

Descripción del cráneo de *Bramocharax caballeroi* Contreras & Rivera 1985 (Pisces, Characidae), pez endémico del Lago de Catemaco, Veracruz, México.

Description of the skull of *Bramocharax caballeroi* Contreras & Rivera 1985 (Pisces, Characidae), endemic fish to Catemaco Lake, Veracruz, Mexico.

Martha Elena Valdez-Moreno¹
y Salvador Contreras-Balderas[†]

¹) El Colegio de la Frontera Sur, Av. Centenario km 5.5, Chetumal 77014, Quintana Roo, México. Autor para correspondencia: mvaldez@ecosur.mx
[†]Bioconservación A. C., A. P. 504, San Nicolás de los Garza 66450, Nuevo León, México

Valdez-Moreno M. E. y S. Contreras-Balderas. 2009. Descripción del cráneo de *Bramocharax caballeroi* Contreras & Rivera 1985 (Pisces, Characidae), pez endémico del Lago de Catemaco, Veracruz, México. *Hidrobiológica* 19(1): 1-13

RESUMEN

El género *Bramocharax* se distribuye del centro-norte de Centro América a México. Hasta este momento se conoce a *Bramocharax bransfordi* de Nicaragua y Costa Rica, a *B. dorioni* y *B. baileyi* de Guatemala y a *B. caballeroi* del lago de Catemaco, Veracruz, México. El trabajo tuvo por objetivo estudiar detalladamente el cráneo de *Bramocharax caballeroi* a partir del análisis de 37 topotipos de diferentes tallas y compararlo con otras especies relacionadas. *B. caballeroi* presenta 58 huesos en su cráneo, de los cuales 49 son elementos pareados. En vista lateral su perfil es ovalado, debido a los huesos que conforman el hocico (etmoides, vómer, etmoides lateral, mandíbula, maxila, premaxila, ecto y mesopterygoides), así como el frontal y los circunorbitales, son alargados. El margen dorsal es ligeramente cóncavo y la parte anterior alargada. En los ejemplares menores a 80 mm todos los huesos son más lisos y conforme los organismos tienen una talla mayor, se hacen más robustos y los bordes de cada hueso se hacen más irregulares. Al comparar el cráneo de *B. caballeroi* con el de *Astyanax mexicanus* se encontraron diferencias en 25 huesos, mientras que al hacerlo con *A. fasciatus*, los principales contrastes fueron la longitud del supraoccipital, la forma del opérculo y del infraorbital 3. Adicionalmente, se encontraron diferencias importantes en la dentición y en las branquiespinas así, como en las placas y suspensores faríngeos con respecto a los *Astyanax*.

Palabras clave: *Bramocharax*, *Astyanax*, morfología, osteología.

ABSTRACT

The *Bramocharax* genus is distributed from Central America to Mexico. Until now the species known are *Bramocharax bransfordi* collected in Nicaragua and Costa Rica, *B. dorioni* and *B. baileyi* from Guatemala and *B. caballeroi* from Catemaco Lake, Veracruz, Mexico. The aim of this work is to realize a detailed description of the skull for *Bramocharax caballeroi* from the analysis of 37 different topotypes. The skull of this species has 58 osteological elements, 49 of them coupled. Shape is oval in lateral view, because the bones of the snout (ethmoid, vomer, lateral ethmoid, dentary, maxillae, premaxillae, ecto and mesopterygoids) and the frontal and circunorbitals are elongated. The dorsal margin is slightly concave and the anterior part is elongated. In specimens less than 80 mm, all the bones are smoother, with more regular edges. With the age increase, they become more robust with more irregular edges. A comparison of

the skull between *B. caballeroi* and *Astyanax mexicanus* resulted in 25 bones with differences, while with *Astyanax fasciatus*, main contrasts were the supraoccipital length, the shape of the opercles and the infraorbital 3. In addition there are important differences in the dentition, gill rakers, as well as suspensory pharyngeals and pharyngeal plates with respect to *Astyanax*.

Key words: *Bramocharax*, *Astyanax*, morphology, osteology

INTRODUCCIÓN

La familia Characidae (orden: Characiformes) está compuesta por 150 a 170 géneros que comprenden entre 700 y 885 especies aproximadamente (Gery, 1977; Nelson, 1994), distribuidas en el continente americano desde el sur de Texas, hasta Argentina y en la parte tropical de África (Berra, 1943; Miller, 1966). A esta familia pertenece el género *Bramocharax* Gill in Gill & Bransford 1877 cuya especie tipo es *B. bransfordi* Gill 1877. Los organismos de *Bramocharax* presentan una mezcla de características morfológicas, entre las que destacan la forma del cuerpo y la coloración, en especial la presencia de manchas humerales y caudales, que los asemeja a los del género *Astyanax* Baird & Girard 1854. Por otra parte, la forma de la cabeza, el maxilar largo y cóncavo y una asociación de dientes multicúspides y caninos en la boca, dan también a los organismos de *Bramocharax*, cierto parecido con *Acestrorhynchus lacustris* Lütken 1875 y *A. falcistrostris* (Cuvier 1819). No obstante lo anterior, Menezes (1969) en su estudio de la sistemática y evolución de Acestrorhynchidae, señaló que ambos grupos definitivamente no están relacionados.

Por mucho tiempo, se consideró que el género *Bramocharax* estaba constituido sólo por dos especies y una subespecie: *B. bransfordi* colectada en Nicaragua y Costa Rica y *B. bransfordi dorioni* Rosen 1970 y *B. baileyi* Rosen 1972 en Guatemala y se consideró al río Usumacinta como el posible centro de origen de las especies del género, con una tendencia a dispersarse hacia el sur (Rosen, 1972). Posteriormente, en México se describió otra especie: *B. caballeroi* Contreras-Balderas & Rivera-Teillery 1985, colectada en el Lago de Catemaco, Veracruz, el cual no tiene relación con el río Usumacinta. Cabe mencionar que este carácido endémico de Catemaco, en un inicio fue identificado como un integrante del género *Astyanax*. Por ejemplo, Martín del Campo (1938), Miller (1975), Rivera-Teillery (1976) y más recientemente Fuentes-Mata & Espinosa-Pérez (1997) confundieron ambos géneros. Contreras-Balderas & Rivera-Teillery, 1985; Miller & Conner, 1997; Miller *et al.*, 2005 mencionan que los juveniles de *Bramocharax caballeroi* por muchos años han sido identificados como un *Astyanax*, debido a su parecido externo, especialmente en individuos con tallas menores a 50 mm de longitud patrón (LP). Es importante señalar que *B. caballeroi* soporta una intensa pesca local y, si bien hasta el momento no se ha realizado ningún estudio formal del recurso, ya se observa un efecto nocivo directo sobre su población, pues la talla de los individuos extraídos

ha ido disminuyendo constantemente durante los últimos años (observación personal, datos no publicados).

Los estudios comparativos entre *B. caballeroi* y otras especies del mismo género (*B. baileyi*, *B. bransfordi*, *B. dorioni*) así como con *Astyanax*, se han basado principalmente en la merística y la dentición. Si bien tales características han ayudado a aclarar su posición taxonómica, no han sido suficientes, por lo que se han utilizado otro tipo de caracteres como los osteológicos, que pueden ser más significativos desde el punto de vista filogenético (Dunn, 1983). En el caso de los carácidos, tales caracteres han sido ampliamente utilizados tanto para la descripción de especies (Weitzman, 1962; Murray, 2004; Ribeiro *et al.*, 2007), como para entender la filogenia del grupo (Weitzman & Fink, 1983; Vari *et al.*, 1995). En México, sólo existen dos estudios publicados sobre osteología de carácidos: la descripción del cráneo de *Astyanax fasciatus* (sic) (Cuvier 1819), basada en material de organismos del río Balsas (Mejía-Mójica & Díaz-Pardo, 1991). Sin embargo la presencia de *Astyanax fasciatus* en México es puesta en duda por Miller *et al.* (2005), y por ello al hacer la comparación de cráneo de *B. caballeroi* con respecto al de esta especie, se utilizará la descripción de los organismos del río Balsas (Mejía-Mójica & Díaz-Pardo, 1991). También se cuenta con la descripción del cráneo de *A. mexicanus* (De Filippi 1853), hecha a partir de individuos de varias poblaciones del norte de México (Valdez-Moreno & Contreras-Balderas, 2003).

