

# ANATOMÍA COMPARADA Y EVOLUCIÓN DE LAS ESPECIES DE *PSEUDOPLATYSTOMA* BLEEKER 1862 (SILURIFORMES: PIMELODIDAE)

por

Uriel Ángel Buitrago-Suárez\*

## Resumen

**Buitrago-Suárez, U.A.:** Anatomía comparada y evolución de las especies de *Pseudoplatystoma* Bleeker 1862 (Siluriformes: Pimelodidae). Rev. Acad. Colomb. Cienc. **30** (114): 117-141. 2006. ISSN: 0370-3908.

Se presenta un estudio anatómico comparativo de las especies de *Pseudoplatystoma*, un grupo diverso de bagres neotropicales. Con la ayuda de caracteres morfológicos significativos se realizó un análisis filogenético preliminar, que si bien no resuelve en forma definitiva la evolución del grupo, demuestra la existencia de una especie putativa no descrita. En consecuencia, se reconoce el estatus de *P. tigrinum* como especie restringida al río Amzaonas, su localidad típica. Las poblaciones del río Orinoco, atribuidas a esta especie corresponden a un nuevo taxón en proceso de descripción.

**Palabras clave:** Anatomía descriptiva, anatomía comparada, filogenia, diversidad, *Pseudoplatystoma*.

## Abstract

A detailed descriptive and comparative study of the anatomy of the species of *Pseudoplatystoma* is performed. Characters with phylogenetic signal were used to reconstruct the evolution of the recognized and putative new species. Although the recovered phylogenetic tree is unresolved, it is noteworthy for estimating the diversity of *Pseudoplatystoma*. The diversity of this group remained underestimated for long time. Based on preliminary data, this group may have more than twice the number of species. The status of *P. tigrinum* is recognized and supported in this work and is restricted to the Amazon river (its type locality). The population of this species from the Orinoco river basin is regarded as putative new species in the process of description.

**Key words:** Descriptive and comparative anatomy, phylogeny, diversity and *Pseudoplatystoma*.

\* Department of Zoology and Center for Systematic Biology Southern Illinois University Carbondale, Illinois 62901-6501, USA.

## Introducción

*Pseudoplatystoma* es un grupo de bagres neotropicales de la familia Pimelodidae que contiene tres especies reconocidas: *P. fasciatum*, *P. tigrinum* y *P. corruscans*. Estos bagres alcanzan tallas que sobrepasan los 1.3 m, viven en diversos hábitats tales como grandes ríos, lagos y bosques inundados del neotrópico (Burgess, 1989 & Reid, 1983). Su pigmentación es distintiva y consiste de bandas verticales oscuras y pálidas, bandas reticuladas y manchas circulares oscuras. También se distinguen por la cabeza algo comprimida dorso-ventralmente con un proceso occipital largo que alcanza a unirse a las placas predorsales de la aleta dorsal y una larga fontanela en la región media del cráneo. Los individuos de este género, son generalmente reconocidos con los nombres vernáculos de: “Bagre Rayado”, “Pintadillo” y en Brasil “Caparari”. Se alimentan de otros peces, v.gr., bocachicos (Prochylodidae) como también miembros de su propia clase y crustáceos. También incorporan en su dieta algunas frutas o semillas (Reid, 1983).

Su distribución incluye grandes cuencas del neotrópico, Amazonas, Orinoco, Paraná (incluyendo el río Uruguay), ríos de la región de las Guayanas, San Francisco y Magdalena. No se encuentran en los pequeños ríos de la cuenca del Pacífico.

Su importancia económica es significativa. Estos bagres son fuente importante de proteínas para las poblaciones humanas de Sudamérica. Debido a este factor, su biología general y en parte su historia natural se han estudiado con mayor énfasis (ver Goulding, 1980). Otros estudios fundamentales en el grupo son los pertinentes a reproducción y migración (Goulding, 1980; Loubens & Panfili, 2000; Reid, 1983; Loubens & Aquim, repote no publ., Kossowski *et al.* 1986), biología pesquera (Cordiviola, 1966; Le Guennec 1985; reporte no publ., Valderrama *et al.*, 1988 & Salinas-Coy, 1994, tesis de pregrado no publicada), y hábitat y crecimiento (Reid, 1983). Sin embargo, aún existen vacíos en su taxonomía y sistemática.

La sistemática de este pequeño grupo es totalmente desconocida, en parte porque sus especies presentan gran variación geográfica en su morfología y coloración, y en parte por la carencia de análisis taxonómicos críticos para delimitar y diagnosticar sus especies. Su taxonomía es confusa y no existe acuerdo en el número de especies. Esta situación se refleja en la inestabilidad de especies tales como *P. tigrinum*, cuyo estatus es cuestionado por Burgess (1989) & Mess (1974). A parte

del escaso o nulo conocimiento de la sistemática, su diversidad es desconocida también. Poblaciones con diferente pigmentación, además de existir en cuencas separadas, son agrupadas en una misma especie bajo el concepto de especies polimórficas, v. gr., las poblaciones de los ríos Magdalena, Orinoco, Amazonas, Guayanas y Paraná que son reconocidas como *P. fasciatum*. Igual ocurre con poblaciones de *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco. Todas estas poblaciones son distintas y pueden corresponder a nuevas especies.

Las relaciones intergenéricas están bien establecidas (ver Lundberg *et al.*, 1986-91, Nass, 1991; de Pinna, 1993; Buitrago-Suárez & Littmann, en prensa). El género *Pseudoplatystoma* forma una unidad monofilética con *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro* (*op. cit.*). Sin embargo, nunca se ha tratado la filogenia de las especies del grupo. También se desconocen datos básicos de distribución de sus especies, v. gr., áreas endémicas que son premisa importante en análisis biogeográficos.

Aunque la nomenclatura de las especies es relativamente estable, existen ciertos problemas en la designación de tipos y localidades tipo. Es fundamental un estudio extensivo de holotipos de *P. fasciatum* y *P. tigrinum*. En primera instancia, el holotipo de *P. fasciatum* es desconocido o inexistente, y la especie *P. tigrinum* carece de localidad tipo.

La diversidad morfológica y la amplia distribución de este género a través de todas las grandes cuencas del neotrópico, hacen de *Pseudoplatystoma* un grupo importante para corroborar hipótesis biogeográficas preliminares (ver Vari, 1995 & Reis, 1997). Por todas estas razones *Pseudoplatystoma* requiere un análisis taxonómico fundamental como base para estimar su diversidad y establecer caracteres morfológicos cruciales para el diagnóstico y delimitación de sus especies. Este trabajo tiene como objetivo llenar en parte el vacío existente en el conocimiento de la morfología general y comparada del grupo, y reconstruir la historia evolutiva de sus especies.

## Materiales y métodos

Los huesos y los músculos de *P. fasciatum* (especie tipo del género) fueron descritos e ilustrados detalladamente. Varios especímenes fueron tratados con tripsina y tinsión doble según Dingerkus *et al.*, (1977), Potthoff (1984) & Springer *et al.* (2000). Algunos esqueletos se prepararon en colonias de escarabajos



**Figura 1.** Mapa de Suramérica. El área sombreada muestra la distribución del género *Pseudoplatystoma*. Mapa original según M. J. Weitzman.

(*Dermestes* sp.). También, a un número considerable de individuos de las especies de *Pseudoplatystoma* se les tomó rayos X para analizar articulaciones, forma y otros rasgos de huesos, y para un recuento de vértebras y costillas. Las descripciones e ilustraciones se realizaron con estereoscopio de cámara lúcida. Esta parte fue fundamental para un análisis posterior de anatomía comparada y reconstrucción de la historia natural del grupo. El análisis comparativo incluyó todas las poblaciones de *Pseudoplatystoma* (fig. 1) y especies de géneros hermanos (ver más abajo)

En la reconstrucción evolutiva se incorporaron caracteres discretos (doble y multiestado), merísticos, morfométricos y polimórficos. Los caracteres fueron descritos y codificados según su clase. Los caracteres merísticos y morfométricos fueron definidos y valorados siguiendo el método de “código de vacíos” (gap coding sensu **Chappill**, 1989). Las transformaciones de estados de caracteres discretos se codificaron según **Kitching et al.** (2000). La incorporación de caracteres polimórficos se realizó según el método de “código de escalas” (scale coding sensu **Wiens**, 2000). Los caracteres fueron analizados sin una polarización *a priori* y los grupos propio (ingroup, *Pseudoplatystoma*) y externo (outgroup, géneros hermanos) se estudiaron conjuntamente siguiendo la recomendación de **Nixon & Carpenter** (1993, 1996). Este criterio se justifica en la premisa de parsimonia global en los árboles potenciales que resultan del análisis (ver *op. cit.*). La reconstrucción filogenética se llevó a cabo según el criterio de parsimonia que implementa el programa PAUP (**Swofford**, 1993). La búsqueda de árboles óptimos se efectuó siguiendo los algoritmos “Ramas y Límites” (Branch & Bound) y heurístico. El soporte para los nodos se basó en valores estadísticos (bootstrap).

El grupo externo representa los géneros hermanos de *Pseudoplatystoma* que son aquellos que forman un grupo monofilético en la gran familia Pimelodidae (sensu **Lundberg et al.** 1986a-91; **Nass**, 1991; **De Pinna**, 1993 & **Buitrago-Suárez & Littmann** en pren.). Estos son *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro*. Las acronimias institucionales fueron definidas según **Leviton et al.** (1985).

## Resultados

*Pseudoplatystoma fasciatum* (Lineo 1766)

Sinonimias

*Silurus fasciatus* Linnaeus, 1766

*Pimelodus fasciatus*, Lacepede. 1803

*Platystoma punctifer* Castelnau, 1855.

*Platystoma fasciatus*, Cuvier & Valenciennes, 1840.

*Pseudoplatystoma fasciatum brevifile* Eigenmann & Eigenmann 1889

*Pseudoplatystoma fasciatum nigricans* Eigenmann & Eigenmann 1889

*Pseudoplatystoma fasciatum intermedium* Eigenmann & Eigenmann 1888

*Pseudoplatystoma fasciatum reticulatum* Eigenmann & Eigenmann 1889

**Neotipo:** INHS 48973, 516mm SL. Mazaruni-Potaro tributarios del río Essequibo, Guyanas. 05°31'39.5" N, 58°37'43.6" W, J. W. Armbruster, et al. 21 October 1998, (ver fig. 2).

**Localidad tipo:** río Suriname.

**Distribución:** ríos Suriname, Rupununi, Essequibo, Orinoco, Amazonas, Magdalena y Paraná.

**Material examinado:** *P. fasciatum* sensu stricto (región de Guyanas que comprende los ríos Suriname, Rupununi, Essequibo). ANSP 177351 (1), área rocosa 200m corriente abajo del campamento Paddle Rock, río Essequibo, Guyanas. *D. Torres et al.* 6 Diciembre 1997. ANSP 175801 (1), río Essequibo, 188 yd., corriente arriba del Essequibo, campamento Maipuri, Guyana. ANSP 177346 (2), río Siparuni, Essequibo., Guyana. ANSP 8385 (1), río Suriname. UF 16271 (1), río Marowijne, en Albina, Suriname. USNM 225437 (4), quebrada Koekwie, río Suriname. CAS 11626 (2), río Rupununi, Guyana. BMNH 1866.8.14.159 (1), Suriname. BMNH 1971.729.92.93 (2), pozos Karanambo, río Rupununi, Guyana. BMNH 1866.8.14.158 (1), Suriname. INHS 48974 (1), Mazaruni-Potaro, río Essequibo, Guyana. INHS 48973 (1), lo mismo que en 48974. NRM 6050 (2), Suriname. FMNH 52857(1), Wismar, Guyana. FMNH 53235(1), Rupununi Pan, Guyana.



**Figura 2.** *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linneo 1776); neotipo INHS 48973; 516mm SL. Escala 10 cm.

*P. fasciatum* (Cuenca Amazónica): USNM 305806 (1), río Beni, Amazonas, Campo Trapiche, Bolivia. USNM 284814 (4), río Amazonas, mercado de peces en Iquitos, Perú. USNM 179502 (1), río Amazonas. USNM 306832 (1), ressaca da Ilha de Marchantaria, Brazil. USNM 041505 (1), Teffe, Brazil. BMNH 18491187 (2), río Amazonas. MCZ 7312 (1), río Jutai, río Amazonas. Brazil. MCZ 7310 (1), río Poti, tributario río Parnaíba, en Teresina, Brazil. SIUC 39825 (1) río Amazonas, Iquitos, Perú. ANSP 95870, río Parnahyba, Teresina, Brazil. CAS 117202 (1), río Amazonas Loreto, Perú. MCP 19764 (1), río Amazonas at Manaus, Brazil. MCP 18192 (2), lago del río Araguaia, tributario río Amazonas, cerca de Luis Alves, Brazil. ANSP 147886 (1), río Nanay tributario río Amazonas, Iquitos, Perú. ANSP 165080 (1) quebrada río Yanayacu, tributario río Marañón, Loreto, Perú. INSH 39770 (1) lago Pabellón, Dept. de Loreto Perú. INHS 68071 (1) Lago Marchantaria, río Amazonas Brazil. INHS 43667 (1) Ullpa-Caño y Moena-Caño Dept. de Loreto Perú. INHS 38840 (1) Dept. de Loreto Perú. CU 53649 (1) Laguna en la isla en la boca del río Ica in Porto America en el Amazonas. CU 53650 (1) mercado de Iquitos, Dept de Loreto, Amazonas, Perú. NRM 13436 (2) pesquería Belén, Iquitos, Amazonas, Perú.

*P. fasciatum* (Cuenca del Orinoco): INHS 35880, (1), cerca de la boca del río El Caujavito, tributario del río Orinoco; sureste de Cajarote, Guarico, Venezuela. 7°41" N, 66°21W, D. AMNH 96663 (1), 59 millas náuticas del pequeño caño tributario del caño Curiapo, río Orinoco, territorio federal Delta Amacuro, hacia Eastward et al. 19 Noviembre 1979. AMNH 96662 (1), caño primario muy pequeños en la isla Guacujana sur, delta Amacuro, río Orinoco. Eastward et al., 19 Noviembre 1979. ANSP 166790 (1), L. Maldonado, El Almacén, río Orinoco; M. Rodríguez, 18 Abril 1988. USNM 233830 (2), caño en w hacia el caño Paloma, delta Amacuro, río Orinoco. J. Lundberg; 21 Febrero 1978. USNM 258157 (1), río Apure, lado del canal a lo largo del dique opuesto al matadero municipal, estado del Apure, río Orinoco, Venezuela. USNM 260211 (1) caño en la carretera desde Calabozo San Fernando, cerca de 35 Kms. Sur del fundo Masaguaral (caño Falcon), estado de Guarico, río Orinoco, Venezuela. USNM 258152 (1) lo mismo que en 260211. USNM (2), caño w al lado del caño Paloma, delta Amacuro, río Orinoco. AMNH (1) 77819, Caño Caicara, en el puente carretera a Mantecal, río Orinoco, estado de Apure, Venezuela. UF 80651, río Guasimito tributario río Guanare, SE de Arismendi en

el sitio Chalana, río Orinoco, estado de Barinas, Venezuela. UF 80868 (1), Laguna Chiriguare, Orinoco, estado de Portuguesa, Venezuela. UF 78077 (1) 2 Kms. N de San Fernando de Apure, estado de Guarico, río Orinoco, Venezuela. MCNG 33258 (1) Laguna El Potrero (Las Majadas), Orinoco, estado de Bolívar, Venezuela. MCNG 1629 (1), Río Orinoco, Venezuela. MCNG 36049 (1), río Sipao, 6 Kms. Corriente arriba de la boca, río Orinoco, estado de Bolívar, Venezuela. MCNG 38851 (1) río Payara al frente de la boca del río Manglar, Orinoco, estado de Apure, Venezuela. ANSP 166466 (1), Lago Merecure, río Orinoco, ciudad Bolívar, estado de Bolívar, Venezuela. ANSP 162391 (2), Orinoco, en El Burro, estado del Amazonas, Venezuela. ANSP 166790 (1), Laguna El Maldonado, Sitio El Almacén, río Orinoco, estado de Bolívar, Venezuela. INHS 29298 (1), Laguna Curita, río Orinoco, estado de Anzoátegui, Venezuela. INHS 61938 río San Bartolo en rancho Bartolena, río Guarico, Orinoco, estado de Guarico, Venezuela. INHS 34505 (1), río San Bartolo, parque Natural Aguaro, río Guariquito, Orinoco, estado de Guarico, Venezuela. INHS 62069 (1), río Guariquito, Orinoco, estado de Guarico, Venezuela. INHS 29853 (1), río Apure, Orinoco, 2 Kms. N de La Ve, estado de Apure, Venezuela. UMMZ 211346 (2), Orinoco, Venezuela.

*P. fasciatum* (Cuenca del Magdalena): CAS 19165 (1), Soplaviento, pueblo en el Dique de Cartagena, carretera a Calamar, río Magdalena, Colombia. Eigenmann, C. H. 11 Enero 1912. FMNH 56278 (1), Calamar, río Magdalena, Norte de Colombia. Eigenmann, C.H. 16/18 Enero 1912. FMNH 59324 (1), Soplaviento, río Magdalena, Norte de Colombia. Eigenmann, C.H. 13 January 1912.

*P. fasciatum* (Cuenca del Paraná): ANSP 53867 (2), Descalvados, río Paraguay. J. A. Rehn. Septiembre 1931. USNM 181766 (1), río Paraguay, cerca de Asunción. USNM 002114 (1), río Paraguay... BMNH 1934-820113120 (2), río Paraguay, cerca de Asunción. FMNH 72656 (1), Aregua, río Paraguay. 7 Abril 1909. FMNH 96053 (1), Delcalvados, Matto Grosso, río Paraguay. Schmidt et al. 1926. FMNH (1), Puerto Suárez, Bolivia. Haseman J. D. 16 November 1909.

