

Análisis filogenético preliminar de algunos bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) neotropicales

Ricardo Betancur-R., Arturo Acero P. y Luz Marina Mejía-Ladino

Resumen. Se llevó a cabo un análisis preliminar de las relaciones filogenéticas entre algunos bagres marinos de Colombia y aguas tropicales adyacentes. Un total de 19 especies incluidas en siete géneros fueron examinadas: 16 del grupo interno (Ariidae) y tres de grupo externo (Auchenipteridae, Doradidae y Heptapteridae). Cuarenta y cinco caracteres morfológicos, principalmente osteológicos, fueron sometidos al análisis de parsimonia en PAUP 3.1. Las relaciones filogenéticas entre los diferentes táxones fueron resueltas en un cladograma preliminar obtenido a partir del consenso estricto de ocho topologías igualmente parsimoniosas (longitud del árbol= 59 pasos), con un total de 11 clados o grupos monofiléticos. Las especies examinadas de los géneros *Ariopsis*, *Bagre* y *Cathorops* forman tres grupos monofiléticos. *Selenaspis dowii*, *S. herzbergii* y *Arius proops* conforman un grupo monofilético no resuelto. Las especies del género *Arius* conforman un grupo polifilético. *Arius cookei*, *A. kessleri* y *Sciadeops troscheli* se encuentran relacionadas, conformando el grupo hermano de las especies de *Cathorops*. *Arius platypogon* y *A. proops* se encuentran más relacionadas con los miembros de los géneros *Bagre* y *Selenaspis*, respectivamente. Las especies de los géneros *Ariopsis*, *Bagre* y *Selenaspis*, incluyendo a *A. platypogon* y *A. proops*, conforman un grupo monofilético. *Galeichthys ater* (de Sudáfrica) representa la rama más basal de las especies estudiadas de Ariidae.

Palabras clave. Filogenética. Sistemática. Ariidae. Bagres marinos. Neotrópico.

Preliminary phylogenetic analysis of some neotropical marine catfishes (Siluriformes: Ariidae)

Abstract. A preliminary phylogenetic analysis was carried out for some sea catfishes from Colombia and adjacent tropical waters. A total of 19 species was examined: 16 of the ingroup (Ariidae) and three of the outgroup (Auchenipteridae, Doradidae and Heptapteridae). 45 morphological characters, mainly osteological, were used to run the parsimony analysis in PAUP 3.1. The phylogenetic relationships among different taxa were resolved in a strict consensus cladogram computed from eight equally parsimonious trees (tree length= 59 steps), with a total of 11 clades. Examined species of the genera *Ariopsis*, *Bagre* and *Cathorops* are included in three monophyletic groups. *Selenaspis dowii*, *S. herzbergii* and *Arius proops* form an unresolved monophyletic group. The species of the genus *Arius* form a polyphyletic group. *Arius cookei*, *A. kessleri*, and *S. troscheli* are closely related, forming the sister group of the species of the genus *Cathorops*. *A. platypogon* is more closely related to the genus *Bagre*; *A. proops*, on the other hand, is more closely related to the genus *Selenaspis*. The species of the genera *Ariopsis*, *Bagre* and *Selenaspis*, plus *Arius platypogon* and *A. proops*, are included in a monophyletic group. *Galeichthys ater* from South Africa is the most basal taxon of the Ariidae species studied.

Key words. Systematics. Phylogenetic. Ariidae. Sea catfishes. Neotropics.

Introducción

El grupo de los Otophysi comprende cuatro órdenes de peces teleósteos que tuvieron una radiación importante en las aguas continentales del mundo (Nelson 1994), ya que sólo dos familias de uno de estos órdenes (Siluriformes) se encuentran bien representadas en el mar: Plotosidae (océanos Índico y Pacífico occidental) y Ariidae. Esta última, se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico (Nelson 1994); habita principalmente en estuarios, lagunas y ríos costeros, y ambientes netamente marinos (Taylor y Menezes 1978, Cervigón 1991, Kailola y Bussing 1995, Acero en prensa). Sus especies constituyen un recurso de gran importancia para las pesquerías artesanales del Caribe y Pacífico americanos (Taylor y Menezes 1978, Galvis 1984, Kailola y Bussing 1995).

Jayaram y Dhanze (1986) han estimado que en la familia Ariidae existen unas 130 especies válidas, entre más de 300 especies nominales conocidas, pero muchas carecen de confirmación sobre su estatus específico. Para el caso del neotrópico, una estimación conservadora incluiría al menos 21 especies del Atlántico centro occidental y unas 20 del Pacífico oriental (Allen y Robertson 1994, Kailola y Bussing 1995, Acero y Betancur-R. 2002a, Acero 2002). A nivel supraespecífico la situación es bastante complicada, ya que la gran mayoría de los géneros se han definido con base en caracteres externos de dudoso valor informativo, como la forma de las placas dentarias palatinas (Marceniuk 1997, Kailola y Bussing 1995). Un ejemplo concreto es el género *Arius*, que reúne más especies que todos los géneros juntos, pero las cuales se encuentran pobremente relacionadas entre sí. Es por esto que hoy en día se carece de una diagnosis para dicho género y su monofilia ha sido puesta en duda abiertamente (Kailola 1991, Kailola y Bussing 1995, Marceniuk 1997). En términos generales se puede decir que la taxonomía alfa de los ariidos es incipiente y sus interrelaciones están por resolver (Lundberg 1993, Kailola 1991, Marceniuk 1997). Dentro de los pocos trabajos recientes que se conocen sobre la sistemática de los ariidos está el de Kailola (1991), quien realizó un análisis cladístico y zoogeográfico de 54 especies de Australia y Nueva Guinea, pionero en tratar de esclarecer la filogenia del grupo, pero poco exitoso pues no resolvió el estatus de los géneros examinados.

A pesar de la escasa información acerca de las relaciones intrafamiliares, la monofilia del grupo parece estar bien respaldada por varias sinapomorfias discutidas por Tilak (1965, en parte), Kailola (1991) y de Pinna (1993), como la incubación oral de los huevos y alevinos por parte del macho, agrandamiento del otolito lápilo y la bula auditiva, desarrollo extraordinario de la osificación superficial ventral y adaptación a los ambientes marinos y estuarinos, entre otras. Así mismo, existen algunos trabajos acerca de las relaciones interfamiliares de los ariidos. De acuerdo con Lundberg (1993), Ariidae conformaría el linaje más basal del clado de los arioideos, que incluye además al siluroideo fósil del Eoceno “*titanoglanis*”, la familia africana Mochokidae y las neotropicales Doradidae, Auchenipteridae y Ageneiosidae (doradoideos neotropicales), argumentando que tres sinapomorfias sustentarían esa relación. Por otra parte, de Pinna

(1998) plantea, con base en información cladística combinada de Lundberg (1993) y de Pinna (1993), que las cuatro familias arriba mencionadas más la africana Malapteruridae y las asiáticas Pangasidae y Schilbidae, constituirían el gran grupo de los doradoideos (*sensu lato*), débilmente definido por la presencia del aparato de resorte elástico asociado al complejo weberiano, condición que podría no ser homóloga en todas esas familias (de Pinna 1998).

El objetivo del presente trabajo es proponer un esquema preliminar de las relaciones filogenéticas existentes entre algunas especies de ariidos americanas (en su mayoría colombianas), ubicadas en los grupos genéricos *Arius*, *Ariopsis*, *Bagre*, *Cathorops*, *Sciadeops* y *Selenaspis*.

Materiales y Métodos

La extracción de esqueletos de los ejemplares, para el estudio de sus estructuras óseas, se hizo siguiendo a Cailliet *et al.* (1986). La terminología osteológica empleada es principalmente tomada de Higuchi (1982), con algunas modificaciones presentadas en Rojo (1991). La identificación de las estructuras del otolito lápilo, se siguió empleando una combinación de las terminologías y orientaciones propuestas por Nolf (1976) e Higuchi (1982), las cuales son provisionalmente válidas para Ariidae. Algunos de los caracteres usados están, asimismo, basados en aquellos previamente propuestos por Higuchi (1982), Kailola (1991) y Marцениuk (1997), y otros generados a partir de este trabajo (ver también Betancur-R. y Mejía 2000). Las estructuras mostradas en las figuras fueron digitalizadas directamente sobre un escáner convencional y en algunos casos con una cámara digital.