El gran parecido que presentan los *Bramocharax* con *Astyanax*, aunado a la importancia ecológica y económica que tienen, así como la ausencia de trabajos osteológicos, generó la idea de describir con detalle el cráneo de *Bramocharax caballeroi*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron 37 ejemplares topotípicos de *Bramocharax caballeroi* fijados con formol y posteriormente conservados en alcohol. Del total, 11 pertenecen a la colección de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL-2930, UANL-10801) y 26 a la de El Colegio de la Frontera Sur- Unidad Chetumal (ECO-CHP 5485). El sexo de los ejemplares fue determinado con base en la presencia o ausencia de tubérculos en la aleta anal.

A cada ejemplar se le realizó la biometría de rutina (longitud patrón, longitud total, altura máxima, altura mínima, longitud de la

cabeza y número de escamas sobre la línea lateral) con ayuda de un microscopio estereoscópico y un vernier de dos puntas marca Helios-Digit, con precisión de 0.05 mm. Los datos obtenidos de la biometría sirvieron de referencia para identificar a los especímenes, ya que algunos de los caracteres se pierden durante el proceso de transparentación. Para el estudio osteológico, todos los ejemplares fueron lavados con agua corriente y vueltos a fijar con formol al 4% durante 2 semanas. Posteriormente, se transparentaron con la técnica de digestión con hidróxido de potasio y rojo de alizarina propuesta por Hollister (1934) y conservados en glicerina al 100%.

El análisis osteológico se centró exclusivamente en el cráneo. El orden de descripción y la terminología osteológica se basó en Weitzman (1962) y Valdez-Moreno & Contreras-Balderas (2003).

Se realizaron esquemas de las estructuras, las cuales fueron observadas con un microscopio estereoscópico Nikon SMZ10 con cámara clara para dibujo. Una vez efectuado lo anterior, se realizó la descripción detallada del cráneo y se hizo una comparación osteológica craneal de *B. caballeroi* con otras especies de *Astynax*, anotando las diferencias y similitudes cualitativas entre ellas.

RESULTADOS

De los 37 ejemplares estudiados, 11 fueron hembras, 22 machos y 4 indeterminados. La longitud patrón de todos los organismos osciló entre 58.23 y 140 mm y la altura máxima varió entre 18.17 y 50 mm. El cráneo de *Bramocharax caballeroi* pre-

sentó un perfil ovalado en vista lateral, de aspecto robusto, con el margen dorsal ligeramente cóncavo y con la parte anterior alargada. Estuvo constituido por 58 elementos óseos, los cuales se describen por grupos a continuación.

Neurocráneo. El etmoides medio se localiza en la parte anterior del neurocráneo. Es de forma irregular, con un proceso óseo cónico redondeado dirigido hacia la parte anterior y dos laterales triangulares. Presenta pocos accidentes anatómicos; se articula anteriormente con los premaxilares, posteriormente con los frontales y ventralmente con el vómer (Figs. 1, 2a, 3a, 3b).

Los etmoides laterales separan la cavidad nasal de la ocular. Son estructuras muy delgadas, a manera de láminas triangulares (en posición dorsal) y trapezoidales si se observan en posición ventral, con margen anterior recto y margen posterior generalmente con dos proyecciones, siendo la externa más grande; con superficies lisas y con un pequeño orificio en cada etmoide. Dorsalmente se articulan con los frontales y medialmente con el vómer (Figs. 1, 2a, 3a, 3b).

El vómer forma parte del techo de la cavidad bucal. Se encuentra en posición ventral, tiene forma de "T" pero la parte vertical es más delgada. Presenta dos forámenes que se localizan muy cerca del margen anterior por donde pasa el nervio facial (Weitzman, 1962). Sin accidentes anatómicos en la superficie ventral y pocos en la dorsal. El borde posterior del vómer alcanza o rebasa el borde posterior del etmoides lateral (Figs. 2a, 3b).

Los dos huesos frontales son laminares y cubren gran parte de la región dorsal del cráneo, están conectados entre sí por la

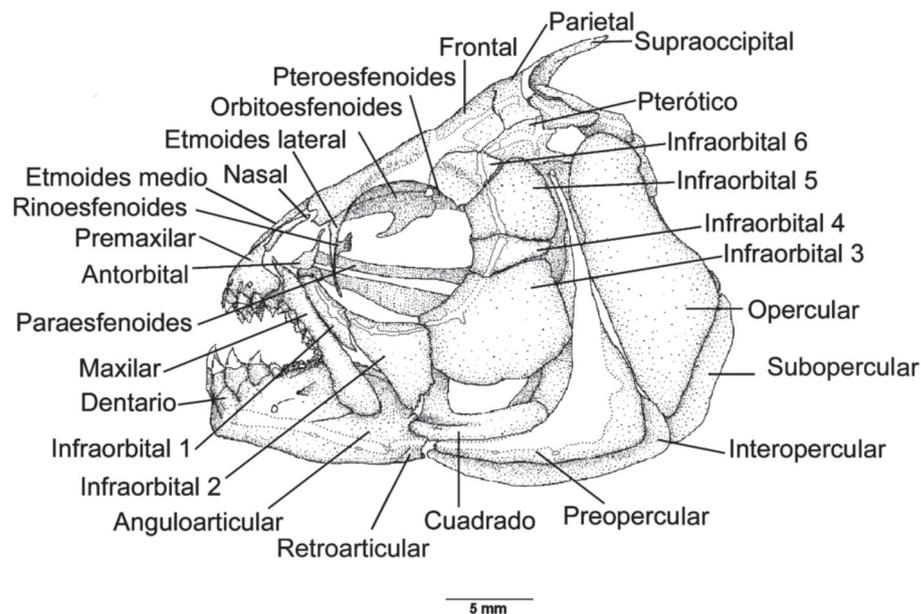


Figura 1. Cráneo de *Bramocharax caballeroi*. Vista lateral izquierda.

barra epifisiaria (infracrontal) y separados por dos fontanelas craneales, donde la anterior es más pequeña que la posterior. En la parte ventral presentan una quilla en posición media. Dorsalmente se encuentran articulados con el etmoides medio, los nasales y los etmoides laterales; en la parte posterior, con los parietales y ventralmente con el orbitoesfenoides, los pteroesfenoides, los esfenóticos y los pteróticos. Son de textura lisa y en cada frontal se pueden observar cinco canales del sistema acusticolateral (Figs. 1, 2a, 3a, 3b).

Los parietales son estructuras laminares de textura lisa y forma irregular, con márgenes rectos y ángulos curvos, que cubren la parte posterior del cráneo. Ambos parietales están separados por la fontanela craneana. Cada uno de ellos presenta un canal laterosensorial que se comunican entre sí en posición dorsal y posterolateralmente con los extraescapulares (Figs. 1, 2a, 3a).

El supraoccipital es el hueso medial más posterior del cráneo. En vista dorsal, tiene forma de triángulo isósceles, en medio se observa un surco y forma el borde posterior de la fontanela dorsal posterior. En posición ventral, se proyecta una quilla que se relaciona con el complejo neural del aparato de Weber. La relación entre el ancho de la base y la altura de la espina del supraoccipital es 1:1.7 (Figs. 1, 2a, 3a).

Los huesos epioccipitales o epióticos son tubulares con la superficie lisa y forman los canales semicirculares verticales del sistema auditivo. Lateralmente presentan un canal (proceso)

horizontal delgado, que los conecta con los pteróticos, dividiendo las fosas temporales (Figs. 2a, 3a).

Exoccipitales. Para su descripción, estos huesos fueron divididos en dos partes para facilitar el análisis. Así presentan una parte dorsal laminar, alargada, en cuya región inferior se encuentra el foramen *magnum* y otra ventral globosa que constituye el techo de la cápsula ótica para el otolito lagena. Dorsalmente los exoccipitales se articulan con los epioccipitales, ventralmente con los basioccipitales, anteriormente con los proóticos y anterolateralmente con los pteróticos y opistóticos (Figs. 2a, 3b).

