

**UNIVERSIDAD CENTRAL DE VENEZUELA
FACULTAD DE CIENCIAS
POSTGRADO EN ZOOLOGÍA**



**ESTUDIO SOBRE LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LAS
ESPECIES INCLUIDAS EN LA SUBFAMILIA LORICARIINAE
(SILURIFORMES, LORICARIIDAE)**

Tesis Doctoral presentada por el Lic. Francisco Provenzano Rizzi ante la Ilustre Universidad Central de Venezuela como requisito para optar al Título de Doctor en Ciencias, Mención Zoología.

Tutor: Dr. Antonio Machado-Allison

Caracas, 03 de Octubre de 2011

ÍNDICE GENERAL

	Página
Resumen.....	ii
Agradecimientos.....	iii
Índice de Figuras.....	iv
Índice de Tablas.....	viii
I. Introducción.....	1
I-1. Características generales.....	1
I-2. Taxonomía y Sistemática.....	2
I-3. Filogenia.....	5
I-4. Las especies de la subfamilia Loricariinae en Venezuela.....	16
II. Objetivos.....	17
III. Materiales y Métodos.....	17
III-1. Materiales.....	17
III-2. Métodos.....	18
IV. Resultados.....	21
IV-1. Especies y géneros de la subfamilia Loricariinae.....	21
IV-1A. Especies y géneros presentes en Venezuela.....	21
IV-1B. Géneros y especies nuevas para Venezuela.....	71
IV-1C. Géneros y especies no presentes en Venezuela.....	85
IV-1D. Géneros y especies del grupo de referencia (Hypoptopomatinae).....	111
IV-2. Análisis filogenético de las especies y géneros de la subfamilia Loricariinae.....	115
IV-2A. Análisis morfológico de los caracteres.....	115
IV-2B. Análisis numérico de la matriz de especies y caracteres.....	214
IV-2C. Topología cladograma de consenso de la subfamilia Loricariinae.....	235
V. Discusión y Conclusiones.....	244
VI. Literatura Citada.....	249
VII. Anexo 1.....	262

RESUMEN

La familia Loricariidae agrupa un elevado número de especies (más de 800 especies) que viven en los ambientes de agua dulce de la región Neotropical. Dentro de la familia Loricariidae, la subfamilia Loricariinae está conformada por una extraordinaria diversidad de especies que la convierte en un excelente caso de estudio para analizar y discutir los cambios en la morfología externa e interna de las especies y relacionarlos con la evolución del grupo. A su vez, este análisis puede ayudar a proponer hipótesis filogenéticas que busquen dar respuesta a las causas que determinan la diversificación del grupo. En este trabajo se realizó un análisis de la morfología externa e interna de un importante número de especies de la subfamilia Loricariinae, para proponer una hipótesis filogenética de las mismas. El primer paso fue determinar las unidades naturales (especies) a ser evaluadas. Para ello se procedió a determinar con base en la morfología externa cuales son las especies que se pueden reconocer sin ambigüedades. Utilizando ejemplares colectados en Venezuela, depositados en varias colecciones nacionales, se determinó que en el país se encuentran 33 especies válidas, agrupadas en 22 géneros. Adicionalmente, se incluyeron especies y géneros provenientes de otros países (cuencas del Amazonas y Paraná-Paraguay-La Plata). El análisis efectuado sobre la morfología externa determinó que, utilizando la morfología bucal, es posible identificar los géneros pertenecientes al grupo “Loricariini”. Para obtener una hipótesis de relaciones filogenéticas se realizó un análisis numérico filogenético utilizando características presentes en el sistema osteológico, en la rama preopérculo mandibular de la línea lateral cefálica y algunas características morfológicas externas. Los resultados obtenidos confirman la condición monofilética de la subfamilia Loricariinae. La existencia de un grupo bien definido, dentro de la subfamilia, denominado grupo “Loricariini” que constituye una unidad monofilética más incluyente. Adicionalmente, se pudo establecer la presencia de uno o dos grupos adicionales con un bajo soporte, dentro de la subfamilia. Este resultado indica que es necesaria la reevaluación de todas las especies que potencialmente pueden ser incluidas en los grupos con bajo soporte. Buena parte de las sinapomorfías de la subfamilia Loricariinae están relacionadas con el cambio en la forma del pedúnculo caudal (muy deprimido). El resto de los clados que están bien soportados muestran sinapomorfías relacionadas con la dieta y con una condición más deprimida de la región anterior del cuerpo.

AGRADECIMIENTOS

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Esquema de la relación entre las subfamilias de la familia Loricariidae. Tomado de Regan 1904.
- Figura 2. Diagrama simplificado de las relaciones filogenéticas entre las subfamilias de la familia Loricariidae. Tomado de Gosline 1947.
- Figura 3. Cladograma de las familias Astroblepidae y Loricariidae. Tomado de Howes 1983.
- Figura 4. Filogenia de las subfamilias de la familia Loricariidae, excluidas las subfamilias Lithogeninae y Neoplecostominae. Tomado de Schaefer 1987.
- Figura 5. Resumen de las relaciones entre los taxa (“opción no progresiva”). Tomado de Rapp Py-Daniel 1997.
- Figura 6. Árbol de máxima verosimilitud (posibilidad) entre las especies analizadas de la familia Loricariidae. Tomado de Montoya Brugos y col. 1998.
- Figura 7. Relaciones entre las especies (“opción no progresiva”). Tomado de Armbruster 2004.
- Figura 8. Análisis clúster entre los géneros de la subfamilia Loricariinae. Tomado de Covain y Fisch-Muller 2007.
- Figura 9. Árbol de máxima verosimilitud (posibilidad) de los Loricariinae. Tomado de Covain y col. 2008.
- Figura 10. *Acestridium martini*. Adulto. A) Vista dorsal. B) Vista ventral.
- Figura 11. *Apistoloricaria laani*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 12. *Apistoloricaria laani*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 13. *Crossoloricaria venezuelae*. Adulto. Vista ventral.
Nota: Ejemplar con labios modificados
- Figura 14. *Crossoloricaria venezuelae*. Juvenil. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 15. *Dasyloricaria filamentosa*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 16. *Dasyloricaria filamentosa*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 17. *Dentectus barbarmatus*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 18. *Dentectus barbarmatus*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 19. *Farlowella acus*. Adulto. Vista ventral
- Figura 20. *Harttia platystoma*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 21. *Harttia merevari*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 22. *Lamontichthys llanero*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 23. *Limatulichthys griseus*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 24. *Limatulichthys griseus*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 25. *Loricaria cataphracta* (grupo). Adulto. Vista ventral.
- Figura 26. *Loricaria cataphracta* (grupo). Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 27. *Loricariichthys brunneus*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 28. *Loricariichthys brunneus*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 29. *Pseudohemiodon* sp. Adulto. Vista ventral.
- Figura 30. *Pseudohemiodon* sp. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 31. *Pseudoloricaria laeviuscula*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 32. *Pseudoloricaria laeviuscula*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 33. *Rineloricaria eigenmanni*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 34. *Rineloricaria eigenmanni*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 35. A) *Spatuloricaria lagoichthys*. Adulto. Macho dimórfico. Vista ventral.
B) *Spatuloricaria* sp. Adulto. Vista ventral.

- Figura 36. *Spatuloricaria* sp. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 37. *Sturisoma festivum*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 38. Género y especie nueva “L1”. Adulto. Vista ventral.
- Figura 39. Género y especie nueva “L1”. Adulto. Detalles de la cavidad bucal.
- Figura 40. Género y especie nueva “L2”. Adulto. Vista ventral.
- Figura 41. Género y especie nueva “L2”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 42. Género y especie nueva “L3”. Adulto. Vista ventral.
- Figura 43. Género y especie nueva “L3”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 44. Género y especie nueva “L4”. Adulto. Vista ventral.
- Figura 45. Género y especie nueva “L4”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 46. Género y especie nueva “L6”. Adulto. Vista ventral.
- Figura 47. Género y especie nueva “L6”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 48. *Aposturisoma myriodon*. Adulto. A) Vista dorsal y B) Vista ventral.
- Figura 49. *Furcodontichthys novaesi*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 50. *Furcodontichthys novaesi*. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 51. *Hemiodontichthys acipenserinus*. Adulto.
- Figura 52. *Planiloricaria cryptodon*. Adulto.
- Figura 53. *Sturisomaticthys leightoni*. Adulto. Macho dimórfico. Vista ventral.
- Figura 54. *Paraloricaria vetula*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 55. *Paraloricaria agastor*. Adultos (ver escala). Vista ventral. Variabilidad en cobertura del abdomen.
- Figura 56. *Paraloricaria vetula*. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 57. *Paraloricaria agastor*. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 58. *Proloricaria prolixa*. Adulto. Vista ventral.
- Figura 59. *Proloricaria prolixa*. Detalle de la cavidad bucal.
- Figura 60. Mesetmoides, vista dorsal de la región anterior. A) *Harttia platystoma*. B) Género y especie nueva “L6”. C) *Hypoptopoma guianense*. D) *Planiloricaria cryptodon*.
- Figura 61. Mesetmoides, vista lateral de la región anterior, mostrando el disco mesetmoidal. A) *Acestridium* sp. B) *Lamontichthys llanero*. C) *Rineloricaria caracasensis*. D) *Dasyloricaria filamentosa*. E) *Sturisomaticthys leightoni*. F) *Crossoloricaria venezuelae*.
- Figura 62. Etmoides lateral, vista dorsal. A) *Farlowella venezuelensis*. B) *Harttia platystoma*. C) Género y especie nueva “L2”. D) *Crossoloricaria venezuelae*.
- Figura 63. Etmoides lateral, vista dorsal mostrando el proceso posterior lateral y externo (anterorbital) en la especie *Hypoptopoma guianense*.
- Figura 64. Etmoides lateral, vista ventral mostrando la lámina de articulación con el metapterigoides (flecha anterior) y el cóndilo de articulación cuando existe (flecha posterior). A) *Harttia platystoma*. B) *Pseudoloricaria laeviuscula*.
- Figura 65. Región anterior del neurocráneo de *Paraloricaria vetula*, vista lateral externa. 1) Etmoides lateral. 2) Globo ocular. 3) Foramen para el nervio óptico. 4) Pterosfenoides. 5) Orbitosfenoides, 6) Pedicelo óptico. 7) Foramen posterior del etmoides lateral.
- Figura 66. Orbitosfenoides de *Loricaria cataphracta* (A, B, C) y *Pseudoloricaria laeviuscula* (D, E, F). Vista lateral (A y D), Vista dorsal (B y E). Vista ventral (C y F).
- Figura 67. Vista ventral oblicua del orbitosfenoides de *Rineloricaria caracasensis*. La flecha indica el foramen de la superficie ventral.

- Figura 68. Proótico, vista ventral. A) *Loricaria cataphracta*. B) Género y especie nueva “L1”.
- Figura 69. Basioccipital, vista dorsal. A) *Loricariichthys brunneus*. B) *Rineloricaria caracasensis*. C) *Planiloricaria cryptodon*.
- Figura 70. Exoccipital, vista frontal. A) *Dasylicaria filamentosa*. B) *Pseudoloricaria laeviuscula*. C) *Loricaria cataphracta*. D) *Planiloricaria cryptodon*.
- Figura 71. Supraoccipital y epioccipitales de la especie *Rineloricaria caracasensis*. Vista de la superficie interna. Las flechas gruesas señalan el arco por donde pasa uno de los canales semicirculares del oído interno.
- Figura 72. Esfenótico, vista lateral externa. *Rineloricaria caracasensis*. 1) Muesca en el borde orbital del esfenótico. 2) Proyección ventral y posterior (ligeramente visible la rama esfenótica del canal infraorbital de la línea lateral).
- Figura 73. Premaxilares, vista frontal. A) *Dasylicaria filamentosa*. B) *Loricaria cataphracta*. C) *Loricariichthys brunneus* (ligeramente lateral).
- Figura 74. Maxilares y palatinos, vista frontal. A) Género y especie nueva “L1”. B) *Rineloricaria caracasensis*. C) *Pseudoloricaria laeviuscula*. D) *Furcodontichthys novaesi* E) *Planiloricaria cryptodon*.
- Figura 75. Mandíbula inferior (dentario y ánguloarticular), vista frontal (orientadas de acuerdo a la faceta de articulación con el cuadrado). A) *Spatuloricaria lagoichthys* B) *Rineloricaria caracasensis*. C) Género y especie nueva “L1”. D) *Pseudoloricaria laeviuscula*. E) *Planiloricaria cryptodon*.
- Figura 76. Arco hiomandibular de *Farlowella venezuelensis*, vista lateral externa. 1) Hiomandibular- 2) Metapterigoides. 3) Canal del metapterigoides. 4) Faceta de articulación del cuadrado. 5) Cuadrado. 6) Preopercular. 7) Cresta vertical posterior.
- Figura 77. Arco hiomandibular de *Rineloricaria caracasensis*, vista lateral externa.
- Figura 78. Arco hiomandibular de Género y especie nueva “L1”, vista lateral externa.
- Figura 79. Arco hiomandibular de Género y especie nueva “L6”, vista lateral externa.
- Figura 80. Arco hioideo y arcos branquiales de *Farlowella venezuelensis*. La flecha indica el elemento accesorio del primer ceratobranquial.
- Figura 81. Placas faríngeas de *Planiloricaria cryptodon* mostrando el tipo de dientes.
- Figura 82. Vértebras del Género y especie nueva “L1”, vista lateral. Espinas neurales bífidas a nivel de la articulación de la aleta dorsal. Espinas hemales modificadas para la articulación del elemento radial proximal de la aleta anal.
- Figura 83. Articulación de la aleta anal en Género y especie nueva “L6”, vista lateral.
- Figura 84. Vértebras caudales del Género y especie nueva “L6”, vista lateral, mostrando los procesos laterales en las espinas neurales y hemales.
- Figura 85. Vértebras caudales modificadas del Género y especie nueva “L6”, vista lateral.
- Figura 86. Articulación del primer radio de la aleta dorsal del Género y especie nueva “L6”, vista lateral.
- Figura 87. Esqueleto caudal de *Dasylicaria filamentosa*. A) Vista lateral. B) Vista dorsal, las flechas muestran las hipurapofisis desarrolladas.
- Figura 88. Coracoides de *Farlowella venezuelensis*, vista dorsal. 1) Proyección anterior interna (ventral). 2) Proyección lateral externa (dorsal). 3) Proyección dorsal externa. 4) Elementos radiales. 5) Proyección posterior. 6) Proyección dorsal interna.

- Figura 89. Cintura escapular de *Harttia merevari*, vista ventral.
- Figura 90. Coracoides de *Planiloricaria cryptodon*, vista dorsal.
- Figura 91. Coracoides de *Farlowella venezuelensis*, vista lateral. 1) Proyección anterior interna (ventral). 2) Proyección lateral externa (dorsal). 3) Proyección dorsal externa. 4) Proyección posterior. 5) Proyección dorsal interna.
- Figura 92. Cintura pélvica, vista dorsal. A) *Harttia surinamensis*. B) *Farlowella venezuelensis*.
- Figura 93. Cintura pélvica del, vista dorsal. A) *Spatuloricaria* sp. B) Género y especie nueva “L4”
- Figura 94. Recorrido de la rama preoperculomandibular en *Limatulichthys griseus*. 1) Canal en el pterótico. 2) Canal en el suprapreopercular. 3) Canal en el preopercular. 4) Canal en subpreopercular (placa con canal).
- Figura 95. Elementos subpreopercular e infraorbital VI. Las flechas indican recorrido del canal sensorial. POM, preopérculo mandibular. IO, infraorbital. A) Subpreopercular de *Acestridium dichromum*. B) Infraorbital VI de *Farlowella venezuelensis*. C) Subpreopercular de *Farlowella venezuelensis*.
- Figura 96. Cladograma obtenido con optimización Wagner, algoritmo TBR. Programa PAST.
- Figura 97. Cladograma obtenido con optimización Wagner, algoritmo SPR. Programa PAST.
- Figura 98. Cladograma de consenso, optimización Wagner. Programa PAST.
- Figura 99. Cladograma. Optimización Fitch. Algoritmo TBR. Programa PAST.
- Figura 100. Cladograma. Optimización Fitch. Algoritmo SPR. Programa PAST
- Figura 101. Cladograma de consensos estricto y por mayoría. Optimización Fitch. Programa PAST.
- Figura 102. Cladograma 1 de 132. Programa NONA/Winclada.
- Figura 103. Cladograma de consenso estricto. Programa NONA/Winclada.
- Figura 104. Cladograma 1 de 132 con análisis “bootstrap”. Programa NONA/Winclada.
- Figura 105. Cladograma de caracteres aditivos y análisis “bootstrap”. Programa NONA/Winclada.
- Figura 106. Cladograma 1 de 325 árboles. Programa PAUP.
- Figura 107. Cladograma de consenso estricto con 325 árboles. Programa PAUP.
- Figura 108. Cladograma con caracteres repesados. Programa PAUP.
- Figura 109. Cladograma de caracteres repesados con análisis “bootstrap”. Programa PAUP.
- Figura 110. Sección basal del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres.
- Figura 111. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres para la subfamilia Loricariinae y grupos basales.
- Figura 112. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres para el grupo “Loricariini”.
- Figura 113. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres dentro de los “Loricariini”.
- Figura 114. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres para el grupo “Planiloricariina”.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Matriz de especies y caracteres.

Tabla 2. Índice de consistencia e índice de retención de los caracteres empleados en el análisis numérico.

I. INTRODUCCIÓN

I-1. Características generales

El Orden Siluriformes agrupa a los peces conocidos popularmente como bagres, actualmente se conocen casi 3.500 especies válidas (Eschmeyer y Fong 2011). En su gran mayoría son peces que viven en ambientes de agua dulce. Algunas especies y familias habitan exclusivamente ambientes marinos o estuarinos. El Orden Siluriformes es uno de los pocos grupos de peces de agua dulce que posee una distribución mundial amplia, a excepción de las regiones polares. Los bagres se reconocen por presentar el cuerpo desnudo (no tienen escamas) o cubierto total o parcialmente con placas óseas y por tener unas proyecciones denominadas barbillas, de longitud y de forma variable, ubicadas alrededor de la boca o asociadas a las narinas.

Entre los Siluriformes, la Familia Loricariidae agrupa a las especies de peces que presentan como características externas llamativas: Cuerpo parcial o totalmente cubierto de placas óseas. Las placas óseas forman más de dos hileras longitudinales, a los lados del cuerpo (excepto en el pedúnculo caudal de algunas especies). Boca en posición ventral, con los labios expandidos formando un disco con apariencia de ventosa. Barbilla maxilar corta o muy corta, enmarcada en el disco oral y ubicada en la comisura de los labios. Barbillas mentonianas y nasales ausentes. Los peces de esta familia son conocidos popularmente como corronchos, panaques, güaragüaras, tablas, palitos, entre otros. De acuerdo a la lista de especies más reciente (Eschmeyer y Fong 2011), la Familia Loricariidae agrupa a más de 800 especies. Esta cifra lo ubica como el grupo de bagres más diverso a nivel mundial.

Las especies de bagres pertenecientes a la familia Loricariidae habitan (“naturalmente”) en los ambientes de aguas continentales (agua dulce) que se localizan en la región neotropical. Pero, hoy en día poblaciones de algunas especies (*Pterygoplichthys* spp.) se encuentran en localidades exóticas (Florida en USA, Asia, etc.) producto de la manipulación del hombre (Chávez y col. 2006, Nico y col. 2009). La distribución geográfica natural de las especies de la familia Loricariidae incluye los ambientes dulceacuícolas desde Costa Rica hasta el norte de Argentina. En la vertiente occidental (Pacífica) de la cordillera de Los Andes sólo se les encuentra en Colombia y Ecuador. En cuanto a la diversidad por cuencas, el mayor número de especies ha sido reportado para la cuenca del río Amazonas.

Las especies de la Familia Loricariidae tienen una notable importancia comercial. Algunas

especies son muy apreciadas en el mercado de peces ornamentales y una cuantas son utilizadas como fuente de proteína para consumo animal y humano, pero generalmente consumidas localmente. Su papel en la dinámica de los ecosistemas acuáticos es poco conocida, algunas especies consumen larvas de insectos acuáticos y otros invertebrados.

La subfamilia Loricariinae, objeto de este estudio, agrupa a 225 especies (Eschmeyer y Fong 2011). Estas especies tienen como características externas distintivas: Menos de 14 radios ramificados en la aleta caudal (generalmente entre 12 y 10). El pedúnculo caudal es muy deprimido y solo tienen una hilera longitudinal de placas óseas. La aleta adiposa está ausente. El abdomen está total o parcialmente cubierto por placas óseas de tamaño variable, rara vez totalmente desnudo. Adicionalmente, no tienen odontodes desarrollados móviles en la región interopercular.

