

El Colegio de la Frontera Sur

Diversidad críptica de *Poecilia mexicana* Steindachner 1863 (Actinopterygii, Poeciliidae) en México: detección de nuevas especies mediante osteología

Tesis

Presentada como requisito parcial para optar al grado de Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural Con orientación en Ecología y Sistemática

Por

Eduardo de Jesús Urbina Trejo



El Colegio de la Frontera Sur

Chetumal, Quintana Roo, 29 de marzo de 2021.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:			
Eduardo de Jesú	s Urbina Trejo		
hacemos constar	que hemos revisado y aprobado	la tesis titulada	
<u>Diversidad críptica de Poecilia mexicana Steindachner 1863 (Actinopterygii, Poeciliidae) en México: detección de nuevas especies mediante osteología.</u>			
para obtener el grado de Maestro (a) en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural			
	Nombre	Firma	
Director	Juan Jacobo Schmitter Soto		
Asesor	Alfonso Ángel González Díaz		
Asesor	Wilfredo Antonio Matamoros Or	tega	
Sinodal adicional	Luis Fernando Carrera Parra		
Sinodal adicional	Benigno Gómez y Gómez		
Sinodal suplente			

DEDICATORIA

A mi mamá Fany, por seguir brindándome todo el apoyo incondicional, los consejos y palabras de aliento que reducen la distancia que nos separa. Espero que la vida te siga brindando mucha salud. Nunca encontraré la manera de agradecer todo el inmenso amor que me tienes. Eres y serás la mejor mamá del universo mundial.

A mi papá Eduardo, por sus constantes exigencias que me conducen por un sendero de integridad. Admiro tu responsabilidad y dedicación, espero llenarte de orgullo. Agradezco todo el esfuerzo y sacrificios que has hecho por llevarme hasta donde he llegado.

A mi abuelita Francisca que nos dejó cuando apenas iniciaba el posgrado. Constantemente te recuerdo con mucho cariño y me lamento por no estar cerca de ti en el ocaso de tu vida. Tu partida la he tomado como una motivación para seguir haciendo las cosas de la mejor manera posible, te llevo en mi corazón y estoy seguro que me proteges en cada paso que doy.

Al Dr. Adán Enrique Gómez González a quien la vida se le fue arrebatada, extrañé demasiado poder escribirte ante las complicaciones que me surgieron, seguramente con tus consejos todo se hubiera resuelto con mayor rapidez. Eres uno de mis principales mentores y con certeza puedo decir que tú eres la persona que me ha guiado hasta donde he llegado. Todo lo que representa mi vida ictiofaunística te lo debo a ti.

AGRADECIMIENTOS

A El Colegio de la Frontera Sur, unidad Chetumal. A su planta docente que ha contribuido en esta etapa.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca otorgada para el desarrollo de la maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural.

A los integrantes de mi comité tutelar, por sus aportaciones, pero sobre todo por la paciencia y constante confianza; así como a los miembros de mi sínodo, por sus acertadas observaciones para la mejora de éste documento, y sobre todo por aceptar revisar el documento a pesar de las limitantes del tiempo.

Al Instituto de Biología de la UNAM por el préstamo de organismos.

Al Dr. Jacobo Schmitter, por todo el apoyo brindado desde el primer día que llegué a Chetumal. Mi total admiración por su profesionalismo, pero sobre todo por la persona que es. Ojalá que no se lamente de haberme aceptado como su estudiante, porqué yo cumplí el sueño de estar bajo su tutela.

A mis compañeros de generación, con los que compartí momentos muy agradables. A Ángel y Licho, a los que admiro demasiado, estaban en otro nivel académico. A Yaya y Paco, que prácticamente eran familia. A Julito, por los ratos de plática durante la comida, eres una persona muy noble.

A Daniela Palma, por la contribución en distintas etapas de este documento, pero sobre todo por todo el apoyo brindado y el invaluable tiempo compartido. Sin ti, no se hubiera logrado. Estoy totalmente agradecido por todo lo que representas en mi vida, y deseo que tengas una vida llena de éxitos.

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN	6
ARTÍCULO	9
Resumen	10
Abstract	11
Palabras clave	11
Keywords	12
Introducción.	12
Materiales y métodos	13
Resultados	13
Discusión.	15
Agradecimientos	17
Referencias	18
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	30
LITERATURA CITADA	32

INTRODUCCIÓN

La ictiofauna dulceacuícola en México cuenta con alrededor de 536 especies de peces, distribuidas en 48 familias (Contreras-MacBeath et al. 2020). De éstas, 15% corresponde a la familia Poeciliidae, mejor conocidos como gupis, molis y topotes. Los poecílidos integran alrededor de 276 especies válidas (Eschmeyer, 2021), la mayoría de ellas pequeñas (200 mm como longitud máxima). La principal característica de esta familia es que poseen fecundación interna por medio del gonopodio del macho (radios anales modificados) y paren a sus crías vivas (Lucinda 2003; Nelson et al. 2016).

Existen tres subfamilias: Poeciliinae Bonaparte, 1831, Xenodexiinae Hubbs, 1950 y Tomeurinae Eigenmann, 1912 (Eschmeyer, 2021). La subfamilia Poeciliinae incluye peces muy populares en la acuariofilia como los platis y colas de espada (*Xiphophorus* spp.) y los molis (*Poecilia* spp.), entre otros géneros. Algunas especies, como *P. velífera*, ha sido introducida en muchas partes del mundo para controlar a los mosquitos, aunque esto ha traído consigo problemas para la ictiofauna nativa, por lo que su uso es cuestionable (Lucinda 2003; Miller et al. 2009).

La sistemática del género *Poecilia* Bloch & Schneider 1801, ha presentado múltiples cambios, que incluyen sinonimizaciones y redescripciones. Actualmente su taxonomía reconoce al menos siete subgéneros (Meredith et al. 2010).

