



**FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA DE LAS ESPECIES DE PECES
PERTENECIENTES AL GÉNERO *Bryconamericus* (CHARACIFORMES,
CHARACIDAE) PARA AMÉRICA CENTRAL Y NOROCCIDENTE DE
AMÉRICA DEL SUR**

PHYLOGENY AND BIOGEOGRAPHY OF FISH SPECIES BELONGING
TO THE GENUS *Bryconamericus* (CHARACIFORMES, CHARACIDAE)
FROM CENTRAL AMERICA AND NORTHWESTERN SOUTH AMERICA

JAMES ANYELO VANEGAS-RÍOS

**PROGRAMA DE BIOLOGIA
FACULTAD DE CIENCIAS BÁSICAS Y TECNOLOGÍAS
UNIVERSIDAD DEL QUINDIO**

2008

**Filogenia y biogeografía de las especies de peces pertenecientes al género
Bryconamericus (Characiformes, Characidae) para América Central y noroccidente de
América del sur**

Phylogeny and biogeography of fish species belonging to the genus *Bryconamericus*
(Characiformes, Characidae) from Central America and Northwestern South America

Por: James Anyelo Vanegas-Ríos

Código: 71302

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para
optar al título de Biólogo

DIRECTOR: César Román-Valencia, Ph. D.

Profesor Asociado

Universidad del Quindío

Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías

Programa Académico de Biología

Laboratorio de ictiología

Universidad del Quindío

Facultad de Ciencias Básicas y Tecnologías

Programa de Biología

Armenia, Quindío

Colombia

2008

JURADO EVALUADOR

EXTERNO:

PROFA. DRA. MÔNICA DE TOLEDO-PIZA RAGAZZO (IB-USP, BRASIL)

PROFE. DR. JUAN JOSÉ MORRONE (IB-UNAM, MÉXICO)

INTERNO

**PROFA. LIC. RAQUEL I. RUIZ CALDERÓN (DOCTORANDO UCV-IUQ,
COLOMBIA)**



Bryconamericus terrabensis

Foto: Alex Molina (2005)

“Aunque este universo poseo, nada poseo, pues no puedo conocer lo desconocido si me aferro a lo conocido” **Robert Fisher**

“Un bien nunca es tan bueno como cuando usted no sabe que es bueno” **Anthony de Mello, S. J.**

“En los momentos de crisis, sólo la imaginación es más importante que el conocimiento” **Albert Einstein**

“Felicidad no es hacer lo que uno quiere sino querer lo que uno hace” **Jean Paul Sartre**

*A mis padres, mi hermano [†],
a todos los que creyeron en mí,
y a mis amigos/as del alma.*

CONTENIDO

Resumen	6
Abstract	7
Introducción	8
Taxonomía	8
Filogenia	12
Biogeografía	13
Objetivos	14
Material y métodos	14
Resultados	20
Descripción de caracteres	20
Monofilia de <i>Bryconamericus</i>	33
Monofilia de <i>Bryconamericus</i> de América Central	35
Superárbol	37
Biogeografía histórica	37
Biogeografía cladística	37
Análisis de Dispersión-Vicarianza (DIVA)	38
Discusión	39
Conclusiones	49
Agradecimientos	50
Bibliografía	53
Material examinado	70
Tablas	79
Figuras	82

**Filogenia y biogeografía de las especies de peces pertenecientes al género
Bryconamericus (Characiformes, Characidae) para América Central y noroccidente de
América del Sur**

Phylogeny and biogeography of fish species belonging to the genus *Bryconamericus*
(Characiformes, Characidae) from Central America and Northwestern South America

Resumen

Se analizan la filogenia y la biogeografía para diez especies de *Bryconamericus* (e incluyendo la especie tipo), distribuidas en América Central y el noroccidente de América del Sur. Las relaciones filogenéticas entre los grupos externos y las especies de *Bryconamericus* se resolvieron en un cladograma más parsimonioso (L= 54; IC= 0,81; IR= 0,92). Se analizaron 46 caracteres, tres son sinapomorfías (caracteres 2, 3 y 28) de un clado *Hemibrycon-Bryconamericus*. Tres sinapomorfías (caracteres 22, 23 y 24) asociadas con modificaciones en: 1) el proceso transversal del aparato de Weber, 2) apófisis del ceratohial anterior y 3) cartílago posterior del metapterigoides apoyan la monofilia de las especies de *Bryconamericus* de América Central y el noroccidente Colombo-Ecuatoriano. Se identifica un clado *B. emperador-B. dahli-B. guaytarae* diagnosticado por dos sinapomorfías (caracteres 25 y 35) relacionadas con el último elemento de la aleta anal y la modificación de la costilla pleural de la cuarta vértebra del aparato de Weber. Las especies de *Bryconamericus* distribuidas en América Central forman un grupo monofilético basado en cinco sinapomorfías (caracteres 39 y 41-44) asociadas con modificaciones en el esqueleto caudal de los machos. Este último grupo del bajo América Central está más relacionado con las especies del Pacífico Colombo-Ecuatoriano: (*B. emperador* (*B. dahli*, *B. guaytarae*)). *B. caucanus* y *B. tolimae* son especies hermanas. La reconstrucción de un superárbol que combinó la información molecular y morfológica de las especies de *Bryconamericus* soporta la monofilia propuesta en este estudio, y demuestra la congruencia entre ambos tipos de caracteres. El cladograma resuelto de áreas bajo el supuesto 0 demuestra que la zona hidrográfica de la vertiente del Pacífico del occidente de Colombia y Ecuador está más relacionada con la zona hidrográfica del bajo América Central, mientras las cuencas del Ranchería, Sinú y Magdalena son hermanas. Según el DIVA ocurrió extinción en el área ancestral de las especies de *Bryconamericus* que se distribuyen en la vertiente del Pacífico Colombo-Ecuatoriano y drenajes costeros del Pacífico y Caribe del bajo América Central, mientras las dispersiones explican la diversificación dentro de estos grupos. Tanto el DIVA como la biogeografía cladística sugieren: 1) la vicarianza ocurrida para las especies de *Bryconamericus* en las cuencas de los ríos Cauca-Magdalena, Sinú y Ranchería; y 2) las extinciones y dispersiones de las especies de *Bryconamericus* del Pacífico Colombo-Ecuatoriano y drenajes costeros del bajo América Central.

Palabras clave: evidencia total, monofilia, extinción, dispersión, vicarianza, *Bryconamericus*, peces neotropicales.

Abstract

The phylogeny and historical biogeography of ten species of the genus *Bryconamericus* (including the type specie), found in Central America and northwestern South America were analyzed. The phylogenetic relationships between of outgroups and the *Bryconamericus* species were resolved through a most parsimonious cladogram (L= 54; CI= 0.81; RI= 0.92). Forty-six characters were analyzed, including three characters support a *Hemibrycon-Bryconamericus* clade (characters 2, 3 and 28). Three synapomorphies (characters 22-24) associated with modifications in: 1) transverse process of the Weberian apparatus, 2) apophysis in anterior ceratohyal and 3) posterior cartilage of metapterygoid support the monophyly of the *Bryconamericus* species from Central America and northwestern Colombia-Ecuador. A clade formed by *B. emperador*, *B. dahli* and *B. guaytarae* is diagnose by two synapomorphies (characters 25 and 35) related to both the last element in the anal fin and the modification of the pleural rib from fourth vertebra in the Weberian apparatus. The *Bryconamericus* species found in Central America constitute a monophyletic group which is supported by five synapomorphies (characters 39 and 41-44) associated with modifications in the caudal skeletons of males. This last group is more closely related with the Pacific species from Colombia-Ecuador region: (*B. emperador* (*B. dahli*, *B. guaytarae*)). *B. caucanus* and *B. tolimae* are sister species. The reconstruction of a supertree using both morphological and molecular information support the phylogenetic hypothesis proposed here, and demonstrates the match between both character types. The resulting area cladogram under assumption 0 proves the close relationship between the Pacific basin western of Colombia and Ecuador, and hydrographic basins of lower Central America, whereas the Ranchería, Sinú and Magdalena basins are sister areas. According to DIVA, the presence of extinction in the ancestral area of both the *Bryconamericus* species distributed from Pacific basin in Colombia and Ecuador, and coastal rivers from Pacific and Caribbean basins in lower Central America, whereas the dispersals explain the diversification within those groups. Both the DIVA and cladistic biogeography evidence: 1) the vicariance occurred in the *Bryconamericus* species from the Cauca-Magdalena, Sinú and Ranchería basins; and 2) the extinction and dispersal of the *Bryconamericus* species from Colombian-Ecuadorian Pacific and coastal rivers from lower Central America.

Key words: total evidence, monophyly, extinction, dispersal, vicariance, *Bryconamericus*, Neotropical fishes.

INTRODUCCIÓN

Taxonomía. En la región Neotropical existen 4035 especies de peces (705 géneros) distribuidas estrictamente en aguas dulces (Lévêque *et al.*, 2008). El orden Characiformes lo conforman 18 familias, con 270 géneros y al menos 1674 especies; 209 especies están en África, mientras el resto están en el suroccidente de los Estados Unidos, México, América Central y del Sur (Nelson, 2006). Las Characidae son uno de los representantes más diversos de Characiformes; integra en su mayoría un grupo de peces abundantes en ríos y otros hábitats acuáticos por toda la región Neotropical y muchos son usados como alimento humano y ornamentales (Lima *et al.*, 2003; Reis *et al.*, 2003). Para Characidae aún no existe un consenso sobre su monofilia desde un punto de vista molecular y morfológico (Lucena, 1993; Weitzman y Malabarba, 1998; Malabarba y Weitzman, 2003; Calcagnotto *et al.*, 2005). Por tal motivo, Lima *et al.* (2003) relacionan como *incertae sedis* dentro de esta familia 88 géneros y más de 600 especies. Sin embargo, Malabarba y Weitzman (2003) y Weitzman *et al.* (2005) citan los siguientes caracteres: cuatro dientes en la serie interna del premaxilar y dos radios simples y ocho ramificados en la aleta dorsal como sinapomorfías para un grupo de Characidae denominado el clado A, compuesto por las Grandulocaudinae, Stervadinae, *Bryconamericus* Eigenmann, *Creagrutus* Günther, *Caiapobrycon* Malabarba & Vari, *Piabina* Reinhardt, *Hemibrycon* Günther y géneros relacionados de Géry (1977), excepto *Nematobrycon* Eigenmann y *Coptobrycon* Géry. *Bryconamericus* es uno de los géneros con mayor riqueza, con cerca de 68 especies de tamaño variable y pequeño, distribuidas desde América Central hasta el oeste de Argentina (Lima *et al.*, 2003; Almirón *et al.*, 2004; Casciotta *et al.*, 2004; Silva, 2004; Langeani *et al.*, 2005; Román-Valencia, 2002b; 2003a-d, 2004, 2005; Román-Valencia *et al.*, en prensa), en una variedad de ecosistemas dulceacuícolas de las partes bajas y altas de América Central y del Sur, en ambos lados de la Cordillera de los Andes (Vari y Siebert, 1990; Román-Valencia, 2002).

La descripción inicial de *Bryconamericus* fue elaborada por Eigenmann in Eigenmann *et al.* (1907), mientras que la definición del género fue propuesta por Eigenmann (1927), e incluye todos los carácidos caracterizados por la presencia de línea lateral completa, una hilera de dientes en el dentario, dos hileras de dientes en el premaxilar (cuatro dientes en la hilera interna, en línea recta o en curva); ausencia o número pequeño (1-6) de dientes a lo largo del margen anterior del maxilar; ausencia de escamas sobre la aleta caudal; y tercer infraorbital grande y sus márgenes posterior y ventral en contacto con el preopérculo. Sin embargo, Vari y Siebert (1990) describen a *B. pectinatus* Vari & Siebert y toman la decisión de ubicarla en *Bryconamericus* y ampliar su diagnosis, para evitar la designación de un nuevo género monotípico; por lo que la modifican con los siguientes caracteres: dientes de la hilera interna más grandes que los de la hilera externa, curva simple en el borde de la mandíbula superior, branquias setiformes, sistema de canales latero sensoriales sobre el cuerpo y ausencia de glándulas sobre la aleta caudal en los machos. Román-Valencia (2000) propone los siguientes caracteres: canal preopercular no sobrepasa el borde antero dorsal del opérculo, ausencia de huesos nasal y supraorbital, apófisis ventral del rinoesfenoides cartilaginosa, canales sensoriales del pterótico y supraorbital sin interrupción, ceratobranquial con una segunda fila de pequeños rastrillos branquiales, primer radial proximal de la aleta dorsal sin quilla, cuatro a seis supraneurales entre los músculos epaxiales anteriores a la aleta dorsal y proyectándose en medio de las espinas neurales, forma de estos huesos son diferentes a los radiales proximales de la aleta dorsal, ausencia de una apófisis antero medial, cintura pectoral con nueve radiales proximales, extremo proximal del radial latero anterior con un proceso extensivo corto debajo de la superficie ventral de la escápula. Posteriormente, Serra y Langeani (2006) redesciben la especie tipo de *Bryconamericus* (*B. exodon* Eigenmann), amplían el número de caracteres diagnósticos disponibles, sin embargo, anotan que muchas de sus observaciones podrían no representar caracteres únicos para el género.

La definición de *Bryconamericus* propuesta por Eigenmann (1927) ha sido utilizada por subsiguientes autores para describir nuevas especies (vide: Román-Valencia, 2000; Almirón *et al.*, 2004; Silva, 2004; Langeani *et al.*, 2005). Entre tanto, Vari y Siebert (1990) y Malabarba y Kindel (1995) manifiestan que el género no es monofilético, por que no hay evidencia que dentro de su definición corriente no estén ubicadas especies más relacionadas filogenéticamente con otros taxones de Characidae. De este modo, los intentos por definir a *Bryconamericus* (Eigenmann, 1927; Vari y Siebert, 1990; Román-Valencia, 2000; Serra y Langeani, 2006) no demuestran claramente su monofilia. La falta de consenso ha conllevado a que por ejemplo autores como Malabarba y Malabarba (1994) describan a *Hypobrycon* Malabarba & Malabarba como un género nuevo, comentando que la especie tipo de *Hypobrycon* debería ser reubicada en *Bryconamericus* por su gran similitud con este. Román-Valencia (2000b, 2003a, 2005) y Román-Valencia *et al.* (en prensa) proponen a *Knodus* Eigenmann como sinónimo de *Bryconamericus*. Planquette *et al.* (1996) en su clave para Characidae diferencian *Bryconamericus* y *Knodus* de *Hemibrycon* por tener menos de seis dientes en los maxilares. Además, Planquette *et al.* (1996) comentan que la única diferencia entre *Bryconamericus* y *Knodus* son las escamas sobre la aleta caudal. Román-Valencia (2000, 2003a, 2005) considera poco confiables los caracteres que separan *Bryconamericus* de *Knodus*. Sin embargo, Lima *et al.* (2004), Weitzman *et al.* (2005), Ferreira y Lima (2006), Zarske y Géry (2006) y Ferreira y Carvajal (2007) consideran válida la ubicación de especies en *Knodus* con base en la diagnosis de Eigenmann (1927), sin dar una solución al problema taxonómico entre este género y *Bryconamericus*.

Dentro de las revisiones del género *Bryconamericus* después de Eigenmann (1927), Román-Valencia (1998, 2001a, 2002a, 2002b, 2003a-e, 2004, 2005) ha detallado su alta riqueza, complejidad taxonómica y biogeográfica. En la revisión más actual para las especies de *Bryconamericus* en América Central (Román-Valencia, 2002a) se identifican cinco especies

válidas: *B. bayano* Fink, *B. emperador* Eigenmann & Ogle, *B. gonzalezoi* Román-Valencia, *B. scleroparius* Regan y *B. terrabensis* Regan. Además, Román-Valencia (2002a), Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) plantean con base en caracteres morfológicos y moleculares que estas cinco especies son válidas. En Colombia Román-Valencia (1998, 2001a, 2003a-c, 2004) identifica 22 especies válidas de *Bryconamericus*: *B. alpha* Eigenmann, Henn & Wilson, *B. andresoi* Román-Valencia, *B. carlosi* Román-Valencia, *B. caucanus* Eigenmann, *B. cismontanus* Eigenmann, Henn & Wilson, *B. cristiani* Román-Valencia, *B. dahli* Román-Valencia, *B. emperador*, *B. galvisi* Román-Valencia, *B. guaytarae* Eigenmann, Henn & Wilson, *B. guizae* Román-Valencia, *B. heteresthes* Eigenmann, *B. huilae* Román-Valencia, *B. hypopterus* Fowler, *B. ichoensis* Román-Valencia, *B. loisae* Géry, *B. miraensis* Fowler, *B. multiradiatus* Dahl, *B. ortegasae* Fowler, *B. plutarcoi* Román-Valencia, *B. peruanus* Müller & Troschel y *B. tolimae* Eigenmann. A ellas se les suman dos nuevas especies descritas para el Magdalena medio (Román-Valencia *et al.*, sometidos a y b). Para Venezuela se identifican 12 especies (Román-Valencia, 2002b, 2003d, e, 2005; Román-Valencia *et al.*, en prensa incluyen dos nuevas especies): *B. alpha*, *B. cismontanus*, *B. charalae* Román-Valencia, *B. lassorum* Román-Valencia, *B. loisae*, *B. macrophthalmus* Román-Valencia, *B. meridae* Eigenmann, *B. orinocoense* Román-Valencia, *B. subtiliformis* Román-Valencia y *B. yokiae* Román-Valencia. Según Román-Valencia (comunicación personal) para Ecuador existen alrededor de siete especies: *B. brevirostris* Günther, *B. carlosi*, *B. dahli*, *B. delta* Géry, *B. peruanus*, *B. pachacuti* Eigenmann y *B. phoenicopterus* Cope. Para las regiones occidental, oriental y sureña de América del Sur existen reportes de *Bryconamericus* dados por Bizerril y Auraujo (1992), Lima *et al.* (2003), Silva (2004), Almirón *et al.* (2004), Casciotta *et al.* (2004), Langeani *et al.* (2005), abarcando países como Argentina (13 especies), Bolivia (cuatro especies), Brasil (14 especies), Guyana (una especie),

Perú (10 especies), Paraguay (tres especies) y Uruguay (una especie); de cualquier modo son menores, en relación al noroccidente de América del Sur (Fig. 1).

Filogenia. Se ha analizado la filogenia a nivel de orden y familia (Characiformes, Characidae), aunque la hipótesis de los carácidos requiere de más caracteres para soportar muchas relaciones internas (ver Malabarba y Weitzman, 2003). Una hipótesis filogenética de Characidae fue la propuesta por Lucena (1993) quien con caracteres morfológicos encuentra poca resolución. También, existen los planteamientos filogenéticos desde un contexto morfológico sobre la familia, propuestos por Weitzman y Fink (1983), Malabarba y Weitzman (2003) y Weitzman *et al.* (2005). Con base en caracteres moleculares Ortí y Meyer (1997) y Calcagnotto *et al.* (2005) presentan una filogenia con algunos géneros de Characiformes, también evidencian algunas relaciones intergéricas y de la familia.

Con respecto al estado filogenético de *Bryconamericus*, no existe acuerdo sobre su monofilia, excepto lo propuesto para las especies de América Central (Román-Valencia y Vanegas-Ríos, sometido). *Bryconamericus* ha sido incluido en diversos estudios filogenéticos: Lucena (1993) reporta a *Bryconamericus* dentro de una gran politomía relacionada con *Hemibrycon*, pero sin ningún sustento de su monofilia; Malabarba y Weitzman (2003) ubican a *Bryconamericus* como miembro de un grupo no resuelto denominado clado A, el cual es soportado por dos sinapomorfías (cuatro dientes en la hilera interna del premaxilar y dos radios simples y ocho ramificados en la aleta dorsal); Calcagnotto *et al.* (2005) soportan la monofilia para el clado *Bryconamericus*, *Knodus*, *Creagrutus* y *Hemibrycon*. Por lo anterior, al menos desde lo que se presenta antes de Malabarba y Weitzman (2003) y Calcagnotto *et al.* (2005), Lima *et al.* (2003) en su listado de peces deciden que *Bryconamericus* fuera un taxon *incertae sedis* en Characidae.

Existe controversia en cuanto a la monofilia y filogenia de *Bryconamericus*: Vari y Siebert (1990), Malabarba y Malabarba (1994), Silva y Malabarba (1996), Malabarba y Weitzman

(2003) y Silva (2004) dudan de su monofilia, sin embargo, en ninguno de éstos estudios es reconstruida una hipótesis a través del método cladístico que soporte tales afirmaciones; Román-Valencia (2000) asume el estado natural del género. Recientemente, Roman-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) con caracteres moleculares soportan la monofilia de *Bryconamericus* para América Central.

Biogeografía. La biogeografía histórica de los peces de América del Sur es estudiada por Novacek y Marshall (1976), Parenti (1991), Lundberg (1998), Montoya-Burgos (2003), Briggs (2005), Sparks y Smith (2005), Albert *et al.* (2006), Hubert y Renno (2006) y Ribeiro (2006). Estos autores, plantean que la evolución de la fauna íctica neotropical se asocia con los cambios ocurridos en el curso de los grandes ríos y sus cuencas (Magdalena, Orinoco, Amazonas, Paraná y São Francisco), principalmente causados por la movimientos tectónicos, incursiones marinas y el levantamiento de la Cordillera de los Andes; además, existe un alto grado de endemismo para los peces distribuidos en los drenajes costeros del oriente Brasileño. Román-Valencia (2002a) anota que las especies de *Bryconamericus* en América Central provienen de una colonización desde el norte de América del Sur. Reeves y Bermingham (2006) efectúan un análisis filogeográfico de las supuestas especies de éste género para América Central, pero no dilucidan con exactitud sus relaciones filogenéticas interespecíficas. Un estudio más detallado sobre la biogeografía histórica de las especies válidas para América Central (Román-Valencia y Vanegas-Ríos, sometido) plantea, bajo una hipótesis obtenida según el DIVA (Análisis Dispersión-Vicarianza) y la biogeografía cladística, que los procesos que soportan el modelo de distribución para la especies en América Central fueron principalmente la dispersión como causa inicial y la vicarianza subsiguiente. Román-Valencia (2003a) discute la biogeografía histórica de *Bryconamericus*, con especial énfasis sobre la simpatria y alopatría de la especies, y plantea el levantamiento de los Andes cómo evento geológico causante del modelo de distribución del género en el norte de América del Sur.

Objetivo general

Realizar un análisis de la filogenia y biogeografía de las especies del género *Bryconamericus* (Characiformes, Characidae) para América Central y el noroccidente de América del Sur.

Objetivos específicos

Plantear la monofilia de las especies de *Bryconamericus*

Resolver las relaciones filogenéticas de las especies de *Bryconamericus*

Reconstruir la biogeografía histórica de las especies de *Bryconamericus*

MATERIAL Y MÉTODOS

Filogenia. Se siguen los métodos formalizados por Hennig (1966), y posteriormente desarrollados por otros autores (Wiley, 1981; Maddison *et al.*, 1984; Wiley *et al.*, 1991; Goloboff, 1998; Kullander, 1999; De Luna, 2005; Johann-Wolfgang, 2005). El grupo interno se definió como las especies válidas para América Central (Román-Valencia, 2002a): *B. bayano*, *B. emperador*, *B. gonzalezoi*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*; cuatro especies del noroccidente de América del Sur: *B. caucanus*, *B. dahli*, *B. guaytarae* y *B. tolimae* (Román-Valencia, 2003a, 2004), y la especie tipo *B. exodon*.

La polarización o direccionalidad de los caracteres se hizo a través del grupo externo. Como sustento para considerar monofilético parte del grupo interno, se tuvo en cuenta la hipótesis filogenética propuesta por Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido). Se eligieron 16 géneros de Characidae para la comparación. Dado que el objetivo de este estudio no consistía en dilucidar la posición filogenética de *Bryconamericus* dentro del clado A de Characidae (Malabarba y Weitzman, 2003), fueron seleccionados al menos cinco géneros pertenecientes a este clado: *Argopleura* Eigenmann, *Astyanax* Baird & Girard (= *A. aurocaudatus* Eigenmann), *Creagrutus*, *Hemibrycon* y *Microgenys* Eigenmann (sin asterisco en material examinado), miembros del mismo grupo monofilético donde se encuentra *Bryconamericus* según Malabarba y Weitzman (2003), Weitzman *et al.* (2005) y Calcagnotto *et al.* (2005). Los otros

taxones restantes: *Astyanax fasciatus* Cuvier, *Brycon* Müller & Troschell, *Bryconops* Kner, *Hemigrammus* Gill, *Hyphessobrycon* Durbin, *Moenkhausia* Eigenmann, *Paracheirodon* Géry, *Phenacogaster* Eigenmann, *Pseudochalceus* Kner, *Serrapinnus* Malabarba y *Tetragonopterus* Cuvier (marcados con asterisco * en el material examinado) son cercanos con *Bryconamericus* en el contexto de Characidae (Lucena, 1993; Ortí y Meyer, 1997; Murray y Stewart, 2002; Malabarba y Weitzman, 2003; Castro *et al.*, 2004; Calcagnotto *et al.*, 2005; Weitzman *et al.*, 2005; Román-Valencia y Vanegas-Ríos, sometido). Con las observaciones de estos once taxones se construyó un grupo externo hipotético, que resume su información, denotado como grupo externo u otros dentro de la matriz de caracteres (tabla 1) y el cladograma. Es decir cuando se hace referencia a este grupo externo hipotético se incluye la variación de estos taxones mencionados. De esta forma, se incluyó dentro un mismo análisis de parsimonia global, las especies de *Bryconamericus*, los cinco géneros del clado A y el grupo hipotético. Las especies *H. pautensis* Román-Valencia, Ruiz-C & Barriga, *H. polyodon* Günther y *H. orcesi* Böhlke (marcados con doble asterisco ** en el material examinado) se usaron para discutir la variabilidad y validez del carácter 24.

