

Estudio filogenético de los peces ciegos del género *Lucifuga* (Pisces: Ophidiidae). I. Sistemática Filogenética

R. VERGARA R.

Instituto de Geografía, Academia de Ciencias de Cuba

Recibido: 3 de mayo de 1976

ABSTRACT. A mathematical method is employed in order to estimate the phylogenetic position and, in approximated way, the evolutionary rates in the species of the genus *Lucifuga*. It is concluded that, in those species which show the most apomorphic condition in their characters, the rates are, roughly twofold of those of the most closely related marine genus: *Calamopteryx*. *Lucifuga* is divided into two monophyletic groups of species: the plesiomorphic one, containing *L. spelaeotes* and the apomorphic one, with *L. dentatus* and *L. subterraneus*.

RESUMEN. Se emplea un sencillo método matemático para estimar la posición filogenética y, de un modo aproximado, la velocidad de cambio evolutivo de las especies del género *Lucifuga*. Se concluye que en las especies más apomórficas, la velocidad con que tuvo lugar su formación fue, aproximadamente, el doble o más que la empleada para aquellas del género *Calamopteryx*, que es el más relacionado filogenéticamente con *Lucifuga*. Este último se divide en dos grupos monofiléticos de especies: el plesiomórfico, con *L. spelaeotes*, y el apomórfico, con *L. dentatus* y *L. subterraneus*.

INTRODUCCION

El estudio presente tiene como propósito presentar un esquema de la filogenia de las tres especies que comprende el género *Lucifuga* (Poey, 1856), mediante la comparación fundamentada en el análisis crítico de 25 caracteres seleccionados en las mismas, con aquellos de las especies caribeñas del género *Calamopteryx*, considerado por Cohen y Robins, (1970) como probablemente el más relacionado filogenéticamente con *Lucifuga* entre los géneros vivientes conocidos dentro de la subfamilia Brosmophycinae, división importante dentro de la diversificada familia Ophidiidae.

El género y las dos especies cubanas fueron descritas detalladamente por Poey (op. cit.). Posteriormente, Gill, (1863) basándose en los caracteres de la dentadura presentes en la especie *L. dentatus*, crea para la misma el género *Stygicola*. Lane (1903), en un artículo sobre la estructura de los ovarios de las especies cubanas, descubrió que la fertilización tiene lugar dentro de los mismos, y que los embriones se nutren de los huevos no eclosionados, mientras Eigenmann, (1909) estudió comparativamente el fenómeno de la degeneración ocular en estos peces. Kosswig, (1934) describe la disposición de los neurogemos en la especie *L. dentatus* y concluye que estas estructuras se presentan en una condición exclusiva. Recientemente, Cohen y Robins (op. cit.), describen una nueva especie localizada en una gruta calcárea de la isla Nueva Providencia, en las Bahamas, e incluyen a las tres dentro de *Lucifuga*, criterio que se adopta en este estudio.

MATERIALES Y METODOS

Los resultados obtenidos se fundamentan en la autoridad de los ictiólogos citados —a los que se añaden Böhlke y Cohen (1966)— en sus descripciones de las especies no registradas en Cuba, y a las observaciones realizadas por el autor sobre ejemplares depositados en el Departamento de Espeleología del Instituto de Geografía de la Academia de Ciencias de Cuba y otros capturados expresamente para este estudio.

Las especies que se consideran son: *Calamopteryx goslinei* (Böhlke y Cohen, 1966); *Calamopteryx robinsorum* (Cohen, 1973); *Lucifuga dentatus* (Poey, 1856) 17 ejemplares; *Lucifuga spelaeotes* (Cohen y Robins, 1970); *Lucifuga subterraneus* (Poey, 1856) 21 ejemplares.

Para la determinación del grado de diferenciación anagenética existente entre las especies, y la posición filogenética relativa de cada una de estas, se establece una serie de transformaciones de los distintos estadios de los caracteres, a partir de un antecesor hipotético común de nivel de organización estructural menor.

Si se presume que las especies que habitan en las condiciones históricamente consideradas como más antiguas —como son los arrecifes coralinos, donde se encuentra *Calamopteryx*— con relación a las grutas subterráneas, puede concluirse con bastante seguridad que las condiciones en que se presentan los caracteres de aquellas están más próximas a las ancestrales.