Dentro del subgénero *Mollienesia* se encuentran dos grupos morfológicamente distinguibles y recíprocamente monofiléticos; el complejo *P. latipinna*, caracterizado por tener una larga aleta dorsal en forma de vela, y el complejo *P. sphenops*, con aleta dorsal corta (Miller 1983; Ptacek & Breden 1998). Debido a su notable similitud morfológica, se han agrupado hasta 34 taxones nominales como sinónimos de *P. sphenops* (Rosen & Bailey 1963). Sin embargo, con base en los dientes mandibulares internos (tricúspides o unicúspides), el complejo *sphenops* ha sido separado en dos subcomplejos: *P. sphenops* y *P. mexicana* (Schultz & Miller 1971; Alda et al. 2013).

La taxonomía de los peces del género *Poecilia* ha sido objeto de mucha controversia debido a que morfológicamente es difícil diferenciarlos; los caracteres diagnósticos pueden superponerse y las especies exhiben gran variación morfológica intraespecífica.

Es por ello que el presente estudio se enfocó en tratar de reconocer variaciones morfológicas que puedan encaminar al reconocimiento de nuevas especies ocultas bajo el nombre de *P. mexicana*.

Para resolver este cuestionamiento se plantearon como objetivos analizar y comparar los datos merísticos y morfométricos de poblaciones actualmente identificadas como *Poecilia mexicana* representativas de su distribución en el territorio nacional y examinar caracteres osteológicos de dichas poblaciones en busca de diagnosis que pudieran delimitar y reconocer entidades taxonómicas ocultas en *P. mexicana*.

Con este estudio se espera generar un registro más preciso de la diversidad y distribución geográfica del género *Poecilia*, así como de las especies dulceacuícolas del sureste mexicano en general, a través de la delimitación objetiva de las especies pertenecientes al complejo "*P. mexicana*". Esperando contribuir a responder las interrogantes planteadas con respecto a la taxonomía del grupo.

Conceptos de especie

Los organismos se clasifican en unidades evolutivas denominadas "especies". Este concepto se visualiza de distinta forma, según los conocimientos con los que se cuente, el grupo de organismos con que se trabaje o el enfoque que se les dé (Valencia, 1991). Las especies son importantes porque constituyen un nivel de organización básico en la naturaleza (Mayr, 1957). Muchos autores coinciden en considerar a la especie como la unidad fundamental de trabajo; sin embargo, también es aceptado que ningún concepto de especie es universalmente aplicable a todos los organismos (Cracraft, 1987).

El concepto biológico de especie de Mayr (1942) ha sido el dominante por mucho tiempo. A pesar de sufrir algunas modificaciones con el paso del tiempo, su definición considera que una especie es una comunidad reproductiva de poblaciones (aislada reproductivamente de otras), que ocupa un nicho específico en la naturaleza. Este concepto ha sido utilizado ampliamente; sin embargo, es insostenible en teoría y no funciona en la práctica (Cracraft, 1989).

El concepto evolutivo de especie propuesto por Simpson (1961) define que una especie evolutiva es un linaje que diverge separadamente de otros y que presenta tendencias y papel evolutivo propios. Posteriormente, Wiley (1978) sugirió modificar dicho concepto, refiriéndose a él como un único linaje de poblaciones ancestro/descendientes que mantienen una identidad distinta a otros linajes, presentando tendencias evolutivas propias y un destino histórico. Rosen (1979) sugirió reconocer como especie a toda población o grupo de poblaciones que están definidos por características apomórficas.

Esta tesis está basada hacia el concepto evolutivo de especie, considerando que a partir de las poblaciones analizadas pudiesen divergir nuevos linajes únicos, reconocibles por autapomorfias.

ARTÍCULO

Variación interpoblacional de la osteología, morfometría y merística en Poecilia mexicana (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)

Sometido a Revista Mexicana de Biodiversidad

- 1 Variación interpoblacional de la osteología, morfometría y merística en *Poecilia*
- 2 *mexicana* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)
- 3 Interpopulation variation of osteology, morphometrics, and meristics in *Poecilia mexicana*
- 4 (Cyprinodontiformes: Poeciliidae)
- 5 Eduardo de Jesús Urbina-Trejo¹, Juan Jacobo Schmitter-Soto¹*, Alfonso A. González-
- 6 Díaz², Wilfredo Matamoros³
- ¹El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Sistemática y Ecología Acuática, Av.
- 8 Centenario km 5.5, Col. Pacto Obrero, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México
- 9 ²El Colegio de la Frontera Sur, Departamento de Conservación de la Biodiversidad,
- 10 Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, Barrio María Auxiliadora, 29290 San
- 11 Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México
- 12 ³Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Instituto de Ciencias Biológicas, Museo de
- 13 Zoología, Libramiento Norte Poniente No. 1150, Colonia Lajas Maciel, 29039 Tuxtla
- 14 Gutiérrez, Chiapas, México
- *Autor de correspondencia: jschmitt@ecosur.mx

16

- 17 **Resumen.** El género *Poecilia* es uno de los más abundantes y frecuentes en agua dulce y
- 18 salobre de Centroamérica y México. Estudios taxonómicos y filogenéticos han señalado la
- 19 necesidad de revisar la validez y distribución de las especies actuales. El propósito de este

trabajo es realizar un análisis de la especie *P. mexicana* en México, a partir de la revisión de características morfológicas, osteológicas y merísticas. Con ello se contribuye al conocimiento de la variación morfológica, diversidad y distribución geográfica del género *Poecilia* y proporcionar bases para reconocer posibles especies nuevas. Dada la amplia distribución y la diversidad morfológica que exhibe este grupo, se esperaba que existiera más de una especie válida actualmente asignada al nombre "*P. mexicana*", lo cual parece verificarse, al menos en el caso de la población de Calakmul, sur de la península de Yucatán, a pesar de una escasa variación en caracteres osteológicos, pero conspicua en otros atributos de forma.