Se elaboró una matriz de estados de carácter tipo binario (tabla 1). La interrogación (?) corresponde a estados de carácter inaplicables en la tabla 1, excepto para el carácter 7 en el grupo externo donde la variabilidad entre los géneros examinados impidió precisar el estado a codificar. Los polimorfismos (caracteres 2, 3, 5, 10, 20, 21, 22, 24, 25, 26 y 40) se indican entre corchetes en la matriz de caracteres. Se utilizaron los estudios de Weitzman (1962, 1964), Roberts (1974), Fink (1976), Winterbottom (1980), Weitzman y Fink (1985), Harold y Vari (1994), Lucena (1993), Malabarba y Malabarba (1994), Machado-Allison y Fink (1996), Silva y Malabarba (1996), Malabarba y Vari (2000), Román-Valencia (2000, 2001b 2002a, 2003a, 2003e, 2004), Serra (2001, 2003), Serra y Langeani (2006), Vari y Harold (2001),

Murray (2004), Ribeiro *et al.* (2004), Zanata y Vari (2005), Ruiz-C. y Román-Valencia (2006) con el fin de reconocer la variación de los caracteres usados en el análisis filogenético. Los datos se procesaron en el programa TNT (Tree Analysis using New Technology) 1.1 bajo Windows (Goloboff *et al.* 2003a). Se utilizó máxima parsimonia con un algoritmo de búsqueda exacta mediante el comando ienum. La raíz del cladograma se fijó en el grupo externo. Adicionalmente, fueron calculadas las frecuencias absolutas y las diferencias de frecuencias (= GC) según la técnica de repetición simétrica (= *symmetric resampling*) propuesta por Goloboff *et al.* (2003b) bajo los parámetros: $p= 0,33$; 1000 repeticiones y una búsqueda exacta. Para analizar caracteres ambiguos se utilizó el comando recons que muestra las posibles igualmente parsimoniosas reconstrucciones de estados de carácter dentro del cladograma. Fueron calculados los estadísticos convencionales: longitud del árbol= L; índice de consistencia= IC; e índice de retención = IR; el IC no incluye las autapomorfías (se sigue a Toledo-Piza, 2000; Zanata y Vari, 2005), pues son caracteres no informativos para agrupar. Se reportaron los índices de consistencia (ic) y retención (ir), longitud en el cladograma (p) y número mínimo y máximo de pasos para cada carácter (encerrados entre paréntesis), ejecutado con un macro con TNT.

Se aplicó el método de matriz de representación con parsimonia (MRP), para reconstruir un superárbol, bajo el método de codificación de Baum (1992), Ragan (1992), Baum y Ragan (1993), tomando en cuenta los comentarios de Huelsenbeck *et al.* (1996), Sanderson *et al.* (1998), Bininda-Emonds *et al.* (2002) y Goloboff (2005). La MRP se elaboró con base en la información combinada de los árboles de las especies de *Bryconamericus* objeto de este estudio y de Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) con datos moleculares (ADNmt). Se aplicó un algoritmo exacto para buscar el superárbol más parsimonioso de la MRP; además, fueron calculadas las frecuencias absolutas y GC dentro del método de repetición simétrica descrito arriba ($p= 0,33$, 500 repeticiones). También, fue usado con el TNT el método de

Goloboff y Pol (2002) nombrado como superárbol semi-estricto (SSS), que usa el consenso de todos los árboles binarios más cortos para el ultra-clique.

Preparaciones osteológicas y terminología. Se utilizaron entre uno a seis ejemplares diafanizados y teñidos de acuerdo con la técnica modificada de Taylor y Van Dyke (1985). La nomenclatura de huesos y cartílagos sigue la propuesta de Weitzman (1962), Murray (2004), Ruiz-C. y Román-Valencia (2006) y Serra y Langeani (2006). Se usaron las modificaciones de Vari y Harold (2001) para algunos nombres de huesos como sigue: vómer por prevómer, intercalar por opistótico, epioccipital por epiótico, articular por ángulo articular, angular por retroarticular, epihial por ceratohial posterior, ceratohial por ceratohial anterior y mesetmoides en vez de etmoides. Términos del esqueleto caudal como parhipural, pu1-3 (centra preural 1-3) y u1 (centra ural 1) siguen a Murray (2004). Los conteos de vértebras incluyen las cuatro primeras del aparato de Weber. El centra terminal, los hipurales y elementos vertebrales asociados, juntos se denotan como u1 + pu1, aquí fueron tomados como una sola vértebra. Ilustraciones de diferentes sinapomorfías para *Bryconamericus* y los clados internos fueron realizadas con ayuda de una cámara lucida Nikon SMZ800.

La clasificación usada en este estudio sobre la familia Characidae y las subfamilias que incluye siguen las propuestas elaboradas por Malabarba y Weitzman (2003), Reis *et al.* (2003) y Weitzman *et al.* (2005). Se sigue lo planteado y discutido para *Bryconamericus* por Román-Valencia (2000, 2002a, 2003a) y Román-Valencia *et al.* (en prensa). Cuando se menciona *Astyanax* en el texto se hace referencia a *A. aurocaudatus*, no a *A. fasciatus*, a menos que sea enunciado de otro modo.

Instituciones y museos. Se examinó material depositado en las siguientes instituciones: Laboratorio de Ictiología, Programa de Biología, Universidad del Quindío, Armenia, Colombia (IUQ); Museo de Biología, Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela, Caracas, (MBUCV); Museo de Ciencias Naturales de la Universidad

Experimental de los Llanos Occidentales UNELLEZ-Guanare, Venezuela (MCNG); Laboratório de Ictiologia e Coleção de Peixes, Departamento de Zoologia e Botânica, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista–UNESP, Brasil (DZSJRP) y del Museo de la Escuela Politécnica Nacional de Quito, Ecuador (MEPN). Las acronimias de los museos siguen a Leviton *et al.* (1985) y el listado de la ASIH (disponible en línea; <http://asih.org/curation>); excepto el Laboratorio Ictiología de la Universidad del Quindío, Colombia (IUQ). En el apartado material examinado la longitud estándar corresponde con LE.

Biogeografía. Se siguieron los principios de la biogeografía histórica vicariante propuesta por Nelson y Platnick (1980), Nelson y Rosen (1981), y desarrollada por Wiley (1988), Humphries *et al.* (1988), Parenti (1991), Morrone y Crisci (1995), Van Veller *et al.* (1999, 2000), Crisci (2001), Van Veller *et al.* (2003), Morrone (2005), Ebach y Morrone (2005) y Posadas *et al.* (2006). Dos métodos fueron empleados para reconstruir la biogeografía histórica de las especies de *Bryconamericus*. En ambos métodos fueron usadas la filogenia y las áreas de endemismo o distribución de los taxones analizados aquí, como sigue: cuenca del río Térraba, vertiente del Pacífico de Costa Rica (= A para *B. terrabensis*), cuenca de los ríos Koi, Puerto Viejo, San Juan y Bongie de Panamá y Costa Rica (= B para *B. scleroparius*), cuenca del río Bayano, vertiente del Pacífico en Panamá (= C para *B. bayano*), cuenca de los ríos Sixaola, Cañaza y Bongie, vertiente del Caribe en Costa Rica y Panamá (= D para *B. gonzalezoi*), cuenca del río Patia, Pacífico Colombiano (= E para *B. guaytarae*), cuenca de los ríos Mira y Patia, Pacífico Colombo-Ecuatoriano (= F para *B. dahli*), cuencas de los ríos Chagres, Bayano, Tuirá y Santa María, vertientes del Caribe y Pacífico de Panamá y cuencas de los ríos Baudó, San Juan, Atrato y drenajes costeros del Pacífico en Colombia (= G para *B. emperador*), cuenca del río Combeima, sistema del río Magdalena en Colombia (= H para *B. tolimae*), cuenca de los ríos Cauca, Sinú, Ranchería y César (bajo Magdalena) en Colombia (=

I para *B. caucanus*), parte alta del río Paraguay, cuenca del río Paraná, en Brasil y Paraguay (= J para *B. exodon*). Esta distribución siguió a Bussing (1998), Lima *et al.* (2003), Román-Valencia (2002a, 2003a, 2004, 2005) y Serra y Langeani (2006) (Fig. 2). Además, se usó el siguiente arreglo sólo para el aparte biogeográfico: *B. terrabensis* (1), *B. scleroparius* (2), *B. bayano* (3), *B. gonzalezoi* (4), *B. guaytarae* (5), *B. dahli* (6), *B. emperador* (7), *B. tolimae* (8), *B. caucanus* (9) y *B. exodon* (10). Los pasos seguidos en los métodos fueron: 1) elaborar la matriz de ausencia y presencia de la distribución de las especies de *Bryconamericus*; luego usar la filogenia propuesta para construir el cladograma taxonómico de áreas, el cladograma de áreas y el cladograma resuelto de áreas (bajo el supuesto 0). 2) aplicar el análisis de dispersión-vicarianza (DIVA), donde una matriz de costos de tres dimensiones es construida para calcular el escenario biogeográfico óptimo para el grupo (Ronquist 1996, 1997). Este método sigue la biogeografía basada en procesos, comentada principalmente por Ronquist (1996, 1997, 1998), Zink *et al.* (2000) y Sanmartín y Ronquist (2002). El programa DIVA 1.1 bajo Windows (Ronquist 1996, 1997) se utilizó para reconstruir el escenario biogeográfico del grupo de estudio. Las indicaciones ejecutadas en DIVA 1.1 fueron: unidades de área maximizadas= 10, uniones para la longitud de las reconstrucciones optimizadas= 250, grupo de máximo número de alternativas reconstrucciones= 1000, peso = uno y edad del nodo más interno en el árbol= uno. Con el comando printrecs fueron calculadas todas las reconstrucciones óptimas igualmente posibles. Se utilizó el comando maxareas para discutir el efecto que causa el restringir el número de áreas identificadas para cada nodo sobre el número de dispersiones obtenidas. Además, se usaron los siguientes símbolos para identificar los procesos obtenidos por el DIVA: dispersión (d), extinción (e) y vicarianza (v). Mientras para las áreas ancestrales se manejó el mismo arreglo en letras (A-J) que se empleó para identificar la distribución de las especies de estudio. Estas áreas fueron relacionadas con nodos (números 1-9) dentro del escenario biogeográfico más óptimo reportado por el DIVA. Así, la

hipótesis biogeográfica fue reconstruida basándose en los métodos mencionados y la información geológica disponible para la zona de estudio.

RESULTADOS

Descripción de caracteres. Fueron examinadas exhaustivamente las partes del cuerpo, sin embargo, se encontró variabilidad filogenéticamente informativa para las partes mencionadas abajo. La descripción de los caracteres fue agrupada por diferentes encabezamientos acorde con la parte del cuerpo con la cual están asociados. El número que precede cada carácter corresponde con la matriz de caracteres (tabla 1). El grupo externo hipotético (denominado grupo externo u otros) agrupa las observaciones de: *Astyanax fasciatus*, *Brycon*, *Bryconops*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon*, *Moenkhausia*, *Paracheirodon*, *Phenacogaster*, *Pseudochalceus* y *Serrapinnus* (véase también en el apartado filogenia). Este grupo externo presenta el estado 0 o condición plesiomórfica en todos los caracteres, excepto en el carácter 7 con interrogación (?). Cuando se menciona *Astyanax* en el comentario de cada carácter incluye las observaciones de *A. aurocaudatus*, no de *A. fasciatus*, a menos que sea enunciado de otro modo.

NEUROCRANEO

1. Tamaño del proceso epioccipital posterior al parietal y el pterótico: (0) delgado, (1) grueso y ensanchado. p= 1; (1-1); ic= 0; ir= 0.

El estado 0 en todos los taxones, excepto en *B. gonzalezo*. En la mayoría de los grupos externos este proceso es muy delgado y generalmente cóncavo en sus bordes.

2. Superficie interna del proótico: (0) asimétrica o desproporcionada, algunas veces más ancha que alta, (1) simétrica, levemente más alta que ancha. p= 1; (1-5); ic= 1, ir= 1.

El estado 0 en *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys*. El estado 1 en *Bryconamericus* y *Hemibrycon*, sin embargo polimórfico en *B. guaytarae*. En *Argopleura*, *A. aurocaudatus*, *A. fasciatus*, *Brycon*, *Bryconops*, *Creagrutus*,

Hemigrammus, *Microgenys*, *Phenacogaster*, *Pseudochalceus*, *Tetragonopterus* y *Moenkhausia* el proótico tiende a ser angosto. En *Hyphessobrycon*, *Serrapinnus* y *Paracheirodon* demasiado inclinado u oblicuo.

3. Borde anterior interno del proótico: (0) ondulado, incluso muy inclinado hacia el paraesfenoides, (1) liso y recto, sin concavidades. p= 1; (1-6); ic= 1; ir= 1.

El estado 0 en *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys*, mientras el estado 1 en *Bryconamericus* y *Hemibrycon*, sin embargo, es polimórfico en *B. guaytarae*. En *Argopleura*, *A. aurocaudatus*, *A. fasciatus*, *Brycon*, *Bryconops*, *Creagrutus*, *Hemigrammus*, *Microgenys*, *Phenacogaster*, *Pseudochalceus*, *Tetragonopterus* y *Moenkhausia* el borde anterior proótico tiende a ser muy inclinado y con ondulaciones.

4. Superficie dorsal del mesetmoides: (0) con dos procesos laterales levemente asimétricos, cortos y gruesos, (1) con dos procesos laterales simétricos, alargados y delgados. p= 1; (1-2); ic= 1; ir= 1.

El estado 0 presente en *Bryconamericus*, *Argopleura*, *Astyanax* y *Hemibrycon*, mientras *Creagrutus* y *Microgenys* el estado 1.

5. Dorso del prevómer y vientre del mesetmoides: (0) sin cartílago o sí presente grande, (1) con cartílago delgado. p= 2; (1-2); ic= 0,50; ir= 0.

Las especies de *Bryconamericus* (excepto dos especies), *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* presentan el estado 0, mientras el estado 1 en *B. exodon* y *B. tolimae*. En *Creagrutus* y *Hemibrycon* el carácter es polimórfico.

6. Proyección lateral del prevómer: (0) ausente o no como en estado 1, (1) delgada, ligeramente dirigida hacia atrás, cartilaginosa en la punta y muy cercana al extremo anterior del palatino. p= 1; (1-7); ic= 1; ir= 1.

Argopleura, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Hemibrycon*, *Microgenys*, *B. exodon*, *B. caucanus* y *B. tolimae* presentan el estado 0. El estado 1 está en *B. bayano*, *B. dahli*, *B.*

emperador, *B. gonzalezoi*, *B. guaytarae*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*. En estas especies, generalmente se observa un cartílago en el extremo anterior del palatino. En todos los taxones examinados con estado 0 se encuentra que la proyección lateral del prevómer es ausente o reducida, pero cuando presente es gruesa, no se dirige hacia atrás, generalmente sin cartílago y esta lejos del extremo anterior del palatino.

7. Disposición de la proyección lateral del prevómer: (0) ausente o no como en estado 1, (1) si esta dirigida hacia atrás y con cartílago, se localiza detrás del extremo anterior del maxilar. p= 0; (0-0); ic= 0; ir= 0.

La interrogación (?) en *B. exodon*, *Argopleura*, *Creagrutus* y *Microgenys* se explica por que el proceso lateral descrito del prevómer no existe, por ende no aplicó, sin embargo, en el caso del grupo externo se observa alta variabilidad que impide codificar el estado correcto. Los géneros *Astyanax*, *Hemibrycon* y demás especies de *Bryconamericus* presentan el estado 1; para estos últimos se observa al mismo tiempo el proceso lateral dirigido hacia atrás, con cartílago y justo detrás del proceso anterior del maxilar.

8. Etmoides lateral: (0) se proyecta al prevómer a través de una porción ósea delgada, (1) se proyecta al prevómer a través de una porción ósea gruesa. p= 1; (1-2); ic= 1; ir= 1.

Argopleura, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Microgenys*, *Hemibrycon* y las especies de *Bryconamericus* (excepto dos especies) presentan el estado 0; *B. dahli* y *B. guaytarae* presentan el estado 1. En estas dos especies, queda un espacio horizontal entre la proyección ósea del etmoides lateral y el dorso del paraesfenoides.

REGIÓN ORBITAL

9. Forma de los bordes dorsal y ventral del quinto y sexto infraorbital respectivamente: (0) rectos u oblicuos, (1) ondulados. p= 1; (1-7); ic= 1; ir= 1. (Fig. 3).

El estado 0 en *Argopleura*, *Creagrutus*, *Hemibrycon*, *Microgenys*, *B. caucanus*, *B. exodon* y *B. tolimae*. El estado 1 en *B. bayano*, *B. dahli*, *B. emperador*, *B. gonzalezoi*, *B. guaytarae*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*. En *Astyanax* no fue posible codificar el carácter, por la reducción en el número de infraorbitales.

10. Cuarto infraorbital: (0) de forma asimétrica o más alto que largo, (1) más largo que alto. p= 1; (1-6); ic= 1; ir= 1. (Fig. 3).

El estado 0 en *Argopleura*, *Creagrutus*, *Hemibrycon*, *Microgenys* y *B. exodon*, mientras el estado 1 está en las demás especies de *Bryconamericus*, aunque es polimórfico en *B. guaytarae*. Para *Astyanax* no fue posible codificar el carácter por las fusiones en los infraorbitales. Los diferentes estados de éste carácter fueron discutidos por Vari y Harold (2001) y Serra (2003).

MANDÍBULAS

Maxilar

11. Superficie dorsal del maxilar: (0) recta o levemente cóncava, (1) muy convexa. p= 1; (1-3); ic= 1; ir= 1.

El estado 0 en *Argopleura*, *Hemibrycon* y *Bryconamericus*. En *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* se presenta el estado 1. La variabilidad en la forma del maxilar es empleada como fuente de información filogenética por Malabarba y Vari (2000), Vari y Ortega (2000) y Vari y Harold (2001).

12. Extremo posterior del maxilar: (0) no como en estado 1, (1) cubre la mitad posterior del cartílago de Meckel, sobreponiéndose sobre la parte anterior del ángulo articular. p= 1; (1-2); ic= 1; ir= 1.

Astyanax, *Argopleura*, *Creagrutus*, *Microgenys*, *Hemibrycon* y las especies de *Bryconamericus* (excepto dos especies) presentan el estado 0, mientras *B. dahli* y *B. guaytarae* el estado 1. El extremo posterior del maxilar tiene variadas condiciones

entre los distintos géneros examinados con estado 0: en *Argopleura*, *Hemigrammus* y *Phenacogaster* cubre todo el cartílago de Meckel y no el ángulo articular; en *Creagrutus*, *Microgenys*, *Paracheirodon* y *Serrapinnus* cubre la parte anterior del cartílago de Meckel y no el ángulo articular; en *Astyanax*, *Moenkhausia* e *Hyphessobrycon* contacta levemente el cartílago de Meckel, pero no al ángulo articular; en *Brycon*, *Bryconops*, *Hemibrycon* y *Tetragonopterus* cubre una parte del cartílago de Meckel y contacta el ángulo articular; y en *Pseudochalceus* cubre el cartílago de Meckel y el ángulo articular.

Premaxilar

13. Número de dientes en la segunda hilera interna del premaxilar: (0) 5 o más, (1) 4 o menos.
p= 1; (1-1); ic= 0, ir= 0.

Todos los taxones incluidos, excepto los del grupo externo, presentan el estado 1. Las implicaciones filogenéticas que tiene en los carácidos, el número de dientes en la fila interna del premaxilar, son discutidas ampliamente por Malabarba y Weitzman (2003) y Weitzman *et al.* (2005).

Dentario

14. Dientes posteriores del dentario: (0) se reducen gradualmente sobre una base lisa o convexa, (1) se reducen gradualmente sobre una base cóncava. p=1; (1-3); ic= 1; ir= 1.
15. Dentario: (0) alargado y grande, (1) corto y pequeño. p=1; (1-3); ic= 1; ir= 1.

Para ambos caracteres 14 y 15: el estado 0 en *Argopleura*, *Hemibrycon* y *Bryconamericus*, mientras en *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* el estado 1. Las modificaciones en el dentario, incluyen su tamaño, son usados por Vari y Harold (2001) y Serra (2003) en sus análisis filogenéticos.

ARCO MANDIBULAR

16. Ectopterigoides: (0) con una expansión latero ventral que no se ensancha en su parte media, alcanza una o dos veces más el tamaño de la parte posterior, (1) con una expansión latero ventral que se ensancha desde su parte media, alcanza tres a cuatro veces más el tamaño de la parte posterior. p= 1; (1-4); ic= 1; ir= 1.

El estado 0 se observa en *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys*, mientras el estado 1 en *Argopleura*, *Hemibrycon* y *Bryconamericus*. Dentro del grupo externo hipotético: *Hyphessobrycon* es posiblemente el taxon más parecido en el ensanchamiento del ectopterigoides, pero no es tres o cuatro veces mayor comparado con la parte posterior.

17. Mesopterigoides: (0) grande, extremos anterior y posterior de diferente tamaño, (1) delgado, extremos anterior y posterior de similar tamaño. p= 1;(1-3); ic= 1; ir= 1.

El estado 0 en *Argopleura*, *Hemibrycon* y las especies de *Bryconamericus*, mientras en *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* el estado 1.

18. Palatino: (0) delgado, en forma aproximadamente rectangular o asimétrica, (1) grande, en forma aproximadamente simétrica. p=1; (1-2); ic= 1, ir= 1.

El estado 0 en *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Hemibrycon*, *Microgenys* y las especies de *Bryconamericus*, excepto en *B. caucanus* y *B. tolimae* (estado 1). En estas dos especies de *Bryconamericus* el palatino sobrepasa más de la mitad del proceso anterior del maxilar.

19. Punto de contacto entre el palatino y ectopterigoides: (0) recto u oblicuo, (1) ondulado. p= 3; (1-5); ic= 0,33; ir= 0,50.

Astyanax, *B. exodon*, *Microgenys* y *Hemibrycon* tienen el estado 0, mientras las demás especies de *Bryconamericus*, *Argopleura* y *Creagrutus* el estado 1.

20. Palatino: (0) alargado de la parte anterior a la posterior o no como en estado 1, (1) levemente alargado de la parte dorsal a la ventral. p= 1; (1-2); ic= 1; ir= 1.

Argopleura, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Microgenys* y otras especies de *Bryconamericus* (*B. bayano*, *B. dahli*, *B. emperador*, *B. exodon*, *B. gonzalezoi*, *B. guaytarae*, *B. scleroparius* y *B. tarrabensis*) registran el estado 0. En *B. caucanus* y *B. tolimae* el estado 1 y en *Hemibrycon* es polimórfico.

21. Palatino: (0) alargado de la parte anterior a la posterior, (1) levemente alargado de la parte dorsal a la ventral o no como en estado 0. p= 2; (1-3); ic= 0,50; ir= 0,50.

El estado 0 en *Argopleura*, *Creagrutus*, *Microgenys*, *B. bayano*, *B. dahli*, *B. emperador*, *B. gonzalezoi*, *B. guaytarae*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*, mientras el estado 1 en *Astyanax*, *B. caucanus* y *B. tolimae*; en *Hemibrycon* es polimórfico.

22. Ubicación del cartílago posterior del metapterigoides: (0) no como en estado 1, (1) se extiende hasta aproximadamente la mitad del simpléctico, sobrepuesto a su vez sobre el cartílago entre el ceratohial anterior y posterior, y oblicuo al cartílago entre el cuadrado y metapterigoides. p= 1; (1-6); ic= 1; ir= 1. (Fig. 4).

Para *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Microgenys* y *Hemibrycon* el estado 0. Las especies de *Bryconamericus* presentan el estado 1, sin embargo, es polimórfico en *B. bayano*, *B. caucanus*, *B. gonzalezoi* y *B. terrabensis*. En *Brycon*, *Creagrutus*, *Paracheiroduon* y *Tetragonopterus* este cartílago del metapterigoides sobrepasa ligeramente la mitad del simpléctico o el cartílago del ceratohial anterior y posterior, que se observa en el fondo de la fosa que forman el cuadrado y metapterigoides.

APARATO BRANQUIAL

23. Ceratohial anterior: (0) sin una apófisis o no como en estado 1, (1) con una apófisis grande de aspecto triangular, se proyecta desde la región media y aproximadamente contacta los bordes de los dos sobrepuestos entre sí branquiostegios, dan un aspecto de acoplamiento entre las estructuras. p= 1; (1-6); ic= 1; ir= 1. (Fig. 5).

En *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Microgenys* y *Hemibrycon* se observa el estado 0. Las especies de *Bryconamericus* el estado 1. Dentro de *Bryconamericus* la apófisis del ceratohial anterior como es descrita se observa debajo del íteropérculo. En *Hemigrammus* e *Hyphessobrycon* la apófisis descrita es muy pequeña y tiende a sobreponerse con el segundo branquiostegio. Para *Argopleura*, *Astyanax*, *Bryconops*, *Microgenys*, *Hemibrycon*, *Paracheirodon*, *Hyphessobrycon*, *Moenkhausia*, *Pseudochalceus* y *Serrapinnus* la apófisis es muy reducida, sin embargo, se observa ausente en *Brycon* y *Phenacogaster*. En *Creagrutus* y *Microgenys* tiende a reducirse y no se ubica entre el primer y segundo braquiostegios, sino que está debajo o a un lado del segundo branquiostegio. En *Paracheirodon* la apófisis está debajo del cartílago del simpléctico, además, el segundo branquiostegio es muy delgado y no se superpone con el primero, mientras en *A. fasciatus* y *Tetragonopterus* es muy pequeña y se localiza lejos del interopérculo.

APARATO DE WEBER

24. Proceso transversal de la tercera vértebra: (0) con base y extremo anterior delgados; éste último no se proyecta hacia arriba, (1) con base gruesa y extremo anterior delgado; éste último se proyecta hacia arriba en punta. p= 1; (1-6); ic= 1; ir= 1. (Fig. 6).

Argopleura, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Microgenys* y *Hemibrycon* tienen el estado 0. Las especies de *Bryconamericus* presentan el estado 1, aunque en *B. dahlí* y *B. emperador* es polimórfico. Esta variabilidad fue resuelta por parsimonia en el cladograma. En *Hemibrycon* el proceso transversal se proyecta levemente hacia arriba, pero es muy delgado en la base. Se revisaron otras especies de *Hemibrycon* (por ejemplo *H. pautensis*, *H. polyodon* y *H. orcesi*) y no se encuentra dificultad para asignar el estado 0.

25. Superficie ventral de la costilla pleural de la cuarta vértebra: (0) ensanchada con el extremo ventral puntiagudo, (1) delgada y con el extremo ventral aproximadamente recto. p= 1; (1-3); ic= 1; ir= 1.

En *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Microgenys*, *Hemibrycon* y especies de *Bryconamericus* (excepto tres especies) el estado 0; *B. dahli*, *B. emperador*, *B. guaytarae* el estado 1, sin embargo, *B. gonzalezoi* tiene ambos estados.

VÉRTEBRAS

26. Quinta vértebra precaudal: (0) con una prezigoapófisis reducida, cuando esta desarrollada se dirige hacia un lado, generalmente aguda y de aspecto tubular, (1) con una prezigoapófisis dirigida hacia arriba, termina en punta y aspecto aproximadamente triangular. p= 2; (1-2); ic= 0,50; ir= 0.

