

ESQUELETO CAUDAL DE PECES SILURIFORMES Y SUS TENDENCIAS EVOLUTIVAS (DIPLOMYSTIDAE Y TRICHOMYCTERIDAE)

GLORIA ARRATIA F. *

RESUMEN

Se describe el esqueleto caudal a través del desarrollo ontogenético de las siguientes especies:

Trichomycterus areolatus, *T. chiltoni*, *T. mendozensis*, *T. heterodontum*, *T. borellii*, *T. corduence*, *T. rivulatus*, *Trichomycterus* sp. 1, *Trichomycterus* sp. 2, *Hatcheria macraei*, *Bullockia maldonadoi*, *Nematogenys inermis*, *Diplomystes chilensis* y *D. viedmensis*.

Las variaciones intraespecíficas del esqueleto caudal son descritas. Se demuestra la existencia de elementos polimórficos en el esqueleto caudal de Trichomycteridae. Se postulan las tendencias evolutivas del esqueleto caudal de Diplomystidae y Trichomycteridae.

ABSTRACT

The caudal skeletons of young and adult specimens of *Trichomycterus areolatus*, *T. chiltoni*, *T. mendozensis*, *T. heterodontum*, *T. borellii*, *T. corduence*, *T. rivulatus*, *Trichomycterus* sp. 1, *Trichomycterus* sp. 2, *Hatcheria macraei*, *Bullockia maldonadoi*, *Nematogenys inermis*, *Diplomystes chilensis* and *D. viedmensis* are described. The intraspecific variations of the caudal skeleton are described. This paper shows the existence of polymorphic elements in the caudal skeleton of Trichomycteridae. The evolutive trends of the caudal skeleton of Diplomystidae and Trichomycteridae are proposed.

INTRODUCCION

El orden Siluriformes cuenta con cerca de 31 familias (GREENWOOD *et al.* 1966; GOSLINE 1971), 13 de las cuales son endémicas de América del Sur (BRIGGS 1979). Entre éstas se distinguen Diplomystidae y Trichomycteridae por la presencia de especies consideradas como las más primitivas del Orden de acuerdo con algunas evidencias morfológicas.

Diplomystidae presenta un género y 2 especies, *Diplomystes chilensis* MOLINA y *Diplomystes viedmensis* MAC DONAGH. Ha sido considerada como la familia más primitiva de Siluriformes de acuerdo con evidencias proporcionadas por el esqueleto caudal (LUNDBERG y BASKIN 1969; ARRATIA *et al.*

* Universidad de Chile y Museo de Historia Natural, Lawrence, Kansas, 66045, U.S.A.

1978), la presencia de un maxilar dentífero (EIGENMANN 1927) y la configuración de la cintura y pélvica (SHELDEN 1937). Sin embargo existen ciertos aspectos en discusión: MAC ALLISTER (1968) considera al maxilar dentífero como un carácter derivado y GOSLINE (1975) postula la presencia de algunos elementos especializados en el mecanismo palato-maxilar. ARRATIA *et al.* (1978) postula que la cintura pélvica de *Diplomystes* es más avanzada que la de *Nematogenys*.

Trichomycteridae presenta una mayor diversidad genérica y específica que Diplomyctidae. Considerando las variaciones de los patrones morfológicos presentes en *Nematogenys*, *Trichomycterus*, *Hetcheria* y *Bullockia*, se han planteado diversas evidencias que configuran a *Nematogenys inermis* como la especie más primitiva de la familia (WEITZMANN y MYERS 1966; LUNDBERG 1969; ARRATIA *et al.* 1975; ARRATIA *et al.* 1978; ARRATIA 1981a).

El esqueleto caudal es una estructura de validez taxonómica y evolutiva indiscutible la que ha sido demostrada por numerosos autores entre los que se puede citar a GOSLINE 1960, 1961, MONOD 1968, NYBELIN 1963, 1971, 1973a, 1973b, PATTERSON 1968, PATTERSON y ROSEN 1977. Con excepción de ciertos elementos muy constantes, se ha considerado al esqueleto caudal como un complejo no afectado por factores externos. Sin embargo, ARRATIA (1976; 1981b) y ARRATIA *et al.* (1981) demuestra la relación existente entre el desarrollo de las hipurapófisis y la velocidad de la corriente del agua de los sectores de ríos habitados por Siluriformes. Además, ARRATIA *et al.* (1978) muestran la existencia de elementos polimórficos en el esqueleto caudal de algunas especies de Trichomycteridae.

En el presente trabajo se analiza el esqueleto caudal de Diplomyctidae y Trichomycteridae. Este estudio considera individuos juveniles y adultos y se establecen las características de esta estructura a través del desarrollo ontogenético. Se analizan las variaciones que presentan estas familias en relación al modelo básico del esqueleto caudal de

Siluriformes formulado por LUNDBERG y BASKIN (1969). Se discute el significado de los elementos caudales polimórficos y se plantean las probables tendencias evolutivas del esqueleto caudal de Diplomyctidae y Trichomycteridae.

MATERIAL Y METODOS

Se examinaron esqueletos caudales de especímenes juveniles y adultos de:

Familia Trichomycteridae

- Trichomycterus areolatus* VALENCIENNES
910 especímenes
- Trichomycterus chiltoni* (EIGENMANN)
30 especímenes
- Trichomycterus mendozensis* ARRATIA *et al.*
88 especímenes
- Trichomycterus heterodontum* (EIGENMANN)
2 especímenes
- Trichomycterus borellii* BOULENGER
8 especímenes
- Trichomycterus corduvence* WEYENBERGH
10 especímenes;
- Trichomycterus rivulatus* VALENCIENNES
25 especímenes
- Trichomycterus* sp. 1*
80 especímenes (del Lago Chungará)
- Trichomycterus* sp. 2*
57 especímenes; (de Parinacota)
- Hatcheria macraei* GIRARD
106 especímenes
- Bullockia maldonadoi* (EIGENMANN)
124 especímenes y
- Nematogenys inermis* GIRARD
54 especímenes

Familia Diplomyctidae:

- Diplomystes chilensis* MOLINA
7 especímenes
- Diplomystes viedmensis* MAC DONAGH
2 especímenes

* Las especies que se identifican en este trabajo como *Trichomycterus* sp. 1 y *Trichomycterus* sp. 2, han sido descritas en ARRATIA (1981c).

Los ejemplares fueron diafanizados y teñidos con alizarina siguiendo los métodos propuestos por HOLLISTER (1934) y TAYLOR (1967). En la mayoría de los casos se removió la musculatura para revelar mayores detalles. La nomenclatura empleada para el esqueleto de Siluriformes es la propuesta por LUNDBERG y BASKIN (1969). Para el conteo de rayos principales se siguió a HUBBS y LAGLER (1947).

RESULTADOS

Familia Trichomycteridae:

Trichomycterus areolatus VALENCIENNES

La aleta caudal de *T. areolatus* está constituida por 5 ó 6 vértebras, aunque ocasionalmente éstas pueden ser 4 ó 7. Las apófisis neurales y hemales de estas vértebras son delgadas y se incurvan ligeramente hacia el extremo caudal del pez.

a. Estado juvenil. (Fig. 1A, B).

En bagres de 5 a 7 mm de longitud total el cuerpo preural 1 es alargado. El ural 1 se individualiza como una estructura de forma rectangular. En juveniles de 50 mm de longitud total, el ural 1 ya está fusionado al cuerpo preural 1 formando un centro compuesto. El ural 2 se relaciona con la base del hipural 3, pero en algunos ejemplares lo hace con las bases de los hipurales 3 y 4. En bagres juveniles de pequeño tamaño se observa el corda-centro o notocorda a continuación del ural 1 y entre el uroneural y los hipurales superiores.

El arco neural preural 1 está abierto en el 64,68% de los ejemplares; el 35,14% restante presenta arco preural 1 completo y su apófisis alargada, puede adoptar formas diversas. Esta situación se mantiene en estado adulto.

Los hipurales 1 y 2 están fusionados entre sí y además con el centro compuesto y el parahipural. En la base de estas estructuras existe un foramen oval. En algunos individuos se mantiene una sutura evidente entre

el parahipural y el hipural 1, la que se pierde tempranamente en el desarrollo del individuo. Los hipurales 3, 4 y 5 están fusionados entre sí y no se unen al centro compuesto ni al uroneural.

