

INTRODUCCION A LOS PECES

I

GENERALIDADES

En este libro no se pretende hacer una presentación completa de la anatomía de los peces. Sin embargo, no está fuera de lugar exponer ciertas generalizaciones para ayudarnos a comprender qué es un pez, y cómo funciona. En la Bibliografía, al final de esta sección, se incluyen citas de trabajos más completos que el estudioso puede usar para profundizar en cualquiera de estos aspectos (pág. 45).

¿Qué es Un Pez?

La pregunta puede parecer innecesaria ya que cualquier persona puede reconocer, digamos, una mojarra, una sardina, o cualquier pez "típico" entre otros animales como pájaros, gatos, cangrejos, etc. Sin embargo, la distinción no siempre es tan sencilla. Las ballenas, manatíes y delfines, por ejemplo, parecen peces pero son mamíferos (como los humanos). Las anguilas parecen serpientes (reptiles) y a veces hasta salen a reptar por la tierra húmeda; pero no son reptiles, sino peces. El caso contrario es el de las serpientes marinas, que no son peces pero mueren si están mucho tiempo fuera del agua. Los pejesapos se asemejan, en mayor o menor grado, a los sapos, pero no son anfibios sino peces. Los tiburones se parecen a los delfines pero no son, como ellos, mamíferos, sino peces.

Estos son sólo algunos ejemplos. Como puede verse, no siempre es fácil decir qué es un pez, y qué no lo es.

"El Pez" puede, *en general* y tal vez simplísticamente, definirse usando las siguientes características: (1) *vertebrados* (o al menos cordados); (2) *de sangre fría* (ectotermos); (3) *que respiran en el agua* (principalmente por medio de branquias); y que (4) *tienen aletas* (con estructuras de soportes) y (5) *escamas*.

Debido a la enorme diversidad que se da en los peces por especialización, pérdida o adquisición de características, ninguno de los criterios men-

cionados carece de abundantes excepciones; hay numerosos peces sin escamas, sin soporte en las aletas y hasta sin aletas; incluso hay algunos que carecen de vértebras (si consideramos a los anfioxos [*Branchiostoma*, etc.] como peces); hay peces capaces (al menos por breve tiempo) de elevar la temperatura de su cuerpo hasta 9°C sobre la de su medio ambiente, y hay muchas especies que respiran aire, como nosotros, y tienen un pulmón.

A la par de la definición mencionada, podría darse una “antidefinición”. Algunas características que, de encontrarse en un animal, lo “descalifican” como pez: (1) pelo; (2) uñas (de queratina); (3) plumas; (4) glándulas mamarias; (5) endotermia (salvo en algunos casos extremos); (6) exoesqueleto quitinoso o queratinoso. Claro, cualquier animal que carezca de estas seis características (como un pulpo) no es necesariamente un pez, pero creo que la definición “positiva” y la “negativa” se complementan.

En la antigüedad se consideraba como *pez* cualquier animal que actuaba como “pez”, por lo que se consideraban entre los peces animales como pulpos, cangrejos, manatíes, delfines, ballenas, etc. Incluso en nuestros días mucha gente se sorprende al saber que las ballenas, o los delfines, no son peces sino mamíferos.

Forma

La morfología, o *forma* de los peces, está moldeada por el ambiente en que viven y la manera en que actúan. El pez “típico” es *fusiforme*, ésta es la forma hidrodinámica ideal, como la de un torpedo: de corte cilíndrico, un poco comprimido lateralmente y longitudinalmente ovalado, con la parte posterior más aguda. Esta forma se encuentra en peces que se mantienen en continuo movimiento, o de mar abierto.

De esta forma idealizada se deriva una casi infinita cantidad de variaciones. Puede *comprimirse*, haciéndose más alto y menos ancho, como en las mojarras o las larvas leptocéfalas (el caso más extremo); puede *deprimirse*, haciéndose más ancho y menos alto, como en los bagres, guabinas y (caso extremo) las rayas y los lenguados; puede *atenuarse* alargándose como una anguila; o *truncarse*, que es el caso opuesto. Hay también formas extrañas, como la del “caballito de mar”.

A pesar de tanta variabilidad, el plan general del cuerpo, vertebrado y de simetría bilateral, se mantiene notablemente bien. La boca, las narinas (fosetas nasales) y los ojos, se encuentran anteriormente. Las aberturas laterales (branquiales), definidas por la membrana del borde posterior del opérculo, señalan el límite de la cabeza. Hay aletas *verticales* o impares: en el dorso se encuentra la *dorsal*; en el extremo posterior se encuentra la *caudal* (precedida por el *pedúnculo* caudal), y, detrás del ano (o abertura cloacal) está la aleta *anal*. Las aletas laterales, o *pareadas*, son las *pectorales* (detrás de la cabeza) y las *pélvicas* (o ventrales) situadas entre las pectorales y la anal. Las aletas están sostenidas por estructuras óseas: las *espinas* y los *radios*; el cuerpo está recubierto de escamas, y a cada lado del cuerpo se encuentra la *línea lateral*, una raya longitudinal generalmente bien visible, de función sensorial.

Esta descripción de la forma de los peces es muy breve y generalizada. Las estructuras de utilidad sistemática se verán con más detalle (ver “Características Sistemáticas”); seguidamente se resumirán también brevemente, las estructuras más importantes de la anatomía de los peces.

La Piel

La piel es la cubierta del cuerpo y consecuentemente la parte que se encuentra más en contacto con el medio líquido de los peces, por lo que está inexorablemente sujeta a las leyes de hidrodinámica. Tiene funciones de protección (contra el medio ambiente, enfermedades y enemigos), respiración, osmorregulación y sensación.

El plan básico de la piel de los peces se encuentra también en los demás vertebrados. Consta de una capa superior, la epidermis, bajo la cual se encuentra la dermis. La epidermis de los peces es delgada, compuesta de varias capas de células aplanadas y húmedas, que recubren incluso las escamas. En la epidermis se encuentra una gran cantidad de glándulas mucosas, que secretan una substancia resbalosa (mucus) que disminuye la fricción del agua.

La *dermis* es una capa más gruesa, que contiene tejido conectivo, vasos sanguíneos y órganos sensoriales cutáneos. Aquí se producen las escamas y estructuras asociadas¹ (en reptiles, aves y mamíferos las escamas son de origen epidérmico y no son óseas sino queratinosas). Hay varios tipos de escamas, y son de gran importancia taxonómica (ver “Características Sistemáticas”). La región inferior de la dermis se denomina *subcutis*, y sobre ella se encuentran los *cromatóforos* o células de pigmento, que juegan un importantísimo papel en la coloración de los peces. Finalmente, bajo el *subcutis* se encuentran los músculos subdérmicos.

En la piel se pueden encontrar también *glándulas venenosas* —que probablemente tienen fines ofensivos o defensivos— derivadas de las glándulas mucosas. El veneno que secretan puede ser muy tóxico y producir fuertes dolores y hasta la muerte.

El Esqueleto

La mayoría de los peces son, como nosotros, *vertebrados* y sus huesos tienen una constitución semejante a la nuestra. El esqueleto es un complejo de huesos y cartílagos que provee la integridad estructural del ani-

¹ Entre las estructuras derivadas de las escamas se encuentran los dientes, algunas espinas el “agujón” de las rayas, los radios de las aletas, los huesos dérmicos y las corazas exteriores.

mal. En general tiene forma de flecha y se divide en dos regiones: esqueleto axial y esqueleto apendicular. El esqueleto *axial* comprende el cráneo (sumamente más complejo que el nuestro), la espina dorsal (o columna vertebral) y las costillas. El esqueleto *apendicular* consta de los elementos de sostén de las aletas, incluyendo dos cinturas (pectoral y pélvica) así como los radios y las espinas.

Los peces más "primitivos" tienen una estructura más simple. Su esqueleto no es óseo, sino cartilaginoso (condición que actualmente no se considera primitiva, sino avanzada). El notocordio (que caracteriza a los cordados) persiste (se ha perdido en los peces superiores) pero se ha reducido, a veces sirviendo como articulación entre las vértebras.

En general el esqueleto de los peces es fuerte pero liviano, flexible y maravillosamente adaptado a la natación y a las presiones propias del ambiente líquido en que viven.

Los Músculos

La organización de los músculos de los peces es sumamente diferente a la encontrada en otros grupos de vertebrados. La masa principal de músculos está dispuesta en *miotomos*, o bloques, colocados en ambos lados de la espina dorsal. La contracción de los miotomos de un lado del pez, a la vez que los del lado opuesto se relajan, hace que la espina dorsal se arquee hacia el lado de la contracción, y la contracción del lado opuesto lo arquea en la dirección contraria. Este movimiento antagónico, que se repite constantemente, produce ondas de contracción que avanzan desde la cabeza hasta la cola, las cuales prácticamente "empujan" al pez, contra la resistencia del agua, haciéndolo avanzar. (Para retroceder, la dirección de las ondas se invierte, yendo de la cola hacia la cabeza). Aunque este es el medio principal de propulsión de los peces, no es el único; la ondulación de las aletas (mientras el cuerpo se mantiene rígido) produce el mismo efecto, aunque el movimiento es más lento; las aletas pares, además del movimiento, proveen estabilidad, evitando (o permitiendo) que el pez se incline hacia un lado u otro.

Existen numerosas especializaciones. Por ejemplo, las enormes aletas pectorales de los "peces voladores" les permiten planear fuera del agua; algunos peces (e. g., familia *Gymnotidae* en Nicaragua) nadan exclusivamente gracias a las ondulaciones de la aleta anal, mientras que en otros la aleta que ondula es la dorsal, caudal o pectorales. Muchas anguilas son capaces de salir del agua y reptar en tierra, moviéndose como una serpiente.

Otros sistemas musculares, tales como los que accionan las aletas pares, las mandíbulas, etc., son semejantes a los nuestros y a los de otros grupos de vertebrados.

La Vejiga Gaseosa

Este órgano (también impropriamente llamado vejiga aérea o vejiga nata-toria) tiene funciones diferentes en diferentes grupos de peces. Evoluti-vamente se desarrolló como una evaginación de la parte anterior del tubo digestivo, y se especializó en varias líneas diferentes. En una de ellas se ha alargado y vascularizado (a veces bilobuladamente), siendo capaz de recibir aire y efectuar un intercambio gaseoso comparable al del pulmón (o al menos de capturar oxígeno). Esto permite a algunos peces vivir en aguas estancadas, respirando aire atmosférico, (ejemplo: los gaspares, fami-lia *Lepisosteidae*).

Otra dirección evolutiva de la vejiga gaseosa es la de *órgano hidrostático*. La vejiga se llena de aire o de otro gas y con frecuencia pierde, en el pez adulto, la conexión con el tubo digestivo (en los peces fisoclistos). El gas de la vejiga disminuye la densidad relativa del pez, haciéndolo tan denso como el agua, o menos denso aún. El pez puede aumentar o disminuir la cantidad de gas en la vejiga por medio de una impresionante red de capi-lares. Al aumentarla, la densidad del pez disminuye, y asciende en el agua sin esfuerzo muscular. Al disminuirla, desciende.

Sin vejiga gaseosa el protoplasma del pez es más denso que el agua, por lo que tiende a hundirse. Muchos peces de fondo (como los lenguados) la han perdido, y para ascender necesitan nadar continuamente. Otros peces nunca la han tenido (evolutivamente hablando), por lo que para no hundirse también tienen que nadar hacia arriba continuamente. En algu-nos peces la vejiga a veces se llena de gas, patológicamente, por lo que flo-tan a la superficie y eventualmente mueren.

En las grandes profundidades del océano una vejiga llena de gas tendría que soportar enormes presiones que la comprimirían excesivamente; el problema se resuelve llenándola de un líquido aceitoso, haciéndose incompresible.

La vejiga puede tener otra función importante: la de servir como *reso-nador*, para amplificar la intensidad de los sonidos, ya sea producidos o per-cibidos, por el pez; de esto trataremos más adelante.

Las Visceras

El sistema digestivo más simple es tan sólo un tubo que va desde la boca hasta la abertura cloacal. El alimento entra por la boca, se procesa prin-cipalmente en el tubo digestivo, y los desechos se expulsan por detrás. En este sistema simple puede sobreponerse una serie de accesorios que per-fectonan la captura, digestión y egestión del alimento. En la cavidad bucal puede haber una serie de dientes para arrancar, raspar o mascar; branquies-pinas largas, finas y abundantes para filtrar diminutos organismos suspen-didos en el agua, etc.

A la boca sigue el esófago, bastante corto en los peces, y que conduce al estómago. Aquí tiene lugar el almacenamiento y la maceración de los

alimentos. La forma del estómago depende de los hábitos alimenticios. La más simple es la de los peces carnívoros: un tubo apenas engrosado; en los peces omnívoros parece un saco, como el estómago humano. En algunos casos se convierte en un órgano triturador, grueso y muscular, semejante a la molleja de una gallina; esto ocurre en comedores de lodo (como *Mugil*) o de plancton (*Dorosoma*). En algunos peces de profundidad es increíblemente elástico, permitiéndoles almacenar presas relativamente enormes. En otras especies el estómago, o una bolsa derivada de él (saco gástrico), puede inflarse con agua o con aire para aumentar de tamaño (como en los infladores, *Tetraodontidae*). Otros peces, por una razón u otra, tienen el estómago estructuralmente indiferenciado.

El intestino, donde tiene lugar la mayor parte de la digestión y absorción de los alimentos, es generalmente corto y recto en las especies carnívoras, mientras que en las herbívoras es largo y doblado, a veces incluso enrollado varias veces, y puede tener *ciegos* y otras evaginaciones que aumentan la superficie de absorción. En los tiburones y otros peces hay una *válvula espiral* que produce el mismo efecto y ocupa menos espacio. Al final del intestino se encuentra la cloaca, que recibe los desechos de la digestión y los productos de excreción, y los evacúa al exterior por medio de la abertura anal o cloacal.

Glándulas Principales

Varias glándulas, comparables a las de los demás vertebrados, ayudan al tubo digestivo a procesar los alimentos. El *hígado*, que desemboca en el intestino por medio del conducto biliar, produce bilis (que emulsifica los lípidos) y lipasas (que los desdobla) (también tiene otras funciones muy importantes, como la regulación del nivel de azúcar en la sangre, del metabolismo de los aminoácidos y la producción de algunas proteínas). El páncreas tiene a la vez funciones exocrinas y endocrinas. Secreta enzimas (proteasas) que desdoblan las proteínas, y al menos una hormona, la insulina.

Otras glándulas son también comparables a las de los demás vertebrados: adrenales, pituitaria, tiroides, timo, órgano pineal y gónadas. En algunos peces se encuentra además la *urohipófisis*, situada en la cola al final de la espina dorsal; su función parece estar asociada al transporte de sodio y probablemente al metabolismo gaseoso.

Sistemas Circulatorios

Como en los demás vertebrados, hay dos sistemas circulatorios: de linfa y de sangre. Ambos están estrechamente asociados. La linfa es recogida de todas las partes del cuerpo por medio de conductos linfáticos que even-

tualmente desembocan en el sistema circulatorio sanguíneo. La sangre consiste de plasma, linfa y células sanguíneas: eritrocitos (ovalados y nucleados) y leucocitos de varios tipos. Los conductos por los que circula la sangre son las arterias, venas, sinusoides y capilares, con el impulso generado por el corazón.

El corazón del tiburón es "típico" de la mayoría de los peces, y consiste de varias regiones. El seno venoso es una bolsa de paredes delgadas que recoge la sangre venosa proveniente de todo el cuerpo y desemboca en el atrio, o aurícula, de paredes más musculares, que al contraerse impulsa la sangre al ventrículo. El ventrículo es la porción más musculosa del corazón. Sus contracciones impulsan la sangre al cono (o tronco) arterial (también muscular), que se continúa como la aorta ventral. Esta arteria lleva la sangre a los filamentos branquiales, donde se oxigena; después de pasar por las branquias la sangre es recogida principalmente por la aorta dorsal, que la lleva a regar prácticamente por todo el cuerpo.

Respiración

El concepto popular es que los seres terrestres (como nosotros) respiran aire y los acuáticos (como los peces) respiran agua. Esto es sólo *relativamente* cierto, pues ambos respiran *oxígeno*. Los peces, en general, necesitan extraerlo del agua, donde se encuentra considerablemente menos concentrado que en el aire. Aunque muchos peces son también capaces de "respirar aire", la respiración más generalizada se realiza en el agua, por medio de branquias (o "agallas").

Existen varias estructuras respiratorias accesorias a las branquias, tales como la vejiga gaseosa, el pulmón, la piel, la mucosa bucofaríngea, otras partes especializadas del tubo digestivo, ciertos filamentos especializados, pseudobranquias y árboles respiratorios. Más adelante trataremos algunos de éstos.