Astyanax y los taxones del grupo externo presentan el estado 0. *Argopleura*, *Creagrutus*, *Microgenys*, *Hemibrycon* y las especies de *Bryconamericus* presentan el estado 1, sin embargo, en *B. bayano* es polimórfico.

27. Postzigoapófisis neurales entre la sexta y última vértebra con costilla pleural: (0) no conspicuas, con proyecciones laterales reducidas o ausentes, sin forámenes o sí presentes grandes y pocos, (1) conspicuas, con proyecciones laterales y varios pequeños forámenes. p= 1; (1-3); ic= 1; ir= 1.

El estado 0 presente en *Argopleura*, *Hemibrycon* y *Bryconamericus*, mientras en *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* se encuentra estado 1. Zanata y Akama (2004) encuentran que la variabilidad en la forma y proyección de las prezigoapófisis y postzigoapófisis son informativas para definir a un nuevo género en las Characidae, sin embargo, usan un estado distinto al presentado por *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys*.

CINTURA PECTORAL

28. Proceso postero ventral del extraescapular: (0) grueso, termina de manera redondeada y generalmente con proyecciones y ondulaciones, (1) delgado, termina de manera aguda y sin proyecciones u ondulaciones. p= 1; (1-5); ic= 1; ir= 1.

Argopleura, *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* tienen el estado 0, mientras *Hemibrycon* y los *Bryconamericus* poseen el estado 1.

29. Postcleitrum 1: (0) no conserva la forma ovoide, la parte dorsal no es más ancha que la inferior, (1) conserva la forma ovoide, la parte dorsal es ligeramente más ancha que la inferior. p= 1; (1-1); ic= 0; ir= 0.

El estado 0 se observa en los taxones analizados, excepto en *B. bayano*.

30. Postcleitrum 3 con un proceso laminar conspicuo en la parte media: (0) ausente, (1) presente. p=1; (1-7); ic= 1; ir= 1. (Fig. 7).

En *Argopleura*, *Astyanax*, *B. exodon*, *Creagrutus*, *Microgenys* y *Hemibrycon* el estado 0. Para *B. bayano*, *B. caucanus*, *B. dahli*, *B. emperador*, *B. gonzalezoi*, *B. guaytarae*, *B. scleroparius*, *B. terrabensis* y *B. tolimae* el estado 1. *Astyanax*, *Brycon*, *Bryconops*, *Microgenys*, *B. exodon*, *Creagrutus* carecen del proceso laminar lateral en éste postcleitrum, sin embargo, *Argopleura*, *Hemigrammus*, *Hyphessobrycon*, *Moenkhausia*, *Paracheirodon*, *Phenacogaster*, *Pseudochalceus*, *Serrapinnus* y *Tetragonopterus* presentan el proceso laminar lateral ubicado sobre la parte anterior del postcleitrum 3. Serra (2003) emplea la presencia de una proyección posterior en este postcleitrum, pero no describe la condición observada aquí para los *Bryconamericus*.

ALETA DORSAL

31. Número de pterigióforos proximales en la aleta dorsal: (0) diez, (1) nueve. p=2; (1-8); ic= 0,50; ir= 0, 86.

En *B. bayano*, *B. dahli*, *B. emperador*, *B. gonzalezoi*, *B. guaytarae*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis* el estado 0. *Argopleura*, *Astyanax*, *B. caucanus*, *B. exodon*, *B. tolimae*, *Creagrutus*, *Microgenys* y *Hemibrycon* presentan el estado 1. Malabarba y Weitzman (2003) discuten en un contexto filogenético el número de radios en la aleta dorsal, asociados directamente con el número de pterigióforos, dentro de los carácidos.

32. Último elemento de la aleta dorsal: (0) no como en estado 1, (1) aproximadamente de forma cuadrada. p=1; (1-2); ic= 1; ir= 1.

En *Argopleura*, *Astyanax*, *Creagrutus*, *Microgenys*, *Hemibrycon* y los *Bryconamericus* (excepto dos especies) el estado 0, mientras *B. scleroparius* y *B. terrabensis* presentan el estado 1.

ALETA ANAL

33. Número de pterigióforos proximales en la aleta anal: (0) entre 15 y 35, (1) menos de 15. p= 1; (1-2); ic= 1; ir= 1.

Argopleura, *Astyanax*, *Hemibrycon* y *Bryconamericus* tienen el estado 0; *Creagrutus* y *Microgenys* el estado 1. Malabarba y Vari (2000), Vari y Ortega (2000) y Malabarba y Weitzman (2003) discuten ampliamente el significado filogenético del número de radios en la aleta anal (asociados directamente a los pterigióforos), reportan un número reducido como la condición apomórfica.

34. Última pieza radial de la aleta anal: (0) no como en estado 1, (1) sin cartílago, cónica y proyectándose de manera recta sobre el eje horizontal del cuerpo. p= 1; (1-1); ic= 0; ir= 0.

El estado 0 en los taxones analizados, excepto en *B. scleroparius*.

35. Disposición de la última pieza radial de la aleta anal: (0) no como en estado 1, (1) grande, alargada verticalmente y cartilaginosa en la parte distal. p=1; (1-3); ic= 1; ir= 1. (Fig. 8).

En *Argopleura*, *Astyanax*, *Microgenys*, *Creagrutus*, *Hemibrycon* y las especies de *Bryconamericus* el estado 0, excepto *B. dahli*, *B. emperador* y *B. guaytarae* (estado 1).

ESQUELETO CAUDAL EN LOS MACHOS

36. Espinas neurales de los pu2 y pu3: (0) delgadas o no ensanchadas, (1) gruesas o ensanchadas. p= 1; (1-3); ic= 1; ir= 1. (Fig. 9).

37. Espina neural del pu3: (0) delgada o no ensanchada, (1) gruesa o ensanchada. p= 1 (1-3); ic= 1; ir= 1. (Fig. 9).

Para ambos caracteres 36 y 37: En *Argopleura*, *Astyanax*, *Microgenys*, *Creagrutus*, *Hemibrycon* y los *Bryconamericus* el estado 0, excepto en *B. bayano*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis* (estado 1).

38. Espina neural del pu2: (0) delgada o no ensanchada, (1) gruesa o ensanchada. p= 2; (1-5); ic= 0,50; ir= 0,75. (Fig. 9).

Argopleura, *Astyanax*, *Microgenys*, *Creagrutus*, *Hemibrycon* y las especies de *Bryconamericus* registran el estado 0, excepto *B. bayano*, *B. emperador*, *B. gonzalezoi*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis* (estado 1).

39. Parhipural: (0) delgado, (1) engrosado. p= 1; (1-4); ic= 1; ir= 1. (Fig. 9).

Argopleura, *Astyanax*, *Microgenys*, *Creagrutus*, *Hemibrycon* y los *Bryconamericus* tienen el estado 0, excepto *B. bayano*, *B. gonzalezoi*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*, los cuales presentan el estado 1.

40. Epural anterior: (0) delgado, (1) ensanchado. p= 3; (1-4); ic= 0,33; ir= 0,33. (Fig. 9).

Se observa el estado 0 en *Astyanax*, *Microgenys*, *Creagrutus*, *Hemibrycon*, *B. caucanus*, *B. dahli*, *B. exodon*, *B. guaytarae*, *B. terrabensis* y *B. tolimae*, mientras en *Argopleura*, *B. bayano*, *B. gonzalezoi* y *B. scleroparius* el estado 1. *B. emperador* presenta ambos estados.

41. Espinas hemales de los pu2 y pu3: (0) delgadas o no ensanchadas, (1) gruesas o ensanchadas. p= 1; (1-4); ic= 1; ir= 1. (Fig. 9).

42. Espina hemal pu2: (0) delgada o no ensanchada, (1) gruesa o ensanchada. p= 1; (1-4); ic= 1; ir= 1. (Fig. 9).

43. Espina hemal pu3: (0) delgada o no ensanchada, (1) gruesa o ensanchada. p= 1; (1-4); ic= 1; ir= 1. (Fig. 9).

44. Espina neural del pu2, epurales y proceso neural especializado: (0) separados entre sí, (1) casi en contacto. p= 1; (1-4); ic= 1; ir= 1. (Fig. 9).

Para los caracteres 41 al 44: *Argopleura*, *Astyanax*, *Microgenys*, *Creagrutus*, *Hemibrycon* y las especies de *Bryconamericus* presentan el estado 0, excepto *B. bayano*, *B. gonzalezoi*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*, los cuales tienen el estado 1. Dentro de la literatura consultada no se encontró reporte sobre el desarrollo óseo en el esqueleto caudal en los machos de los *Bryconamericus*.

45. Prezigopófisis neural en el pu2: (0) reducida o no como en estado 1, (1) alargada en forma tubular. p= 1; (1-1); ic= 0; ir= 0.

Los taxones analizados registran el estado 0, excepto *B. bayano*.

46. Prezigopofisis neural en el pu2: (0) reducida o no como en estado 1, (1) corta, sobresale y con el dorso aproximadamente recto. p= 1; (1-1); ic= 0; ir= 0.

Los taxones analizados registran el estado 0, excepto *B. gonzalezoi*.

Filogenia. Con la búsqueda exacta se obtuvo un cladograma más parsimonioso, con una longitud de 54 pasos (incluye autapomorfías) e índices de consistencia de 0,81 y retención de 0,92 (Figs. 10 y 11). Los valores de las frecuencias absolutas y diferencias de frecuencias (GC) son altos (mayores a 0,50, excepto en el clado que agrupa *B. emperador*, *B. dahli* y *B. guaytarae* con GC= 0,50). Estas frecuencias soportan las relaciones propuestas en el cladograma más parsimonioso. Se observa que *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* forman un grupo interrelacionado, con base en cinco sinapomorfías (caracteres 11, 14, 15, 17 y 27) relacionadas con modificaciones en el maxilar, dentario, mesopterigoides y postzigopófisis

neurales. *Hemibrycon* es el taxon hermano de *Bryconamericus* (soportado por tres sinapomorfías, caracteres 2, 3 y 28), *Argopleura* es el grupo más cercano a estos (apoyado en una sinapomorfía: carácter 16) (Fig. 10). Se identificaron diez clados informativos para la filogenia de las especies de *Bryconamericus* soportados por sinapomorfías (Figs. 10 y 11: letras A-J).

Clado A (*Hemibrycon* + *Bryconamericus*). Con tres sinapomorfías (Fig. 10: 2, 3 y 28):

Carácter 2. Superficie interna del proótico simétrica, levemente más alta que ancha (estado 1).

Carácter 3. Borde anterior interno del proótico más o menos liso y recto, sin concavidades (estado 1).

Carácter 28. Proceso postero ventral del extraescapular delgado, termina de manera aguda y sin proyecciones u ondulaciones (estado 1).

Clado B (monofilia de *Bryconamericus*). Tres sinapomorfías (22 al 24) soportan la monofilia de *Bryconamericus* (Fig. 11):

Carácter 22. El cartílago posterior del metapterigoides se extiende hasta aproximadamente la mitad del simplético, sobrepuesto a su vez sobre el cartílago de unión del ceratohial anterior y posterior, y oblicuo al cartílago de unión entre el cuadrado y metapterigoides (estado 1: Fig. 4).

Carácter 23. Ceratohial anterior con una apófisis grande de aspecto triangular, se proyecta desde la región media y aproximadamente contacta los bordes de los dos sobrepuestos entre sí branquiostegios, dan un aspecto de acoplamiento de las estructuras (estado 1: Fig. 5).

Carácter 24. Proceso transversal de la tercera vértebra con base gruesa y extremo anterior delgado; éste último se proyecta hacia arriba en punta (estado 1: Fig. 6).

Clado C (*B. caucanus* + *B. tolimae* + *B. emperador* + *B. dahli* + *B. guaytarae* + *B. gonzalezoi* + *B. bayano* + *B. scleroparius* + *B. terrabensis*). Se sustenta en dos sinapomorfías (Fig. 11: 10 y 30):

Carácter 10. Cuarto infraorbital más largo que alto (estado 1: Fig. 3).

Carácter 30. Postcleitrum 3 con una expansión lateral conspicua en la parte media (estado 1: Fig. 7).

Homoplasias:

Carácter 19. Contacto ondulado entre el palatino y ectopterigoides (estado 1). Se observa también en *Argopleura* y *Creagrutus*.

Clado D (*B. caucanus* + *B. tolimae*). Soportado por dos sinapomorfías (Fig. 11: 18 y 20):

Carácter 18. Palatino grande en forma aproximadamente simétrica (estado 1).

Carácter 20. Palatino levemente alargado de la parte dorsal a la ventral (estado 1).

Homoplasias:

Carácter 21. Levemente alargado de la parte dorsal a la ventral o no como en estado 0. (estado 1). Se observa en *A. aurocaudatus*.

Clado E (*B. emperador* + *B. dahli* + *B. guaytarae* + *B. gonzalezoi* + *B. bayano* + *B. scleroparius* + *B. terrabensis*). Sustentado por dos sinapomorfías (Fig. 11: 6 y 9) y un carácter ambiguo (38):

Carácter 6. Proyección lateral del prevómer delgada, ligeramente dirigida hacia atrás, cartilaginosa en la punta y muy cercana al extremo anterior del palatino (estado 1).

Carácter 9. Bordes dorsal y ventral del quinto y sexto infraorbital respectivamente ondulados (estado 1: Fig. 3).

Ambiguos:

Carácter 38. Machos con la espina neural del pu2 gruesa o ensanchada (estado 1).

Homoplasias:

Carácter 31. Diez pterigióforos proximales en la aleta dorsal (estado 0). Este constituye una homoplasia en estado 0, sin embargo, el estado 1 soporta el clado desde *A. aurocaudatus* a *B. terrabensis* (Figs. 10 y 11).

Clado F (*B. emperador* + *B. dahli* + *B. guaytarae*). Dos sinapomorfías apoyan este clado (Fig. 11: 25 y 35):

Carácter 25. Costilla pleural de la cuarta vértebra del aparato de Weber delgada, alargada y extremo ventral aproximadamente recto (estado 1).

Carácter 35. Última pieza radial de la aleta anal grande, alargada verticalmente y cartilaginosa en la parte distal (estado 1: Fig. 8).

Clado G (*B. dahli* + *B. guaytarae*). Basado en dos sinapomorfías (Fig. 11: 8 y 12):

Carácter 8. Etmoides lateral se proyecta al prevómer a través de una porción ósea gruesa (estado 1).

Carácter 12. Extremo posterior del maxilar cubre la mitad posterior del cartílago de Meckel, sobreponiéndose sobre la parte anterior del ángulo articular (estado 1).

Homoplasias

Carácter 38. Machos con la espina neural del pu2 delgada o no ensanchada (estado 0: reversión a la condición plesiomórfica). Nótese que el estado 1 de este carácter agrupa el clado E.

Clado H (*B. gonzalezoi* + *B. bayano* + *B. scleroparius* + *B. terrabensis*). Cinco sinapomorfías (Fig. 11: 39, 41-44) asociadas con el dimorfismo sexual secundario de los machos apoyan este clado (Figs. 9a):

Carácter 39. Parhipural engrosado (estado 1).

Carácter 41. Espinas hemales de los pu2 y pu3 gruesas o ensanchadas (estado 1).

Carácter 42. Espina hemal pu2 gruesa o ensanchada (estado 1).

Carácter 43. Espina hemal pu3 gruesa o ensanchada (estado 1).

Carácter 44. Espina neural del pu2, epurales y proceso neural especializado casi en contacto (estado 1).

Homoplasias:

Carácter 40. Machos con epural ensanchado (estado 1). *Argopleura* también presenta esta condición.

Clado I (*B. bayano* + *B. scleroparius* + *B. terrabensis*). Con dos sinapomorfías relacionadas con el dimorfismo sexual secundario de los machos (Fig. 11: 36 y 37 y Fig. 9a):

Carácter 36. Espinas neurales de los pu2 y pu3 gruesas o ensanchadas (estado 1).

Carácter 37. Espina neural del pu3 gruesa o ensanchada (estado 1).

Clado J (*B. scleroparius* + *B. terrabensis*). Una sinapomorfía (Fig. 11: 32) demuestra la interrelación entre ambas especies:

Carácter 32. Última elemento de la aleta dorsal de forma cuadrada (estado 1).

Caracteres ambiguos. El carácter 31 presenta dos reconstrucciones igualmente parsimoniosas. El carácter 13 (dos reconstrucciones) soporta el clado que sigue al grupo externo hipotético (desde el linaje *A. aurocaudatus* hasta *B. terrabensis*), pero registra ambigüedad en la identificación de los estados 0 y 1 en su ancestro común más reciente (Fig. 10). Los caracteres 13 y 31 quedan igualmente ubicados en el cladograma, evidencian paralelismos o reversiones. Los caracteres 26 y 38 (tres y dos reconstrucciones igualmente parsimoniosas respectivamente) en estado 1 soportan dos clados cuando el estado 0 constituye reversiones en otros sitios dentro del cladograma (Fig. 10: linaje *A. aurocaudatus* y Fig. 11: clado G), sin embargo, sólo cuando se interpretan como reversiones en su estado 0 constituyeron posibles soportes para los clados, cuando ocurrió de otra manera (paralelismos) fueron homoplásticos.

Autapomorfías. Cinco autapomorfías se identificaron para las especies de *Bryconamericus*: dos *B. gonzalezoi* y *B. bayano* (caracteres 1, 46 y 29, 45 respectivamente) y una en *B. scleroparius* (carácter 34).

Superárbol. La construcción de la matriz de representación con parsimonia (MRP) (Figs. 12a-c) demuestra que la combinación de las topologías con caracteres moleculares y morfológicos para las especies de *Bryconamericus* disponibles son congruentes, difieren sólo en la posición de *B. emperador*. Cada clado dentro del superárbol fue soportado por un determinado componente y por los valores altos de frecuencias absolutas, diferencias de frecuencias (GC mayores de 0,50) y estadística convencional (Fig. 12c). Con el método del superárbol semi-estricto (SSS) se obtuvo la misma topología presentada con la MRP (Fig. 12d). La filogenia con caracteres morfológicos presentada fue congruente con la topología del superárbol (Fig. 10 y Fig. 12b-d).

Biogeografía histórica

Biogeografía cladística. Se obtuvo un cladograma resuelto de áreas mediante el supuesto 0 a partir del cladograma taxonómico de áreas (Fig. 13). El cladograma resuelto de áreas necesitó cuatro pasos extras (especies ubicadas más de una vez dentro de un área) y seis óptimos (especies que aparecen una sola vez dentro de un área) para explicar el modelo de distribución (Fig. 13c). Con el supuesto 0 se maximiza la hipótesis de vicarianza a priori y conserva la congruencia entre las relaciones de las áreas y taxones. Por lo tanto, el grupo de especies con distribución principalmente en el Pacífico Colombo-Ecuatoriano, se encuentra más relacionado con el grupo de especies de las vertientes Caribe y Pacífico del bajo América Central, mientras, son hermanas las especies distribuidas más hacia el interior de los Andes (por ejemplo, cuenca del río Magdalena, Fig. 13). El cladograma resuelto de áreas demuestra una relación biogeográfica entre el noroccidente de América del Sur y las áreas Caribe y Pacífico del bajo América Central. Los taxones simpátricos (especies 2-7) y distribuciones

redundantes (áreas B-G, tabla 2) según el cladograma resuelto de áreas (Fig. 13c), se manejaron mediante una explicación a posteriori por dispersión y extinción. Así, al menos la historia biogeográfica del género *Bryconamericus* entre el occidente del área Colombo-Ecuatoriana y el bajo América Central se explica por dispersión y extinción de poblaciones.

Análisis de Dispersión-Vicarianza (DIVA). El DIVA arrojó mediante una búsqueda exacta 336 reconstrucciones alternativas e igualmente óptimas. Se encontraron las siguientes áreas ancestrales: tres para los nodos 1, 2, 4, 6 y 9; una para el nodo 3, nueve para el nodo 5, cuatro para el nodo 7 y doce para el nodo 8 (tabla 3). El DIVA con dos extinciones, seis dispersiones y tres vicarianzas explicó la biogeografía de los taxones (Fig. 14). En la parte basal del escenario biogeográfico las especies de *Bryconamericus* fueron afectadas por procesos vicariantes (nodos 1-3). Se evidencia una historia compartida por una vicarianza entre los ríos Cauca-Magdalena, Sinú y Ranchería, (Fig. 14: nodo 3, área ancestral= HI). Se encontró el área ancestral (ABCDEFGHI) de las especies trasandinas y de América Central influenciada por una vicarianza (Fig. 14: nodo 2), mientras dos extinciones se registraron justo en el área ancestral (ABCDEG) de las especies de la vertiente del Pacífico Colombo-Ecuatoriano, y cuencas hidrográficas del bajo América Central, cada una en el respectivo linaje de los clados (Fig. 14: nodos 5 y 7). Por otro lado las dispersiones aparecieron dentro de la respectiva diversificación de los clados de los nodos 5 (*B. emperador*, *B. dahli* y *B. guaytarae*) y 7 (*B. gonzalezoi*, *B. bayano*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*). El DIVA identificó un proceso de dispersión para los nodos 5 y 8 en el área G (= área de distribución de *B. emperador*), que involucra a *B. emperador* y *B. bayano*. Con respecto a las especies de la vertiente del Pacífico Colombo-Ecuatoriano fue encontrada, en el área ancestral de *B. dahli* y *B. guaytarae*, una dispersión al área F (Fig. 14: nodo 6). Para *B. scleroparius* se encontró una dispersión al área D (Fig. 14: nodo 9).

La disminución del número de áreas en el DIVA, con el comando maxareas, registró lo siguiente: las áreas ancestrales de los nodos 3 (HI), 6 (E) y 9 (AB) permanecen en cada una de las más óptimas reconstrucciones, aumenta así la posibilidad de que éstas áreas constituyan hábitat ancestrales dentro de la distribución de *Bryconamericus*. El área ancestral del nodo 5 (CE) únicamente se modificó por CEG al restringir el número de áreas a siete. El número de dispersiones aumento de seis a doce, conforme disminuye el número de áreas (de diez a dos).

DISCUSIÓN

Filogenia. *Astyanax*, *Microgenys* y *Creagrutus* están muy relacionados por sinapomorfías asociadas con el dentario, maxilar, y postzigoapófisis neurales. Malabarba y Vari (2000), Vari y Ortega (2000), Malabarba y Weitzman (2003) discuten las modificaciones que registran las mandíbulas entre carácidos del clado A. Malabarba y Vari (2000) plantean que el número reducido de radios en la aleta anal es derivado, posiblemente agrupa: *Attonitus* Vari & Ortega, *Bryconacidnus* Myers en Eigenmann & Myers, *Caipobrycon*, *Ceratobranquia* Eigenmann en Eigenmann, Henn & Wilson y *Creagrutus*. Además, la estrecha relación que presentan *Creagrutus* y *Microgenys*, soportada en parte por el número reducido de pterigióforos en la aleta anal (menos de 15, se asocian directamente con el número de radios), indica que el género *Microgenys* debe ser analizado y discutido con base en el análisis de Malabarba y Vari (2000), quizá forme un grupo monofilético junto con *Attonitus*, *Bryconacidnus*, *Caipobrycon*, *Ceratobranquia* y *Creagrutus*.

El clado formado por *Astyanax*, *Bryconamericus*, *Creagrutus*, *Microgenys*, *Argopleura* y *Hemibrycon* (miembros del clado A de Malabarba y Weitzman, 2003; Weitzman *et al.*, 2005) demuestra que al parecer la presencia de grupos monofiléticos dentro de Characidae es factible. Además, en Malabarba y Weitzman (2003) con base en caracteres morfológicos y Calcagnotto *et al.* (2005) con moleculares, agrupan similares taxones dentro de su respectiva topología. Con respecto a las sinapomorfías del clado A (Malabarba y Weitzman, 2003) las

especies de *Bryconamericus* analizadas no presentan supraorbital, tienen cuatro dientes en la hilera interna del premaxilar, presentan espinas en las aletas, pero el número de radios de la aleta dorsal es variable (ii-iii, 6-9). Esta variación en los radios de la aleta dorsal deja la opción de usar el número de pterigióforos proximales en esta aleta como un carácter alternativo, menos variable, para reemplazar al anterior en el contexto de Characidae. Para los machos de *B. bayano*, *B. emperador*, *B. guaytarae*, *B. gonzalezoi*, *B. scleroparius*, *B. terrabensis* y *B. tolimae* se observan espinas sobre los radios de las aletas anal, pélvicas, pectorales y dorsal (poco frecuentes en la caudal en *B. emperador*), lo cual constituye el primer registro de espinas en estas aletas para esas especies, además de otras especies, no incluidas en la filogenia, como *B. huilae* y *Bryconamericus* sp. del sistema del río Fonce, cuenca del Magdalena. Bertaco *et al.* (2007a, 2007b) discuten la presencia de espinas sobre los radios de todas las aletas, excepto la caudal, como un fenómeno poco común entre carácidos, sin embargo, resaltan su presencia en especies de *Astyanax*, *Hemibrycon*, *Moenkhausia* e *Hyphessobrycon*. Estos órganos de contacto en peces pueden ser adaptaciones para mantenerse agarrados durante el evento reproductivo entre el macho y la hembra, en corrientes rápidas o dada su aparición sobre la mayoría de las aletas, quizá constituyan una adaptación defensiva del territorio o la población (Wiley y Collette, 1970). Probablemente *B. peruanus* se relaciona con las especies del Pacífico de América del Sur o aún América Central, dada la presencia de espinas en esta especie sobre todas las aletas reportada por Wiley y Collette (1970). En ausencia de pruebas histológicas relacionadas con la fisiología y morfología del sistema reproductivo de los *Bryconamericus*, es inadecuado discutir los planteamientos de Weitzman *et al.* (2005), sin embargo, tentativamente la presencia de espinas sobre los radios de todas las aletas encontrada en algunas especies de *Bryconamericus* se asocia con un comportamiento reproductivo que facilita fertilización o inseminación interna. Malabarba y Weitzman (2003) comentan que las espinas en las aletas de los machos

en *Tetragonopterus* son desconocidas. Sin embargo, en los machos examinados de éste género se observa la presencia de espinas únicamente en la aleta anal, éstas son gruesas en la base y distribuidas entre el primero a quinto radio ramificado de la aleta anal.