Los juveniles de talla reducida no presentan hipurapófisis ni hipurapófisis secundaria; éstas ya se observan, con pobre desarrollo, en ejemplares que fluctúan entre 25 a 90 mm de longitud total.

b. Estado adulto (Fig. 1B)

El cuerpo preural 1 es macizo y está fusionado al ural 1. En ural 2 persiste en forma vestigial unido a la base del hipural 3.

El uroneural está unido a la porción dorso-posterior del centro compuesto y es acanalado. En este canal penetra el borde dorsal de los hipurales fusionados 3 + 4 + 5. Estos hipurales están separados de los hipurales 1 + 2 por la diastema hipural, que en adultos proporcionalmente es de menor amplitud que en bagres juveniles. En algunos ejemplares de gran corpulencia, los hipurales 3 + 4 + 5 se unen al uroneural constituyendo una pieza compacta.

La hipurapófisis e hipurapófisis secundaria son desarrolladas en poblaciones adultas que habitan aguas corrientosas (ARRATIA 1976; ARRATIA *et al.* 1978). La hipurapófisis emerge como una proyección lateral de la base del arco hemal del parahipural y se continúa con la hipurapófisis secundaria, proyección lateral de la base de los hipurales 1 y 2. Esta última se prolonga sobre la superficie del hipural 2.

El esqueleto caudal de *T. areolatus* presenta 3 alternativas en relación al epural:

- a. Ausencia de epural. Esta modalidad se manifiesta en el 80,69% de los individuos.
- b. Presencia de epural atrófico y redondeado u oval. Alternativa presentada por el 11,83% de los individuos.
- c. Presencia de epural funcional. Caracteriza al 7,91% de los individuos. Este epural es largo y ligeramente ovalado; existe un número reducido de ejemplares (menos del 1% de la muestra) en que la apófisis

neural preural 1 larga, hace las veces de epural funcional.

El número de rayos de la aleta caudal fluctúa entre 32 a 41 siendo el valor promedio (\bar{X}) igual a 35,85. Para la distribución de los rayos caudales ver Cuadros 1 y 2.

La fórmula de los rayos segmentados y segmentado-ramificados es constante. La fórmula de los rayos principales (6 + 7) es constante. El lóbulo dorsal puede tener igual número de rayos o ser éste superior al ventral.

Trichomycterus chiltoni (EIGENMANN)

El esqueleto caudal (Fig. 3) es similar al de *T. areolatus* (Fig. 1) diferenciándose en los siguientes aspectos:

- El esqueleto caudal constituido por 6 ó 7 vértebras.
- La mayoría de los especímenes no tiene epural.
- La hipurapófisis secundaria está pobremente desarrollada.
- Hay 35 a 42 rayos caudales (Cuadros 1 y 2).

Trichomycterus mendozensis ARRATIA *et al.*

El esqueleto caudal (Fig. 3) difiere del *T. areolatus* (Fig. 1) en los siguientes aspectos:

- El arco preural 1 es incompleto y abierto en el 60% de los especímenes; 40% de ellos muestra un arco completo y su apófisis neural puede adoptar diversas formas.
- En la mayoría de los especímenes hay una evidente sutura entre el parahipural y los hipurales 1 + 2; en algunos, la sutura es incompleta, en otros está ausente.
- El uroneural es macizo y ancho.
- El 67,45% de los individuos no tiene epural; el 20,93% presenta un epural atrófico, redondeado u oval; y el 11,62% tiene un epural funcional.
- La mayoría de los especímenes presenta una pequeña hipurapófisis secundaria;

algunos individuos presentan pequeñas hipurapófisis e hipurapófisis secundaria.

- El número de los rayos caudales fluctúa entre 32 a 42 ($\bar{X} = 36,31$) (Cuadros 1 y 2). El lóbulo superior puede tener un rayo más o menos que el inferior, o ambos lóbulos pueden mostrar un número similar.

Trichomycterus borellii y *Trichomycterus heterodontum* tienen un esqueleto caudal similar al de *T. mendozensis*.

Trichomycterus rivulatus VALENCIENNES

El esqueleto caudal (Fig. 4) se diferencia del de *T. areolatus* (Fig. 1) en los siguientes aspectos:

- El esqueleto está constituido por 10 a 12 vértebras.
- Los hipurales 1 y 2 están fusionados entre sí pero están incompletamente separados del parahipural, por una sutura.
- El hipural 3 es libre; los hipurales 4 y 5 están fusionados entre sí.
- El 55% de los especímenes no tiene epural; el 32% tiene un largo epural funcional; el 11% de los especímenes tiene un pequeño epural oval y el 2% exhibe una larga apófisis neural 1 que hace la función de epural.
- La hipurapófisis e hipurapófisis secundaria de formas fluviales son pobremente desarrolladas y generalmente la hipurapófisis está ausente.
- Hay 62 a 68 rayos caudales ($\bar{X} : 64,5$) (Cuadros 1 y 2).

Trichomycterus corduvece presenta un esqueleto caudal similar al de *Trichomycterus rivulatus* en el modelo hipural. El número de rayos del esqueleto caudal de *T. corduvece* es notoriamente menor.

Trichomycterus sp. 1

El esqueleto caudal de *Trichomycterus* sp. 1 (Fig. 3) se asemeja al de *T. rivulatus* (Fig. 4) diferenciándose en:

- El soporte de la aleta caudal está conformado por 6 a 9 vértebras.
- La mayor parte de los especímenes presenta al hipural 3 libre y a los hipurales 4 y 5 coosificados; el 8% de los individuos muestra la fusión de los 3 hipurales superiores.
- El uroneural es ancho y macizo.
- El 72,9% de los individuos tiene un arco neural preural 1 completo del que emerge una larga apófisis que actúa como epural funcional; el 4,2% de los especímenes presenta un largo epural funcional y el 22,2% no presenta epural.
- La hipurapófisis está ausente en la mayoría, pero si se presenta es muy pequeña. La hipurapófisis secundaria es pobremente desarrollada.
- Hay 38 a 46 rayos caudales (\bar{X} 42,2) (Cuadros 1 y 2).

Trichomycterus sp. 2

El esqueleto caudal de *Trichomycterus* sp. 2 (Fig. 3) difiere del esqueleto de *T. rivulatus* (Fig. 4) y del *Trichomycterus* sp. 1 (Fig. 3) en los siguientes aspectos:

- El soporte de la aleta caudal está conformado por 8 a 11 vértebras.
- El 83% de los individuos presenta los hipurales 4 y 5 fusionados y el 3 libre; el 11% presenta los hipurales 3 y 4 fusionados y el 5 libre; el 5% presenta los 3 hipurales superiores libres como en *Nematogenys* (Fig. 6) y los restantes individuos (1%) presentan los 3 hipurales superiores fusionados.
- El 80,7% de los individuos no presenta epural, mientras que en el 19,3% restante, la apófisis neural 1 es larga (= epural funcional).
- Hay 44 a 59 rayos caudales (\bar{X} : 50,1) (Cuadros 1 y 2).

Hatcheria macraei GIRARD

Bajo esta denominación se incluyen como sinónimos: *Hatcheria patagoniensis*, *Hatcheria pique*, *Hatcheria burmeisteri*, *Hatcheria*

titcombi.

El esqueleto caudal de *H. macraei* (Fig. 5) se asemeja al de *Trichomycterus areolatus* (Fig. 1), pero se diferencian en los siguientes aspectos:

- Los hipurales 1 y 2 están coosificados entre sí y parcialmente separados del parahipural por una sutura, que es evidente en los juveniles perdiéndose en la mayoría de los adultos.
- La mayoría de los individuos no presenta hipurapófisis pero sí una hipurapófisis secundaria pequeña. Individuos de diferentes sistemas hidrográficos presentan una o ambas hipurapófisis con mayor o menor desarrollo, dependiendo de la velocidad de la corriente del agua del río que habitan.
- Hay 33 a 41 rayos caudales (\bar{X} : 37,5) (Cuadros 1 y 2).

Bullockia maldonadoi (EIGENMANN)

El esqueleto caudal de *B. maldonadoi* (Fig. 5) se diferencia del de *Trichomycterus areolatus* en los siguientes aspectos:

- El soporte de la aleta caudal está otorgado por 4 ó 5 vértebras.
- En ejemplares juveniles el hipural muestra una evidente sutura con los hipurales 1 + 2, la que se pierde en la mayoría de los adultos.
- En la mayoría de los especímenes el arco neural 1 es abierto y sin espina neural.
- El 80% de los especímenes no presenta epural, el 16% tiene un epural pequeño y redondeado y el 4% presenta un epural funcional.
- La mayoría de los especímenes presentan hipurapófisis vestigial y ausencia de hipurapófisis secundaria.
- Hay 28 a 32 rayos caudales (\bar{X} : 29,6); la fórmula de rayos caudales principales es 6+6 (Cuadros 1 y 2).