I-2. Taxonomía y Sistemática

Las primeras descripciones e ilustraciones de una especie de la familia Loricariidae fueron realizadas por Willughby (1686) (citado por Bleeker 1864) quien denominó a *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus 1758), sensu Boeseman (1968) e Isbrücker (1980) como *Cataphractus brasiliensis* y *C. americanus*, nombres que fueron colocados en la sinonimia de *Plecostomus brasiliensis* Bleeker 1864. Las dos primeras especies descritas en el sistema binomial fueron: *Acipenser plecostomus* (= *Hypostomus plecostomus*) y *Loricaria cataphracta* amabas descritas por Linnaeus (1758). La primera agrupación propuesta para las especies de loricáridos fue propuesta por Rafinesque (1815) (citado por de Pinna 1998) y fue denominada subfamilia Loricaria. Esta subfamilia incluía a especies de la Familia Callichthyidae, conocidos para la época. Esta es la primera vez que aparece en la literatura el nombre o la raíz del nombre de la Familia Loricariidae, por lo tanto se le atribuye a Rafinesque (1815) el nombre de la familia, de la subfamilia Loricariinae y de la tribu Loricariini. Sin embargo, fue Agassiz (en Spix y Agassiz 1829) el primero en proponer un nivel de jerarquía taxonómica de familia para agrupar a cuatro géneros de loricáridos, la familia Gonyodontes reunía a los géneros *Acanthicus* y *Rhinelepis*, de Spix 1829, *Loricaria* de Linnaeus 1758 e *Hypostomus* de La Cèpède 1803. Este nombre no fue aceptado por otros autores, así Bonaparte (1831) (citado por Swainson 1838) utiliza una clasificación nueva, divide la familia Siluridae dos grupos Silurini y Loricarini, en el segundo grupo coloca a los géneros *Aspredo* con cinco especies y *Loricaria* con dos subgrupos *Loricaria* con 4 especies

e *Hypostomus* con 2 especies.

Antes de 1998, se consideró que Bonaparte (1831) había sido el primero en utilizar la raíz del nombre de la Familia Loricariidae, por ello varios autores (Isbrücker 1980, Rapp Py-Daniel 1997) le atribuyeron la autoría de la Familia Loricariidae, de la subfamilia Loricariinae y de la tribu Loricariini. Cuvier y Valenciennes (1840), en su obra *Histoire Naturelle de Poissons*, señalan que no aceptan la familia Gonyodontes, propuesta por Agassiz (1829) y en la numerosa familia Siluridae colocan los géneros *Loricaria*, *Rhinelepis* e *Hypostomus*. Entre 1853 y 1854, se publican en dos trabajos de Rudolf Kner, (posiblemente la primera gran compilación de los peces loricáridos) donde se describen nuevos géneros y especies. En Kner (1853), dedicado a la subfamilia Loricariinae (=Loricarinae) propone la siguiente clasificación: familia Loricata con dos subgrupos: Loricarinae e Hypostomidae. En el grupo Loricarinae reúne a los géneros: *Loricaria*, *Hemiodon* (=Reganella) y *Acestra* (=Farlowella). En su segunda obra "Die Hypostomiden" (Kner 1854), también señala dos grupos, los "Inermes" o "Clypeati" donde coloca los géneros *Sisor* e *Hypostomus* y los "Lictores" o "Ancistri" donde agrupa a los géneros *Chaetostomus* y *Ancistrus*. Al género *Ancistrus* lo divide en dos, los "Brachypteri" y los "Macropteri". Bleeker (1862) describe varios géneros nuevos de loricáridos y propone la siguiente clasificación: familia Loricarioidei con dos subfamilias, Plecostomiformes y Loricariaeformes. En la primera subfamilia presenta dos grupos: los Plecostomini, en el cual agrupa los géneros *Plecostomus* (=Hypostomus), *Pseudancistrus*, *Ancistrus*, *Hemiancistrus*, *Chaetostomus*, *Pterygoplichthys*, *Parancistrus*, y *Pseudacanthicus* y los Acanthicini en el cual agrupa los géneros *Acanthicus*, *Rhinelepis* y *Pseudorhinelepis*. En la subfamilia Loricariaeformes también propone dos grupos, los Loricariini en el cual incluye los géneros *Loricaria*, *Loricariichthys*, *Pseudoloricaria*, *Parahemiodon* (=Loricariichthys), *Hemiloricaria* (=Rineloricaria?), *Pseudohemiodon*, *Rineloricaria*, *Oxyloricaria* (=Sturisoma), *Sturisoma*, *Hemiodon* (=Reganella) y *Hemiodontichthys* y el grupo Acestrini (=Farlowellini) en el cual incluye al género *Acestra* (=Farlowella). Posteriormente, Gill (1872) (citado por Gosline, 1947) fue el primero en utilizar el nombre de Loricariidae para designar la familia en la cual agrupó a las especies de bagres loricáridos hasta entonces conocidas, más las especies de bagres pertenecientes al grupo de los astroblépidos, estos últimos reunidos en la subfamilia Argiinae (=Astroblepinae). Por otro lado, Eigenmann y Eigenmann (1890) asignan a la categoría de

familia a los astroblépidos, familia Argiidae (=Astroblepidae) y agrupan a los loricáridos en tres subfamilias: Plecostominae (Hypostominae + Ancistrinae), con 15 géneros, Hypoptopominae (=Hypoptopomatinae) con 4 géneros y Loricariinae con 5 géneros.

Regan (1904) realiza la primera revisión de la familia Loricariidae proponiendo el primer agrupamiento de las especies a nivel de subfamilia. En dicho trabajo presenta una serie de características osteológicas y morfológicas que definen a la familia e indica que la misma se puede separar en cinco subfamilias: Plecostominae (8 géneros), Hypoptopomatinae (2 géneros), Loricariinae (4 géneros), Neoplecostominae (un solo género *Neoplecostomus*) y Argiinae (2 géneros) e indica 189 especies válidas. Estos nombres se han mantenido más o menos estables hasta los momentos (Reis y col. 2003).

Gosline (1947) presenta una contribución a la clasificación de los loricáridos, fundamentalmente a nivel de las subfamilias propuestas hasta el momento (básicamente la clasificación de Regan, 1904). Crea la subfamilia Lithogeninae (Lithogeneinae) con *Lithogenes villosus* Eigenmann 1912b y agrupa en la subfamilia Neoplecostominae a 12 géneros, algunos de estos géneros habían sido agrupados en la subfamilia Plecostominae y otros fueron descritos en el mismo trabajo. Boeseman (1971) crea la subfamilia Harttiinae, donde agrupa a las especies de los géneros *Harttiella*, *Harttia*, *Parasturisoma*, *Sturisoma* y *Farlowella*. Posteriormente, Isbrücker (1980) en su trabajo sobre la clasificación y catálogo de los peces loricáridos, divide a la familia Loricariidae en seis subfamilias: Lithogeninae, Neoplecostominae, Hypoptopomatinae, Loricariinae, Hypostominae y Ancistrinae. Este esquema sigue básicamente lo propuesto por Regan (1904) y Gosline (1947), con la exclusión de la subfamilia Astroblepinae y la división de los Plecostominae en dos subfamilias Ancistrinae e Hypostominae. En la subfamilia Neoplecostominae apoya a Regan (1904), colocando sólo al género *Neoplecostomus* y no acepta la subfamilia Harttiinae propuesta por Boeseman (1971), la cual incluye en la subfamilia Loricariinae. La subfamilia Loricariinae queda organizada en cuatro tribus (Harttiini, Farlowellini, Acestridini y Loricariini). En líneas generales, su clasificación crea o utiliza una gran cantidad de grupos en las categorías de tribus, subtribus y géneros, para organizar a más de 600 especies que se señalan en dicho trabajo. Lamentablemente su clasificación y los niveles de organización propuestos (subfamilias, tribus, subtribus y géneros) no están apoyados por evidencias filogenéticas. Howes (1983) realiza el primer análisis filogenético de la Familia Loricariidae

basado en características osteológicas y musculares de algunas especies. Sus resultados muestran apoyo para las siguientes subfamilias: Neoplecostominae, Chaetostominae, Loricariinae, Hypoptopomatinae e Hypostominae. La nueva subfamilia Chaetostominae está integrada por especies incluidas en géneros que pertenecen a las subfamilias Ancistrinae e Hypostominae (sensu Isbrücker, 1980) y en la subfamilia Hypostominae incluye especies colocadas en géneros de la subfamilia Ancistrinae (sensu Isbrücker, 1980). El resto de las subfamilias mantiene aproximadamente su representación específica y genérica. Más recientemente, Schaefer (1987) en su análisis filogenético de la familia Loricariidae, mantiene las subfamilias Ancistrinae e Hypostominae, propuestas por Isbrücker (1980), pero no encuentra sinapomorfías para Hypostominae e indica que es parafilética. Armbruster (2004), incluye a los Ancistrinae como la tribu Ancistrini dentro de la subfamilia Hypostominae. Este posible agrupamiento había sido indicado anteriormente por Montoya-Burgos y col. (1997). Armbruster (2004) también indica que los géneros *Delturus* y *Hemipsilichthys* forman un grupo que constituye el grupo hermano del resto de lo Loricariidae, excepto Lithogeneinae. Reis y col. (2006) crean la subfamilia Delturinae para ubicar estos dos géneros. Eschmeyer y Fong (2011) mantienen las siguientes subfamilias: Lithogeneinae, Neoplecostominae, Hypoptopomatinae, Loricariinae, Hypostominae Ancistrinae y Delturinae. Sin embargo, este último arreglo no constituye el resultado de un análisis filogenético.

I-3. Filogenia

Regan (1904), es el primero en proponer un esquema de relaciones entre las subfamilias, basado en un grupo de consideraciones anatómicas. Según sus observaciones las subfamilias Plecostominae e Hypoptopomatinae estarían relacionadas entre sí y se unirían a un grupo donde se ubicarían la subfamilia Loricariinae relacionada a su vez con otro grupo formado por las subfamilias Neoplecostominae y Argiinae (Fig. 1).

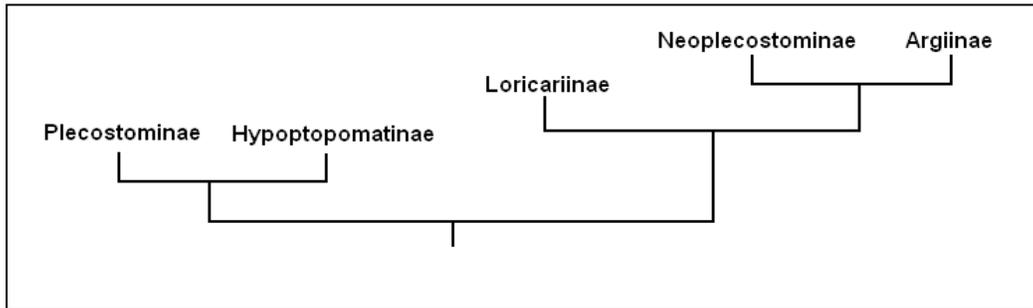


Figura 1. Esquema de la relación entre las subfamilias de la familia Loricariidae. Tomado de Regan 1904.

Gosline (1947) propone un diagrama simplificado de relaciones “filogenéticas” en el cual señala a los Astroblepinae como el grupo más primitivo entre los loricáridos, le siguen los Lithogeninae, luego los Neoplecostominae y por último los tres grupos restantes sin una relación definida, los Plecostominae, los Hypoptopomatinae y los Loricariinae (Fig. 2).

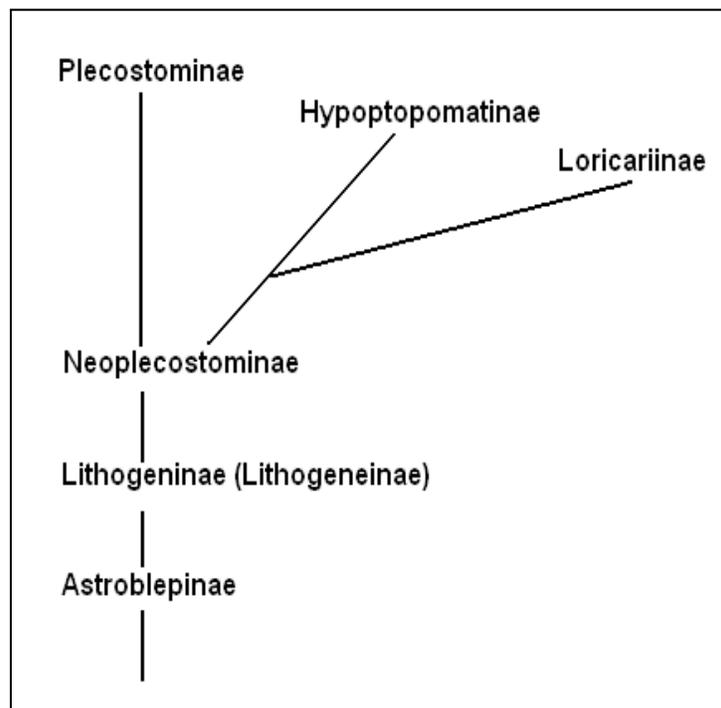


Figura 2. Diagrama simplificado de las relaciones “filogenéticas” entre las subfamilias de la familia Loricariidae. Tomado de Gosline 1947.

Howes (1983) es el primero en presentar un análisis filogenético de la familia Loricariidae, basado principalmente en el análisis de la musculatura del cráneo de algunas especies (Fig. 3). En su análisis incluye características osteológicas reportadas en otros artículos. Su cladograma indica que las relaciones filogenéticas son las siguientes: La subfamilia Hypostominae es el grupo hermano de todas las otras subfamilias. Las subfamilias Neoplecostominae, Chaetostominae y el grupo formado por las subfamilias Loricariinae e Hypoptopomatinae forman un grupo, pero las relaciones filogenéticas entre ellas no están resueltas. Las subfamilias Hypoptopomatinae y Loricariinae son grupos hermanos. No se conoce cuál subfamilia está más cerca del grupo de referencia utilizado, la familia Astroblepidae.

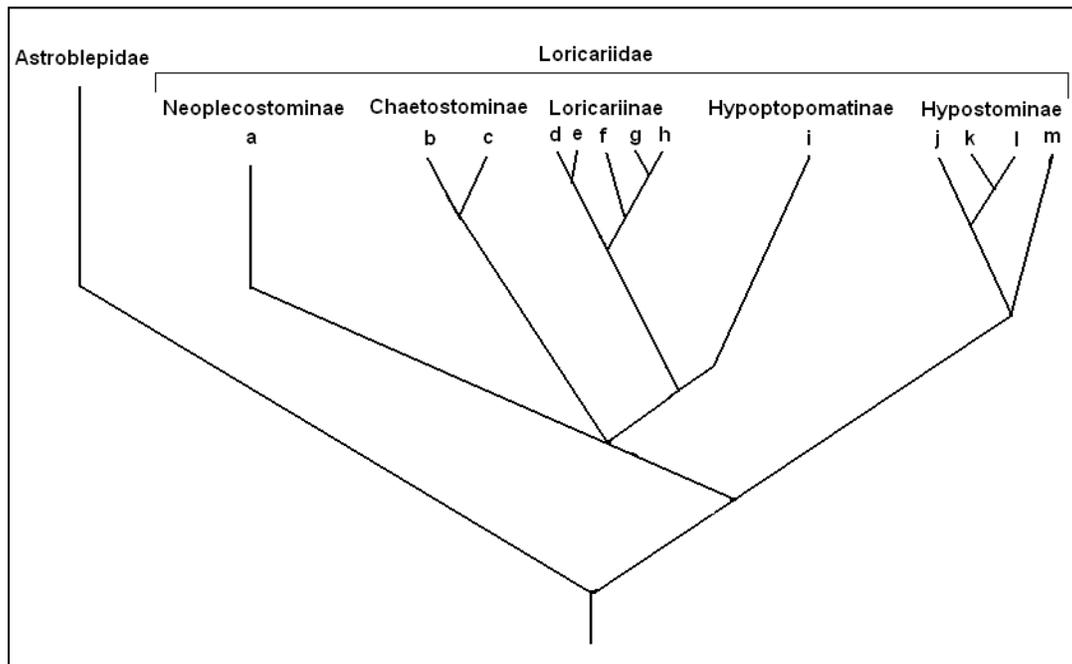


Figura 3. Cladograma de las familias Astroblepidae y Loricariidae. Tomado de Howes 1983.

Schaefer (1987) publica un estudio sobre las relaciones filogenéticas de la familia Loricariidae, en dicho estudio utiliza principalmente características osteológicas. El trabajo se basa en el estudio de especies pertenecientes a cuatro de las seis subfamilias propuestas por Isbrücker (1980). Sus resultados (Fig. 4), indican que la subfamilia Hypoptopomatinae es el grupo hermano de todas las otras subfamilias y la más cercana a la familia Astroblepidae, utilizada como grupo de referencia. La subfamilia Loricariinae es el grupo hermano del grupo

formado por las subfamilias Ancistrinae e Hypostominae. Sin embargo, el autor no encuentra características sinapomórficas para Hypostominae y por lo tanto lo considera un grupo parafilético de los Ancistrinae, pero al mismo tiempo indica que la cantidad de ejemplares y especies examinadas de la subfamilia Hypostominae no fue apropiada, por lo tanto considera que no es adecuado cambiar el esquema de la clasificación propuesto hasta el momento. En el trabajo no se señalan en forma clara los géneros que resultaron agrupados en cada una de las subfamilias, pero aparentemente el resultado apoya la agrupación propuesta por Isbrücker (1980).

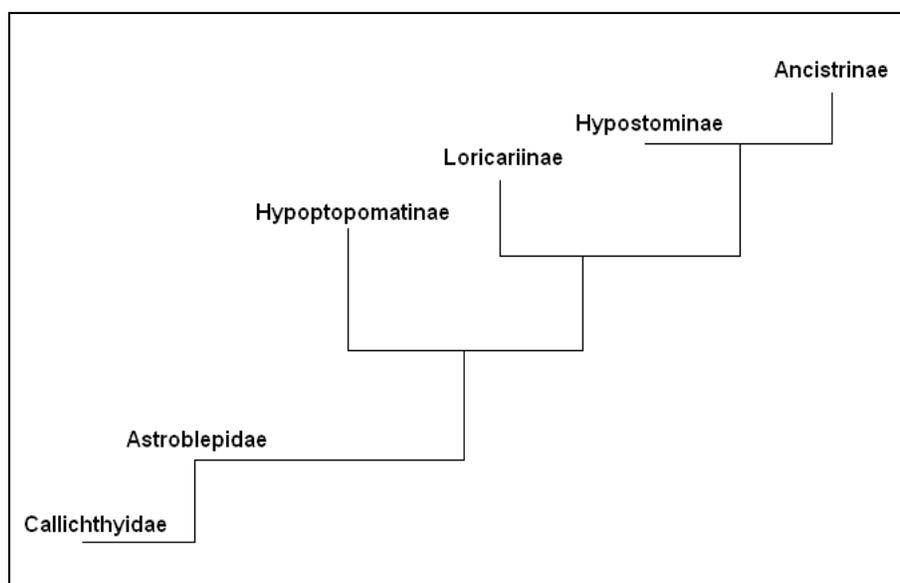


Figura 4. Filogenia de las subfamilias de la familia Loricariidae, excluidas las subfamilias Lithogeninae y Neoplecostominae. Tomado de Schaefer 1987.

Rapp Py Daniel (1997) en su tesis doctoral sobre la filogenia de la subfamilia Loricariinae, evalúa características osteológicas y de la morfología externa de 61 taxa de la subfamilia Loricariinae. Cabe señalar que el 50% de los taxa analizados (31) se concentran en tres géneros (15 *Rineloricaria*, 10 *Harttia* y 6 *Pseudohemiodon*). Además, los taxa utilizados representan a 21 de los 28 géneros nominales aceptados para dicho momento. Según su hipótesis de relaciones filogenéticas los 61 taxa analizados se agrupan en varios grupos (Hemidontichthyina, Planiloricariina, Farlowellina, Harttiina) o géneros (*Loricaria*, *Rineloricaria*, etc.). A su vez estos grupos y géneros se reúnen en dos tribus Loricariini y Harttiini. Finalmente, la relación de la subfamilia Loricariinae con el resto de las subfamilias

(Neoplecostominae, Hypostominae, Ancistrinae e Hypoptopomatinae) no fue tratada en profundidad y dependiendo de la opción aplicada en el análisis “*progresiva (codificación aditiva) o no progresiva*” se obtiene una ligera diferencia. En el primer caso los Neoplecostominae aparecen como más relacionados a los Loricariinae. En el segundo caso aparece una tricotomía. La autora indica que esta situación requiere de análisis adicionales que escapen a sus objetivos. En el análisis se incluyen representantes de las familias Astroblepidae y Diplomystidae como grupos de referencia adicionales (Fig. 5). Este trabajo constituye el primer estudio filogenético realizado de forma amplia para la subfamilia Loricariinae y representa uno de los puntos de partida en nuestra investigación.

Desde 1997 se han descrito varias especies nuevas y se han creado algunos géneros nominales (Reis y Pereira 2000, Rapp Py-Daniel y Oliveira 2001, Isbrücker y col. 2001, Provenzano y col. 2005, Ghazzi 2008, entre otros). Schaefer (1998) señala que el descubrimiento de nuevos taxa a nivel de especie y la aparición de nuevos géneros conducen a la reevaluación de las hipótesis filogenéticas y las clasificaciones propuestas. Nuestro análisis procura incorporar un número apropiado y adecuado de especies y casi todos los géneros nominales reconocidos hasta ahora. Esta ampliación busca precisamente verificar y reevaluar los resultados obtenidos en el análisis de Rapp Py-Daniel (1997) y otros más recientes.