Los géneros *Bryconamericus* y *Hemibrycon* son grupos hermanos; esto contradice los resultados de Calcagnotto *et al.* (2005), pero en ausencia de claridad sobre el problema taxonómico entre *Knodus* y *Bryconamericus*, la afinidad filogenética entre ambos géneros es tentativa. Arcila-Mesa (2008) encuentra que *Hemibrycon* es monofilético y soporta a *Bryconamericus* como su grupo hermano, sin embargo, sobre la base de caracteres muy diferentes a los planteados aquí. La monofilia de *Bryconamericus* se soporta por tres sinapomorfías localizadas en las regiones del arco mandibular, aparato branquial y de Weber. Para otros géneros afines y directamente relacionados como *Attonitus*, *Creagrutus*, *Bryconadenos* Weitzman, Menezes, Evers & Burns, *Caiapobrycon*, *Cyanocharax* Malabarba & Weitzman, *Hypobrycon* y *Piabina* (Malabarba y Malabarba, 1994; Vari y Harold, 1998, 2001; Malabarba y Vari, 2000; Vari y Ortega, 2000; Malabarba y Weitzman, 2003; Weitzman *et al.*, 2005) son fuente de información filogenética para resolver su diagnosis y monofilia, la variación de las siguientes partes y estructuras del cuerpo: mandíbulas, infraorbitales, aletas en machos, músculos asociados a los radios de la aleta anal, hileras de dientes del premaxilar, pigmentación, escápula, ángulo articular, mesopterigoides, metapterigoides, cuadrado, hiomandibular, mesocoracoides y modificaciones histológicas en la superficie de la epidermis de la aleta anal. No obstante que *Bryconamericus* es monofilético el grado de polimorfismo entre sus especies debe ser tomado en cuenta a la hora de continuar posteriores análisis con el género. Los caracteres informativos en la filogenia asociados al aparato de Weber, vértebras, y cartílagos adjuntos a ciertos huesos deben ser valorados en adultos, en algunas de las observaciones en juveniles (menores de los 30 mm de LE) de *Bryconamericus* se observa una tendencia de reducción en forma y tamaño. En las Anostomidae (Winterbottom, 1980: Figs.

33-67), *Alestes* Müller & Troschel (Murray, 2004: Figs. 2-13), Alestidae (Zanata y Vari, 2005: Figs. 11 y 24), *Hasemania* Ellis (Serra, 2003: Figs. 1-9), Erythrinidae, Hemiodontidae, Lebiasinidae (Weitzman, 1964: Figs. 1-10; Roberts, 1974: 1-53), Parodontidae (Roberts, 1974: 56-78), Serrasalminae (Machado-Allison y Fink, 1996: Fig. 6), Xenobryconini (Weitzman y Fink, 1985: Fig. 51-58) se reportan ilustraciones, en las que las condiciones derivadas que diagnostican al clado de *Bryconamericus* no son encontradas, al menos hasta donde permitió el detalle de las ilustraciones, sin embargo, al parecer *Alestes*, *Hemiodus* Müller y *Saccodon* Kner & Steindachner tienen el proceso transversal de la tercera vértebra del aparato de Weber algo similar a *Bryconamericus*, no obstante la forma y tamaño los diferencia. Además, *H. pautensis*, *H. polyodon* y *H. orcesi* no presentaron ninguna de las sinapomorfías de *Bryconamericus*, confirma su validez dentro de la variabilidad intragenérica de *Hemibrycon*. La pigmentación en *Bryconamericus* tiene una variabilidad intraespecífica, causada quizá por la pérdida de coloración del material en alcohol, esto impidió codificar algún estado y a su vez incluirlo dentro del análisis filogenético como una posible homología primaria. Este fenómeno de variabilidad en el color de los peces ha sido motivo de discusión por Miles (1971) y Weitzman y Malabarba (1998). Ninguno de los caracteres diagnósticos tradicionales de *Bryconamericus* es único y más bien suelen estar ampliamente distribuidos entre otros carácidos, aportando poca o ninguna información filogenética.

Bryconamericus bayano, *B. gonzalezoi*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis* forman un grupo monofilético por compartir modificaciones relacionadas con: 1) el engrosamiento de las espinas hemales, 2) neurales y 3) demás elementos afines del esqueleto caudal de los machos, condiciones que permiten su competitividad en hábitats acuáticos con corriente alta (Román-Valencia, 2002a). Caso contrario ocurre en géneros como *Argopleura* (Fig. 9b) donde estas modificaciones están ausentes. No obstante, Ferreira (2007) demuestra que especialmente un cuerpo comprimido, ojos laterales, natación continua y activa son característicos de un hábitat

nectónico. Román-Valencia (2000) y Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) asumen la monofilia de *Bryconamericus*, como también lo demuestra éste estudio. La no monofilia de *Bryconamericus* comentada por Vari y Siebert (1990), Malabarba y Malabarba (1994), Silva y Malabarba (1996), Malabarba y Weitzman (2003), Serra (2001, 2003) y Silva (2004) queda en seria duda. La hipótesis de monofilia de *Bryconamericus* también se soporta por la congruencia entre la información molecular y morfológica combinada para reconstruir un superárbol. Serra y Langeani (2006) sugirieron que al menos es posible encontrar grupos monofiléticos dentro de *Bryconamericus*, con caracteres no presentes en su diagnosis tradicional. Dado que los objetivos de este estudio no incluían analizar profundamente el problema taxonómico y filogenético entre *Bryconamericus* y *Knodus* (véase Weitzman *et al.*, 2005; Román-Valencia, 2000, 2003a; Román-Valencia *et al.*, en prensa), es considerada la monofilia presentada una hipótesis que servirá como base para futuros trabajos relacionados.

La ambigüedad encontrada en algunos caracteres dentro del cladograma, pudo ser analizada con métodos de optimización como ACCTRAN o DELTRAN, sin embargo, el programa TNT como es presentado carece de tales artefactos algorítmicos para analizar la distribución de estados de carácter. No obstante, éstos han sido usados (vide: Zanata y Vari, 2005) sobretodo ACCTRAN, basados en los argumentos propuestos por De Pinna (1991). Estos métodos no son eficientes para explicar la ambigüedad de caracteres, resulta incluso arbitrario cual elegir y no hay criterios sobre su uso, excepto lo anotado por De Pinna (1991). Aquí se sigue el comando recons que permite visualizar todas las reconstrucciones de estados de carácter dentro del cladograma, y no toma decisiones sobre preferir las reversiones o paralelismos.

Una ventaja de emplear separadamente dos clases de caracteres y aplicar congruencia taxonómica es que los resultados reflejan independencia entre los mismos, mientras que aquellos obtenidos dentro de un mismo análisis no (Huelsenbeck *et al.* 1996). Ambas técnicas

(MRP y SSS) encontraron la misma topología, para combinar árboles construidos separadamente con ADNmt y morfología. Esto podría sugerir que la combinación de estos árboles, no obstante su diferencia en el número de taxones, no está afectada por las limitaciones de ambas técnicas; además dentro de la literatura consultada no se encontró ninguna negativa para combinar árboles que no tienen el mismo número de taxones (véase una revisión sobre el tema en: Huelsenbeck *et al.*, 1996; Bininda-Emonds *et al.* 2002; Goloboff y Pol, 2002; Goloboff, 2005). De cualquier modo, el clado de los *Bryconamericus* de América Central es compatible dentro de los dos tipos de caracteres, hecho que incrementa la resolución del superárbol, la parte restante de la topología de éste fue soportada por la información obtenida de los caracteres morfológicos.

Biogeografía histórica. El DIVA y el cladograma resuelto de áreas confirman que la distribución de *Bryconamericus* en América Central y el noroccidente de América del Sur están asociadas con extinción, dispersión y vicarianza. Como lo habían anotado Bussing (1985) y Román-Valencia (2002a). Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) sustentan la dispersión como principal proceso biogeográfico que explica la historia de *Bryconamericus* para América Central. Bussing (1985) ha ubicado al género *Bryconamericus* en los componentes viejos y nuevos del sur de estas dos masas terrestres. Estos métodos biogeográficos (DIVA y el cladograma resuelto de áreas) demuestran que entre los ríos Cauca-Magdalena, Ranchería, Sinú y alto Paraguay ocurre un evento vicariante que causó la disyunción entre las especies de *Bryconamericus* asociados a estas áreas y las distribuidas en las cuencas del Pacífico y Caribe del bajo América Central (Fig. 14: nodo 4); evidencian una vicarianza entre las especies *B. caucanus* y *B. tolimae*. La evidencia geológica (Hoorn, 1994; Hoorn *et al.*, 1995; Diaz de Gamero, 1996; Potter, 1997; Gregory-Wodzicki, 2000; Sarmiento-Rojas *et al.*, 2006) soporta una hipótesis sobre la Cordillera Oriental Andina (mitad-final del Mioceno aproximadamente 12 m. a.) y su extensión a los Andes de Mérida (8

m.a.) en el norte de América del Sur, como las principales causas de separación de las cuencas del paleo-Orinoco y paleo-Amazonas del paleo Cauca-Magdalena. Además, la extensión de la Cordillera Central formó dos cuencas ahora conocidas Cauca y Magdalena (Potter, 1997). Concuere con Lundberg *et al.* (1986), Hernández *et al.* (1992), Lundberg (1997, 1998), Montoya-Burgos (2003), Albert *et al.* (2006) y Lovejoy *et al.* (2006), quienes enfatizan la evidencia de un evento vicariante entre las faunas del Orinoco-Amazonas y Magdalena, y lago de Maracaibo. Lundberg (1997) plantea, con registros fósiles de peces, que el origen de la riqueza íctica no es tan reciente, quizá provenga de unos 11 m. a., antes del Pleistoceno. Con respecto a la disyunción entre las áreas de distribución de *B. exodon* y las demás especies, Montoya-Burgos (2003) reporta un evento de dispersión seguido por divergencia alopátrica entre el Amazonas y las cuencas al suroriente de América (incluye alto Paraguay) del Sur hace 12 a 10 m. a.

Como lo confirman los pasos extra en el cladograma resuelto de áreas y el escenario biogeográfico más óptimo del DIVA ocurrieron extinciones en las poblaciones de *Bryconamericus* de la vertiente del Pacífico Colombo-Ecuatoriano y drenajes costeros del bajo América Central (Figs. 13 y 14). Las poblaciones de *Bryconamericus* de estos grupos monofiléticos estuvieron bajo condiciones ambientales adversas que llevaron a su desaparición en ciertas áreas, paralelamente para cada uno. Bussing (1985) supone que las extinciones para los peces de América Central son explicadas, en parte, por el empobrecimiento en sus especies y los cambios ecológicos fuertes. Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido), aunque reportan extinciones para la historia de *Bryconamericus*, lograron únicamente identificarlas dentro del clado Centroamericano (equivalente al nodo 7 de su figura 5). Desde la filogeografía, Reeves y Bermingham (2006) proponen que los factores ecológicos adversos son la principal limitación para que los grupos de peces de agua dulce alcanzaran rangos más amplios de distribución. Dentro de las posibles causas

ecológicas de extinción en las poblaciones que migraron hacia el oriente vía cuencas hidrográficas están: las glaciaciones, la salinidad que pudiera tener el medio acuático cuando el nivel mar subía entre periodos de alternancia climática (cambios en la corriente circumtropical y fenómenos asociados con glaciaciones) y la competencia de nicho con otras especies de peces en proceso de colonización (por ejemplo *Astyanax*, *Brycon* y *Hyphessobrycon*).

Tanto el DIVA como la biogeografía cladística evidencian que entre las áreas ancestrales de las especies del Pacífico Colombo-Ecuatoriano y las cuencas hidrográficas del bajo América Central ocurrieron dispersiones. Una evidencia de esto es la distribución simpátrica entre *B. emperador* y *B. bayano*. Haffer (1970), Bussing (1985, 1998), Coates y Obando (1996), De Porta (2003), Reeves y Bermingham (2006), Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) afirman que entre América Central y del Sur existió una dispersión de peces y otros organismos. Bussing (1985), Reeves y Bermingham (2006) y Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) con la información de la distribución de peces continentales (incluye *Bryconamericus*) infieren que las anastomosis o conexiones ocurridas entre las grandes cuencas, a través de procesos de aumento del nivel de mar, es una de las principales explicaciones de la colonización de *Bryconamericus* en América Central. Dada su baja vagilidad (Bussing, 1985) y limitación fisiológica para sobrevivir en ambientes salobres, es poco probable que realizaran dispersiones a saltos por medios oceánicos. Esta hipótesis de capturas entre ríos en el ámbito histórico es discutida desde la calibración molecular por Waters *et al.* (2007). Con respecto a las dispersiones ocurridas en el grupo de especies de *Bryconamericus* de América Central se dilucida la cuenca del río Bayano como un área que sirvió de punto de dispersión y colonización para las poblaciones, como lo obtuvieron Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido, Fig. 4). Sin embargo, es muy factible que la cuenca del río Atrato sirviera como un mejor puente de comunicación entre las poblaciones

del Pacífico, América Central y el Caribe (De Porta, 2003), o incluso la cuenca del río San Juan, que conectó las regiones de la cuenca del Tuira en Panamá y las cuencas del Pacífico del Choco biogeográfico (Haffer, 1970). De cualquier modo, sin la formación del Istmo de Panamá hace 3,5 a 3,1 m. a. (Haffer, 1970; Duque-Caro, 1990; Coates y Obando, 1996; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999; De Porta, 2003; Albert *et al.*, 2006) no hubiera sido posible la colonización de América Central, ya que fue el principal puente de conexión terrestre-acuático que facilitó las migraciones de las poblaciones de *Bryconamericus*. Reeves y Bermingham (2006) argumentan que los datos moleculares son consistentes con una colonización de los peces de agua dulce primarios hacia el bajo América Central, al final del Terciario cuando se forma el Istmo de Panamá. Así, se robustece la hipótesis que manifiesta que los peces de agua dulce primarios son indicadores directos de conectividad histórica entre masas terrestres (en este caso América Central y del Sur). Reeves y Bermingham (2006) indican que muchas de las politomías encontradas son producto de rápida expansión de la distribución de los peces a través del paisaje de América Central.

Las extinciones reportadas por Román-Valencia y Vanegas-Ríos (sometido) para *Bryconamericus* de América Central, realmente son dispersiones según los resultados obtenidos por el DIVA. La cuenca del río Térraba (= área A), junto con las cuencas de los ríos Bongie, San Juan, Koi, Puerto Viejo principalmente, constituyó un área ancestral para *B. bayano*, *B. gonzalezoi*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis* (Fig. 13: áreas A y D). Coates y Obando (1996) consideran la cuenca de Gran Térraba una de las formaciones más antiguas y de carácter volcánico del Neógeno. Herrera-Vásquez *et al.* (2008) afirman que las cuencas de Gran Térraba y Pirris son un área de endemismo, según su análisis panbiogeográfico y de parsimonia de endemismos, para los peces de agua dulce de Costa Rica. Además, el clado formado por *B. bayano*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis* evidencia la historia biogeográfica compartida entre los ríos Koi, Puerto Viejo, San Juan, Bongie y la cuenca del río Térraba (Fig.

15). Esta relación biogeográfica entre las zonas del Caribe y Pacífico coincide con los resultados de Herrera-Vásquez *et al.* (2008). La zona del Pacífico del noroccidente de América del Sur es más ancestral con respecto a la zona hidrográfica del bajo América Central (Fig. 16); esto coincide con el modelo hallado en *Roeboides* Günther (Lucena, 2000). Román-Valencia *et al.* (sometido c) plantean según la filogenia y biogeografía de *Grundulus* Valenciennes en Cuvier & Valenciennes que la zona del Pacífico Ecuatoriano es más ancestral que la zona del Magdalena o Amazonas. Sin embargo, Duque-Caro (1990) plantea que el bloque del Choco es un componente exótico de América del Sur, con afinidades litogenéticas a latitudes cercanas a México o Guatemala y no con el mismo noroccidente de América del Sur. Dado que la distribución de *B. emperador* se ajusta al límite geográfico de este bloque, podría suceder que *B. dahli* y *B. guaytarae* presentan una mayor afinidad biogeográfica, en posteriores análisis, con otras especies del Pacífico Colombo-Ecuatoriano como *B. guizae*, *B. miraensis* o *B. peruanus*.

Las causas del empobrecimiento del género *Bryconamericus* en América Central (5 especies vs. alrededor de 63 en América del Sur), posterior a la formación de Istmo de Panamá, fueron la alta actividad tectónica, glacial y volcánica asociada que se le atribuye a ésta región (Coates y Obando, 1996; Brown y Lomolino, 1998; Itturalbe-Vinent y MacPhee, 1999; De Porta, 2003). Sobre todo en el caso de las cuencas hidrográficas influenciadas por las zonas de subducción creadas al plegarse las placas de Cocos, Nazca y del Caribe, principalmente en la zona del Arco de Panamá, que es la cobertura geológica que engloba la distribución de *Bryconamericus* en América Central. El proceso de especiación ocurrido en las especies de *Bryconamericus*, al menos, basalmente en la filogenia es el alopátrico (soportado por las vicarianzas). Haffer (1997) anota que dentro de los modelos de especiación subyacentes a la diversificación de la biota Amazónica el tipo alopátrico es el más reconocido a la luz de las diferentes hipótesis biogeográficas. Aunque, dada la simpatria de algunas especies (por

ejemplo, *B. bayano* y *B. emperador*), también se considera dentro del modelo evolutivo de los *Bryconamericus* del Pacífico Colombo-Ecuatoriano y el bajo América Central la especiación alopátrica tipo por efecto fundador (Bush, 1975). La simpatría entre *B. dahli* y *B. guaytarae* fue causada por las áreas escogidas; aunque no comparten el mismo hábitat (Román-Valencia, 2003a). Sin embargo, su afinidad filogenética y biogeográfica evidencian la unión antigua de las cuencas de los ríos Patia y Mira, en un posible paleo-Patia. Este paleo-Patia ha sido planteado como: continuación del río Patia que gira entre las regiones de Tumaco y Guapi, como una barrera que impidiera la colonización de las montañas de la proto-isla de Gorgona del norte y del este, hasta la última época de las glaciaciones cuando el nivel de mar estaba más bajo (Alberico, 1986). Así, la distribución de *Bryconamericus* en el bajo América Central también se explica por la hipótesis hidrogeológica, la cual asume que los procesos de especiación alopátrica ocurren después de una dispersión (Hubert y Renno, 2006).

CONCLUSIONES

Los géneros *Astyanax*, *Creagrutus* y *Microgenys* forman un grupo monofilético. Se soporta una relación de parentesco entre *Hemibrycon* y *Bryconamericus*.

La monofilia de las especies de *Bryconamericus* se sustenta partir de tres sinapomorfías relacionadas con: 1) el cartílago del metapterigoides, 2) apófisis del ceratohial anterior y 3) proceso transversal del aparato de Weber.

Las especies de la vertiente del Pacífico Colombo-Ecuatoriano *B. dahli* y *B. guaytarae* están en un clado junto con *B. emperador*, la especie de más amplia distribución en el noroccidente de Colombia y el bajo América Central.

Las especies *B. gonzalezoi*, *B. bayano*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis* forman un grupo monofilético basado en la presencia de sinapomorfías relacionadas con caracteres óseos asociados al esqueleto caudal de los machos.

La evidencia total aplicada mediante dos métodos indirectos (MRP y SSS) para combinar caracteres moleculares y morfológicos demuestra que los dos tipos de caracteres en los superárboles son congruentes.

El cladograma resuelto de áreas demuestra que las áreas de distribución de las especies de *Bryconamericus* analizadas están inicialmente asociadas con vicarianza, mientras pueden incluirse a posteriori dispersiones y extinciones para dar explicación a la redundancia de áreas y simpatria de taxones. El DIVA fue congruente con la explicación a posteriori encontrada con la biogeografía cladística, para el nodo 4 identifica un proceso de extinción antes de los eventos de especiación en el área ancestral de las especies de *Bryconamericus* de la vertiente del Pacífico Colombo-Ecuatoriano y drenajes costeros del bajo América Central.

Se demuestra, a partir de la filogenia y biogeografía histórica de las especies de *Bryconamericus* analizadas, que la historia hidrogeológica de las cuencas del bajo América Central está muy relacionada con las del Pacífico del noroccidente de América del Sur. Además, el área ancestral y punto de diversificación del género *Bryconamericus* en América Central fue la zona correspondiente con las cuencas costeras del Pacífico Colombiano.

Gran parte de la diversificación evolutiva del género *Bryconamericus* en América Central y el noroccidente de América del Sur es causa de especiación alopátrica por evento fundador.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Elías Vanegas Guevara y Yolanda Ríos Nossa por su apoyo y amor durante todo el proceso de mi carrera de pregrado. A mi hermano Renzo Elías Vanegas[†] (que en paz descansa) quien se fue muy pronto, pero que deja un gran ejemplo en mi corazón.

Este trabajo se beneficio con aportes de La Universidad del Quindío-Vicerrectoría de Investigaciones, Fundaciones del Banco de la República de Colombia e Idea Wild a través de proyectos financiados al Dr. César Román-Valencia. A Dahiana K. Arcila por sus

comentarios sobre *Hemibrycon* durante el transcurso de la investigación. A todos los que, de alguna manera, aportaron para que esta investigación pudiera realizarse.

A mi director, el profesor C. Román-Valencia por todas sus enseñanzas, apoyo, confianza, paciencia, crítica y comentarios, soporte logístico y financiero prestado durante este trabajo y por su amor a los peces que deja en mí huella. Carlos A. García (IUQ) por abrir espacios académicos de discusión sobre biogeografía histórica, en donde mi deseo por esta disciplina creció más y a Maria D. García, Hernando Hurtado y Diana Gálvis del Grupo de Investigación y Asesoría en Estadística por sus enseñanzas y discusiones. A mis compañeros del laboratorio Raquel I. Ruiz-C. y Carlos A. García (IUQ) por los comentarios y sugerencias sobre sistemática y osteología en peces Characidae durante el desarrollo del trabajo. Por la colaboración durante el proceso de diafanización de algunos peces a Alejandro Londoño B. (IUQ). Por ayuda durante la toma, manejo y digitalización de fotografías e ilustraciones en la presentación oral e informe a Carlos A. García (IUQ). Pedro P. Cardona y James Santiago corrigieron el resumen en inglés. A las siguientes personas por el préstamo y/o donación de ejemplares: Francisco Langeani (DZSJRP, Brasil), Ramiro Barriga (MEPN, Ecuador), Donald C. Taphorn (MCNG, Venezuela), Francisco Provenzano (MBUCV, Venezuela), William A. Bussing (UCR, Costa Rica), Eldredge Bermingham (STRI, Panamá) y Marcos Mirande (FML, Argentina). Por el envío de bibliografía a Daniel R. Brooks (University of Toronto, Canadá), Bruce B. Collette (NMFS, National Museum of Natural History, Smithsonian Institution, USA), Donald C. Taphorn (Illinois, USA), Katiane M. Ferreira (LIRP, USP-Brasil), Carlos A. S. Lucena (MCP, Brasil), Luiz R. Malabarba (MCP, Brasil), Roberto E. Reis (MCP, Brasil), Marcos Mirande (FML, Argentina) y Angela Zanata (Universidade Federal da Bahía, Brasil). En la fase inicial de este estudio se llevaron a cabo valiosas discusiones y/o consultas sobre algunos aspectos de las metodologías empleadas con Marcos Mirande (Universidad Nacional de Tucumán, FML, Argentina) y Juan J. Morrone (UNAM, México D. F.). Pablo A. Goloboff,

James S. Farris, Kevin C. Nixon y Sociedad Willi Hennig por la disponibilidad y acceso gratis del programa TNT 1.1. Marcos Mirande (FML, Argentina) facilitó el macro de TNT.

Al jurado evaluador: Raquel I. Ruiz-Calderón, Juan José Morrone y Mônica de Toledo-Piza por su participación y valiosos comentarios a este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberico, M. S. 1986. Biogeografía terrestre. Págs. 224-244 en: H. Von Prahll & M. S. Alberico (eds.), Isla Gorgona. Biblioteca Banco Popular, Bogotá.
- Albert, J.S., Lovejoy, N.R. & Crampton, W. G. R. 2006. Miocene tectonism and the separation of cis- and trans-Andean river basins: Evidence from neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 14-27.
- Almiron, A. E., Azpelicueta, M. M. & Casciotta, J. R. 2004. A new species of *Bryconamericus* from the arroyo Shangay, río Uruguay basin, Argentina (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Zoologische Abhandlungen (Dresden)* 54: 3-10.
- Arcila-Mesa, D. K. 2008. Análisis filogenético y biogeográfico de las especies de peces pertenecientes al género *Hemibrycon* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). Tesis de pregrado, programa de Biología, Universidad del Quindío, Colombia, Armenia, 88 pp.
- Baum, B. R. 1992. Combining trees as a way of combining data sets for Phylogenetic inference, and the desirability of combining gene trees. *Taxon* 41: 3-10.
- Baum, B., & Ragan, M. 1993. A reply to A.G. Rodrigo's. "A comment on Baum's method for combining phylogenetic trees". *Taxon* 42: 637-640.
- Bertaco, V., Malabarba, L. R. & Dergam, J. A. 2007a. New *Hyphessobrycon* from the upper rio Pardo drainage in eastern Brazil (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* 5(3): 245-249.
- Bertaco, V., Malabarba, L. R. & Ortega, H. 2007b. A new species of *Hemibrycon* (Teleostei: Characiformes: Characidae) from the río Ucayali drainage, Sierra del Divisor, Peru. *Neotropical Ichthyology* 5(3): 251-257.
- Bizerril, D. R. S. F. & Auraujo, P. M. C. 1992. Description a une nouvelle espece au genre *Bryconamericus* (Characidae, Tetragonopterinae) du Brasil oriental. *Revue freshwaters Aquariology* 19(3): 65-68.

- Bininda-Emonds, O. R., Gittleman, J. L. & Steel, M. A. 2002. The (Super) tree of life: procedures, problems and prospects. *Annuals Review of Ecology and Systematics* 33: 265-289.
- Briggs, J. 2005. The biogeography of otophysan fishes (Ostariophysi: Otophysi): a new appraisal. *Journal Biogeography* 32: 287-294.
- Brown, J. H. & Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography*. Second Edition, Sinaur Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts, 691 pp.
- Bush, G. L. 1975. Modes of animal speciation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 6: 339-364.
- Bussing, W. A. 1985. Patterns of distribution of the Central American ichthyofauna. Págs. 453-473 en: F. G. Stehli & S. D. Webb (eds.), *The Great American Biotic Interchange*. Plenum, Nueva York.
- Bussing, W. A. 1998. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Editorial de la Universidad de Costa Rica, Segunda edición. San José, Costa Rica, 468 pp.
- Casciotta, J. R., Almiron, A. E. & Azpelicueta, M. M. 2004. *Bryconamericus ikaa*, a new species from tributaries of the río Iguazú in Argentina (Characiformes, Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 15(1): 61-66.
- Calcagnotto, D., Schaefer, S. A. & DeSalle, R. 2005. Relationships among characiform fishes inferred from analysis of nuclear and mitochondrial gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 36: 135-153.
- Castro, R. M. C., Vari, R. P., Vieira, F. & Oliveira, C. 2004. Phylogenetic analysis and redescription of the genus *Henochilus* (Characiformes: Characidae). *Copeia* 2004(3): 496-506.
- Crisci, J. V. 2001. The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28: 157-168.

