

Estatus taxonómico y sistemático de la población de bagres tricomictéridos de la cueva del guácharo (Otophysi, Siluriformes)

Licenciado Carlos DoNascimento

cdonascimento@strix.ciens.ucv.ve / carlos.nascimento@fundacionlasalle.org.ve

Laboratorio de Biosistemática de Peces, Instituto de Zoología Tropical, Universidad Central de Venezuela,
Apdo. 47058 Caracas 1041-A, Venezuela.

Museo de Historia Natural La Salle, Fundación La Salle de Ciencias Naturales,
Apdo, 1930 Caracas 1010-A, Venezuela.

Oswaldo Villarreal / osvaldovillarreal@yahoo.com

Museo de Historia Natural La Salle, Fundación La Salle de Ciencias Naturales,
Apdo, 1930 Caracas 1010-A, Venezuela.

Resumen

Los bagres tricomictéridos que habitan en las aguas que drenan el sistema hipogeo de la cueva del Guácharo, reportados por Schultz (1949) como *Trichomycterus conradi*, asignación taxonómica cuestionada por Nalbant y Linares (1987) y Andreani (1990), fueron objeto de un estudio reciente incorporando además de la morfología externa y osteología, detalles morfológicos de la miología y del sistema laterosensorial cefálico. El planteamiento de Andreani (1990) acerca de la posibilidad de que las poblaciones epigea e hipogea pudieran representar dos especies diferentes, fue parcialmente corroborado, ya que efectivamente fueron identificadas dos especies, las cuales no están directamente relacionadas entre sí, en virtud de diferencias en la distribución de ciertos estados apomórficos para varios caracteres. Una de las especies fue encontrada exclusivamente en el sistema epigeo, mientras que los individuos de la otra especie habitan tanto las aguas subterráneas como las aguas epigeas, exhibiendo diferencias morfológicas asociadas con cada uno de estos hábitats en la longitud de las barbillas y pigmentación. Comparaciones con los holotipos de *Trichomycterus conradi* y *Trichomycterus guianensis*, nombres anteriormente asociados con estas poblaciones, evidenciaron que ninguno de estos dos nombres deben ser asignados a las especies estudiadas, en virtud de diferencias en la dentición y sistema laterosensorial cefálico, comprobándose además, que *Trichomycterus conradi* y *Trichomycterus guianensis* constituyen dos especies diferentes, contrario a la sinonimia planteada por Nalbant y Linares (1987). El estudio comparativo con las demás especies descritas o reportadas para Venezuela y Guyana demostró que las dos especies de la Cueva del Guácharo son nuevas. Varios caracteres apomórficos soportan la existencia de un grupo monofilético dentro de Trichomycteridae, ocupando una posición relativamente derivada dentro de la familia con respecto a los géneros tradicionalmente asignados a la subfamilia Trichomycterinae y algunas especies de *Trichomycterus* entre ellas, la especie tipo, *Trichomycterus nigricans*. En este grupo se incluyen la especie epigea/hipogea de la Cueva del Guácharo, junto con al menos otras tres especies no descritas de pequeñas cuencas costeras del norte de Venezuela.

Palabras clave: Bagres, Bioespeleología, Sistemática, Trichomycteridae, Venezuela