Para la designación de los estadios de los caracteres seleccionados así como de las especies y grupos monofiléticos de acuerdo con su grado relativo de desarrollo filogenético, se adopta la nomenclatura empleada por Hennig, (1966): plesiomórficos para los que son estimados como próximos a las condiciones ancestrales; apomórficos, para los que se apartan acusadamente de aquellas y autapomórficos para los exclusivos de una especie o grupo monofilético. Los primeros serán evaluados con 1, mientras que los segundos recibirán el valor 2. Si existiere un estadio intermedio, el que denote un índice de mayor apomorfia tomará el valor 3.

Criterios para la selección de los caracteres.

1. La importancia filogenética de un carácter varía en razón inversa a su frecuencia. Así, si un carácter es autapomórfico, es primordial exclusivamente para la definición de la especie o grupo monofilético que lo posee.
2. Los caracteres que se mantienen inalterados —esencialmente plesiomórficos, ampliamente distribuidos en todas las especies— en sus interrelaciones con los cambios de las presiones de selección natural, no son apropiados para un análisis filogenético. Su constancia es un índice de su importancia para la viabilidad de las especies.
3. Los caracteres que se manifiestan con dos o tres estadios —en los que se encuentran uno o dos comparativamente apomórficos, que representan un mayor índice de complejidad o eficiencia funcional, que denotan adaptaciones más perfeccionadas a condiciones de vida especiales— serán los empleados para establecer las relaciones filogenéticas.
4. Los caracteres que presentan una variabilidad extremadamente alta —con más de tres estadios— no son apropiados para su análisis filogenético puesto que son índices de recombinación o de migración, que no logran estabilizarse en el genotipo sujeto a las presiones de selección.

Posición filogenética relativa.

Para determinar la posición filogenética relativa, es posible estimar el grado de desarrollo anagenético de las especies bajo estudio, así como

las diferencias encontradas en los caracteres seleccionados, después de evaluar convenientemente los distintos estadios en que se presentan los mismos, de acuerdo con lo especificado anteriormente. Se emplea el procedimiento empleado por Vergara, (1974) que aquí aparecerá en forma más detallada.

Consideremos que para un taxon dado, su número de orden sea i . Este taxon tiene su valor, denotado por y_i , el cual se calcula de la siguiente manera:

Sea n el número de caracteres que posee cada taxon; k_i el carácter cuyo número de orden es k , y Ck_i el valor que toma el carácter K_i .

Entonces el valor y_i correspondiente al taxon en que el número de orden es i , queda expresado:

$$Y_i = \sum_k^n Ck_i - n \quad (1)$$

Nota 1: n no forma parte de la sumatoria; Nota 2: C no es un factor que multiplica a k_i , sino que como quedó establecido anteriormente, Ck_i es el valor que toma el carácter k_i ; Nota 3: Y_i es constante para el género cuyo número de orden es i . Si j es desigual a i , Y_j es en general distinto a Y_i .

Luego la posición filogenética relativa, Y_i , de cada taxon puede ser situada, de acuerdo con su valor correspondiente, en un conjunto de líneas horizontales pautadas y paralelas, que representan una graduación homogénea de cambios anagenéticos. (Fig. 1)

Se puede apreciar: 1ro. que Y_i es función del número total de caracteres empleados y de la evaluación de los estadios que los mismos representan, y que 2do. $\sum_{k_i=1}^n C k_i$ se incrementará con el mayor número de estadios evaluados con el valor máximo.

Estas aseveraciones tienen por fundamento:

1. Que las presiones de selección actúan de modo desigual, de acuerdo con las condiciones de vida de los organismos y, que en consecuencia, 2 las tasas de evolución de los caracteres tienen lugar de distinto modo en

cada especie. De manera que n es el componente que denota mayor variabilidad. En nuestro caso $i = 5$, o sea, existe un número mínimo de táxones implicados.