Abstract. The genus *Poecilia* is one of the most abundant and frequent in fresh and brackish water in Central America and México. Taxonomic and phylogenetic studies have pointed to the need to review the validity and distribution of current species. The purpose of this work is to perform an analysis of the species *P. mexicana* in Mexico, based on the review of morphological, osteological and meristic characteristics. This contributes to the knowledge of the morphological variation, diversity and geographical distribution of the genus *Poecilia* and provides a basis for recognizing possible new species. Given the wide distribution and morphological diversity exhibited by this group, it was expected that there was more than one valid species currently assigned to the name "*P. mexicana*", which seems to be verified, at least in the case of the population of Calakmul, south of the Yucatan peninsula, despite a slight variation in osteological characters, but conspicuous in other shape attributes.

Palabras clave. Taxonomía, especies nuevas, Teleostei, diafanización, morfología,
 merística.

- **Keywords.** Taxonomy, new species, Teleostei, diaphanization, morphology, meristics.
- 44 **Introducción.** El subgénero *Mollienesia* del género *Poecilia* (Teleostei, Poeciliidae) es un
- grupo de peces de agua dulce secundarios que ha experimentado una importante
- diversificación evolutiva en Mesoamérica (Hrbek et al., 2007), dando como resultado
- 47 numerosas especies endémicas (Rosen & Bailey, 1963; Miller, 1966). Contiene al menos
- 48 25 especies, que se distribuyen desde el sureste de los Estados Unidos hasta Sudamérica
- 49 (Bagley et al., 2015). Una de las principales problemáticas en la taxonomía de este grupo
- se debe a la variación morfológica; en la mayoría de los casos, los caracteres diagnósticos
- 51 se superponen e, incluso, las especies llegan a presentar considerable plasticidad fenotípica
- 52 (Poeser, 2003). Taxonómicamente, los caracteres más útiles para su separación son la
- forma de la dentición, número de radios en la aleta anal (Schultz & Miller, 1971), número
- de radios en la aleta dorsal, estructuras gonopodiales (Miller, 1975), posesión de ciertos
- poros en la cabeza y número de escamas alrededor del pedúnculo caudal (Greenfield,
- 56 1990). Evidentemente, la identificación de caracteres morfológicos ha sido fundamentada
- 57 mediante técnicas taxonómicas tradicionales; sin embargo, la inclusión de técnicas
- moleculares ha contribuido en la delimitación de especies (Meyer et al., 2004). La
- 59 diversidad de especies está probablemente subestimada y se apoya la combinación de
- 60 múltiples líneas de evidencia genética y un amplio muestreo filogeográfico con el objetivo
- de descubrir y validar a las especies involucradas (Bagley et al., 2015). Estudios
- 62 filogenéticos han señalado la necesidad de revisar la distribución de las especies actuales y
- 63 su validez (Breden et al., 1999; Alda et al., 2013).
- Al interior de las especies, también hay biodiversidad no detectada, es decir, más de una
- especie bajo un solo nombre, o en su caso descrita como subespecie. Así ocurrió por

ejemplo con *Poecilia limantouri* Jordan & Snyder 1899, considerada subespecie de *P. mexicana* Steindachner 1863 (por ejemplo, por Poeser, 2003), y luego revalidada como especie por Palacios et al. (2016). El objetivo de este estudio fue examinar la variación osteológica, morfométrica tradicional y merística de poblaciones de *P. mexicana*, en la expectativa de que, en vista de su gran variabilidad, pudiera detectarse alguna forma geográficamente coherente, que sería candidata a reconocerse como especie distinta, como ocurrió con *P. limantouri* en el límite norte de la distribución de *P. mexicana*.

Materiales y métodos. Se utilizaron ejemplares de *P. mexicana* de las colecciones científicas del Instituto de Biología de la UNAM (CNPE IBUNAM-P) y ECOSUR (ECOCH) (Tabla 1). Se seleccionaron 16 localidades dentro del territorio mexicano, buscando tener representada la distribución actual de la especie en el país (Fig. 1). La toma de datos morfométricos y merísticos se realizó a 33 ejemplares preservados en alcohol al 70%, de acuerdo con lo propuesto por Miller (1948); se utilizó un calibrador digital de precisión 0.01 mm. Los recuentos de radios y escamas se realizaron sobre el lado izquierdo del ejemplar, utilizando un estereoscopio y una aguja de disección. Con el fin de observar las estructuras óseas, los especímenes se sometieron al método de diafanización de Taylor & van Dyke (1985). Los caracteres analizados pertenecen al sistema mandibular, columna vertebral, suspensorio gonopodial y complejo caudal de individuos machos adultos. Dichas estructuras se han utilizado en la descripción y comparación de géneros y especies (e.g. Ghedotti, 2000). Las observaciones y descripciones osteológicas se realizaron empleando un estereoscopio con objetivos de 2.0 X y 4.0 X.

Resultados. Se describen a continuación sólo aquellas estructuras óseas que presentaron divergencias entre poblaciones.

Premaxilar: Variación contrastante en el proceso alveolar anterior; en la mayoría de los casos, exhibe un arco notable, carente de dientes o estructuras aserradas; en su defecto, dicho arco puede ser ligero o casi ausente como se presenta en la población del Río Carrizal, Tabasco. Por el contrario, la muesca posterior del brazo alveolar es constante y notable en todas las poblaciones analizadas. El proceso óseo sobre la esquina inferior derecha del brazo alveolar suele ser largo, pero variable en el extremo (Fig. 2).

Vértebras: En las primeras vértebras suelen observarse modificaciones importantes, con

respecto a la forma de las espinas neurales. La parte superior del primer arco neural por lo general alcanza el proceso supraoccipital, excepto en la población del Río Blanco. La quinta espina neural expresa una notable variación, pero sin un patrón coherente que pudiera tener importancia taxonómica para el grupo de estudio (Fig. 3).