Introducción

La familia Trichomycteridae constituye el tercer grupo de bagres neotropicales mas diverso, con 177 especies válidas descritas (Reis et al. 2003) y es uno de los pocos grupos de peces que ha invadido exitosamente el ambiente hipogeo en Sudamérica. Hasta el presente han sido descritas ocho especies de tricomictéridos troglobios: *Ituglanis bambui*, *Ituglanis epikarsticus*, *Ituglanis passensis*, *Ituglanis ramiroi*, *Silvinichthys bortayro*, *Trichomycterus chaberti*, *Trichomycterus itacarambiensis* y *Trichomycterus spelaeus*. Poblaciones subterráneas de *Trichomycterus* han sido registradas para la cueva del Guácharo en Venezuela (Schultz 1949) y para los Andes en Colombia (Sket 1988). La primera de ellas fue identificada como *Trichomycterus conradi* por Schultz (1949) y la segunda constituye una especie no troglomórfica aún no descrita (Sket 1988). Nalbant y Linares (1987) refieren la población de la Cueva del Guácharo a *Trichomycterus guianensis* Eigenmann 1909, al argumentar que *T. conradi* Eigenmann 1912 estaría basado en juveniles de *T. guianensis*, constituyendo *T. conradi* un sinónimo secundario de *T. guianensis*. Consideran además que la población de la Cueva del Guácharo podría constituir una subespecie de *T. guianensis*. Andreani (1990) por otra parte, cuestionó el estatus taxonómico de dicha población y presento evidencia de diferenciación morfológica de las formas capturadas dentro y fuera de la cueva, sin fijar ninguna posición concluyente en cuanto a su taxonomía. Perez y Moodie (1993) realizaron comparaciones a nivel genético de individuos capturados dentro y fuera de la cueva, encontrando una elevada similitud genética entre ambas poblaciones. En este trabajo se reviso nuevamente el material estudiado por Andreani (1990), depositado en el Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela y en la Sociedad Venezolana de Espeleología, así como ejemplares depositados en la Colección de Ictiología del Museo de Historia Natural La Salle, incorporando nuevos sistemas morfológicos para su estudio anatómico y comparativo.

Metodología

El material de estudio y comparativo en el cual se basó el presente trabajo se halla depositado en las colecciones ictiológicas de la Academia de Ciencias Naturales de Philadelphia, Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela, Museo de Ciencias Naturales de Guanare, Museo de Historia Natural La Salle y Museu de Zoología da Universidade de São Paulo, así como préstamos de material de las colecciones del Field Museum of Natural History y Museu de Ciências da Pontificia Universidade Católica do Rio Grande do Sul. Observaciones hechas sobre los holotipos de *Trichomycterus conradi* y *Trichomycterus guianensis* fueron realizadas por Phillip Willink (FMNH).

Ejemplares transparentados y teñidos fueron preparados siguiendo los procedimientos descritos por Taylor y Van Dyke (1985). Nomenclatura osteológica sigue a de Pinna (1989) y Bockmann y Sazima (2004). Terminología y homologías para los poros sensoriales de los canales supraorbital, infraorbital y ótico siguen a Arratia y Huaquin (1995), mientras que para el canal postótico siguen a Schaefer y Aquino (2000). La musculatura de la región cefálica fue estudiada en ejemplares diseccionados para tal fin y ligeramente teñidos en alizarina roja para facilitar la visualización de las inserciones musculares. Nomenclatura miológica sigue a Howes (1983) y de Pinna (1992b).

Resultados y Discusión

El estudio comparativo de ejemplares provenientes de la Cueva del Guácharo y la Quebrada Cerro Negro, reveló varios caracteres de la morfología externa e interna que permiten separar claramente dos especies: Trichomycteridae sp 1 y Trichomycteridae sp 2. Los ejemplares de Trichomycteridae sp 1 fueron capturados en el sistema hipogeo que drena la Cueva del Guácharo y en el sistema epigeo de la Quebrada Cerro Negro, exhibiendo una ligera variación en la longitud de las barbillas y pigmentación, asociada con el lugar de captura. En los ejemplares colectados en la cueva, las barbillas nasales superan el parche de odontodes operculares y las barbillas maxilares se extienden

mas allá de la base de la aleta pectoral. El cuerpo es totalmente depigmentado. En el caso de los individuos de la Quebrada, la barbilla nasal alcanza el origen del parche de odontodes operculares sin rebasarlo y las barbillas maxilares alcanzan la base del primer radio pectoral. El cuerpo presenta un patrón de coloración conformado por manchas parduscas redondeadas de diferente tamaño en las regiones dorsal y lateral del cuerpo. Todos los individuos correspondientes a *Trichomycteridae* sp 2 provienen exclusivamente de la Quebrada Cerro Negro.