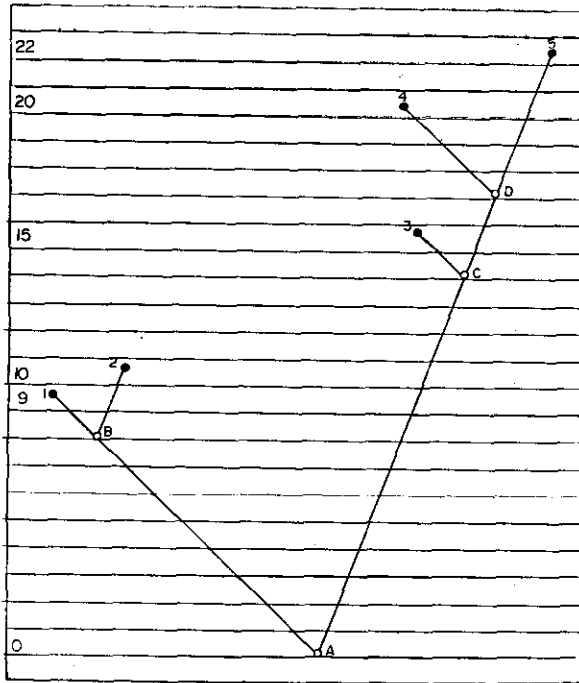


Fig. 1. Proceso filogenético bajo estudio. Las líneas pautadas horizontales corresponden a los cambios anagenéticos sucesivos. Los círculos A, B, C y D, representan a los antepasados hipotéticos de las cinco especies. A es el antepasado hipotético común, procedente del entronque de los Bromophycinae. Las especies son: (1) *Calamopterix goslinei*, (2) *C. robinsorum*, (3) *Lucifuga spelaeotes*, (4) *L. dentatus* y (5) *L. subterraneus*.

El número de diferencias en los caracteres, acumulativas, entre los táxones, puede estimarse por el *grado efectivo de diferenciación anagenética*; sumando todos los valores asignados a sus estadios y restando el resultado de n , que es a su vez, el número total de caracteres empleado (Tabla I). En la estimación se reflejarán, además, las tasas de evolución

TABLA I

Evaluación de los 25 caracteres considerados

NUMERO DE IDEN- TIFICACION	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	TOTAL-n	Yi
ESPECIES																											
Calamopteryx goslinei	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	1	1	2	2	1	1	3	2	2	1	1	34-25	9
Calamopteryx robinsorum	1	1	1	1	1	2	2	1	1	1	2	1	1	1	2	1	2	2	1	1	3	2	2	1	1	35-25	10
Lucifuga spe- laeotes	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	2	40-25	15
Lucifuga den- tatus	2	3	3	2	2	1	1	2	2	2	1	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	1	1	2	2	45-25	20
Lucifuga sub- terraneus	2	3	2	2	2	1	1	2	2	3	2	2	2	3	1	2	1	1	2	2	2	1	2	2	2	47-25	22

de los táxones implicados y el grado efectivo de diferenciación a partir del antepasado hipotético común, que recibirá el valor mínimo para todos los caracteres, o sea, *i*, que sumados, coincidirán con el número total de caracteres empleados.

RESULTADOS

Análisis de los caracteres seleccionados.

1. *Forma del cuerpo.* Corto y algo engrosado, con la región caudal aproximadamente de la misma longitud que el tronco y la cabeza. Plesiomórfico (1) —Alargado, adelgazado y comprimido lateralmente, con la región caudal de mayor extensión que el resto del cuerpo— Apomórfico (2).
2. *Condición de los ojos.* Bien evidente, de desarrollo variable (según las especies) y con la cubierta dórmica moderadamente desarrollada y no obliterante. Plesiomórfico (1) —Relativamente bien evidente a simple vista, pero con la cubierta dórmica muy desarrollada y obliterante— Apomórfico (2) —Muy reducidos y no funcionales (su evidencia varía con los individuos) con la cubierta dórmica muy desarrollada y obliterante. Apomórfico (3).
3. *Condición de la escamación de la cabeza.* Escamas extendidas por el opérculo, mejillas y regiones occipital e interorbitaria — Plesiomórfico (1) — Escamas extendidas por el opérculo cubriendo parcialmente las mejillas, ausentes del área preopercular y presentes en la región occipital. Apomórfico (2) — Igual al caso anterior pero ausente de la región occipital. Apomórfico (3).
4. *Condición del sistema de poros laterosensoriales.* Moderadamente desarrollados y en número escaso, (unidos a los pliegues y flecos que los rodean, le confieren a la cabeza un aspecto convoluto) — Plesiomórfico (1) Muy desarrollados y en gran número (confiriéndole a la cabeza un aspecto cavernoso). Apomórfico (2).
5. *Condición del sistema de cámaras mucosas de la cabeza.* Poco evidente. Plesiomórfico (1), Muy desarrollados, dispuestos en canales profundos. Apomórfico (2).
6. *Espina de la región preorbital.* Ausente. Plesiomórfico (1). Presente. Apomórfico (2).