Los opistóticos son pequeños y delgados, de forma sacular, y se localizan sobre la unión entre los pteróticos, exoccipitales y proóticos. Algo importante de mencionar es que éstos huesos tocan el margen posterior del exoccipital y del proótico (Fig. 3b).

Los basioccipitales al igual que los exoccipitales son muy complejos debido a que presentan una parte anterior globosa y otra laminar de textura y bordes lisos, que en su conjunto forman la base posterior del cráneo (Figs. 2a, 3a).

Los pteróticos tienen forma irregular, pero que en posición lateral se observan casi cuadrados, con un proceso corto y delgado que se proyecta posteroventralmente y que se fija al músculo elevador del opérculo (Weitzman, 1962). Existe un foramen que se localiza junto a la unión con el esfenótico. Cada uno presenta un canal sensolateral en forma de "V", que se comu-

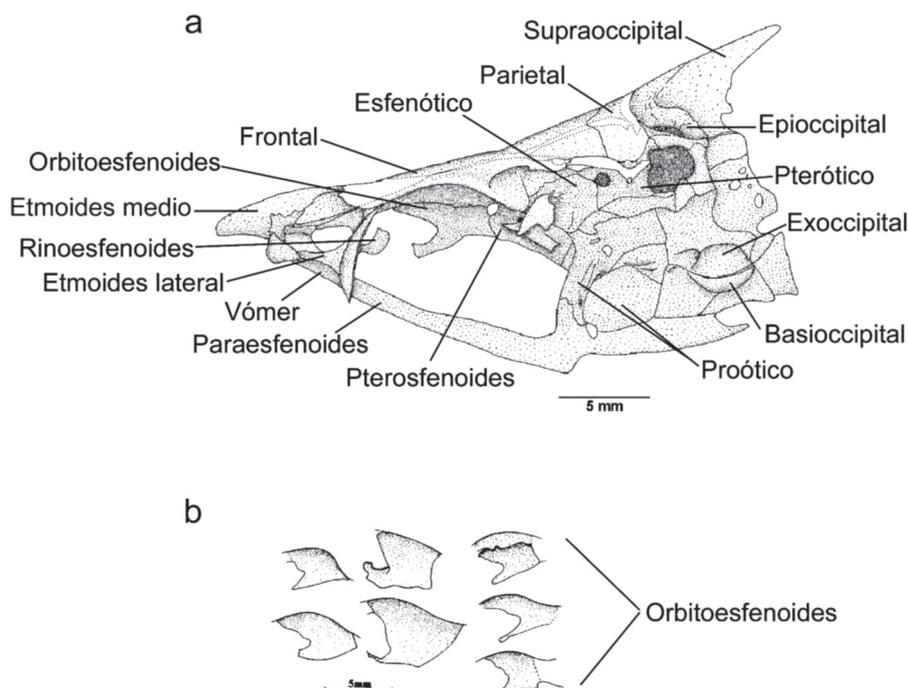


Figura 2. Neurocráneo de *Bramocharax caballeroi*. a) Vista lateral izquierda; b) Vista lateral izquierda de la diversidad morfológica del orbitoesfenoides.

nica anteriormente con el canal del frontal y posteriormente con el canal del extraescapular; en su vértice se encuentra un pequeño orificio. Estos huesos se articulan anteriormente con los esfenóticos, dorsalmente con los frontales y los parietales, medioventralmente con los proóticos, y en la parte posterior con los epioccipitales, formando parte de los canales simicirculares del oído. Además se articulan con cada uno de los hiomandibulares por medio de un surco (Figs. 1, 2a, 3a, 3b).

Los esfenóticos o autoesfenóticos, son elementos óseos robustos de forma irregular, con un proceso lateral que en su margen ventral termina en dos puntas, siendo la anterior más larga que la posterior. En los ejemplares más pequeños la proyección posterior no es tan evidente por lo que se observa sólo como un pequeño montículo. Se ubica por debajo de los frontales y se articula con los pteróticos y los proóticos (Figs. 2a, 3a, 3b).

Los proóticos son estructuras óseas grandes de forma compleja que constituyen parte de la base del neurocráneo. Tienen pocos accidentes anatómicos y tres forámenes de diferentes tamaños, siendo el auditivo el más grande. Anteriormente se articulan con los pteroesfenoides; medialmente con los proóticos; posteriormente con los opistóticos, exoccipitales y los

basioccipitales; dorsalmente con los esfenóticos y los pteróticos; ventralmente con el paraesfenoides (Figs. 2a, 3b).

El paraesfenoides es el hueso más largo del cráneo. En posición ventral, a la altura del proótico, presenta una pequeña proyección a manera de pico, mediante la cual se une a los suspensores faríngeos a través de ligamentos. En su parte posterior forma dos procesos laminares. Se articula anteriormente con el vómer y dorsoposteriormente con los proóticos y los basioccipitales (Figs. 1, 2a, 3b).

Los pteroesfenoides (= pleuroesfenoides o alisfenoides) son de forma rectangular en vista lateral, de textura y bordes lisos con un pliegue óseo en la parte central. Forman parte del techo del cráneo y dividen junto con el orbitoesfenoides, la cavidad ocular. Dorsalmente se articulan con los frontales, lateralmente con los esfenóticos, ventralmente con los paraesfenoides y anteriormente con el orbitoesfenoides. Un pequeño foramen se presenta entre la unión del orbitoesfenoides y el pteroesfenoides. En este foramen es donde se inserta el nervio troclear (Weitzman, 1962; Figs. 1, 2a, 3b).

El orbitoesfenoides es de forma irregular, pero en posición lateral su forma es parecida a una "J", con márgenes muy varia-

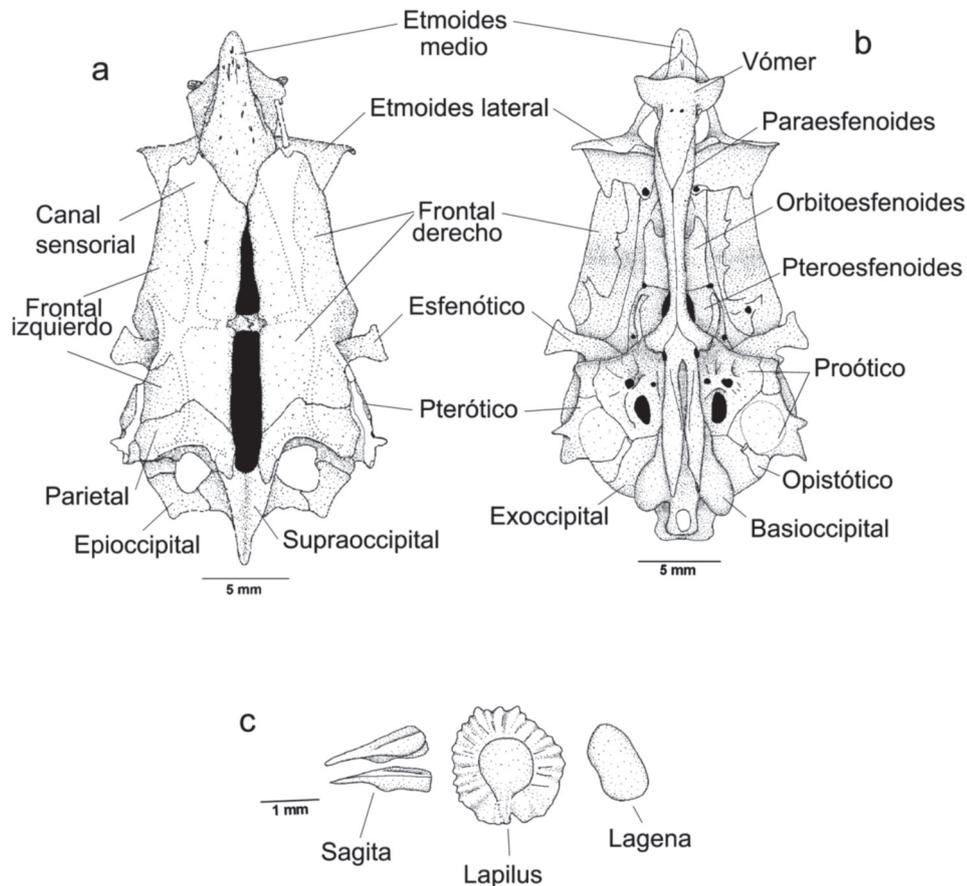


Figura 3. Neurocráneo de *Bramocharax caballeroi*. a) Vista dorsal; b) Vista ventral; c) Otolitos.

bles tanto en longitud y anchura, intra e interpoblacionalmente (Fig. 2b). Se localiza por detrás del etmoides medio y se articula con los frontales en la parte medio ventral y en la parte posterior con los pterofenoides. Este hueso está ampliamente separado del paraesfenoides (Figs. 1, 2a, 3b).