Al comparar la morfología externa de las dos especies, encontramos que *Trichomycteridae* sp 1 típicamente posee dos hileras regulares de dientes incisiformes en los premaxilares y dentarios, 7-10 odontodes operculares, seis radios ramificados en las aletas dorsal y pectorales y 5-6 radios ramificados en la aleta anal (seis en la mayoría de los ejemplares). *Trichomycteridae* sp 2 se caracteriza por poseer de 3-4 hileras irregulares de dientes cónicos en los premaxilares y tres hileras en los dentarios, 17-19 odontodes operculares, siete radios ramificados en las aletas dorsal y pectorales y cinco radios ramificados en la aleta anal.

En ambas especies la rama mas anterior del canal infraorbital, correspondiente a los poros i1 e i3 esta ausente.

Osteológicamente las dos especies pueden ser diferenciadas por presentar de 7-8 vértebras libres precaudales y de 27 a 29 vértebras caudales, totalizando 35 a 36 vértebras libres en *Trichomycteridae* sp 1 y 3-4 vértebras libres precaudales y 32-33 vértebras caudales con un total de 36 vértebras en todos los ejemplares de *Trichomycteridae* sp 2. Los procesos laterales del vomer de *Trichomycteridae* sp 1 son reducidos y adicionalmente se encuentra un par de procesos lateroposteriores también cortos. El vomer de *Trichomycteridae* sp 2 posee un par de procesos laterales de desarrollo similar al observado en especies del género *Trichomycterus* y demás géneros tradicionalmente agrupados en la subfamilia *Trichomycterinae*. La región basicraneal correspondiendo topológicamente al aparato de

Weber de *Trichomycteridae* sp 1 posee un proceso anterior que se inserta en el proceso posterior del parasfenoides, estando ausente dicho proceso en *Trichomycteridae* sp 2. El premaxilar de *Trichomycteridae* sp 1 posee una expansión laminar en el borde posteromedial del hueso, confiriéndole un contorno marcadamente convexo, mientras que en *Trichomycteridae* sp 2 la forma del premaxilar es rectangular, con un borde posterior recto. La faceta articular del palatino para su articulación con el etmoides lateral se ubica dorsal a la lamina del palatino en *Trichomycteridae* sp 1 y adicionalmente el cuerpo del palatino posee un proceso laminar posteromedial que articula dorsalmente con los procesos laterales del vomer. En *Trichomycteridae* sp 2 la faceta articular del palatino se encuentra en el borde posteromedial del hueso, de modo que el palatino articula con el etmoides lateral en su margen medial. El proceso anterior del escapulocoracoides esta ausente en ambas especies.

A nivel de la musculatura cefálica, *Trichomycteridae* sp 1 posee un desarrollo masivo del adductor mandibulae el cual forma una masa voluminosa que se extiende dorsalmente inmediatamente detrás del ojo y sobresale lateralmente del contorno de la cabeza, insertándose en la mandíbula inferior en una posición ligeramente posterior al ojo o al mismo nivel. El adductor mandibulae de *Trichomycteridae* sp 2 posee un desarrollo similar al observado en especies del género *Trichomycterus*, extendiéndose anteriormente por debajo del ojo e insertándose a la mandíbula inferior en un punto marcadamente anterior a la posición del ojo.

Estos resultados confirman parcialmente los resultados de Andreani (1990) acerca de la presencia de dos formas bien diferenciadas morfológicamente en los sistemas epigeo e hipogeio, con la excepción de que una de las especies (*Trichomycteridae* sp 1) se encuentra en ambos sistemas.

