

Tesis de Posgrado

Análisis de las relaciones fenéticas y evolutivas de las especies de la familia Atherinidae, (pisces, Atherinomorpha), del extremo austral de América del Sur

Piacentino, Gabriela Laura María

1987

Tesis presentada para obtener el grado de Doctor en Ciencias Biológicas de la Universidad de Buenos Aires

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Piacentino, Gabriela Laura María. (1987). Análisis de las relaciones fenéticas y evolutivas de las especies de la familia Atherinidae, (pisces, Atherinomorpha), del extremo austral de América del Sur. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2114_Piacentino.pdf

Cita tipo Chicago:

Piacentino, Gabriela Laura María. "Análisis de las relaciones fenéticas y evolutivas de las especies de la familia Atherinidae, (pisces, Atherinomorpha), del extremo austral de América del Sur". Tesis de Doctor. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 1987. http://digital.bl.fcen.uba.ar/Download/Tesis/Tesis_2114_Piacentino.pdf

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires

Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Tema de Tesis

lisis de las relaciones fenéticas y evolutivas de las especies
la familia Atherinidae (pisces, Atherinomorpha) del extremo austral
América del Sur.

Autor

Gabriela Laura Maria Piacentino

Director de Tesis

Dr. Osvaldo E. Reig.

Lugar de trabajo

Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

Tesis presentada para optar al título de Doctor en Ciencias
Biológicas.

1987

2114
E. 2

a mi padre.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi mas sincero agradecimiento a todas aquellas personas que de una forma u otra me han brindado su apoyo durante el desarrollo de mi trabajo. Al Prof.Dr.O.Reig por su dirección, e interés en mi tarea de investigación; a la Dra.G.Arratia, por la corrección de mis manuscritos y por su constante estímulo a mi empresa; a la Dra.Baez por su inestimable colaboración personal desde el inicio de este trabajo, por su codirección y por la lectura crítica de la versión original de mi tesis; al Lic.A.Torno por su ayuda y por las interesantes discusiones que hemos sostenido sobre el tema; al Dr.J.Crisci por su asesoramiento y por el aporte de sus importantes puntos de vista; a la Prof.Cousseau por su atención, sus valiosas sugerencias y por la revisión del manuscrito; al Dr.De Carlo por sus consejos para la realización de técnicas de diafanizado; al Dr.E.Wiley y al Lic.Tablado por la bibliografía que me proporcionaron; al Dr.J.Lopez Gappa por su contribución en el procesamiento de datos y por la discusión de los resultados; al Lic.Gallone por sus observaciones sobre la redacción del manuscrito; a la Lic.M.C. Marinone por sus críticas y su constante apoyo e intercambio de ideas; a la Lic.S.Menumarque por su desinteresada ayuda y preocupación por el desarrollo de mi trabajo; al Lic.E.Romanello, Sr.M.Lamami, Sr.J.Sesti, Prof.M.Concalves Carralves, Sr.J.Buono, Lic.Bertolotti, Sr.Maidana, Lic.Baigun, Lic.Delfino Schenke, Lic.N.Ferandez

Castro por su participación en las tareas de campo y obtención de material en distintas regiones del país; al Sr.H.Bello por su extraordinaria ayuda al hacer posible la pesca en la ría de Deseado; al CENPAT, CIBIMA, INTI, INIDEP, y CIP por sus valiosas contribuciones en recursos humanos e infraestructura, a las autoridades del Museo Argentino de Ciencias Naturales B.Rivadavia por brindarme el lugar de trabajo y el patrocinio para la realización de mi tesis. Finalmente quiero expresar mi especial gratitud al CONICET, cuya beca me permitió concretar la presente investigación y al fallecido Dr.R.A. Ringuelet, bajo cuya dirección comencé mis estudios sobre los Athérinidae Sudamericanos.

1.	<u>INTRODUCCION Y ANTECEDENTES.</u>	
1.1	Introducción.	8
1.1.a	Objetivos.	13
1.2	Antecedentes Históricos.	14
1.2.a	Antecedentes para América del Sur.	14
1.2.b	Antecedentes para niveles taxonómicos superiores.	30
1.2.c	Nuevos estudios para las especies de Sudamérica.	32
1.2.d	Antecedentes de estudios filogenéticos para taxones superiores.	34
1.2.e	Grado de avance en la taxonomía y sistemática para las especies del cono Sur.	36
1.3	Reseña histórica de las clasificaciones referidas a los aterinidos.	39
1.3.a	Clasificaciones correspondientes a los distintos grupos de autores.	39
1.3.b	Cuadros de los autores que reconocieron a los distintos géneros.	
1.4	Distribución geográfica de las especies de pejerrey en el extremo Sur de Sudamérica.	58
1.4.a	Distribución geográfica según Schultz (1948).	58
1.4.b	Distribución geográfica según Pozzi (1943).	59
1.4.c	Distribución geográfica según Campos (1984).	60

1.4.d	Comentario sobre la distribución ictiogeográfica para Argentina.	61
1.4.e	Referencias.	62
1.4.f	Mapa de distribución geográfica.	64
2.	MATERIAL Y METODOS.	
2.1	Ejemplares analizados.	65
2.1.a	Nomenclatura empleada.	66
2.2.	Métodos y técnicas empleadas en el diafanizado del material.	67
2.2.a	Método de Hollister.	67
2.2.b	Método de Tailor.	68
2.3	Fundamentos metodológicos utilizados en el análisis de los resultados.	69
2.3.a	Dilucidación de los términos teóricos empleados.	69
2.3.b	Fundamentos teóricos de la Clasificación.	78
2.3.c	Taxonomía Clásica.	80
2.3.d	Feneticismo.	83
2.3.e	Evolucionismo.	81
2.3.f	Filogeneticismo.	86
2.4	Técnicas numéricas utilizadas.	92
2.4.a	Análisis de Coordenadas Principales.	93

2.4.b	Nom Metric Multidimensional Scaling.	94
2.4.c	Análisis Factorial de Correspondencia.	95
2.4.d	Red de Prim.	95
2.4.e	Red de Wagner.	96
2.4.f	Cladograma.	98
2.5	Análisis de Caracteres.	100
2.5.a	Lista de caracteres empleados en la 1' matriz.	103
2.5.b	Lista de caracteres empleados en la 2' matriz.	105
2.5.c	Lista de caracteres empleados en la 3' matriz.	106
2.5.d	Lista de caracteres empleados en la 4' matriz.	107
2.5.e	Análisis de los caracteres para los cuales no se deter- minó la polaridad.	108
2.5.f	Análisis de los caracteres para los cuales se determinó la polaridad.	122
3.	<u>RESULTADOS.</u>	
3.1.a	Caracteres fenéticos de: <u>Austroatherina incisa,</u> <u>Austromenidia nigricans, A.smitti, A.hatcheri; Odontes-</u> <u>thes rex, O.bonariensis, O.argentinensis, O.peruqiae,</u> <u>O.regia, Basilichthys australis.</u>	149
3.1.b	Descripción basada en caracteres apomorfos para las es- pecies: <u>Austroatherina incisa, Austromenidia nigricans,</u> <u>A.smitti, A.hatcheri; Odontesthes bonariensis, O.argenti-</u> <u>nensis, O peruqiae, O.regia, Basilichthys australis.</u> .	160

3.1.c	Clasificación Fenética.	165
3.2	Fenogramas N°1, N°2, N°3, N°4.	166
3.3	Gráficos del análisis de Coordenadas Principales N°1, N°2, N°3, N°4.	177
3.3.a	Adición de las redes de Prim a los gráficos de Coordenadas Principales.	197
3.4	Diagrama del Nonmetric Multidimensional scaling.	200
3.5	Diagrama del análisis factorial de correspondencia N°1, N°4.	204
3.6	Redes de Prim N°1, N°2, N°3, N°4.	211
3.7	Red de Wagner.	219
3.8	Arbol de Wagner.	221
3.9	Extensión e Intensión de los agrupamientos constituidos.	224
3.9.a	Agrupamientos fenéticos.	224
3.9.b	Clados.	226
4	<u>DISCUSION.</u>	
4.1	Discusión de los resultados obtenidos de los análisis fenético y cladístico.	227
4.1.a	Análisis fenético.	227
4.1.b	Análisis cladístico.	229

4.2	<i>Discusión general.</i>	231
5	<u>CONCLUSIONES.</u>	239
6	<u>BIBLIOGRAFIA.</u>	
7	<u>AGRADECIMIENTOS.</u>	

FE DE ERRATAS

A partir de la pag. 63 de este texto

DICE	DEBE DECIR
<u>O.regia</u>	<u>A.regia</u>

I INTRODUCCION Y ANTECEDENTES.

I.I Introducción.

Los aterinidos constituyen un grupo de peces que presenta una amplia distribución geográfica y gran adaptabilidad a habitats diversos. Se los encuentra en mares, aguas salobres y limnéticas. Son peces de cuerpo esbelto, algo comprimido y presentan una franja plateada a lo largo de los flancos.

Etimológicamente el término "aterinido" proviene del nombre genérico Atherina el que a su vez deriva del griego donde la palabra "athere" tiene la connotación de espiga o flecha. Los aterinidos reciben además el nombre de "pejerreyes", "friars", "silversides", "healfbeaks", "pesci-re" o "sauclet". En sus orígenes el nombre "Atherina" fue utilizado por Belón (1555) quién lo asignó a una especie de pejerrey europeo que se movía a la velocidad de una flecha.

En la actualidad constituyen un recurso natural, considerado por la piscicultura, como unas de las futuras fuentes de proteínas para consumo a nivel mundial. También se los considera peces de importancia deportiva y son sembrados periódicamente en lagos y embalses con fines turísticos. Principalmente representan la potencialidad de un área económicamente explotable, siendo para Argentina, Uruguay y Brasil un importante recurso pesquero.

Para la Sistemática ictiológica Sudamericana es considerado uno de los grupos menos conocido debido a la gran semejanza que

presentan sus distintas especies en la morfología externa y en sus caracteres merísticos. El desconocimiento de su anatomía ósea a nivel específico ha hecho difícil alcanzar conclusiones sistemáticas firmes sobre estos peces. Si bien han sido numerosos los autores que han estudiado las especies marinas y continentales de la República Argentina, los resultados que se habían obtenido son confusos e incompletos. Hasta la realización de esta monografía no existían trabajos que fundamentasen de modo consistente la validez de los taxones propuestos, pues no se enunciaban los caracteres que delimitan de modo preciso las especies existentes. Por otra parte aún subsisten trabajos de un corte netamente descriptivo y se carece de un estudio filogenético que explique las relaciones mutuas entre los integrantes de la familia. Los distintos autores que se ocuparon del estudio de estos peces y que trabajaron en distintos aspectos de su biología pueden agruparse en tres conjuntos. El primero de ellos se ocupó fundamentalmente de la obtención de datos morfológicos, morfométricos y merísticos basándose en los escasos ejemplares colectados o disponibles en las colecciones. Así los trabajos realizados por Linneo (1766), Cuvier y Valenciennes (1835), Jenyns (1842), Guichenot (1848), Girard (1854, 1855), Gunther (1861), Thompson (1916), Perugia (1891), Eigenmann (1909, 1911, 1928), Berg (1895), Fowler (1903, 1940), Everman y Kendall (1907), Pozzi y Bordalé (1935), Ribeiro (1915), Menni, Ringuélet y Arámburu (1984), Roux (1973), Chirichigno (1980) y Campos (1984) consisten en

descripciones, datos sobre la distribución geográfica y sinonimias de las especies de Atherinidae descubiertas. Estos autores incorporaron una nueva información sobre la anatomía de las especies y utilizaron algunos caracteres en base a los cuales se iría definiendo la extensión de los taxa.

Un segundo conjunto de autores que contribuyó al mayor conocimiento de las especies de atherinidos, integrado por Abbot (1900), Starks (1899), Jordan (1905), Jordan y Hubbs (1919), Lahille (1929a), Schultz (1948), de Buen (1953, 1955), Gosline (1962), Figueiredo y Menezes (1980), Ruiz Yañes y Arancibia (1978), De la Hoz y Tosti Croce (1981), se ocupó de otros aspectos desarrollando muy buenos trabajos de anatomía y estudios estadísticos.

A partir de 1966, con Greenwood y colaboradores surge el tercer grupo de autores que comienza a reemplazar los criterios clásicos utilizados en las clasificaciones anteriores, con el uso de caracteres que permiten establecer el parentesco genealógico. Entre ellos se encuentra Rosen (1964), Parenti (1984)

Rosen y Parenti (1981), quienes contribuyeron al conocimiento de los Atherinomorpha y White (1985), al de los Atherinopsinae.

Si nos limitamos a las especies de Atherinidae confinadas al sur de Sudamérica es posible observar que los trabajos existentes consisten en descripciones que resultan insuficientes, tanto para una diagnosis precisa como para la asignación a un status taxonómico adecuado.

Así, debido al gran parecido entre las distintas especies, persistía

una gran confusión respecto a ciertos aspectos fundamentales, a saber:

1) Poca claridad por insuficiente descripción de las especies, 2) Indeterminación de las categorías genéricas, proveniente de la información disponible, 3) Indefinición de la intensidad y extensión de los géneros.

Si bien por medio de las claves y descripciones existentes es posible en muchos casos realizar determinaciones específicas, en otros la información disponible no alcanzaba para ello. Permanecían sin dilucidar cuáles eran los taxones genéricos y qué especies constituían la extensión de los mismos. Luego de revisar los antecedentes históricos de la taxonomía para este grupo de peces, surge que son muchos los aspectos a considerar para realizar el estudio de la familia.

El taxón es un concepto de clase que pertenece a una determinada categoría taxonómica y que tiene como referente a un grupo de organismos (Reig, 1979). Los taxones deben ser definidos en su intensidad por los estados de los atributos de los individuos, mientras que la extensión de los mismos la constituyen los taxones básicos incluidos (Jardine, 1969). En el caso de las "Atherinas" (*sensu* Cuv., y Val.) un examen de la literatura permite observar que las diagnósticas realizadas de las especies en base a escasos especímenes, generalmente, son muy similares. Por otra parte, la utilización de los mismos estados de los caracteres para definir la intensidad de los distintos géneros se debe a que los caracteres propios de los taxones género resultaban confusos. En el contexto del acontecer

histórico podemos vislumbrar cómo desde un comienzo la poca precisión de las descripciones fue generando cada vez mayor confusión. Cuando Jenyns (1842) describió su Atherina microlepidota sin boca protractil, el género europeo Atherina era descrito por Cuv. y Val. (1835) por presentar el carácter de "protractilidad de los premaxilares". En el caso de Atherina microlepidota sorprende que posteriormente Guichenot (1848) la describiera con boca "apenas protractil" y que en 1855 Girard indicara que Basilichthys microlepidotus (= Patagonina hatcheri de Campos = Austromenidia hatcheri de este trabajo) posea premaxilares protractiles. Este tipo de contradicciones aparece ya desde las primeras descripciones de los Atherinidae y sugiere que los autores describieron material diferente y/o de procedencia distinta. Por otra parte no queda del todo claro si en cada caso los ejemplares examinados fueron aquellos sobre los cuales se basaban las descripciones anteriores. Asimismo cuando el género Austroatherina fue creado, los caracteres empleados fueron de morfología externa y están presentes en otras especies. El carácter boca protractil, para este trabajo, está ausente en B. australis. En 1950 Marrero crea el género Austroatherina con la especie tipo Atherina incisa Jenyns. Subsecuentemente de Buen (1953) proporcionó los caracteres de ese género: "escamas con margen libre escotadas o dentadas posición avanzada del ano, posición retrasada de la segunda aleta dorsal, cavidad general terminada detrás del ano y que no se prolonga en el embudo hemal y arcos hemales simples" y

describe para Atherina incisa una boca muy protractil. El género Austromenidia fue creado para ubicar a especies de boca protractil y fue definido por Hubbs (1918) del siguiente modo: "escamas de tamaño pequeño, alto número en la serie longitudinal, primera aleta dorsal por delante del origen de la anal" . Finalmente el género Odontesthes fue creado por Everman y Kendall (1907) pero los caracteres diagnósticos son pocos. Fueron Jordan y Hubbs (1919) quienes reconocieron para este género la presencia de "premaxilares protractiles, base de la primera dorsal espinosa sobre el origen de la anal, escamas grandes de borde entero, pocas en la serie longitudinal".

1.1.a Objetivos.

El análisis de la literatura sobre el tema permite constatar que los caracteres empleados para definir géneros fueron asignados algunas veces a distintos taxones por distintos autores. Los estados de los caracteres empleados son compartidos por unidades básicas diferentes ,por tanto tales caracteres son inadecuados para definir las categorías taxonómicas vigentes.

En base a lo expuesto se observa que los caracteres reconocidos hasta el momento distaban mucho de ser consistentes para la diagnosis de especies u otras categorías taxonómicas, así como también para establecer relaciones de parentesco dentro de la familia Atherinidae. Precisamente uno de los propósitos de este trabajo es llegar a estimar cuales son las especies del extremo sur de

Sudamérica y cuales los estados de los caracteres que las definen.

Esto constituirá el planteo de base para analizar y definir la intensidad y extensión de los géneros.

A través del estudio de las estructuras óseas se propondrán hipótesis respecto de las relaciones genealógicas existentes entre las especies de este grupo de peces representados en el extremo meridional de América del Sur.

1.2 Antecedentes Históricos.

1.2.b Antecedentes para América del Sur.

Presentaremos a continuación un análisis en orden cronológico de los autores que se han ocupado del estudio de los Atherinidae del extremo sur de América del Sur.

El primer género Sudamericano definido fue Atherina. Dicho género fue creado por Linneo en su "Sistema Naturae" (1766) del siguiente modo: "Caput maxilla superiore planiuscula, membrana branchiostega radiis sex corpus, fascia laterali argentea".

Posteriormente Cuvier y Valenciennes (1835) en la "Histoire Naturelle de Poissons" expresan que ciertas especies de Atherina presentan cabeza alargada y deprimida, con dientes en las mandíbulas, vómer y palatino, mientras que en otras los dientes palati-

nos son casi imperceptibles o faltan como en el caso de un gran número de especies extrasudamericanas. Indican asimismo que la mayoría de las especies americanas tienen los procesos ascendentes de los premaxilares en estrecha relación con los maxilares, maxila superior protractil, aletas ventrales abdominales, presencia de banda plateada en el flanco, ausencia de ciegos o apéndices en forma de tubo en el estómago, peritoneo internamente oscuro y externamente plateado, suelen presentar la vejiga natatoria prolongada en un canal constituido por las vértebras caudales, las apófisis y costillas constituyen numerosas espinas delgadas. Estos autores enfatizan que Linneo utilizaba la banda plateada de los flancos como caracter principal del género Atherina , presente en todas las especies.(clasificación N°1).

Reconocen las siguientes especies: Atherina bonariensis, Atherina argentinensis, Atherina brasiliensis. Para Atherina bonariensis mencionan que la "parte superior de la boca se prolonga respecto a la inferior".

En el "Zoology of the voyage of H.M.S Beagle", Jenyns (1842) describe una especie de aterinido de aguas limnicas colectado por Darwin en las cercanías de Valparaíso como "Atherina microlepidota". Este espécimen se caracteriza por carecer de boca protractil si bien el autor describe "maxillas sub-equalibus parum protractilibus" (p.75). Cita para la familia Atherinidae de América del Sur las siguientes tres especies: Atherina bonariensis, Atherina argen-

tinensis, Atherina microlepidota.

Posteriormente Guichenot describe en la "Historia Físico y Política de Chile" a "Atherina microlepidota" de Jenyns como "de quijada superior apenas protractil" y "escamas muy pequeñas". Agrega asimismo que este pez se encuentra en el mar y en aguas continentales de las provincias de Santiago y Concepción.

En 1854 Girard crea el género Basilichthys y denomina como especie tipo a "Atherina microlepidota" de Jenyns (1842). Entre los caracteres diagnósticos del género establece que "is characterized by the protrusion of the upper jaw beyond the lower" (obra citada por referencia de Campos), 1984, p.71.). El mismo autor posteriormente (Girard, 1855) presenta un trabajo en el cual describe a Basilichthys microlepidotus a partir de especímenes colectados por Gilliss en el Río Mapocho (afluente del río Maipo).

Define dicha especie señalando que posee escamas muy pequeñas, posteriormente redondeadas y anteriormente subtruncadas. Respecto de la boca afirma que : "is well developed, the lower jaw being a little shorter than the upper which is protractile" (p.239). Igualmente comenta que esta especie habita aguas dulces de Chile. y que fuera capturada por Darwin en las vecindades de Valparaíso. Otro carácter que menciona es la ausencia de dientes en el vómer y palatinos. Por lo expresado se podría pensar que Girard no se detuvo en el material descrito por Jenyns como Atherina microlepidota, pues él describe una especie que posee boca protractil y escamas pequeñas. Este autor

también crea otro género denominado Atherinopsis para alojar a otras especies que presenten el hocico más o menos redondeado con ambas mandíbulas iguales y que no presenten dientes palatinos. (este género es considerado por Jordan y Hubbs (1919) y por Schultz (1948) uno de los géneros con boca no protractil).

El género Atherinichthys es erigido por Bleeker (1858) para incluir una especie designada por Cuvier y Valenciennes Atherina humboldtiana.

Gunther (1861) reconoce en su trabajo la validez de los géneros Atherina y Atherinichthys incluyendo en la sinonimia del género Atherinichthys a Basilichthys: Girard ,1855 y Atherinopsis:

Girard ,1855 sin tener en cuenta la protractilidad de los premaxilares. En dichos géneros incluyen las siguientes especies: Atherinichthys nigricans, Atherinichthys incisa, Atherinichthys bonariensis, Atherinichthys argentinensis y Atherinichthys microlepidota

(= Atherina microlepidota Jenyns = Basilichthys microlepidotus

Girard), si bien lamentablemente las descripciones que se presentan son insuficientes para diferenciarlas. Hasta entonces las descripciones seguían siendo superficiales y aún no se evidenciaban datos que pudieran ser considerados como caracteres consistentes para delimitar a las especies o categorías supraespecíficas. Algunos autores utilizaban como carácter para definir a los taxa la protractilidad de los premaxilares o mandíbulas, pero tampoco aclaraban cuáles huesos y ligamentos están implicados en tal caracterización.

Se vislumbra que predominaba la preocupación por asignarle un nombre a las especies y a la categoría genérica a la cual deban pertenecer, pero se carecía de estudios de la morfología más rigurosos.

En 1891 ejemplares de pejerreyes provenientes de la boca del Río Negro son determinados por Perugia Atherinichthys microlepidotus Jenyns y Atherinichthys argentinensis Cuv. y Val.

Más tarde Berg (1895) presenta un trabajo respecto de los peces de la costa Argentina y Uruguay y en base a las especies colectadas hace una enumeración sinonímica y geográfica preliminar. Advierte que hasta tanto no tenga seguridad de la posición genérica de las especies de Argentina, las denominará Atherinichthys (clasificación N°2).

En 1900 Abbott considera que el género Basilichthys incluye a aquellos aterinoides con premaxilares protractiles y ensanchados posteriormente. Describe un nuevo género nominado Pisciregia, que presenta premaxilares no protractiles y que se relacionaría a Atherinopsis y Atherinops por su no protractilidad.

En 1903 Fowler crea la subfamilia Atherinopsinae para ubicar a los géneros de aterinidos Protistius, Gasteropterus y Atherinops a los cuales se refiere como sinónimos de Atherinopsis. Caracteriza a dicha subfamilia por la no protractilidad de los premaxilares. Asimismo reconoce a los géneros Atherina, Ischnomembras, Thyrina y Basilichthys dentro de la subfamilia Atherininae.

Los antecedentes sobre estudios de la anatomía ósea de

grupo son escasos para América del Sur siendo *Starks* (1899) quién inicia una serie de análisis comparados del endoesqueleto de las familias *Atherinidae*, *Mugilidae* y *Sphyraenidae*, consideradas hasta el momento dentro del suborden *Percesoces*. Esto constituye el primer intento por definir los "aterinoides" por medio de caracteres que fueron posteriormente considerados primitivos (Parenti, 1981). Dichos caracteres son los siguientes: 1) proceso posterior del posttemporal unido al opistótico por medio de un ligamento, 2) basiesfenoides desarrollado, 3) miodomo abierto en el extremo posterior, 4) huesos faríngeos superiores con forma típica y dentados, 5) numerosas vértebras, 6) primera aleta dorsal con tres a ocho espinas y 7) aleta anal con una espina.

En 1905 *Jordan* identificó a los aterinidos como los más primitivos *Percesoces*, caracterizándolos por ser pequeños y delgados con boca chica y dientes débiles, sin línea lateral sensorial, transparentes, de coloración verde y presencia de anchas bandas laterales plateadas en los flancos. Pero los debates respecto de las diferencias entre las categorías genéricas continuaron.

Para *Eigenmann* (1909, 1911) el género *Menidia* es el que presenta premaxilares libremente protractiles, mientras que el género *Atherinopsis* carece de los mismos. Este autor considera que *Basilichthys* se distingue de *Atherinopsis* sólo por la longitud de sus mandíbulas. Determina que *Basilichthys* y *Atherinopsis* deben ser si-

nónimos y en consecuencia pone al primero en la sinonimia del segundo.

En 1907 *Everman* y *Kendall* crean el nuevo género Odontesthes que difiere del género Basilichthys por tener dos hileras de dientes afilados y largos en cada mandíbula y por presentar dientes vomerinos. Describen una especie nueva , Odontesthes perugiae, a partir de un ejemplar, de localidad desconocida, pero tal vez continental. Caracterizan esta especie sin hacer mención de la protractibilidad, pero expresan "snout long, depressed, lower jaw slightly shorter than the upper" (p.94), y citan la presencia de tres placas con dientes en el vómer. Designan a O.perugiae especie tipo de este nuevo género. En este mismo trabajo denominan Basilichthys bonariensis a la Atherina bonariensis de Cuv., y Val. y Basilichthys microlepidotus a la Atherina microlepidota . También mencionan que Basilichthys bonariensis se distingue de Basilichthys microlepidotus por tener escamas más grandes y hocico más largo y aguzado.

Ribeiro (1915), crea el género Kronia y designa como especie tipo a K.iguapensis. Entre los caracteres diagnósticos del género cita la boca protractil, ventrales ligadas entre sí, ausencia de dientes en el vómer. Describe a los peces de la familia Atherinidae como especies con la región anterosuperior de la boca protractil. Para Brasil cita cuatro géneros a los cuales reúne en dos grupos afines : 1) Kronia y Chirostoma con dientes vomerinos y 2) Menidia y Pseudothyria sin dientes vomerinos.

En 1916 luego del viaje del "Albatros" entre Montevideo (Uruguay) y Tomé (Chile), *Thompson* presenta las descripciones y listas de las especies colectadas durante el viaje. Presenta algunos datos obtenidos de seis ejemplares de Buenos Aires y los denomina *Menidia bonariensis* Cuv., y Val. Numerosos especímenes del Estrecho de Magallanes son identificados como *Menidia alburni* (Gunther) y otros de Tomé y Lota (Chile) son identificados como *Atherinopsis microlepidota* (Jenyns). Aclara que estos últimos no poseen premaxilares protráctiles. También identifica como *Menidia regia* (Humboldt y Valenciennes) a otros ejemplares procedentes de la misma localidad. En ese trabajo hace notar que ha habido confusión entre la sinonimia de los nombres *Atherinopsis* y *Menidia* y que los especímenes de Kner, Girard y Gunther presentaban boca protráctil.

En 1918 Hubbs crea el género *Austromenidia* y designa especie tipo a *Basilichthys regillus* Abbott. Define al género sobre la base de: "escamas pequeñas, alto número en la serie longitudinal, 1º dorsal por delante del origen de la anal".

Un estudio más completo surge a partir de las investigaciones de *Jordan* y *Hubbs* (1919) quienes escriben una monografía sobre la familia Atherinidae. Estos autores hacen referencia a que por más de 65 años, luego de la edición del "Sistema Naturae", *Atherina* fue el único género para este grupo, en tanto que las primeras divisiones genéricas fueron hechas por *Swainson* (1839), *Bleeker*

(1858) y *Girard* (1854). *Jordan* y *Hubbs* (1919) reconocen seis subfamilias de las cuales una, *Atherinopsinae*, es americana, para ella aceptan 38 géneros y dos subgéneros como válidos (clasificación N°4).

Estos autores aseguran que los géneros de América del Norte (*Atheri-*

nopsis y Atherinops) han tenido un origen común con los géneros de América del Sur. Asimismo expresan que el género Menidia posee todos los caracteres que postularían para el tipo ancestral del grupo, mas no indican como es el ancestro. Respecto de la especie Austroatherina incisa de Jenyns no especifican a qué subfamilia pertenece. Estos autores también sugieren un cercano parentesco entre Odontesthes perugiae con Odontesthes platensis y con Odontesthes argentinensis, pero no explican cuál es. Consideran que Odontesthes difiere muy poco de Kronia pues en ambos las escamas son enteras y los dientes premaxilares están en dos series, siendo los vomerinos bien desarrollados.

Observan que Kronia presenta la primera aleta dorsal por encima de una perpendicular que pasa por el ano. Se refieren a Austromenidia como a aquellos pejerreyes con escamas grandes y finas y expresan que algunas se aproximan a Odontesthes, Kronia o Menidia. Reconocen validez a Austromenidia bonariensis Cuv., y Val. 1835 y a Austromenidia hatcheri (Eigenmann 1909) pero no a Atherina microlepidota de Jenyns del lago Pueyrredon (Argentina), ni a Austromenidia nigricans (Richardson 1844). Determinan que Atherinops de Steindachner, 1875, tienen gran similitud externa con Atherinopsis aunque los dientes premaxilares sean distintos y consideran dentro del género Basilichthys Girard 1854, a aquellos aterinidos con premaxilares no protractiles que son muy diferentes de Atherinopsis de América del Norte. Asimismo atribuyen como carácter de este último género a los

premaxilares "not technically protractile, the skin above continuous with that of the forehead, a cross furrow at base of premaxillary process permitting a degree of motion, rami of the mandibles elevated posteriorly", escamas 75-80, la primera aleta dorsal reducida en tamaño y compuesta por 1-6 espinas (p.18-19). Los citan para los lagos andinos y para la plataforma del Pacífico de Perú y Chile. Incluyen en la sinonimia de Basilichthys a Protistius Cope, Gastrop-terus Fowler y Pisciregia Abbott. Reconocen a Basilichthys microlepidotus: Jenyns, 1842 y a Basilichthys microlepidotus: Girard 1855, como especies diferentes, la primera sin boca protractil y la otra con; notan que Girard (1855) afirma que los premaxilares son protractiles mientras que su figura indica lo opuesto (dicha observación llama la atención, pues en realidad en la figura dicho pejerrey está con la boca cerrada). Estos autores opinan que los pejerreyes son un compacto y obvio grupo natural, pero no dan los caracteres diagnósticos del mismo.

Eigenmann (1928) introduce nuevamente su punto de vista luego de coleccionar ejemplares de pejerreyes marinos desde Lima hasta Pto. Montt, y especímenes continentales desde Arequipa (Perú) hasta el lago Nahuel Huapi (Argentina). Reconoce los géneros Austromeni- dia Cauque, Patagonina y Basilichthys. Según este autor el género Austromeni- dia Hubbs presenta : mandíbula superior protractil, dientes en las mandíbulas ubicados en dos hileras y tres placas de dientes vomerinos. Según Eigenmann, Basilichthys no presenta boca protractil, a diferencia de los miembros de los géneros Patagonina,

Austromeniida y Cauque (clasificación N°5).

En 1929 a.b Lahille realiza un extenso y minucioso trabajo, donde por primera vez se determinan las especies de aterinidos argentinas y crea variedades a partir de caracteres morfométricos y merísticos. Reconoce la presencia de nueve especies y dos variedades para Chile y Perú. Incluye a todas las especies argentinas dentro del género Basilichthys. En este trabajo expresa que el nombre más antiguo de la familia Atherinidae sería Atherina (Belón, 1555) descrita por Linneo 1758 de los mares de Europa. Lahille (op. cit) considera a los Atherinidae como mugilidos junto con las familias Stromateidae, Sphyrænidae y Mugilidae. La caracterización de los Atherinidae se fundamenta en sus aletas ventrales abdominales y su condición fisoclista. Este autor considera que son un grupo intermedio entre los Esocidae y los malacopterigios. También expresa que los aterinidos constituyen un grupo tan natural que ya en 1769 Pallas lo había establecido, pero no dice qué caracteres fundamentan tal agrupación. Lahille realiza algunos comentarios críticos respecto a ciertos caracteres utilizados por otros autores para establecer géneros, como en el caso de la diferencia de largo entre mandíbulas que no sería un carácter válido para establecer géneros pues varía con el crecimiento del pez. Tampoco es suficiente la presencia de dientes en el vómer pues hay formas de transición con dientes rudimentarios o que varían con la edad. Opina que las escamas tampoco tienen valor genérico pues hay formas que presentan escamas grandes

y pequeñas y transición en el número; servirían para distinguir especies o variedades.

Posteriormente a esta publicación surgen otras que se refieren a la identificación de especies, las cuales cada autor utiliza la categoría taxonómica que considera válida. Pozzi y Bordalé (1935) presentan un cuadro sistemático de los peces marinos de la República Argentina, como una síntesis de todo lo estudiado agregando las observaciones de sus viajes. Reconocen la presencia de un género de la familia Atherinidae: Basilichthys Girard 1854, con siete especies y seis variedades. Las especies que ellos reconocen son las siguientes: Basilichthys switti Lahille, Basilichthys madrynensis Lahille, Basilichthys nigricans (Rich) Lahille, Basilichthys switti var. australis Lahille, Basilichthys nigricans var. macropterus Lahille, Basilichthys uruguayensis (De Vicenzi) Lahille Basilichthys incisus (Jenyns) Lahille, Basilichthys bonariensis var. argentiniensis (Cuv., y Val.), Basilichthys bonariensis var. platensis (Berg), Basilichthys bonariensis var. charruanus Lahille, Basilichthys bonariensis var. propinquis Lahille. (clasificación N°6).

En 1940 una lista de peces capturados durante la expedición de 1938-1940 es publicada por Fowler quien menciona la presencia de Austromeniidia regia (Humboldt) para el Callao (Perú). En otro trabajo Fowler (1940) se refiere a Austromeniidia laticlavata (Valenciennes) en cuya sinonimia coloca a Basilichthys regia y destaca que la boca terminal de esta especie es "very protractile and with free

edge across snout end "(p. 182). También cita al Basilichthys microlepidotus (Jenyns) sin hacer referencia al mecanismo de apertura de la boca.

Continuando con los trabajos iniciados en 1935 Pozzi presenta en 1945 un cuadro ictico distribuyendo las especies de acuerdo a conceptos zoogeográficos establecidos, los cuales no se especifican en el trabajo. Reconoce la presencia de seis géneros y diez especies de atherinidos que son los siguientes: Pseudothyria Miranda Ribeiro, Odontesthes platensis (Berg), O. argentinensis (Cuv. y Val.) O. peruquiae Evermann y Kendall, O. incisus (Jenyns), Menidia uruguayensis De Vicenzi, Austromenidia smitti (Lahille), A. nigricans (Richardson), Basilichthys bonariensis (Cuv. y Val.) y Patagonina hatcheri (Eigenmann). (clasificación N°7).

Una revisión de seis subfamilias de Atherinidae donde se describen nuevos géneros y especies, es realizada por Schultz (1948). Incluye la descripción de estructuras óseas para determinar las agrupaciones naturales, y advierte que en muchos grupos se han utilizado exclusivamente descripciones externas que resultan insuficientes debido al gran parecido entre las especies. Analiza la especialización de la vejiga natatoria, las expansiones de las hemapófisis y el hueso premaxilar. Dentro de la subfamilia Atherinopsinae reconoce siete géneros: Austromenidia Hubbs Leuresthes Jordan y Gilbert, Odontesthes ^{Everman y Kendall,} Hubbsiella Bredes, Basilichthys Girard, Atherinopsis Girard y Atherinops Steindachner. (clasificación N°8).

Para Schultz los géneros Austromeniida, Leuresthes, Odontesthes y Hubbsiella presentan premaxilares protractiles y describe para ellos un proceso ascendente del premaxilar. Estos procesos son angostos y entre ambos existe un cartilago rostral. Para el género Odontesthes describe premaxilares moderadamente protractiles. Para Basilichthys describe premaxilares no protractiles y un proceso ascendente de base ancha triangular y sin forma de espina. Los géneros Atherinopsis y Atherinops presentan para él boca protractil. Schultz restringe a la subfamilia Atherinopsinae a aquel grupo de géneros americanos que poseen premaxilar ensanchado posteriormente y con la vejiga natatoria "tapering to a point posteriorly and extending opposite into five or more of the broadened hypophyses of the hemal arches" (p. 42), Schultz encuentra que en el material por él estudiado no existen diferencias para; separar Pseudothyryna y Kronia de Odontesthes; por lo tanto los ubica en la sinonimia de Odontesthes. Además considera que los géneros Protistius Cope, Pisciregia Abbott son cogenericos de Basilichthys Girard (cuyo tipo es Atherina microlepidota Jenyns).

Dentro de este género que presenta premaxilares no protractiles se encuentran Basilichthys australis Eigenmann, Basilichthys microlepidotus Jenyns, Basilichthys semotilus Cope y Basilichthys beardesl.

En 1950 Marrero crea el género Austroatherina y define como especie tipo a Atherina incisa Jenyns.

En 1953 De Buen describe nuevos géneros y especies. No

incorpora caracteres nuevos, pero se detiene en la descripción de alguno de ellos. En su descripción del Odontesthes bonariensis expresa que "la boca no es excesivamente protráctil", sin embargo nota que "la rama ascendente del premaxilar se inclina ligeramente, posee ápice romo, su borde interno es cóncavo y el externo es algo convexo". De Buen reconoce a las especies Odontesthes platensis y Odontesthes bonariensis, redescubre el género Kronia reconociendo tres especies. Cita a Kronia rex para la provincia de Buenos Aires y como caracteres de este género a las aletas ventrales ligadas entre sí por una membrana y la penetración de la vejiga natatoria en el embudo hemal. En la descripción de Kronia rex menciona la protráctilidad de la boca como: "boca bien protráctil". A. Austroatherina incisa Jenyns la ubicaría dentro de la subfamilia Taeniomembrasinae (sensu Schultz 1948) aunque Austroatherina se aparta mucho de los representantes conocidos. Para Austroatherina incisa describe una "boca muy protráctil".

y Risso

En 1953 Pianta de Risso crean el nuevo género Sorgentinia para la especie Atherina incisa de Jenyns y crea la nueva subfamilia Sorgentininae.

El nombre Sorgentinia es considerado sinónimo de Austroatherina ^{y col.} (Menni, 1984) por basarse en los mismos caracteres fundamentales.

De Buen (1955) presenta un ensayo sobre la distribución geográfica de las especies chilenas considerando que las perteneci-

entes al género Basilichthys son las de premaxilar no protractil y las del género Odontesthes las de premaxilar protractil. Ubica tres especies dentro del género Basilichthys: Basilichthys gracilis (Steindachner) de las islas Juan Fernández, Basilichthys microlepidotus (Jenyns) en aguas continentales de La Serena a Angol, Basilichthys australis de aguas continentales desde el Rio Mapocho hasta Osorno y marinas desde San Vicente a Valdivia. Dentro del género Odontesthes incluye a las siguientes especies: Odontesthes regia regia (Humboldt), probable existencia en el norte de Chile, Odontesthes regia laticlavia (Valenciennes), desde Antofagasta hasta el Estrecho de Magallanes, Odontesthes smitti (Lahille), del Estrecho de Magallanes y Tierra del Fuego, Odontesthes nigricans (Richardson) de Valdivia al sur Odontesthes brevianalis (Günther), de Valparaíso a La Serena, Odontesthes molinae (Fowler), del Rio Malleco, Odontesthes Wiebrichi (Eigenmann) de Valdivia, Odontesthes itatum (Steindachner) Rio Itaté, Odontesthes mauleanum (Steindachner) rios, lagos y mar desde Valparaíso hasta el lago Llanquihue.

Szidat y

En 1956 Nani propone una nueva diagnosis del género Basilichthys y de las tres siguientes especies: Basilichthys microlepidotus Girard, Basilichthys bonariensis (Cuv., y Val.), Basilichthys peruquiae (Everm. y Kend.). Presenta una clave parcial de géneros donde Basilichthys Girard 1854, presenta premaxilares protractiles y Protistius Cope 1874 premaxilares unidos dorsalmente por ligamentos a la cabeza. El mismo autor Considera a Odontesthes, Austromeni-

dia y Patagonina sinónimos de Basilichthys y Caugue subgénero de Basilichthys.

1.2.b Antecedentes de niveles taxonómicos superiores.

Surgen en esta década una serie de trabajos que contribuyen al conocimiento de la anatomía así como al esclarecimiento de las relaciones existentes entre las especies de teleosteos.

Gosline (1962) incorpora nuevos caracteres diagnósticos para los atherinidos siendo los más importantes los siguientes: 1) aleta pélvica no sostenida por un ligamento al postcleitro, 2) más de 26 vértebras, 3) aleta dorsal espinosa muy posterior en el cuerpo, 4) aletas pectorales altas sobre los flancos, 5) aletas pélvicas con una espina y cinco radios, 6) huesos faringobranquiales III Y IV fusionados, 7) canal infraorbital interrumpido. Asimismo este autor describe el aparato caudal de algunas especies de atherinidos y coincide con Myers (1935) y Hubbs (1944) en que los Polynemidae, Mugilidae, Atherinidae y Phallostethidae se hallan más relacionados entre sí que con otros grupos de teleosteos.

Posteriormente Rosen (1964) considera que los Atherinoidei, Scomberesocoidel, Exocoetoidel, Cyprinodontoidel, Adrianchthoidei y Phallostethoidei constituyen un grupo natural separándolos en un nuevo orden Atheriniformes. Los Mugilidae, Polynemidae y Sphaerinae para este autor quedarían incluidos dentro del orden Perciformes (clasificación N°9). Rosen propone una clave de caracteres y

los que definen a la familia Atherinidae son: 1) línea lateral ausente o representada por escamas con un canal en el medio, 2) huesos faríngeos inferiores separados, 3) huesos parietales presentes, 4) de cinco a siete radios branquiostegos, 5) primera aleta dorsal con espinas flexibles y avanzada respecto de la anal, 6) aleta anal precedida por una espina, 7) aberturas de las narinas pares, 8) aletas pélvicas abdominales, subabdominales o torácicas no modificadas en un órgano reproductor, 9) primera costilla pleural articulada en la tercer vértebra.

En 1966 surge una nueva clasificación para los teleosteos actuales en la que se incorporan nuevos caracteres anatómicos (clasificación N°10). Greenwood, Rosen, Weitzman y Myers proponen un nuevo superorden, Atherinomorpha, que contiene un único orden, Atheriniformes, que a su vez comprende tres subórdenes: Exocoetoidei, Cyprinodontoidei y Atherinoidei. El suborden Atherinoidei comprende 5 familias: Melanotaenidae, Atherinidae, Isonidae, Neostethidae y Phallostethidae. Este trabajo es una gran contribución a la ictiología puesto que es un primer intento en donde no se utiliza de manera exclusiva los caracteres morfológicos en que se basaban la clasificación clásica sino también la relación de parentesco entre los teleosteos basándolos en el estudio de las formas vivientes y en el de algunos fósiles.

1.2.c Nuevos estudios para las especies de Sudamérica.

Nuevos aspectos descriptivos se incorporan al conocimiento de las especies de América del Sur. En una obra general de consulta sobre los peces argentinos Ringuélet y Arámburu (1967) facilitan la identificación de especies y géneros de aguas continentales. Citan la presencia de un género y tres especies de Atherinidae para Argentina. Presentan una clave basada en el número de escamas y la posición de las aletas dorsales y finalmente describen a cada una de las especies. Reconocen a Basilichthys microlepidotus Girard, 1855, conocido como pejerrey patagónico. Indican a su vez que la rama ascendente del premaxilar de Basilichthys bonariensis (Cuv., y Val.) corresponde al tipo de apófisis que presentan las bocas con mecanismo de apertura protractil, sin embargo, tanto estos autores como Lahille omiten hacer referencia al tipo de apertura de la boca. Reconocen a B. b. bonariensis, B. perugiae y B. microlepidotus.

Posteriormente se suceden otros trabajos sobre la distribución geográfica de las especies de atherinidos sudamericanos. Roux (1973) reconoce para la costa atlántica la presencia de dos géneros, Kronia y Xenomelaniris, en base a los ejemplares colectados en la campaña del buque Calypso.

Figueiredo y Menezes (1978), presentan un manual de peces marinos del sudeste de Brasil reconociendo en base a caracteres morfológicos y merísticos los siguientes géneros: Xenomelaniris,

Adenops Austroatherina, Kronia y Odontesthes.

Para las costas de Perú, Chirichigno (1980) propone una clave para la identificación de las especies de los géneros Odontesthes, Melaniris y Nectarges.

En 1978 con Ruiz y Yañes-Arancibia se inician para Sudamérica algunos trabajos que contemplan ciertos aspectos de osteología comparada y descriptiva. En un primer intento para dilucidar los problemas taxonómicos existentes estos autores estudian la osteología de las especies Coleotropis blackburni Schultz y Atherinomorus stipes (Müller, Troschel) de las costas de Venezuela.

En 1980 Piacentino presenta la descripción del neurocráneo y de las cinturas pectoral y pélvica de la especie de boca protráctil Austroatherina incisa presente en las costas atlánticas de Brasil, Uruguay y Argentina.

Por su parte de la Hoz y Tosti-Croce (1981), describen la osteología de Basilichthys australis Eigenmann de aguas continentales de Chile. Este trabajo constituye un gran aporte, pues por primera vez se describen detalladamente las estructuras óseas de un pejerrey de aguas continentales. Dicha especie no presenta boca protráctil ni urosoma o modificaciones de las apófisis hemales de las vértebras caudales.

Paralelamente Piacentino y Torno (1981) reconocen la presencia de Kronia rex en aguas costeras marplatenses presentando algunos caracteres osteológicos de la misma. Identifican el material

siguiendo los criterios de de Buen (1953).

1.2.d Antecedentes de estudios filogenéticos para taxones Superiores.

Con un nuevo enfoque basado en la Filogenética Sistemática de Hennig (1968), Nelson (1969) trata la filogenia de los teleosteos presentando un cladograma para los mayores grupos de peces óseos vivientes conjuntamente con los miembros fósiles más antiguos. Con la misma metodología Patterson (1976) vuelve a tratar aquel problema proponiendo un nuevo cladograma, asimismo Patterson y Rosen (1977) presentan sus resultados, obtenidos del análisis cladístico.

Siendo los Atherinomorpha un grupo aún discutido, los trabajos de Rosen y Parenti (1981) constituyen un avance de importancia hacia el esclarecimiento de la filogenia. Sin embargo Rosen y Parenti (1981) no aplican técnicas numéricas. Definen la monofilia de los Atherinomorpha en base a las diez siguientes sinapomorfias: 1) huevo demersal que presenta filamentos cortos y largos adherentes y gotas de lípido en el polo vegetativo, 2) circulatorio aferente y eferente completamente separados por un corazón en frente de la cabeza, 3) formación de la espermatogonia en el extremo cerrado del túbulo 4) cartilago rostral separado por el premaxilar, 5) ligamentos palatomaxilar cruzado y ligamento maxilar unido al cráneo involucrados en el mecanismo de protractibilidad, 6) osificación etmoidal dérmica y endocondral en forma de disco 7) órgano nasal con mecanismo de bom-

beo hidráulico, 8) ausencia de los huesos infraorbitales tres, cuatro y cinco, 9) ausencia de cuarto faringobranquial, 10) en el arco dorsal branquial el proceso medio proximal del primer epibranquial coalesce con el primer epibranquial o está ausente. Las sinapomorfias que aseguran la monofilia del orden Atheriniformes pertenecen al arco branquial, mandíbulas y suspensorio.

Este trabajo constituye un nuevo avance hacia el esclarecimiento de la filogenia de este grupo.

Pero en cuanto al término "aterinoides" estos autores opinan que fue definido por diversos autores en base a caracteres primitivos y ambiguos y aún actualmente es imposible definirlo cladísticamente.

Sin embargo reconocen que los "aterinoides" comprenden seis subgrupos cuyos parentescos no están aún resueltos. Los subgrupos son: *Bedotidae*, *Isonidae*, *Atherinidae*, *Melanotaeniidae*, *Phallostethidae* y *Telmatherinidae*, (clasificación N°11).

Un análisis filogenético y biogeográfico de los Cyprinodontiformes es realizado por Parenti (1981). Determina la monofilia del orden en base a sinapomorfias del aparato caudal, de la mandíbula superior, del arco branquial y otras. Asimismo demuestra la monofilia de los *Anablepidae*, *Goodeidae*, *Jenynsidae* y *Poeciliidae*.

En el marco de otro trabajo sobre el parentesco de los *Phallostethidae* Parenti (1984) incluye caracteres anatómicos nuevos sobre *Phallostethus dunckeri* Regan 1913, estableciendo que los *Phallostethidae* comparten únicamente varios caracteres derivados de las

mandíbulas y de la aleta anal, con un grupo de aterinoides del Pacífico e Indoaustralianos, (clasificación N°12).

1.2.e Grado de avance de la Taxonomía y Sistemática para las especies del cono Sur.

En América del Sur continuaban las discusiones respecto de la nominación de las especies, de la validez de las categorías genéricas y de la distribución geográfica de dichas entidades. En 1984 Menni, Ringuélet y Arámburu presentan un catálogo de peces marinos para la República Argentina y Uruguay. Reconocen en él la presencia de tres géneros: Basilichthys Girard, 1854; Austratherina Marrero, 1950; y Kronia Ribeiro, 1915. Reconocen las siguientes especies: A. incisa Jenyns, A. nigricans Richardson, A. smitti Lahille, B. bonariensis argentinensis Valenciennes, B. laticlavata Valenciennes, B. platensis Berg y A. rex de Buen.

En 1984 Campos hace un análisis de los géneros de Atherinidae de América del sur y estudia su distribución geográfica. Dentro de la subfamilia Atherinopsinae, reconoce la validez de los géneros Cauque Eigenmann, Basilichthys Girard, Odontesthes Evermann y Kendall, Austromeniidae Hubbs, Patagonina Eigenmann, Kronia Miranda Ribeiro, Austroatherina Marrero, Yaci de Buen, y Notocheirus Clark, en base a ciertos caracteres externos que considera consistentes (clasificación N°13).

Este autor dice que en el género Basilichthys "de acuerdo con su ca-

rácter de premaxilares no protractiles, sus especies están circunscritas a Chile y a Perú, quedando ausentes de Argentina. Asimismo confecciona una lista tentativa de las especies del género Odontesthes : O. bonariensis (Valenciennes), O. perugiae Evermann y Kendall, O. argentinensis (Cuv., y Val.) y O. platensis (Berg). Reconoce también las especies Austromeniidia nigricans, Kronia rex, Austroatherina incisa y Notocheirus hubbsi. Para las aguas continentales de la Patagonia solo reconoce a Patagonina hatcheri.

(1985)

Recientemente White presenta por primera vez la diagnosis cladística de la subfamilia Atherinopsinae la misma siendo las siguientes cinco sinapomorfias las que aseguran la monofilia de la misma: 1) Ligamento de Baudelot osificado, 2) extremo proximal del cuarto ceratobranquial con placas dentarias moderadas, 3) palatino con una proyección ósea, 4) proyección ósea ventral del nasal en contacto con el lacrimal, 5) etmoides lateral con protuberancia ósea ventral. Este autor reconoce para América dos tribus: los Atherinopsini y los Basilichthyini. La primera, que incluye los géneros Atherinopsis, Colpichthys y Leuresthes, se restringue a las costas del Pacífico Norte americano. Esta tribu está caracterizada por las siguientes sinapomorfias: supraoccipital con proceso trifido, extremo anterior del vómer con proyecciones ventrales, hipófisis expandidas formadas por la bifurcación de las espinas hemales. La otra tribu Basilichthyini, está distribuida en aguas marinas y continentales de Sudamérica y en ella se incluyen dos géneros: Odontesthes y Basilichthys.

(op.cit)
 Segun White se caracteriza por las tres sinapomorfias siguientes:
 basioccipital fenestrado, extraescapular compuesto por dos elementos
 óseos, arcos hemales expandidos para formar anchas hipófisis. Este
 autor considera a la subfamilia Menidiinae grupo hermano de los
 Atherinopsinae.

En un trabajo presentado por Piacentino y Torno (1987)
 se determina a través del desarrollo ontogenético que los arcos he-
 males expandidos constituyen una condición derivada. Dicho estudio
 se basó en las siguientes especies: Austroatherina incisa (Jenyns),
Austroatherina smitti (Lahille), Basilichthys perugiae (Evermann y
 Kendall), Basilichthys hatcheri Eigenmann, Basilichthys platensis
 Berg, Basilichthys bonariensis (Valenciennes) Basilichthys argenti-
nensis (Valenciennes), Odontesthes regia (Humboldt), Kronia rex de
 Buen, Basilichthys nigricans (Richardson).

1.3 Reseña histórica de las clasificaciones referidas a los Atherinidos.

1.3.a Clasificaciones correspondientes a los distintos grupos de autores.

Teniendo en cuenta las distintas épocas en las cuales las especies de Atherinidae fueron descubiertas por la Ciencia es entendible, entonces, la existencia de variados sistemas clasificatorios. Estos sistemas se corresponden con los tres grupos de autores que trabajaron con estos peces y que se mencionaron en la introducción (ver 1.1).

Jardine (1969) habla sobre la existencia de tres problemas clasificatorios; el primero consiste en separar un conjunto de organismos individuales en clases o taxones, que son en cierto modo homogéneos con respecto a ciertos atributos especificados. El segundo es construir un sistema clasificatorio teniendo como dato la distribución de distintos estados de los atributos de los individuos en un conjunto previamente establecido de clases o taxa. El tercero comprende la identificación o diagnosis de los individuos para ubicarlos en un sistema clasificatorio previamente establecido. Estos problemas se alternan a lo largo de la historia de las clasificaciones de los peces dando como resultado los primeros taxones constituidos que culminan en los cuadros clasificatorios empleados en la actualidad.