Nematogenys inermis GUICHENOT

La aleta caudal de *Nematogenys inermis*

tiene forma redondeada; esta forma es considerada aberrante entre los Siluriformes (MYERS y WEITZMAN 1966). La aleta está constituida por 7 vértebras (ocasionalmente 6). Las apófisis neurales y hemales de estas vértebras son alargadas y se curvan gentilmente hacia el extremo posterior del pez.

a. Estado juvenil (Fig. 6A)

En ejemplares de 15 a 20 mm de longitud total, el cuerpo preural 1 es alargado y está fusionado al ural 1 formando un centro compuesto. Esta fusión debe ocurrir muy tempranamente en el desarrollo ya que no se observan zonas de sutura como ocurre en *Trichomycterus*. El ural 2 ubicado a continuación del ural 1 se fusiona con éste último y se hace vestigial tempranamente en el desarrollo del individuo.

El arco preural 1 es completo y su apófisis es pequeña. Algunos ejemplares carecen de arco y apófisis neural preural 1. Sobre esta apófisis, o bien sobre la cara dorsal del centro compuesto, se apoya un epural largo.

Los hipurales 1 y 2 están fusionados entre sí y además con el centro compuesto. Los hipurales 3, 4 y 5 son independientes sobre sí. En ejemplares juveniles de pequeño tamaño se observa desde el uroneural hasta el parahipural una especie de placa en la que se desarrollan estos elementos óseos. Esta presenta a nivel de la diastema una pequeña escotadura. Esta placa ya no se observa en ejemplares de 25 mm o más. El parahipural se une independientemente al cuerpo preural 1. Carecen de hipurapófisis e hipurapófisis secundaria.

b. Estado adulto (Fig. 6B)

El centro compuesto es macizo. El ural 2 persiste en forma vestigial unido a la base del hipural 3.

El uroneural que en estados juveniles es aguzado y de menor longitud que los hipurales superiores, en adultos se hace menos aguzado y casi de la misma longitud que los hipurales superiores. Los hipurales 1 y 2 están fusionados entre sí y los hipurales 3, 4 y 5

son libres. En la mayoría de los individuos se presenta un epural largo (98%).

El número de rayos de la aleta caudal oscila entre 36 y 40, siendo el valor promedio (\bar{X}) igual a 38,61. La distribución de los rayos varía notablemente a través de la edad del ejemplar. En los ejemplares juveniles la fórmula de rayos segmentados —ramificados (6 + 7) es el único valor constante. En ejemplares adultos ésta puede ser 7 + 7, pero en adultos de grandes dimensiones ésta es 7 + 8. El número de rayos segmentados va aumentando paulatinamente a través del crecimiento. El número de rayos principales varía a través del desarrollo de los individuos. En ejemplares juveniles la fórmula es 7 + 8; en adultos es 8 + 8 u 8 + 9 (Cuadros 1 y 2). El lóbulo dorsal tiene mayor número de rayos que el ventral.

Familia Diplomystidae

Diplomystes chilensis MOLINA

La aleta caudal está constituida por 5 a 7 vértebras; las apófisis neurales y hemales son ligeramente más anchas que las presentadas por las restantes vértebras caudales.

a. Estado juvenil (Fig. 7A)

El cuerpo preural 1 es ligeramente alargado. En bagres juveniles de 50 mm de longitud total, este cuerpo se ha fusionado al centro ural 1 formando un centro compuesto. El centro ural 2 es libre, grande y de forma rectangular; se ubica bajo el uroneural acanalado y frente a la base de los hipurales 3 y 4.

El arco preural 1 es completo y de él emerge una pequeña apófisis preural 1 ligeramente aguzada. Sobre ésta se ubica el epural que es largo. El elemento uroneural, fusionado a la región dorsoposterior del centro compuesto es acanalado y bífido en su extremo distal.

Los hipurales 1 y 2 están separados entre sí, pero unidos por su base al centro compuesto. Los hipurales superiores 3, 4, 5 y 6 son libres. Los hipurales 3 y 4 son semejantes

en forma y tamaño mientras que los hipurales 5 y 6 son pequeños en proporción a los anteriores siendo el más pequeño de todos, el 6.

Las bases del arco hemal del parahipural aparentemente no están unidas al centro compuesto. En este arco hemal existe una hipurapófisis pequeña; presentan una hipurapófisis secundaria rudimentaria.

b. Estado adulto (Fig. 7B)

El esqueleto caudal de *D. chilensis* adultos experimenta algunas variaciones en relación al estado juvenil. Estas son:

El centro compuesto es corto y macizo. No se observa ural 2. Las bases de los hipurales 3 y 4 se ubican en la región acanalada del elemento uroneural. El arco hemal del parahipural se fusiona al centro compuesto. El arco hemal del parahipural deja un orificio amplio, esto impresiona como que el arco hemal tiene una hipurapófisis grande, aunque realmente ésta es reducida. LUNDBERG y BASKIN (1969) establecen para *Diplomystes* una hipurapófisis relativamente primitiva que emerge como una proyección de la base del arco hemal del parahipural y una hipurapófisis secundaria sobre la base del hipural 1.

El número de rayos de la aleta caudal y su distribución varía en individuos juveniles y adultos. Los valores fluctúan entre 44 (en juveniles) hasta 53 (en adultos). El número de rayos principales es un valor generalmente constante, independiente de la edad del ejemplar (9 + 9), (ocasionalmente 9 + 10) (Cuadros 1 y 2). El lóbulo dorsal puede tener un número igual de rayos o ser mayor que el ventral.

Diplomystes viedmensis MAC DONAGH

El esqueleto caudal de *Diplomystes viedmensis* no presenta variaciones con respecto al de *D. chilensis*.

CONCLUSIONES

A. Patrón de esqueleto caudal de Trichomycteridae y Diplomystidae.

Considerando los 10 planteamientos básicos del modelo de esqueleto caudal de Siluriformes formulados por LUNDBERG y BASKIN (1969), se puede establecer las siguientes caracterizaciones para los tricomicteridos y diplomistidos:

1. El centro preural 1 y el ural 1 forman un centro compuesto funcional que sirve de soporte a los elementos caudales.
2. Presencia de un ural 2 que se encuentra frente a la base de los hipurales 3 y 4 en *Diplomystes* y al hipural 3 en tricomicteridos. En estado adulto el ural 2 se hace vestigial.
3. Cuatro elementos hipurales superiores en Diplomystidae y 3 hipurales superiores con diferentes grados de fusión en Trichomycteridae. En esta familia se ha perdido el sexto hipural.
4. En Diplomystidae juvenil el parahipural es libre; en Trichomycteridae está fusionado al centro compuesto y muestra la tendencia a fusionarse además, con los hipurales 1 + 2.
5. La hipurapófisis e hipurapófisis secundaria presentan diversos grados de complejidad según la edad del individuo y las aguas que habitan. Estos Siluriformes juveniles no presentan hipurapófisis pero éstas las van adquiriendo a través de su desarrollo con diferentes grados de complejidad, (con excepción de *Nematogenys* que carece de ellas).
6. El arco neural 1 es incompleto en la mayoría de los especímenes de *Diplomystes*, *Nematogenys*, *Bullockia* y *Hatcheria*. En *Trichomycterus* es frecuente la presencia de un arco neural incompleto.
7. *Diplomystes chilensis*, *Diplomystes viedmensis*, *Nematogenys inermis*, *Trichomycterus rivulatus*, *Trichomycterus* sp. 1 y *Trichomycterus* sp. 2, (estos últimos en gran número de representantes) presentan epural. La mayoría de los tricomicteridos tiende a perder el epural. Es importante destacar las diferencias fenotípicas entre los diferentes tricomicteridos estudiados los que evidencian

una secuencia a nivel específico, que va desde aquellos con epural funcional, otros con epural atrófico, hasta aquellos que carecen de epural. La secuencia anteriormente citada es independiente de la edad de los individuos y también del sexo.

8. El uroneural está fusionado al centro compuesto.
9. Todos los arcos hemales (excluyendo al cuerpo preural 1) de las vértebras caudales están fusionados a su centro.
10. Los rayos caudales principales presentan fórmulas características a nivel genérico y específico.