Suspensorio gonopodial: Consiste en una serie de modificaciones de las espinas hemales e interhemales, mejor conocidas como gonapófisis y gonactinos respectivamente. Están ventralmente asociadas con el gonopodio (modificación de los radios de la aleta anal, presente solo en los machos). Se reconoce que las modificaciones de las estructuras del suspensorio gonopodial son variables entre los géneros e incluso entre las especies del mismo género. Las modificaciones en la gonapófisis I y II exhiben una amplia variación en cuanto a posición y morfología. Así mismo, en la mayoría de los casos estudiados, los procesos uncinados de la segunda gonapófisis suelen ser unicúspides, con excepción de la población del Río Apazapan, Veracruz (Fig. 4).

Complejo hipural: Es la fusión de las hipurales en una sola placa, la cual se une con el centro ural y pleural. Sobre los bordes dorsales del centro pleural y centro ural se

desarrollan unas pequeñas prolongaciones óseas que varían en forma y tamaño. Así mismo, la variación en la fusión de las hipurales se manifiesta en la longitud de la abertura entre ellas. Dicha abertura se extiende a partir de la parte posterior del centro ural (Fig. 5). Los aspectos merísticos proyectan resultados interesantes, demostrando la amplia plasticidad que exhibe esta especie. Sin embargo, se observan diferencias mínimas pero muy marcadas en el conteo de radios en las aletas dorsal, anal y caudal de las poblaciones pertenecientes a las localidades de Calakmul en Campeche, lo que hace considerar que esta población podría estar presentando una especiación simpátrida (ver Tabla 2 y 3). El conteo de escamas en el pedúnculo caudal y en la región predorsal reafirma esta tendencia. Los resultados demuestran que estas poblaciones exhiben una menor altura en pedúnculo caudal y una menor longitud en la región predorsal, con respecto a sus congéneres presentes en el resto de las poblaciones analizadas. **Discusión.** La sistemática del género *Poecilia* Bloch & Schneider 1801 ha presentado múltiples cambios, que incluyen sinonimizaciones y redescripciones. Este tipo de conflictos llevó en su momento a concluir que todas las especies de *Poecilia* de "aleta dorsal corta" representaban variaciones de un taxón politípico, P. sphenops. Si bien actualmente se considera que este grupo se conforma de varias especies con ámbitos geográficos superpuestos (Miller et al., 2009; Alda et al., 2013), es necesario explorar la variación de las formas hoy asignadas al nombre de P. mexicana en el territorio mexicano, con el objetivo de esclarecer procesos de especiación y validar a posibles nuevas especies involucradas.

111

112

113

114

115

116

117

118

119

120

121

122

123

124

125

126

127

128

129

130

131

El análisis osteológico refleja una variación morfológica en los huesos que constituyen el aparato mandibular, vertebras anteriores, suspensorio gonopodial y complejo hipural. Las variaciones expresadas en la estructura premaxilar sugieren una fuerte asociación con aspectos alimentarios. Dentro del género *Chirostoma* existe variación osteológica en la región mandibular asociada con una segregación trófica, principalmente en poblaciones en simpatría (Soria-Barreto & Paulo-Maya, 2005). Sin embargo, para confirmar estas hipótesis es necesario realizar estudios complementarios que engloben aspectos de conducta alimentaria y morfología funcional.

La cola del pez incluye estructuras vertebrales y radios de las aletas que se han modificado

La cola del pez incluye estructuras vertebrales y radios de las aletas que se han modificado a través de la evolución para impulsar al pez hacia adelante. El esqueleto hipural es filogenéticamente importante (Nybelin, 1974).

Las diferenciaciones morfológicas suelen surgir como resultado del aislamiento entre poblaciones. Sin embargo, en ocasiones puede ocurrir que las relaciones genéticas y morfológicas no sean correspondientes, es decir, unas pueden ser mayores que las otras. Como ejemplos contrastantes, los "rebaños de especies" ("species flocks") de reciente origen suelen incluir especies de morfología muy variada, pero muy baja distancia genética entre ellas, como en el caso de los *Cyprinodon* de la laguna de Chichancanab (Strecker et al., 1996); en cambio, especies hermanas divididas por eventos geológicos antiguos, suelen ser muy difíciles de distinguir por su morfología, y sin embargo genéticamente son muy distantes, como el par *Abudefduf troscheli* (Gill 1862) del Pacífico y *A. saxatilis* (Linnaeus 1758) del Atlántico (Gorman & Kim, 1977).

Se ha sugerido que la variación morfológica puede reflejar la adaptación de las poblaciones a las condiciones ambientales locales, que podrían seleccionar fenotipos osteológicos específicos (Ferrito et al., 2003). Sin embargo, en el caso de poblaciones pequeñas, y caracteres osteológicos probablemente neutros evolutivamente, es factible que las diferencias osteológicas sean simple consecuencia, no causa, de la especiación, pues procesos estocásticos, como la deriva génica, pueden generar rápidamente tales divergencias (Diniz-Filho et al., 2008).

De acuerdo con el análisis merístico, la población de Calakmul presentó divergencias notables con respecto al resto de las poblaciones de *P. mexicana*, lo cual coincide con lo encontrado por Vega-Cendejas et al., 2004, aunque estas autoras diagnosticaron a esta entidad como *Poecilia cf. teresae*. Sin embargo, su diagnosis sigue siendo incierta, por lo que es necesario realizar mayores esfuerzos en el estudio específico de esta población.

Agradecimientos

Los autores agradecen al CONACYT por la beca al primer autor, a El Colegio de la Frontera Sur y al Instituto de Biología de la UNAM por el préstamo de ejemplares.