- Coates, A. G. & Obando, J. A. 1996. The geological evolution of the Central American. Págs. 21-56 en: Jackson, J. B. C. Budd, A. F. & A. G. Coates (eds.), Evolution & Environment in Tropical America. The University of Chicago Press, Chicago & Londres.
- De Luna, E., Guerrero, J. A. & Chew-Taracena, T. 2005. Sistemática biológica: avances y direcciones en la teoría y los métodos de la reconstrucción filogenética. *Hidrobiológica* 15: 351-370.
- De Pinna, M. G. G. 1991. Concepts and test of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- De Porta, J. 2003. La formación del Istmo de Panamá: su incidencia en Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 27: 191-216.
- Diaz de Gamero, M.L. 1996. The changing course of the Orinoco river during the neogene: a review. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 123: 385-402.
- Duque-Caro, H. 1990. The choco block in the northwestern corner of South America: Structural, tectonostratigraphic, and paleogeographic implications. *Journal of South American Earth Sciences* 3(1): 71-84.
- Ebach, M. C. & Morrone, J. J. 2005. Forum on historical biogeography: What is cladistic biogeography?. *Journal of Biogeography* 32: 2179-2187.
- Eigenmann, C. H., McAtee, W. L. & Ward, D. P. 1907. On further collections of fishes from Paraguay. *Annual Carnige Museum* 4: 109-157.
- Eigenmann, C. H. 1927. The American Characidae. *Memoirs of the Museum of Comparative Zoology* 43(3): 311-428.
- Ferreira, K. M. & Lima, F. C. T. 2006. A new species of *Knodus* (Characiformes: Characidae) from the Rio Tiquié upper Rio Negro system, Brazil. *Copeia* 2006(4): 630-639.

- Ferreira, K. M. 2007. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5(3): 311-326.
- Ferreira, K. M. & Carvajal, F. M. 2007. *Knodus shinahota* (Characiformes:Characidae) a new species from the río Shinahota, río Chapare basin (Mamoré system), Bolivia. *Neotropical Ichthyology* 5(1): 31-36.
- Fink, W. L. 1976. A new genus and species of characid fish from the Bayano river basin, Panamá (Pisces: Cypriniformes). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 88(30): 331-344.
- Géry, J. 1977. Characoids of the world. T. F. H. Publ. Neptune City, 672 pp.
- Goloboff, P. A. 1998. Principios básicos de cladística. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.
- Goloboff, P. & Pol, D. 2002. Semi-strict supertrees. *Cladistics* 18: 514-525.
- Goloboff, P. A., Farris, J. & Nixon, K. 2003a. T. N. T.: Tree analysis using new technology. Program and documentation. Disponible en <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny> (visitado el 10 de noviembre de 2007).
- Goloboff, P., Farris, J. S., Källersjö, M., Oxelmann, B., Ramirez, M. J. & Szumik, C. A. 2003b. Improvements to resampling measures of group support. *Cladistics* 19: 324-332
- Goloboff, P. A. 2005. Minority rule supertrees? MRP, Compatibility, and Minimum Flip may display the least frequent groups. *Cladistics* 21: 282-294.
- Gregory-Wodzicki, K. M. 2000. Uplift history of the Central and Northern Andes: A review. *Geological Society of America Bulletin* 112(7): 1091-1105.
- Haffer, J. 1970. Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Uraba region in Northwestern Colombia. *Caldasia* 10(50): 603-636.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation* 6: 451-476.

- Harold, A. S. & Vari, R. P. 1994. Systematics of the trans-andean species of *Creagrutus* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 551: 1-31.
- Hennig, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Chicago, 263 pp.
- Hernández, C. J., Walschburger, T., Ortiz, Q. R & Hurtado, G. A. 1992. Origen y distribución de la biota Suramericana y Colombiana. Págs. 55-104 en: G. Halffter (Comp.), *La Diversidad Biológica de Iberoamérica. Acta Zoología Mejicana (Volumen especial)*.
- Herrera-Vásquez, J., Bussing, W. & Villalobos, F. 2008. Panbiogeographical analysis of Costa Rican freshwater fishes. *Revista de Biología Tropical* 56(1): 165-170.
- Hoorn, C. 1994. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon River system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 112: 187-238.
- Hoorn, C., Guerrero, J., Sarmiento, G. A. & Lorente, M. A. 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in miocene northern south america. *Geology* 23(3): 237-240.
- Hubert, N. & Renno, J. F. 2006. Historical biogeography of south american freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 33: 1414-1436.
- Huelsenbeck, J. P., Bull, J. J. & Cunningham, C. W. 1996. Combining data in phylogenetic analysis. *Trends in Ecology and Evolution* 11(4): 152-158.
- Humphries, C. J., Ladiges, P. Y., Ross, M. & Zandee, M. 1988. Cladistic biogeography. Págs. 372-403 en: A. A. Myers & P. S. Giler (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to study of animal and plants distributions*. Chapman and Hall, Londres and Nueva York.

- Iturralde-Vinent, M. A. & MacPhee, R. D. E. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238: 1-95.
- Johann-Wolfgang, W. 2005. Foundations of phylogenetic systematics. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 365 pp.
- Kullander, S. O. 1999. Fish species—how and why. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 9: 325-352.
- Langeani, F., De Lucena, Z. M. S., Lima, J. P. & Tarelho-Pereira, F. J. 2005. *Bryconamericus turiuba*, a new species from the upper Rio Paraná system (Ostariophysi: Characiformes). *Copeia* 2005(2): 386-392.
- Lévêque, C., Oberdorff, T., Paugy, D., Stiassny, M. L. J. & Tedesco, P. A. 2008. Global diversity of fish (Pisces) in freshwater. *Hidrobiologia* 595: 545-567.
- Leviton, A. E., Gibbs, Jr. R. H., Heal, E. & Dawson, C. E. 1985. Standards in herpetology and ichthyology: Part I. Standard symbolic codes for institutional resource collections in herpetology and ichthyology. *Copeia* 1985(3): 802-832.
- Lima, F. T. C., Malabarba, L. R., Buckup, P. A., Da Silva, J. F. P., Vari, R. P., Harold, A., Benine, R., Oyakawa, O. T., Pavanelli, C. S., Menezes, N. A., Lucena, C. A. S., Malabarba, M. C. S. L., Lucena, Z. M. S., Reis, R. E., Langeani, F., Cassati, L., Bertaco, V. A., Moreira, C. & Lucinda, P. H. F. 2003. Genera Incertae Sedis in Characidae. Págs. 106-169 en: R. E. Reis, S. O. Kullander, & Jr, C. J. Ferraris (eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- Lima, F. C. T., Britski, H. A. & Machado, F. A. 2004. New *Knodus* (Ostariophysi: Characiformes: Characidae) from the upper Rio Paraguay Basin, Brazil. *Copeia* 2004(3): 577-582.

- Lovejoy, N. R., Albert, J. S. & Crampton, W. G. R. 2006. Miocene marine incursions and marine/freshwater transitions: Evidence from neotropical fishes. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 5-13.
- Lucena, C. A. S. 1993. Estudo filogenético da família Characidae com uma discussão dos grupos naturais propostos (Teleostei, Ostariophysi, Characiformes). Tesis de Doctorado, Universidade de São Paulo, São Paulo, 158 pp.
- Lucena, C. A. S. 2000. Revisão taxonômica e filogenia das espécies transandinas do gênero *Roeboides* Günther (Teleostri: Ostariophysi: Characiformes). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia, Porto Alegre* 13: 3-63.
- Lundberg, J. G., Machado-Allison, A. & Kay, R. F. 1986. Miocene characid fishes from Colombia: evolutionary stasis and extirpation. *Science* 234(4773): 208-209.
- Lundberg, J. G. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. Pags. 67-91 en: R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, & J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution press, Washington y Londres.
- Lundberg, J. G. 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes. Págs. 49-68 en: L. R., Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. De Lucena & C. A. S. Lucena (eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. Edipucrs, Porto Alegre.
- Machado-Allison, A. & Fink, W. 1996. Los peces caribes de Venezuela: diagnosis, claves y aspectos ecológicos y evolutivos. Universidad Central de Venezuela, Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico, Caracas. Colección Monografías 52, 151 pp.
- Maddison, W. P., Donoghue, M. J. & Maddison, D. R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Systematic Zoology* 33(1): 83-103.

- Malabarba, L. R. & Kindel, A. 1995. A new species of the genus *Bryconamericus* Eigenmann, 1907 from southern Brazil (Ostariophysi: Characidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 108(4): 679-686.
- Malabarba, M. C. S. L. & Malabarba, L. R. 1994. *Hypobrycon maromba*, a new genus and species of characiform fish from the upper rio Uruguay, Brazil (Ostariophysi: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 5: 19-24.
- Malabarba, L. R. & Vari, R. P. 2000. *Caiapobrycon tucurui*, a new genus and species of characid from the rio Tocantins basin, Brazil (Characiformes: Characidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 11(4): 315-326.
- Malabarba, L. R. & Weitzman, S. H. 2003. Description of new genus with six new species from southern Brazil, Uruguay and Argentina, with a discussion of a putative characid clade (Teleostei: Characiformes: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia, Porto Alegre* 16(1): 67-151.
- Miles, C. 1971. *Los peces del río Magdalena*. U. T., Edic. (Reimpresión), Ibagué, 214 pp.
- Montoya-Burgos, J. I. 2003. Historical biogeography of catfish genus *Hypostomus* (Siluriformes: Loricariidae), with implications on the diversification of Neotropical ichthyofauna. *Molecular Ecology* 12: 1855-1867.
- Morrone, J. J. & Crisci, J. V. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26: 373-401.
- Morrone, J. J. 2005. Cladistic biogeography: Identity and place. *Journal of Biogeography* 32: 1281-1286.
- Murray, A. M. & Stewart, K. M. 2002. Phylogenetic relationships of the African genera *Alestes* and *Brycinus* (Teleostei, Characiformes, Alestidae). *Canadian Journal of Zoology* 88(11): 1887-1899.

- Murray, A. M. 2004. Osteology and morphology of the characiform fish *Alestes stuhlmannii* Pfeffer, 1896 (Alestidae) from the Rufiji River basin, east Africa. *Journal of Fish Biology* 65: 1412-1430.
- Nelson, G. & Platnick, N. I. 1980. A vicariance approach to historical biogeography. *BioScience* 30: 339-343.
- Nelson, G. & Rosen, D. E. (eds.) 1981. *Vicariance biogeography: A critique*. Columbia University Press, Nueva York, 593 pp.
- Nelson, J. S. 2006. *Fishes of the world*. Fourth edition, Jhon Wiley & Sons, Inc. Hoboken, Nueva Jersey, 601 pp.
- Novacek, M. J. & Marshall, L. G. 1976. Early biogeographic history of ostariophysan fishes. *Copeia* 1976(1): 1-12.
- Ortí, G. & Meyer, A. 1997. The radiation of Characiform fishes and the limits of resolution of mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Systematic Biology* 46(1): 75-100.
- Parenti, L. R. 1991. Ocean basin and the biogeography of freshwater fishes. *Australian Systematic Botany* 4: 137-149.
- Planquette, P., Keith, P. & Le Bail, P. -Y. 1996. *Atlas des poissons d'eau douce de Guyane*. Muséum National D'Histoire Naturelle, Sepanguy, Paris, 429 pp.
- Posadas, P., Crisci, J. V. & Katinas, L. 2006. Historical biogeography: a review of its basic concepts and critical issues. *Journal of Arid Environments* 66: 389-403.
- Potter, P. E. 1997. The Mesozoic and Cenozoic paleodrainage of south America: a natural history. *Journal of South American Earth Sciences* 10(5-6): 331-344.
- Ragan, M. A. 1992. Phylogenetic inference based on matrix representation of trees. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1: 51-58.

- Reeves, R. G. & Bermingham, E. 2006. Colonization, population expansion, and lineage turnover: Phylogeography of mesoamerican characiform fish. *Biological Journal of the Linnean Society* 88: 235-255.
- Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, Jr. C. J. (eds.). 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil, 693 pp.
- Ribeiro, A. C., Benine, R. C. & Figueiredo, C. A. 2004. A new species of *Creagrutus* Günther (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), from the upper Rio Paraná basin, central Brazil. *Journal of Fish Biology* 64: 597-611.
- Ribeiro, A. C. 2006. Tectonic history and the biogeography of the freshwater fishes from the coastal drainages of eastern Brazil: an example of faunal evolution associated with a divergent continental margin. *Neotropical Ichthyology* 4(2): 225-246.
- Roberts, T. R. 1974. Osteology and classification of the neotropical characoid fishes of the families Hemiodontidae (including Anodontinae) and Parodontidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 146(9): 411-472.
- Román-Valencia, C. 1998. Descripción de una nueva especie de *Bryconamericus* (Characiformes, Characidae) para la cuenca alta de los ríos Ariari y Meta, Colombia. *Actualidades Biológicas* 20(69): 109-114.
- Román-Valencia, C. 2000. Tres nuevas especies de *Bryconamericus* (Ostariophysi: Characidae) de Colombia y diagnóstico del género. *Revista de Biología Tropical* 48(2-3): 449-464.
- Román-Valencia, C. 2001a. Descripción de una nueva especie de *Bryconamericus* (Ostariophysi, Characidae) del alto río Suárez, cuenca del Magdalena, Colombia. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino* 18(2): 469-476.

- Román-Valencia, C. 2001b. Redescrición de *Hemibrycon boquiae* (Pises: Characidae), especie endémica de la quebrada Boquía, cuenca río Quindío, alto Cauca, Colombia. *Dahlia* (Revista de la Asociación Colombiana de Ictiólogos) 4:27-32.
- Román-Valencia, C. 2002a. Revisión sistemática de las especies del género *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) de Centroamérica. *Revista de Biología Tropical* 50(1): 173-192.
- Román-Valencia, C. 2002b. Description of a new species of *Bryconamericus* (Teleostei, Characidae) from the basin of the Golfo de Paria, northeastern Venezuela. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n. s.* 4(2): 209-214.
- Román-Valencia, C. 2003a. Sistemática de las especies Colombianas de *Bryconamericus* (Characiformes, Characidae). *Dahlia* (Revista de la Asociación Colombiana de Ictiólogos) 6: 17-58.
- Román-Valencia, C. 2003b. Description of a new species of *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) from the Amazon. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino* 20(2): 477-486.
- Román-Valencia, C. 2003c (“2001”). Descripción de tres nuevas especies de *Bryconamericus* (Pisces: Ostariophysi: Characidae) de Colombia. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 155: 31-49.
- Román-Valencia, C. 2003d (“2001”). Una nueva especie de *Bryconamericus* (Pisces: Ostariophysi: Characidae) para el nororiente de Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 155: 21-30.
- Román-Valencia, C. 2003e. Three new species of the genus *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) from Venezuela. *Dahlia* (Revista de la Asociación Colombiana de Ictiólogos) 6: 7-15.

- Román-Valencia, C. 2004. Redescrición de *Bryconamericus tolimae* (Pisces: Characidae), especie endémica del río Combeima, cuenca del río Magdalena, Colombia. *Dahlia* (Revista de la Asociación Colombiana de Ictiólogos) 7: 23-27.
- Román-Valencia, C. 2005. Sinopsis comentada de las especies del género *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) de Venezuela y norte del Ecuador, con la descripción de una nueva especie para Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 163: 27-52.
- Román-Valencia, C., Taphorn, D. C. & Ruiz-C., R. I. In press. Two new *Bryconamericus* (Characiformes: Characidae) from the Cinaruco River, Orinoco Basin, with keys to all Venezuelan species. *Animal Biodiversity and Conservation* 39(2).
- Román-Valencia, C. & Vanegas-Ríos, J. A. Sometido. Análisis filogenético y biogeográfico de las especies del género *Bryconamericus* (Characiformes, Characidae) para América Central. *Animal Biodiversity and Conservation*.
- Román-Valencia, C., Vanegas-Ríos, J. A. & Ruiz-C. R. I. Sometido a. Una nueva especie del género *Bryconamericus* (Ostariophysi: Characidae) del río Magdalena, con una clave para las especies de Colombia. *Revista de Biología Tropical*.
- Román-Valencia, C., Vanegas-Ríos, J. A. & Ruiz-C. R. I. Sometido b. Una nueva especie del género *Bryconamericus* (Teleostei: Characidae) del río Fonce, sistema río Magdalena, Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*.
- Román-Valencia, C., Vanegas-Ríos, J. A. & Ruiz-C. R. I. Sometido c. Phylogenetic and biogeography analysis of Andean *Grundulus* genus (Characiformes: Characidae), with the description of a new subfamily. *Zootaxa*.
- Ronquist, F. 1996. DIVA 1.1. user's manual. Department of Systematic Zoology, Uppsala University. <http://www.ebc.uu.se/systzoo/research/diva/diva.html> (visitado 7 diciembre de 2006).

- Ronquist, F. 1997. Dispersal-Vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46: 195-203.
- Ronquist, F. 1998. Three-Dimensional cost-matrix optimization and maximum cospeciation. *Cladistics* 14: 167-172.
- Ruiz-C., R. I. & Román-Valencia, C. 2006. Osteología de *Astyanax aurocaudatus* Eigenmann, 1913 (Pisces, Characidae), con notas sobre la validez de *Carlastyanax* Géry, 1972. *Animal Biodiversity and Conservation* 29(1): 49-64.
- Sanderson, M. J., Purvis, A. & Henze, C. 1998. Phylogenetic supertrees assembling the trees of life. *Trends in Ecology and Evolution* 13(3): 105-109.
- Sanmartín, I. & F. Ronquist. 2002. New solutions to old problems: Widespread taxa, redundant distributions and missing areas in event-based biogeography. *Animal Biodiversity and Conservation* 25: 75-93.
- Sarmiento-Rojas, L. F., Van Wess, J. D. & Cloetingh, S. 2006. Mesozoic transtensional basin history of the Eastern Cordillera, Colombian Andes: inferences from tectonic models. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 383-411.
- Serra, J. P. 2001. Descrição osteológica de *Bryconamericus exodon* Eigenmann, 1907 (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). B. Sc. Relatório final de iniciação científica, Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas, Campus de São José do Ríó Preto, Brasil, 21 pp.
- Serra, J. P. 2003. Análise filogenética e revisão taxonômica de *Hasemania* Ellis, 1911 (Characiformes, Characidae). Teses do Mestrado, Pós Graduação em Biologia Animal, Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto-SP. Brasil, 148 pp.
- Serra, J. P. & Langeani, F. 2006. Redescrição e osteologia de *Bryconamericus exodon* Eigenmann, 1907 (Ostariophysi, Characiformes, Characidae). *Biota Neotropica* 6(3): 1-14.

- Silva, J. F. P. 2004. Two new species of *Bryconamericus* Eigenmann (Characiformes: Characidae) from southern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 2(2): 55-60.
- Silva, J. F. P. & Malabarba, L. R. 1996. Description of a new species of *Hypobrycon* from the upper río Uruguai, Brazil (Ostariophysi: Characidae). *Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia, Porto Alegre* 9: 45-53.
- Sparks, J. S. & Smith, W. L. 2005. Freshwater fishes, dispersal ability, and nonevidence: “Gondwana life rafts” to the rescue. *Systematic Biology* 54(1): 158-165.
- Taylor, W. R. & G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* 9: 107-119.
- Toledo-Piza, M. 2000. The Neotropical Fish Subfamily Cynodontinae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic Study and a Revision of *Cynodon* and *Rhaphiodon*. *American Museum Novitates* 3286: 1-88.
- Van Veller, M. G. P., Zandee, M. & Kornet, D. J. 1999. Two requirements for obtaining valid common patterns under different assumptions in vicariance biogeography. *Cladistics* 15: 393-406.
- Van Veller, M. G. P., Kornet, D. J. & Zandee, M. 2000. Methods in vicariance biogeography: Assessment of implementations of assumptions 0, 1, and 2. *Cladistics* 16: 319-345.
- Van Veller, M. G. P., Brooks, D. R. & Zandee, R. 2003. Cladistic and phylogenetic biogeography: The art and the science of discovery. *Journal of Biogeography* 30: 319-329.
- Vari, R. P. & Siebert, D. J. 1990. A new, unusually sexually dimorphic species of *Bryconamericus* (Pisces: Ostariophysi: Characidae) from the peruvian amazon. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103(3): 516-524.
- Vari, R. P. & Harold, A. S. 1998. The Genus *Creagrutus* (Teleostei: Characiformes: Characidae): monophyly, relationships, and undetected diversity. Págs. 245-260 en: R.

- E. Reis, S. O. Kullander & Jr, C. J. Ferraris (eds.), Check list of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- Vari, R. P. & Ortega, H. 2000. *Attonitus*, a new genus of sexually dimorphic characiforms (Ostariophysi: Characidae) from western Amazonia; a phylogenetic definition and description of three new species. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 11(2): 113-140.
- Vari, R. P. & Harold, A. S. 2001. Phylogenetic study of the neotropical fish genera *Creagrutus* Günther and *Piabina* Reinhardt (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes), with a revision of the cis-Andean species. *Smithsonian Contributions to Zoology* 613: 1-239.
- Waters, J. M., Rowe, D. L., Apte, S., King, T. M., Wallis, G. P., Anderson, L., Norris, R. J., Craw, D. & BurrIDGE, C. R. 2007. Geological dates and molecular rates: rapid divergence of rivers and their biotas. *Systematic Biology* 56(2): 271-282.
- Weitzman, S. H. 1962. The osteology of *Brycon meeki*, a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin* 8(1): 1-77.
- Weitzman, S. H. 1964. Osteology and relationships of South American characid fishes of subfamilies Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostomina. *Proceedings of the United States National Museum* 116(3499): 127-170
- Weitzman, S. H. & Fink, W. L. 1983. Relationships of the neon tetras, a group of South American freshwater fishes (Teleostei, Characidae), with comments on the phylogeny of new world. *Bulletin of Museum of Comparative Zoology* 150(6): 339-395.
- Weitzman, S. H. & Fink, S. V. 1985. Xenobryconin phylogeny and putative pheromone pumps in Glandulocaudinae fishes. *Smithsonian Contributions to Zoology* 421: 1-121.
- Weitzman, S. H. & Malabarba, L. R. 1998. Perspectives about the phylogeny and classification of the Characidae (Teleostei: Characiformes) Págs. 161-170 en: L. R.

- Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. Lucena & C. A. S. Lucena (eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil.
- Weitzman, S. H., Menezes, N. A., Evers, H. G. & Burns, J. R. 2005. Putative relationships among inseminating and externally fertilizing characids, with a description of a new genus and species of Brazilian inseminating fish bearing an anal-fin gland in males (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology* 3: 329-360.
- Wiley, M. L. & Collette, B. B. 1970. Breeding tubercles and contact organs in fishes: their occurrence structure, and significance. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 143(3): 1-216.
- Wiley, E. O. 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley & Sons, New York, 405 pp.
- Wiley, E. O. 1988. Vicariance biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 19: 513-542.
- Wiley, E. O., Siegel-Causey, D., Brooks, D. R. & Funk, V. A. 1991. *The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas museum of natural history Special publication 19: 1-158.
- Winterbottom, R. 1980. Systematics, osteology and phylogenetic relationships of fishes of the Ostariophysan subfamily Anostominae. *Life Sciences Contribution Royal Ontario Museum* 123: 1-112.
- Zanata, A. M. & Akama, A. 2004. *Myxiops aphos*, a new characid genus and species (Characiformes: Characidae) from the rio Lençóis, Bahia, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 2(2): 45-54.
- Zanata, A. M. & Vari, R. P. 2005. The family Alestidae (Ostariophysi, Characiformes): a phylogenetic analysis of a trans-Atlantic clade. *Zoological Journal of the Linnean Society* 145: 1-144.

- Zarske, A. & Géry, J. 2006. *Knodus longus* sp. n.- ein neuer Salmier (Teleostei: Characiformes: Characidae) aus den bolivianischen Anden, Einzugsgebiet des río Beni. Zoologische Abhandlungen (Dresden) 55: 51-57.
- Zink, R. M., Blackwell-Rago, R. C. & Ronquist, F. 2000. The shifting roles of dispersal and vicariance in biogeography. Proceedings of the Royal Society of London B 267: 497-503.

MATERIAL EXAMINADO

Grupo interno:

Bryconamericus bayano: IUQ 426, nueve ejemplares, Panamá, cuenca río Bayano, quebrada Cartí, afluente río Paja, dos km aproximadamente vía Llano-San Blas, (9° 17' 16" N y 78° 58' 40" O), agosto 6 de 1999. IUQ 1161, dos ejemplares (C. & T., 41,8-45,35 mm LE) Panamá, cuenca río Bayano, quebrada Cartí, afluente río Paja, dos km aproximadamente vía Llano-San Blas (9° 17' 16" N y 78° 58' 40" O), agosto 6 de 1999.

Bryconamericus caucanus: IUQ 254, nueve ejemplares, Colombia, Quindío, río La Vieja en la Balastrera, hacienda Playa Azul, alto Cauca, junio de 1996. IUQ 301b, un ejemplar (C. & T., 50,71 mm LE), Colombia, Quindío, Salento, quebrada Boquia, afluente río Quindío, 50m arriba del puente en la vía Boquia-Salento. IUQ 1584, un ejemplar (C. & T., 44,04 mm LE), Colombia, Guajira, río Ranchería, agosto 20 de 1981. IUQ 350, 77 ejemplares, Colombia, Guajira, río Ranchería, agosto 24 de 1981. IUQ 1657, un ejemplar (C. & T., 60,94 mm LE), Colombia, Quindío, quebrada Boquia, alto Cauca. IUQ 1566, un ejemplar (C. & T., 57,31 mm LE), Colombia, Caldas, río Chamberri, afluente río Cauca, en la India, Salamina, julio 2 de 2004. IUQ 1583, dos ejemplares (C. & T., 38,14-54,85 mm LE), Colombia, Quindío, Salento, río Quindío, en el puente, vía Nubia, Canaan, septiembre 30 de 2000.