– <i>Diplomystes</i> <i>chilensis</i> ; <i>viadmensis</i>	: 9 + 9
– <i>Nematogenys</i> <i>inermis</i>	: 7 + 8; 8 + 8; 8 + 9
– <i>Trichomycterus</i> <i>areolatus</i> ; <i>chiltoni</i> ; <i>mendozensis</i> ; <i>borellii</i> ; <i>corduvence</i> ; <i>heterodontum</i> ; <i>rivulatus</i> ; sp. 1; sp. 2.	: 6 + 7
– <i>Hatcheria</i> <i>macraei</i>	: 6 + 7
– <i>Bullockia</i> <i>maldonadoi</i>	: 6 + 6

Entre los Siluriformes conocidos, ninguno de ellos tiene la condición ostariofisa de 10 + 9 rayos principales. *Diplomystes*, dentro de los Siluriformes, es el grupo que más se asemeja a esta condición (9 + 9). La característica descrita en esta oportunidad, relacionada al aumento de rayos principales a través del crecimiento y que se presenta en *Nematogenys* y *Diplomystes*, no ha sido descrita para ningún otro siluriforme.

La secuencia mostrada por los rayos caudales principales de estos Siluriformes indica una tendencia manifiesta a la reduc-

ción del número de ellos. Esta tendencia es frecuente en Teleósteos (PATTERSON 1968).

Bagres con aletas caudales redondeadas muestran un incremento de los rayos ramificados en el lóbulo ventral (LUNDBERG y BASKIN 1969). *Nematogenys* que tiene una aleta caudal redondeada tiene un rayo ramificado más en el lóbulo ventral, pero son los rayos segmentados quienes aumentan en número con la edad.

Los rayos principales que son ramificados muestran diferencias a través del crecimiento del individuo. En ejemplares juveniles presentan una ramificación dicotómica exclusivamente; al ir creciendo los individuos cada una de estas ramificaciones se vuelve a dicotomizar; en ejemplares de gran corpulencia pueden presentarse 3 o más dicotomizaciones por rayo.

Trichomycteridae y Diplomystidae constituyen excepciones del modelo básico del esqueleto caudal planteado para el Orden, en los siguientes aspectos:

- Las variaciones de las hipurapófisis relacionadas con la edad de los ejemplares y la velocidad de las corrientes de las aguas que habitan.
- En *Diplomystes*, *Nematogenys*, *Trichomycterus*, *Hatcheria* y *Bullockia* es frecuente la presencia de un arco neural preural 1 incompleto y en algunos representantes, ausencia de él.
- Las variaciones presentadas en *Trichomycterus*, *Hatcheria* y *Bullockia* en cuanto a presencia o ausencia de epural, lo que permite diferenciar tres o cuatro alternativas en cada una de las especies estudiadas.
- Las variaciones presentadas en *Nematogenys* a través del crecimiento en el número de rayos segmentados-ramificados y principales.

B. Elementos polimórficos

El esqueleto caudal de la familia Trichomycteridae muestra la existencia de algunos elementos polimórficos. Estos son:

a. Epural

La mayoría de los especímenes de *Nematogenys inermis*, estudiados en este trabajo, presentan epural, sin embargo en la subfamilia Pygidiinae se presenta polimorfismo en la mayoría de las especies. Por ejemplo:

Trichomycterus rivulatus y *Trichomycterus* sp. 1, presentan 3 formas que corresponden a: presencia de un epural largo y funcional, presencia de una larga apófisis neural (= epural) y ausencia de epural.

Trichomycterus areolatus, *Trichomycterus mendozensis*, *Trichomycterus borellii*, *Trichomycterus corduvence*, *Trichomycterus heterodontum*, *Trichomycterus chiltoni* y *Bullockia maldonadoi* presentan 4 formas que corresponden a: presencia de un epural largo y funcional, presencia de un epural redondeado y atrófico, presencia de un epural o val y atrófico y ausencia de epural.

Trichomycterus sp. 2 muestra 2 formas: larga apófisis neural 1 (= epural) y ausencia de epural.

Las diferencias a nivel específico están dadas por la frecuencia con que se presenta cada forma polimórfica lo que permite establecer la tendencia en relación a este carácter. Así los tricomicteridos andinos presentan en un gran porcentaje de los individuos, un epural funcional o su equivalente (larga apófisis neural 1, mientras que la mayoría de *Trichomycterus*, *Bullockia* y *Hatcheria* muestra la tendencia a perder el epural.

b. Arco preural neural 1

La mayoría de los tricomicteridos de la subfamilia Pygidiinae presentan 2 alternativas en relación al arco preural 1: arco neural cerrado, es decir ambas mitades están unidas entre sí formando un arco del que emerge la apófisis neural 1 y arco neural abierto, es decir, ambas mitades están separadas no constituyendo realmente un arco; la apófisis neural 1 emerge de uno u otro elemento constituyente de este "arco".

Tal como en el caso anterior, la frecuencia con que se presenta una u otra forma alternativa es variable en cada especie.

c. Hipurales

El número total de hipurales, su distribución en ambos lóbulos y su fusión a otros elementos como el parahipural, o bien coosificación entre ellos, son situaciones constantes a nivel genérico y específico, con ciertas excepciones que muestran polimorfismo en relación a la fusión hipural y que se presentan en ciertos tricomicteridos andinos (Fig. 8).

d. Hipurapófisis

Los caracteres polimórficos anteriormente mencionados no muestran relación con el sexo de los individuos, hábitat o bien con diferentes estados ontogenéticos. La ausencia de hipurapófisis, su presencia y desarrollo están relacionados en las diferentes especies de Pygidiinae con el desarrollo ontogenético de los individuos y el hábitat que habitan (ARRATIA 1976; 1981b).

Los individuos juveniles de pequeño tamaño de las especies de la subfamilia Pygidiinae, no presentan hipurapófisis, a medida que el individuo se desarrolla éstas se manifiestan como hipurapófisis o hipurapófisis secundaria o la fusión de ambas; el mayor o menor desarrollo de estas estructuras en relación con la velocidad de las corrientes de agua de los ambientes ocupados por los individuos adultos.

e. Número de rayos principales

Diplomystidae y Trichomycteridae presentan fórmulas de rayos principales característicos a nivel genérico (Cuadros 1 y 2) con la excepción de *Nematogenys inermis* que presenta 3 fórmulas de rayos principales: 7 + 8, 8 + 8 u 8 + 9. Estas alternativas se relacionan con el desarrollo ontogenético de los individuos fundamentalmente, ocurriendo el menor número de rayos en individuos juveniles.

Resumiendo, el esqueleto caudal de Diplo-

mystidae y Trichomycteridae, presenta un patrón estructural bastante constante en *Diplomystes* y *Nematogenys*. En este último género, el número de rayos principales y su variación, está relacionada con el desarrollo ontogenético de los individuos. En la subfamilia Pygidiinae se presenta polimorfismo a nivel de epural, arco preural 1 e hipurapófisis y ocasionalmente, a nivel de hipurales superiores. Los elementos polimórficos manifestados en estos siluriformes sudamericanos deben tener una base genética, aún no estudiada; algunos evidencian ciertas tendencias evolutivas que caracterizan a determinadas especies.

La presencia de elementos polimórficos en el esqueleto caudal de Trichomycteridae trae aparejada la recomendación de considerar un número de individuos estadísticamente significativo cuando se estudien estructuras óseas.

C. Tendencias evolutivas

El estudio del esqueleto caudal de Diplomystidae y Trichomycteridae muestra la existencia de determinados patrones estructurales y manifiestan tendencias de cambios en algunas especies. Elementos como los hipurales, epural, número de rayos principales y número total de rayos, son interesantes ejemplos dignos de análisis.

a. Hipurales

La presencia de 6 hipurales libres, característica de Diplomystidae e Ictaluridae, es considerada como un carácter primitivo. *Nematogenys* ha perdido un hipural y además presenta los hipurales 1 + 2 fusionados, lo que corresponde a un estado más avanzado. Pygidiinae muestra toda una gama de alternativas (Fig. 9) que involucran desde la semifusión de los hipurales 1 + 2 con el parahipural, la fusión de los hipurales 4 + 5 y de los hipurales 3 + 4 + 5. Resumiendo, existe una tendencia manifiesta a la fusión de los hipurales entre sí, constituyendo dos placas óseas, además de la incorporación del parahipural a esta fusión. La fórmula

PH; H1; H2; H3; H4; H5; H6; se postula como un estado primitivo y la fórmula PH + H1 + H2; H3 + H4 + H5 como un estado avanzado dentro de Siluriformes.

b. Epural

La mayoría de los Siluriformes carece de epural (LUNDBERG y BASKIN 1969) pero significativamente éste está presente en *Diplomystes* y *Nematogenys*, géneros primitivos dentro de Siluriformes. Pygidiinae presenta epural funcional o apófisis preural 1 desarrollada en muchos de los tricomicteridos andinos (Fig. 9) observándose una tendencia a la pérdida de esta estructura en ciertas especies de *Trichomycterus*, *Hatcheria* y *Bullockia*.