CLASIFICACION N°1

Cuvier y Valenciennes (1835) describen las siguientes especies de "Atherinas"

GENERO. Atherina
 Atherina brasiliensis
 Atherina bonariensis
 Atherina lessoni
 Atherina argentinensis
 Atherina laticlavia
 Atherina regia
 Atherina lichtenstenii
 Atherina humboldtiana
 Atherina vomerina

CLASIFICACION N°2

Berg (1895) enumera a todas las especies argentinas dentro del género Atherinichthys.

FAMILIA. Atherinidae
GENERO. Atherinichthys
 Atherinichthys vomerina.
 Atherinichthys platensis.
 Atherinichthys microlepidotus.
 Atherinichthys laticlavia.

Atherinichthys bonariensis.

Atherinichthys argentinensis.

CLASIFICACION N°3

Fowler (1903) crea una nueva subfamilia, Atherinopsinae para los Atherinidae sudamericanos.

FAMILIA. Atherinidae
Subfamilia Atherinopsinae

GENERO. Protistius
Gasteropterus
Atherinopsis

Subfamilia Atherininae

GENERO. Atherina
Ischnomembras
Basillichthys
Thyrina

CLASIFICACION N°4

Jordan y Hubbs (1919) en su clave para los géneros de la familia Atherinidae en América reconocen a: Basillichthys, Kronia, Odontesthes, y Austromeniida y a las siguientes especies: Odontesthes peurçiae, Kronia iquapensis, Basillichthys microlepidotus, Austromeniida nigricans, Austromeniida regia, Austromeniida laticlavata, Austromeniida bonariensis, Austromeniida hatcheri.

SUBORDEN **Percosoces**
FAMILIA **Mugilidae**
 Sphyraenidae
 Atherinidae
SUBFAMILIA **Nannatherininae**
 Bedotinae
 Rheoclinae
 Melanotaeniinae
 Atherininae
 Atherinopsinae
GENERO **Austromenidia**
 Labidesthes
 Xenatherina
 Atherinopsis
 Colpichthys
 Atherinops
 Basilichthys
 Menidia
 Archomenidia
 Hubbesia
 Membras
 Thyrina
 Thyrinops
 Chirostoma

Atherinella

Euristole

Pseudothyrina

Leuresthes

Kronia

Odontesthes

CLASIFICACION N°5

Eigenmann (1928) presenta las claves para los géneros y especies que reconoce dentro de la familia Atherinidae.

FAMILIA. Atherinidae.

GENERO. Austromenidia.

Austromenidia regia.

Austromenidia laticlavia.

Austromenidia bonariensis.

Austromenidia nigricans.

GENERO. Cauque.

Cauque mauleanum.

Cauque wiebrichi.

Cauque itatanum.

Cauque brevianalis.

GENERO. Patagonina.

Patagonina hatcheri.

GENERO. Basilichthys.
 Basilichthys australis.
 Basilichthys microlepidotus.
 Basilichthys semotilus.

CLASIFICACION N°6

Lahille(1929a) reconoce dentro de la familia Atherinidae al género Basilichthys.

FAMILIA. Atherinidae.

GENERO. Basilichthys.
 Basilichthys smitti.
 Basilichthys madrynensis.
 Basilichthys nigricans.
 Basilichthys uruguayensis.
 Basilichthys incisus.
 Basilichthys perugiae.
 Basilichthys hatcheri
 Basilichthys bonariensis.
 Basilichthys brasiliensis.

CLASIFICACION N°7

Pozzi (1945) reconoce seis géneros con diez especies para la familia Atherinidae. Estas constituyen el suborden Percosoces

dentro del orden Percomorphi.

CLASIFICACION N°7

- FAMILIA.** Atherinidae
- GENERO.** Patagonina
 Patagonina hatcheri.
- GENERO.** Austromenidia
 Austromenidia nigricans.
 Austromenidia smitti.
- GENERO.** Menidia
 Menidia uruguayensis.
- GENERO.** Odontesthes.
 Odontesthes platensis.
 Odontesthes argentinensis.
 Odontesthes perugiae.
 Odontesthes incisus.
- GENERO.** Basilichthys.
 Basilichthys bonariensis.
- GENERO.** Pseudothyrina.
 Pseudothyrina inheringi.

CLASIFICACION N°8

Schultz (1948) propone por primera vez seis subfamilias de Atherinidae agrupando los distintos géneros de acuerdo a caracteres anatómicos internos. Constituye una de las clasificaciones mas valiosas propuestas hasta ahora.

FAMILIA. Atherinidae

SUBFAMILIA Atherininae

GENERO. Atherina
Hepsetia
Atherinason

SUBFAMILIA Taeniomembrasinae

GENERO. Taeniomembras. Craterocephalus. Stenatherina.
Alepidomus. Praneus. Allanetta. Hypoatherina.
Atherinomorus.

SUBFAMILIA Atherioninae

GENERO. Atherion

SUBFAMILIA Tropicostethinae

GENERO. Notocheirus. Tropicostethus. Iso.

SUBFAMILIA Menidiinae

GENERO. Melanorhinus. Archomenidia. Xenatherin. Atherinella.
Thyrinops. Melaniris. Chirostoma. Menidia. Poblana.
Menidiella. Xenomelaniris. Adenops. Mambras.
Eurystole. Nectarges. Coleotropis. Hubbesia.

SUBFAMILIA Atherinopsinae

GENERO. Auxromenidia. Leuresthes. Odontesthes. Hubbsiella.
Basilichthys. Atherinops. Atherinopsis.

CLASIFICACION N°9

Rosen (1964) considera en su estudio sólo taxones superiores sin hacer referencia de los géneros incluidos en las familias. Se constituye el taxón Atherinomorpha y el Percomorpha. El nuevo orden Atheriniformes se incluye en la serie Atherinomorpha.

ORDEN. Atheriniformes.

SUBORDEN Exocoetoidei.

SUPERFAMILIA Exocoetoidea.

FAMILIA. Exocoetidae.

SUPERFAMILIA Scomberesocoidea.

FAMILIA. Belonidae.

Scomberesocidae.

SUBORDEN Cyprinodontoidei.

SUPERFAMILIA Adrianichthyoidea.

FAMILIA. Oryziatidae.

Adrianichthyidae.

Horaichthyidae.

SUPERFAMILIA Cyprinodontoidea.

FAMILIA. Cyprinodontidae.

Goodeidae.

Jenynsiidae.

Anablepidae.

Poeciliidae.

SUBORDEN Atherinoidei.

SUPERFAMILIA Atherinoidea.

FAMILIA. Melanotaeniidae.

Atherinidae.

Isonidae.

SUPERFAMILIA Phallostethoidea.

FAMILIA. Neostethidae.

Phallostethidae.

CLASIFICACION N°10

En esta clasificación Greenwood, Rosen, Weitzman, Myers (1966) se concentran en taxa superiores y se constituye el superorden Atherinomorpha. Para el suborden Atherinoidei se crean dos superfamilias nuevas. Esta es la primer gran clasificación donde se aplican los criterios filogenéticos para las nuevas agrupaciones propuestas en los taxa superiores.

SUPERORDEN Atherinomorpha

ORDEN. Atheriniformes

SUBORDEN Cyprinodontoidei

SUBORDEN Atherinoidei

FAMILIA. Melanotaenidae
Atherinidae
Isonidae
Neostethidae
Phallostethidae

SUBORDEN Exocoetoidei

FAMILIA. Oryziatidae
Adrianichthyidae
Horaichthyidae
Cyprinodontidae
Goodeidae
Anablepidae
Jenynsiidae

CLASIFICACION N'11

La clasificación de Rosen y Parenti (1981) es la primer clasificación cladística que propone la agrupación de las familias de los Atherinomorpha en dos grandes divisiones.

SERIE Atherinomorpha

DIVISION I

FAMILIA. Atherinidae
Bedotiidae

Isonidae

Melanotaenidae (incluso Pseudomugilidae)

Phallostethidae (incluso Neostethidae)

Telmatherinidae

DIVISION II

ORDEN. **Cyprinodontiformes (Parenti 1981)**

Beloniformes

SUBORDEN **Adrianichthyoidei**

FAMILIA. **Adrianichthyidae**

SUBORDEN **Exocoetoidei**

SUPERFAMILIA **Exocoetoidea**

FAMILIA. **Exocoetidae**

Hemiramphidae

SUPERFAMILIA **Scomberesocolidea**

FAMILIA. **Belonidae**

Scomberesocidae

CLASIFICACION N°12

Parenti (1984) presenta en su clasificación el parentesco de los Phallostethidae.

SERIE **Atherinomorpha**

DIVISION I

FAMILIA. **Atherinidae**
 Bedotiidae
 Isonidae
 Melanotaenidae
 Telmatnerinidae

SUPERFAMILIA **Phallostethidae (Neostethidae)**

FAMILIA. **Phallostethidae**
 Dentatherinidae

DIVISION II

ORDEN. **Cyprinodontiformes**
 Beloniformes

CLASIFICACION N°13

Campos (1984) reconoce en su análisis taxonómico de los géneros la validez de nueve de ellos. Es la primer propuesta clara, luego de muchos años, para los aterinidos del extremo sur de América del Sur.

FAMILIA. **Atherinidae**

SUBFAMILIA **Atherinopsinae**

GENERO. **Basilichthys.**
 Odontesthes.

Austromeniida.

Cauque.

Patagonina.

Kronia.

Austroatherina.

Yaci.

Notocheirus.

Reconoce para Argentina las siguientes especies:

Odontesthes bonariensis.

Odontesthes perugiae.

Odontesthes argentinensis.

Odontesthes platensis.

Austromeniida nigricans.

Kronia rex.

Austroatherina incisa.

Patagonina hatcheri.

Notocheirus hubbsi.

Austroatherina smitti.

CLASIFICACION N°14

White (1985) sugiere la primer propuesta cladística para la subfamilia Atherinopsinae del continente americano. Presenta las sinapomorfias para la subfamilia y para las dos tribus que crea. Para América del Sur él reconoce dos géneros.

FAMILIA. **Atherinidae**

SUBFAMILIA **Atherinopsinae**

TRIBU **Atherinopsini** (América del Norte)

GENERO. **Atherinops**

Atherinopsis

Colpichthys

Leuresthes

TRIBU **Basilichthyini** (América del Sur)

GENERO. **Basilichthys**

Odontesthes

1.3.b Cuadros de los autores que reconocieron a los distintos géneros.

CUADRO N°1

<p><u>PATAGONINA</u></p> <p>Eigenmann (1928)</p> <p>Pozzi (1945)</p> <p>Campos (1984)</p>

CUADRO N°2

AUSTROMENIDIA*Hubbs (1918)**Jordan y Hubbs (1919)**Eigenmann (1928)**Norman (1937)**Fowler (1940)**Ringuelet y Arámburu (1960)**de La Hoz y Tosti-Croce, 1981)**Schultz (1948)*

CUADRO N°3

KRONIA*Ribeiro (1915)**Jordan y Hubbs (1919)**De Buen (1953)**Campos (1984)**Menni, Ringuelet y Arámburu (1984)**Roux (1973)**Figueiredo y Menezes (1980)**Piacentino y Torno (1981)*

CUADRO N° 4

ODONTESTHES*Evermann y Kendall (1907)**Jordan y Hubbs (1919)**Pozzi y Bordalé (1935)**Schultz (1948)**De Buen (1950, 1953)**Campos (1973, 1984)**Chirichiño (1980)**Perugia (1891)**Figueiredo y Menezes (1980)**White (1985)*

CUADRO N° 5

AUSTROATHERINA*Marrero (1950)**De Buen (1953)**Ringuelet y Arámburu (1960)**Campos (1984)**Menni, Ringuelet y Arámburu (1984)**Figueiredo y Menezes (1980)**Piacentino (1980)*

CUADRO N° 6

<u>ATHERINA</u>
<i>Belón (1555)</i> (pre-linneanos)
<i>Linneo (1766)</i>
<i>Cuvier y Valenciennes (1835)</i>
<i>Jenyns (1842)</i>
<i>Guichenot (1848)</i>
<i>Gunther (1861)</i>
<i>Fowler (1903)</i>

CUADRO N° 7

<u>BASILICHTHYS</u>
<i>Girard (1854, 1855)</i>
<i>Abbott (1900)</i>
<i>Steindachner (1902)</i>
<i>Fowler (1903)</i>
<i>Thompson (1916)</i>
<i>Evermann y Kendall (1907)</i>
<i>Eigenmann (1909, 1928)</i>
<i>Evermann y Radcliffe (1917)</i>
<i>Hubbs (1818)</i>
<i>Jordan y Hubbs (1919)</i>
<i>Lahille (1929) a.</i>
<i>Schultz (1948)</i>
<i>De Buen (1953, 1955)</i>

Szidat Y Nani (1956)

Ringuelet et al (1967)

Campos (1984)

White (1985)

De La Hoz y Tosti Croce (1981)

Menni y Col. (1984)

Piacentino y Torno (1987)

1.4 **Distribución geográfica de los Atherinidae de Argentina y de América del Sur.**

Los Atherinidae constituyen un grupo de peces que presenta una amplia distribución geográfica. Lo integran especies marinas y continentales que tienen representantes en la mayoría de las costas de mares tropicales y templados y aún fríos. La distribución geográfica de los Atherinidae a nivel mundial ha sido mencionada por algunos autores como Schultz (1948).

1.4.a

Para la familia Atherinidae Schultz (1948) reconoce las subfamilias Atherininae, Tropicostethidae, Menidiinae, Taeniomembrasinae, y Atherinopsinae, cuya distribución geográfica es la siguiente.

La subfamilia Atherininae comprende tres géneros que se distribuyen en el área del Mar Mediterráneo, Caspio y probablemente alrededores de algunas islas del sur de Australia.

Los Taeniomembrasinae comprenden ocho géneros marinos y continentales que se distribuyen en las costas de Australia, Japón, África, océanos Pacífico e Índico, océano Atlántico desde África hasta Bermudas. Las especies de aguas limnéticas se distribuyen en Cuba y Australia .

Los Tropicostethidae comprenden tres géneros marinos que

están distribuidos en Japón, India, Australia, Tasmania, sur de África y Asia.

Los Menidiinae comprenden dieciocho géneros marinos y continentales que se distribuyen en América del Norte.

La subfamilia Atherinopsinae está integrada por siete géneros que se hallan en las costas del Pacífico en Orégón (EE.UU.), México, Perú y Chile. Sobre las costas atlánticas se encuentran en el norte de Brasil y Argentina.

1.4.b

En 1945 Pozzi presenta la distribución de las especies marinas y continentales de los Atherinopsinae del extremo sur de América y reconoce las especies Austromenidia nigricans (Richardson) y A. smitti (Lahille) para la Pcia. de Buenos Aires, Chubut, Santa Cruz y Estrecho de Magallanes. Cita a Patagonina hatcheri para lagos y ríos de la Patagonia andina. Reconoce a Odontesthes incisus (Jenyns) para Mar del Plata y Necochea y reconoce a Menidia uruguayensis para el Río de la Plata y Montevideo. Esta última especie cuyo tipo está en el Museo de Historia Natural de Montevideo, De Buen (1953) expresa que corresponde a Austroatherina incisa. Dentro del género Odontesthes aloja a las especies O. argentiniensis que se distribuye desde las costas de Uruguay hasta la boca del Río Negro y a O. platensis desde Mar del Plata hasta la boca del Río Negro. A O. peruviana Evermann y Kendall lo cita para el Río de la Plata y Montevi-

deo. Dentro del género Basilichthys reconoce a B. bonariensis (Cuv y Val) que se distribuye en el Río de la Plata, Paraná, Uruguay. Lagunas de Buenos Aires, Córdoba, San Luis, Santa Fé y Salta.

1.4.c

Un nuevo planteo Zoogeográfico surge con el trabajo de Campos (1984) quien reconoce nueve géneros cuya distribución es la siguiente: El género Basilichthys esta restringido a Chile y a Perú y está ausente en Argentina y Uruguay. Las especies chilenas son: B. australis Eigenmann, B. microlepidotus (Jenyns), B. archaeus en el norte de Chile y Perú, B. semotilus (Cope) en Perú. El género Odontesthes se encuentra en Argentina y Uruguay. Las especies que este autor reconoce en este género se distribuyen del siguiente modo: O. bonariensis (Valenciennes), O. argentinensis (Cuvier y Valenciennes), O. platenis (Berg), O. peruviae Evermann y Kendall en Argentina y Uruguay. O. humensis. O. quazá y O. orientalis De Buen en Uruguay. Austromeniidia esta representada en Chile y Argentina por A. nigricans (Richardson) y A. gracilis (Steindachner). A. laticlavata: en Chile y Argentina, A. regia (Humboldt): en Perú. Patagonina con una única especie Patagonina hatcheri Eigenmann: se distribuye en aguas continentales de la Patagonia Argentina, Yaci: en Uruguay, Cauque: en Chile, Notocheirus: en Chile y Argentina, Kronia: en el sur de Brasil y Uruguay, Austroatherina: en Argentina y Uruguay con las especies A. smitti, (Lahille), A. incisa (Jenyns).

1.4.d Comentario sobre la distribución ictiogeográfica para Argentina.

Para el territorio argentino las especies de la familia Atherinidae se distribuyen en aguas limnéticas y marinas. La sub-región biogeográfica austral (Ringuélet 1975) de peces continentales está conformada por las provincias Andino Cuyana, Patagónica y Chilena (Arratia, Peñafort y Menu-Marque, 1983). En base a la evidencia disponible citamos para las aguas continentales del sector argentino la presencia de Austromeniidia hatcheri, considerada especie endémica de la subregión austral (Arratia y col, 1983). La especie Basilichthys microlepidotus se halla ausente del territorio argentino y presente en el sector chileno.

En la subregión brasilica (Ringuélet, 1975) se encuentra Odontesthes perugiae y Odontesthes bonariensis.

Para el mar Atlántico Sudoccidental, López (1963, 1964) señala que existen dos provincias zoogeográficas: la provincia Magallánica, y la provincia Argentina. La provincia Magallánica comprende la parte austral de América del Sur con islas Malvinas abarcando la totalidad de la plataforma patagónica. También abarca gran parte de la provincia de Buenos Aires aproximadamente entre 42° S y 34° S al norte.

Las especies Austromeniidia smitti y A. nigricans son citadas por López como costeras y superficiales del distrito patagónico sin em-

bargo A. gniffi se halla presente prácticamente todo el año en el distrito bonaerense (muestreos realizados en los últimos tres años). La provincia Argentina se extiende desde la costa de los estados de São Paulo y Rio de Janeiro 23° S y la desembocadura del Rio Negro en el Golfo de San Matías (López, 1963). Las especies correspondientes a esta provincia serían: Odontesthes rex, Austroatherina incisa, Odontesthes argentinensis.

1.4.e Referencias nomenclatoriales.

A continuación, hacemos referencia a la nomenclatura adoptada a través de esta monografía, que es la que corresponde al status taxonómico asignado a cada una de las especies estudiadas.

Conociendo el uso arbitrario de distintos nombres por los ictiólogos argentinos en la última década, se presenta un cuadro donde se expresa a qué especie nos estamos refiriendo dentro del marco nomenclatorial clásico empleado en el país.

Los nombres que figuran en primer término son los que se consideran válidos como resultado de este trabajo.

Odontesthes bonariensis

(Valenciennes).

Odontesthes peruquiae

(Everman y Kendall).

Odontesthes argentinensis

(Valenciennes).

Austroatherina incisa

(Jenyns).

Odontesthes rex

(de Buen).

Austromeniida smitti

(Lahille).

Austromeniida nigricans

(Richardson).

Austromeniida hatcheri

(Eigenmann).

Austromeniida regia

(Humboldt).

Basilichthys australis

Eigenmann .

Basilichthys bonariensis bonariensis

(Valenciennes).

Basilichthys peruquiae

(Everman y Kendall).

Basilichthys bonariensis argentinensis

(Valenciennes).

Austroatherina incisa

(Jenyns).

Kronia rex

de Buen

Austroatherina smitti

(Lahille).

Basilichthys nigricans

(Richardson).

Basilichthys microlepidotus

(Girard), (pejerrey patagónico).

Odontesthes regia regia

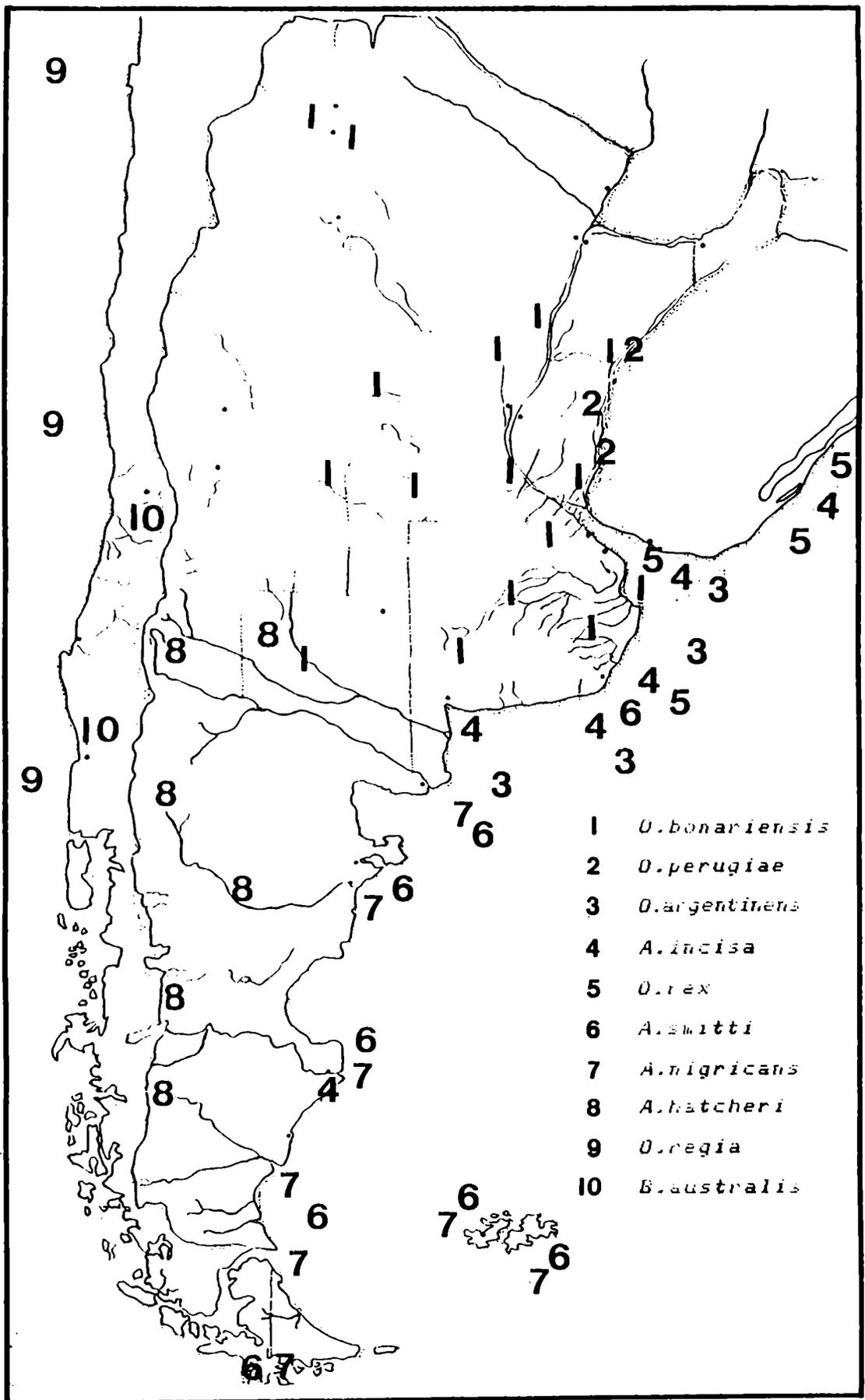
(Humboldt).

Basilichthys australis

Eigenmann .

1.4.f Mapa de distribución geográfica de las especies de "pejerreyes" en el extremo sur de Sudamérica.

En el siguiente mapa se presenta la información obtenida respecto de la distribución de las especies reconocidas como válidas en el presente trabajo.



2 MATERIAL Y METODOS

2.1 Ejemplares analizados.

Para este análisis se utilizan especies de las cuales se posee ejemplares. O. platensis no pudo ser incluido en este trabajo por insuficiente material disponible. La procedencia, talla, y número de especímenes procesados es la siguiente:

A. smitti: Puerto Madryn y Rawson (Pcia.Chubut), Mar del Plata (Pcia Buenos Aires) 20 ejemplares (15 cm a 23 cm de largo total); Puerto Deseado (Pcia.Santa Cruz) 15 ejemplares (6 cm a 38 cm).

A. incisa: Mar del Plata (Pcia.Buenos Aires) 30 ejemplares (5 cm a 16 cm LT.).

A. nigricans: Puerto Deseado (Pcia.Santa Cruz) 20 ejemplares (6 cm a 13 cm LT.).

O. perugiae: Rio Colastiné (Pcia.Sta.Fe), Salto (Pcia.Entre Rios) 15 ejemplares (3 cm a 19 cm LT.).

A. hatcheri: Rio Neuquén, Rio Arroyito y Lago Pueyrredon (Pcia.Neuquén) 15 ejemplares (15 cm a 36 cm LT.).

O. bonariensis: Rio de la Plata (Pcia.Buenos Aires) 8 ejemplares (12-cm a 35 cm LT.).

O. argentinensis: San Clemente, Mar del Plata (Pcia.Buenos Aires) 26 ejemplares (2 cm a 35 cm LT.).

O. rex: Mar del Plata (Pcia.Buenos Aires) 10 ejemplares (34-35 cm), Montevideo (Uruguay) 5 ejemplares (9 cm a 35 cm).

A. regia: Lima (Perú) 12 ejemplares (15 cm a 17 cm).

El material fue fijado en formol al 10%. Las observaciones fueron realizadas con microscopio estereoscópico Wild M5 y para los dibujos se empleó cámara clara. Los datos fueron procesados en computadora IBM, en el Centro de Tecnología y Ciencias de Sistemas (CTCS) con el paquete de programas de Taxonomía Numérica NTSYS (Rohlf Kishpaugh y Kirk) y Análisis de Correspondencia (Benzécri). El análisis de Wagner ("78") fue procesado en el Museo Nac. de La Plata, Cat. Taxonomía Numérica.

Para la identificación del material se empleó la siguiente Bibliografía: para Austromania smitti y A. nigricans: Norman (1937) y Lahille (1929 a).

Para Austroatherina incisa a Jenyns (1842) y de Buen (1953), para Odontesthes paraguayae a Ringuélet (1967), para Q. Bonariensis a Ringuélet (op cit), para Q. rex a de Buen (1953) y Piacentino y Torno (1981), para Q. argentinensis a Cuv. y Val. (1835), para A. regia a Chirichigno (1980), para A. hatcheri a Eigenmann (1909, 1928).

2.1.a Nomenclatura empleada.

La nomenclatura utilizada para la columna vertebral es la de Clothier (1951) y Schultz (1948). Para el complejo uroforal se utiliza la de Monod (1968) y para el cráneo y cinturas pectoral y pélvica las de Rosen (1964), Parenti (1981) y De la Hoz y Tosti-Croce (1981).

2.2 Métodos y técnicas empleadas en el clarificado del material

2.2.a Métodos de tinción con alizarina de Hollister.

Para la decoloración del tejido muscular y tinción del tejido óseo se procede de la siguiente manera:

- 1) Fijar el material en formol al 10 %.
- 2) Lavar el material en agua corriente hasta eliminar el formol.
- 3) Eviscerar el pez, quitar las escamas, piel y remover los ojos para facilitar la penetración de las soluciones.
- 4) Sumergir en una solución de hidróxido de potasio al 4 %. Es preferible que el volumen de la solución sea 50 veces mayor que el volumen del pez o más.
- 5) Remover la solución cada siete días aproximadamente, hasta tanto se transparente la piel y el músculo. Se puede exponer a luz solar pues se acelera el proceso.
- 6) Cuando el músculo esté transparente, sumergir en una solución de hidróxido de potasio al 1 % más la solución madre de alizarina. Dejar en dicha solución hasta tanto penetre el colorante.
- 7) Una vez coloreado el pez, sumergir en una solución con el 50 % de glicerina y el 50 % de hidróxido de potasio al 1 %. Esta solución irá decolorando el músculo.
- 8) Remover de la solución anterior a los 10 días y cambiar por soluciones crecientes en proporción de glicerina y decrecientes de hi-

dróxido de potasio hasta llegar a glicerina al
100 %.

- 9) Conservar en glicerina al 100 % y algunos pequeños cristales de timol para que no proliferen hongos. En esta sustancia el pez terminará de transparentarse.

2.2.b Método enzimático de Tailor.

Para la transparentación del músculo se utilizó en algunos casos la siguiente técnica.

- 1) Lavar los ejemplares fijados previamente en formol durante varios días con agua corriente.
- 2) Sumergir los ejemplares para blanquearlos en una solución de peróxido de hidrógeno al 20 % y de hidróxido de potasio al 2 %.
Se puede exponer a luz solar para acelerar el proceso de aclaración.
- 3) Colocar en una solución buffer de un volumen cuarenta veces mayor que el de los peces.
- 4) Agregar al buffer la enzima (tripsina) en una proporción de 0.50 gr por 400 ml de solución.
Mantener la solución a temperatura ambiente.
- 5) Se cambia la solución enzimática cada 10 días hasta tanto el material se transparente.
- 6) Una vez transparentado el material se continúa con el método de tinción con alizarina de Hollister. (ver punto 6.).

2.3 Fundamentos metodológicos utilizados en el análisis de los resultados.

2.3.a Dilucidación de los términos teóricos empleados.

Las definiciones de los conceptos que se presentan a continuación fueron aquellas empleadas en el desarrollo de esta monografía y constituyen el fundamento teórico en el cual se basa el análisis de los resultados.

Carácter

Cain y Harrison (1958) definen carácter como "anything that can be considered as a variable independent of any other thing considered at the same time".

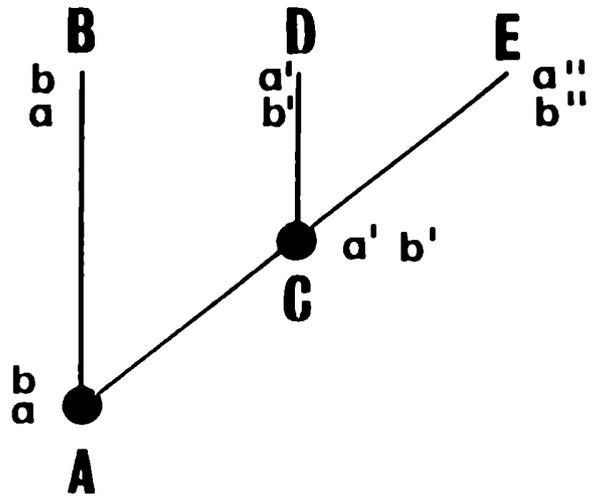
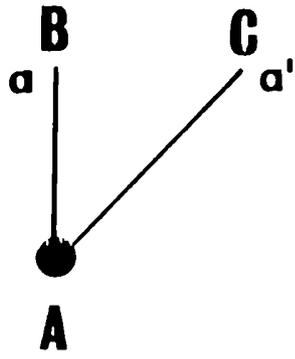
Mayr (1969) define carácter como "cualquier atributo de un miembro de un taxón que difiere de un miembro de un taxón diferente". Los términos estado del atributo, atributo, estado del carácter y carácter fueron definidos por Jardine en 1969 del siguiente modo:

estados de los atributos: son los términos descriptivos aplicados a organismos individuales.

Atributo: es el conjunto de tales términos descriptivos.

estado de los caracteres: es la distribución probable de los estados de los atributos.

Carácter: es el conjunto de tales distribuciones.



atributo.

Se puede definir atributo como "la representación conceptual de la propiedad de la cosa a la que se atribuye (Reig, Ms).

Apomorfia-Plesiomorfia-Sinapomorfia-Simplesiomorfia

En una especie original y en una de ambas especies descendientes existe por lo menos un determinado carácter que se presenta en el estado "a", y que en la otra especie descendiente se ha transformado para presentarse en el estado "a'". Cuando la especie descendiente C, portadora del estado derivado "a'" del carácter original, se divide a su vez en dos especies descendientes D y E en una o ambas especies descendientes el estado "a'" del carácter puede haberse transformado en "a". Se puede decir que "a", "a'", "a''", son caracteres distintos o estados distintos de un mismo carácter. Se llaman **Plesiomorfos** a los caracteres o estados de los caracteres, a partir de los cuales se realizó una transformación dentro de un grupo monofilético (a, b). Estos son conceptos relativos puesto que los caracteres "a'" y "a''", son **apomorfos** en relación al carácter "a" y el carácter "a'" es plesiomorfo en relación al "a''", (Hennig, 1968). Se denomina **Simplesiomorfia** a la presencia de un carácter plesiomorfo en distintas especies y **Sinapomorfia** a la de un carácter apomorfo heredado de un ancestro común.

Homología

(el término homología limitado al concepto filogenético)

Simpson (1961) define: "homología es similitud debido a ancestralidad común.

Bock (1977) define: "features (or conditions of a feature) in two or more organisms are homologous if they stem phylogenetically from the same feature (or the same condition of the feature) in the immediate common ancestor of these organisms."

Wiley (1981) expresa que dos caracteres son homólogos si derivan de un ancestro común o cuando uno deriva directamente del otro.

Homoplasia

Las homoplasias son aquellos caracteres que se piensa han sido originados independientemente uno del otro, sea de dos caracteres preexistentes o de uno solo, en tiempos diferentes o especies diferentes (*Wiley*, 1981).

Homoplasia es definida por *Simpson* (1961), como similitud no debida a la herencia proveniente de un ancestro común e incluye paralelismo, convergencia y reversión.

Paralelismo

Es el desarrollo separado de caracteres similares en dos o más linajes emparentados relativamente cerca sobre las bases de similitud genotípica heredada. (*Simpson*, 1961).

Es el desarrollo independiente de caracteres similares a partir de

un mismo carácter plesiomorfo (Wiley, 1981).

Convergencia

Es el desarrollo independiente de caracteres similares en dos o más linajes que no se basa en similitud genotípica heredada. (Simpson , 1961).

Es la adquisición secundaria de un carácter en dos taxa que no derivan de un ancestro común (Mayr, 1969).

Reversión

Debido a la pérdida de especialización, una forma avanzada adquiere un carácter similar de un ancestro primitivo. Por lo general esta desespecialización afecta a un solo carácter o complejo de caracteres. (Mayr, 1969).

Afinidad

Condición que tienen dos organismos de estar relacionados entre sí por compartir propiedades básicas o esenciales. La idea de afinidad en la Taxonomía no evolutiva se asociaba al concepto de similitud esencial (Cain y Harrison, 1958), que se infería por la similitud de las partes, propiedades, atributos y similitud general del plan de organización.

Afinidad patristica se define a "la similitud debida a la proximidad de un antecesor común y no a la convergencia" (Cain y Harrison (1958)

(Afinidad cladística se define a "la relación de cercanía en térmi-

nos de líneas filéticas" (Cain y Harrison 1958).

Naturalidad

La naturalidad aristotélica es la concepción más antigua del término y expresa que un taxón exhibe esta naturalidad cuando los objetos ubicados en ese taxón coinciden con los caracteres que hacen a la esencia del grupo. Estos caracteres son necesarios y suficientes para demostrar la unión de los miembros del grupo.

Un taxón exhibe "Naturalidad Fenética" cuando está constituido por miembros que se asemejan unos a otros (son similares) más que a cualquier otro entidad que no sea del grupo.

Se define "Naturalidad Filogenética" cuando los miembros de un grupo natural filogenético comparten un ancestro común que no es ancestral a ningún otro grupo (Crowson, 1970), es decir que se piensa están filogenéticamente emparentados (Davis y Heywood, 1965; Wiley, 1981).

Gilmour en 1961 sugiere que una clasificación es natural cuando los grupos constitutivos describen la distribuciones entre organismos del mayor número posible de atributos. Estas clasificaciones son rápidamente reconocibles, pues los caracteres de los organismos con frecuencia caen en grupos estrechamente correlacionados. Así, un solo taxón puede servir para describir las distribuciones de varios atributos. Los atributos deben ser compartidos por los miembros de ese taxón y ser exclusivos del mismo.

Similitud

Condición que tienen dos organismos de compartir atributos, independientemente de la ponderación de los mismos.

Similitud global (overall similarity), es la posesión en común de un gran número de caracteres o atributos que no están ponderados. La similitud en base a un gran número de caracteres se explica por la posesión de un antecesor común (Cain y Harrison, 1958). Cuando la similitud puede ser el resultado de poseer caracteres compartidos con un ancestro común, dichos caracteres pueden ser ancestrales (simplesiomorfos sensu Hennig), compartidos con un ancestro remoto, o derivados (sinapomorfos sensu Hennig) compartido con un ancestro reciente. También puede ser similitud que resulta de caracteres fenotípicos adquiridos independientemente, producidos por un genotipo compartido heredado de un ancestro común (similitud por evolución paralela). O bien que no son producidos por un genotipo heredado de un ancestro común (por convergencia). (Mayr, 1969).

Monofilia

El término monofilético fue originalmente propuesto como adjetivo de un taxón, para asegurar que el taxón es una unidad evolutiva (Ashlock, 1979). Las raíces de la palabra monofilia significan una tribu a partir de uno (a tribe from one), y un grupo es considerado monofilético si se cree que ha evolucionado de un mismo ancestro (Ashlock, 1971).

En 1968 *Hennig* equiparó al grupo monofilético con el taxón natural como una entidad de tipo individual. *Hennig* aclara que el grupo monofilético incluye ancestro y descendientes.

Las definiciones tradicionales de monofilia establecen que un grupo monofilético es uno derivado de un único ancestro, pero no hay límite en el ancestro. Tal conclusión hace que *Ashlock* (1971) enuncie el nuevo término Holofilia para la definición de *Hennig*, (1968) de monofilia. La nueva definición requiere que el más reciente ancestro común sea un miembro cladístico del grupo.

(Si un grupo tiene una o más innovaciones evolutivas y si el ancestro común más reciente también las tiene se lo considera un miembro cladístico del grupo).

Las definiciones formales de *Ashlock* (1971) son las siguientes:

Monofilético:

es aquel grupo cuyo más reciente ancestro común es cladísticamente un miembro de dicho grupo.

Holofilético:

(sensu *Ashlock*) es un grupo monofilético que contiene todos los descendientes del ancestro común más reciente de dicho grupo (monofilia de *Hennig*).

Parafilético:

es un grupo monofilético que no contiene todos los des-

cendientes del ancestro común más reciente.

Polifilético:

es un grupo cuyo más reciente ancestro común no es un miembro cladístico de ese grupo.

Para Hennig los grupos parafiléticos no son naturales y se basan en la similitud plesiomorfa.

Los grupos polifiléticos se justifican por las homoplasias, sean convergencias o paralelismos.

Criterios de Polaridad

Criterio Ontogenético

El criterio de precedencia ontogenético es considerado por Hennig un criterio auxiliar, pero para Nelson (1978) es el criterio más importante. Esto supone que la transformación ontogenética de un carácter en particular refleja el desarrollo filogenético. El argumento ontogenético se puede resumir del siguiente modo: "dada la transformación ontogenética de un carácter observado como el más generalizado a un carácter observado como el menos generalizado, el carácter más general es el más primitivo y el menos general el derivado (Nelson y Platnick, 1981).

Criterio de comparación extra-grupo

Expresa lo siguiente: "Dados dos caracteres homólogos y encontrados dentro de un único grupo monofilético, si alguno de es-

tos caracteres es también encontrado en un grupo hermano es el carácter plesiomorfo. El carácter sólo hallado dentro del grupo monofilético es el apomorfo (Wiley, 1981).

La razón de este criterio es que la condición ancestral del pariente más cercano (out-group) será la misma que la del grupo original en estudio. Es decir que el ancestro común de los dos grupos contiene el estado primitivo para ambos (Crisci y Stuessy, 1980).

Diagramas de relaciones

Fenograma

Wiley (1981) coincide con Mayr en su concepto de Fenograma. "un diagrama, usualmente un dendrograma, que representa grados de similitud global, usualmente similitud no pesada". El análisis filogenético no juega ningún papel en su construcción (Baez et al, 1985) pues los fenogramas muestran las relaciones fenéticas entre los taxa. Se entiende por relaciones fenéticas al grado de similitud global cuya estimación se basa en algún coeficiente de similitud o correlación. El algoritmo que se utiliza para obtener las agrupaciones es el UPGMA (Unweighted Pairing Group Matching Analysis).

Cladograma

Los cladogramas constituyen hipótesis de mayor nivel de generalidad que los árboles filogenéticos. En los cladogramas no se especifica la naturaleza de las relaciones filogenéticas entre los taxa, pero dentro del cladismo todos concuerdan en que el cladograma

puede ser considerado como un diagrama ramificado jerárquico, en el que los nodos no representan eventos de especiación sino proposiciones acerca de los atributos compartidos por los taxa reunidos en cada uno de ellos (Baez et al, 1985). En 1981 Mayr define cladograma como un dendrograma basado en los principios del cladismo, estrictamente genealógico, donde las tasas de divergencia son ignoradas. Como en los cladogramas las especies ancestrales no se identifican, tales diagramas fueron considerados árboles filogenéticos incompletos donde se mostraban las relaciones entre grupos hermanos.

Pero los árboles filogenéticos constituyen diagramas ramificados que muestran las relaciones genealógicas hipotetizadas, donde se especifica la naturaleza de las relaciones entre taxones, mostrando patrones de ancestralidad-descendencia aun cuando los ancestros sean hipotéticos (Baez et al, 1985). Para elegir aquella hipótesis que minimice el número de pasos evolutivos posibles se recurre al principio de parsimonia.

2.3.b Fundamentos teóricos de la clasificación.

Para poder determinar el tipo de análisis a aplicar en la problemática taxonómica que prevalece entre los Atherinidae se han evaluado las distintas técnicas y criterios de análisis utilizados por las distintas escuelas Taxonómicas existentes.

Dado que la filosofía predominante de una época determina los alcances del conocimiento, podremos elegir entre las metodolo-

gias utilizadas por las distintas corrientes de pensamiento científico, como herramientas para ir aproximándonos cada vez más a la realidad biológica. Se puede realizar una reseña de los distintos enfoques aplicados por estas escuelas y definir aquellos conceptos utilizados durante el desarrollo de este trabajo.

Como punto de partida, es posible afirmar que dentro del campo de la biología existen distintas disciplinas que se ocupan del estudio de la diversidad de la vida.

Se puede considerar que la Ciencia de la biología comprende dos áreas básicas que son el objeto de investigaciones biológicas (Nelson, 1970). La Biología general se refiere a los procesos involucrados en ciertos fenómenos biológicos. La biología comparada por su parte se refiere al estudio de la diversidad y explicación de la misma.

La Taxonomía es una de las disciplinas de investigación que comprende la teoría y la práctica de la descripción de la diversidad de los organismos. Ordena esta diversidad en un sistema de palabras que transfiere la información concerniente al tipo de parentesco existente entre los organismos que el investigador considera relevante (Wiley, 1981). Es decir, comprende la descripción, clasificación e historia de la clasificación.

La Sistemática es otra disciplina, consistente en el estudio de la diversidad organismica, sea ésta relevante a algun parentesco que se piense existe entre poblaciones, especies o taxa su-

periores. Es el caso de la Sistemática filogenética, que intenta descubrir los parentescos genealógicos entre grupos de organismos y producir clasificaciones que reflejan exactamente dichos parentescos (Wiley, 1981).

Las cuatro alternativas básicas utilizadas en Biología en nuestra década son: Taxonomía tradicional, Taxonomía evolutiva, Taxonomía fenética y Filogeneticismo o cladismo.

2.3.c Taxonomía clásica.

La taxonomía clásica o tipología tiene sus orígenes en Aristóteles(384-322)AC, a quien se le atribuye ser el padre de las clasificaciones biológicas.

El esencialismo fue la teoría dominante por muchos siglos y se basa en la lógica aristotélica. Tal doctrina sostiene que es tarea de la Ciencia descubrir o describir la verdadera naturaleza de las cosas, su realidad oculta o esencia. Esta esencia (verdadera naturaleza) puede ser descubierta con ayuda de la intuición intelectual.

Esta filosofía fue aplicada a la clasificación de la diversidad orgánica y postula los siguientes criterios. 1) "Todos los miembros de un taxón reflejan la misma naturaleza esencial, es decir que responden al mismo tipo". De aquí que al esencialismo se lo denomina Tipología. (Mayr, 1969).

2) La variación dentro de un taxón es considerada trivial e irrelevante, pues sólo corresponde a desviaciones de tipo básico.

3) Los seres vivos reflejan una serie de tipos básicos y formas que son inmutables.

Este tipo de taxonomía es descriptivo, estático y rígido. Describe los caracteres morfológicos de los seres vivos y los ubica en unidades jerárquicas subordinadas.

El ideal de una clasificación esencialista es el descubrimiento del Sistema Natural, que no es más que el "plan de la creación" (Mayr, 1969).

2.3.d Evolucionismo.

La Taxonomía evolutiva es en realidad una disciplina heterogénea o un conjunto de puntos de vista diferentes, más que un método o teoría (Wiley, 1981). Los taxónomos evolucionistas comparten por lo menos dos creencias: 1) rechazar al feneticismo y filogeneticismo. 2) aceptar los grupos parafiléticos como válidos (en el sentido de los taxa naturales o algún equivalente).

En sus orígenes el evolucionismo y filogeneticismo parecían no compartir ningún criterio común, pero en los últimos años los primeros han adoptado alguna de las ideas estrictamente filogeneticistas (Wiley, 1981). Algunas de estas ideas son: 1) "sólo las sinapomorfias pueden ser utilizadas para reconstruir árboles filogenéticos". 2) Los grupos monofiléticos deben derivar de una especie ancestral única y esta especie debe ser un miembro de un taxón superior que incluye a todos sus descendientes.

3) Las clasificaciones naturales deben coincidir con teoría evolutiva.

El evolucionismo intenta expresar en sus clasificaciones varios fenómenos evolutivos. Mayr prefiere representar la similitud genética "we classify taxa (= genotypes) and not characters (= phenotypes)" (Mayr, 1969), mientras que otros prefieren representar la similitud fenética.

El evolucionismo constituye un enfoque que no pretende que las clasificaciones expresen la filogenia, pero si que sean consecuentes con ellas y a su vez que representen los otros factores de la filogenia como ser el grado de diversificación y divergencia en cuanto a similitud. Como importantes defensores de esta escuela podemos citar a E. Mayr, G. Simpson, W. Bock, P. Aschlock.

La teoría evolucionista" se basa en una serie de criterios: 1) Establecer la filogenia.

- 2) La cantidad de modificación evolutiva entre el antecesor común y los posibles grupos a formar. Tamaño de la discontinuidad (de similitud entre los mismos).
- 3) En la homogeneidad interna de cada grupo formado (similitud entre taxones).
- 4) Asociación de especie al habitat.
- 5) Rango adjudicado a un taxón debe ser proporcionado a su tamaño (no es conveniente tener un solo género dentro de una familia).
- 6) Debe existir equivalencia entre las categorías adjudicadas a gru-

pos afines (el concepto de la categoría género debe conservar su uniformidad en una misma familia).

2.3.e Feneticismo.

El feneticismo tiene sus raíces en el empirismo y el operacionalismo. El operacionalismo se desarrolla a partir de la obra metodológica de P. Bridgman (1945), cuya idea central sostiene que el significado de toda teoría científica debe ser especificable indicando una operación definida de contrastación que proporcione un criterio para su aplicación. El criterio indica una operación contrastadora definida. Las definiciones operacionales tienen el carácter de reglas de medición.

La corriente empírica moderna se inicia con Bacon (1561-1626) y llega a su culminación con D. Hume (1771-1776), quien sostiene que todo conocimiento en última instancia procede de la experiencia externa, la cual proviene de los sentidos o experiencia íntima o auto-experiencia. Hume expresa su principio fundamental empirista del siguiente modo: todos los materiales del pensar se derivan de nuestras sensaciones externas o internas, cuando analizamos nuestros pensamientos o ideas veremos que siempre se producen ideas tan simples como eran las copias de sensaciones diferentes. La necesidad de reemplazar el llamado método psicológico de Hume por uno más objetivo, donde en vez de analizar "ideas" habría que analizar "proposiciones", pudo ser presumiblemente el motivo que llevó a exaltar el

método del análisis lógico (Popper, 1982).

El punto de partida de la llamada "Taxonomía numérica" surgió de las ideas de un botánico francés llamado M. Adanson (1763), quien propuso para la elaboración de un sistema clasificatorio darle igual importancia a todos los caracteres observados en las plantas. La doctrina Neoadansoniana proponía asignar a priori el mismo peso a todos los caracteres.

El término "phenetic" fué introducido por Cain y Harrison (1960) con la distinción de los modos de agrupar organismos "phenetic" y "phyletic". Definieron al agrupamiento fenético como "arrangement by overall similarity, based on all available characters without any weighting".

Esta escuela se basa en una serie de principios que fundamentan las clasificaciones biológicas. Las mismas deben efectuarse a partir de un gran número de caracteres, tomados de todas partes del cuerpo, del ciclo vital de los organismos y todos deben tener la misma significación (Crisci y Armengol, 1983).

Los caracteres sean homólogos u homoplásticos se procesan del mismo modo, pues se aplican técnicas numéricas sin tener en cuenta la filogenia. Las clasificaciones dentro de este sistema deben basarse exclusivamente en la similitud fenética y estar libres de inferencias genealógicas. La similitud fenética incluye a la similitud homóloga y homoplástica. Para el feneticismo es imposible llevar a cabo clasificaciones que expresen la filogenia o sean consecuentes con

ella, a causa del desconocimiento de detalles suficientes acerca de la historia evolutiva de la mayoría de los organismos.

Los grupos que así se constituyen lo hacen en base a su similitud global. Esta semejanza puede ser cuantificada utilizando distintos tipos de coeficientes de correlación, asociación o distancia para reconstrucción de una matriz de similitud. De la representación gráfica obtenida a partir de una matriz de similitud con las técnicas de agrupamiento resulta el fenograma. Wiley (1981) coincide con Mayr (1978) en su concepto de fenograma "A diagram (usually a dendrogram) representing degrees of over-all similarity (usually unweighted similarity)". Los fenogramas demuestran las relaciones fenéticas entre los taxa y el agrupamiento se obtiene por los algoritmos tales como el UPGMA (unweighted Pairing group Matching Analysis) y el análisis filogenético no juega ningún papel en su construcción (Baez et al, 1985).

Existen otras técnicas numéricas que no pertenecen a esta escuela taxonómica en particular, aunque son utilizadas por la misma. Además de las técnicas de agrupamiento se utilizan métodos de ordenación.

Uno de los aspectos más importantes que esta escuela pretende, dar a la taxonomía es un sentido empírico y operacional, evitando de este modo subjetividades. El valor de este método ha sido muy discutido y uno de los puntos más atacados de la taxonomía numérica es que separa la especulación filogenética de los procedimientos

tos sistemáticos (de la Sota, 1982).

2.3.f Filogeneticismo.

La Sistemática filogenética o cladista es una disciplina que comprende tres objetivos básicos (Wiley, 1980): 1) Reconstruir el parentesco filogenético (genealogía) de los organismos.

- 2) estudiar la evolución de los caracteres en referencia a tales reconstrucciones.
- 3) producir una clasificación que refleje tales parentescos genealógicos.

Una clasificación filogenética brinda información respecto de la descendencia genealógica y de la evolución de los caracteres. Hennig (1968) en su libro expone una serie de ideas que son principio de grandes debates en sistemática. Estas ideas son:

- 1) Los parentescos que ligan a los organismos extinguidos y vivientes son parentescos genealógicos (de sangre).
- 2) Tales parentescos existen entre individuos, poblaciones y especies.
- 3) Todo otro tipo de parentesco (fenético, genético) son fenómenos correlacionados a la descendencia genealógica con modificación (evolución).
- 4) Los parentescos genealógicos entre poblaciones, especies y taxa superiores puede ser reconstruidos buscando y descubriendo caracteres particulares que documenten estos parentescos.

5) La mejor clasificación general de los organismos es la que refleje exactamente los parentescos genealógicos existentes entre los mismos.

El cladismo es una escuela que ha surgido en estos últimos años y su mayor preocupación es poder representar de modo explícito y sin ambigüedades algún aspecto referido a la filogenia. El aspecto de la filogenia que esta escuela intenta representar es el orden de ramificación (order of branching) (Hull, 1979).

Para la reconstrucción de la filogenia de un grupo de organismos es necesaria la proposición de hipótesis concernientes a la misma. La hipótesis aceptada dentro del cladismo es la de ancestralidad común, que formula que especies tienen un ancestro más cercano común a ellas que a ningún otro taxón.

El método más simple y consistente de poner a prueba las hipótesis filogenéticas desde el punto de vista lógico es el método hipotético deductivo (Gaffney, 1979).

Un grupo monofilético comprenderá unidades básicas de herencia como especie, poblaciones, pool génicos u otras y estas unidades estarán caracterizadas por la presencia de novedades evolutivas denominadas sinapomorfias (Hennig, 1968).

La hipótesis más general de la filogenia de la vida se expresa del siguiente modo: "dos taxa A y B tiene en común un ancestro más cercano no compartido con otro taxón C".

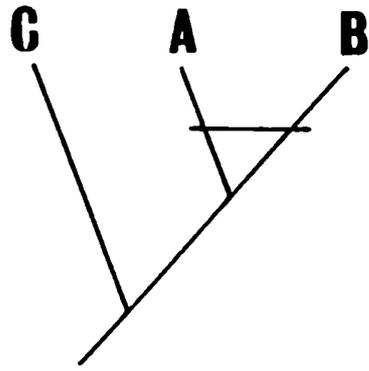


fig. a

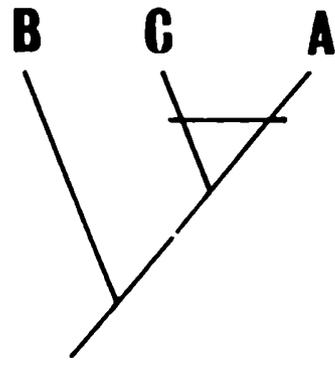
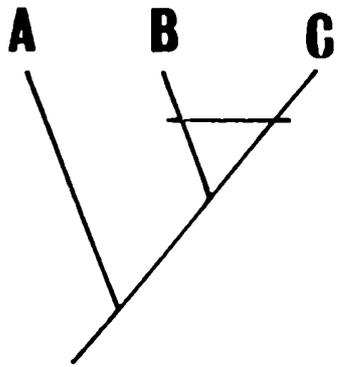


fig. b y c

Para poner a prueba la misma se deberán buscar aquellos caracteres sinapomorfos que deben ser encontrados en A y en cualquier otro taxón excepto B, y caracteres encontrados en B y en cualquier otro taxón excepto A. Si algún carácter de este tipo es encontrado, entonces es falseada la hipótesis de monofilia. En segundo lugar se buscan caracteres en común a A y a B y a ningún otro taxón, si son encontrados, entonces se corrobora la hipótesis (Fig.a) y se falsea las otras alternativas (Fig.b-c).