El examen comparativo de la dentición y del patrón de poros del sistema laterosensorial cefálico en *Trichomycteridae* sp 1 y sp 2 y los holotipos

de *Trichomycterus conradi* y *T. guianensis* reveló lo siguiente: *Trichomycteridae* sp 1 y *T. conradi* comparten dos hileras de dientes en ambas mandíbulas, las cuales tienen una disposición bastante regular y están conformadas por dientes incisiformes en los primeros, mientras que en *T. conradi* los dientes son típicamente cónicos. Para el caso de *Trichomycteridae* sp 2 y *Trichomycterus guianensis* los dientes están presentes en 3-4 hileras irregulares en los primeros y tres hileras también irregulares en los últimos, siendo su forma cónica para ambas especies, al igual que en *T. conradi*. La rama mas anterior del canal infraorbital, ausente en *Trichomycteridae* sp 1 y sp 2 tampoco esta presente en *Trichomycterus guianensis*. La diferente combinación de estos caracteres en cada una de las cuatro formas comparadas determinan que las mismas puedan ser reconocidas como especies diferentes, permitiendo decir entonces que la asignación de las dos especies de Venezuela tanto a *Trichomycterus conradi* como a *T. guianensis* es injustificada, lo mismo que la proposición de sinonimia de estas dos últimas especies planteada por Nalbant y Linares (1987). Por otro lado la verificación de la presencia de los poros infraorbitales i1 e i3 en las especies de *Trichomycterus* descritas para Venezuela, descarta que las especies aquí reconocidas puedan igualmente ser asignadas a cualquiera de ellas, tomando en consideración además que las especies del género por lo general poseen un elevado grado de endemismo con distribuciones geográficas restringidas (Costa 1992, de Pinna 1992a, Bizerril 1994, Barbosa y Costa 2003).

De los caracteres osteológicos y miológicos descritos para *Trichomycteridae* sp 1, las condiciones exhibidas por el mismo, para los procesos laterales del vomer, el proceso anterior del aparato de Weber, la forma del premaxilar, la posición de la faceta articular del palatino y el desarrollo del adductor mandibulae y la posición de su inserción en relación al ojo pueden ser consideradas apomórficas cuando son comparadas a la condición presente en los tricomictéridos basales, *Copionodon pecten* y *Trichogenes longipinnis*. Adicionalmente ninguna de estas condiciones fue observada en *Bullockia*, *Hatcheria*, *Ituglanis*,

Scleronema y *Silvinichthys* (Arratia 1998), así como tampoco en las especies de *Trichomycterus* examinadas: *T. celsae*, *T. lewi*, *T. nigricans* (especie tipo del género), *T. spelaus*, *T. sp A* (cuenca del río Caroní) y *T. sp B* (cuenca del río Caroní) o ninguna de las demás especies cuya osteología ha sido descrita e ilustrada en la literatura. Por el contrario, estos caracteres con la excepción del proceso anterior del aparato de Weber (el cual puede ser considerado como una autapomorfia putativa para *Trichomycteridae* sp 1), fueron observados en otras tres especies no descritas, provenientes de pequeñas cuencas costeras del norte de Venezuela, por lo que se puede considerar que las mismas conforman un grupo monofilético dentro de *Trichomycteridae* junto con *Trichomycteridae* sp 1. La posición de este grupo dentro de la familia es incierta, no obstante la ausencia de la rama mas anterior del canal infraorbital sugiere una posición relativamente deriva junto con *Trichomycteridae* sp 2 en relación a *Bullockia*, *Eremophilus*, *Hatcheria*, *Trichomycterus celsae*, *T. lewi*, *T. nigricans*, *T. spelaus*, *T. sp A* y *T. sp B*. La rama mas anterior del canal infraorbital también esta ausente en *Ituglanis*, *Scleronema*, *Silvinichthys* y *Trichomycterus guianensis*. La condición en *Rhizosomichthys totae* es desconocida. La posición filogenética de *Silvinichthys* y *Trichomycterus guianensis* dentro de la familia es desconocida en el presente y los géneros *Scleronema* e *Ituglanis* son propuestos como los grupos hermanos sucesivos al clado denominado TSVSG (Costa y Bockmann 1993). *Trichomycteridae* sp 2 y las especies que conforman el grupo de *Trichomycteridae* sp 1 no comparten ninguna de las sinapomorfias propuestas diagnosticando a *Ituglanis*, *Rhizosomichthys*, *Scleronema* y *Silvinichthys*, por lo cual no pueden ser asignadas a ninguno de estos géneros. Sin embargo cabría esperar una posición del grupo monofilético aquí identificado y *Trichomycteridae* sp 2 cercana a los terminales de *Ituglanis* y *Scleronema*. Otro carácter potencialmente informativo filogenéticamente es la ausencia del proceso anterior del escapulocoracoides, cuya presencia había sido erróneamente interpretada como autapomórfica para *T. spelaus* (DoNascimento et al. 2001). Este proceso ha sido verificado también en *Copionodon pecten*, *Trichogenes*,