170 Referencias

171 Alda F., R. Reina, I. Doadrio & E. Bermingham. 2013. Phylogeny and biogeography of the 172 Poecilia sphenops species complex (Actinopterygii, Poeciliidae) in Central America. 173 *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 66, 1011-1026. 174 https://doi.org/10.1016/j.ympev.2012.12.012 175 Bagley J. C., F. Alda, M. F. Breitman, E. Bermingham, E. P. Van den Berghe & J. Johnson. 176 2015. Assessing species boundaries using multilocus species delimitation in a 177 morphologically conserved group of Neotropical freshwater fishes, the Poecilia 178 sphenops species complex (Poeciliidae). PLoS ONE, 10 (4), 1-30. 179 https://doi.org/10.1371/journal.pone.0121139 180 Breden F., M. Ptacek, M. Rashed, D. Taphorn & C. Figueiredo. 1999. Molecular phylogeny 181 of the live-bearing fish genus *Poecilia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae). *Molecular* 182 Phylogenetics and Evolution, 12 (2): 95-104. 183 https://doi.org/10.1006/mpev.1998.0600 184 Ferrito V., F. Maltagliati, A. Mauceri & A. Concetta-Tigano. 2003. Morphological and 185 genetic variation in four Italian populations of Lebias fasciata (Teleostei, 186 Cyprinodontidae. Italian Journal of Zoology 70(2), 115-121. 187 Ghedotti M. J. 2000. Phylogenetic analysis and taxonomy of the poecilioid fishes (Teleostei: 188 Cyprinodontiformes). Zoological Journal of the Linnean Society. 130(1), 1-53.

189	https://doi.org/10.1006/zjls.1999.0213
190	Gorman, G. C. & Y. J. Kim. 1977. Genotypic evolution in the face of phenotypic
191	conservativeness: Abudefduf (Pomacentridae) from the Atlantic and Pacific sides of
192	Panama. Copeia (4): 694-697.
193	Greenfield D. 1990. <i>Poecilia teresae</i> , a New Species of Poeciliid Fish from Belize, Central
194	America. Copeia. 449-454.
195	Hrbek T., J. Seckinger & A. Meyer. 2007. A phylogenetic and biogeographic perspective on
196	the evolution of poeciliid fishes. Molecular Phylogenetics and Evolution 43: 986-
197	998.
198	Meyer M. K., K. L. Chneider, A. Adda, B. Rigitta, W. Ilde & M. Chartl. 2004. A new species
199	of Poecilia, subgenus Mollienesia, from upper río Cahabón system, Guatemala, with
200	remarks on the Nomenclature of Mollienesia petenensis Günther 1866 (Teleostei:
201	Cyprinodontiformes: Poeciliidae). Zoologische Abhandlungen, Staatliches Museum
202	Für Tierkunde Dresden. 54: 145-154.
203	Miller R. 1948. The cyprinodont fishes of the Death Valley system of eastern California and
204	southwestern Nevada. Miscellaneous Publications University of Michigan Museum
205	of Zoology, 68, 1-155.
206	Miller R. 1966. Geographical distribution of Central American Freshwater Fishes. Copeia
207	(4): 773-802. https://doi.org/10.2307/1441406

208 Miller R. 1975. Five new species of Mexican poeciliid fishes of the genera *Poecilia*, 209 Gambusia and Poeciliopsis. Occasional Papers of the Museum of Zoology of the 210 University of Michigan 672: 1-44. 211 Miller, R. R., W. L. Minckley & S. Norris. 2009. Peces dulceacuícolas de México. Comisión 212 Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica 213 Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur, Desert Fishes Council. Ciudad de 214 México. 559 p. 215 Nybelin, O. 1974. On the caudal skeleton of *Albula vulpes* (L.) (Pisces, Teleostei). 216 Zoologica Scripta, 2(5-6), 251-256. 217 Palacios, M., G. Voelker, L. Arias-Rodríguez, M. Mateos & M. Tobler. 2016. Phylogenetic 218 analyses of the subgenus Mollienesia (Poecilia, Poeciliidae, Teleostei) reveal 219 taxonomic inconsistencies, cryptic biodiversity, and spatio-temporal aspects of 220 diversification in Middle America. Molecular Phylogenetics and Evolution, 103, 230-221 244. https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.07.025 222 Poeser F. N. 2003. From the Amazon River to the Amazon molly and back again. The 223 Taxonomy and Evolution of the genus Poecilia Bloch and Schneider, 1801. Tesis 224 doctoral. Universiteit van Amsterdam. 183 p. 225 Rosen D.E. & R. M. Bailey. 1963. Poeciliid Fishes (Cyprinodontiformes), their structure, 226 zoogeography, and systematics. Bulletin of the American Museum of Natural History. 227 126(1), 1-176.

228 Schultz R. J. & R. Miller. 1971. Species of the *Poecilia sphenops* complex 229 (Pisces:Poeciliidae) in Mexico. Copeia (2): 282-290. 230 Soria-Barreto, M. & J. Paulo-Maya. 2005. Morfometría comparada del aparato mandibular 231 en especies de Chirostoma (Atheriniformes: Atherinopsidae) del Lago de Pátzcuaro, 232 Michoacán, México. Hidrobiológica 15(2): 161-168. 233 Strecker, U., C. G. Meyer, C. Sturmbauer, & H. Wilkens. 1996. Genetic divergence and 234 speciation in an extremely young species flock in Mexico formed by the genus 235 Cyprinodon (Cyprinodontidae, Teleostei). Molecular Phylogenetics and Evolution, 236 *6*(1), 143-149. 237 Vega-Cendejas, M.E., & M. Hernández de Santillana. 2004. Los peces de la reserva de la 238 biosfera de Calakmul, Campeche. Conservation International / CINVESTAV-IPN. 239 Mérida. 104 p 240 Taylor W. & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes 241 and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium 9(2), 107-111.

Tabla 1. Localidades de *Poecilia mexicana* seleccionadas para el análisis osteológico.