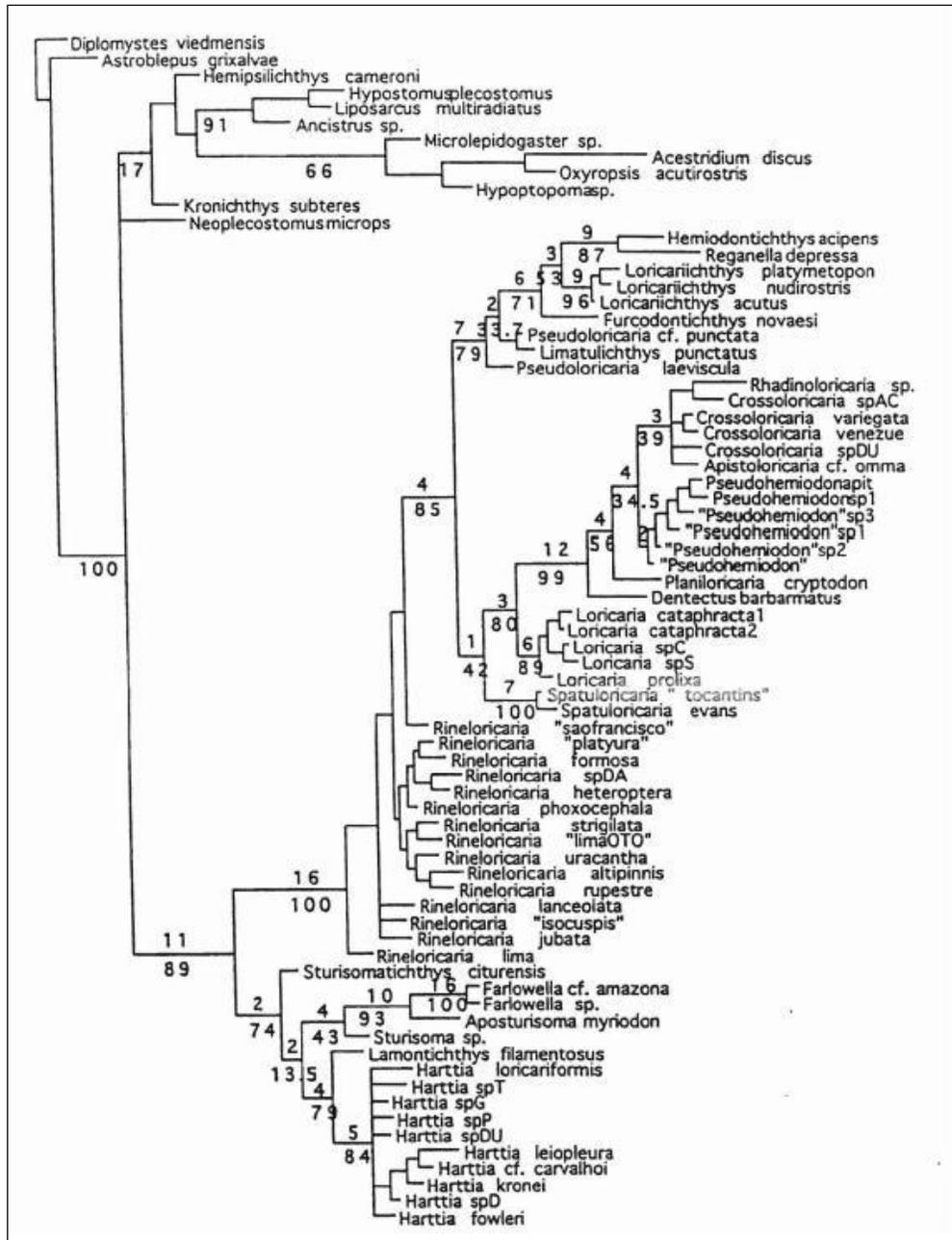


Figura 5. Cladograma de consenso estricto de 54 árboles mas parsimoniosos obtenidos con análisis de caracteres no ordenaos (números en las ramas indican: arriba “índice decay” y abajo “bootstrap”). Tomado de Rapp Py-Daniel 1997.

Montoya-Burgos y col. (1997 y 1998) presentan el primer aporte a la filogenia de la familia Loricariidae basada en datos moleculares. En su trabajo las especies analizadas de la subfamilia Loricariinae aparecen agrupadas en una sola región del cladograma, lo cual refuerza el carácter monofilético de esta subfamilia. De acuerdo a su esquema la especie *Pseudorhinelepis agassizi* perteneciente a la subfamilia Hypostominae, sería la especie

hermana de la subfamilia Loricariinae. La ubicación de la subfamilia Loricariinae en el cladograma muestra incongruencias con lo planteado por Schaefer (1987) Rapp Py Daniel (1997) y Armbruster (2004). Adicionalmente, especies y géneros agrupados previamente en las subfamilias Hypostominae y Ancistrinae se ubican en posiciones que tienden a plantear la condición parafilética de varias subfamilias (Fig. 6).

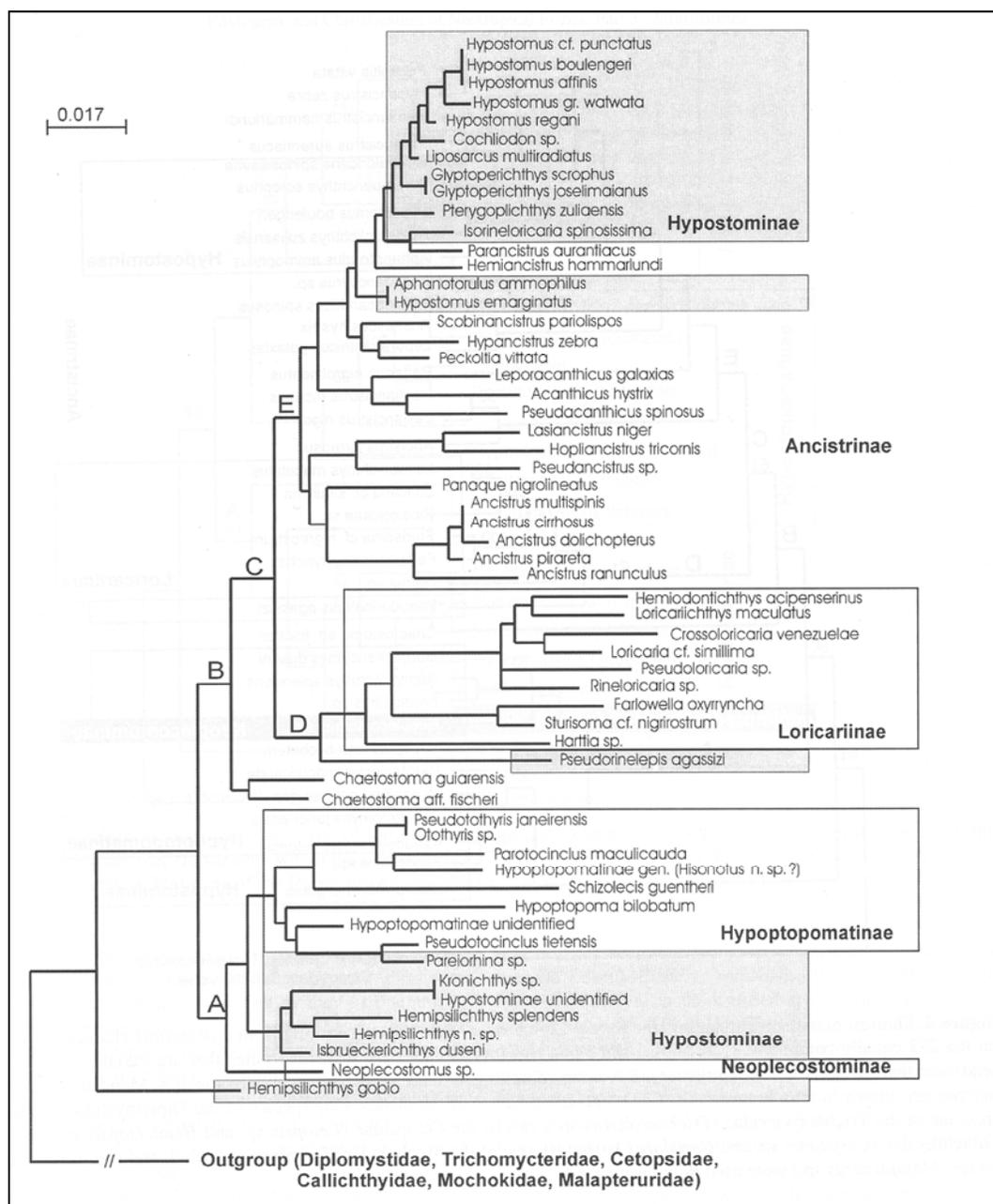


Figura 6. Árbol de máxima verosimilitud (posibilidad) entre las especies analizadas de la familia Loricariidae. Tomado de Montoya Brugos y col. 1998.

Armbruster (2004) presenta un nuevo análisis filogenético de los Loricariidae, con énfasis en las subfamilias Hypostominae y Ancistrinae, basado en osteología y otras características externas e internas. El trabajo se puede considerar como el más completo realizado hasta los momentos, ya que incluye especies de casi todos los géneros de las subfamilias Hypostominae y Ancistrinae. Según sus resultados, las especies analizadas de la subfamilia Loricariinae forman un solo grupo, lo cual refuerza el carácter monofilético de los Loricariinae, también sus resultados muestran dos grupos dentro de los Loricariinae que se corresponden a los Loricariini y los Harttiini. Por otro lado, la subfamilia Loricariinae sería el grupo hermano de la subfamilia Hypostominae, este resultado es similar al obtenido por Schaefer (1987). Finalmente, sus resultados indican que las especies agrupadas en la subfamilia Ancistrinae deben ser incluidas en la subfamilia Hypostominae para evitar la condición parafilética de esta última. Considera válida la subfamilia Hypostominae donde crea las tribus (Corymbophanini, Rhineleporini, Hypostomini, Pterygoplichthini y Ancistrini) (Fig. 7).

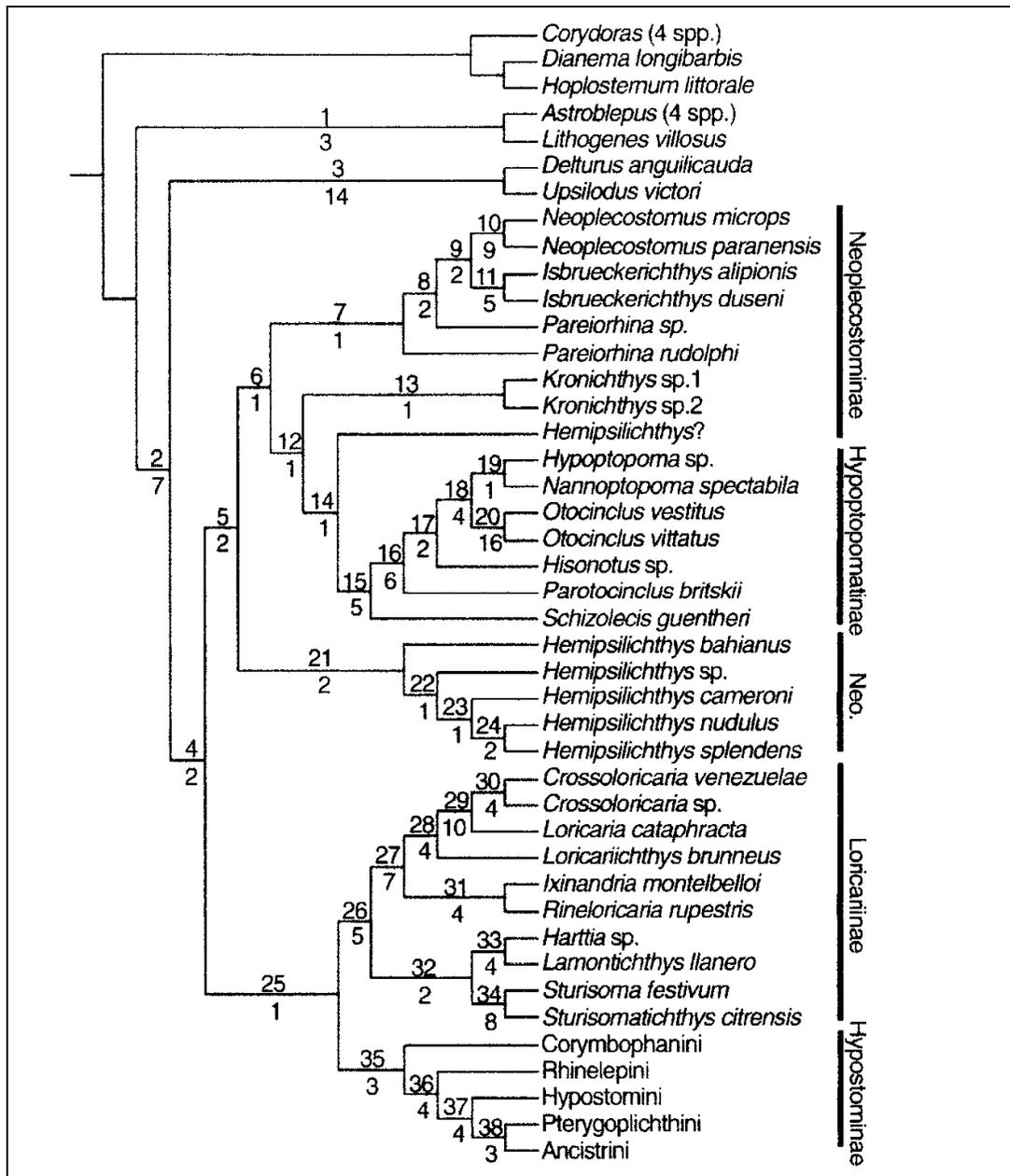


Figura 7. Relaciones entre las especies (“opción no progresiva”).
Tomado de Armbruster 2004.

Covain y Fisch-Muller (2007) publican un artículo donde resaltan las características externas que permiten una identificación relativamente sencilla de los géneros de la subfamilia Loricariidae (elaboran una clave dicotómica) y presentan una sinopsis de los géneros con las características más relevantes de cada uno de ellos. Reconocen 30 géneros y algunas de las características utilizadas en su clave habían sido indicadas por Provenzano (1988). En el trabajo indican que mantienen la clasificación propuesta por Ferraris (2003), pero colocan a

Cteniloricaria como sinónimo de *Harttia*, siguiendo lo indicado por Rapp Py-Daniel y Oliveira 2001. Adicionalmente, realizan un análisis “clúster” de las especies y géneros analizados, presentando un agrupamiento tipo dendrograma de los géneros revisados, según sus resultados se desprende la existencia de dos grandes grupos (tribus) dentro de la subfamilia Loricariinae (Harttiini y Loricariini) y cuatro subgrupos en la tribu Loricariini (Fig. 8).

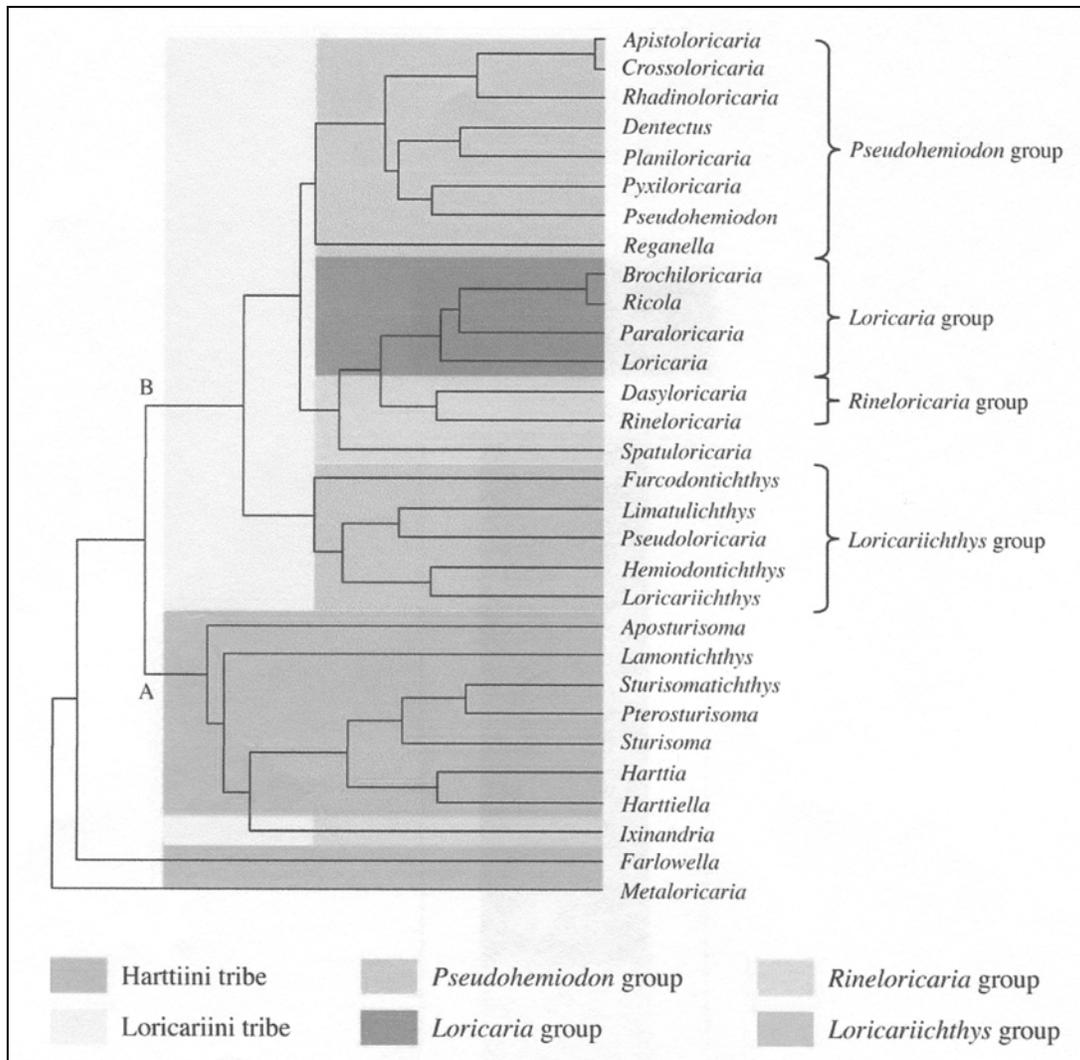


Figura 8. Análisis clúster entre los géneros de la subfamilia Loricariinae. Tomado de Covain y Fisch-Muller 2007.

Covain y col. (2008) realizan un análisis filogenético con datos moleculares basados en secuencias de genes mitocondriales (segmentos 12S y 16S) de 20 especies de la subfamilia Loricariinae. Estas 20 especies corresponden a 14 géneros. Según los resultados obtenidos

señalan que la subfamilia Loricariinae se divide en dos linajes. Los Harttiini (subtribu) que agrupa solo a especies del género *Harttia* y un nuevo linaje Loricariini (subtribu?) con dos clados: Clado Sturisomina (clado A, nueva subtribu) y Clado Loricariina (clado B, que es propuesta como una subtribu). En la figura 9 se muestra el árbol de máxima verosimilitud (posibilidad) de agrupamiento de los 14 géneros y 20 especies de Loricariinae obtenido (-lnL = 9414.26784). Este árbol muestra marcadas incongruencias con lo planteado hasta los momentos en relación al agrupamiento de los géneros dentro de las subtribus y la relación de parentesco entre las subtribus.