Sin entrar a los detalles de la anatomía de las branquias y las estructuras que bombean el agua a través de ellas, puede decirse que las branquias son estructuras filamentosas que "filtran" el agua; el oxígeno (O₂) disuelto en ella entra a los capilares que vascularizan los filamentos branquiales y es transportado por la sangre a todo el cuerpo. En algunos casos el transporte se realiza por difusión y, en general, por la hemoglobina de los glóbulos rojos. Además de atrapar el oxígeno, los filamentos branquiales sirven para eliminar anhídrido carbónico (CO₂) y otros productos de excreción, como amoníaco.

Sólo en pocos casos el agua destinada a las branquias entra por las fosas nasales; en los demás entra por la boca. Luego es bombeada a través de las branquias y sale al exterior por las aberturas branquiales. Estas generalmente son dos, una a cada lado, pero el número varía desde una sola (como en *Synbranchus*) hasta cinco, seis o siete pares en las lampreas y peces cartilaginosos.

La respiración aérea se encuentra bastante generalizada en algunos grupos de peces, y se lleva a cabo gracias a estructuras diversas. Algunos ejemplos:

LA VEJIGA GASEOSA: Ya mencionamos esta estructura peculiar como órgano hidrostático (pág. 7). En muchos peces (llamados fisóstomos) la comunicación con el tubo digestivo anterior persiste, y el pez puede tragar bocanadas de aire, forzándolas a la vejiga. Una parte de ella, al menos, se encuentra muy vascularizada, y los capilares toman el oxígeno del aire (y posiblemente también elimina el CO₂). Un pez nicaragüense con respiración de este tipo es el gaspar, *Atractosteus*.

PULMÓN: Se asemeja a la vejiga gaseosa abierta, y las diferencias que existen se basan principalmente en el desarrollo embrionario y en que el pulmón se abre en la parte ventral (no dorsal como la vejiga gaseosa) del tubo digestivo. Pero la mecánica de extracción de aire es esencialmente idéntica a la anterior. El pulmón se encuentra en los llamados peces pulmonados de Australia, Africa y Sudamérica (orden dipteriformes, o dipnoos).

ARBOL RESPIRATORIO: Es una extensión de la cavidad branquial en forma de uno o más sacos ramificados y altamente vascularizados, en cuyas paredes se realiza la absorción del O₂. Se encuentran en algunos bagres de la familia *Clariidae*. Una estructura muy semejante, también ramificada (llamada *laberinto*), pero de diferente origen, se encuentra en percas de la familia *Anabantidae*.

DIVERTÍCULOS: Son evaginaciones de la boca o de la cavidad faríngea que también se vascularizan permitiendo la absorción de O₂. Se encuentran en varias especies (ninguna en Nicaragua) no necesariamente relacionados entre sí.

Aunque en general la respiración no-branquial es accesoria a la branquial, puede significar la diferencia entre la vida y la muerte para peces que la poseen. No sólo les permite vivir en aguas estancadas o de bajo contenido de O₂ que otros peces no pueden tolerar; les permite salirse del agua, al menos durante corto tiempo, para buscar alimento, o para abandonar un habitat inadecuado y buscar otro donde prosperar. Es en síntesis de gran valor en la supervivencia de los individuos, y de las especies.

Sistema Urogenital

La asociación de los órganos de excreción (o urinarios) con los reproductores (o genitales) se denomina sistema *urogenital*. Los riñones son dos estructuras alargadas, situadas en la cavidad del cuerpo, bajo la espina dorsal. Cada riñón tiene su propio conducto (que puede fusionarse posteriormente) y puede comunicar directamente al exterior, terminando en la cloaca, o desembocar en un seno, o una vejiga urinaria. Son de dos tipos principales, llamados pronéfricos y mesonéfricos.

Las funciones principales de los riñones son la regulación del agua en el cuerpo y la excreción de varios desechos metabólicos extraídos de la sangre. Ambas funciones varían de acuerdo con el medio en que viven los

peces. Los de agua dulce viven en un medio hipotónico,² por lo que los riñones eliminan mucha agua y conservan las sales: su orina es copiosa y diluída. Los peces marinos, que viven en un medio muy salino (hipertónico), necesitan conservar agua y eliminar sales: su orina es escasa y concentrada. La morfología de las unidades renales (glomérulos) varía de acuerdo con la composición de la orina que producen.

No toda la excreción de sales se realiza en los riñones. Los peces marinos excretan cloruros en la superficie de las branquias (peces óseos) o por medio de la glándula rectal, o digitiforme (elasmobranquios). En peces dulceacuícolas las branquias *absorben* sales.

El principal producto del metabolismo de las proteínas es el nitrógeno, y los peces lo eliminan en dos formas diferentes. Los de agua dulce producen amoníaco; puesto que éste es un compuesto muy tóxico, es necesario eliminarlo muy diluído en agua (peces *amonotélicos*). Los peces de agua salada no pueden darse el lujo de eliminar tanta agua, por lo que necesitan transformar el nitrógeno en *urea*, la cual es menos soluble y menos tóxica; sin embargo para esta transformación necesitan utilizar mucha más energía que para sintetizar amoníaco.

Las glándulas reproductoras son los ovarios de las hembras, y los testículos. Los sexos generalmente están separados en los adultos, pero hay muchas especies hermafroditas y algunas partenogénicas.

La mayoría de los peces expulsan los óvulos y los espermatozoides al exterior y la fertilización es externa. Se conocen, sin embargo, numerosos casos de fertilización interna realizada por medio de órganos intromitentes especializados, generalmente derivados de las aletas pélvicas o anal. Los huevos pueden salir al exterior ya fecundados (y hasta encapsulados) o desrollarse dentro de la hembra (¡o aún del macho!) y emerger una vez pueden valerse por sí solos.

² Respecto a la concentración de iones en su sangre, y protoplasma en general.

II

SU MEDIO AMBIENTE: AGUA DULCE, SALADA Y SALOBRE

La *salinidad* del agua se mide con respecto a la cantidad de materiales disueltos en ella. El agua salada del mar tiene, como promedio, unas 35 partes por mil (3.50/00), de solutos, mientras que el agua dulce tiene tan sólo 0.20/00 ó menos aún. Una parte importante de esos solutos son las sales. La más común es la sal de sodio (cloruro de sodio), que es unas 10 veces más común que cualquier otra en el mar; sin embargo hay otras sales, como de magnesio, calcio o potasio, que en situaciones locales pueden ser más abundantes que en el mar. Sobra decir que son estas sales las que dan el sabor salado al agua. La salinidad del agua es un factor de gran importancia en la distribución de los peces.

Aunque la diferencia entre las aguas dulces y saladas es enorme, en términos de sólidos disueltos, no siempre es fácil decir si un cuerpo de agua es dulce o salado. O, lo que es más difícil, decir si un pez es dulceacuícola o no. Hay una enorme gama de valores que van entre los dos extremos de agua típicamente dulce a típicamente salada. Esto es especialmente obvio en los ríos, en las regiones cercanas al mar, o esteros, donde el agua dulce se mezcla con la salada, convirtiéndose en agua *salobre*. El agua salobre —con valores intermedios de salinidad— alberga peces dulceacuícolas, peces marinos, y peces propios, llamados *estuarinos*. Al estudiar la fauna de un río cualquiera resulta difícil trazar un límite del agua dulce, salobre y salada, ya que por lo general la salinidad varía no sólo con la proximidad al mar, sino que con la época del año y con el ritmo de las mareas.

Resulta difícil, pues, trazar los límites de cuales especies han de incluirse en un libro sobre peces de agua dulce, y lo es más aún cuando hay especies que migran de las aguas dulces a las saladas, y viceversa. Para usar un ejemplo bien conocido de todos, puede tomarse el caso de “nuestro” tiburón (*Carcharhinus leucas*). Nadie dudaba que se trataba de una especie dulceacuícola al encontrarlo en el Gran Lago. Pero el mismo ejemplar podría haberse encontrado, unas semanas antes, en el Océano Atlántico, y nadie hubiera dudado que se trataba de una especie marina.

Para fines zoogeográficos, los peces dulceacuícolas se han dividido en tres grupos. Los peces *primarios* se encuentran solamente en agua dulce y son incapaces de tolerar aguas salobres. Los *secundarios* son capaces de tolerar agua salobre y aún salada, aunque normalmente se encuentran en agua dulce; los *periféricos* son aquellos de origen marino que con frecuencia se encuentran en agua dulce o salobre.¹ Esta clasificación ha sido aceptada por muchos años, aunque se ha visto que hay especies que no caben fácilmente en ninguna de estas categorías.² También se ha propuesto usar una clasificación de cuatro categorías, que ha sido usada para los peces hondureños.³ Las categorías, con *algunos* ejemplos, se detallan en el Cuadro I.

Estas clasificaciones se basan en que los límites de tolerancia de los peces al agua salada son variables. Las especies capaces de tolerar muy poca variación de los sólidos disueltos se denominan *estenohalinas* (estrictamente dulceacuícolas o estrictamente marinas). Las que pueden tolerar grandes cambios de salinidad (y pasar de agua dulce a salada o viceversa) se denominan *eurihalinas*.

En este libro he incluido especies dulceacuícolas primarias, secundarias y periféricas. Sin embargo, también he incluido algunas típicamente marinas, que con alguna frecuencia se encuentran en aguas salobres o casi dulces, aunque no se haya establecido que sean habitantes "permanentes" de ese medio. Puesto que el énfasis principal del libro es como guía de identificación, he preferido "pecar por exceso y no por defecto" cuando ha sido necesario decidir si incluir una especie o no. Este libro puede usarse, pues, con máxima precisión en aguas dulces tales como lagos, lagunas y ríos en sus regiones más remotas del mar; es también utilizable en los ríos con influencia marina; es menos útil, y debe usarse con mucha cautela, en esteros y lagunas costeras. Aun en estas regiones, sin embargo, puede ser útil al nivel de familias, puesto que todas están ilustradas y descritas con cierto detalle.

CUADRO I

*Clasificación provisional de peces dulceacuícolas según Martín (1972)³
con algunos ejemplos nicaragüenses.*

I. Especies de agua dulce (estenohalinas).

I-A. Estrictamente de agua dulce.

1. SUBDIVISIÓN PRIMARIA:

Brycon guatemalensis
Gymnotus cylindricus
Hyphessobrycon tortuguerae
Rhamdia spp.
Roeboides guatemalensis

¹ Myers, G. S. 1938. *Ann. Rept. Smithsonian Inst.*, for 1937, pp. 339-364. Darlington, *Zoogeography: The Geographic Distribution of Animals*. Wiley & Sons, New York, 675 pp.

² Darnell, R. M. 1962. *Publ., Inst. Mar. Sci., Univ. Texas*, 8: 299-365. Loftin, H. G. 1965, *Tesis doctoral inédita*, Florida State University.

³ Martín, M. 1972. *Tesis doctoral inédita*, Univ. Southern California.

2. SUBDIVISIÓN SECUNDARIA:

Alfaro spp.
Anableps dowi
Cichlasoma (algunas)
Heterandria bimaculata
Phallichthys amates
Poecilia (algunas)
Poeciliopsis (algunas)

I-B. Facultativamente en aguas salobres (hasta 5 0/00 de salinidad)

Astyanax fasciatus
Belonesox belizanus
Gambusia nicaraguensis
Herotilapia multispinosa
Atractosteus tropicus
Synbranchus marmoratus

II. Especies periféricas (eurihalinas)

Agonostomus monticola
Anguilla rostrata
Arius spp.
Carcharhinus leucas
Centropomus spp.
Citharichthys spp.
Dormitator spp.
Eleotris spp.
Gobiomorus spp.
Joturus pichardi
Melaniris guatemalensis
Mugil spp.
Oostethus lineatus
Pomadasys spp.
Pristis pectinatus
Pristis perotteti
Pseudophallus starksi, P. mindii

III

SISTEMATICA Y NOMENCLATURA ZOOLOGICA

Supóngase que tomamos una buena cantidad de animales y los colocamos en una gran mesa. Podemos de inmediato ver que algunos de ellos son a la vez parecidos entre sí y diferentes a los demás; entre los parecidos puede haber dos o más que son casi idénticos, pero que difieren de otros en menor grado. Si nos tomamos la molestia de agrupar los animales parecidos en una parte de la mesa y los separamos de los que menos (o no) se les parecen, estaremos haciendo algo básicamente sistemático; si luego tomamos los diferentes grupos y les ponemos nombres diferentes, estaremos haciendo un trabajo básicamente taxonómico. La nomenclatura no es sino la aplicación de nombres a los diferentes grupos de animales y plantas.

Por supuesto que la sistemática y la nomenclatura no son disciplinas tan simples, ni tan claramente separables; por el contrario, pueden traslaparse y ser sumamente complejas, gobernarse por criterios altamente técnicos, leyes y reglas sumamente elaboradas, pero no es necesario que entremos en demasiado detalle.

Si consideramos la enorme cantidad de especies conocidas de plantas y animales (que pasan de muchos cientos de miles) veremos la necesidad de que cada una tenga un nombre único y propio (nomenclatura) para usarlo como una "agarradera" para estudiarlo posteriormente; si quisiéramos conocer a todos los animales (al menos morfológicamente), tendríamos que pasar años enteros escribiendo o leyendo sobre sus características externas y a nada llegaríamos. Si lo hiciéramos, sin embargo, veríamos que muchas características, no sólo externas sino también internas, son comunes a muchos de ellos. Si agrupamos (sistemática) a todos los animales que tienen pelo, o que tienen plumas, veremos que sus características comunes son más abundantes y más consistentes que si agrupamos digamos, a todos los que viven en el agua, o a todos los que tienen membranas entre los dedos.

Los animales se dividen en unos 20 a 25 grupos principales, o filos (*Phyla*), según autores diferentes. Estos filos se subdividen (según las similitudes y diferencias entre sus miembros) en grupos cada vez más pequeños, el menor de los cuales es la especie.

Por ejemplo:

Filo
 Clase
 Orden
 Familia
 Género y
 Especie,

en ese orden; aunque estas son las categorías consideradas como “principales” hay muchas más, reconocibles por los sufijos *supra-* (o *super*) (sobre) o *sub-* (bajo). Sub-filo, Superorden, Subespecie, etc., indicando su parentesco con otro grupo. Se considera, sin embargo, que la unidad básica de la clasificación zoológica es la especie.

CONCEPTO DE ESPECIE. Por increíble que pueda parecer, este concepto aún no ha sido definido satisfactoriamente y existen numerosas diferencias de opinión entre las diferentes autoridades. Podemos, sin embargo, decir que *especie es el máximo número de individuos que proceden de antepasados comunes, que poseen características comunes a ellos y distintas a los demás y que pueden cruzarse entre sí produciendo descendencia fértil.*

La diferencia de opiniones radica principalmente en la *aplicación* de este concepto. Si encontramos, por ejemplo, dos fragmentos del fémur de un animal que vivió hace varios millones de años, ¿cómo podemos saber si las diferencias entre ambos huesos son debidas a diferencias en edad, tamaño o sexo, o si sus fallecidos dueños hubieran sido capaces de reproducirse originando descendencia fértil? Por otro lado tenemos el fenómeno de hibridación, por el cual dos especies (y aún géneros) pueden producir (y de hecho producen) descendencia fértil (híbridos naturales). Modernamente, sin embargo, el concepto antes enunciado de especie es bastante aceptable y cada día se elaboran métodos y técnicas más sofisticadas para decidir con mayor precisión cuáles son los límites de una u otra especie.

Una subespecie puede considerarse como *una especie incipiente*. Es una población de individuos que se ha separado de la línea principal de la especie, geográfica, etológica, ecológica, o fisiológicamente, acumulando características genéticas comunes (escasas o ausentes en las restantes poblaciones de la misma especie) pero no lo suficiente para ser genéticamente incompatibles. El uso de subespecies no es ni requerido ni aceptado universalmente; unos tienden a ignorarlas o a considerarlas como inútiles, mientras que otros tienden a aumentar su número, dándole carácter subespecífico a poblaciones cada vez más pequeñas.

Un “grupo de especies” consiste en una o más especies del mismo género que comparten varias características por las cuales difieren de las restantes especies de ese género. El “grupo de especies” es más o menos equivalente al subgénero, pero no tiene categoría taxonómica formal, ni se considera que sea un grupo natural como está supuesto a ser el género; es más bien un concepto usado para fines prácticos, como para fraccionar géneros grandes en dos o varios grupos y poder estudiar éstos luego con mayor facilidad.