En relación a este carácter, la presencia de epural funcional se postula como un estado primitivo y la ausencia de él, como un estado avanzado, existiendo estados intermedios que ya se han definido en este trabajo.

c. Número de rayos principales

La condición ostariofisa de 10 + 9 rayos principales se estima como un carácter primitivo dentro de Ostariophysi; ninguno de los Siluriformes conocidos presenta esta fórmula, siendo la condición presentada por *Diplomystes* (9 + 9 y ocasionalmente 9 + 10) la que más se acerca a tal fórmula. *Nematogenys*, a diferencia de otros Siluriformes presenta un número menor de rayos principales que experimenta variaciones a lo largo del desarrollo del individuo (Fig. 6). *Trichomycterus* y *Hatcheria* presentan 6 + 7 rayos principales mientras que *Bullockia* muestra el número más bajo (6 + 6) dentro de Trichomycteridae.

Existe una evidente tendencia a la reducción del número de rayos principales en Trichomycteridae.

d. Número total de rayos caudales

Nematogenys y ciertos tricomicteridos andinos muestran un elevado número de

CUADRO 1

RAYOS CAUDALES Y SU DISTRIBUCION EN ALGUNAS ESPECIES DE TRICHOMYCTERIDAE Y DIPLOMYSTIDAE

Especies	Nº segment. dorsales	Segment. dorsales	Segment. ramificad. dorsales	Segment. ramificad. ventrales	Segment. ventrales	Nº segment. ventrales	Total rayos caudales
<i>Trichomycterus areolatus</i>	10-14	2	5	6	2	9-14	32-41
<i>Trichomycterus chiltoni</i>	12-15	2	5	6	2	10-15	35-42
<i>Trichomycterus mendozenis</i>	16-19	2	5	6	2	13-14	32-42
<i>Trichomycterus rivulatus</i>	26-30	2	5	6	2	21-24	62-68
<i>Trichomycterus</i> sp. 1	12-19	2	5	6	2	10-15	38-46
<i>Trichomycterus</i> sp. 2	17-25	2	5	6	2	16-20	44-59
<i>Hatcheria macraei</i>	9-14	(1) 2	5	6	(1) 2 (3)	8-13	33-41
<i>Bullockia madonadoti</i>	7-10	2	5	6	3	6-9	28-32
<i>Nematogenys inermis</i>	2-9	5-12	6	7	4-7	4-7	36-40
Juvenil							
<i>Nematogenys inermis</i>	0-3	12-13	7	7-8	6-12	0-6	36-40
Adulto							
<i>Diplomystes chilensis</i>	11-13	2-3	8	8	3	11-12	43-47
Juvenil							
<i>Diplomystes chilensis</i> y <i>viedmensis</i> adultos	15-18	2-3	8	8	3-4	13-16	49-59

rayos caudales el que va disminuyendo paulatinamente en otros tricomictéridos, *Hatcheria* y *Bullockia*.

Aunque la Fig. 9 representa las tendencias

evolutivas del esqueleto caudal, *Diplomystes* se considera en una línea filogenética separada de Trichomycteridae en base a otras evidencias morfológicas.

CUADRO 2

RAYOS CAUDALES PROCURRENTES Y PRINCIPALES EN ALGUNAS ESPECIES DE TRICHOMYCTERIDAE Y DIPLOMYSTIDAE.

Especie	Procurrentes dorsales	Principales dorsales	Principales ventrales	Procurrentes ventrales
<i>Trichomycterus areolatus</i>	11 - 15	6	7	10 - 15
<i>Trichomycterus chiltoni</i>	13 - 16	6	7	11 - 16
<i>Trichomycterus mendocensis</i>	17 - 20	6	7	14 - 15
<i>Trichomycterus rivulatus</i>	27 - 31	6	7	22 - 25
<i>Trichomycterus</i> sp. 1	13 - 20	6	7	11 - 16
<i>Trichomycterus</i> sp. 2	18 - 26	6	7	17 - 20
<i>Hatcheria macraei</i>	10 - 14	6	7	9 - 13
<i>Bullockia maldonadoi</i>	8 - 11	6	7	8 - 11
<i>Nematogenys inermis</i>	12 - 19	7 - 8	8 - 9	8 - 11
<i>Diplomystes chilensis</i> y <i>viidensis</i>	12 - 20	9	9	13 - 19

AGRADECIMIENTOS

La autora desea expresar sus agradecimientos a las siguientes personas que han colaborado en la recolección de especímenes: Prof. H. DIAZ, Prof. A. CHANG, Sra. SILVINA MENU-MARQUE, Sra. B. PEÑAFORT y Sr. F. CAMILO.

Esta investigación se ha financiado parcialmente a través de diferentes grants del Servicio de Desarrollo Científico y Colaboración Internacional, U. de Chile, Proyecto UNEP - UNESCO 1105 - 77 - 01 e Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas, Mendoza.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

ARRATIA, G.

1976 Variaciones de las hipurapófisis en algunos

peces Siluriformes (Familia Trichomycteridae). An. Mus. Hist. Nat., Valparaíso. Chile 9: 105 - 114.

1981a Género de peces de aguas continentales de Chile. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile Pub. Ocasional 34; 108 pp.

1981b Preferencias de hábitat de peces Siluriformes de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). Studies on Neotropical Fauna & Environment (en prensa).

1981c *Trichomycterus chungaraensis* n. sp. and *Trichomycterus laucaensis* n. sp. (Pisces, Siluriformes, Trichomycteridae) from the high Andean range. Studies on Neotropical Fauna & Environment (en prensa).

ARRATIA, G. y A. CHANG.

1975 Osteocráneo de *Nematogenys inermis* Guichenot, 1848 y consideraciones acerca de la

- primitividad del género (Peces Siluriformes, Trichomycteridae). Mus. Nac. Hist. Nat., Chile, Pub. Ocasional 19: 3 - 7.
- ARRATIA, G. A. CHANG, S. MENU - MARQUE y G. ROJAS
- 1978 About *Bullockia* n. gen. and *Trichomycterus mendozensis* n. sp. and revision of the family Trichomycteridae. Studies on Neotropical Fauna & Environment 13 (3-4): 157 - 194.
- ARRATIA, G. y S. MENU - MARQUE.
- 1981 Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography. Zool Anz. (en prensa).
- BRIGGS,
- 1979 Ostariophysan Zoogeography: an Alternative Hypothesis. Copeia 1: 111 - 118.
- EIGENMANN, C.
- 1927 The fresh-water fishes of Chile. Mem. Nat. Acad. Sci. 22: 1 - 63.
- GOSLINE, W.
- 1960 Contributions toward a classification of modern Isospondylous Fishes. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 6 (6): 325 - 365.
- 1961 The perciform caudal skeleton. Copeia 3: 265 - 270.
- 1971 Functional morphology and classification of Teleostean fishes. Univ. Hawaii Press, Honolulu: 1 - 208.
- 1975 The palatine - maxillary mechanism in catfishes, with comments on the evolution and zoogeography of modern siluroids. Occ. Pap. Calif. Acad. Sci., 120: 1 - 31.
- GREENWOOD, P., D. ROSEN, G. WEITZMAN y MYERS.
- 1966 Phyletic studies on Teleostean Fishes with a provisional classification of living forms. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 13: (4): 341 - 455.
- HOLLISTER, G.
- 1934 Clearing and dyeing for bone study. Zoologica 12: 89 - 101.
- HUBBS, C.L. y K. LAGLER.
- 1947 Fishes of the Great Lakes region. Cranbrook. Inst. Sci. Bull. 26: 1 - 186.
- LUNDBERG, J. y J. BASKIN
- 1969 The caudal skeleton of the catfishes order Siluriformes. Amer. Mus. Novitates 2398: 1 - 49.
- Mc ALLISTER, D.
- 1968 Evolution of branchiostegals and classification of teleostome fishes. Bull. Nat. Mus. Canadá 221: 1 - 239.
- MONOD, T.
- 1968 Le complexe urophore des Poissons Téléostéens. Mem. L'Inst. Fondamental D'Afrique Noire 81: 1 - 705.
- NYBELIN, O.
- 1963 Zur Morphologie und Terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. Ark. Zool. Ser. 2 (15): 485 - 516.
- 1971 On the caudal skeleton on *Elops*, with remarks on other teleostean fishes. Acta R. Soc. Sci., litt. gothoburg. Zool., 7: 1 - 52.
- 1973a Comments on the caudal skeleton of actinopterygians. In GREENWOOD, P. H., MILES, R. y PATTERSON, C. (eds.), Interrelationships of Fishes, London, Academic Press: 369 - 372.
- 1973b On the caudal skeleton of *Albula vulpes* (L) (Pisces, Teleostei). Zool. Scripta, 2: 251 - 256.
- PATTERSON, C.
- 1968 The caudal skeleton in Lower Liassic pholidophorid fishes. Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Geol., 6 (5): 201 - 239.
- PATTERSON, C. y D. E. ROSEN
- 1977 Review of Ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. Amer. Mus. Nat. Hist., 158 (2): 83 - 172.
- SHELDEN, F.
- 1937 Osteology Miology and probable evolution of the Nematognath pelvic girdle. Ann. New York Acad. Sci., 37, art. 1: 1 - 96.
- TAYLOR, W.
- 1967 An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. Proc. U.S. Nat. Mus., 122 (2596): 1 - 17.
- WEITZMAN, S. y G., MYERS
- 1966 Two remarkable new trichomycterid catfishes from the Amazona basin in Brazil and Colombia. Jour. Zool. London, 194: 227 - 287.