*P. tigrinum* (Cuenca del Orinoco): AMNH 96661 (2), entre el punto Ordaz y Barrancas en los Castillos de Guyana, isla Japatupa in un laguna aislada, río Orinoco. UF 80652 (1), río Guasimito, tributario río Guanare, río Orinoco. ANSP 166447 (1) río Orinoco, Cabruta; Laguna Larga II. ANSP 146858 (1), río

Metica, ca 1.5 km. E de Rajote (Plancha 267), río Meta, río Orinoco. USNM 258155 (1), río Apure, al lado del canal de el Riverca. 5 km., oeste de San Fernando de Apure, río Orinoco. USNM 258157 (2), río Apure, al lado del canal en el dique opuesto al matadero Municipal, río Orinoco. USNM 233935 (1), Caño Limón lado norte del río, opuesto a Los Castillos, entre Pt. Ordaz and Barrancas, 162.1 Nm del mar. INHS 35798 (1), Laguna Caño Largo, río Orinoco, estado de Bolívar. INHS 35881 (1), SE El Carote, cerca a la boca del río Caujauito, río Orinoco. MCNG 38744 (1), río Cojedes, Orinoco. MCNG 31287 (1), Laguna Tineo, Anzoátegui, río Orinoco. CAS 162518 (1), río Orinoco. CAS 164380 (2), río Orinoco. CAS 211347 (2), Delta Amacuro, caño tributario del Orinoco. CAS 64945 (1), río Orinoco. UMMZ 211348 (2), Delta Amacuro, caño Araguaito lado norte del río Orinoco.

*P. tigrinum* (Cuenca del Amazonas): SIUC 39756 (1), río Marañon, Cocha (oxbow lake), tributario río Marañon, Loreto, Perú. USNM 306825 (1), Ressaca Da Ilha de Marchantaria, Amazonas. ANSP 103927 (1), Iquitos, río Amazonas. ANSP 138995 (1), río Marañon, Iquitos. CAS 133400 (1), río Amazonas, Perú. CAS 136185 (1), río Amazon, Perú. CAS 6379 (1), río Negro, cerca a Manaus, río Amazonas. CAS 78413 (1), Santarem, río Amazonas. CAS 18290 (1), mouth of Pacaya, cerca a Bretainia, Loreto Perú. MCP 21028 (4), Lago marginal del río Amazonas, Ilha de São Miguel, Pará. INHS (1), río Nanay, Loreto, Perú. INHS (1), lago Oxbow, Loreto Perú. SIUC 26721 (1), Mercado Belén en Iquitos, Loreto Perú. SIUC (notas de campo # 671, 75, and 76, (3), Mercado Belén en Iquitos Perú. SIUC 39299 (3), Mercado Belén en Iquitos, Loreto Perú. SIUC 50354 (7), Mercado Belén en Iquitos Perú.

*P. corruscans*: BMNH 1878-10298 (1) río La Plata, La Plata, Buenos Aires. BMNH 1934- 820113120 (6), río Paraguay, cerca a Asunción. SIUC 33082 (2), isla Puerto Rico, río Paraná. USNM 181766 (1), bahía de Asunción, río Paraguay, cerca a Asunción. USNM 181765 (2), bahía de Asunción, río Paraguay, cerca a Asunción. USNM 181774 (2), bahía de Asunción, río Paraguay, cerca a Asunción. USNM 002114 (1), Paraguay. CAS 76846 (2), río Paraná, Asunción. CAS 152882 (1), río San Francisco. CAS 52883 (1), río San Francisco. NRM 31891 (1), río Paraguay, Club Puente Remanso. MCP 14114 (1), río San Francisco, Minas Gerais, Tres Mariás e Pirapora. MCP 14070 (1), río San Francisco, Minas Gerais, Tres Mariás e Pirapora. MCP 14071 (1), río San Francisco, Minas Gerais, Tres Mariás e Pirapora. MCZ (1), río San Fran-

cisco, Minas Gerais, cerca a Piraporal. ANSP 46327 (1 skeleton), Buenos Aires.

### Descripción

La anatomía descriptiva de *P. fasciatum* se realizó en poblaciones de Guyana, región tipo por designación. Esta región incluye los ríos Suriname, Essequibo y Rupununi.

### Osteología

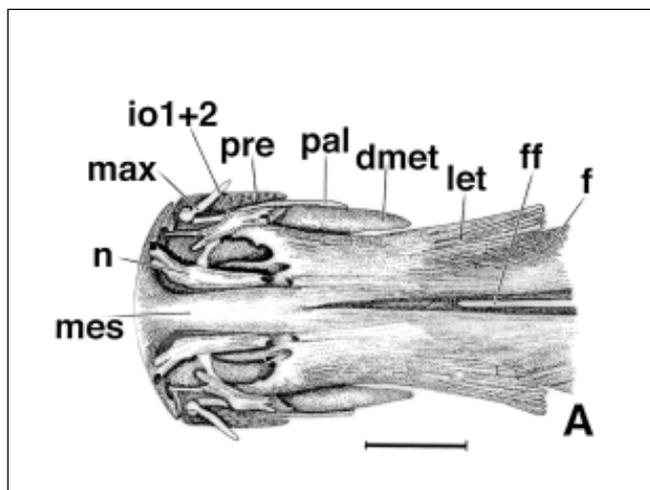
Como en todas las especies de actinopterygios, el cráneo está formado por huesos pares e impares en la región dorsal y ventral. Huesos pares de la región dorsal son: frontal, esfenótico, pterótico, epioccipital, etmoides lateral y nasales. Los impares son: supraoccipital y mesetmoides. Los pares de la región ventral son: exoccipital, proótico, orbitoesfenoides y premaxilar. Los impares son: basioccipital, paraesfenoides y vomer. Los pares palatino y maxilar son huesos accesorios lo mismo que infraorbitales (o suborbitales en este texto).

Los huesos de la región dorsal del cráneo presentan rugosidades, fosas pequeñas y depresiones. Las rugosidades son más evidentes en la región posterior del cráneo; en la región media dorsal se ubica una fontanela, larga y algo amplia que también se observa en todos los géneros de Pimelodidae, bagres en general y demás actinopterygios. Una pequeña fontanela, no más grande que la cabeza de un alfiler se encuentra en la región media del supraoccipital en *Pseudoplatystoma* y géneros hermanos, *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Paulicea*.

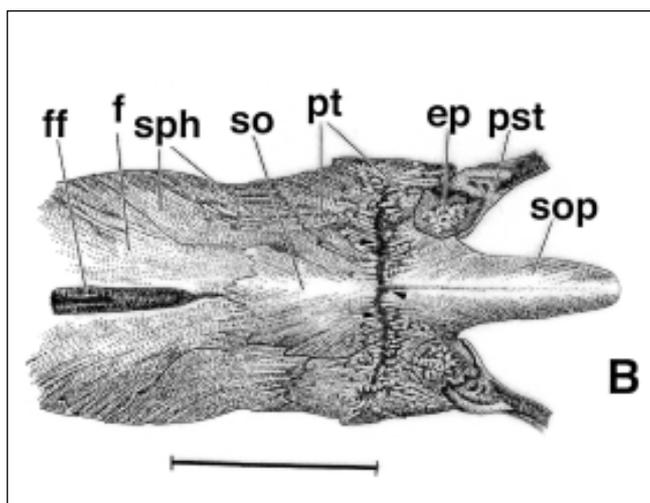
El hueso impar mesetmoides es el más anterior del cráneo y se ensancha en el extremo distal formando proyecciones o procesos laterales que sirven de soporte para el par ventral premaxilar. Al mesetmoides se unen los nasales en la región antero lateral y el par lateral etmoides (fig. 3A). El hueso forma posteriormente dos proyecciones que rodean anteriormente la gran fontanela. El par frontal hace contacto anterior con el mesetmoides. En este, el par frontal, es corto, expandido en la región media y no hace contacto con los nasales como ocurre en las especies de *Sorubim*. Se une al etmoides lateral en forma dentada, se sutura con el par esfenótico y en forma dentada con el supraoccipital. El par frontal presenta ventrolateralmente una fosa grande donde se une el hiomandíbula condilarmente. El proótico se une a este (frontal) en forma dentada y sincondralmente con el pterótico.

El esfenótico es largo, delgado y puntiagudo anteriormente (fig. 3B). Este se sutura con el supraoccipital

posteriormente y lleva en el dorso el canal sensorial que viene de los infraorbitales. El epioccipital es el más pequeño de los elementos dorsales del cráneo (fig. 3B). Es semicircular en casi todos los pimelódidos. Este hueso está rodeado por el supraoccipital en la región proximal, el pterótico anteriormente y el post-temporal posteriormente. El epioccipital y pterótico forman un foramen que es único en las especies de *Pseudoplatystoma*.



**Figura 3A.** Región antero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. dmet, dermometapterigoides; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; let, etmoides lateral; io1+2, suborbitales 1+2; max, maxila; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; pre, premaxila. Escala 1cm.



**Figura 3B.** Región postero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299292. ep, epioccipital; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; pst, posttemporal; pt, pterótico; sop, proceso supraoccipital; so, supraoccipital; sph, esfenótico. Flechas muestran la ranura transversal del supraoccipital. Escala 1cm.

El supraoccipital cubre dorsalmente la mayor área del cerebro en bagres y demás especies de Actinopterygii. Este se conecta con los supraneurales 2+3 del complejo weberiano mediante su proceso posterior, también presente en casi todas las especies de Actinopterygii. El supraoccipital presenta una pequeña fontanela circular en su región media que está en las especies de *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim*, *Zungaro* y posiblemente en muchos de los géneros de Pimelodidae.

El par etmoides lateral se une con el suborbital 3 posterolateralmente y con el lacrimal (*sensu* Lundberg & McDade 1986a) o suborbital 1+2 en la región anterior. Presenta un proceso lateral en la región anterior donde se une condilarmente el palatino. Esta unión es larga en varios géneros de Pimelodidae (Lundberg *et al.* 1986a). Dos forámenes son visibles anteriormente, el más grande es la fenestra de salida del ramo anterior del nervio nasal y del complejo palatino-maxilar. El par etmoides contacta el vomer centralmente mediante una unión dentada. Ventralmente, también se une con el entopterygoides, ectopterygoides y metapterygoides (fig. 4A). Una pequeña elevación circular es evidente en la región ventrolateral donde se inserta el ligamento entopterygoides-metapterygoides. La misma cavidad, elevación o depresión se encuentra en las especies de *Sorubim*.

En la región ventral del cráneo, el proótico es el más grande (fig. 4B). Es un hueso casi rectangular, algo expandido posteriormente. Se une en forma dentada con el esfenótico y paraesfenoides; y en forma sutural o serrada con el exoccipital y sincondralmente con el pterótico. El proótico forma una cavidad interna donde descansa el lapillus.

El exoccipital es un elemento irregular. Tiene dos forámenes grandes; el nervio craneal X sale por el más grande de estos. El otro foramen es la salida del nervio craneal IX y también permite la unión del tripus con el canal linfático central. El exoccipital tiene una articulación dentada con el basioccipital y el proceso transversal del post-temporal.

El orbitoesfenoides es un hueso laminar. Forma una extensión lateral que se encuentra también en especies de géneros hermanos, *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Zungaro*. Este está fuertemente unido al paraesfenoides en su región proximal y también al etmoides lateral en la región ventral.

El paraesfenoides es el hueso más largo de la región ventral del cráneo (fig. 4A). Se expande poste-

riormente para sostener en parte el cerebro. Este se une dentadamente con el basioccipital. Anteriormente este rodea al vomer. El paraesfenoides junto con la parte ventral del par frontal y el esfenótico forman un forámen grande que es la fenestra de salida del nervio facial. Anteriormente se une con el etmoides lateral vía una articulación dentada.

El vomer es cuneiforme y expandido anteriormente (fig. 4A). Este hueso sostiene dos parches de dientes de tamaño variable y se une en forma casi anquilosada con el mesetmoides en la región anterior.

El par premaxilar es redondeado en la región anterior (fig. 4A). Los dos elementos se unen en la región media. Esta unión es fuerte en Pimelodidae y no existe el libre movimiento que hay en otros grupos distantes de bagres como Loricariidae y Astroblepidae (Buitrago, 1995). Cada premaxila tiene dos procesos en la región proximal. Dorsalmente tienen una depresión donde se apoya la unión del palatino y la maxila. Ventralmente sostienen el gran parche anterior de dientes.

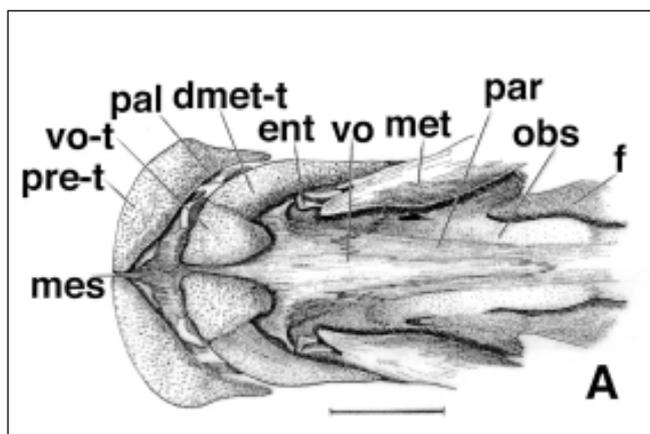
El par nasal tiene forma de boomerang y lleva un canal sensorial internamente. Cada elemento es sostenido por el mesetmoides y etmoides lateral.

El palatino y maxila son los únicos huesos que tienen libre movimiento. Mediante la acción combinada de un complejo muscular y ligamentos, estos dos elementos son los responsables del movimiento del barbicelo maxilar en Siluriformes (ver miología más

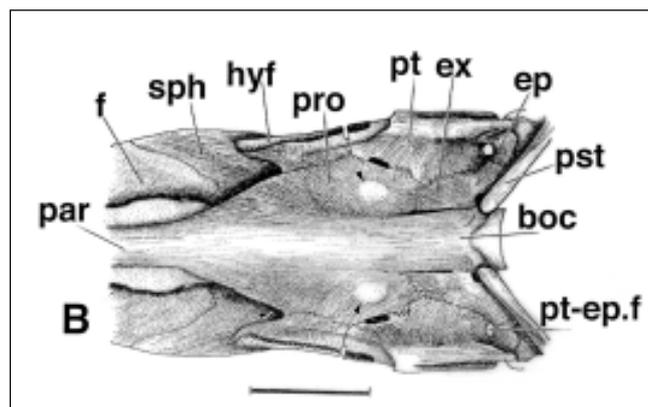
adelante). El palatino es considerado como la osificación más anterior del palato-cuadrado en bagres (ver Arratia, 1992). Este tiene forma de bastón y una pequeña protuberancia en la región próximo sagital para la unión con el etmoides lateral. Palatino y maxila se unen condilarmente, unión que permite la libre rotación del último. La maxila tiene dos proyecciones distales y una gran depresión dorso posterior para la inserción del barbicelo.

Los huesecillos suborbitales (infraorbitales) son una serie de 5 elementos delgados, largos y laminares en las especies de *Pseudoplatystoma*. Estos contienen el canal sensorial del sistema de la línea lateral en muchas especies de Actinopterygii (Arratia & Huaquim, 1995). Los dos elementos más anteriores están fusionados y forman el par 1+2, o lacrimal sensu Lundberg *et al.* (1986a). El suborbital 3 es fusiforme, firmemente unido al lateral etmoides en individuos de las de 600mm. El suborbital 4 es circular y redondea el ojo antero ventralmente; el suborbital 5 es algo curvo y rodea el ojo posteroventralmente y se conecta con el esfenótico.

Como en casi todas las especies de Siluriformes (ver Arratia, 1992), el suspensorio (esplancocraneo) lo conforman el palatino, entopterigoides, dermometapterigoides, metapterigoides, cuadrado e hiomandíbula (fig. 5A, B y C). El entopterigoides es el más pequeño, con dos proyecciones que se dirigen hacia atrás en las especies de *Pseudoplatystoma*. El dermometapterigoides



**Figura 4A.** Región Antero ventral del cráneo; *P. fasciatum* USNM 225437. dmet-t, parche de dientes del dermometapterigoides; ent, entopterigoides; f, frontal; mes, mesetmoides; metapterigoides; obs, orbitoesfenoides; pal, palatino; par, paraesfenoides; pre-t, parche de dientes de la premaxila; vo, vomer; vo-t, parche de dientes del vomer. Escala 1cm.

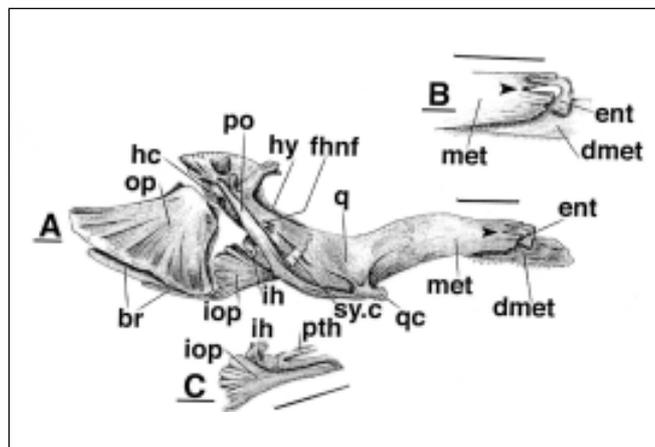


**Figura 4B.** Región postero ventral del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-209293. boc, basioccipital; ep, epioccipital; ex, exoccipital; f, frontal; hy.f, fosa hyomandibular; par, paraesfenoides; pro, proótico; pt, pterótico; sph, esfenótico; pt-ep.f, foramen ptericoepioccipital. Flechas troncadas pequeñas muestran la extensión externa del lapilus. Flecha pequeña muestra el foramen del nervio facial. Escala 1cm.

es un crecimiento anterior del metapterigoides. Este es laminar, algo cuneiforme y sostiene un parche ventral de dientes, generalmente conocido como el parche de dientes palatinos. Este se une al parche de dientes vomerianos. El metapterigoides tiene forma de S. Este tiene dos procesos anteriores en *Pseudoplatystoma* y *Sorubimichthys* (Lundberg et al. 1991-98, Nass, 1991). El cuadrado tiene forma de L y tiene muchas depresiones para la inserción de las fibras del músculo adductor madibulae (ver miología). Tiene además un cóndilo para la articulación con el articular.