El rinoesfenoides sólo se observó en tres ejemplares; tiene forma rectangular o irregular y se localiza entre los etmoides laterales (Figs. 1, 2a).

Los nasales son tubulares y lisos, ligeramente curvos, se localizan en posición anterolateral con respecto al cráneo cubriendo parte de la cavidad nasal. El canal sensorial asociado a cada uno de estos huesos se continúa con el de los frontales (Fig. 1).

Con respecto a los otolitos, el *lapillus* es ovoidal con bordes y textura lisa, se localiza dentro del saco utricular formado a su vez por el proótico. La *sagitta* en forma de cuña se localiza en el hueco sacular formado por el proótico, el bassiooccipital, el exoccipital y el *asteriscus* que es el más grande de los otolitos, tienen forma circular y pequeñas proyecciones alrededor de su borde (Fig. 3c).

Huesos suborbitales. Los antorbitales se localizan en posición ventro-posterior con respecto a cada orificio nasal. En general, son de forma triangular, pero presentan gran variación en cuanto a su contorno, que aparentemente es independiente del sexo y de la talla (Fig. 1).

Bramocharax caballeroi presenta seis huesos infraorbitales. Aunque todos ellos son huesos pareados, a continuación serán referidos de manera singular. El infraorbital 1 también conocido como lacrimal o preorbital es un elemento óseo de forma similar a una hoja de bisturí que se encuentra superpuesto al maxilar (Fig. 1). El Infraorbital 2, también conocido como suborbital o yugal, es de forma triangular, con el borde infero-posterior redondo, largo y liso, aunque en ocasiones puede presentar algunas proyecciones en los ejemplares más grandes. Se localiza lateralmente con respecto al anguloarticular y al cuadrado y está ligeramente superpuesto al margen anterior del infraorbital 3 (Fig. 1). El Infraorbital 3 o suborbital, es el hueso más grande de toda la serie infraorbital, tiene forma de abanico, con textura y márgenes lisos. Si bien en la mayoría de los ejemplares estudiados el margen ventral de los infraorbitales 3 cubría parte del preopércular hasta el margen anterodorsal del sistema laterosensorial del preopércular (Fig. 1), hubo algunos especímenes pequeños (< 80 mm) donde este hueso no llegó a cubrir el preopércular.

El Infraorbital 4, suborbital o postorbital, tiene forma rectangular aunque el margen anterior es más grande que el posterior debido al desarrollo de los infraorbitales 3 y 5. El extremo anteroventral se proyecta ligeramente hacia abajo. En el caso de los ejemplares más grandes esta diferencia fue más notoria. Este

hueso se ubica sobre el hiomandibular (Fig. 1). Es interesante mencionar que en uno de los ejemplares revisados el Infraorbital 4 estaba dividido, por lo que se apreciaba como si fueran dos huesos. El Infraorbital 5, suborbital o postorbital, tiene forma casi rectangular, con el margen posterior globoso. Se localiza dorsalmente con respecto al infraorbital 4 y sobre el hiomandibular (Fig. 1).

El Infraorbital 6 o dermoesfenótico, es cuadrado con el margen dorsoposterior curvo. Se ubica por encima del esfenótico y del frontal (Fig. 1). Todos los huesos infraorbitales presentaron textura lisa y asociado a cada uno de ellos se encuentran los canales del sistema laterosensorial, comenzando con el infraorbital 1 y terminando en el 6, el cual se comunica con el canal del pterótico y del frontal (Fig. 1).

Bramocharax caballeroi no presentó hueso supraorbital.

Branquicráneo (esqueleto visceral).

Serie Mandibular. Los huesos premaxilares son estructuras fuertes de forma triangular, margen posterior recto, bordes irregulares y pequeños orificios en la superficie dorsal. Se encuentran articulados dorsalmente con el etmoides y los nasales y lateralmente con los maxilares. Cada premaxila con dos hileras de dientes y una de reemplazo. La hilera dental anterior (= exterior) consiste de cuatro dientes, el cuarto diente muy separado de los otros tres (3+1) o dos juntos y los otros 2 separados entre sí (2+1+1) con 2 a 7 cúspides, aunque se llegó a observar con sólo una cúspide en un diente muy erosionado. La hilera posterior (= interior) con cinco dientes con 2 a 10 cúspides, siendo lo más común de 4 a 7 (Figs. 1, 4c).

Los huesos maxilares son alargados y curvos a manera de barra, con la parte dorsal más delgada que la posterior; cada uno presenta una hilera dental principal y generalmente una de reemplazo, con 4 a 15 dientes, aunque se han observado hasta 17, con 3 a 8 cúspides. Cabe hacer mención que en uno de los ejemplares revisados se encontró un diente con una cúspide mostrando gran erosión de las cúspides laterales. Los maxilares están articulados anteriormente con los premaxilares y la parte posterior está sobre los dentarios (Figs. 1, 4b).

Los dentarios son elementos óseos robustos de forma rectangular, con el margen anterior inclinado hacia abajo. Cada dentario presenta 5 dientes frontales y 8 a 14 posteriores, sumando en total 13 a 19 dientes. El primero y tercer dientes frontales son similares en tamaño y apariencia; el segundo es de tamaño ligeramente más pequeño o igual que el primero. El quinto diente es más pequeño que los primeros cuatro, pero mayor que los siguientes. Todos ellos con un número variable de cúspides desde uno hasta nueve (4 ejemplares), aunque generalmente con siete cúspides. En el caso de los que presentaron sólo una cúspide, se trataba de dientes muy gastados o rotos y se encontraron