Bryconamericus dahli: MEPN (8) 4074, 14 ejemplares, Ecuador, Esmeraldas, estero pistolasa media hora aguas abajo de Vargas Torres, abril 1 de 1984. MEPN (8) 4074, un ejemplar (C. & T., 54,45 mm LE), Ecuador, Esmeraldas, estero pistolasa media hora aguas abajo de Vargas Torres, abril 1 de 1984. IUQ 218 (paratipos), 13 ejemplares, Colombia, Nariño, Tumaco, sistema río Patia, quebrada Babosa, afluente río Sabunde, cuenca del río Telembi, en la vía km 98, a dos km margen derecha, abril 11 de 1998. IUQ 219 (paratipos), 12 ejemplares, Colombia, Nariño, Tumaco, cuenca del río Patia, quebrada Tortuguera en la vía km 98, margen derecha 50 m, abril 11 de 1998. IUQ 1177 (extraído de paratipos IUQ 219),

un ejemplar (C. & T., 37,85 mm LE), Colombia, Nariño, Tumaco, cuenca del río Patia, quebrada Tortuguera en al vía km 98, margen derecha 50 m. abril 11 de 1998. IUQ 1579 (extraído de paratipos IUQ 218), un ejemplar (C. & T., 40,74 mm LE), Colombia, Nariño, Tumaco, sistema río Patia, quebrada Babosa. Afluente río Sabunde, cuenca del río Telemi, en la vía km 98, a dos km margen derecha, abril 11 de 1998. IUQ 1179, dos ejemplares (C. & T., 64,95-68,93 mm LE), Colombia, Nariño, Tumaco, cuenca del río Pianurbi, quebrada El Pinde, vereda El Pinde, vía Llorente-Guayacana, julio 19 de 2000.

Bryconamericus emperador: IUQ 326, dos ejemplares, Colombia, Chocó, quebrada Felician, afluente río Ahuata, octubre 15 de 1987. IUQ 375, tres ejemplares, Panamá, río Calovebora, agosto 22 de 1997. IUQ 1143, cuatro ejemplares, Colombia, Valle del Cauca, Buenaventura, Ladrilleros, Bahía Málaga (3° 57' 2" N y 77° 21' 56" O), mayo 11 de 2006. IUQ 1651, dos ejemplares (C. & T., 53,37-55,19 mm LE), Panamá, río Calovebora, agosto 22 de 1997.

Bryconamericus exodon: DZSJRP 9088, tres ejemplares (C. & T., 28,19-34,58 mm LE), Brasil, Mato Grosso, Santo Antônio do Leverger, rio Cuiabá, próximo á foz do rio Aricá Mirim, divisa de Barão de Melgaço e Várzea Graqnde, enero 24 de 2004. DZSJRP 9088, 12 ejemplares, Brasil, Mato Grosso, Santo Antônio do Leverger, rio Cuiabá, próximo á foz do rio Aricá Mirim, divisa de Barão de Melgaço e Várzea Grande, enero 24 de 2004.

Bryconamericus gonzalezi: IUQ 446 (véase paratipos Román-Valencia, 2002a). IUQ 1168 (extraído de paratipos IUQ 446), dos ejemplares (C. & T., 47,49-51,06 mm LE), Panamá, dos ejemplares, río Bongie (9° 21' 35" N y 82° 36' 35" O), febrero 22 de 1996.

Bryconamericus guaytarae: IUQ 348, siete ejemplares, Colombia, Cauca, 200 m debajo de la confluencia de los río Guachicono, San Bingo y San Jorge afluentes Patia, vereda la Manguita (1° 56' 19" N y 77° 08' 23" O, 537 m. s. n. m.), Patia, marzo 28 de 1998. IUQ 481, 20 ejemplares, Colombia, Nariño, Barbacoas, sistema del Patia, cuenca del río Telembí, en bocas del río Yamunde en el Telembí, un km debajo de Barbacoas (1° 39' 56" N y 78° 9' 12" O, 61

m. s. n. m), agosto 16 de 1998. IUQ 1587, dos ejemplares (C. & T., 44,73-59,59 mm LE), Colombia, Nariño, Barbacoas, sistema del Patia, cuenca del río Telembí, en bocas del río Yamunde en el Telembí, un km debajo de Barbacoas (1° 39' 56" N y 78° 9' 12" O, 61 m. s. n. m.), agosto 16 de 1998.

Bryconamericus terrabensis: IUQ 367, un ejemplar, Costa Rica, río Cajón, 14 km al sur de Palmeras (Sur de San Isidro) (9° 16' 55" N y 83° 35' 30" O), cuenca del río Grande de Térraba, junio 13 de 1993. IUQ 368, tres ejemplares, Costa Rica, Pantaneras, quebrada Norte, tres km al sur de Sabalito, cerca de San Vito, (8° 47' 40" N y los 82° 56' "O, 940 m. s. n. m.), cuenca del río Térraba, julio 21 de 1974. IUQ 1178, tres ejemplares (C. & T., 65,98-79,99 mm LE), Costa Rica, río Cajón, 14 km al sur de Palmeras (S. de San Isidro) (9° 16' 55" N y 83° 35' 30" O), cuenca del río Grande de Térraba, junio 13 de 1993. IUQ 622, tres ejemplares, (C. & T., 41,96-49,99 mm LE), Costa Rica, Pantaneras, quebrada Norte, tres km al sur de Sabalito, cerca de San Vito, (8° 47' 40" N y los 82° 56' "O, 940 m. s. n. m.), cuenca del río Térraba, julio 21 de 1974.

Bryconamericus tolimae: IUQ 484 (véase Román-Valencia, 2004). IUQ 874, dos ejemplares (C. & T., 48,02-68,95 mm LE). Colombia, Tolima, Ibagué, vereda Pastales, 100 m antes de Pastales en la vía Ibagué-Juntas, río Combeima, afluente río Magdalena (4°30'19" N y 75° 17'46" O, 1586 m. s. n. m.), diciembre 27 de 2002. IUQ 1586, dos ejemplares (C. & T., 44,97-48,34 mm LE), Colombia, Tolima, Ibagué, vereda Pastales, 100 m antes de Pastales en la vía Ibagué-Juntas, río Combeima, afluente río Magdalena (4° 30' 19" N y 75° 17'46" O, 1586 m. s. n. m.), diciembre 27 de 2002.

Bryconamericus scleroparius: IUQ 370, un ejemplar, Costa Rica, Alajuela San Carlos, quebrada Poro, un km al este de Boca de Arenal (10°31' 40" N y los 84°28'0" O, 60 m. s. n. m.), enero 29 de 1970. IUQ 371, un ejemplar, Costa Rica, Heredia, quebrada Sábalo, afluente río Puerto Viejo, cinco km cabeceras de Puerto Viejo (10° 25' 45" N y los 84° 0' 15" O, 35 m.

s. n. m.), abril 17 de 1973. IUQ 372, un ejemplar, Costa Rica, Limón, río Escondido ocho km al este de río Chirripo (10° 1' 40" N y 83° 13' 40" O, 12 m. s. n. m.), septiembre 17 de 1976. IUQ 373, dos ejemplares, Costa Rica, Limón, quebrada a 1.6 km al sureste de Shiroles sobre Bratsi-Shiroles (9° 34' 45" N y 82° O, 60 m. s. n. m.), noviembre 13 de 1977. IUQ 374, un ejemplar, Costa Rica, Limón, quebrada Hobri (9° 29' 50" N y 82° 58' 0" O, 80 m. s. n. m.), junio 13 de 1982. IUQ 459, dos ejemplares, Costa Rica, Heredia, quebrada Sábalo, afluente río Puerto Viejo, cinco km cabeceras de Puerto Viejo (10° 25' 45" N y 84° 0' 15" O, 35 m. s. n. m.), abril 17 de 1973. IUQ 741, cuatro ejemplares (C. & T., 48,66-77,99 mm LE), Costa Rica, Heredia, quebrada Sábalo, afluente río Puerto Viejo, cinco km cabeceras de Puerto Viejo (10° 25' 45" N y 84° 0' 15" O, 35 m. s. n. m.), abril 17 de 1973.

Grupos de comparación:

Astyanax aurocaudatus: IUQ 102, 26 ejemplares, Colombia, Quindío, quebrada La Siria afluente del río Roble, alto Cauca, abril a junio de 2001. IUQ 866, cuatro ejemplares (C. & T., 32,57-42,30 mm LE), Colombia, Quindío, quebrada La Siria afluente del río Roble, alto Cauca, abril a junio de 2001.

Astyanax fasciatus (*): IUQ 573, dos ejemplares, Colombia, Parte Media Zanjón Bagazal, Vía Timba, cuenca río Cauca, enero 16 de 1998. IUQ 935, un ejemplar (C. & T., 74,74 mm LE), Colombia, parte media Zanjón de Bagazal, vía a Timbal cuenca del río Cauca (3° 3' 59" N y 76° 33' 56" O), enero 16 de 1998.

Argopleura magdalenensis: IUQ 23, 16 ejemplares, Colombia, Quindío, Quimbaya, desembocadura quebrada Buena Vista, octubre 12 de 1991. IUQ 266, 11 ejemplares, Colombia, Quindío, río La Vieja, sector La Española, Quimbaya, diciembre 1 de 1995. IUQ 691, dos ejemplares (C. & T., 46,37-46,66 mm LE), Colombia, Quindío, Quimbaya, desembocadura quebrada Buena Vista, octubre 12 de 1991. IUQ 1576, dos ejemplares (C. &

T., 49,80-53,85 mm LE), Colombia, Quindío, río La Vieja, sector La Española, Quimbaya, diciembre 1 de 1995.

***Brycon meeki* (*)**: IUQ 276, dos ejemplares, Colombia, Nariño, boca del río Guaytara, en río Patia, vereda Puerto Rico, Tambo, marzo 6 de 1998. IUQ 834, tres ejemplares, Colombia, Nariño, río Patia 100 metros abajo del puente en vereda Puerto Río Tambor-Policarpa, abril 6 de 1998. IUQ 1564, tres ejemplares (C. & T., 39,06-50,79 mm LE), Colombia, Nariño, río Guaytara en boca del río Patia, vereda, puerto rico, Tambo, sin fecha. IUQ 1658, un ejemplar (C. & T., 45,53 mm LE), Colombia, Nariño, río Patia, 100m abajo puente en vereda Puerto Rico, Tambor-Policarpa, abril 6 de 1998. IUQ 1899, un ejemplar, Colombia, Nariño, río Patia 100 m abajo del puente vía a Peñol, vereda Puerto Rico, Tambo-Policarpa, abril 6 de 1998.

***Bryconops giacopinii* (*)**: IUQ 574, seis ejemplares, Colombia, Caño miro lindo en finca miro lindo, vereda las Brisas, en el puente camino de puerto Arturo a raudal Guaviare (2° 32' 56" N y 72° 46' 52" O, 267 m. s. n. m.), enero 8 de 1999. IUQ 795, ocho ejemplares, Colombia, caño Negro en la Finca Argelia sobre la vía San José del Guaviare, puerto Arturo, vereda el retiro Guaviare (2° 32' 54" N y 72° 42' 52" O, 352 m. s. n. m.), enero 8 de 1999. IUQ 1582, dos ejemplares (C. & T., 51,01-58,04 mm LE), Colombia, Caño Negro en la Finca Argelia sobre la vía San José del Guaviare, puerto Arturo, vereda el retiro Guaviare (2° 32' 54" N y 72° 42' 52" O, 352 m. s. n. m.), enero 8 de 1999. IUQ 1588, dos ejemplares, (C. & T., 47,87-52,72 mm LE), Colombia, caño miro lindo en finca miro lindo, vereda las Brisas, en el puente camino de puerto Arturo a raudal Guaviare (2° 32' 56" N y 72° 46' 52" O, 267 m. s. n. m.), enero 8 de 1999.

Creagrutus brevipinnis: IUQ 24, 18 ejemplares, Colombia, Valle, quebrada Las Cañas afluente río Cauca vía Uribe-Zarzal, alto Cauca, julio 7 de 1993. IUQ 55, cuatro ejemplares, Colombia, Quindío, río La Vieja, Maravelez Tebaida, enero 15 de 1992. IUQ 869, un ejemplar, (C. & T., 29,45 mm LE), Colombia, Quindío, Quimbaya, río La Vieja, sector en la

balastrea, hacienda Playa Azul, marzo 5 de 1996. IUQ 961, ocho ejemplares, Colombia, Quindío, Quimbaya, quebrada La Española, afluente Río Roble, en La Española, abril 8 y 9 de 2006. IUQ 1148, 20 ejemplares, Colombia, Quindío, Quimbaya, río La Vieja, en la balastrea, hacienda Playa Azul, mayo 3 de 1996. IUQ 1663, dos ejemplares, (C. & T., 40,46-48,48 mm LE), Colombia, Quindío, Quimbaya, río La Vieja, en la balastrea, hacienda Playa Azul, mayo 3 de 1996.

Hemibrycon boquiae: IUQ 301a, tres ejemplares, (C. & T., 51,63-60,84 mm LE), Colombia, Quindío, Salento, quebrada Boquia, afluente río Quindío, alto Cauca, 50 m debajo del puente en la vía Boquia, septiembre 30 de 1998. IUQ 871, 15 ejemplares Colombia, Quindío, quebrada Boquia, vereda Boquia, afluente río Quindío, marzo 26 de 2002. IUQ 1590, un ejemplar (C. & T., 47,78 mm LE), Colombia, Quindío, Salento, quebrada Boquia, afluente río Quindío, alto Cauca, febrero 3 de 2003. IUQ 1591, un ejemplar (C. & T., 58,33 mm LE), Colombia, Quindío, Salento, quebrada Boquia, afluente río Quindío, alto Cauca.

***Hemibrycon pautensis* (**)**: IUQ 533, dos ejemplares (C. & T., 55,19-61,70 mm LE), Ecuador, Morona-Santiago, cuenca del Amazonas, río Paute en la desembocadura del río Namangoza, mayo 7 de 1991.

***Hemibrycon polyodon* (**)**: MEPN 27, un ejemplar (C. & T., 67,49 mm LE), Ecuador, Napo-Sucumbios, río Coec, estero Venado tres km aguas abajo del campamento Codo (Bajo inecel), septiembre 17 de 1990.

***Hemibrycon orcesi* (**)**: MEPN 1538, cuatro ejemplares, (C. & T., 31,77-47,82 mm LE), Ecuador, Morona-Santiago, río Tayusa, afluente río Upano, bajo el puente en la vía Méndez-Sucua, mayo 4 de 1991. MEPN 1538, 17 ejemplares, Ecuador, provincia Morona-Santiago, río Tayusa afluente del Upano bajo el puente en la vía Méndez-Sucua, mayo 4 de 1991. MEPN 1539, 66 ejemplares, Ecuador, provincia de Morona-Santiago, río Tayusa afluente del Upano bajo el puente en la vía Méndez-Súcula, mayo 4 de 1991.

Hemigrammus barrigonae (*): IUQ 1096, tres ejemplares, Colombia, quebrada Villa luz, en la carretera La Lindaza dos km de la ciudad Piedra Balneario (3° 31' 18" N y 72° 38' 18" O, 195 m. s. n. m.), Villa luz, San José del Guaviare, enero 5 de 1999. IUQ 1156, un ejemplar, Colombia, río Acacias (3° 58' 21" N y 73° 46' 07" O, 621 m. s. n. m.), en el puente un km de Acacias en la vía a Granada, octubre 7 de 1998. IUQ 1251, un ejemplar, Colombia, Guaviare, Caño kilómetro en la vía San José del Guaviare-Puerto Arturo, delante de las torres de transmisión (2° 32' 33" N y 72° 39' 06" O, 294 m. s. n. m.), junio 7 de 1999. IUQ 1348, cinco ejemplares, Colombia, quebrada 20 m (2° 19' 14" N y 72° 36' 11" O) de la escuela Jorge Eliecer Gaitan vereda La Fuga, en la vía San José del Guaviare, Retorno Guaviare, enero 6 de 1999. IUQ 1565, seis ejemplares, Colombia, Guaviare, Caño Negro (2° 32' 54" N y 72° 42' 52" O 352 m. s. n. m.), en la finca La Argelia, debajo del puente sobre la vía San José del Guaviare, Puerto Argelia, Vereda El Retiro, Guaviare, enero 8 de 1999. IUQ 1612, seis ejemplares, Colombia, Guaviare, Caño un km de la finca La Fuga (2° 29' 42" N y 72° 36' 07" O, 314 m. s. n. m.), en la vía San José del Guaviare- Retorno, Guaviare, enero 6 de 1999. IUQ 1666, un ejemplar (C. & T., 25,49 mm LE), Colombia, quebrada Villa luz, en la carretera La Lindaza dos km de la ciudad Piedra Balneario (3° 31' 18" N y 72° 38' 18" O, 195 m. s. n. m.), Villa luz, San José del Guaviare, enero 5 de 1999. IUQ 1896, dos ejemplares (C. & T., 31,01-37,79 mm LE), Colombia, Guaviare, Caño kilómetro en la vía San José del Guaviare-Puerto Arturo, delante de las torres de transmisión (2° 32' 33" N y 72° 39' 06" O, 294 m. s. n. m.), junio 7 de 1999.

Hyphessobrycon sovichthys (*): MCNG 24912, siete ejemplares 7; Venezuela, Zulia, Cañito afluente del río Causa dos km al sur de la carretera, Trujillo, junio 1 de 1991. MCNG 32179, 80 ejemplares; Venezuela, río Chama en Puerto Chama, enero 31 de 1995. MBUCV 9212, dos ejemplares (C. & T., 35,01-36,41 mm LE), Venezuela, Zulia, Préstamo de la hacienda Berlín, Municipio Bartolomé de las Casas, junio 12 de 1974. MCNG 19696, un ejemplar (C.

& T., mm LE), Venezuela, Falcón, Préstamo entre Curarí y Píritu carretera 3 en la entrada de un camino de granzón (al norte), octubre 29 de 1988.

Microgenys minuta: IUQ 47, tres ejemplares, Colombia, Quindío, río la Vieja en Puerto Alejandría, octubre 12 de 1991. IUQ 60, tres ejemplares, Colombia, Quindío, río Los Kingos, afluyente río La Vieja, El Alambrado, julio 25 de 1996. IUQ 255, dos ejemplares, Colombia, Quindío, Quimbaya, río La Vieja en la Balastrea, Hacienda Playa azul, junio 30 de 1996. IUQ 270, dos ejemplares, Colombia, Quimbaya, río La Vieja en la Balastrea, Hacienda Playa azul, marzo 5 de 1996. IUQ 1234, un ejemplar, Colombia, Quindío, La Tebaida, quebrada Cristales, afluyente Río la Vieja, en Maravelez, noviembre 18 de 1996. IUQ 1939, un ejemplar (C. & T., 32,12 mm LE), Colombia, Quindío, Quimbaya, río La Vieja en la Balastrea, Hacienda Playa azul, junio 30 de 1996. IUQ 1940, un ejemplar (C. & T., 41,33 mm LE), Colombia, Quindío, Quimbaya, río La Vieja en la Balastrea, Hacienda Playa azul, marzo 5 de 1996.

***Moenkhausia pittieri* (*)**: MBUCV CT 587, tres ejemplares (C. & T., 25,84-31,46 mm LE), Venezuela, Miranda, río Panaquiere, afluyente del río Tuy, enero 12 de 1983.

***Paracheirodon axelrodi* (*)**: IUQ 1288 (antes MCNG 44272), dos ejemplares, Venezuela, Amazonas, cuenca del río Negro, en bosque inundados del río Yatua (1° 28' 01" N y 66° 07' 84" O), enero 14 de 1999. IUQ 1290 (antes MCNG 44272), un ejemplar (C. & T., 21,11 mm LE), Venezuela, Amazonas, cuenca del río Negro, en bosque inundados del río Yatua (1° 28' 01" N y 66° 07' 84" O), enero 14 de 1999.

***Phenacogaster* sp. (*)**: MBUCV CT 564, un ejemplar (C. & T., 33,62 mm LE), Venezuela, estado de Anzoátegui, río Carís, paso Las Cocas, agosto 12 de 1983.

***Pseudochalceus longianalis* (*)**: IUQ 1267, seis ejemplares, Colombia, Nariño, quebrada San Agustín, afluyente río Guiza, cuenca del río Mira, kilómetro 89 vía a Guayacán, Tumaco, abril 11 de 1998. IUQ 1498, seis ejemplares, Colombia, Nariño, río Guagui, Jamaica, Barbacoas-

Junin, Barbacoas (1° 39' 41" N y 78° 64' 35" O), agosto 1 de 1998. IUQ 1656, tres ejemplares (C. & T., 32,67-62,32 mm LE), Colombia, Nariño, quebrada San Agustín, afluente río Guiza, cuenca del río Mira, kilómetro 89 vía a Guayacán, Tumaco, abril 11 de 1998. IUQ 1809, cuatro ejemplares, Colombia, Nariño, quebrada Agualango, afluente río Guagua, 500 m arriba de Barbacoas, agosto 15 de 1998.

***Serrapinnus* sp. (*)**: IUQ 1287, (antes MCNG 34166) dos ejemplares, Venezuela, Portuguesa, río Apure, Caño Maraca en La granja Mr. Urriola, 5 de agosto de 1996. IUQ 1289 (antes MCNG 34166), un ejemplar (C. & T., 28,06 mm LE), Venezuela, Portuguesa, río Apure, Caño Maraca en La granja Mr. Urriola, 5 de agosto de 1996.

***Tetragonopterus aff. huberi* (*)**: IUQ 1669, cinco ejemplares, Colombia, Caquetá, poseta en inmediaciones de la quebrada Pajalosa, río Caquetá, caserío el Jauno vía Villa Garzón-San José del Fragua, diciembre 10 de 1997. IUQ 1670, dos ejemplares (C. & T., 29,76-38,91 mm LE), Colombia, Caquetá, poseta en inmediaciones de la quebrada Pajalosa, río Caquetá, caserío el Jauno vía Villa Garzón-San José del Fragua, diciembre 10 de 1997.

Tabla 1. Matriz de caracteres con 46 atributos de las especies de *Bryconamericus* y grupos externos. El número del carácter (1-46) corresponde con el descrito en el texto. El termino grupo externo resume la información que incluye los taxones con asterisco * en el material examinado y aparece como otros en la figura 3. Entre corchetes los caracteres polimórficos.

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	
<i>B. bayano</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	[01]	1	1	0	[01]	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	
<i>B. caucanus</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	[01]	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>B. dahli</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	[01]	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>B. emperador</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	[01]	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	[01]	0	0	0	0	0	0	0
<i>B. exodon</i>	0	1	1	0	1	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>B. gonzalezi</i>	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	[01]	1	1	[01]	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1
<i>B. guaytarae</i>	0	[01]	[01]	0	0	1	1	1	1	[01]	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>B. scleroparius</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0
<i>B. terrabensis</i>	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	[01]	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0
<i>B. tolimae</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Argopleura</i>	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Astyanax</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	?	?	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Creagrutus</i>	0	0	0	1	[01]	0	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Hemibrycon</i>	0	1	1	0	[01]	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	[01]	[01]	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Microgenys</i>	0	0	0	1	0	0	?	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Grupo externo	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 2. Matriz de ausencia (0) y presencia (1) de las especies de *Bryconamericus*: *B. terrabensis* (1, área= A), *B. scleroparius* (2, área= B), *B. bayano* (3, área= C), *B. gonzalezoi* (4, área= D), *B. guaytarae* (5, área= E), *B. dahli* (6, área= F), *B. emperador* (7, área= G), *B. tolimae* (8, área= H), *B. caucanus* (9, área= I) y *B. exodon* (10, área= J).

Área	Taxon									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
A	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
B	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
C	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
D	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0
E	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
F	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0
G	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0
H	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
I	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
J	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1

Tabla 3. Áreas ancestrales para las especies de *Bryconamericus* de América Central y noroccidente de América del Sur. Letras A-J corresponden con las áreas ancestrales. El primer conjunto de áreas (subrayadas de izquierda a derecha) identifica la distribución ancestral más óptima en cada nodo. Los números de cada nodo (1-9) coinciden con el orden ilustrado en el escenario biogeográfico mostrado por el DIVA.

Nodo	ÁREAS ANCESTRALES
1	<u>ABCDEFGHIJ</u> , ABCDFGHIJ, ABCDEFGHIJ
2	<u>ABCDEFGHI</u> , ABCDFGHI, ABCDEFGHI
3	<u>HI</u>
4	<u>ABCDEG</u> , ABCDFG, ABCDEFG
5	<u>CE</u> , CF, CEF, EG, CEG, FG, CFG, EFG ,CEFG
6	<u>E</u> , F, EF
7	<u>ABD</u> , ABCD, ABDG, ABCDG
8	<u>AC</u> , ABC, ACD, ABCD, AG, ABG, ACG, ABCG, ADG, ABDG, ACDG,
8	ABCDG
9	<u>AB</u> , AD, ABD

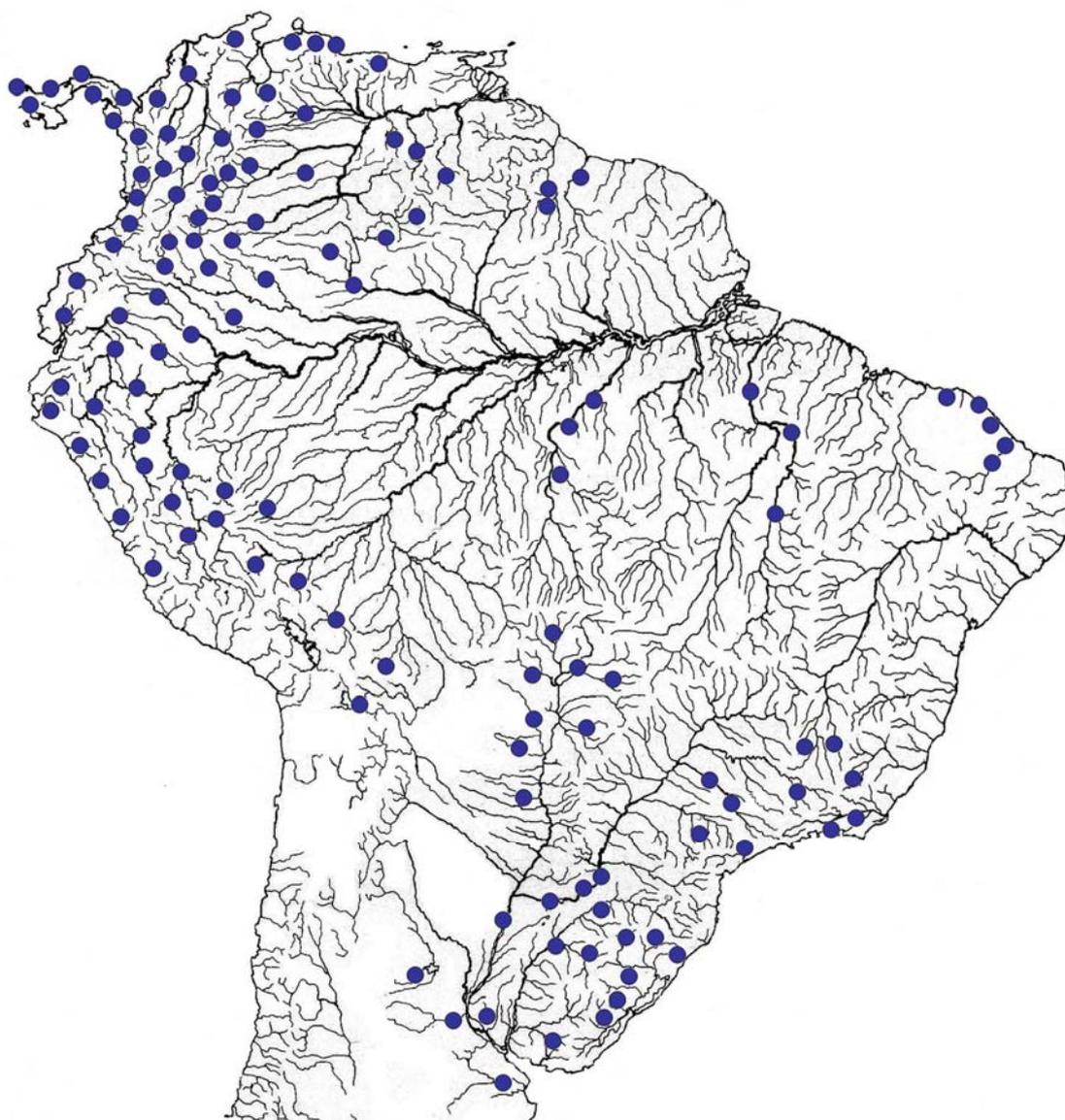


Figura 1. Modelo de distribución de las especies pertenecientes al género *Bryconamericus*. Los puntos no representan muestras exhaustivas, generalmente simbolizan localidades de las especies afines a la típica. Basado en Bizerril y Auraujo (1992), Lima *et al.* (2003), Almirón *et al.* (2004), Casciotta *et al.* (2004), Silva (2004), Román-Valencia (2002a, 2002b, 2003a, 2003b, 2003c, 2003d, 2003e, 2004, 2005), Langeani *et al.* (2005) y Román-Valencia *et al.* (en prensa).