7. *Espina del preopérculo*. Ausente. Plesiomórfico (1). Curvada, dirigida hacia adelante y puntiaguda. Apomórfico (2).
8. *Condición de las membranas branquiales*. Ligeramente unida anteriormente Plesiomórfico (1) — Totalmente separadas. Apomórfico (2).
9. *Condición de la abertura nasal posterior*. Poco desarrollada y de forma circular, algo más próxima al ojo que a la abertura nasal anterior y dirigida en sentido pósterodorsal. Plesiomórfico. (1). Muy desarrollada (de mayor tamaño que la abertura nasal anterior) y de forma triangular y equidistante entre el borde de la cubierta dérmica que cubre el ojo y la abertura nasal anterior. Apomórfico (2).
10. *Condición de la dentadura*. Dientes situados en las mandíbulas y regiones vomerina y palatina del cielo de la boca; la diferenciación más acentuada se encuentra en la parte anterior de la mandíbula superior, donde son caniniformes y de tamaño bastante grande; el resto, en su mayor parte, está dispuesto en bandas viliformes, Plesiomórfico (1). Dientes situados en las mismas regiones del caso anterior, pero con mayor desarrollo en los dientes de la hilera más externa de las mandíbulas, que son apreciablemente más desarrollados que los restantes y algo distanciados entre sí — Apomórfico (2) Región palatina sin dientes; los de las mandíbulas no apreciablemente desarrollados. Apomórfico (3).
11. *Condición de los branquictenios de la rama inferior del primer arco branquial*. Cortos, en número de dos o tres, con un gran número de tubérculos denticulados. Plesiomórfico. (1) — Cortos, con los extremos apicales ensanchados y denticulados; tubérculos denticulados y bastante desarrollados, en número escaso. Apomórfico (2). Ligeramente desarrollados, en número de dos y algo curvados, con un número moderado (7 a 8) de tubérculos. Apomórfico (3).
12. *Condición del prevómar*. Entero, continuo, sin surco central. Plesiomórfico (1) — Con un surco central, donde se aloja la porción anterior de la lengua. Apomórfico. (2).
13. *Índice de cefalización*. Cabeza contenida más de cuatro veces en el cuerpo. Plesiomórfico (1). Cabeza contenida menos de cuatro veces en el cuerpo. Apomórfico (2).

14. *Razón del premaxilar en la longitud de la cabeza*. Más de dos veces (2 ó 4). Plesiomórfico (1) — Moderadamente grande, contenida menos de dos veces, (1.92-1.93). Apomórfico. (2). — Notablemente grande, contenido menos de dos veces (1.84). Apomórfico. (3).
 15. *Condición del contorno superior cefálico*. Región occipital poco o moderadamente elevada; contorno de la porción anterior moderadamente cóncavo. Plesiomórfico (1). — Región occipital muy elevada; contorno de la porción anterior muy cóncavo. Apomórfico (2).
 16. *Espina del opérculo*. No oculta por la piel. Plesiomórfico (1) — Oculta por la piel. Apomórfico (2).
 17. *Forma de la aleta pectoral*. Corta y ancha. Plesiomórfica (1). — Larga y estrecha. Apomórfico (2).
 18. *Condición de los terigóforos de la aleta pectoral*. Cortos, no dando lugar a un pedúnculo. Plesiomórfico (1) — Muy alargados, dando lugar a un pedúnculo. Apomórfico (2).
 19. *Condición de las papilas dérmicas de la línea lateral*. Dispersas, poco desarrolladas y difíciles de contar. Plesiomórfico (1) — Bien desarrolladas y dispuestas en dos series. Apomórfico (2).
 20. *Número total de costillas*. En los centros de las vértebras primera a séptima. Plesiomórfico (1) — En los centros de las costillas primera a sexta. Apomórfico (2).
 21. *Número total de vértebras*. En número superior a 48 (52-53) Plesiomórfico (1) — En número limitado por 46 y 48 — Apomórfico (2). — En número inferior a 46 (37-45) Apomórfico (3).
- Nota. En raras ocasiones, en los individuos de *Calamopteryx* y *Lucifuga*, el número coincide en 46.
22. *Número total de radios en la aleta dorsal*. En número superior a 80 (80-96) Plesiomórfico. (1). — En número inferior a 80 (58 a 70). Apomórfico (2).
 23. *Número total de radios en la aleta pectoral*. En número promedio igual o mayor a 16 (18-20) Plesiomórfico (1) — En número promedio igual o inferior a 15 (12-15). Apomórfico (2).