El primer punto a resolver para iniciar el análisis filogenético es la elección de los caracteres a partir de la evidencia disponible (morfológica, bioquímica, genética, citogenética) y el establecimiento de la polaridad de los mismos. La premisa fundamental del análisis cladístico es que el parentesco es demostrado por los estados de los caracteres derivados compartidos y no por los primitivos compartidos (Reig et al, prensa). Todos los organismos son portadores de caracteres apomorfos (avanzados, derivados) y plesiomorfos (primitivos). Determinar la polaridad de los caracteres es el paso a dar para poder encontrar aquellas apomorfias que pueden ser utilizadas para definir grupos que reflejen las relaciones genealógicas existentes (Nelson, 1978). Existe una serie de posibles criterios para determinar la polaridad de los caracteres, entre ellos figuran el criterio de comparación extra-grupo, criterio ontogenético y criterio intragrupo (commonality principle).

Para la elaboración del cladograma es necesario basarse en los

caracteres apomorfos de un taxón. En este diagrama ramificado cada nodo representa los atributos compartidos por los taxa reunidos en cada uno de éstos (Baez et al. 1985). Para la elección de aquel cladograma que minimice el número de pasos evolutivos posibles se recurre al principio de parsimonia.

El principio de parsimonia o también llamado "navaja de Ockham" constituye una de las ideas básicas en la historia de la explicación científica. La idea establece que entre dos o más soluciones conflictivas a un problema dado, la solución más simple, la que involucra el menor número de pasos lógicos o condiciones auxiliares, debería ser elegida, siendo el resto de los factores iguales (Gaffney, 1979). En este sentido la parsimonia debe ser considerada una regla metodológica. Gaffney opina que este principio es equivalente a la lógica o razón, porque cualquier método que no siga lo expresado antes sería incompatible con cualquier tipo de sistema consistente o predictivo.

Para Popper (1982), dadas dos hipótesis, la más simple es la que tiene mayor contenido empírico. La hipótesis más simple puede ser falseada, si es que se descubre que es falsa, y esto tiene gran importancia para la ciencia, que pretende dejar expuestas sus conjeturas a la más completa contrastación.

Muchos científicos han expresado la convicción de que las leyes básicas de la naturaleza son simples. Otros expresan que la Ciencia intenta dar una descripción económica de la naturaleza una

visión austera del mundo, y que las hipótesis generales que intentan expresar leyes de la naturaleza son expedientes económicos del pensamiento (Hempel, 1981). Todavía no ha sido resuelto de modo satisfactorio el problema de encontrar una justificación unificada respecto de la aplicación del principio de parsimonia. Sin embargo, la parsimonia es de dos tipos: ontológica y metodológica. El hecho de que los cambios evolutivos directos tienen mayor probabilidad de aquellos que ocurren con pasos innecesarios, no indica que la parsimonia sea una ley de la evolución sino un precepto metodológico (Crisci, 1982).

En 1963 Sokal y Sneath consideran que los grupos fenéticos tienen mayor contenido de información (information content) y predicción (predictivity) que los grupos filogenéticos. Los feneticistas sostienen que una clasificación fenética es preferible a una clasificación filogenética debido a que esta última no satisface las consideraciones de la taxonomía fenética (alto contenido y predicción). Farris (1977) advierte que los métodos fenéticos por lo general no producen las mejores clasificaciones juzgadas según el criterio de naturalidad de Gilmour (1961) expresa que las clasificaciones naturales son aquellas cuyos grupos constituyentes describen la distribución de la mayor cantidad de atributos posibles entre los organismos (Farris, 1977). Estas clasificaciones se reconocen en la práctica porque los caracteres de los organismos con frecuencia caen en grupos estrechamente correlacionados. En cuanto a la metodología utili-

zada en la taxonomía fenética y la evolutiva existe mucha diferencia y también es distinta la interpretación de sus clasificaciones. Los métodos filogenéticos de clasificación diferente de los anteriores y generalmente las clasificaciones producidas resultan muy diferentes entre estas tres escuelas, cuando la tasa de cambio evolutivo difiere de la tasa de eventos cladogenéticos. Las clasificaciones filogenéticas pueden ser más naturales, en el sentido de *Gilmour*, que las agrupaciones fenéticas o evolutivas, y *Farris (1977)* concluye que el sistema filogenético es la única elección para un sistema general de referencia en biología. Desde el punto de vista metodológico pareciera ser que el análisis filogenético conduce a clasificaciones de mayor estabilidad que las que se obtienen de la aplicación de las técnicas fenéticas, según estudios de *Mickevich (1978)*; *Mickevich y Johnson (1976)* y *Farris (1977)*.

2.4. Técnicas numéricas utilizadas.

En el análisis de los resultados fueron aplicadas algunas técnicas numéricas propuestas por las distintas escuelas de Sistemática.

Para encontrar las relaciones fenéticas existentes entre los taxa se empleó el fenograma (técnica de agrupamiento), el análisis de coordenadas principales (método de ordenación), el análisis factorial de correspondencia y el "nonmetric Multidimensional Scaling".

Las redes de Prim (Farris, 1970) y red de Wagner (Farris, 1970) fueron utilizadas como modelo preliminar al estudio filogenético. Las hipótesis de parentesco fueron expresadas gráficamente mediante el cladograma.

Para el fenograma se calculó el coeficiente de correlación cofenético y para las redes de Prim, redes de Wagner se halló el "índice de consistencia" (Kluge y Farris, 1969). El índice de consistencia se utiliza para medir el grado de convergencia, paralelismo y / o reversión de un agrupamiento (Kluge y Farris, 1969)

R= sumatoria del estado del carácter numéricamente más alto y el más bajo.

$$C = \frac{R}{L} = \frac{\sum r_i}{\sum l_i}$$

L= longitud total de la red o árbol.

r_i= rango del carácter en base a la

codificación.

l_i = distancia de cada intervalo.

2.4.a Análisis de Coordenadas principales.

El análisis de coordenadas principales (PCORD) es un método de ordenación que produce coordenadas sobre ejes en el espacio Euclideo para un conjunto de individuos u OTUs (término introducido por la escuela feneticista que significa unidad taxonómica operacional) a partir de datos que consisten en asociaciones entre todos los pares de OTUs en un conjunto (Neff y Marcus, 1980).

Se parte de una matriz de asociación que en este caso fue una matriz de distancias inter-OTU. La matriz de similitud es transformada de tal modo que los elementos de los primeros K eigenvectores extraídos de esta matriz pueden ser interpretados como coordenadas del espacio de los OTUs en un espacio de K dimensiones (Rohlf, 1972).

El resultado obtenido del PCORD es un conjunto de coordenadas para los OTUs tal que la distancia cuadrada entre cualquiera de dos OTUs en este nuevo sistema de coordenadas es una función del valor de asociación entre ellos en el conjunto de datos originales. PCORD produce una representación de los OTUs en un espacio multidimensional donde los OTUs son representados por puntos. La representación producida es tal que la distancia para cada par de puntos es cercanamente proporcional a la raíz cuadrada del valor de

la medida de asociación de ese par. De este modo las asociaciones originales están bien representadas por las distancias finales y gran parte de la información se resume en los puntos con los primeros ejes de coordenadas principales.

2.4.b " Non metric multidimensional scaling "

Es una técnica de ordenación útil para ser aplicada cuando no concierne que las distancias entre puntos estén representadas en una correcta proporción, sólo preserva las proporciones relativas (mayor que - menor que) entre los puntos.

Para una matriz de distancias entre OTUs se encuentra una disposición de puntos (donde cada punto representa un OTU) en un espacio de pocas dimensiones, que resume la estructura en los datos originales. La configuración de dicho análisis es la disposición de los puntos o el conjunto de coordenadas que describen dicha disposición de puntos en el espacio.

La orientación de los ejes es arbitraria y la disposición de los puntos uno respecto del otro no será la misma en soluciones de distinta dimensión. El NMDS comienza con una configuración inicial que puede ser obtenida de una solución de Coordenadas Principales para "r" dimensiones. La representación en dos o tres dimensiones se considera altamente preferible (Kruskal, 1964) . Esta técnica provee una representación más precisa para pequeñas distancias entre puntos (Rohlf, 1970).

2.4.c Análisis factorial de correspondencia.

El análisis factorial de Correspondencia es una clase de análisis de componentes principales.

El método tiene como fundamental objetivo la producción de cargas tanto para los OTUs como para las variables, en escalas equivalentes, las cuales pueden ser graficadas juntas.

Este método permite la graficación de las cargas en un solo diagrama de dispersión y de este modo se puede interpretar la asociación de variables y OTUs (Neff y Marcus, 1980).

2.4.d Red de Prim.

Las redes de Prim (Networks) fueron introducidas en biología y aplicadas a la sistemática por Edwards y Cavalli Sforza (1963). Constituyen las aproximaciones más simples a las redes fenéticas entre los taxa. Para la construcción de estas redes no se asumen hipótesis respecto de la dirección de los caracteres (apomorfos-plesiomorfos). En estas redes el conjunto de nodos, N, es idéntico al conjunto de OTUs S. Son aproximaciones a las redes de Wagner (Farris, 1970) donde no se introducen HTUs (hipotetical taxonomic unit) (Farris, 1970), difieren de éstas en solo una unidad de longitud. Estas redes son de gran utilidad en estudios evolutivos y son utilizadas en el análisis preliminar de los datos (Farris, 1970). La red de Prim se computariza del siguiente modo:

- 1) Seleccionar una serie de caracteres.
- 2) Codificar los estados de los caracteres.
- 3) Construir una tabla con los OTUs y los estados de los caracteres codificados (matriz básica de datos).
- 4) Calcular la matriz de similitud, se utiliza el índice de *Manhattan* (*Sokal y Sneath, 1963*).

$$D(A,B) = \sum_{i=1}^n |X(A,i) - X(B,i)|$$

D= Distancia

X(A,i) = estado del carácter i para el OTU A.

n= número de caracteres.

- 5) Construir la matriz de similitud.
- 6) Se elige el par de OTUs que posean el mayor valor de similitud en la matriz de similitud.
- 7) Se unen ambos OTUs en un intervalo igual a la distancia que existe entre los mismos.
- 8) Se busca en la matriz el OTU más cercano a cualquiera de los OTUs que integran la red.
- 9) Se une el nuevo OTU a la red y así sucesivamente hasta que todos los OTUs se integren a la red.

2.4.e Red de Wagner.

Las redes de *Wagner* dan una aproximación a las redes filogenéticas y sirven de base para la construcción de modelos de fi-

logenia a "posteriori" mediante árboles de Wagner (Farris, 1969, 1970). En estas redes no se asumen hipótesis en cuanto a la polaridad de los caracteres. Para la construcción de las mismas se utilizó el método de Nelson y Van Horn (1975), que consiste en una simplificación del método de Farris (1970).

En estas redes no es necesario inferir el ancestro y se construyen introduciendo taxones intermedios hipotéticos entre los OTUs, los HTU, que representan los puntos de ramificación. Los HTU se calculan para cada carácter como la mediana de los estados de los OTUs (o HTU) a los cuales se está conectando. La red de Wagner se constituye del siguiente modo:

- 1) Seleccionar los caracteres.
- 2) Codificar los estados de los caracteres.
- 3) Construir la matriz básica de datos.
- 4) Construir la matriz de similitud, se utiliza el índice de

Manhattan

$$D(A,B) = \sum_{i=1}^n |X(A,i) - X(B,i)|$$

- 5) Hallar en la matriz los dos OTUs que tengan el mayor valor de similitud y conectarlas por un intervalo de la distancia que existe entre los mismos.
- 6) Buscar en la matriz el OTU más cercano a cualquiera de los otros OTUs.
- 7) Unir el OTU al árbol y calcular el intervalo con el cual se une utilizando el índice de avance (Farris, 1970).

$$dB \text{ INT}(C,D) = d(B,C) + d(B,D) - d(C,D) / 2$$

El INT(C,D) es la conexión entre los OTUs (*Sokal y Sneath, 1963*).

- 8) Conectar el OTU a la red por medio de un HTU entre el intervalo y el OTU.
- 9) Conectar de este modo todos los OTUs a la red.

2.4.f Arbol de Wagner.

El método de *Wagner*, por él denominado análisis de la divergencia del plan básico (Groundplan divergence análisis), es también conocido como árbol de *Wagner*. Esta técnica fue desarrollada por *H. Wagner* en 1961 y consiste en determinar las relaciones de parentesco entre los organismos basándose en los caracteres apomorfos de un taxón y unir los taxa en base a grados relativos de apomorfia (*Wiley, 1981*).

En 1969 *Kluge y Farris* desarrollaron un algoritmo para computarizar los árboles de *Wagner*. Este se basa en la aplicación del criterio de parsimonia para obtener el árbol estimativo con el menor número de pasos evolutivos. Existen varios algoritmos y entre ellos el de *Fitch y Margoliash* que también dan una respuesta parsimoniosa, aunque no siempre es la mejor respuesta (*Wiley, 1980*). Los árboles de *Wagner* constituyen las hipótesis de las relaciones filogenéticas de los taxa considerados.

El árbol se forma incorporando los OTUs de a uno a la vez a un árbol que consiste en un solo nodo que es el ancestro (*Farris,*

1970). El ancestro puede ser un hipotético, un extra-grupo. Para construcción del árbol de Wagner se procede del siguiente modo:

- 1) Elegir los caracteres.
- 2) Determinar la polaridad de los caracteres (apomorfos - plesiomorfos).
- 3) Codificar los caracteres.
- 4) Construir la matriz básica de datos.
- 5) Elegir el ancestro.
- 6) Unir el OTU que tenga la menor distancia al ancestro.
- 7) Proceder como en los puntos 7 y 8 de la construcción de la red de Wagner.
- 8) Conectar los OTUs restantes al árbol.

2.5 Análisis de caracteres.

Los caracteres son la única evidencia disponible que puede ser utilizada para hacer un estudio sistemático. Por medio de un análisis adecuado de los mismos se pueden establecer agrupaciones en base a la similitud fenética global (patrística), aplicando la metodología utilizada por la taxonomía numérica. Asimismo se puede establecer la cladogénesis (genealogía), utilizando las técnicas del análisis cladístico.

Los caracteres osteológicos en ciertos grupos de peces tienden a ser conservativos aunque se observan pequeñas diferencias entre individuos de una misma población. Tales diferencias ocurren, y cuando la variabilidad es apreciable, dicho carácter no es considerado para un estudio sistemático.

Los caracteres elegidos son aquéllos en los que no ^{se} observó variabilidad para las muestras estudiadas. Todos fueron tratados de igual modo al carecer de elementos para evaluar si corresponde o reflejan la misma cantidad de cambio genético.

Todos los caracteres empleados son estables al nivel de análisis realizado y los desechados son aquéllos a posteriori no empleados en el análisis cladístico. Se probaron cuatro matrices de datos para este estudio, que fueron construidas con distintos grupos de caracteres. Al tener la información suficiente para hipotetizar el estado de los caracteres se elaboró la matriz N°4 que

podría ser empleada tanto en el análisis fenético como en el cladístico. Inicialmente se analizaron 32 caracteres (matriz N°1) y para la elaboración de la segunda se desecharon los siguientes: poros del tubo óseo que encierra la rama accesoria del canal sensorial superior del infraorbital 3, forma del infraorbital 3, poros del tubo óseo que encierra la rama accesoria del canal sensorial y forma del infraorbital 3, forámenes del opercular, forma de los extremos de las apófisis laterales del paraesfenoides, escotadura lateral externa de la escapula, forma del proceso lateral externo del basipterigio, forma del extremo anterior del ala del basipterigio, habitat de las especies, apófisis subopercular posterior, excavación en el margen superior del interopercular. Esta matriz de 22 caracteres contiene nuevos caracteres que no están en la primera. Dichos caracteres son: muesca posteroventral del premaxilar y proceso articular del premaxilar. Una tercera matriz fue elaborada posteriormente con aquellos caracteres para los cuales se determinó la polaridad. De estos el carácter número de poros del tubo óseo del infraorbital 1 no está comprendido ni en la primera matriz, ni en la segunda. La matriz N°4 fue construida con 18 caracteres algunos de los cuales no están contenidos en ninguna de las matrices anteriores. Dichos caracteres son: basioccipital fenestrado, proyección ventral del nasal en contacto con el lacrimal y extraescapular compuesto por dos elementos. Para estos caracteres se determinó la polaridad; siendo esta la información consistente para las especies en estudio, es la

que se ha tenido en cuenta para las conclusiones finales. Esta matriz fue empleada en las técnicas de agrupamiento y métodos de ordenación elegidos, así como en la elaboración de la red de Prim (Farris, 1970), red de Wagner (Farris, 1970) y el cladograma. Para determinar la polaridad de los caracteres fueron utilizados dos criterios: en algunos casos el ontogenético y en otros el extra-grupo. Se aclara que dentro de los Atherinomorpha están los "aterinoides", (que comprenden a los Atherinidae) que no han sido aún definidos cladísticamente como monofiléticos (Lauder y Liem, 1983). Solo se ha probado la monofilia de los "Atherinomorpha" (Rosen y Parenti, 1981) y se ha establecido que constituyen el grupo hermano de los "Percomorpha" (grupo que tampoco se ha definido como monofilético). Por tanto para hipotetizar los estados de los caracteres dentro de los Atherinomorpha Parenti (1984) sugiere que sean elegidas especies de Percomorpha. Se han utilizado como grupos hermanos especies de acantopterigios primitivos como Holocentrus rufus y dentro de los Percoidae a: Lates stappersi, L. niloticus, Morone, Terapon jarbua, Psammoperca waiqiensi, Muqilloides semifasciatus.

La indefinición del grupo de Atherinoides y desconociéndose aún los parentescos existentes entre ellos se han utilizado algunas de las seis subfamilias reconocidas por Rosen y Parenti (1981). Las especies usadas como grupos hermanos más cercanos de la familia Atherinidae son: Notocheirus hubbsi dentro de los Isonidae, Bedotia geayi dentro de los Bedotidae, y dentro de los Phallostethidae a Phallostethus dun-

ckeri. Dentro de la subfamilia Menidiinae que es considerada por White(1985, p.3) grupo hermano de los Atherinopsinae se utilizan a Menidia menidia, M.berillina, Coleotropis blackburni , dentro de la subfamilia Taeniomembrasinae a Atherinomorus stipes.

Tentativamente también se ha utilizado como extra-grupo a los Cyprinodontidae para determinar la polaridad de aquellos caracteres que involucran el número de poros del tubo óseo que encierra a los canales sensoriales en ciertos huesos. Como en general no existen datos al respecto, y dado que estos caracteres resultan muy estables a nivel específico se determinó de modo tentativo la polaridad de los mismos utilizando dicha familia. Los estados de los caracteres de B.australis fueron tomados de de la Hoz y Tosti-Croce, 1981).

2.5.a Lista de los caracteres empleados en la matriz N°1.

Los 32 caracteres iniciales empleados en la matriz número 1 son los siguientes:

- 1) Tubo óseo que encierra la rama accesoria del canal superior del infraorbital, 3.
- 2) Forma del infraorbital 3.
- 3) Forma del infraorbital 3 y tubo óseo que encierra la rama accesoria.
- 4) Poros del tubo óseo que encierra el canal sensorial del infraorbital 2.
- 5) Tipo de dientes del premaxilar.

- 6) Número de poros del tubo óseo que encierra al canal mandibular del dentario.
- 7) Excavación del margen superior del interopercular.
- 8) Forámenes en el opercular.
- 9) Apófisis subopercular posterior.
- 10) Dientes en el prevomer.
- 11) Dientes en el endopterigoides.
- 12) Boca protractil.
- 13) Mesetmoides dérmico.
- 14) Forma de la cresta supraoccipital.
- 15) Apófisis del basiesfenoides.
- 16) Forma de la hendidura posterior del paraesfenoides.
- 17) Forma de los extremos de las apófisis laterales del paraesfenoides.
- 18) Escotadura lateral externa de la escápula.
- 19) Tipo de sutura entre escápula y coracoides.
- 20) Número de las apófisis anteriores del posttemporal.
- 21) Longitud del proceso anterior interno del basipterigio.
- 22) Forma del proceso lateral externo del basipterigio.
- 23) Forma del extremo anterior del ala del basipterigio.
- 24) Grado de desarrollo de las hemapófisis de las vértebras caudales.
- 25) Número de epurales.
- 26) Urodérmal.

- 27) Foramen determinado por la espina neural del centro preural 11.
- 28) Tamaño de la escama.
- 29) Forma del borde expuesto de la escama.
- 30) Tipo de habitat de las especies.
- 31) Posición del origen de la dorsal.
- 32) Membrana entre las aletas pélvicas.

2.5.b Lista de caracteres empleados en la 2ª matriz.

- 4) Poros del tubo óseo que encierra el canal sensorial principal del infraorbital 2.
- 5) Tipo de dientes del premaxilar.
- 6) Número de poros del tubo óseo que encierra el canal mandibular del dentario.
- 10) Dientes en el prevómer.
- 11) Dientes en el endopterigoides.
- 12) Boca protractil.
- 13) Mesetmoides dérmico.
- 14) Forma de la cresta supraoccipital.
- 15) Apófisis del basiesfenoides.
- 16) Forma de la hendidura posterior del paraesfenoides.
- 20) Número de las apófisis anteriores del posttemporal.
- 21) Forma del preceso anterior interno del basipterigio.
- 24) Grado de desarrollo de las hemapófisis de las vértebras caudales.

- 25) Número de epurales.
- 26) Urodermal.
- 27) Foramen determinado por la espina neural del centro preural 11.
- 28) Tamaño de la escama.
- 29) Forma del borde expuesto de la escama.
- 31) Posición del origen de la primera dorsal.
- 32) Membrana que une a las aletas pélvicas.
- 33) Muesca posteroventral del premaxilar.
- 34) Proceso articular del premaxilar.

2.5.c Lista de caracteres empleados en la 3' matriz.

- 4) Poros del tubo óseo que lleva al canal sensorial principal del infraorbital 2.
- 5) Tipo de dientes del premaxilar.
- 6) Número de poros del tubo óseo que lleva al canal mandibular del dentario.
- 10) Dientes en el prevómer.
- 11) Dientes en el endopterigoides.
- 13) Mesetmoides dérmico.
- 14) Forma de la cresta supraoccipital.
- 19) Tipo de sutura entre escápula y coracoides.
- 22) Forma del proceso lateral externo del basipterigio.
- 24) Grado de desarrollo de las hemapófisis de las vértebras caudales.

- 25) Número de epurales.
- 33) Muesca posteroventral del premaxilar.
- 34) Proceso articular del premaxilar.
- 35) Número de poros del tubo óseo del infraorbital I.

2.5.d Lista de caracteres empleados en la 4ª matriz.

- 4) Números de poros del tubo óseo que encierra al canal sensorial principal del infraorbital 2.
- 5) Tipo de dientes del premaxilar.
- 6) Número de poros del tubo óseo que encierra al canal mandibular del dentario.
- 8) Forámenes en el opercular.
- 10) Dientes en el prevómer.
- 11) Dientes en el endopterigoides.
- 13) Mesetmoides dérmico.
- 14) Forma de la cresta supraoccipital.
- 19) Tipo de sutura entre escápula y coracoides.
- 22) Forma del proceso lateral externo del basipterigio.
- 24) Urosoma.
- 25) Número de epurales.
- 33) Muesca posteroventral del premaxilar.
- 34) Proceso articular del premaxilar.
- 35) Número de poros del tubo óseo que encierra al canal sensorial del infraorbital I.

- 36) Basioccipital fenestrado.
- 37) Proyección ventral del nasal en contacto con el lacrimal.
- 38) Extraescapular compuesto por dos elementos.

2.5.e Análisis de los caracteres para los cuales no se determinó la polaridad.

BOCA PROTRACTIL. (FIG. N°1).

El mecanismo de protractilidad de la mandíbula superior de los Acanthopterigios según Schaeffer y Rosen (1961) consiste en ligamentos rostrales cruzados que van desde el autopalatino izquierdo y el autopalatino derecho a las cabezas de los premaxilares derecho e izquierdo respectivamente. La presencia de estos ligamentos junto con un par de ligamentos etmomaxilares o N° XI (Stiassny, 1985) es propia de los Acanthopterigios. Sin embargo los Atherinomorpha carecen de ligamentos rostrales cruzados, por lo que el movimiento anterior de los premaxilares está limitado por el contacto con el maxilar (Parenti, 1981). Dentro del grupo de los "Atherinoides" para los géneros Atherina, Melanotaenia y Aplocheilus Alexander (1967) cita la presencia del ligamento etmomaxilar o N° XI (Stiassny, 1985) que se halla ausente en los Austromenidia, Austroatherina y Odontesthes. Este ligamento está presente en Basilichthys y no se conecta al palatino (Dyer, com. per.). Otras conexiones son mencionadas por Alexander como frecuentes en los "Atherinoides": una

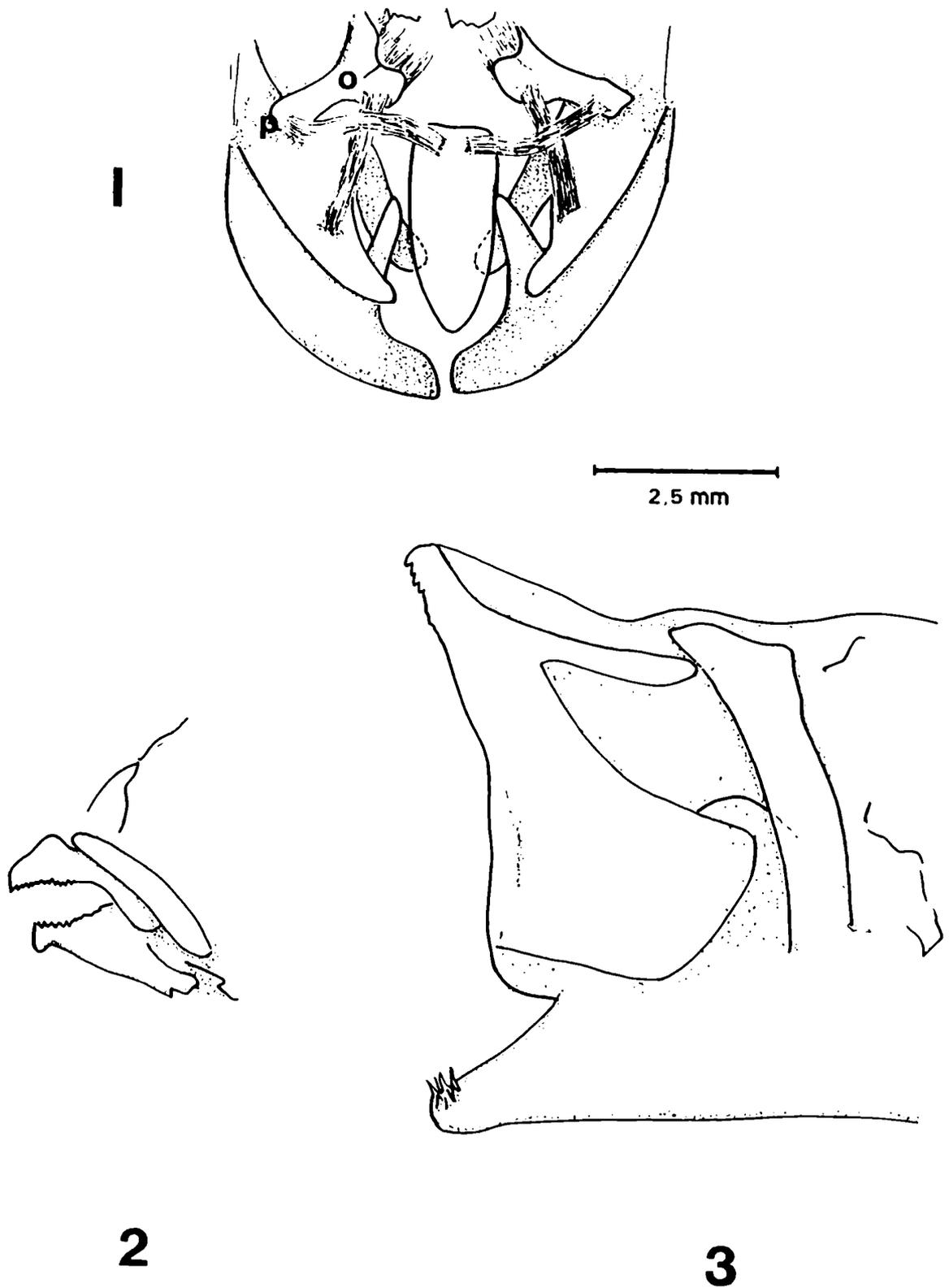


Fig. 1. Mecanismo de apertura de la boca. 1 = vista dorsal de ligamentos en *A. nigricans*. o = ligamento palato-maxilar, p = ligamento palato-rostral, 2 = *B. australis*, boca no protráctil (tomado de De la Hoz et al., 1981), 3 = *A. incisa*, boca protráctil (Piacentino, 1981).

va del vómer al cartilago rostral y otra del cartilago etmoidal al cartilago rostral. En las especies de boca protractil estos ligamentos no existen. El cartilago rostral en estas especies, es alargado, se une por medio de fibras de conectivo a los palatinos y se encuentra entre las apófisis ascendentes del premaxilar. Los ligamentos presentes en: Austromenidia hatcheri, A.nigricans, A.smitti, Austroatherina incisa, Odontesthes rex, O.bonariensis, O.argentinensis, O.peruqiae, A.regia son el palato rostral y palatomaxilar anterior. Estos ligamentos junto con el cartilago rostral y los huesos de la región etmoidal estan involucrados en el mecanismo de apertura de boca. Este consiste en el deslizamiento anterior de los procesos ascendentes del premaxilar por entre los maxilares, desplazándose así anterodorsalmente. En Basilichthys existe un premaxilar laminar, con extremo anterior en forma de un proceso único, ancho y redondeado que representa los procesos ascendente y articular (Dyer com.per.). La ausencia de proceso ascendente angosto y alargado indica la ausencia de protractilidad (Rosen, 1964) (Alexander, 1967) (De la Hoz y Tosti-Croce, (1981).

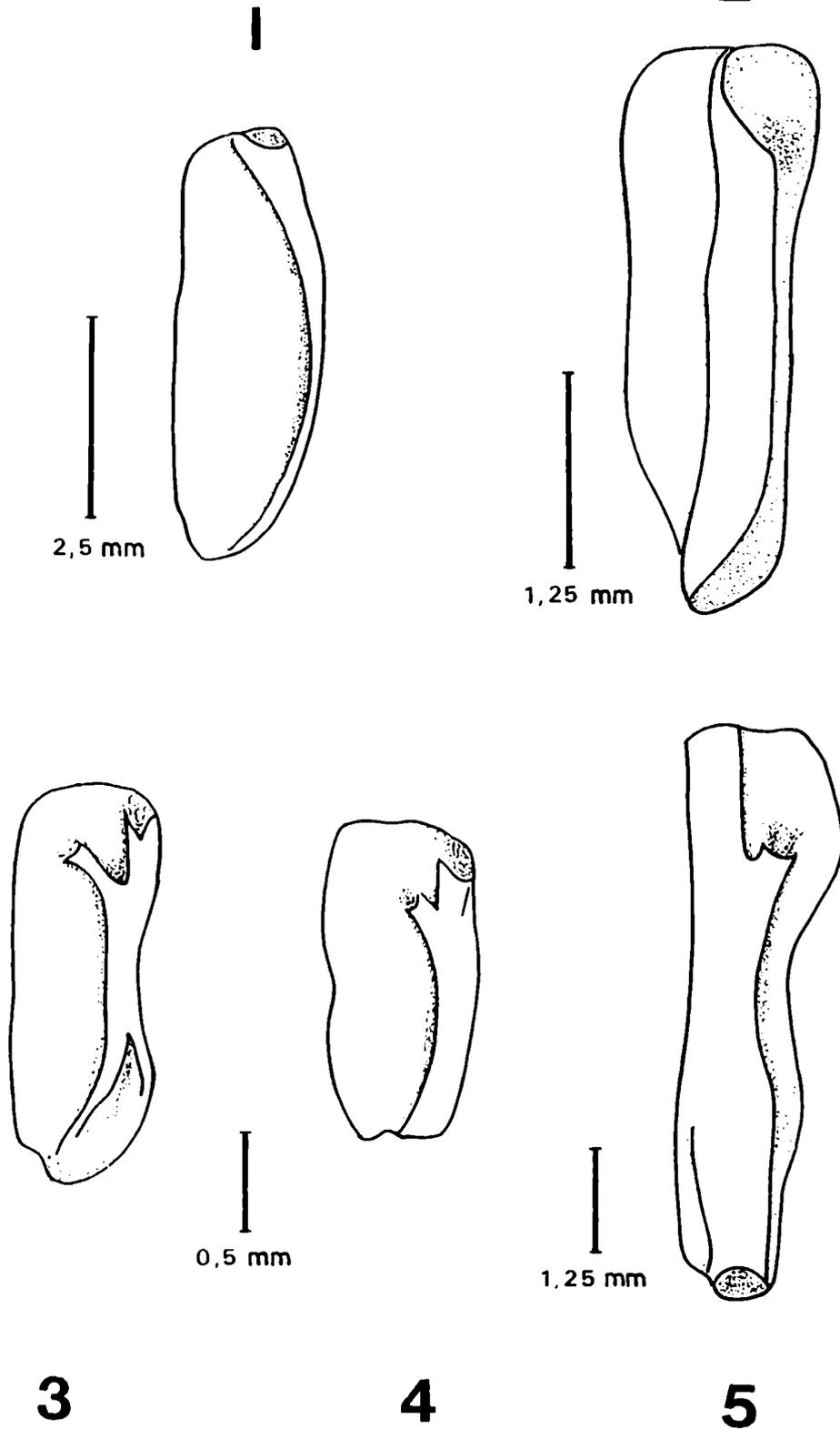


Fig. 2. Hueso infraorbital 3. *A.nigricans*, 2 = *O.perugiae*, 3 = *O.rea* 4 = *A.incisa*, 5 = *A.hatcheri*.

SERIE INFRAORBITAL. INFRAORBITAL 3. RAMA ACCESORIA DEL TUBO OSEO QUE ENCIERRA AL CANAL SENSORIAL SUPERIOR DEL INFRAORBITAL 3. FORMA DEL INFRAORBITAL 3. (FIG. N'2).

Las especies de Atherinidae A.nigricans, A.hatcheri, O.peruqiae, O.argentinensis, O.bonariensis, A.smitti, A.incisa, O.rex, A.regia y B.australis presentan tres huesos en la serie infraorbital. Rosen (1964) cita para esta familia la presencia de dos infraorbitales y para los Melanotaenidae la presencia de tres huesos, planteando que ha habido una reducción en el número de infraorbitales en la primera.

El infraorbital 3 es postocular en todas las especies y presenta forma plana o curva. La forma en A.hatcheri, A.nigricans y B.australis es plana y en las otras especies es curva.

El canal sensorial se encuentra alojado en un tubo en el margen lateral externo del hueso en A.nigricans, O.peruqiae, A.smitti, B.australis y O.bonariensis. En cambio en las especies restantes el canal principal constituye un tubo en el margen lateral externo que presenta una pequeña rama accesoria interna y paralela al canal principal.

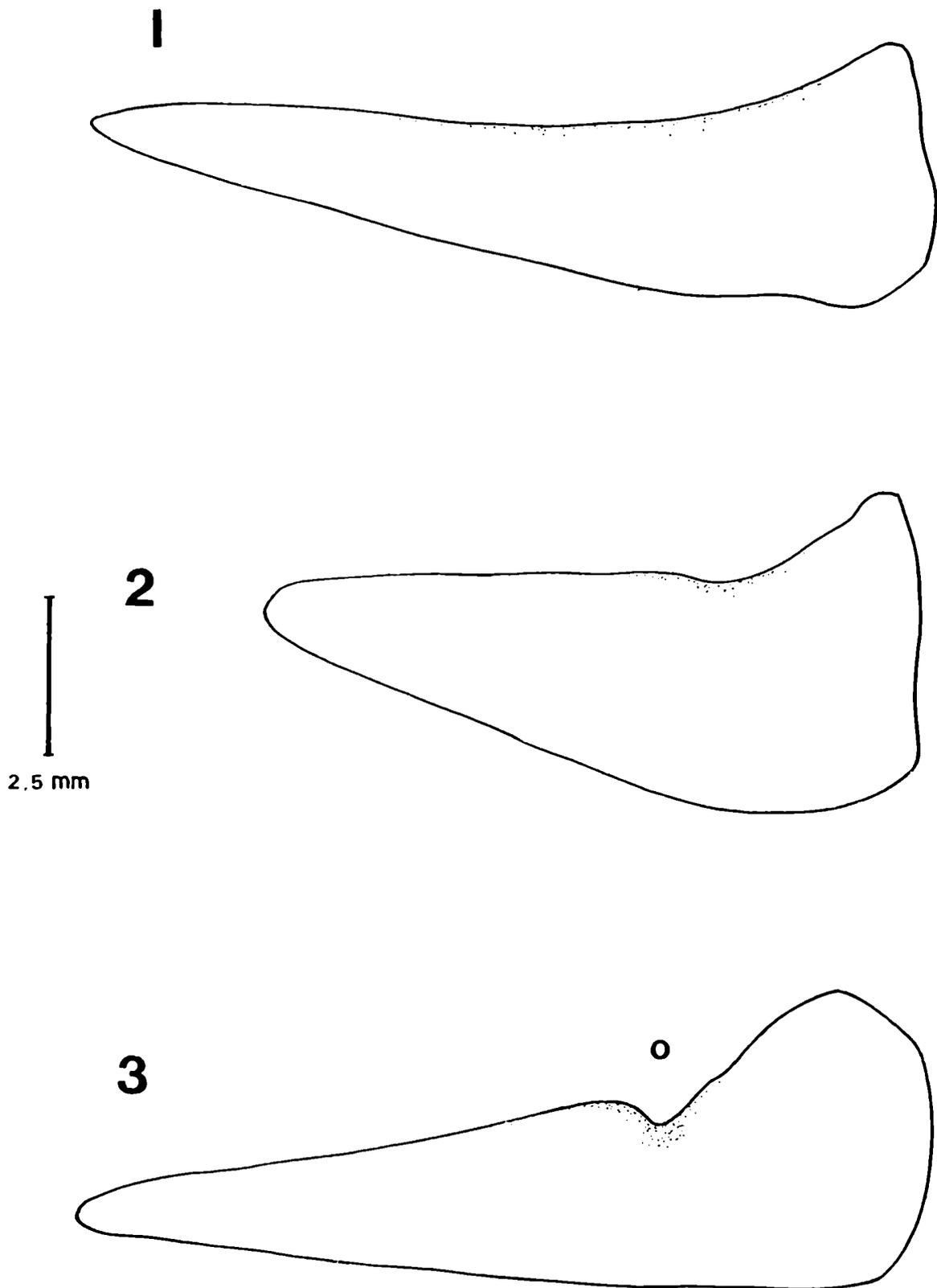


Fig. 3. Hueso Interopercular. 1 = A. incisa, 2 = O. bonariensis, 3 = O. perugiae, o = excavación dorsal.

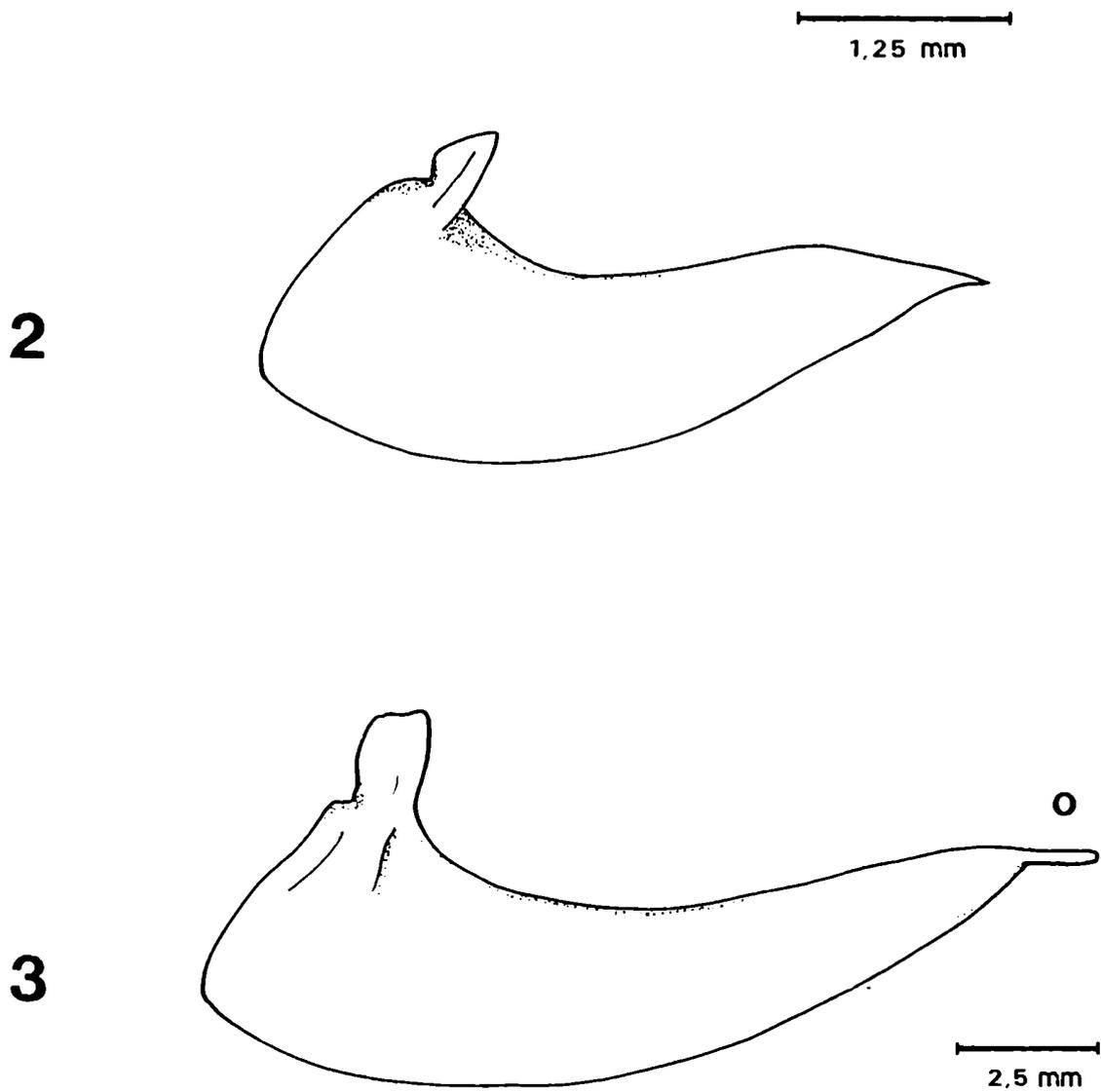


Fig. 4. Hueso Subopercular. 1 = A.hatcheri, 2 = O.bonariensis, 3 = O.perugiae, o = apófisis subopercular posterior.

ESCOTADURA DEL MARGEN SUPERIOR DEL INTEROPERCULAR. (FIG. N°3).

El interopercular es uno de los huesos que constituyen la serie opercular. Es plano, de forma subtriangular y constituye parte del borde inferior del aparato opercular junto con el subopercular. Contacta anteriormente a la cara interna del preopercular y el extremo posterior con la cara anterior externa del subopercular. En las especies B.australis, O.peruqiae, O.argentinensis, el interopercular presenta una escotadura en su margen dorsal. En las especies A.hatcheri y A.incisa dicha escotadura está ausente y en A.nigricans, A.smitti, O.rex, A.reqia y O.bonariensis está relativamente poco marcada.

APOFISIS SUBOPERCULAR POSTERIOR. (FIG. N°4).

El subopercular forma parte de la serie opercular; es un hueso plano con forma de hoz, transparente y constituye el borde posteroinferior de la tapa opercular. Su extremo anterior presenta forma subtriangular y se proyecta dorsalmente. Es interno al opercular y cubre externamente parte del extremo posterior del interopercular. En las especies O.peruqiae, O.rex, O.argentinensis, el subopercular se prolonga posteriormente en una apófisis. Las especies A.hatcheri, A.nigricans, A.smitti, A.incisa, A.reqia, O.bonariensis y B.australis no presenta apófisis subopercular posterior.

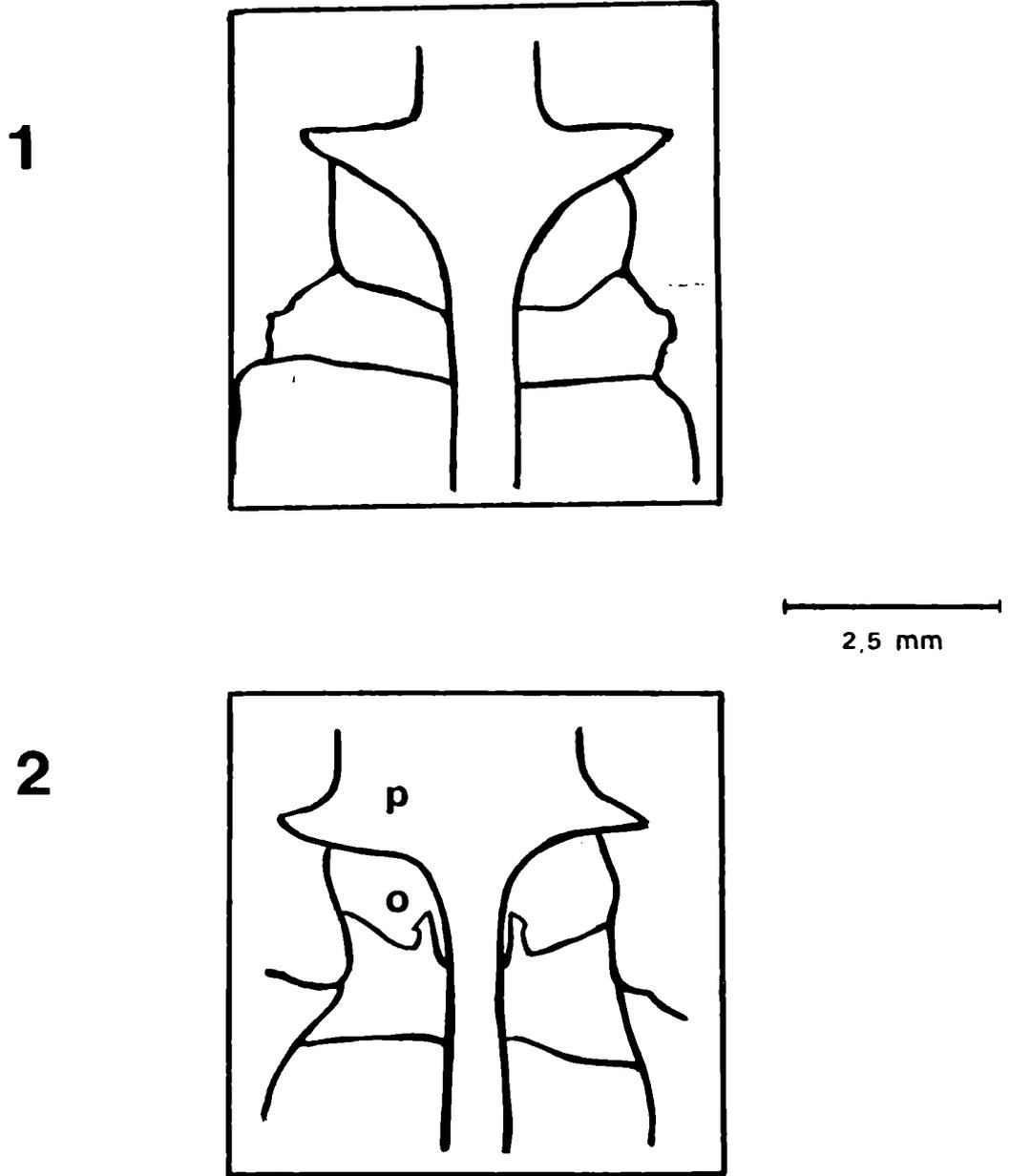


Fig. 5. Cráneos Basiesfenoides. 1 Q. Argentinensis,
A. nigricans, apófisis del Basiesfenoides, p
paracranoides, vista ventral.

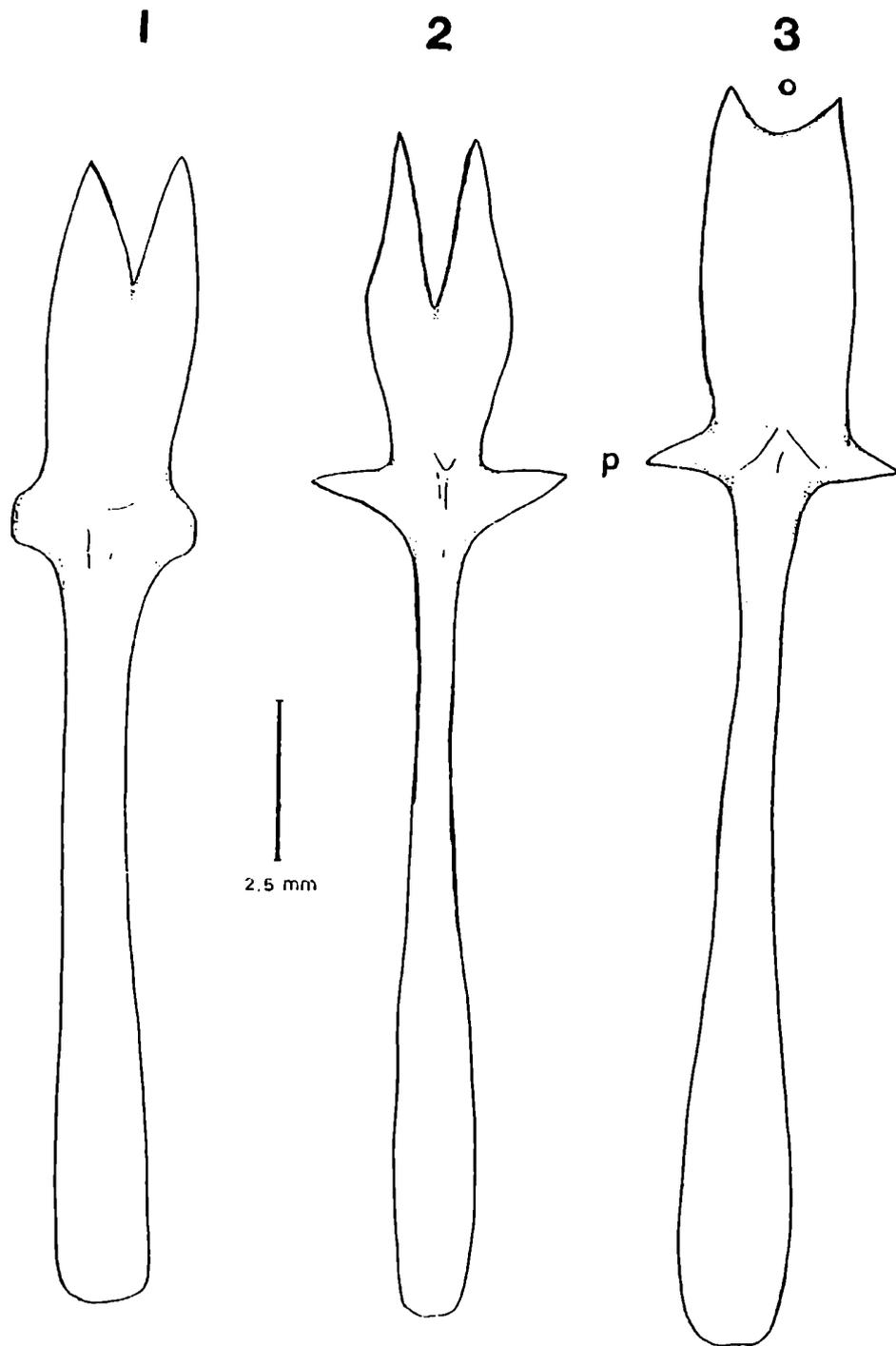


Fig. 8. Iliofemoralis. 1 = Q. bonariensis, 2 = Q. rex, 3 = Q. regia, o = hendidura posterior, p = apófisis lateral.

APOFISIS DEL BASIESFENOIDES. (Fig. N°5).

El basiesfenoides forma parte del neurocráneo constituyendo la pared anterior de la cavidad craneal. Es pequeño y se articula internamente con el paraesfenoides y externamente con el proótico y pleuroesfenoides. En las especies A.hatcheri, A.nigricans, O.peruqiae, A.smitti, O.rex, A.regia presenta dos cortas apófisis ventrales dirigidas posteriormente al paraesfenoides. En las especies O.argentinensis, O.bonariensis, A.incisa y B.australis la apófisis está ausente.

FORMA DEL EXTREMO POSTERIOR DEL PARAESFENOIDES. FORMA DE LOS EXTREMOS DE LA APOFISIS LATERALES DEL PARAESFENOIDES. (FIG. N°6).

El paraesfenoides dérmico, mediano, tapiza ventralmente la base del neurocráneo. Es largo, angosto y se extiende posterolateralmente formando dos apófisis ascendentes que se articulan a los proóticos respectivos. Se extiende posteroventralmente al proótico y basioccipital. Su extremo posterior se divide en dos apófisis laterales que determinan una "V" en las especies A.hatcheri, A.nigricans, O.rex, O.bonariensis, O.argentinensis y B.australis. En las especies A.regia y A.incisa las apófisis determinan una "U" y en las especies O.peruqiae y A.smitti presentan una forma intermedia.