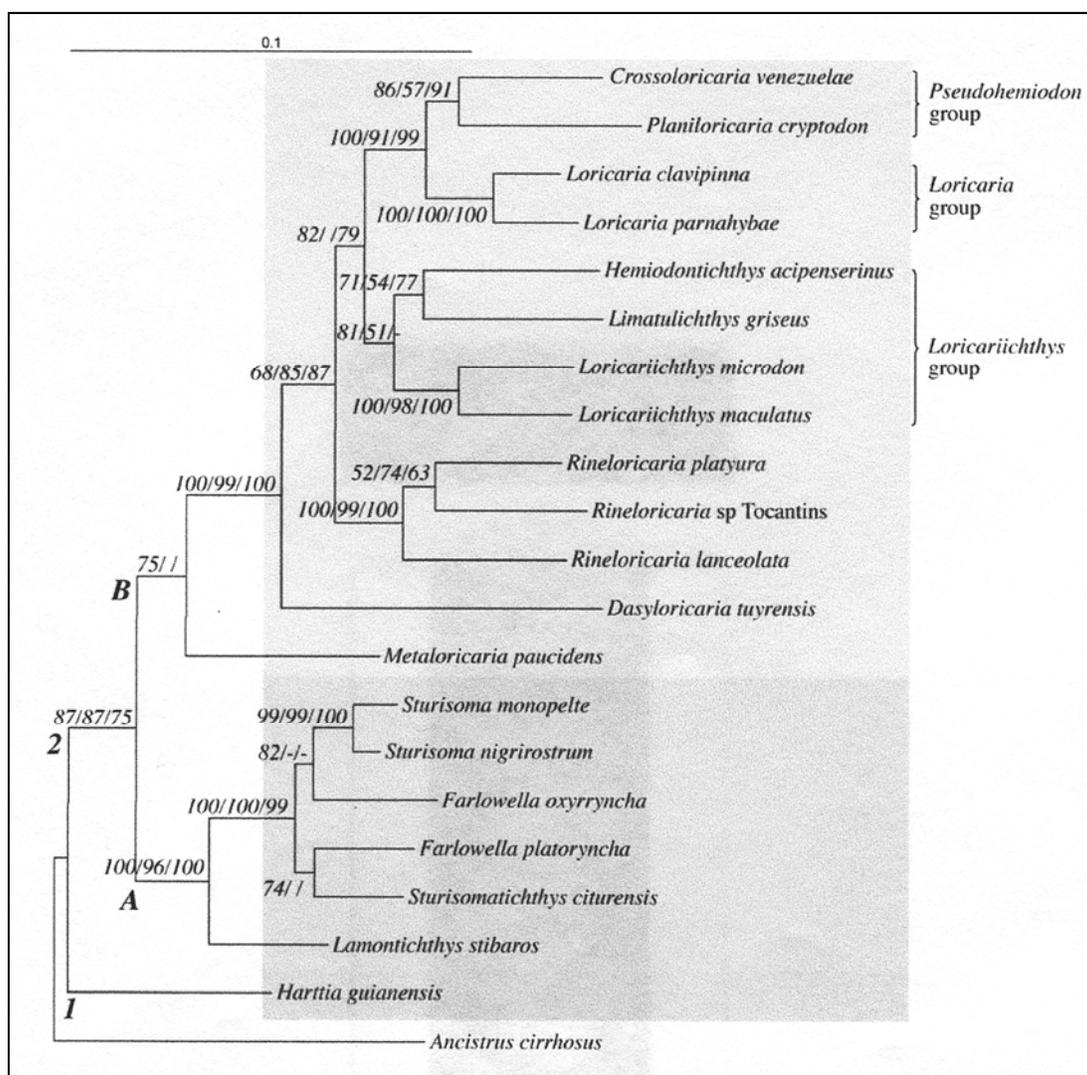


Figura 9. Árbol de máxima verosimilitud (posibilidad) de los Loricariinae. Tomado de Covain y col. 2008.

La reseña histórica presentada muestra la información sobre la taxonomía y sistemática de la familia Loricariidae, con énfasis en la subfamilia Loricariinae. Adicionalmente, existe una extensa bibliografía sobre la descripción de nuevas especies, revisiones de otras subfamilias (ejemplo: Hypoptopomatinae, Neoplecostominae) y artículos sobre las relaciones filogenéticas entre la familia Loricariidae y otras familias del orden Siluriformes.

I-4. Las especies de la familia Loricariidae en Venezuela

La primera referencia de especies de la Familia Loricariidae para Venezuela se remonta al año 1828. Hancock (1828) describe la especie *Loricariichthys brunneus* con un ejemplar o ejemplares provenientes de lagunas a los lados del río Orinoco. Sin embargo, la aplicabilidad de este nombre científico se encuentra cuestionada (Ferraris 2003). A esta descripción siguieron otras realizadas por Bleeker (1862), De Filippi (1853), Eigenmann (1920, 1922), Kner (1853 y 1854), La Monte (1929), Lütken (1874), Myers (1942), Pellegrin (1908 y 1912), Peters (1877), Regan (1903, 1905 y 1912), Steindachner (1881, 1915). La primera gran revisión de la familia para Venezuela fue realizada por Schultz (1944b) en dicho trabajo también se describen un importante número de especies. Posteriormente, Fernández-Yépez (1945 y 1972) y Fernández-Yépez y Martín-Salazar (1953) describen varias especies de loricaridos. Martín-Salazar (1964) realiza una revisión del género *Farlowella* en Venezuela y describe varias especies. Mago-Leccia (1970) en su lista de los peces de agua dulce de Venezuela cita las especies de la familia Loricariidae que se encuentran en el país para ese momento. La descripción de nuevas especies de la Familia Loricariidae para Venezuela no se ha detenido, una muestra de esto es la siguiente lista: Taphorn y Lilyestrom 1984, Ferraris, Isbrücker y Nijssen 1986, Schaefer 1988, Schaefer y Stewart 1993, Ceas y Page 1996, Schaefer y Provenzano 1998, Retzer y col. 1999, Armbruster y Provenzano 2000, Armbruster 2002, Werneke y col. 2005, Armbruster y col. 2007, Lujan y col. 2009, Aquino y Schaefer 2010, Lujan y Armbruster 2011, entre otros. Se conocen cerca de 130 especies descritas para Venezuela (Eschmeyer y Fricke 2011). Esto indica que la familia posee una extraordinaria diversidad en nuestro país y que probablemente una amplia variedad de eventos de diversa índole (ejemplo: geológicos, climáticos, etc.) deben haber ocurrido para promover y mantener esta extraordinaria diversidad.

Este trabajo tiene como finalidad incrementar el conocimiento taxonómico y sistemático de la

subfamilia Loricariinae. Aporta nuevos caracteres para reconocer los géneros del grupo Loricariini de forma no ambigua y presenta la lista de las especies de la subfamilia Loricariinae que habitan en Venezuela. En el aspecto sistemático numérico, aporta nuevos caracteres y/o la reevaluación de caracteres considerados en trabajos anteriores. Este aporte puede ayudar a solventar los conflictos y ambigüedades que se observan o persisten en los estudios filogenéticos previos. La hipótesis filogenética propuesta en este trabajo para analizar y evaluar los cambios evolutivos observados en la subfamilia Loricariinae, podrá servir de soporte para el análisis de los factores que determinan la alta diversidad de los bagres loricáridos. Adicionalmente, la hipótesis filogenética hallada podrá servir para evaluar las hipótesis biogeográficas actuales o futuras de la región neotropical.

II. OBJETIVOS

Los objetivos del presente trabajo son los siguientes:

- a) Identificar las especies y los géneros nominales de la Subfamilia Loricariinae que se encuentran en Venezuela.
- b) Proponer hipótesis sobre las relaciones filogenéticas entre las especies de la Subfamilia Loricariinae.
- c) Establecer la diagnosis de cada género nominal de acuerdo a las características distintivas (sinapomorfías) presentes y basadas en la osteología y en la morfología externa de las especies que agrupan.
- d) Indicar las relaciones filogenéticas entre los géneros y definir los agrupamientos supragenéricos que surjan.

III. MATERIALES Y METODOS

III-1. Materiales

La Colección de Peces del Museo de Biología de la Universidad Central de Venezuela (MBUCV-V) cuenta hasta la fecha con aproximadamente 3.056 lotes de ejemplares catalogados de la familia Loricariidae y entre ellos 1.428 corresponden a especies de la subfamilia Loricariinae, provenientes de casi todo el territorio nacional y algunos de otros países Suramericanos, en total se cuenta con más de 10.000 ejemplares. Esta colección es el eje central del trabajo. Se cuenta con suficientes ejemplares de varias especies para los

análisis y la comparación intraespecífica de la morfología externa, merística y el estado o condición de los caracteres osteológicos analizados. Además de esto se cuenta con ejemplares de otros museos nacionales: Museo de Ciencias Naturales de Guanare, U.N.E.L.L.E.Z. (MCNG) y el Museo de Historia Natural La Salle, Caracas (MHNLS), y de algunos museos extranjeros: Academy of Natural Sciences of Philadelphia (ANSP), Field Museum of Natural History, Chicago (FMNH), U.S. National Museum Smithsonian Institution, Washington (USNM), American Museum of Natural History, New York, (AMNH), Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, (UMMZ), Museo de Zoología Universidad de Sao Paulo, Brasil, (MZUSP), Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia, Manaus, Brasil (INPA), Museo de Historia Natural de la Universidad Mayor de San Marcos, Lima, Perú, (USM), Museo de La Plata, Sección Ictiología, La Plata, Argentina (MLP) y British Museum of Natural History, Londres (BMNH). Estos ejemplares servirán para identificar las especies y los géneros nominales a nuestro alcance y para analizar las características que ellas presentan. La lista de las especies y ejemplares utilizados se indican en el anexo 1.

III-2. Métodos

El estudio está basado en el análisis comparativo de caracteres osteológicos y características morfológicas externas homólogas presentes en las especies de la subfamilia Loricariinae. La primera fase del trabajo fue la identificación de las especies y los géneros nominales de la subfamilia Loricariinae presentes en Venezuela. Esta fase se realizó utilizando las diagnósicos, y descripciones e ilustraciones originales disponibles en la literatura. Siempre que fue posible se realizaron comparaciones con ejemplares holotipos, paratipos, topotipos o capturados cerca de la localidad tipo. Una vez determinados los géneros y las especies se procedió al análisis de las características externas y su tabulación para documentar las especies a ser analizadas y sus características diagnósticas presentes en la morfología externa. La segunda fase comprende al análisis de los caracteres osteológicos y los caracteres morfológicos externos, la preparación de la matriz de caracteres y el análisis numérico filogenético entre las especies de la subfamilia Loricariinae. Para esta fase se prepararon ejemplares de cada una de las especies utilizando las técnicas para la preparación de ejemplares de vertebrados diafanizados con esqueletos teñidos (Taylor 1967, Taylor y Van Dyke 1985). Adicionalmente, se prepararon ejemplares para obtener esqueletos secos. Obtenidas estas preparaciones se procedió a la búsqueda de características osteológicas. Las observaciones

sobre el material osteológico, los ejemplares de pequeña talla, los dibujos y fotos de los caracteres más importantes, fueron realizados utilizando lupas estereoscópicas, marca Wild, modelos M5A y M8 y marca Leica, modelo MZ 12.5, con iluminación diascópica, cámara de dibujo, cámara fotográfica, micrómetro ocular incorporado. La nomenclatura osteológica corresponde a la indicada por Schaefer (1987, 1991 y 1997) y Armbruster (2004). Si surgen diferencias o incongruencias con lo observado en este análisis, se indicará expresamente. Se procedió a examinar cada uno de los huesos homólogos, reconocidos por su ubicación espacial, articulaciones y forma básica, (este trabajo no incluye el análisis sobre origen embrionario). La condición o estado de los componentes osteológicos y las características morfológicas externas fue valuada cuando dichos elementos osteológicos y de la morfología externa podían ser considerados homólogos sin ambigüedad alguna. La valoración (ancestral (0) vs. avanzado (1)) de cada elemento homólogo analizado fue establecida de acuerdo a la comparación con especies incluidas en el grupo de referencia (outgroup) (Maddison y col. 1984). El grupo de referencia está conformado por un grupo primario y un grupo secundario (Schaefer 1991). El grupo de referencia primario cuenta con la especie *Hypostomus plecostomus*, de la subfamilia Hypostominae y las especies *Niobichthys ferraris*, *Hypoptopoma guianense*, *Hypoptopoma machadoi*, *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis acutirostra*, y *Parotocinclus eppleyi* de la subfamilia Hypoptopomatinae. Cuando la condición o estado de un determinado carácter presentó dificultades o ambigüedad se utilizó el grupo de referencia secundario compuesto por las especies *Pareiorhaphis steindachneri* (subfamilia Neoplecostominae), *Lithogenes wahari* (subfamilia Lithogeninae) y *Astroblepus phelpsi* (familia Astroblepidae). La matriz de especies y caracteres se elaboró de la siguiente forma: En las casillas de la primera columna cada una de las especies analizadas, comenzando por la segunda casilla y en las casillas de la primera fila los caracteres comenzando por la segunda casilla. La intersección de columnas y filas se muestra la condición o el estado del carácter para una especie en particular. La condición o estado de un carácter ancestral fue codificado con 0 (cero). La condición o estado avanzado de un carácter fue codificado con 1 (uno). En el caso de caracteres que presentaron estados o condiciones de avance múltiples se utilizó el sistema de codificación progresiva (1, 2, 3...). Los caracteres multiestado son considerados no ordenados, a menos que se indique lo contrario. La matriz de datos fue analizada por programas disponibles PAST (Hammer y col. 2001), NONA

(Goloboff 1999) asociado con Winclada ver. 1.00.08 (Nixon 2002) y PAUP (Swofford 2003). Los programas generan el o los cladogramas de las posibles relaciones filogenéticas más parsimoniosas. Las relaciones filogenéticas entre las especies analizadas están basadas en la metodología cladística que fue originalmente propuesta por Hennig (1966), la cual ha sido analizada y discutida por diversos autores (Farris 1979 y 1982, Ghiselin 1984, Wiley 1981, entre otros).

IV. RESULTADOS

IV-1. Especies y géneros de la subfamilia Loricariinae

IV-1A. Especies y géneros presentes en Venezuela

En esta sección de los resultados se indican las características morfológicas externas que permiten reconocer a las especies ubicadas en la subfamilia Loricariinae que habitan en Venezuela. Más adelante, se indican estas mismas características en especies que no han sido citadas para Venezuela, de las cuales el MBUCV posee ejemplares depositados o en préstamo. La finalidad de este análisis es permitir una identificación confiable y no ambigua de la especies de la subfamilia Loricariinae, incluidas en el estudio filogenético objeto de este trabajo. El análisis incorpora a todas las especies nominales que han sido descritas previamente para Venezuela, adicionalmente se incluyen unidades naturales (ejemplares) que con base a sus características morfológicas externas no se lograron ubicar en alguna de las especies nominales descritas. Estas unidades naturales son tratadas como especies nuevas y serán descritas en trabajos adicionales. De forma análoga se indican los géneros que ocurren en Venezuela y también se incluyen géneros que se consideran nuevos, pues la o las especies, en ellos incluidas, no muestran las características diagnósticas o cuando dichas características no coinciden apropiadamente con las indicadas en cada uno de los géneros nominales aceptados para la subfamilia. Estos géneros son tratados como géneros nuevos y serán descritos en trabajos posteriores.

En todos los análisis del trabajo se incluyen las especies del género *Acestridium*. La ubicación de estas especies ha sido controversial, en el nivel taxonómico de subfamilia. Actualmente, se consideran pertenecientes a la subfamilia Hypoptopomatinae. Sin embargo, por poseer una de las características (menos de 14 radios ramificados en la aleta caudal) que definen las especies de la subfamilia Loricariinae se consideró conveniente incluirlas en el análisis de las especies de la subfamilia Loricariinae.

La adecuada identificación y descripción de las especies que forman parte del análisis filogenético reviste gran importancia pues permite a otros investigadores verificar la o las especies y géneros evaluados y así evitar potenciales errores o confusiones al momento de obtener la o las hipótesis de relaciones filogenéticas entre las especies (por ejemplo: géneros parafiléticos). En otras palabras se busca evitar errores basados en una identificación previa de las especies realizada por terceros.

Finalmente se indican las características morfológicas externas de las especies *Oxyropsis acutirostra*, *Niobichthys ferrarisi* e *Hypoptopoma guianense*. Estas tres especies pertenecen a la subfamilia Hypoptopomatinae y son consideradas primariamente como el grupo de referencia en el análisis filogenético. Otras especies y grupos adicionales son utilizados como grupos de referencia cuando así lo requiera el análisis.

Subfamilia Loricariinae Rafinesque, 1815

La subfamilia Loricariinae reúne un elevado número de especies que aun no ha sido determinado con exactitud, se reconocen 222 especies válidas (Eschmeyer y Fong 2011). La subfamilia Loricariinae pertenece a la familia Loricariidae, las especies incluidas poseen las características externas que definen a los loricáridos: El cuerpo está totalmente cubierto por placas óseas, salvo en la región abdominal donde es muy variable pasando desde desnudo hasta totalmente cubierto, en la región lateral del tronco (entre las pectorales y las pélvicas) hay más de dos hileras de placas óseas. La boca se ubica ventralmente y tiene forma de disco succionador. El labio inferior se encuentra expandido y revertido, mostrando la superficie interna. El labio superior puede estar expandido o muy reducido y mostrar su superficie interna o la externa. Las barbillas maxilares se encuentran embebidas en el disco bucal, en la región que corresponde al rictus de la boca, su morfología es variable. Barbillas mentonianas y nasales ausentes.

Además, las especies agrupadas en la subfamilia Loricariinae se reconocen por las siguientes características particulares: La aleta caudal posee entre 10 y 12 radios blandos ramificados. Pedúnculo caudal, entre el final de la aleta anal y el origen de la aleta caudal, muy deprimido. El pedúnculo caudal posee una hilera longitudinal simple de placas óseas en la región dorsal, en la ventral y en a los lados. No poseen aleta adiposa. La región oral (labios, cavidad bucal y dentición) muestra alta variabilidad en la ornamentación.

En algunas especies la morfología es muy conservadora (sin cambios), en otras, principalmente pertenecientes a los loricariini, la morfología bucal es muy variable. La región ventral de cuerpo, comprendida desde la punta ventral del hocico hasta el origen de la aleta anal (se excluye el pedúnculo caudal) muestran una alta variabilidad en el recubrimiento. Para estandarizar las descripciones de la región ventral del cuerpo y poder realizar comparaciones no ambiguas se propone dividir esta región (menos el pedúnculo caudal) en tres subregiones (sentido anteroposterior). La región cefálica ventral, corresponde a toda el

área ventral de la cabeza, desde la punta del hocico hasta el borde anterior de la cintura escapular (origen de las aletas pectorales), también puede ser visualizado como una línea imaginaria transversal que une el borde posterior de los opérculos. La región del abdomen (sentido estricto) que abarca desde el borde posterior de los opérculos hasta el borde posterior de las aletas pélvicas y la región preanal que abarca desde el borde posterior de las aletas pélvicas hasta el borde anterior del ano.

A continuación se definen cada uno de los géneros y las especies presentes en Venezuela, en orden alfabético.

Género *Acestridium* Haseman 1911

Descripción. Las especies del género *Acestridium* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10-12 radios blandos ramificados. Aleta adiposa ausente. Pedúnculo caudal muy deprimido. Hocico alargado terminando en una punta expandida y redondeada que porta odontodes retrorsos desarrollados (esta estructura del hocico es muy similar a la observada en *Hemiodontichthys acipenserinus*). Aleta dorsal casi opuesta a la aleta anal, ligeramente por delante del origen de la aleta anal (similar a las especies de los géneros *Farlowella* y *Aposturisoma*). Cintura escapular expuesta (característica de las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae). Región predorsal con arreglo variable de placas, detrás del supraoccipital de dos a cuatro placas medias pares, detrás de estas placas y delante de la aleta dorsal de dos a cuatro placas medias impares. Región dorsal y lateral de la cabeza, y lados del cuerpo con quillas longitudinales leves o muy leves de pequeños odontodes, estas quillas semejan líneas longitudinales ordenadas de forma casi paralela entre sí (una situación similar se observa en las especies de *Furcodontichthys novaesi* y *Hemiodontichthys acipenserinus*) (Fig. 10). Región ventral de la cabeza desde la punta del hocico hasta antes de la boca cubierta con las placas, justo anterior a la boca (labio superior) hay una región desnuda en forma de “V” invertida. Posterior a la boca el área es desnuda pero puede observarse las proyecciones ventrales de las placas ubicadas en el vértice posterolateral de la cabeza, delante de las aberturas branquiales (subpreopercular o placa con canal de Schaefer, 1987 y 1988). Las placas laterales de la cabeza (contorno) no se doblan apreciablemente sobre la región ventral de la cabeza. Abdomen cubierto por placas óseas, con un arreglo variable entre las especies, las hileras longitudinales laterales (una a cada lado del abdomen) recorren desde la base de la aleta

pectoral hasta la base de la aleta pélvica y se doblan sobre el abdomen con un ángulo de casi 90°, estas placas se unen en la línea media ventral con un arreglo particular en cada especie, en otras especies se observa una serie medial longitudinal de placas con arreglos específicos (Fig. 10). Región preanal cubierta por una sola placa (placa preanal presente). Ojos laterales, no visibles en una vista ventral, la órbita ósea sin muesca postorbital. La región bucal no posee características llamativas. El número de dientes varía con las especies. Las especies poseen tallas pequeñas, no pasan los 70 mm de longitud total.