F I G U R A S

Fig. 1. Esqueleto caudal de *Trichomycterus areolatus*.

A y B: juvenil; C: adulto.

CP1: cuerpo preural 1; H1-5: hipurales 1 - 5; PH: parahipural;

PL: uroneural; U1 - 2: urales 1 - 2.

Fig. 2. Esqueleto caudal de *T. areolatus* mostrando 3 alternativas en relación al epural (E).

Fig. 3. Esqueleto caudal de tricomictéridos.

A: *Trichomycterus chiltoni*; B: *T. mendozensis*; C: *Trichomycterus* sp. 1; D: *Trichomycterus* sp. 2.

ANP1: apófisis neural preural 1; H1-5: hipurales 1 - 5; PH: parahipural; PL: pleuroostilo (= uroneural).

Fig. 4. Esqueleto caudal de *Trichomycterus rivulatus*.

A: juvenil; B: adulto.

E: epural; H1 - 5: hipurales 1 - 5; PH: parahipural; UN: uroneural = pleuroostilo.

Fig. 5. Esqueleto caudal de tricomictéridos.

A: *Hatcheria macraei*; B: *Bullockia maldonadoi*.

CP1: cuerpo preural 1; H1 + 2: hipurales 1 + 2; hs: hipurapófisis secundaria; PH: parahipural.

Fig. 6. Esqueleto caudal de *Nematogenys inermis*.

A: juvenil; B: adulto.

E: epural; H3: hipural 3.

Fig. 7. Esqueleto caudal de *Diplomystes chilensis*.

A: juvenil; B: adulto.

ANP1: apófisis neural preural 1; CP1 + U1: cuerpo preural 1 fusionados con ural 1; h: hipurapófisis;

H1 - 6: hipurales 1 - 6; PH: parahipural; PL: pleuroostilo; U2: ural 2.

Fig. 8. Estados polimórficos de la fusión hipural en tricomictéridos.

A y B: *Trichomycterus* sp. 1.;

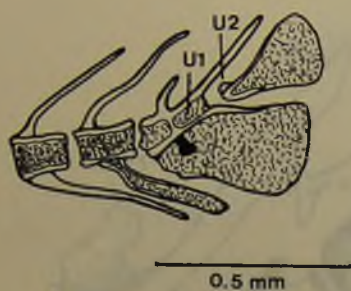
C y D: *Trichomycterus* sp. 2.

H1-5: hipurales 1 - 5.

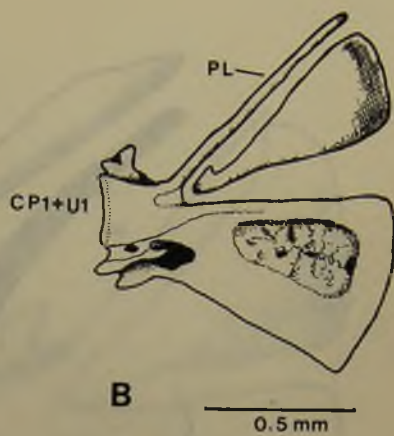
Fig. 9. Representación esquemática de las tendencias evolutivas del esqueleto caudal en diplomístidos y tricomictéridos.

A: representa un hipotético antecesor de *Diplomystes* y *Nematogenys* con 6 hipurales separados, parahipural libre y 10 + 9 rayos caudales principales; B: *Diplomystes*; C: *Nematogenys*; D: *Trichomycterus rivulatus*; E: *Trichomycterus* sp. 2; F: *Trichomycterus* sp. 1; G: *Trichomycterus mendozensis* y *Hatcheria*; H: *Trichomycterus areolatus* y *chiltoni*; I: *Bullockia*.

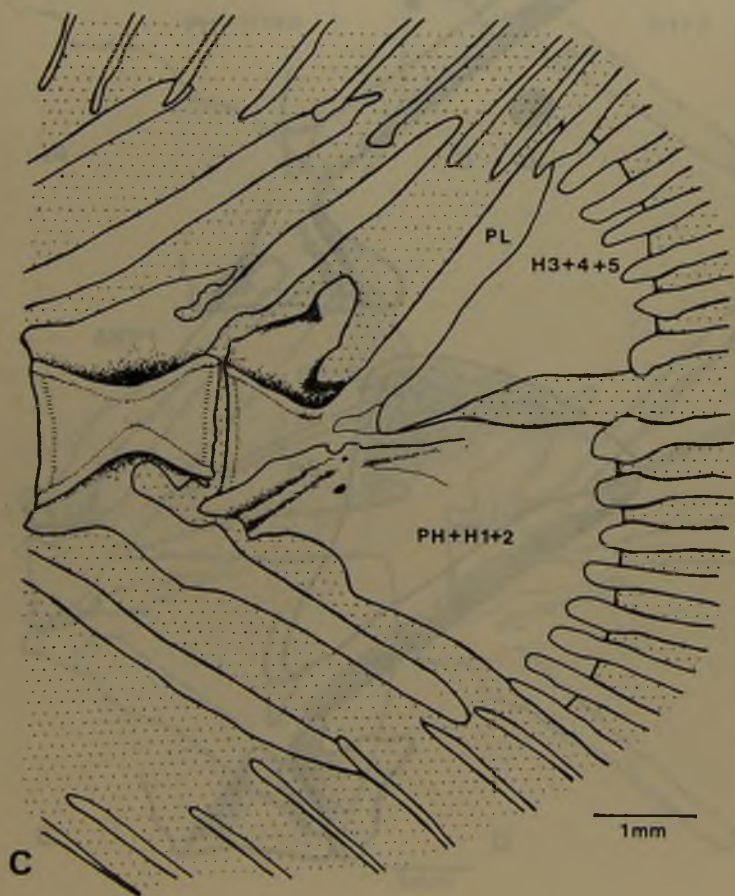
ANP 1: apófisis neural preural 1; E: epural; H1 - 6: hipurales 1 - 6; PH: parahipural; sp: rayos principales.