CONCEPTO DE POBLACIÓN. Este concepto modernamente tiene una importancia escasamente menor que el de especie y es casi igualmente difícil de definir con prioridad; es más aplicable en la práctica que en teoría y está basado en ciertas similitudes genéticas, en la posibilidad de entrecruzamiento y en el aislamiento geográfico. Idealmente “una población consiste de un pequeño grupo de individuos claramente separados de otros indivi-

duos de la especie por una barrera física. Ejemplos de estas poblaciones aisladas serían aquellas islas del mar, oasis en el desierto, cimas de montañas, y similares. El término de población según se usa en literatura taxonómica y de especiación, en la mayoría de los casos, se refiere a una “población local”; o sea, la suma de individuos de la misma especie, de una misma localidad potencialmente entrecruzables” (Mayr 1964).

INDIVIDUOS. Un individuo es, simplemente, *un representante de una especie cualquiera*. A veces significa lo mismo que “ejemplar” para quienes utilizan el término de “individuo” sólo para miembros de la especie humana. Un individuo (o ejemplar) una vez ha sido colectado, preservado y catalogado frecuentemente se llama *especimen*.

VARIACIÓN. Las diferencias que pueden presentarse entre los individuos de una misma especie o subespecie son debidas a la *variación*, y el estudio de ésta tiene mucho mayor importancia ahora que hace un siglo o dos, cuando las especies casi inevitablemente estaban basadas en un solo espécimen. Actualmente tratan de conocerse los límites de variabilidad de la mayoría de las especies, por lo que se requieren grandes colecciones, o *series*. Idealmente sería necesario conocer todos los individuos de una especie para determinar estos límites, pero sería algo evidentemente impráctico. Actualmente se acepta que una serie de cincuenta individuos o especímenes constituye una *muestra* estadísticamente aceptable, pero en muchos casos se utilizan muestras mayores.

Hay una casi infinidad de “tipos” de variación que hasta ahora no han sido satisfactoriamente clasificados. Una división simple y quizás tan buena como cualquiera otra, es la de agruparlos en *variación individual* y *variación de poblaciones*.

La *variación individual* puede encontrarse entre dos o más individuos de una misma especie, e incluye varias categorías menores divisibles en dos grupos:

Variación fenotípica (no genética), incluye la variación ontogenética (diferencia entre individuos jóvenes, adultos y viejos), variación estacional (cómo cambian los individuos del invierno al verano o al otoño, etc.) y variación ecofenotípica (algunos animales varían según el medio ambiente en que viven).

El otro grupo es el de *variación genotípica*, o hereditaria (caracteres transmisibles de padres a hijos); incluye variación (o dimorfismo) sexual (diferencias entre machos y hembras) y variación genética individual (diferencias entre individuos de la misma edad y sexo durante la misma estación del año en el mismo hábitat, localidad geográfica).

Por otra parte, la *variación entre las poblaciones*, o grupos, estudia la variación entre los individuos de una población en comparación con los de otra y otras poblaciones.

En general la variación puede encontrarse no sólo en la morfología de los individuos, sino que además en casi cualquier característica imaginable, incluyendo los ciclos de vida, etología (comportamiento), ecología (relación) (entre los individuos y su medio ambiente), fisiología (funcionamiento físico-químico del organismo) y así sucesivamente. Mayr (1964) presenta una excelente sinopsis de los tipos de variabilidad, que se recomienda al lector interesado en este tema.

ESPECIACIÓN. La idea de que todas las especies fueron creadas más o menos simultáneamente y más o menos como actualmente se conocen (o “Crea-

ción Divina”), subsiste solamente en mentalidades atrasadas, mal informadas, o reaccionarias. Modernamente se sabe que una especie cualquiera puede originar otra, y el proceso por la cual se origina se denomina *especiación*. Ya dijimos que las subespecies son especies incipientes; o sea que éstas una vez han permanecido aisladas por un tiempo suficiente (aunque geológicamente pueda considerarse como “relativamente breve”) pueden tener una composición genética lo suficientemente diferente como para considerarse específicamente distintas.

Si las especies se originaron debido al aislamiento geográfico de diferentes poblaciones y después desaparece la barrera geográfica entre ellas, el territorio ocupado puede ampliarse y traslaparse sin que se produzcan híbridos. Se dice, entonces, que la especiación ha sido geográfica. Por supuesto que no es estrictamente necesario que ocurran fenómenos geológicos para que la distribución de dos especies se traslape luego, ni es necesario que ocurra un traslape para determinar si dos poblaciones son específicamente diferentes, pues pueden realizarse varios tipos de estudios experimentales, incluyendo inseminación artificial, para determinarlo. Sin embargo, la especiación geográfica debido a factores geológicos, es una de las mejores conocidas y posiblemente sea típica.

Una especie que habita una gran extensión de terreno puede diferenciarse en dos o más subespecies que podrían llegar a ser nuevas especies más tarde, *sin estar necesariamente aisladas*. No es bien conocido cómo ocurre este proceso, pero es concebible que los individuos de una localidad *A* tengan menor contacto genético (entrecruzamiento) con los de la localidad *Z* (la más lejana a *A*) que con la localidad *B* (la más cerca a *A*) especialmente si entre *A* y *Z* hay una o más barreras que, aunque no impidan totalmente el contacto genético entre *A* y *Z*, lo disminuyen efectivamente. Cuando ocurre esta forma de subespeciación por lo general se encuentran *zonas de intergradación*, donde los individuos poseen una mezcla de las características de dos o más subespecies vecinas.

Los párrafos que anteceden incluyen solamente unos cuantos conceptos que pueden ser de utilidad al neófito en la sistemática y de ninguna manera constituyen “la última palabra”. Al estudiante más serio se recomiendan las obras citadas en la Bibliografía General, parte III, para ahondar en el tema.

Nomenclatura Zoológica

Una vez teniendo los grupos de animales podemos proceder a darles nombres, y para que haya nombres tiene que haber un lenguaje.

“Como en todos los lenguajes, la nomenclatura zoológica refleja la historia de los que lo produjeron y es el resultado de varias prácticas conflictivas. Parte de nuestro uso de la nomenclatura ha sido el resultado de ignorancia, vanidad, insistencia obstinada en seguir predilecciones individuales y mucho, como en el lenguaje en general, de costumbres nacionales, orgullos y prejuicios. El lenguaje ordinario crece espontáneamente en direcciones innumerables; pero la nomenclatura biológica tiene que ser una herramienta exacta que transmita un significado preciso a todas las personas en todas las generaciones”.

“Linnaeus originó nuestro concepto moderno de nomenclatura biológica, pero en ese período no existía ni la sospecha

de que millones de substantivos y de pares de substantivos contribuirían al Neolatín en los dos siglos siguientes. No reconocían principios obligatorios que guiaran la aplicación de los nombres. Quizás las dificultades que más temprano surgieron fueron debido a los esfuerzos por mejorar los nombres anteriores, porque hasta el reconocimiento del principio de prioridad fue inicialmente acremente combatido o aplicado sólo a medias... (Bradley 1964, traducción libre)".

La nomenclatura zoológica es independiente de la nomenclatura botánica, y tiene como punto de partida el 1º. de Enero de 1758, la fecha convencionalmente asignada a la publicación de la décima edición del libro *Systema Naturae* de Linnaeus (Art. 3).

Cualquier nombre publicado antes de esta fecha no está disponible. Cualquier nombre publicado en 1758 o después puede tener validez si está de acuerdo con las reglas de nomenclatura zoológica.

NOMENCLATURA ZOOLOGICA. "La nomenclatura zoológica es un sistema de nombres científicos aplicados a grupos taxonómicos de animales (llamados taxa; singular: taxón) conocidos como existentes o fósiles en la naturaleza. Al código concierne nombres tales como familiares, genéricos o específicos. Los nombres dados a conceptos hipotéticos, a ejemplares teratológicos o híbridos como tales, o a formas infrasubespecíficas como tales a los nombres propuestos para otro uso diferente del taxonómico, quedan excluidos" (Art. 1).

PRIORIDAD. Cuando dos o más nombres publicados después de 1757 pertenecen a una misma especie el nombre de mayor antigüedad debe aplicársele y los restantes deben considerarse sinónimos menores. Esto se conoce como "Ley de Prioridad" (Art. 23) y es uno de los principios más importantes de la nomenclatura, pero tiene algunas excepciones.

Por ejemplo, si un nombre no ha sido usado por cincuenta años o más se considera *nomen oblitum* o "nombre olvidado", y no debe ser usado más. Si dos nombres han sido publicados simultáneamente para el mismo taxón (sinónimos) o dos nombres idénticos han sido simultáneamente propuestos para dos taxa diferentes (homónimos) su prioridad relativa (o sea cuáles nombres serán válidos) debe ser determinada por el primer revisor (Art. 24). El término "primer revisor" debe ser interpretado rigidamente.

Cuando un nombre no olvidado aún pero casi desconocido se descubre como sinónimo anterior de una especie cuyo nombre es ampliamente usado en la literatura científica, es preferible continuar usando el nombre más joven, solicitando a la Comisión Internacional de Nomenclatura que el sinónimo más antiguo sea suprimido.

VALIDEZ. Un nombre publicado después de 1757 debe satisfacer ciertas condiciones para ser válido o estar disponible para uso posterior. Debe ser un nombre en latín, latinizado o que pueda tratarse como una palabra latina: debe ser binominal (estar compuesto de dos nombres) en el caso de especies, y uninominal en el caso de categorías superiores. Debe haber sido publicado en forma no anónima (tiene que haber sido firmado si ha sido propuesto después de 1951) con una fecha precisa. La publicación, para que sea aceptable, debe tener ciertas características (de otra forma el nombre se convierte en un "nombre mudo"); cantidad de ejemplares publicados, disponibilidad de la publicación y características de descripción. Una descripción debe incluir un párrafo que resuma los caracteres que diferencian el taxón o referirse a alguna publicación donde aparezcan estas dife-

rencias; un nuevo nombre puede proponerse como substituto de un nombre ya existente si éste es homónimo o inválido.

AUTOR. El autor (o los autores) de un nombre científico es aquel que por primera vez propone el nombre en una publicación científica. Si el nombre es luego justificadamente enmendado por otra persona, el autor siempre será el mismo. No es requerido, pero sí recomendado, citar el nombre del autor con el nombre científico, pues aquél no forma parte de éste.

TIPOS. Cuando uno describe una especie nueva para la ciencia, y le da nombre, la descripción está basada en un individuo (o en su obra) o espécimen. Cuando un género es nuevo, su tipo (o género-tipo) es una especie; cuando es una familia, su tipo será un género y así sucesivamente. "El tipo representa un estándar de referencia que determina la aplicación de un nombre científico. Núcleo del taxón y base de su nombre, el tipo es objetivo y no cambia, mientras que los límites del taxón son subjetivos y susceptibles de cambio" (Art. 61, en parte).

Al describir la especie como nueva deben designarse uno o más tipos (especímenes tipo) indicando su procedencia y localización actual (en qué museo, institución o colección se encuentran a la fecha de publicación). Hay varias categorías de tipos de acuerdo con sus características.

Cuando la descripción de una nueva especie se basa solamente en un ejemplar, éste se denomina *holotipo*. Cuando se basa en varios, pero no se designa un holotipo, toda la serie se denomina sintípica y los especímenes son *sintipos*. Además del holotipo pueden designarse *paratipos*: individuos o especímenes en los que se ha basado la descripción pero que no han sido designados holotipos. *Alotipo* es un ejemplar del sexo opuesto al del holotipo, y es especialmente importante en especies con marcado dimorfismo sexual. *Topotipo* es cualquier individuo colectado en la misma localidad que el holotipo (o sea en la *localidad típica* o *terra typica*). Si el holotipo se ha perdido o se sabe que ha sido destruido un revisor puede designar un nuevo tipo que se llamará *neotipo*. El holotipo y todos los demás especímenes típicos se denominan conjuntamente *hipodigmo*.

NOMBRES CIENTÍFICOS. Una especie cualquiera puede tener uno o más nombres vernáculos (populares o vulgares) o bien un sólo nombre vernáculo puede usarse al referirse a varias especies. Un nombre científico, por el contrario, sólo puede y debe aplicarse a una especie, y la mayoría de los esfuerzos de los taxónomos se centran en que todas y cada una de las especies (tanto de plantas como de animales) tenga un nombre científico, y uno solamente. Esto le da una ventaja única sobre cualquier tipo de nomenclatura y, hasta los biólogos que estudian aspectos más "vitales" de los organismos, deben saber reconocerlos por sus propios nombres científicos. Aplicar un nombre nuevo a una especie, o describirla ("bautizarla") no es una tarea fácil ni simple, sino que está gobernada por los principios sistemáticos y las leyes de nomenclatura. Ningún principiante debe, pues, "bautizar" nuevas especies a la ligera sin ser aconsejado por un experto en el ramo.

El nombre científico de una especie consta de dos palabras, el género y la especie. Ambas palabras, al ser impresas deben ir en letra *cursiva* (subrayada, en manuscrito) y en minúscula a excepción de la primera letra del género. Cuando se usa también la designación subespecífica debe también ir en cursiva minúscula. El apellido del autor del taxón es opcional, pero al usarse debe imprimirse en caracteres corrientes, no en letra cursiva.

IV

ORIGEN DE LOS PECES DE NICARAGUA¹

Puesto que Nicaragua es un país joven —geológicamente hablando— no es razonable esperar que toda su fauna ictiológica se haya originado aquí mismo. Tiene, por tanto, que haberse originado en alguna otra parte y haber invadido nuestro territorio en tiempos relativamente recientes. La *Biogeografía* es una ciencia que estudia la distribución geográfica de los organismos —plantas y animales— y los biogeógrafos se encargan de interpretar las distribuciones (presentes y pasadas) en función de factores geológicos, geográficos, y ecológicos. La paleontología nos dice que en épocas pasadas (antes del Cretácico, o sea hace unos 100 millones de años) Nicaragua (y la mayor parte de la América Central) no se había formado aún, y no fue sino hasta finales del Cretáceo o principios del Paleoceno (hace unos 60 millones de años) que comenzó a formarse, por lo que hasta entonces no podrían existir peces de agua dulce en esta región. La historia de nuestros peces es, pues, necesariamente reciente.

Conociendo la distribución actual de los peces que se encuentran en aguas nicaragüenses puede inferirse cuál ha sido el origen de cada especie, o por lo menos de cada grupo principal. Generalmente —pero no siempre— se cree que un taxón se ha originado en la región donde actualmente reside su mayor número de especies y/c de individuos. Por ejemplo, los gaspares (familia *Lepisosteidae*) son muy abundantes en América del Norte, donde se encuentran varias especies. Estudiando el mapa de su distribución veremos que al dirigirse hacia el sur tenemos cada vez menos especies hasta que —al llegar a Nicaragua— sólo hay una (o a lo sumo dos), la cual no llega más allá de Costa Rica. Asumimos, pues, que los gaspares de Nicaragua se originaron de una especie que provino del norte y se estableció aquí. El caso contrario ocurre con los gimnotos (familia *Gymnotidae*); en Sudamérica hay muchos géneros y numerosas especies, cuyo número va disminuyendo al dirigirse hacia el norte hasta el punto que sólo una especie se encuentra en Nicaragua, y la familia apenas llega al sur de México.

¹ Esta sección fue escrita tomando libremente la información contenida en los siguientes trabajos: Bussing, W. A. en Thorson, T. B., 1976, pp. 157-175; Miller, R. R., *Copeia* 1966: 773-802; Myers, G. S., *Copeia* 1966: 766-773 y Villa, J. (1968) *Encuentro*, 1 (4): 202-214 y pp. 191-196 en Thorson, T. B., 1976.

Del mismo modo puede inferirse que el *Gymnotus* nicaragüense se derivó de gimnotos provenientes del sur. Estos dos casos —sumamente simplificados— pueden usarse como ejemplos de invasión “por tierra”. O sea, que ambas especies son dulceacuícolas (aunque el gaspar puede tolerar agua salada y frecuente aguas salobres) y consecuentemente no pudieron atravesar grandes trechos del mar, sino que tuvieron que “viajar por tierra”, usando (1) los cuerpos de agua dulce (lagos, ríos) continentales, o (2) atravesando pequeñas fajas de mar para llegar de una isla a otra, o (3) de tierra firme a insular (o viceversa) para radicarse en las aguas dulces, ya sea continentales, o insulares.