Los extremos de las apófisis laterales finalizan en punta en A.hatcheri, O.nigricans, O.rex, A.regia y O.argentinensis ; en

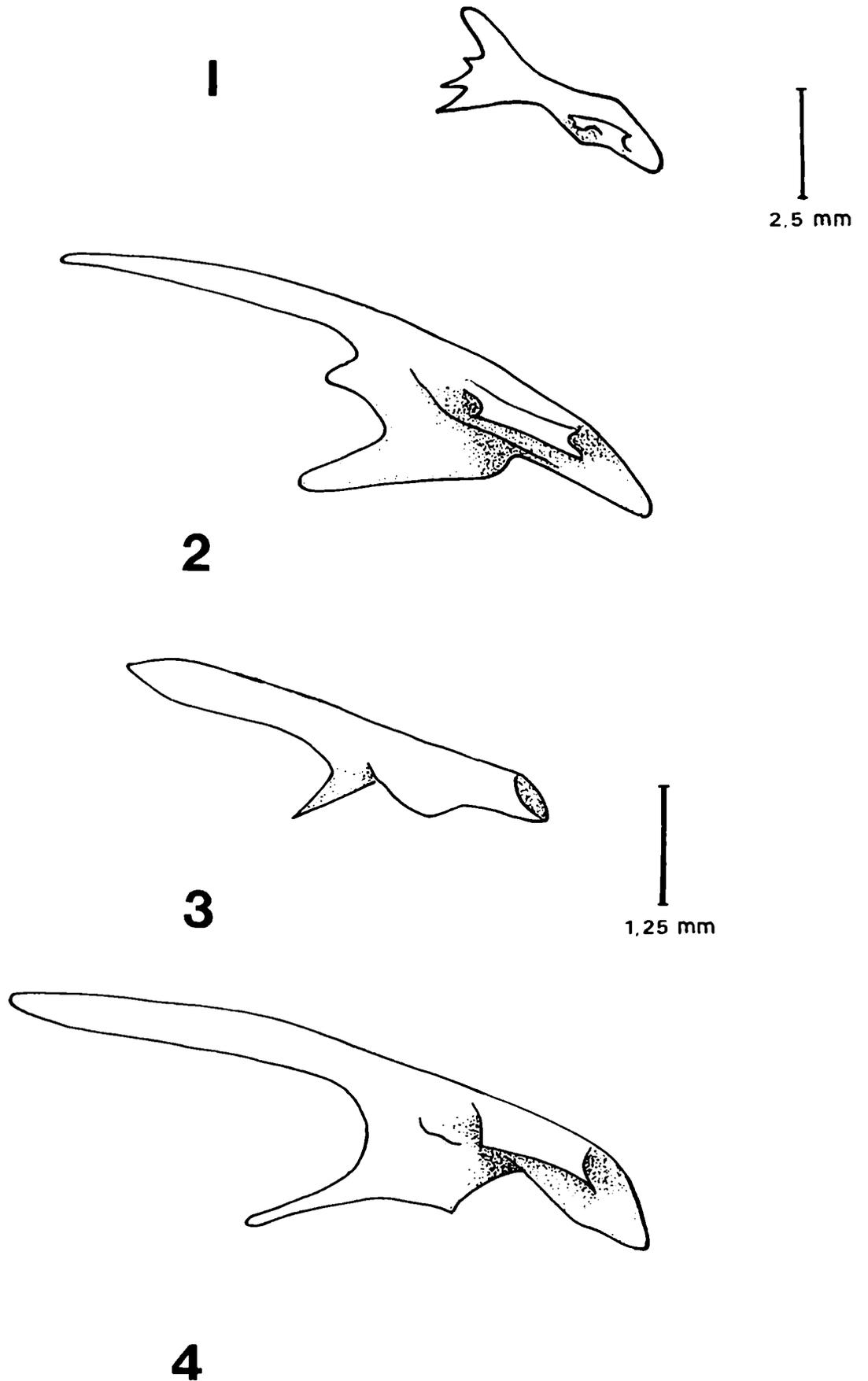


Fig. 7. Hueso Posttemporal. 1 = B.australis (tomado de De la Hoz et al., 1981), 2 = A.hatcheri, 3 = O.argentinensis, 4 = O.peruigiae.

las especies restantes no finalizan en punta.

NUMERO DE APOFISIS ANTERIORES DEL POSTEMPORAL. (FIG. N°7).

El postemporal constituye parte de la cintura escapular, contacta anteriormente con el epiótico y pterótico a través de sus apófisis anteriores y su extremo posterior es dorsal al supracleitoro.

Presenta dos apófisis en B.australis y una en A.nigricans, O.rex, A.incisa, O.bonariensis y A.regia. Las especies A.hatcheri, A.smitti y O.argentinensis carecen de apófisis. La región posterior del hueso está surcada por el tubo óseo que lleva al canal temporal sensorial ; este presenta un poro anterior y otro posterior.

FORMA DEL EXTREMO ANTERIOR DEL ALA DEL BASIPTERIGIO. LONGITUD DEL PROCESO POSTERIOR INTERNO DEL BASIOTERIGIO. (FIG. N°8).

Los basipterigios constituyen el sostén de la aleta pélvica. Se articulan mesialmente, presentan forma triangular y tienen los procesos anterior interno y posterior interno bien desarrollados.

El proceso anterior interno en A.hatcheri, A.nigricans, O.perugiae, O.argentinensis, O.bonariensis, O.rex, A.regia y A.incisa es corto, mientras que en la especie A.smitti es largo.

El extremo anterior del ala del basipterigio finaliza en

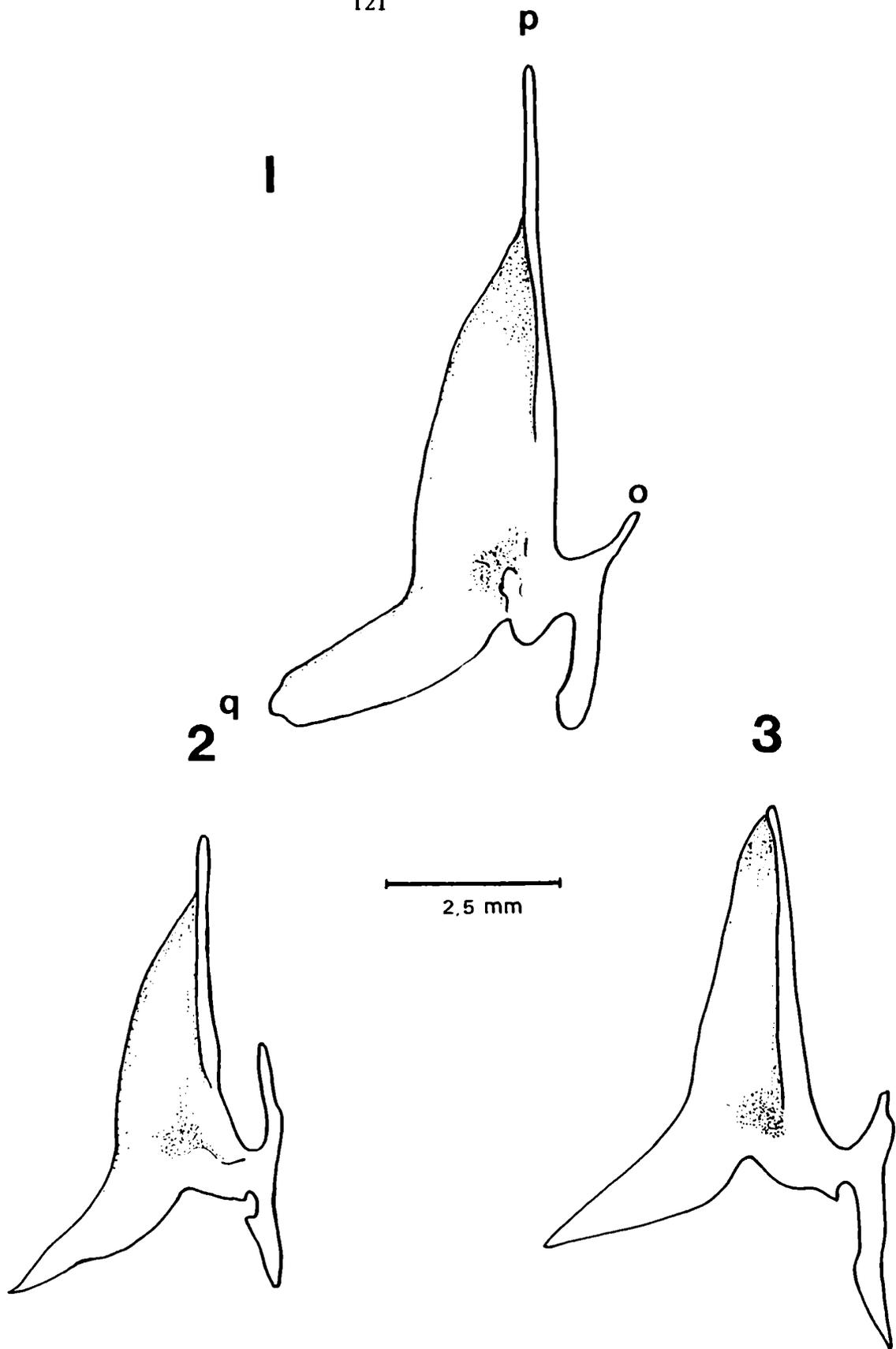


Fig. 8. Hueso Basipterigio. 1 = O. perugiae, 2 = Arsmitti, 3 = O. argentinensis, o = proceso anterior interno, p = extremo anterior, q = extremo lateral externo.

punta en Q.peruqlae, A.smitti y A.incisa y en las especies restantes en forma redondeada.

2.5.f Análisis de los caracteres para los cuales se determinó la polaridad.

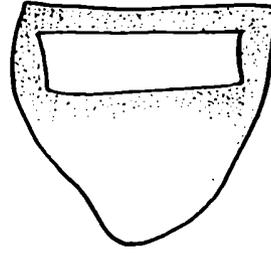
FORMA DEL PROCESO LATERAL EXTERNO DEL BASIPTERIGIO. (FIG. N'8).

El proceso lateral externo del basipterigio finaliza en una punta única en A.hatcheri, A.smitti, Q.rex, Q.argentinensis, A.incisa en cambio en Q.peruqlae el extremo es truncado. Las especies restantes presentan el extremo redondeado. Dentro de la familia Isonidae Notocheirus hubbsi presenta al igual que Atherinomorus stipes de la subfamilia Taeniomembrasinae el extremo truncado y de contorno irregular. Utilizando estas especies como extragrupo se postula como condición generalizada la presencia de un proceso lateral externo con extremo no finalizado en punta y como condición derivada cuando finaliza en punta.

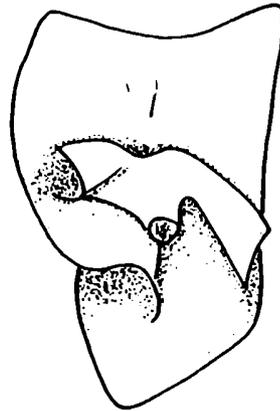
Primitivo == extremo lateral externo del basipterigio truncado.

Derivado == extremo lateral externo del basipterigio finalizado en punta.

1

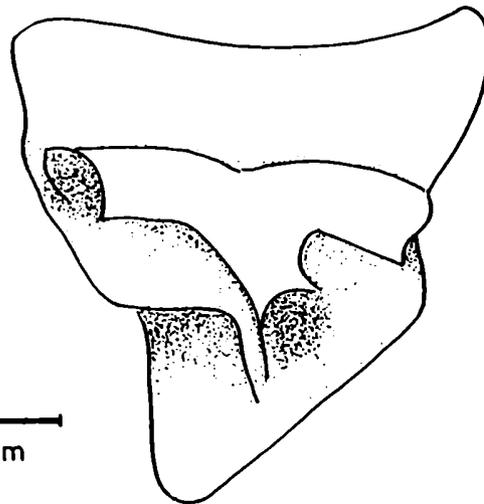


2



2.5 mm

3



1.25 mm

Fig. 9. Hueso Infraorbital 1. 1 = *B. australis* (tomado de la Hoz et al., 1981), 2 = *A. smitti*, 3 = *O. perugiae*.

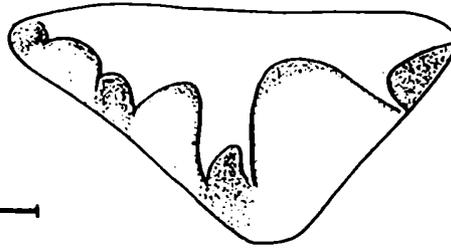
**POROS DEL TUBO OSEO QUE ALOJA AL CANAL SENSORIAL DEL INFRAORBITAL 1.
(FIG. N°9).**

El infraorbital 1 presenta contorno irregular es ventral al nasal y dorsal al infraorbital 2. El margen dorsal del mismo constituye un tubo que aloja al canal sensorial. La rama principal del canal lleva un poro anterior y otro posterior, perpendicular al canal existe un túbulo accesorio corto con un poro terminal. Como en general la información respecto de los poros del canal sensorial es escasa, y resulta importante variación en el número de los mismos pues es un caracter estable en las especies estudiadas, se utiliza tentativamente a los Cyprinodontiformes como extragrupo. Parenti (1981) considera como estado primitivo del caracter el mayor desarrollo de los poros. Por lo tanto se postula para este caracter como condición derivada la reducción en el número de los poros. La especie B. australis presenta un canal principal con dos poros (De la Hoz y Tosti-Croce, 1981), mientras que el resto de las especies presenta un canal principal con un túbulo accesorio y tres poros.

Primitivo == Presencia de tres poros.

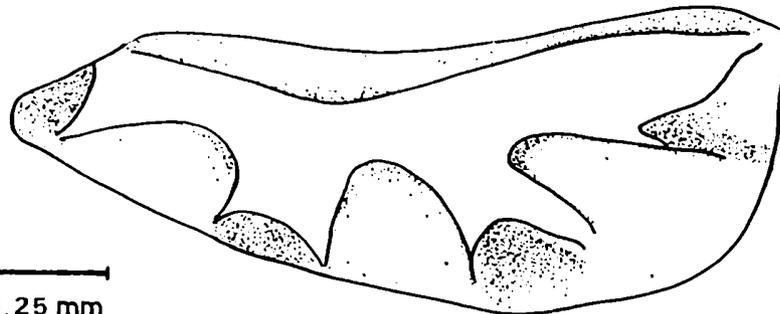
Derivado == Presencia de dos poros.

2



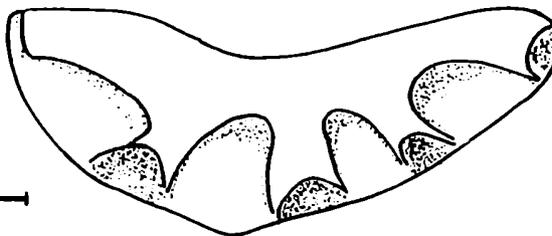
2,5 mm

3



1,25 mm

4



2,5 mm

Fig. 10. Hueso Infraorbital 2. 1 = *B.australis* (tomado de De la Hoz y Tosti-Croce, 1981), 2 = *A.nigricans*, 3 = *O.perugiaae*, 4 = *Q.rex*.

**POROS DEL TUBO OSEO QUE ALOJA AL CANAL SENSORIAL DEL INFRAORBITAL 2.
(FIG. N°10).**

El infraorbital 2 presenta difusamente una forma triangular, se articula anteriormente con el infraorbital I y es ventral al ojo. Su margen dorsal está surcado por el tubo óseo que aloja al canal sensorial principal y perpendicularmente al mismo existen túbulos accesorios. Q.rex, Q.bonariensis y Q.argentinensis presentan tres túbulos accesorios y cinco poros. En A.hatcheri, Q.peruqiae, A.nigricans, A.smitti, A.regia y A.incisa hay dos túbulos accesorios y cuatro poros. En cambio en B.australis hay un canal principal único y dos poros (De la Hoz y Tosti-Croce, 1981). Como resulta insuficiente la información existente respecto del sistema de poros del canal sensorial para esta subfamilia y representa un carácter estable para las especies estudiadas se ha recurrido a los pocos datos presentados para los Cprinidontiformes. Parenti (1981) considera como estado primitivo el mayor desarrollo de los poros para este grupo. Se postula tentativamente como estado primitivo el mayor número de los poros y como condición derivada la reducción de los mismos.

Primitivo == Presencia de cinco poros.

Derivado == Presencia de número menor a cinco poros.

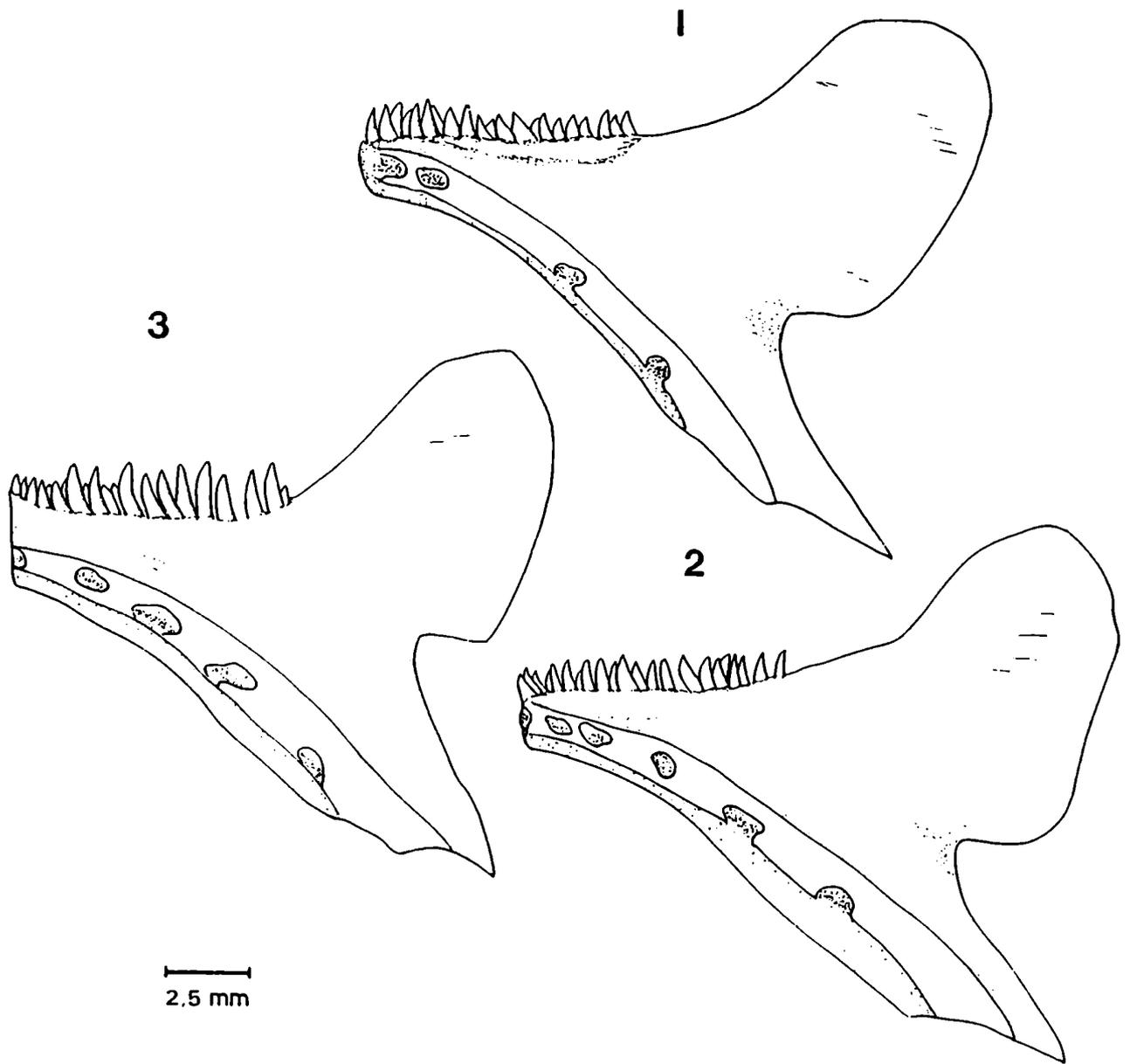


Fig. 11. Hueso Dentario. 1 = A.hatcheri, 2 = O.argentinensis, 3 = O.bonariensis.

**POROS DEL TUBO ÓSEO QUE ENCIERRA EL CANAL MANDIBULAR DEL DENTARIO.
(FIG. N°11).**

El dentario presenta su extremo anterior angosto y se ensancha posteriormente dividiéndose en un ancha apófisis coronoides dorsal de contorno redondeado. Ventralmente presenta una apófisis angosta y finalizada en punta. El borde anterodorsal del hueso presenta dientes unicuspidados, de igual tamaño distribuidos desordenadamente y en dos hileras. La región ventral del hueso presenta un tubo óseo que aloja al canal sensorial mandibular. En B. australis el tubo óseo presenta cuatro poros, (De la Hoz y Tosti-Croce, 1981), en A. nigricans, A. smitti y Q. rex presenta cinco poros; en A. regia, A. hatcheri y A. incisa existen seis; en Q. bonariensis, Q. argentinensis y Q. perugiae existen siete poros. Dada la escasa información respecto del desarrollo de los poros del sistema sensorial y la carencia de un desarrollo ontogénético que pueda evidenciar como es la evolución del carácter, hemos utilizado como extragrupo lo expuesto por Parenti (1981) para los Cyprinodontiformes. Como una consecuencia de la variabilidad dentro del sistema sensorial (Parenti, 1981) es usualmente considerado como estado generalizado para una especie o género el mayor desarrollo de los poros. Tentativamente y dada la inexistencia de otro tipo de datos para este carácter, el cual es consistente para cada una de las especies analizadas, se postula como condición plesiomorfa el mayor desarrollo del número de poros.

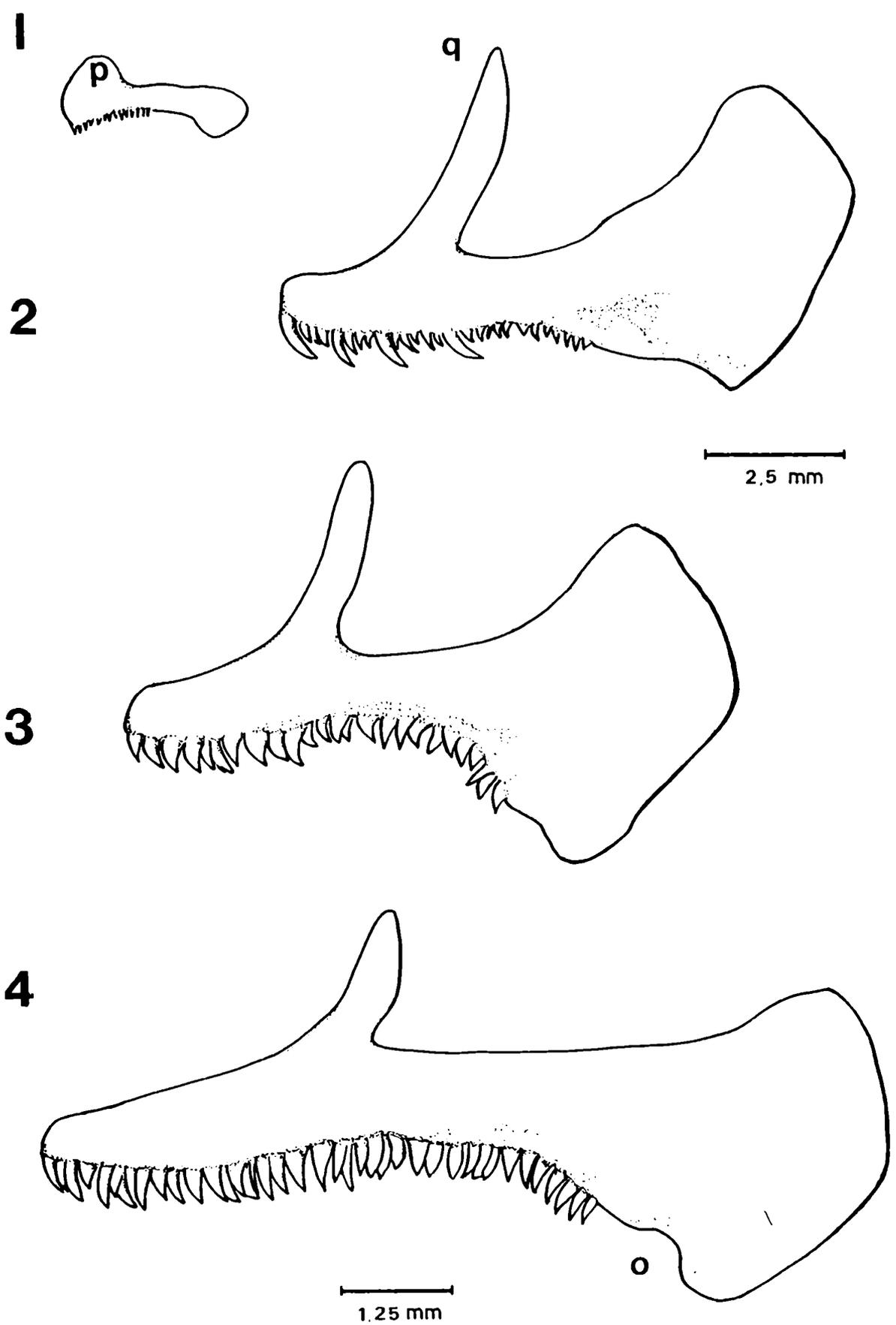


Fig. 12. Hueso Premaxilar. 1 = B. australis (tomado de De la Hoz et al., 1981), 2 = A. incisa, 3 = A. hatcheri, 4 = O. perugiae, o = muesca posteroventral, p = proceso articular, q = proceso ascendente.

Como condición derivada se propone la reducción en número de los mismos.

Primitivo == Presencia de siete poros.

Derivado == Presencia de cuatro poros.

PROCESO ARTICULAR DEL PREMAXILAR. (FIG. N'12).

Los premaxilares constituyen la parte superior de la boca, en las especies de boca protractil cuando esta se abre los huesos se extienden anteriormente deslizando sus apófisis ascendentes entre los maxilares. Del extremo anterior del hueso se proyecta posterodorsalmente una apófisis ascendente angosta y larga en todas las especies excepto en B. australis donde la apófisis ascendente y el proceso articular presentan un proceso único, corto y redondeado (Dyer, Com. per.). El hueso se ensancha posteriormente y presenta dientes cónicos y unicuspidados en los adultos de todas las especies. Los dientes se insertan de modo desordenado en dos o más hileras. En los Acantopteriogios (Neoteleostei) constituye un patrón general la presencia de un proceso ascendente y articular en el premaxilar (Rosen, 1973). Dentro de los percoidei podemos mencionar a Lates stappersi, I. niloticus, Greenwood, 1976), Morone (Stiassny, 1985), Terapon jarbua (Vari, 1978) y Holocentrus rufus (Parenti, 1984) que presentan ambos procesos. La presencia de ambos procesos fue discutida (1966) por varios autores, siendo Greenwood quien expresara la ausencia de

un verdadero proceso ascendente del premaxilar en los Atherinomorpha. Alexander (1967) describió para el mismo grupo la presencia de un proceso ascendente y la ausencia de un proceso articular. Rosen (1964) expresa que ambos procesos existen en algunos Atherinomorpha primitivos y que el proceso articular se reduce o pierde en los miembros más derivados del grupo. Considerando para la comparación extragrupo las especies mencionadas y sobre la base de lo expuesto se postula como condición primitiva la presencia de proceso articular y su ausencia como condición derivada.

Primitivo == Presencia de proceso articular.

Derivado == Ausencia de proceso articular.

TIPO DE DIENTES DEL PREMAXILAR. (FIG. N°12).

Los dientes del premaxilar de las especies A.nigricans, A.hatcheri, Q.peruqiae, Q.rex, Q.argentinensis, Q.bonariensis, A.smitti, A.regia y B.australis los dientes son uniformes y unicuspidados. Mientras que en A.incisa son subuniformes y la diferente longitud de algunos dientes es muy notoria. Las especies que se utilizan para la comparación extragrupo son Phallosthetus dunckeri (familia Phallosthetidae) que presenta dientes pequeños uniformes y unicuspidados (Parenti, 1984). Dentro de la familia Bedotidae se utiliza a Bedotia gayi que presenta dientes uniformes al igual que Notocheirus hubbsi (Familia Isonidae). También se utiliza a Meni-

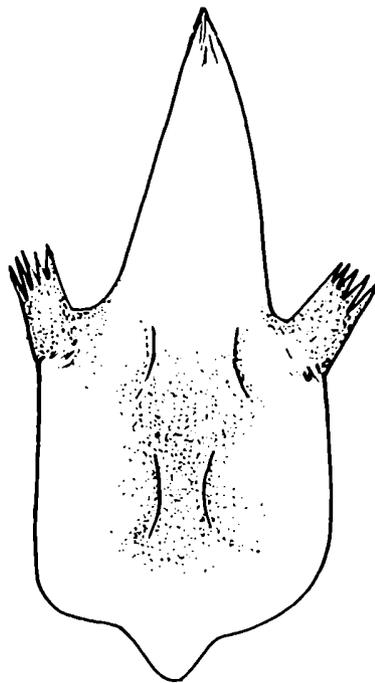
dia berillina de la subfamilia Menidiinae que presenta dientes uniformes (Rosen, 1964). En Atherinomorus atipes (Subfamilia Taeniomembrasinae) y Coleotropis blackburni (Menidiinae) los dientes son pequeños y uniformes (Ruiz y Yañes-Arancibia, 1978). Se postula que las especies mencionadas exhiben la condición primitiva, siendo la condición derivada la presencia de dientes subuniformes.

Primitivo == Dientes uniformes.

Derivado == Dientes subuniformes.

MUESCA POSTEROVENTRAL DEL PREMAXILAR. (FIG. N°12).

En el borde posteroventral del premaxilar existe una muesca en Q.peruquiae ausente en A.regia, Q.rex, Q.bonariensis, Q.argentinensis, A.incisa, A.smitti, A.hatcheri, A.nigricans y B.australis (De la Hoz y Tosti-Croce, 1981). Dada la ausencia de desarrollo ontogénico de este caracter que resulta interesante analizar, se ha recurrido a la información disponible dentro de los Cyprinodontiformes. Se utiliza para la comparación extragrupo a Fundulus confluentis (Rosen, 1964). Fundulus diafanus, Oxyzygonectes dowi, Cubanichthys penquellleyi (Parenti, 1981) que presentan muesca posteroventral. Se postula de modo tentativo como condición generalizada del caracter la presencia de muesca posteroventral y como condición derivada su ausencia.



1

2.5 mm

2

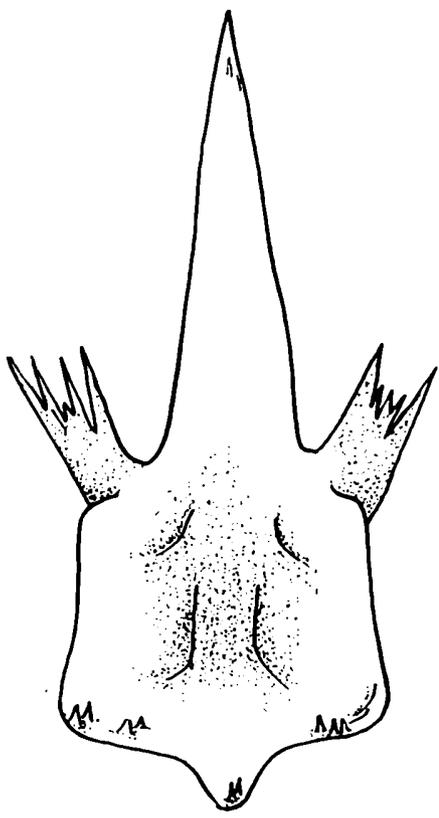


Fig. 13. Hueso vómer vista ventral, 1 = O.bonariensis, 2 = Q.rex.

Primitivo == Presencia de muesca posteroventral del premaxilar.

Derivado == Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar.

DIENTES EN EL PREVOMER. (FIG. N°13).

El prevomer (nomenclatura adoptada de De la Hoz y Tosti-Croce, 1981 y de Rosen, 1964) está ubicado en la parte anteroventral del neurocraneo. La presencia de dientes vomerianos es variable dentro del grupo de especies estudiadas. El vómer es edéntulo en B.australis, (de la Hoz et al, op.cit), A.incisa, A.hatcheri y O.bona-riensis mientras que en las especies A.nigricans, O.peruqiae, A.smiti, O.argentinensis, O.rex y A.regia presentan pequeños dientes.

Para la comparación extragrupo se eligena Phallostethus (Phallostethidae) cuyo prevomer presenta una pequeña placa dentaria. De la subfamilia Taeniomembrasinae a Atherinomorus stipes que presenta pequeños dientes. Dentro de los perciformes el género Morone (percolde), Mugiloides semifasciatus (Mugiloididae), presentan dientes en el provomer. Se hipotetiza que la condición generalizada es la presencia de dientes y que la condición derivada es la ausencia.

Primitivo == Presencia de dientes en el prevómer.

Derivado == Ausencia de dientes en el prevómer.

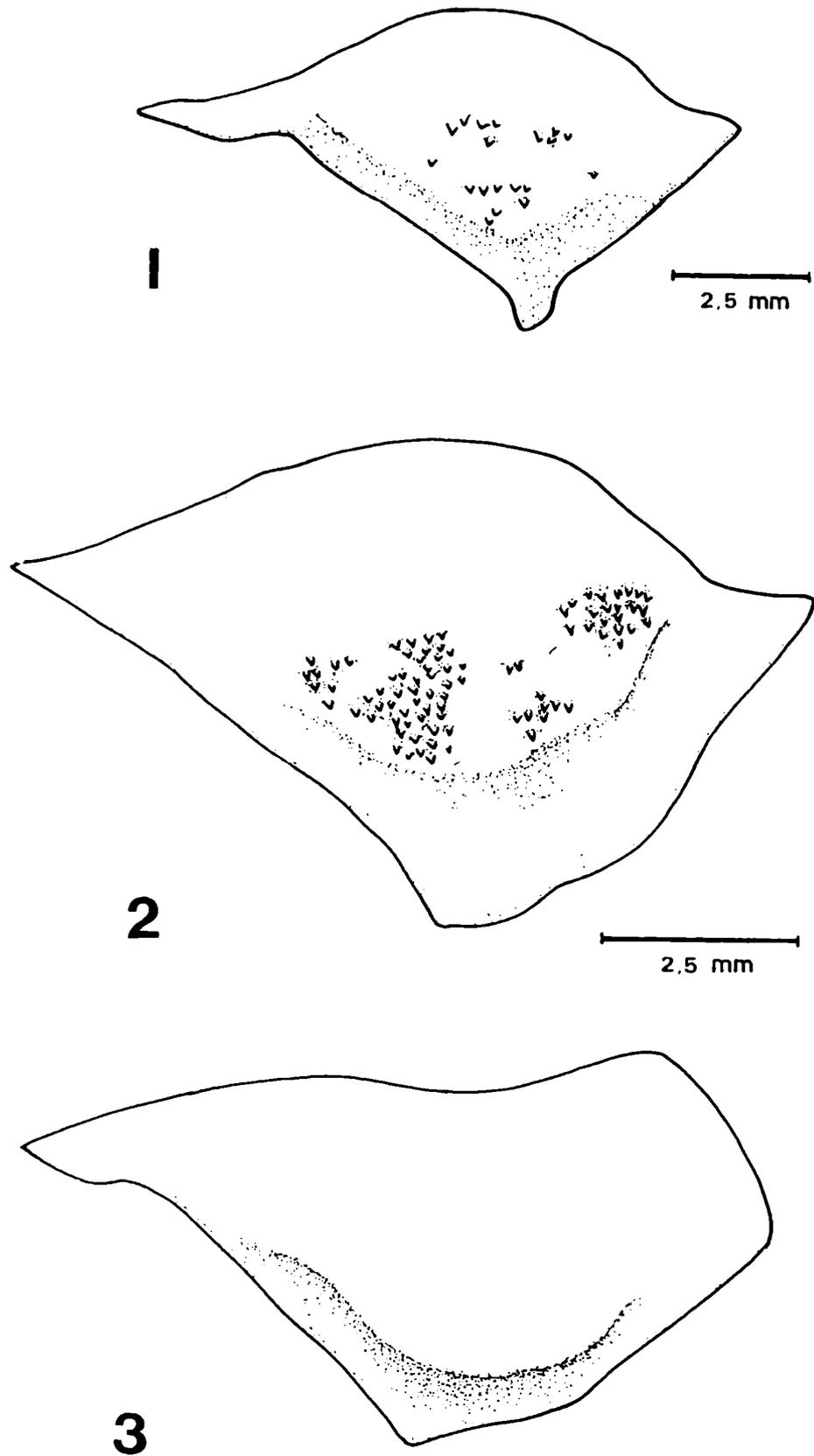


Fig. 14. Hueso Endopterygoides. 1 = A.nigricans, 2 = O.bonariensis, 3 = A.incisa.

DIENTES EN EL ENDOPTERIGOIDES. (FIG. N'14).

El endopterigoides es un hueso muy frágil que presenta contorno irregular y cara interna cóncava. Anteriormente contacta con el etmoides lateral, palatino, ectopterigoides y posteriormente con la cara externa del cuadrado, metapterigoides e hiomandibular. En las especies A. smitti, O. rex, O. peruviae, A. regia, O. bonariensis y O. argentinensis la cara ventral presenta numerosos y muy pequeños dientes. En A. hatcheri y A. nigricans existen escasos dientes, mientras que A. incisa y B. australis están ausentes. En las especies Notocheirus hubbsi Clarck (Isonidae) (Rosen, 1964), Phallostethus dunckeri Regan (Phallostethidae) (Parenti, 1984) no existen dientes en el endopterigoides. Tampoco hay dientes en Coleotropis blackburni de la subfamilia Menidiinae. Utilizando estas especies como extragrupo se postula como condición generalizada la ausencia de dientes en el endopterigoides.

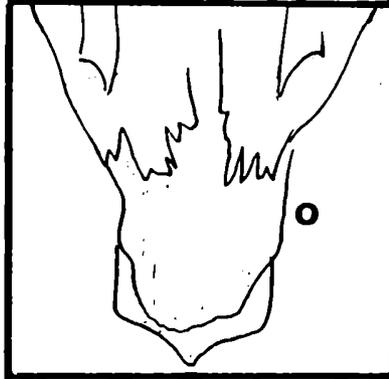
Primitivos == Ausencia de dientes.

Derivado == Presencia de dientes.

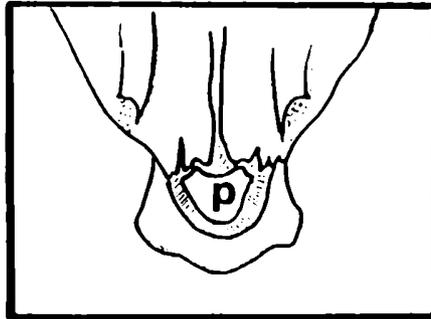
MESETMOIDES DERMICO. (FIG. N'15).

El mesetmoides constituye junto con el prevomer, etmoides laterales y nasales la región etmoidal. En Basilichthys australis el mesetmoides dérmico está reducido a un pequeño disco anterodorsal al mesetmoides Cartilaginoso (De la Hoz y Tosti-Croce, 1981). Las es-

1

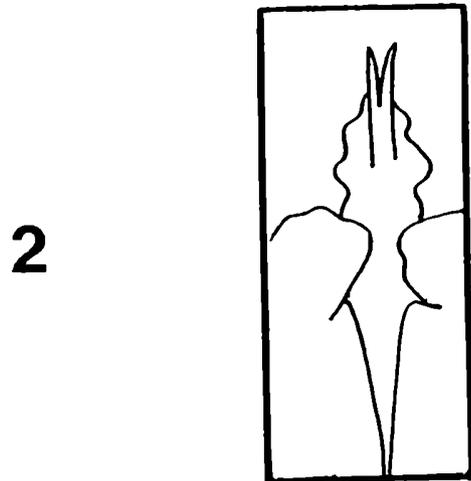
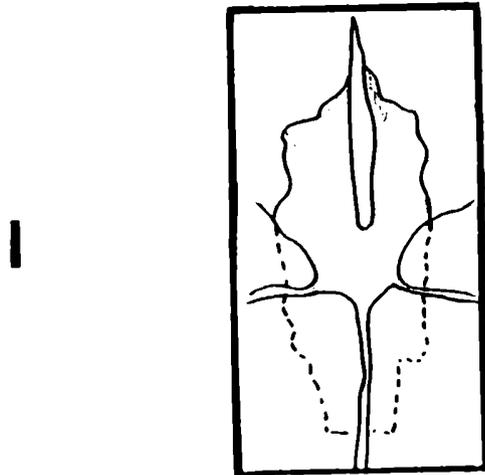


2



5 mm

Fig. 15. Región Etmoidal. 1 = A.nigricans, 2 = B.australis (tomado de De la Hoz et al.,1981), o = etmoides, p = mesetmoides dérmico.



5 mm

Fig. 16. Hueso Supraoccipital. 1 = A. smitti, 2 = B. australis
(tomado de De la Hoz et al., 1981).

pecies A.hatcheri, A.smitti, A.nigricans, O.rex, O.bonariensis, O.argentinensis, A.regia, O.peruquiae y A.incisa no presentan mesetmoides dérmico. Primitivamente en los Acantopterigios, como Holocentrus rufus (bericiforme) en la región etmoidal se encuentra un Mesetmoides óseo bien desarrollado (Parenti, 1984). En Menidia berillina (Menidiinae) (Rosen, 1964), Bedotia gayi (Bedotidae) (Parenti, 1984) existe mesetmoides óseo como único componente al igual que en Atherinomorus stipes (Taeniomembrasinae) y Coleotropis blackburni (Menidiinae) (De la Hoz y Tosti-Croce, 1981) y Phallostethus dunckeri (Phallostethidae) (Parenti, 1984).

Greenwood (1966) utiliza la presencia de un mesetmoides dérmico en forma de disco como caracter para definir a los Atherinomopha. En base a las especies mencionadas se postula como condición apomorfa a la ausencia de mesetmoides dérmico.

Primitivo == Presencia de mesetmoides dérmico.

Derivado == Ausencia de mesetmoides dérmico.

FORMA DE LA CRESTA SUPRAOCCIPITAL. (FIG. N°16).

El supraoccipital constituye la región posteromedial del techo craneano. Este hueso se articula anteriormente con los frontales y parietales siendo ventral a los mismos. Presenta una cresta posterodorsal que en algunos casos es simple y en otros es doble. En B.australis la cresta es doble mientras que en el resto de las espe-

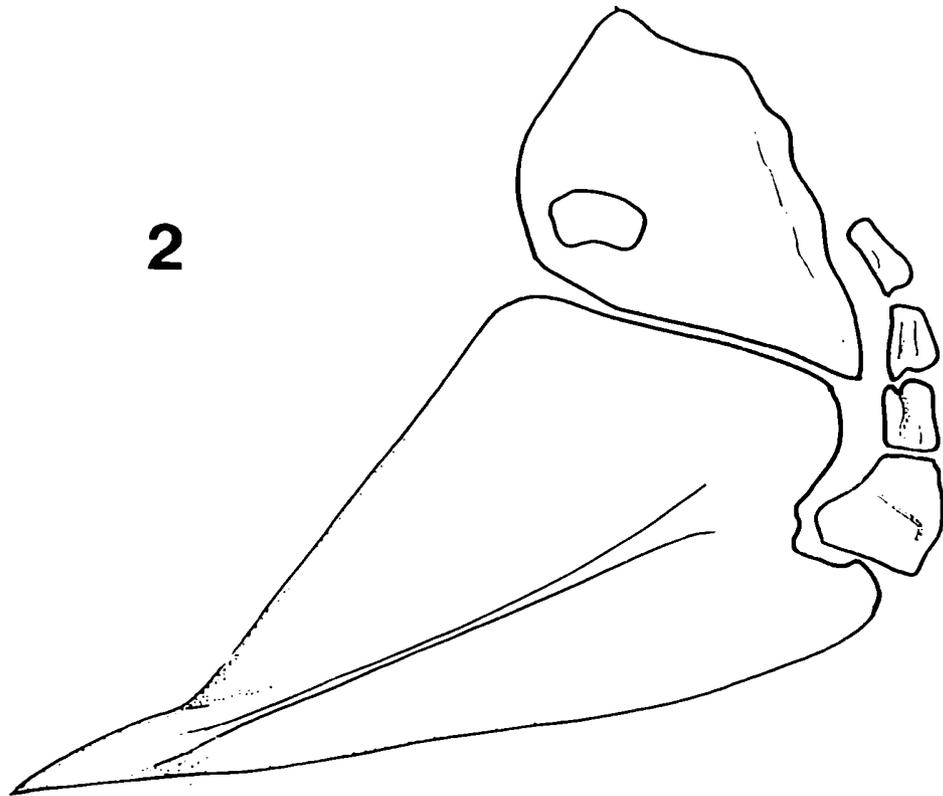
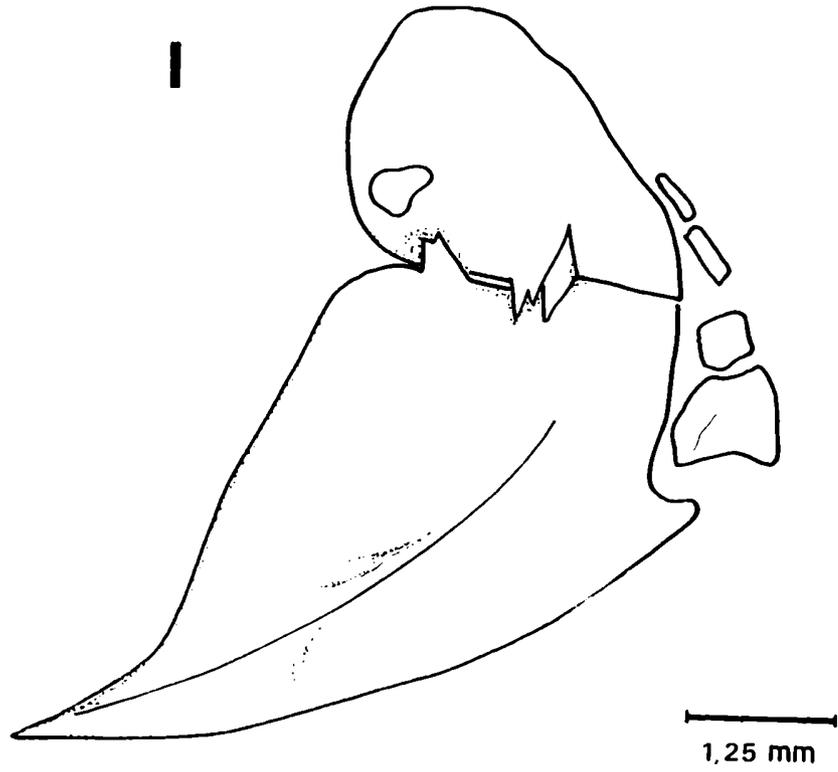


Fig. 17. Sutura escapulo-coracoidea. 1 = O. bonariensis, 2 = A. smitti.

cies es simple. Las especies Muqil cephalus; Psammoperca vaiqiensis, Lates (Greenwood, 1976); Terapon jarbua (Vari, 1978) del orden perciformes presentan una cresta supraoccipital simple, dentro de la subfamilia Menidiinae Menidia beryllina y Coleotropis blackburni y dentro de la Taeniomembrasinae Atherinomorus stipes.

Se eligen como extragrupo estas especies y se postula como condición generalizada una cresta supraoccipital simple.

Primitivo == Cresta supraoccipital simple.

Derivado == Cresta supraoccipital doble.

TIPO DE SUTURA ENTRE ESCAPULA Y CORACOIDES. (FIG. N°17).

La escápula y coracoides constituyen parte del sostén de la aleta pectoral. Comprenden la parte posterodorsal de la cintura donde la escápula presenta un pequeño foramen irregular y a veces una angosta escotadura lateral externa a la cual se articulan los actinostos. Se articula con el coracoides a través de una sutura que en algunos casos es harmónica y en otros dentada. En las especies de Atherinidae sudamericanos A.hatcheri, Q.doruqiac, Q.rox, A.regia, Q.bonariensis, Q.argentinensis la sutura es dentada, mientras que en las especies B.australis, A.nigricans, A.smitti y A.incisa la sutura es harmónica. En las especies Notocheirus hubbsi de la familia Isonidae; Menidia menidia, Coleotropis blackburni de la subfamilia Menidiinae; Atherinomorus stipes de la subfamilia Taeniomembrasinae;

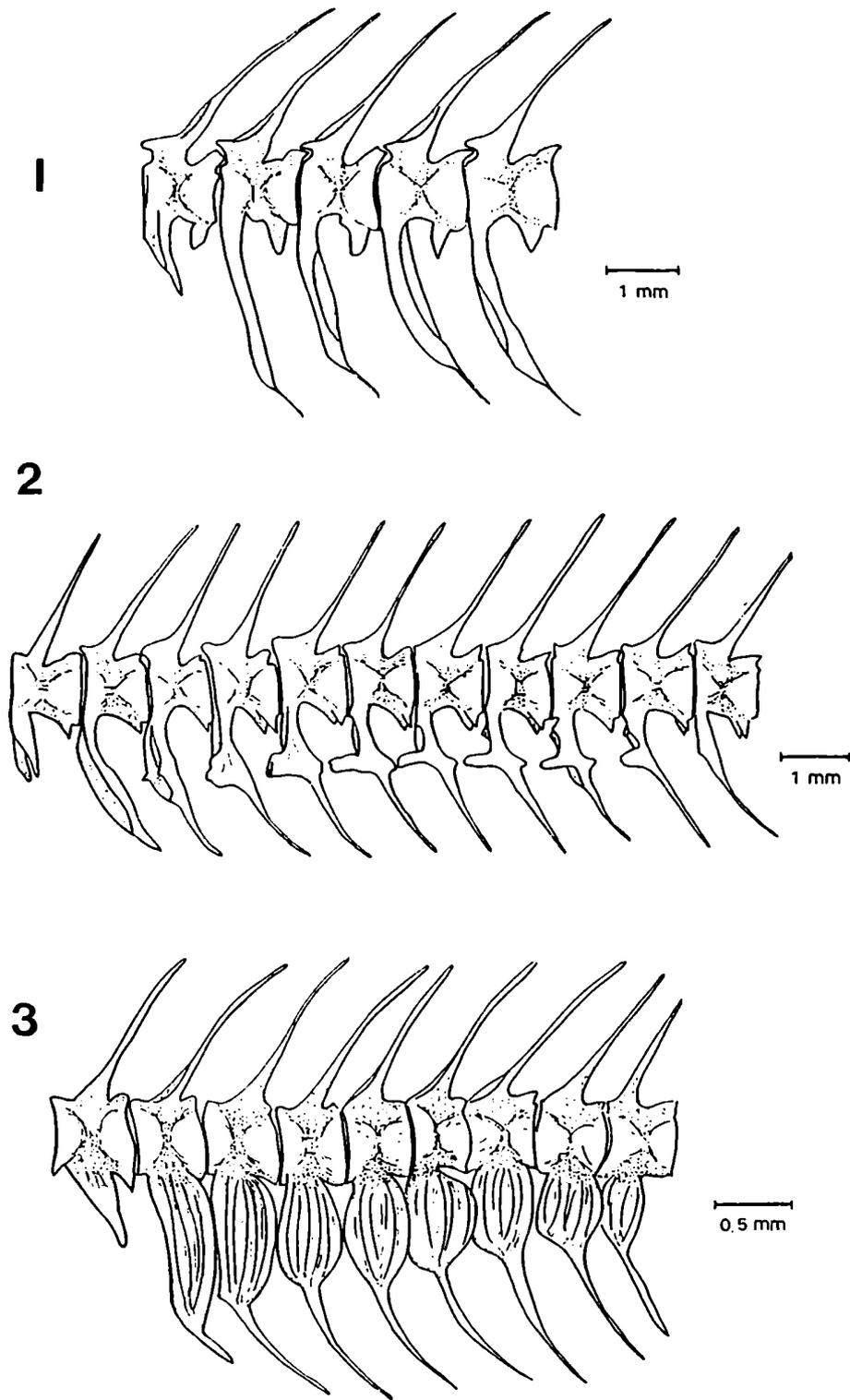


Fig. 10. Arcos hemales de las vértebras caudales. 1 *A. hatcheri*, 2 = *A. nigricans*, 3 = *Q. rex*.

Terapon jarbua (Percoidei) (Vari, 1978) la sutura es harmónica. Se hipotetiza este tipo de sutura como la condición generalizada y como condición derivada al tipo de sutura dentada.

Primitivo == Sutura harmónica.

Derivado == Sutura dentada.

UROSOMA. (FIG. N°18).

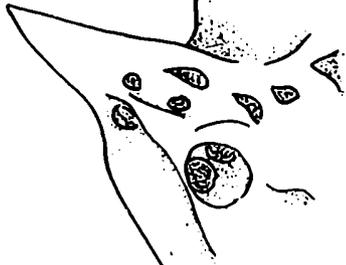
Los arcos hemales de las vértebras caudales presentan ensanchamientos de distinto grado y forma entre las especies.

En algunos casos las expansiones de los arcos de vértebras sucesivas están en contacto, determinado así un cono por donde penetra la vejiga natatoria. Esta estructura se denomina "urosoma".