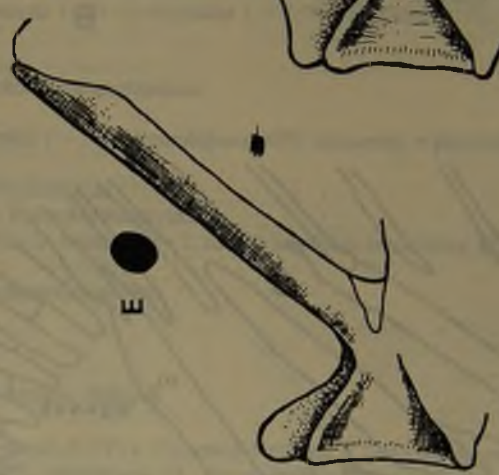
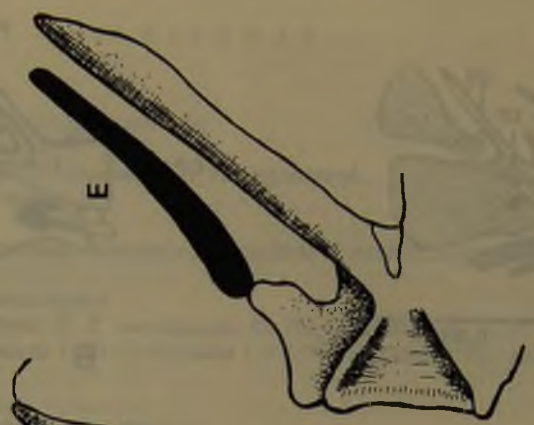
A

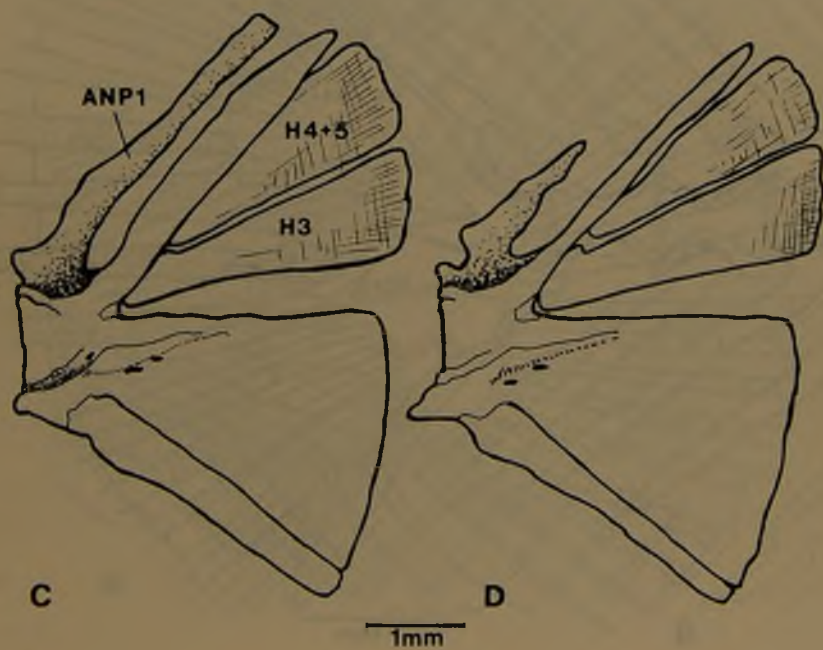
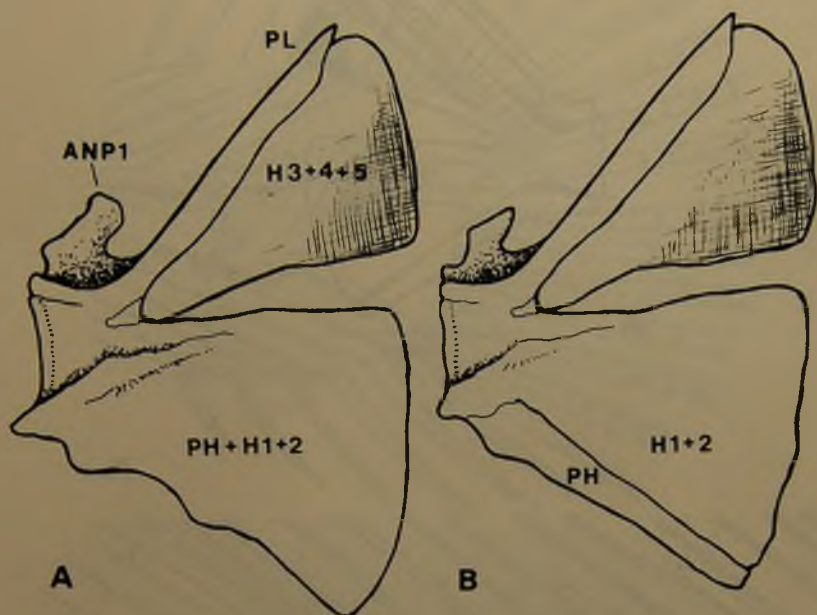


B



C

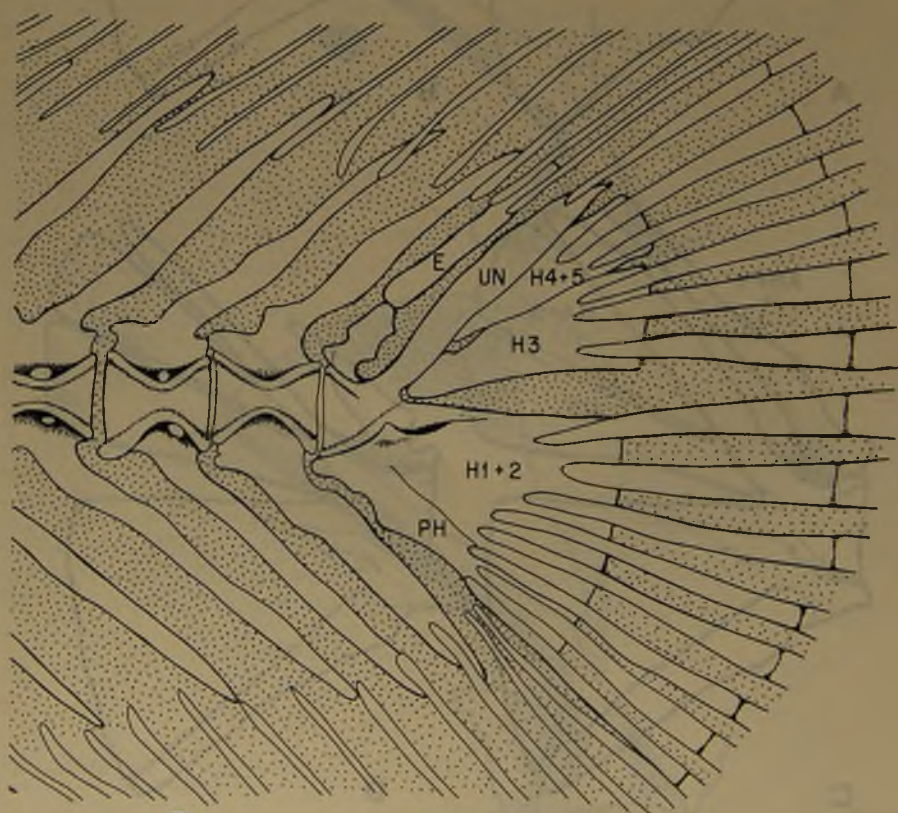






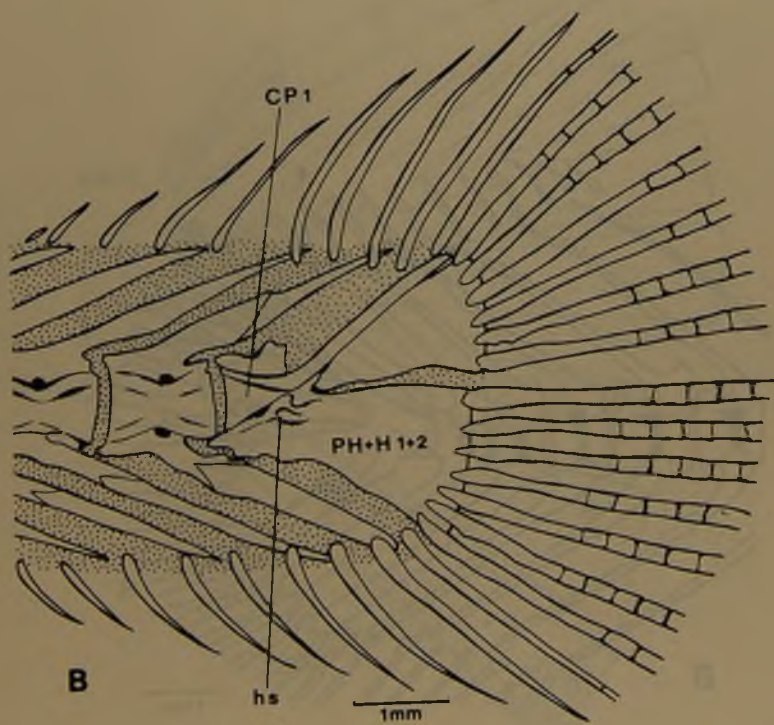
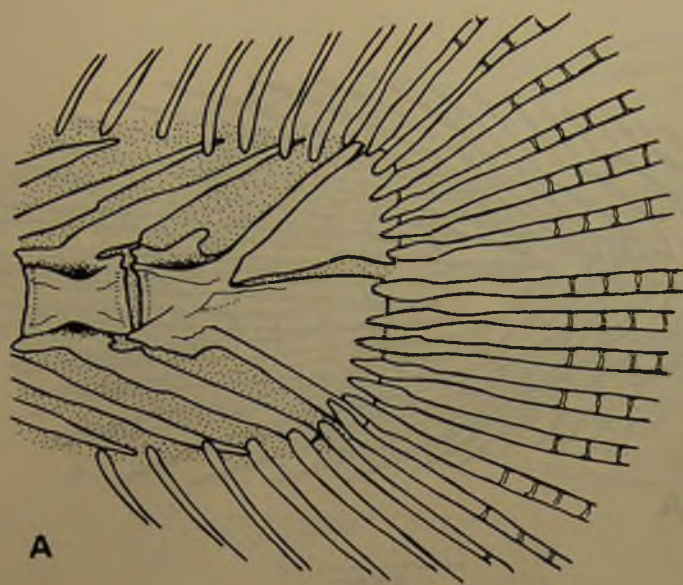
A