Las hipótesis enunciadas acerca de la posición sistemática de las especies estudiadas están basadas en los principios de la sistemática filogenética, concebida inicialmente por Hennig (1966). Se empleó una matriz de 19 especies (tres de grupo externo y 16 de grupo interno) por 45 caracteres morfológicos, principalmente osteológicos, los cuales se especifican con mayor detalle en el Anexo 1. El análisis filogenético de estos caracteres fue desarrollado en el programa de computador PAUP 3.1. (Swofford 1993), siguiendo el criterio de parsimonia, mediante la rutina “branch-and-bound”. No se le asignó un peso diferente a ningún carácter a priori y aquellos multiestados fueron tratados como no ordenados. Se empleó el símbolo “?” para codificar datos ausentes o estados confusos en la matriz de caracteres. Las autopomorfias para los táxones terminales no fueron incluidas en el análisis filogenético ya que no proveen información y, en cambio, pueden generar variaciones al medir el índice de consistencia de la matriz de datos (Yeates 1992). Se computó el árbol de consenso estricto para colapsar las variaciones encontradas en las diferentes topologías igualmente más parsimoniosas. Se determinaron los índices de consistencia (IC) y de retención (IR) para determinar el grado de homoplasia que sustentaba la matriz de datos (Archie 1996). Asimismo, se empleó la técnica de “bootstrap” (Felsenstein 1985) para medir la probabilidad de inferir correctamente cada una de las

ramas del árbol, valorando el porcentaje de repetibilidad de cada clado en las 1000 matrices de remuestreo “bootstrap” empleadas, con el mismo tamaño de la matriz de datos original (Hillis y Bull 1993). Por otra parte, se empleó MacClade 3.1 (Maddison y Maddison 1992) para realizar inferencias acerca de la evolución de caracteres. El cladograma de consenso estricto resultante fue enraizado con las especies del grupo externo, las cuales representan la sumatoria de las polaridades posteriormente discutidas en cada carácter.

Las frases “grupo interno”, “grupo externo” y “grupo hermano” o “especie hermana”, son adaptaciones al español de los términos cladísticos del inglés “ingroup”, “outgroup” y “sister group” o “sister species”, respectivamente. Así mismo, el término clado es usado para hacer referencia a las ramas o grupos naturales incluidos dentro del árbol filogenético obtenido.

Se empleó material de 15 especies americanas de Ariidae como grupo interno, colectadas principalmente del Caribe y Pacífico colombianos y de la costa occidental de Panamá. Se incluyó además a *Galeichthys ater* de Sudáfrica, ya que según Kailola (1991) ese género presenta rasgos primitivos dentro de la familia. Como grupo externo, se examinaron ejemplares de otras familias de bagres como Auchenipteridae y Doradidae, las cuales según Lundberg (1993) y de Pinna (1998) son cercanas a Ariidae, y de Heptapteridae, que según el último autor, no se relaciona estrechamente con los doradoideos. Fueron estudiados entre uno y dos ejemplares por especie, de acuerdo con la disponibilidad de material. Dichos ejemplares forman parte de la colección osteológica personal de los autores (Anexo 2). La especie nombrada como *Cathorops* sp. 9 se cita siguiendo a Marceniuk (1997).

Resultados y Discusión

Los resultados y discusiones de este trabajo están basados en el estudio previo de Betancur-R. y Mejía (2000).

El análisis filogenético reveló ocho cladogramas igualmente óptimos bajo parsimonia para la distribución de caracteres mostrada en la matriz de datos (Tabla 1). Estas topologías se resumen en un árbol de consenso estricto cuya longitud es de 59 pasos (IC= 0,85, IR= 0,94) (Figura 1). A continuación se da una discusión filogenética para cada uno de los clados obtenidos en este trabajo, los cuales son numerados del 1 al 11, indicando entre paréntesis las especies que los conforman. En cada rama se explican las implicaciones filogenéticas de cada uno de los caracteres (por su número), los cuales se encuentran definidos con mayor detalle en el Anexo 1. No se realizan propuestas nomenclaturales para cada clado debido a que el presente estudio es preliminar. Algunas especies del género *Arius* (*A. platypogon* y *A. proops*) son señaladas en la discusión con su nombre genérico entre comillas (“”), ya que en el presente estudio dichas especies mostraron estar más relacionadas con otros géneros que con sus supuestos congéneres.

Tabla 1. Matriz de datos empleada en el análisis de parsimonia para algunas especies de Ariidae neotropicales, basada en 45 caracteres y 19 táxones terminales. La numeración de los caracteres sigue el orden del Anexo 1. El símbolo “?” denota datos ausentes o estados confusos.

Especies	1 - 10	11 - 20	21 - 30	31 - 40	41 - 45
Grupo externo					
<i>D. zuloagai</i>	0000000000	0000000000	00010?0000	00000000??	?0000
<i>T. insignis</i>	0000000000	0000000000	00000?0000	00100000??	?0001
<i>R. quelen</i>	000000?000	0000?00?0?	?000??0000	0000?000??	?0000
Grupo interno					
<i>B. marinus</i>	0101000010	1001100110	0010001012	2010121110	11101
<i>B. panamensis</i>	01010??10	1001100110	0010001012	2010121110	11101
<i>B. pinnimaculatus</i>	010100?10	1001100110	0010001012	2010121110	11101
<i>A. platypogon</i>	0001000000	1101100110	0000000012	2000021110	11001
<i>A. proops</i>	0001100000	1111000110	0000000010	2000000110	11000
<i>S. dowii</i>	0001100000	1111000110	0000000010	2000000110	11010
<i>S. herzbergii</i>	0001100000	1101000110	0000000010	2000000110	11010
<i>A. bonillai</i>	0001000000	1101000110	0000000110	2000000110	11000
<i>A. seemanni</i>	0001000000	1101000110	0000000110	2000000110	11000
<i>S. troscheli</i>	0001010010	1111000111	0000002010	2000000101	01000
<i>A. kessleri</i>	0001011010	1111000111	0000002010	2000000101	01000
<i>A. cookei</i>	0001011010	1111000111	0000002010	2000000101	01000
<i>C. hypophthalmus</i>	1011001111	1001011211	1101012011	2101010101	01000
<i>C. multiradiatus</i>	1011001111	1001011211	1101112011	2101010101	01000
<i>Cathorops</i> sp. 9	1011001111	1001011211	1101112011	2101010101	01000
<i>G. ater</i>	0000000000	1000000000	00?0000010	1000000100	01000

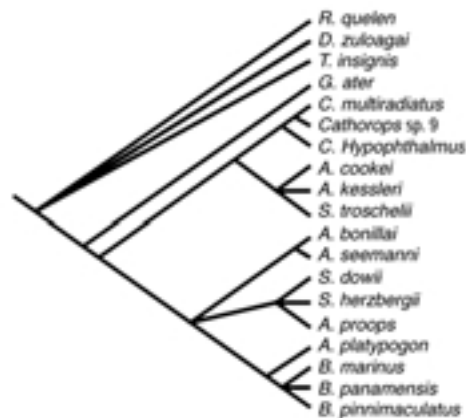


Figura 1. Cladograma más parsimonioso para algunas especies de Ariidae neotropicales, obtenido a partir del consenso estricto de ocho árboles de 59 pasos.

Clado 1

(*Bagre marinus* + *B. panamensis* + *B. pinnimaculatus*)

(2). En las especies estudiadas del género *Bagre* se presenta probablemente una condición derivada en el etmoides lateral, ya que en la región anterior de este hueso aparece una proyección laminar antero-dorsal, ausente en el resto de las especies examinadas.

(23). Una posible condición primitiva en el hueso urohial es presentar su proceso medial más proyectado distalmente que los procesos laterales, como se observa en el grupo externo y en el resto de ariidos. Las especies de *Bagre* mostrarían en este caso un estado derivado, ya que en éstas, los procesos laterales de este hueso son alargados extendiéndose posteriormente al proceso medial, siendo este último además prominentemente bifurcado en el grupo (Figura 2).

(27). En el hiomandibular de los bagres marinos estudiados se presenta una cresta en forma de V invertida, donde se insertan los músculos abductores de la mandíbula (Higuchi 1982), condición que se presenta así mismo en *Doraops zuloagai*. En las especies del género *Bagre* esta cresta se encuentra reducida o ausente, denotando probablemente un estado apomórfico en la rama. Una condición derivada paralela se presentaría en las especies del Clado 9, como una prominente proyección de esta cresta.

(33). En el coracoide una cresta transversal define el contorno posterodorsal de la cintura pectoral (Higuchi 1982). La presencia de esta cresta transversal parece ser la condición generalizada en las especies estudiadas. En contraste, las especies de *Bagre* presentan dicha cresta reducida o ausente. En *Trachycorystes insignis* la carencia de esta estructura puede ser interpretada más parsimoniosamente como un caso de homoplasia.

(35). En la porción dorsal del cleitro aparece un proceso bifurcado distalmente, en el cual se presenta una prolongación superior y una inferior (Higuchi 1982). Al parecer la condición primitiva para la prolongación inferior es proyectarse dorsalmente, como ocurre en la mayoría de las especies de la familia y en el grupo externo. A diferencia de esto, en *Bagre* dicha prolongación se inclina ventralmente, condición que podría ser considerada como una sinapomorfia del género.