El hiomandibular es un hueso complejo y presenta varios rasgos característicos de su función como la mayor área de inserción del adductor madibulae y otros músculos. El hueso presenta depresiones, procesos y elevaciones; además un cóndilo de unión con el frontal, pterótico y esfenótico. El hueso tiene casi firmemente unido el preopérculo. El hiomandíbula y preopérculo forman una depresión posterior como sitio de unión del interhyal. La unión con el cuadrado es dentada y el cartílago simpléctico media parte de esta junta (fig. 5A). El hiomandíbula tiene un forámen en la superficie proximal; es el forámen de una de las ramas del nervio facial.

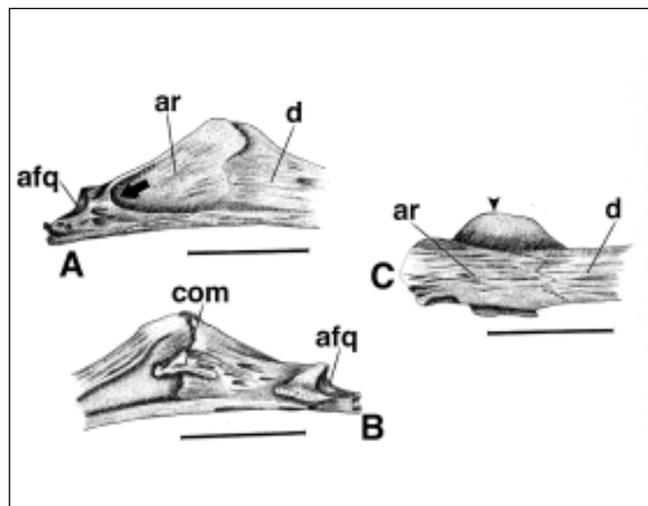
La serie opercular consiste de tres elementos, el preopérculo (ver arriba), interopérculo y opérculo (fig.



**Figura 5.** Vista latero distal del suspensorium; *P. fasciatum* USNM 225437. br, rayos branquiostegales; dmet, dermometapterigoides; ent, entopterigoides; fhnf, foramen para el paso del nervio facial; hc, cóndilo hyomandibular; hy, hyomandíbula; ih, interhyal; iop, interopérculo; op, opérculo; po, preopérculo; pth, posterohyal; q, cuadrado; qc, cóndilo del cuadrado; sy.c, cartílago sympléctico. B; región anterior del suspensorium; C; interopérculo y huesos asociados. Flechas truncadas muestran la forma ahorquillada del metapterigoides. Escala 1cm.

5A, B y C). No existe subopérculo en las especies de *Pseudoplatystoma* y demás pimelodidos. El preopérculo tiene forma de boomerang, se extiende hasta el cuadrado; es hueco y en su interior transporta el canal preopercular del sistema de la línea lateral (Arratia & Huaquim, 1995). El interopérculo tiene forma de diente incisivo. Este se une al opérculo posteriormente y al posterohyal vía un cordón de ligamentos. El opérculo es el más grande de la serie opercular. Es triangular, se une condilarmente al hiomandíbula y dos de los branquiostegales se le unen en la margen posteroventral.

La mandíbula inferior tiene tres elementos, el dentario, articular y coronomeckeliano (fig. 6A, B y C). El dentario es el elemento más anterior que visto dorsalmente, es curvado en la unión con su homólogo. El hueso tiene un parche de dientes monocúspidos y minúsculos. La superficie ventral es plana y una serie de poros del sistema sensorial se puede ver. En la región próximo lateral, el dentario forma una gran depresión que se extiende o abarca la mitad de su longitud. Esta depresión contiene una masa de cartílago que puede estar presente durante todo el ciclo vital del pez. Los dos dentarios tienen una unión simple que les permite un movimiento relativamente libre. El hueso más posterior, el articular, es triangular visto ventralmente. Este tiene una gran depresión en la región laterodistal como sitio de origen de un músculo no descrito hasta el mo-



**Figura 6.** A; vista postero distal de la mandíbula inferior; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. Afq, fasceta de articulación del cuadrado; ar, articular; com, hueso coronomeckeliano; d, dentario. B; vista portero proximal de la mandíbula inferior. C; vista postero ventral. Flecha muestra la fosa de origen del retractor labiae (músculo no descrito). Flecha truncada muestra la plataforma postero proximal del dentario. Escala 1cm.

mento (ver sección de miología). Posteriormente, el articular tiene la faceta de articulación con el cuadrado. La unión con dentario es dentada.

El hueso coronomeckeliano es el más pequeño de la mandíbula inferior. Esta localizado en la región media próximo lateral, justo en la unión del articular con el dentario. El coronomeckeliano tiene proyecciones superficiales que sirven de sitio de inserción de fibras del músculo adductor mandibulae.

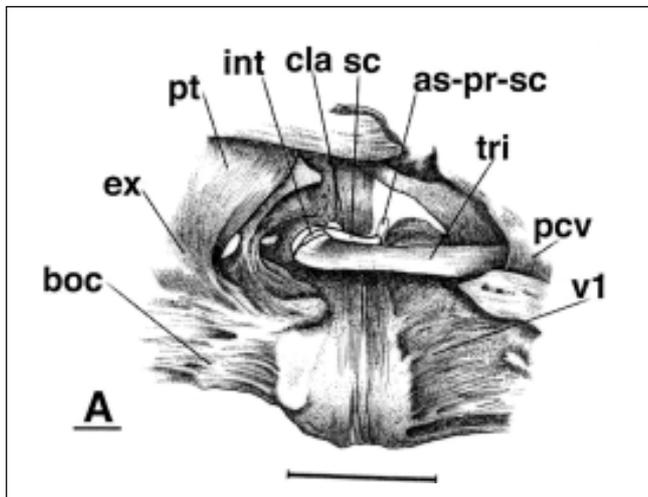
El aparato weberiano es una combinación de huesecillos, músculos y otras estructuras blandas como la vejiga natatoria. Su papel fundamental es la transmisión de vibraciones de sonido que el sistema weberiano envía al oído interno a través de diminutos osículos y canales (fig. 7A y B). El sistema weberiano también involucra la fusión de las seis primeras vértebras de la columna en el grupo Siluriformes. La fusión de vértebras forma además la extensión lateral de la columna para el sostenimiento de la vejiga natatoria. Esta extensión es el complejo vertebral *sensu Arratia* (1987).

La vejiga natatoria está expandida anteriormente y tiene ramas o brazos laterales reticulados que abarcan los músculos asociados con ella. En su margen lateral presenta una extensión como un ala libre. Los músculos asociados con la vejiga natatoria están en la región anterior y se insertan en la región posterior del cráneo. La vejiga natatoria esta firmemente adherida al com-

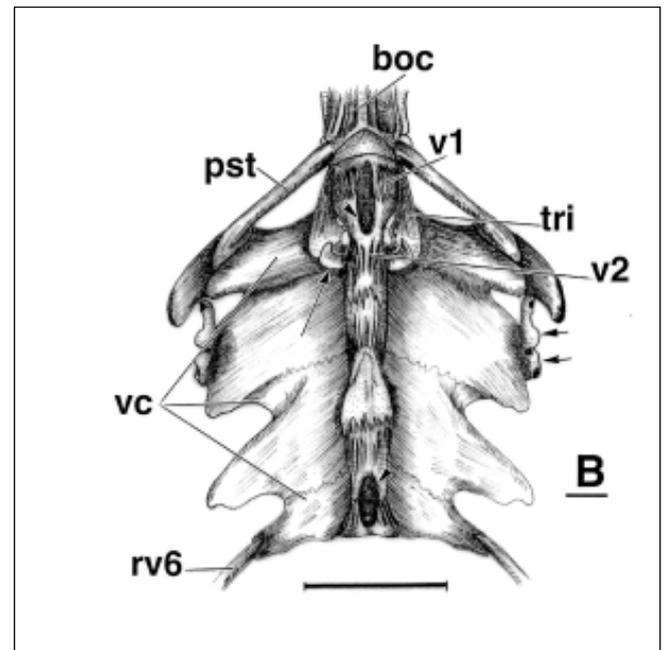
plejo vertebral y al proceso transformado (proceso transformado *sensu Arratia*, 1987) del tirpus. Una conexión tubular une la vejiga con el estómago; por lo tanto, las especies de *Pseudoplatystoma* son fisóstomas. Esta condición puede extrapolarse a los grupos hermanos de este género.

Entre otras estructuras duras u óseas del sistema weberiano están, además del complejo vertebral, una serie de osículos tales como el tripus, claustrum, scaphium, intercalarium y el proceso ascendente del scaphium. El tripus es el más grande de la serie. Este es laminar y algo expandido posteriormente (fig. 7B). El tripus tiene fuertemente unido mediante tejido conectivo en la región posterior el proceso transformado. Este proceso tiene unos ligamentos cortos y circulares que se insertan en el oss suspensorium. El tripus tiene anteriormente el pequeño intrecalarium que es ovalado.

El claustrum es longitudinal y estrecho. Se une con el proceso neural dorsal de la segunda vértebra y también se une ventralmente con el scaphium.



**Figura 7A.** Vista lateral de los osículos del aparato de Weber; *P. fasciatum* ANSP 177346. As-pr-sc, proceso ascendente del scaphium; boc, basioccipital; cla, claustrum; ex, exoccipital; int, intercalarium; pvc, complejo vertebral; pt, pterótico; sc, scaphium; tri, tripus; y v1, vértebra 1. Escala 1cm.



**Figura 7B.** Vista ventral del aparato Weberiano y parapofisis del complejo vertebral; *P. fasciatum* USNM 225437. boc, basioccipital; pst, posttemporal; rv6, costilla 6; tri, tripus; v1, vértebra 1; v2, vértebra 2; vc, complejo vertebral. Flecha larga muestra el proceso transversal del tripus; las dos flechas pequeñas los osículos de la línea lateral. Flechas truncadas muestran el túnel de pasaje de la aorta dorsal. Escala 1cm.

El scaphium es el ósculo de la serie que tiene conexión directa con el canal perilinfático. El scaphium es cóncavo justo para hacer contacto con aquel canal. El scaphium, tiene otro diminuto huesecillo en su región posterior, el proceso ascendente del scaphium que es corto y no más grueso que un alfiler en las especies de *Pseudoplatystoma*.

El arco hioideo o aparato branquial esta formado por huesos pares homólogos tales como; el par posterohial, anterohial, interhial, dorsohial y hipohial, y el impar urohial (fig. 8A, B y C). El posterohial es triangular y tanto éste como el anterohial forman una gran fosa donde nace el músculo protractor hioidei (ver miología). Los rayos branquiostegales, 15 en total en las especies de *Pseudoplatystoma*, se unen a éstos, el anterohial y posterohial. La unión de estos dos huesos es dentada y hay una masa rectangular de cartílago entre ellos. El interhial y hipohial son los más pequeños. El interhial es algo rectangular, está localizado en el extremo distal del posterohial y se une a la fosa que forman el preopérculo y hiomandíbula (ver arriba descripción del hiomandíbula). El hipohial está en el extremo proximal del arco hioideo, es un hueso irregular y descansa en la región dorsal del anterohial y el dorsohial. El dorsohial es el hueso que sirve de contacto entre el arco hioideo y el impar urohial.

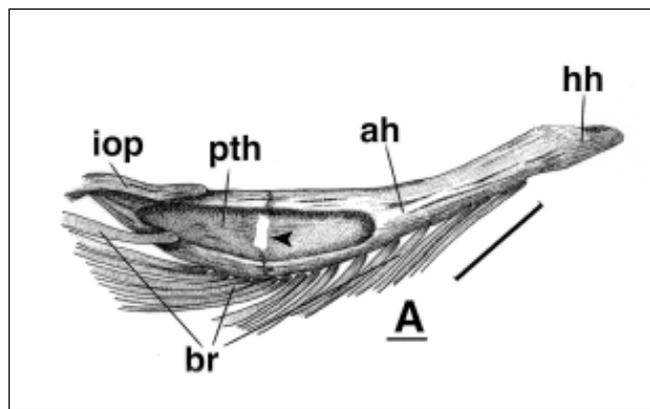
El impar urohial está en la región media del arco hioideo (fig. 8B y C). La unión de éste con el par dorsohial es condilar. Visto dorsalmente, el urohial es un hueso laminar y comprimido en la mitad de su longitud. Un foramen se observa en la superficie ventral

que es la fenestra de salida de la arteria hipobranquial. Este foramen es único en Siluriformes (**Arratia & Schultze, 1990**). El urohial es similar en *Pseudoplatystoma* y *Sorubim*.

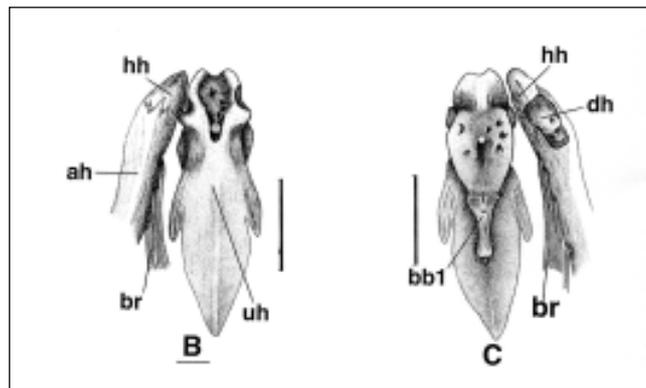
El esqueleto branquial está formado por los basibranquiales, hipobranquiales, ceratobranquiales, epibranquiales e infrafarinobranquiales. Algunos elementos de este complejo están hechos de cartílago.

Los basibranquiales son los 3 elementos impares y centrales del esqueleto branquial (fig. 9A). Los dos más anteriores son osificados, mientras que el más posterior es cartilaginoso, y es el más grande y variable en las especies del género *Pseudoplatystoma*. El primer elemento es el basibranquial 1 que es longitudinal, algo delgado y se expande en su unión a la plataforma del urohial. Posteriormente se le une el basibranquial 2 que es más pequeño que aquel, y tiene forma de bastón. El Basibranquial 3 es tan largo como su ancho, forma de pentágono, es plano dorsalmente, y además tiene una elevación media que se proyecta más allá de la margen posterior. Varios ligamentos se insertan a esta prominencia sagital o cresta. La margen posterior del basibranquial 3 es cóncava, allí se une el quinto par ceratobranquial (fig. 9A). No hay conexión entre éste, y el basibranquial 2.

Los hipobranquiales son tres pares de elementos laterales a los basibranquiales. Los pares 1 y 2 son osificados, y tienen una masa de cartílago en la margen posteroproximal. Estos elementos son planos, el primer par con un proceso anteroproximal unido al primer basibranquial. En su margen posterior se une el



**Figura 8A.** Vista antero ventral del arco hioideo; *P. fasciatum* BMHN 1971-299293. ah, anterohial; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; iop, interopérculo y pth, posterohial. Cabeza de flecha muestra el espacio ocupado por una lámina de cartílago. Escala 1cm.



**Figura 8B.** Vista ventral y C; vista dorsal del urohial; *P. fasciatum* USNM 225437. ah, anterohial; bb1, basibranchial 1; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; dh, dorsohial; uh, urohial. Flecha troncada muestra el foramen por donde pasa la arteria hipobranquial (**Arratia & Schultze 1990**). Escala 1cm.

ceratobranquial 1. El par hipobranquial 2 es casi cuadrado en *P. fasciatum*, tiene una masa de cartílago en la margen latero proximal y se une justo en la unión de los basibranquiales 1 y 2. Los hipobranquiales 2 tienen en su margen posterior el par ceratobranquial 2. El tercer par hipobranquial es cartilaginoso y en forma de boomerang. La superficie dorsal es plana, y la ventral tiene una elevación. Los pares ceratobranquiales 3 y 4 se unen en la margen posterior, y el impar basibranquial 3 en la sínfisis de los homólogos hipobranquiales 3.

Los ceratobranquiales forman la superficie ventral del esqueleto branquial (fig. 9C). Estos son 5 pares de huesos largos que llevan unidas las branquiospinas en la superficie dorsal y una cavidad ventral donde se le-

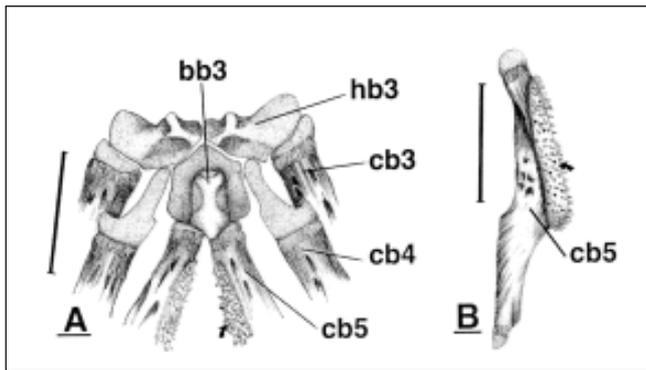
vantan o nacen los filamentos para la respiración. Los pares ceratobranquiales 1 y 3 son similares, el par 4 tiene una extensión cartilaginosa en su extremo proximal. El par 5 forma la región faringeal de la cavidad branquial y tiene un parche de dientes, variable entre las especies de *Pseudoplatystoma*.

Los pares epibranquiales forman la región dorsal de la cavidad branquial. Estos son 4 pares. El par epibranquial 1 y 2 son similares, firmemente unidos y cada uno posee un proceso truncado en la región lateral. El par epibranquial 1 tiene un osículo diminuto en la región dorsal fácilmente confundible con las branquiospinas. El par 3 es variable, con dos procesos en la región lateral, éste se une a los infrafarín-gobranquiales 1, 2 y 3 mediante masa de cartílago. El epibranquial 4 es expandido en la mitad y también se une a los infrafarín-gobranquiales.