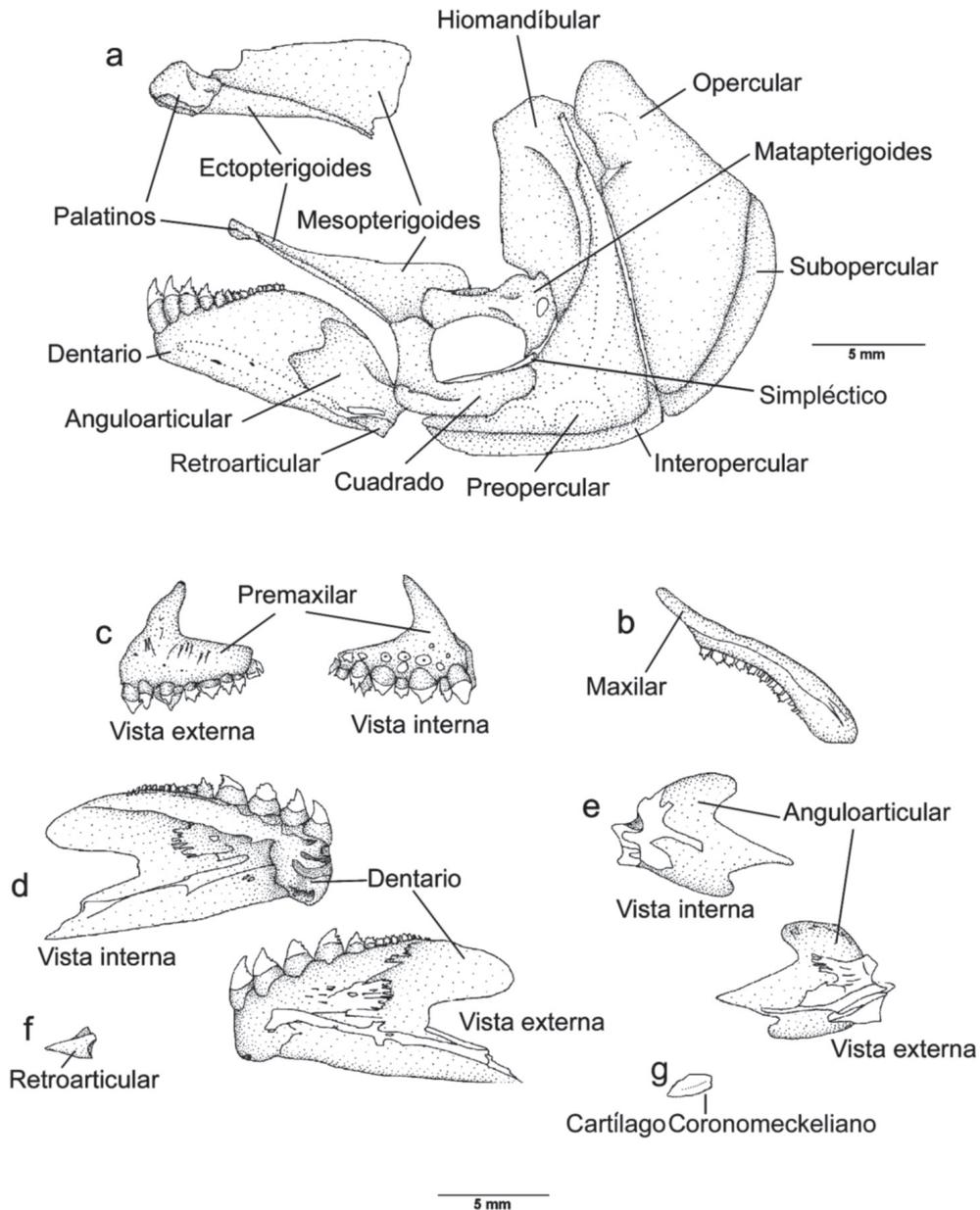


Figura 4. Branquiocráneo de *Bramocharax caballeroi*. a) Vista lateral izquierda de la serie mandibular, opercular y palatina y suspensión mandibular; b) Maxilar; c) Premaxilar; d) Dentario; e) Anguloarticular; f) Retroarticular; g) Cartílago Coronomeckeliano

en los ejemplares más grandes. El resto de los dientes fueron más pequeños, con una a siete cúspides, siendo tres el número más frecuente. La hilera de reemplazo presente, con dientes multicúspides. La superficie lateral de cada dentario con un canal del sistema acústicolateral y varios forámenes pequeños. Todos los ejemplares presentaron diastema sinfisial pequeña y la mayoría presentaron diastemas laterales. Sin embargo, 5 ejemplares (1 grande y 4 pequeños < de 90 mm) no las tenían. Los dentarios se encuentran articulados dorsoposteriormente con los anguloarticulares y los retroarticulares y posteriomedialmente con los cartílagos coronomeckelianos (Figs. 1, 4a, 4d).

Los anguloarticulares, en cuanto a forma, tienen la parte posterior semicircular y la anterior con tres proyecciones, siendo la medial más larga y puntiaguda, el dorsal de tamaño medio y el ventral más pequeño, por lo que apenas se esboza. En estos dos últimos su ápice es romo. Cabe mencionar que en un ejemplar sólo se observaron dos proyecciones. Cada anguloarticular tiene asociado un canal del sistema acústicolateral que se comunica posteriormente con el canal del preopércular. Este hueso establece la unión entre la mandíbula inferior y el cráneo debido a que se articula anteriormente con los dentarios, ventroposteriormente con los retroarticulares, posteriormente con

los cuadrados vía un cóndilo, y medialmente con los cartílagos coronomeckelianos. (Figs. 1, 4a, 4e).

Los retroarticulares son triangulares, de tamaño igual o ligeramente más pequeño que el cartílago coromeckeliano (Figs. 1, 4a, 4f).

Los dos cartílagos coronomeckelianos son pequeños y ovales, con una superficie externa lisa. En la superficie ventral presentan una pequeña costilla. Se localizan a lo largo de la cara medial del anguloarticular, uno a cada lado (Fig. 4g).

Serie opercular. Los huesos operculares son laminares, de superficies y márgenes lisos. La forma de la parte dorsal es semicircular y más corta en comparación con la posterior que es casi rectangular, más larga y ancha; el margen anteroventral se proyecta hacia abajo y el margen posterior es cóncavo o casi recto. Se articulan anteriormente con los hiomandibulares por medio de un cóndilo y ventralmente con los subopérculares (Figs. 1, 4a).

Los subopérculares son cuneiformes con superficies lisas, pero el margen anterior es más ancho y con un pequeño proceso dorsal. El margen posterior termina en forma de una punta roma. Estos huesos se encuentran articulados dorsalmente con los opérculos (Figs. 1, 4a).

Los preopérculares son laminares, grandes, con superficies y márgenes lisos, en forma de escuadra, la parte ventral es ancha y su margen anterior se proyecta para unirse al anguloarticular. La parte dorsal es muy delgada, constituida prácticamente por el canal del sistema laterosensorial que se extiende en toda la longitud del preopércular. Anteriormente, este canal se comunica con el canal de cada anguloarticular y dorsalmente con los canales de los pteróticos (Figs. 1, 4a).

Los interopérculares son también laminares con superficies y márgenes lisos, de forma triangular, siendo la parte anterior más delgada que la posterior. Se encuentran articulados con los preopérculares (Figs. 1, 4a).

Suspensión mandibular. La forma de los hiomandibulares es irregular, debido a que su parte dorsal es ancha, con ángulos redondeados y margen dorsal curvo y la parte ventral es muy delgada y recta. Se encuentra articulado dorsalmente con el neurocráneo a través de una fosa en cada pterótico y otra con en los esfenóticos. Dorsoposteriormente se articulan con los opérculos y ventralmente con los metapterigoideos (Fig. 4a).

Los huesos cuadrados tienen forma similar a una escuadra, siendo la parte vertical más corta que la horizontal. En el margen anteroventral presenta un cóndilo que es el que se une con el anguloarticular. Puede o no presentarse a lo largo del margen dorsal una proyección horizontal dirigida hacia atrás, de tamaño variable (Fig. 4a).

Los simplécticos son tubulares, lisos y ligeramente curvos. Se localizan por detrás del cuadrado (Fig. 4a).

Serie palatina. Los metapterigoideos son laminares, de textura y bordes lisos y de forma irregular; la parte posterior es más ancha que la anterior y su margen anteroventral se proyecta hacia abajo a manera de pico. En el margen dorsoposterior presenta uno o dos pequeños procesos de tamaño y forma variable. Un pequeño foramen se encuentra en la parte medioposterior. Se encuentra articulado dorsalmente con el mesopteroideo y dorsoposteriormente con el hiomandibular (Fig. 4a).

Los mesopteroideos son triangulares, laminares, sin accidentes anatómicos. Están articulados anteriormente con los palatinos, anteroventralmente con los ectopteroideos y ventralmente con los metapterigoideos y los cuadrados (Fig. 4a).

Los ectopteroideos también son triangulares, pero el ápice del triángulo se localiza hacia la parte posterior. Se localizan junto a los mesopteroideos y son de igual tamaño o ligeramente más cortos que los mesopteroideos, y con la textura y grosor similares a los anteriores (Fig. 4a).

Los palatinos son cuadrados, con ángulos redondeados y superficies lisas. Están articulados anteriormente con los maxilares y posteriormente con los ectopteroideos y los mesopteroideos (Fig. 4a).

Estos tres últimos huesos (mesopteroideos, ectopteroideos y palatinos) no presentan dientes.

Aparato hioideo. Los huesos interhiales son pequeños y cilíndricos. Se localizan en posición ventral con respecto a los hiomandibulares, posterior a los simplécticos y debajo de los interopérculares (Fig. 5b).

Los ceratohiales posteriores son triangulares, con el ápice roma. Pueden o no presentar una pequeña muesca en el margen dorsal. Presentan un foramen localizado hacia el centro o ligeramente desplazado hacia el borde posterior, asociado o no con un canal. Ventralmente cada ceratohial soporta al cuarto radio branquiostego. Están articulados anteriormente con los ceratohiales anteriores y posteriormente con los interhiales (Fig. 5b). La forma que presentan los ceratohiales anteriores es irregular con el margen posterior ancho y ligeramente convexo, el margen dorsal cóncavo, con superficies lisas; hacia la parte anterior se adelgazan hasta unirse con los hipohiales. En el margen ventral se encuentran dos muescas donde se insertan los dos primeros radios branquiostegos, el tercero sólo se observa sobre ellos. (Fig. 5b).