(43). De acuerdo con Kailola (1991), dentro de la familia Ariidae el número plesiomórfico de barbillones es seis: un par maxilar, uno mandibular y otro mentoniano, tal como se observó para la mayoría de especies de Ariidae, incluyendo a *R. quelen*, *T. insignis* y *D. zuloagai*. Plantea además que en el género *Bagre* se presenta una pérdida del par mentoniano, siendo esta condición derivada dentro de la familia. La pérdida de este par en otras familias de Siluriformes (p. ej. Ageneiosidae) puede ser considerada como un caso de convergencia.

Este clado tricotómico parece estar bien soportado por seis sinapomorfias, así como por su alto valor de “bootstrap” (100%). Otra característica que probablemente agrupa estas especies es la presencia de una foseta temporal bien desarrollada (carácter nueve), aunque una condición similar ocurre paralelamente en las especies del Clado

7. La evidencia aquí presentada, demuestra indicios de monofilia en el género *Bagre*, restringido a aguas americanas. Sin embargo, es necesaria la inclusión de *B. bagre* (especie tipo), en posteriores estudios; lo cual contribuiría además a la solución de las relaciones intragenéricas.



Figura 2. Vista ventral del urohial de "*Arius*" *platypogon* (A: 261 mm LE) y *Bagre pinnimaculatus* (B: 260 mm LE). pla: proceso lateral, pme: proceso medial.

Clado 2

(*Bagre marinus* + *B. panamensis* + *B. pinnimaculatus* + "*Arius*" *platypogon*)

(15). En las especies de este grupo la proyección posterior del epioccipital es estrecha distalmente con los bordes relativamente rectos y paralelos, evidenciándose la porción medial más elevada dorsalmente que la lateral. Posiblemente la condición generalizada para dicha expansión sería de constitución amplia, ligeramente curvada y con el borde medial bajo, como se muestra en el resto del grupo interno (Figura 3). La fina extensión posterior del epioccipital que se observa en *T. insignis* y *D. zuloagai* difiere sustancialmente de la condición arriba mencionada y podría interpretarse más bien como un caso de homoplasia. Por otra parte, *R. quelen* carece de dicha expansión ya que esta condición es única en los arioideos (Lundberg 1993).

(30). El sustentáculo del aparato de Weber (*pars sustentaculum*: Tilak 1965) es una gran expansión laminar transversal de la parapófisis del complejo vertebral y de las osificaciones superficiales que recubren ventralmente al esqueleto axial, el cual es muy

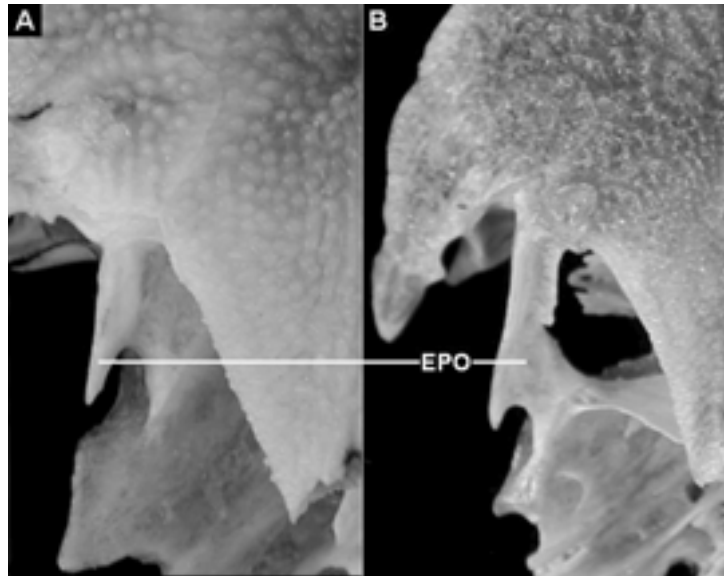


Figura 3. Vista postero-dorsal del lado izquierdo del neurocráneo de *Ariopsis bonillai* (A: 274 mm LE) y "*Arius*" *platypogon* (B: 261 mm LE). EPO: epioccipital.

desarrollado en la familia Ariidae (Tilak 1965, Higuchi 1982, Kailola 1991). A dicha estructura se encuentra asociada una cresta medial que se manifiesta como una proyección laminar entre las espinas neurales de las vértebras tres y cuatro. Según Kailola (1991), la condición primitiva para dicha cresta es ser baja o poco desarrollada, situación que es corroborada en la mayoría de las especies examinadas. La autora afirma además, que un desarrollo prominente de esta estructura se observa en algunos ariidos como *A. platypogon* y las especies del género *Bagre*, lo cual se ratifica en este estudio. La elevación de esta cresta que se presenta paralelamente en *Cathorops* de una forma más moderada (Higuchi 1982, Marceniuk 1997) (ver más adelante Clado 7), posiblemente tuvo un origen independiente.

(36). En este grupo, la espina neural de la vértebra cuatro está prominentemente desarrollada, proyectando a manera de triángulo abierto un par de crestas laminares paralelas al eje transversal. Según Kailola (1991) la condición primitiva sería presentar dichas láminas reducidas y cóncavas, lo cual es corroborado en los táxones examinados del grupo externo, y en la mayoría de Ariidae. En *Cathorops* (Clado 7), aunque se presenta una condición similar a la de este grupo, la proyección laminar de las crestas es menos prominente y dirigida postero-medialmente.

(37). La espina neural de la cuarta vértebra tiende a ser inclinada hacia la porción posterior en los Ariidae (Higuchi 1982), posición que es corroborada en la mayoría del material examinado, incluyendo al grupo externo. En contraste, *A. platypogon* y las especies de *Bagre*, presentan esta espina proyectada dorsalmente, minimizándose la inclinación.

(45). La aleta adiposa con una base larga sería generalizada en la familia Ariidae (Kailola 1991), tal como se presenta en la mayoría del material examinado. Es posible que en las especies de este clado haya ocurrido un acortamiento de la base de esta aleta como condición derivada. La presencia de una aleta adiposa reducida en *Trachycorystes* podría ser considerada más parsimoniosamente como un caso de homoplasia.

En esta rama, "*Arius*" *platypogon* conforma la especie hermana de las especies examinadas del género *Bagre*. Esta estrecha relación está bien soportada por cinco sinapomorfias y por el alto valor de "bootstrap" (94%). A partir del cladograma obtenido, se evidencia que las especies estudiadas nombradas en la literatura comúnmente bajo el género *Arius*, forman un grupo polifilético. Esta posición es respaldada por algunos autores como Kailola (1991), quien rebate su monofilia, y por Allen y Robertson (1994), Kailola y Bussing (1995) y Marceniuk (1997), entre otros, poniendo en duda la validez de la diagnosis del género. Al comparar los otolitos lápilo de *A. platypogon* y la especie tipo *Arius arius* (del Indo-Pacífico), presentado en el trabajo de Tilak (1963, Fig. 8), se observa que el contorno difiere considerablemente, siendo redondeado para *A. platypogon* y uncinado para *A. arius* (carácter 39). Por esta razón, y de acuerdo con la posición filogenética que presenta *A. platypogon* en el presente análisis, se sugiere incluir a esta especie en un género diferente.

Clado 3

(*Ariopsis bonillai* + *A. seemanni*)

(28). En la mayoría de las especies examinadas (incluyendo al grupo externo), el metapterigoides está unido con la porción anterodorsal del hiomandibular a través de una articulación corta, lo cual probablemente indica una condición plesiomórfica. En contraste, en las especies del género *Ariopsis* dicha articulación se encuentra muy extendida, siendo mayor al 50% de la longitud máxima del metapterigoides (Figura 4).

Una única sinapomorfia y un valor de "bootstrap" más bien bajo (64%), soportan la monofilia de las especies estudiadas del género *Ariopsis*. Otros caracteres taxonómicos como la presencia de branquiespinas diminutas en la superficie posterior de los primeros arcos branquiales, un surco longitudinal en la depresión media de la cabeza y dentición palatina similar, han sido tradicionalmente empleados para agrupar las especies de este género endémico del nuevo mundo (Taylor y Menezes 1978, Acero en prensa); sin embargo, algunas de estas condiciones ocurren repetidamente en especies al parecer no relacionadas (p. ej. surco longitudinal en "*Arius*" *platypogon*) y otras sería necesario incluirlas en caracteres de varios estados. Es importante adicionar otras especies del género en futuros estudios, primordialmente la especie tipo *A. felis*.

