
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DEPARTAMENTO EL HOMBRE Y SU AMBIENTE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

PARA OBTENER EL GRADO DE
LICENCIADO EN BIOLOGÍA

Título

Descripción de la escamación frontal de *Millerichthys robustus*
(Cyprinodontiformes: Rivulidae)

QUE PRESENTA EL ALUMNO

Acosta Flores Sebastián Efraín

Matrícula
2152025675

ASESOR:
M. en C. Miguel Ángel Mosqueda Cabrera
Depto. El Hombre y su Ambiente
No. Ec. 22011

Resumen: El pez anual *Millerichthys robustus* es una especie endémica de México, protegida por la NOM-059-SEMARNAT-2010 y con información sobre el patrón de escamación frontal. La presente investigación describe esta característica entre sus poblaciones; y compara el patrón de escamación con *Cynodonichthys tenuis*, especie filogenéticamente cercana que habita cuerpos de agua permanentes. Se obtuvieron dibujos de la zona de escamación frontal de 29 ejemplares (13 Machos y 16 Hembras) pertenecientes a cuatro poblaciones de *M. robustus*. Tres poblaciones asociadas a la cuenca del Río Papaloapan (PS-1, TL-1 y Revolución) y una asociada a la cuenca del Río Coatzacoalcos (Jesús Carranza). Asimismo, se obtuvieron dibujos de la zona de escamación frontal de cinco ejemplares de *C. tenuis* (4 Machos y 1 Hembra) de la localidad TL-2 en Veracruz. La especie *M. robustus* presenta dos variaciones en su patrón de escamación frontal, un arreglo irregular de las escamas y otro arreglo circular; el primero se encuentra en todas las poblaciones mientras que el segundo está restringido a poblaciones de Revolución y Jesús Carranza. Mientras que *C. tenuis* presentan un arreglo circular en la zona de escamación frontal y solo dos porciones de neuromastos en la serie supraorbital en todos sus organismos. El patrón circular de la zona frontal encontrado en *M. robustus*, es similar al reportado para *P. auriferus* y *Kryptolebias*, sugiriendo una mayor cercanía filogenética a estas especies y más alejada de *C. tenuis*.

Palabras clave: Escamación frontal, *Millerichthys robustus*, *Cynodonichthys tenuis*, arreglo irregular, arreglo circular.

1. Introducción	1
2. Revisión de Literatura	2
• <i>Patrón de escamación frontal en Rivúlidos</i>	2
• <i>Patrón de escamación frontal en <i>Millerichthys robustus</i></i>	3
• <i>Patrón de escamación frontal en <i>Cynodonichthys tenuis</i></i>	3
• <i>Línea lateral y Neuromastos</i>	4
3. Objetivos	7
Objetivo general	7
Objetivos particulares	7
4. Material y métodos	7
• <i>Tinción de escamas</i>	8
• <i>Montaje de organismos y Obtención de dibujos</i>	8
5. Resultados	9
• <i>Descripción física de los hábitats de <i>M. robustus</i> y <i>C. tenuis</i></i>	9
• <i>Patrón de escamación</i>	11
• <i>Neuromastos</i>	13
• <i>Caracteres <i>M. robustus</i> y <i>C. tenuis</i></i>	15
• <i>Análisis estadísticos</i>	15
6. Discusión	17
7. Conclusiones	22
8. Referencias	23
9. Anexos	28
Anexo 1 Dibujos <i>M. robustus</i> digitalizados. Localidades TL-1, PS-1, Jesús Carranza, Revolución. Dibujos <i>C. tenuis</i> digitalizados, localidad TL-2 (Caño Bicola).	28
<i>M. robustus</i> TL-1	29
<i>M. robustus</i> PS-1	37
<i>M. robustus</i> Jesús Carranza	45
<i>M. robustus</i> Revolución	51
<i>C. tenuis</i> Caño Bicola	58
Anexo 2. Matriz de datos caracteres <i>M. robustus</i> y <i>C. tenuis</i>	63

1. Introducción

Los peces anuales son un fascinante grupo de peces de agua dulce debido a sus adaptaciones ecológicas, fisiológicas y evolutivas. Se encuentran en cuerpos de agua temporales que están en constante cambio por lo que estas especies de peces se adaptaron a las condiciones climáticas para poder sobrevivir (Lourerio y O. de Sá, 2015).

Este grupo de peces se localizan en África y al Sur de América, habitando únicamente cuerpos de agua temporales, son teleósteos y pertenecen al orden de los *Cyprinodontiformes* (Berois *et al.*, 2015) y se distinguen por tener un rápido desarrollo y alcanzar la madurez en una etapa temprana. Su descendencia es numerosa y las hembras llegan a desovar alrededor de 20 huevos por día (Matias, 2009).

La familia Rivulidae comprende una especie de ensamblaje monofilético de pequeños peces de agua dulce (generalmente llegando a unos 30mm de largo, y rara vez superando los 80 mm del estándar de longitud) y con alrededor de 200 especies validas (más de 250 especies nominales), actualmente ubicadas en 20 géneros (Costa, 1990^a, 1995^a); (Thomerson y Taphorn, 1995); (Costa y Nielsen, 1997); Costa, en prensa.

La especie *Millerichthys robustus* o Almirante Mexicano es un pez anual endémico del Sur de México (Domínguez *et al.*, 2013), originalmente fue descrita en el género *Rivulus* y nombrada como *Rivulus robustus* por Miller y Hubbs (1974) habita únicamente en cuerpos de agua temporales en las cuencas cercanas a los Ríos Papaloapan y Coatzacoalcos en Veracruz. Tiempo después, Costa (1993) realizó una nueva clasificación para el orden de los *Cyprinodontiformes*, ubicando a *R. robustus* en un género nuevo nombrándolo como *Millerichthys robustus*.

Rivulus tenuis (*Cynodonichthys tenuis*) o Almirante del Hule, habita arroyos de tierras bajas desde la cuenca del Río Antigua, aproximadamente 20 km al noreste de Veracruz, al sur y este hasta Veracruz, Tabasco, Chiapas, Quintana Roo y Honduras. Habita estanques, pantanos, lagunas y arroyos de tierras bajas, en agua

clara a turbia, hasta 1.3 m (pero por lo general menos de 0.5 m) de profundidad, sobre fondos de lodo firme o profundo, arcilla y arena; corriente ligera o nula; vegetación normalmente abundante (algas, *Utricularia*, *Chara*, Jacinto de agua, lirio acuático, *Salvinia*, *Wolffia*) pero a veces ausente (Miller *et al.*, 2009).

Ambas especies son cercanas filogenéticamente, sin embargo, presentan historias de vida distintas. *Millerichthys robustus* Habita cuerpos de agua temporales, lo que le confiere una historia de vida anual. Por el contrario, *Cynodonichthys tenuis* habita cuerpos de agua permanentes, siendo una especie no anual (Miguel Ángel Mosqueda Cabrera, 2019).

Actualmente la información acerca del patrón de escamación de *M. robustus* es escasa y desactualizada, ya que hasta hace pocos años no se contaba con los recursos necesarios para estudiar con precisión a esta especie.

Por tal motivo, el objetivo de la presente investigación es describir la escamación frontal de poblaciones de *Millerichthys robustus* y relacionarla con las características del hábitat; además de evaluar las variaciones en el patrón de escamación de las diferentes poblaciones, así como comparar el patrón de escamación frontal de *M. robustus* con respecto a *Cynodonichthys tenuis*, especie filogenéticamente cercana que habita cuerpos de agua permanentes del Estado de Veracruz.

2. Revisión de Literatura

- Patrón de escamación frontal en Rivúlidos

El patrón de escamación frontal en la mayoría de los rivúlidos es de tipo circular (Hoedeman, 1956; Scheel, 1969). Posteriormente Hoodeman (1961), propuso la separación de los rivúlidos en dos grupos, uno basado en la presencia de dicho patrón (Rivulinos) y otro basado en su ausencia (Cynolebiatinos).

Sin embargo, Parenti (1981) argumentó que el patrón de escamación circular es compartido por todos los miembros de la familia Rivulidae, considerándola como una sinapomorfia para esta familia. Más tarde Costa (1990a), revisó este carácter, confirmando la ausencia de este patrón circular observado anteriormente por (Hoedeman, 1961) y (Scheel, 1969) en algunos rivúlidos. El autor confirmó el patrón de escamación circular para *Rivulus* (incluyendo *R. stellifer*), *Pterolebias*, *Trigonectes*, *Moema*, *Renova*, *Neofundulus*, *Rachovia*, *Pituna*, *Stenolebias* y *Papiliolebias*; y muy irregular en *Austrofundulus* y *Millerichthys* (Costa, 1998).

En *Pituna compacta* el arreglo de escamación frontal puede presentar 2 patrones, uno en F y otro en E, este último es menos frecuente. Las escamas E no se encuentran sobrepuestas y conforman un arreglo circular (Costa, 1998). En *Stenolebias (Prorivulus auriferus)* la zona frontal de escamas presenta un Patrón E; estas escamas se sobreponen medianamente y se encuentran dispuestas en patrón circular alrededor de una escama central (Costa, 2004).

- Patrón de escamación frontal en *Millerichthys robustus*

Miller y Hubbs (1974), mencionan que esta especie tiene un patrón frontal de escamación comprendido por 3 a 5 filas de escamas de tamaño mediano dispuestas de forma regular o irregular. Posteriormente (Costa, 1990) menciona que en *Austrofundulus* y *Millerichthys*, la disposición de las escamas frontales es irregular.

- Patrón de escamación frontal en *Cynodonichthys tenuis*

En esta especie, el patrón de escamación frontal consiste en un constante número de escamas agrandadas, dispuestas alrededor de una gran escama central que cubre el ojo pineal; los márgenes expuestos de las escamas que se encuentran frente a la escama pineal se dirigen hacia adelante. Los márgenes laterales de un par de las escamas frontales se encuentran completamente expuestos (Hoodeman, 1959).

- Línea lateral y Neuromastos

La línea lateral es un sistema de imágenes hidrodinámico que se encuentra en peces y anfibios acuáticos (Bleckmann, 1994). Este órgano sensorial permite a los peces realizar una gran variedad de actividades submarinas, tales como la localización de presas y depredadores en movimiento (Blaxter y Fuiman, 1989; Hoekstra y Janssen, 2006), detección de objetos estacionarios (Hassan, 1989), enseñanza (Partridge y Pitcher, 1980), reotaxis (Montgomery *et al.*, 1997) y comunicación social (Satou *et al.*, 1994).

La línea lateral consta de numerosos sensores denominados neuromastos, los cuales se distribuyen por todo el cuerpo del pez. Muchos de ellos se encuentran situados en la superficie de la piel, mientras que otros se encuentran en canales subdérmicos (Coombs *et al.*, 1988; Schmitz *et al.*, 2008). Cada neuromasto tiene cilios encapsulados en una estructura gelatinosa conocida como cúpula, esta estructura proporciona un enlace mecánico entre el neuromastos y el ambiente hidrodinámico externo (Netten y Kroese, 1987; McHenry y Netten, 2007).

Con matrices de neuromastos a lo largo del cuerpo que conforman el sistema de líneas laterales, los peces son capaces de codificar patrones, estímulos hidrodinámicos y, por lo tanto, responder a dichos cambios (Coombs y Conley, 1997; Curcic-Blake y Netten, 2006; Goulet *et al.*, 2008). Aunado a esto, se ha demostrado que las lineales laterales permiten a los peces navegar en ausencia de visión (Coombs y Conley, 1997^a), (Pohlmann *et al.*, 2001).

Este sistema sensorial tiene dos subdivisiones: **neuromastos superficiales**, que se encuentran dispersos en la piel y **neuromastos en canales**, que corren por debajo de la epidermis y a lo largo del tronco (canal de la línea lateral) y en los huesos dérmicos de la cabeza (canales cefálicos), los cuales se abren por el agua circundante y reciben señales por medio de pequeños poros (Poling y Fuiman, 1998).

Los **neuromastos superficiales** están más expuestos y son sensibles a los movimientos del agua a través de la piel. Estos son particularmente efectivos para detectar corrientes de agua o movimientos en aguas tranquilas, pero no para estímulos provenientes de aguas turbulentas (Engelmann *et al.*, 2000, 2002).

También son efectivos en detectar corrientes unidireccionales o de baja frecuencia cercanas a 20 Hz (Braun *et al.*, 2002). Los neuromastos superficiales son más abundantes en especies sedentarias o nadadores escasos.

Los **neuromastos ubicados en canales** son excitados por el constante estímulo del agua en movimiento, es decir son aptos para captar si el agua alrededor del pez se mueve rápidamente; están especializados en detectar corrientes de alta frecuencia, 20-100 Hz (Braun *et al.*, 2002) y tienden a desarrollarse de forma temprana en peces que son nadadores veloces y/o que viven en aguas turbulentas.

En el desarrollo temprano todos los neuromastos son superficiales y tienden a concentrarse en la cabeza; a medida que avanza el crecimiento, y el pez se hace más activo, los neuromastos se extienden a lo largo del tronco y en muchos casos se ubican en el interior de los canales, (Poling y Fuiman, 1998).

La cantidad relativa de ambos tipos de neuromastos está relacionada con el desarrollo de la visión, ya que los mecanorreceptores pueden ayudar en algunos casos a compensar el pobre desarrollo de este sentido (Braun *et al.*, 2002).

En todos los rivúlidos este sistema laterosensorial está representado por filas de neuromastos, y entre los Cynolebiatinos, los neuromastos cefálicos son numerosos (Parenti, 1981; Costa, 1990, 1998a, b).

En la superficie dorsal de la cabeza, posterior a la porción media del hocico hay dos pares de neuromastos, los neuromastos rostrales anteriores y posteriores (Costa, 2001). Adicionalmente, el sistema de línea lateral se limita principalmente a la cabeza, siendo rudimentario o completamente ausente en los lados.

Ante esta situación, existen vestigios o remanentes de este sistema en algunos organismos; en varios ejemplares, los poros y canales de conexión de la cabeza son más prominentes (Hoodeman, 1959).

La serie anterior de neuromastos supraorbitales está dispuesta longitudinalmente y se encuentra unida a la serie supraorbital posterior, formando una serie continua (Costa, 1990, 1998). Usualmente, los neuromastos anteriores de la serie supraorbital, suelen ser más grandes que los neuromastos posteriores.

En *Ophthalmolebias*, las series supraorbitales anterior y posterior están separadas por un espacio intermedio. El número total de neuromastos supraorbitales generalmente varía entre 10 y 16 (Costa, 1998).

En los organismos de la familia Rivulidae, el tipo de asociación entre las porciones anterior y posterior de la serie de neuromastos supraorbitales son las siguientes.

Estado 0: separado por un espacio en dos series distintas; estado 1: unido, formando una sola fila. Según lo discutido por Costa (1990a), este patrón apomórfico de disposición de neuromastos ocurre de manera única en algunos rivúlidos, estando confirmado para *Spectrolebias*, *Cynolebias*, *Simpsonichthys*, *Leptolebias*, *Campellolebias* y *Cynopoecilus*.

Disposición de neuromastos de la serie supraorbital posterior. Estado 0: dispuesto en una línea corta en forma de L; estado 1: dispuesto en una línea larga, en forma de C. La condición plesiomórfica del canal sensorial supraorbital, es un canal posterior corto (Gosline, 1949).

Como se discutió en (Costa, 1995b), se encuentra una disposición apomórfica de neuromastos supraorbitales en algunos taxones rivúlidos, en los cuales los neuromastos están dispuestos en una línea ligeramente curva. Está disposición está confirmada para *Millerichthys*, *Plesiolebias*, *Maratecoara*, *Stenolebias*, *Spectrolebias*, *Cynolebias*, *Simpsonichthys*, *Leptolebias*, *Cynopoecilus* y *Campellolebias*.

Aumento en el número de neuromastos supraorbitales. Estado 0: generalmente de 6 a 10 neuromastos; estado 1: generalmente de 12 a aproximadamente 25. Parenti (1981) observó un elaborado patrón de neuromastos supraorbitales para *Cynolebias*. Según lo discutido por Costa (1990a), *Cynolebias*, *Simpsonichthys* y *Spectrolebias* presentan un aumento apomórfico en el número de neuromastos supraorbitales.