24. *Grado de pigmentación*. Muy pigmentado, con tonalidades oscuras. Plesiomórfico (1) — Escasamente pigmentado, sólo en algunas zonas muy localizadas, violáceo o rosáceo, translúcido. Apomórfico (2).
25. *Naturaleza del hábitat*. Arrecifes coralinos. Plesiomórfico (1). Cavernas subterráneas. Apomórfico (2).

DISCUSION

Los resultados de la metodología empleada quedan plasmados en la Fig. 1, en la que se puede apreciar una primera división de tipo dicotómico, que establece dos grupos monofiléticos: uno, que contiene a las dos especies caribeñas del género *Calamopteryx*, de menos desarrollo anagenético, y el otro, formado por las especies de *Lucifuga*, que constituye el grupo hermano apomórfico del anterior y más acusadamente alejado de la especie ancestral común (A, Fig. 1), por adaptación de las mismas a condiciones de vida especiales, como las cavernas subterráneas.

De acuerdo con el concepto de monofilia aquí adoptado (Hennig, op. cit.), cada uno de estos grupos monofiléticos incluye a especies estrechamente relacionadas que descienden de una de dos ancestrales (B y C, Fig. 1) con la que comparte un origen común reciente. Estas últimas, a su vez, son sucesoras de A, que procede del entronque común de los Bromsophycinae. Es necesario advertir que *Calamopteryx* es, en sí mismo, un género apomórfico, cuando se compara con otros que manifiestan sus caracteres en un grado filogenético y anagenético menor, tales como *Oligopus* y *Bythites*, considerados por Cohen (1964) como los representantes vivientes basales (plesiomórficos) del citado grupo.

La causa primordial a la que obedece la marcada diferencia entre los grados de desarrollo anagenético existente para los dos grupos monofiléticos, se debe atribuir al ritmo desigual con que tuvieron lugar las tasas de cambio evolutivo en las especies consideradas, motivado por una intensificación de las presiones de selección, que condujeron a una adaptación creciente a las condiciones de vida especiales, como las de las cavernas subterráneas, en el grupo que evolucionó más rápidamente: el del género *Lucifuga*. Esto se refleja en el número elevado de estadios de caracteres apomórficos que sus especies poseen, (Tabla I) y constituye un ejemplo evidente de evolución no exitosa (*sensu* Briggs, 1966), con alto riesgo de extinción para las mismas frente a una situación crea-

da por nuevas presiones de selección sobre sus caracteres, fijados por deriva genética.

Estas especies, durante su corta historia evolutiva (su hábitat originalmente marino, emergió con los cambios eustáticos ocurridos durante el Cuaternario, período en que tuvo lugar su origen a partir de su antecesor hipotético, C en la Fig. 1), han desarrollado una serie de adaptaciones para la vida subterránea que les permiten lograr un equilibrio entre su potencial reproductor y sus requerimientos ecológicos. En efecto, la atrofia de los ojos, el gran desarrollo del sistema láterosensorial y de la boca, y la despigmentación, conjuntamente con la viviparidad, la oofagia practicada por los embriones y la ocupación del nivel trófico más elevado dentro de su hábitat acuático, contribuyen al mantenimiento eficiente de su viabilidad dentro de condiciones físicas de alta estabilidad.