Este tipo de “viaje por tierra” se contrasta con el “viaje por mar” que practican especies marinas o, al menos, especies que pueden tolerar (aunque sea temporalmente) el agua salada. Puesto que el mar es un ambiente mucho más homogéneo que el agua dulce, las especies marinas pueden viajar con mucha más facilidad que las dulceacuícolas, por lo que su distribución (en general) es mucho más amplia. A diferencia de las especies dulceacuícolas, los continentes, o el agua dulce, son barreras que impiden su distribución. Así, por ejemplo, una especie hipotética que se haya originado recientemente (digamos, hace sólo un millón de años) en el Océano Atlántico, debido al istmo centroamericano no puede invadir el Pacífico. Para invadirlo tendría que viajar, digamos, hacia el sur y cruzar el Estrecho de Magallanes, pero otros factores se lo impedirían. Por ejemplo, probablemente la especie no podría tolerar las bajas temperaturas del extremo sureño. Aún en el caso artificial —creado por el hombre moderno— del Canal de Panamá, el cual permite el paso de barcos (y con ellos una buena cantidad de agua) de un océano al otro, la migración interoceánica de peces estrictamente marinos se ve restringida porque parte del Canal es de agua dulce —o al menos dulce— que los peces marinos no son capaces de tolerar.

La salinidad del agua y la presencia o ausencia de islas o continentes son apenas dos de los factores que influyen en la distribución de los peces y los menciono aquí por ser tan evidentes. Sin embargo existen muchos más, tal vez menos obvios. Ya mencionamos la temperatura, que impide el paso de peces estenotérmicos. Otro factor es la disponibilidad de habitats adecuados (una especie de aguas limpias, rápidas, frías y con alta tensión de oxígeno no prosperará en el Lago de Nicaragua); la permanencia de las masas de agua (si desaparecen durante la época seca); la disponibilidad de los alimentos preferidos, y la competencia de parte de una fauna ya establecida.

Si una fauna ha tenido ya cierto tiempo para adaptarse a un medio acuático y utilizar todos los nichos ecológicos disponibles es muy difícil que una especie invasora —aunque haya superado barreras de salinidad y geografía— pueda prosperar y extender su distribución desplazando de su nicho a una especie existente. Usando una analogía humana podemos pensar en un profesional que llega a un país extranjero donde sobran profesionales de su ramo. Le será difícil prosperar a menos que tenga ciertas cualidades que le permitan competir exitosamente con los profesionales ya establecidos, quitándoles su clientela.

De igual modo, un pez (o un organismo cualquiera, ya que esto se aplica a plantas y animales por igual) invasor, al encontrarse con todos los nichos ecológicos ocupados deberá tener alguna o algunas cualidades que le per-

mitan competir exitosamente, con las especies ya establecidas, por los recursos naturales, que son limitados. Ejemplos de los recursos son: alimento, escondites, espacio vital; ejemplos de cualidades competitivas son: agresividad, ferocidad, posibilidad de utilizar algún recurso no utilizado aún, características reproductivas (cuido de los críos, o enorme cantidad de huevos), rapidez de nado, camuflaje, tolerancia de condiciones críticas (cambios bruscos de temperatura, salinidad, baja tensión de oxígeno, aguas contaminadas, etc.).

El tercer tipo de "viaje" es mucho más simple, aunque artificial. Por ejemplo, existe en Nicaragua una variadísima ictiofauna exótica (extranjera) que ni siquiera consideramos en este libro. Se trata de los "peces tropicales" que encontramos en acuarios comerciales o peceras caseras. Probablemente varias docenas de especies, traídas de diversas partes del mundo, se encuentran en Nicaragua distribuidas en casas particulares. No se han establecido, sin embargo, en nuestras aguas dulces, por tanto, —estrictamente hablando— no son miembros de nuestra ictiofauna. Dos especies exóticas sí se han establecido, y se tratarán más adelante.

Origen de la Ictiofauna

Estos principios básicos y simplificados son suficientes para comprender el origen de los peces de Nicaragua, que puede dividirse en las siguientes categorías:

1) **ESPECIES IMPORTADAS.** Especies que han sido traídas artificialmente en tiempos recientes, con fines comerciales o alimenticios. Además de las especies de "peces tropicales" o de acuarios, dos especies importadas establecidas en nuestras aguas son la "Carpa Israelí" (*Cyprinus carpio*, familia *Cyprinidae*) y la tilapia africana (*Tilapia mossambica*, familia *Cichlidae*). Biogeográficamente hablando no tienen importancia alguna.

2) **ESPECIES MARINAS PERIFÉRICAS.** Estas han invadido el medio dulceacuícola habiéndose originado en el mar. Una enorme proporción de especies nicaragüenses (y centroamericanas en general) son de origen marino, Aproximadamente el 75% de las especies de la costa del Pacífico de Nicaragua pertenecen a esta categoría; la proporción es menor (pero aún así es alta) en los Grandes Lagos y en nuestra vertiente atlántica.

Pueden distinguirse dos subgrupos básicos en esta categoría. Uno de ellos consiste de especies que ya se han adaptado a ser habitantes permanentes del agua dulce, y pueden completar su ciclo vital sin necesidad de tener contacto con el mar. No se sabe aún a ciencia cierta cuáles son todas estas especies, pero por ahora sabemos que el Sabaleta de Chaves (*Dorosoma chavesi*), la sardina (*Melaniris sardina*) y la guabina (*Gobiomorus dormitor* y probablemente *G. maculatus*) son especies estrictamente dulceacuícolas derivadas de especies marinas. Por otro lado, hay especies marinas que entran al agua salobre, y aún dulce, pero necesitan pasar al menos una breve parte de su vida en el mar. Estas están representadas en Nicaragua por un número considerable de especies pertenecientes a las fa-

milias *Anguillidae* (anguilas), *Ariidae* (bagres mareños), *Atherinidae* (sardinias), *Bothidae* (peces planos), *Carangidae* (pampanos), *Carcharhinidae* (tiburones), *Centropomidae* (robálos), *Clupeidae* (sardinias), *Elopidae* (sábalo), *Engraulidae* (anchoas), *Gerreidae* (mojarras mareñas), *Gobiidae* (dormilones y chupapiedras), *Lutjanidae* (pargos), *Megalopidae* (sábalo real), *Mugilidae* (lisas), *Pomadasyidae* (roncadores), *Pristidae* (peces sierra), *Soleidae* (peces planos) y *Syngnathidae* (peces lápiz).

Las especies restantes —que en realidad representan una minoría— pertenecen a los grupos dulceacuícolas *primario* y *secundario*, aludidos en la sección anterior (Cuadro I).

Estos dos grupos son los más reveladores, zoogeográficamente hablando, ya que su distribución está limitada por no poder tolerar agua salada. Según su origen, están divididos en dos grupos muy desiguales.

3) **INVASORES DEL NORTE.** Estas son las especies cuyo origen se cree que está en América del Norte y que se han extendido hacia el sur. Aparentemente las especies norteñas han tenido mucha dificultad en invadir las regiones sureñas (al menos si las comparamos con las especies invasoras del sur). Tres familias (*Catostomidae*, *Ictaluridae* y *Cyprinidae*) no han llegado más al sur de México, y sólo una (*Lepisosteidae*) ha logrado avanzar hasta Nicaragua y Costa Rica.

4) **INVASORES DEL SUR.**² Las demás especies se originaron de invasores sureños. Este grupo también puede subdividirse en dos, de acuerdo con la edad estimada de su presencia aquí. El llamado *Elemento Sureño Antiguo* se considera haber consistido de los primeros peces dulceacuícolas en llegar (aparentemente durante el Cretácico Superior o a principios del Terciario) y ocupar la región, diferenciándose en géneros y especies exclusivas —o prácticamente exclusivas— de la región centroamericana, especialmente de la vertiente atlántica. Estos géneros se enumeran en el Cuadro II.

Los invasores posteriores (*Elemento Sureño Reciente*) no han tenido suficiente tiempo para diferenciarse formando géneros endémicos y su distribución es más amplia, incluyendo (a nivel de género) América del Sur; generalmente se encuentran en ambas vertientes, y se cree que llegaron a Centroamérica, durante el Plioceno (Cuadro II) (página 32).

En Nicaragua —especialmente en la región de los Grandes Lagos— se encontraron especies provenientes de tres regiones diferentes (del norte, del sur y del mar) y ocuparon el territorio estableciéndose en diferentes nichos; debido a su extensión, diversidad de habitats, y ausencia (o escasez) de competencia de parte de especies establecidas, los grupos invasores pudieron prosperar y diferenciarse formando nuevas especies, algunas de ellas prácticamente restringidas a la región de los Grandes Lagos (Fig. 1). O sea, que han sido un foco secundario de evolución y radiación de especies. Debido a que el origen de los lagos es también geológicamente reciente (Bussing² lo estima en medio millón de años) la especiación y radiación no han sido extensas. Comparada con la de peces de otros lagos, de origen también reciente, la evolución de los peces de nuestros lagos tampoco ha sido “explosiva”, sino más bien conservadora.

² Según W. A. Bussing en Thorson, 1976, pp. 157-175.

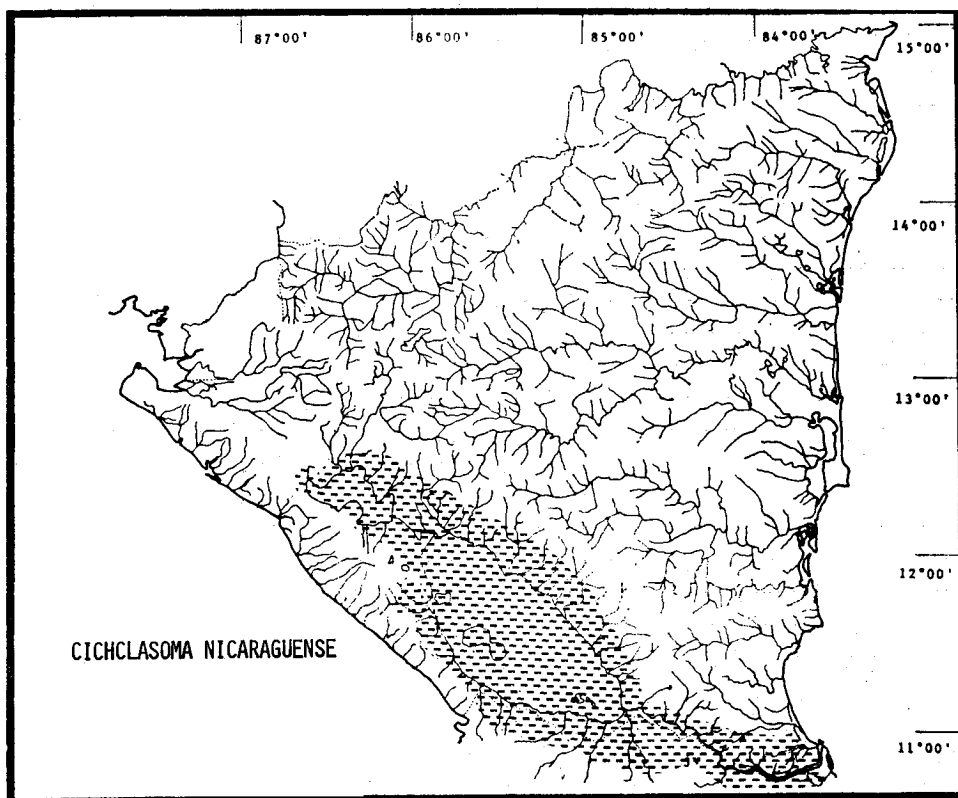


FIG. 1. Distribución en Nicaragua de *Cichlasoma nicaraguense*.

Origen de los Grandes Lagos

Varias teorías han sido propuestas para explicar el origen de los Grandes Lagos de Nicaragua, basadas en la composición de la ictiofauna. La teoría más antigua supone que los Grandes Lagos eran un golfo, o una bahía, del litoral del Océano Pacífico que debido a la actividad volcánica del Pleistoceno superior (o tiempos recientes) fue aislada del mar, y las especies atrapadas en los recién formados lagos fueron adaptándose al agua cuya salinidad disminuía debido a las lluvias. Al llenarse los lagos (debido al agua de lluvia) se derramaban hacia el Pacífico, pero al continuar la actividad tectónica continuó elevándose la separación, hasta que se interrumpió el drenaje al Pacífico; las aguas alcanzaron un nivel de unos 15 metros (al menos) mayor que el actual, rebalsándose hacia el Atlántico, formando el río San Juan. El cauce de éste fue profundizándose cada vez más, vaciando los lagos hasta el nivel actual. Esta teoría fue propuesta por Hayes² en el siglo diecinueve. Se basaba en la creencia errónea que el tiburón del Lago de Nicaragua era más semejante a las especies del Pacífico.

² Hayes, C. W. 199. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 10: 275-348.

Esta teoría fue popular por muchos años a pesar de que no se sabía que, en efecto, en la costa del Pacífico de Nicaragua existen varias especies de peces que sólo se encuentran en los lagos y en la vertiente atlántica, que parecen haber llegado allí vía Lago de Managua. Varios otros autores,⁴ sin embargo, la rechazaron aduciendo que los lagos se formaron gracias a una depresión tectónica (durante el Terciario superior o el Cuaternario) y que nunca estuvieron conectados con mar alguno; que la depresión se llenó de agua proveniente de lluvias y ríos. Puesto que existen evidencias que contradicen ambas teorías clásicas, yo propuse una tercera teoría (en realidad es una síntesis parcial de ambas teorías anteriores),⁵ la llamada *Depresión Nicaragüense* (o *Graben Nicaragüense*) parece ser un hecho; que la cuenca se originó debido a un hundimiento, o desplome tectónico muy extenso, que llegaba hasta el Golfo de Fonseca; el extremo norte fue cerrándose debido al vulcanismo, y la depresión se fue llenando de agua de lluvias, la cual fue diluyendo el agua salada atrapada allí. Los ríos que también contribuían agua a este lago primitivo (llamado "*Gran Lago Nicaragüense*") aportaron también algunas especies de peces (algunos sabaletes y mojarras primitivas) que evolucionaron allí formando nuevas especies autóctonas (como *Cichlasoma nicaragüense*, *C. labiatum*, *Melaniris sardina*, *Dorosoma chavesi*, *Bramocharax bransfordi*, *Astyanax fasciatus*, *Neetroplus nematopus*, *Rhamdia barbata*, *R. luigiana*, etc.). El nivel del Gran Lago Nicaragüense fue ascendiendo progresivamente a lo largo de los años y, al exceder la altura de los diques que lo contenían, se rebalsó principalmente hacia el Atlántico, produciendo el Río San Juan; parece que también, en al menos una ocasión, se rebalsó también en varios puntos del Pacífico (o quedó al menos lo suficientemente alto para constituir allí una ruta de dispersión). El flujo hacia el Caribe al principio fue turbulento y fue progresivamente erosionando el lecho del Río San Juan, con lo cual el antiguo nivel del lago fue decreciendo, y el flujo fue declinando hasta permitir la entrada de especies de más amplia distribución, provenientes de la vertiente atlántica. Estas residieron en la cuenca pero no formaron especies endémicas.

La Barrera de Tipitapa

Durante todo este tiempo el Gran Lago Nicaragüense incluía ambos lagos actuales, de Managua y de Nicaragua, lo mismo que varias otras lagunas actuales (Acahualinca, Nocarime, Xiloá, etc.). Al ir declinando el nivel del antiguo lago, y tal vez también por un levantamiento orogénico en la región de Tipitapa, el Gran Lago Nicaragüense se dividió en dos masas desiguales de agua: los actuales lagos de Managua y de Nicaragua. El Lago

⁴ Wilson, T. C. & W. T. Auer (1942). *Trabajo Inédito* archivado en Servicio Geológico Nacional (Nicaragua). — Zoppis, B. L. & D. del Giudice (1958). *Bol. Serv. Geol. Nac.* (Nicaragua), 2: 33-68.
Lloyd, J. J. (1963). *Mem. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 2: 88-00.

⁵ Villa, J. (1968). *Encuentro. Rev. Univ. Centroamer.*, 1: 202-214.

de Managua, estando más alto que el de Nicaragua, drena sus aguas en éste por medio del Río Tipitapa. El flujo subterráneo es prácticamente continuo, aunque el terrestre sea intermitente. La región de Tipitapa, debido a que el agua no corre sino filtrándose subterráneamente, aunque en una estrecha región (y a otros factores), ha servido como un filtro, o barrera, para los peces provenientes del Caribe.⁶ Las especies de origen marino que aún dependían del mar para su reproducción, o para completar alguna etapa de su ciclo vital, se extinguieron del Lago de Managua al no poder salir hacia el mar (o bien su entrada al Lago de Nicaragua fue posterior a la interrupción del paso de Tipitapa; aún no es posible asegurar cuál de las posibilidades es correcta). Hasta el tiempo presente la barrera ha impedido la colonización del Lago de Managua de parte de varias especies invasoras de la vertiente atlántica; esto explica la diferencia en la composición de la ictiofauna de los Grandes Lagos.⁶

Recientemente (1976) el Servicio Nacional de Erradicación de la Malaria (SNEM) abrió una zanja que comunica los dos extremos del río Tipitapa, pasando por encima de la región por donde el agua se filtraba. Esta zanja se abrió por motivos de salud, ya que las aguas estancadas de Tipitapa servían de criadero de mosquitos. Sin embargo, de nuevo ha puesto ambos lagos en contacto y permite el paso —aunque en forma limitada— de las especies de un lago hacia el otro. Las consecuencias de este paso (aún no se sabe qué permanencia tendrá) *pueden ser muy importantes* y deben estudiarse en el futuro.