	Localidad	Coordenadas
ECO-CH 3121, 4829	Gral. Manuel Castilla Brito, Campeche	18.3594,-88.5569
ECO-CH 9567	Ejido Cristóbal Colón, Campeche	18.2173,-89.4506
ECO-CH 6821	Lagunas Estero Franco, Quintana Roo	17.9433,-88.8857
ECO-CH 6805	Cenote Cocodrilo Dorado, Quintana Roo	17.9110,-88.8562
ECO-CH 7633	Celestún, Yucatán	20.8600,-90.3808
ECO-CH 6204	Cenote Abalá, Yucatán	20.7299,-89.6898
ECO-CH 7742	Río Chumpam, Campeche	18.2116,-91.5137
ECO-CH 7624	Cenote Dzopito, Yucatán	21.3368,-89.2675
IBUNAM 2454	Río Antigua, Veracruz	19.3243,-96.4821
IBUNAM 20040	Río Apazapan, Veracruz	19.3269,-96.9094
IBUNAM 16893	Río Blanco, Veracruz	18.8316,-97.1206
IBUNAM 19989	Río Ixcán, Chiapas	16.0759,-91.0707
IBUNAM 17706	Río Coatzacoalcos, Veracruz	17.9778,-94.5453
IBUNAM 11577	Río Carrizal, Villahermosa, Tabasco	17.9650,-93.0700
IBUNAM 8569	Río Chancalá, Palenque, Chiapas	17.3318,-91.6875
IBUNAM 10155	Río Pantepec, Jalpan, Puebla	20.5012,-97.9408

Tabla 2. Merística de las aletas de Poecilia mexicana.

Localidad	Fórmula	Fórmula	Fórmula	Fórmula	Fórmula
	dorsal	pectoral	anal	caudal	pélvica
IBUNAM 10155 Río Pantepec	8-9	14	9	28	6
IBUNAM 20040 Río Apazapan	9-10	14-15	9-10	28-30	6
IBUNAM 2454 Río Antigua	8	14-15	8	27-28	6
IBUNAM 16893 Río Blanco	9-10	15	10	30	6
IBUNAM 17706 Río Coatzacoalcos	8-10	14	9	28-30	6
IBUNAM 11577 Río Carrizal	10	11-13	10	28-30	6
IBUNAM 8569 Río Chancalá	11	12-14	9	26-28	6
IBUNAM 19989 Río Ixcán	10	14	10	30	6
ECO-CH 7742 Río Chumpam	8	14	8	24-26	6
IBUNAM 9567 Cristóbal Colón	11-12	14	8	32-33	6
ECO-CH 4829 Castilla Brito	9-11	14-15	7	24-30	6-7
ECO-CH 3121 Castilla Brito	9-10	12-14	7-8	24-26	6
ECO-CH 6805 Cenote Cocodrilo Dorado	10-11	13-15	8-10	26-30	6
ECO-CH 6821 Laguna Estero Franco	10-11	13	10	26	6
ECO-CH 6204 Cenote Abalá	9-10	14-15	9-10	25-30	6
ECO-CH 7633 Celestún	8-10	12-14	7-8	25-26	6
ECO-CH 7624 Cenote Dzopito	10	14-15	8	27-28	6

Tabla 3. Merística de la escamación en Poecilia mexicana.

Localidad	Escamas en línea lateral	Escamas alrededor del cuerpo	Escamas en pedúnculo caudal	Escamas predorsales
IBUNAM 10155 Río Pantepec	29	20	18	15
IBUNAM 20040 Río Apazapan	27	24	18	17-18
IBUNAM 2454 Río Antigua	26-27	21-22	18	18
IBUNAM 16893 Río Blanco	28	24	18	16
IBUNAM 17706 Río Coatzacoalcos	27	24	18	16-17
IBUNAM 11577 Río Carrizal	25-27	22	18	16
IBUNAM 8569 Río Chancalá	28-29	20-22	10-14	15
IBUNAM 19989 Río Ixcán	28-29	24	18	16
ECO-CH 7742 Río Chumpam	25	22	17-18	15-16
IBUNAM 9567 Cristóbal Colón	28	24	16	15-16
ECO-CH 4829 Castilla Brito	25-28	20	16	13-15
ECO-CH 3121 Castilla Brito	25-28	22	16	14-15
ECO-CH 6805 Cenote Cocodrilo Dorado	24-28	22	16-18	14-16
ECO-CH 6821 Laguna Estero Franco	27	22	18	17
ECO-CH 6204 Cenote Abalá	26-29	22-24	18	15-16
ECO-CH 7633 Celestún	27	22	17-18	16-17
ECO-CH 7624 Cenote Dzopito	27	22	18	15

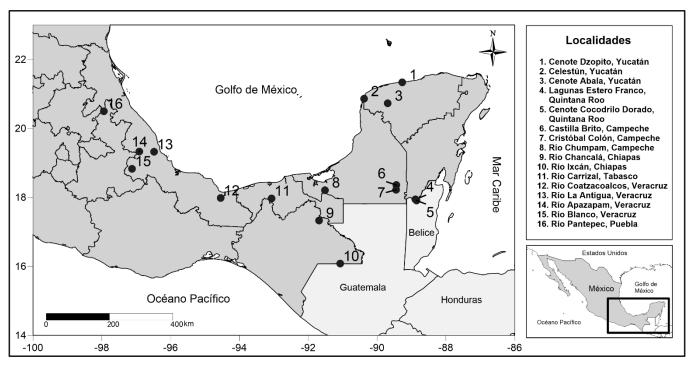


Figura 1. Localidades analizadas de Poecilia mexicana en México

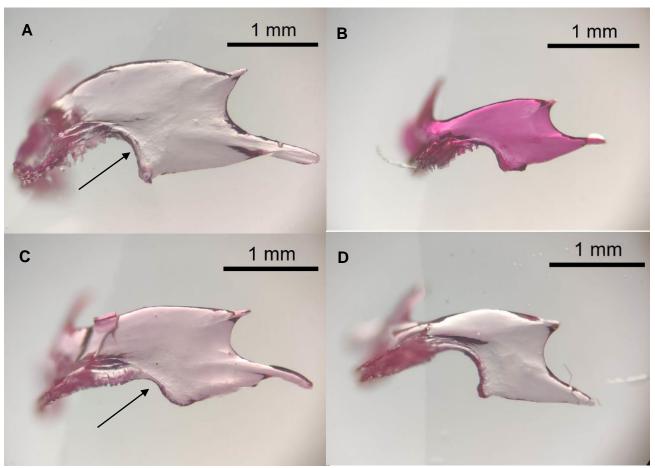


Figura 2. Vista lateral del premaxilar de A, *Poecilia mexicana* (Veracruz) IBUNAM2454; B, *P. mexicana* (Chiapas) IBUNAM8569; C, *P. mexicana* (Tabasco) IBUNAM11577; D, *P. mexicana* (Veracruz) IBUNAM20040. Se señala la variación en el proceso alveolar anterior.