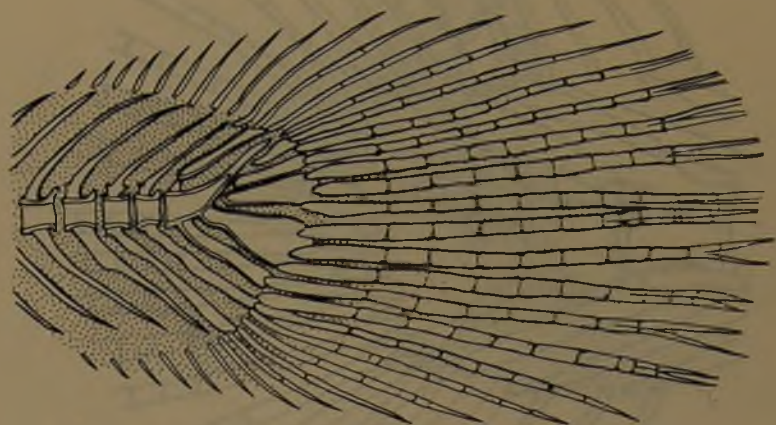
0.5mm



B

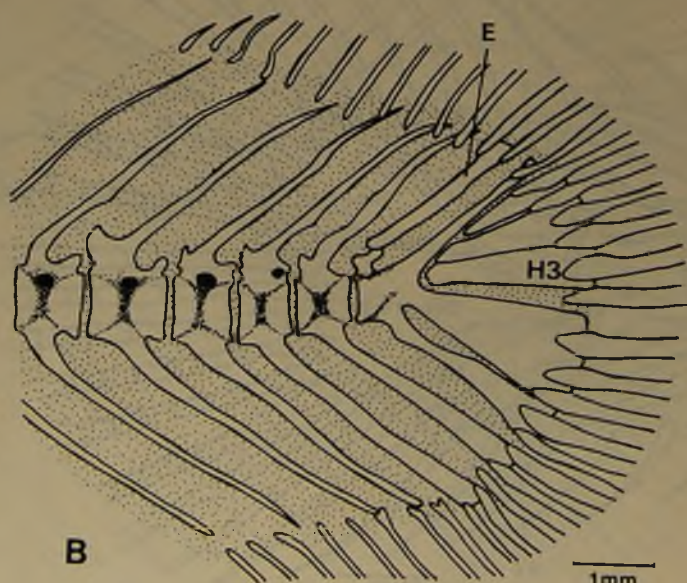
1mm





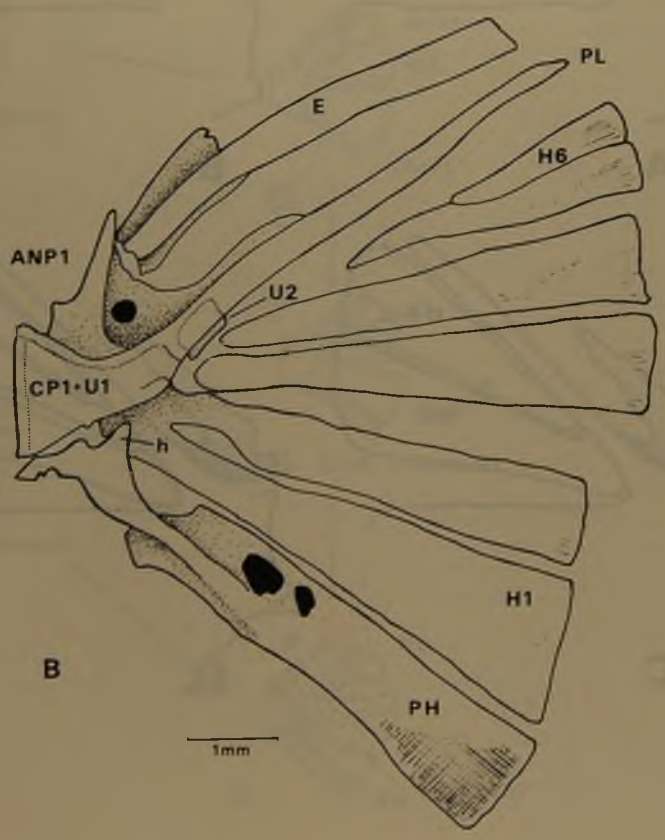
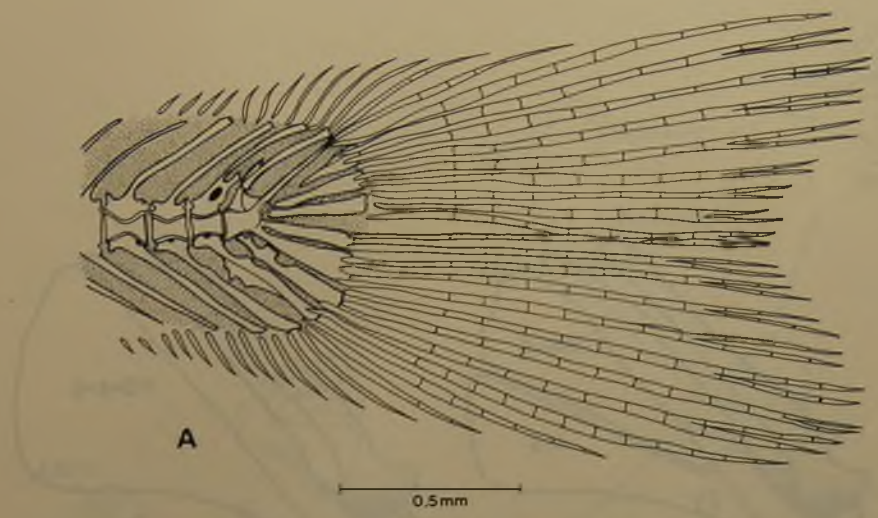
A

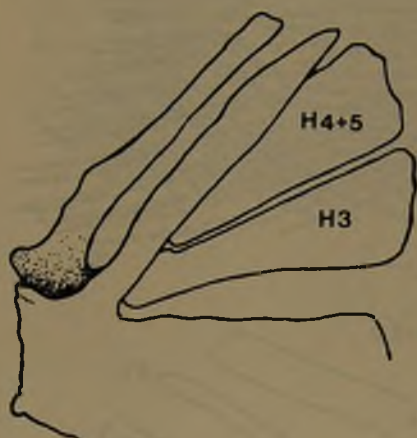
0.5 mm



B

1mm

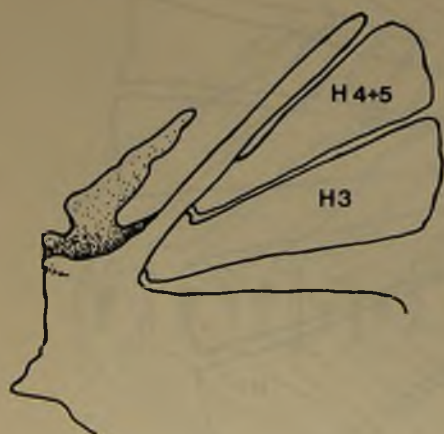




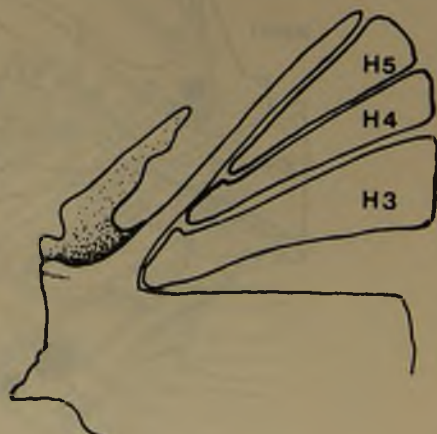
A



B



C



D