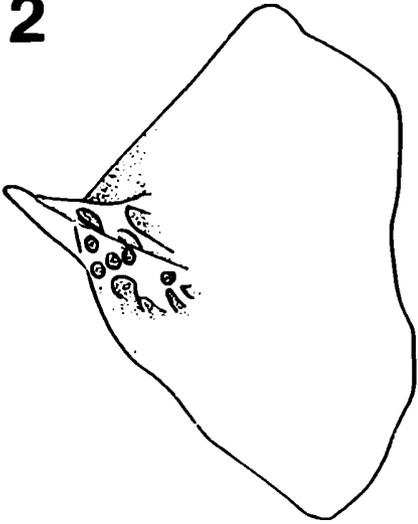
Schultz (1948) observó las variaciones de esta estructura en varias subfamilias de Atherinidae. Este carácter fue investigado en varias especies de Atherinidae sudamericanos (Piacentino y Torno, 1987) encontrándose desde formas con desarrollo de Urosoma hasta otras con arcos hemales delgados y carentes de expansiones. En Q. bonariensis, Q. arqentinensis y Q. rex existe urosoma mientras que en A. incisa, A. hatcheri y B. australis (De la Hoz y Tosti-Croce 1981) los arcos son normales. En A. nigricans, A. smitti, A. regia y Q. perugiae las expansiones no alcanzan el desarrollo de un urosoma (Piacentino y Torno, 1987). Observaciones del desarrollo ontogenético en Q. bonariensis y A. nigricans evidencian que la carencia de expansiones en los arcos

1

2.5 mm

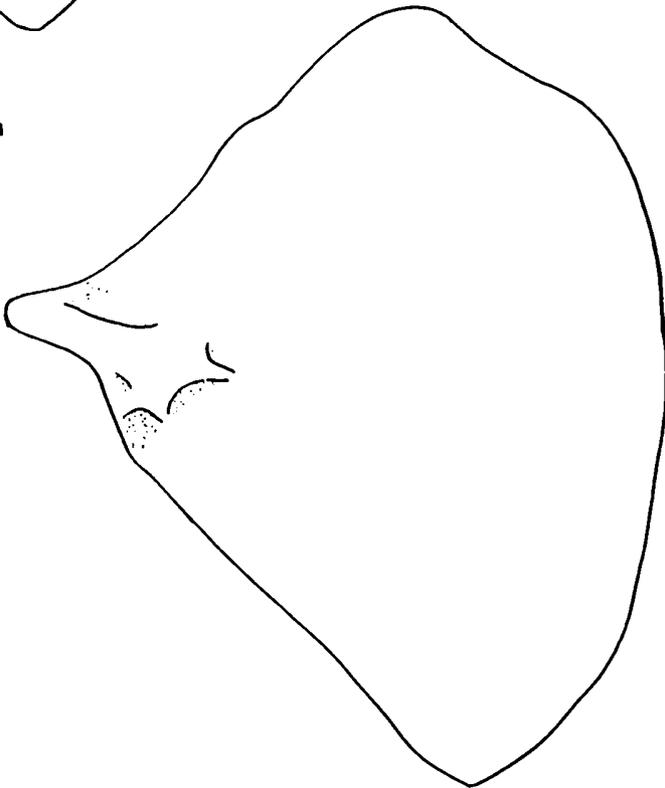


2



2.5 mm

3



hemales constituye la condición primitiva y la presencia la condición apomorfa.

Primitivo == Ausencia de urosoma.

Derivado == Presencia de urosoma.

FORAMENES DEL OPERCULAR. (FIG. N°19).

El opercular presenta forma triangular, es plano y constituye uno de los huesos de la tapa opercular. Se articula con el hiomandibular mediante su fosa articular. Su extremo anterior se prolonga en punta y en algunas especies presenta pequeños forámenes en su superficie. En A. incisa, O. argentinensis, O. rex, A. regia, A. nigricans y A. smitti existen estos pequeños forámenes mientras que en el resto de las especies la superficie del hueso es lisa. El desarrollo ontogenético del opercular (White, 1985) sugiere que la ausencia de forámenes constituye la condición plesiomorfa.

Primitivo == Ausencia de forámenes en el opercular.

Derivado == Presencia de forámenes.

NUMERO DE EPURALES. (FIG. N°20).

El complejo uroforal es de tipo acentral estegural de acuerdo a la terminología de Monod (1968) siendo los componentes del mismo los siguientes: pseudourostilo, parahipural con hipurapofisis

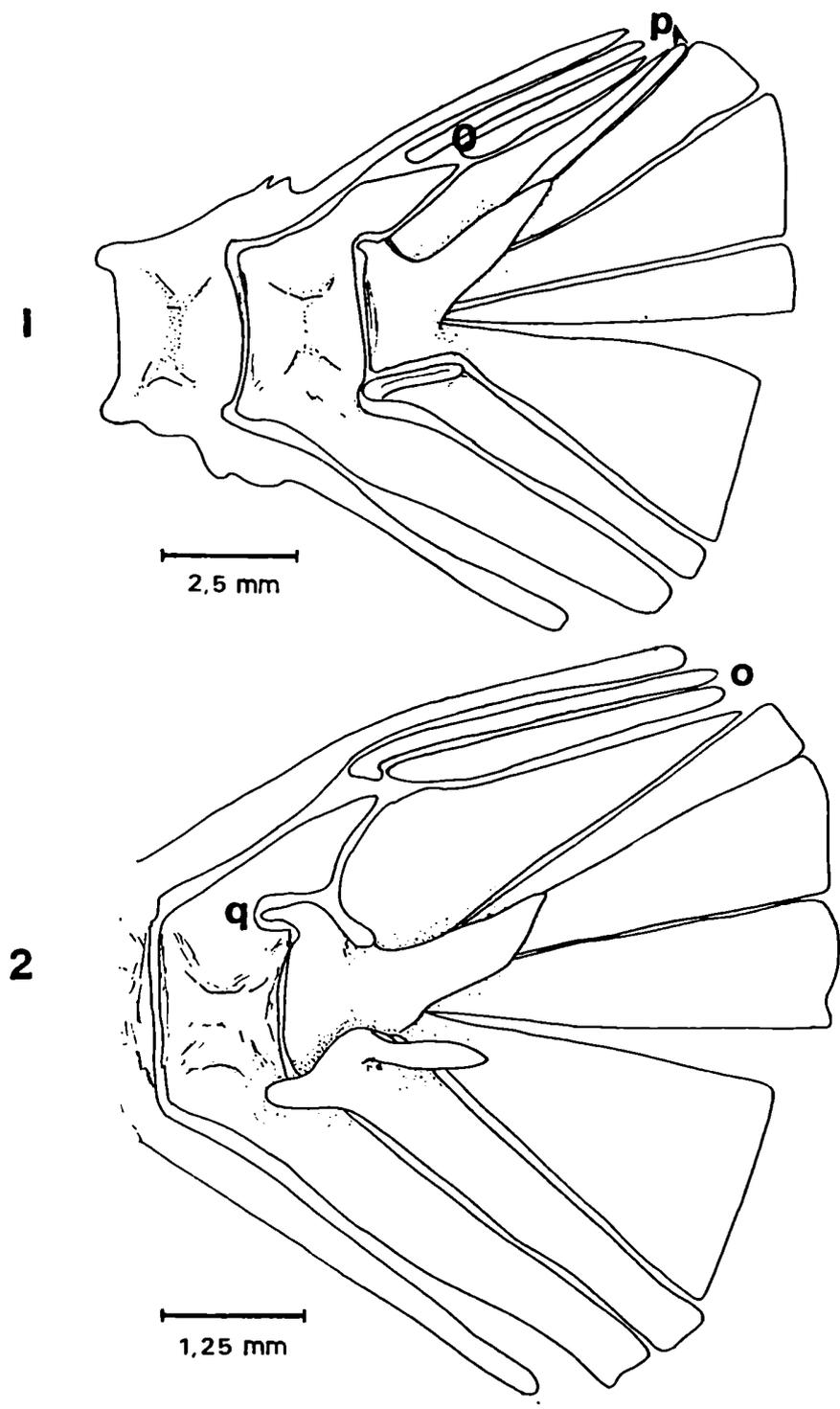


Fig. 20. Aparato Uroforal. 1 = A. incisa, 2 = O. perugiae, o = epurales, p = urodermal, q = foramen determinado por la espina neural y centro preural 2.

*en el arco hemal, estegural, uno o más epurales, centro preural II con espina hemal y neural, hipurales I y II fusionados en una placa, hipurales III, IV y V no fusionados, presencia o ausencia de urodermal. B.australis, A.smitti, A.regia y A.nigricans presentan un epural, mientras que A.hatcheri, O.peruqiae, A.incisa, O.rex, O.bona-riensis y O.argentinensis presentan dos. En la subfamilia Menidiinae Menidia berillina y Coleotropis blackburni presentan dos epurales; en Taeniomembrasinae Atherinomorus stipes también tiene dos. Dentro de los Percoidei terapon jarbua tiene tres y Psammoperca waigensis y Lates niloticus tienen dos.

Tomando a las especies anteriores para la comparación extragrupo se propone como condición primitiva la presencia de dos o más epurales, y como condición derivada la presencia de uno.

Primitivo == Dos o más epurales.

Derivado == Un epural.

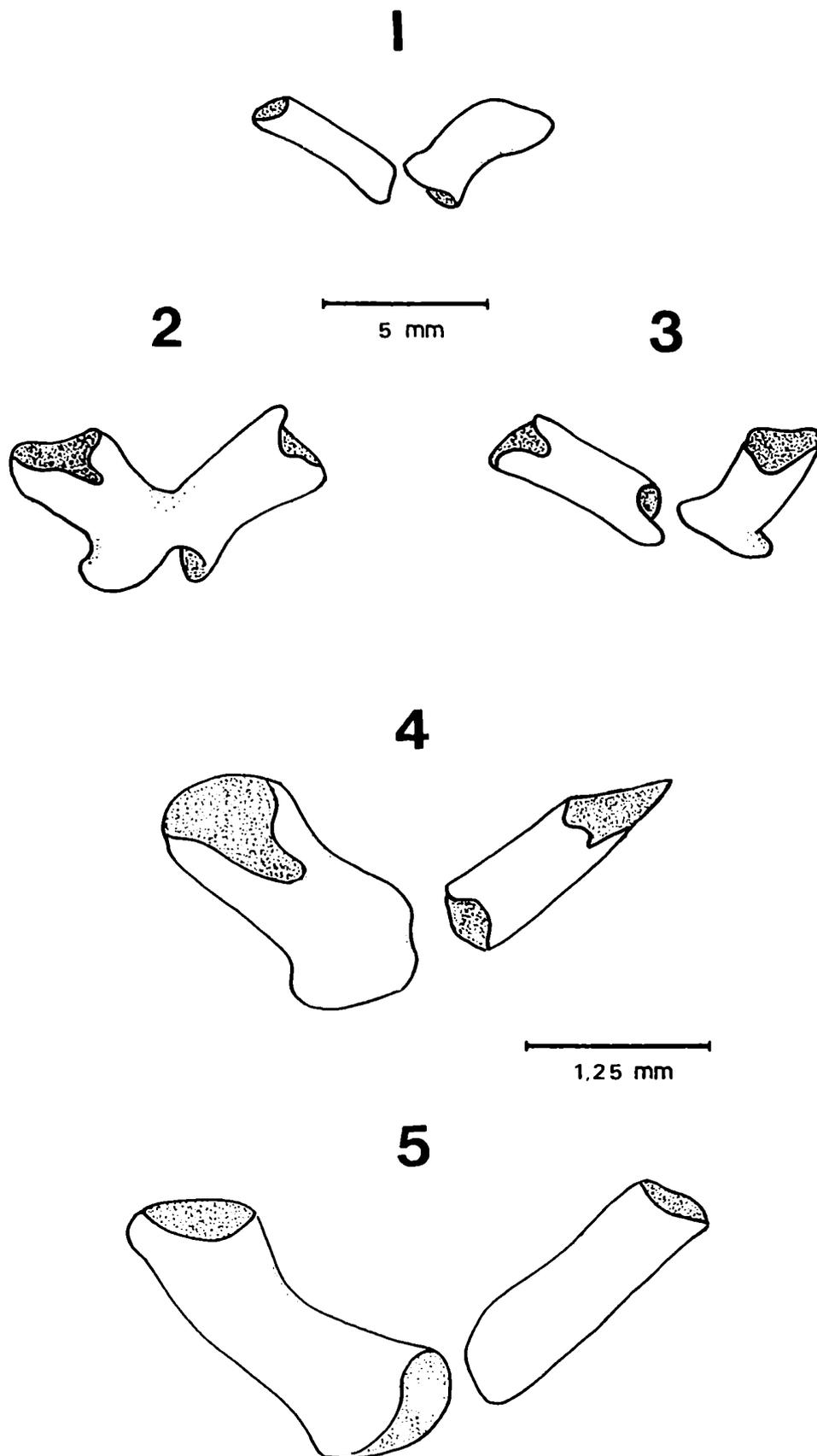


Fig. 21. Huesos Extraescapulares. 1 = O.perugiae, 2-3 = A.incisa, 4 = Q.regia, 5 = A.hatcheri.

3. RESULTADOS

3.1.a Caracteres fenéticos de: Austroatherina incisa, Austromenidia nigricans, A. smitti, A. hatcheri, Odontesthes rex, B. bonariensis, O. argentinensis, O. peruquiae, A. regia, Basilichthys australis.

La descripción de los estados de los caracteres óseos realizado, permite la caracterización de las especies de Atherinidae estudiadas. Dichos estados permiten delimitar a los taxones básicos y fueron utilizados para establecer las agrupaciones fenéticas.

AUSTROATHERINA INCISA.

El tubo óseo que lleva el canal sensorial principal del infraorbital 1 presenta un túbulo corto y tres poros. Tubo óseo que lleva el canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos accesorios y cuatro poros. Dientes del premaxilar y dentario subuniformes y unicuspidados. Tubo óseo que lleva el canal mandibular del dentario con seis poros. Ausencia de dientes en prevómer. Ausencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides harmónica. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Arcos hemales normales. Presencia de dos epurales. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Canal sensorial principal del infraorbital 3

alojado en el margen del hueso, con una pequeña rama accesoria. Presencia de procesos ventral del nasal. Presencia de dos elementos extraescapulares. Basioccipital no fenestrado. Borde libre expuesto de la escama lacinado. Boca protractil. Presencia de urodérmal. Extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos apófisis laterales en forma de "U". Extremo de las apófisis laterales del paraesfenoides en punta. Presencia de forámenes en el opercular. Ausencia de apófisis ventrales del basiesfenoides. Ausencia de apófisis subopercular posterior. Ausencia de excavación en el margen dorsal del interopercular. Presencia de una apófisis anterior en el posttemporal.

AUSTROMENIDIA NIGRICANS.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 1 con un túbulo accesorio y tres poros. Tubo óseo que aloja al canal sensorial del infraorbital 2 con dos túbulos accesorios y cuatro poros. Dientes del premaxilar uniformes y unicuspidades. Tubo óseo que aloja al canal mandibular del dentario con cinco poros. Presencia de dientes en el prevómer. Presencia de algunos dientes en el endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides, harmónica. Proceso lateral externo del basipterigio no finaliza en punta. Arcos hemales no alcanzan el grado de desarrollo de un urosoma. Presencia de un epural. Ausencia de muesca posteroventral del

premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Boca pro-
tráctil. Borde libre expuesto de la escama liso. Tubo óseo que en-
cierra al canal sensorial del infraorbital 3 sin rama accesoria.
Presencia de forámenes el opercular. Presencia de una apófisis an-
terior en el posttemporal. Proceso anterior interno del basipterigio
corto. Presencia de excavación intermedia en el margen dorsal del
interopercular. Ausencia de apófisis posterior del subopercular. Ba-
siesfenoides con presencia de dos pequeñas apófisis ventrales diri-
gidas posteriormente. Extremo posterior del paraesfenoides dividido
en dos apófisis laterales en forma de "V". Extremo de las apófisis
laterales del paraesfenoides finalizan en punta. Presencia de proce-
so ventral nasal. Presencia de dos elementos extraescapulares. Ba-
sioccipital fenestrado.

AUSTROMENIDIA SMITTI.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del in-
fraorbital 1 con un túbulo accesorio y tres poros. Tubo óseo que
aloja al canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos
túbulos y cuatro poros. Dientes del premaxilar uniformes y unicuspi-
dados. Tubo óseo que aloja al canal mandibular del dentario con cin-
co poros. Presencia de dientes en prevomer. Presencia de numerosos
y pequeños dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides.
Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides

harmónica. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Presencia de ejemplares con expansiones de los arcos hemales y ejemplares sin las mismas. Presencia de un epural. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Canal sensorial del infraorbital 3 alojado en un tubo óseo único.

Presencia de forámenes en el opercular. Presencia de uroneural. Boca protractil. Borde libre expuesto de la escama liso. Ausencia de apófisis anterior del posttemporal. Ausencia de apófisis subopercular posterior. Presencia de cortas apófisis en basiesfenoides dirigidas posteriormente. Excavación intermedia en el margen dorsal del interopercular. Proceso anterior interno del basipterigio largo. Extremo de las apófisis laterales del paraesfenoides no terminan en punta. Extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos apófisis que determinan una forma intermedia a una "U" y una "V". Presencia de dos elementos extraescapulares. Basioccipital fenestrado. Presencia de proceso ventral del nasal.

AUSTROMENIDIA HATCHERI.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 1 con un túbulo accesorio y tres poros. Tubo óseo que aloja al canal principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos y cuatro poros. Dientes del premaxilar uniformes y unicuspidados. Seis

poros en el tubo óseo que aloja al canal mandibular del dentario. Ausencia de dientes en prevómer. Presencia de algunos dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Arcos hemales de las vértebras sin expansiones. Presencia de dos epurales. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Proceso anterior interno del basipterigio corto. Extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos apófisis en forma de "V". Apófisis laterales del paraesfenoides finalizan en punta. Ausencia de apófisis subopercular posterior. Presencia de pequeñas apófisis en el basiesfenoides dirigidas posteriormente. Ausencia de uroneural. Ausencia de excavación en el margen dorsal del interopercular. Ausencia de forámenes en el opercular. Ausencia de apófisis anteriores en el posttemporal. Canal sensorial del infraorbital 3 constituye un tubo con una rama accesoria.

ODONTESTHES REX.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 1 presenta un túbulo accesorio y tres poros. Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta tres túbulos y cinco poros. Dientes uniformes y unicuspidados del premaxilar. Tubo óseo del canal mandibular del dentario con cinco

poros. Presencia de dientes en prevómer. Presencia de numerosos dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Presencia de urosoma. Presencia de dos epurales. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Canal sensorial del infraorbital 3 se aloja en un tubo y presenta una rama accesoria. Ausencia de uroneural. Boca protractil. Borde libre expuesto de la escama liso. Presencia de forámenes en el opercular. Presencia de una apófisis anterior en el posttemporal. Proceso anterior interno del basipterigio corto. Extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos apófisis en forma de "V". Extremos de las apófisis laterales del paraesfenoides finalizan en punta. Presencia de apófisis subopercular posterior. Presencia de pequeñas apófisis del basiesfenoides dirigidas posteriormente. Presencia de excavación intermedia en el margen dorsal del interopercular. Basiooccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

ODONTESTHES BONARIENSIS.

Tubo óseo del canal principal del infraorbital 1 con un túbulo accesorio y tres poros. Tubo óseo que aloja al canal sensorial del infraorbital 2 con tres túbulos y cinco poros. Dientes del

premaxilar uniformes y unicuspidados. Tubo óseo que lleva al canal mandibular del dentario presenta siete poros. Ausencia de dientes en prevómer. Presencia de numerosos y pequeños dientes en endopterigoideas. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Extremo lateral externo del basipterigio no finaliza en punta. Presencia de urosoma. Presencia de dos epurales. Muesca posteroventral del premaxilar ausente. Proceso articular del premaxilar ausente. Canal sensorial del infraorbital 3 alojado en un tubo único. Ausencia de uroneural. Boca protractil. Borde libre expuesto de la escama liso. Ausencia de forámenes en el opercular. Presencia de 1 apófisis anterior en el postemporal. Proceso anterior interno del basipterigio corto. Extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos apófisis en forma de "V". Extremo de las apófisis laterales del paraesfenoides no finalizan en punta. Ausencia de apófisis subopercular posterior. Excavación intermedia en el margen dorsal del interopercular. Ausencia de apófisis en el basiesfenoides. Presencia de proceso ventral del nasal. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares.

ODONTESTHES ARGENTINENSIS.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 1 con un túbulo accesorio y tres poros. Infraorbital 2

presenta tubo óseo que aloja al canal sensorial con tres túbulos accesorios y cinco poros. Dientes del premaxilar uniformes y unicuspidados. Tubo óseo que aloja al canal mandibular del dentario presenta siete poros. Presencia de dientes en prevómer. Presencia de numerosos dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Presencia de dos epulares. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de urosoma. Canal sensorial del infraorbital 3 se aloja en un tubo óseo con una rama accesoria. Presencia de forámenes en el opercular. Ausencia de uroneural. Boca protractil. Ausencia de apófisis anterior en posttemporal. Excavación en margen dorsal del interopercular. Presencia de apófisis posterior del subopercular. Ausencia de apófisis en el basiesfenoides. Proceso anterior interno del basipterigio corto. Basioccipital fenestrado. Presencia de proceso ventral del nasal. Presencia de dos elementos extraescapulares. Extremo posterior del paraesfenoides se divide en dos apófisis en forma de "V". Extremos de las apófisis laterales del paraesfenoides finalizan en punta.

ODONTESTHES PERUGIAE.

Tubo óseo que lleva al canal sensorial principal del in-

fraorbital 1 con un túbulo accesorio y tres poros. Tubo óseo del canal sensorial del infraorbital 2 presenta dos túbulos accesorios y cuatro poros. Dientes del premaxilar uniformes y unicuspidados. Tubo óseo del canal mandibular del dentario presenta siete poros. Presencia de dientes en prevómer. Presencia de numerosos dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio no finaliza en punta. Expansiones de los arcos hemales no alcanzan el grado de desarrollo de un urosoma. Presencia de dos epurales. Presencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Boca protractil. Borde libre expuesto de la escama liso. Ausencia de uroneural. Canal sensorial del infraorbital 3 alojado en un tubo único. Ausencia de forámenes en el opercular. Ausencia de apófisis anterior del posttemporal. Excavación del margen dorsal del interopercular. Presencia de apófisis subopercular posterior. Presencia de dos apófisis pequeñas en basiesfenoides dirigidas posteriormente. Extremos de las apófisis laterales del paraesfenoides no finalizan en punta. Proceso anterior interno del basipterigio corto. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal. Basiooccipital fenestrado.

AUSTROMENIDIA REGIA.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 1 presenta un túbulo accesorio y tres poros. Tubo óseo que lleva al canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos y cuatro poros. Dientes del premaxilar uniformes y unicuspidados. Tubo óseo que lleva al canal mandibular del dentario presenta seis poros. Presencia de dientes en prevomer. Presencia de numerosos dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital simple. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio no finaliza en punta. Expansiones de los arcos hemales no alcanzan el desarrollo de un urosoma. Presencia de un epural. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Canal sensorial del infraorbital 3 alojado en un tubo y con rama accesoria. Presencia de forámenes en opercular. Ausencia de apófisis subopercular posterior. Basiesfenoides con dos pequeñas apófisis. Proceso anterior interno del basipterigio corto. Extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos apófisis laterales en forma de "U". Excavación intermedia en el margen dorsal del interopercular. Ausencia de uroneural. Boca protractil. Margen libre expuesto de la escama liso. Presencia de una apófisis anterior en el postemporal. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

BASILICHTHYS AUSTRALIS.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 1 con dos poros. Canal sensorial principal del infraorbital 2 alojado en un tubo óseo con dos poros. Dientes del premaxilar uniformes y unicuspidados. Canal mandibular del dentario en un tubo óseo con cuatro poros. Ausencia de dientes en prevómer. Ausencia de dientes en endopterigoides. Presencia de mesetmoides dérmico. Cresta supraoccipital doble. Sutura entre escápula y coracoides harmónica. Proceso lateral externo del basipterigio en punta. Arcos hemales sin expansiones. Presencia de un epural. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Presencia de proceso articular del premaxilar. Canal sensorial del infraorbital 3 alojado en un tubo óseo único. Ausencia de uroneural. Extremo posterior del paraesfenoides divididos en dos apófisis en forma de "V". Extremos de las apófisis laterales del paraesfenoides no finalizan en punta. Ausencia de apófisis en basiesfenoides. Excavación del margen dorsal del interopercular. Ausencia de apófisis posterior del subopercular. Ausencia de proceso ventral del nasal. Basioccipital no fenestrado. Ausencia de dos elementos extraescapulares. Ausencia de forámenes en el opercular. Boca no protractil. Borde libre expuesto de la escama liso.

3.1.b Descripción basada en caracteres apomorfos para las especies : Austroatherina incisa, Austromeniidia nigricans, A. smitti, A. hatcheri, Odontesthes rex, B. bonariensis, O. argentinensis, O. peruquiae, A. regia, Basilichthys australis.

Aquí presentamos aquellos estados apomorfos de los caracteres que utilizaremos para definir a los taxa básicos estudiados. Queremos recordar que muchas veces aquellos caracteres que son relevantes para definir un taxón, pueden no ser relevantes para la construcción de un sistema clasificatorio. Las apomorfias que enunciaremos a continuación para las especies de Atherinidae, son aquellas que se emplean para determinar las relaciones cladísticas de las agrupaciones fenéticas constituidas.

AUSTROATHERINA INCISA.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos accesorios y cuatro poros. Dientes del premaxilar subuniformes. Ausencia de dientes en prevomer. Ausencia de mesetmoides dérmico. Proceso lateral externo del basipterigio termina en punta. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de proceso ventral del nasal. Presencia de forámenes en el opercular.

AUSTROMENIDIA NIGRICANS.

Tubo óseo que lleva al canal sensorial principal del infraorbital 2 con dos túbulos accesorios y cuatro poros. Tubo óseo que lleva al canal mandibular del dentario presenta cinco poros. Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Presencia de un epural. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de forámenes en el opercular. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

AUSTROMENIDIA SMITTI.

Tubo óseo que encierra al canal sensorial del infraorbital 2 presenta dos túbulos y cuatro poros. Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Presencia de un epural. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de forámenes en el extremo anterodorsal del opercular. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

AUSTROMENIDIA HATCHERI.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 2 con dos tubulos y cuatro poros. Tubo óseo del canal mandibular del dentario con seis poros. Ausencia de dientes en pre-
vomer. Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

ODONTESTHES REX.

Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Presencia de urosoma. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de foramenes en opercular. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

ODONTESTHES BONARIENSIS.

Ausencia de dientes en prevómer. Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Presencia de urosoma. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de forámenes en el extremo antero dorsal del opercular. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

ODONTESTHES ARGENTINENSIS.

Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Presencia de urosoma. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Presencia de forámenes en el opercular. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

ODONTESTHES PERUGIAE.

Tubo óseo del canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos accesorios y cuatro poros. Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Sutura en-

tre escápula y coracoides dentada. Ausencia de Proceso articular del premaxilar. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

AUSTROMENIDIA REGIA.

Tubo óseo que aloja al canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos accesorios y cuatro poros. Presencia de dientes en endopterigoides. Ausencia de mesetmoides dérmico. Sutura entre escápula y coracoides dentada. Presencia de un epural. Ausencia de muesca posteroventral del premaxilar. Ausencia de proceso articular del premaxilar. Presencia de forámenes en el opercular. Basioccipital fenestrado. Presencia de dos elementos extraescapulares. Presencia de proceso ventral del nasal.

BASILICHTHYS AUSTRALIS.

Canal sensorial principal del infraorbital 1 alojado en un tubo óseo con dos poros. Canal sensorial principal alojado en un tubo óseo con dos poros. Canal mandibular del dentario alojado en un tubo óseo con cuatro poros. Ausencia de dientes en prevomer. Cresta supraoccipital doble. Proceso lateral externo del basipterigio finaliza en punta. Presencia de un epural. Ausencia de proceso posteroventral del premaxilar.

3.1.c Clasificación fenética.

En el presente trabajo se presenta la propuesta que resulta del análisis fenético.

Clasificación Fenética de las especies de Atherinidae para Argentina.

- Género Austromenidia.
Austromenidia nigricans.
Austromenidia smitti.
Austromenidia hatcheri.
- Género Austroatherina.
Austroatherina incisa.
- Género Odontesthes.
Odontesthes rex.
Odontesthes bonariensis.
Odontesthes argentiniensis.
Odontesthes perugiae.

3.2 Fenogramas N°1, N°2, N°3, y N°4.

La técnica de análisis de matrices de similitud empleada en los siguientes análisis de agrupamiento es la media aritmética no ponderada (UPGMA, unweighted pair group method using arithmetic average). Los fenogramas se obtuvieron a partir de 4 matrices de datos diferentes.

El fenograma N°1 fue elaborado con 32 caracteres y el Coeficiente de Correlación Cofenético es de 0.88. En él se reconoce un amplio grupo y un núcleo constituido por Basilichthys australis y Austroatherina incisa. El grupo está integrado por Q.peruqiae, A.regia, A.nigricans, A.smitti, Q.rex, A.hatcheri, Q.bonariensis, Q.argentinensis.

En el grupo se reconocen dos subgrupos y un OTU aislado el Q.peruqiae. El primer subgrupo está integrado por A.hatcheri, A.regia, A.smitti, A.nigricans y los dos últimos están estrechamente asociados. El otro subgrupo lo forman Q.argentinensis, Q.bonariensis, Q.rex y los dos primeros están estrechamente asociados. El nivel de similitud entre A.incisa y B.australis es de 0.5625. El subgrupo integrado por A.hatcheri, A.regia, A.smitti y A.nigricans posee un nivel de similitud de 0.3789. Entre Q.peruqiae y el segundo subgrupo el nivel de similitud es de 0.3229. Las especies A.hatcheri y A.regia se unen en nivel de similitud de 0.3438 a A.smitti y A.nigricans. Estas últimas se hallan estrechamente asociadas en un nivel

de 0.1875. Para A. regia y A. hatcheri el nivel de similitud es de 0.3125. Las especies Q. argentinensis y Q. bonariensis se unen a Q. rex en un nivel de similitud de 0.2656. Las dos primeras especies están estrechamente asociadas en un nivel de 0.2188. Las especies que se conectan en un nivel de similitud muy bajo son B. australis y A. incisa y comparten los siguientes estados de los caracteres considerados: ausencia de apófisis subopercular posterior, ausencia de dientes en prevómer, ausencia de dientes en endopterigoides, sutura entre escápula y coracoides armónica, presencia de proceso anterior interno del basipterigio, arcos hemales normales, ausencia de membrana entre aletas pélvicas.

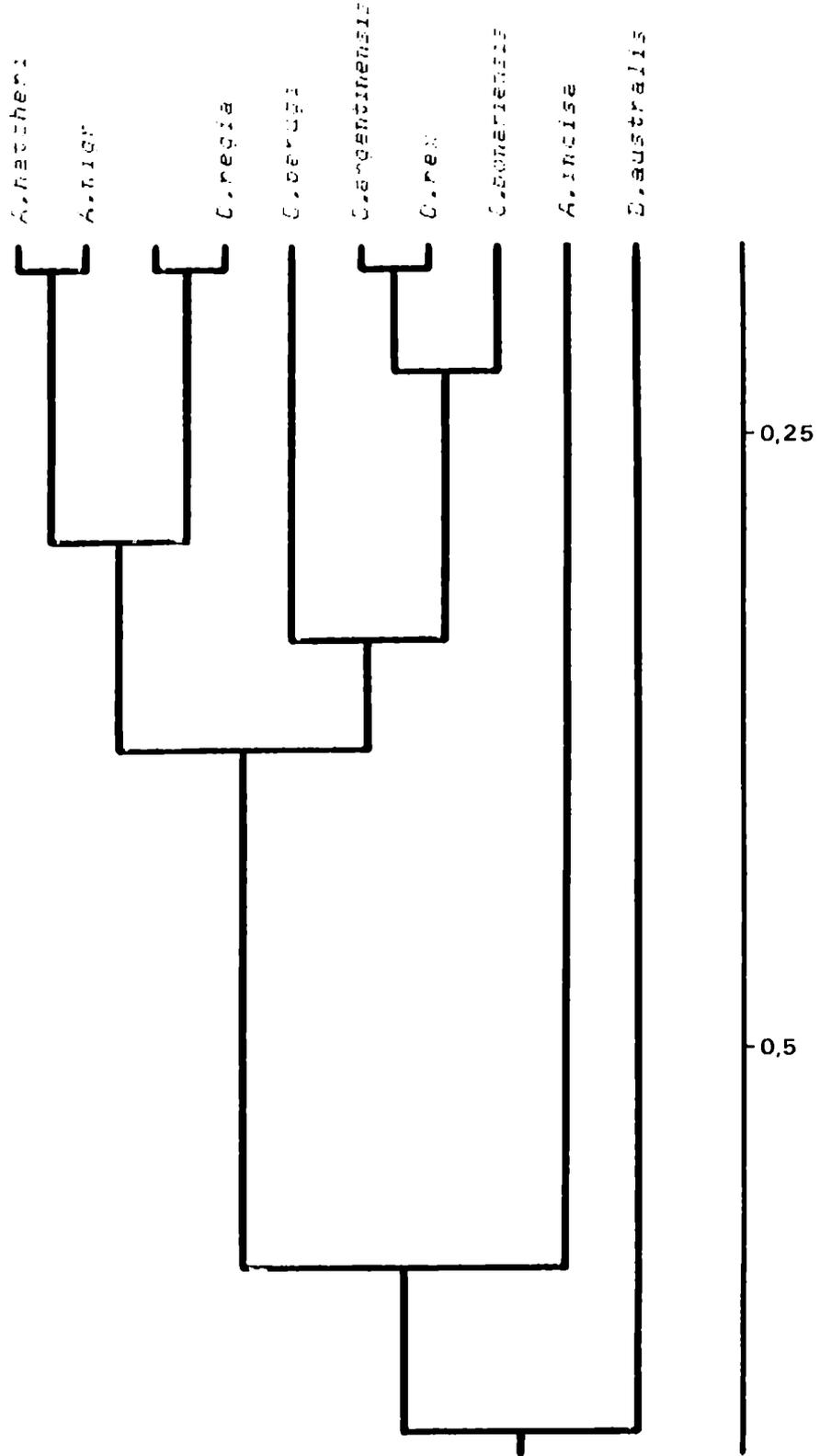
Los caracteres que comparten las especies que forman el grupo son: presencia de dientes en el endopterigoides, excavación en el margen superior del interopercular, boca protráctil, ausencia de mesetmoides dérmico, cresta supraoccipital simple, ausencia de urosoma, ausencia de uroneural, borde libre expuesto de la escama liso, presencia de foramen determinado por la espina neural del centro preural II.

Las especies A. smitti y A. nigricans que se hallan estrechamente asociadas comparten los siguientes: canal sensorial del infraorbital 3 encerrado en un tubo único en el margen del hueso, presencia de forámenes en el opercular, tubo óseo del canal sensorial del princi-

pal del infraorbital 2 con dos túbulos y cuatro poros, tubo óseo del canal sensorial principal del infraorbital 1 con un túbulo corto y tres poros, dientes del premaxilar uniformes, tubo óseo del canal mandibular del dentario con cinco poros, presencia de dientes en el prevómer, boca protractil, ausencia de mesetmoides dérmico, cresta supraoccipital simple, presencia de dientes en el endopterigoides, ausencia de uroneural, presencia de un epural, sutura entre escápula y coracoides harmónica, excavación en el margen superior del interopercular, ausencia de apófisis subopercular posterior, presencia en basiesfenoides de dos apófisis dirigidas posteriormente.

Los caracteres que comprenden Q. bonariensis y Q. argentiniensis son: apófisis del paraesfenoides presenta forma de "V" , proceso anterior interno del basipterigio corto, tubo óseo del canal sensorial del infraorbital 2 presenta tres túbulos y cinco poros, dientes del premaxilar uniformes, siete poros en el tubo óseo del canal mandibular del dentario, presencia de dientes en el endopterigoides, boca protractil, ausencia de mesetmoides dérmico, cresta supraoccipital simple, presencia de urosoma, dos epurales, ausencia de uroneural, sutura entre escápula y coracoides dentada, ausencia de apófisis en el basiesfenoides, borde libre expuesto de la escama liso, ausencia de membrana entre las aletas pélvicas, presencia de foramen determinado por la espina neural del centro preural II.

El fenograma N°2 fue elaborado a partir de la matriz de



Fenograma
cofenético

Número
0,87.

ii

Coefficiente de correlación

22 caracteres siendo el Coeficiente de Correlación Cofenético de 0,87.

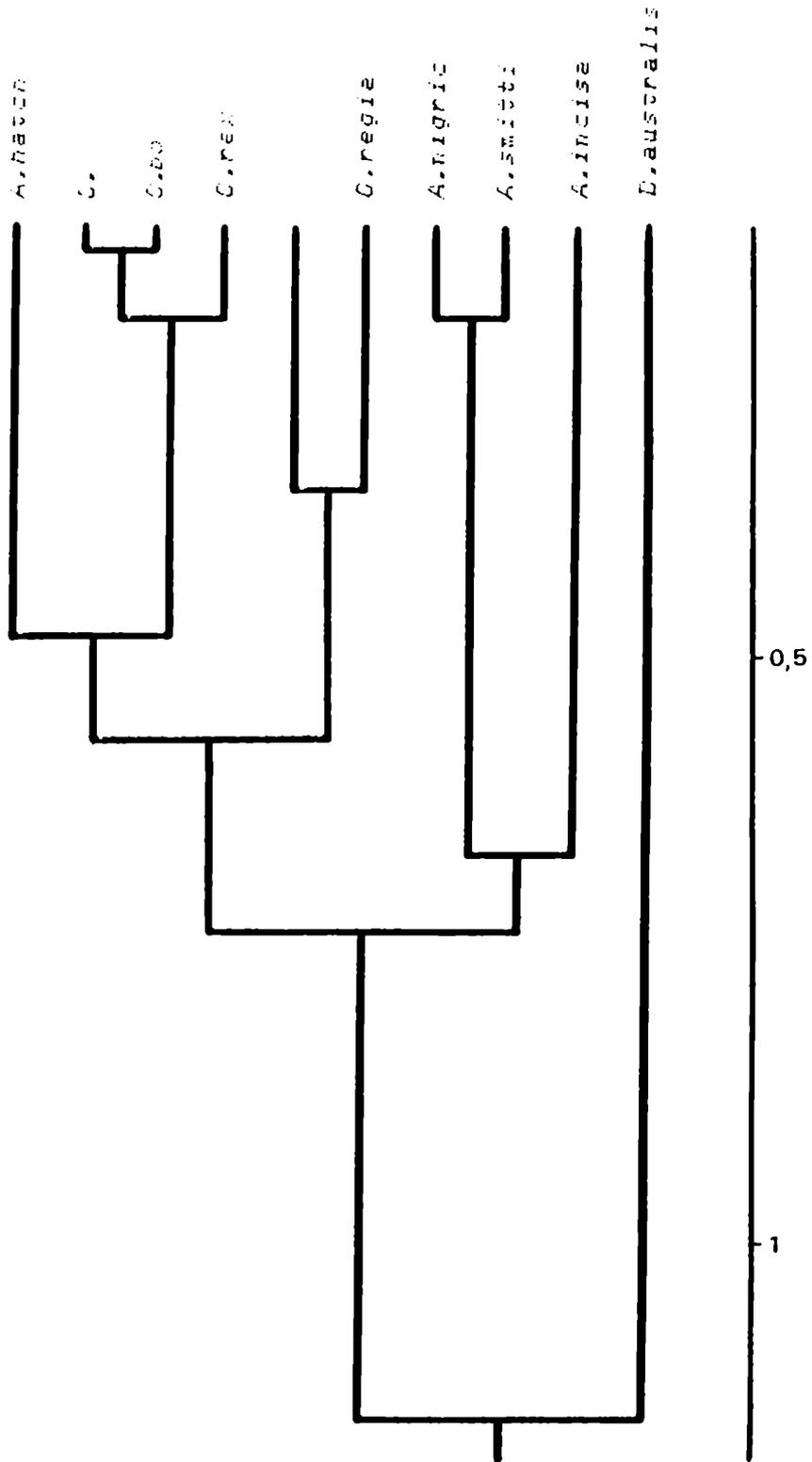
Aquí se puede reconocer un amplio grupo y un OTU aislado que es B. australis.

El grupo lo constituyen: A. hatcheri, A. nigricans, A. smitti, A. regia, Q. perugiae, Q. argentinensis, Q. rex, Q. bonariensis y A. incisa.

B. australis se une al grupo en un nivel de similitud de 0.665. Dentro del grupo se diferencia un subgrupo que se une a A. incisa en un nivel de 0.5909. Dentro del subgrupo hay dos conjuntos y un OTU aislado el Q. perugiae. Dentro del conjunto constituido por Q. argentinensis, Q. rex y Q. bonariensis los dos primeros están estrechamente asociados y poseen un nivel de similitud de 0.1818 y se unen a Q. bonariensis en un nivel de similitud de 0.2273.

El conjunto integrado por A. hatcheri, A. nigricans, A. smitti y A. regia comparten los siguientes caracteres: tubo óseo del canal sensorial del infraorbital 2 presenta dos tubulos cortos y cuatro poros, dientes del premaxilar uniformes, presencia de dientes en endopterigoides, ausencia de mesetmoides dérmico, cresta supraoccipital simple, boca protractil, basiesfenoides con dos apófisis dirigidas posteriormente, presencia de foramen determinado por la espina del centro preural II, borde libre expuesto de la escama liso, origen de la primera aleta dorsal por delante de la anal, ausencia de membrana entre las aletas pélvicas.

Las especies A. hatcheri y A. nigricans están estrechamente aso-



Fenograma Número
cofenética = 0,85.

N = 14

Coefficiente de correlación

ciadas y poseen un nivel de similitud de 0.1818. Comparten los siguientes caracteres: tubo óseo del canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos accesorios y cuatro poros, dientes del premaxilar uniformes, presencia de dientes en endopterigoides, ausencia de mesetmoides dérmico, proceso anterior interno del basipterigio corto, ausencia de uroneural, apófisis posteriores del parasfenoides en forma de "V" y las laterales finalizan en punta.

Las especies A. smitti y A. regia se conectan en un nivel de similitud de 0.1818 y comparten la siguiente serie de caracteres: tubo óseo del canal sensorial principal del infraorbital 2 presenta dos túbulos accesorios y cuatro poros, dientes del premaxilar uniformes, presencia de dientes en prevómer, presencia de dientes en endopterigoides, boca protractil, ausencia de mesetmoides dérmico, distinto grado de desarrollo de las expansiones de los arcos hemales, presencia de un epural, ausencia de uroneural, presencia de forámenes en el opercular.

El fenograma N°3 fue elaborado a partir de la matriz de 14 caracteres y el Coeficiente de Correlación Cofenético es de 0.85. En el se evidencia un amplio grupo y un OTU aislado que es el B. australis que se conecta en un nivel de similitud de 1.185. Un subgrupo está formado por A. smitti, A. nigricans y A. incisa que aparece aislada. El otro subgrupo lo forman A. hatcheri, O. argentinensis, O. bonariensis, O. rex, O. perugiae y A. regia. Las especies O. argentinensis, O. rex y O. bonariensis constituyen un conjunto.

Los caracteres que comparten las especies de este último subgrupo son: ausencia de mesetmoides, boca protractil, cresta supraoccipital simple, ausencia de proceso articular del premaxilar, tubo óseo del canal sensorial del infraorbital 1 con un túbulo accesorio y tres poros.

Un núcleo que aquí se constituye es O.peruqiae y A.regia y los caracteres que comparten son: tubo óseo del canal sensorial del infraorbital 1 con cinco poros, ausencia de mesetmoides dérmico, dientes del premaxilar uniformes, cuatro poros en tubo óseo del canal sensorial de infraorbital 2, ausencia de proceso articular del premaxilar, expansiones en los arcos hemales de las vértebras, presencia de dientes en prevomer, presencia de dientes en endopterigoides, sutura entre escápula y coracoides dentada.

El fenograma N°4 fue elaborado a partir de la matriz de 18 caracteres y presenta un Coeficiente de Correlación Cofenético de 0.94. En este diagrama se reconoce un amplio grupo integrado por A.hatcheri, O.peruqiae, O.bonariensis, A.nigricans, A.smitti, A.regia, O.argentinensis, O.rex, A.incisa y el OTU aislado que corresponde a B.australis. En el subgrupo tenemos dos conjuntos, uno constituido por el núcleo A.hatcheri y O.peruqiae que se unen en un nivel de similitud de 0.444. Ambos se unen a O.bonariensis en un nivel de 0.500. El otro conjunto está formado por A.nigricans, A.smitti, A.regia, O.argentinensis y O.rex. El primer conjunto se une al segundo en un nivel de similitud de 0.548. El núcleo O.argentinensis y O.rex se

3.3 Gráficos del análisis de Coordenadas Principales

La técnica de ordenación empleada para encontrar las relaciones de los OTUs en el espacio multivariado fue el Análisis de Coordenadas Principales (PCORD, Principal coordinates Analysis). Los diagramas dimensionales graficados corresponden a cuatro matrices diferentes.

Los resultados que a continuación presentaremos se obtuvieron en base a la matriz de 32 caracteres. El porcentaje de variabilidad acumulada por los tres primeros ejes es de 82.08. La variación expresada por el primer eje es de 50.31, la del segundo es de 19.16, y del tercer eje de 12.61.

El gráfico bidimensional de la figura N° "1.a" corresponde a las coordenadas 2 versus 1. Se observan dos pares de especies muy próximas, Q.peruquiae y A.regia y A.smitti y A.nigricans. Entre las restantes conservan mayor proximidad A.incisa, Q.argentinensis, Q.bonariensis y A.hatcheri. B.australis y Q.rex están aisladas del resto de las especies.

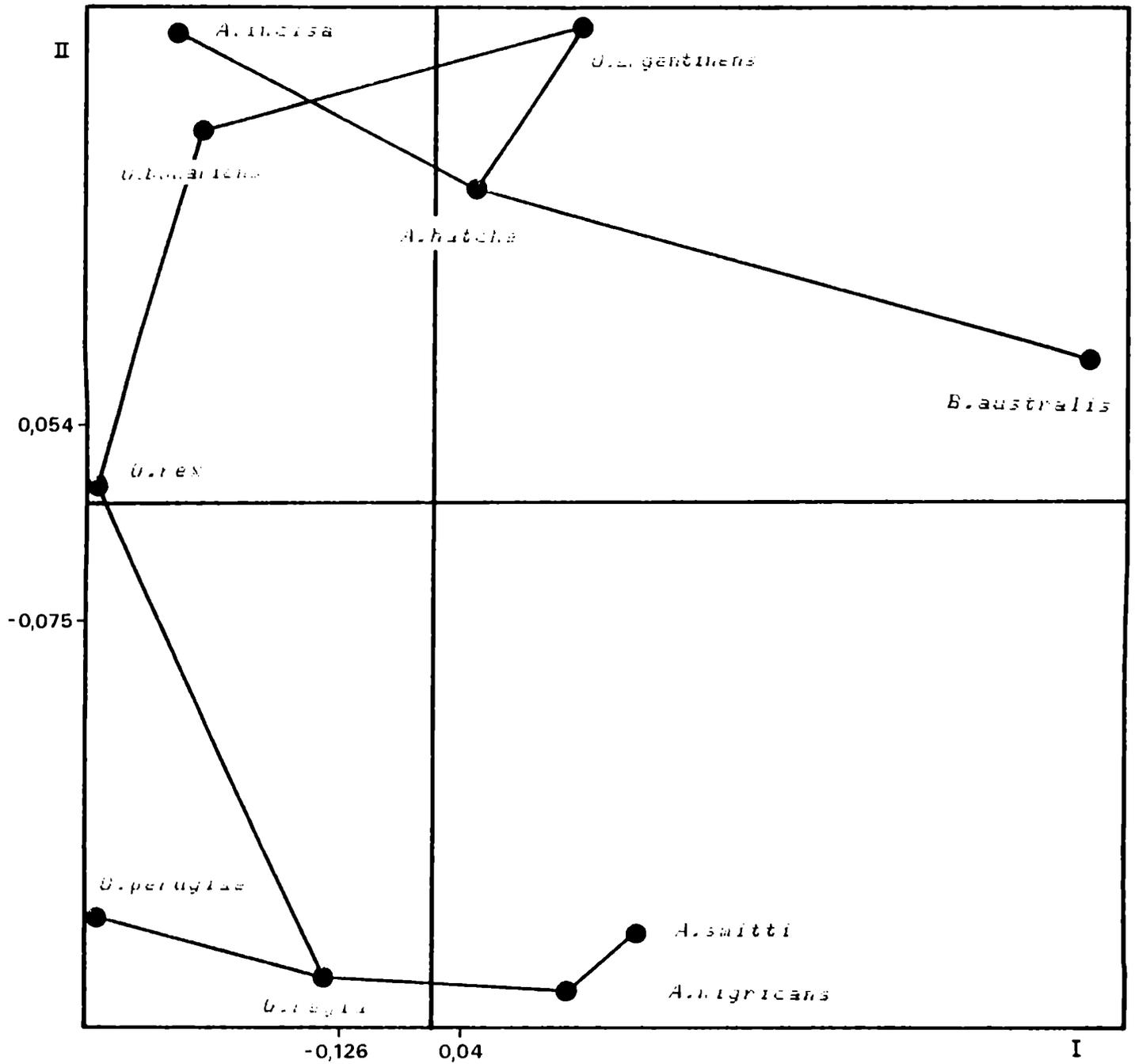
El gráfico de la figura N° "1.b" corresponde a las coordenadas 3 versus 1. Se puede observar que B.australis esta aislada y que Q.peruquiae, Q.rex, Q.argentinensis, Q.bonariensis, A.regia, A.hatcheri, y A.nigricans se hallan dispersas en una nube de puntos. Dentro de esta, Q.argentinensis y Q.bonariensis son las más próximas; A.smitti y A.incisa se hallan próximas entre si y alejadas del resto.

unen en un nivel de 0.556 al igual que A.smitti y A.nigricans. Las relaciones fenéticas de este fenograma son algo diferente a los otros casos, pero los niveles más estrechos se mantienen al igual que los otros fenogramas. Para B.australis y A.incisa los niveles de similitud se mantiene bajos en los cuatro diagramas.

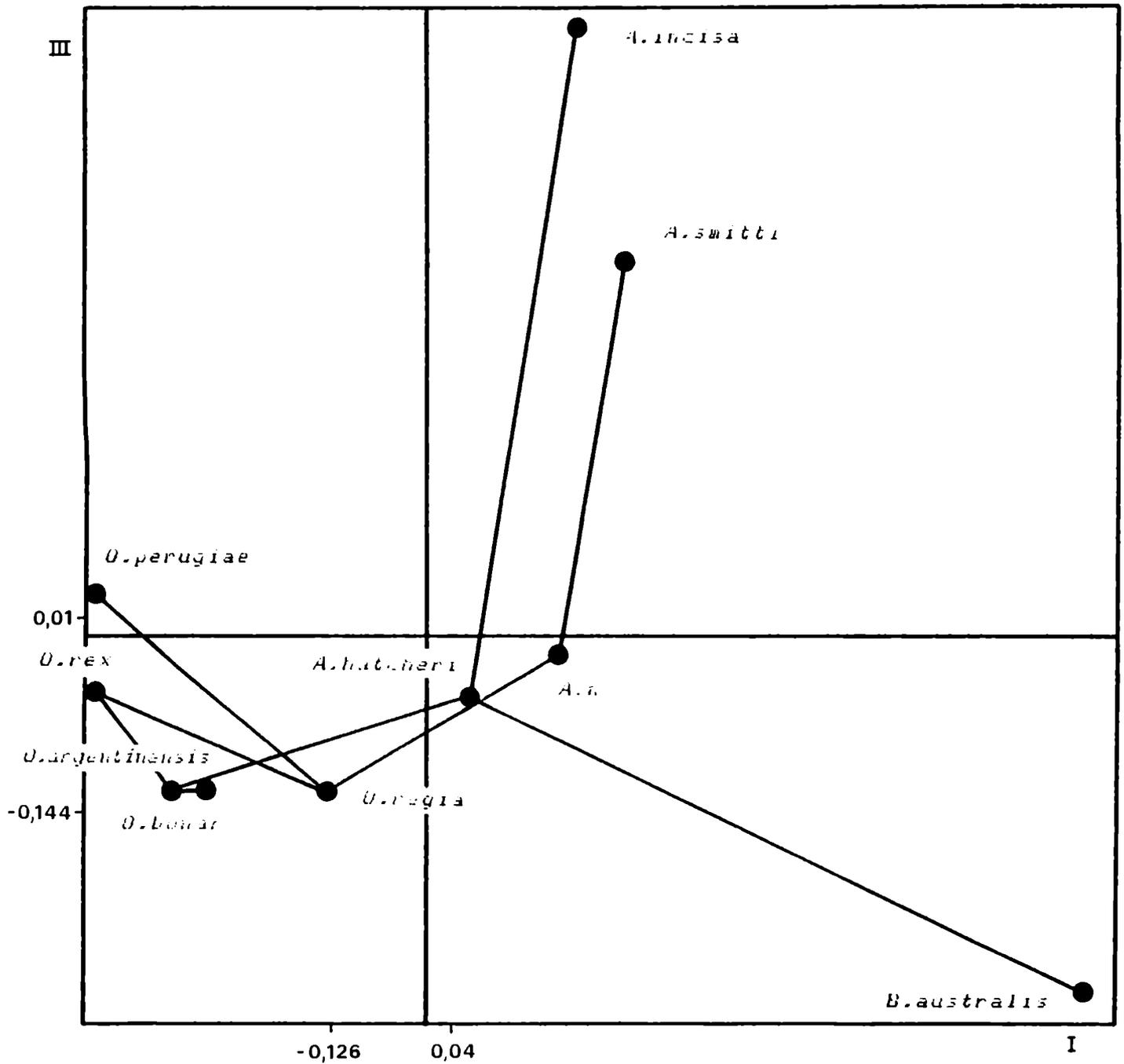
A.hatcheri, O.peruqiae y A.regia se asocian de modo diferente como se observa en los fenogramas N'1 y N'3. En el N'1 A.regia se une a A.hatcheri y O.peruqiae aparece aislada. En el N'3 A.regia se asocia a O.peruqiae y A.hatcheri se une a O.bonariensis, O.argentinensis y O.rex.

En caso A.hatcheri se une a O.peruqiae.