En todo proceso evolutivo interactúan conjuntamente los cambios anagenéticos y filogenéticos y la selección direccional. (Brundin, 1972). El resultado no sólo conduce a adaptaciones más perfeccionadas, sino también a la extinción misma. De este modo. *L. spelaeotes*, la especie más plesiomórfica del género, puede considerarse como un relicto que presumiblemente ocupa un área próxima a la originaria de este último y que por la interrelación de su extremada localización (conocida hasta el presente) y de su probable pequeña densidad de población, su éxito evolutivo está muy disminuido, con la consiguiente alta probabilidad de extinción. Mientras que las dos especies cubanas, que constituyen el grupo hermano apomórfico de la anterior, por su adaptación más plena a la vida subterránea, reflejada en la gran cantidad de estadios de caracteres apomórficos que poseen (Tabla I), sobre todo *L. subterraneus* (especie hermana apomórfica de *L. dentatus*), son también susceptibles de extinguirse si se produjeran variaciones de consideración en las presiones de selección que actúan sobre ellas, si bien su éxito evolutivo es considerablemente mayor que el de *L. spelaeotes*, como se refleja en la mayor amplitud de su distribución geográfica en la porción occidental de Cuba.

CONCLUSIONES

1. Los géneros *Calamopteryx* y *Lucifuga* constituyen dos grupos monofiléticos hermanos, derivados de un antecesor común perteneciente

- al entronque de los Brosmophycinae. El primero se considera plesiomórfico y el segundo apomórfico.
2. *Lucifuga* evolucionó más acusadamente, con un ritmo más rápido en las tasas de cambio evolutivo (el doble de su grupo hermano en sus especies más apomórficas).
 3. El proceso de especiación dentro de *Lucifuga*, asociado estrechamente con los cambios eustáticos del Cuaternario, dio lugar a la formación de dos grupos monofiléticos subordinados sucesivamente: el plesiomórfico, con *L. spelaeotes* de las Bahamas, y el apomórfico, con *L. dentatus* y *L. subterraneus*, en Cuba occidental.
 4. *Lucifuga spelaeotes* es la especie más próxima al antecesor común hipotético y se considera un relicto próximo al área geográfica original habitada por éste.
 5. *Lucifuga dentatus* y *L. subterraneus* son un par de especies hermanas, la primera comparativamente plesiomórfica y la segunda comparativamente apomórfica, de mayor grado de diferenciación anagenética y más adaptada a la vida subterránea.

RECONOCIMIENTO

Se agradece la ayuda brindada por el Lic. Ernesto Moría por la revisión efectuada sobre la formulación matemática.

REFERENCIAS

- BÖHLKE J. E. AND COHEN D. M. A new shallow-water ophidioid fish from the tropical west Atlantic. *Notulae Naturae*, 396, 1, 1966.
- BRIGGS J. C. Zoogeography and evolution. *Evolution*, 20, 282, 1966.
- BRUNDIN L. Evolution, coral biology, and classification. *Zool. Scr.*, 1, 107, 1972.
- COHEN D. M. A review of ophidioid fish genus *Oligopus* with the description of a new species from west Africa. *Proc. U. S. Natl. Mus.*, 116, 1, 1964.
- COHEN D. M. Viviparous ophidioid fish genus *Calamopteryx* new species from western Atlantic and Galapagos. *Proc. Biol. Soc. Washington* 86, 339, 1973.

- COHEN D. M. AND ROBINS C. R. A new ophidioid fish (genus *Lucifuga*) from a limestone sink, New Providence Island, Bahamas. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 83, 133, 1970.
- EIGENMANN C. H. Cave vertebrates of America. A study on degenerative evolution. *Publ. Carnegie Inst. Washington*. 104, 1, 1909.
- GILL T. N. Descriptions of the genera of gadoid and brotuloid fishes of western North America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 15, 242, 1863.
- HENNIG W. Phylogenetic systematics. Univ. Illinois Press, Urbana, 1966.
- KOSSWIG C. Über bislang unbekannte Sinnesorgane bei dem blindem Köhlfisch *Stygicola dentatus* (Poey). *Zool. Anz.*, 7, suppl. bd., 185, 1934.
- LANE H. H. The ovarian structures of the viviparous blind fishes *Lucifuga* and *Stygicola*. *Biol. Bull.* 6, 38, 1903.
- POEY F. Peces ciegos de la Isla de Cuba, comparados con algunas especies de distinto género (XLVIII): 95-114 en Memorias sobre la Historia Natural de la Isla de Cuba. T. 2. Imprenta de la Vda. de Barcina, La Habana. 1856.
- VERGARA, R. Estudio fenético de los carángidos cubanos. (Pisces, Teleostei). *Ser. Oceanol.* 23, 1, 1974.