Figura 10. *Acestridium martini*. Adulto. A) Vista dorsal. B) Vista ventral

Discusión. Las especies agrupadas en el género *Acestridium* constituyen un caso interesante en la familia Loricariidae pues ciertas características externas indican que pertenecen a la subfamilia Hypoptopomatinae (cintura escapular expuesta), mientras otras señalan que pertenecen a la subfamilia Loricariinae (aleta caudal con menos de 14 radios blandos ramificados). Esta ambigüedad sobre la ubicación de las especies a nivel de subfamilia se refleja en la literatura. Gosline (1945) incluye la única especie conocida para la fecha (*A. discus*) en la subfamilia Loricariinae, situación que fue repetida por Isbrücker (1980), más adelante Nijssen e Isbrücker 1987 ubican dicha especie en la subfamilia Hypoptopomatinae, sin mayores comentarios. Schaefer (1991) apoya la ubicación de *Acestridium* en la subfamilia Hypoptopomatinae, en dicho trabajo identificó erróneamente como *A. discus* lotes de ejemplares provenientes de Venezuela. Rapp Py Daniel (1997) mantiene esta especie (*A. discus*) como perteneciente a los Hypoptopomatinae en su análisis filogenético de la subfamilia Loricariinae, sin embargo resalta que esta dicha ubicación no posee argumentos sólidos. Retzer, Nico y Provenzano (1999) describen dos nuevas especies del género presentes en Venezuela y con base a un análisis de algunas características osteológicas indican que la ubicación a nivel de subfamilias del género *Acestridium* continua siendo incierta. El género *Acestridium* agrupa a siete especies descritas y varias especies nuevas. Las especies descritas son: *A. discus*, *A. dichromum*, *A. martini*, *A. colombiensis*, *A. triplax*, *A. gymnogaster* y *A. scutatatum*, (Retzer, Nico y Provenzano 1999, Retzer 2005, Rodríguez y Reis 2007, Reis y Lehmann 2009). En Venezuela, el género *Acestridium* está representado por tres especies, *A. dichromum*, *A. martini* y una nueva especie. Adicionalmente, la especie *A. colombiensis* podría estar presente dada su localidad tipo, río Inirida, cerca de Puerto Inirida. La distribución geográfica de las especies de Venezuela está restringida al Estado Amazonas, Río Negro, Río Orinoco y sus tributarios.

Acestridium dichromum se reconoce por poseer 10-11 radios blandos ramificados en la aleta caudal, generalmente 11. Región predorsal compuesta por dos placas medias pares (cuatro placas) detrás del supraoccipital y dos placas medias impares detrás de estas y delante de la aleta dorsal. Abdomen cubierto por las dos hileras laterales longitudinales que se articulan en el centro del abdomen, pero solo en la mitad posterior, en la mitad anterior no se unen, el número de placas en cada hilera lateral longitudinal varía entre tres y cinco, generalmente cuatro, no hay hilera de placas medias longitudinales. Cada premaxilar con 24 a 39 dientes y

cada dentario con 20 a 36 dientes. Cuerpo robusto, hocico corto y espina pectoral corta y robusta, en relación a la especie *A. martini*.

Acestridium martini se reconoce por poseer 10-11 radios blandos ramificados en la aleta caudal, generalmente 10. Región predorsal compuesta por cuatro placas medias pares (ocho placas) detrás del supraoccipital y dos placas medias impares detrás de estas y delante de la aleta dorsal. Abdomen cubierto por las dos hileras laterales longitudinales que se articulan a lo largo de todo el centro del abdomen, no hay hilera de placas medias longitudinales, el número de placas en cada hilera lateral longitudinal varía entre tres y seis. Cada premaxilar con 12 a 20 dientes y cada dentario con 11 a 19 dientes. Cuerpo estilizado, hocico largo y espina pectoral larga y estilizada, en relación a la especie *A. dichromum*.

Acestridium (especie nueva) se reconoce por poseer 11-12 radios blandos ramificados en la aleta caudal, generalmente 12. Región predorsal compuesta por dos placas medias pares (cuatro placas) detrás del supraoccipital y tres placas medias impares detrás de estas y delante de la aleta dorsal. Abdomen cubierto por tres hileras longitudinales de placas, las dos laterales y una hilera medial longitudinal representada por tres placas de forma romboidal, el primer y el último par de placas laterales se unen parcialmente en la línea media, el resto de las placas laterales articula solo con las placas medias, el número de placas en cada hilera longitudinal lateral es de cuatro. Cada premaxilar y cada dentario con 15 a 22 dientes cada uno. Cuerpo, hocico y espina pectoral más similares a *A. dichromum*.

Género *Apistoloricaria* Isbrücker y Nijssen 1986

Descripción. Las especies del género *Apistoloricaria* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla evidente, las dos placas anteriores (1ra. y 2da. placa) con quilla doble (dos hileras paralelas de odontodes) y la placa posterior (3ra. placa) con quilla simple (una sola hilera). Región ventral de la cabeza desnuda, solo se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral siguiendo todo el contorno de la cabeza. Abdomen cubierto parcialmente (Fig. 11). Entre la base de las pectorales (región anterior del abdomen) se puede presentar una franja ancha transversal de placas pequeñas dispersas (no unidas), hacia el centro puede presentarse

una muesca, desnuda de placas. A cada lado, entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera lateral longitudinal, con 7-10 placas grandes articuladas. Estas placas aumentan de tamaño posteriormente, las dos o tres placas más anteriores no se proyectan significativamente hacia los lados, pero el resto de las placas se proyectan o doblan hacia los lados de forma muy evidente y contactan las placas laterales del tronco. Entre las hileras laterales, hay una franja medial conformada por una hilera doble longitudinal de placas óseas medianas y pequeñas no unidas, a veces pueden presentarse solo una hilera impar. La franja medial y las hileras laterales no se unen dejando zonas desnudas a ambos lados de la franja medial. Región



Figura 11. *Apistoloricaria laani*. Adulto. Vista ventral.

preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable, sin un arreglo particular. Ojos dorsales, la órbita posee una muesca postorbital poco evidente. El análisis de los ejemplares de la especie presente en Venezuela, muestra una morfología bucal llamativa. Las características bucales que nos permiten reconocer la especie presente en Venezuela son: La barbilla maxilar supera la base de las aletas pectorales. Posee ramificaciones en forma de pequeños barbillones. Borde del labio superior con barbillones relativamente largos, cilíndricos ramificados. Labio superior muy estrecho. Su superficie interna (generalmente la expuesta) cubierta por algunos barbillones pequeños y ramificados o no, dispersos. Superficie externa lisa. Borde del labio inferior con barbillones relativamente largos, cilíndricos ramificados. Superficie del labio inferior cubierta con barbillones cilíndricos no ramificados de tamaño homogéneo, arreglados en franjas longitudinales. El labio inferior está unido a la barbilla maxilar por medio de una membrana translúcida llamativa. En el interior de la



Figura 12. *Apistoloricaria laani*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

cavidad bucal, los premaxilares están rodeados lateral y posteriormente con entre 14-16 barbillones alargados, ramificados (Fig. 12). Ambas mandíbulas con dientes de tamaño similar, premaxilares con 4 a 6 dientes pequeños poco evidentes; dentarios con 8 a 12 dientes pequeños. Las especies poseen tallas medianas. Durante la época reproductiva hemos observado que la superficie del labio inferior pasa a estar cubierta por papilas chatas. Adicionalmente, se capturaron ejemplares con esta modificación en los labios transportando masas ovigeras adosadas a la boca. Este cambio solo se observa en la época reproductiva de allí que se trata de un dimorfismo sexual temporal. Según nuestras observaciones las características bucales de las especies son constantes, de allí que podemos utilizarla para identificar el género. Las especies se reconocen por características distintivas basadas en las proporciones morfométricas y en patrones de coloración.

Discusión. El género *Apistoloricaria* agrupa a cuatro especies: *A. condei*, *A. laani*, *A. listrorhinos* y *A. ommation* (Isbrücker y Nijssen 1986, Nijssen e Isbrücker 1988). Todas las especies habitan la región cisandina. Nijssen e Isbrücker 1988 describen a *A. laani* y *A. listrorhinos*. En ambas especies, el holotipo fue colectados en la misma localidad, tributarios del río Meta, en Colombia y corresponden a ejemplares machos con marcado dimorfismo sexual. Apoyamos la conclusión de que los holotipos (figuras del artículo) corresponden a ejemplares machos pues la región oral esta modificada, principalmente la forma como está cubierta la superficie del labio inferior. El análisis desarrollado en este trabajo indica que en Venezuela hay una especie y el nombre válido es *A. laani*. La identificación de la especie *A. laani* se basa en la forma del cuerpo y la ornamentación de la boca que es muy similar a la observada en las figuras 2-4 de la descripción original. En Venezuela, el género *Apistoloricaria* está representado por una sola especie *Apistoloricaria laani*, la cual ha sido captura en la cuenca del río Orinoco, principalmente en los tributarios llaneros.

Género ***Crossoloricaria*** Isbrücker, 1979

Descripción. Las especies del género *Crossoloricaria* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla doble las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) y simple la posterior (3ra. placa). Región ventral de la cabeza desnuda,

solo se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral siguiendo todo el contorno de la cabeza. Abdomen con cubrimiento variable (Fig. 13).



Figura 13. *Crossoloricaria venezuelae*. Adulto. Vista ventral.
Nota: Ejemplar con labios modificados.

En la región anterior, entre la base de las aletas pectorales se encuentra una franja transversal de placas medianas y pequeñas que cubre total o parcialmente esta región. Entre las aletas pectorales y las pélvicas, todas las especies poseen una hilera longitudinal con 7-9 placas que se doblan hacia la región lateral y contactan las placas laterales del tronco. En casi todas las especies hay una franja medial longitudinal estrecha formada por una hilera longitudinal impar o par de placas, el número de placas en la franja medial es variable. La franja medial y

las hileras laterales no se unen dejando zonas desnudas a ambos lados de la franja medial, excepto en la especie *C. rhami* donde la franja medial articula con las hileras laterales y cubren toda la superficie del abdomen. Región preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable que en algunas especies deja amplias zonas desnudas. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital evidente. Las especies de este género tienen una morfología bucal particular, de allí que podemos utilizarlas para identificar el género. Las características bucales que nos permiten reconocer al género y la



Figura 14. *Crossoloricaria venezuelae*. Juvenil. Detalle de la cavidad bucal.

especie presente en Venezuela son: La barbilla maxilar alcanza el origen de las aletas pectorales. La barbilla maxilar esta ramificada pero las ramas secundarias no se ramifican. Borde de los labios superior e inferior con barbillones relativamente largos, cilíndricos y ramificados. Labio superior muy estrecho, su superficie interna cubierta con barbillones dispersos, la superficie externa lisa. Superficie del labio inferior cubierta con barbillones cilíndricos no ramificados de tamaño homogéneo, durante la época reproductiva hemos

observado que esta superficie pasa a estar cubierta por papilas chatas, adicionalmente se capturaron ejemplares transportando masas ovigeras adosadas a la región bucal. El labio inferior está unido a la barbilla maxilar por medio de una membrana translúcida llamativa. En el interior de la cavidad bucal, cada premaxilar está flanqueado lateralmente por 3 o 4 barbillones alargados no ramificados, de tamaño variable. Justo al lado de cada premaxilar se observan uno o dos, generalmente uno delante del otro o no existe el barbillon interior. Ligeramente hacia los lados (un poco más externos) siempre se observan dos barbillones de mayor tamaño que los anteriores. Este par de barbillones están arreglados uno delante del otro y el anterior es más pequeño. Finalmente, por detrás de los premaxilares y medialmente, en el área central, destacan dos barbillones alargados, uno delante del otro, el anterior más corto (Fig. 14). Premaxilar con 4 a 5 dientes muy pequeños y poco evidentes. Dentario con 6-8 dientes pequeños, poco evidentes. Las especies poseen tallas medianas a grandes.

Discusión. El género *Crossoloricaria* agrupa 5 especies *C. variegata*, *C. venezuelae*, *C. cephalaspis*, *C. rhami* y *C. bahuaja* (Steindachner 1879a, Schultz 1944b, Isbrücker 1979, Isbrücker y Nijssen 1983 y Chang y Castro 1999). De las cinco especies, tres habitan la región transandina (*C. variegata*, *C. venezuelae* y *C. cephalaspis*), las dos restantes han sido colectadas en las cuencas de los río Ucayali y Mamoré. La especie *C. rhami* muestra diferencias significativas en el revestimiento del abdomen y de la morfología bucal interna al ser comparada con el resto de las especies. Probablemente, esta especie no pertenece al género *Crossoloricaria*. Las especies agrupadas en el género *Crossoloricaria* muestran una ornamentación bucal similar a las especies de agrupadas en el género *Pseudohemiodon*. En Venezuela, el género *Crossoloricaria* está representado por una sola especie *C. venezuelae* (Schultz 1944b), la cual está restringida a la cuenca del Lago de Maracaibo. Adicional a los ejemplares de *C. venezuelae*, se examinó un ejemplar proveniente del río Atrato (Colombia) identificado como *C. variegata*. Este ejemplar muestra las características morfológicas externas y bucales indicadas aquí y que permiten ubicarlo en el género *Crossoloricaria*.

Género ***Cteniloricaria*** Isbrücker y Nijssen, 1979

En el listado más reciente de las especies de bagres vivientes (Ferraris 2007), el género *Cteniloricaria* y las especies que agrupa aparecen como válidos. A pesar de ello, lo consideraremos de forma preliminar como sinónimo del género *Harttia*, siguiendo el criterio de Rapp Py-Daniel y Oliveira (2001), Covain y Fisch-Muller (2007). Así la especie *C.*

platystoma que habita en el río Cuyuní será considerada como *Harttia platystoma* (ver más adelante género *Harttia*).

Género *Dasylicaria* Isbrücker y Nijssen, 1979

Descripción. Las especies del género *Dasylicaria* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta.



Figura 15. *Dasylicaria filamentosa*. Adulto. Vista ventral.

Región predorsal con 3 placas medias impares, las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) con

quilla doble y la posterior (3ra. placa) sin quilla o muy ligera. Región ventral de la cabeza desnuda, se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza (contorno) que se doblan ligeramente hacia la región ventral. En la punta ventral del hocico, estas proyecciones están interrumpidas allí se observan placas óseas pequeñas articuladas de forma laxa, esta configuración determina que existe continuidad entre la región carnosa de la punta ventral del hocico y el labio superior (se puede decir que en el límite anterior de la superficie externa del labio superior hay placas óseas pequeñas). En el vértice posterolateral de la cabeza, por delante de la hendidura branquial, se observa una mayor proyección sobre la región ventral de las placas que forman el contorno de la cabeza. Abdomen totalmente cubierto (Fig. 15). En la región anterior (entre las hendiduras branquiales y el origen de las aletas pectorales) se



Figura 16. *Dasylicaria filamentosa*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

encuentra una franja transversal de placas medianas y pequeñas que cubre total o

parcialmente esta región. Entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera longitudinal a cada lado con 10-12 placas que se doblan hacia la región lateral y una franja medial longitudinal formada por dos o tres hileras longitudinales de placas grandes, el número de placas en las hileras longitudinales es variable, la franja medial y las hileras laterales articulan entre sí cubriendo totalmente el abdomen. Región preanal cubierta con varias placas grandes de forma variable. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital muy evidente. Las especies de este género tienen una morfología bucal particular. Las características bucales que nos permiten reconocer al género y la especie presente en Venezuela son: La barbilla maxilar está enmarcada en el disco oral, no alcanza el borde anterior de la abertura branquial. La barbilla maxilar está ramificada con flecos alargados, aplanados y no ramificados. El borde del labio superior es festoneado y en su región central posee entre 4 a 6 flecos llamativos de tamaño y diámetro apreciable que cubren los premaxilares. El borde del labio inferior con flecos alargados, aplanados y no ramificados. Labio superior estrecho, se continúa con la punta carnosa del hocico, la superficie externa es la expuesta y cerca del extremo anterior (punta del hocico) se observan algunas placas articuladas de forma laxa, su superficie interna está cubierta con papilas. Superficie del labio inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones (Fig. 16). Premaxilar con 10-14 dientes. Dentario con 10-12 dientes, algo más pequeños que los del premaxilar. Las tallas que alcanzan las especies son relativamente grandes.

Discusión. El género *Dasylicaria* agrupa 5 especies *D. filamentosa*, *D. capetensis*, *D. tuyrensis*, *D. latiura* y *D. seminuda* (Steindachner 1878, Meek y Hildebrand 1913 y Eigenmann y Vance 1912). Las especies *D. capetensis*, *D. latiura* y *D. tuyrensis* fueron descritas para las cuencas de los ríos Tuyra y Atrato y las especies *D. filamentosa* y *D. seminuda* fueron descritas para el río Magdalena. En Venezuela, el género *Dasylicaria* está representado por una sola especie, la cual ha sido identificada como *D. filamentosa* (Steindachner 1878), restringida a la cuenca del Lago de Maracaibo.

Género ***Dentectus*** Martín-Salazar, Isbrücker y Nijssen, 1982

Descripción. Posee las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias

impares, con quilla doble las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) y simple la posterior (3ra. placa). Región ventral de la cabeza desnuda, solo se aprecian porciones de las placas del



Figura 17. *Dentectus barbarmatus*. Adulto. Vista ventral.

borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral siguiendo todo el contorno de la cabeza. Abdomen parcialmente cubierto (Fig. 17). En la región anterior (entre las hendiduras branquiales y el origen de las aletas pectorales) se encuentra una franja transversal de placas pequeñas o muy pequeñas que cubren esta región de forma laxa. Entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera longitudinal a cada lado con 7-9 placas que se doblan hacia la región lateral del cuerpo. Entre las hileras laterales se presenta un mosaico de placas de tamaño

variado, con un cierto ordenamiento en franjas transversales. La articulación entre estas

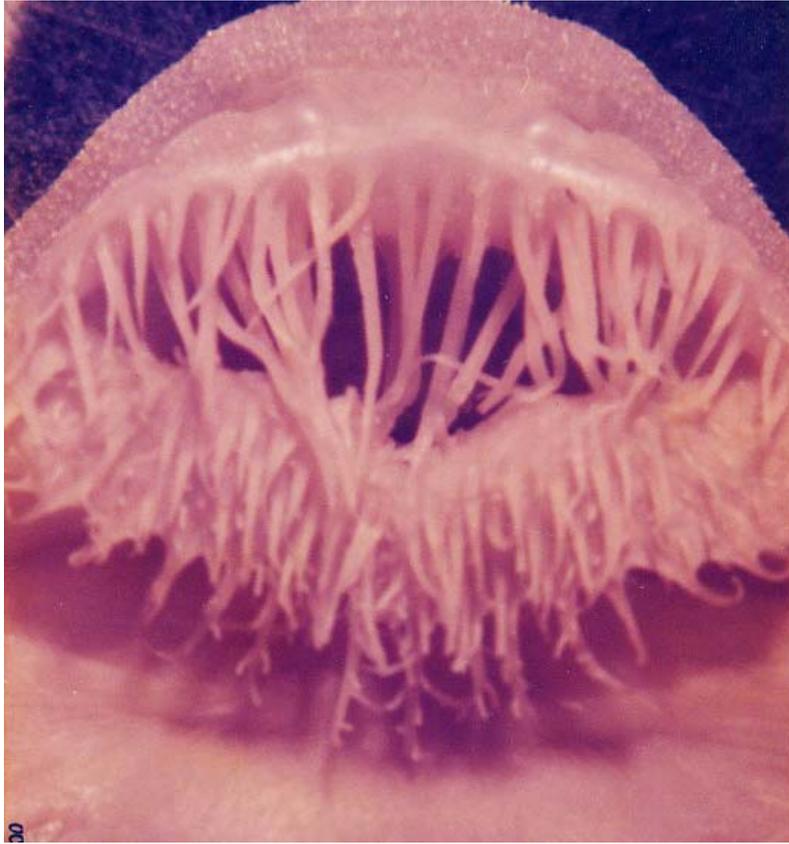


Figura 18. *Dentectus barbarmatus*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

placas y entre ellas y las hileras laterales es laxa, a veces dejando espacios desnudos. Región preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable. Ojos dorsales, la órbita ósea con muesca postorbital muy leve, prácticamente inexistente. Las características bucales que permiten reconocer a la especie son: Barbilla maxilar no alcanza el borde anterior de la abertura branquial. Borde del labio superior con barbillones cilíndricos, no ramificados, muy largos que cubren la cavidad oral. Borde del labio inferior con barbillones largos, cilíndricos y ramificados. Labio superior muy estrecho, la región central del labio superior es prácticamente inexistente. A los lados de la superficie externa del labio superior hay pequeñas placas óseas, las cuales se extienden sobre la barbilla maxilar. La superficie interna del labio superior tiene barbillones cilíndricos, largos, no ramificados. Superficie expuesta del labio inferior con barbillones cilíndricos alargados y no ramificados. A los lados y en el centro de la superficie del labio inferior se observa una región donde los barbillones son más

pequeños y con una densidad mucho menor. Mientras que entre estas regiones hay dos zonas (una a cada lado) con barbillones largos y dispuestos en una alta densidad. Interior de la cavidad bucal con barbillones alargados y cilíndricos ubicados del lado externo de cada premaxilar. Detrás de los premaxilares, justo en el centro hay un par de barbillones alargados, cilíndricos, no ramificados, cuyas bases son de mayor ancho y que están colocados uno delante del otro (Fig. 18). Dientes sumamente pequeños, no evidentes. Premaxilar con 3 a 5 dientes poco evidentes. Dentario con 4-6 dientes, poco evidentes. La especie posee tallas medianas.