El número reducido de neuromastos supraorbitales en otros taxones de rivúlidos es similar al número de poros encontrados en el canal supraorbital de otros ciprinodontiformes, por lo tanto, considerados plesiomórficos (Costa, 1998).

3. Objetivos

Objetivo general

- Describir la escamación frontal de poblaciones de *Millerichthys robustus*.

Objetivos particulares

- Identificar las características del hábitat que influyen sobre la escamación de *M. robustus* en al menos tres poblaciones diferentes.
- Evaluar las variaciones en el patrón de escamación de las poblaciones de *M. robustus* mediante análisis de discriminantes y análisis de conglomerados (Cluster).
- Comparar el patrón de escamación de *M. robustus* con otra especie filogenéticamente cercana (*Cynodonichthys tenuis*).

4. Material y métodos

Los peces utilizados en la presente investigación fueron obtenidos de la colección del M. en C. Miguel Ángel Mosqueda Cabrera, seleccionando un total de 29 organismos de la especie *M. robustus* pertenecientes a cuatro poblaciones, así como 5 organismos de la especie *C. tenuis*. (**Tabla 1**).

- Tinción de escamas

Los peces fueron teñidos de acuerdo con el procedimiento descrito por Sire *et al.*, (1997), a continuación. Los organismos previamente conservados en alcohol etílico al 70% fueron rehidratarlos en agua destilada por un tiempo libre. Una vez rehidratados, fueron colocados en hidróxido de potasio al 0.5% con agua oxigenada al 0.02%, durante 45 minutos. Pasado el tiempo, fueron aclarados en una mezcla de hidróxido de potasio al 1% y glicerina v/v, por un tiempo de 2 horas. La tinción se realizó en Hidróxido de Potasio al 0.5% con alizarina al 0.5%, durante 2 horas.

Nuevamente, los organismos fueron aclarados en hidróxido de potasio al 1% con glicerina v/v durante 1 hora. Al término del procedimiento, las muestras permanecían almacenadas en glicerina pura y en oscuridad hasta el día siguiente.

La observación de los organismos fue realizada al microscopio estereoscópico, con el fin de corroborar los resultados obtenidos con el rojo de alizarina. Posterior a la obtención de dibujos, los organismos fueron almacenados en glicerina pura y en un lugar oscuro.

- Montaje de organismos y Obtención de dibujos

Los organismos fueron montados en cajas Petri, añadiendo glicerina pura hasta cubrirlos por completo, asegurando los mismos con bases de papel aluminio y pinzas de mariposa para evitar el cambio de posición.

Los dibujos se realizaron con el apoyo de un microscopio estereoscópico **Nikon SMZ 1270** con brazo de dibujo, utilizando los aumentos 3, 4 y 6 dependiendo del tamaño de los organismos. Se utilizaron papel marquilla y opalina, así como lapiceros para dibujo con puntillas de 0.5 mm, 0.7 mm y lápices HB y 2H.

A cada dibujo le fue colocado el número de muestra, hábitat, fecha de colecta y sexo. Algunas de las muestras solo contaban con la cabeza, por lo que se realizó dicha observación en el dibujo en cuestión.

De igual manera, se trazó una línea equivalente a 1mm al lado de cada dibujo a modo de referente, utilizando para ello la regla graduada interna del microscopio estereoscópico. El trazo se justó según el aumento utilizado (3, 4 o 6) para observar y dibujar los organismos.

Tabla 1. Organismos de *M. robustus* y *C. tenuis* teñidos para obtención de dibujos. (TL-1) = Tlacotalpan 1, (PS-1) = Playa Salinas 1, (Rv) = Revolución, (TL-2) = Tlacotalpan 2, (CB) = Caño Bicola.

Especie	Hábitat	Número muestra	Fecha de colecta	Número de organismos	Tratamiento
<i>Millerichthys robustus</i>	TL-1	173	9/11/2016	4 Machos 4 Hembras	Tinción Rojo de Alizarina
<i>Millerichthys robustus</i>	PS-1	181	19/02/2017	2 Machos 6 Hembras	Tinción Rojo de Alizarina
<i>Millerichthys robustus</i>	JC	005, 23 60, 61, 63	28/09/2014 8/09/2015	1 Macho 4 Hembras	Tinción Rojo de Alizarina
<i>Millerichthys robustus</i>	Rv	007, 29, 31, 35	16/011/2014	5 Machos 2 Hembras	Tinción Rojo de Alizarina
<i>Cynodonichthys tenuis</i>	TL-2 (CB)	Sin Dato	16/06/2017 15/10/2019	5 Machos 1 Hembra	Tinción Rojo de Alizarina

5. Resultados

- Descripción física de los hábitats de *M. robustus* y *C. tenuis*

Las poblaciones de *Millerichthys robustus* aquí estudiadas, provienen de dos cuencas hidrológicas, la Cuenca del Río Papaloapan (TL-1, PS-1, y RV) y de la Cuenca del Río Coatzacoalcos (JC). Estos hábitats presentan características físicas distintas, tales como: dimensiones de los cuerpos de agua, profundidad, vegetación circundante e hidrovegetación. TL-1 y PS-1 comparten la característica de estar conformados por 2 secciones (hábitat primario y secundario) y teniendo un canal de conexión entre secciones, así como encontrarse en planicies de inundación cercanas a la costa.

El hábitat primario de PS-1 tiene una superficie mayor, caso contrario a TL-1 en donde el hábitat secundario es de mayor tamaño. Los hábitats secundarios suelen presentar una profundidad superior a un metro, por lo cual permanecen con agua más tiempo durante las sequías. Ambas localidades presentan una gran cantidad de vegetación circundante e hidrovegetación en menor medida.

Rv y JC se encuentran tierra adentro, en zonas de mayor altitud y con un relieve irregular. Estos sitios no presentan la condición de estar conformados por dos secciones, además de tener abundante vegetación circundante e hidrovegetación.

Tabla 2. Características físicas de los hábitats. (CAT)=cuerpo de Agua Temporal, P=primario S=secundario, (T)= Temporal, (P)= Permanente, (**) = Cantidad relativa de vegetación, (CB)=Caño Bicola)

Hábitat	Ubicación	CAT	Profundidad (m)	Largo (m)	Ancho (m)	Vegetación circundante	Vegetación sumergida
TL-1 (T)	18°37'39.28''N 95°38'52.7''O	S	0.86	27.7	19.9	*****	***
PS-1 (T)	18°54'49.09N 95°56'57.50°	P1	0.31	7.2	34.5	*****	**
PS-1 (T)	18°54'49.09N 95°56'57.50°	P2	0.25	4.2	3.5	***	*
PS-1 (T)	18°54'49.09N 95°56'57.50°	S	1.25	25.3	19.29	***	*
JC (T)	17°26'56.37''N 95°0'58.78''O	P	0.35	12.00	3.25	*****	***
Rv (T)	18°13'26.159''N 95°56'33.459''O	P	1.05	200 m ²	200 m ²	*****	**
TL-2 (CB) (P)	18°37'35.59''N 95°39'28.83''O	P	2.00	1000	9.00	***	*****

La condición hábitat primario o secundario está asociada con la ganancia y pérdida de agua, durante la temporada de lluvias los cuerpos de agua se llenan en su totalidad y constituyen un hábitat primario que en general presenta poca profundidad.

Los hábitats secundarios forman parte del hábitat primario y presentan una profundidad superior. Esto permite permanecer con agua durante mayor tiempo, prolongando el hidropereodo del cuerpo de agua.

El hábitat TL-2 (CB) de *C. tenuis* es un canal de desagüe de grandes dimensiones, con un 1 km de largo, una profundidad de 2 metros y con gran cantidad de lirio acuático. Adicionalmente, constituyen hábitats permanentes altamente eutroficados.

- Patrón de escamación

Se obtuvieron un total de 34 dibujos (**Anexo 1**), de los cuales 29 corresponden a *Millerichthys robustus* y cinco a *Cynodonichthys tenuis*. Estos dibujos permiten apreciar la presencia o ausencia de un arreglo de escamas circular en la zona frontal, así como las diferencias en las estructuras cefálicas entre poblaciones (**Figura 1**).

Las poblaciones estudiadas: TL-1, PS-1, Rv y JC, se encuentran representadas por 8, 8, 7 y 6 organismos respectivamente. En TL-1 se presenta en mayor medida un arreglo de escamación irregular, condición que está representada por 5 individuos, mientras que la condición patrón de escamación circular se encuentra presente en 3 organismos. En la población de PS-1 predomina el patrón de escamación circular, estando presente en 5 de 8 individuos. De la misma manera, las poblaciones de Rv y JC presentan este mismo patrón circular, estando presente en 6 de 7 y 5 de 6 ejemplares respectivamente. A diferencia del resto de poblaciones, los ejemplares de estas dos localidades mantienen de forma constante dicha condición.

Cabe resaltar que la muestra #5 de JC (macho) presenta una escama central con bordes libres, siendo el único ejemplar de todas las muestras en presentar esta condición. En la localidad Rv, el patrón circular de escamas presenta una mayor irregularidad en comparación con las demás poblaciones, ya que las escamas de estos ejemplares tienen un mayor traslape entre sí.

La especie estudiada *M. robustus* presenta dos variaciones del carácter A (Arreglo de escamas frontales), un patrón de escamación circular y un arreglo de escamación irregular. El patrón circular está conformado por 7 a 10 escamas de tamaño variable y con forma redondeada. Estas escamas se encuentran rodeando una escama central, la cual puede presentar algunos bordes libres o estar cubiertos casi por completo por las escamas que la rodean.

En ambas condiciones (patrón circular y arreglo irregular de escamas), la disposición de las escamas frontales es regular e irregular, con mayor o menor traslape entre ellas y variando en su posición (**Figura 1**).

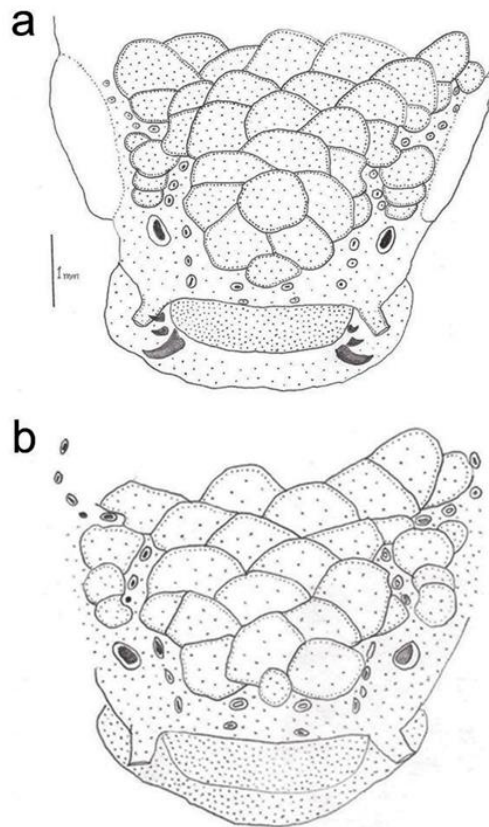


Figura 1. Variaciones en la escamación frontal de *Millerichthys robustus*. Patrón circular (a), e irregular (b).

Por otra parte, el patrón circular de escamas en *C. tenuis* (Muestra #4 TL-2), se encuentra en la zona posterior a la última porción de neuromastos, estando conformado por 8 escamas alargadas, de mayor tamaño y dispuestas alrededor de una escama central con bordes libres. Este patrón de la zona de escamación frontal se encuentra presente en todos los organismos.

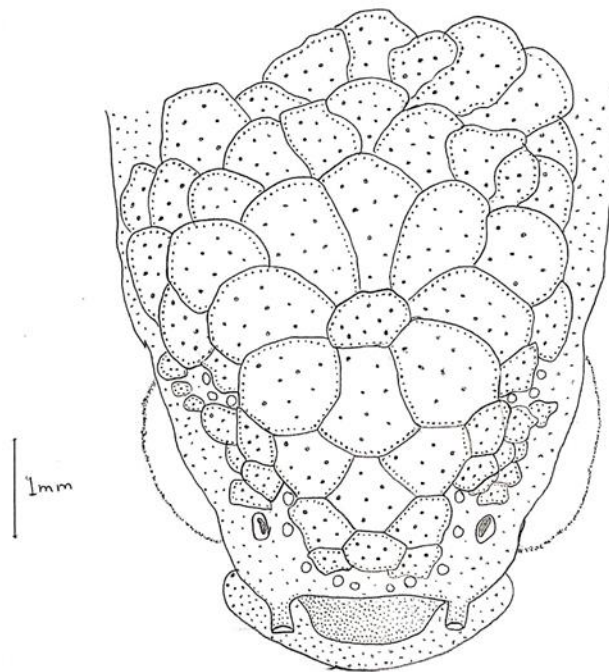


Figura 2. Patrón de escamación frontal en *Cynodonichthys tenuis*.

- Neuromastos

De forma general las cuatro poblaciones de *M. robustus* presentan 11 neuromastos en la serie supraorbital, tres en las porciones anterior y media y cinco neuromastos en la porción posterior. Además, cuentan con dos pares de neuromastos rostrales. Sin embargo, algunos ejemplares presentaron un mayor o menor número de neuromastos en alguna de las porciones de la serie supraorbital. Los ejemplares de las poblaciones TL-1, PS-1 y JC presentan poros cefálicos sensoriales en la serie de neuromastos supraorbital, los cuales son neuromastos modificados o vestigios de los mismos que no presentan una cúpula, solo una apertura al exterior (Muestras PS-1 #1, 3, 4 y 6).

En dichas poblaciones, el número de muestras con presencia de poros corresponde a 5, 4 y 2 respectivamente. Así mismo, algunos ejemplares de las poblaciones PS-1 (Muestras #3 y 6) y JC (Muestras #3 y 4) presentan una desalineación en el último neuromasto de la porción media (sexto neuromasto).

En estas poblaciones, esta desalineación de los neuromastos podría deberse a un mal posicionamiento de las muestras al momento de realizar los dibujos, ya que es bastante menos evidente que en los ejemplares de la localidad de JC, en donde esta característica se acentúa de forma notoria en las muestras tres y cuatro.

A diferencia de *Millerichthys robustus*, los individuos de la especie *Cynodonichthys tenuis* cuentan con solo dos porciones de neuromastos en la zona supraorbital, estando presentes las porciones anterior y posterior; estas porciones cuentan con 3 neuromastos cada una, haciendo un total de 6 neuromastos; además, dos pares de neuromastos rostrales.

Tabla 3. Patrón de escamación frontal en poblaciones de *M. robustus* y *C. tenuis*.

Especie	Hábitat	Número de muestra	Fecha de colecta	Número de organismos	Patrón de escamación frontal
<i>Millerichthys robustus</i>	TL-1	173	9/11/2016	4 Machos 4 Hembras	Con arreglo circular Sin arreglo
<i>Millerichthys robustus</i>	PS-1	181	19/02/2017	2 Machos 6 Hembras	Con arreglo circular Sin arreglo
<i>Millerichthys robustus</i>	JC	005, 23 60, 61, 63,208	28/09/2014 8/09/2015 15/10/2019	2 Machos 4 Hembras	Con arreglo circular Sin arreglo
<i>Millerichthys robustus</i>	Rv	007, 29, 31, 35	16/06/2014	5 Machos 2 Hembras	Con arreglo Circular Sin arreglo
<i>Cynodonichthys tenuis</i>	TL-2 (CB)	Sin Dato	16/06/2017 15/10/2019	5 Machos 1 Hembra	Con arreglo circular

- Caracteres *M. robustus* y *C. tenuis*

Se determinaron un total de 10 caracteres presentes en la zona frontal de los organismos, asignando a cada uno valores de 0, 1 y 2. Dichos caracteres son:

Arreglo de escamas frontales 0: Con arreglo 1: Sin arreglo, **Escama Central** 0: Con bordes libres 1: Sin bordes libres, **Cantidad de Escamas supraorbitales** 0: 1 a 4 escamas 1: Más de 4 escamas, **Cantidad de Neuromastos en la serie supraorbital** 0: Menos de 10 neuromastos 1: De 10 a 11 neuromastos 2: Más de 11 neuromastos, **Poros en la serie supraorbital** 0: Ausentes 1: Presentes, **Alineación del último neuromasto de la porción media de la serie supraorbital (sexto neuromasto)** 0: Alineado 1: No alineado, **Cantidad de neuromastos en la porción anterior de la serie supraorbital** 0: 3 neuromastos 1: Más de 3 neuromastos 2: Menos de 3 neuromastos, **Cantidad de neuromastos en la porción media de la serie supraorbital** 0: 3 neuromastos 1: Más de 3 neuromastos 2: 0 neuromastos, **Cantidad de neuromastos en la porción posterior de la serie supraorbital** 0: 4 a 5 neuromastos 1: Más de 5 neuromastos 2: Menos de 4 neuromastos, **Historia de Vida de los Organismos** 0: Anual 1: No anual.