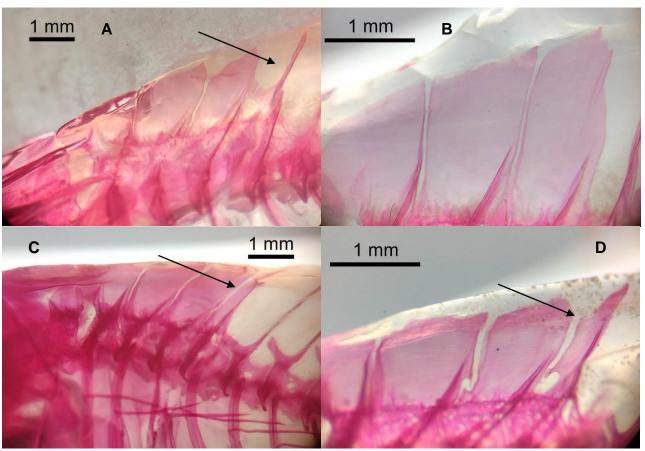


Figura 3. Vértebras anteriores en vista lateral de A, *Poecilia mexicana* (Yucatán) ECO7624; B, *P.mexicana* (Yucatán) ECO7633; C, *P. mexicana* (Campeche) ECO9567; D, *P. mexicana* (Chiapas) IBUNAM19989. Se señala las variaciones en la quinta espina neural.

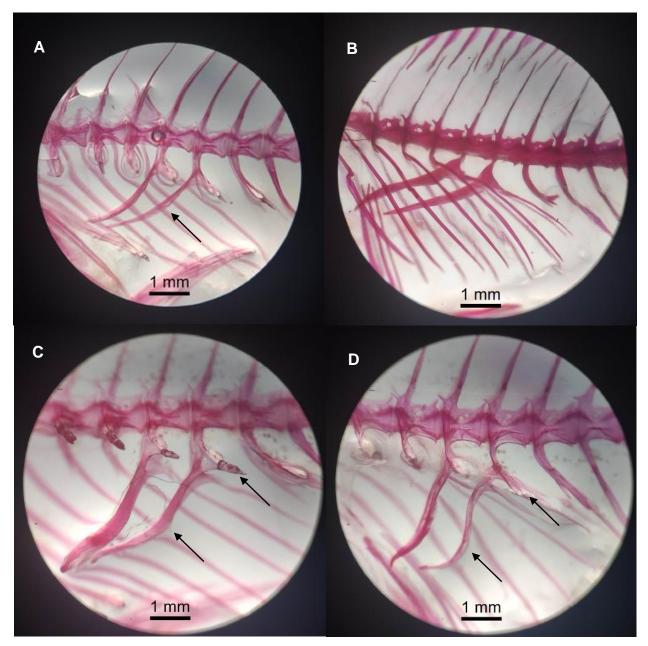


Figura 4. Suspensorio gonopodial en vista lateral de A, *Poecilia mexicana* (Campeche) ECO7742; B, *P. mexicana* (Chiapas) IBUNAM8569; C, *P. mexicana* (Campeche) ECO4829; D, *P. mexicana* (Veracruz) IBUNAM20040. Se señalan las variaciones en la gonapófisis I y II, así como en los procesos uncinados de la segunda gonapófisis.

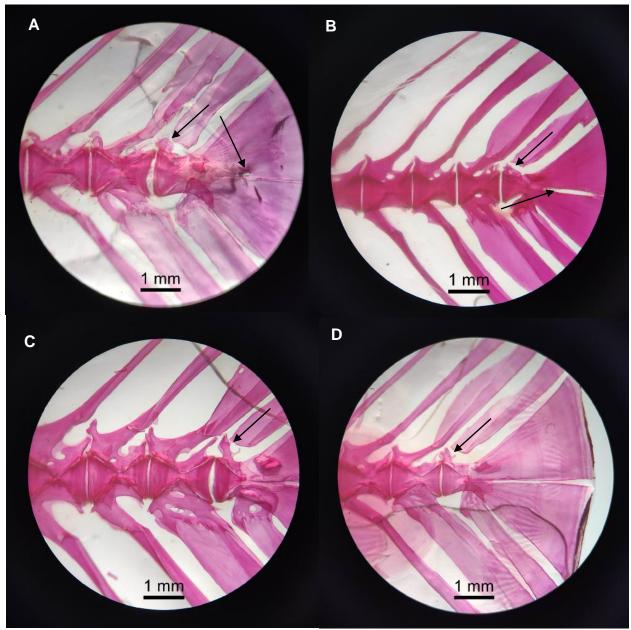


Figura 5. Complejo hipural en vista lateral de A, *Poecilia mexicana* (Campeche) ECO3121; B, *P. mexicana* (Chiapas) IBUNAM8569; C, *P. mexicana* (Veracruz) IBUNAM10155; D, *P. mexicana* (Chiapas) IBUNAM19989. Se señalan prolongaciones óseas sobre el centro pleural, así como la variación de la abertura en la fusión de las hipurales.

DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

Los peces son excelentes modelos para los estudios de divergencia inter e intraespecíficas, permitiendo comprender las correlaciones ecológicas y la diversificación morfológica (Gupta et al, 2020). En este estudio se ha demostrado que *P. mexicana* es un buen objeto de estudio para este tipo de análisis. Estudiar las causas y consecuencias de la divergencia fenotípica entre poblaciones puede permitir comprender procesos de especiación ecológica.

La osteología proporciona una herramienta importante en la taxonomía, ya que ayuda a diagnosticar a las especies (Dunn, 1983). Sin embargo, en situaciones en las que existe una variación osteológica muy notable, o, por el contrario, muy escaso o ambiguo, es necesario emplear herramientas moleculares que contribuyan en el esclarecimiento de las especies crípticas.