Discusión. La especie *D. barbarmatus* Martín-Salazar, Isbrücker y Nijssen, 1982 es la única especie conocida de este género, la cual ha sido capturada exclusivamente en la cuenca del río Orinoco, principalmente en los tributarios llaneros (Venezuela y en el MBUCV hay ejemplares capturados en Colombia). Las características morfológicas externas y la ornamentación bucal permiten reconocer sin duda alguna a esta especie y género.

Género *Farlowella* Eigenmann y Eigenmann, 1889

Descripción. Las especies del género *Farlowella* se identifican con relativa facilidad pues poseen una combinación de características morfológicas externas exclusivas. Las características morfológicas externas que permiten reconocer las especies son las siguientes: Aleta caudal con 10-11 radios blandos ramificados, generalmente 10. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Ancho de la cabeza y el cuerpo ligero o leve. La forma del cuerpo de las especies es delgada y alargada, se puede decir estilizada y prácticamente constante en todas las especies. Aleta adiposa ausente. Hocico alargado, proyectado, en sección transversal, es redondeado o ligeramente deprimido y su punta generalmente es redondeada y a veces truncada. En las especies *F. curtirostra* y *F. taphorni* es corto, comparativamente al resto de las especies. Aleta dorsal opuesta a la aleta anal. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 7-9 placas impares. Región ventral de la cabeza cubierta por placas, excepto por una estrecha franja alrededor de la boca. Región ventral del hocico totalmente cubierta. Entre el borde del labio inferior y las hendiduras branquiales hay un mosaico de placas de tamaño variable que cubre toda la superficie, las placas de mayor tamaño se ubican en el vértice posterolateral de la cabeza (corresponden al elemento subpreopercular o placa con canal). El abdomen está totalmente cubierto (Fig. 19). Entre las hendiduras branquiales y la base de las aletas pectorales se encuentra una franja

transversal de placas medianas y pequeñas que cubren totalmente esta región. Entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera longitudinal a cada lado con 5-8 placas que se doblan casi 90° hacia la región lateral. En algunas especies, las hileras laterales articulan entre sí en la región media, pero en otras especies hay una hilera de placas longitudinal medial que es



Figura 19. *Farlowella acus*. Adulto. Vista ventral

variable tanto en número de placas como en continuidad (a veces es discontinua o también truncada), sea cual sea la condición esta hilera de placas articula con las placas de la hilera lateral y en todas las especies el abdomen está totalmente cubierto. Región preanal con una placa preanal definida y a veces con una o dos placas por delante de la placa preanal. Lo descrito indica que desde laborde posterior del labio inferior hasta el ano el recubrimiento de la región ventral es completo. Ojos dorsales, la órbita ósea de igual tamaño que el ojo, no hay

muesca postorbital. Las especies de este género tienen una morfológica bucal conservadora (Fig. 19). Las características bucales son: Barbilla maxilar enmarcada en el disco oral. Borde de los labios superior e inferior con ligeras ondulaciones o proyecciones. El labio superior es más estrecho relativamente y presenta la superficie externa expuesta. Pequeñas placas óseas dispersas cubren esta superficie. La superficie interna está cubierta con papilas. Superficie del labio inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones llamativas, detrás de los premaxilares poseen una proyección vertical carnosa ancha cuyo borde es redondeado. Dientes pequeños y en número variable, generalmente 20 o más dientes en cada premaxilar y dentario. Las tallas que alcanzan las especies son variables desde pequeñas a grandes. Los machos sexualmente maduros poseen a los lados de la cabeza y/o a los lados del hocico odontodes desarrollados del tipo cerdas duras.

Discusión. El género *Farlowella* cuenta con 44 especies descritas y las especies se encuentran casi todos los ambientes dulceacuícolas de América del Sur (excepto en Chile). En Venezuela, el género *Farlowella* está representado por varias especies (la cifra definitiva no se conoce) y hay especies en casi todas las cuencas hidrográficas del país, excepto la cuenca del río Cuyuní, donde hasta los momentos no se han capturado ejemplares. De acuerdo al trabajo de Retzer y Page (1996) las especies presentes en Venezuela son: *Farlowella acus*, *F. curtirostra*, *F. marielenae*, *F. martini*, *F. odontotumulus*, *F. oxyrryncha*, *F. taphorni*, *F. venezuelensis* y *F. vittata*. *Farlowella curtirostra* y *F. taphorni* son exclusivas de la cuenca del Lago de Maracaibo. Ambas especies poseen tres hileras longitudinales de placas en el abdomen (entre las pectorales y las pélvicas) y un hocico relativamente corto, algo más puntiagudo y delgado en *F. taphorni*. Durante la época reproductiva, los machos de ambas especies presentan odontodes desarrollados, en forma de cerdas duras, a los lados de la cabeza. *Farlowella marielenae*, *F. odontotumulus* y *F. oxyrryncha* presentan tres hileras longitudinales de placas sobre el abdomen. Estas tres especies habitan en la cuenca del río Orinoco. Existe un lote de *F. mariaelenae* que aparentemente proviene de Turiamo en el estado Aragua, pero esta localidad es dudosa, la etiqueta original se perdió y hasta la fecha no se han capturado ejemplares de esta especie en los ríos de las cuencas Mar Caribe o Lago de Valencia. La especie *F. mariaelenae* posee una distribución amplia, pero restringida a la región llanera, mientras que *F. odontotumulus* y *F. oxyrryncha* se señalan para los estados Amazonas y Bolívar respectivamente (ríos Cuao, Mavaca y alto río Caura). *Farlowella*

mariaelenae posee el hocico relativamente más corto y una pigmentación de la aleta caudal distintiva. Las otras dos especies son difíciles de separar y podría tratarse de una sola especie. Las especies *F. acus*, *F. martini*, *F. venezuelensis* y *F. vittata* están señaladas para las cuencas del Mar Caribe, Lago de Valencia, Golfo de Paria (río San Juan y otros) y río Orinoco. Todas estas especies poseen dos hileras longitudinales de placas sobre el abdomen. Durante la época reproductiva, los machos presentan odontodes desarrollados en forma de cerdas duras, en el hocico. La revisión de los ejemplares depositados en el MBUCV indica que es difícil separar de forma segura y no ambigua las especies *F. acus*, *F. martini*, *F. venezuelensis*. La especie *F. vittata* posee un hocico más alargado y estilizado que las otras tres especies. La comparación debe realizarse con ejemplares de la misma talla para evitar confundirse. La poca o nula variación de los caracteres morfológicos externos y una elevada sobreposición de valores morfométricos hacen difícil la tarea de separar las cuatro especies. Es necesario profundizar el análisis de los ejemplares capturados a lo largo y ancho de toda la Cordillera de la Costa para establecer límites o intervalos que permitan separar las especies *F. acus*, *F. martini* y *F. venezuelensis* de forma confiable. Mientras tanto se propone mantener los nombres de: *F. venezuelensis* para los ejemplares provenientes de la cuenca del golfo de Paria (cuenca del río San Juan y ríos de la vertiente sur de la península de Paria), *F. martini* para los ejemplares provenientes del sector occidental de la Cordillera de la Costa, vertiente del Mar Caribe (desde la cuenca del río Tocuyo hasta el río Sanchón, estado Carabobo) y *F. acus* que puede hallarse en las cuencas del Mar Caribe, Lago de Valencia y río Orinoco. La especie *F. vittata* presenta una amplia distribución geográfica en la cuenca del río Orinoco.

Género *Harttia* Steindachner, 1876

Descripción. Las especies del género *Harttia* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 12 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. El ancho del pedúnculo caudal se estrecha de forma abrupta después de alcanzar la mitad de su longitud. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares sin quilla. Región ventral de la cabeza desnuda, solo se aprecia una placa con canal, ubicada en los vértices posterolaterales de la cabeza justo por delante de las hendiduras branquiales (placas con canal), también se observan las placas del borde de la cabeza (contorno) que se doblan hacia la región ventral,

excepto en el extremo anterior donde las placas sólo llegan al borde del contorno sin doblarse hacia la región ventral. Entre las pectorales y las pélvicas, el abdomen posee una hilera longitudinal con 5-9 placas, a cada lado, que se doblan hacia la región lateral, entre ambas



Figura 20. *Harttia platystoma*. Adulto. Vista ventral.

hileras laterales el abdomen puede estar totalmente desprovisto de placas (desnudo) hasta totalmente cubierto de placas, observándose una amplia variabilidad en el patrón de recubrimiento (Figs. 20 y 21). Región preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable. Ojos dorsales, la órbita ósea de igual tamaño que el ojo, sin muesca postorbital. Las especies de este género tienen una morfología bucal conservadora. Las características bucales son: Barbilla maxilar corta, enmarcada en el disco oral. Borde de los labios superior e inferior liso o con ligeras ondulaciones. El labio superior es estrecho y presenta la superficie externa

expuesta. El labio superior se continúa hasta la punta ventral del hocico, y esta región no posee placas óseas pequeñas (punta del hocico desnuda). La superficie interna del labio superior está cubierta con papilas. Superficie del labio inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. Dientes pequeños, delgados y numerosos, generalmente más de 30 en cada hemimandíbula (Figs. 20 y 21). Las especies poseen tallas medianas.



Figura 21. *Harttia merevari*. Adulto. Vista ventral.

Discusión. El género *Harttia* tiene como especie tipo *H. loricariformes* proveniente de la cuenca del río Paraíba, en Brasil. Esta especie presenta el abdomen desnudo, solo se observan 5 placas en las hileras laterales, entre las pectorales y las pélvicas y dos placas preanales.

Isbrücker y Nijssen 1979 definieron el género *Cteniloricaria* para agrupar las especies que habían sido incluidas en el género *Harttia* pero que poseen el abdomen cubierto con placas óseas. Recientemente, varios autores señalan que el género *Cteniloricaria* debe ser considerado un sinónimo de *Harttia* (Rapp Py-Daniel y Oliveira 2001, Covain y Fisch-Muller 2007). En esta sección de los resultados seguiremos la propuesta de considerar válido al género *Harttia* y a *Cteniloricaria* como su sinónimo. En el género *Harttia* se listan 28 nombres específicos de los cuales aparentemente 22 nombres pueden ser considerados como aplicables a especies válidas y el otro aspecto que debe aclararse es el estatus de los géneros *Harttia* y *Cteniloricaria*. En Venezuela, el género *Harttia* está representado por dos especies, *H. platystoma* y *H. merevari* (Günther 1868, Provenzano y col. 2005). *Harttia platystoma* está restringida a la cuenca del río Cuyuní y se incluye entre las especies con el abdomen totalmente recubierto de placas óseas. De la especie *Harttia merevari* solo se conoce la serie tipo, proveniente del alto río Caura y es una de las especies que no posee placas entre las hileras de placas laterales del abdomen.

Género *Lamontichthys* Miranda-Ribeiro, 1939

Descripción. Las especies del género *Lamontichthys* poseen una sinapomorfía única entre todas las especies de la Familia Loricariidae, tienen 7 radios ramificados en la aleta pectoral, todas las otras especies de la Familia Loricariidae tienen 6 radios ramificados, excepto las especies del género *Lithogenes* que pueden tener 8 o 9 radios blandos ramificados. Adicionalmente, se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 12 radios blandos ramificados, a veces 11. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido, pero poseen una especie de morro por delante de la aleta dorsal, el cual es más evidente en machos sexualmente maduros. El ancho del pedúnculo caudal se estrecha de forma suave y homogénea, no abruptamente. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares sin quilla, la 1ra. placa impar no está en contacto con el supraoccipital, inmediatamente detrás de supraoccipital hay un par de placas laterales y el ápice anterior de la 1ra. placa impar no alcanza el supraoccipital. En región ventral de la cabeza se observan las placas del borde de la cabeza (contorno) que se doblan hacia la región ventral, también se aprecian dos placas grandes ubicadas en los vértices

posterolaterales de la cabeza justo por delante de las hendiduras branquiales, entre dichas placas hay un mosaico de placas pequeñas que cubre esta superficie. El abdomen está



Figura 22. *Lamontichthys llanero*. Adulto. Vista ventral.

totalmente cubierto de placas. Entre las hendiduras branquiales y el origen de las aletas pectorales se encuentra una franja transversal de placas medianas y pequeñas que cubre totalmente la cintura escapular. Entre las pectorales y pélvicas hay una hilera longitudinal con 7-9 placas, a cada lado, que se doblan hacia la región lateral, entre ambas hileras laterales se encuentran placas de un tamaño casi homogéneo articuladas entre sí (Fig. 22). Región preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable. Lo descrito indica que desde la borde

posterior del labio inferior hasta el ano el recubrimiento de la región ventral es completo. Ojos dorsales, la órbita ósea de igual tamaño que el ojo, no hay muesca postorbital. Las especies de este género tienen una morfología bucal conservadora. Las características bucales son: Barbilla maxilar corta, enmarcada en el disco oral. Borde de los labios superior e inferior liso o con ligeras ondulaciones o proyecciones. El labio superior es más estrecho y presenta la superficie externa expuesta. Dicha superficie posee pequeñas placas óseas. El labio superior está bien delimitado por las placas del contorno de la cabeza. La superficie interna del labio superior está cubierta con papilas. La superficie del labio inferior cubierta con papilas; interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. Dientes pequeños muy numerosos, generalmente 50 o más dientes en cada mandíbula (Fig. 22). Las especies poseen tallas medianas. Los machos sexualmente maduros, además de lo indicado anteriormente, poseen la espina pectoral ensanchada y con odontodes más desarrollados en la superficie dorsal.

Discusión. El género *Lamontichthys* agrupa 6 especies *L. filamentosus*, *L. stibaros*, *L. maracaibero*, *L. llanero*, *L. avacanoeiro* y *L. parakana* (La Monte 1935, Isbrücker y Nijssen 1978b, Taphorn y Lilyestrom 1984, de Carvalho Paixão y Toledo-Piza 2009). En Venezuela, el género *Lamontichthys* está representado por dos especies *L. llanero* de la cuenca del río Orinoco y *L. maracaibero* de la cuenca del Lago de Maracaibo. Las especies *L. filamentosus* y *L. stibaros* habitan en la cuenca del río Amazonas, ríos Jurua y Pastaza. Las especies *L. avacanoeiro* y *L. parakana* se encuentran en los sectores alto y bajo respectivamente de la cuenca del río Tocantins

Género ***Limatulichthys*** Isbrücker y Nijssen, 1979

Descripción. La especie y el género se reconoce por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, sin o con una quilla muy ligera, por lo general la quilla es simple y evidente en la placa más posterior (3ra. placa). Región ventral de la cabeza desnuda, se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza (contorno) que se doblan hacia la región ventral. La región anterior de la boca es desnuda. En algunos ejemplares se observan pequeñas placas en el vértice posterolateral de la cabeza, por delante de la

hendidura branquial, en dicho lugar las placas del borde de la cabeza se proyectan de forma más evidente sobre la superficie ventral. El abdomen está cubierto totalmente por placas (Fig. 23). La región más anterior del abdomen muestra un borde (puede ser ligero o evidente) sin



Figura 23. *Limatulichthys griseus*. Adulto. Vista ventral.

placas (las placas no alcanzan el borde posterior de la hendiduras branquiales). Entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera longitudinal con 4-8 placas, a cada lado, que se doblan hacia la región lateral y una franja medial longitudinal formada por un mosaico de placas laxamente organizadas en series transversales, las placas anteriores de la franja medial son de menor tamaño y por ende más numerosas, las placas posteriores tienen menos placas

pero son de mayor tamaño. La franja medial y las hileras laterales articulan entre sí. Placa preanal evidente en forma cercana a una “Y” invertida y dos placas grandes irregulares a los



Figura 24. *Limatulichthys griseus*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

lados. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital evidente. La morfología bucal es única. Las características bucales son: Barbilla maxilar muy corta, no alcanza el borde del opérculo, la barbilla maxilar casi lisa, solo posee flecos pequeños aplanados y no ramificados. Borde del labio superior con barbillones, aplanados, no ramificados, que disminuyen en tamaño hacia la región central. Superficie del labio superior muy estrecha, cubierta por papilas. Borde del labio inferior liso o ligeramente ondulado. Superficie del labio inferior con zonas musculosas laterales, semejantes a almohadillas, cubiertas de papilas y una zona central delgada y desnuda. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones, solo se observa en el cielo de la boca una papila central alargada y gruesa detrás de los premaxilares (Fig. 24). Dientes pequeños, pero evidentes, premaxilar con 8-10 dientes y dentario con 10-12 dientes, algo más pequeños que los del premaxilar. Se tienen

ejemplares con el labio inferior alargado. Este cambio ocurre temporalmente en los machos cuando transportan la masa ovigera. La especie alcanza tallas medianas.

Discusión. De acuerdo al listado más reciente de las especies de peces (Eschmeyer y Fricke 2011), el género *Limatulichthys* agrupa a una especie, *L. griseus*. Originalmente, el género *Limatulichthys* agrupaba a la especie, *L. punctatus* (Regan 1904) y los nombres específicos *L. griseus* (Eigenmann 1909), *L. petleyi* (Fowler 1940) y *L. parnahybae* (Fowler 1941) fueron considerados como sinónimos. Ferraris (2007) indica que el género está representado por dos especies: *L. griseus* y *L. petleyi*. El nombre *L. punctatus* se considera no válido pues ya había sido utilizado por Kner (1853) para otra especie. De acuerdo a Ferraris (2007) hay dos especies incluidas en el género *Limatulichthys*, *L. griseus* (Eigenmann 1909) para las cuencas del Essequibo y el Orinoco y *L. petleyi* (Fowler 1940) para las cuencas del Amazonas, Tocantins y Parnaíba. En la Colección de Peces del MBUCV hay ejemplares de este género provenientes de Perú y de Brasil. La revisión y comparación de ejemplares provenientes de la cuenca del Amazonas, del río Caura y de otras localidades de Venezuela no arrojó diferencias significativas entre dichos ejemplares. Por esta razón consideramos que hay una sola especie en el género *Limatulichthys* y de acuerdo al código de nomenclatura zoológica el nombre válido que le corresponde a la especie es *Limatulichthys griseus* (Eigenmann 1909).

Género ***Loricaria*** Linnaeus, 1758

Descripción. Las especies del género *Loricaria* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) con quilla muy evidente y doble, la placa posterior (3ra. placa) más pequeña, con una quilla poco evidente, en forma de “v”. Región ventral de la cabeza desnuda, pero se aprecian pequeñas placas agrupadas, cercanas al borde latero posterior de la cabeza por delante de las hendiduras branquiales. Las placas del borde de la cabeza (contorno) son continuas en punta ventral del hocico. El abdomen está totalmente cubierto por placas óseas, en ejemplares adultos (Fig. 25). Posee una serie longitudinal a cada lado con 6-9 placas que se doblan hacia la región lateral y contactan las placas laterales. En la región central del abdomen se observa un mosaico de placas más pequeñas de forma cuadrada o romboidal. Anteriormente las placas

están ordenadas en hileras transversales, hacia el centro y posteriormente se ordenan en hileras oblicuas. Casi todas las placas de la franja medial poseen un tamaño similar pero las



Figura 25. *Loricaria cataphracta* (grupo). Adulto. Vista ventral.

anteriores son ligeramente más pequeñas. El número de placas de la franja media del abdomen es variable. Región preanal cubierta con varias placas de tamaño pequeño y de forma cercana a un cuadrado. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital evidente. Las especies de este género poseen características bucales que nos permiten reconocerlas. Las características bucales son: La barbilla maxilar alcanza el borde del opérculo. Posee barbillones alargados y ramificados. Borde labio superior con barbillones largos y cilíndricos, más ramificados que los del borde del labio inferior. Superficie del labio superior muy estrecha casi inexistente. La superficie interna

(generalmente expuesta) posee algunos barbillones alargados y papilas pequeñas. El labio

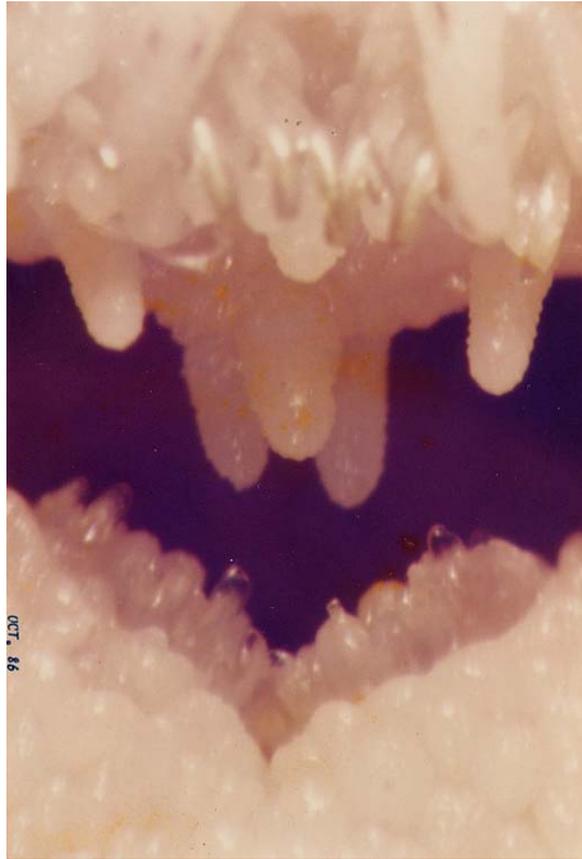


Figura 26. *Loricaria cataphracta* (grupo). Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

superior se continúa con un área desnuda que se ubica antes de las placas del contorno de la cabeza. Borde del labio inferior con barbillones largos y cilíndricos, también se aprecian algunos barbillones de menor tamaño intercalados. Superficie del labio inferior con barbillones alargados y papilas, además existe un área de papilas cerca de los dentarios. Interior de la cavidad bucal ornamentado con 1-3 filas de barbillones transversales a nivel y detrás de los premaxilares. Más internamente, detrás de los premaxilares, en el cielo de la boca se observan invariablemente tres barbillones más largos, algo más gruesos y evidentes que están dispuestos en un patrón constante, dos barbillones al mismo nivel y uno en el centro por delante (como las patas de un trípode) (Fig. 26). Dientes evidentes, premaxilar con 3-4 dientes y dentario con 6-8 dientes, más pequeños que los del premaxilar. Las tallas que alcanzan las especies son relativamente grandes.