A estos caracteres se les asignó una letra, de la A hasta J, respectivamente. Posteriormente, dichos caracteres se utilizaron para generar una matriz de datos (**Anexo 2**), que se utilizó para realizar los análisis estadísticos posteriores.

- Análisis estadísticos

Se realizó un análisis de discriminantes, el cual permite mostrar la relación de grupos basándose en ciertas transformaciones lineales de las variables originales y así a clasificar a distintos individuos en grupos, o poblaciones. Asimismo, se realizó un análisis de conglomerados (Cluster), el cual busca agrupar elementos (o variables) tratando de lograr la máxima homogeneidad en cada grupo y la mayor diferencia entre los grupos.

- Análisis de discriminantes

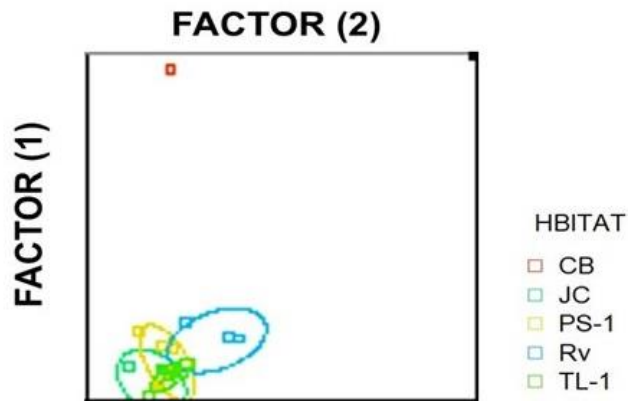


Figura 3. Análisis de discriminantes entre poblaciones de *M. robustus* y *C. tenuis*

Se realizó una discriminación utilizando la separación entre las poblaciones por hábitat y los caracteres establecidos. Se obtuvieron 2 grupos, uno conformado por todas las poblaciones de *M. robustus* y otro conformado por *C. tenuis*: Los caracteres establecidos para este análisis no permiten discriminar entre poblaciones, pero si entre especies.

- Análisis de conglomerados (Cluster)

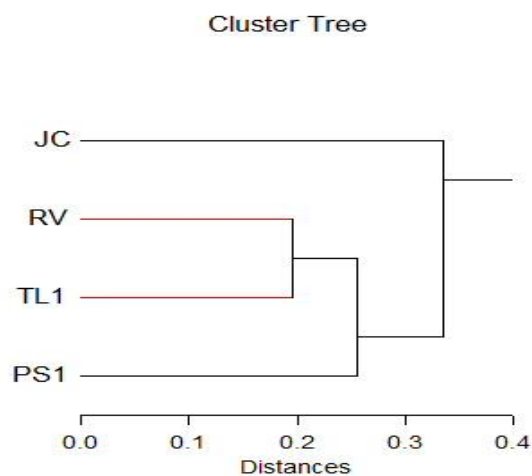


Figura 4. Análisis de conglomerados (Cluster) entre las poblaciones de *M. robustus*

El análisis muestra un grupo conformado por los hábitats RV, TL-1 y PS-1; siendo los dos primeros más similares, mientras que PS-1 Y JC presentan las mayores diferencias entre hábitats. Las poblaciones que corresponden el grupo principal se encuentran en hábitats asociados a la cuenca del Río Papaloapan, mientras que la localidad JC se encuentra asociada a la cuenca del Río Coatzacoalcos.

Esta última población muestra en algunos de sus ejemplares una notoria desalineación en los neuromastos más posteriores de la porción media; lo que la diferencia del resto y provoca que se encuentre alejada del resto de las localidades en el análisis.

6. Discusión

La descripción de la escamación frontal de *M. robustus* se limita a dos investigaciones. La primera (Miller y Hubs, 1974), quienes además de ilustrar los neuromastos, encuentran que las escamas están dispuestas tanto de forma regular como irregular sin referir la presencia de un arreglo circular. La segunda (Costa, 1990) refiere que la disposición de las escamas es irregular (Figura 5).

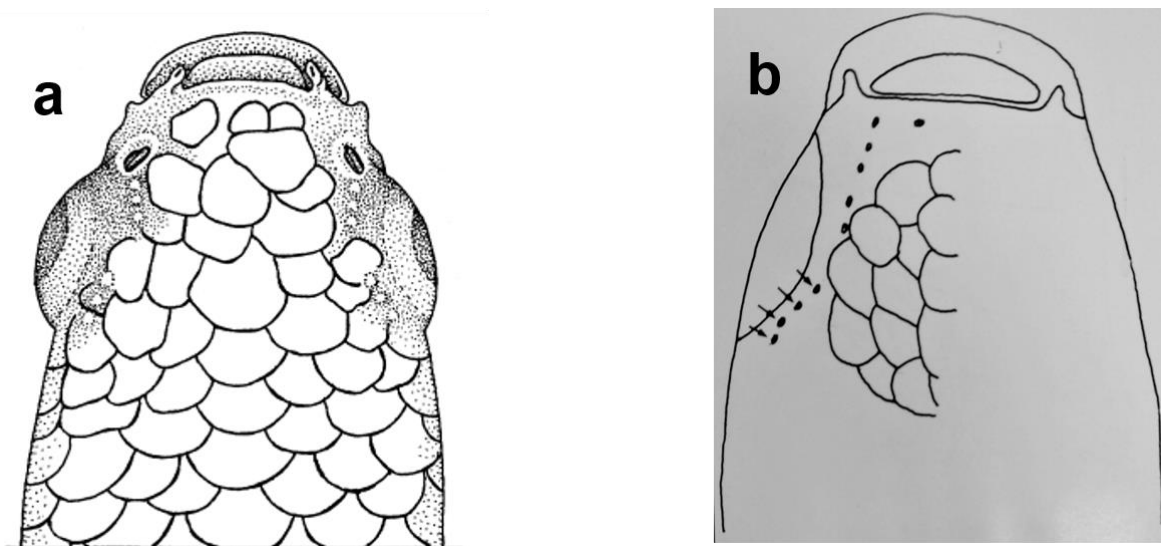


Figura 5. Representaciones del arreglo de escamación frontal en *Millerichthys robustus*. (a) Miller y Hubs (1974), (b) Costa (1990).

Las descripciones realizadas por estos autores contrastan con los resultados obtenidos en la presente investigación, en la cual se observó la presencia de un patrón de escamación circular en esta especie (Figura 1 a).

El patrón de escamación circular exhibido por *M. robustus* es similar al que presentan *Prorivulus auriferus* y *Kryptolebias* (Costa, 2004). Estas especies presentan un patrón de escamación frontal de tipo E; este arreglo cuenta con escamas dispuestas de forma circular alrededor de una escama central (A) sin bordes libres y con 2 escamas E, las cuales se traslapan medianamente entre sí, patrón que comparten *M. robustus* y *Kryptolebias* (Figura 6a).

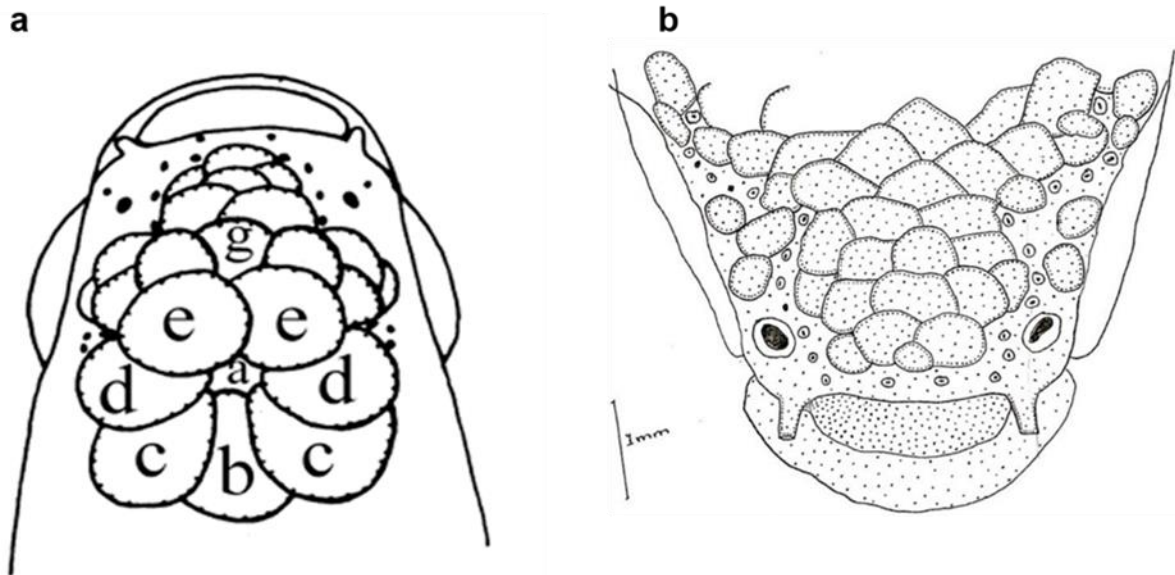


Figura 6. Comparación del patrón de escamación frontal de *Prorivulus auriferus* y *Kryptolebias* (a) respecto a *Millerichthys robustus* (b).

El patrón circular descrito por Costa para *P. auriferus* es similar a lo observado en *M. robustus*, a pesar de la irregularidad en la disposición de escamas que esta especie presenta. Esta semejanza en el arreglo de escamas puede apreciarse en la muestra número cuatro de la localidad PS-1; con la excepción de la escama central que presenta algunos bordes libres (Figura 6b).

Adicionalmente, Costa realiza un análisis filogenético para relacionar mediante sinapomorfias a los linajes basales de la familia Rivulidae, colocando a *Kryptolebias*, *Prorivulus*, *Rivulus* y al clado de los rivúlidos anuales en una filogenia (**Figura 7**).

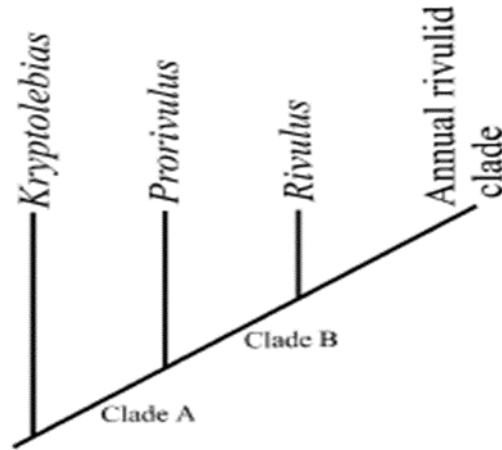


Figura 7. Relaciones filogenéticas de los linajes basales de la familia Rivulidae (Costa, 2004).

La especie estudiada *Millerichthys robustus* presenta dos variaciones en el arreglo de escamación frontal, un patrón circular y un arreglo irregular. Las poblaciones TL-1 y Ps-1 contienen en mayor medida ambas condiciones, mientras que en las localidades Rv y JC el patrón circular es más frecuente.

En las investigaciones realizadas por Miller y Hubs (1974) y Costa (1990), el arreglo de escamación frontal no era el tema principal. Esto pudo haber ocasionado que no fueran examinados más ejemplares de la especie, puesto que no se creyó pertinente; lo anterior pudo explicar las diferencias en los resultados obtenidos en la presente investigación.

Desde un contexto evolutivo, la amplia distribución de la especie y su alta capacidad de colonización, serían las principales causas relacionadas con la deformación del arreglo de escamación frontal; además la característica conexión entre hábitat primario y secundario podría promover estas variaciones.

Cuando el nivel del agua en el hábitat primario disminuye los organismos se trasladan al hábitat secundario, al desplazarse por estos canales poco profundos, los organismos entran en contacto con el suelo y la vegetación, lo que provoca que el arreglo de las escamas se vea modificado en respuesta a una fricción constante.

Adicionalmente, se conoce que los peces anuales tienen la capacidad de desplazarse y colonizar nuevos territorios. En este aspecto, Taylor (2012) menciona que los ``killifish`` que habitan en ambientes erráticos son expertos en sobrevivir en condiciones de mala calidad del agua, teniendo la capacidad de respirar aire (Graham, 1997) e incluso viajar por tierra para escapar de hábitats deteriorados (Seghers, 1978).

Se confirmó que los organismos de la especie estudiada tienen la capacidad de desplazarse hacia nuevos territorios mediante escorrentías. Esta información sustenta la dispersión de los organismos de TL-1 y PS-1 hacia nuevos territorios, lo que explica el arreglo irregular de las escamas en estas poblaciones (Mosqueda Cabrera, 2019).

Por el contrario, los hábitats Rv y JC presentan una condición de aislamiento, lo cual podría explicar por qué se presenta en mayor medida el patrón circular de escamas en estas poblaciones, ya que al ser poblaciones que se encuentra aisladas por la geografía y al estar alejadas del resto de las poblaciones, la menor variabilidad genética puede promover que este carácter se conserve durante el tiempo.

Las diferencias entre las poblaciones estudiadas, pueden analizarse desde una escala mayor, siendo esta escala las cuencas hidrográficas de los Ríos Papaloapan y Coatzacoalcos. De las poblaciones analizadas y con los resultados obtenidos con el análisis Cluster, la localidad Jesús Carranza es la única que se encuentra asociada a la cuenca del Río Coatzacoalcos, mientras que el resto de las poblaciones están asociadas a la cuenca del Río Papaloapan.

Esta diferencia entre cuencas y las variaciones en las diferentes presiones ambientales, confiere a las poblaciones pequeñas variaciones en sus caracteres, las cuales son reflejadas en el diagrama generado por el análisis Cluster.

El Río Papaloapan se origina en la confluencia de los ríos Santo Domingo y Valle Nacional en el estado de Oaxaca, mientras que El Río Coatzacoalcos nace en el estado de Oaxaca en la Sierra Atravesada y cruza el estado de Veracruz para desembocar al Golfo de México (INEGI-CONAGUA, 2007).

Entre ambos Ríos hay una distancia aproximada de 244 km, lo que permite ocasiona que la población de JC se vea aislada de las demás poblaciones. Este aislamiento, la diferencia en las condiciones geográficas y en la variación ambiental, pueden ocasionar que, con el paso del tiempo, se vean modificados ciertos caracteres, tales como la disposición de las escamas.

Por otra parte, los hábitats ocupados por los ``killifish`` están definidos por un ancestro común de los Aplocheiloideos, que probablemente habitaba cuerpos de agua permanentes como la gran mayoría de los peces óseos existentes. Los hábitats más estables como arroyos estacionales o arroyos que drenan a ríos permanentes, piscinas aisladas, depresiones y remansos adyacentes a ríos o lagos, tienen condiciones distintas a los hábitats más efímeros, proporcionando mayor seguridad ante competidores y depredadores (Sayer y Davenport, 1991; Escalera-Vázquez y Zambrano, 2010).

Cynodonichthys tenuis al ser una especie no anual y al no tener las presiones ambientales de los hábitats efímeros, aprovecha la seguridad de los hábitats más estables; esto le permite mantener su patrón de escamación circular tan elaborado, por lo que se esperaría que la escamación frontal presentara pocas variaciones a lo largo del tiempo.

Los peces con historias de vida no anuales, habitaron antes que los peces anuales. Bajo esta visión, *M. robustus* y sus características habrían derivado de especies como *C. tenuis*, siendo en este caso el patrón de escamación frontal de la especie objetivo, el vestigio evolutivo de los patrones de escamación más elaborados de especies más antiguas.