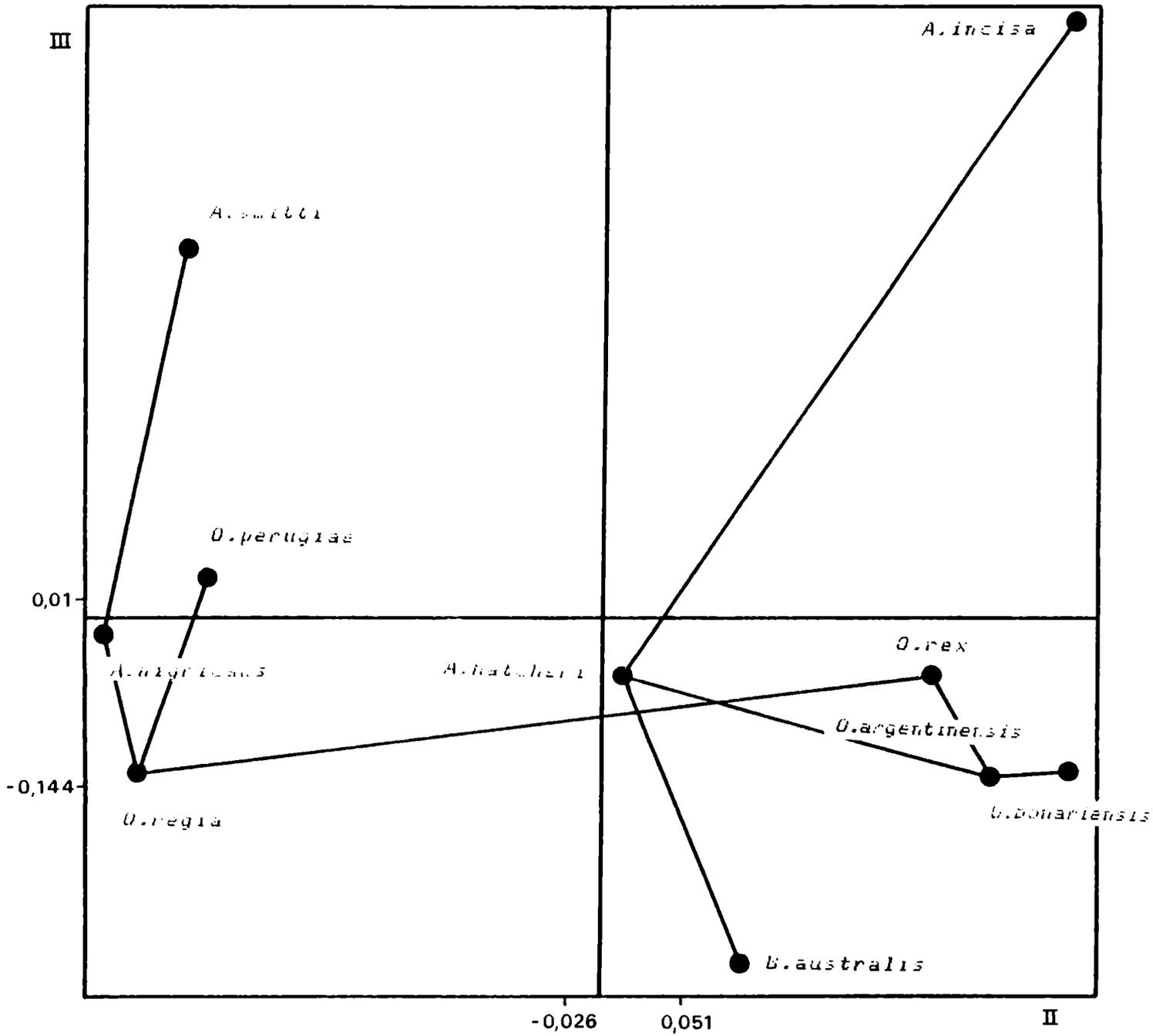
Los caracteres empleados en esta matriz no son variables, son estables al nivel del análisis realizado. Los caracteres desechados fueron aquellos que a posteriori o no podían ser empleados en el análisis cladístico. El fenograma se emplea como primera aproximación del análisis fenético y de los cuatro elaborados éste es el que se elige siendo el que contiene la información más consistente respecto de la similitud global entre las especies.



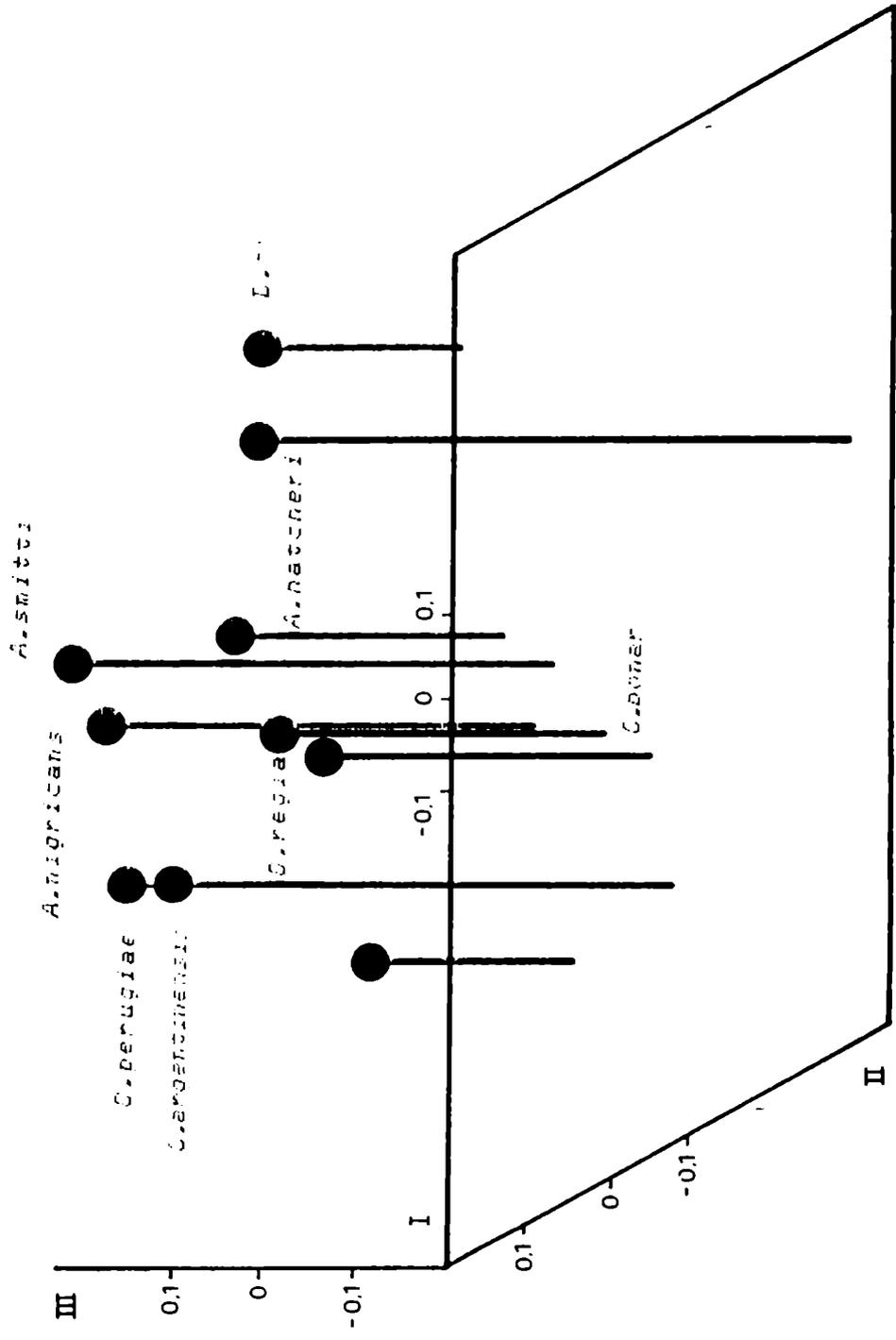
Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 1"a". Diagram bidimensional, N = 32', coordenadas 2 versus 1.



Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 1"b". Diagrama bidimensional, N = 32, coordenadas 3 versus 1.



Analisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 1"c". Diagrama bidimensional, N = 32 , coordenadas 3 versus 2.



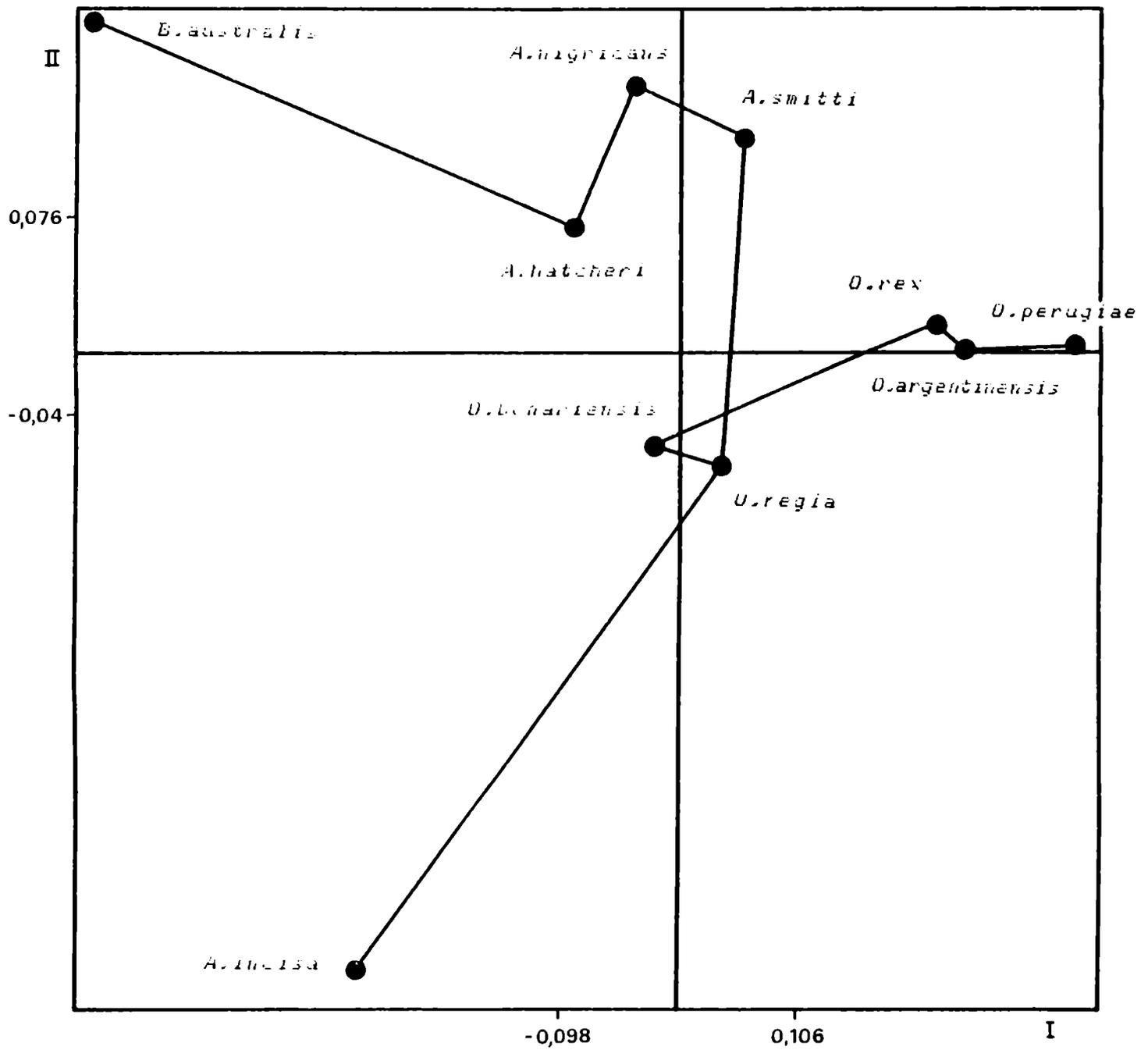
En la figura N° "1.c" se grafican las coordenadas 3 versus 2. Aquí se observan dos agrupaciones de OTUs, una constituida por Q.peruqlae, A.nigricans y A.regia. La otra esta constituida por Q.rex, Q.argentinensis, Q.bonariensis y A.hatcheri que se encuentra mas lejos. También se observa que A.incisa, A.smitti, y B.australis están aislados.

En el espacio del gráfico tridimensional de la figura N° "1.d" se observa que A.incisa y B.australis están bien alejadas del resto. A.nigricans y A.smitti se encuentran muy cerca al igual que Q.peruqlae y Q.argentinensis.

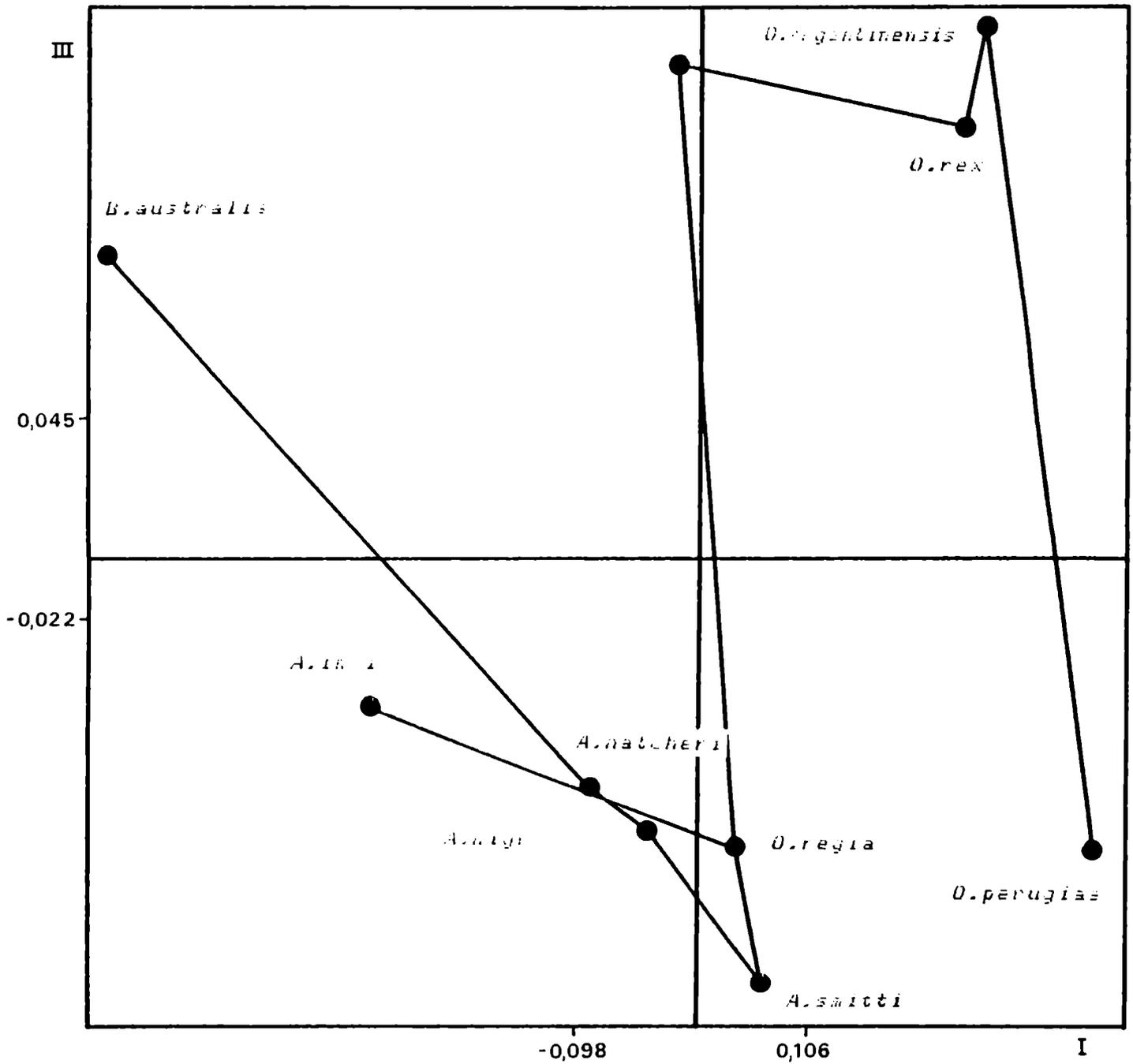
Los resultados obtenidos a partir de la matriz de 22 caracteres, presentan un porcentaje de variabilidad acumulada por los tres primeros ejes de 95.28. La variación del primer eje es de 57.39, la del segundo es de 23.06 y la del tercero es de 14.82.

La figura N° "2.a" corresponde a las coordenadas 2 versus 1 donde se observa que existe una agrupación entre A.hatcheri, A.nigricans, A.smitti, Q.rex, Q.peruqlae, Q.bonariensis, Q.argentinensis y A.regia. Están muy próximas Q.bonariensis con A.regia y Q.rex con Q.argentinensis. Se encuentran alejadas del resto A.incisa y B.australis.

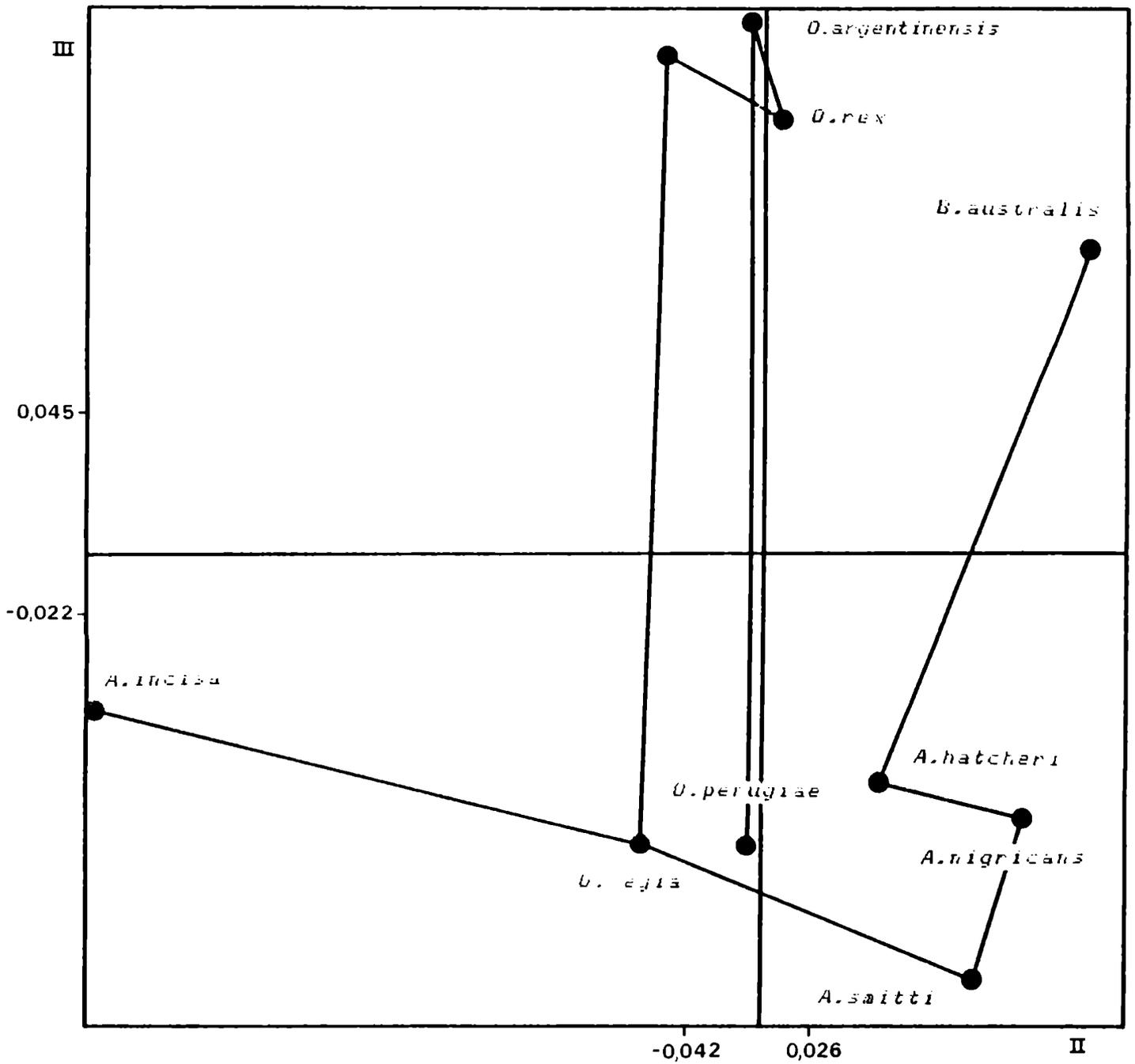
En la figura N° "2.b" se grafican las coordenadas 3 versus 1. Se observa que B.australis está alejada mientras que Q.argentinensis, Q.rex y Q.bonariensis están muy próximas. El resto de



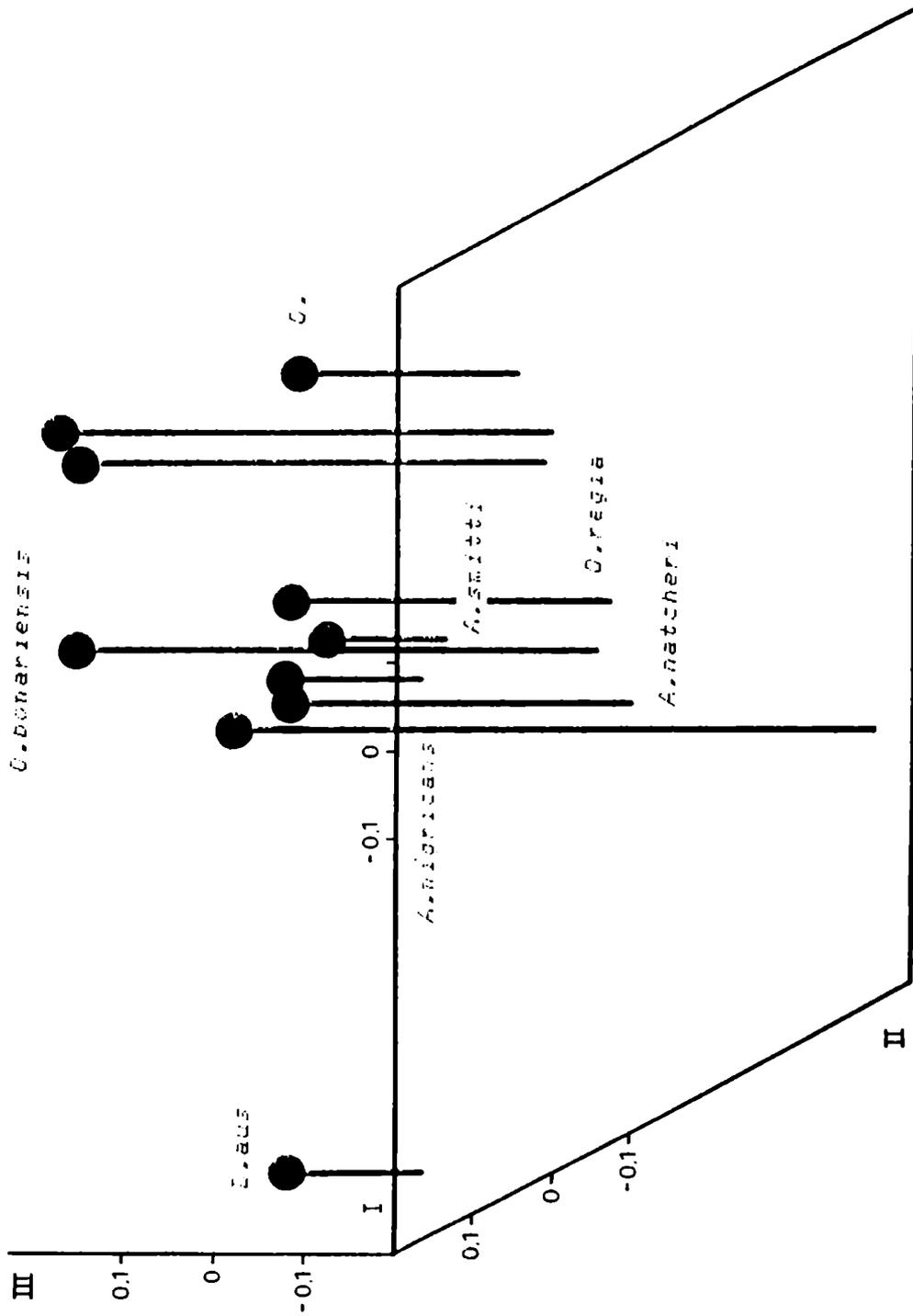
Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 2"a". Diagrama bidimensional, N = 22 , coordenadas 2 versus 1.



Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 2"b". Diagrama bidimensional, N = 22, coordenadas 3 versus 1.



Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 2"c". Diagrama bidimensional, $H = 22$, coordenadas 3 versus 2.



Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 2"d". Diagrama tridimensional, N = 22.

las especies se hallan disperso en una nube.

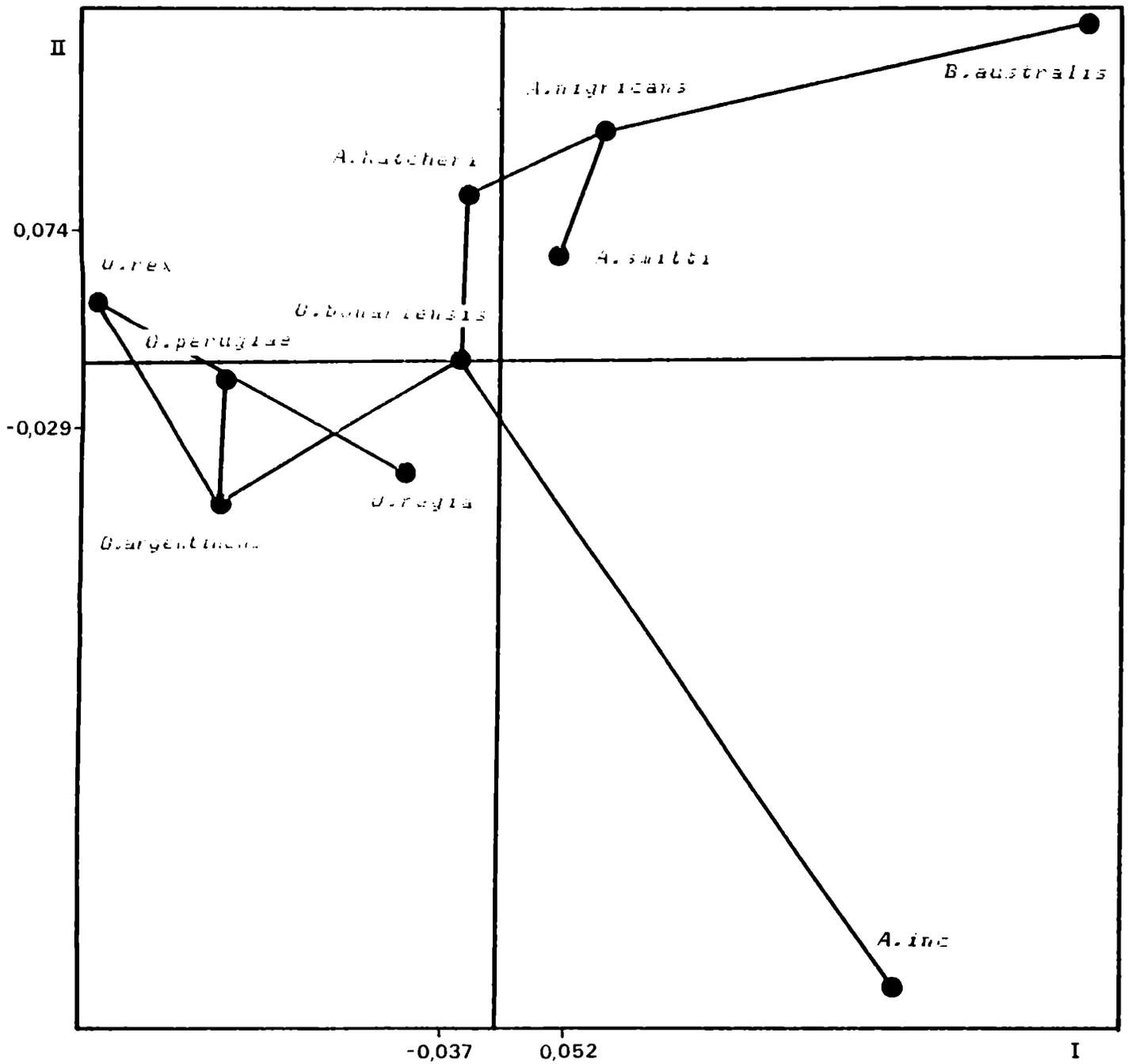
En la figura N° "2.c" se grafican las coordenadas 3 versus 2. Nuevamente las especies aisladas son A. incisa y B. australis. Las otras dos agrupaciones que existen son 1) O. rex, O. argentinensis y O. bonariensis, 2) O. perugiae, A. regia, A. hatcheri, A. nigricans y A. smitti.

En el gráfico tridimensional de la figura N° "2.d" se observa que las especies muy próximas son: O. bonariensis, O. rex y O. argentinensis siendo las dos últimas las más cercanas. O. perugiae se halla alejada de las agrupaciones anteriores. Existen otros dos grupos constituidos por: 1) A. nigricans y A. smitti, 2) A. hatcheri y A. regia. Las especies que se encuentran aisladas son A. incisa y B. australis.

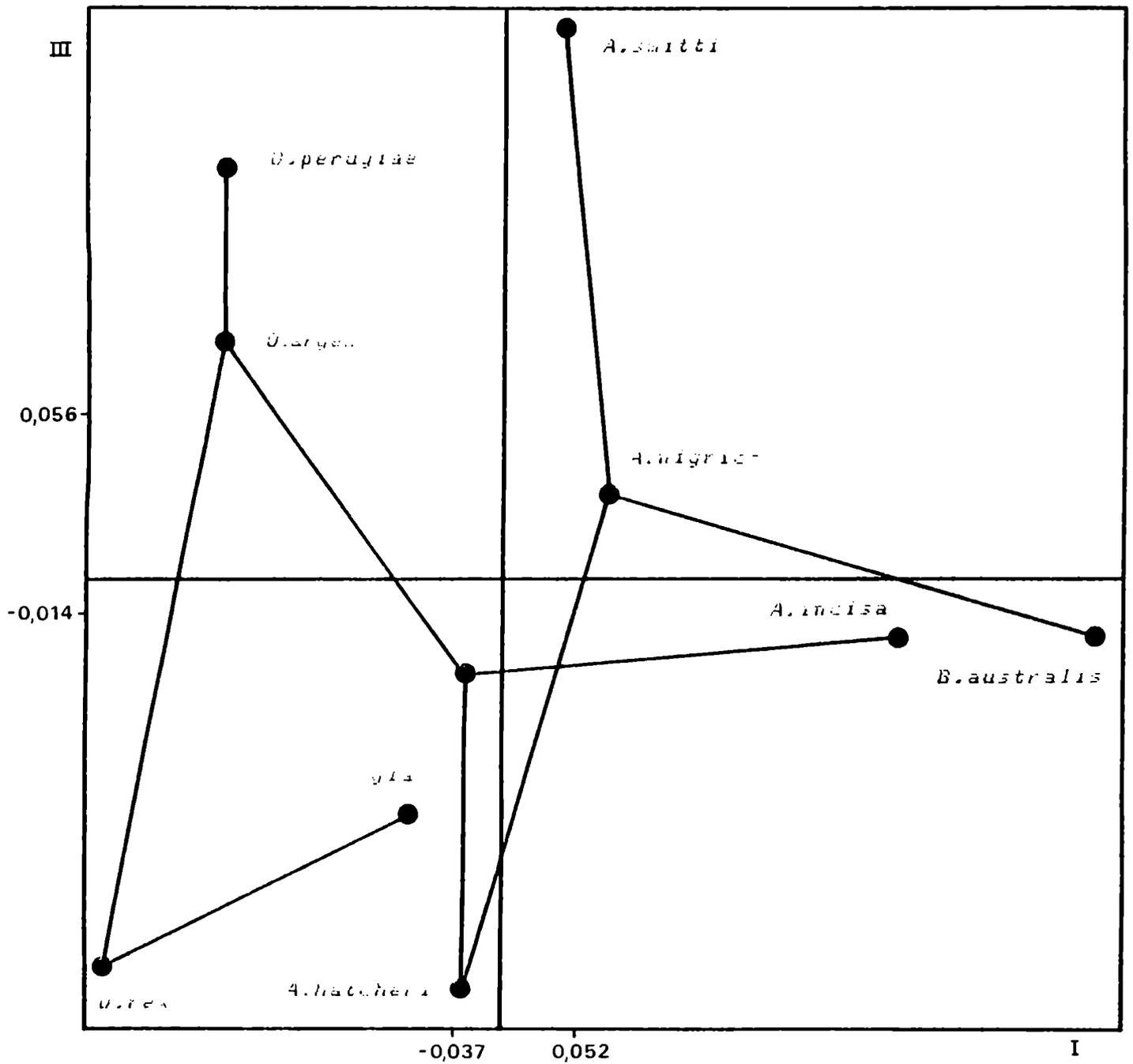
Se presentan a continuación los resultados obtenidos a partir de la matriz de 14 caracteres, donde el porcentaje de variabilidad acumulada por los tres primeros ejes es de 102.56. La variación expresada por el primer eje es de 62.23, la del segundo es de 24.18 y la del tercero es de 16.14.

En el gráfico de la figura N° "3.a" que corresponde a las coordenadas 2 versus 1 se observa que A. hatcheri, A. nigricans, A. smitti, O. rex, O. perugiae, O. bonariensis, O. argentinensis y A. regia se hallan dispersos en una nube puntos donde todos son equidistantes. A. incisa y B. australis se hallan aislados del resto.

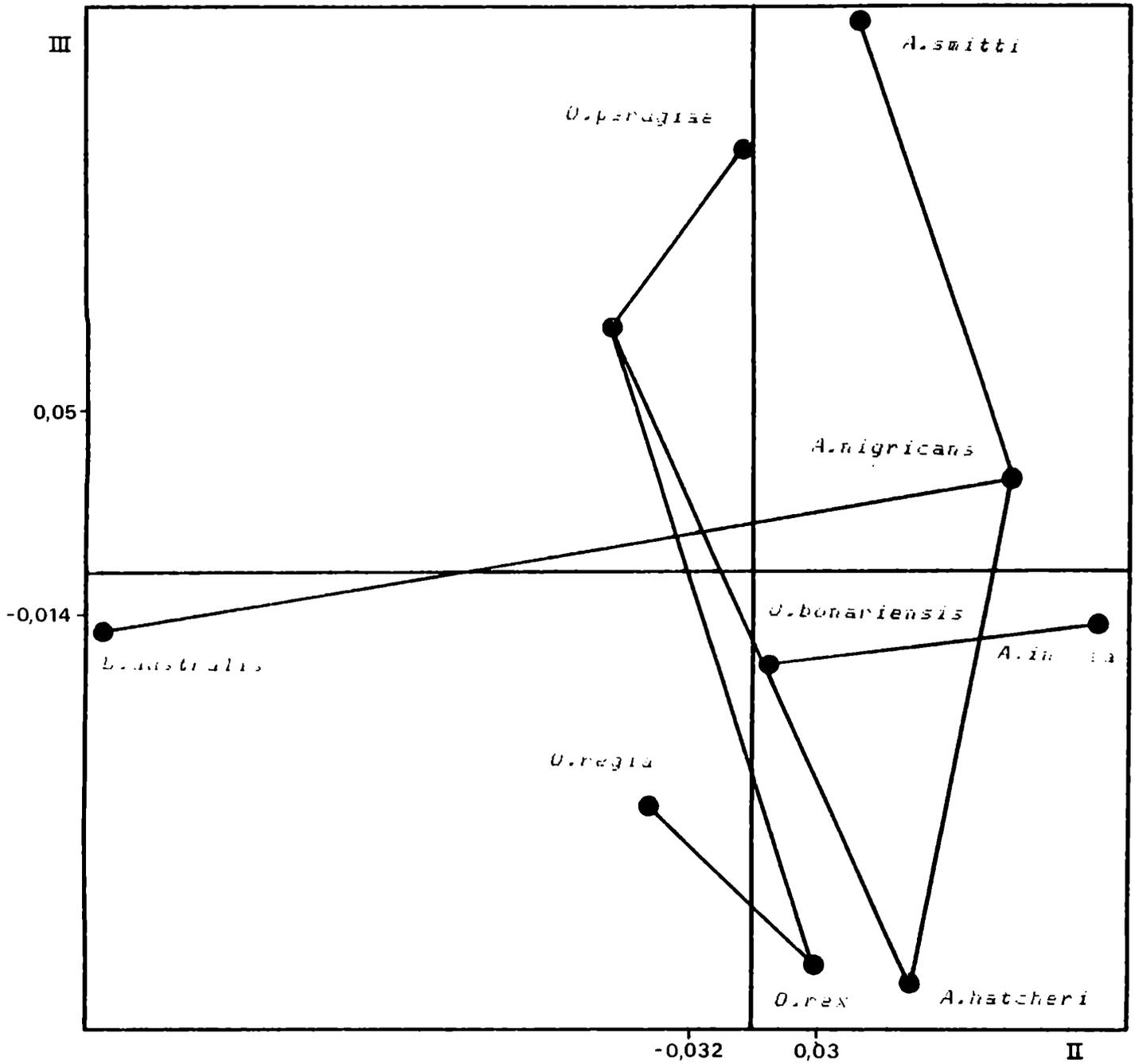
En la figura N° "3.b" se grafican las coordenadas 3 versus



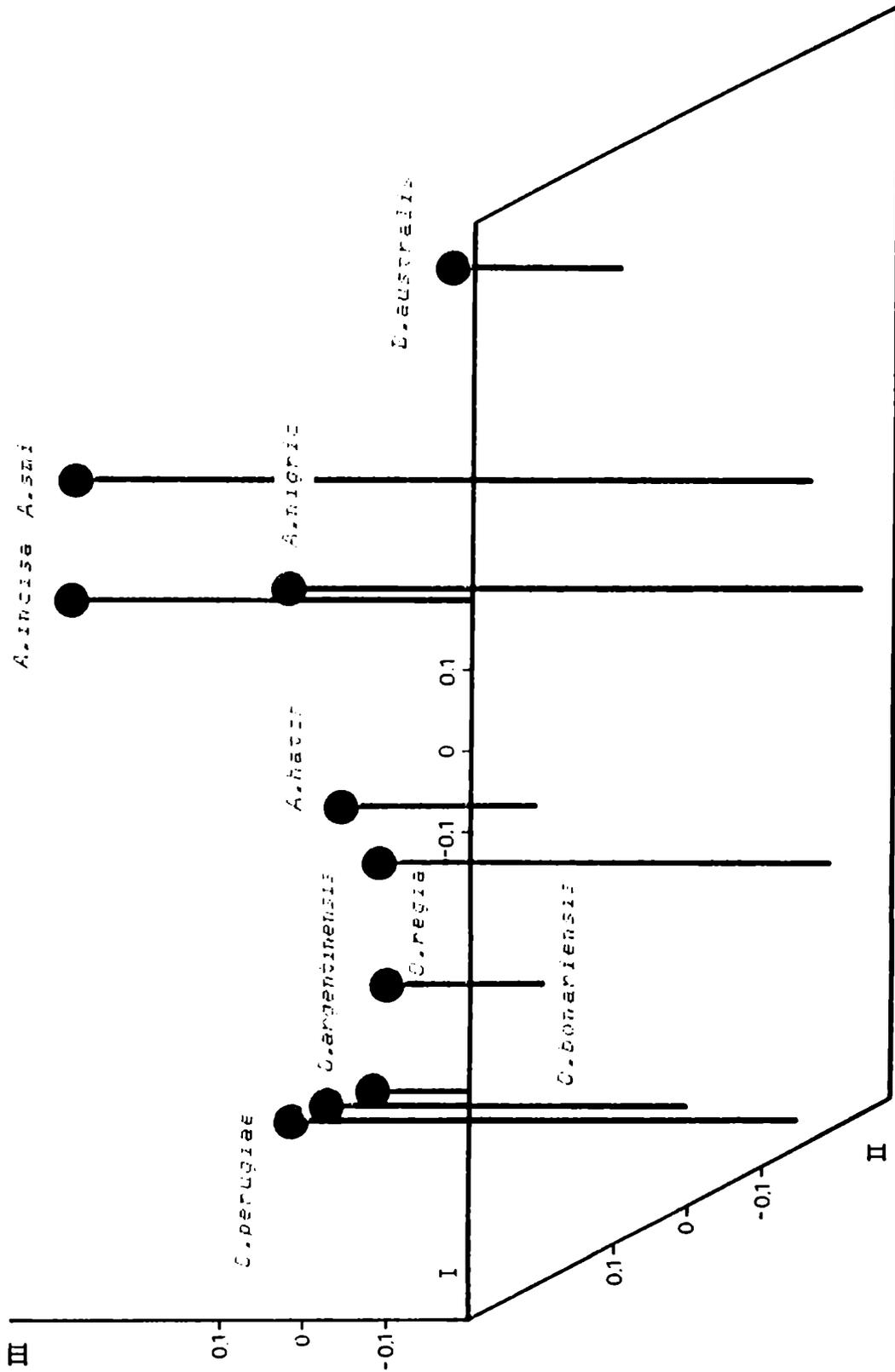
Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 3ªa. Diagrama bidimensional, $N = 14$, coordenadas 2 versus 1.



Analisis de Coordenadas Principales. Fig. N° 3"b". Diagrama bidimensional, $N = 14$, coordenadas 3 versus 1.



Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 3"c". Diagrama bidimensional, N = 14, coordenadas 3 versus 2.



Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 3"d". Diagrama tridimensional, N = 14.

1, aquí las especies se hallan dispersas y no se observan asociaciones.

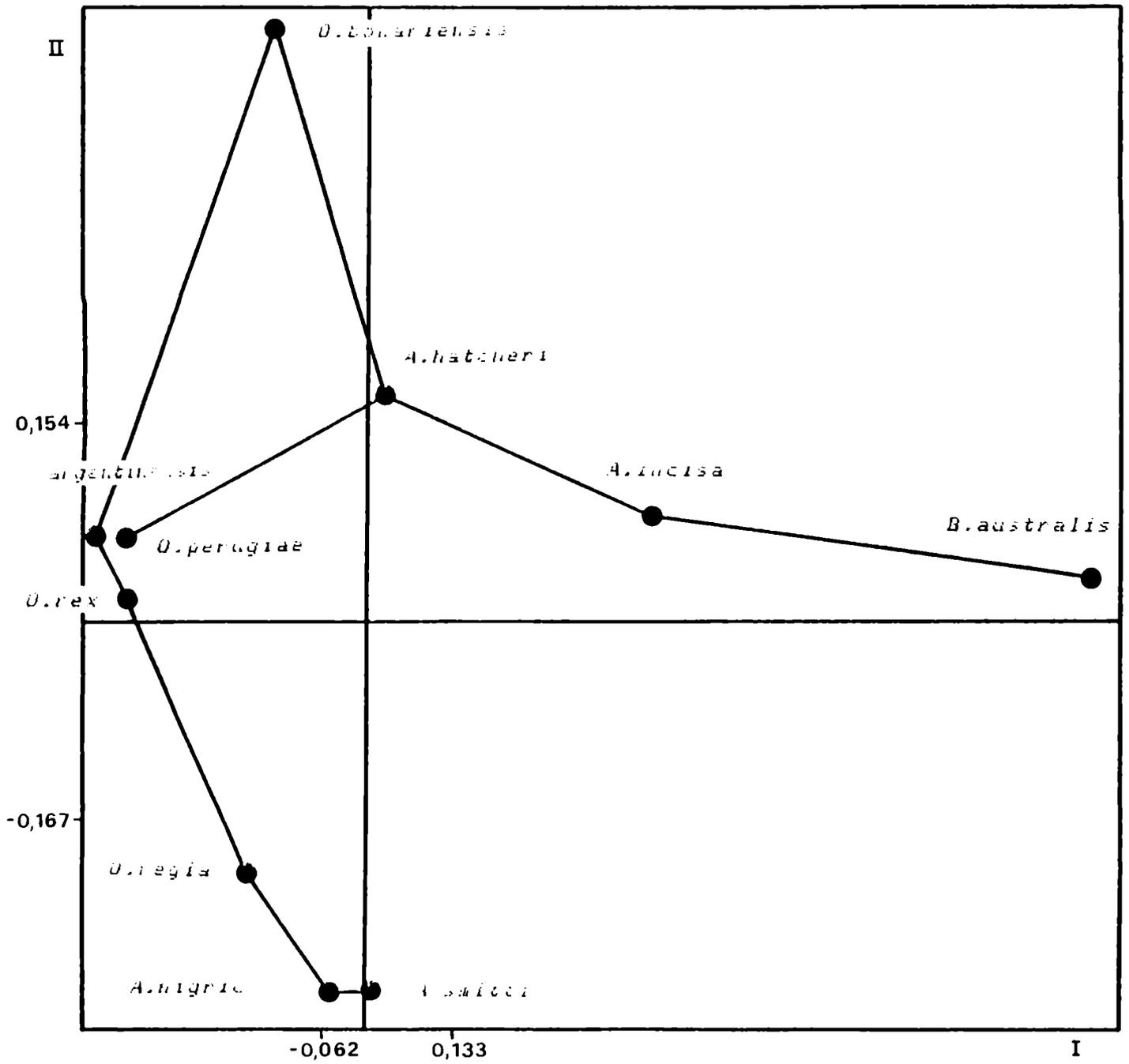
En la figura N° "3.c" se grafican las coordenadas 3 versus 2. Se ve que A.smitti, O.argentinensis y O.peruqiae están próximas, B.australis se encuentra aislada. Las especies restantes están relativamente cerca.

En la figura N° "3.d" del gráfico tridimensional A.incisa y B.australis se hallan alejadas del resto y O.rex, O.peruqiae y A.regia aparecen muy próximas en el diagrama. Otras dos agrupaciones se constituyen: 1) O.bonariensis, O.argentinensis y A.hatcheri, 2) A.nigricans y A.smitti.

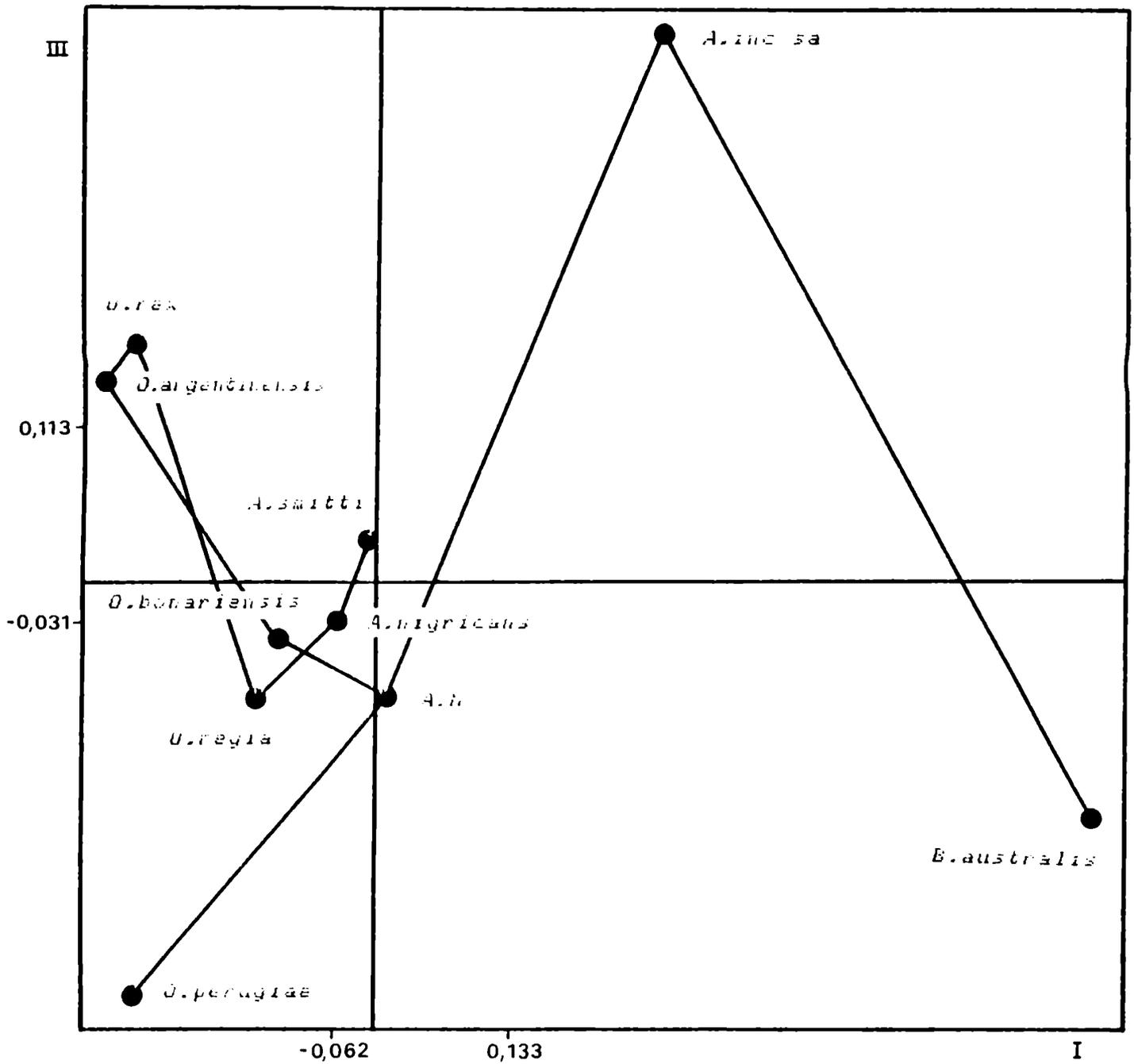
Los siguientes resultados fueron obtenidos a partir de la matriz de 18 caracteres. El porcentaje de variabilidad acumulado por los tres primeros ejes es de 102.88. La variación expresada por el primer eje es de 73.63, la del segundo es de 17.06 y la del tercero es de 12.18.

En el gráfico bidimensional de la figura N° "4.a" se observa que las especies cercanas son O.argentinensis, O.peruqiae y O.rex al igual que A.smitti con A.nigricans. B.australis aparece aislado mientras que A.incisa y O.bonariensis son equidistantes de A.hatcheri.

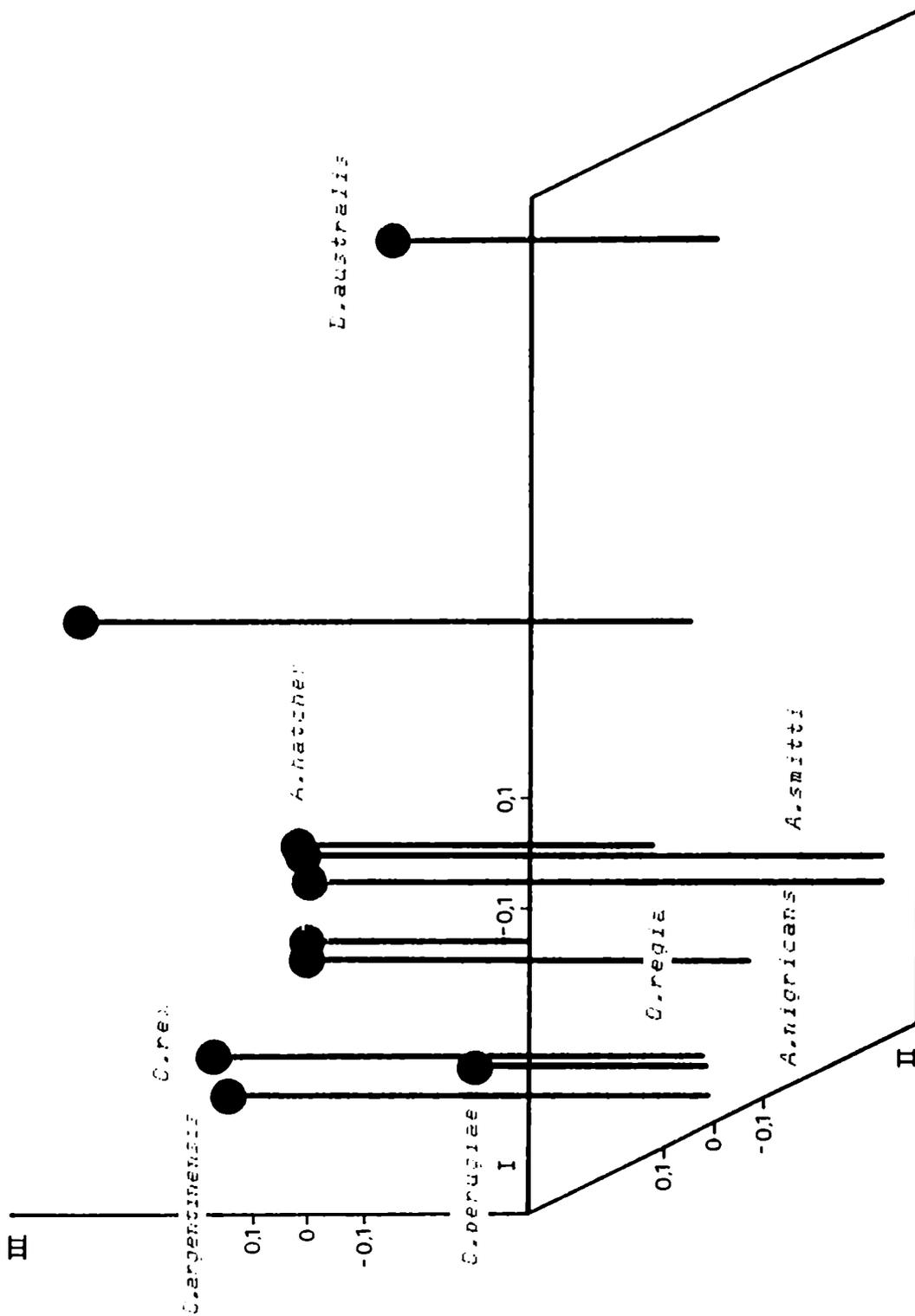
El gráfico bidimensional de la figura N° "4.b" muestra que las especies aisladas son A.incisa y B.australis. El resto constituye un



Análisis de Coordenadas Principales .Fig. Nº 4"a". Diagrama bidimensional, N = 18 , coordenadas 2 versus 1.



análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 4"b". Diagrama bidimensional, N = 18 , coordenadas 3 versus 1.



Análisis de Coordenadas Principales. Fig. Nº 4"d". Diagrama tridimensional, c = 18.

grupo donde A. smitti, A. nigricans, O. bonariensis, A. hatcheri y A. regia se aproximan y O. peruqiae se encuentra un poco más alejada. O. argentinensis y O. rex están muy próximas entre sí.