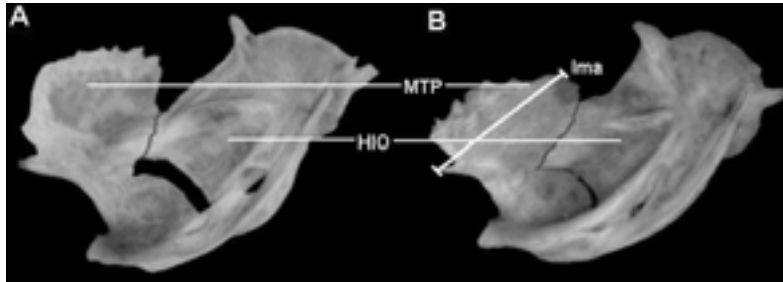


Figura 4. Vista lateral del suspensorio izquierdo de *Selenaspis dowii* (A: 296 mm LE) y *Ariopsis seemanni* (B: 280 mm LE). HIO: hiomandibular, MTP: metapterigoides, lma: longitudud máxima del hueso.

Clado 4

(*Selenaspis herzbergii* + *S. dowii* + “*Arius*” *proops*)

(5). El hueso frontal para la familia Ariidae es típicamente amplio en su región posterior y estrecho en la porción anterior (Kailola 1991), tal como se presenta en la mayoría de las especies del grupo interno. Una posible condición derivada se observa en los miembros de este clado, donde el frontal se extiende anteriormente de manera laminar, cubriendo dorsalmente su rama anterior (la cual sólo queda expuesta ventralmente) y ocultando parcial o totalmente las fenestras laterales (Figura 5). Aunque *R. quelen*, *D. zuloagai*, *T. insignis* y *A. platypogon* carecen de fenestras laterales, esta condición no sería homóloga con la anteriormente expuesta, debido a que el frontal en estas especies es anteriormente compacto y carece de una expansión laminar y de ramas anteriores. Así mismo, *B. marinus* y *B. pinnimaculatus* presentan una expansión anterior del frontal, pero debida a una osificación secundaria (Kailola 1991).

La posición filogenética de “*Arius*” *proops* en el cladograma confirma la polifilia del género *Arius*. Debido a que el otolito lápilo de esta especie (al igual que en *A. platypogon*) difiere morfológicamente del de *A. arius* (Tilak 1963, Fig. 8), se considera que *A. proops* merece ser incluida en un género diferente. Una única sinapomorfia define este grupo, además su soporte de “bootstrap” es bajo (69%). Las relaciones existentes entre los táxones terminales de esta rama no se encuentran resueltas, ya que *S. dowii* comparte con *A. proops* la presencia de expansiones laterales en la barra ventral del paraesenoide, sobre las cuales se disponen a cada lado placas dentarias paraesenoideas más evidentes en individuos grandes (carácter 13: homoplásico en el Clado 8) y con *S. herzbergii* la presencia de un pliegue dérmico entre las narinas posteriores (carácter 44). Es posible que dicho pliegue sea único en *Selenaspis*, haciendo monofilético a este género neotropical; sin embargo, se requiere más evidencia sistemática que confirme esta premisa.

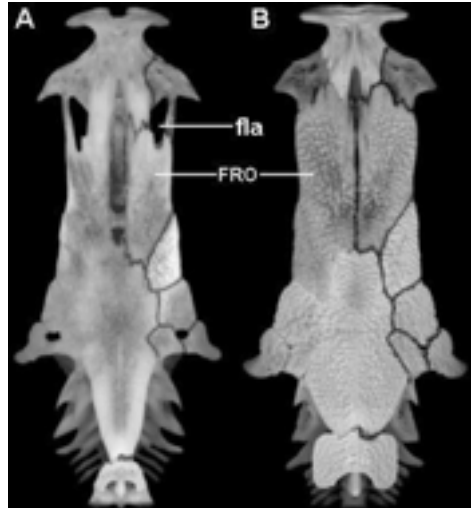


Figura 5. Vista dorsal del neurocráneo de *Arius kessleri* (A: 281 mm LE) y *Selenaspis dowii* (B: 296 mm LE). FRO: frontal, fla: fenestra lateral.

Clado 5

(*Bagre marinus* + *B. panamensis* + *B. pinnimaculatus* + “*Arius*” *platypogon* + *Ariopsis bonillai* + *A. seemanni* + *Selenaspis herzbergii* + *S. dowii* + “*Arius*” *proops*)

(39). Los otolitos lápilo (= utriculares) de las especies examinadas muestran dos tendencias bien definidas en cuanto a su forma: en el primer caso se muestra un contorno uncinado debido a que el borde latero-superior exhibe un ángulo marcadamente acentuado en su porción anterior; por otro lado, se presenta un perfil redondeado ya que dicho borde es prominentemente circular. Esto concuerda con lo descrito por Merriman (1940), que describe un otolito lápilo redondeado para *B. marinus* y *Galeichthys felis* (= *Ariopsis felis*), y por Nolf (1976) quien discute que los otolitos de *S. herzbergii* y *Arius felis* (= *Ariopsis felis*) exhiben un contorno circular, contrastando con los de *Arius* sp. y *Arius spixii* (= *Cathorops spixii*). Este autor afirma además, que el perfil del lápilo presenta un gran valor diagnóstico para la familia, posición que difiere de lo propuesto por Kailola (1991). Esta última autora plantea que la morfología del otolito es extremadamente uniforme en Ariidae y no se dan cambios importantes, excepto los asociados con el desarrollo.

Los otolitos lápilo de las especies del grupo externo no se encontraron durante el proceso de extracción por su reducido tamaño. Por lo tanto, se propone una polaridad para dicha forma con base en *Galeichthys ater* ya que, según Kailola (1991), este

género conserva rasgos primitivos de los Siluroidei, lo cual se confirma por la posición basal de *G. ater* en el cladograma obtenido. Siguiendo este criterio, la condición plesiomórfica sería presentar un lápilo de manera uncinada (Figura 6), como se presenta además en el esquema del otolito de *Vorhisia vulpes*, un siluriforme fósil del Cretáceo superior (Frizzell y Koenig 1973, Fig. 3). En contraste, un contorno redondeado del lápilo es una sinapomorfia que sustenta la monofilia de este grupo.

(41). Según Nolf (1976), en *Arius spixii* y en *Arius* sp. la protuberancia antero-ventral (= antero-infero-medial) del otolito lápilo es moderada, y más desarrollada en *Selenaspis*. Una protrusión antero-infero-medial moderada es probablemente una condición plesiomórfica, tal como se observa en los otolitos de *G. ater* y de *V. vulpes* (Frizzell y Koenig 1973, Fig. 3). Por otro lado, un desarrollo prominente de esta proyección sería apomórfico para las especies de esta rama.

Esta tricotomía (Clado 2, Clado 3 y Clado 4) se sustenta por dos caracteres derivados de adquisición única, y un valor de soporte de “bootstrap” de 81%. Es necesario encontrar más evidencia que resuelva las relaciones en el grupo.

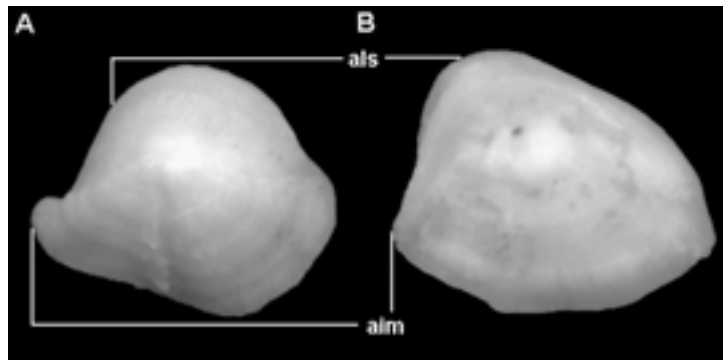


Figura 6. Vista dorso-medial del otolito lápilo derecho (cara interna) de “*Arius*” *proops* (A: 377 mm LE) y *Arius kessleri* (B: 281 mm LE). aim: protuberancia antero-infero-medial, als: borde antero-latero-superior.

Clado 6

(*Cathorops* sp. 9 + *C. multiradiatus*)

(25). Marceniuk (1997) basado en lo propuesto por Higuchi (1982) para *C. spixii*, plantea que la presencia de una hilera interna de dientes molariformes en el dentario es sinapomórfico para todas las especies del género *Cathorops*. Sin embargo, Kailola y Bussing (1995) afirman que *C. hypophthalmus*, a diferencia de sus congéneres del

Pacífico, presenta todos los dientes mandibulares finos y agudos (= villiformes), como ocurre en las demás especies de la familia. Esta situación se confirma en este estudio, ya que solamente *Cathorops* sp. 9 y *C. multiradiatus*, presentan ambos tipos de dientes en el dentario. La presencia de dientes molariformes en la mandíbula inferior sería entonces apomórfica para algunas de las especies de *Cathorops* (Figura 7) y no una sinapomorfia del género, tal como lo planteó Marceniuk (1997).