Según los resultados reportados por Costa (2004) en cuanto a la escamación frontal en *Prorivulus auriferus* y *Kryptolebias*, las variaciones del patrón de escamación frontal encontradas en *M. robustus* y en comparación con *C. tenuis*, la especie estudiada se encuentra filogenéticamente más cercano a *P. auriferus* y *Kryptolebias* que a *C. tenuis*.

7. Conclusiones

- *Millerichthys robustus* presenta dos variaciones en la escamación frontal, un patrón de escamación circular y un arreglo de escamas irregular.
- En ambas condiciones del arreglo de escamación frontal, las escamas se encuentran dispuestas tanto de forma regular como irregular.
- El arreglo de escamación frontal de *M. robustus* presenta un patrón E.
- Los caracteres establecidos para *M. robustus* agrupan a tres poblaciones en la cuenca del Río Papaloapan y una población en la cuenca del Río Coatzacoalcos.
- El patrón de escamación de *M. robustus* ubica a esta especie más cercana filogenéticamente a *R. auriferus* y *Cryptolebias* que a *C. tenuis*.

8. Referencias

- Berois, N., Arezo, M. J., Papa, N. G. y Chalar, C. (2015). Life cycle, Reproduction and Development in annual fishes: Cellular and Molecular aspects. In Annual fishes: Life history strategy. Diversity and Evolution. New York: CRC Press. 345.
- Blaxter, J. H., & Fuiman, L. A. (1989). Function of the free neuromasts of marine teleost larvae. In The mechanosensory lateral line (pp. 481-499). Springer, New York, NY.
- Bleckmann, H. (1994). Reception of hydrodynamic stimuli in aquatic and semiaquatic animals.
- Braun, C. B., Coombs, S., y Fay, R. R. (2002). What is the nature of multisensory interaction between octavolateralis sub-systems? Brain, Behavior and Evolution, 59(4), 162-176.
- Coombs, S., Janssen J. y Webb, J.F. (1988). Hydrodynamic imaging of the surroundings by the lateral line of the blind cave fish *Anoptichthys jordani* Sensory Biology of Aquatic Animals ed J Atema, R R Fay, A N Popper and W N Tavolga (New York: Springer), pp 553–93.
- Coombs, S., y Conley, R. A. (1997). Dipole source localization by the mottled sculpin II. The role of lateral line excitation patterns. Journal of Comparative Physiology A, 180(4), 401-415.
- Coombs, S., y Conley, R. A. (1997a). Dipole source localization by mottled sculpin. I. Approach strategies. Journal of Comparative Physiology A, 180(4), 387-399.
- Costa, W. J. E. M., y Brasil, G. C. (1990). Description of two new annual fishes of the genus *Cynolebias* (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from the Sao Francisco basin, Brazil. Ichthyological Exploration of Freshwaters, 1, 15-22.
- Costa, W. J. E. M. (1990a). Análise filogenética da familia Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei). Rev. Brasil. Biol. 50:65-82.

- Costa, W. J. E. M. (1993). Systematic revision of the genus *Cnesterodon* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) with the description of two new species from Brazil. *Copeia*, 3:696-708.
- Costa, W. J. E. M. (1995a). Two new genera and two new species of the neotropical annual fishes Plesiolebiatini (Cyprinodontiformes: Rivulidae), with studies on the relationships of the tribe. *Rev. fr. Aquariol.* 21:65-74.
- Costa, W. J. E. M. (1995b). Pearl killifishes- the Cynolebiatinae: systematics and biogeography of the neotropical annual fish subfamily Neptune City, T.E.H Publications.
- Costa, W. J. E. M., y Nielsen, D. T. B. (1997). A new genus and species of annual fish (Cyprinodontiformes: Rivulidae) from the Araguaia basin, central Brazil. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 7, 257-266.
- Costa, W. J. E. M. (1998). Revision of the neotropical annual fish genus *Pituna* Costa 1989 (Cyprinodontiformes Rivulidae), *Tropical Zoology*, 11:1, 139-148, DOI:10.1080/03946975.1998.10539357.
- Costa, W. J. E. M. (1998a). Phylogeny and classification of Rivulidae revisited: origin and evolution of annualism and miniaturization in rivulid fishes (Cyprinodontiformes: Aplocheiloidei). *Journal of Comparative Biology*, 3(1), 33-92.
- Costa, W. J. E. M. (1998b). Phylogeny and classification of the Cyprinodontiformes (Euteleostei: Atherinomorpha): a reappraisal. *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brazil, 537-560.
- Costa, W. J. E. M. (2001). The neotropical annual fish genus *Cynolebias* (Cyprinodontiformes: Rivulidae): phylogenetic relationships, taxonomic revision and biogeography. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 12(4), 333-383.

- Costa, W. J. E. M. (2004). A new killifish genus and species from the coastal plains of north-eastern Brazil (Teleostei: Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Zootaxa*, 642(1), 1-10.
- Curcic-Blake, B., y van Netten, S. M. (2006). Source location encoding in the fish lateral line canal. *Journal of Experimental Biology*, 209(8), 1548.
- Domínguez-Castanedo, O., Mosqueda-Cabrera, M. A., y Valdesalici, S. (2013). First observations of annualism in *Millerichthys robustus* (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyol Explor Freshwaters*, 1: 15-20.
- Engelmann, J., Hanke, W., Mogdans, J., y Bleckmann, H. (2000). Neurobiology: hydrodynamic stimuli and the fish lateral line. *Nature*, 408(6808), 51.
- Engelmann, J., Hanke, W., y Bleckmann, H. (2002). Lateral line reception in still-and running water. *Journal of Comparative Physiology A*, 188(7), 513-526.
- Escalera-Vázquez, L. H., y Zambrano, L. (2010). The effect of seasonal variation in abiotic factors on fish community structure in temporary and permanent pools in a tropical wetland. *Freshwater Biology*, 55(12), 2557-2569.
- Golsine, W.A. (1949). The sensory Canals of the head in some cyprinodont fishes, with particular reference to the genus *Fundulus*. *Occas. Pap. Mus. Zool. Univ. Mich.* 519:1-17.
- Goulet, J., Engelmann, J., Chagnaud, B. P., Fransch, J. M. P., Suttner, M. D., & Van Hemmen, J. L. (2008). Object localization through the lateral line system of fish: theory and experiment. *Journal of Comparative Physiology A*, 194(1), 1-17.
- Graham, J. B. (Ed.). (1997). *Air-breathing fishes: evolution, diversity, and adaptation*. Elsevier.
- Hassan, E. S. (1989). Hydrodynamic imaging of the surroundings by the lateral line of the blind cave fish *Anoptichthys jordani*. In *The mechanosensory lateral line* (pp. 217-227). Springer, New York, NY.

- Hoedeman, J. J. (1956). Die bisher beschriebenen Formen und Arten der Gattung *Rivulus*. Poey. Aquar. Terrar, 1956, 199-202.
- Hoedeman, J. J. (1959). Rivulid Fishes of Suriname and other Guyanas, with a preliminary Review of the Genus *Rivulus*. Studies on the Fauna of Suriname and other Guyanas, 3(1), 44-98.
- Hoedeman, J. J. (1961). Studies on cyprinodontiform fishes. Preliminary key to the species and subspecies of the genus *Rivulus*. *Bulletin of Aquatic Biology*, 2(18), 65-74.
- Hoekstra, D., y Janssen, J. (1985). Non-visual feeding behavior of the mottled sculpin, *Cottus bairdi*, in Lake Michigan. *Environmental biology of fishes*, 12(2), 111-117.
- INEGI-CONAGUA. 2007. Mapa de la Red Hidrográfica Digital de México Escala 1:250 000.
- Lourerio, M. y O. de Sá, R. (2015). Diversity of *Aploicheloidei*. En *Annual fishes: Life history strategy*. New York: CRC, *Press Diversity and Evolution*, 3 – 32.
- Matias, J. R. (2009). Annual fish biology and survival strategy in nature. A working hypothesis. *Poseidon Sciences Group*, 3: 1–15.
- McHenry, M. J., y Van Netten, S. M. (2007). The flexural stiffness of superficial neuromasts in the zebrafish (*Danio rerio*) lateral line. *Journal of Experimental Biology*, 210(23), 4244-4253.
- Miller, R. R., y Hubbs, C. L. (1974). *Rivulus robustus*, a new cyprinodontid fish from southeastern Mexico. *Copeia*, 865-869.
- Miller, R. R., Minckley, W. L., Soto, S., y Jacobotr, J. (2009). Peces dulceacuícolas de México (No. EE/597.092972 M5).
- Montgomery, J. C., Baker, C. F., y Carton, A. G. (1997). The lateral line can mediate rheotaxis in fish. *Nature*, 389(6654), 960.

- Parenti, L. R. (1981). A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bul. Am. Mus. Nat. Hist.* 168:335-557.
- Partridge, B. L., y Pitcher, T. J. (1980). The sensory basis of fish schools: relative roles of lateral line and vision. *Journal of comparative physiology*, 135(4), 315-325.
- Pohlmann, K., Grasso, F. W., y Breithaupt, T. (2001). Tracking wakes: the nocturnal predatory strategy of piscivorous catfish. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98(13), 7371-7374.
- Poling, K. R., y Fuiman, L. A. (1998). Sensory development and its relation to habitat change in three species of sciaenids. *Brain, Behavior and Evolution*, 52(6), 270-284.
- Satou, M., Takeuchi, H. A., Nishii, J., Tanabe, M., Kitamura, S., Okumoto, N., y Iwata, M. (1994). Behavioral and electrophysiological evidences that the lateral line is involved in the inter-sexual vibrational communication of the himé salmon (landlocked red salmon, *Oncorhynchus nerka*). *Journal of Comparative Physiology A*, 174(5), 539-549.
- Sayer, M. D. J., y Davenport, J. (1991). Amphibious fish: why do they leave water? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 1(2), 159-181.
- Scheel, J. J. (1969). Notes on the taxonomy of *Austrofundulus dolichopterus* and other annual rivuline species of the New World. *J. Amer. Killifish Assoc*, 6, 8-16.
- Schmitz, A., Bleckmann y H., Mogdans, J. (2008). Organization of the superficial neuromast system in goldfish, *Carassius auratus*. *Journal of morphology*, 269(6), 751-761.
- Seghers, B. H. (1978). Feeding behavior and terrestrial locomotion in the cyprinodontid fish, *Rivulus hartii* (Boulenger) With 5 figures and 1 table in the text. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 20(3), 2055-2059.

- Sire, J. Y., Allizard, F., Babiar, O., Bourguignon, J., y Quilhac, A. (1997). Scale development in zebrafish (*Danio rerio*). *The Journal of Anatomy*, 190(4), 545-561.
- Taylor, D. S. (2012). Twenty-four years in the mud: what have we learned about the natural history and ecology of the mangrove rivulus, *Kryptolebias marmoratus*?
- Thomerson, J. E., y Taphorn, D. C. (1995). *Renova oscar*, a new genus and species of annual killifish from Venezuela (Cyprinodontiformes: Rivulidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 6(2), 185-192.
- Van Netten, S. M., y Kroese, A. B. (1987). Laser interferometric measurements on the dynamic behaviour of the cupula in the fish lateral line. *Hearing research*, 29(1), 55-61.

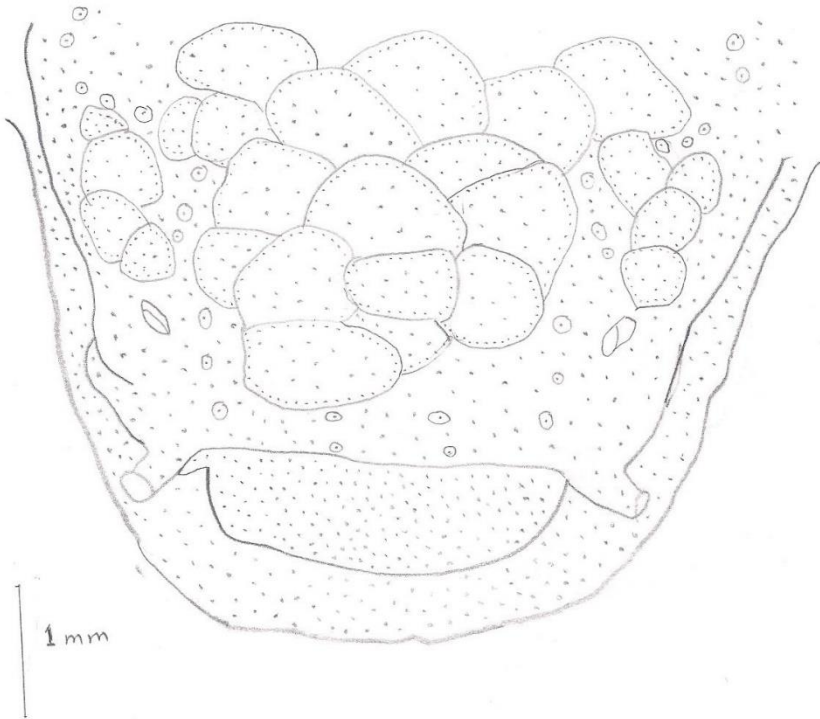
9. Anexos

Anexo 1. Dibujos *Millerichthys robustus*. Poblaciones **TL-1**, **PS-1**, **Jesús Carranza y Revolución**. Dibujos *C. tenuis*. Población **TL-2 (Caño Bicola)**.

***M. robustus* TL-1**

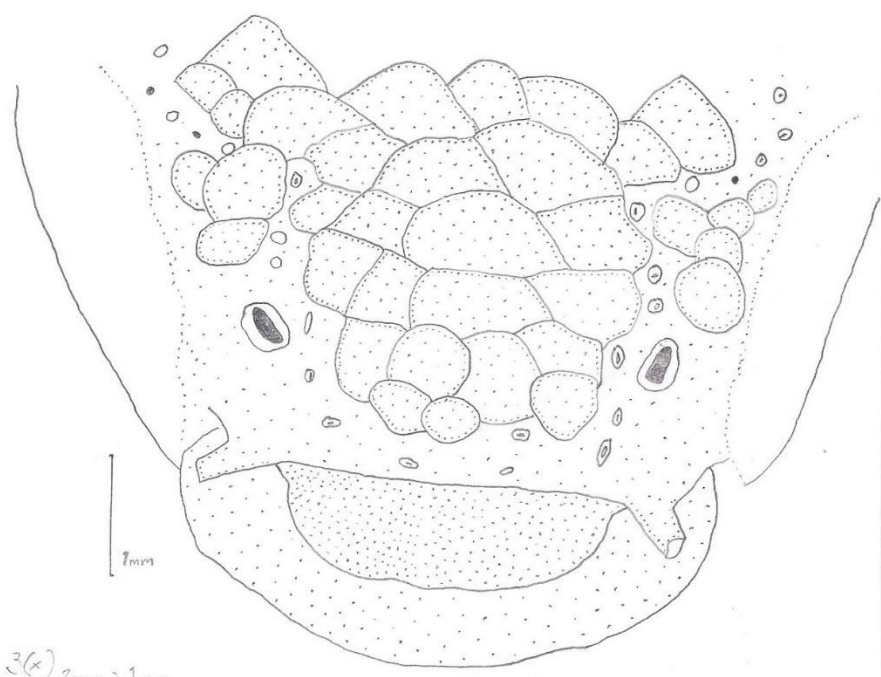
Id: N=173
TL-1 9/Nov/2016

♂ I



ID 173
TL-1

♂ II

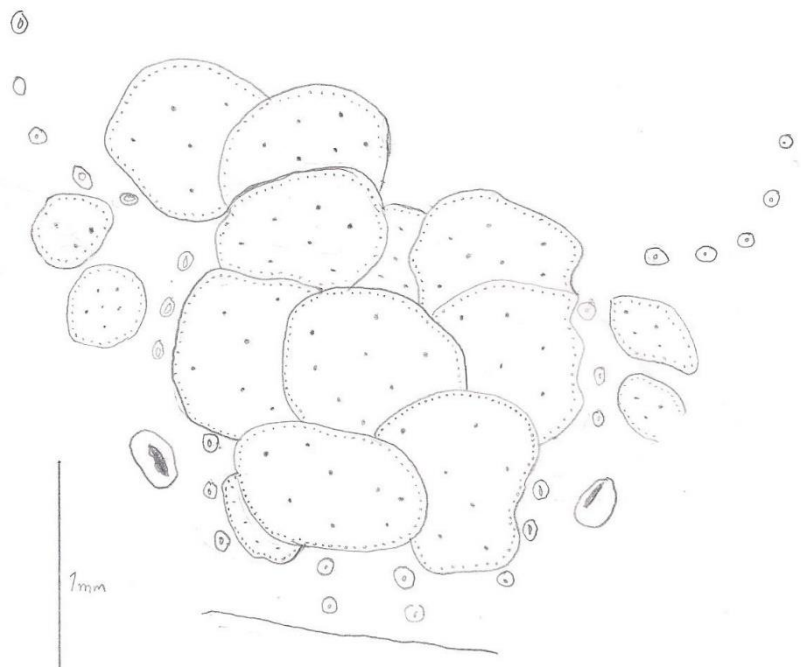


3(x) 2mm = 1mm
Regla

Un par de neuromastos
caudales.