Los huesos hipohiales dorsales e hipohiales ventrales, son estructuras cuadradas con ángulos redondeados, articulados con los ceratohiales anteriores y los hipohiales dorsales (Fig. 5b).

El urohial es triangular, aunque el ápice puede estar ensanchado (en los más grandes) o adelgazado; el ángulo dor-

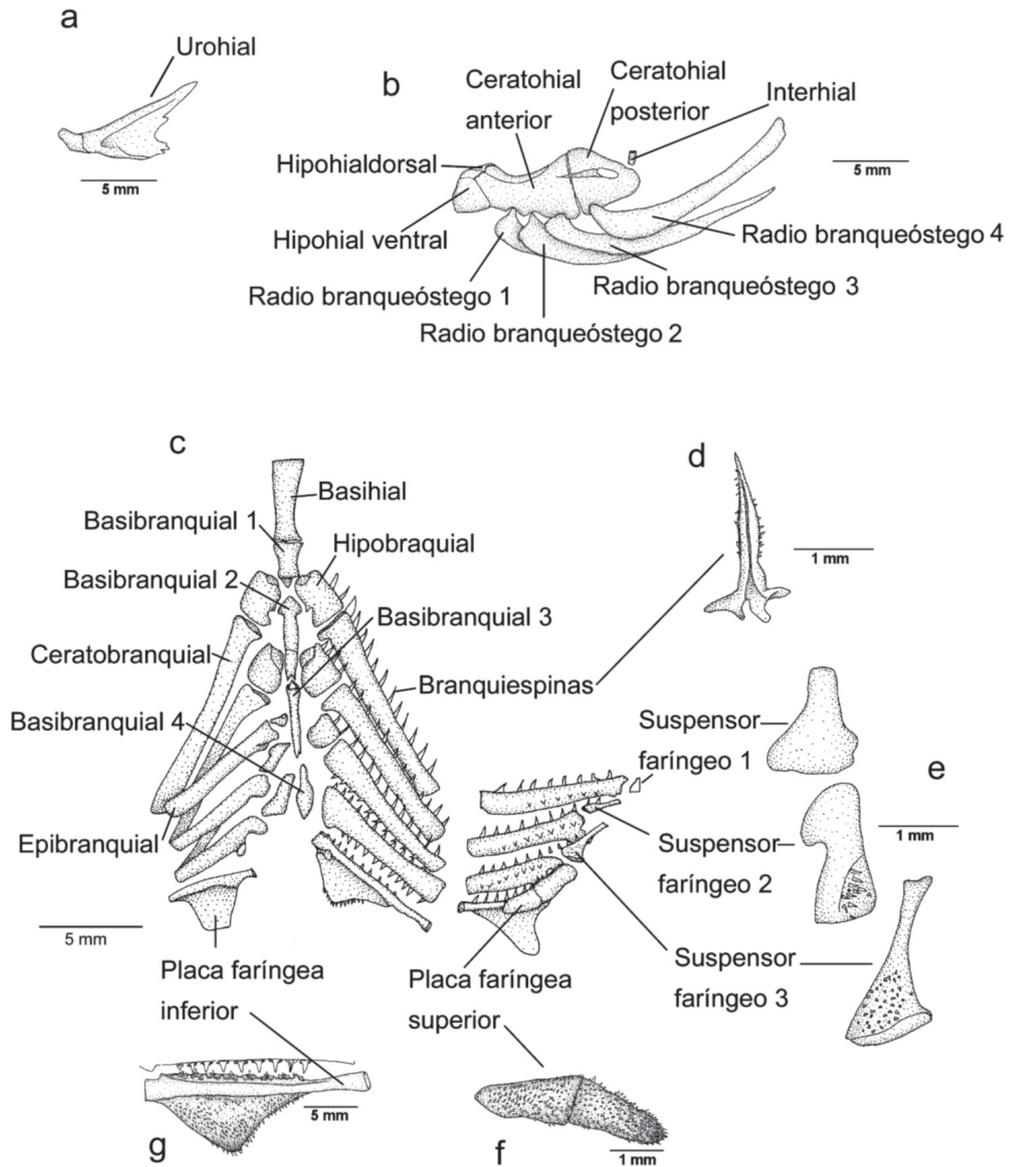


Figura 5. Aparato hioideo y branquial de *Bramocharax caballeroi*. a) Vista lateral izquierda del urohial; b) Vista lateral del aparato hioideo; c) Vista dorsal del aparato branquial; d) Branquiespina del primer arco branquial; e) Vista ventral de los suspensores faríngeos; f) Vista ventral de la placa faríngea superior; g) Vista dorsal de la placa faríngea inferior.

soposterior es alargado y el resto del margen posterior presenta proyecciones que varían en número y longitud. Se localiza insertado entre los hipohiales ventrales (Fig. 5a).

Aparato branquial. El hueso basihial constituye el elemento anterior del esqueleto branquial y se encuentra localizado entre los hipohiales dorsales. Tiene forma cilíndrica, ligeramente aplanada, con márgenes lisos, rectos o ligeramente curvos. El margen anterior más ancho que el posterior (Fig. 5c).

Los basibranquiales son cuatro huesos no pareados, que junto con el basihial forman la espina medial del esqueleto del

aparato branquial. El primer basibranquial (más anterior) es aplanado, rectangular y se encuentra unido por un ligamento al basihial. En tres especímenes este hueso se observó deformado. El segundo es alargado, en la mayoría de los casos recuerda la forma de una flecha, aunque en otros ejemplares la parte anterior es globosa. El tercer basibranquial es alargado y el cuarto es el más pequeño de todos, con forma romboidal y márgenes irregulares (Fig. 5c).

Los huesos hipobraquiales son tres elementos pareados. El primer hipobraquial tiene forma rectangular con el margen anterior redondeado y el posterior recto. El segundo tiene forma

de domo, con el margen posterior recto. El tercero tiene forma de saco o rectangular. Las uniones con los basibranchiales son mediante ligamentos, por lo que se observa un espacio entre ellos. Todos los hipobranchiales portan branquiaspinas en su borde anterior (Fig. 5c).

Los ceratobranchiales son cinco huesos pareados que forman la rama inferior de cada arco branchial. Los tres primeros son de forma rectangular, alargada y ligeramente aplanada, cada uno articulado proximalmente con un hipobranchial y distalmente con un epibranchial. El cuarto es similar en forma a los anteriores pero se articula proximalmente con un hipobranchial y distalmente con el cuarto epibranchial. El quinto está modificado para formar el hueso o placa faríngea inferior, la cual presenta un margen anterior recto y la parte ventral acampanada. En la superficie dorsal tiene numerosos dientes pequeños, unicúspides y dispersos (Figs. 5c, 5g). Es importante señalar que el primero, segundo y quinto ceratobranchiales sólo presentan branquiaspinas en el margen anterior, mientras que el tercero y el cuarto las portan a lo largo de ambos márgenes.

Los epibranchiales son cuatro huesos que forman la rama superior de cada arco branchial. Los primeros dos son alargados, ligeramente aplanados, con márgenes rectos y la parte posterior ensanchada. El tercero es similar a los anteriores pero la parte posterior presenta un proceso uncinado. El cuarto epibranchial es de forma triangular, con márgenes rectos y ápice romo, con dientes unicúspides distribuidos en toda la superficie interna (Fig. 5c).

Todos los epibranchiales tienen branquiaspinas a lo largo del margen anterior y posterior, excepto el último que sólo los presenta en el margen anterior. El tercer y cuarto epibranchial sostienen la placa faríngea superior. Esta placa tiene forma de "boomerang" y está dividida en dos partes de tamaño similar o la dorsal llega a ser más grande que la ventral (Fig. 5f).