En la literatura se registra la presencia de dientes molariformes en el resto de las especies descritas de *Cathorops* (Kailola y Bussing 1995, Marceniuk 1997), lo cual hace posible su inclusión implícita dentro de esta rama. Sin embargo, dado que una única sinapomorfia con un valor de “bootstrap” más bien bajo (65%) soporta la monofilia del Clado 6, surge otra posible explicación a la ausencia de dientes molariformes en *C. hypophthalmus*: una reducción secundaria. Esta hipótesis, menos parsimoniosa que la discutida anteriormente, podría apoyarse en el comportamiento alimentario filtrador de esta especie (Marceniuk 1997, R. Cooke com. pers.), hábito que pudo haber surgido derivadamente dentro del grupo. Por lo pronto, dada la ausencia de evidencia en contra, se mantiene la monofilia de esta rama.



Figura 7. Vista medial de la mandíbula derecha de *Cathorops multiradiatus* (A: 186 mm LE) y *Cathorops hypophthalmus* (B: 186 mm LE). DET: dentario, dml: dientes molariformes, dvl: dientes villiformes.

Clado 7

(*Cathorops* sp. 9 + *C. multiradiatus* + *C. hypophthalmus*)

Marceniuk (1997) basado en caracteres osteológicos previamente enunciados por Higuchi (1982) para *Cathorops spixii*, propone varias sinapomorfias para el género. La mayoría de estas fueron confirmadas en el presente estudio para las especies examinadas de este clado, pero son sólo nombradas aquí: (3) Presencia de una fenestra entre el etmoides y el etmoides lateral (Figura 8). (8) Sutura medial entre el extraescapular y el supraoccipital paralela al eje medio (Figura 8). (10) Foseta temporal limitada por el extraescapular al menos en un 50%. (16) Rama inferior del supracleitro achatada dorsoventralmente. (18) Expansiones laterales del basioccipital en forma de

estacas alargadas. (21) Presencia de una cresta anterior en el proceso subvertebral. (24) Expansión posterior en el dentario. (26) Placas autógenas palatinas con dientes molariformes. (30) Cresta medial del sustentáculo moderadamente desarrollada. (32) Canales de las venas cardinales anteriores, laterales al canal aórtico.

(1). Una condición robusta del etmoides lateral (en vista lateral) indicaría un presumible estado plesiomórfico en este hueso, como se evidencia en la mayoría de las especies examinadas. En contraste, las especies de *Cathorops* muestran un etmoides lateral de constitución estrecha y fina. Higuchi (1982) parece discutir esta posición, argumentando que una reducción del piso de la cápsula olfativa, ubicada en la porción ventral del etmoides lateral, sería derivada.

(17). Una proyección ventral más prominente de la rama externa del supraclitro con respecto a la rama interna, se observa como posible condición primitiva en la mayoría de los taxa estudiados. Por el contrario, en las especies de *Cathorops* la rama interna del supraclitro es más larga y se encuentra más expuesta ventralmente.

(22). Los dientes vomerianos están sostenidos sobre placas firmemente unidas o en parches definidos en algunos Ostariophysi, siendo ésta la condición generalizada (Kailola 1991). Esta posición es confirmada para la mayoría de las especies examinadas, ya que los parches de dientes vomerianos se encuentran unidos entre sí y fusionados al prevómer. Según Higuchi (1982), en *C. spixii* no se presenta dentición adjunta al prevómer, lo cual se ratifica para las especies estudiadas de *Cathorops* como otra posible sinapomorfia.



Figura 8. Vista dorsal del neurocráneo de *Arius cooki* (A: 445 mm LE) y *Cathorops multiradiatus* (B: 186 mm LE). ETL: etmoides lateral, ETM: etmoides, EXS: extraescapular, SOC: supraoccipital, fen: fenestra entre el etmoides y el etmoides lateral.

(34). Higuchi (1982) plantea que en *C. spixii* la cresta vertical asociada al proceso dorsal anterior del cleitro es tubular; sin embargo, en las especies examinadas de *Cathorops*, esta cresta parece ser más bien aplanada. En contraste, el resto del material examinado muestra una posible condición plesiomórfica, presentándose un desarrollo prominente de dicha estructura.

(36). En estas especies ocurre una expansión laminar moderadamente desarrollada y dirigida postero-medialmente de la espina neural de la vértebra cuatro. Como ya se discutió anteriormente, esta condición difiere de aquella presentada para el Clado 2.

La monofilia de este clado se encuentra fuertemente soportada por 15 sinapomorfias y un valor alto de “bootstrap” (100%). *Cathorops hypophthalmus* (especie tipo del género) conforma la especie hermana del resto de los taxa estudiados del grupo, representando probablemente un linaje basal. Algunos autores, como Kailola (1991), Allen y Robertson (1994) y Kailola y Bussing (1995) plantean que la identidad correcta de algunas especies de *Cathorops* es confusa, y que la presente ubicación genérica es inestable, argumentando que muchas de éstas se alejan morfológicamente de su especie tipo. Marceniuk (1997) debatió de lleno esa posición, ratificando categóricamente la monofilia de *Cathorops*, lo cual es confirmado aquí con la adición de nuevas sinapomorfias.

Clado 8

(*Arius cookei* + *A. kessleri* + *Sciadeops troscheli*)

(6). Para el uso del término fontanela craneana se sigue el criterio de Higuchi (1982) *sensu lato*, sin discriminar entre fontanela anterior y posterior. Una posible condición plesiomórfica se presenta cuando dicha fontanela está delimitada en su porción posterior únicamente por los frontales, como se presenta en la mayoría de los ariidos examinados (incluyendo a *G. ater*) y en *R. quelen*, *T. insignis* y *D. zuloagai*. Por otra parte, en *Arius cookei*, *A. kessleri* y *S. troscheli* el supraoccipital hace parte del límite posterior de la fontanela, lo cual sugeriría un posible estado apomórfico (Figura 9). Estas observaciones contrastan con lo propuesto por Higuchi (1982) y Kailola (1991), quienes plantean que esta última condición sería generalizada.

Las especies de esta rama se agrupan por la presencia de una sola sinapomorfia, y un valor de “bootstrap” más bien bajo (72%). Otro posible estado que reuniría a las especies de este grupo, es la presencia de expansiones laterales en la barra ventral del paraesfenoide, sobre las cuales se pueden encontrar asociadas placas dentarias especiales (carácter 13), aunque esta condición ocurre paralelamente en “*Arius*” *proops* y *Selenaspis dowii*. Es probable que las tres especies de esta rama deban compartir el mismo nombre genérico, dada su supuesta relación (R. Cooke com. pers.). No obstante, es indispensable realizar un estudio más completo que incluya otras especies afines al grupo como *Arius* sp. A, *A. osculus* y *A. planiceps* del Pacífico oriental tropical (R. Cooke com. pers., Acero y Betancur-R. 2002a) y *Arius neogranatensis* del Caribe (A. Acero y R. Betancur-R. 2002b). En esta tricotomía es factible que los táxones más

relacionados sean *A. cookei* y *A. kessleri*, ya que son similares a nivel externo (Allen y Robertson 1994) y osteológico, y difíciles de separar taxonómicamente. Sin embargo, se requiere de más evidencia sistemática que confirme esta hipótesis.

No se designaron comillas para denotar el nombre genérico de *A. kessleri* y *A. cookei*, ya que sus otolitos lápilo son morfológicamente similares a los de la especie tipo presentados en el trabajo de Tilak (1963, Fig. 8). Esto no necesariamente implica que dichas especies se relacionen estrechamente con *A. arius*, pues ésta es al parecer la condición plesiomórfica para el carácter 39 (forma uncinada). La inclusión de dicha especie en futuros estudios es imprescindible.

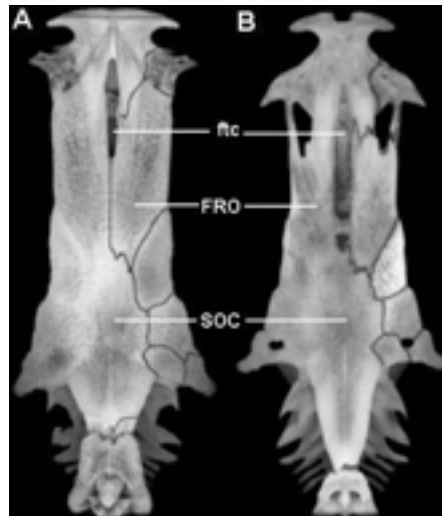


Figura 9. Vista dorsal del neurocráneo de "*Arius*" *proops* (A: 377 mm LE) y *Arius kessleri* (B: 281 mm LE). FRO: frontal, SOC: supraoccipital, ftc: fontanela craneana.