Id N° 173
TL-1 9/Nov/2016

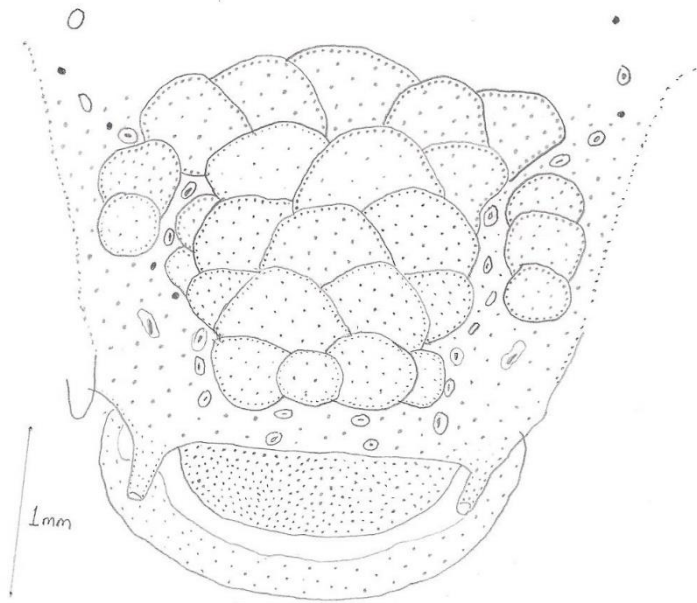
♂ III



(6x) 48mm = 1mm
Reija

Id N° 173
TL-1 9/Nov/2016

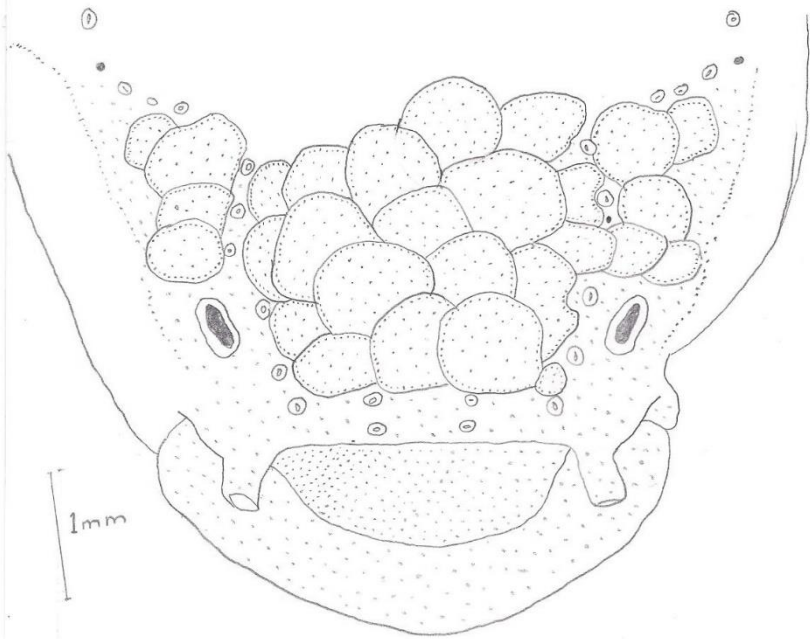
♂ IV



3/07/2019
H. P. G.

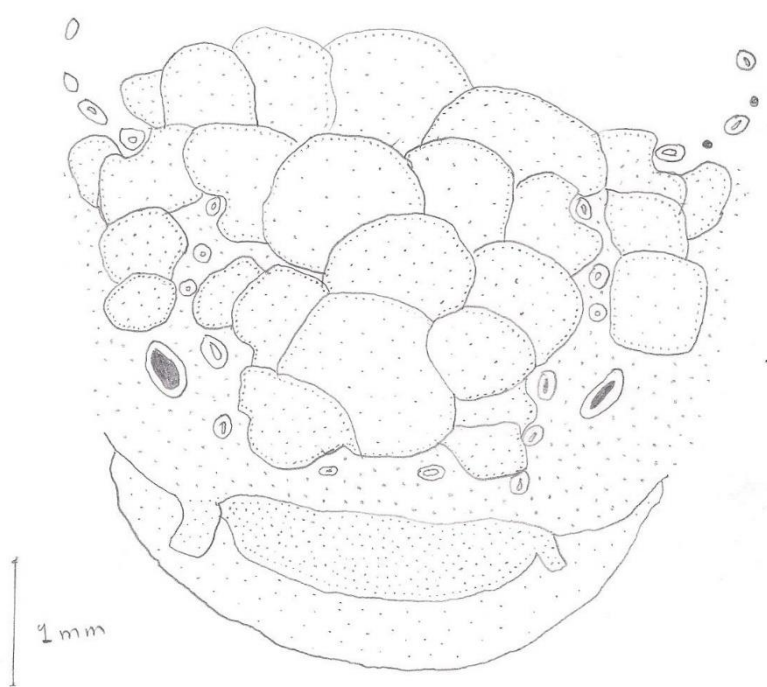
Id N° 173
TL-19/Nov/2016

♀ I



Id N° 173
TL-V 9/Nov/2016

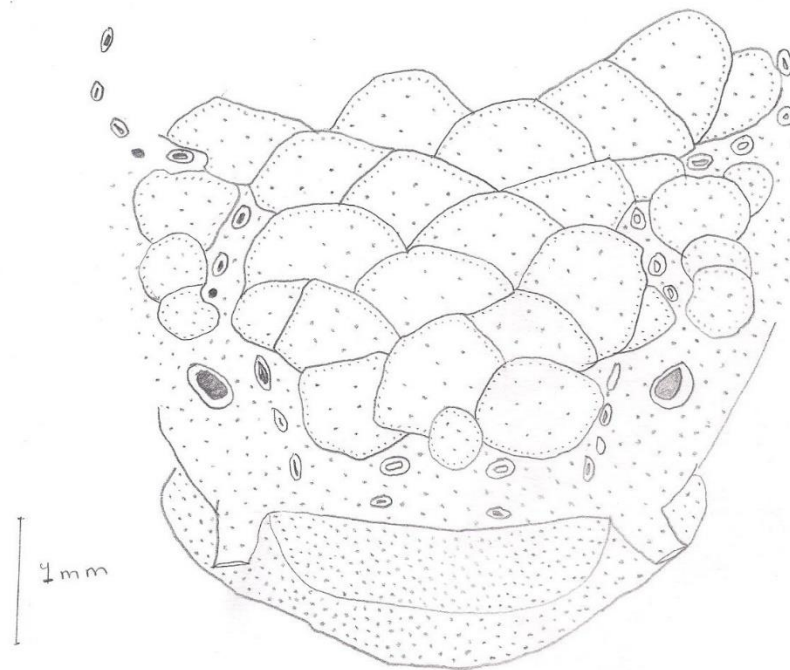
♀ II



(4x) 2mm = 1mm
Regla

Id N°173
TL-1 9/Nov/2016

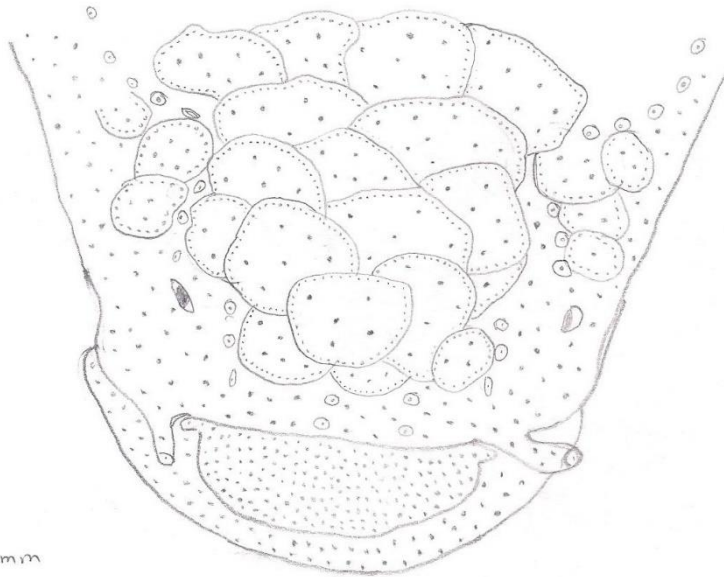
♀ III



Id N°173

TL-1:9/Nov/2016

♂ IV



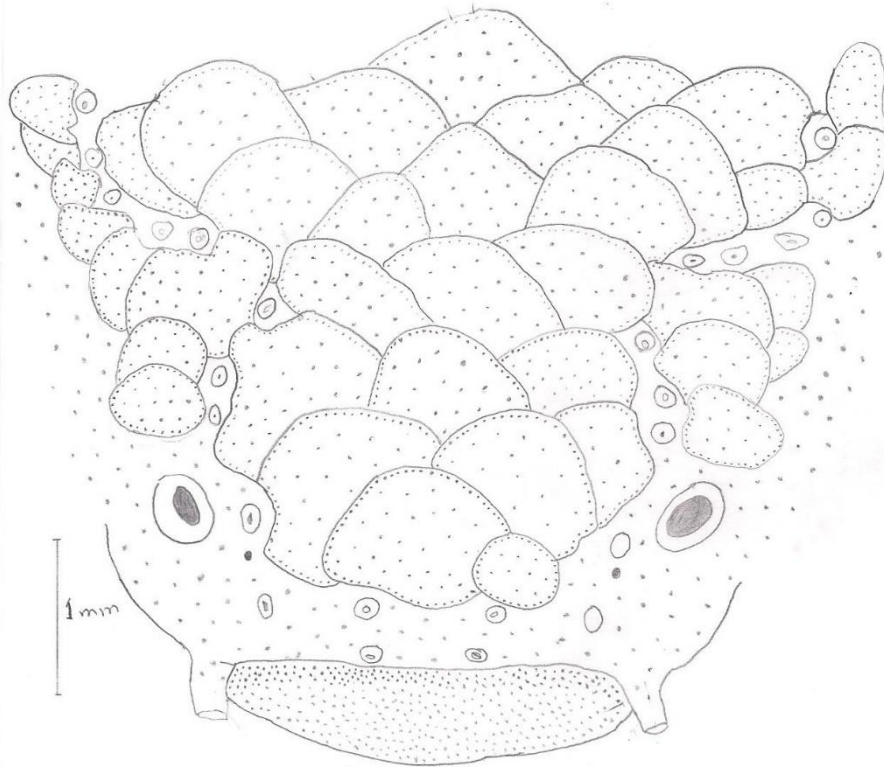
1mm

M. robustus PS-1

Id N° 181
PS-1 19/feb/2017
α I

Neuromastos caudales
IZG :

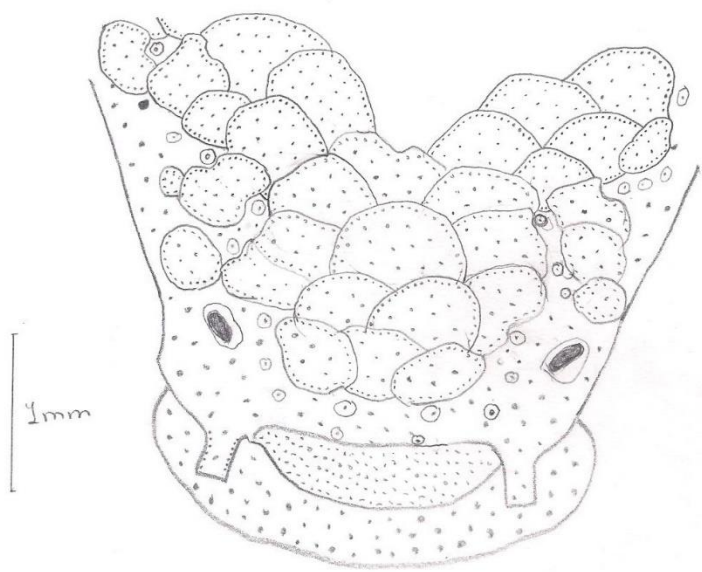
DER :



Id N= 181
PS-1 19/Feb/2017
Q II

Neuromastos cadzles

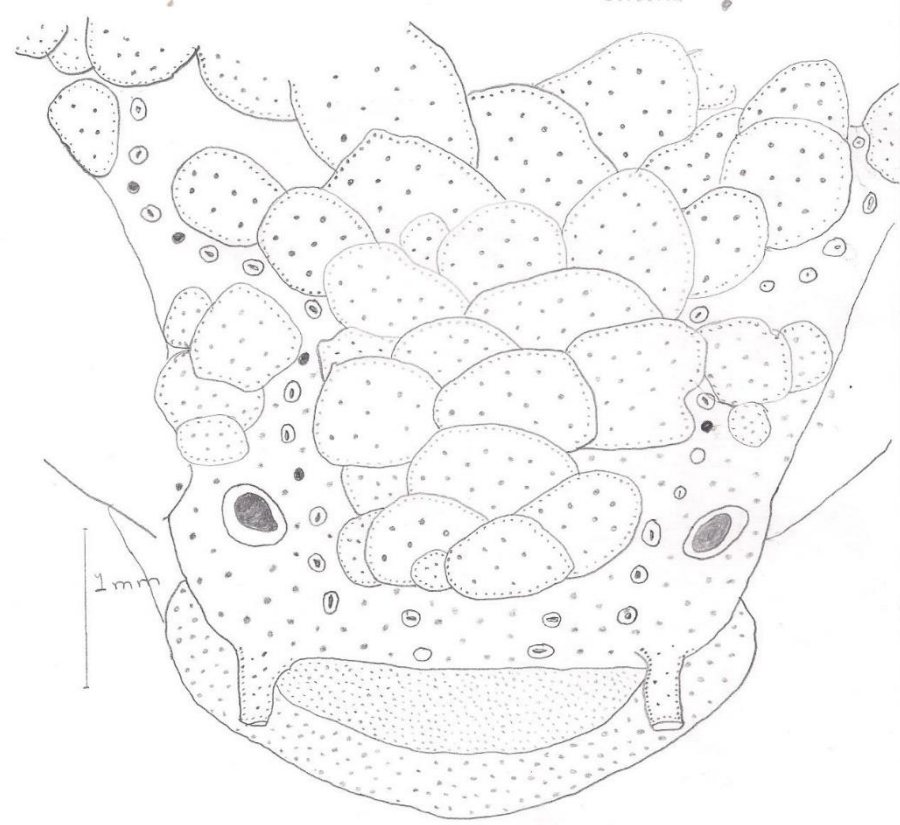
l2a . . .
DER . . .