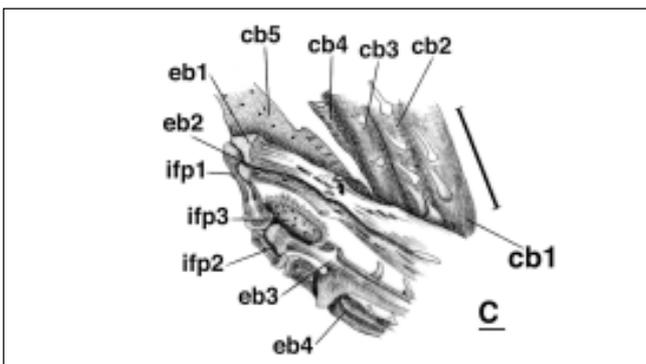
Los pares infrafarín-gobranquiales sensu **Schaefer** (1997) o farín-gobranquiales sensu **Arratia** (1987), son pequeños elementos asociados con los epibranquiales. Estos, en *Pseudoplatystoma*, comprenden 3 elementos distintos en forma, tamaño y posición; sin embargo, varían en número entre los grupos de Pimelodidae. No hay un número designado a cada uno de estos elementos en la literatura. Uno de ellos es circular y se transforma en un parche de dientes a medida que los individuos alcanzan la edad adulta.

La cintura y aleta pectoral son dos complejos asociados que se deben estudiar aparte. La cintura pectoral esta formada por; el cleitro, coracoides y mesocoracoides. El elemento de soporte de la aleta pectoral es el supracleitro que es grande y sostiene fuertemente el proceso dorso posterior del cleitro. El coracoides tiene pequeñas proyecciones en el extremo proximal, en la sínfisis con el homólogo. Esta sínfisis es imbricada y no permite el movimiento libre de los coracoides homólogos. Los coracoides presentan fosas y cóndilos. Dos cóndilos forman el sitio de unión de los rayos proximales de la aleta pectoral. Las fosas son sitio de origen del músculo esternohyoideus (ver miología). También tiene dos fenestras, una que es el paso o salida de la subclavia y la otra es el sistema de anclaje de la espina pectoral. El coracoides tiene un elemento asociado, el mesocoracoides que es común en Pimelodidae (fig. 10).

El cleitro es el elemento anterior de la cintura. Este tiene 3 procesos, uno dorso posterior, cubierto por el post-temporal. Los cleitros homólogos se unen en sus



**Figura 9.** A; Elementos antero ventrales del aparato branquial; *P. fasciatum* ANSP 177346. B; vista ventral del ceratobranchial 5; *P. fasciatum* USNM 225437. bb3, basibranchial 3; cb3, ceratobranchial 3; cb4, ceratobranchial 4; cb5, ceratobranchial 5 and hb3, hypobranchial 3. Flecha curva muestra el parche de dientes del cb5. Scale 1cm.

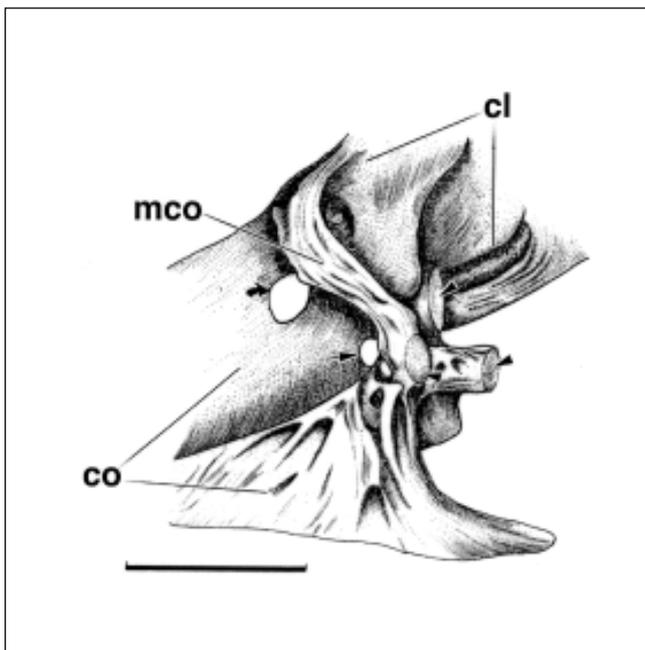


**Figura 9C.** Elementos postero dorsales del aparato branquial; *P. fasciatum* ANSP 177346. cb1-5, ceratobranchiales 1-5; eb1-4, epibranchiales 1-4; ifp1-3, infrafarín-gobranquiales 1-3. Flecha pequeña y curva muestra un osículo no descrito y asociado con el epibranchial 2. Escala 1cm.

extremos proximales, y la sínfisis que forman no es tan estrecha.

La aleta pectoral comprende 3 radios proximales, la espina pectoral y rayos ramificados. Dos de los radios proximales son alargados, el otro es corto y robusto. Estos son los que permiten la unión de la aleta pectoral *per se* y la cintura. La espina pectoral es consistente, aserrada en ambos márgenes y su conexión con la cintura pectoral es directa. El número de rayos ramificados de la pectoral es variable entre los individuos de las especies de *Pseudoplatystoma*; unos tiene 8, otros 9.

La aleta dorsal consta de dos espinas, seis rayos ramificados, seis distales y siete pterygioforos proximales respectivamente. La primera espina es pequeña y llamada spinelet por **Lundberg & McDade** (1986a). Este pequeño elemento está en la proyección dorsal del primer pterygioforo y es ahorquillado en la base. La segunda espina forma un sistema de candado en el segundo pterygioforo y es aserrada en su margen posterior. Los pterygioforos distales son pequeños y consistentes, éstos sirven de conexión entre los rayos ramificados y los pterygioforos proximales.

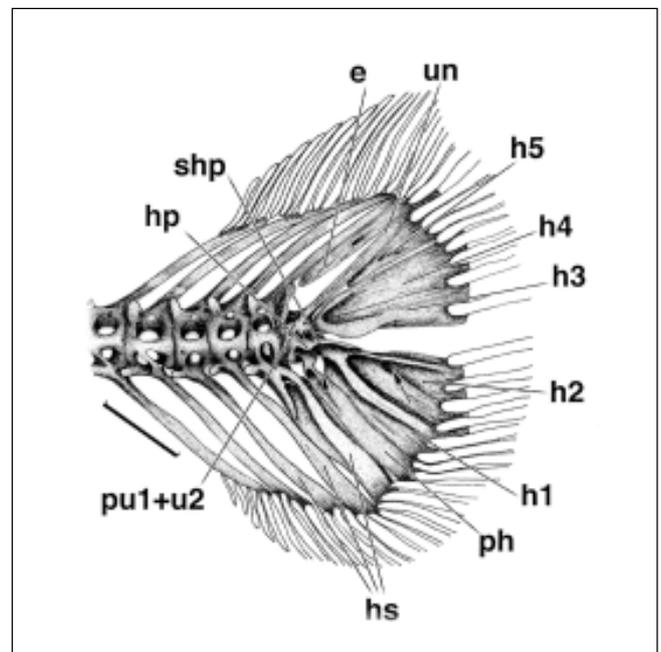


**Figura 10.** Vista postero lateral de la cintura pectoral; *P. fasciatum* ANSP 177346. cl, cleitro; co, coracoides y mco, mesocoracoides. Cabeza de flecha muestra la faceta de articulación para los elementos de la aleta pectoral; espina y radios proximales. Flechas pequeñas apuntan a los forámenes por donde pasan arterias y venas. Escala 1cm.

Los pterygioforos proximales son laminares y punteados en su unión con los procesos neurales. Los dos primeros son complejos y forman lo que comúnmente se denominan las placas dorsales (nuchal plates).

La cintura pélvica tiene un par de basiptyergios que se unen en su sínfisis media. Cada uno tiene 4 procesos así: dos anteriores, uno antero proximal y otro antero distal. Los otros dos distribuidos así: uno lateral y el otro posterior. Cada basiptyergio tiene 5 rayos ramificados y una espina. Esta espina no es fuerte y más parece un rayo no ramificado por su morfología pues tiene segmentos o lepidotriquios, elementos comunes en los rayos de los Actinopterygios.

La columna vertebral consta de un número variable de vértebras en las especies de *Pseudoplatystoma*. La especie tipo, *P. fasciatum* tiene un promedio de 43 vértebras, sin incluir las cinco o seis que conforman el complejo weberiano. Las primeras siete y las últimas tres vértebras son cortas. Las primeras doce tienen parapofisis en sus costados que además sostienen las costillas. El número de costillas es constante en las especies de este género; son doce en total.



**Figura 11.** Esqueleto de la aleta caudal; *P. fasciatum*; USNM 225437. e,e parural; h1-5, hipurales 1-5; hp, hipohyal; hs, espina haemal; ph, parhipural; pu1+u2, centro compuesto; shp, hipurapofisis secundaria; y un, uroneural. Cabeza de flecha muestra foramen único entre el parhipural y el hipural 1 en las especies de *Pseudoplatystoma*. Escala 1cm.

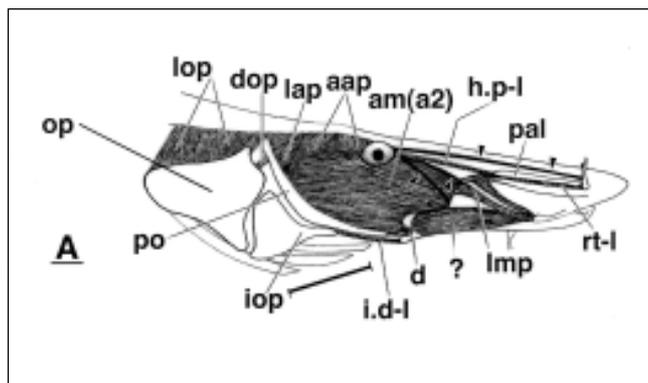
La aleta anal tiene una posición variable en relación con la columna según la especie, v.gr., en *P. fasciatum* (sensu stricto), su primer pterigioforo se une al arco hemal 24. El número de elementos de la aleta anal es también variable; tiene tres espineletes (o pequeños pterigioforos anteriores), un número variable de doce o trece pterigioforos, y once o doce rayos ramificados.

La aleta caudal está unida al centro pleural 1 y centro compuesto (fig. 11). En términos generales, está formada por hipurales 1-5, epural, uroneural, parhipural, hipurapofisis, hipurapofisis secundaria y espinas neurales y hemales. Los rayos procurrentes son pequeños y están en la región dorsal y ventral de esta aleta. Los rayos pueden ser ramificados o no y son los elementos marginales del esqueleto caudal.

El parhipural e hipural 1 forman un forámen proximal único en las especies del género *Pseudoplatystoma*.

### Miología

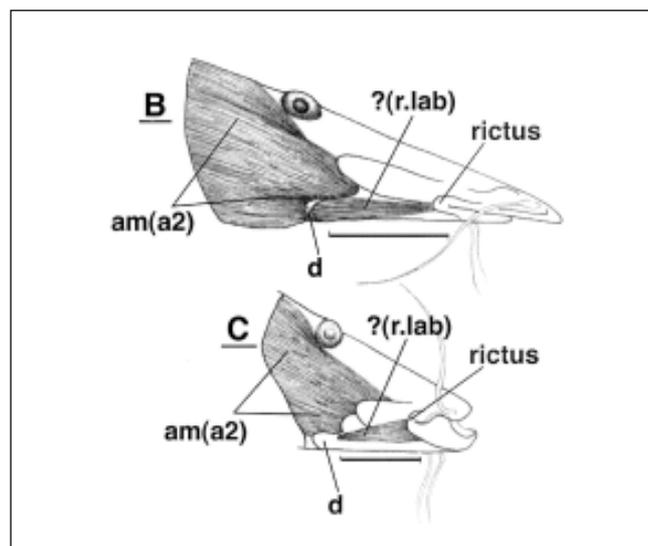
Los músculos de los peces han sido estudiados por muchos autores; sin embargo, la aplicación de términos distintos para designar la estructura y función de un mismo elemento difieren de un autor a otro. Por ésta y otras razones, tales como el escaso estudio de músculos en una amplia variedad de grupos, la nomenclatura de los músculos es aun confusa, incluso después del trabajo comprehensivo de **Winterbottom** (1974).



**Figura 12A.** Vista lateral de los músculos de la mejilla; *P. fasciatum* USNM 225437. am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu **Winterbottom** 1974); d, dentario; dop, dilator operculi; h.p-l, ligamento hiomandibulo-palatino; i.d-l, ligamento interoperculo-dentario; iop, interopérculo; lap, levator arcus palatini; lmp, ligamentum primordiale (?); lop, levator operculi; op, opérculo; pal, palatino; po, preopérculo; y rt-l, ligamento retractor tentaculi. Símbolo de pregunta muestra el músculo no descrito y llamado retractor labiae. Cabezas de flecha muestra ramas del nervio facial. Escala 1cm.

Los músculos de la mejilla sirven la función de movimiento de los arcos mandibular y la hiomandíbula, del opérculo (**Winterbottom**, 1974). El más evidente de este complejo muscular es el adductor mandibulae que es el responsable de cerrar las mandíbulas (*op. cit.*). El adductor mandibulae tiene muchas subdivisiones a saber: A1, A2 y Aw (sensu **Winterbottom**, 1974). Las descripciones y definiciones de estos elementos deben hacerse según su posición, origen e inserción en *P. fasciatum*. La subdivisión externa y ventral o sección A2 se origina en la parte postero media de la hiomandíbula, en la gran fosa del preopérculo y en la porción ventral del cuadrado en *P. fasciatum* y en general todas las poblaciones de *Pseudoplatystoma*. Algunas fibras se originan en la región ventral del adductor arcus palatini y el io5 (suborbital 5). La inserción de esta sección es en la región latero distal del articular y es a través de tejido conectivo, con algunas fibras que se insertan en un músculo desconocido y aun no descrito (ver fig. 12).

La sección A3 se levanta de la hiomandíbula y forma un tendón largo en su conexión con el proceso diminuto del pequeño coromeckeliano. La sección A1, también conocida como retractor tentaculi (sensu **Singh**, 1966; **Alexander**, 1965 & **Eaton**, 1948), adductor tentaculi (sensu **Howes**, 1983a) o maxillary retractor tentaculi (**Ghiot**, 1978). Este músculo es



**Figura 12B.** Vista lateral de los músculos de la mejilla; B; *Sorubimichthys planiceps* SIUC 26691; C; *Hemisorubim platyrhynchos* SIUC 28022. Am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu **Winterbottom** 1974); ?(r.lab), músculo no descrito y tentativamente llamado retractor labiae y rictus, juntura de los labios. Escala 1cm.

longitudinal, cónico y se transforma en un ligamento largo para unirse a la maxila, muy cerca de su articulación con el palatino. Otro grupo de fibras que pueden también pertenecer a la sección A1 y se originan en la porción de la fosa meckeliana en la mandíbula inferior. Este músculo tiene un ligamento corto que se adhiere a la sección A1 y hace que esta se incurve un poco. La sección A1 se levanta de la margen antero dorsal y del proceso antero dorsal de la hiomandíbula. La función de la sección A1 es la aducción del barbicelo maxilar mediante retracción de la maxila.

Los músculos adductor y levadores del arcus palatini son cortos y cubren el origen de las secciones A1, A2 y A3 del adductor mandibulae (ver fig. 12). Estos músculos se originan del esfenótico y frontal y se insertan en la hiomandíbula y preopérculo. No hay una separación clara entre estos dos músculos en las especies de *Pseudoplatystoma*. Sin embargo, el adductor arcus palatini es laminar y más anterior mientras que el levador arcus palatini es grueso y posterior. Algunas fibras de este último se insertan en el proceso dorso distal del hiomandibular. Los dos tienen funciones antagónicas y están relacionados con los movimientos de la hiomandíbula. El adductor arcus palatini, también llamado adductor hyomandibulae (*sensu Winterbotton*, 1974), sirve la función de aducción de este hueso; mientras que el levador arcus palatino sirve la abducción de la hiomandíbula.

El dilator operculi está detrás del arcus palatini y conecta el cráneo con la región anterior del opérculo. El músculo es inervado por la rama maxillo-mandibularis del par craneal V (**Edgeworth**, 1935). Los sitios de origen incluyen el esfenótico y frontal en *P. fasciatum*. Algunas fibras se originan en la margen posterior del proceso dorso medial de la hiomandíbula. Este músculo se inserta en la región antero dorsal del opérculo. Este forma un ligamento largo en su margen ventral y va del opérculo al frontal. Este ligamento está presente en muchas de las especies de Pimelodidae.

El adductor operculi se conecta a la porción posterolateral del cráneo y está inervado por la rama hiomandibular del nervio craneal VII (*op. cit.*). El origen de éste abarca la margen lateral del proótico y la región posterior del esfenótico y se inserta en la margen dorsal del opérculo. Este es el más corto de los músculos de la mejilla.

Un músculo no descrito aun debe adicionarse a la miología del cráneo en peces. Este músculo se encuentra en las especies de *Pseudoplatystoma*, *Hemisorubim*

y *Sorubimichthys* (fig. 12A, B y C). Se origina en la fosa postero distal de la mandíbula inferior (ver descripción del articular) y se inserta al rictus de los labios. Según su posición, inserción y origen, este músculo debe servir la función de retracción y como resultado los labios se cierran. Por su función se le asigna el nombre tentativo de retractor labiae. El músculo es reducido, casi rudimentario en *Sorubimichthys*, bien desarrollado en *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma*. La presencia de este músculo es única en estos tres géneros así que pueden formar una unidad monofilética en pimelódidos.

El complejo maxillo-palatino se refiere a los músculos involucrados en el movimiento del barbicelo maxilar. La anatomía funcional del barbicelo maxilar ha sido estudiada en detalle por **Singh** (1966) & **Ghiot** (1978). **Singh** (1966) identificó tres secciones del extensor tentaculi así: sección dorsal, posterior e intermedia. Los músculos del complejo maxilo-palatino tienen al menos 5 secciones en las especies de *Pseudoplatystoma* y muchos ligamentos. Cuatro músculos laminares pueden ser identificados en como las secciones del extensor tentaculi en *P. fasciatum* y demás especies hermanas.