Clado 9

(*Cathorops* sp. 9 + *C. multiradiatus* + *C. hypophthalmus* + *Arius cookei* + *A. kessleri* + *Sciadeops troscheli*)

(20). Una proyección ventral prominente del proceso subvertebral del basioccipital se observa para los taxones de esta rama como una posible condición apomórfica. Esta proyección es manifestada por Higuchi (1982), Kailola (1991) y Marceniuk (1997) para *Cathorops*, *Cephalocassis* y *Hemipimelodus*, entre otros géneros. En contraste, el proceso subvertebral sería incipiente en las especies del grupo externo y no tan prominente en el resto de ariidos examinados (Figura 10).

(27). Una expansión alar desarrollada en la cresta lateral del hiomandibular sería derivada en las especies de esta rama, tal como se discutió en el Clado 1.

(40). Una condición primitiva en la familia sería presentar el margen latero-superior del otolito lápilo aplanado (sin surco), como se observa en *G. ater* y en otras especies de Ariidae. Nolf (1976), por su parte, plantea que *Arius* sp. y *Arius spixii* presentan un surco dorso-anterior (= surco en el margen latero-superior) profundo, lo cual es confirmado por Higuchi (1982) para algunas especies como *C. spixii*. La presencia de un surco entallado es probablemente apomórfico para este clado.

En la mayoría del material examinado se observa que la articulación entre el pterótico y el supraoccipital es corta y su longitud es menor que aquella presentada entre el pterótico y el esfenótico (caracter siete). Contrariamente, *A. cookei*, *A. kessleri* y el género *Cathorops* presentan una sutura medial entre los huesos pterótico y esfenótico alargada. La ausencia de este estado en *Sciadeops troscheli* podría interpretarse de dos maneras igualmente parsimoniosas: por un lado, es posible que haya ocurrido una reversión de la condición en dicha especie; por otra parte, si la solución de la tricotomía del Clado 8 conlleva a que *A. cookei* y *A. kessleri* conformen un grupo monofilético, se podría aludir a un caso de convergencia en las ramas *Arius* y *Cathorops*.

Los táxones terminales de esta rama se encuentran relacionados entre sí por la presencia de tres sinapomorfias, y se soportan además por un valor de “bootstrap” alto (91%). Otra característica que une a las especies de este grupo es la presencia de una foseta temporal bien desarrollada (caracter nueve); sin embargo, como ya se explicó en el Clado 1, esta condición sería convergente con aquella presentada en las especies de *Bagre*.

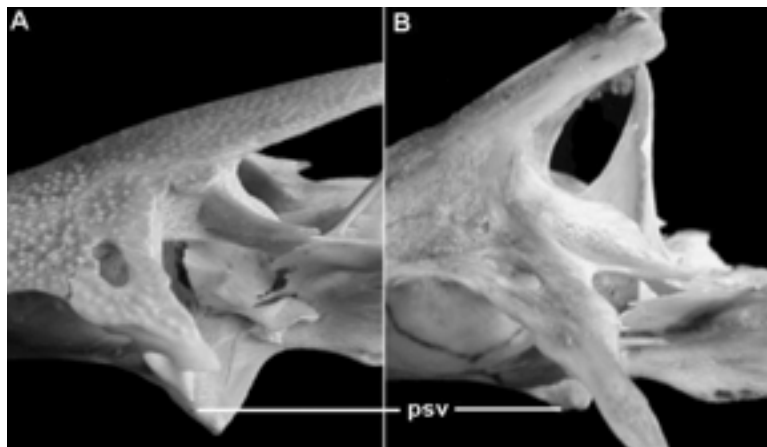


Figura 10. Vista lateral izquierda del neurocráneo de *Arius kessleri* (A: 281 mm LE) y *Bagre pinnimaculatus* (B: 276 mm LE). psv: proceso subvertebral del basioccipital.

Clado 10

(*Bagre marinus* + *B. panamensis* + *B. pinnimaculatus* + “*Arius*” *platypogon* + *Ariopsis bonillai* + *A. seemanni* + *Selenaspis herzbergii* + *S. dowii* + “*Arius*” *proops* + *Cathorops* sp. 9 + *C. multiradiatus* + *C. hypophthalmus* + *Arius cookei* + *A. kessleri* + *Sciadeops troscheli*)

(4). Una elevación anterior del etmoides se exhibe como una cresta levemente plegada, que según Higuchi (1982) está ausente en *C. spixii*. Esta elevación frontal fue confirmada para todas las especies de este clado, incluyendo las de *Cathorops*, aunque en este género no es tan destacada. Contrario a esto, *R. quelen*, *T. insignis*, *D. zuloagai* y *G. ater* presentan un etmoides liso, lo cual probablemente indica que la presencia de un pliegue en este hueso sería derivado en el grupo.

(14). Lundberg (1993) plantea que la expansión posterior ósea o ligamentosa del epioccipital que alcanza la cuarta parapófisis es una sinapomorfia de los arioideos. Desde una perspectiva diferente, Tilak (1965) e Higuchi (1982) argumentan que la articulación entre dicho proceso y la cresta diagonal asociada al proceso transversal extendido del complejo vertebral (= sustentáculo del aparato de Weber) es una especialización de los Ariidae. Sin embargo, en *Galeichthys* el proceso posterior del epioccipital está poco producido (Kailola 1991) y no se presenta la articulación típica mencionada por Tilak (1965) e Higuchi (1982), condición que se considera apomórfica en las especies de este clado.

(18). La región central del basioccipital emite unas expansiones laterales que se articulan con las ramas inferiores del supraclitro, lo cual es considerado apomórfico en los arioideos (Lundberg 1993). Dichas expansiones se conectan a las ramas inferiores del supraclitro por medio de una sutura subparalela al eje medio en *D. zuloagai*, *T. insignis* y *G. ater*. Esta condición contrasta con la presentada en este clado, donde los procesos laterales del basioccipital son a manera de estaca y se conectan con el supraclitro oblicuamente (Figura 11). Aunque *R. quelen* no presenta expansiones laterales en el basioccipital, la conexión entre ambos huesos es similar con aquella presentada en las demás ramas basales del cladograma. Por otra parte, la prominente extensión de las estacas en *Cathorops* (Higuchi 1982) se puede considerar como una sinapomorfia del género (Marceniuk 1997).

(19). El reemplazamiento de los procesos subvertebrales del basioccipital por un único proceso medial cónico sería una especialización de la familia Ariidae (Tilak 1965). Sin embargo, la condición pareada generalizada de esa estructura observada en *G. ater*, implicaría que la presencia del cono subvertebral es derivada sólo en parte de los miembros del grupo interno. Tilak (1965), Higuchi (1982) y Kailola (1991) definen este proceso como una osificación laminar prominente de aspecto cónico que se proyecta ventralmente sellando la fusión entre el basioccipital y la primera vértebra, el cual alberga en su extremo proximal la abertura del canal aórtico (Figura 12).

(31). Como se menciona posteriormente (Clado 11), la presencia de una osificación laminar superficial prominente que recubre el complejo vertebral y oculta las suturas

entre las vértebras sería derivado en los ariidos (Tilak 1965, Higuchi 1982, Kailola 1991). En las especies de esta rama la osificación es continua, cerrada medialmente y se manifiesta transversalmente en forma de triángulo invertido; mientras que en *Galeichthys* es discontinua, abierta medialmente (Kailola 1991) y no forma dicho patrón triangular. Al trazar la evolución del carácter *a posteriori* es igualmente parsimonioso considerar que la condición de *G. ater* es de transición entre lo presentado en el grupo externo y este clado o una reversión parcial a la condición generalizada (autopomórfico en la especie); sin embargo, la primera opción estaría a favor de la evidencia restante aquí presentada que ratifica la monofilia de esta gran rama.

La ubicación en esta rama de las especies arriba mencionadas está fuertemente soportada por cinco sinapomorfias y un valor de “bootstrap” alto (99%).



Figura 11. Vista ventral del neurocráneo de *Galeichthys ater* (A: 239 mm LE) y *Cathorops multiradiatus* (B: 186 mm LE). BOC: basioccipital, SCL: supracleitro, sur: surco ventral al basioccipital y la primera vértebra.

Clado 11 (grupo interno)

La validez taxonómica de la familia Ariidae se encuentra ampliamente respaldada en la literatura de las últimas décadas (Taylor 1986, Nelson 1994, McEachran y Fechhelm 1998, entre otros). Además, la monofilia del grupo ha sido discutida por Kailola (1991), quien basada en evidencia previa (p. ej. Tilak 1965), propone algunas sinapomorfias para la familia como: (11) cápsulas auditivas (= bulas auditivas) prominentemente abultadas, (29) Rama de Müller expandida y curvada ventralmente,

(31) presencia de una osificación superficial laminar prominente que recubre el complejo vertebral (Figura 12), (38) otolito lápilo varias veces más grande que la sagita y el asterisco, (42) incubación oral de los huevos. Aunque sólo se observaron masas de huevos en la boca de algunos machos maduros de ciertas especies del grupo interno, el resto de las condiciones anteriormente expuestas fueron confirmadas para el presente estudio.