Ituglanis, *Trichomycterus* spp (incluyendo *Trichomycterus nigricans*) y dos especies nuevas de tricomictéridos basales (DoNascimento et al., en preparación), estando por otro lado ausente en los géneros *Bullockia* y *Hatcheria*. La distribución de este carácter es por tanto homoplásica, cuando se analiza en conjunto con

la ausencia de los poros sensoriales i1 e i3, debiendo ser estudiada su distribución en un contexto mas amplio, incluyendo *Nematogenys inermis*, *Eremophilus mutisii*, *Rhizosomichthys totae* y un mayor número de especies de *Trichomycterus*, a fin de resolver de una forma mas asertiva la polaridad del carácter.

Taxonomic status and systematic of the bagre population tricomictéridos of the cave of el guácharo (Otophysi, Siluriformes)

Abstract

The bagres tricomictérids that inhabit the waters that drain the hipogeo system of the cave El Guácharo, reported by Schultz (1949) as *Trichomycterus conradi*, taxonomic assignment questioned by Nalbant and Linares (1987) and Andreani (1990), they were object of a recent study incorporating besides the external morphology and osteology, morphological details of the miology and of the cephalic laterosensorial system. The position of Andreani (1990) about the possibility that the populations epigea and hipogea could represent two different species, was partially corroborated, since indeed two species were identified, which are not directly related to Comparisons with the holotipos of *Trichomycterus conradi* and *Trichomycterus guianensis*, names previously associated with these populations, they evidenced that none of these two names should be assigned to the studied species, by virtue of differences in the teething and the cephalic laterosensorial system, being also proven that *Trichomycterus conradi* and *Trichomycterus guianensis* constitute two different species, contrary to the synonymy outlined by Nalbant and Linares (1987). The comparative study with the other described species for Venezuela and Guyana demonstrated that the two species of the Cave of El Guácharo are new. Several apomorphic characters support the existence of a group monofilético inside *Trichomycteridae*, occupying a position relatively derived inside the family with regard to the goods traditionally assigned to the subfamily *Trichomycterinae* and some species of *Trichomycterus* among them, the species, *Trichomycterus nigricans*. In this group are included the species epigea/hipogea of the Cave of El Guácharo, together with at least other three non described species of small coastal basins of the North of Venezuela.