El gráfico N° "4.c" muestra a A. incisa y B. australis alejadas del resto de las especies que se disponen del siguiente modo:

1) O. rex y O. argentinensis, 2) A. smitti, A. nigricans y A. regia, 3) A. hatcheri, O. peruqiae y O. bonariensis.

El diagrama tridimensional de la figura N° "4.d" es el elegido pues fue elaborado a partir de la matriz de caracteres más estables que fueron empleados en el análisis cladístico.

Aquí A. incisa y B. australis están aisladas del resto. Las especies más próximas son A. smitti con A. nigricans y A. hatcheri se aproxima mucho a ellas. O. argentinensis y O. rex se aproximan mucho entre sí O. peruqiae se halla ubicado dentro de esta agrupación. A. regia y O. bonariensis equidistan de los dos grupos anteriores.

3.3.a Adición de Redes de Prim a los gráficos del Pcord.

Por medio de la adición de la Red de Prim al diagrama de ordenación correspondiente se puede clarificar la interpretación de los diagramas cuando éstos contienen distorsiones en los OTUs más cercanos. Se superpusieron los diagramas de ordenación a las correspondientes redes de Prim construidas en base al mismo número de caracteres que los empleados en cada análisis de Coordenadas Principales. En las figuras N° "1.a" "N° 2.a", N° "3.a" se observa que

es muy poca la distorsión de los diagramas de ordenación. En la figura N° "3.a" la distorsión está entre A.regia, O.rex y O.argentinensis. En la figura N° "2.a" la distorsión está entre A.smitti, A.regia y O.bonariensis. En la figura N° "1.a" se halla entre A.hatcheri, O.argentinensis y O.bonariensis.

En la figura N° "2.b" la distorsión esta entre A.incisa, A.regia y A.smitti. En la figura N° "3.b" la distorsión es un poco mayor y está entre A.nigricans, A.hatcheri y O.bonariensis. En la figura N° "1.b" la distorsión está entre O.peruqlae, A.regia y O.rex, O.argentinensis y O.bonariensis.

En la figura N° "2.c" existe muy poca distorsión entre O.argentinensis, O.rex y O.bonariensis. En la figura N° "3.c" hay una pequeña distorsión entre A.incisa, O.bonariensis y A.hatcheri. En la figura N° "1.c" la distorsión es pequeña y está entre A.hatcheri, A.argentinensis, O.rex y A.regia.

En el gráfico de la figura N° "4.a" la distorsión que existe comprende a O.argentinensis, O.bonariensis y A.hatcheri. En el N° "4.b" la distorsión está entre A.hatcheri, O.bonariensis, O.argentinensis, O.rex y A.regia.

En la figura N° "4.c" la distorsión se presenta entre O.rex, O.argentinensis, y O.bonariensis. En los gráficos N° "4.a" y N° "4.c" la distorsión es muy poca.

Tablas que indican el eigen-valor de cada una de las coordenadas, el porcentaje de la variación total (porcentaje de traza) y acumulación de los porcentajes.

Para N = 32

Coordenada principal	Eigen-valor	Porcentaje de traza	Acumulación de porcentaje
Factor 1.	0.48156	50.31	50.31
Factor 2.	0.18340	19.16	69.47
Factor 3.	0.12067	12.61	82.08

Para N = 22

Factor 1.	0.58580	57.39	57.39
Factor 2.	0.23540	23.06	80.46
Factor 3.	0.15130	14.82	95.28

Para N = 14

Factor 1.	1.71110	62.23	62.23
Factor 2.	0.66488	24.18	86.42
Factor 3.	0.44380	16.14	102.56

Para N = 18

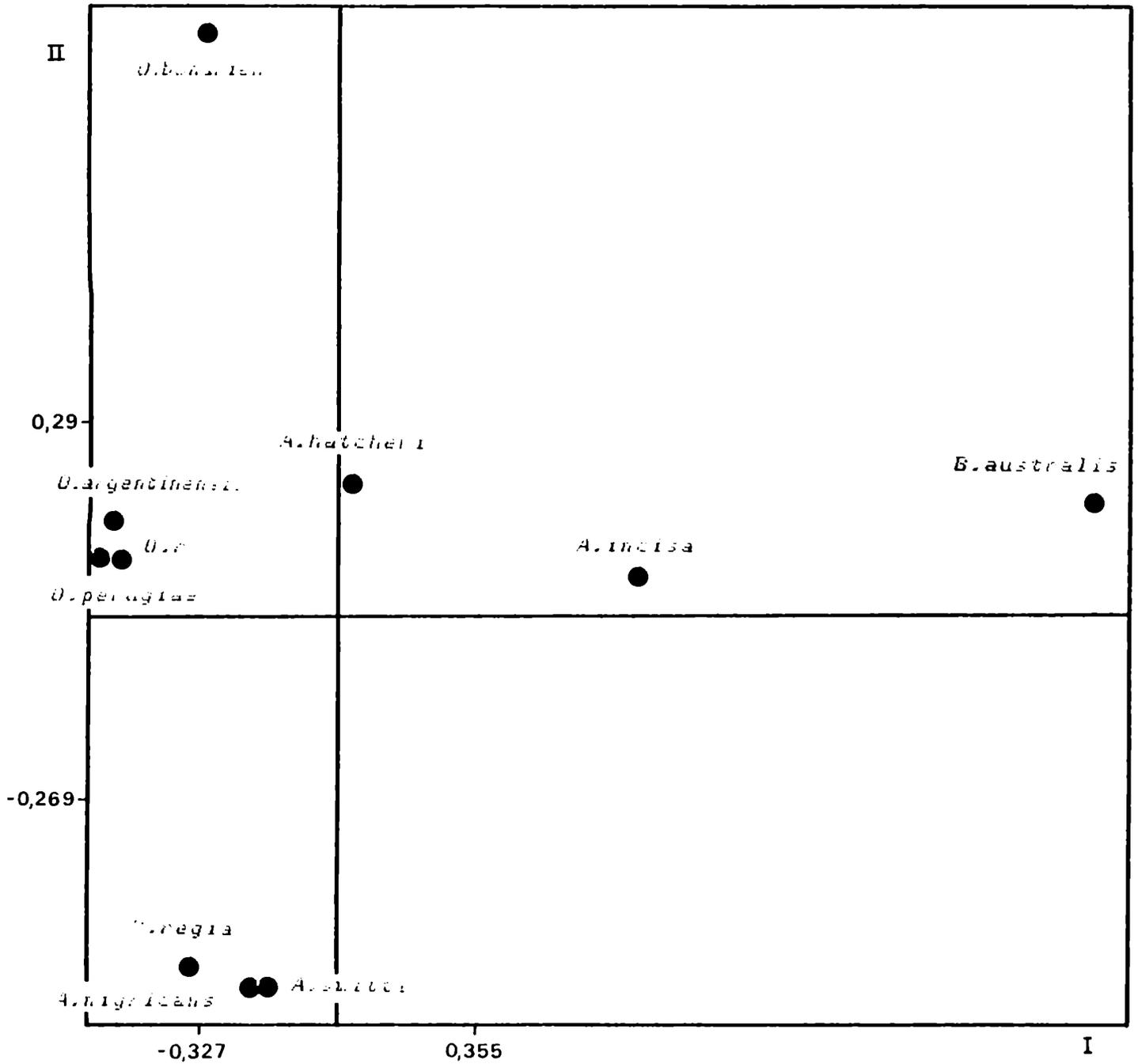
Factor 1.	2.19563	73.63	73.63
Factor 2.	0.50875	17.06	90.70
Factor 3.	0.36330	12.18	102.88

3.4 Diagrama del "Non metric multidimensional scaling" (NMDSC)

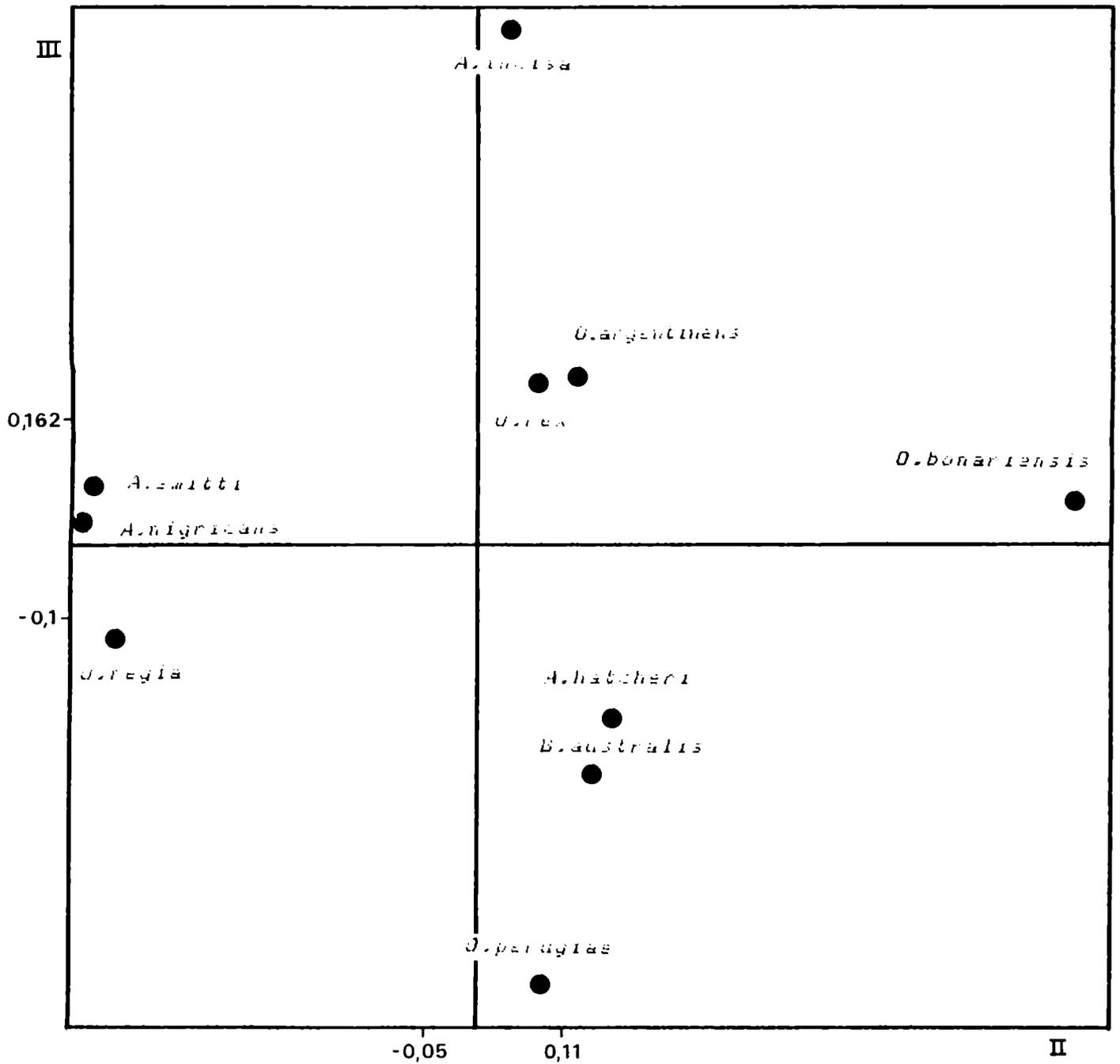
La técnica de ordenación empleada para obtener una relación mas precisa entre los OTUs graficados en pequeñas distancias en el espacio en el non metric multidimensional scaling.

Se aplicó para verificar si estaba bien representadas las distancias entre Q.argentinensis, Q.bonariensis, Q.rex y las distancias de A.smitti con A.nigricans. Se comparó la representación de los gráficos bidimensionales resultantes de la aplicación del Pcord a partir de la matriz de 18 caracteres, con los gráficos obtenidos por el NMSC.

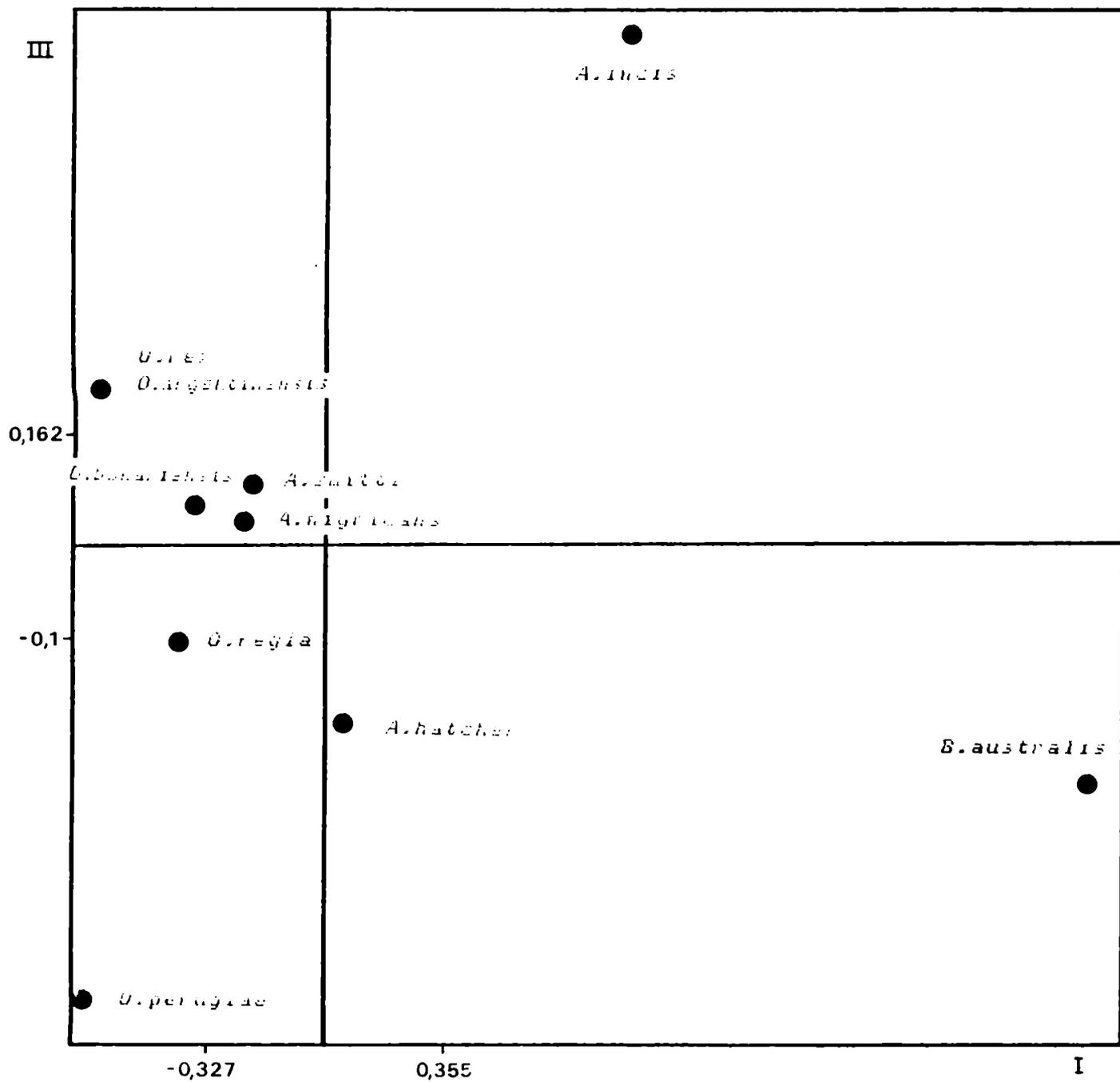
Se verificó que las distancias entre A.smitti y A.nigricans son siempre pequeñas. Para las otras tres especies se corrobora que Q.argentinensis se vincula más estrechamente a Q.rex que a Q.bonariensis. Lo que equivale a decir que Q.bonariensis está más alejada de Q.argentinensis que de Q.rex.



"Non Metric Multidimensional Scaling". Fig. Nº 1"a". N = 18
 dimensión 2 versus 1.



"Non Metric Multidimensional Scaling" .Fig. Nº 1"c". N = 18
dimensión 3 versus 2.

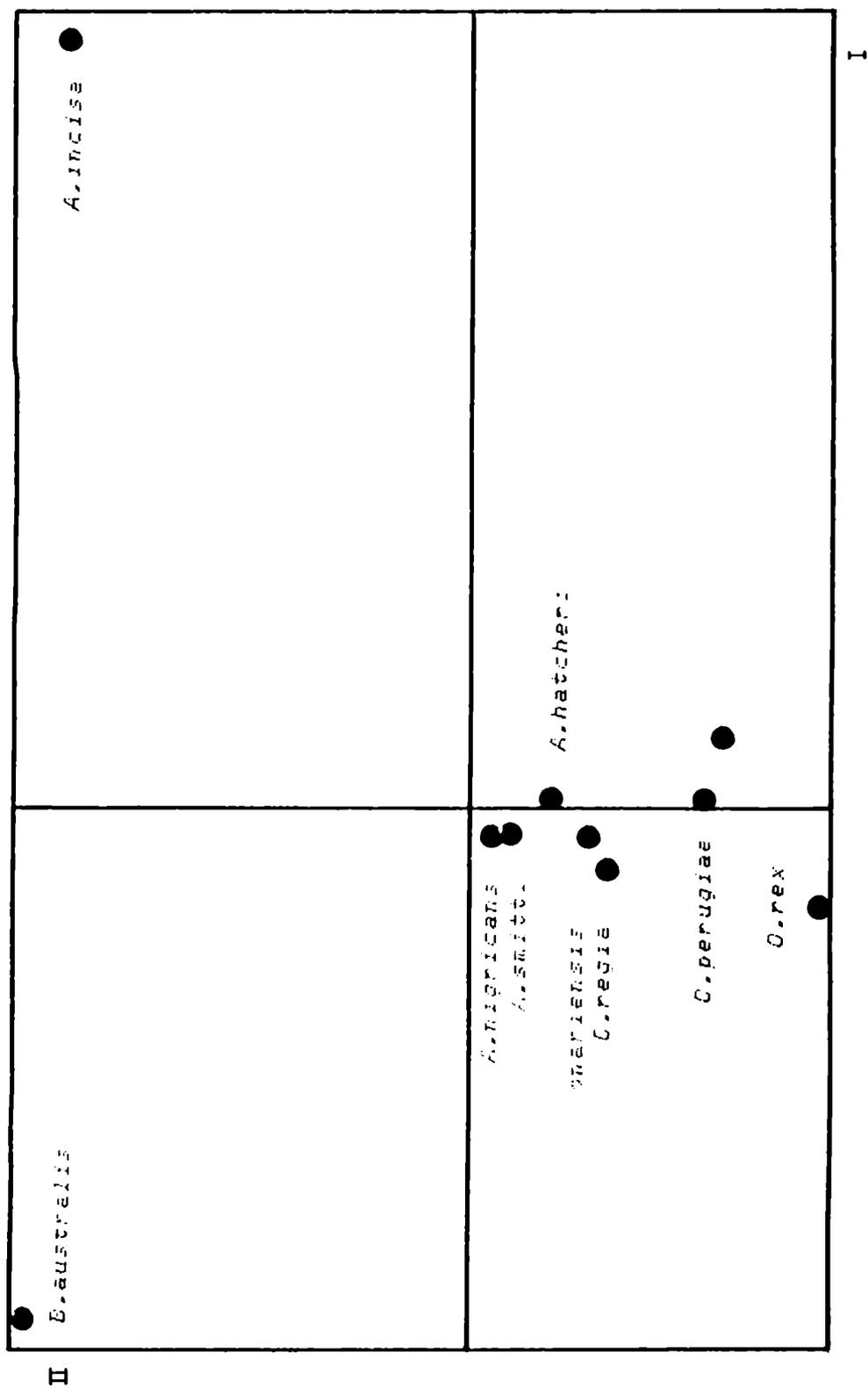


"Non Metric Multidimensional Scaling" .Fig. Nº 1"b". N = 18
 dimensión 3 versus 1.

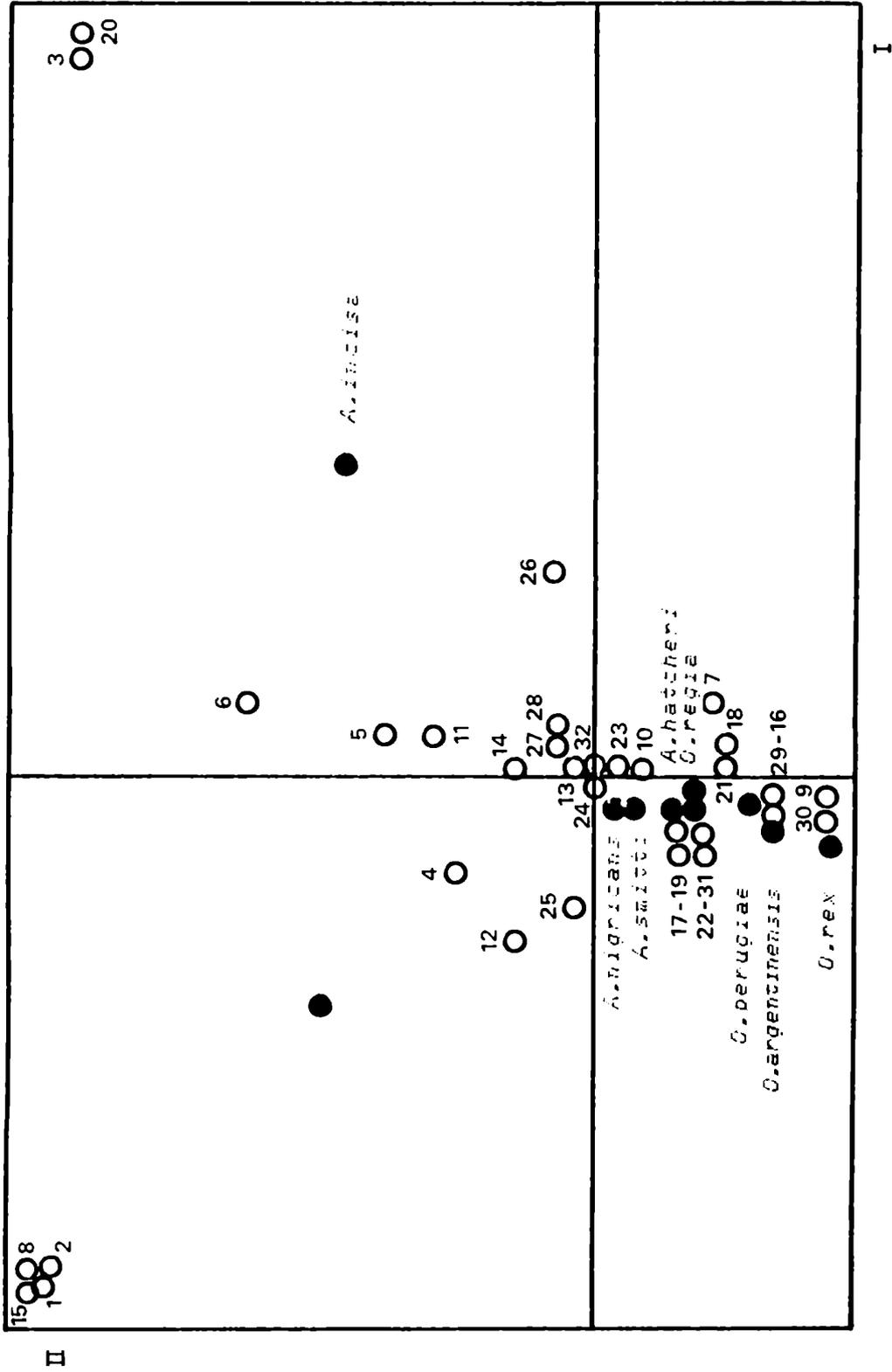
3.5 Diagramas del análisis Factorial de Correspondencia.

La técnica de ordenación utilizada para poder interpretar simultáneamente la asociación de OTUs y variables es el análisis Factorial de Correspondencia. Con esta técnica se procesaron dos matrices de datos. El resultado del análisis realizado a partir de la matriz de 32 caracteres muestra las siguientes agrupaciones. En el gráfico 1 "a" se observa que las especies aisladas son Austroatherina incisa y B.australis. Las especies restantes aparecen en una misma agrupación donde Austromeniidia nigricans y A.smitti están muy próximos. También mantienen mayor proximidad O.peruqlae, O.argentinensis y O.rex.

En el gráfico 1 "b" se muestran los OTUs y los caracteres simultáneamente siendo los caracteres asociados a B.australis los siguientes: forma del infraorbital 3, número de poros del tubo óseo del canal sensorial del infraorbital 2, forámenes del opercular, boca protractil, apófisis del basiesfenoides. Los caracteres asociados a Austroatherina incisa son: forma del infraorbital 3 y rama secundaria, número de poros del tubo óseo del canal mandibular del dentario, tipo de dientes del premaxilar, dientes en el endopterigoides, número de las apófisis anteriores del posttemporal. Los caracteres y OTUs restantes aparecen muy próximos y resulta difícil discernir cuáles están asociados a cada especie. Sin embargo como primera aproximación se puede decir cuáles son más próximos a las especies



Análisis Factorial de Correspondencia de las especies. Fig. No 1ª. N = 32.



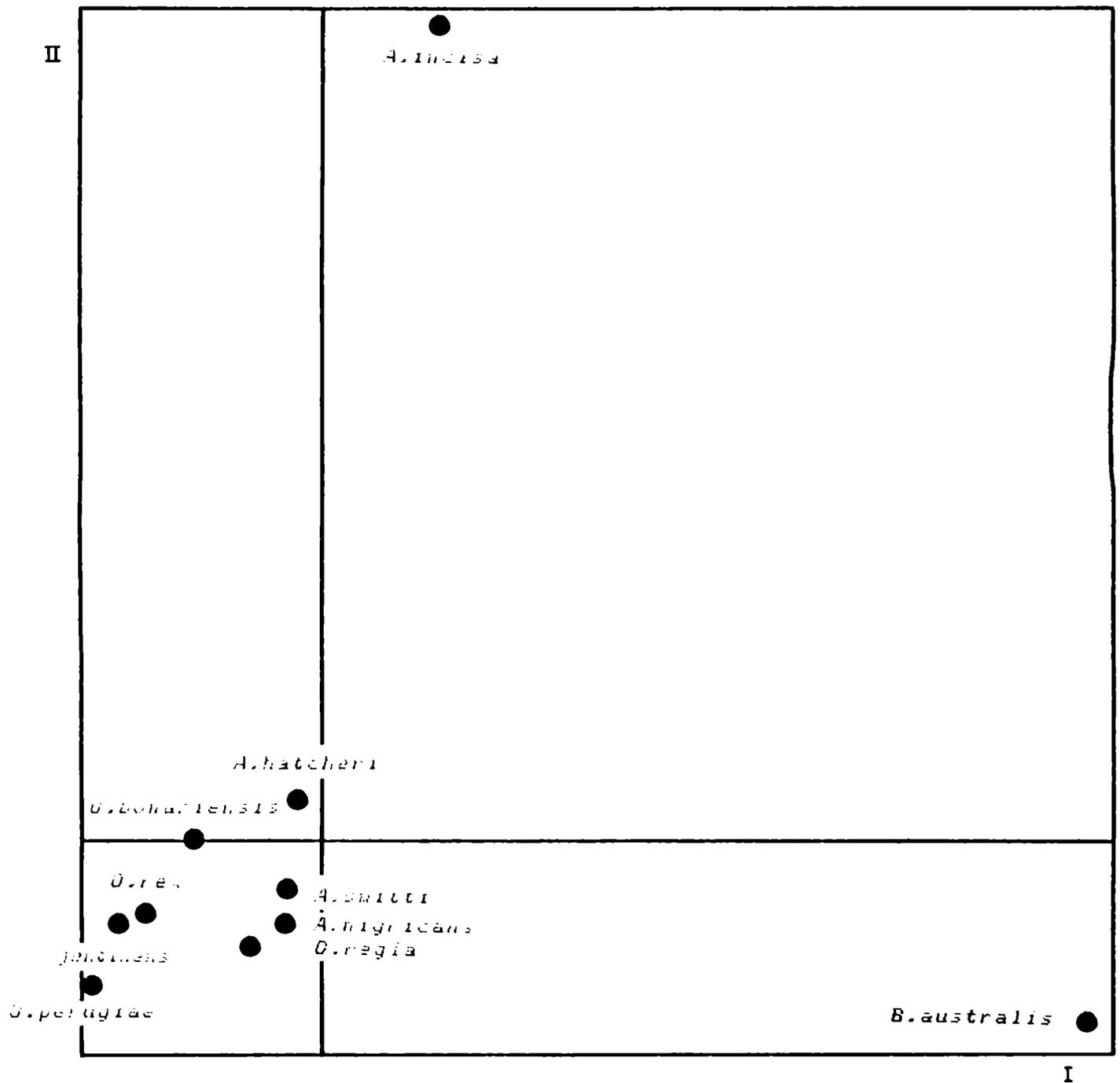
Análisis Factorial de Correspondencia de especies y caracteres.
 Fig. No 1"b". N = 32.

dentro de la agrupación. Para Austromenidia smitti y A. nigricans los caracteres son: dientes en el prevomer, mesetmoides dérmico, cresta supraoccipital, forma del extremo anterior del ala del basipterigio, urosoma, número de epulares, uroneural, foramen determinado por la espina neural del centro preural II. Los caracteres que están más próximos a O. bonariensis, A. regia y A. hatcheri son los siguientes: excavación del margen superior del interopercular, forma de los extremos de las apófisis laterales del paraesfenoides, sutura entre escápula y coracoides, forma del proceso lateral externo del basipterigio.

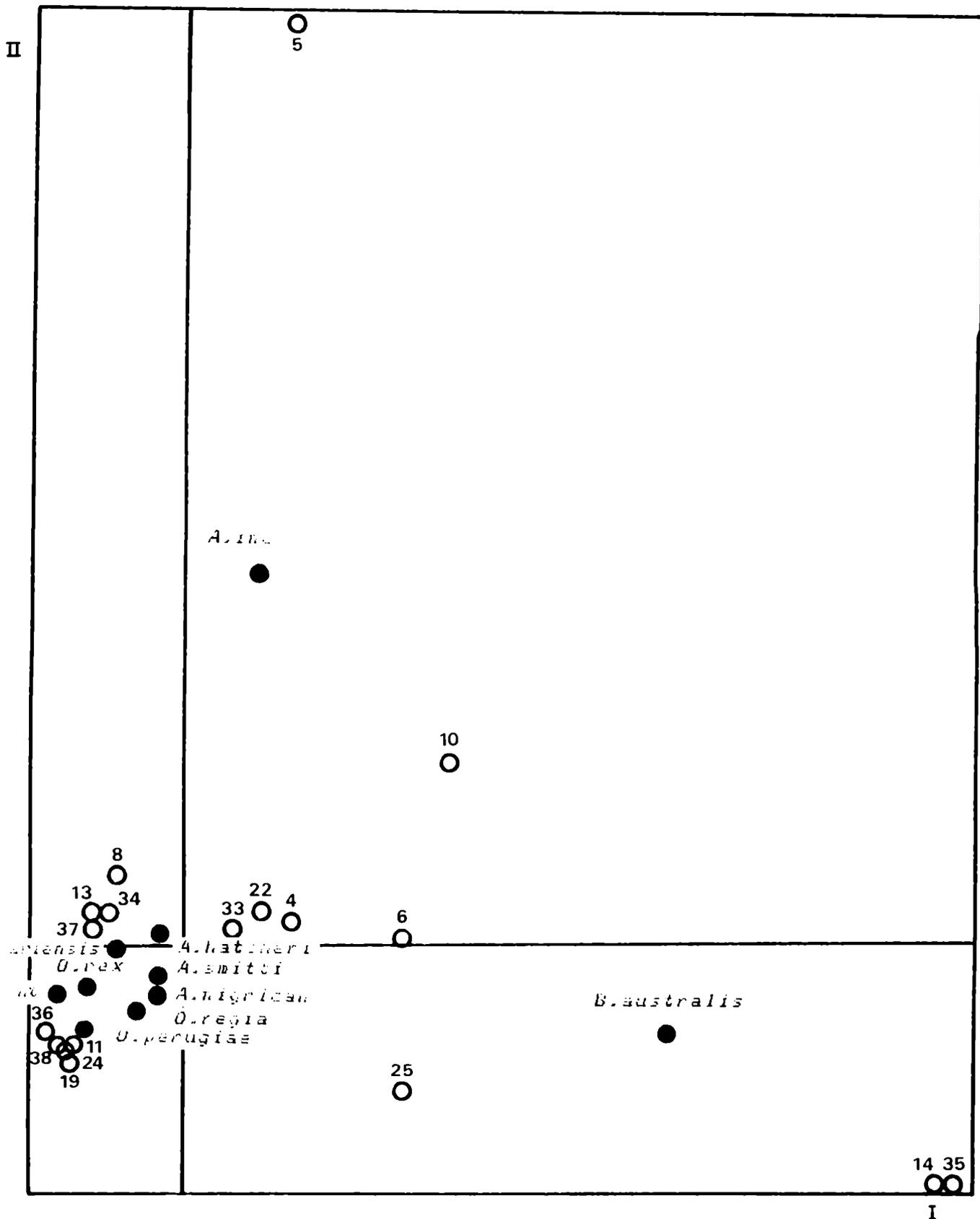
Los caracteres más próximos a las especies O. rex, O. peruquiae, y O. argentinensis son: apófisis subopercular posterior, hendidura posterior del paraesfenoides, escotadura lateral externa de la escápula, longitud del proceso posterior interno del basipterigio, forma del borde expuesto de la escama, posición del origen de la dorsal II, tipo de habitat.

El resultado del análisis Factorial de Correspondencia realizado a partir de la matriz de 18 caracteres se muestra en los gráficos 4 "a" y 4 "b". En el gráfico 4 "a" se grafican las especies, siendo Austroatherina incisa y B. australis las que se encuentran aisladas.

Las otras especies se distribuyen en un gran grupo estando Austromenidia nigricans y A. smitti muy próximas y a su vez a A. hatcheri y a A. regia. Las cuatro especies restantes también se agrupan estando



Análisis Factorial de Correspondencia de las especies. Fig. N° 4"a". N = 18.



Análisis Factorial de Correspondencia de especies y caracteres.
 Fig. Nº 4 "b". N = 18.

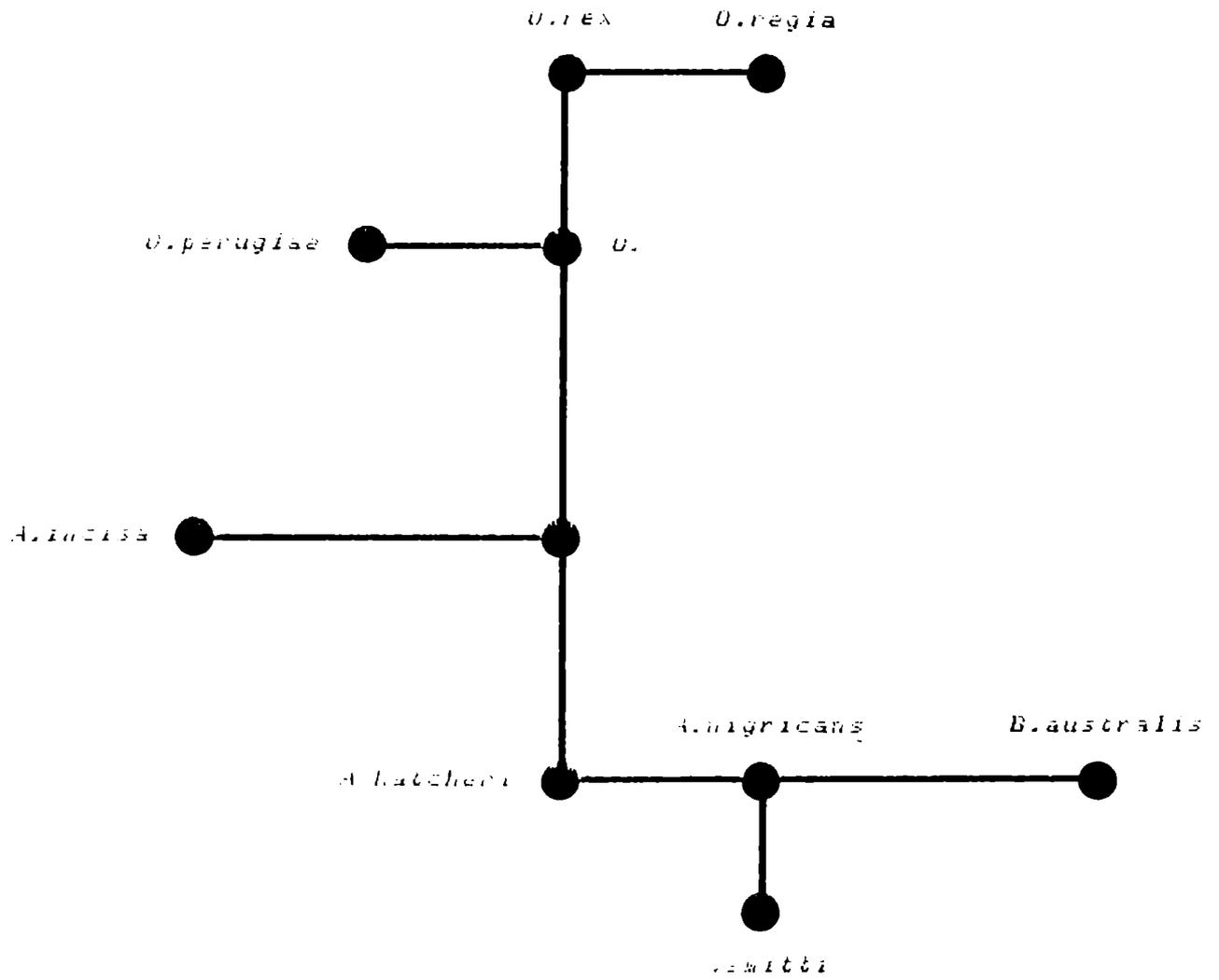
Q. argentinensis y Q. rex más próximas entre sí que a Q. bonariensis y a Q. peruqlae. En el gráfico 4 "b" se agrupan simultáneamente especies y caracteres. Austroatherina incisa se ve asociada al carácter dientes en el premaxilar y dientes en el prevomer. B. australis se asocia a los siguientes caracteres: número de poros del tubo óseo que aloja al canal mandibular del dentario, número de epurales, forma de la cresta supraoccipital, número de poros del tubo óseo del canal infraorbital I. Tres caracteres están muy próximos a A. hatcheri, A. smitti, A. nigricans y A. regia son: muesca posteroventral del premaxilar, forma del proceso lateral externo del basipterigio, número de poros del tubo óseo del canal sensorial principal del infraorbital II. Nueve son los caracteres que están próximos a Q. argentinensis, Q. rex y Q. bonariensis: forámenes en el opercular, mesetmoides dérmico, urosoma, dientes en el endopterigoides, dos elementos extraescapulares, proceso articular del premaxilar basioccipital fenestrado, proceso anterior interno del nasal, sutura entre escápula y coracoides. Este último análisis es el que se elige pues se emplea la misma matriz básica que en el análisis cladístico.

3.6 Redes de Prim N°1, N°2, N°3 y N°4.

Las redes de Prim que aquí se presentan fueron elaboradas como una aproximación preliminar a las relaciones evolutivas entre los taxa. En estos retículos no se asumen hipótesis de polaridad para los caracteres, ni se introducen ancestros hipotéticos. Con esta técnica se procesa las cuatro matrices de datos.

La red de Prim de la figura N°1 fue elaborada a partir de la matriz de 32 caracteres y el índice de consistencia es 0.77. Se evidencia un grupo constituido por: A. regia, O. rex, O. argentinensis, O. bonariensis y O. perugiae. Otra agrupación la forman A. nigricans, A. smitti y A. hatcheri; esta última está más vinculada a A. nigricans que a O. bonariensis. A. incisa se une a O. bonariensis a una distancia de 0.5 lo cual indica que está alejada del grupo. B. australis se une a A. nigricans a una distancia de 0.469 y también esta alejada. La distancia más corta es la que mantienen A. smitti y A. nigricans y es de 0.183. O. rex y O. argentinensis mantienen una distancia de 0.250 y la distancia de esta última con O. bonariensis es de 0.279.

Las especies O. rex, O. argentinensis y O. bonariensis se conectan entre sí en los cuatro retículos: comparten una serie de caracteres que son los siguientes: tubo óseo que encierra el canal principal del infraorbital 2 con tres tábulos y cinco poros, dientes del premaxilar uniformes y unicuspidados, endopterigoides con nume-



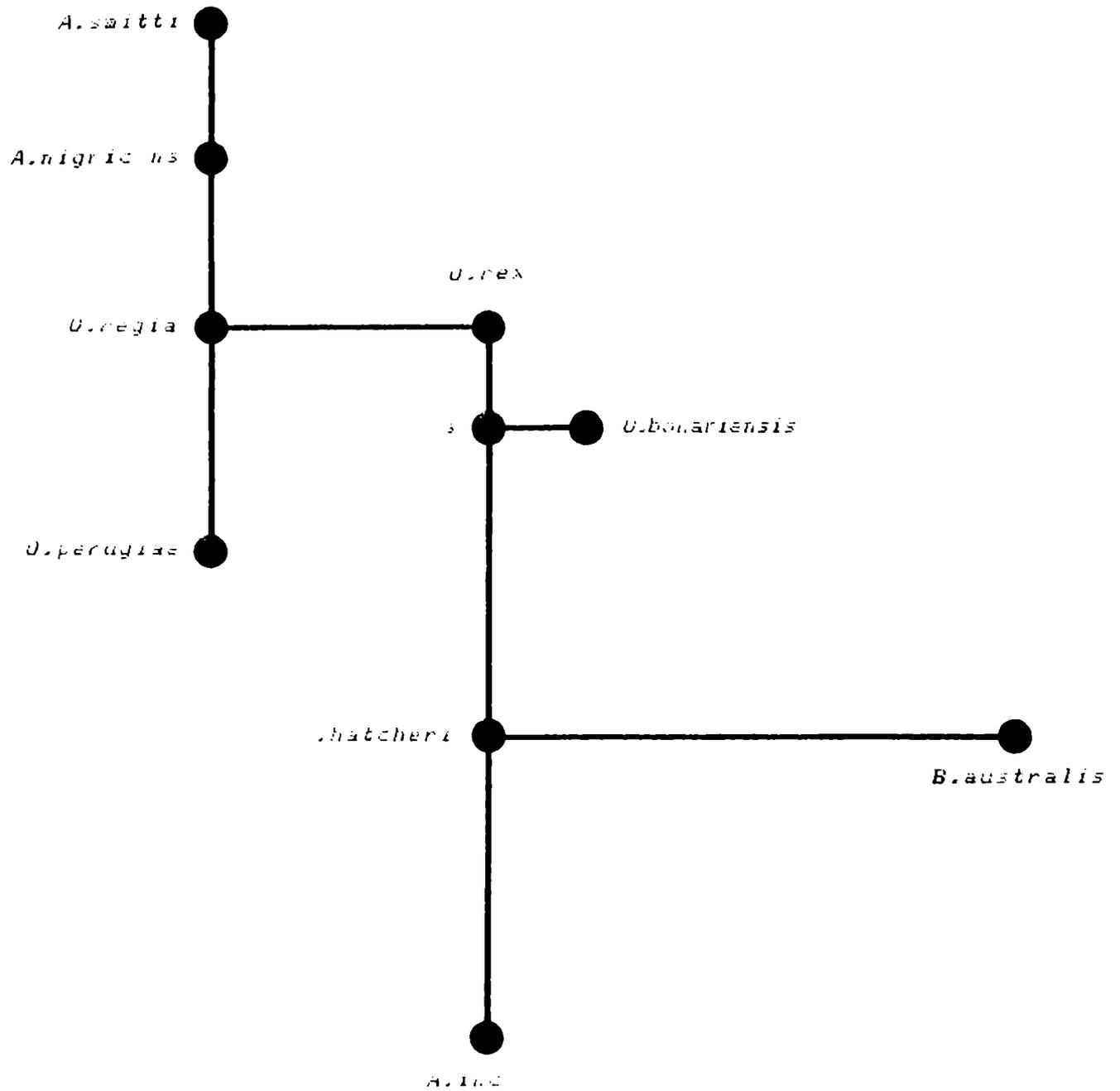
Reticulo de Prim. Número 1. $N = 32$, Índice de Consistencia = 0,77.

rosos y pequeños dientes, ausencia de mesetmoides, cresta supraoccipital simple, proceso anterior interno del basipterigio corto, presencia de urosoma, presencia de dos epurales, boca protractil, extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos apófisis laterales en forma de "V", ausencia de uroneural, escamas de borde expuesto liso, origen de la primera dorsal por delante del origen de la anal, sutura entre escápula y coracoides dentada, ausencia de escotadura lateral externa de la escápula.

Las especies A.hatcheri, A.smitti y A.nigricans comparten los siguientes caracteres: tubo óseo del canal principal del infraorbital 2 presenta dos tubulos cortos y cuatro poros, dientes del premaxilar uniformes y unicuspidados, tubo óseo del canal mandibular del dentario presenta tres poros, cara ventral del endopterigoides con dientes muy pequeños, ausencia de mesetmoides dérmico, cresta supraoccipital simple, premaxilar no presenta muesca posteroventral, ausencia de proceso articular del premaxilar, boca protractil, presencia de dos pequeñas apófisis dirigidas posteriormente, presencia de foramen determinado por la espina del centro preural 2, borde libre expuesto de la escama liso, origen de la primera dorsal por delante del origen de la anal, ausencia de membrana entre las aletas pélvicas.

B.australis difiere del resto de las especies por los siguientes caracteres: presencia de proceso articular del premaxilar, presencia de mesetmoides, boca no protractil.

A.incisa difiere de las otras especies por poseer: borde expu-



Reticulo de Prim Número 3. N = 14, Índice de Consistencia = 0,62.

esto de la escama laciniada, presencia de uroneural, dientes del premaxilar subuniformes.

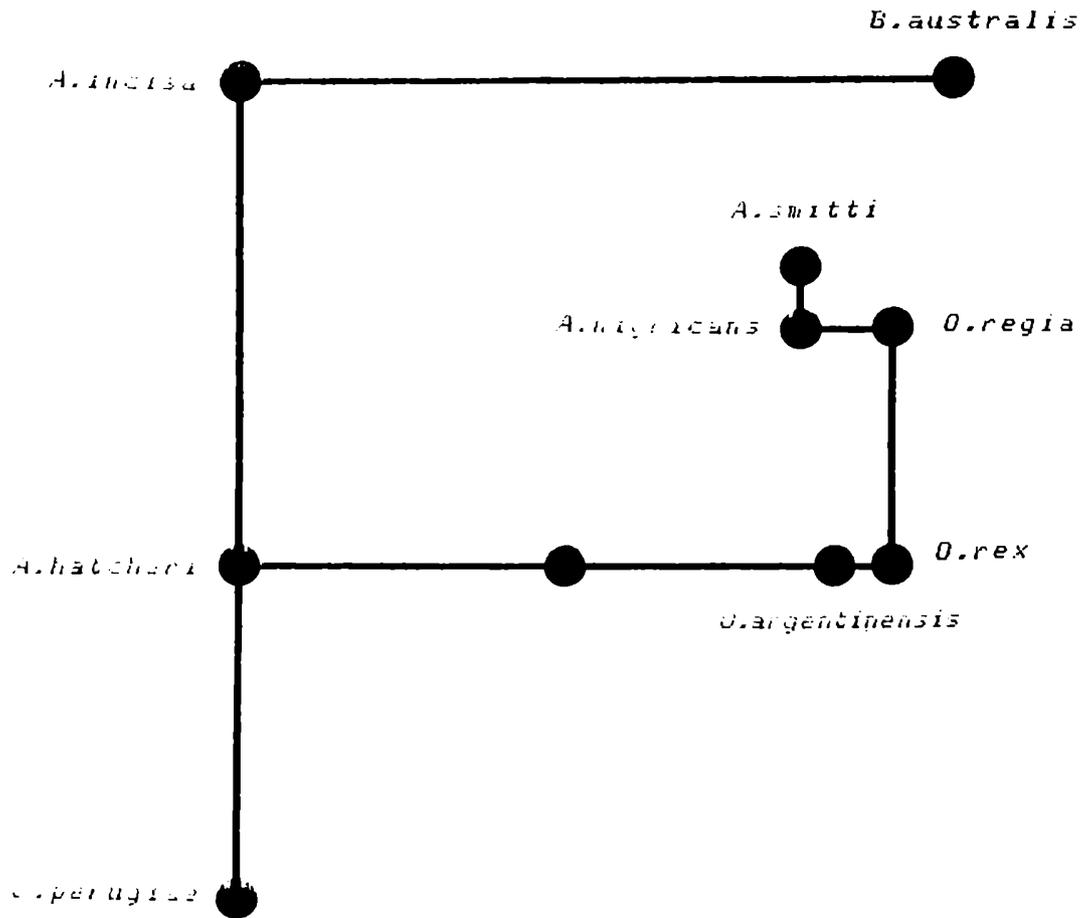
La red de Prim N°2 fue elaborada a partir de una matriz de 22 caracteres y el índice de consistencia es de 0.75. Se evidencia un primer grupo constituido por A.reqia, O.bonariensis, O.rex, O.argentinensis y O.peruqiae. Un segundo grupo está constituido por A.hatcheri, A.nigricans, A.smitti y A.reqia. A.incisa se halla separada del grupo conectándose a A.reqia a una distancia de 0.455.

B.australis también se halla alejada y se conecta a A.hatcheri a una distancia de 0.5. En este retículo O.peruqiae se une a O.bonariensis.

La red de Prim N°3 se elaboró a partir de 14 caracteres y tiene un índice de consistencia de 0.62. Las agrupaciones que aquí se denotan son: 1) A.smitti, A.nigricans, A.reqia y O.peruqiae, 2) O.argentinensis, O.bonariensis, O.rex están estrechamente conectados y mantiene una distancia de 0.429 con A.hatcheri. Las especies que están más alejadas del resto son B.australis que se conecta a A.hatcheri a una distancia de 0.857 y A.incisa a una distancia de 0.5.

La distancia entre O.rex y O.argentinensis, y esta última con O.bonariensis es de 0.143. La distancia entre A.smitti y A.nigricans es de 0.214.

La red de Prim N°4 fue elaborada a partir de la matriz



Retículo de Prim Número 4. N 18, Índice de Consistencia = 0,57.

de 18 caracteres y tiene un índice de consistencia de 0.57.

Esta red se asemeja mas a la N°3 que a las otras. La especies que se agrupan son: A.smitti, A.nigricans, A.regia, O.rex, O.argentinensis, O.bonariensis. A.hatcheri se encuentra a 0.444 de O.bonariensis, B.australis aparece alejada del resto de las especies al igual que en las otras redes, aunque se une a A.incisa a una distancia de 0.944.

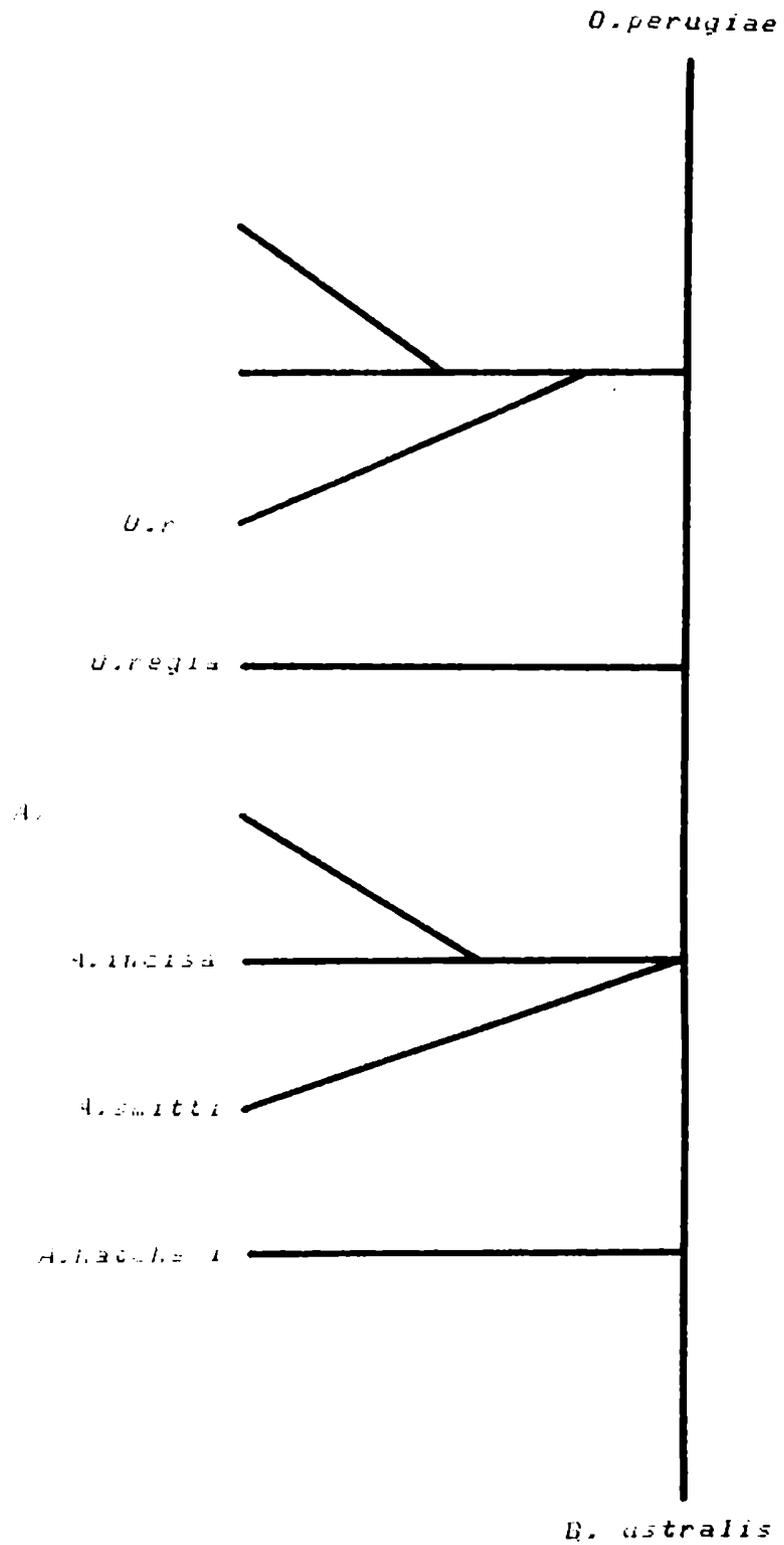
La distancia de A.incisa y A.hatcheri es de 0.667 y la de O.peru-giae y A.hatcheri es de 0.444. En las redes N°2, N°3 y N°4 A.incisa se une a A.hatcheri a distancias mayores de 0.5. Las distancias entre O.argentinensis y O.rex son mas pequeñas que entre O.argentinensis y O.bonariensis en esta red y en las N°1 y N°2, en la N°3 estan a igual distancia. Las distancias entre A.smitti y A.nigricans son muy pequeñas en las cuatro redes: N°1= 0.18, N°2= 0.22, N°3= 0.21 y N°4= 0.05.