Id N° 181
PS-1 19/Feb/2017
♀ III

Neuromastos
caudales

Izquierda ●
Derecha ●



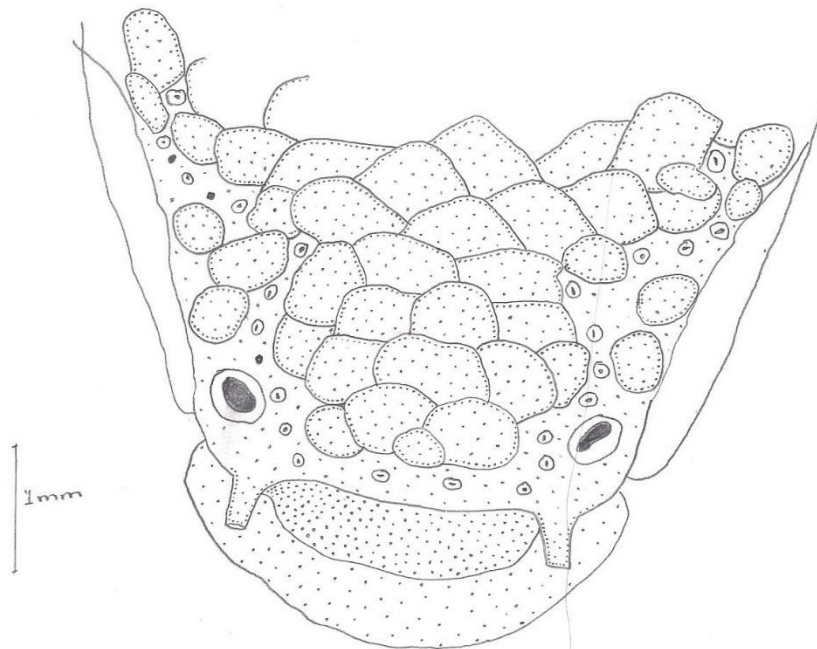
Id N° 181

PS-1 19 / Feb / 2017

♀ IV

♀

Nc	:
IEQ	:
DER	:



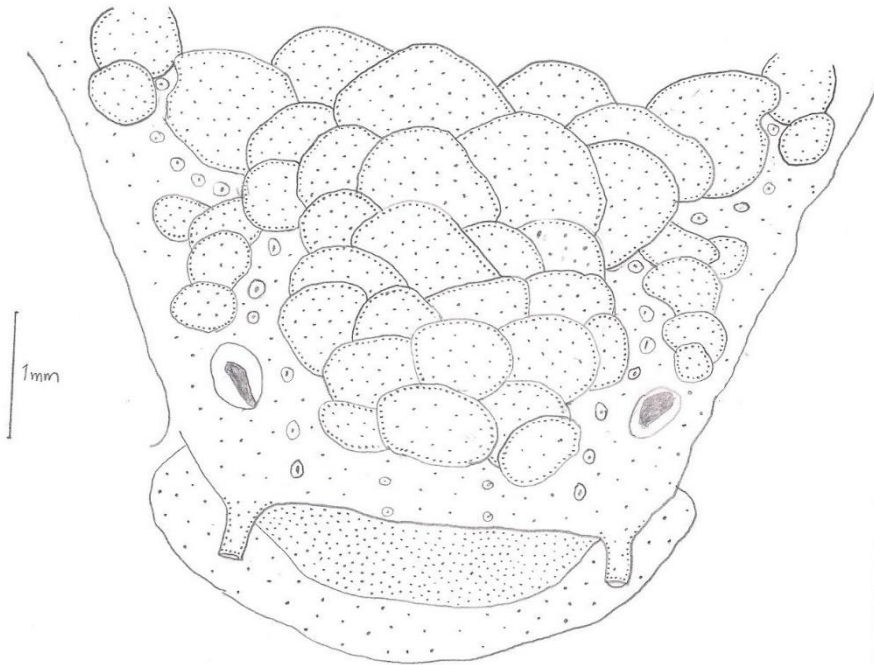
ID 181

PS-1 19/Feb/2017

Q V

Neuromastos caudales

12Q	:
DER	:



12/07/2019
f.ouf.

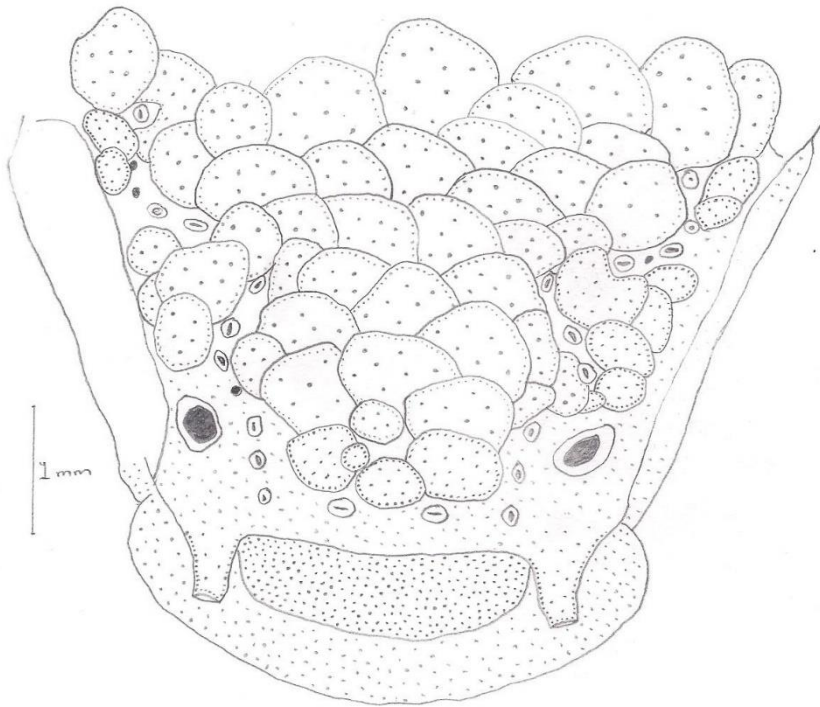
Id N°181 PS-1

19/feb/2017 ♀ VI

Neuromastos caudales

Izquierda :
°

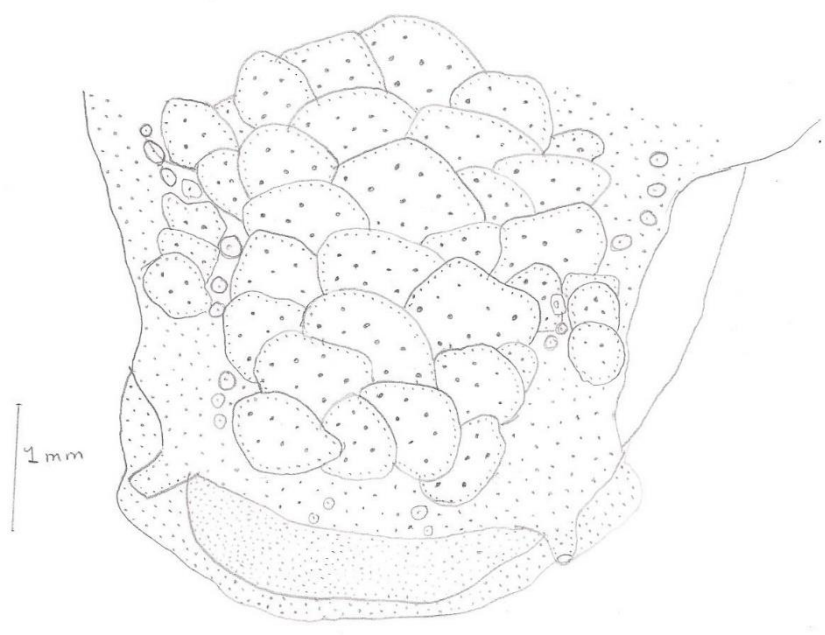
Derecha :
°



PS-1
3/05/2018

(?)

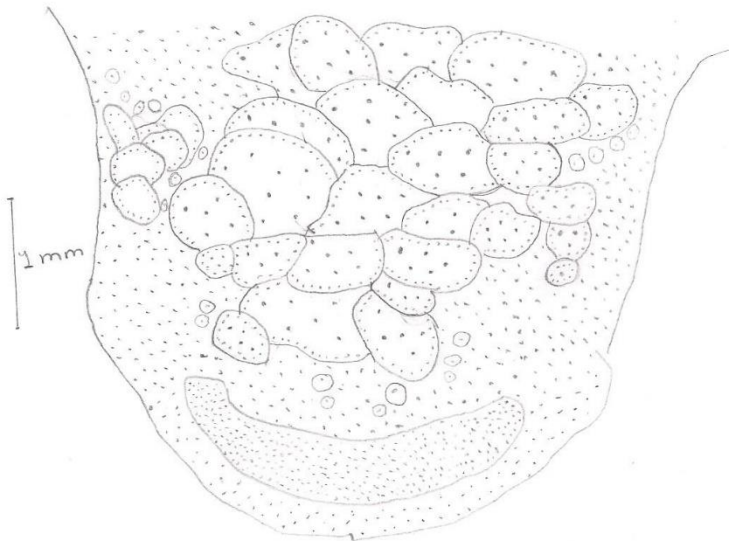
07



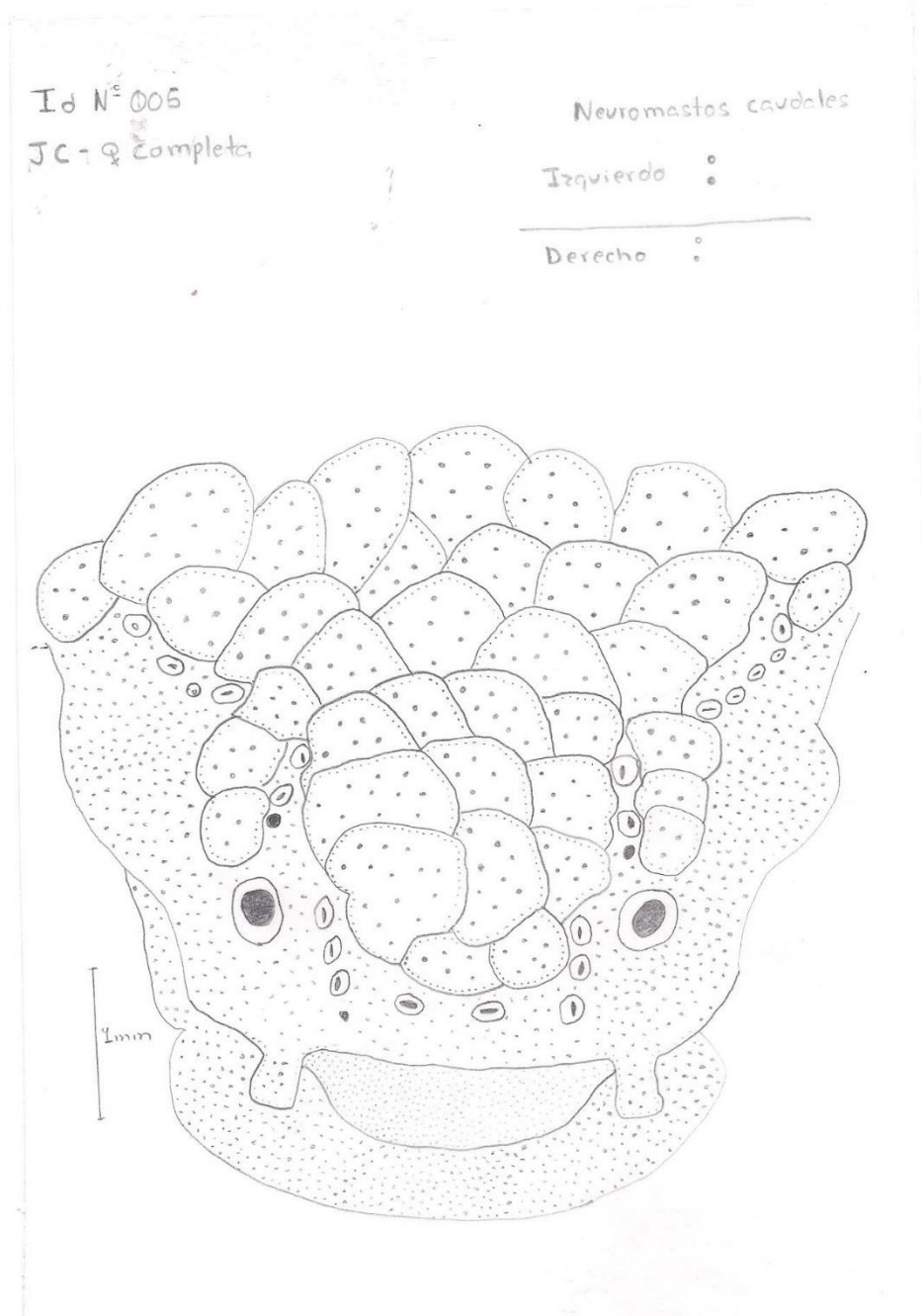
PS-1 3/05/18

♂II

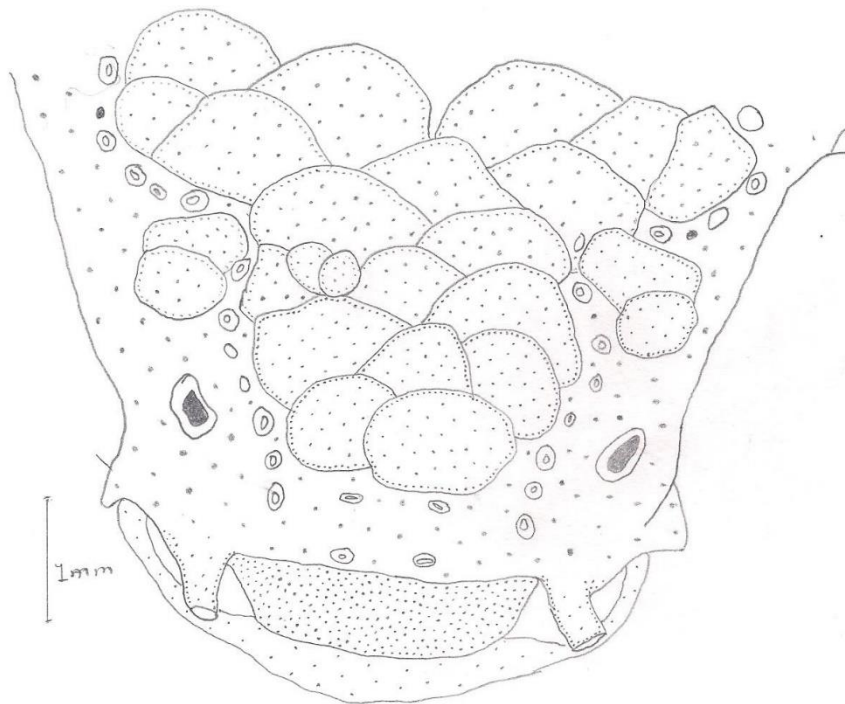
(8)