Peces de las Lagunas

Algunas lagunas volcánicas que nunca han tenido conexión (como la tuvo Xiloá) con el lago están pobladas de peces. Con la excepción de la Laguna de Masaya la ictiofauna de estas lagunas volcánicas es muy pobre en número de especies; generalmente tres o cuatro especies (*Cichlasoma managuense* y/o *C. dowi*, *C. citrinellum*, un *Poecilia* y un *Melaniris*). El origen de estos peces es muy difícil de explicar. El P. Astorqui⁷ propuso que en la Laguna de Masaya fueron introducidas por los indígenas, en tiempos remotos, con fines alimenticios. La base para esta aseveración está en una cita del historiador Gonzalo Fernández de Oviedo y es posible que, en efecto, algunas especies haya sido introducidas por nuestros aborígenes con fines alimenticios. Sin embargo, esta teoría no es aplicable a todas las especies encontradas en las lagunas volcánicas; en una ocasión anterior⁸ di las razones por las cuales esta explicación no cabe para otras lagunas, y desde entonces han surgido algunas más. Sin entrar en detalles innecesarios re-enunciaré mis argumentos en su contra. Omitiré el caso de la laguna Xiloá, cuya fauna ya ha sido explicada anteriormente.⁸

⁶ Villa, J. en Thorson, T. B. 1976, pp. 191-196.

⁷ Astorqui, I. (1967). *Rev. Conservadora*, 16 (79): 70-71.

⁸ Villa, J. (1968). *Encuentro, Rev. Univ. Centroamer.*, 1: 202-214.

Si bien la introducción voluntaria de parte de nuestros aborígenes podría explicar la presencia de algunas especies de peces en lagunas cratéricas, no puede explicar la presencia de otras. Por tanto, debe existir una explicación alterna. Existe, por ejemplo, al menos una laguna donde no había razón para introducir peces. La laguna Apoyeque, de muy difícil acceso, probablemente nunca tuvo una población indígena importante. El agua es sumamente sulfurosa y salobre, lo que la hace im potable. Esto no sólo habría impedido que se estableciera a sus orillas una población indígena (que bien podría haber escogido establecerse a orillas del Lago de Managua); también, muy probablemente, habría impedido la introducción de los peces, ya que éstos morirían debido a las diferencias de salinidad. Necesitamos asumir, sin embargo, que la composición de las aguas de Apoyeque hace 4,000-5,000 años era esencialmente la misma que la actual, aunque posiblemente —debido a la evaporación y al continuo efecto de las fuentes termales— la proporción de sólidos disueltos era menor que ahora.

¿O no fue así? Tal vez al principio el agua fue dulce, o casi dulce por las lluvias, y al pasar el tiempo, debido al efecto de las fuentes termales, se fue haciendo cada vez más concentrada. De ser así podría haber existido una población indígena y los peces podrían haber sido introducidos; al irse lentamente concentrando los sólidos disueltos, los peces (o al menos unas pocas especies) se habrían aclimatado, y los indígenas habrían buscado aguas más puras. Infortunadamente no lo sabemos, y tal vez no lo sepamos nunca.

La Laguna de Apoyo, cuyas aguas son también actualmente algo salobres, tiene una ictiofauna también empobrecida. Una de las mojarras que se encuentran allí, sin embargo, es endémica de esa localidad. O sea que esa es la única parte del mundo donde se encuentra (existe una población experimental en la Universidad de California en Berkeley). La especie se ha denominado *Cichlasoma zaliosum*.⁹ Si bien existen ciertas dudas de que sea en realidad una especie distinta y endémica (ver comentarios sobre esta especie en la familia *Cichlidae*) no es imposible que lo sea. Al menos, muestra diferencias al ser comparada con las especies más semejantes, *C. labiatum* y *C. citrinellum*. Alejandro Cajina, egresado de la Universidad Nacional Autónoma de Nicaragua, durante varios años ha realizado colecciones en la Laguna de Apoyeque,¹⁰ y ha encontrado que el poecilido local posiblemente también sea una especie nueva, endémica de Apoyeque. Si bien ambos casos son dudosos —o al menos sin comprobación fehaciente aún— señalan que en estas lagunas cratéricas ha ocurrido cierta especiación. Generalmente se asume que son necesarios al menos varios miles de años —generalmente muchos miles— para que una especie origine a otra. De ser así, el origen de estas poblaciones locales debería situarse antes de la presencia del hombre en Nicaragua, lo cual efectivamente excluiría su introducción por los aborígenes.

El vulcanólogo Alain Cressout, que durante varios años ha estudiado los volcanes nicaragüenses, me cuenta que la laguna cratérica del Cosigüina tiene peces. Yo no lo he comprobado, aunque sería de sumo interés hacerlo, ya que la erupción de este volcán ocurrió durante tiempos históricos (1835). De estar, en efecto, esta laguna poblada de peces, su origen sería aún más difícil de explicar.

⁹ Barlow, G. W. & J. W. Munsey, en Thorson, T. B. 1976, pp. 359-369.

¹⁰ Cajina, A. (1977). Tesis en preparación, Univ. Nacional Autónoma de Nicaragua (Managua).

Habiendo descartado (o al menos puesto en duda) la única teoría propuesta hasta ahora para explicar la presencia de peces en estas lagunas tenemos que admitir que no podemos dar otra. Generalmente se acepta que los peces de lagunas aisladas han llegado por uno de dos medios distintos. Se cree, por ejemplo, que las aves acuáticas (patos, garzas, etc.) que visitan estas lagunas pueden llevar entre sus patas, o entre su plumaje, lodo, plantas y huevos de peces. Una de estas aves podría pues, llegar a la Laguna de Masaya trayendo en sus patas huevos de un pez del Lago de Managua —mezclados con el lodo o algas— y éstos quedarían en la laguna, donde se desarrollarían. Si bien esta teoría tiene mucha aceptación no termina de convencerme, para el caso nuestro, aunque por ahora prefiero limitarme a enunciarla como una posibilidad.

Otra teoría alternativa —o complementaria— también muy aceptada es que ocasionalmente ocurren tifones, o tormentas, donde literalmente *llueven peces* y otros animales provenientes de una masa de agua vecina. Si bien por los efectos de la tormenta muchos (tal vez la mayoría) de estos peces llegan muertos, o muy débiles, es suficiente que tan sólo unos cuantos ejemplares sean lo suficientemente resistentes para llegar vivos; éstos, al caer en una laguna, serían capaces (al menos teóricamente) de colonizarla. La popularidad de esta explicación se debe a que este fenómeno ha sido observado muchas veces, y en algunas regiones ocurre con cierta regularidad. Aunque en Nicaragua nunca se ha registrado, esto no indica que no pueda haber ocurrido.

Siempre existe la posibilidad, sin embargo, de que no sean éstas las explicaciones más adecuadas. El campo de la investigación está abierto a cualquier intento en dilucidar el problema.

Provincias Ictiológicas de Centro América

Conociendo la distribución de cada una —o al menos de la mayoría— de las especies que se encuentran en Nicaragua (y en general en América Central) puede verse que hay regiones caracterizadas por grupos de especies que viven juntas, con una distribución ecológica y geográfica muy similar. Estas regiones se conocen como provincias y, en el caso de los peces, como *provincias ictiológicas*.

Los biogeógrafos durante muchos años han estudiado las distribuciones de los peces centroamericanos y han tratado de definir las provincias ictiológicas lo más exactamente posible. Claro está, nuestra fauna ictiológica se conoce mejor ahora que hace cincuenta o cien años, cuando se delinearon las primeras provincias, por lo que ha habido mucho trabajo de revisión (basado en colecciones recientes) durante los últimos años.

Las provincias ictiológicas de Centroamérica (Fig. 2) actualmente reconocidas se deben al trabajo analítico de Miller¹¹ y de Bussing.¹² Se reconocen cuatro provincias ictiológicas en Centroamérica, tres de las cuales se

¹¹ Miller, R. R., *Copeia* 1966: 773-803.

¹² Bussing, W. A. en Thorson, T. B. 1976, pp. 157-175.

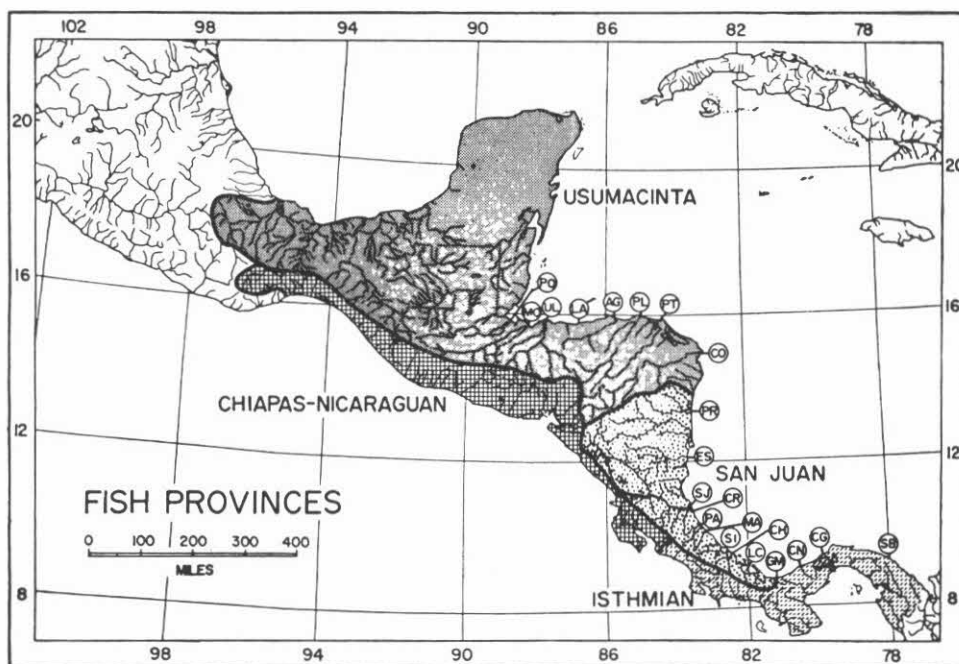


FIG. 2. Provincias ictiológicas de América Central. Los símbolos indican las cuencas de los principales ríos de la vertiente atlántica. Polochic (PO), Motagua (MO), Ulúa (UL), La Ceiba (LA), Aguán (AG), Paulaya (PL), Patuca (PT), Coco (CO), Prinzapolka (PR), Escondido (ES), San Juan (SJ), Chirripó (CR), Parismina (PA), Matina (MA), Sixaola (SI), Changuinola (CH), L. Chiriquí (LC), G. Mosquitos (GM), Coclé Norte (CN), Chagres (CG), San Blas (SB).

Reproducido de Bussing (1976) con permiso del editor.

encuentran en Nicaragua. Estas, según las definiciones más recientes, son las siguientes:

1) **USUMACINTA.** Esta provincia se extiende desde el sureste de México incluyendo la vertiente atlántica de Guatemala (y Belize), Honduras y el noreste de Nicaragua, terminando aproximadamente entre los ríos Coco y Prinzapolka. Esta provincia contiene unas 130 especies agrupadas en 34 géneros y 10 familias. Una parte importante de estas especies está constituida por los grupos secundarios Cichlidae y Cyprinodontidae, con un importante elemento marino.

2) **CHIAPAS-NICARAGUA.** Esta es la más pobre de nuestras provincias ictiológicas. Se extiende desde el sur de México (Chiapas) a lo largo de la costa del Pacífico de Centroamérica hasta Punta Mala (o Punta Judas) en Costa Rica. La región es una faja muy estrecha y árida, con muy pocos ríos permanentes de importancia; el agua dulce está restringida a pequeños ríos o riachuelos durante la estación seca, la mayoría de los cuales tiene —al menos en parte de su curso— influencia costera (marina). A esto se debe que esta provincia sea bastante pobre en especies estrictamente dulceacuícolas. Aún así, hay mucho endemismo. Entre las especies autóctonas de esta provincia están el cuatro ojos (*Anableps dowi*) y el ojo blanco (*Oxyzygonectes dowi*), de distribución complementaria en el Pacífico (figura 3). Debido a la influencia costera y a la salinidad estacionalmente va-

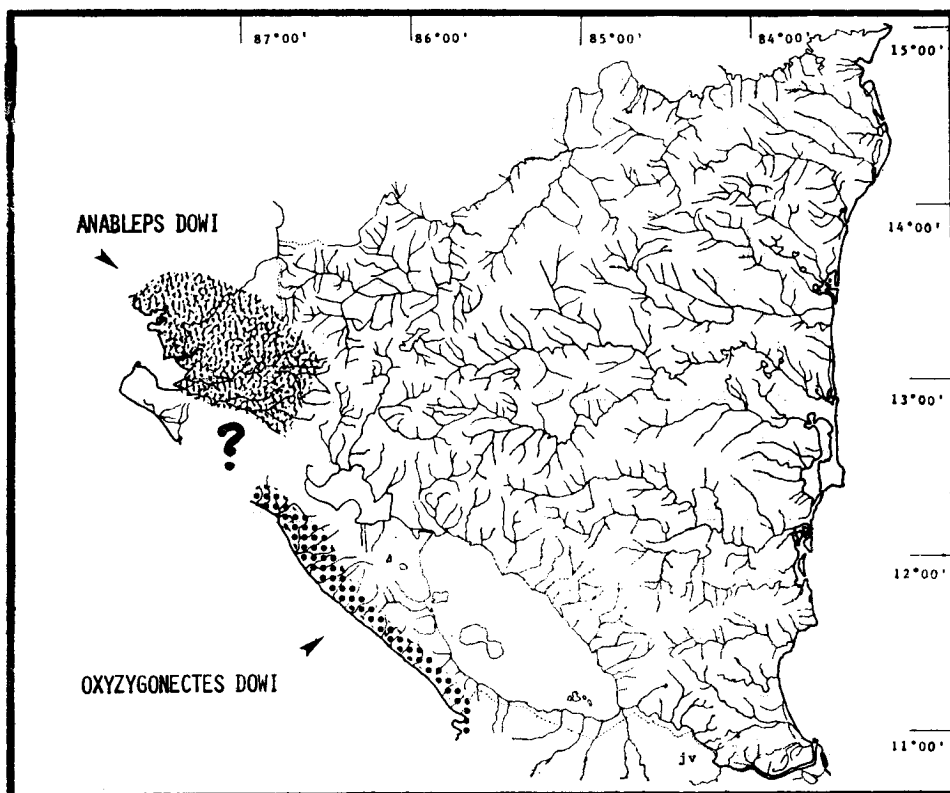


FIG. 3. Distribución complementaria de *Anableps dowi* y *Oxyzygonectes dowi* en Nicaragua.

riable de las aguas, un gran porcentaje de las especies de esta región son marinas y eurihalinas. En varios lugares de la provincia pueden encontrarse algunas especies invasoras del Atlántico que han llegado a la vertiente pacífica usando varias rutas de dispersión.

3) SAN JUAN. Esta provincia ictiológica abarca la vertiente atlántica de Nicaragua (incluyendo los Grandes Lagos), toda la vertiente atlántica de Costa Rica, y Panamá hasta la región comprendida entre la Península Valiente y el río Coclé del Norte. La ictiofauna consiste en 54 especies dulceacuícolas y por lo menos 85 periféricas (probablemente eurihalinas). Seis de las especies solamente se encuentran en los Grandes Lagos, inclusive 3 especies de *Rhamdia*, *Melaniris sardina*, *Dorosoma chavesi* y *Cichlasoma labiatum*; varias otras más están restringidas a esta provincia ictiológica.

4) ISTMEÑA. Esta es la única provincia ictiológica centroamericana que no está representada en Nicaragua. Se encuentra desde el sur de Punta Mala, Costa Rica (en la vertiente pacífica) hasta Panamá, en ambas vertientes, excluyendo la región ocupada por el extremo sureño de la provincia de San Juan. El límite sur se aproxima a la frontera con Colombia. (Figura 2). Esta es una región con más influencia sudamericana que las anteriores. Su ictiofauna consta de 97 especies en 51 géneros y 12 familias.