Key words: Bagres, Bioespeleology, Systematic, *Trichomycteridae*, Venezuela

LITERATURA CITADA

- Andreani L. 1990. Estudio comparativo de dos poblaciones, una hipogea y otra epígea de *Trichomycterus* sp. (Siluriformes, Trichomycteridae) incluyendo un análisis de sus dietas. Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología (24): 7-11p.
- Arratia, G. 1998. *Silvinichthys*, a new genus of trichomycterid catfishes from the Argentinian Andes, with redescription of *Trichomycterus nigricans*. Ichthyological Exploration of Freshwaters 9 (4): 347-370p.
- Arratia, G. y L. Huaquin. 1995. Morphology of the lateral line system and of the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. Bonner Zoologische Monographien (36): 1-110p.
- Barbosa, M. A. and W. J. E. M. Costa. 2003. *Trichomycterus potschi* (Siluriformes: Loricarioidei): a new trichomycterid catfish from coastal streams of southeastern Brazil. Ichthyological Exploration of Freshwaters 14 (3): 281-287p.
- Bizerril, C. R. S. F. 1994. Descrição de uma nova especie de *Trichomycterus* (Siluroidei, Trichomycteridae) do Estado de Santa Catarina, com uma sinópse da composição da família Trichomycteridae no leste Brasileiro. Arquivos de Biología e Tecnologia 37 (3): 617-628p.
- Bockmann, F. A. e I. Sazima. 2004. *Trichomycterus maracaya*, a new catfish from the upper rio Paraná, southeastern Brazil (Siluriformes: Trichomycteridae), with notes on the *T. brasiliensis* species-complex. Neotropical Ichthyology 2 (2): 61-74p.
- Costa, W. J. E. M. 1992. Description de huit nouvelles espèces du genre *Trichomycterus* (Siluriformes: Trichomycteridae), du Brésil oriental. Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie 18 (4): 101-110p.
- Costa, W. J. E. M. y F. A. Bockmann. 1993. Un nouveau genre néotropical de la famille des Trichomycteridae (Siluriformes: Loricarioidei). Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie 20 (2): 43-46p.
- DoNascimento, C., O. Villarreal y F. Provenzano. 2001. Descripción de una nueva especie de bagre anoftalmo del género *Trichomycterus* (Siluriformes, Trichomycteridae), de una cueva de la Sierra de Perijá, Venezuela. Boletín de la Sociedad Venezolana de Espeleología 35: 20-26p.
- Eigenmann, C. H. 1909. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908. Report no. 1. Some new genera and species of fishes from British Guiana. Annals of the Carnegie Museum 6 (1): 4-54p.
- Eigenmann, C. H. 1912. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. Memories of the Carnegie Museum 5 (1): 1-578p.
- Howes, G. J. 1983. The cranial muscles of loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology Series (45): 309-345p.

Nalbant T. y O. Linares. 1987. A study of a subterranean population of *Trichomycterus guianensis* (Eigenmann, 1909) from Venezuela (Pisces Siluriformes, Trichomycteridae). P. 211-217. En. V. Decu, T. Orghidan, D. Dancau, C. Bordón, O. Linares, F. Urbani, J. Tronchoni y C. Bosque (eds.). Fauna hipogea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur. 1º. Ed. Acad. Republ. Soc. România, Bucaresti.

Perez, J. E. y G. E. E. Moodie. 1993. Genetic variation in a cave-dwelling Venezuelan catfish. Acta Científica Venezolana (44): 28-31p.

de Pinna, M. C. C. 1989. A new sarcoglanidine catfish, phylogeny of its subfamily and an appraisal of the phyletic status of the Trichomycterinae (Teleostei, Trichomycteridae). American Museum Novitates (2950): 1-25p.

de Pinna, M. C. C. 1992a. *Trichomycterus castroi*, a new species of trichomycterid catfish from the Rio Iguaçu of Southeastern Brazil (Teleostei: Siluriformes). Ichthyological Exploration of Freshwaters 3 (1): 89-95p.

de Pinna M. C. C. 1992b. A new subfamily of Trichomycteridae (Teleostei, Siluriformes), lower loricarioid relationships and discussion on the impact of additional taxa for phylogenetic analysis. Zoological Journal of the Linnean Society 106 (3): 175-229p.

Schultz, L. P. 1949. A further contribution to the ichthyology of Venezuela. Proceedings of the U. S. National Museum 99 (3235): 1-211p.

Reis, R. E., S. O. Kullander and C. J. Ferraris, Jr. 2003. Check list of the freshwater fishes of South and Central America. EDIPUCRS, Porto Alegre 729 p.

Schaefer, S. A. and A. E. Aquino. 2000. Postotic laterosensory canal and pterotic branch homology in catfishes. Journal of Morphology (246): 212-227p.

Sket B. 1988. Speleobiological investigations in the Colombian Andes. 1984. Biol. Vestn. 36 (2): 53-62p.

Taylor, W. R. y G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium 9 (2): 107-119p.