Discusión. Más del 50% (130 especies nominales) de las especies de la subfamilia Loricariinae fueron descritas como especies pertenecientes al género *Loricaria*. Determinar el número de especies que pertenecen al género *Loricaria* (en el sentido estricto) es una tarea complicada. Las especies se distribuyen a lo largo y ancho de América del Sur, excepto en Chile. Para determinar la cuantas y cuales son las especies que realmente se pueden incluir en el género se requiere tener a la mano los ejemplares tipos y ejemplares colectados recientemente en las localidades tipos o cercanos a ellas. De acuerdo a lo obtenido en este trabajo, sólo aquellas especies que muestran las características bucales indicadas deben ser consideradas como pertenecientes al género *Loricaria* en el sentido estricto. El análisis y la comparación de los ejemplares depositados en la Colección de Peces del MBUCV permiten indicar que en Venezuela hay dos especies del género *Loricaria*, *L. cataphracta* con una distribución amplia en la cuenca del río Orinoco y *L. nickeriensis* que habita en el río Cuyuní. Estas especies resultaron diferentes al ser comparadas entre sí y con dos especies adicionales de las cuales hay ejemplares en la Colección de Peces del MBUCV, provenientes de Brasil y Perú. En general, los nombre específicos de las especies del género *Loricaria* son tentativos ya que las descripciones originales son escuetas y las revisiones posteriores ambiguas. Adicionalmente, los ejemplares tipo de varias especies están perdidos o en malas condiciones lo cual dificulta una identificación confiable. No hay ejemplares del género *Loricaria* provenientes de la cuenca del Lago de Maracaibo. El análisis comparativo permitió establecer que la característica bucal (ornamentación) puede ser utilizada a nivel de género, ya que las cuatro especies muestran el mismo patrón.

Género *Loricariichthys* Bleeker, 1862

Descripción. Las especies del género *Loricariichthys* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares sin quillas. Región ventral de la cabeza desnuda, pero se aprecian parte de las placas del borde de la cabeza (contorno) que se doblan hacia la región ventral, adicionalmente, en el vértice posterolateral de la cabeza y por delante de la hendidura branquial se observan pequeñas placas, a veces estas pequeñas placas se encuentran unidas entre sí y con las placas del contorno dando la impresión de una

proyección ventral más desarrollada. El abdomen está cubierto totalmente, en los ejemplares adultos (Fig. 27). Entre las aletas pectorales y las aletas pélvica posee una serie longitudinal



Figura 27. *Loricariichthys brunneus*. Adulto. Vista ventral.

con 5-6 placas a cada lado, que se doblan hacia la región lateral, la región media posee una franja con dos o tres hileras longitudinales de placas grandes, en algunos ejemplares (generalmente de tallas grandes) las placas de la región media no se observan de forma nítida, en ellos pareciera que las placas laterales se continúan a través de la región media del abdomen pasando de un lado a otro, el número de placas en las hileras longitudinales de la región media es variable. Región preanal cubierta con una placa preanal grande de forma

variable y dos o tres placas grandes por delante de la placa preanal. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital muy evidente. Las especies de este género tienen una morfología bucal particular que nos permite reconocerlas. Las características bucales son: La barbilla maxilar está enmarcada en el disco oral y no alcanza



Figura 28. *Loricariichthys brunneus*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

el borde del opérculo. Posee flecos alargados, aplanados y no ramificados. Borde del labio superior liso en su región central y a los lados con barbillones cortos, aplanados y no ramificados. Superficie del labio superior, en la región central prácticamente inexistente, los premaxilares quedan expuestos, a los lados la superficie del labio superior es estrecha y está cubierta de papilas. La superficie externa del labio (en este caso visible) y la región anterior de la boca es desnuda. Las placas del contorno de la cabeza delimitan anteriormente esta región ventral de la cabeza. Borde del labio inferior con barbillones cortos y aplanados, no ramificados. Superficie del labio inferior con áreas laterales gruesas, similares a almohadillas

cubiertas de papilas y una región central delgada y casi desnuda. Interior de la cavidad bucal con un pliegue estrecho en forma de "V" con una hendidura central, ubicado detrás de los premaxilares (Fig. 28). Dientes muy pequeños, de forma cónica en la mandíbula superior y con una proyección lateral pequeña en la mandíbula inferior. Las tallas que alcanzan las especies son relativamente grandes.

Discusión. El género *Loricariichthys* agrupa aproximadamente 17 especies nominales en América del Sur. De acuerdo a nuestro análisis, en Venezuela el género está representado por una sola especie cuyos ejemplares han sido capturados en la cuenca del río Orinoco. El nombre de la especie presente en Venezuela es dudoso. Ferraris (2007) lista la especie *L. brunneus* (Hancock 1828) cuya localidad tipo río Orinoco. Sin embargo, no se conocen o ubican los ejemplares tipos. La descripción original de *Loricaria brunnea* Hancock 1828 es difícil de obtener. Otro nombre disponible es *L. maculatus* Bloch 1794, pero la localidad tipo es Surinam. No tenemos ejemplares de Surinam a la mano para poder realizar una comparación apropiada. De tal forma, que el nombre válido para la especie de Venezuela no está claramente determinado, por los momentos, se considera apropiado utilizar el nombre *L. brunneus* (Hancock 1828).

Género *Pseudohemiodon* Bleeker, 1862

Descripción. Las especies del género *Pseudohemiodon* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, todas con una quilla ligera, la 1ra. y 2da. placa (anteriores) con quilla doble y la 3ra. placa con quilla simple. Región ventral de la cabeza desnuda, solo se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral siguiendo el contorno de la cabeza. El abdomen está totalmente cubierto en casi todas las especies (Fig. 29). Entre las aletas pectorales y las aletas pélvica posee una hilera longitudinal con 6-9 placas que se doblan hacia la región lateral, desde el borde anterior de la cintura pectoral (detrás de la hendidura branquial) y entre las hileras laterales hay un mosaico de placas organizadas transversalmente (franja medial), las placas anteriores son más pequeñas que las posteriores, este mosaico de placas puede o no cubrir todo el espacio entre las series laterales, en juveniles se pueden observar áreas desnudas a

cada lado (*P. amazonum*), el número de placas de la serie medial es variable. Región preanal



Figura 29. *Pseudohemiodon* sp. Adulto. Vista ventral.

cubierta con varias placas de tamaño y forma variable. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital y lateral evidente, en algunas especies la órbita ósea se observa de forma ovalada. Las características bucales son: La barbilla maxilar alcanza el borde del opérculo, rara vez lo pasa (en algunos ejemplares no llega al borde del opérculo). La barbilla maxilar presenta barbillones cilíndricos y alargados, pero no ramificados. Borde del labio superior con barbillones alargados y cilíndricos, poco o no ramificados, dispuestos de forma espaciada, su tamaño disminuye hacia el centro del labio. Labio superior estrecho o

muy estrecho. Superficie interna (expuesta) cubierta con papilas y algunos barbillones cortos. El estrecho labio superior se continúa anteriormente con un área desnuda (no hay placas) hasta toparse con las placas de la región ventral del hocico. Borde del labio inferior con borde

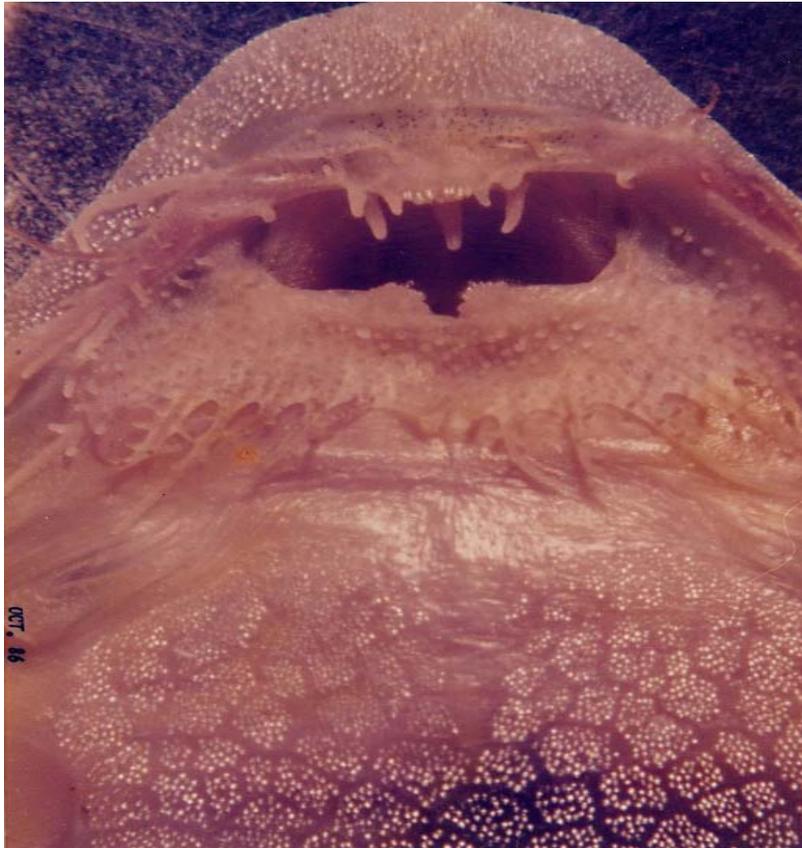


Figura 30. *Pseudohemiodon* sp. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

del opérculo, rara vez lo pasa (en algunos ejemplares no llega al borde del opérculo). La barbilla maxilar presenta barbillones cilíndricos y alargados, pero no ramificados. Borde del labio superior con barbillones alargados y cilíndricos, poco o no ramificados, dispuestos de forma espaciada, su tamaño disminuye hacia el centro del labio. Labio superior estrecho o muy estrecho. Superficie interna (expuesta) cubierta con papilas y algunos barbillones cortos. El estrecho labio superior se continúa anteriormente con un área desnuda (no hay placas) hasta toparse con las placas de la región ventral del hocico. Borde del labio inferior con barbillones alargados, cilíndricos y ramificados. Superficie del labio inferior cubierta con papilas pequeñas y espaciadas. El labio inferior está unido a la barbilla maxilar por medio de

una membrana translúcida llamativa. Durante la época reproductiva, se capturaron ejemplares transportando masas ovigeras adosadas a la región bucal en ellos se observa que la superficie del labio inferior está cubierta por papilas más anchas y chatas. En el interior de la cavidad bucal, al lado externo de cada premaxilar se observan 2 o 3 barbillones alargados no ramificados, generalmente uno delante del otro, a veces se observa un tercero alineado con los premaxilares. Detrás de los premaxilares, en el área central, destaca un barbillón alargado (Fig. 30). Dientes en las mandíbulas pequeños, poco evidentes, premaxilar con 4 a 5 dientes, dentario con 6-8 dientes.

Discusión. El género *Pseudohemiodon* está representado por 7 especies nominales, *P. platycephalus* (Kner 1853) río Cuiabá, Brasil; *P. lamina* (Günther 1868) Xeberos, alto río Amazonas, Perú; *P. laticeps* (Regan 1904) Paraguay; *P. amazonum* (Delsman 1941) río Trombetas, cerca de Obidos, Amazonas, Brasil; *P. devincenzii* (Soriano-Señorans 1950) río Uruguay, Uruguay; *P. thorectes* Isbrücker 1975 río Mamoré, Santa Cruz, Bolivia y *P. apithanos* Isbrücker y Nijssen 1978a río San Miguel, Provincia de Napo, Ecuador. El análisis realizado de las especies del género *Pseudohemiodon*, a través de ejemplares, descripciones y figuras originales e imágenes de ejemplares tipo (ACSIimagebase 2011) sugiere que en 4 de las 8 especies se observan las características bucales indicadas en este trabajo para reconocer el género sin ambigüedades. Esta son las especies *P. amazonum*, *P. apithanos*, *P. laticeps* y la especie de Venezuela. Las figuras originales de *P. platycephalus* y *P. lamina* parecen indicar que ciertamente pertenecen al género *Pseudohemiodon*, aunque no hay detalles de la cavidad bucal. No pudimos obtener información precisa sobre la especie *P. devincenzii*. La ubicación genérica de *P. thorectes* es dudosa, las condiciones del ejemplar tipo fotografiado, no permiten reconocer las características bucales. Para Venezuela se ha determinado la presencia de una sola especie reportada para la cuenca del río Orinoco, principalmente en los afluentes llaneros. López y Machado (1975) identifican esta especie como *Loricaria laticeps*. El análisis realizado permite indicar que probablemente la especie de Venezuela es una nueva especie.

Género *Pseudoloricaria* Bleeker, 1862

Descripción. La especie se reconoce por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a

las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, la 1ra. y 2da. placa (anteriores) con quilla doble muy ligera, casi imperceptible y la



Figura 31. *Pseudoloricaria laeviuscula*. Adulto. Vista ventral.

3ra. placa sin quilla o muy ligera. Región ventral de la cabeza desnuda, se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza (contorno) que se doblan ligeramente hacia la región ventral, estas proyecciones son menos evidentes en la punta ventral del hocico. El abdomen está cubierto casi totalmente por placas con la siguiente disposición (Fig. 31): Una hilera longitudinal a cada lado, entre la aleta pectoral y la aleta pélvica, con 4-6 placas que se doblan hacia la región lateral, transversalmente entre las bases de las aletas pectorales, se

encuentra una franja de placas medianas y pequeñas que cubre total o parcialmente esta región, entre las hileras laterales hay un mosaico de placas, formada por una franja medial de 3 hileras longitudinales de placas irregulares de mayor tamaño que las mas anteriores, el número de placas en las hileras longitudinales es variable. Región preanal cubierta con una placa preanal grande rodeada totalmente de varias placas pequeñas. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital muy evidente. Las características bucales que nos permiten reconocer al género y la especie son: Barbilla maxilar enmarcada en el disco oral, no llega al borde anterior de la abertura branquial. La barbilla maxilar esta



Figura 32. *Pseudoloricaria laeviuscula*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

ramificada con barbillones, aplanados y no ramificados, que aumentan en tamaño hacia el labio superior. El borde del labio superior posee barbillones aplanados, no ramificados, excepto los barbillones que se encuentran a nivel de los premaxilares que son bífidos, a veces se observa un barbillón central no ramificado y más pequeño. Superficie del labio superior

estrecha o muy estrecha, casi inexistente, lado interno del labio superior cubierto con papilas pequeñas, lado externo liso, se continúa con el área desnuda de la punta ventral del hocico. El borde del labio inferior con ligeras proyecciones aguzadas espaciadas. Superficie del labio inferior con dos áreas ligeramente más gruesas que asemejan almohadillas, dichas áreas se encuentran cubiertas de papilas, rodeando estas áreas se encuentran zonas más delgadas desnudas o con muy pocas papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones (Fig. 32). Dientes muy pequeños, bífidos con un lóbulo lateral mucho más pequeño. Premaxilar con 10-12 dientes y dentario con 10-12 dientes, algo más pequeños que los del premaxilar. Las tallas que alcanza la especie son relativamente medianas.

Discusión. La única especie conocida del género es *Pseudoloricaria laeviuscula* (Valenciennes 1840) cuya localidad tipo se desconoce con exactitud. En Venezuela, los ejemplares de esta especie han sido capturados en el alto río Orinoco, estado Amazonas. La figura aportada por Kner (1853) coincide totalmente con lo observado en los ejemplares del MBUCV, por ello consideramos que no hay duda de la identidad de *P. laeviuscula* Valenciennes 1840 y su presencia en Venezuela.

Género ***Rineloricaria*** Bleeker, 1862

Descripción. Las especies del género *Rineloricaria* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, generalmente sin quilla o muy ligera, 1ra. y 2da. placa (más anteriores) con quilla doble y 3ra. placa simple. Región ventral de la cabeza desnuda, en la región más anterior, punta ventral del hocico, pueden observarse dos condiciones, primera, las placas del contorno se proyectan evidentemente sobre la región ventral de la cabeza, segunda, la punta ventral y anterior del hocico esta desnuda o con placas pequeñas articuladas de forma laxa; a los lados de la cabeza se aprecian porciones de las placas del contorno que se doblan hacia la región ventral y en el vértice posterolateral de la cabeza, por delante de la hendidura branquial, se observa una proyección mayor de las placas sobre la región ventral, en algunas especies más evidente que en otras. El abdomen muestra variabilidad en la manera como está recubierto (Fig. 33), en todas las especies analizadas



Figura 33. *Rineloricaria eigenmanni*. Adulto. Vista ventral.

se observa una hilera longitudinal a cada lado, entre la aleta pectoral y la aleta pélvica, con 6-8 placas que se doblan hacia la región lateral, entre las hileras laterales y desde la base de la aletas pectorales hasta la región preanal el abdomen presenta una franja medial de placas conformada por hileras transversales y longitudinales de placas, generalmente las hileras transversales son anteriores (entre las aletas pectorales) y a continuación las hileras longitudinales posteriormente, sin embargo, algunas veces pueden observarse todas transversales o todas longitudinales, finalmente hay especies donde no hay hileras de placas en la franja medial y esta región esta desnuda o solo se observan algunas placas dispersas, el número de hileras en la franja medial puede ser diagnostico para algunas especies. Región



Figura 34. *Rineloricaria eigenmanni*. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

preanal cubierta por una placa preanal rodeada por 3-5 placas grandes de forma variable anteriormente. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital muy evidente. Las características bucales son: Barbilla maxilar no llega al borde anterior del opérculo. En algunos casos puede presentar ligeras proyecciones carnosas tipo barbillones aplanados, cortos o muy cortos. Borde del labio superior dentado o festoneado. Superficie del labio superior muy estrecha, los premaxilares quedan expuestos. La superficie interna cubierta por papilas y la superficie externa desnuda y lisa. Borde del labio inferior ondulado, festoneado o dentado. Interior de la cavidad bucal sin ornamentación (Fig. 34). Dientes en ambas mandíbulas evidentes, premaxilar con 8-10 dientes y dentario con 10-12 dientes, generalmente del mismo tamaño. Las tallas que alcanzan las especies son medianas y pequeñas.

Discusión. El género *Rineloricaria* posee un número de especies elevado, se listan cerca de 70 especies nominales. En la subfamilia Loricariinae, el género *Rineloricaria* ocupa el

segundo lugar en cuanto a especies nominales (70 especies) después del género *Loricaria*. Las especies del género *Rineloricaria* están presentes en casi todos los ambientes dulceacuícolas de América del Sur. Isbrücker y col. (2001) cuestionan el carácter monofilético del género *Rineloricaria*, al crear dos géneros adicionales *Fonchiichthys* Isbrücker y Michels 2001, especie tipo *Loricaria uracantha* Kner 1863 y *Leliella* Isbrücker 2001, especie tipo *Rineloricaria heteroptera* Isbrücker y Nijssen 1976. Adicionalmente, en el mismo trabajo restablecen el género *Hemiloricaria* Bleeker 1862, que había sido considerado sinónimo de *Rineloricaria*, especie tipo *Hemiloricaria caracasensis* Bleeker 1862. Las acciones realizadas por Isbrücker y col. (2001) no son aceptadas de forma unánime y varios investigadores rechazan la división del género *Rineloricaria* sin los análisis filogenéticos correspondientes. Ferraris (2007) acepta los géneros *Fonchiichthys*, *Hemiloricaria* y *Rineloricaria* y considera al género *Leliella* sinónimo de *Rineloricaria*. En este análisis se realizó la evaluación de la morfología externa en especies incluidas en los géneros *Hemiloricaria* (*H. caracasensis*), *Fonchiichthys* (*F. rupestris* (Schultz 1944b)) y *Rineloricaria* (varias especies). El análisis realizado no detectó diferencias significativas entre las especies, por ello, en esta sección del trabajo se mantiene al género *Rineloricaria* como válido y a los otros tres como sinónimos. De acuerdo al análisis de la morfología externa y la comparación con las descripciones originales se puede indicar que en Venezuela están presentes las especies siguientes: *R. caracasensis* (Bleeker 1862) (Centro Norte de Venezuela), *R. eigenmanni* (Pellegrin 1908), *R. formosa* Isbrücker y Nijssen 1979 (cuena del Orinoco), *R. fallax*, Steindachner 1915, *R. platyura* Müller y Troschel 1849, *R. stewarti*, Eigenmann 1909 (río Cuyuní), *R. magdalenae* (Steindachner 1879b) y *R. rupestre* Schultz 1944b (cuena del Lago de Maracaibo). Se requiere de un análisis detallado para cuantificar e identificar apropiadamente a nivel específico las especies del género *Rineloricaria* presentes en Venezuela.

