4	Distancia	CP2	CP3	CP4
A-B	0,001	0,209	-0,052	J-B	-0,067	0,064	0,051
B-C	-0,016	-0,240	0,394	I-B	0,002	0,095	0,098
C-D	0,075	0,127	-0,679	J-C	-0,068	-0,039	0,225
D-E	0,017	0,215	0,148	I-C	-0,064	-0,047	0,069
E-F	0,276	-0,151	-0,209	I-D	-0,075	-0,114	-0,005
F-G	0,685	-0,161	-0,116	H-C	-0,088	-0,017	-0,017
G-H	0,030	0,209	-0,009	H-D	-0,084	-0,007	0,076
H-I	-0,331	-0,669	-0,128	H-E	0,044	0,150	0,048
I-J	0,055	0,358	0,275	D-G	-0,083	0,076	0,058
J-K	0,311	-0,121	0,140	E-G	-0,085	-0,050	-0,028
K-A	-0,391	0,217	-0,293	A-J	0,020	-0,061	-0,005
L-M	0,002	-0,006	-0,143	AIO	0,065	-0,136	-0,024
K-B	-0,041	0,161	-0,057				

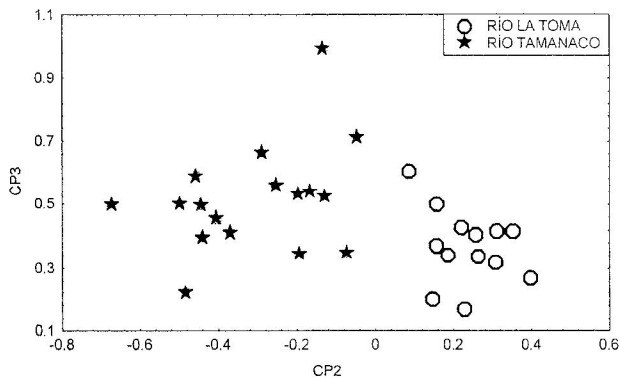


Figura 7. Ríos La Toma y Tamanaco. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 y 3.

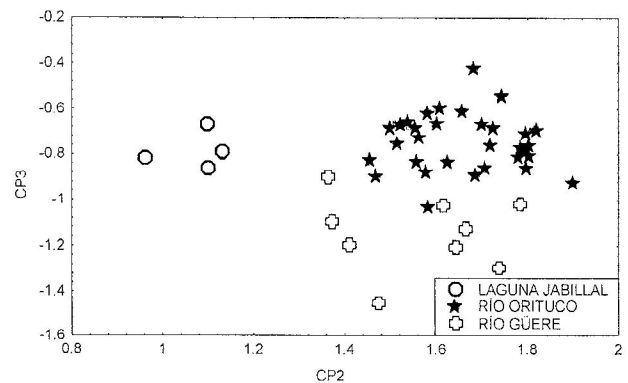


Figura 8. Morfotipo B. Ríos Orituco, Güere y laguna Jabillal. Espacio morfológico definido por los Componentes Principales 2 y 3.

los Characidae) ha sido señalado con anterioridad por González y col. (1986).

Los análisis morfométricos interpoblacionales, evidenciaron diferencias en la forma corporal de los peces pertenecientes al Morfotipo A, siendo los del Río Arenas, con una cabeza más pequeña, los que presentan mayor variación con respecto a los de los demás ríos. También se observaron diferencias en la forma corporal de los ejemplares del Río La Toma, con respecto a los peces provenientes de los ríos Güere y Tamanaco. Dentro del Morfotipo A, los ejemplares del Río Güere no presentan

diferencias en la forma corporal con respecto a los del Río Tamanaco. Al ser ambos ríos tributarios del Unare, cabe la posibilidad de que exista contacto entre las poblaciones presentes en ambos cuerpos de agua, al no existir algún tipo de barrera que aisle a las poblaciones, y de que las condiciones ambientales y presiones selectivas sean similares, por ello es posible que no se haya producido proceso alguno de variación morfológica en los ejemplares de dichos ríos.