El lector interesado en profundizar su conocimiento de las regiones biogeográficas de nuestra ictiofauna puede consultar las páginas 117-196 en Thorson (1976).

CUADRO II

*Géneros componentes de los tres elementos centroamericanos de invasión ictiológica que se encuentran en la provincia del San Juan.
Modificado de Bussing.¹³*

ELEMENTO NORTEÑO	ELEMENTO SUREÑO ANTIGUO
<i>Atractosteus</i>	<i>Alfaro</i>
ELEMENTO SUREÑO RECIENTE	<i>Belonesox</i>
<i>Astyanax</i>	<i>Brachyrhaphis</i>
<i>Bramocharax</i>	<i>Cichlasoma</i>
<i>Brycon</i>	<i>Gambusia</i>
<i>Bryaconamericus</i>	<i>Gymnotus</i>
<i>Carlana</i>	<i>Herotilapia</i>
<i>Roebooides</i>	<i>Hyphessobrycon</i>
<i>Synbranchus</i>	<i>Neetroplus</i>
	<i>Neoheterandria</i>
	<i>Phalichthys</i>
	<i>Poecilia</i>
	<i>Poeciliopsis</i>
	<i>Rhamdia(?)</i>
	<i>Rivulus</i>

¹³ Según W. A. Bussing en Thorson, 1976, pp. 157-175.

V

CARACTERES SISTEMATICOS DE LA MORFOLOGIA DE LOS PECES

(Figs. 4 - 12)

Los peces son vertebrados de cuerpo más o menos hidrodinámico, bien adaptado al medio acuático en que viven. Su cuerpo puede ser *comprimido* cuando parece que se le hubiera aplicado algo de presión simultáneamente en los dos lados, o flancos, por lo que el cuerpo tiende a ser *alto*, o *elevado*. El "sábalo real" (*Tarpon*), por ejemplo, es de cuerpo comprimido. Por otra parte, el cuerpo puede ser *deprimido* si parece que la presión se le hubiera aplicado en el lomo dejándolo algo achatado; su cuerpo, por tanto, es *bajo*. Los lenguados (familias *Bothidae* y *Soleidae*), son ejemplos extremos de cuerpo deprimido. Si el cuerpo es muy largo, más o menos cilíndrico ("subcilíndrico"), o aun algo comprimido, se dice que el cuerpo es *anguiliforme*.

ESCAMAS. (Fig. 4). El cuerpo de los peces puede carecer de escamas, siendo entonces total o parcialmente desnudo, según la ausencia de escamas sea total o parcial. Si tiene escamas éstas pueden ser *placoides*, diminutas escamas que dan la sensación de papel de lija cuando uno toca la piel de un pez con este tipo de escamas (rayas, tiburones, pejesierras, etc.) (Fig. 4a). Los gaspares (*Atractosteus*) tienen escamas más o menos rombóideas, duras y gruesas, compuestas de ganoína y dispuestas en series oblicuas, formando una coraza (Fig. 4d); las escamas son *ganoides*. Si, por el contrario, las escamas son delgadas, redondeadas, frecuentemente deciduas (que se caen fácilmente) y compuestas de isopedina, se trata de *escamas isopedoides*; éstas, por su estructura, pueden dividirse en dos tipos: las *cicloidés* (Fig. 4b) son más o menos redondeadas, con los bordes lisos, o a lo sumo con el borde posterior ligeramente emarginado, pero nunca con diminutas espinas dirigidas hacia atrás, como en las *ctenoides* (Fig. 4c).

Las escamas no están dispuestas al azar, sino organizadas de forma bastante constante (tanto en número como en tamaño) siendo, por tanto, un carácter taxonómico frecuentemente de mucha importancia. Generalmente pueden claramente verse series oblicuas (inclinadas hacia atrás) de escamas, en los flancos de un pez. El número de escamas *longitudinalmente*

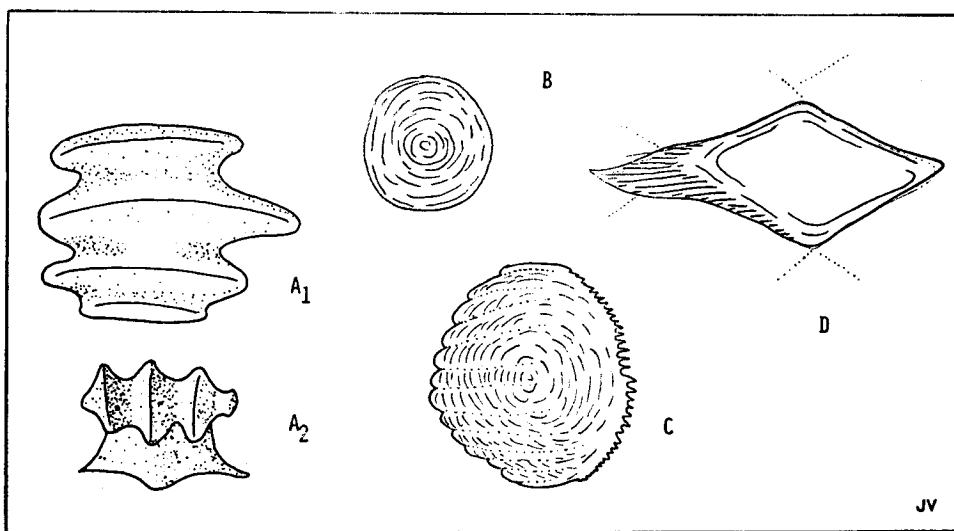


FIG. 4. Tipos de escamas en nuestros peces (dibujados a diferente escala). A: escama placoide, de peces cartilaginosos (A₁ vista dorsalmente, A₂ vista de frente). Son escamas diminutas, que apenas pueden distinguirse sin aumento. B: escama cicloide. C: escama ctenoide. D: escama ganoide, encontrada en los gaspares. En todos los casos la parte anterior del pez se encuentra hacia la izquierda.

es el número de series, o filas oblicuas de escamas, entre el opérculo (su parte superior) y la base de la caudal; *lateralmente*, es el número de escamas que componen una de las filas, generalmente desde la base de la aleta dorsal y la de la anal, o hasta la abertura anal. En los peces que poseen *línea lateral* (una raya lateral marcada por depresiones en las escamas que la forman) se usan "fórmulas" de escamas. Entonces una fórmula como "9-38-12" indica que hay 9 escamas sobre la línea lateral, entre ésta (la escama de la línea no se cuenta) y la base de la aleta dorsal; que hay 38 escamas *a lo largo* de la línea lateral (las escamas que tienen las depresiones) y que hay 19 escamas bajo la línea lateral, hasta el origen de la aleta anal, o la abertura anal.

ALETAS. (Figs. 5-7). Las aletas son estructuras que permiten la locomoción y la estabilidad de los peces en el agua. Las más simples (rudimentarias) son formadas por pliegues de la piel, pero frecuentemente tienen soportes duros. Debido a que existe una relativa especificidad en cuanto a la posición de las aletas y la forma y el número de los soportes, son de suma utilidad en la determinación de las especies, y hasta de los géneros. Un pez puede tener *aletas pares*: las *pectorales* y *ventrales* (o *pélvicas*); las aletas pectorales están situadas a cada lado de la cabeza, posterior a las aberturas branquiales; las pélvicas se encuentran entre la cabeza y la abertura anal; si su localización es anterior (delante, bajo o ligeramente posterior al nivel de las pectorales) se llaman *ventrales torácicas*; si están más atrás, se llaman *abdominales*. Las aletas verticales son la *anal* (detrás del ano); la *dorsal* (que puede ser única o doble, si hay una detrás de la otra), situada en la región dorsal, o lomo; la *adiposa* (cuando presente) detrás de la dorsal (de la que se diferencia por carecer de estructuras de soporte) y, finalmente, la *caudal*, en el extremo posterior del pez.

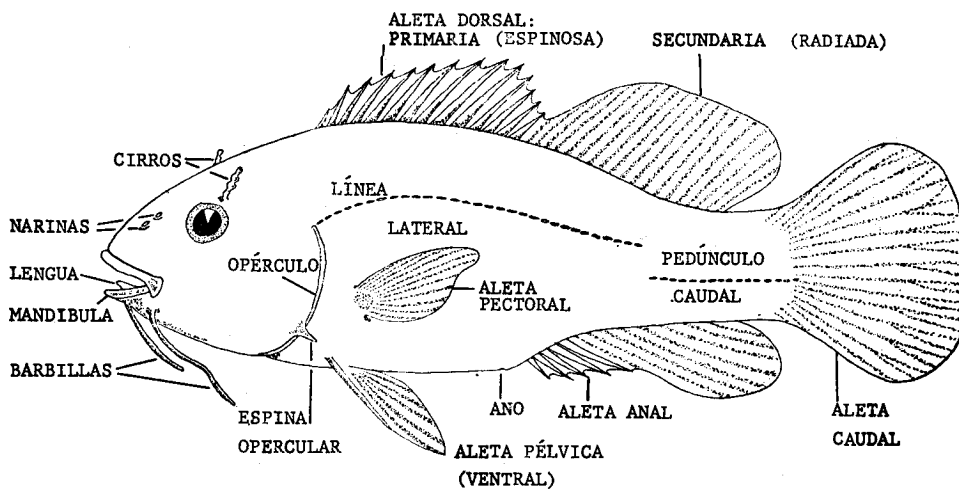


FIG. 5. Pez óseo generalizado, mostrando algunas de las principales estructuras externas.

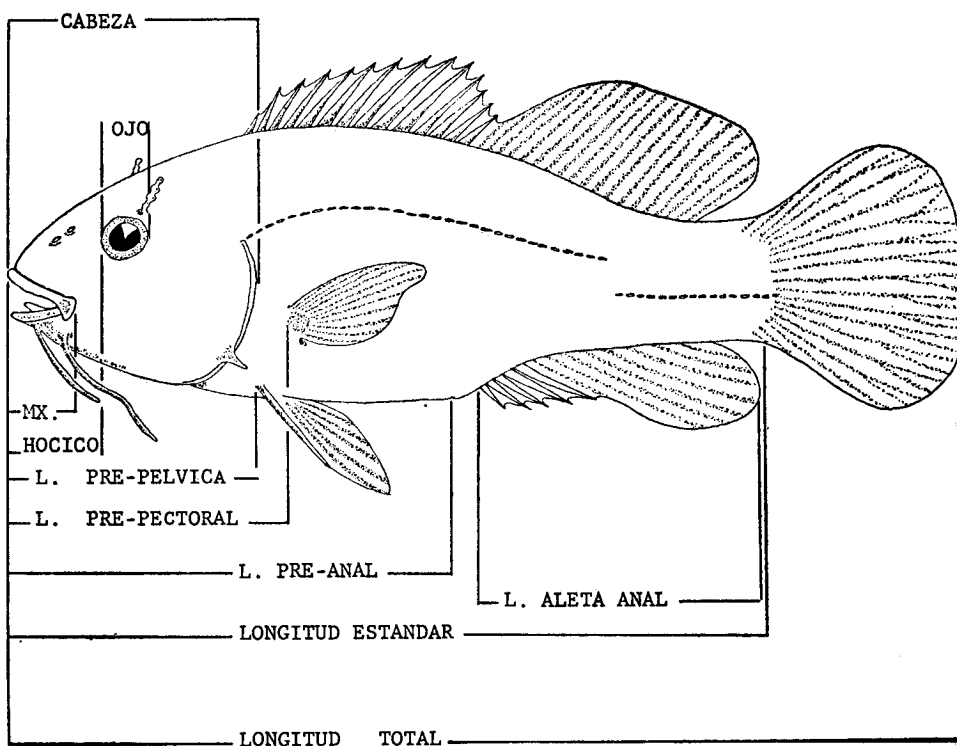


FIG. 6. Pez óseo generalizado mostrando algunas de las medidas más comúnmente usadas en el estudio de la morfometría.

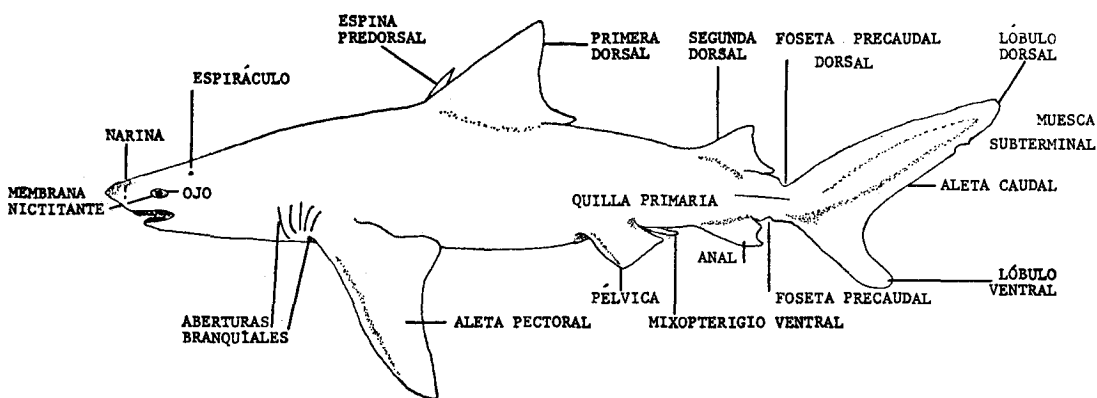


FIG. 7. Morfología general de un pez cartilaginoso, mostrando las principales estructuras.

La forma de la cola y de la caudal es de especial interés (Fig. 8). Las vértebras de la mayoría de los peces terminan en la base de la caudal, sin prolongarse hacia arriba: su cola es *homocerca* (Fig. 8d). Si se prolongan hacia arriba, por dentro del lóbulo superior de la cola, ésta es *heterocerca* (Fig. 8a), pudiendo ser *abreviada* (Fig. 8b) si la prolongación es corta y los lóbulos no son bien definidos. En Nicaragua el gaspar (*Atractosteus*) tiene la cola heterocerca abreviada, y la caudal carece de lóbulos.

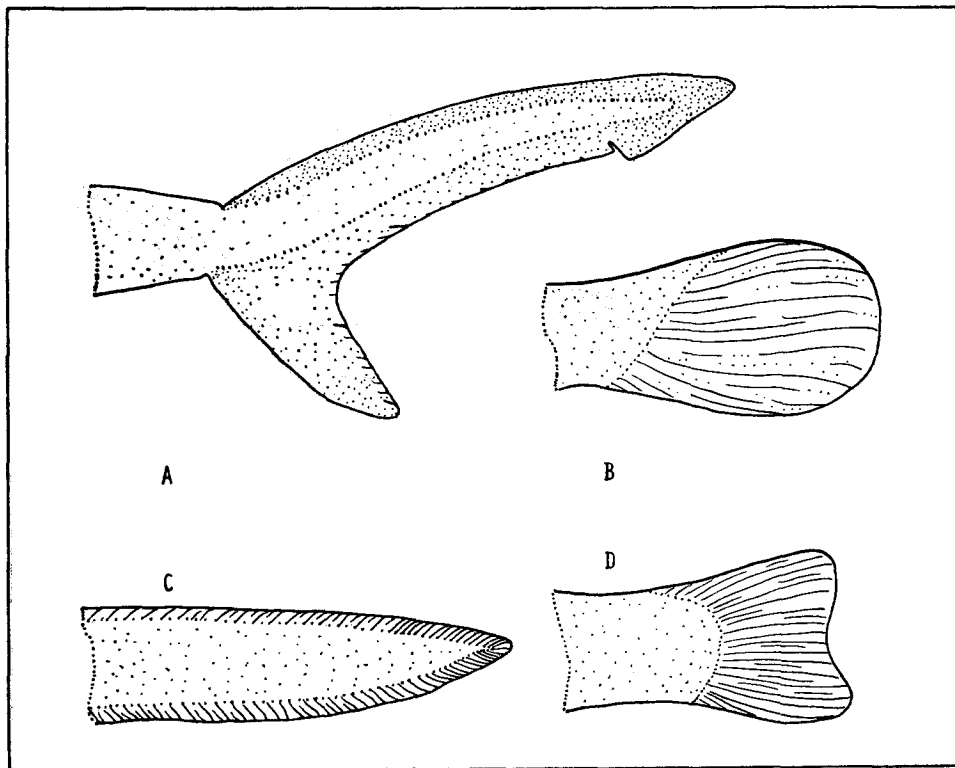


FIG. 8. Tipos de cola en los peces. A: heterocerca; B: heterocerca abreviada; C: dificerca; D: homocerca (bilobulada).