El extensor tentaculi se deriva del adductor arcus palatini (**Takahasi**, 1925; **Alexander**, 1965; **Winterbotton**, 1974; & **Gosline** 1975). El músculo es el antagonista del retractor tentaculi que fue descrito arriba como la sección A1 (*sensu Edgeworth*, 1935). **Singh** (1967) observó que todos los componentes o secciones del extensor tentaculi se insertan en el palatino. También sugirió que el músculo puede estar formado de una a tres láminas en los bagres. Sin embargo, **Ghiot** (1978) reserva este nombre para un grupo de fibras musculares que se insertan en la parte posterior del palatino (**Ghiot**, 1978, fig. 3d, p. 397). Contrariamente a las observaciones de **Ghiot** (*op. cit.*), el extensor tentaculi (abductor tentaculi *sensu Harder*, 1964; **Lubosch**, 1938; **McMurrich**, 1884; **Takahasi**, 1925; & **Nawar**, 1955) comprende 4 láminas en las especies de *Pseudoplatystoma*. La primera sección es dorsal y superficial, y es visible cuando la piel y el suborbital 3 son removidos. El origen de esta sección abarca la superficie antero ventral del frontal y ventral del etmoides, y se inserta en la margen dorsal del palatino. Algunas fibras, las más posteriores se transforman en pequeños ligamentos al unirse con el palatino. La segunda sección se observa después de que la primera sección es removida. Este paquete de fibras se origina de la gran fosa ventral del etmoides lateral y se inserta en el pala-

tino, debajo de la inserción de la primera sección. Se distingue de la primera sección por la dirección casi perpendicular que tienen sus fibras en relación con la sección primera. La tercera sección tiene la misma dirección de la primera, su origen es el mismo, en el frontal y etmoides lateral; pero su inserción es en la región media longitudinal del palatino. Su inserción no abarca la longitud total de este hueso como la primera sección. La sección cuarta es la más ventral, se origina en la misma parte de la segunda y se inserta en la margen ventral del palatino.

El músculo extensor tentaculi funciona coordinadamente en el movimiento del barbicelo maxilar en bagres. Con la innervación de una de las ramas del par de nervios craneales VII (Winterbotton, 1974), este músculo permite que el barbicelo maxilar se mueva en todos los sentidos. La acción de las cuatro secciones de este músculo en el movimiento del barbicelo es estudiada con detalle por Singh (1967), Ghot (1978), Gosline (1975) & (Buitrago 2002, disertación doctoral).

Los músculos de la región ventral de la cabeza son el intermandibularis, protractor hyoidei, hiohioides inferiores, abductor hiohioides y los aductores hiohioides. El intermandibularis se origina en la miocoma media y se insertan en los dentarios, región anterior cerca de la sínfisis. El protractor hyoidei está formado por varias secciones (Winterbotton, 1974 & Ghot, 1978). El hiohioides inferiores nace de la miocoma media y se inserta en la región dorsal, anterior y ventral del anterohyal. El Abductor hioidei es

laminar, se origina la miocoma mediana que forman los dos músculos homólogos y se inserta en el rayo braquiostego más proximal. Su función es la de abducción de los branquiostegales. Los aductores hiohioides son varios, cortos e inervados por la rama del hioides VII. Se encuentran entre los rayos branquiostegales y su función es la de abducción de los mismos.

#### Anatomía comparada y lista de caracteres

En esta sección se hace un análisis comparativo entre las especies de *Pseudoplatystoma* y sus géneros hermanos, v. gr. *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro* (ver Lundberg *et al.*, 1986a; Lundberg 1997; Nass, 1991; De Pinna, 1993-98; & Buitrago & Littmann en pren.). Los caracteres variables entre estos grupos son definidos, descritos, numerados (algunos ilustrados) y finalmente codificados (ver materiales y métodos) e incorporados en el análisis cladístico.

#### Caracter 1. Proceso postero lateral de la premaxila (fig. 4A).

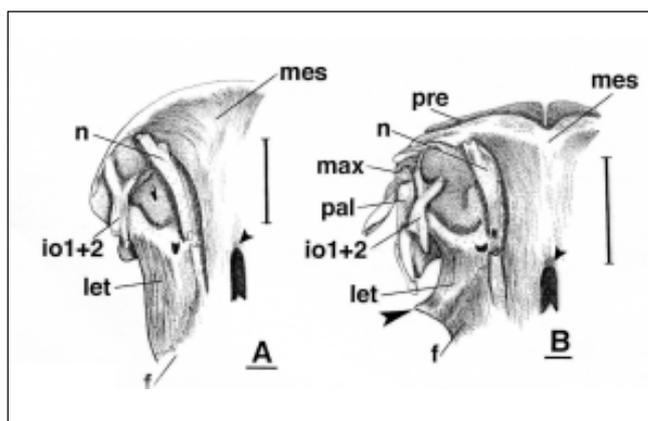
Lundberg *et al.*, (1988, 1991B); Nass (1991); & De Pinna (1993, 1998) postulan el proceso postero lateral de la premaxila como una sinapomorfia para *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Pseudoplatystoma*, *Zungaro* y *Sorubim*. Un análisis detallado de este proceso conduce a la conclusión de que éste es variable; puede ser muy puntiagudo en las especies de *Pseudoplatystoma* o relativamente puntiagudo en *Hemisorubim*. El proceso se observa en todos los grupos mencionados arriba excepto *Sorubim*. En este grupo, aquel proceso es ausente. Esta condición puede considerarse como una reversión *a priori* en *Sorubim* o también un sinapomorfia de contingencia.

0. Proceso ausente.
1. Proceso relativamente puntiagudo.
2. Proceso evidentemente puntiagudo.

#### Carácter 2. Consistencia del proceso supraoccipital.

Este proceso es variable en su consistencia en los grupos de Pimelodidae. Puede ser laminar (plano) o grueso y consistente. Los géneros *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim*, *Pseudoplatystoma* y *Zungaro* presentan un proceso laminar o plano.

0. Proceso grueso o consistente.
1. Proceso laminar o plano.



**Figura 13.** Región antero dorsal del cráneo; A; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409; B; *Zungaro* sp. SIUC 50414. f, frontal; io1+3, infraorbital 1+2; let, lateral etmoides; max, maxilla; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; and pre, premaxilla. Flecha grande muestra el proceso postero lateral del let; cabezas pequeñas de flechas la fontanela. Escala 1cm.

**Carácter 3. Proceso lateral del etmoides lateral (figs. 13A & B y 14A & B).**

El etmoides lateral presenta un proceso variable en estos géneros. La ausencia del mismo en grupos tales como *Brachyplatystoma* y demás pimelodidos puede considerarse como primitiva. Sin embargo, este rasgo varía en su localización en relación con la longitud del etmoides lateral, en su forma y longitud. La asignación de códigos para estas variaciones es complicada y puede resultar en inconsistencias. El método de “código independiente” (*sensu* Kitching *et al.*, 2000) es el más apropiado cuando los caracteres son muy variables (Kitching *et al.*, 2000, p. 30). Al menos cuatro rasgos distintos pueden deducirse de este proceso así: presencia del proceso, localización del proceso según el etmoides lateral, forma del proceso y longitud del proceso. El “código independiente” es un método que permite la variación independiente de los caracteres. Esta premisa se basa en la premisa de que una variación no depende de otra y por lo tanto son independientes.

0. Proceso del etmoides lateral ausente.
1. Proceso del etmoides lateral presente.

**Carácter 4. Localización del proceso en relación con la longitud del etmoides lateral (ver explicación arriba, carácter 3).**

0. Localización anterior del proceso.
1. Localización media.
2. Localización posterior.

**Carácter 5. Forma del proceso lateral del etmoides lateral.**

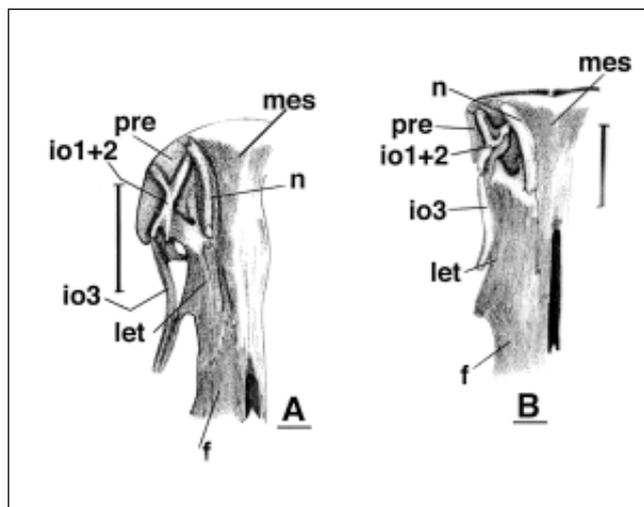
0. Relativamente puntiagudo.
1. Conspicuamente puntiagudo.
2. Truncado.

**Carácter 6. Longitud del proceso lateral del etmoides lateral.**

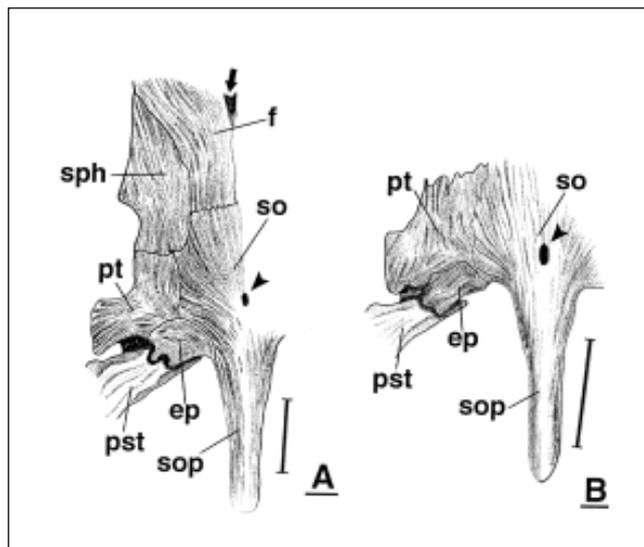
0. Proceso corto.
1. Proceso largo.
2. Proceso bastante largo hasta hacer contacto con el suborbital 4.

**Carácter 7. Foramen del orbitoesfenoides.**

El orbitoesfenoides presenta un foramen en la región posterior que está cubierto por la extensión laminar lateral del mismo. Este foramen es la salida de las ramas del nervio trigémino. La presencia de este fora-



**Figura 14A.** Región antero dorsal del cráneo; A; *Sorubim lima* SIUC 50411; B; *Hemisorubim* sp. UMMZ 229497. f, frontal; io1+2, infraorbital (suborbital) 1+2; io3, infraorbital 3; let, lateral etmoides; mes, mesetmoides; n, nasal; pre, premaxilla. Escala 1cm.



**Figura 15A.** Región postero dorsal del cráneo; A; *Zungaro* sp. SIUC 50414; B; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409. ep, epioccipital; f, frontal; pst, post-temporal; pt, pterotic; so, supraoccipital; sop, proceso supraoccipital; sph, esfenotico. La flecha señala la región posterior de la gran fontanela. La cabeza de flecha señala la fontanela supraoccipital. Escala 1cm.

men en *Brachyplatystoma*, *Platynemichthys* y posiblemente en los demás géneros de Pimelodidae se puede considerar como primitiva.

0. Foramen presente.

1. Foramen ausente.

**Carácter 8. Perfil ventral de la región posterior del cráneo.**

El perfil ventral del cráneo puede ser plano en *Brachyplatystoma* y *Platynemichthys*; curvo en *Zungaro*, *Hemisorubim*, *Sorubimichthys* y *Pseudoplatystoma*, o formar un ángulo recto en *Sorubim*.

0. Perfil recto o plano en la región ventral del cráneo.

1. Perfil redondeado o curvo.

2. Perfil en ángulo recto.

3.

**Carácter 9. Ranura transversal del supraoccipital (fig. 3B).**

Muchos géneros de la familia Pimelodidae presentan una ranura transversal en el cráneo. Esta se extiende de la pequeña fontanela del supraoccipital y es variable en longitud y profundidad. Una ranura larga y profunda se encuentra en *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma* (figs.). Esta es reducida en *Sorubimichthys* y *Sorubim*. Ausencia de la ranura se puede ver en *Zungaro* y muchos otros grupos de la familia.

0. Ranura ausente.

1. Ranura reducida.

2. Ranura desarrollada.

**Carácter 10. Proyección en la margen posterior del epioccipital (figs. 15A & B).**

El epioccipital tiene 1 ó 2 proyecciones pequeñas en la margen posterior. Una de éstas es hueca y transporta en canal sensorial de la línea lateral que continua en el posttemporal. Poblaciones de *Zungaro* presentan 2 y las especies de los otros grupos incluidos en este estudio presentan 1.

0. Dos proyecciones.

1. Una proyección.

**Carácter 11. Tamaño del etmoides lateral (figs 13A & B y 14A & B).**

El tamaño del etmoides lateral es variable en Pimelodidae. Un etmoides lateral corto y reducido a la anterior del cráneo se encuentra en *Zungaro*. Etmoides lateral largo se observa en las especies de *Sorubim*, *Hemisorubim*, *Sorubimichthys* y *Pseudoplatystoma*.

0. Etmoides lateral corto.

1. Etmoides lateral largo.

**Carácter 12. Proceso antero lateral del mesetmoides.**

Este hueso tiene un proceso antero lateral en ambos lados. Un proceso corto se encuentra en poblaciones de *Hemisorubim*. Los grupos *Sorubim* *Sorubimichthys*, *Zungaro* y *Pseudoplatystoma* tienen un proceso largo.

0. Proceso corto.

1. Proceso largo.

**Carácter 13. Consistencia de la región anterior del mesetmoides.**

Consistencia laminar o delgada de este elemento se encuentra en las especies de *Sorubim*. El mesetmoides es fuertemente unido a la premaxila y algunas veces no se distingue de esta. Mesetmoides de consistencia gruesa, con articulación definida o distinguible con la premaxila se encuentra en los otros géneros, *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Pseudoplatystoma* y *Zungaro*.

0. Mesetmoides grueso anteriormente.

1. Mesetmoides laminar anteriormente.

**Carácter 14. Conexión del nasal con el mesetmoides (figs. 13A & y 14A & B).**

El nasal puede estar firmemente unido al mesetmoides en las poblaciones de *Hemisorubim* o separado en los demás grupos.

0. Nasal separado.

1. Nasal unido.

**Carácter 15. Proceso postero lateral del frontal.**

El frontal forma un proceso en su conexión con el esfenotico en las poblaciones de *Zungaro* (*Paulicea*). Conexión recta se encuentra en las especies de los otros géneros.

- 0. Proceso ausente.
- 1. Proceso presente.

**Carácter 16. Longitud del proceso antero distal del lacrimal (figs. 3A y 13A & B).**

El lacrimal o suborbitales 1+2, forman un proceso que en la margen distal anterior que varía en longitud y consistencia. Este puede ser corto en *Sorubim* y *Hemisorubim*, relativamente largo en *Zungaro* o 1.5 veces más largo que la condición anterior en *Pseudoplatystoma* y *Sorubimichthys*.

- 0. Corto.
- 1. Relativamente largo.
- 2. Muy largo.

**Carácter 17. Consistencia del proceso antero distal del lacrimal.**

Este puede ser grueso o delgado. La segunda condición se encuentra en *Zungaro* y *Pseudoplatystoma*.

- 0. Proceso consistente.
- 1. Proceso delgado.

**Carácter 18. Conexión del suborbital 3 con el etmoides lateral.**

El suborbital 3 puede estar separado del etmoides lateral en *Sorubim* y *Zungaro* o conectado en *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma*.

- 0. Suborbital 3 separado.
- 1. Suborbital 3 unido.

**Carácter 19. Proyección anterior del etmoides lateral.**

El etmoides lateral tiene un proceso diminuto en su margen antero lateral. Allí se insertan algunas fibras del músculo extensor tentaculi (ver miología más arriba) en las poblaciones *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco.

Este proceso está ausente en las demás especies incluidas en este estudio.

- 0. Proceso ausente.
- 1. Proceso presente.

**Carácter 20. Forma del esfenotico.**

Este hueso puede ser angosto o ancho. La segunda condición está presente en *Zungaro*. Los otros géneros tienen un esfenotico largo y angosto.

- 0. Esfenotico ancho.
- 1. Esfenotico angosto.

**Carácter 21. Extensión ventral del interopérculo.**

El interopérculo tiene una diminuta extensión ventral. Esta condición se encuentra en *P. tigrinum* en el Amazonas y Orinoco.

- 0. Extensión ausente.
- 1. Extensión presente.

**Carácter 22. Pequeño proceso en la unión de los tres/cuatro primeros branquiostegales con el anterohyal.**

Los primeros rayos branquiostegales presentan un diminuto proceso en el extremo proximal en las poblaciones de *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco.

- 0. Procesos ausentes.
- 1. Procesos presentes.

**Carácter 23. Amplitud del etmoides lateral en la unión con el suborbital 1+2.**

Generalmente este hueso es amplio en la región anterior en las especies de Pimelodidae. Tres transformaciones se pueden deducir en los géneros de este estudio. Región anterior amplia del etmoides se puede ver en todos los géneros excepto en *Pseudoplatystoma*. Las especies de *Pseudoplatystoma* pueden tener un etmoides relativamente angosto en las poblaciones de *P. fasciatum* y *P. corruscans* o muy angosto en *P. tigrinum*.

- 0. Región anterior amplia.
- 1. Región anterior relativamente angosta.
- 2. Región anterior muy angosta.

**Carácter 24. Puntos oscuros en la aleta caudal.**

La aleta caudal en las especies de *Pseudoplatystoma* presenta puntos oscuros. Este es un rasgo único en este género. Dos condiciones pueden deducirse de acuerdo a la abundancia de estos puntos en las especies de

*Pseudoplatystoma*. Las poblaciones del *P. tigrinum* del Amazonas y Orinoco tienen ostensiblemente muchos más puntos que las otras especies.

0. Puntos oscuros en la aleta caudal ausentes.

1. Puntos oscuros en la aleta caudal presentes y poca cantidad.

2. Puntos oscuros en la aleta caudal presentes y numerosos.

#### Carácter 25. Número de vértebras.

Tradicionalmente, los caracteres continuos son descartados en todo análisis filogenético, sin embargo, estos rasgos pueden ser muy informativos en el establecimiento de relaciones evolutivas. Las variaciones del número de vértebras se pueden codificar mediante métodos precisos como "código de vacíos" (ver materiales y métodos). Con la aplicación de "código de vacíos", se puede deducir un arreglo de cuatro estados del carácter a saber.