Kailola (1991) plantea que *Galeichthys* evidencia rasgos plesiomórficos dentro de los Siluroidei, pero no logra determinar su posición dentro de la familia. En el cladograma obtenido, se observa que *G. ater* (de Sudáfrica) representa la rama más basal del grupo interno, conformando la especie hermana del resto de los bagres marinos neotropicales estudiados. Sería pertinente incluir en futuros estudios a *G. peruvianus*, una especie de ese género distribuida en aguas subtropicales del Pacífico americano.

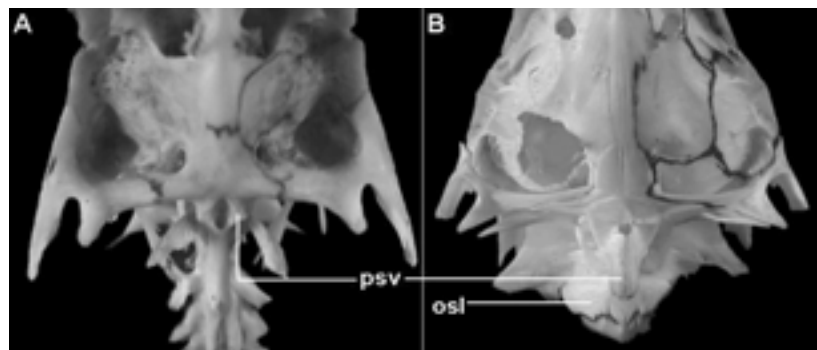


Figura 12. Vista ventral del neurocráneo de *Trachycorystes insignis* (A: 56 mm longitud craneal) y *Cathorops hypophthalmus* (B: 67 mm longitud craneal). psv: proceso subvertebral de basioccipital, osl: osificación superficial laminar.

Agradecimientos. A. R. Cooke (Smithsonian Tropical Research Institute) por sus opiniones acerca del valor diagnóstico del otolito lápilo. Al Instituto Colombiano de Ciencia y Tecnología Francisco José de Caldas (COLCIENCIAS) y la Universidad Nacional de Colombia que financiaron este estudio a través del proyecto 1101-09-138-98. Financiado, así mismo, con fondos de la Dirección de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá (Proyecto DIB-803708). Contribución No. 239 del Centro de Estudios en Ciencias del Mar de la Universidad Nacional de Colombia, Cecimar, No. 848 del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Invemar.

Bibliografía.

- ACERO P., A. 2002. Ariidae. Pp. 831-852. *En*: K. E. Carpenter (Ed.), The living marine resources of the Western *Central Atlantic*. Vol. II. FAO, Roma.
- ACERO P., A. Y R. BETANCUR-R. 2002a. *Arius cookei*, a new species of ariid catfish from the tropical American Pacific. *Aqua* 5(4): 133-138.

- ACERO P., A. Y R. BETANCUR-R. 2002b. Description of *Arius neogranatensis*, a new species of sea catfish from Colombia, with an identification key for Caribbean ariid fishes. *Aqua* 6(1): 5-10.
- ALLEN, G. R. Y W. FISCHER. 1978. Bony fishes. *En*: W. Fischer (Ed.), *Western Central Atlantic (Fishing Area 31) FAO species identification sheets for fishery purposes*. Vol. I., FAO, Roma.
- ALLEN, G. R. Y D. R. ROBERTSON. 1994. *Fishes of the tropical eastern Pacific*. University of Hawaii Press, Honolulu. 332 pp.
- ARCHIE, J. 1996. Measures of homoplasy. Pp. 153-188. *En*: Sanderson M., y L. Hufford (Eds.), *Homoplasy: The recurrence of similarity in evolution*. Academic Press, San Diego.
- BETANCUR-R., R. Y L. M. MEJÍA. 2000. Análisis preliminar de la sistemática filogenética de algunas especies de bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) de Colombia y aguas tropicales adyacentes. Trabajo de Grado, Facultad de Biología Marina, Universidad Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta. 253 pp.
- CAILLIET, G., M. LOVE Y A. EBELING. 1986. *Fishes: a field and laboratory manual structure, identification and natural history*. Wadsworth Publishing Company, Belmont. 194 pp.
- CERVIGÓN, F. 1991. *Los peces marinos de Venezuela*. Segunda edición. Vol. 1. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 423 pp.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FRIZZELL, D. L. Y J. W. KOENIG. 1973. Upper Cretaceous ostariophysine (*Vorhisia*) redescribed from unique association of utricular and lagenar otoliths (*Lapillus* and *Asteriscus*). *Copeia* 1973(4): 695-698.
- GALVIS, O. D. 1984. Estimación del crecimiento y mortalidad del chivo cabezón *Ariopsis bonillai* (Miles, 1945) (Pisces: Siluriformes: Ariidae), en la Ciénaga Grande de Santa Marta. *Anales del Instituto de Investigaciones Marinas de Punta de Betín* 14: 67-84.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Champaign-Urbana, Illinois. 263 pp.
- HIGUCHI, H. 1982. Estudio osteológico de bagres marinos del litoral sur do Brasil. (Osteichthyes; Siluroide, Ariidae). Tesis M.Sc., Instituto de Biociencias, Universidade do São Paulo, São Paulo. 135 pp.
- HILLIS, D. Y BULL, J. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in a phylogenetic analysis. *Systematic Biology* 42(2): 182-192.
- JAYARAM, K. Y DHANZE, J. 1986. Evolution and biogeography of the Indian genera of the family Ariidae. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Animal Sciences)* 95(2): 279-288.
- KAILOLA, P. 1991. The catfish family Ariidae in New Guinea and Australia: relationships, systematics, and zoogeography. Tesis Doctoral, University of Adelaide, Australia. 464 pp.
- KAILOLA, P. J. Y W. A. BUSSING. 1995. Ariidae. Pp. 860-886. *En*: Fischer W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter y V. Niem (Eds.), *Guía FAO para Identificación de Especies para los Fines de la Pesca, Pacífico Centro-Oriental*. Vol. II, Parte 1, FAO, Rome.
- LUNDBERG, J. G. 1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problem with a paradigm. Pp. 156-199. *En*: P. Goldblatt (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.
- MADDISSON, W. P. Y D. R. MADDISSON. 1992. *MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution*, versión 3.04. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. 398 pp.
- MARCENIUK, A. 1997. Revisão sistemática do género *Cathorops* (Osteichthyes; Siluriformes, Ariidae). Tesis M. Sc., Universidade do São Paulo, São Paulo. 315 pp.
- MCEACHRAN, J. Y J. FECHHELM. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico: Myxiniiformes to*

- Gasterosteiformes. Vol. 1, University of Texas Press, Austin. 1120 p.
- MERRIMAN, D. 1940. Morphological and embryological studies on two species of marine catfish, *Bagre marinus* and *Galeichthys felis*. *Zoologica* 25: 221-253.
- NELSON, J. S. 1994. Fishes of the world. Tercera edición. John Wiley and Sons, Inc., Nueva York. 600 pp.
- NOLF, D. 1976. Les otolithes des téléostéens néogènes de Trinidad. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 69(3): 703-742.
- DE PINNA, M. C. C. 1993. Higher-level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysii), with a new classification of the order. Tesis doctoral, City University of New York, New York. 482 pp.
- DE PINNA, M. C. C. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysii): Historical overview and synthesis of hypotheses. Pp. 279-330. *En*: Malabarba L. R., R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena y C. A. S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil.
- ROJO, A. L. 1991. Dictionary of evolutionary fish osteology. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida. 273 pp.
- SWOFFORD, D. L. 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, versión 3.1.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- TAYLOR, W. 1986. Family Ariidae. Pp. 211-213. *En*: Smith, M. y P. C. Heemstra (Eds.), *Smiths' sea fishes*. Springer-Verlag, Berlín.
- TAYLOR, W. Y N. MENEZES. 1978. Family Ariidae. *En*: W. Fischer (Ed.), *Western Central Atlantic (Fishing Area 31) FAO species identification sheets for fishery purposes*. Vol. I, FAO, Roma.
- TILAK, R. 1963. Studies on the comparative morphology of the otoliths of Indian siluroids. *Zoogistische Anzeiger* 173: 181-201.
- TILAK, R. 1965. The comparative morphology of the osteocranium and the Weberian apparatus of Tachysuridae (Pisces: Siluroidei). *Journal of Zoology* 146: 150-174.
- YEATES, D. 1992. Why remove autapomorphies?. *Cladistics* 8: 387-389.