Con respecto al Morfotipo B, los análisis morfométricos revelaron importantísimas diferencias

en la forma corporal entre los ejemplares de la Laguna Jabillal, el Río Orituco y la parte de la muestra del Güere agrupada dentro de este morfotipo; sin embargo este resultado está condicionado por el escaso número de ejemplares que conformaron la muestra de la Laguna Jabillal, siendo necesaria la colecta y análisis de más ejemplares de este cuerpo de agua para poder compararlos y discutir acerca de los posibles patrones de diferenciación morfológica que presenten. Esto indica que en la cuenca del Río Unare, se deben presentar al menos dos variaciones diferentes dentro de lo que actualmente se considera como *Astyanax bimaculatus*. Una se localizaría en el Río Güere, otra en los ríos Güere y Tamanaco y posiblemente otra en la Laguna Jabillal.

La existencia de dos morfotipos distintos en el Río Güere es difícil de interpretar con los datos disponibles. La misma se podría originar en la introducción de ejemplares de *Astyanax sp.*, entre otras especies, hecha por el Ministerio de Obras Públicas (MOP) en el Río Unare, (Fernández Yépez, 1970). Estas especies, provenientes de la cuenca del Orinoco, se sembraron en el Unare con la finalidad de que sirvieran como forraje para la alimentación de especies más grandes de valor comercial, también introducidas en esa cuenca. La presencia entonces de dos formas en el Unare se podría justificar, bien por la introducción del Morfotipo B del Orinoco, que estaría coexistiendo con el A, ya presente en el Unare con anterioridad, o por procesos de especiación dentro de la misma cuenca que produjeron A y B en sus formas actuales.

Es posible también que la variación morfológica observada sea reflejo de la variación ambiental entre las localidades de muestreo y no de variaciones en las frecuencias alélicas de las poblaciones. En este caso, en el cual la variación genética entre las muestras de los distintos cuerpos de agua fuera poca, se pensaría que las variaciones morfológicas son resultado de la plasticidad fenotípica, habilidad de un único genotipo para controlar su fenotipo cambiándolo en respuestas a condiciones locales (Robinson y Wilson, 1996). La presencia de varias especies introducidas en el Unare desde el Orinoco, sin embargo, nos hace preferir la hipótesis de la introducción como una explicación más parsimoniosa, hasta que poseamos datos más fehacientes que nos hagan reevaluar estos resultados.

Las dificultades que se presentan en la interpretación de la historia evolutiva de nuestra ictiofauna, ejemplarizada por las poblaciones de *A. bimaculatus* del Unare, nos hacen llamar la atención, tanto a los biólogos como a las autoridades pertinentes, acerca de los peligros que involucra la introducción de especies exóticas y el trasplante indiscriminado de especies autóctonas entre cuencas sin consideración por los posibles procesos históricos geográficos del país. Considerando la gran variación encontrada en las poblaciones de *Astyanax bimaculatus* (aun en las poblaciones simpátricas), es necesario llevar a cabo estudios más detallados, ecológicos, genéticos, morfométricos, para identificar las posibles causas de estos cambios evolutivos.

LITERATURA CITADA

BOOKSTEIN, F.

1982. Foundations of Morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13:451-470.

BOOKSTEIN, F.; CHERNOFF, B.; ELDER, R.; HUMPHRIES, J.; SMITH, G.; YSTRAUSS, R.

1985. Morphometrics in evolutionary biology. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Michigan. 277 pp.

EIGENMANN, C. H.

1921. The American Characidae. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 53 (3): 209-310.

1927. The American Characidae. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 43 (4): 311-428.

FERNANDEZ-YEPEZ, A.

1970. Análisis Ictiológico del Complejo Hidrográfico (07) "Río Unare". Dirección de Obras Públicas. Ministerio de Obras Públicas

GARUTTI, V.

1998. Descrição de Uma Espécie Nova de *Astyanax* (Teleostei, Characidae) da Bacia do Tocantins, Brasil. *Iheringia. Sér. Zool.*, Porto Alegre, (85):115-122.

GARUTTI, V. & BRITSKI, H.