0. Menos de 36 vértebras.

1. Entre 36-42 vértebras.

2. Entre 43-48 vértebras.

3. Más de 49 vértebras.

#### Carácter 26. Pigmentación en la región lateral del cuerpo.

La región lateral de las poblaciones de *P. fasciatum* presenta bandas verticales oscuras. Las poblaciones de *P. tigrinum* presentan bandas reticuladas. *P. corruscans* presenta puntos grandes y dispuestos en hileras en la región lateral del cuerpo.

0. Ausencia de bandas verticales o reticuladas y de puntos oscuros.

1. Presencia de bandas reticuladas.

2. Presencia de bandas verticales.

3. Presencia de puntos oscuros grandes.

#### Carácter 27. Extensión en la margen distal del esfenotico (fig. 15A).

El esfenotico presenta una extensión o ala en la margen latero distal. Este rasgo se observa en las poblaciones de *Zungaro* del Amazonas y Orinoco. Las demás especies tienen un esfenotico de márgenes casi rectas.

0. Extensión ausente.

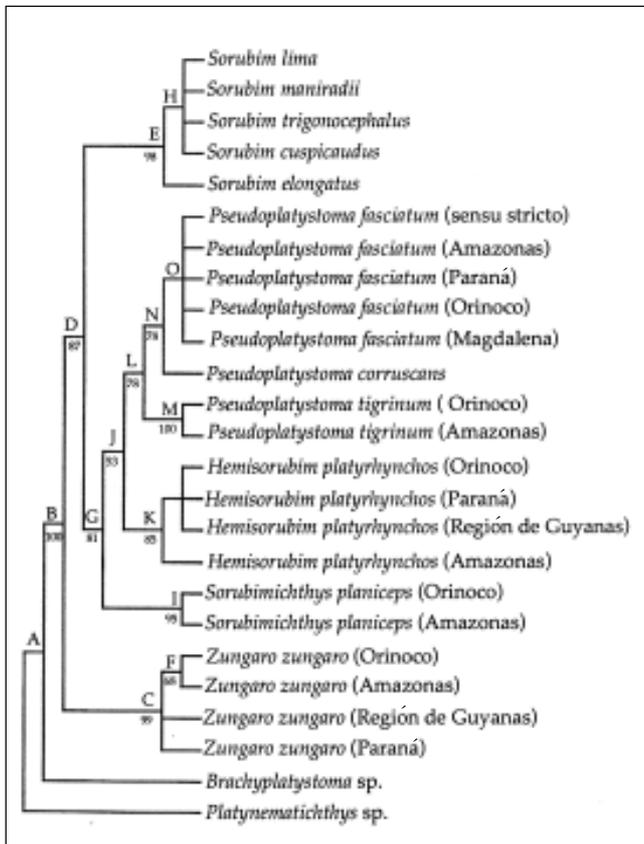
1. Extensión presente.

#### Carácter 28. Cavidad postero distal del articular (fig. 6A)

Las especies de *Sorubimichthys*, *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma* presentan una cavidad postero distal en el articular. Análisis de anatomía blanda o músculos condujo al descubrimiento de un músculo que se origina en esta cavidad y se inserta en el rictus labial. Según la posición, origen e inserción del músculo, más el hecho de que estos tres géneros están en la cúpula de la cadena alimenticia de los ecosistemas, este músculo debe ejercer la retracción de los labios con el subsiguiente cierre de las mandíbulas (ver más arriba).

0. Cavidad presente

1. Cavidad ausente



**Figura 16.** Relaciones filogenéticas de las especies de *Pseudoplatystoma* y grupos hermanos. Longitud, 52; índice de consistencia, 0.88 e índice de retención, 0.96. Valores de soporte por debajo de 50 en los nodos no son mostrados en el cladograma.

**Carácter 29. Músculo retractor labiae (figs. 12A, B & C).**

Este es el músculo putativo y nuevo que se describió en la sección de miología y se menciona en el carácter 28. El nombre asignado es tentativo. El retractor labiae es variable; puede ser bien desarrollado en *Hemisorubim* y *Pseudoplatystoma* o rudimentario en *Sorubimichthys*. La asignación de códigos a los estados de este carácter se puede hacer según el método de 'código independiente' (*sensu* **Kitching et al.**, 2000).

0. Músculo ausente.
1. Músculo rudimentario.
2. Músculo bien desarrollado.

**Carácter 30. Túnel óseo de la aorta (fig. 7B).**

**Lundberg et al.**, (1988, 1991); **Nass**, (1991) & **De Pinna**, (1993, 1998), postulan este carácter como un rasgo único en *Sorubim*, *Sorubimichthys*, *Hemisorubim*, *Zungaro*, *Pseudoplatystoma*, *Platynemichthys* y *Brachyplatystoma*. El túnel para el paso de la aorta está ubicado en las seis primeras vértebras del complejo weberiano (ver fig.).

0. Túnel ausente.
1. Túnel presente.

**Carácter 31. Longitud del proceso supraoccipital.**

Este proceso de variable longitud en las especies estudiadas, puede ser corto como en la mayoría de pimelodidos, o relativamente largo y muy largo en los géneros estudiados en:

0. Proceso corto.
1. Proceso relativamente largo.
2. Proceso muy largo.

**Discusión**

*Pseudoplatystoma* es un grupo diverso de bagres neotropicales. Sin embargo, este género tiene solo tres especies reconocidas; *P. fasciatum*, *P. corruscans* y *P. tigrinum*. El presente análisis filogenético, aunque preliminar, soporta la observación general de que este taxón contiene más de las especies reconocidas hasta ahora. Las tres especies presentan amplia distribución y variaciones geográficas bien delimitadas. Poblaciones tales como la del río Magdalena, que está aislada de las

demás, presenta variaciones en la anatomía y coloración, es sin embargo reconocida como *P. fasciatum* (**Eigenmann**, 1922, **Dahl**, 1971). **Eigenmann** (1922) decía: "si mi interpretación del origen de la fauna del Magdalena es correcta, las marcas verticales de esta especie anteceden al origen de la Cordillera de Bogotá (Cordillera Oriental)", las palabras entre paréntesis son mías. La misma situación se puede observar en muchos bagres y characidos de las otras cuencas de Sur América tales como Amazonas y Orinoco, etc.

Las cuencas del Amazonas, Orinoco y Essequibo de la región de Guyanas están conectados a través de canales y sabanas. En primera instancia, el Orinoco y Amazonas se unen a través de canal natural Casiquiare. El Amazonas y el Essequibo se unen en las sabanas inundables que drena el río Branco, tributario del Amazonas. Estas conexiones pueden permitir transferencias entre dichas cuencas (**Lundberg**, 2002, com. pers.). Es probable que existan zonas de contacto en aquellas áreas entre las poblaciones *Pseudoplatystoma* y entre las especies de los otros grandes bagres tales como *Brachyplatystoma*, *Zungaro* (*Paulicea*), y *Sorubim*. Sin embargo, transferencias entre aquellos ríos en las especies de *Pseudoplatystoma* no se han establecido. Escobar et al. (en prep.), concluyeron en su estudio que las especies *P. fasciatum* y *P. tigrinum* de la cuenca del Orinoco tienen cortas migraciones. **Armbruster et al.** (2000) determinan que la unión entre el Amazonas y Orinoco tiene un origen muy reciente. Estas dos importantes observaciones son cruciales para falsificar putativas zonas de contacto o transferencias entre estas cuencas. Es muy probable que no existan contactos entre las poblaciones de *Pseudoplatystoma* y por lo tanto pueden estar aisladas. La misma observación se puede aplicar para las cuencas del Paraná y Amazonas.

Aunque no resuelta, la filogenia de las poblaciones de *Pseudoplatystoma* corrobora la predicción de que el grupo es diverso (fig. 16, nodo L, soporte=78). En primer lugar, el nodo O que agrupa las distintas formas de *P. fasciatum*, son poblaciones aisladas, morfológicamente distintas y deben ser reconocidas. La misma situación es aplicable para el nodo M que contiene dos poblaciones diferentes de *P. tigrinum*. El estatus de la especie *P. tigrinum* es resuelto y la población de esta especie que habita el Orinoco es una especie putativa que está en proceso de descripción. El género *Pseudoplatystoma* representa un grupo de 8 formas distintas en este estudio preliminar. La taxonomía y sistemática de grupo esta en revisión y varios cambios tales como el estatus de algunas especies y validaciones de nombres están en proceso.

*Pseudoplatystoma* forma un grupo monofilético con *Hemisorubim*, *Sorubimichthys*, *Sorubim* y *Zungaro*. El soporte para este nodo es máximo e igual a 100 (fig. 16 nodo B). La monofilia de este grupo es corroborada por trabajos preliminares tales como **Nass** (unpubl. dissertation 1991), **Lundberg et al.**, 1991; **Lundberg**, 1997; **De Pinna**, 1993-98, & **Buitrago-Suárez & Littmann** (en pren.). El género *Hemisorubim* es el grupo hermano de *Pseudoplatystoma*. Estos dos taxa presentan muchas similitudes externas e internas. Entre las similitudes internas está la presencia del músculo, tentativamente llamado aquí retractor labiae (ver arriba), que es muy desarrollado en estos dos géneros. Sin embargo, el soporte para este nodo es bajo (fig. 16, nodo J, soporte=53).

*Pseudoplatystoma* tiene poblaciones en todas las cuencas de Sur América, excepto en el Pacífico. Esta característica hace del género un candidato potencial para estudios de Biogeografía Histórica. **Weitzman et al.**, (1982), **Cala** (1987) & **Vari** (1988) presentaron los factores limitantes en cualquier análisis biogeográfico en el neotrópico. Entre ellos, la carencia de revisiones taxonómicas, rigurosas y críticas de los distintos grupos de peces. Otro de los obstáculos es la carencia de estudios filogenéticos a nivel de especies. Grupos que han recibido poca o ninguna atención y cuya taxonomía es aun confusa, son poco informativos en análisis biogeográficos (*sensu Vari et al.* 1990). Infortunadamente, esta observación es generalizada para la mayoría de los grupos de bagres y demás especies de peces en Sur América. Aunque el grupo *Pseudoplatystoma* está en revisión en el momento presente, existen todavía cientos de géneros que al igual que éste tienen poblaciones representativas en todas las cuencas neotropicales. Otro caso similar entre muchos, es el género *Hemisorubim*. Este género tiene una sola especie reconocida y su distribución abarca todos los grandes ríos excepto el Magdalena. Grupos como éstos no se pueden incluir en análisis biogeográficos.

La mayoría de las especies de bagres son una fuente fundamental de proteínas para las poblaciones humanas en varias regiones del continente. Como resultado, el uso de este recurso sobrepasa los límites (ver **Valderrama** 1988 & **Goulding et al.**, 1980-96). Es probable que la pesca descontrolada de bagres tales como *Pseudoplatystoma* haya resultado en la extirpación local en algunos tributarios del Orinoco, Amazonas y Magdalena. Las áreas de la taxonomía y sistemática son cruciales en el futuro de la ictiofauna en las cuencas Sur Americanas. Estas dos áreas son básicas para la biología de la conservación y sus políticas.

## Agradecimientos

Préstamo de material fue provisto por Scott Schaefer (AMNH), John G. Lundberg, Mark Sabaj y M. W. Littmann (ANSP), J. W. Armbruster (AUM), J. Maclaine y O. Crimmen (BMNH), D. Catania y J. Fong (CAS), J. P. Friel (CU), M. A. Rogers (FMNH), M. E. Retzer (INHS), D. Taphorn (MCNG), M. Lucena (MCP), K. E. Hartel y K. P. Kenaley (MCZ), S. O. Kullander y E. Ahlander (NRM), B. M. Burr y J. G. Stewart (SIUC), G. H. Burgess (UF), W. Fink y D. Nelson (UMMZ), J. Williams, R. P. Vari y S. Jewett (USNM), B. Kuhajda (UAIC). J. G. Lundberg, M. Sabaj y M. W. Littmann (ANSP), y K. Hartel y K. P. Kenaley (MCZ) por su hospitalidad durante mis visitas a los respectivos Museos. John G. Lundberg fue ilustrativo con sus comentarios y recomendaciones en la definición, descripción y análisis de caracteres. H. López (Venezuela) y S. Usma (INCIVA) por el empaque y transporte de material.

## Bibliografía

- Alexander, R. McN.** 1965. Structure and function of the catfish. J. of Zool., London, 148: 88-152.
- Armbruster, J. W. & F. Provenzano.** 2000. Four new species of the suckermouth armored catfish genus *Lasiancistrus* (Loricariidae: Ancistrinae). Ichth. Exp. Freshwaters, vol. 11, No. 3, pp. 241-254.
- Arratia, G.** 1987d. Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): Morphology, taxonomy and phylogenetic implications. Bonner Zool. Monop 27: 1-120.
- & **H. P. Schultze.** 1990. The urohyal: Development and homology within Osteichthians. Journ. of Morph 203: 247-282.
- & **L. Huaquim.** 1995. Morphology of the lateral line system and the skin of diplomystid and certain primitive loricarioid catfishes and systematic and ecological considerations. Bonner Zool Monogr 36: 109.
- Arratia, G.** 1992. Development and variation of the suspensorium of primitive Catfishes (Teleostei: Ostariophysi) and their phylogenetic relationships. Bonner Zool. Monographien 32: 1-149.
- Bleeker, P.** 1862. Atlas ichthologique des indes Orientales Neerlandais, Tome II Silurodes, Chacoides et Heterobranchoides. J. Smith and Gide, Amsterdam, The Netherlands.
- Buitrago-Suárez, U. A.** 1995. Osteología y Miología en las especies del género *Astroblepus*. M. Sci. Thesis. ICN-MHN, Universidad Nacional de Colombia.
- & **M. Littmann.** Phylogenetic relationships of the Sholvenose catfishes genus *Sorubim* Cuvier 1829 (Siluriformes: Pimelodidae) (Submitted).
- Burgess, W. E.** 1989. An Atlas of freshwater and marine catfishes: a preliminary survey of the Siluriformes. T. F. H Publications, Inc., Neptune City, N. Jersey.

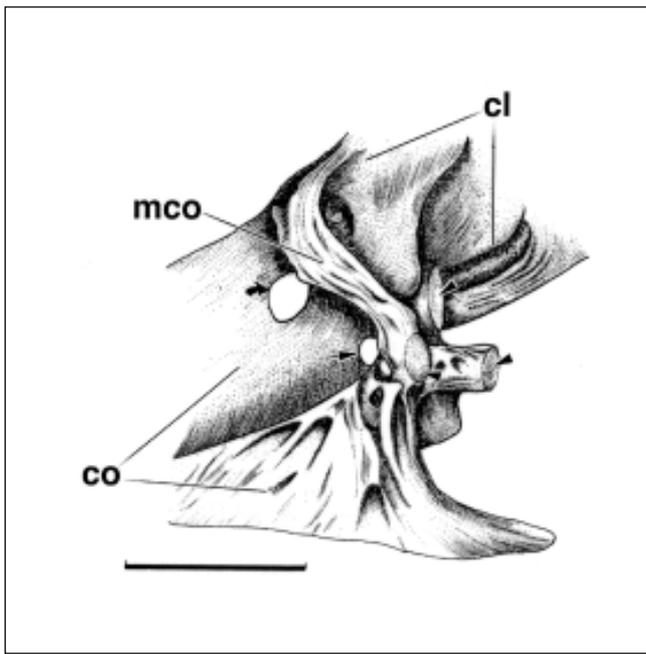
- Cala, P.** 1987. La ictiofauna dulceacuática de Colombia: una revisión histórica de su estado actual. *Rev. Acad. Col. Cien. Ex. Fis. Nat.* 14(62): 69-83.
- Castelnau, F. I.** 1855. Poissons. In Animaux nouveaux or rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de L'Amérique du Sud. De Rio de Janeiro a Lima, Et de Lima au Para... Part. 7, *Zoology*. V. 2: I-XII+1-112. Pls. 1-50.
- Chappill, J. A.** 1989. Quantitative characters in phylogenetic analysis. *Cladistics*.5: 217-234.
- Cordiviola, E.** 1966. Nuevos aportes de la Biología Pesquera del "Surubi" (*Pseudoplatystoma coruscans*) en el Paraná Medio (*Pisces, Siluriformes*). *Physis*. Tomo XXVI, No. 71, pág. 237-244. B. Aires, septiembre de 1966.
- Cuvier, M. Le B. & M. A. Valenciennes.** 1840. Histoire Naturelle des Poissons. Tome Quinzième. Chez Ch. Pitois, éditeur, rue de la Harpe, No. 81. París.
- De Pinna, M. C. C.** 1993. Higher level phylogeny of Siluriformes (Teleostei, Ostariophysi), with a new classification of the order. Unpublished. Ph. D. Dissertation, City University of New York, N. Y. 428p.
- , 1998. Relationships of Neotropical Siluriformes: Historical Overview And Synthesis of Hypotheses. In *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Malabarba et al. (eds). Porto Alegre, Edipucrs. (Pp. 279-330).
- Dingerkus, G. & L. D. Uhler.** 1977. Enzyme clearing of alcian blue stained whole small vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Tech.* 52: 229-232.
- Eaton, T. H.** 1948. Form and function in the head of the channel catfish, *Ictalurus Lacustris punctatus*. *J. Morph.* 83: 181-194, 6. Figs.
- Edgeworth, F. H.** 1935. The cranial muscles of vertebrates. Cambridge Univ. Press viii + 439 pp., 841 figs.
- Eigenmann, C. & R. S. Eigenmann.** 1888. Description of new nematognathoid fishes from Brazil. *West. Amer. Sci.* v. 6., (no. 42): 8-10.
- , 1889. Preliminary notes on South American Nematognathi II. *Proc. Cal. Acad. Sci.* (ser. 2) v. 2: 28-56.
- Eigenmann, C.** 1922. The fishes of western South America, Part I. The fresh-water fishes of northwestern South America, including Colombia, Panama, and the Pacific slopes of Ecuador and Peru, together with an appendix upon the fishes of the Rio Meta in Colombia. *Mem. Carnegie Mus.* V. 9 (no. 1): 1-346, pls. 1-38.
- Escobar, M. D., Donald C. Taphorn & A. Montaña,** 2004. Genetic structure of *Pseudoplatystoma fasciatum* and *P. tigrinum* (*Siluriformes: Pimelodidae*) in the Venezuelan Orinoco basin (in prep.)
- Ghiot, F.** 1978. The Barbel Movements of Three South American Pimelodid Catfishes. *Zool. Anz., Jena* 200 (1978) 5/6, S. 395-401.
- Gosline, W.** 1945. Catalogo dos nematognatos de agua-doce da America do Sul e Central. *Bol. Mus. Nac.* (Rio de Janeiro). n.s., *Zool.* 33: 1-138.
- Goulding, M.** 1980. The Fishes and the forest, explorations in Amazonian Natural history. University of California Press, Berkeley. 280 pp.
- Goulding, M., N. J. H. Smith & D. J. Mahar.** 1996. Floods of fortune. Ecology and Economy along the Amazon. Columbia University Press: New York.
- Harder, W.** 1975. Anatomy of fishes. E. Schweizerbart'sche Ver. Buch., Stuttgart Vol. I, 602 pp., VII, 132 pp., 13 pls., 337 figs.
- Howes, G. J.** 1983a. The cranial muscles of loricatorid catfishes, their homologies and Value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. Ser.* 45(6): 309-345.
- Kitching, I. J., P. L. Forey, C. J. Humphries & D. M. Williams.** 2000. *Cladistics, The theory and Practice of parsimony analysis.* Oxford University Press.
- Kossowski, C. & F. Madrid.** 1986. Ensayo de la reproducción inducida en bagre rayado cabezón *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) 1766 (*Pisces, Siluriformes*). *Acta Científica Venez.*, 36: 284-285.
- Lacepède, B. G. E.** 1803. Histoire Naturelle des Poissons. V. 5: I-1XVIII+1-803+index, Pls. 1-21. Hureau & Monod 1973.
- Le Guennec, B.** 1985. Claves Longitud-peso de 38 especies de peces de la región de Trinidad, Beni, Bolivia. Unpub. report.
- Leviton, A. E., and R. H. Gibbs, Jr., E. Heal, and C. E. Dawson.** 1985. Standards in Herpetology and Ichthyology: Part 1. Standard symbolic codes for institutional Resources collections in herpetology and ichthyology. *Copeia* 1985: 802-832.
- Linnaeus, C.** 1776. *Systema naturae sive regna tria natuare, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. v. 1(pt): 1-532.
- Littmann, M., U. A. Buitrago-Suárez & B. M. Burr.** (in prep.) Systematic of the genus *Sorubim*, Cuvier, 1829 (*Siluriformes-Pimelodidae*).
- Loubens, G. & J. L. Aquim.** 1986. Sexualidad y Reproducción de los principales Peces de la cuenca del río Mamore, Beni-Bolivia. *Convenio Orstrom-UTB\_CORDEBENI*.
- & **J. Panfili.** 2000. Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (teleostei: Pimelididae) dans le bassin du Mamore (Amazonie Bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshwaters*, Vol. 11, No. 1, pp. 13-34.
- Lubosch, W.** 1938. Musklen des kopfes: Viscerale muskulatur (Fotsetzung). B. Teleostir. In: *Handbuch del Vergl. Anatomie del Wirbeltiere.* Bol K. L.5: 1011-1024.
- Lundberg, J. G. & L. A. McDade.** 1986a. On the South American Catfish *BBrachyrhamdia imitator* Myers (*Siluriformes, Pimelodidae*), with Phylogenetic evidence for a large Intrafamilial lineage. *Notulae Natuare of the Acad. of Nat. Sci. of Phi.* No. 463. Pp. 1-24.
- **G. F. Mago-Leccia & P. Nass.** 1991. *Exallodontus aguanai*, a new genus and species of *Pimelodidae* (*Pisces: Siluriformes*) from deep river channels of South America, and delimitation of the Subfamily Pimelodidae. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 104(4), 1991, pp. 840-869.