Los tres suspensorios faríngeos (faringo branchiales) son huesos pareados, pequeños, articulados con los primeros tres epibranchiales y con los parasfenoides (Fig. 5e). En *B. caballeroi*, el primero es triangular, sin dientes y puede dar soporte a una o dos branquiaspinas. El segundo es casi rectangular, con pocos dientes unicúspides. El tercero es triangular, con numerosos dientes unicúspides. Todas las branquiaspinas son cónicas, con múltiples proyecciones pequeñas a manera de espínulas arregladas irregularmente (Fig. 5d). El número de branquiaspinas en cada arco, se detalla en la tabla 1.

DISCUSIÓN

El cráneo de *Bramocharax caballeroi* consta de 58 huesos, de los cuales 49 son pareados. Los elementos óseos impares son: el etmoides, el vómer, el paraesfenoides, el supraoccipital,

el orbitoesfenoides, el basioccipital, el urohial, el basihiyal y el rinoesfenoides. El número total de huesos fue similar al de *Astyanax mexicanus* descrito por Valdez-Moreno & Contreras-Balderas (2003), pero diferente del de *Ancestorhynchus lacustris* Lütken 1875 y *A. falcistrostris* (Cuvier 1819) (Menezes, 1969), quienes adicionalmente presentan el hueso supraorbital.

Además de la semejanza morfológica externa que tienen *B. caballeroi* y *Astyanax mexicanus*, principalmente en los estadios tempranos del ciclo de vida, sus cráneos también son similares en cuanto a forma, número y disposición de los huesos. Sin embargo, una comparación profunda de los adultos de *B. caballeroi* con la descripción detallada de *A. mexicanus* realizada por Valdez-Moreno & Contreras-Balderas (2003) permitió establecer numerosas diferencias que se resumen en la tabla 2, donde se pueden apreciar disimilitudes en 25 huesos, lo que implica que son diferentes en un 43% aproximadamente.

El perfil oval con el margen dorsal ligeramente cóncavo y el rostro prominente de los individuos adultos de *B. caballeroi* se debe a que los huesos asociados a las mandíbulas: etmoides, etmoides lateral, vómer, nasales, frontales, parietales, epioccipital y exoccipital principalmente, están más alargados que en los organismos de *Astyanax*, quienes por tenerlos más cortos presentan un perfil circular.

En ambos, *B. caballeroi* y *A. mexicanus*, se observó que tanto el orbitoesfenoides como el antorbital, son huesos que si bien mantienen una forma básica, son muy variables por lo que no se recomienda considerarlos como caracteres filogenéticos. Por el contrario la posición distinta del antorbital es importante para el reconocimiento de ambas especies. La ausencia del rinoesfenoides en organismos de *B. caballeroi* pudo deberse a su pérdida durante el proceso de transparentación o bien a que estuvieran reducidos o ausentes. El supraoccipital de ambas especies tiene forma similar pero es más largo en *A. mexicanus*. La forma de las branquiaspinas también es similar, sin embargo, el número es distinto en las dos especies y la cantidad de espínulas

Tabla 1. Número de branquiaspinas en cada arco branchial en *Bramocharax caballeroi* y *Astyanax mexicanus*. El número entre paréntesis corresponde a la mediana.

Número de arco branchial	Número de total de branquiaspinas	
	<i>B. caballeroi</i>	<i>A. mexicanus</i>
1	24-33 (26)	18-21
2	20-30 (26-27)	18-20
3	12 a 28 (24-26)	18-20
4	18 a 28 (21-22)	13-18

Tabla 2. Diferencias osteológicas entre *Bramocharax caballeroi* y *Astyanax mexicanus*.

Hueso	<i>B. caballeroi</i>	<i>A. mexicanus</i>
Etmoides nasal	Más alargado	Menos alargado
Etmoides lateral	Con proyecciones en el margen ventral	Sin proyecciones
Vómer	Más grande, sobrepasando el etmoides lateral	Más pequeño, no sobrepasando el etmoides lateral
Frontales	Más grandes y robustos, márgenes laterales rectos en vista dorsal	Más pequeños, menos robustos, márgenes laterales curvos en vista dorsal
Parietales	Proyecciones infero-posteriores largas	Proyecciones infero-posteriores cortas
Espina supraoccipital	Relación Ancho:Largo 1:1.7	Relación Ancho:Largo 1:1.6
Borde posterior del opistótico	Llegando al borde posterior del epioccipital	Sin llegar al borde posterior del epioccipital
Pterótico vista lateral	Con dos procesos en forma de picos	Con un proceso redondeado corto y delgado
Esfenótico	Con un proceso lateral que termina en el margen ventral en dos puntas	Con un proceso lateral alargado con el margen ventral redondeado
Paraesfenoides	Con una proyección en forma de pico en el margen ventral	Sin proyección
Pterosfenoides	Más largo, con un pliegue óseo central ventral robusto	Corto, con un pliegue óseo central ventral delgado
Sagitta	Espiniforme	En forma de cuña
Antorbital	Sin contacto con el premaxilar	En contacto con el premaxilar
Infraorbital 3	Margen dorsal reducido; margen ventral tocando el canal de la línea lateral	Margen dorsal ancho; margen ventral sin tocar el canal de la línea lateral
Infraorbital 4 (adultos)	Más largo y delgado hacia la parte posterior	Más ancho y grueso hacia la parte posterior
Infraorbital 5	Parte posterior globosa	Parte posterior cuadrada
Premaxilar, maxilar y dentario	Muy robustos y largos. Maxila curva	Menos robustos y cortos. Maxila recta
Premaxila	4 dientes con disposición irregular, más de 4 cúspides	4 dientes equidistantes con 3-4 cúspides
Maxila	De 4-19 dientes con 3-8 cúspides	De 1 a 2 dientes penta a octacúspides
Dentario	5-6 dientes frontales, con 1-7 cúspides y de 8-14 dientes posteriores con 3-7 cúspides.	4 dientes frontales con 5-7 cúspides, el quinto diente más pequeño, con 5-6 cúspides, usualmente 5, y 5-10 dientes posteriores con 1-2 cúspides.
Diastemas sinficial	Presentes	Ausentes
Diastemas laterales	Presentes o ausentes independientemente de la edad	Ausentes
Segundo suspensor faríngeo	Semicircular con muchos dientes unicúspides pequeños	Rectangular con pocos dientes unicúspides grandes
Dientes del tercer suspensor faríngeo	Pequeños	Grandes
Espínulas al rededor de las branquiespinas	Muchas	En menor número

que se encuentran alrededor de las branquiespinas es mayor en *B. caballeroi* (Tabla 1; Fig. 5d). Cabe hacer mención que el número máximo de dientes (19) registrado por Contreras-Balderas & Rivera-Taillery (1985) en el maxilar de *A. mexicanus*, sólo fue encontrado en un ejemplar grande colectado por tales autores.

Otra especie semejante a *B. caballeroi* es *Astyanax fasciatus* sensu Mejía-Mójica & Díaz-Pardo (1991). Antes de continuar comparando el cráneo de *B. caballeroi* con el de *Astyanax fasciatus*, es importante señalar que Valdez-Moreno & Contreras-Balderas (2003) revisaron y compararon los cráneos de *Astyanax mexicanus* y *Astyanax fasciatus* (Mejía-Mójica & Díaz-Pardo, 1991), encontrando bastantes similitudes y diferenciándolos sólo por algunos huesos y la dentición, concluyendo que aparentemente el cráneo de *A. fasciatus* de México se parece más al de *A. aeneus* (Günther 1860), otra especie que se distribuye hacia el sureste mexicano.

Las principales diferencias entre las tres especies (*B. caballeroi*, *Astyanax fasciatus* y *A. mexicanus*) son las siguientes: el infraorbital 3 es angular en *A. fasciatus*, a diferencia de las otras dos donde se presenta de forma semicircular, es decir más redondeado. Los dientes en el dentario de *B. caballeroi* presentan 1 a 9 cúspides, mientras que en las otras dos especies de *Astyanax* tienen 1 a 7 cúspides. Algo que comparte *A. fasciatus* con *B. caballeroi* es el ceratohial posterior, que puede o no estar asociado a un canal.