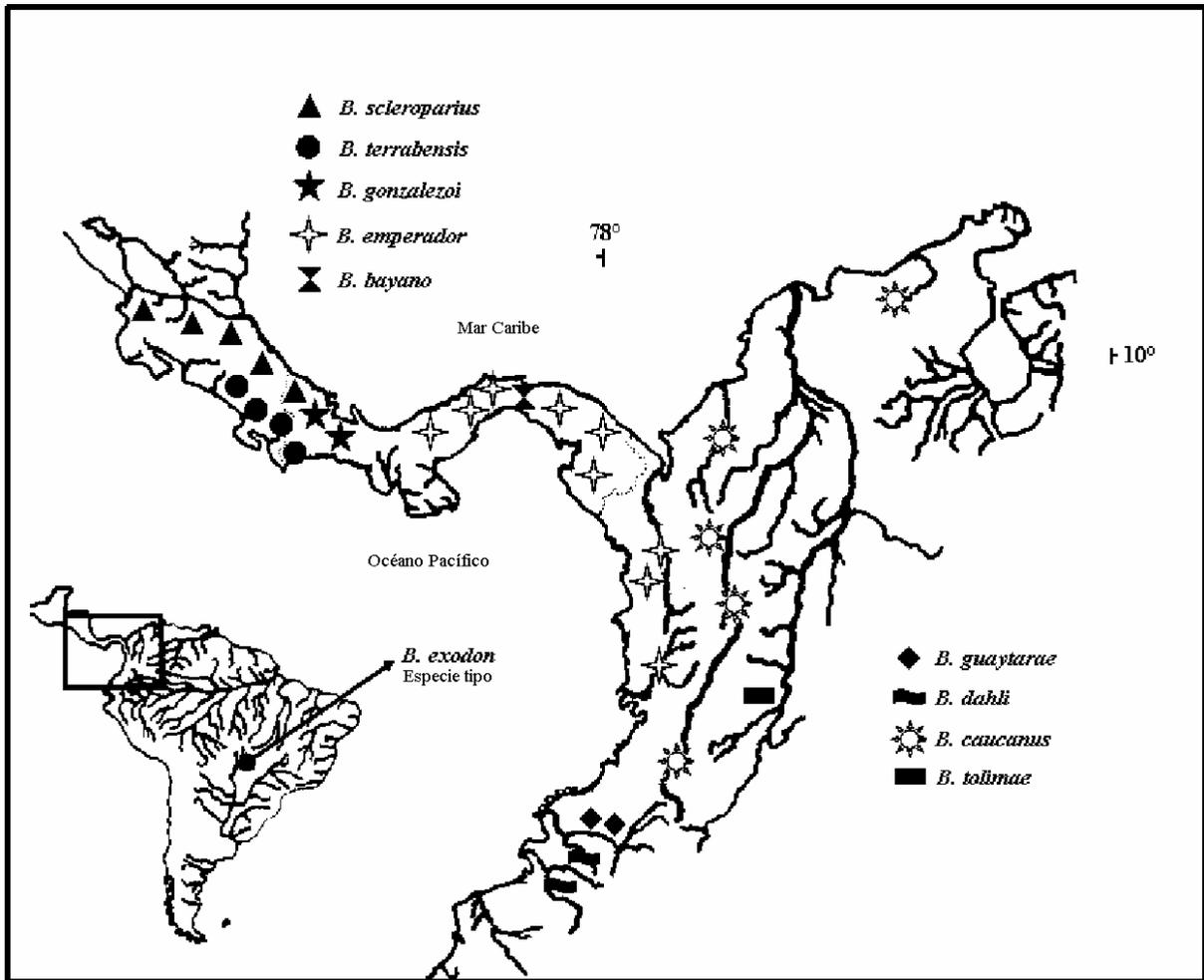


Figura 2. Distribución de las especies de *Bryconamericus* de América Central y noroccidente de América del Sur. Los símbolos representan puntos de distribución de las especies.

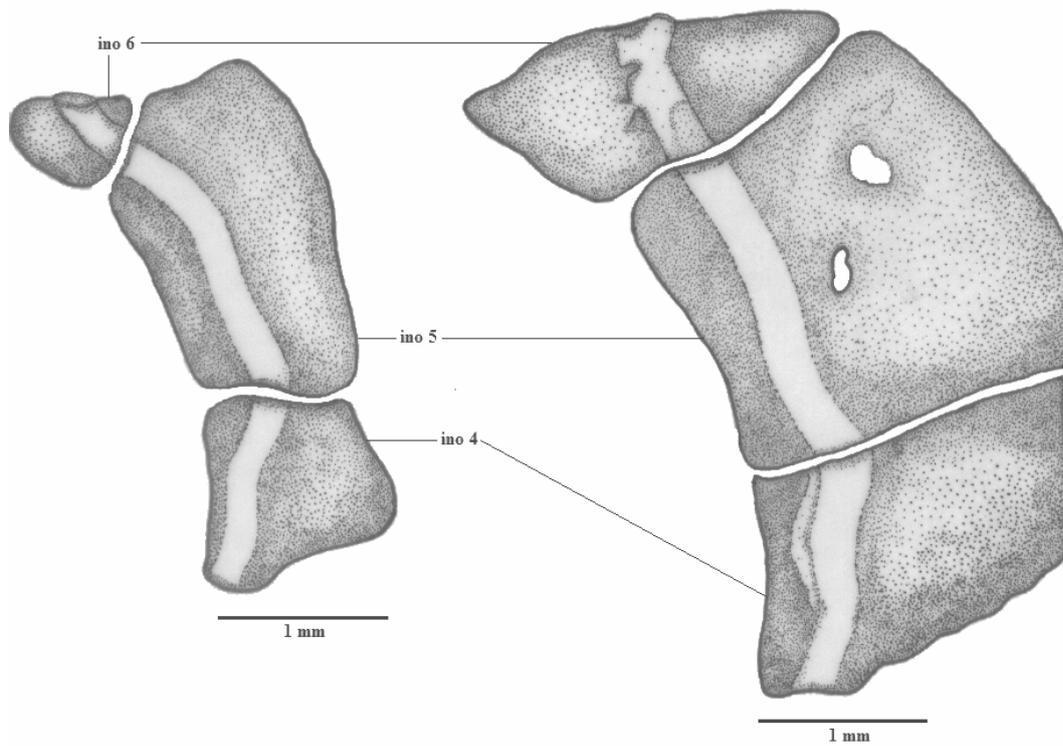


Figura 3. Cuarto al sexto infraorbital de *B. exodon* (a), DZSJRP 9088, 34,58 mm LE; y *B. bayano* (b), IUQ 1161, macho, 45,94 mm LE: ino. Infraorbital. Lado izquierdo, vista lateral, parte anterior a la izquierda.

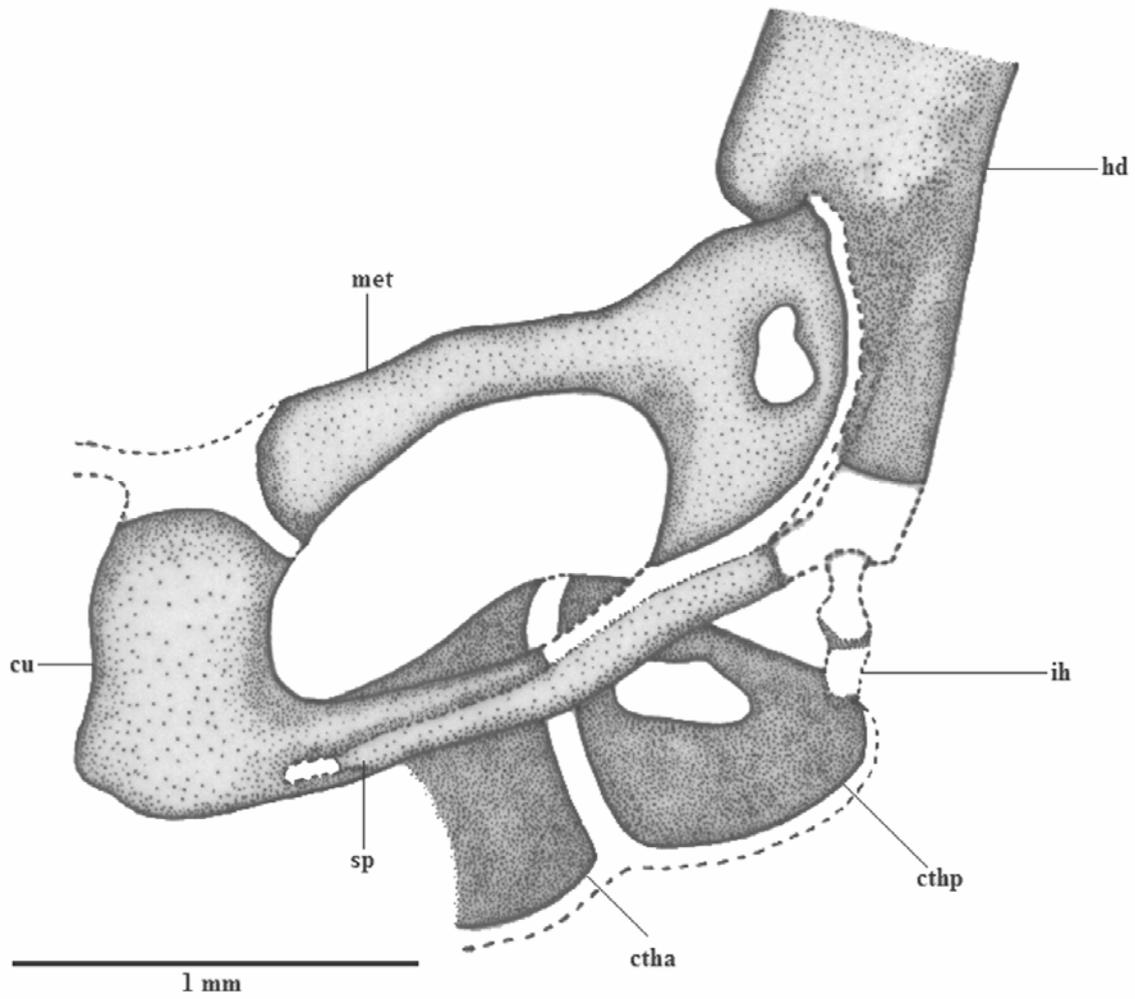


Figura 4. Cartílago del metapterigoides y huesos adjuntos de *B. exodon*, DZSJRP 9088, 28,58 mm LE: ctha. Ceratohial anterior; cthp. Ceratohial posterior; cu. Cuadrado; ih. Interhial; hd. Hiomandibular; met. Metapterigoides; sp. Simplético. Lado izquierdo, vista lateral, cartílago representado por la zona punteada, parte anterior a la izquierda.

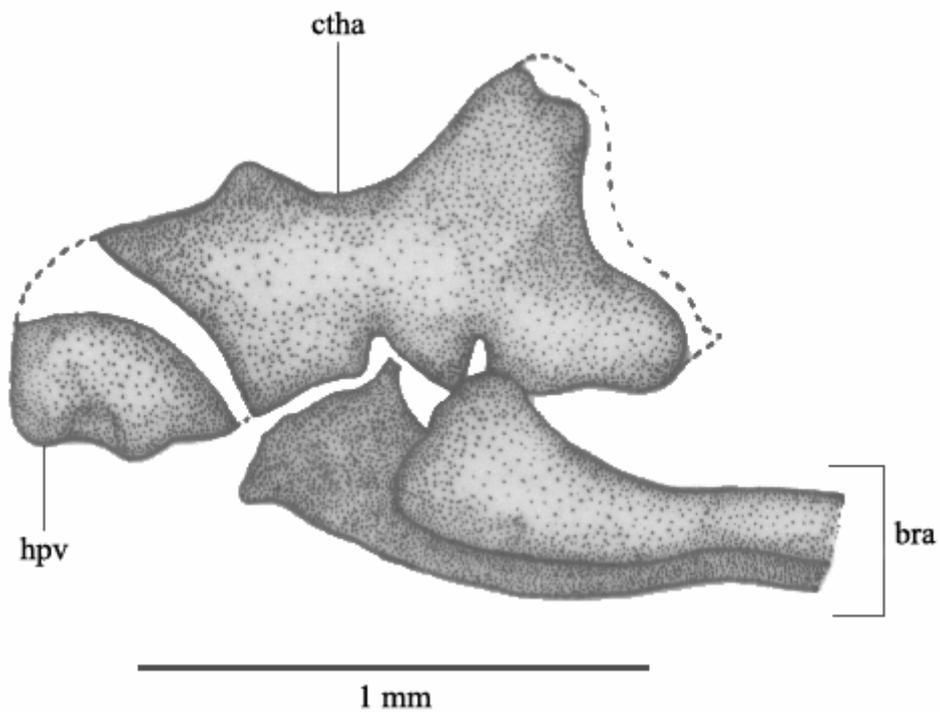


Figura 5. Ceratohial anterior y huesos asociados de *B. exodon*, DZSJRP 9088, 28,19 mm LE: ctha. Ceratohial anterior; bra. Branquiostegios; hvp. Hipohial ventral. Lado izquierdo, vista lateral, cartílago representado por la zona punteada, parte anterior a la izquierda.

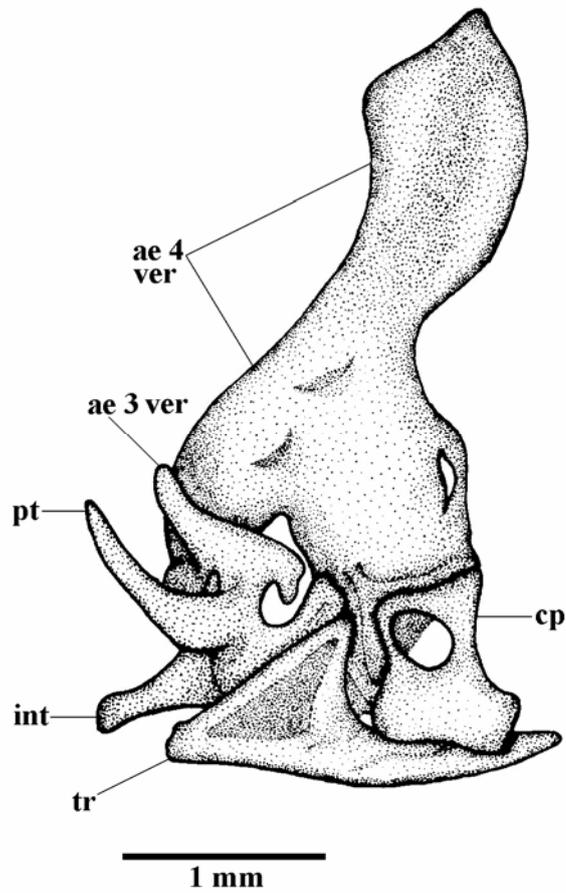


Figura 6. Proceso transverso de la tercera vértebra del aparato de Weber y huesos adjuntos de *B. caucanus*, IUQ 1566, 57,31 mm LE: ae. Arco y espina; cp. Costilla pleural; int. Intercalarium; pt. Proceso transverso; tr. Tripus; ver. Vértebra. Lado izquierdo, vista lateral, parte anterior para la izquierda.

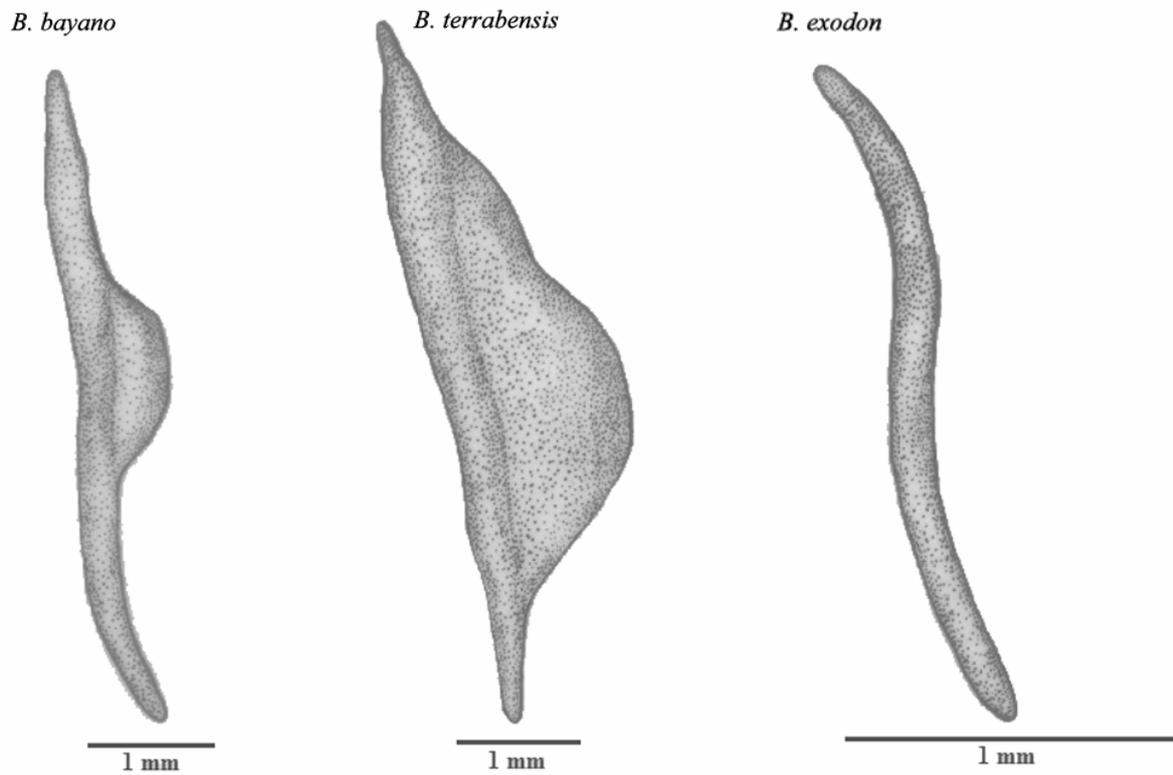


Figura 7. Postcleitrum 3 en tres especies de *Bryconamericus*. De izquierda a derecha *B. bayano*, IUQ 1161, macho, 45,94 mm LE; *B. terrabensis*, IUQ 1178, macho, 79,99 mm LE; y *B. exodon*, DZSJRP 9088, 28,19 mm LE. Lado izquierdo, vista lateral, parte anterior a la izquierda.

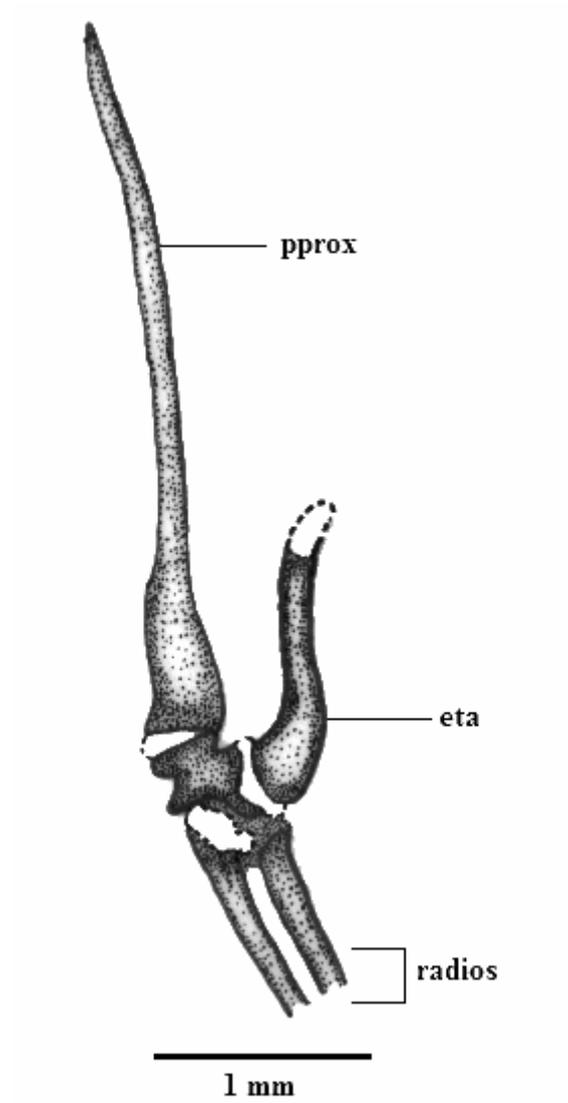


Figura 8. Parte posterior de la aleta anal de *B. guaytarae*, IUQ 1587, 59,59 mm LE: eta. Elemento terminal anal; pprox. Pterigióforo proximal. Lado izquierdo, vista lateral, parte anterior a la izquierda. Zona punteada representa cartílago.

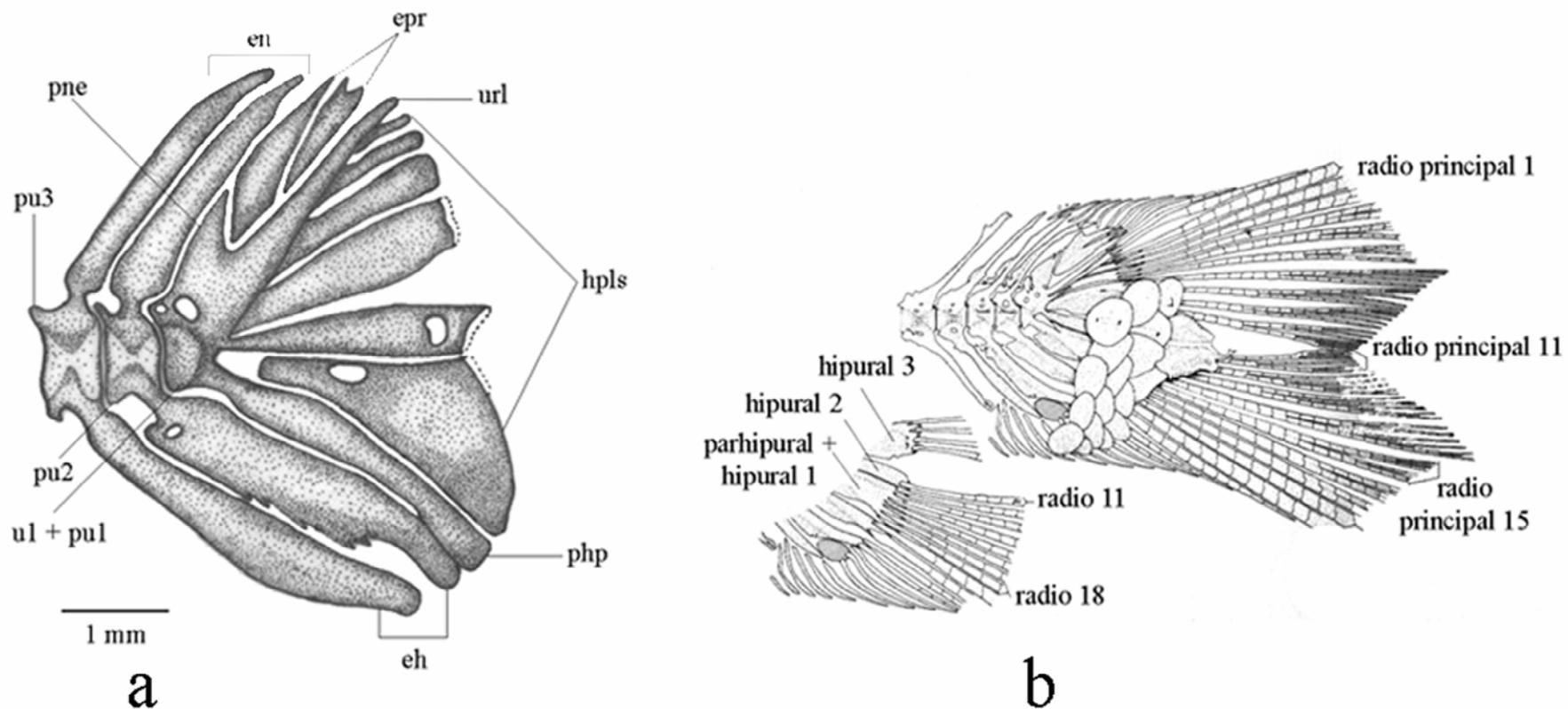


Figura 9. Esqueleto caudal de *B. bayano* (a), IUQ 1161, macho, 45,94 mm LE; y *Argopleura*, macho 42,3 mm LE, modificado de Weitzman y Fink (1985: Fig. 9): epr. Epurales; eh. Espina hemal; en. Espina neural; hpls. Hipurales; php. Parhipural; pne. Proceso neural especializado; pu1-3. Central preural 1-3; u1. Central ural 1; url. Urostilo. Vista lateral, lado izquierdo, parte anterior a la izquierda.