M. robustus Jesús Carranza

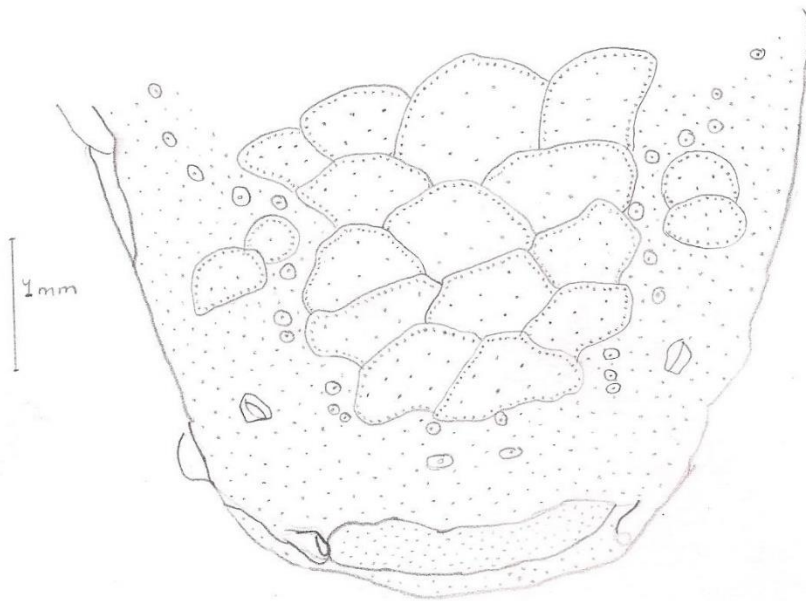


Id N° 60
JC 8/Sep/2015
♀ Cabeza y torso



Id N:61
8/Sep/2015 & tipo
JC-61 Cabeza y torso

♀

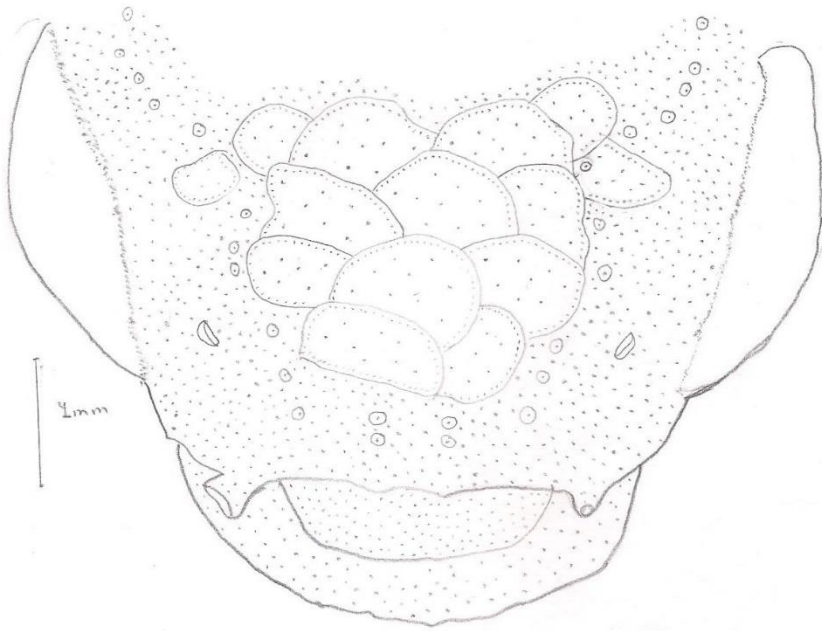


Id. N° 63

8/sep/2015 ♀ tipo
cabeza y torso

Jesus Carvanza

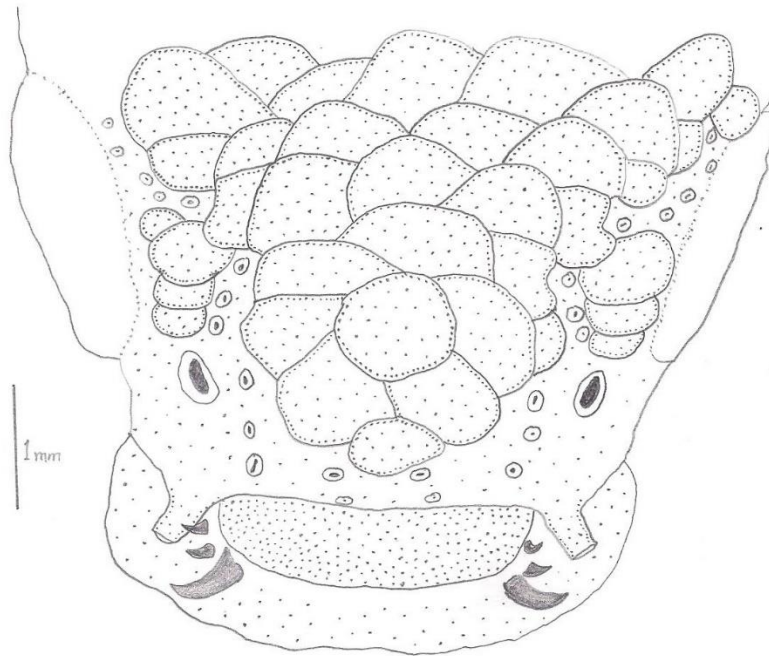
♀



ID 23

28/9/2014

JC-2 4(r:3)



9/07/2019

Fig 05

Id N° 208

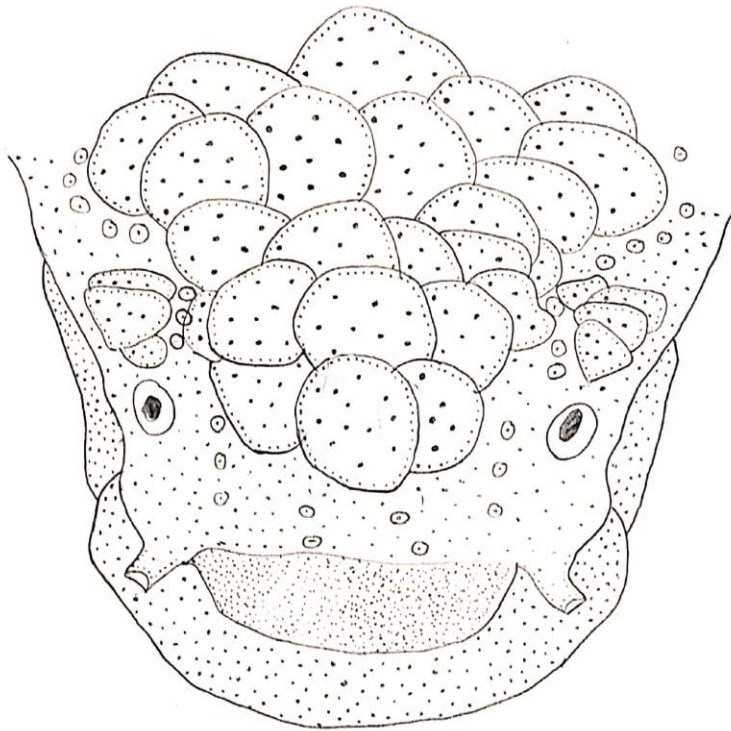
Jesús Carranza

Panteón 15/Oct/2019

♂
Amarillo

Neuromastos Caudales

Izquierda	Derecha
o o	o o
o o	o o o



1mm

M. robustus Revolución

Id N° 007 (1)

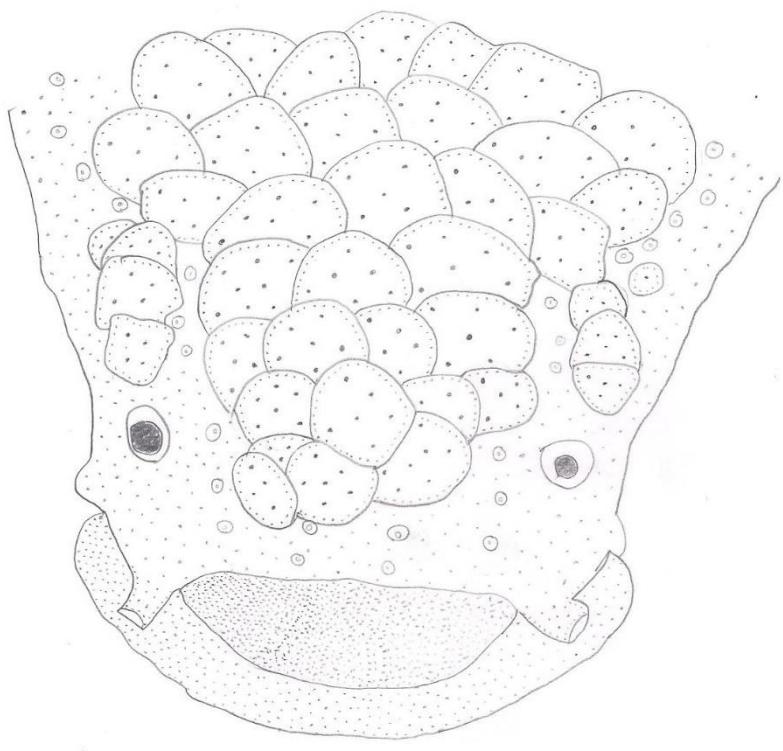
Revolución

♀

Neuromastos caudales

Izquierda	Derecha
••	•

4mm

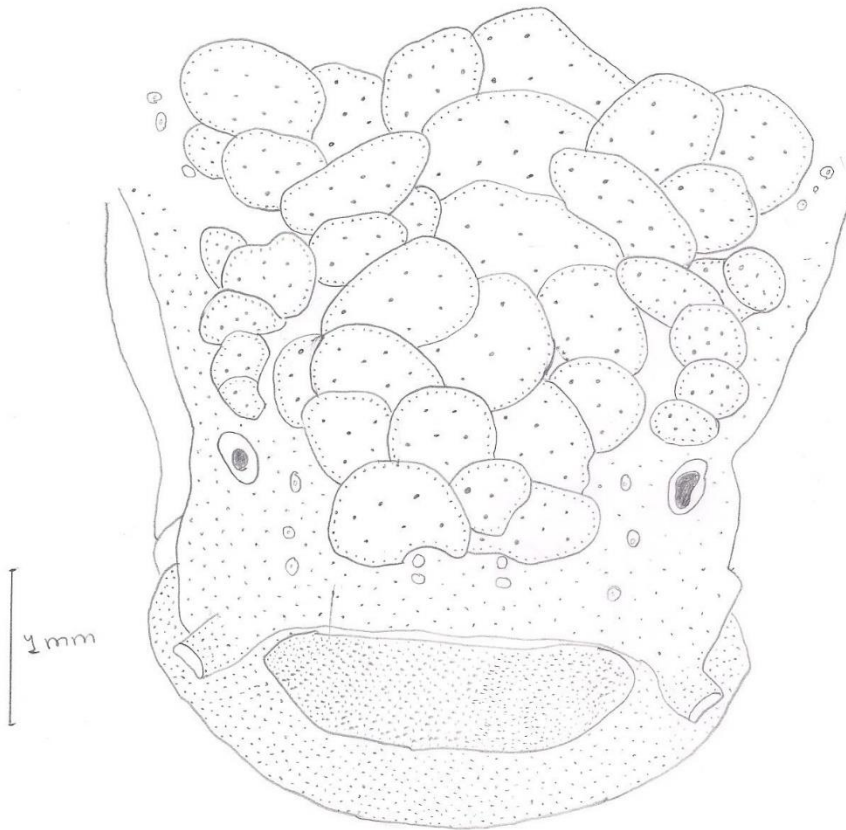


Id N°007
Revolución

♂ I

Neuromastos caudales

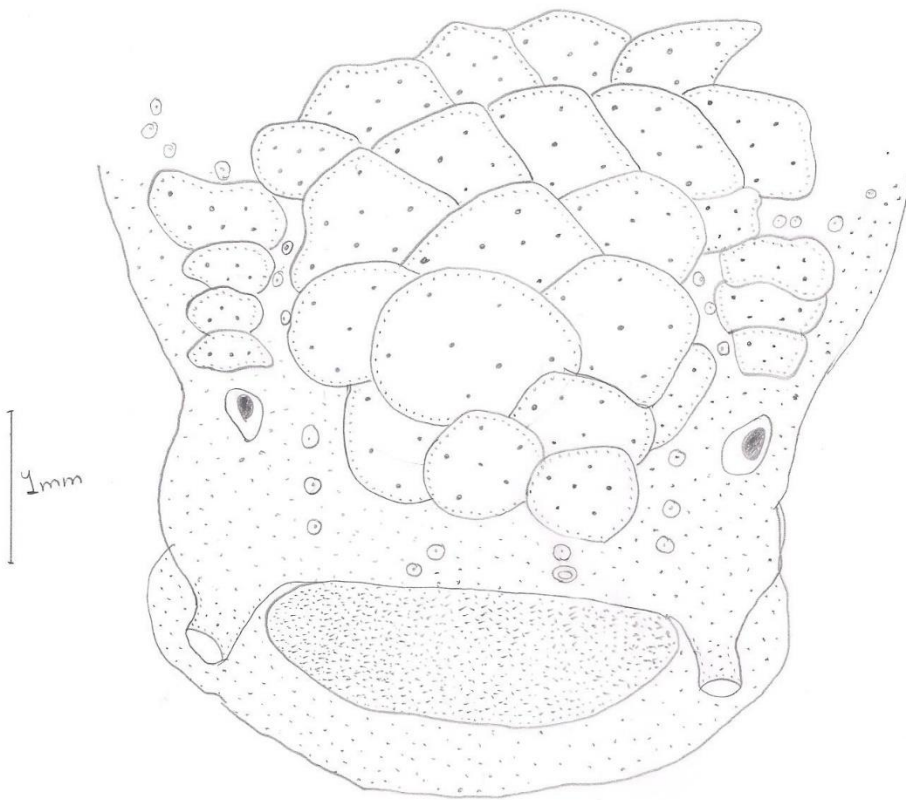
Izquierda	Derecha
• •	• •



Id N° 007 (3)
Revolución

♂ II

Neuromastos caudales
Izquierda | Derecha
: | . .

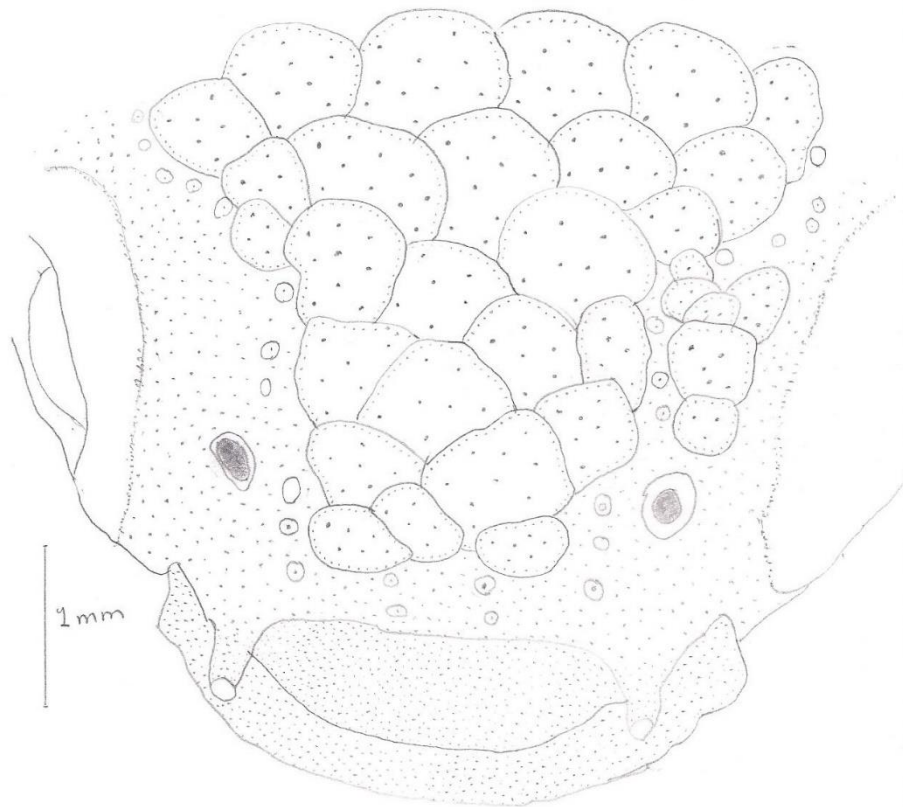


Id N=29 (4)
16/11/2014
Revolución

♂

Neuromastos caudales

Izquierda	Derecha
.	.
.	.

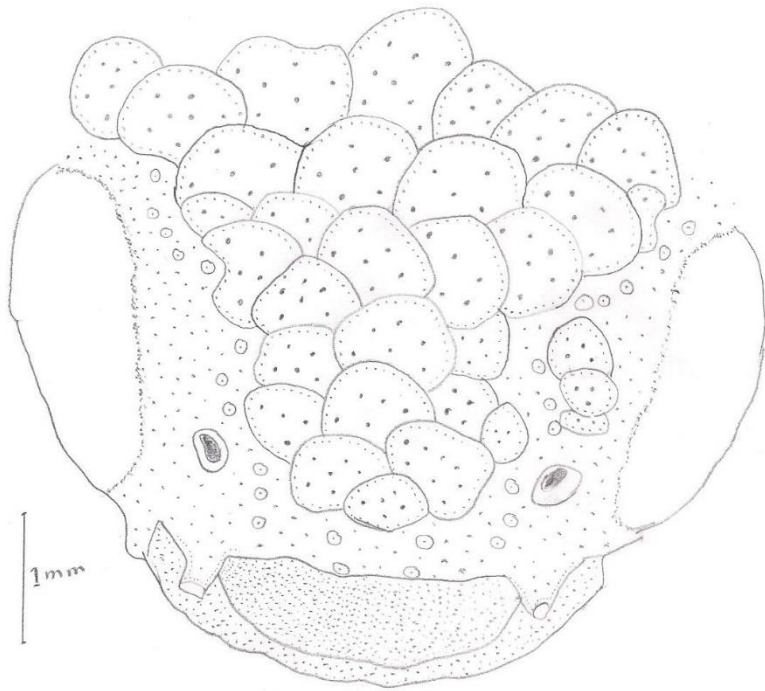


Id N° 31⁽⁵⁾
16/Nov/2014
Revolución

♂

Neuromastos
caudales

Izquierda	Derecha
:	..