Las poblaciones analizadas presentaron variación morfológica en premaxilar, vértebras anteriores, suspensorio gonopodial y complejo hipural, caracteres que han sido empleados para diagnosticar nuevas especies dentro del género *Poeciliopsis* (Huidobro, 2000) Por lo que resultaría interesante analizar otros géneros dentro de Poeciliidae para corroborar si la amplia variación en los caracteres osteológicos es una constante dentro de la familia.

Por otro lado, en el aspecto merístico, la población de Calakmul presentó tendencia a divergir con respecto al resto de las poblaciones. Por lo que es prioritario realizar análisis más profundos en esta zona. Vega-Cendejas y Hernández de Santillana, 2004 han señalado a esta población como posiblemente distinta de *P. mexicana*, presentando un pedúnculo caudal más delgado, con 16 escamas a su alrededor. En cuanto a la coloración, su cuerpo carece de barras verticales y manchas humerales; presentando una tonalidad plateada con manchas amarillas en el ápice de las escamas. A la fecha su diagnóstico sigue siendo incierto por lo que los resultados encontrados en el conteo de escamas, así como las variantes osteológicas, pueden representar un preludio en la diagnosis puntual de esta especie.

Si bien la variación osteológica fue constante en todas las poblaciones, se sugiere continuar realizando estudios más exhaustivos a las poblaciones del Río Apazapan en Veracruz y Calakmul en Campeche.

LITERATURA CITADA

- Alda F, Reina R, Doadrio I, Bermingham E. 2013. Phylogeny and biogeography of the Poecilia sphenops species complex (Actinopterygii, Poeciliidae) in Central America. Molecular Phylogenetics and Evolution, 66: 1011-1026.
- Contreras-MacBeath T, Hendrickson DA, Arroyave J, Mercado-Silva N, Köck M, Domínguez-Domínguez O, Valdés-González A, Espinosa-Pérez H, Gómez-Balandra MA, Matamoros W, Schmitter-Soto JJ, Soto-Galera E, Rivas-González JM, Vega-Cendejas ME, Ornelas-García CP, Norris S, Mejía-Guerrero HO. 2020. The status and distribution of freshwater fishes in Mexico. In: Lyons, T, Máiz-Tome, L, Tognelly, M, Daniels, A, Meredith, C, Bullock, R, Harrison, I. (Eds.). The Status and Distribution of Freshwater Fishes in Mexico. IUCN and ABQ BioPark, Cambridge, UK and Albuquerque, New Mexico, USA. 1-91.
- Cracraft J. 1987. Species concepts and the ontology of evolution. Biology and Philosophy. 2: 329-346.
- Cracraft J. 1989. "Speciation and its ontology: the empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation". En: Otte, D. & J.A. Endler (Eds.). Speciation and its consecuences. Library of Congress. Massachusetts. 28-59.
- Dunn J. 1983. The utility of developmental osteology in taxonomic and systematic studies of teleost larvae: a review. Technical Report NMFS Circular No. 450. 1-19. National Oceanic and Atmospheric Administration, Washington DC, USA.
- Eschmeyer WN. 2021. Catalog of fishes. California Academy of Sciences. [Accedido en: 2021 Mar 20] http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html

- Gupta D, Kumar A, Tripathi M. 2020. Morphological plasticity in a wild freshwater fish, *Systomus sarana* (Cyprinidae) from India: A glimpse through advanced morphometric toolkits. Research Square. 1-30.
- Huidobro L. 2000. Filogenia del complejo *Poeciliopsis gracilis* Regan (Pisces: Poeciliidae) y su biogeografía. [Tesis de Maestría] Facultad de Ciencias. U.N.A.M. 97 p.
- Lucinda P. 2003. Family Poeciliidae (Livebearers). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ, editors. Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America. Edipucrs. Porto Alegre. 555-581.
- Mayr E. 1942. Systematics and the origin of species. Columbia University Press. New York.
- Mayr E. 1957. Species concepts and definitions. In E. Mayr, The species problem. American Association for the Advancement of Science, Washington, D. C. P. 1-22.
- Meredith RW, Pires MN, Reznick DN, Springer MS. 2010. Molecular phylogenetic relationships and the evolution of the placenta in *Poecilia* (Micropoecilia) (Poeciliidae: Cyprinodontiformes). Mol. Phylogenet. Evol. 55: 631-639.
- Miller R. 1983. Checklist and key to the mollies of Mexico (Pisces: Poeciliidae: *Poecilia*, Subgenus *Mollienesia*). Copeia. 817-822.
- Miller RR, Minckley WL, Norris S. 2009. Peces dulceacuícolas de México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A.C., El Colegio de la Frontera Sur, Desert Fishes Council. Ciudad de México. 559 p.
- Nelson JS, Grande TC, Wilson MVH. 2016. Fishes of the World, 5a ed. Wiley, Hoboken, NJ. 707 p.
- Ptacek M, Breden F. 1998. Phylogenetic relationships among the mollies (Poeciliidae: *Poecilia: Mollienesia* group) based on mitochondrial sequences. J. Fish Biol. 53: 64-81.

- Rosen DE. 1979. "Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: revisionary studies and comparative geography Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 162: 267-376.
- Rosen DE, Bailey RM. 1963. Poeciliid Fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography, and systematics. Bulletin of the American Museum of Natural History. 126 (1): 1-176.
- Schultz RJ, Miller R. 1971. Species of the Poecilia sphenops complex (Pisces:Poeciliidae) in Mexico. Copeia. (2): 282-290.
- Simpson G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press. U.S.A. 152-155.
- Valencia S. 1991. El problema de la especie. Ciencias. 24: 13-22.
- Vega-Cendejas ME, Hernández de Santillana M. 2004. Los peces de la reserva de la biosfera de Calakmul, Campeche. Conservation International / CINVESTAV-IPN. Mérida. 104 p
- Wiley E. 1978. The evolutionary species concept reconsidered. Systematic Zoology. 27 (1): 17-26.