Anexo 1. Descripción abreviada de los 45 caracteres y estados empleados para las 16 especies de Ariidae americanas estudiadas. La ordenación empleada sigue el criterio de Higuchi (1982), de acuerdo con las regiones del cuerpo a las cuales se encuentran asociadas las estructuras óseas. Los caracteres no osteológicos se encuentran especificados al final de la lista.

- (1) Constitución del etmoides lateral: 0= Robusto. 1= Fino.
- (2) Expansión laminar anterior del etmoides lateral: 0= Ausente o rudimentaria. 1= Desarrollada.
- (3) Fenestra entre el etmoides y el etmoides lateral: 0= Ausente. 1= Presente.
- (4) Elevación frontal del etmoides: 0= Ausente. 1= Presente.
- (5) Expansión laminar anterior del frontal: 0= Ausente. 1= Presente.
- (6) Fontanela craneana limitada posteriormente: 0= Únicamente por los frontales. 1= Frontales con participación del supraoccipital.
- (7) Pterótico: 0= Borde medial limitante con el supraoccipital más corto que el borde anterior limitante con el esfenótico. 1= Borde medial limitante con el supraoccipital más largo que el borde anterior limitante con el esfenótico.
- (8) Sutura medial entre el extraescapular y el supraoccipital: 0= Oblicua al eje medio. 1= Paralela a este.
- (9) Foseta Temporal: 0= Ausente o reducida. 1= Bien desarrollada.
- (10) Foseta temporal limitada por el extraescapular: 0= En menos de un 50%. 1= Un 50% ó más.
- (11) Cápsulas auditivas: 0= Aplanadas. 1= Abultadas.
- (12) Proceso angular de la cápsula auditiva: 0= Ausente. 1= Presente.
- (13) Expansiones laterales de la barra ventral del paraesfenoides: 0= Ausente. 1= Presente.
- (14) Articulación del proceso posterior de epioccipital con la cresta diagonal del sustentáculo del aparato de Weber: 0= Ausente. 1= Presente.
- (15) Proyección posterior del epioccipital: 0= Relativamente ancha, con el borde medial bajo. 1= Muy angosta, con el borde medial elevado.
- (16) Rama inferior del supracleito: 0= Columnar. 1= Achatada dorsoventralmente.
- (17) Rama interna del supracleito respecto a la rama externa: 0= Menor. 1= Mayor.
- (18) Basioccipital con expansiones laterales en forma de: 0= Columnas. 1= Estacas cortas. 2= Estacas alargadas.
- (19) Proceso subvertebral del basioccipital: 0= Rudimentario. 1= Cónico.
- (20) Proceso subvertebral del basioccipital: 0= Bajo. 1= Alto.
- (21) Cresta anterior del proceso subvertebral: 0= Ausente. 1= Presente.
- (22) Placas dentígeras fusionadas al prevómer: 0= Presentes. 1= Ausentes.
- (23) Proceso medial del urohial respecto a los procesos laterales: 0= Mayor. 1= Menor.
- (24) Expansión posterior del dentario: 0= Ausente. 1= Presente.
- (25) Dientes molariformes en el dentario: 0= Ausentes. 1= Presentes.
- (26) Placas autógenas palatinas con dientes: 0= Viliformes. 1= Molariformes.
- (27) Cresta lateral del hiomandibular con prolongación alar: 0= Moderada. 1= Ausente. 2= Desarrollada.
- (28) Longitud de la articulación entre el metapterigoides y el hiomandibular en comparación con la longitud máxima del metapterigoides: 0= Menor al 50%. 1= Mayor al 50%.
- (29) Rama de Müller expandida y curvada ventralmente: 0= Ausente. 1= Presente.
- (30) Cresta medial del sustentáculo: 0= Ausente o reducida. 1= Desarrollada. 2= Muy desarrollada.

Anexo 1. Continuación.

- (31) Osificación superficial ventral: 0= Ausente o rudimentaria. 1= Presente: abierta medialmente. 2= Presente: continua medialmente.
- (32) Venas cardinales anteriores pasando entre canales situados entre las parapófisis de las vértebras anteriores y la osificación superficial adyacente: 0= Encima del nivel del canal aórtico. 1= Laterales al canal aórtico.
- (33) Cresta transversal del coracoide: 0= Presente. 1= Ausente.
- (34) Cresta vertical asociada al proceso dorsal anterior del cleitro: 0= Moderada o desarrollada. 1= Aplanada.
- (35) Proceso dorsal inferior del cleitro: 0= Inclinado dorsalmente. 1= Inclinado ventralmente.
- (36) Expansión laminar de la espina neural No. 4: 0= Reducida. 1= Moderada y dirigida postero-medialmente. 2= Amplia y paralela al eje transversal.
- (37) Inclclinación de la espina neural No. 4: 0= Pronunciada. 1= Leve.
- (38) Otolito lápilo varias veces más grande que el asterisco y la sagita: 0= Ausente. 1= Presente.
- (39) Forma del borde antero-latero-superior del otolito lápilo: 0= Anguloso y pronunciado. 1= Marcadamente redondeado.
- (40) Margen latero-superior del otolito lápilo: 0= Aplanado y con surco reducido o ausente. 1= Con un surco pronunciado.
- (41) Protuberancia antero-infero-medial del otolito lápilo: 0= Moderada. 1= Desarrollada.
- (42) Incubación oral: 0= No practicada. 1= Practicada.
- (43) Número de barbillones: 0= Tres pares (un maxilar y dos mentonianos). 1= Dos pares (uno maxilar y otro mentoniano).
- (44) Pliegue dérmico entre las narinas posteriores: 0= Ausente. 1= Presente.
- (45) Longitud de la base de la aleta adiposa: 0= Larga. 1= Corta.

Anexo 2. Material osteológico examinado, colección privada de los autores.

Ariidae: *Ariopsis bonillai* (Miles 1945): dos machos (200 mm LE, 274 mm LE), Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia (Caribe). *Ariopsis seemanni* (Günther 1864): hembra (280 mm LE), Buenaventura, Colombia (Pacífico oriental). *Arius cookei* Acero y Betancur-R. 2002: macho (445 mm LE), Bahía de Panamá, Panamá (Pacífico oriental). *Arius kessleri* Steindachner 1877: hembra (281 mm LE), macho (328 mm LE), Buenaventura, Colombia (Pacífico oriental). “*Arius*” *platypogon* (Günther 1864): macho (261 mm LE), Buenaventura, Colombia (Pacífico oriental). “*Arius*” *proops* (Valenciennes 1840): macho (377 mm LE), Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia (Caribe). *Bagre marinus* (Mitchill 1815): hembra (310 mm LE), Guajira, Colombia (Caribe). *Bagre panamensis* (Gill 1863): hembra (239 mm LE), Buenaventura, Colombia (Pacífico oriental). *Bagre pinnimaculatus* (Steindachner 1877): hembra (260 mm LE), Bahía de Panamá, Panamá (Pacífico oriental). *Cathorops* sp. 9: macho (149 mm LE), Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia (Caribe). *Cathorops multiradiatus* (Günther 1864): hembra (186 mm LE), Buenaventura, Colombia (Pacífico oriental). *Cathorops hypophthalmus* (Steindachner 1876): macho (186 mm LE), Bahía de Panamá, Panamá (Pacífico oriental). *Galeichthys ater* Castelnau 1861: hembra (239 mm LE), Sudáfrica (Atlántico oriental). *Sciadeops troschelii* (Gill 1863): macho (345 mm LE),

Anexo 2. Continuación.

Buenaventura, Colombia (Pacífico oriental). *Selenaspis dowii* (Gill 1863): macho (296 mm LE), Buenaventura, Colombia (Pacífico oriental). *Selenaspis herbergii* (Bloch 1794): hembra (330 mm LE), Guajira, Colombia (Caribe).

Auchenipteridae: *Trachycorystes insignis* (Steindachner 1878): hembra (sin datos), río Magdalena, El Banco, Colombia.

Doradidae: *Doraops zuloagai* Schultz 1944: hembra (284 mm LE), río Magdalena, Barrancabermeja, Colombia.

Heptapteridae: *Rhamdia quelen* (Quoy y Gaimard 1824): un ejemplar no sexado (sin datos), río Magdalena, El Banco, Colombia.

Recibido: 11 julio 2002
Aceptado: 07 octubre 2002

Ricardo Betancur-R.¹, Arturo Acero P.² y Luz Marina Mejía-Ladino¹

¹ Universidad Nacional de Colombia/INVEMAR. Cerro de Punta de Betún, A.A. 1016, Santa Marta, Colombia. rbetancur@invemar.org.co

² Universidad Nacional de Colombia (Instituto de Ciencias Naturales). A.A. 1016 (INVEMAR), Santa Marta, Colombia. aacero@invemar.org.co.