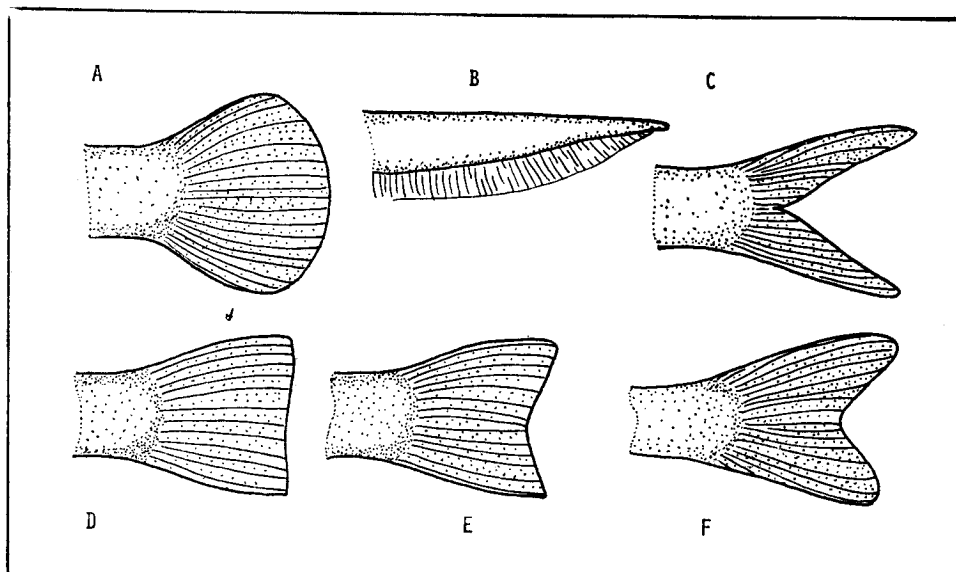


Fig. 9. Formas de la aleta caudal homocerca. A: redondeada; B: desnuda (sin radios en la punta, como en algunos gimnótidis); C: bifurcada; D: truncada; E: recortada. F: bilobulada, o ligeramente bifurcada.

La aleta caudal puede ser *redondeada* (Fig. 9a) si el borde posterior es redondo y convexo; *emarginada*, si el borde es irregular (con pequeñas entrantes y salientes); *truncada* (Fig. 9d) si el borde posterior es recto, perpendicular al eje longitudinal del pez; *bifurcada* (Fig. 9c,f) si tiene dos lóbulos bien definidos y *recortada*, si los lóbulos son poco definidos (Fig. 9e). Estos dos últimos tipos pueden tener los lóbulos de tamaño o ancho diferentes, en cuyo caso se dice que la caudal es *asimétrica*; o bien los lóbulos pueden ser aproximadamente iguales, siendo entonces *simétrica*.

ESPINAS Y RADIOS (Fig. 10). El soporte duro de las aletas lo constituyen las espinas y los radios. Las *espinas* son duras, sólidas, no ramificadas y frecuentemente punzantes; los *radios* son más suaves, flexibles, segmentados y frecuentemente ramificados distalmente (en la región más alejada del pez). Algunos radios pueden ser casi tan duros como las espinas, pero su condición de radios puede fácilmente determinarse viéndoles al trasluz, cuando claramente se ven los segmentos que las componen; del mismo modo las espinas pueden ser nuevas y flexibles, pero nunca segmentadas ni ramificadas. En Nicaragua las familias *Anablepidae*, *Characidae*, *Clupeidae*, *Cyprinidae*, *Cyprinodontidae* y *Poeciliidae*, por ejemplo, sólo tienen radios como soporte de las aletas; en otras muchas el soporte puede ser una combinación de espinas y radios.

Datos de espinas y radios son de suma importancia tanto en descripciones como en claves, y se dan abreviadamente. Las letras A, C, P₁ y P₂, corresponden a la aletas anal, caudal, pectoral y pélvica respectivamente. El número de espinas se escribe en números romanos y el de los radios en números arábigos, por lo que:

- A. ii a iii, 8-10 = Anal: de 2 a 3 espinas y de 8 a 10 radios;
- C. 12-14 = Caudal: de 12 a 14 radios, o bien
- C. 6-7 + 5-6 = Caudal: lóbulo superior, de 6 a 7 radios;
Caudal: lóbulo inferior, de 5 a 6 radios.

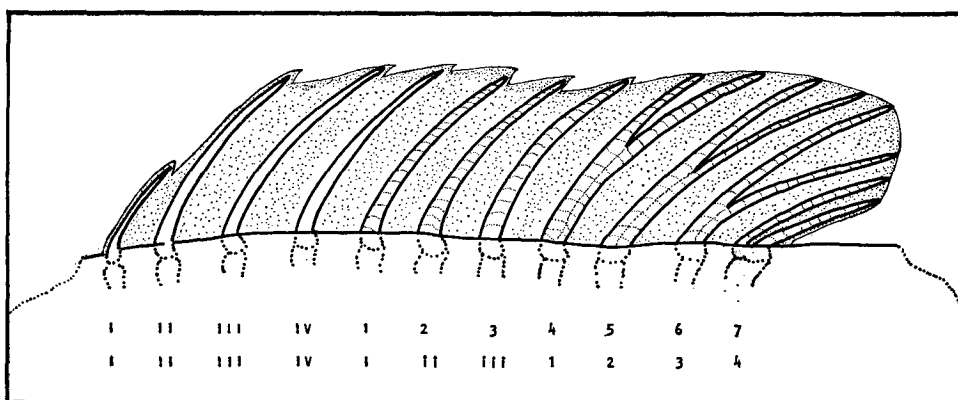


Fig. 10. Esquema de una aleta cualquiera mostrando sus elementos de soporte: Espinas (I-IV); radios no ramificados o bifurcados (1-3 ó i-iii en fila inferior); radios bifurcados (5-7 en fila superior, ó 1-4 en la inferior). Nótese que los últimos dos radios se cuentan como uno sólo tienen una sola base, estando profundamente bifurcados y dando la apariencia de dos. La fórmula de esta aleta sería IV, 7, pero si desea indicarse el número de radios no bifurcados sería IV, iii, 4.

Nótese que las espinas van separadas de los radios por medio de una coma (,). Si hay dos o más aletas de la misma denominación (anales o dorsales) una anterior a la otra, la fórmula de cada una se escribe separada por un guión; así v-ii, 6 indica que hay dos dorsales, la primera con 5 espinas y la segunda con 2 espinas y 6 radios; también puede escribirse P, v, P, ii, 6.

En algunos peces —como en las familias *Ariidae* y *Pimelodidae* en Nicaragua— durante el desarrollo embrionario varios radios se han fundido formando una espina gruesa, sólida, sin segmentarse ni ramificarse, en la dorsal y pectorales. Las espinas pueden estar *aserradas* leve o fuertemente; si los vértices de los dentículos se dirigen en dirección contraria a la de la espina, se denominan espinas *retrorsas*; si no, *anterorsas*.

BRANQUIAS. (Fig. 11). Las estructuras respiratorias principales de los peces son las *branquias*, situadas en la cavidad bucofaríngea; una serie de *arcos branquiales* (estructuras cartilaginosas) soportan posteriormente los *filamentos branquiales*, estructuras suaves y carnosas y, anteriormente las *branquiespinas*, generalmente espinoides, robustas o delgadas y duras. Antiguamente se contaban sólo las branquiespinas del lóbulo inferior del primer arco, pero modernamente se cuentan todas, las del lóbulo superior primero, separadas de las del lóbulo inferior por un signo de adición (+). Los *rudimentos* (branquiespinas poco desarrolladas) pueden contarse o no, según se consideren o no importantes.

Para respirar los peces toman agua abriendo la boca, y cerrándola la expulsan al exterior por medio de una o varias *aberturas branquiales*, filtrando el agua con los filamentos branquiales. Las aberturas pueden abrirse o cerrarse por medio del *opérculo*, una tapa ósea posteriormente marginada por una membrana y frecuentemente precedida por un *preopérculo* menos obvio. Las membranas se denominan *membranas branquiales*, y estas pueden estar unidas o separadas entre sí, y separadas o unidas

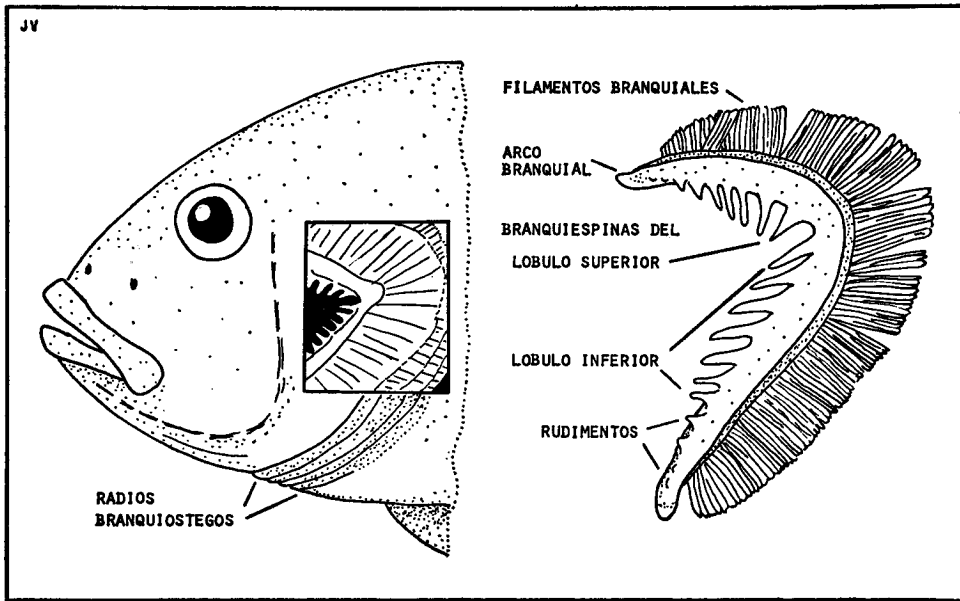


FIG. 11. Esquema de la posición de los radios branquiostegos y las branquias (dentro del cuadro, a la izquierda); estructura y nomenclatura de arcos branquiales.

al istmo, siendo el istmo la región comprendida entre los opérculos y la parte anteroposterior de la barbilla. Para determinar la condición de las membranas se usa una aguja de disección, insertándola bajo el opérculo y recorriendo con ella todo su borde posterior. Se puede continuar con la aguja ventralmente de un opérculo al otro, las membranas están *libres del istmo* (o separadas); en el caso contrario, se encuentran *unidas al istmo*.

BOCA. La forma y posición de la boca en los peces puede ser variada. Si se encuentra más o menos en el extremo anterior del eje longitudinal del cuerpo se llama *terminal* o *subterminal*; si muy arriba de él, *dorsal*; si muy abajo, *ventral*. El borde superior de la boca lo forma generalmente la *maxila* (ocasionalmente la *premaxila*) y se extiende posteriormente cerca del nivel del ojo. La región comprendida entre ésta y el ojo se llama *preorbital* y usualmente se mide en su punto más estrecho. En algunos peces los huesos *premaxilares* (situados en la región anterior entre los maxilares) pueden fácilmente moverse hacia adelante o hacia abajo, en cuyo caso se habla de *premaxilas protráctiles*. La boca puede tener labios más o menos gruesos o delgados, pudiendo el labio inferior ser *continuo* o no; los labios discontinuos pueden tener un *frenillo*, o unión con la barbilla, que puede detectarse recorriendo el labio inferior de un lado a otro con una aguja de disección; si el frenillo está presente, la aguja no podrá pasar de un lado a otro. Este carácter tiene que examinarse con bastante cuidado ya que la aguja, si es muy aguda, puede detenerse en cualquier irregularidad del labio inferior y dar la impresión de topar con un frenillo.

ORGANOS DE LOS SENTIDOS. Además de la línea lateral, de que ya se habló, las fosas nasales (narinas) y los ojos, son de importancia en la determinación de las especies. Los ojos son por lo general estructuras redondeadas

situadas a cada lado de la cabeza (o a un mismo lado como en las familias *Bothidae* y *Soleidae*). Pueden estar cubiertos por una *membrana adiposa* (como en la familia *Clupeidae*) inmóvil y transparente, o por una *membrana nictitante* (móvil) como en los tiburones de la familia *Carcharhinidae*. Su pupila puede ser *redonda* o *elíptica*, según su contorno sea redondeado o alargado.

Las narinas pueden ser *simples* (una abertura a cada lado) o *dobles*, en cuyo caso cada par puede estar separado o alejado; en el primer caso generalmente las separa solamente una estrecha membrana. El par anterior, o ambos, pueden ser *sifonados* si se encuentran en el ápice de un pequeño tubo membranoso, como en algunos *Gobiidae* y *Muraenidae*.

DIENTES. (Fig. 12). La mayoría de los peces tienen dientes más o menos visibles en uno o más huesos. Estos pueden ser de forma y arreglo variado, y encontrarse en los premaxilares, maxilares, palatinos, faríngeos, vomer y (en la mandíbula inferior) mandibulares. En cuanto a su forma pueden ser *triangulares* (de base ancha y aplanada) como en algunos tiburones; *cónicos*, si tienen esta forma aproximadamente, y pueden ser o no *comprimidos* total o parcialmente; si la cúspide no es aguda y tienen la apariencia de incisivos se llaman *truncados* o *incisivos*; si algunos son puntiagudos (más o menos cónicos) y sobresalen en tamaño entre los dientes circundantes, se les llama *caninoides* o simplemente *caninos*; si tienen un ápice con tres lóbulos puntiagudos son *tricúspides*, y si tienen más lóbulos, *multicúspides*. Si son relativamente largos, delgados, débiles, truncados (o ligeramente agudos) y colocados muy cercamente entre sí, son *filiiformes*.

En cuanto a su arreglo, o posición, los dientes pueden estar colocados en una o más *series*, y así se denominan cuando éstas pueden contarse con relativa facilidad; si por el contrario son muy numerosos, cercanos entre

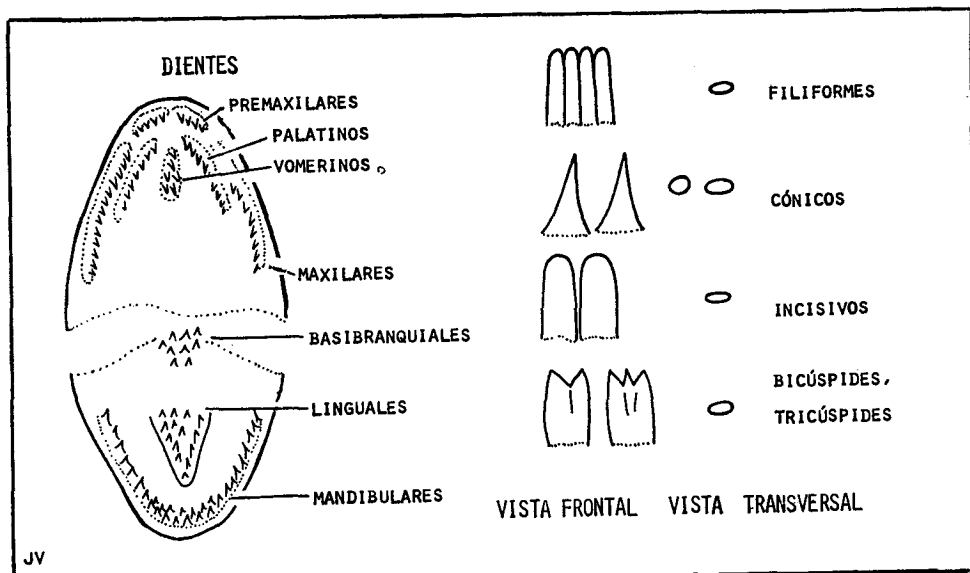


FIG. 12. Localización y formas principales de dientes en los peces. A la izquierda se representa la boca abierta de un pez, con la mandíbula superior (arriba) y la inferior. A la derecha, dos vistas de los principales tipos de dientes.

sí, y las series poco o no definidas, se dice que están en bandas o parches, según su arreglo sea alargado o redondeado.

MEDIDAS Y PROPORCIONES (MORFOMETRÍA). (Fig. 6). La línea recta, real o hipotética, entre la parte media del labio superior y el punto más alejado de la aleta caudal es la *longitud total*. Si la línea se extiende solamente hasta la base de la aleta caudal (ésta puede encontrarse doblando suave y levemente la cola hasta que se forme una pequeña arruga transversal) la longitud se llama *estándar*, y es una de las medidas más importantes de los peces. La longitud de la *cabeza* (o longitud cefálica) se mide desde el comienzo de la longitud estándar (parte medida del labio superior) hasta el punto más lejano del opérculo, generalmente comprendido también en la membrana que lo bordea. Longitud *pre-dorsal* es la línea recta que va desde el comienzo de la estándar al extremo anterior de la aleta dorsal; del mismo modo se miden las longitudes prepectorales, prepélvicas, preanales, etc., según sea la aleta correspondiente. La *longitud del pedúnculo* se mide desde el extremo posterior de la base de la anal a la base de la caudal (fin de la longitud estándar). La *longitud de la aleta pectoral* se mide desde el punto medio de la base de esta aleta, al extremo distal de su radio más largo; de igual modo se miden las longitudes de las restantes aletas.