- Lundberg, J. G.** 1997. Freshwater Fishes and Their Paleobiotic Implications. In: Vertebrate Paleontology in the Neotropics, The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Edited by R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, and J. J. Flynn. Smithsonian Inst. Press. Washington and London.
- , **L. G. Marshall, J. Guerrero, B. Horton, M. C. S. L. Malabarba, & F. Wesselingh.** 1998. The Stage for Neotropical Fish Diversification: A History of tropical South American Rivers. Pp. 13-48. In Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Malabarba et al (eds). Porto Alegre, Edipucrs.
- McMurrich, J. P.** 1884. The myology of *Amiurus catus* (L). Gill. Proc. Canad. Inst., Toronto (N> S>) 2(3): 311-351, 3 pls., 9 figs.
- Nass, P.** 1991. Anatomía comparada del bagre "Canaguaro" *Brachyplatystoma juruense* (Boulenger, 1898), incluyendo un análisis filogenético de la familia Pimelodidae. Unpublished Ph. D. thesis. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Nawar, G.** 1955. On the anatomy of *Clarias lazera*. II. The muscles of the head and pectoral girdle. J. Morph. 97(1): 23-38, 5 figs.
- Nixon, K. C. & J. M. Carpenter.** 1993. On outgroups. Cladistics 9: 413-426.
- Pothoff, T.** 1984. Clearing and staining techniques. In: Ontogeny and Systematics of fishes. An international symposium dedicated to the memory of Elbert Halvor Ahlstrom. H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A.W. Lendall, Jr., and S. L. Richardson (eds). American Society of Ichthyologist and Herpetologists. Special Publications No. 1, pp. 35-37.
- Reid, S.** 1983. La Biología de los Bagres Rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del río Apure, Venezuela. Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora. Serie: Prod. Agric. Año 1/No. 1/ Barinas, Diciembre de 1983.
- Reis, R.** 1998. Systematics, Biogeography and the Fossil Record of the Challichthyidae: A review of the Available Data. In Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Malabarba et al. (eds). Porto Alegre, Edipucrs. Pp. 351-362.
- Salinas-Coy, Y.** 1994. Aspectos de la biología pesquera de las poblaciones de los grandes bagres (Ostariophisi: Siluriformes: Pimelodidae) en el sector colombiano del río Amazonas. Tesis de pregrado Lic. en Biología, Universidad Pedagógica Nacional. Santa Fe de Bogotá.
- Schaefer, S. S.** 1997. The neotropical cascudinhos: Systematics and Biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). Proc. Of the Acad. Of Sci. Of Philadelphia. 148: 1-120.
- Singh, B. R.** 1966. Movements of barbels in some siluroid fishes. Zool. Anz. 178/1966
- Springer, V. & G. D. Johnson.** 2000. Use and advantages of ethanol solution of alizarin red S dye for staining bone in fishes. Copeia, 2000(1), pp. 300-301.
- Swofford, D. L.** 1993. PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony, version 3.1. Illinois Natural History Survey, Champaign, Illinois.
- Takahasi, N.** 1925. On the homology of the cranial muscles of the cypriniform fishes. J. Morph. & Physiol. 40(1): 1-109, 48 figs.
- Valderrama, M., M. Zarate, G. Vera, C. Moreno, P. Caraballo & J. Martínez.** 1988. Determinación de la talla media de madurez y análisis de la problemática con referencia a las tallas medias de captura del bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum*, Lineo 1766 (Pisces: Pimelodidae) en la cuenca del río Magdalena Colombia. Trianea. Acta. Cien. INDERENA, 2: 537-549.
- Vari, R. P.** 1988. The Curimatidae, a lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes); distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. pp. 313-348 in Neotropical distribution patterns: Proceedings of a workshop (Eds. Vanzolini, P. E. & W. R. Heyer). Acad. Brasileira de Ciencias, R. de Janeiro.
- Weitzman, S. H. & M. Weitzman.** 1982. Biogeography and evolutionary diversification in neotropical freshwater fishes, with comments on the refuge theory. pp. 403-422 in Biological diversification in the tropics (Eds. Prance, G. T.). Columbia University press, N. York.
- Wiens, J. J.** 2000. Coding morphological variation within species and higher taxa for phylogenetic analysis. In Phylogenetic Analysis of Morphological Data. Edited by John Wiens. Pp. 115-145.
- Winterbottom, R.** 1974. A descriptive synonymy of the striate muscles of the Teleostei. Proc. of the Acad. of Nat. Sci. Phi. 125: 225-317.

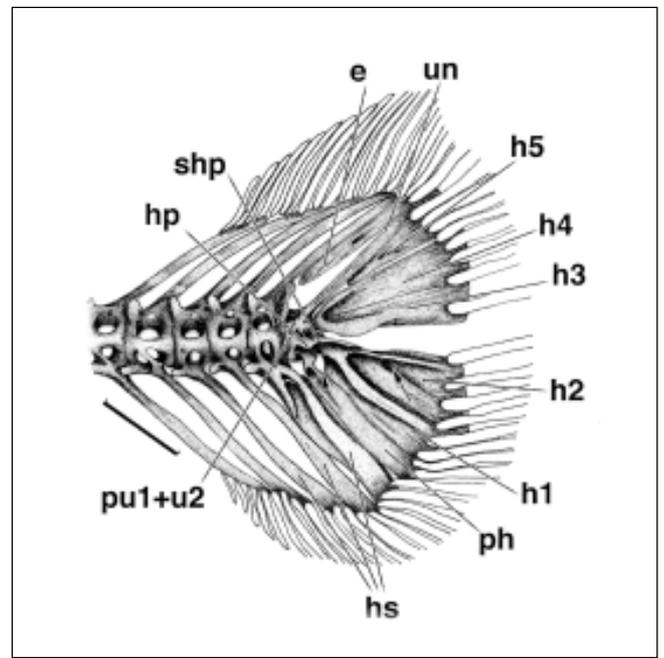
Recibido el 30 de junio de 2004.

Aceptado para su publicación el 27 de junio de 2005.

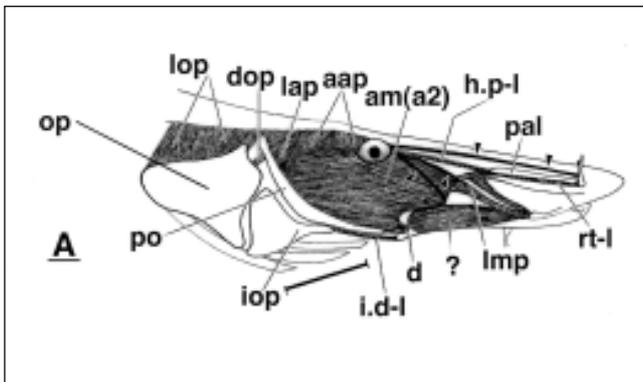




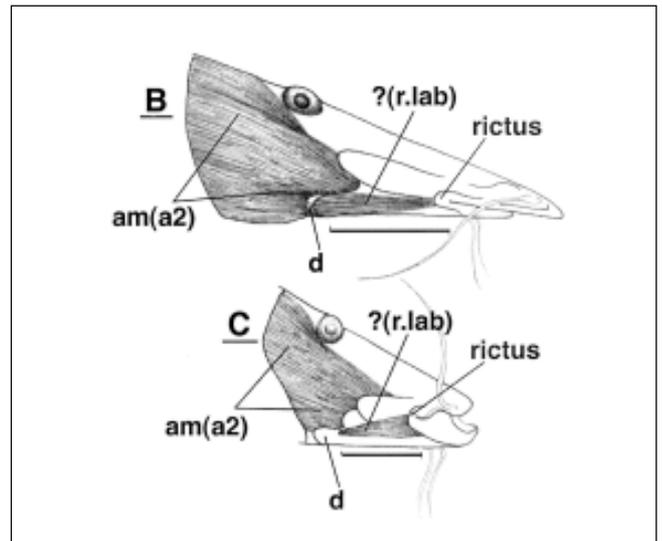
**Figura 10.** Vista postero lateral de la cintura pectoral; *P. fasciatum* ANSP 177346. cl, cleitro; co, coracoides y mco, mesocoracoides. Cabeza de flecha muestra la faceta de articulación para los elementos de la aleta pectoral; espina y radios proximales. Flechas pequeñas apuntan a los forámenes por donde pasan arterias y venas. Escala 1cm.



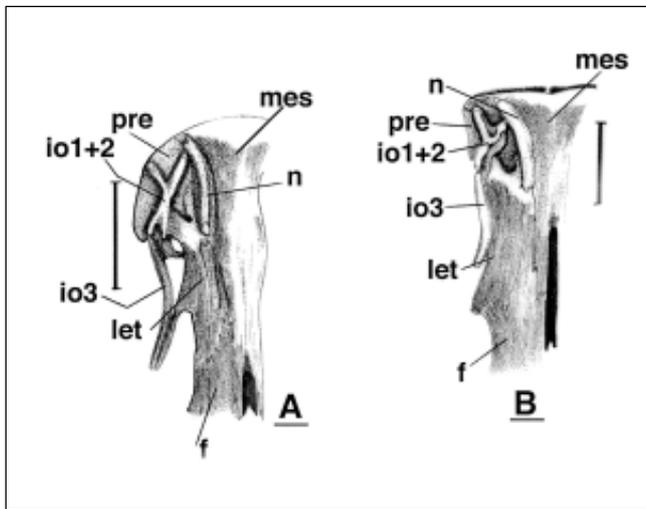
**Figura 11.** Esqueleto de la aleta caudal; *P. fasciatum*; USNM 225437. e, eural; h1-5, hypurals 1-5; hp, hypohyal; hs, espina haemal; ph, parhypural; pu1+u2, centro compuesto; shp, hypurapophysis secundaria; y un, uroneural. Cabeza de flecha muestra foramen único entre el parhypural y el hypural 1 en las especies de *Pseudoplatystoma*. Escala 1cm.



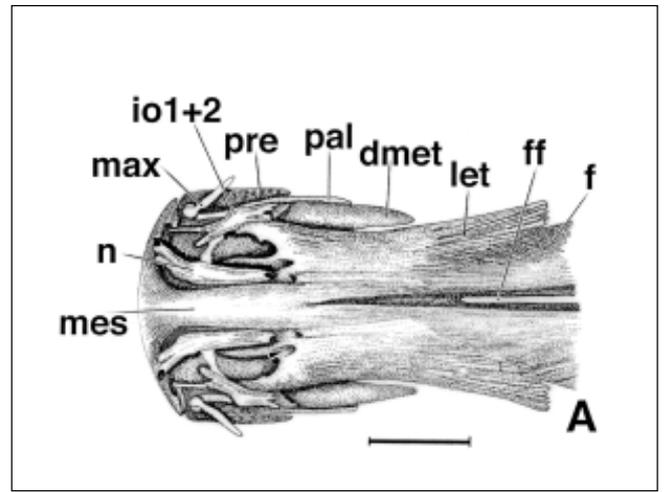
**Figura 12A.** Vista lateral de los músculos de la mejilla; *P. fasciatum* USNM 225437. am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu Winterbottom 1974); d, dentario; dop, dilator operculi; h.p-l, ligamento hiomandibulo-palatino; i.d-l, ligamento interoperclo-dentario; iop, interopérculo; lap, levator arcus palatini; lmp, ligamentum primordialiale (?); lop, levator operculi; op, opérculo; pal, palatino; po, preopérculo; y rt-l, ligamento retractor tentaculi. Símbolo de pregunta muestra el músculo no descrito y llamado retractor labiae. Cabezas de flecha muestra ramas del nervio facial. Escala 1cm.



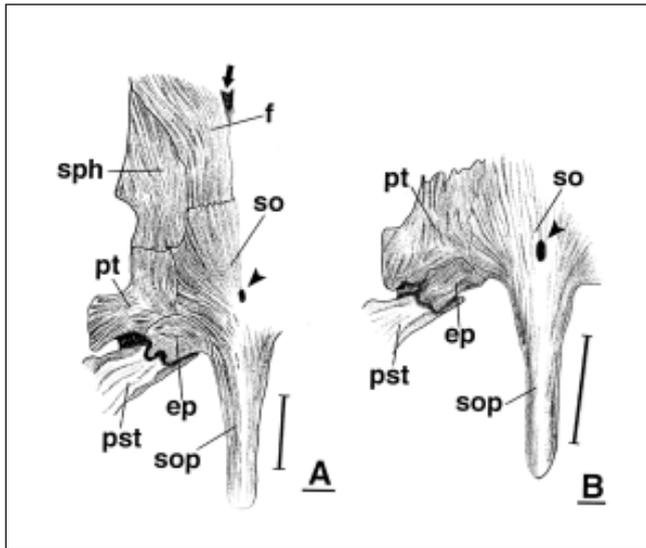
**Figura 12B.** Vista lateral de los músculos de la mejilla; B; *Sorubimichthys planiceps* SIUC 26691; C; *Hemisorubim platyrhynchos* SIUC 28022. Am(a2), adductor mandibulae sección a2 (sensu Winterbottom 1974); ?(r.lab), músculo no descrito y tentativamente llamado retractor labiae y rictus, junta de los labios. Escala 1cm.



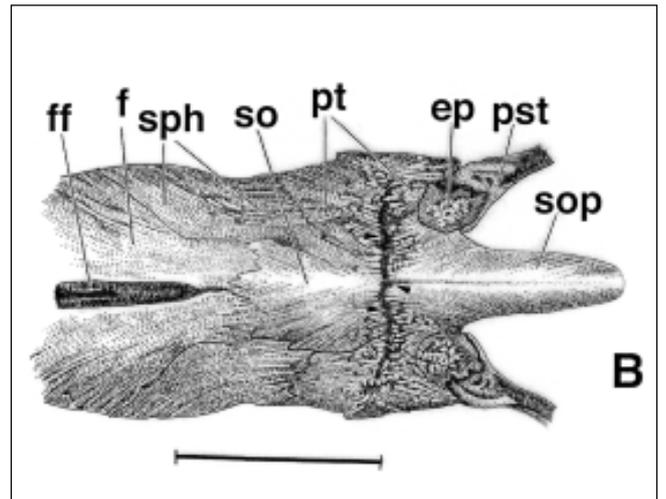
**Figura 14A.** Región antero dorsal del cráneo; A; *Sorubim lima* SIUC 50411; B; *Hemisorubim* sp. UMMZ 229497. f, frontal; io1+2, infraorbital (suborbital) 1+2; io3, infraorbital 3; let, lateral etmoides; mes, mesetmoides; n, nasal; pre, premaxilla. Escala 1cm.