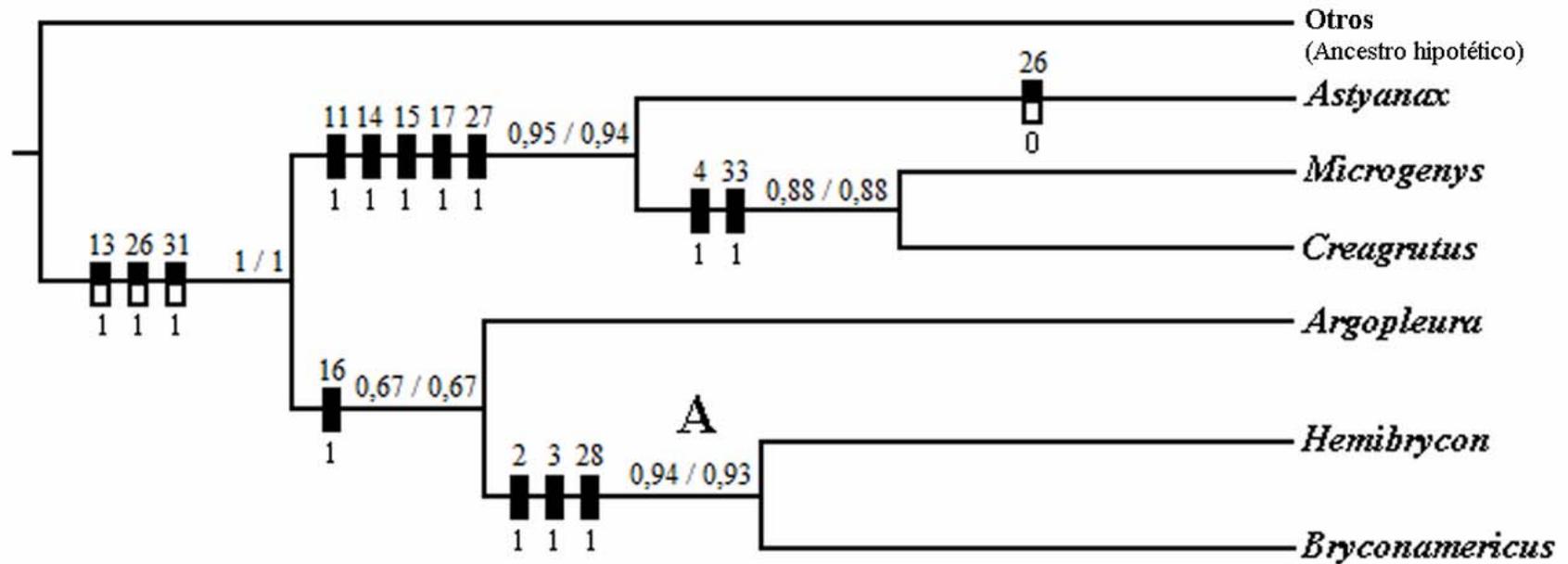


Figura 10. Relaciones filogenéticas entre *Bryconamericus* y los géneros de comparación. Un sólo cladograma más parsimonioso fue obtenido. L= 54; IC= 0,81; IR= 0,92. El término otros denota los taxones con asterisco * en el material examinado y resume su información. Los números detrás de cada clado corresponden con las frecuencias absolutas y diferencia de frecuencias (GC) respectivamente. Valores promedio de las frecuencias absolutas= 0,87 y GC= 0,85. La letra detrás del nodo representa un clado mencionado en el texto. Rectángulos verticales negros: caracteres sin ambigüedad; rectángulos verticales rellenos hasta la mitad: caracteres con ambigüedad (analizados en resultados), para estos, los números en la parte superior e inferior corresponden con el número y estado del carácter respectivamente.

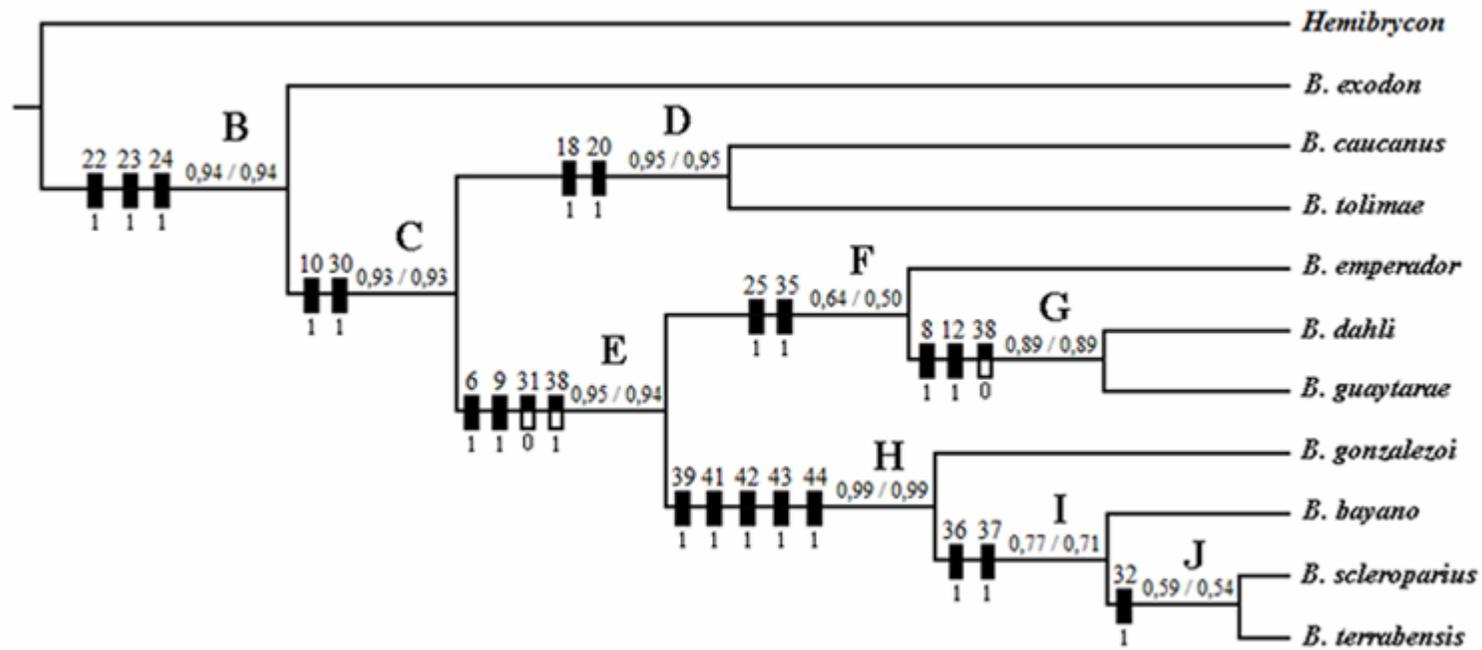


Figura 11. Relaciones filogenéticas de las especies de *Bryconamericus* de América Central y parte del noroccidente de América del Sur. Un sólo cladograma más parsimonioso fue obtenido. L= 54; IC= 0,81; IR= 0,92. Los números detrás de cada clado corresponden con las frecuencias absolutas y diferencia de frecuencias (GC) respectivamente. Valores promedio de las frecuencias absolutas= 0,87 y GC= 0,85. Letras en los nodos representan clados mencionados en el texto. Rectángulos verticales negros: caracteres sin ambigüedad; rectángulos verticales rellenos hasta la mitad: caracteres con ambigüedad (analizados en resultados) u homoplásticos en estado 0. Los números en la parte superior e inferior corresponden con el número y estado del carácter respectivamente.

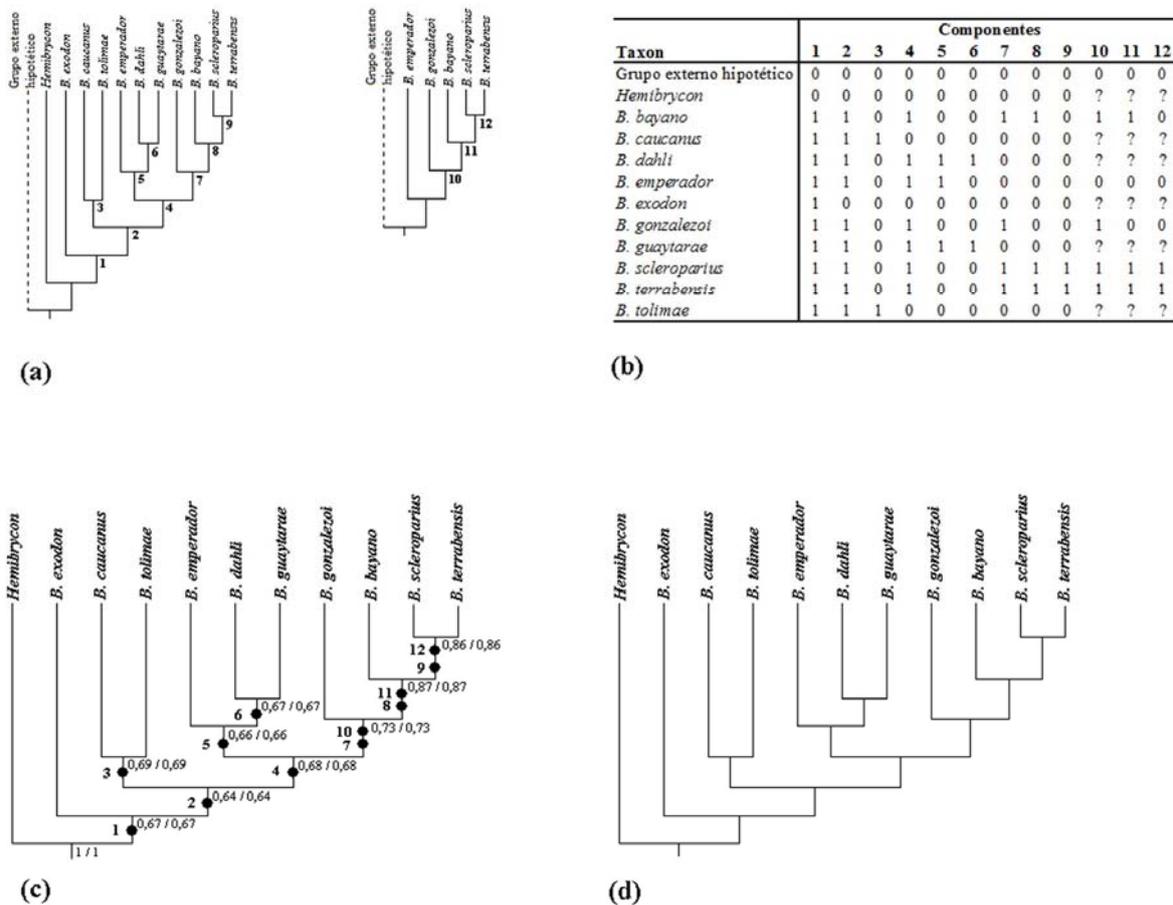


Figura 12. Superárboles obtenidos de la combinación de caracteres moleculares y morfológicos para los *Bryconamericus* de América Central y noroccidente de América del Sur. (a) Hipótesis filogenéticas inferidas con ADNmt (Román-Valencia y Vanegas-Ríos, sometido) y morfología según este estudio. (b) Matriz de representación con parsimonia (MRP). (c) Superárbol obtenido por MRP, L= 12; IC= 1; IR= 1. Los números detrás de cada clado corresponden con las frecuencias absolutas y diferencias de frecuencias (GC) respectivamente (valores promedio de soporte para frecuencias absolutas y GC = 0,75), mientras los círculos negros representan los componentes. (d) Superárbol semi-estricto obtenido (SSS), L= 12.

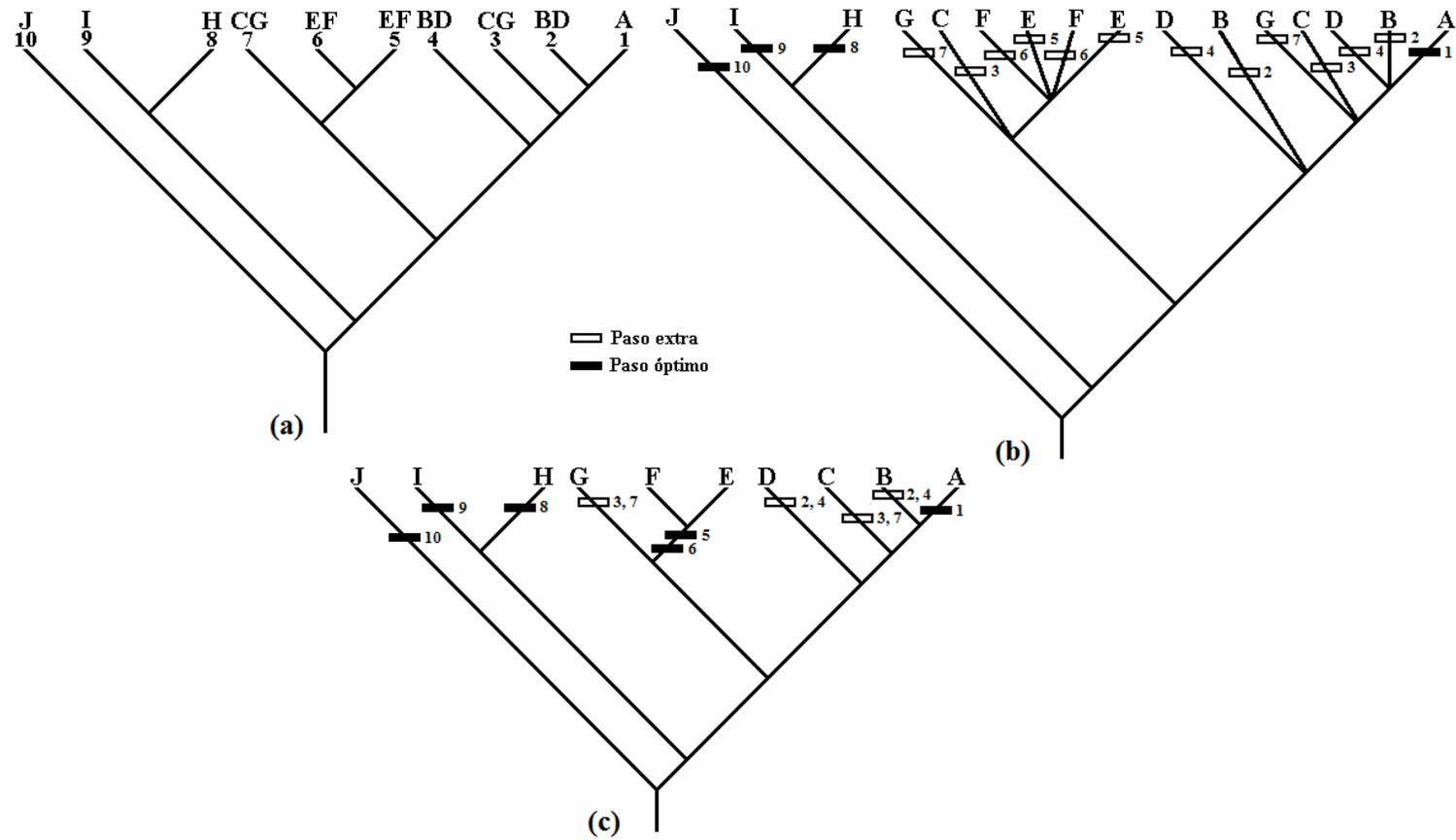


Figura 13. Reconstrucción biogeográfica según la biogeografía cladística para las especies de *Bryconamericus* analizadas. (a) Cladograma taxonómico de áreas, (b) cladograma de áreas, (c) cladograma resuelto de áreas bajo el supuesto 0. Paso extra: significa que hay homoplasia o distribución problemática. Paso óptimo: distribución no problemática. Las especies corresponden con números (1-10) y las áreas de distribución con letras (A-J).

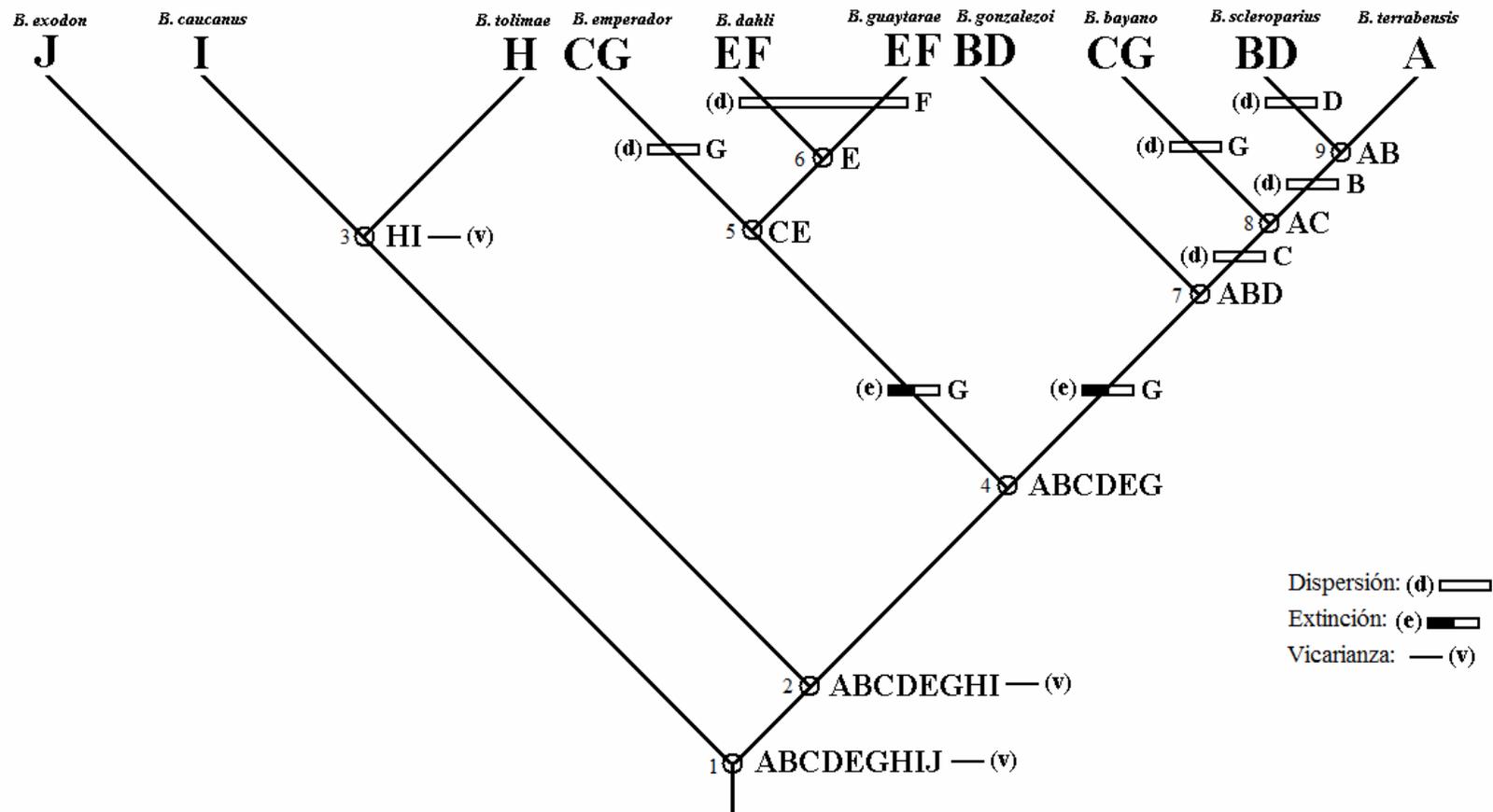


Figura 14. Escenario biogeográfico (dispersión-vicarianza) más óptimo para las especies de *Bryconamericus* de América Central, y parte del noroccidente de América del Sur. Áreas ancestrales (A-J) más óptimas ubicadas en su respectivo nodo (1-9). Los procesos de dispersión (d), extinción (e) y vicarianza (v) se ubican dentro del árbol.

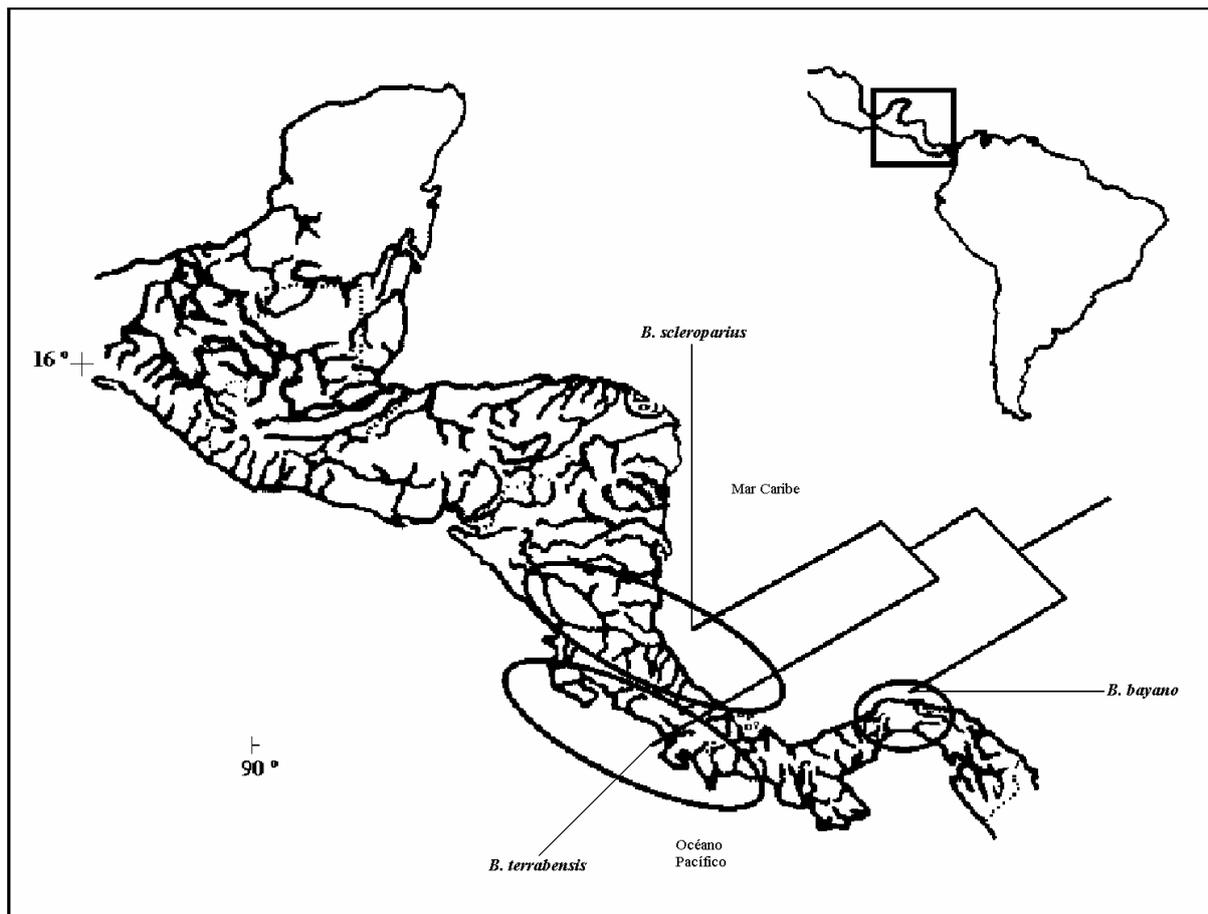


Figura 15. Afinidad biogeográfica de las cuencas del mar Caribe y Pacífico del bajo América Central, inferidas del clado I para *B. bayano*, *B. scleroparius* y *B. terrabensis*.

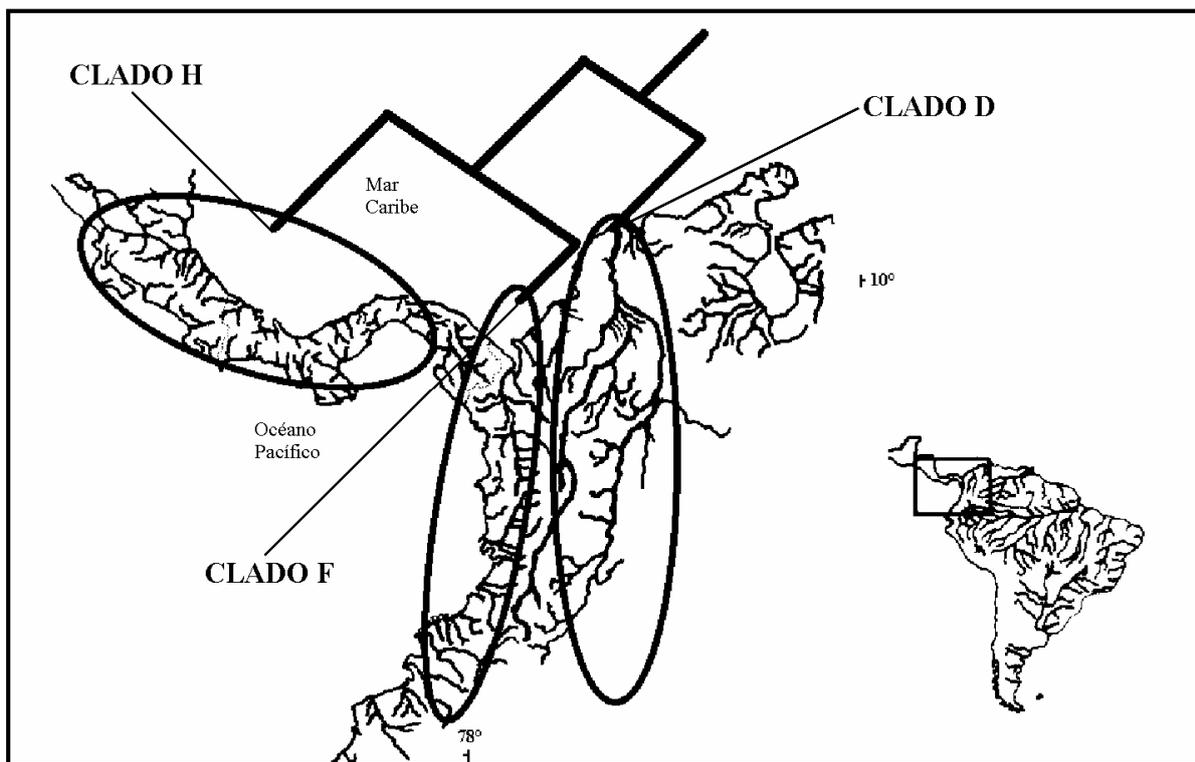


Figura 16. Hipótesis biogeográfica de las relaciones entre el bajo América Central, Pacífico y cuenca del río Magdalena en el noroccidente de América del Sur. Los clados D, F y H corresponden con los resultados.