Por otro lado, al analizar especímenes de diferentes tallas (de 58.23 - 140 mm), se pudieron comparar diversas etapas del desarrollo de *B. caballeroi*, encontrándose que el perfil ovalado, robusto con el margen dorsal ligeramente convexo y rostro alargado ocurre desde la talla mínima observada. En general, los huesos del cráneo de todos estos ejemplares estudiados fueron similares; sin embargo, fue notorio que en los ejemplares de talla menor a 80 mm, todos los huesos eran más lisos, sin tantos accidentes anatómicos, y que conforme los organismos eran más grandes, los huesos eran más robustos y sus bordes más irregulares. Algunos huesos se vieron diferentes en los ejemplares pequeños (menores a 70 mm aproximadamente), tales como: el infraorbital 5, que era más pequeño y con el margen posterior menos globoso; el infraorbital 4, más grande en el margen posterior; el infraorbital 3, que si bien mantenía la forma y cubría parte del preopercular, no tocaba el canal de la línea lateral como en los adultos. El borde posterior del opistótico, en algunos ejemplares juveniles, no llegaba al borde posterior del epioccipital. En el proceso lateral del esfenótico de juveniles, no se observaban claramente las dos puntas en el margen ventral y, en un ejemplar, el margen posterior del opérculo era recto. Por otro lado, el maxilar de juveniles era recto o curvo y con un número menor de dientes (5-8) que en los adultos (4-18). Adicionalmente, en los organismos de tallas pequeñas, las cúspides de los dientes no se observaron erosionadas. El borde posterior del opistótico,

en algunos ejemplares pequeños, no llegó al borde posterior del epioccipital. Todas las diferencias encontradas entre ejemplares de diferentes tallas de *B. caballeroi*, parecen ser producto de la edad por lo que se puede decirse que conforme estos peces van creciendo, los huesos van cambiando hasta que alcanzan una forma definitiva, tal como se ha descrito en este estudio.

Es importante señalar que la forma del cráneo de los ejemplares más pequeños de *B. caballeroi* fue muy parecida a la de individuos del género *Astyanax*.

Con lo anterior, se puede concluir que *Bramocharax caballeroi* y *Astyanax mexicanus* son especies muy similares en su esqueleto cefálico; sin embargo las diferencias más notables son que el cráneo de *B. caballeroi* es oval, debido a la longitud los huesos que conforman el hocico (etmoides, vómer, etmoides lateral, mandíbula, maxila, premaxila, ecto y mesopterigoides), además del frontal y de los circunorbitales. Existen también diferencias importantes en la dentición, las branquiespinas, las placas y los suspensores faríngeos.

Por otra parte puede concluirse que no cabe duda que *B. caballeroi* también está relacionado con *A. fasciatus* sensu Mejía-Mójica & Díaz-Pardo (1991), pero con la descripción del cráneo disponible hasta el momento no es posible realizar mayores inferencias.

La descripción detallada del cráneo de *B. caballeroi* marca un avance para posteriores estudios de morfología comparada, sin embargo, es importante mencionar la necesidad de continuar con la descripción osteológica de otras especies, tanto del género *Bramocharax* como de *Astyanax*, para así poder establecer más claramente sus posibles relaciones filogenéticas tanto a nivel genérico como específico.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma de Nuevo León, por facilitar-me el préstamo de topotipos de *B. caballeroi* existentes en la colección ictiológica. Este estudio formó parte del trabajo para obtener el título de Doctor en Ciencias de Martha Elena Valdez Moreno, apoyado por la beca 138485 por parte del CONACYT. A El Colegio de la Frontera Sur, por permitirme el uso de tiempo e instalaciones para desarrollar mi investigación. A Manuel Elías Gutiérrez por todos sus consejos y apoyo en el desarrollo de este trabajo. A Rafael Estrada Anaya quien realizó los dibujos definitivos de algunos de los esquemas presentados.

REFERENCIAS

BERRA, T. M. 1943. *An atlas of distribution of the freshwater fish families of the World*. University of Nebraska Press, Nebraska. 197 p.

- CONTRERAS-BALDERAS, S. & R. RIVERA-TEILLERY. 1985. *Bramocharax (Catemaco) caballeroi* subgen. et sp. nv., del lago de Catemaco, Veracruz, México. (Pisces: Characidae). *Instituto de Investigaciones Científicas U.A.N.L. México* 2: 7-29.
- DUNN, J. R. 1983. Ontogeny and systematic of fishes. En *Developmental osteology. American Society of Ichthyology and Herpetology*. 1: 48-50.
- FUENTES-MATA, P. & H. ESPINOSA-PÉREZ. 1997. Peces de agua dulce y estuarios. In: González Soriano, E., R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds). *Historia natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, pp. 457-462.
- GERY, J. 1977. *Characoids of the World*, T. H. F. Publications, Inc. Ltd., U.S.A. 672 p.
- GILL, T. & J. F. BRANSFORD. 1877. Synopsis of the fishes of lake Nicaragua. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 2: 175-191.
- GÜNTHER, A. 1860. On new reptiles and fishes from Mexico. *Proceedings of the Zoological Society of London*, pp. 316-319.
- HOLLISTER, G. 1934. Clearing and dyeing fish for bone study. *Zoologica* 12: 88-101.
- MARTÍN DEL CAMPO, R. 1938. Nota acerca de algunos peces del Lago de Catemaco. *Anales del Instituto de Biología* 9: 225-226.
- MEJÍA-MÓJICA, H. & E. DÍAZ-PARDO. 1991. Descripción del cráneo de *Astyanax fasciatus* (Pisces: Characidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* 34: 191-214.
- MENEZES, N. A. 1969. Systematics and evolution of the tribe Acestrorhynchini (Pisces, Characidae). *Arquivos de Zoología* 18: 1-150.
- MILLER, R. R. 1966. Geographical distribution of Central American fresh water fishes. *Copeia* 4: 773-802.
- MILLER, R. R. 1975. Five new species of Mexican Poeciliid Fishes of the Genera *Poecilia*, *Gambusia*, and *Poeciliopsis*. *Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan* 672: 1-44.
- MILLER, R. R., & J. V. CONNER. 1997. Peces de Catemaco. In: González Soriano, E., R. Dirzo, & R. C. Vogt (Eds). *Historia natural de los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México. México. pp. 451-456.
- MILLER, R. R., W. L. MINCKLEY & S. M. NORRIS. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press, Chicago. 490 p.
- MURRAY, A. M. 2004. Osteology and morphology of the characiform fish *Alestes stuhlmannii* Pfeffer, 1896 (Alestidae) from the Rufiji River basin, East Africa. *Journal of Fish Biology* 65: 1412-1430.
- NELSON, J. S. 1994. *Fishes of the world*. 3d Ed. Wiley & Sons. New York. 600 p.
- RIBEIRO, A. C., M. R. CAVALLARO & O. FROELICH. 2007. *Oligosarcus perdido* (Characiformes, Characidae), a new species of freshwater fish from Serra da Bodoquena, upper Rio Paraguai basin, Brazil. *Zootaxa* 1560: 43-53.
- RIVERA-TEILLERY, R. 1976. *Análisis de las Pesquerías de la Laguna de Catemaco*. Memorias del Primer Simposio de Pesquerías de Aguas Continentales 1: 245-257
- ROSEN, D. E. 1970. A new Tetragonopterine characid fish from Guatemala. *American Museum Novitates* 2435: 1-17.
- ROSEN, D. E. 1972. Origin of the Characid fish genus *Bramocharax* and a description of a second, more primitive, species in Guatemala. *American Museum Novitates* 2500: 1-21.
- VALDEZ-MORENO, M. E. & S. CONTRERAS-BALDERAS. 2003. Skull osteology of the characid fish *Astyanax mexicanus* (Teleostei: Characidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 116: 341-355.
- VARI, R. P., R. M. C. CASTRO & S. J. RAREDON. 1995. The Neotropical fish family Chilodontidae (Teleostei: Characiformes): A Phylogenetic Study and a Revision of *Caenotropus* Günther. *Smithsonian Contributions to Zoology* 577: 1-31.
- WEITZMAN, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin* 8: 1-77.
- WEITZMAN, S. H. & W. L. FINK. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of south american freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world characiforms. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 150: 339-395.

Recibido: 14 de noviembre de 2007.

Aceptado: 8 de octubre de 2008.