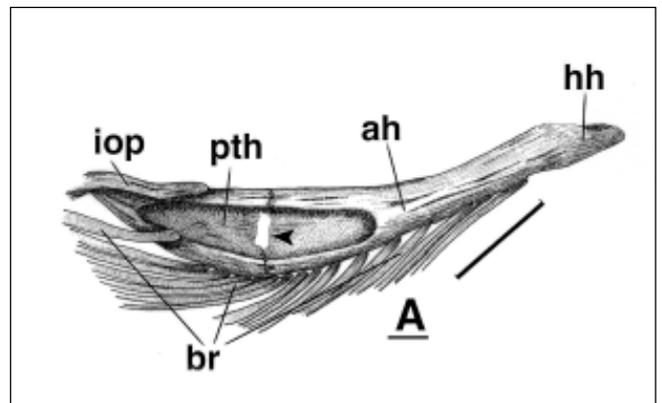
**Figura 3A.** Región antero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. dmet, dermometapterigoides; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; let, etmoides lateral; io1+2, suborbital 1+2; max, maxila; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; pre, premaxila. Escala 1cm.



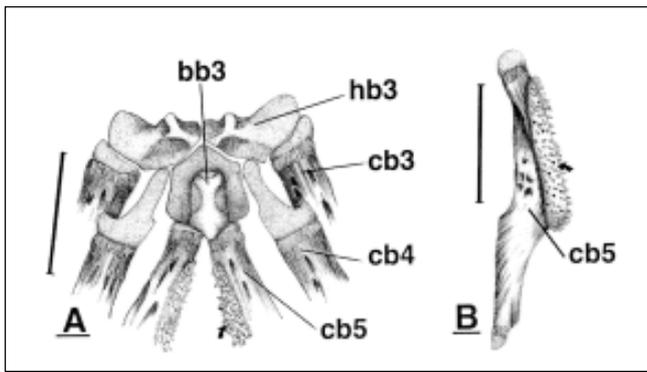
**Figura 15A.** Región postero dorsal del cráneo; A; *Zungaro* sp. SIUC 50414; B; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409. ep, epioccipital; f, frontal; pst, post-temporal; pt, pterotic; so, supraoccipital; sop, proceso supraoccipital; sph, esfenotico. La flecha señala la región posterior de la gran fontanela. La cabeza de flecha señala la fontanela supraoccipital. Escala 1cm.



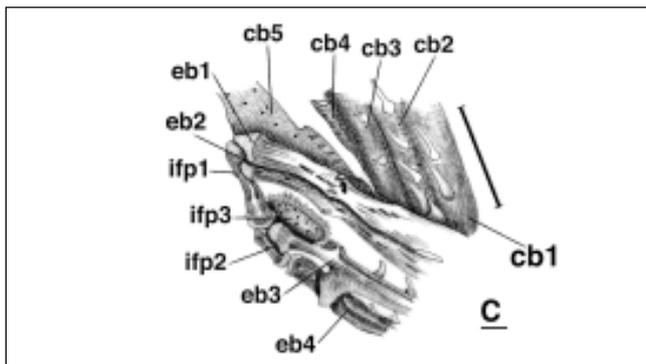
**Figura 3B.** Región postero dorsal del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299292. ep, epioccipital; f, frontal; ff, fontanela en la región de los frontales; pst, posttemporal; pt, pterotico; sop, proceso supraoccipital; so, supraoccipital; sph, esfenotico. Flechas muestran la ranura transversal del supraoccipital. Escala 1cm.



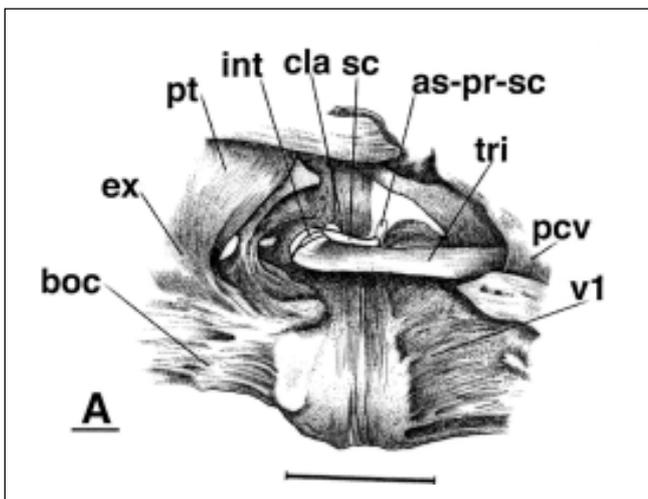
**Figura 8A.** Vista antero ventral del arco hioideo; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. ah, anterohial; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; iop, interopérculo y pth, posterohial. Cabeza de flecha muestra el espacio ocupado por una lámina de cartilago. Escala 1cm.



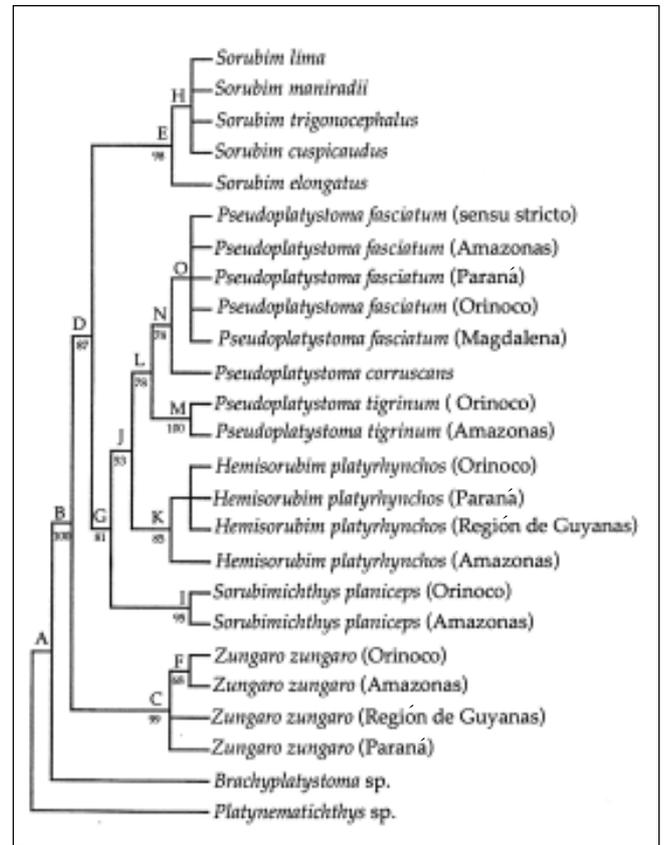
**Figura 9.** A; Elementos antero ventrales del aparato branchial; *P. fasciatum* ANSP 177346. B; vista ventral del ceratobranchial 5; *P. fasciatum* USNM 225437. bb3, basibranchial 3; cb3, ceratobranchial 3; cb4, ceratobranchial 4; cb5, ceratobranchial 5 and hb3, hypobranchial 3. Flecha curva muestra el parche de dientes del cb5. Scale 1cm.



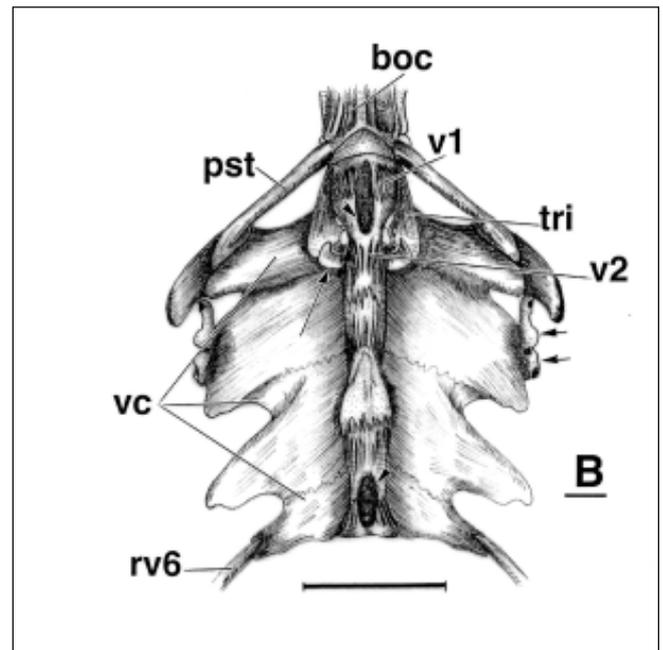
**Figura 9C.** Elementos postero dorsales del aparato branchial; *P. fasciatum* ANSP 177346. cb1-5, ceratobranchiales 1-5; eb1-4, epibranchiales 1-4; ifp1-3, infrapharyngobranchiales 1-3. Flecha pequeña y curva muestra un osculo no descrito y asociado con el epibranchial 2. Escala 1cm.



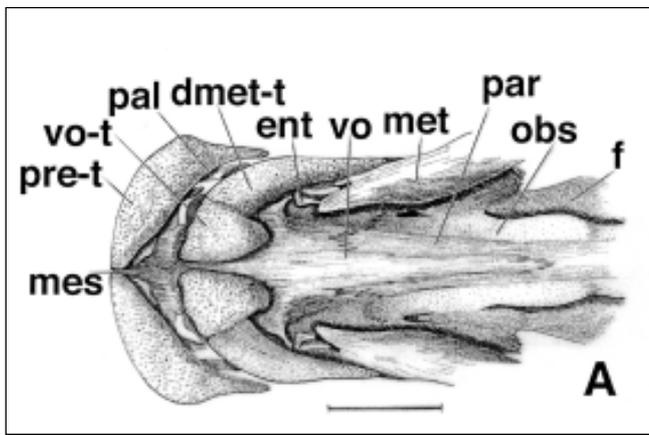
**Figura 7A.** Vista lateral de los osculos del aparato de Weber; *P. fasciatum* ANSP 177346. As-pr-sc, proceso ascendente del scaphyum; boc, basioccipital; cla, claustrum; ex, exoccipital; int, intercalarium; pvc, complejo vertebral; pt, pterótico; sc, scaphyum; tri, tripus; y v1, vértebra 1. Escala 1cm.



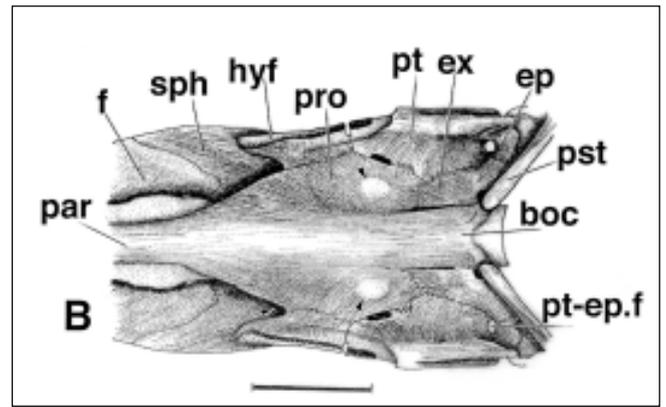
**Figura 16.** Relaciones filogenéticas de las especies de *Pseudoplatystoma* y grupos hermanos. Longitud, 52; índice de consistencia, 0.88 e índice de retención, 0.96. Valores de soporte por debajo de 50 en los nodos no son mostrados en el cladograma.



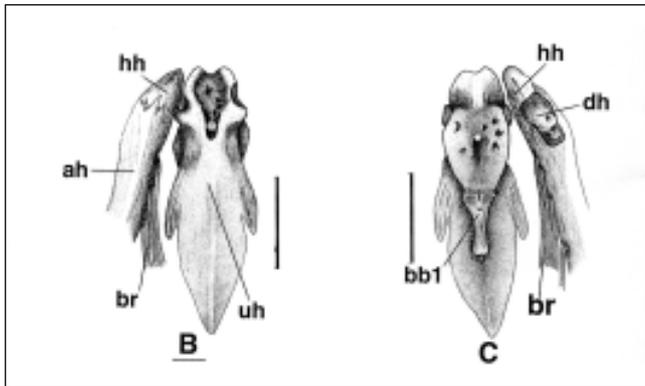
**Figura 7B.** Vista ventral del aparato Weberiano y parapofisis del complejo vertebral; *P. fasciatum* USNM 225437. boc, basioccipital; pst, posttemporal; rv6, costilla 6; tri, tripus; v1, vértebra 1; v2, vértebra 2; vc, complejo vertebral. Flecha larga muestra el proceso transversal del tripus; las dos flechas pequeñas los osculos de la línea lateral. Flechas truncadas muestran el túnel de pasaje de la aorta dorsal. Escala 1cm.



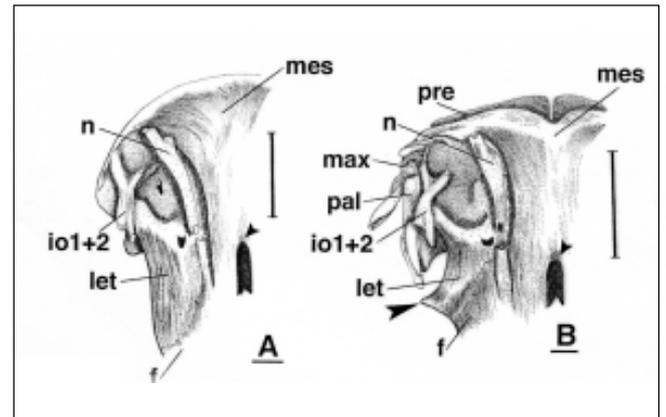
**Figura 4A.** Región Antero ventral del cráneo; *P. fasciatum* USNM 225437. dmet-t, parche de dientes del dermometapterigoides; ent, entopterigoides; f, frontal; mes, mesetmoides; metapterigoides; obs, orbitoesfenoides; pal, palatino; par, paraesfenoides; pre-t, parche de dientes de la premaxila; vo, vomer; vo-t, parche de dientes del vomer. Escala 1cm.



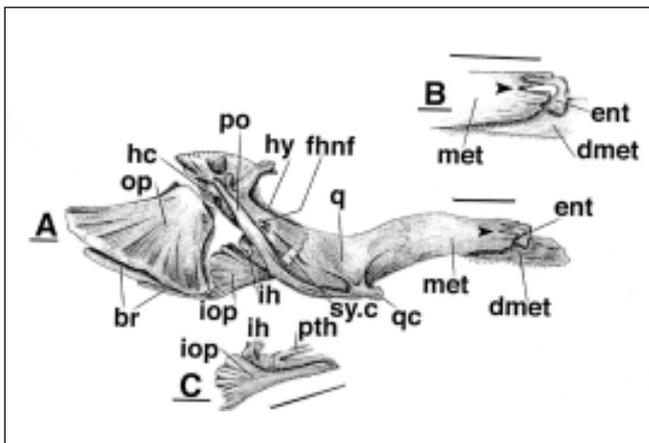
**Figura 4B.** Región postero ventral del cráneo; *P. fasciatum* BMNH 1971-209293. boc, basioccipital; ep, epioccipital; ex, exoccipital; f, frontal; hy.f, fosa hyomandibular; par, paraesfenoides; pro, prootico; pt, pterotico; sph, esfenoico; pt-ep.f, foramen pterotico-epioccipital. Flechas truncads pequeñas muestran la extensión externa del lapilus. Flecha pequeña muestra el foramen del nervio facial. Escala 1cm.



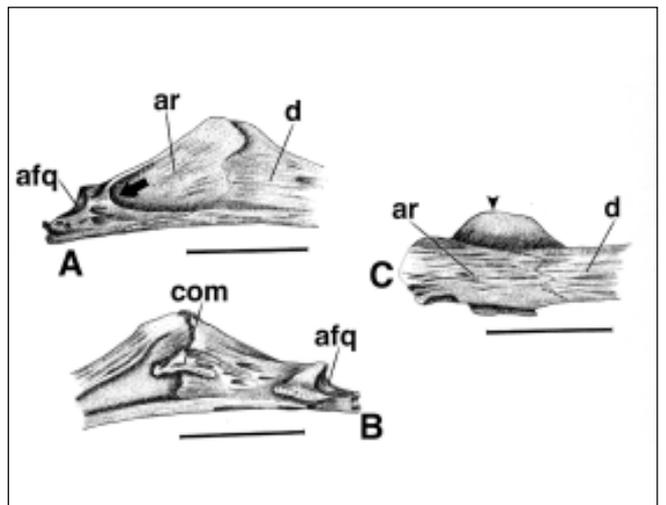
**Figura 8B.** Vista ventral y C; vista dorsal del urohial; *P. fasciatum* USNM 225437. ah, anterohial; bb1, basibranchial 1; br, rayos branquiostegales; hh, hipohial; dh, dorsohial; uh, urohial. Flecha truncada muestra el foramen por donde pasa la arteria hipobranchial (Arratia & Schultze 1990). Escala 1cm.



**Figura 13.** Región antero dorsal del cráneo; A; *Brachyplatystoma* sp. SIUC 50409; B; *Zungaro* sp. SIUC 50414. f, frontal; io1+3, infraorbital 1+2; let, lateral etmoides; max, maxilla; mes, mesetmoides; n, nasal; pal, palatino; and pre, premaxilla. Flecha grande muestra el proceso postero lateral del let; cabezas pequeñas de flechas la fontanela. Escala 1cm.



**Figura 5.** Vista latero distal del suspensorium; *P. fasciatum* USNM 225437. br, rayos branquiostegales; dmet, dermometapterigoides; ent, entopterigoides; fhnf, foramen para el paso del nervio facial; hc, cóndilo hyomandubular; hy, hyomandíbula; ih, interhyal; iop, interopérculo; op, opérculo; po, preopérculo; pth, posterohyal; q, cuadrado; qc, cóndilo del cuadrado; sy.c, cartílago sympléctico. B; región anterior del suspensorium; C; interopérculo y huesos asociados. Flechas truncadas muestran la forma ahorquillada del metapterigoides. Escala 1cm.



**Figura 6.** A; vista postero distal de la mandíbula inferior; *P. fasciatum* BMNH 1971-299293. Afq, fasceta de articulación del cuadrado; ar, articular; com, hueso coronomeckeliano; d, dentario. B; vista portero proximal de la mandíbula inferior. C; vista postero ventral. Flecha muestra la fosa de origen del retractor labiae (músculo no descrito). Flecha truncada muestra la plataforma postero proximal del dentario. Escala 1cm.