1997. Descrição de Uma Espécie Nova de *Astyanax* (Teleostei, Characidae), com Mancha Umeral Horizontalmente Ovalada, da Bacia do Rio Guaporé, Amazônia. *Papéis Avulsos de Zool., S. Paulo*, 40(14):217-229.

en la forma corporal entre los ejemplares de la Laguna Jabillal, el Río Orituco y la parte de la muestra del Güere agrupada dentro de este morfotipo; sin embargo este resultado está condicionado por el escaso número de ejemplares que conformaron la muestra de la Laguna Jabillal, siendo necesaria la colecta y análisis de más ejemplares de este cuerpo de agua para poder compararlos y discutir acerca de los posibles patrones de diferenciación morfológica que presenten. Esto indica que en la cuenca del Río Unare, se deben presentar al menos dos variaciones diferentes dentro de lo que actualmente se considera como *Astyanax bimaculatus*. Una se localizaría en el Río Güere, otra en los ríos Güere y Tamanaco y posiblemente otra en la Laguna Jabillal.

La existencia de dos morfotipos distintos en el Río Güere es difícil de interpretar con los datos disponibles. La misma se podría originar en la introducción de ejemplares de *Astyanax sp.*, entre otras especies, hecha por el Ministerio de Obras Públicas (MOP) en el Río Unare, (Fernández Yépez, 1970). Estas especies, provenientes de la cuenca del Orinoco, se sembraron en el Unare con la finalidad de que sirvieran como forraje para la alimentación de especies más grandes de valor comercial, también introducidas en esa cuenca. La presencia entonces de dos formas en el Unare se podría justificar, bien por la introducción del Morfotipo B del Orinoco, que estaría coexistiendo con el A, ya presente en el Unare con anterioridad, o por procesos de especiación dentro de la misma cuenca que produjeron A y B en sus formas actuales.

Es posible también que la variación morfológica observada sea reflejo de la variación ambiental entre las localidades de muestreo y no de variaciones en las frecuencias alélicas de las poblaciones. En este caso, en el cual la variación genética entre las muestras de los distintos cuerpos de agua fuera poca, se pensaría que las variaciones morfológicas son resultado de la plasticidad fenotípica, habilidad de un único genotipo para controlar su fenotipo cambiándolo en respuestas a condiciones locales (Robinson y Wilson, 1996). La presencia de varias especies introducidas en el Unare desde el Orinoco, sin embargo, nos hace preferir la hipótesis de la introducción como una explicación más parsimoniosa, hasta que poseamos datos más fehacientes que nos hagan reevaluar estos resultados.

Las dificultades que se presentan en la interpretación de la historia evolutiva de nuestra ictiofauna, ejemplarizada por las poblaciones de *A. bimaculatus* del Unare, nos hacen llamar la atención, tanto a los biólogos como a las autoridades pertinentes, acerca de los peligros que involucra la introducción de especies exóticas y el trasplante indiscriminado de especies autóctonas entre cuencas sin consideración por los posibles procesos históricos geográficos del país. Considerando la gran variación encontrada en las poblaciones de *Astyanax bimaculatus* (aun en las poblaciones simpátricas), es necesario llevar a cabo estudios más detallados, ecológicos, genéticos, morfométricos, para identificar las posibles causas de estos cambios evolutivos.

LITERATURA CITADA

BOOKSTEIN, F.

1982. Foundations of Morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13:451-470.

BOOKSTEIN, F.; CHERNOFF, B.; ELDER, R.; HUMPHRIES, J.; SMITH, G.; Y STRAUSS, R.

1985. Morphometrics in evolutionary biology. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Michigan. 277 pp.

EIGENMANN, C. H.

1921. The American Characidae. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 53 (3): 209-310.

1927. The American Characidae. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 43 (4): 311-428.

FERNANDEZ-YEPEZ, A.

1970. Análisis Ictiológico del Complejo Hidrográfico (07) "Río Unare". Dirección de Obras Públicas. Ministerio de Obras Públicas

GARUTTI, V.

1998. Descrição de Uma Espécie Nova de *Astyanax* (Teleostei, Characidae) da Bacia do Tocantins, Brasil. *Iheringia. Sér. Zool., Porto Alegre.* (85):115-122.

GARUTTI, V. & BRITSKI, H.

1997. Descrição de Uma Espécie Nova de *Astyanax* (Teleostei, Characidae), com Mancha Umeral Horizontalmente Ovalada, da Bacia do Rio Guaporé, Amazônia. *Papéis Avulsos de Zool., S. Paulo.* 40(14):217-229.