3.7 Red de Wagner.

La red de Wagner que se elaboró como aproximación al análisis filogenético fue a partir de la matriz de 22 caracteres. Al igual que en la red de Prim esta se elabora sin determinar la polaridad de los estados de los caracteres.

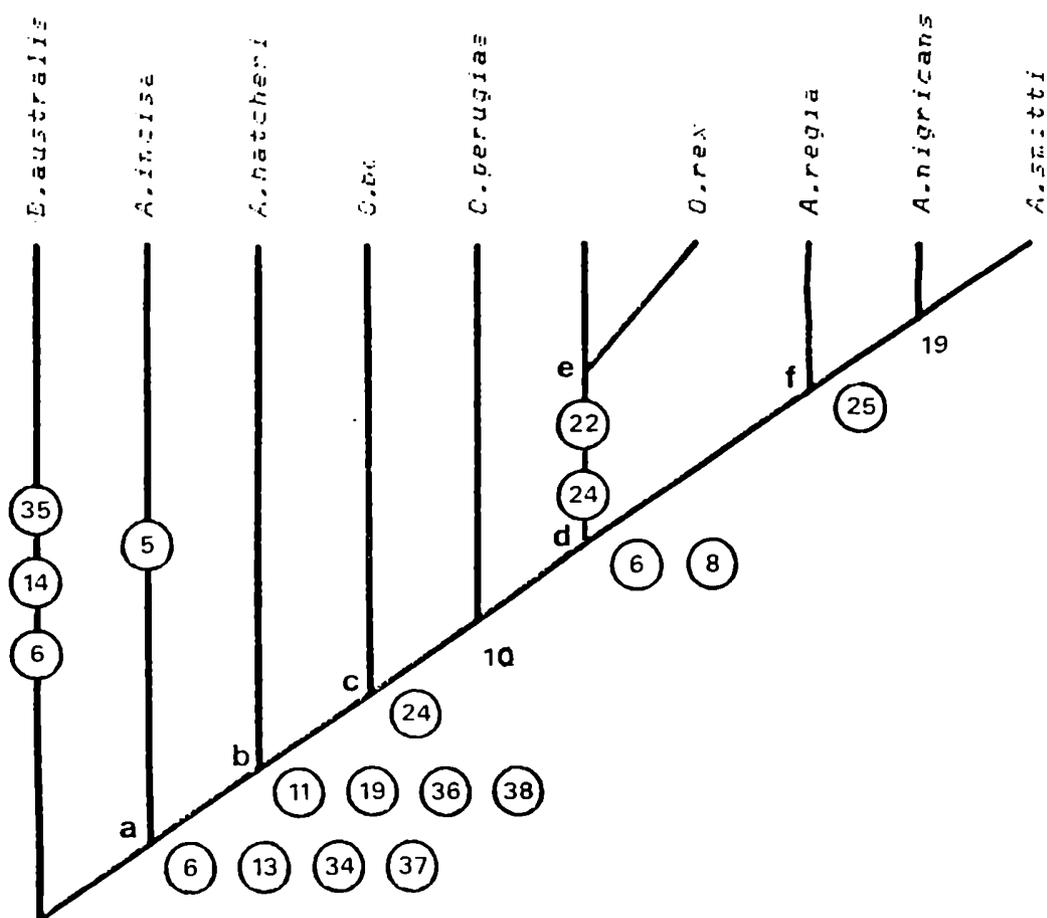
La red de Wagner a diferencia que en el algoritmo de Prim genera taxones hipotéticos intermedios. Esta fue la única red elaborada pues para interpretar las relaciones filogenéticas se elaboró el cladograma con la matriz número 4. Q.rex, Q.bonariensis, Q.peruqiae y Q.argentinensis están agrupadas, esto coincide con lo observado en los fenogramas N°1 y N°2 donde Q.peruqiae se asocia a las otras tres especies. La segunda agrupación está constituida por A.smitti, A.incisa y A.nigricans. La tercera agrupación la forman B.australis y A.hatcheri. Para A.regia se observa que se conecta a un ancestro hipotético que se halla entre el primer y segundo grupo.

Otro ancestro hipotético es compartido por A.incisa, A.nigricans y A.smitti. Al igual que en el fenograma N°2 donde las especies Q.peruqiae, Q.rex y Q.bonariensis están asociadas, en la red de Wagner comparten un ancestro hipotético. B.australis y A.hatcheri también comparten otro ancestro y se observa que en las redes de Prim N°2 y N°3 se hallan conectadas directamente.



3.8 Arbol de Wagner.

Para la elaboración del árbol de Wagner se utilizó la matriz de 18 caracteres (Fig.N'1) y se tomó a B.australis como extra-grupo. Dicho árbol refleja la existencia de un ancestro común y todo el conjunto de las especies comparte la sinapomorfia: ligamento de Baudelots osificado. A partir del mismo podemos establecer dos divisiones: la División I con B.australis que representa el grupo hermano plesiomorfo de las restantes especies. B.australis presenta las tres siguientes autopomorfias: presencia de dos poros en el tubo óseo que encierra al canal sensorial del infraorbital 1, cresta supraoccipital doble, presencia de cuatro poros en el tubo óseo que encierra al canal mandibular del dentario. En la División II está Austroatherina incisa que es el grupo hermano plesiomorfo de las restantes especies que presentan boca protractil. A.incisa presenta la siguiente autoapomorfia: presencia de dientes subuniformes en el premaxilar. Dentro de la División II podemos separar a A.incisa y una segunda agrupación que está integrada por: Austromenidia hatcheri, Odontesthes bonariensis, O.peruquiae, O.argentinensis, O.rex, A.regia, Austromenidia nigricans y Austromenidia smitti. Para Austromenidia hatcheri la ausencia de autoapomorfias junto con las relaciones cladísticas que se evidencian no justifican mantener el género "Patagonina" con una única especie P.hatcheri. Las sinapomorfias compartidas en el nodo "a" son: ausencia de meset-



Cladograma. $N = 18$, *E.australis* empleado como extra-grupo, Índice de Consistencia = 0,5275.

Las distancias patrísticas obtenidas del algoritmo de Wagner, no han sido representadas en el gráfico.

moldes dérmico (13), ausencia de proceso articular del premaxilar (34), proyección ventral del nasal en contacto con el lacrimal (37), número de poros del tubo óseo que encierra al canal mandibular del dentario (6). Las sinapomorfias del nodo "b" son: presencia de dientes en el endopterigoides (11), sutura entre escápula y coracoides dentada (19), basioccipital fenestrado (36), presencia de dos elementos extraescapulares (38). En el nodo "c" la sinapomorfia es: (24) distinto grado de expansión de los arcos hemales.

Las sinapomorfias compartidas por O. argentinensis, O. rex, A. regia, A. nigricans y A. smitti en el nodo "d" son: presencia de forámenes en el opercular (8), número poros del tubo óseo que encierra al canal mandibular del dentario (6).

En cuanto a Odontesthes rex y O. argentinensis, se observa que comparten un ancestro común no compartido por las otras especies, mostrando un estrecho parentesco. Comparten las dos siguientes sinapomorfias: extremo lateral externo del basipterigio finaliza en punta (22) y presencia de urosoma (24). La sinapomorfia presente en el nodo "f" es: presencia de un epural (25). El estrecho parentesco entre Austromeniidia nigricans y A. smitti se debe a que comparten un ancestro común no compartido por las otras especies.

Los caracteres convergentes que surgen de este análisis son: presencia de cuatro poros y dos tábulos accesorios en el tubo óseo que encierra al canal sensorial del infraorbital 2, presencia de dientes en el prevómer (10), extremo lateral externo del basipterigio finaliza en punta y presencia de un epural. El carácter sutura entre escápula y coracoides harmónica es una reversión. (19).

3.9 **Intensi3n y Extensi3n de los agrupamientos constituidos.**

3.9.a **Agrupamientos fen3ticos.**

Como lo sugieren *Hull y Buck (1967)*, para definir a los taxa debe ser utilizado alg3n tipo de "clustering" de las propiedades, presentamos luego del an3lisis realizado por medio de la aplicaci3n de diferentes t3cnicas de agrupamiento y ordenaci3n la intensi3n y extensi3n de los taxa constituidos. Como resultado del an3lisis realizado se presentan aquellos estados del caracter empleados en la redefinici3n de los g3neros: Odontesthes, Austromeni3dia y Austroatherina. Se reconoce a Basilichthys como aquella entidad que comprende a aquellos Atherinopsinae de boca no protr3ctil. Las tres primeras categorias gen3ricas se definen en base a un conjunto de estados de caracteres.

1) Odontesthes

Los estados de los caracteres que se utilizan para definir al g3nero Odontesthes son: Siete poros en el tubo 3seo que encierra el canal mandibular del dentario, sutura entre esc3pula y coracoides dentada, presencia de dientes en el endopterigoides, presencia de urosoma o ensanchamiento de los arcos hemales, extremo posterior del paraesfenoides dividido en dos ap3fisis que determinan una "V", presencia de ap3fisis subopercular posterior, infraorbital 3 curvo, extremos de las ap3fisis laterales del paraesfenoides finalizan en punta, proceso anterior interno del basipterigio corto.

Constituyen la extensión de este género las especies: O. bonariensis, O. rex, O. argentinensis, O. perugiae .

2) Austromenidia

Los caracteres empleados para definir al género Austromenidia son los siguientes: cinco o seis poros en el tubo óseo que encierra al canal mandibular del dentario tubo óseo del canal infraorbital 2 con dos túbulos accesorios y cuatro poros, basiesfenoides con dos pequeñas apófisis dirigidas posteriormente,

, presencia de un epural.

Constituyen la extensión del género Austromenidia: A. nigricans, A. smitti A. hatcheri y A. regia .

3) Austroatherina

Los caracteres que definen el género Austroatherina son los siguientes: escamas de borde expuesto lacinadas, dientes subuniformes en el premaxilar, presencia de urodermal, arcos hemales de las vértebras caudales normales, presencia de dientes subuniformes en el dentario, este género es monotípico y su extensión la constituye A. incisa.

4) Basilichthys

La especie B. australis junto con B. semotilus, B. archaeus y B. microlepidotus constituyen la extensión del género según Campos (1984).

Los caracteres presentes en B. australis son los siguientes: presencia de mesetmoides dérmico, cresta supraoccipital doble, presencia de proceso articular, cuatro poros en el tubo óseo que aloja el canal mandibular del dentario, dos poros en el tubo óseo que aloja al

canal sensorial del infraorbital I, dos poros en el tubo óseo que aloja al canal sensorial del infraorbital 2, presencia de dos apófisis anterior en el posttemporal.

3.9.b Agrupamientos cladísticos.

Como resultado del análisis cladístico aplicado a las especies delimitadas, podemos postular que existen tres clados donde no se mantiene la misma designación generica para las especies que los integran. Las sinapomorfias que definen las agrupaciones son las siguientes:

- 1) La especie Austroatherina incisa presenta una autoapomorfia: dientes subuniformes en el premaxilar.
- 2) Basilichthys australis presenta tres autoapomorfias: cresta supraoccipital doble, dos poros en el tubo óseo que encierra al canal mandibular del dentario, dos poros en el tubo óseo que encierra al canal sensorial del infraorbital I.
- 3) El tercer agrupamiento estaria constituido por: Austromenidia hatcheri, A. smitti, A. nigricans, Odontesthes bonariensis, O. rex, O. argentinensis, A. regia, O. perugiae y comparten las siguientes sinapomorfias: ausencia de mesetmoides dérmico, ausencia de proceso articular, presencia de dientes en el endopterigoides, presencia de dos elementos extraescapulares.

4. DISCUSION

4.1 Discusión de los resultados obtenidos de los análisis fenético y cladístico.

4.1.a Análisis fenético.

El análisis fenético realizado surge de procesar cuatro matrices de datos diferentes, que se fueron probando alternativamente en las distintas técnicas de ordenación y agrupamiento.

Cada matriz constituye un conjunto distinto de datos y las asociaciones que se obtuvieron a partir de éstas, en cada técnica, se repiten, obteniéndose las mismas agrupaciones. Para comparar los resultados entre las distintas técnicas se utilizan los datos que provienen de la matriz N°4, que es la que se utiliza para la elaboración del árbol de Wagner.

En los cuatro fenogramas obtenidos se observa que las especies Odontesthes rex, Q. argentinensis y Q. bonariensis están estrechamente asociadas. En el fenograma N°4, que es el que se elige, las especies B. australis y Austroatherina incisa se asocian en muy bajos niveles de similitud siendo las más distantes fenéticamente. Q. argentinensis está más estrechamente asociada a Q. rex que a Q. bonariensis y A. smitti con A. nigricans.

En las cuatro redes de Prim también se observa que B. australis y Austroatherina incisa están alejadas del resto. También se observa que Q. argentinensis se conecta a distancias más pequeñas con Q. rex

que con Q. bonariensis. La otra asociación que se repite en los retículos es la de Austromenidia smitti con A. nigricans.

En los resultados de los análisis de Coordenadas Principales se repite que B. australis y Austroatherina incisa están alejadas del resto de las especies.

Las agrupaciones que se constituyen a partir de la matriz N°4 son: Basilichthys australis, 2) Austroatherina incisa, 3) Austromenidia smitti, A. nigricans, A. hatcheri, 4) Odontesthes bonariensis, Q. argentinensis, Q. peruquiae, Q. rex y A. regia.

También existe gran proximidad para Austromenidia nigricans con A. smitti y para Q. argentinensis con Q. rex la proximidad es mayor que con Q. bonariensis. Asimismo en las agrupaciones resultantes del análisis factorial de correspondencia que se construye a partir de la matriz N°4 son: Basilichthys australis, 2) Austroatherina incisa, 3) Q. peruquiae, Q. argentinensis, Q. rex y Q. bonariensis, 4) Austromenidia nigricans, A. smitti, A. hatcheri y A. regia. De este análisis surge que Q. regia está estrechamente asociada a las especies del género Austromenidia.

Los caracteres relacionados a B. australis son: número de poros del tubo óseo del canal mandibular del dentario, número de epulares, forma de la cresta supraoccipital, número de poros del tubo óseo del canal sensorial del infraorbital 1. Los caracteres que se relacionan a Austroatherina incisa son el tipo de dientes del premaxilar y del prevómer. Los tres siguientes se asocian a Austromenidia hatcheri,

A. smitti, A. nigricans y A. regia: muesca posteroventral del premaxilar, forma del proceso lateral externo del basipterigio, número de poros del tubo óseo del canal sensorial principal del infraorbital

2. Los caracteres que se hallan asociados a O. rex, O. argentinensis y O. bonariensis son los nueve siguientes: forámenes el opercular, mesetmoides dérmico, urosoma, dientes en el endopterigoides, dos elementos extraescapulares, proceso articular del premaxilar, basioccipital fenestrado, proceso anterior interno del nasal, sutura entre escápula y coracoides.

El análisis fenético realizado evidencia que Austromeni-
dia hatcheri nunca es una entidad aislada y en todos los análisis realizados se encuentra próxima a otras especies.

A. regia se aproxima a las especies del género Austromeni-
dia mas que a las del género Odontesthes.

Para Odontesthes argentinensis se observa que siempre esta mas estrechamente asociada a O. rex que a O. bonariensis.

4.1.b Análisis cladístico.

Los resultados obtenidos del análisis cladístico son diferentes de los obtenidos del análisis fenético. En el árbol de Wagner elaborado con la matriz N'4 donde B. australis fué utilizado como extragrupo se observa la existencia de dos grupos: 1) Austroa-
therina incisa, 2) Odontesthes hatcheri, O. bonariensis, O. peruquiae, O. argentinensis, O. rex, A. regia, Austromeni-
dia nigricans, A. smitti.

La sinapomorfia compartida por el conjunto de especies del árbol de Wagner elaborado es la presencia del ligamento de Baudelot osificado.

Los grupos uno y dos comparten las siguientes sinapomorfias: ausencia de mesetmoides dérmico, ausencia de proceso articular del premaxilar, presencia de proyección ventral del nasal en contacto con el lacrimal. La autoapomorfia de Austroatherina incisa es la presencia de dientes subuniformes en el premaxilar. Las especies del segundo grupo comparten además de las sinapomorfias anteriores las siguientes: presencia de dientes en el endopterigoides y presencia de dos elementos extraescapulares. Dentro del segundo clado O. argentensis y O. rex comparten un ancestro común no compartido por el resto de las especies, asimismo sucede con Austromenidia nigricans y A. smitti.

4.2 *Discusión General.*

El análisis osteológico de las especies permite hacer algunas consideraciones acerca de la taxonomía de los Atherinidae. El género Kronia fue creado en 1915 por Miranda Ribeiro quién designó como especie tipo Kronia iquapensis. En 1953 de Buen describe dos especies nuevas para la fauna uruguaya "K.rex" y "K.alba". Este género es reconocido por Jordan y Hubbs en 1919 y consideran que difiere muy poco del género Odontesthes. Sin embargo Schultz (1948) no reconoce el género Kronia y lo considera sinónimo de Odontesthes. Los caracteres empleados por Miranda Ribeiro para definir a este género son los siguientes: "boca protráctil, dientes en el vómer, aletas ventrales ligadas entre sí por una membrana, escamas cicloideas sublacinadas". En 1984 Campos expresa que "a pesar de no haber revisado especímenes de esta especie" acepta este género coincidiendo con la fundamentación de de Buen (1953). Se considera que los caracteres empleados por Miranda Ribeiro para definir al género Kronia no son suficientes por estar presentes en especies de otros géneros. En el caso del carácter "boca protráctil" ha sido empleado para definir otros géneros. La evidencia obtenida del estudio osteológico de una de las tres especies de este género, "K.rex", permiten considerarla muy cercanas a aquellas del género Odontesthes, no habiendo caracteres osteológicos que justifiquen su separación. En cuanto a las especies K.iquapensis y K.alba aun deben ser estudiadas a los

efectos de definir la extensión del género Kronia o decidir su validez.

La estrecha similitud global entre K.rex y B.a.argentinensis permite que se las considere miembros de la misma categoría generica Odon-testhes.

Los resultados de los análisis fenéticos indican que B.a.bonariensis no está asociada estrechamente a B.a.argentinensis. Zaro (1974), a partir de un trabajo electroforético de proteínas miogénas, crea las subespecies B.a.argentinensis y B.a.bonariensis, aceptadas como tales por diversos ictiólogos argentinos. Es de general reconocimiento que el método electroforético es útil para establecer posibles diferencias entre individuos, poblaciones y especies, pero se sugiere que los datos obtenidos deben ser utilizados como caracteres taxonómicos paralelamente con caracteres anatómicos y morfológicos (Jelnes, 1986). El elevado grado de similitud entre poblaciones coespecíficas ha hecho difícil a los sistemáticos bioquímicos la identificación de subespecies, y ello sólo ha sido posible donde las subespecies han sufrido una excepcional cantidad de divergencia, tal vez durante periodos de gran aislamiento debido a barreras geográficas (Avisé, 1975). Por tanto los resultados obtenidos de los electrofoigramas miogénos (Zaro, 1974) se los considera como dato comparativo que no presenta mayor valor que el de un carácter fenético común e insuficiente por sí solo para la determinación de subespecies. Por lo tanto las subespecies B.a.argentinensis y B.a.bonariensis son

especies. Se reconoce como extensión del género Odontesthes a: Odontesthes perugiae, (especie tipo) O. rex, O. bonariensis y O. argentinensis.

El género Austroatherina fue propuesto por Marrero (1950) y fue de Buen en 1953 quien dió los caracteres diagnósticos para el género. Dichos caracteres son: "escamas con borde libre expuesto escotadas o dentadas, arcos hemales simples, posición avanzada del ano, posición retrasada de la segunda aleta dorsal, cavidad general terminada detrás del ano y no se prolonga en el embudo hemal. Dos de estos caracteres son morfológicos internos y tres externos. La presencia de arcos hemales simples no es caracter exclusivo para este taxón. Este género, reconocido por de Buen (1953), Ringuélet y Aramburu (1960), Campos (1984), Menni, Ringuélet y Aramburu (1984). De acuerdo a los análisis fenéticos Austroatherina incisa constituye una entidad aislada del resto de las especies de Atherinidae. Se reconoce la validez de este género monoespecífico, Austroatherina, cuya extensión es A. incisa (especie tipo).

El género Austromenidia fue creado por Hubbs (1918), (designando especie tipo a Basilichthys regillus), quien lo definió del siguiente modo: "escamas de tamaño pequeño, alto número en la serie longitudinal, primer aleta dorsal por delante de la anal". Este género fue reconocido por Jordan y Hubbs (1919) y Schultz (1948) quienes incluyen en el mismo a Austromenidia hatcheri, A. regia y A. nigricans. Para Norman (1937) este género comprende

las especies Austromenidia nigricans y A. smitti. De Buen (1953) y Menni, Ringuet y Arámburu (1984) no reconocen este género, estos últimos autores incluyen a las especies anteriores en el género Austroatherina conjuntamente con A. incisa.

Campos (1984) expresa que el género Austromenidia fue creado para incluir a aquellas especies de boca protráctil que no correspondían a Basilichthys Girard 1854 y reconoce los criterios de Jordan y Hubbs (1919). Del análisis fenético realizado puede concluirse que Austromenidia hatcheri se halla próxima a Austromenidia nigricans y a A. smitti. La estrecha similitud global entre estas tres especies surge de los análisis, asimismo con A. regia con la cual comparten caracteres. Para la especie Austromenidia regia solo se ha estudiado material proveniente de Perú y no se ha podido evaluar la variabilidad intraespecífica con especímenes provenientes de Chile, esta constituye el género Austromenidia como lo sugieren los análisis fenéticos realizados que concuerdan con las consideraciones de Jordan y Hubbs (1919).

En base a estos resultados existe evidencia consistente para fundamentar que A. hatcheri no constituye un género monoespecífico denominable "Patagonina". El género "Patagonina" había sido propuesto por Eigenman (1928) quien lo definió en base a los siguientes caracteres "premaxilares protráctiles, escamas pequeñas y numerosas en la línea longitudinal, borde libre de la escama liso, dorsal primera cerca de las aletas ventrales, hocico pequeño y romo". Sin embargo esos ca-

racteres morfológicos externos ya habían sido utilizados para definir otros géneros. En 1915 *Ribeiro* utiliza el carácter boca protractil para definir el género Kronia. En 1918 *Hubbs* utilizó el carácter escamas pequeñas y alto número en la línea lateral para definir al género Austromeniidia. En 1855 *Girard* utilizó el carácter boca protractil para redescubrir el género Basilichthys, a pesar de que ese mismo autor en 1854 definiera dicho género por no poseer boca protractil. El pejerrey patagónico ha sido siempre motivo de confusión para su ubicación taxonómica. En 1945 *Pozzi* reconoce el género Pataqonina al igual que *Campos* (1984), sin embargo *Ringuélet* y *Aramburu* (1967) al igual que *Szidat* y *Nani* (1956) piensan que el pejerrey patagónico pertenece al género Basilichthys *Girard* 1855. *Campos* (1986, Congreso Latinoamericano de Zoología) reitera que el género Basilichthys se caracteriza por presentar "boca no protractil". En base a los análisis fenéticos realizados en este trabajo se reconoce como extensión del género Austromeniidia a: Austromeniidia hatcheri, A.nigricans y A.smitti y A.regia .

En 1985 fue realizado el primer análisis cladístico para los Atherinopsinae sudamericanos por *White*, quien señala la confusión taxonómica existente para las especies de América Latina y realiza un análisis observando escaso material diafanizado. *White* reconoce la existencia de dos tribus denominadas Atherinopsini y Basilichthyini. Los Atherinopsini comprende cuatro géneros de las costas Pacíficas de América del Norte (Atherinopsis, Atherinops, Colpichthys y

Leuresthes) quienes comparten tres sinapomorfias: 1) proceso supraoccipital trifido, 2) extremo anterior del vómer con proyecciones dorsales pares, 3) arcos hemales expandidos para formar anchas hipófisis. Según White los Basilichthyini se distribuye en agua templada marinas y continentales e incluyen dos géneros caracterizados por las siguientes sinapomorfias: 1) basioccipital fenestrado, 2) dos extraescapulares, 3) arcos hemales expandidos en anchas hypofisis. Las sinapomorfias encontradas por White para definir a la nueva tribu no están presentes en todas las especies que integran a la misma. En el caso del carácter "arcos hemales expandidos" no está presente en A. incisa, A. hatcheri y B. australis sensu de la Hoz y Tosti-Croce, 1981). Asimismo expresa que en A. nigricans los arcos hemales no están expandidos sin embargo los ejemplares de esta especie provenientes de Pto. Deseado (Pcia. Santa Cruz) presentan expansiones laterales de los arcos hemales. (Piacentino y Torno, 1987). Este carácter no es compartido por todas las especies de Atherinopsinae. El carácter "presencia de dos elementos extraescapulares" tampoco es constante, pues A. incisa presenta ejemplares con dos elementos o con ambos fusionados. En B. australis una de las figuras de de la Hoz y Tosti-Croce (1981) muestra un elemento mientras que en otra se muestran dos extraescapulares. Este carácter tampoco es consistente. En cuanto al "basioccipital fenestrado" tampoco está presente en todas las especies de la tribu, pues en A. incisa, Q. bonariensis y B. australis (de la Hoz y col, 1981) tampoco es fenestrado.

El análisis de mayor cantidad de ejemplares falsea la hipótesis cladística de White.

Por el momento se considera que los caracteres apomorfos encontrados por White es probable que constituyan sinapomorfias a un distinto nivel de generalidad (menos inclusivo), lo que no excluye que tales estados de los caracteres pudieran ser utilizados en el caso de poder justificar en cuales ha habido reversión del estado del carácter. White (op.cit) considera también que los Atherinopsinae comprenden dos linajes, uno representado por el género Basilichthys y caracterizado por tener un proceso maxilar ventral con una proyección redondeada en su superficie dorsal. El otro lo constituye el género Odontesthes y estaría caracterizado por este autor por tres sinapomorfias: 1) Ausencia de mesetmoides, 2) extremo anterodorsal del opercular fenestrado, 3) boca protractil.

En las especies A.hatcheri, O.peruquiae y O.bonariensis el opercular no es fenestrado por tanto no puede emplearse como sinapomorfia del género.

Los resultados obtenidos del análisis cladístico, realizado para nueve especies, no son precisamente los mismos encontrados en el análisis fenético. Estos últimos son los que se consideran en las conclusiones taxonómicas. Los aspectos coincidentes que se obtienen de ambos análisis son los siguientes: 1) el estrecho parentesco existente entre O.argentinensis y O.rex, 2) el estrecho parentesco

entre A.nigricans y A.smitti, 3) A.incisa es el grupo hermano plesiomorfo del grupo de especies estudiadas.

Las agrupaciones basadas en las relaciones de parentesco de las especies restantes no coinciden con aquellas obtenidas en base a la similitud global. 1) En caso de A.hatcheri, comparte cinco sinapomorfias con las especies O.perugiae, O.bonariensis, O.argentinensis, A.regia, O.rex, A.nigricans y A.smitti de las cuales seria el grupo hermano plesiomorfo. 2) Las especies A.smitti y A.nigricans se encuentran alejadas de A.hatcheri.

La presencia y ausencia de apomorfias y plesiomorfias en las especies constituye un mosaico de caracteres que dificulta las agrupaciones dentro de los Atherinopsinae Sudamericanos. Resulta aun necesario un análisis riguroso de todas las especies para corroborar las relaciones de parentesco establecidas para las categorías fenéticas genéricas propuestas en este estudio.

5 CONCLUSIONES.

En base al estudio realizado para estas especies de Atherinopsinae marinos y continentales del extremo austral de América del Sur se proponen agrupaciones fenéticas y se plantean sus relaciones de parentesco genealógico. Como resultado del análisis fenético se reconocen los siguientes cuatro agrupamientos con categoría genérica Austroatherina, Austromenidia, Odontesthes y Basilichthys.

La clasificación fenética que se propone, se basa exclusivamente en la similitud global y carece de connotaciones genealógicas.

- 1) El género Austroatherina permanece como género monoespecífico y extensión la constituye Austroatherina incisa.
- 2) La extensión del género Austromenidia la constituyen: Austromenidia smitti, Austromenidia nigricans, Austromenidia hatcheri (también denominado pejerrey patagónico) y Austromenidia regia.
- 3) Constituyen la extensión del género Odontesthes: Odontesthes peruquiae, Odontesthes bonariensis, Odontesthes argentinensis, Odontesthes rex.
- 4) El género Basilichthys incluye a Basilichthys australis y todas aquellas especies de boca no protractil. En el territorio Argentino no existen representantes de este género.

Los resultados obtenidos del análisis fenético son diferentes de los que surgen del árbol de Wagner.

La propuesta cladística que se postula a partir del árbol de Wagner expresa el parentesco entre las especies analizadas. Habiendo utilizado a B. australis como extra-grupo se puede plantear la existencia de los dos siguientes clados: 1) Austroatherina incisa 2) el segundo está integrado por: Austromenidia hatcheri, Odontesthes bonariensis, Odontesthes peruqiae, Odontesthes argentinensis, Odontesthes rex, Austromenidia regia, Austromenidia nigricans, Austromenidia smitti.

Dentro del segundo clado se destaca que las especies que mantienen más estrecho parentesco son: Odontesthes argentinensis con Odontesthes rex y Austromenidia nigricans con Austromenidia smitti.

Las conclusiones que se postulan luego de este análisis hacen pensar que la información disponible actualmente es aún insuficiente para entender las relaciones filogenéticas de los Atherinopsinae sudamericanos.

BIBLIOGRAFIA.

- Abbott, F.J. 1900. The marine fishes of Perú. Proc. Acad. Nat. Sc. Philad., 1899:324-364.
- Adanson, M. 1763. Familles des plants. Vincent, Paris. (1):190 pp.
- Alexander, R.M. 1967. Mechanisms of the jaws of some atheriniform fish. Zool. (London), 151:233-255.
- Arratia, G., M.B. Peñafort, y S. A. MenuMarque. 1983. Peces de la región de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. Deserta, 7:46-107.
- Ashlock, P.D. 1971. Monophyly and associated terms. Syst. Zool., 20:63-69.
- 1979. An evolutionary systematist's view of classification. Syst. Zool., 28:441-450.
- Avise, J.C. 1975. Systematic value of electrophoretic data. Syst. Zool., 23:465-481.
- Baez, A.M., A.L. Cione y A.E. Torno. 1985. Diagramas ramificados de relaciones en Biología comparada. Ameghiniana, 21(2-4):319-331.
- Baird, R.C. y M.J. Eckard. 1972. Divergence and relationships in deep-sea hatchetfishes (Sternoptychidae). Syst. Zool., 21:80-90.
- Beatty, J. 1982. Classes and cladists. Syst. Zool., 31(1):25-34.
- Belón, P. 1555. Nature et diversite des Poissons. 8.
- Benzecri, J.P. y col. 1980. L'analyse des données, 2: L'analyse des correspondances. Dunod, Paris, 632 pp.
- Berg, C. 1895. Enumeración sistemática y sinonímica de los peces de las costas argentinas y uruguayas. An. Mus. Nac. Bs. As. 4:1-120, tab. 1.
- Berg, J.S. 1940. Classification of fishes, both recent and fossil. Trav. Inst. Zool. Acad. Sci. URSS, 5(2):87-517.
- Bleeker, P. 1856. Ichthyologiae Archipelagi Indici Prodomus. Visschem Ver. den Indischen Archipel. Verh. Naturg. Ver. Batavia., 4(1-370).

- Bock, W.J. 1977. Foundations and methods of evolutionary classification. En: M.K. Hetch, P.C. Goody y B.M. Hetch (Eds). Major patterns in vertebrate evolution. Plenum Press, New York, 651-895 pp.
- Bridgman, P.W. 1945. Some general principles of operational analysis. Psychol. Rev. 52:246 pp.
- Buck, R.C. y D.D. Hull. 1966. The logical structure of the linnean hierarchy. Syst. Zool., 15:97-111.
- 1969. Contemporary logic and evolutionary Taxonomy: a reply to Gregg. Syst. Zool., 18(3):354-357.
- Buen, F. de. 1945. Investigaciones sobre Ictiología mexicana I. Atherinidae de aguas continentales de Mexico. An. Inst. Biol. Mexico, 16:475-532.
- 1950. El Mar de Solis y su fauna de peces (2º parte). Minist. de Ind. y Trab. Serv. Ocean. y de Pesca. S.O.Y.P., Publ. Cient., 2:47-144 .
- 1953. Los pejerreyes (familia: Atherinidae) en la fauna uruguaya. con la descripción de nuevas especies. Bol. Inst. Ocean. Univ. Sao Paulo, 4(1-2):3-80.
- 1955. Contribución a la Ictiología VIII. El Odontesthes regia laticlavata y ensayo de distribución genérica de las especies chilenas. Invest. Zool. Chilenas, Santiago, 2(7):115-118.
- Cain, A.J., y G.A. Harrison. 1958. An analysis of the taxonomist's judgement of affinity. Proc. Zool. Lond., 131:85-98.
- 1960. Phyletic weighting. Proc. Zool. Soc. Lond., 135:1-31.
- Campos, H. 1973. Lista de peces de Aguas continentales de Chile. Not. Mensual, Mus. Nac. Hist. Natur., 198:3-14.
- 1984. Los géneros de atherinidos (Pisces: Atherinidae) del Sur de Sudamérica. Rev. Mus. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia, Ser. Zool., 13(5):71-84.
- Clothier, C.R. 1951. A key to some Southern California fishes based on vertebral characters. Fish Bulletin. California, 79:1-89.
- Cope, E.D. 1871. Contribution to Ichthyology of the Antilles. Trans. Amer. Phil. Soc., N.S., 14:445-483.
- 1872. Observations on the systematic relations of the fishes. Proc. Amer. Ass. Adv. Sc., 10:317-343.

- Cracraft, J.E. 1977. Phylogenetic analysis, evolutionary models and paleontology. In: Cracraft, J. y Eldredge N. (Eds), Phylogenetic analysis and paleontology, Columbia Univ. Press. New York: 7-39.
- Crisci, J.V. 1981. La especie: realidad y conceptos. Symposia, VI. Jornadas argentinas de Zoología. La Plata: 21-32.
- 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescriptions?. Journ. Theoret. Biol., 97: 35-41.
- Crisci, J.V. y M.F. Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la Taxonomía numérica. Monografías OEA, Serie Biología, 26: 1-132.
- Crisci, J.V. y T.F. Stuessy. 1980. Determining primitive characters states for phylogenetic reconstruction. Syst. Bot. 5(2): 112-135.
- Crowson, R.A. 1970. Classification and Biology. Heineman Educational Books Ltd., London. 350 pp.
- Cuvier, G. y A. Valenciennes. 1835. Histoire Naturelle des Poissons, 10: i-XXIV. 1-402. Paris.
- Chirichigno, N.F. 1980. Clave para identificar los peces marinos del Perú. Inf. Inst. del Mar del Perú, 44: 307 pp.
- Davis, P.H. y V.H. Heywood. 1965. Principles of angiosperm Taxonomy. P. Van Nostrand Co., Princeton, 556 pp.
- De Beer, L.R. 1937. The development of vertebrate skull. Oxford Univ. Press 552 pp.
- De la Hoz, E. y E.A. Testi-Croce. 1981. Osteología de Basilichthys australis Eigenmann (Teleostei, Atherinidae). An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso. 14: 229-245.
- De la Sota, E.R. 1982. La taxonomía y la revolución en las ciencias biológicas. Monografías científicas, OEA. Serie Biológica, 3: 1-90.
- Edwards, A.W.F. y L.L. Cavalli-Sforza. 1973. Reconstruction of evolutionary trees. En Phenetic and phylogenetic classification. Systematics assoc. 6: 67-76.
- Eigenmann, C.H. 1909. The fresh water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archelenis. Theory. Rep. Princeton Univ. Exp. Zool., 3(2): 225-374.
- 1911. Catalogue of the fresh water fishes of tropical and South Temperate America. Repts. Princeton Univ. Exp. Zool., 3(2): 375-511.

- 1928. The fresh water fishes of Chile. *Mex.Nat.Acad.Sc.*22:1-63.
- Evermann, B.W. y W.C.Kendall. 1907. Notes on a collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of new species. *Proc.U.S. Nat.Mus.*, 31:67-108.
- Evermann, B.W. y I.Radcliffe. 1917. The fishes of the West coasts of Perú and the Titicaca basin. *Proc.U.S.Nat.Mus.*, 95(9):1-166.
- Farris, J.S. 1969. A successive approximations approach to character weighting. *Syst.Zool.*, 18:374-385.
- 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst.Zool.*, 19:83-92.
- 1977. On the phenetic approach to vertebrate classification. En: Hetch, M.K. Goody P.C., and Hetch B.M. (Eds). *Major patterns in vertebrate evolution*. Plenum Press, New York, 823-850 pp.
- Figueiredo, J. y N.Menezes. 1980. Manual de peixes marinhos do sudeste do Brasil. II. Teleostei (I). *Museu Zool.Univ.Sao Paulo, Sao Paulo*, 110 pp.
- Fitch, W.M. y E.Margoliash. 1967. Construction of Phylogenetic trees. *Science*, 155:279-284.
- Fowler, H.W. 1903. Descriptions of new little known and typical Atherinidae. *Proc.Acad.Nat.Sc.Philad.*, 195:727-742. Philadelphia.
- 1940. Fishes obtained in Chile. *Proc.Acad.Nat.Sc.Philad.*, 92:171-190.
- 1943. Notes and descriptions of new or little known fishes from Uruguay. *Proc.Acad.Nat.Sc.Philad.*, 95:311-334.
- Gaffney, E.S. 1979. An introduction to the logic of Phylogeny reconstruction. En: J.Cracraft and Eldredge (Eds). *Phylogenetic analysis and Paleontology*. Columbia Univ.Press, New York, 79-111 pp.
- Gill, T. 1872. Arrangement of the families of fishes. *Smithson.Misc.Coll.*, 247:1-95.
- Gilmour, J.S.L. 1961. Taxonomy and Philosophy. En: G.L.Lepsen, E.Mayr y G.G. Simpson (Eds.). *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton Univ. Press, 461-474.
- Girard, C. 1854. Fishes. *Proc.Acad.Nat. Sci.Philadelphia* 7:197-199
- 1855. Fishes. The U.S. naval astronomical expedition to the Southern hemisphere during the years 1849-1855, 230-262 pp

- Gosline, W. 1961. The perciform caudal skeleton. *Copeia*, 3:265-270.
- 1962. Systematic position and relationships of the perciform fishes. *Pacific Science*, 16:207-217.
- 1965. Teleostean Phylogeny. *Copeia*, 4:186-194.
- Greenwood, P.H. 1976. A review of the family Centropomidae (Pisces, Perciformes). *Bull. Brit. Mus. Nat. Hist.*, 29(1):1-61.
- Greenwood, P.H., D.E. Rosen, S.H. Weitzman y S.S. Myers. 1966. Phyletic studies of living forms. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 131(4):339-456.
- Gregory, W.K. 1907. The orders of teleostomus fishes. Part II. *Ann. New York Acad. Sci.*, 17:437-506.
- Guichenot, A. 1848. Peces, en C. Gay, *Historia Física y Política de Chile Zool.*, 2:137-372.
- Günther, A. 1861. Catalogue of Acanthopterygian fishes. 3:1-566. Londres.
- Hempel, C.G. 1961. *Filosofía de la Ciencia Natural*. Alianza Editorial. 165 pp.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*, EUDEBA, Buenos Aires, 353 pp.
- Hollister, G. 1934. Clearing and dyeing for bone study. *Zoologica*, 12:89-101
- Holmes, E.B. 1960. Reconsideration of some systematic concepts and terms. *Evolutionary Theory*, 5:35-87.
- Hubbs, C.L. 1918. Colpichthys, Thyrinops, and Austromeniida, new genera of atherinoid fishes from the New World. *Proc. Acad. Sc. Philad.*, 69: 305-308. Philadelphia.
- . 1944. Fin structure and relationships of the Phallostethid fishes. *Copeia*. 2:69-79.
- Hull, D.L. 1979. The limits of cladism. *Syst. Zool.*, 28(4):416-440.
- Hull, D.L. y R.C. Buck. 1967. Definitions of taxa. *Syst. Zool.*, 16:16-349.
- Jardine, N.J. 1969. A logical basis for biological classification. *Syst. Zool.*, 18:37-52.

- Jelnes, J.E. 1986. Experimental taxonomy of Bulinus (Gasteropoda: Planorbidae) the West and North African species reconsidered, based upon an electrophoretic study of several enzymes per individual. Zool. Jour. Linn. Soc., 87:1-26.
- Jenyns, L. 1842. Fish-Zoology of the voyage of H.M.S. Beagle. 4:1-172. Lond.
- Jordan, D.S. 1905. A Guide to the study of fishes. New York, Henry Holt and Co. 624 pp.
- Jordan, D.S. y C.L. Hubbs. 1919. Studies in Ichthyology. A Monographic Review of the Family of Atherinidae or Silversides. Iel. Stanf. Jun. Univ. Publ. Univ. Ser.: 1-87. Berkeley.
- Kluge, A. y J. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. Syst. Zool., 18(1):1-32.
- Kruskal, J.B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method Psychom., 29:115-130.
- Lahille, F. 1929. a. El pejerrey. Bol. Minist. Agric. (Buenos Aires), 27 (3):261-396.
- 1929 b. Las formas chileno-peruanas de pejerreyes y la evolución de la aleta caudal. Rev. Chilena Hist. Nat., 32:81-93.
- Lauder, G. y K.F. Liem. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. Bull. Mus. Comp. Zool., 150(3):95-197.
- Linnaeus, C. 1758. Systema Naturae, ed. 10. 1:1-624 Pisces (230-336).
- 1766. Systema Naturae, ed. 12. 1:1-532 Pisces (394-532).
- López, R.B. 1963. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. Rev. Mus. Cs. Nat. Bernardino Rivadavia. Ser. Hidrobiol., 1(3):111-135.
- 1964. Problemas sobre la distribución geográfica de los peces marinos suramericanos. Bol. Inst. Biol. Mar., 7:57-63.
- 1965. Peces demersales del sur de Brasil, Uruguay y Norte de Argentina. Distribución geográfica. II Congreso Lat. Amer. Zool., Sao Paulo. 2:155-181.
- Marrero, G.A. 1950. Flechas de plata. Atherínidos argentinos. Pejerreyes y laterinos. Ed. Breitman, Buenos Aires., 157 pp.

- Mayr, E. 1966. *Especies animales y evolución*. Universidad de Chile, Ediciones Ariel S.A., Barcelona, 606 pp.
- 1969. *Principles of systematic Zoology*. MacGraw Hill Inc., New York, 428 pp.
- 1961. *Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies*. *Science*, 214:510-516.
- Menni, R.G., R.A. Ringuelet y R.H. Aramburu. 1964. *Peces marinos de la Argentina y Uruguay*. Ed. Hemisferio Sur., 359 pp.
- Mickevich, M.F. 1976. *Taxonomic congruence*. *Syst. Zool.*, 27:143-156.
- Mickevich, M.F. y M.S. Johnson. 1976. *Congruence between morphological and allozyme data in evolutionary inference and character evolution*. *Syst. Zool.*, 25:260-270.
- Michener, Ch.D. 1977. *Discordant evolution and the classification in allodapine bees*. *Syst. Zool.*, 26:32-56.
- Monod, T.H. 1967. *Le complexe urophore des les poissons. Typologie et evolution. (Note preliminaire)*. *Coll. Int. Cent. Nat. Res. Scient.*, 136: 111-113.
- 1966. *Le complex urophore des les poissons teleosteens*. *Mem. Inst. Francaise d'Afrique Noire*. 61:681 pp.
- Myers, G.S. 1935. *A new Phallostethid fish from Palawan*. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 46:5-6.
- Neff, N.A. y I.F. Marcus. 1960. *A survey of multivariate methods for Systematics*. *New York. Amer. Mus. Nat. Hist. New York.*, 1-243.
- Nelson, G. 1969. *Origin and diversification of teleostean fishes*. *Ann. Nat. Acad. Sci. New York*. 167:16-30.
- 1970. *Outline of a theory of comparative Biology*. *Syst. Zool.*, 19: 373-384.
- 1972. *Comments on Hennig's "Phylogenetic Systematics" and its influence on ichthyology*. *Syst. Zool.*, 21:364-374.

- Nelson, G.J. 1976. Fishes of the world. I. Wiley and sons, New York.
- 1978. Ontogeny, paleontology and the biogenetic law. Syst. Zool., 27:324-345.
- Nelson, G.J. y N. Platnick. 1981. Systematics and Biogeography. Cladistics and vicariance. Columbia Univ. Press, New York, 507 pp.
- Nelson, G.J. y G. Van Horn. 1975. A new simplified method for constructing Wagner networks and the cladistics of Pentachaeta. Britonia, 27:302-372.
- Norman, J.R. 1937. Coast fishes, Part II. The Patagonian region. Discovery Repts., 16:1-150. Cambridge.
- Pallas, P.S. 1769. Zoographia Rossica. 3(222).
- Parenti, L.R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). Bull. Mus. Nat. Hist. New York. 166(4):335-557.
- 1984. On the relationships of phallostethid fishes (Atherinomorpha) with notes on the anatomy of Phallostethus unckeri Regan 1913. Novitates, Amer. Mus. Nat. Hist. 2779:1-12.
- Patterson, C. 1973. Interrelationships of holosteans. Zool. J. Linn. Soc, 53 (suppl.1):233-643.
- 1976. The contribution of Paleontology to teleostean Phylogeny. En: M.K. Hetch, P.C. Goody y B.N. Hetch (Eds.) Major patterns in vertebrate evolution. Plenum Press, New York. 579-643 pp.
- Patterson, C. y D.E. Rosen. 1977. Review of ichthyodectiform and other teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 150-172.
- Perugia. 1891. Appunti sopra alcuni pesci Sud-america conservati nel Museo Civico di Storia Naturale di Genova. Ann. Mus. Civ. Stor. Nat. Genova. Ser. 2(10):605-657.
- Piacentino, G.L. 1980. Craneosteología de la especie Austroatherina incisa Contr. Cient. CIBIMA, 150:3-20.
- . Descripción de la columna vertebral y esqueleto caudal de las especies Austroatherina incisa (Jenyns), Austromeniidae smitti Lahille y A. nigricans (Richardson). (en prensa en MACN).

- Piacentino, G.L. y A.E. Torno. 1961. Presencia de Kronia rex de Buen 1953 (Pisces, Atherinidae) en el area costera de Mar del Plata. Rev. Mus. Arg. Nat. Bernardino Rivadavia, Ser. Histobiol. 2(6):53-59.
- 1967. Osteological observations of the vertebral column in some species of South American atherinias (Osteichthyes, Atheriniformes). Studies Neotrop. Fauna and Envir., 22(2):93-96.
- Pianta de Risso, E.N. y F.J.J. Risso. 1953. El cornalito (Sorgentinia incis y su ubicación sistemática. Trabajo del Mus. de Tres Arroyos. Tres Arroyos. 1:3-25.
- Popper, K.R. 1982. La lógica de la investigación científica. Ed. Tecn., Madrid. 451 pp.
- Pozzi, A.J. 1945. Sistemática y distribución de los peces de agua dulce de la Republica Argentina. An. Soc. Arg. Est. Geog., 7(2):239-292.
- Pozzi, A.J. y L.F. Bordalé. 1935. Cuadro sistemático de los peces marinos de la Argentina. An. Soc. Cient. Arg., 120(1):145-189.
- Regan, C.T. 1911.a The anatomy and classification of the teleostean fishes of the orders Berycomorphi and Xenoteryces. Ann. Mag. nat. Hist. (8)7:1-9
- 1911.b The anatomy and classification of the teleostean fishes of the order Iniomi. Ann. Mag. nat. Hist. (8)7:120-133.
- Reig, O.A. 1979. Proposiciones para una solución al problema de la realidad de las especies ciclógicas. Rev. Venez. Filos., 11:79-106.
- 1983. Estado actual de la teoría de la formación de las especies. Conferencia General. IX Congreso Latinoamericano de Zoología. Perú. 35-57.
- Reig, O.A., J.A.W. Kirsch y L. Marshall. Systematic relationships of the living and Neocenezoic opossum like marsupials (suborder Didelphimorphia). En: M. Archer (Ed.), Possum and Opossum, Royal Zool. Soc. of New South Wales, Sydney, Australia:150 pp. en prensa.
- Ribeiro, A. de M. 1915. Fauna brasiliense, peixes (Trematolepidae, Atherinidae). Arch. Mus. Nac. Rio de Janeiro, 16:1-679.

- Ringuelet, R.A. 1975. Zoogeografía y Ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur*, 2(3):1-122.
- Ringuelet, R.A. y R.H.Aramburu. 1960. Peces marinos de la Republica Argentina. Clave para el reconocimiento de familias y géneros. *Catálogo abreviado Agro*. 2(5):1-141.
- Ringuelet, R.A., R.H.Aramburu y A.Alonso de Aramouzu 1967. Los peces de agua dulce de la Republica Argentina. Comisión de Inv.Científicas. Prov.de Buenos Aires. 602 pp. Buenos Aires.
- Rohlf, J.F. 1970. Adaptive hierarchical clustering schemes. *Syst.Zool* 19(1):50-62.
- 1972. An empirical comparison of tree ordination techniques in numerical taxonomy. *Syst.Zool.*, 21:271-280.
- Rosen, D.E. 1964. The relationships and the taxonomic position of the nealftbeaks, killifishes, silversides, and their relatives. *Bull.Amer. Mus.Nat.Hist.*, 127(5):219-297.
- 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes. En: Greenwood, P.H., R.S.Miles, and Patterson (Eds.). *Interrelationships of fishes*. Academic Press London, 397-513.
- Rosen, D.E., L.R.Parenti. 1981. Relationships of Oryzias, and the groups of Atherinomorph fish. *Novitates Amer.Mus.Amer.Mus.Nat.Hist.* 2719:1-29.
- Roux, Ch. 1973. Poissons teleosteens du plateau continental bresilien. *Ann.Inst.Oceanogr.Monaco, N.Ser.*, 49:23-107.
- Ruiz, L. y A.Yañez-Arancibia. 1978. Osteología comparada de dos especies de aterínidos, Atherinomorus stipes (Müller y Troschel) y Coleotropis blackburni Schultz. (Pisces: Atherinidae). *An.Centro Cien.del Mar y Limn., Univ.Auton.Mexico*, 5(1):27-54.
- Schaeffer, B., y D.E.Rosen. 1961. Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism. *Amer.Zool.*, 1(2):167-204.
- Schnell, G.D. 1970. A phenetic study of the suborder Lari (Aves) I. Methods and results of principal component analysis. *Syst.Zool.*, 19(1):35-57
- Schultz, L.P. 1948. A revision of six families of atherine fishes, with descriptions of new genera and species. *Proc.U.S.Nat.Mus.*, 98:1-46.
- Simpson, G.G. 1961. Principles of animal taxonomy. Columbia University Press. , 247 pp.

- Sokal, R.R. y P.H. Sneath, 1963. The principles of numerical taxonomy. Freeman, San Francisco, 359 pp.
- Starks, E.C. 1899. The osteological characters of the fishes of the suborder Percosces. Proc.U.S.Nat.Mus., 22:1-10.
- Steindachner, F. 1875. Ichthyologische Beiträge (III). Sitzungsberichte der Mathematisch Naturwissenschaftlichen classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. 72:29-96.
- 1902. Herpetologische und Ichthyologische ergebnisse einer reise nach Südamerika. Denkschriften der Mathem-Naturw.C.1(72):90-148.
- Stiassny, M.L. 1985. The limits of the acanthomorph teleost. J.Zool. (London Ser.(B)), 1:411-460.
- Swainson, W. 1839. Nat.Hist.Fish. Amph..2(1838-1839).
- Szidat, L. y A.Nani. 1956. Diplostomiasis cerebri del pejerrey. Rev.Mus Cs.Nat.Bernardino Rivadavia, Ser.Zool.1(8):323-363.
- Taylor, W.R. 1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. Proc.U.S.Nat.Mus., 122(3596):1-7.
- Thompson, W.F. 1916. Fishes collected by the U.S.Bureau of fisheries, Steamer Albatross during 1888, between Montevideo, Uruguay and Tomé Chile on the voyage through the Strait of Magellan. Proc.U.S.Nat.Mus. 50:461-476.
- Vari, R.P. 1976. The terapon perches (Percoidae, Teraponidae). A cladistic analysis and taxonomic revision. Bull.Amer.Mus.Nat.Hist., 159(5):177-340.
- Wagner, W.H. 1961. Problems in the classification of ferns, En Recent advances in botany. Univ.Toronto Press. Toronto. 841-844.
- White, B.N. 1985. Evolutionary relationships of the Atherinopsinae (Pisces Atherinidae). Contr. in Science, 368:1-20.
- Wiley, E.O. 1976. The Phylogeny and biogeography of fossil and recent gar (Actinopterygii:Lepisosteidae). Misc.Publ.Mus.Natur.Hist.Univ.Kansas. 64:1-111.
- 1977. The Phylogeny and Systematics of the Fundulus notii species group (Teleostei: Cyprinodontidae). Occ.Pap.Mus.Natur.Hist.Univ.Kansas 66:1-31.

- 1979. An annotated linnean hierarchy, with comments on natural taxa and competing systems. *Syst. Zool.*, 28:303-337.
- 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Syst. Botany*, 5(2):194-220.
- 1981. Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetics *Syst matics*. Wiley Interscience Publications, New York. 439 pp.
- Zaro, C. 1974. Electroforegramas miógenos de pejerreyes argentinos (Pisces: Atherinidae). *Neotrópica*, 20(163):122-125.