La longitud del *hocico* se mide desde el borde anterior del ojo al comienzo de la longitud estándar; la longitud *preorbital* (o suborbital) está comprendida desde el borde anterior del ojo y el borde posterior del labio superior; la *post-orbital*, desde el borde posterior del ojo hasta el punto más lejano del opérculo (incluyendo la membrana); la *interorbital* es la distancia mínima entre los bordes oculares.

La *altura del cuerpo* es la máxima distancia entre el perfil dorsal y el ventral, excluyendo aletas, barbillas y otras prolongaciones del cuerpo; la *altura del pedúnculo caudal* es la distancia mínima entre la parte superior e inferior del pedúnculo caudal. Frecuentemente se usan también medidas basales, o de la *base* de algunas aletas, especialmente de la adiposa, anal y dorsal; son medidas de los extremos de la base de la aleta correspondiente. Otras medidas son menos corrientes, pero de gran importancia en ciertos grupos, y por lo general son suficientemente explícitas para comentarlas.

Más importantes que las medidas mismas son las *proporciones*, puesto que las medidas absolutas por sí solas son casi inútiles cuando se comparan peces de diferentes tamaños. Las proporciones se encuentran dividiendo la longitud estándar o cefálica entre las longitudes menores. En descripciones, tanto como en claves, por lo general se usan solamente distancias absolutas en cuanto a las longitudes total y estándar, las demás dándose como proporciones para facilitar comparaciones. Aunque moderadamente algunos autores tienden a dar las proporciones con base a la longitud estándar, la mayoría las da tanto en cuanto a ella como en cuanto a la cefálica. Medidas grandes, como la longitud predorsal, preanal, etc., de la base de las aletas, altura del cuerpo y el pedúnculo, se dan referentes a la longitud estándar; las menores se dan en cuanto a la cefálica (preorbital, orbital, suborbital (hocico, maxila, etc.)), pero algunos otros hacen comparaciones más libremente, como maxila o preorbital en cuanto al ojo, etc.

Las proporciones, general y modernamente, se dan en números enteros; por tanto, “ojo 4 en la cabeza” es preferible a “ojo 1/4 en la cabeza”, aunque de igual utilidad, y significa que la longitud ocular está comprendida 4 veces en la cefálica, “cabeza 8 en el cuerpo” (o en la longitud) indica que la longitud cefálica está comprendida 8 veces en la estándar, y así sucesivamente.

Más modernamente, para cuadros o comparaciones morfométricas, se utilizan el % o el $^{\circ}/_{oo}$ (por ciento o por mil) de la longitud estándar. Por ejemplo, si la cabeza mide 25 y el cuerpo 100 mm., se dirá: *cabeza 25% (ó 250 $^{\circ}/_{oo}$) de la longitud en vez de: cabeza 4 en el cuerpo.*

VI

USO DE LAS CLAVES

Las claves (también llamadas *llaves* por algunos) son instrumentos de identificación basados en sólo algunas de las muchas características morfológicas de los peces. Como instrumentos, sirven para *usarse*, no para leerse. Las claves aquí presentadas son dicotómicas (excepto algunas que son tricotómicas) ya que cada párrafo tiene dos (ó 3, en el caso de las tricotómicas) alternativas a escoger. Se ha dicho que ninguna clave es esencialmente original, ya que se basa en claves hechas por otros autores para grupos más grandes —o más pequeños— que los tratados en esta o cualquier obra. La adaptación o modificación de las claves puede tener la ventaja de que, si se hace descuidadamente, ayuda a perpetuar errores de la clave original. Hecha concienzudamente tiene la ventaja de utilizar instrumentos que se han usado constantemente, modificado y mejorado poco a poco, así como evitar la innecesaria duplicación de trabajo de investigación. La mayoría de las claves aquí presentadas son modificaciones de las claves dadas por Astorqui (1972), Bussing (1962), Jordan & Evermann (1896-98), López (1968), Meek (1970), Meek & Hildebrand (1918, 1923-28) y muchas otras de alcance menor, según fueron incorporadas en la *Sinopsis de los Peces de Nicaragua*. Hasta donde ha sido posible con el material a mano, sin embargo, la presente versión ha sido cuidadosamente comprobada, aumentada y corregida continuamente, para ayudar a la eficaz identificación de los peces dulceacuícolas nicaragüenses. Sin embargo, no debe tenerse confianza *absoluta* en las claves, no porque dudemos de su eficacia sino porque el rápido avance de la investigación ictiológica en Nicaragua constantemente produce especies adicionales las cuales —no estando incluidas en las claves— pueden ser (y de hecho lo son) erróneamente identificadas. Si no es posible identificar una especie (o un taxón superior) en las claves, o la distribución geográfica de la especie no coincide con la dada para esa especie significa, aunque no necesariamente, que es una especie nueva para Nicaragua, o una ampliación de su distribución. Pero no necesariamente, puesto que puede haber un error en la clave, o una ambigüedad, o puede haberse usado mal. Para decidir esto debe consultarse a un especialista, o tratar de re-identificar la especie en alguna de las obras citadas en la

sección de Referencias de cada familia. Si bien es posible que la especie sea nueva, también es posible que sea tan sólo una especie marina que no había sido antes encontrada en agua dulce.

Las claves por lo general son sencillas y no requieren el uso de microscopios de disección ni características internas. En algunos casos será útil usar una lupa o un microscopio para comprobar alguna característica —tal como el número de radios, espinas o escamas— en ejemplares pequeños, o una nueva disección que no perjudicará grandemente al ejemplar.

Lo esencial al usar cada clave es tener el ejemplar a mano; no tratar de identificarlo de memoria, ni mientras el ejemplar se encuentra en un recipiente cerrado de alcohol o formalina.

Teniendo, entonces, el ejemplar a mano, se procede a leer la primera alternativa (1a), en la cual se dan uno o más datos (separados por un punto-y-coma (;) cuando son totalmente independientes) que habrán de comprobarse directamente en el ejemplar. Por lo general un sólo dato es suficiente, pero dos o más añaden confiabilidad a la clave. Si el ejemplar posee, por ejemplo, una “aleta caudal redondeada” y la primera alternativa específica “aleta caudal bifurcada” deberá Ud. dirigirse a la segunda alternativa (1b) y buscar allí un dato sobre la cola. Por lo general las alternativas son absolutamente contradictorias entre sí y muy pocas veces se traslapan. Por ejemplo:

- 1a. Aleta caudal bifurcada; cuerpo comprometido 2
 1b. Aleta caudal redondeada; cuerpo deprimido: Especie A.

Si el ejemplar posee las características especificadas en la alternativa 1a Ud. deberá dirigirse al párrafo 2 —o a cualquiera que especifique esa alternativa— donde se encontrará de nuevo con dos alternativas donde escoger una; repitiendo así la operación podrá llegarse al nombre buscado de la especie (género o familia). Si, por el contrario, Ud. escoge la alternativa 1b (en el caso de arriba) no será necesario seguir adelante, ya que ésta corresponde a la “Especie A”. O sea, el ejemplar ya ha sido identificado.

Si Ud. se encuentra con que el ejemplar posee una característica de cada alternativa, o que los caracteres dados parecen ser ambiguos, es conveniente seguir —independientemente— ambas alternativas (una a la vez) obteniendo así *dos* nombres. En este caso la distribución geográfica, dada para cada especie, puede ser de gran utilidad para decidir cuál de ambos nombres es el correcto. Pero, generalmente, siguiendo la alternativa incorrecta uno se encontrará con que las siguientes satisfacen cada vez menos, o que son más ambiguas que las anteriores, por lo que deberá dirigirse entonces a la otra alternativa —de donde Ud. originalmente se desvió— y continuar allí.

Si Ud. se encuentra con que no está claro lo que una alternativa pide, puede dirigirse a la alternativa opuesta y allí buscar algo que le indique más exactamente lo que *no es* aquella alternativa. Si esto no da resultado, deberá dirigirse a la sección v (Caracteres Sistemáticos, pp. 33-42) en busca de una explicación sobre el término.

BIBLIOGRAFIA GENERAL

Las obras citadas a continuación pueden guiar los primeros pasos del ictiólogo incipiente. Antes de entrar a conocer los peces locales (nicaragüenses, en nuestro caso), o en particular, es conveniente conocerlos como un grupo biológico. Esta bibliografía no pretende ser exhaustiva, sino básica. En la mayoría de las obras citadas se encontrarán numerosas referencias a obras adicionales, que permitirán el estudio más profundo del tema. Para facilitar estos estudios, he dividido las referencias por temas generales. Obras sobre los peces nicaragüenses en particular se encontrarán en la Bibliografía Básica y en las Referencias, al final de cada familia de peces nicaragüenses.

I. LOS PECES EN GENERAL

BOND, C. E.

1979. *Biology of Fishes*. Philadelphia: W. B. Saunders Co., 514 pp.

DEAN, B.

1895. *Fishes, Living and Fossil*. New York: MacMillan & Co.

GRASSE, P. P. (ED.)

1958. *Traite de Zoologie, Vol. 13: Agnathes et Poissons*. Paris: Masson & Cie., 3 Vols. (Esta es probablemente la mejor obra comprensiva sobre los peces escrita en cualquier idioma occidental).

LAGLER, K. F., J. E. BARDARCH & R. R. MILLER

1960. *Ichthyology*. New York: J. Wiley & Sons, 545 pp. (Es el texto actual de ictiología). Segunda Edición: 1977.

LANHAM, U.

1962. *The Fishes*. New York: Columbia Univ. Press, 118 pp.

LOVE, M. S. & G. M. CAILLIET

1979. *Readings in Ichthyology*. California: Goodyear Publ. Co., 525 pp.

JORDAN, D. S.

1905. *A Guide to the Study of Fishes*. New York: Holt & Co., 2 Vols.

KYLE, H. M.

1926. *The Biology of Fishes*. London: Sidgwich & Jackson, 322 pp.

NORMAN, J. R.

1975. *A History of Fishes*, Third Edition by P. H. Greenwood. London: E. Benn Ltd., 467 pp.

ORR, R. T.

1967. *Vertebrate Biology*. Philadelphia: Saunders & Co., 327 pp. Traducido como *Biología de los Vertebrados*. México: Editorial Interamericana; ver la sección de peces.

ROULE, L.

1935. *Fishes and Their Way of Life*. New York: Norton & Co.

STORER, T. I. & R. L. USINGER

1965. *General Zoology* (Capítulos 29-31). New York: MacGraw Hill, 741 pp. (Traducido como *Zoología General*, Ed. Omega, México).

YOUNG, J. Z.

1950. *The Life of the Vertebrates* (pp. 1-280). London: Oxford Univ. Press (Traducido como *Vida de los Vertebrados*).

II. HISTORIA NATURAL, COSTUMBRES, ETC.

FISH, M. P. & W. H. MOWBRAY

1970. *Sounds of Western North Atlantic Fishes*. John Hopkins Press, 205 pp.

HENNING, W.

1966. *Phylogenetic Systematics*. Urbana: Univ. Illinois Press.

HARDEN-JONES, F. R.

1968. *Fish Migration*. London: Arnold Ltd., 325 pp.

HERALD, E. S.

1961. *Living Fishes of the World*. New York: Doubleday & Co., 304 pp.

KLEEREKOPER, H.

1969. *Olfaction in Fishes*. Indiana Univ. Press, 222 pp.

LINDSEY, C. C. & G. S. WOODS (Eds.)

1970. *Biology of Coregonid Fishes*. Winnipeg: Univ. Manitoba Press, 560 pp.

MARSHALL, N. B.

1966. *The Life of Fishes*. New York: Universe Books, 402 pp.

RADAKOV, D. V.

1973. *Schooling Ecology of Fish*. Israel Program for Scientific Translations - John Wiley & Sons.

ROMER, A. S.

1959. *The Vertebrate Story*. Chicago: Univ. Chicago Press, 437 pp.1970. *The Vertebrate Body*. Philadelphia: Saunders & Co., 601 pp.

SCHULTZ, L. P.

1948. *The Ways of Fishes*. New York: Van Nostrand & Co., 264 pp.

STERBA, G.

1962. *Freshwater Fishes of the World*. New York: Pet Library, 878 pp.

VESEY-FITZ GERALD, B.

1968. *The World of Fishes*. London: Pelham Books, 128 pp.

III. SISTEMATICA Y NOMENCLATURA

BERG, L. S.

1940. *Classification of Fishes both Recent and Fossil*. Reimpresión de 1947: Edward Bros, Michigan (obra clásica, pero ya muy obsoleta).

GREENWOOD, P. H., R. S. MILES & C. PATTERSON (Eds.)

1973. *Interrelationships on Fishes*. New York: Academic Press, 535 pp.

GREENWOOD, P. H., E. D. ROSEN, S. H. WEITZMAN & G. S. MYERS

1966. Phyletic Studies of Teleostean Fishes, with a Provisional Classification of Living Forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol 131, pp. 339-456. (La clasificación actualmente en boga para peces óseos).

JORDAN, D. S.

1963. *The Genera of Fishes and a Classification of Fishes*. California: Stanford Univ. Press, 800 pp.

- JORDAN, D. S. & B. W. EVERMANN
1896-1900. The Fishes of North and Middle America. *Bull. U. S. Nat. Mus.*, No. 47, 4 Vols. (Reimpresión de 1963: T. F. H. Publications, Inc.).
- LINDBERG, G. U.
1971. *Opredelitel'l Kharakteristika Semeistv Ryb Mirovoi Fauny*. Izdatel'stvo "Nauka", Leningrad 1971 (*Fishes of the World: A Key to Families and a Checklist*, traducida por Hilary Hardin, Israel Program for Scientific Translations. New York: Halstead Press, 545 pp.).
- MAYR, E., E. G. LINDSEY & R. L. USINGER
1953. *Methods and Principles of Systematic Zoology*. New York: MacGraw-Hill Book Co.
- NELSON, G. J.
1969. Gill Arches and the Phylogeny of Fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 141, pp. 475-552. (Una nueva clasificación de los grupos superiores de vertebrados).
- ROSEN, D. E. & C. PATTERSON
1969. The Structure and Relationships of Paracanthopterygian Fishes. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, Vol. 141, pp. 357-474.

IV. ANATOMIA, FISILOGIA Y BIOQUIMICA

- BLACK, E. C.
1951. Respiration in Fishes. *Univ. Toronto Studies, Biol. Serv.*, Vol. 59, pp. 9-111.
- BROWN, M. E. (Ed.)
1957. *The Physiology of Fishes*. Academic Press, 2 Vols. (El texto actual de fisiología de peces).
- DANIEL, J. F.
1934. *The Elasmobranch Fishes*. Univ. California, Berkeley.
- GREGORY, M. K.
1933. Fish Skulls. *Trans. Amer. Philos. Soc.*, Vol. 23, pp. 75-481. (Reimpresión de 1959: Eric Lundberg Publ.).
- LOVE, R. M.
1970. *The Chemical Biology of Fishes*. Academic Press, 547 pp.
- NURSALL, J. R.
1956. The lateral musculature and the swimming of fish. *Proc. Zool. Soc. London*, Vol. 126, pp. 127-143.

V. ZOOGEOGRAFIA

- BRIGGS, J. C.
1974. *Marine Zoogeography*. New York: McGraw-Hill, 475 pp.
- CROIZAT, L.
1958. *Panbiogeography*. Caracas: Publicado por el autor.
1964. *Space, Time, Form: the Biological Synthesis*. Idem. (Fecha do 1962).

- DARLINGTON, P. J., JR.
1957. *Zoogeography: the Geographic Distribution of Animals*. New York: Wiley & Sons, 675 pp. (Obra clásica, pero obsoleta).
- EKMAN, S.
1953. *Zoogeography of the Sea*. London: Sidgwick & Jackson, 417 pp.
- MILLER, R. R.
1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, N° 4, pp. 773-802.
- MYERS, G. S.
1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*, N° 4, pp. 766-773.
- ROSEN, D. E.
1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Zoology*, Vol. 24, pp. 431-464.
- ROSENBLATT, R. H.
1976. The zoogeographic relationships of the marine shore fishes of tropical America. *Studies Trop. Oceanogr.* Miami, Vol. 5, pp. 579-592.