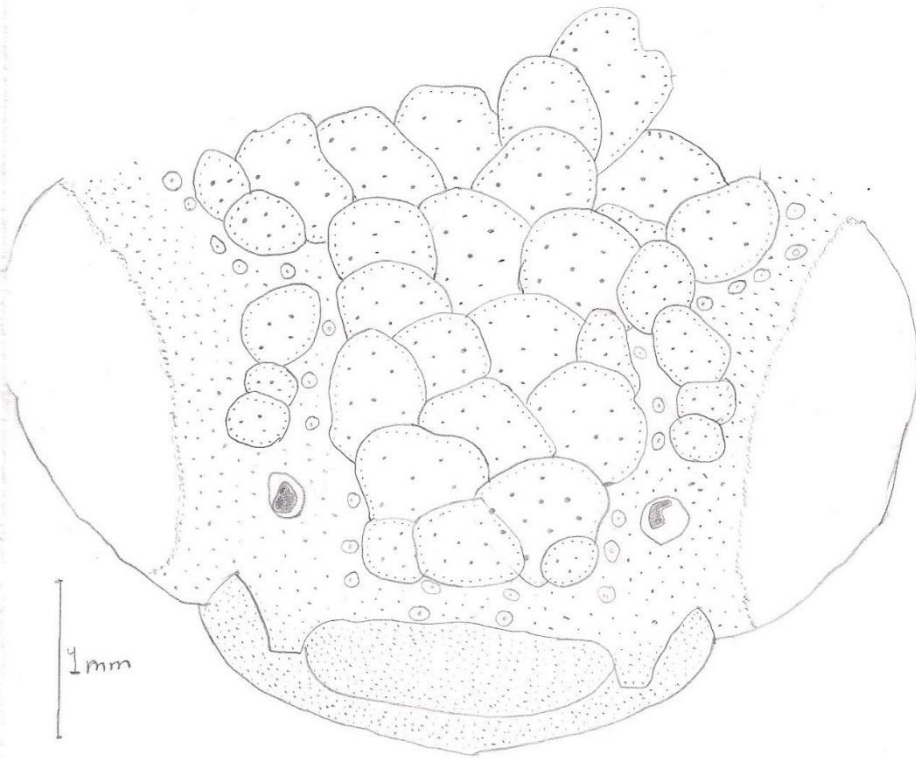


Id N° 31 (63)
16/Nov/2014
Revolución

♀

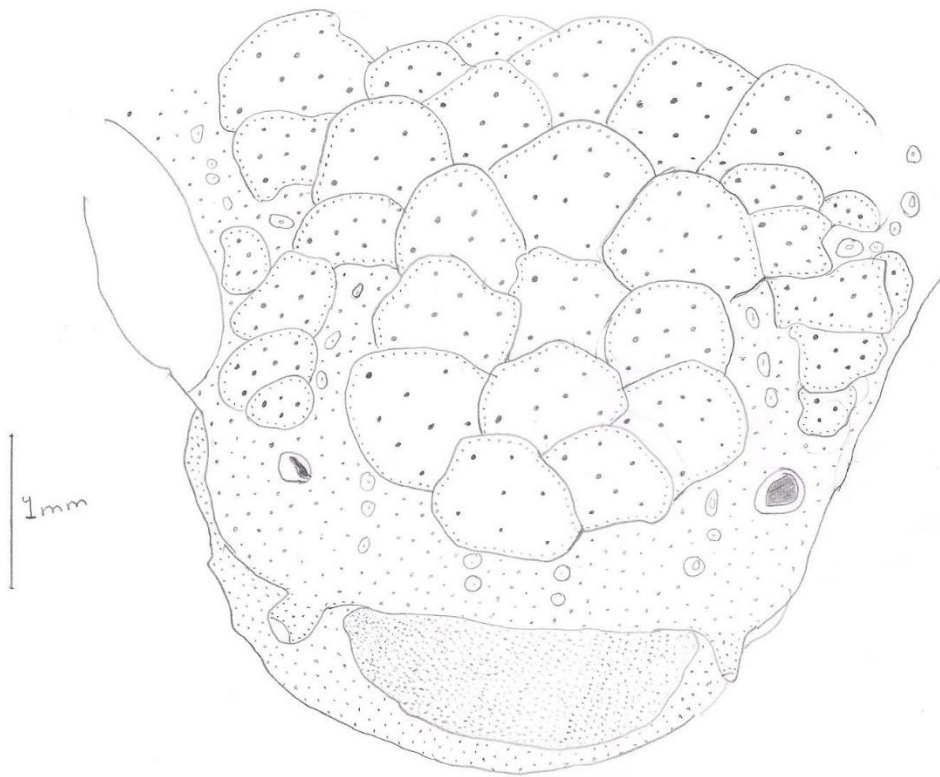
Neuromastos caudales

Izquierda	Derecha
..	-



Id N°35 (2)
Revolución

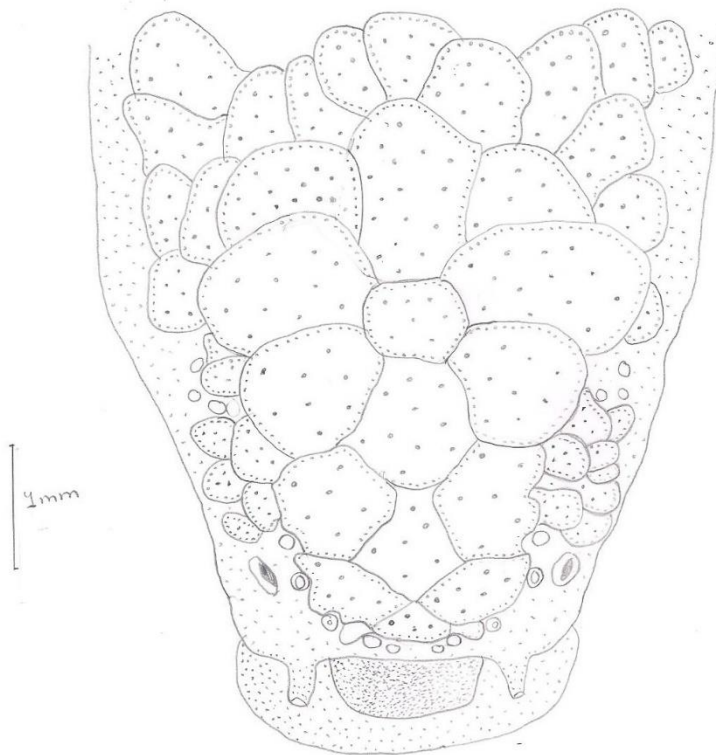
♂
Solo
cabeza



C. tenuis Caño Bicola

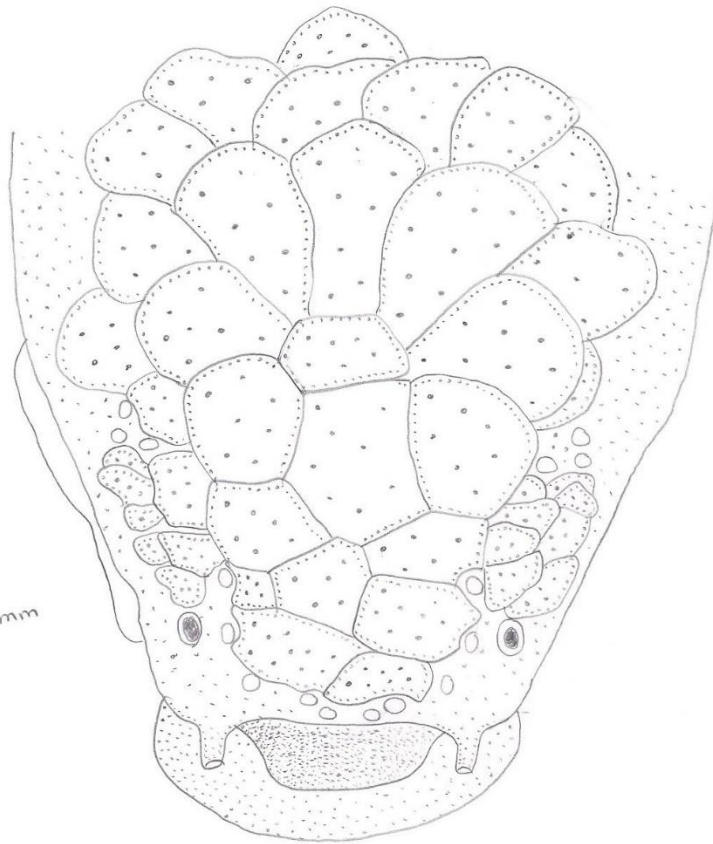
Caño Bicola
16/06/2017

C. tenuis ♀ I



Caño Bicolor
16/06/2017

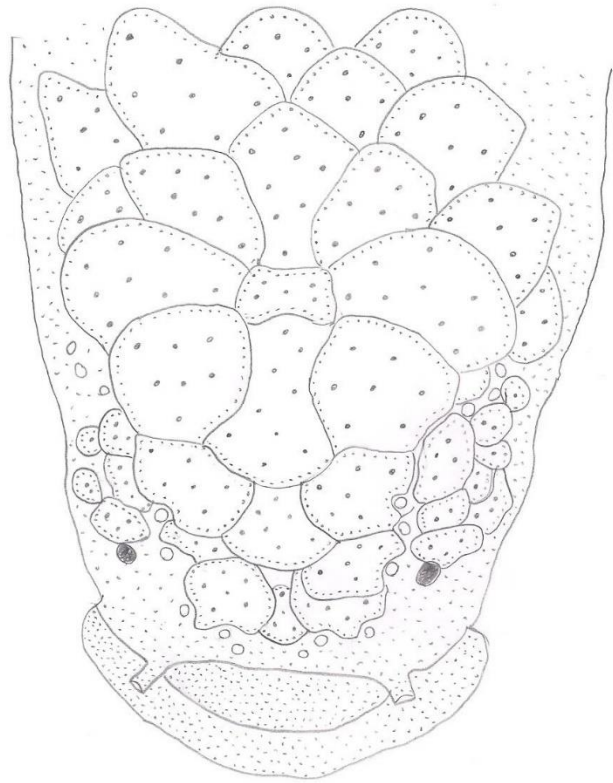
C. tenuis ♂_I



Id N° 207b
12/10/2015
Localidad 43, Gordon

C. tenuis ♂

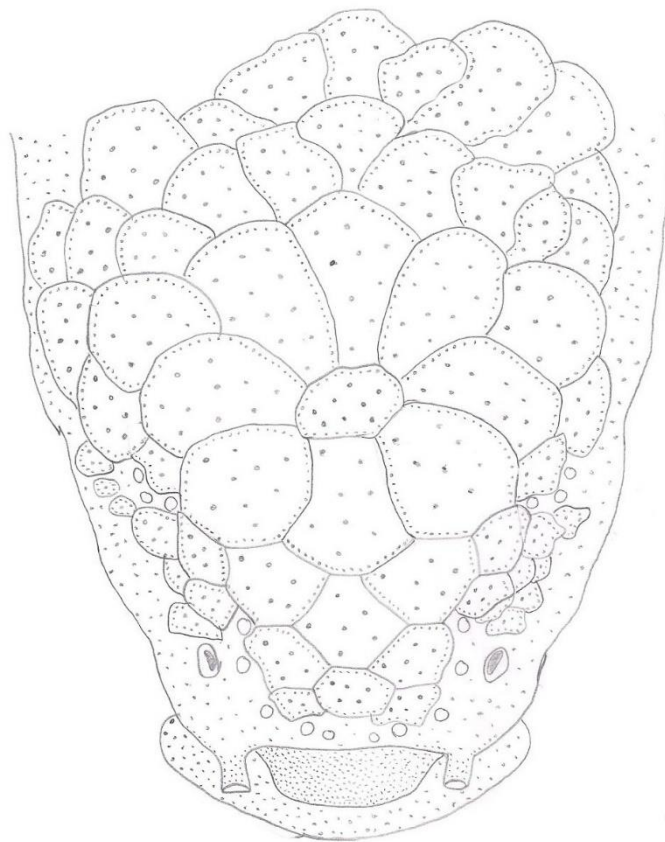
1mm



Caño Bicola
16/06/2017

C. tenuis

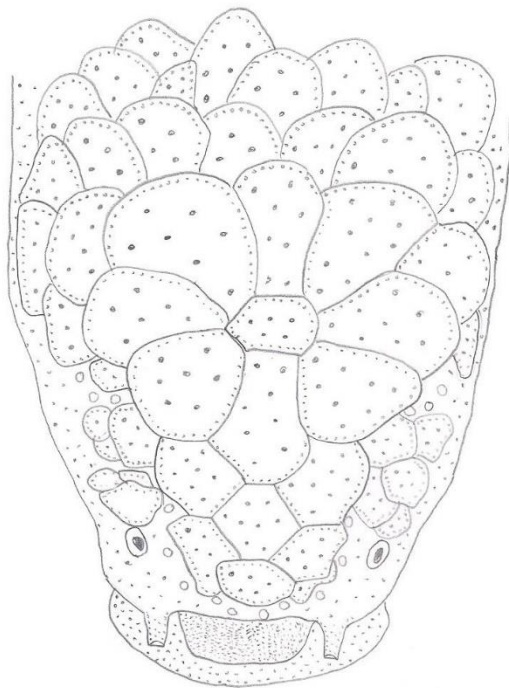
♂
II



1mm

Caño Bicola
16/06/2017

C. tenuis ♂
III



1mm

Anexo 2. Matriz de datos caracteres *M. robustus* y *C. tenuis*.

Organismo	Hábitat	Sexo	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
T1	TL-1	M	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
T2	TL-1	M	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
T3	TL-1	M	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
T4	TL-1	M	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0
T5	TL-1	H	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0
T6	TL-1	H	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0
T7	TL-1	H	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0
T8	TL-1	H	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
P1	PS-1	H	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
P2	PS-1	H	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
P3	PS-1	H	1	1	0	2	1	1	0	1	1	0
P4	PS-1	H	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0
P5	PS-1	H	0	1	1	1	0	0	0	1	0	0
P6	PS-1	H	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
P7	PS-1	M	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
P8	PS-1	M	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
J1	JC	H	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0
J2	JC	H	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0
J3	JC	H	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
J4	JC	H	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0
J5	JC	M	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
J6	JC	M	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
R1	Rv	H	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0
R2	Rv	M	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
R3	Rv	M	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
R4	Rv	M	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1
R5	Rv	M	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
R6	Rv	H	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
R7	Rv	M	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
C1	CB	H	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1
C2	CB	M	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1
C3	CB	M	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1
C4	CB	M	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1
C5	CB	M	0	0	1	0	0	0	0	2	2	1

A: Arreglo de escamas frontales **0:** Con arreglo **1:** Sin arreglo, **B:** Escama Central **0:** Con bordes libres **1:** Sin bordes libres, **C:** Cantidad de Escamas supraorbitales **0:** 1 a 4 escamas **1:** Más de 4 escamas, **D:** Cantidad de Neuromastos en la serie supraorbital **0:** Menos de 10 neuromastos **1:** De 10 a 11 neuromastos **2:** Más de 11 neuromastos, **E:** Poros en la serie supraorbital **0:** Ausentes **1:** Presentes, **F:** Alineación del último neuromasto de la porción media de la serie supraorbital (sexto neuromasto) **0:** Alineado **1:** No alineado, **G:** Cantidad de neuromastos en la porción anterior de la serie supraorbital **0:** 3 neuromastos **1:** Más de 3 neuromastos **2:** Menos de 3 neuromastos, **H:** Cantidad de neuromastos en la porción media de la serie supraorbital **0:** 3 neuromastos **1:** Más de 3 neuromastos **2:** 0 neuromastos, **I:** Cantidad de neuromastos en la porción posterior de la serie supraorbital **0:** 4 a 5 neuromastos **1:** Más de 5 neuromastos **2:** Menos de 4 neuromastos, **J:** Historia de Vida de los Organismos **0:** Anual **1:** No anual.