Género *Spatuloricaria* Schultz, 1944

Descripción. Las especies del género *Spatuloricaria* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta.

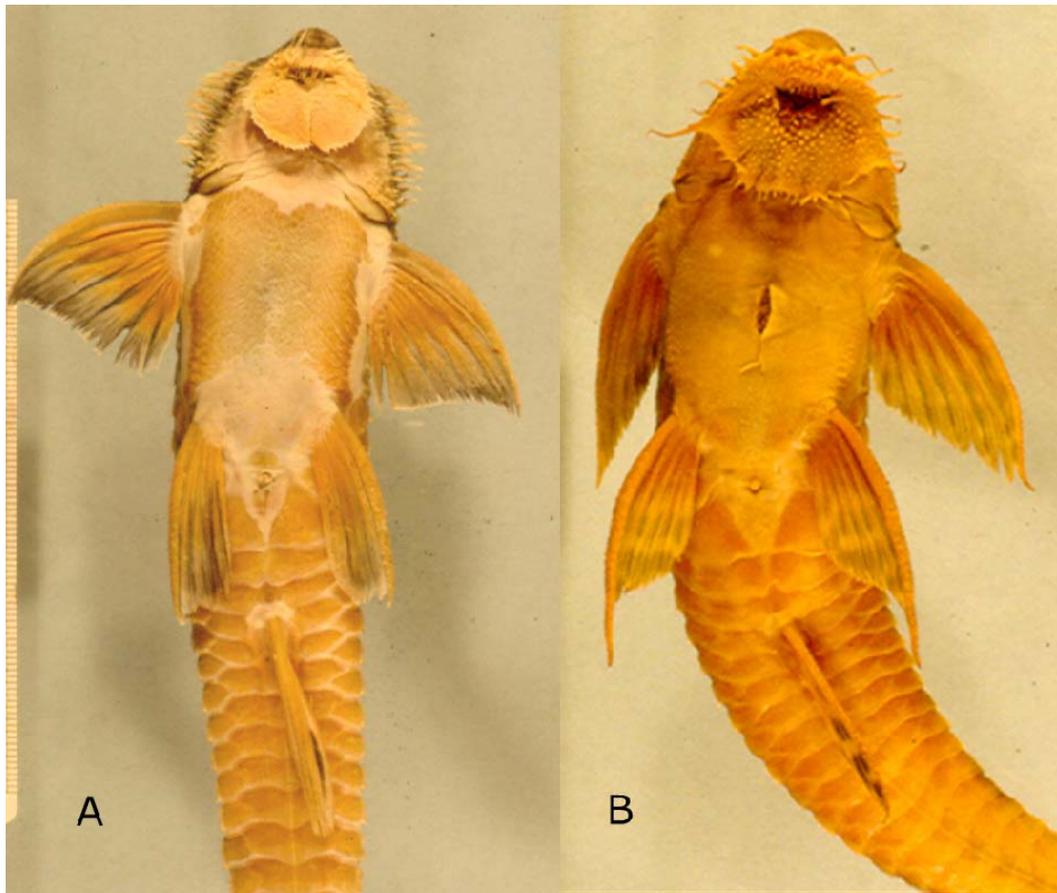


Figura 35. A) *Spatuloricaria lagoichthys*. Adulto. Macho dimórfico.
 Vista ventral.
 B) *Spatuloricaria* sp. Adulto. Vista ventral.

Región predorsal con 3 placas medias impares, todas con quillas muy evidentes, la 1ra. y 2da. placa con quilla doble y la 3ra. placa con quilla simple. Región ventral de la cabeza desnuda, las placas del borde de la cabeza (contorno) no se doblan hacia la región ventral, en la punta ventral del hocico a veces se observan algunas placas óseas pequeñas articuladas de forma laxa o bien esta región puede estar desnuda, en el vértice posterolateral de la cabeza, por delante de la hendidura branquial, se observan algunas placas óseas irregulares. El recubrimiento del abdomen muestra una amplia variabilidad (Fig. 35). La variación observada puede ocurrir durante el crecimiento de los ejemplares de una misma especie o entre las especies (cuando se comparan ejemplares de una misma talla). En los juveniles y adultos de algunas especies el abdomen está totalmente desnudo, a veces faltan inclusive las

placas de las hileras laterales, entre las aletas pectorales y las pélvicas, en otras especies hay una hilera longitudinal de placas a cada lado, estas placas pueden o no doblarse hacia los lados para conectarse con las placas laterales. Generalmente hay entre 6-9 placas en cada hilera longitudinal lateral, pero en algunos casos la hilera longitudinal lateral está formada por un mosaico de placas de forma y tamaño variable. Entre las hileras longitudinales laterales, el abdomen puede estar desnudo o con placas pequeñas o muy pequeñas dispersas a veces ordenadas en una hilera, finalmente en otros casos los adultos muestran un mosaico de placas de forma y tamaño variable (las anteriores generalmente más pequeñas) que recubre totalmente el abdomen entre las hileras longitudinales laterales o a veces dejando el centro del abdomen desnudo. Región preanal desnuda, en todos los casos. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital evidente. Las especies de este género presentan las siguientes características bucales: Barbilla maxilar no llega al borde anterior del opérculo. Generalmente está adornada con algunas papilas chatas y ligeramente alargadas. Borde del labio superior con barbillones largos, cilíndricos y no ramificados, generalmente adornados con el mismo patrón de la barbilla maxilar. Superficie interna del labio superior, estrecha, cubierta con papilas y barbillones cilíndricos no ramificados, superficie externa del labio superior desnuda y continua con la punta ventral del hocico. Borde del labio inferior con barbillones cortos (mucho más cortos que los barbillones en el labio superior) y aplanados, no ramificados. Superficie del labio inferior con papilas. En la comisura bucal (donde se unen los labios superior e inferior) hay un barbillón alargado, muy evidente que está orientado hacia el centro de la boca. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones (Fig. 36). Dientes en ambas mandíbulas evidentes, los premaxilares de mayor tamaño, el número de dientes en cada mandíbula varía según la especie pero generalmente hay entre 3 y 6 en cada premaxilar y dentario. Las tallas que alcanzan las especies son relativamente grandes.



Figura 36. *Spatuloricaria* sp. Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

Discusión. Según Ferraris (2007) el género *Spatuloricaria* agrupa a 11 especies, *S. atratoensis* Schultz 1944a, cuenca río Atrato, Colombia; *S. caquetae* (Fowler 1943), cuenca del río Ortegüasa, Colombia; *S. curvispina* (Dahl 1942), río Batatal, afluente del río San Jorge, Colombia; *S. euacanthagenys* Isbrücker 1979, cuenca del río Caquetá, Colombia; *S. evansii* (Boulenger 1892), Jaganda?, Matto Grosso, Brasil; *S. fimbriata* (Eigenmann y Vance 1912), Boca de Certegai, Colombia; *S. gymnogaster* (Eigenmann y Vance 1912), Apulo, Colombia; *S. lagoichthys* (Schultz 1944b), río Palmar, cuenca del Lago de Maracaibo, Venezuela; *S. nudiventris* (Valenciennes 1840), río São Francisco, Brasil; *S. phelpsi* Schultz 1944b, río Socuy, cuenca del Lago de Maracaibo, Venezuela y *S. pугanensis* (Pearson 1937), río Marañón, Perú. El estatus de algunos de los nombres indicados parece cuestionable. De acuerdo a nuestro análisis, en la cuenca del Lago de Maracaibo se encuentra una sola especie del género *Spatuloricaria*. La descripción original del género *Spatuloricaria* y la designación de la especie tipo, *S. phelpsi*, fue realizada por Schultz (1944b). La designación de la especie

tipo se realizó sobre un ejemplar macho con un dimorfismo sexual secundario evidente y de talla considerable. En la misma publicación (Schultz 1944b) se describe la especie *Loricaria gymnogaster lagoichthys* utilizando ejemplares hembras, machos no dimórficos y juveniles. Esta especie fue descrita en páginas anteriores a la descripción del género *Spatuloricaria* y de la especie *S. phelpsi*. Por ello, por precedencia en las paginas de la publicación, de acuerdo a lo indicado por el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN siglas en ingles) el nombre válido de la especie presente en la cuenca del Lago de Maracaibo es *S. lagoichthys* y *S. phelpsi* es un sinónimo. Una situación similar se presenta con los nombres *S. caquetae* (Fowler 1943) y *S. euacanthagenys* Isbrücker 1979 (basado en *Eucanthagenys caquetae* Fowler 1945). Se revisaron los ejemplares tipos de ambas especies y *E. caquetae* resultó ser un ejemplar macho, con un marcado dimorfismo sexual secundario, muy similar al observado en *S. phelpsi*. Por ello, el ejemplar tipo de *E. caquetae* es sin lugar a dudas un ejemplar adulto, macho dimórfico de *S. caquetae* (Fowler 1943). Es probable que situación similar ocurra entre *S. gymnogaster* (Eigenmann y Vance 1912) y *S. fimbriata* (Eigenmann y Vance 1912) y entre *S. atratoensis* Schultz 1944a y *S. curvispina* (Dahl 1942). Pero se requiere del análisis de los tipos y de ejemplares colectados recientemente en las localidades tipo para determinar cuál es el número real de especies y el nombre válido de cada una de ellas. Adicionalmente, nuestro análisis indica que en Venezuela, hay una especie nueva del género *Spatuloricaria* capturada en la cuenca del río Orinoco, principalmente en los ríos llaneros. En conclusión, hay dos especies, *S. lagoichthys* (Schultz 1944b) para la cuenca del Lago de Maracaibo y *Spatuloricaria* especie nueva para la cuenca del río Orinoco.

Género *Sturisoma* Swainson, 1838

Descripción. Las especies del género *Sturisoma* se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 12 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. El ancho del pedúnculo caudal se estrecha de forma gradual. Aleta adiposa ausente. Hocico proyectado y deprimido en sección transversal. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 ó 4 placas medias impares sin quilla. Detrás del supraoccipital se observa una placa a cada lado de su ápice posterior. En los juveniles, estas placas no se unen en la línea media dorsal y por ello, entre el supraoccipital y el origen de la aleta dorsal hay tres placas predorsales. En los adultos, dicha placa se une en la línea media dorsal y evita

dicho contacto, aumentando en uno la cantidad de placas predorsales. Región ventral de la cabeza cubierta por placas, excepto una estrecha franja alrededor de la boca. En el contorno



Figura 37. *Sturisoma festivum*. Adulto. Vista ventral.

de la cabeza se observa la porción de las placas del borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral. Por delante de las hendiduras branquiales se aprecia una placa alargada, entre dichas placas hay un mosaico de placas pequeñas que cubren esta región. El abdomen está totalmente cubierto por placas (Fig. 37). Entre la hendiduras branquiales y el origen de las aletas pectorales se encuentra una franja transversal de placas medianas y pequeñas que cubre totalmente la cintura escapular. Detrás de la base de las aletas pectorales posee dos hileras

longitudinales laterales con 5-8 placas que se doblan hacia la región lateral, entre las hileras laterales se encuentran placas de un tamaño casi homogéneo articuladas entre sí. Región preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable. Lo descrito indica que desde la borde posterior del labio inferior hasta el ano el recubrimiento de la región ventral es completo. Ojos dorsales, la órbita ósea de igual tamaño que el ojo, no hay muesca postorbital. Las especies de este género tienen una morfología bucal conservadora. Las características bucales son: Barbilla maxilar enmarcada en el disco oral no llega al borde anterior de la hendidura branquial. Borde de los labios superior e inferior con ligeras ondulaciones o proyecciones. El labio superior es estrecho y presenta la superficie externa expuesta. Esta superficie está cubierta con pequeñas placas óseas dispersas. La superficie interna del labio superior está cubierta con papilas. Superficie del labio inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones llamativas, poseen una proyección carnosa ancha cuyo borde distal presenta pequeños flecos. Dientes pequeños, finos y alargados en ambas mandíbulas (Fig. 37). Premaxilar y dentario con más de 25 dientes. Las tallas que alcanzan las especies son medianas a grandes. Los machos sexualmente maduros poseen a los lados de la cabeza odontodes desarrollados del tipo cerdas duras.

Discusión. En el género *Sturisoma* se han incluido 16 nombres a nivel de especies, las localidades tipo de dichas especies abarcan todas las cuencas y vertientes de América del Sur, desde Panamá hasta el norte de Argentina, excepto en Chile. Para Venezuela, se han descrito tres especies *Sturisoma festivum* y *S. kneri* para la cuenca del Lago de Maracaibo y *S. tenuirostre* para la cuenca del río Orinoco (Steindachner 1910, Myers 1942 y Ghazzi 2005). Los nombres *S. festivum* y *S. kneri* probablemente son sinónimos. Hay un problema con la aplicabilidad del nombre *S. kneri* (Ghazzi 2005) el cual debe ser enfrentado y resuelto. Dicha actividad no está incluida entre los objetivos de este trabajo. Se puede indicar que en Venezuela hay dos especies, *S. tenuirostre* para la cuenca del río Orinoco y mientras se resuelve el problema de nomenclatura se sugiere el uso de *S. festivum* para la forma de la cuenca del Lago de Maracaibo.

IV-1B. Géneros y especies nuevas para Venezuela

Durante el desarrollo de la investigación se hallaron seis especies que no pudieron ser ubicadas entre los géneros y las especies descritas para la subfamilia Loricariinae. Estas posibles especies nuevas pertenecen al grupo Loricariini y serán descritas en artículos a ser publicados posteriormente. En este trabajo las nuevas especies serán designadas con la letra "L" y un número arábigo comenzado por el número 1.

Género y especie nueva "L1"

Descripción. Este género y especie nueva se reconoce por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, todas con quillas muy evidentes, la 1ra. y 2da. placa con quilla doble y la 3ra. placa con quilla simple. Región ventral de la cabeza desnuda, las placas del borde de la cabeza (placas del contorno) no se doblan de forma evidente hacia la región ventral, excepto aquellas cercanas al vértice posterolateral de la cabeza, cerca de las hendiduras branquiales que se observan levemente dobladas hacia la región ventral, la punta ventral del hocico es muy estrecha y no se aprecia claramente la continuidad de las placas del contorno a este nivel. El abdomen está parcialmente cubierto de placas óseas (Fig. 38). Entre la base de las pectorales se observa un agrupamiento formando una franja transversal de placas, anterior a esta franja transversal el abdomen es desnudo. Entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera longitudinal con 6-8 placas que se doblan hacia la región lateral del cuerpo. Entre las hileras laterales, en la región media del abdomen, hay una franja longitudinal de placas pequeñas y muy pequeñas articuladas de forma laxa, entre esta franja medial y las hileras laterales se presentan áreas desnudas amplias donde se pueden observar placas pequeñas o muy pequeñas dispersas. Región preanal con placas muy pequeñas dispersas, casi desnuda, estas placas son continuación de la franja media del abdomen. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital evidente. La especie presenta las siguientes características bucales: Barbilla maxilar alcanza el borde del opérculo y esta ramificada con barbillones cilíndricos alargados y ramificados. Borde del labio superior con barbillones largos, cilíndricos y ramificados hacia los lados y en su región central es liso. Superficie interna del labio superior, estrecha, cubierta con barbillones

cilíndricos no ramificados y algunas papilas. Superficie externa del labio superior desnuda y



Figura 38. Género y especie nueva “L1”. Adulto. Vista ventral.

continúa con la punta ventral del hocico. Borde del labio inferior con barbillones largos, cilíndricos y ramificados, similares a los observados sobre la barbilla maxilar. Superficie del labio inferior con barbillones cilíndricos ligeramente alargados y dos ares con papilas cerca de los dentarios. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. Dientes presentes en ambas mandíbulas (Fig. 39). Los dientes en el premaxilar son muy pequeños, casi imperceptibles, mientras que en el dentario son evidentes. Entre 3 y 6 dientes en cada premaxilar y en cada dentario. Las tallas que alcanzan las especies son medianas a pequeñas.

Las características bucales y algunas características morfológicas externas (cobertura del abdomen) observadas en esta especie no se corresponden o concuerdan con las señaladas u observadas para el resto de las especies y géneros de la subfamilia Loricariinae. Los ejemplares del MBUCV pertenecientes a esta especie se han capturado en la cuenca del río Orinoco, principalmente en el río Apure.



Figura 39. Género y especie nueva "L1". Adulto. Detalle de la cavidad bucal.

Género y especie nueva "L2"

Descripción. Este género y especie nueva se reconoce por las siguientes características morfológicas externas, presentes en los ejemplares analizados: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal, deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla muy ligera, las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) con quilla doble, la placa posterior (3ra. placa) más pequeña, con una quilla simple. Región ventral posterior de la cabeza por delante de las hendiduras branquiales. Las placas del borde de la cabeza (contorno) son continuas en punta ventral del hocico. El abdomen se observa totalmente cubierto, en ejemplares adultos (Fig.

40). Posee una hilera longitudinal a cada lado, entre las aletas pectorales y pélvicas, con 8 placas que se doblan hacia la región lateral y contactan las placas laterales del cuerpo. Entre las hileras laterales, hay una franja de placas más pequeñas de forma cuadrada o romboidal ordenadas en hileras transversales las mas anteriores y oblicuas las centrales y posteriores.



Figura 40. Género y especie nueva “L2”. Adulto. Vista ventral.

Las placas de las hileras anteriores son ligeramente de menor tamaño, casi todas las placas de la franja medial poseen un tamaño similar. El número de placas de la franja medial es variable. Región preanal cubierta con varias placas de tamaño pequeño y de forma cercana a un cuadrado. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca

postorbital evidente. Las características bucales son las siguientes: Barbilla maxilar llega al borde del opérculo. La barbilla maxilar posee barbillones alargados y cilíndricos muy ramificados. Borde del labio superior con barbillones cilíndricos, alargados y ramificados, iguales a los observados en la barbilla maxilar. Superficie interna del labio superior estrecha, y cubierta de barbillones cilíndricos, ligeramente alargados no ramificados. Superficie externa desnuda y continúa con la punta ventral del hocico, pigmentada con puntos pequeños

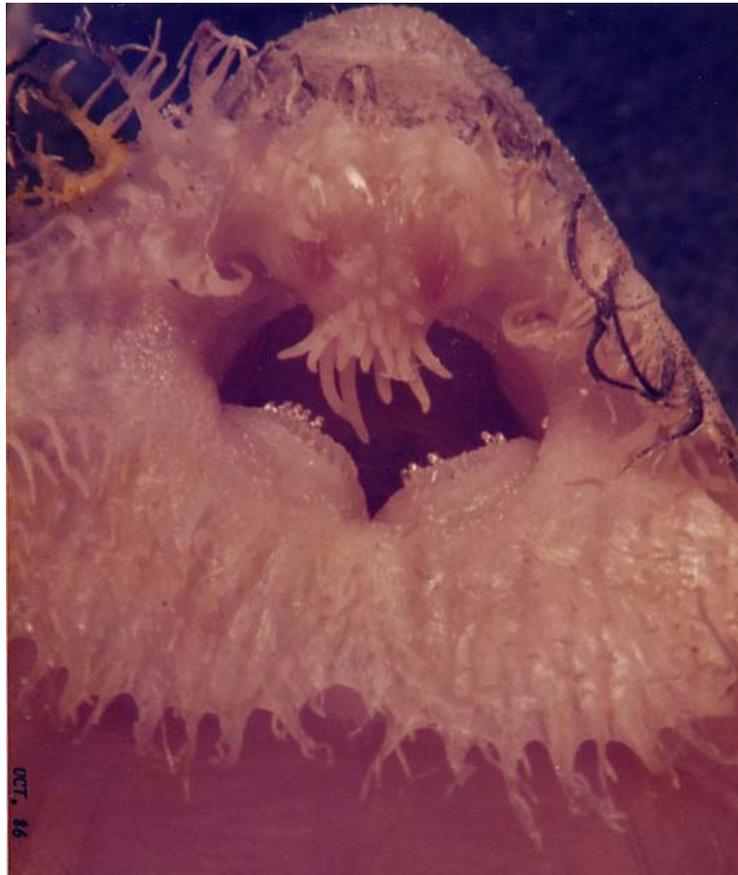


Figura 41. Género y especie nueva “L2”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal de color negro. Borde del labio inferior con barbillones cilíndricos alargados, muy ramificados. Superficie del labio inferior con barbillones, cilíndricos ligeramente alargados, no ramificados, en la comisura bucal hay un barbillón alargado y grueso, con tres ramificaciones (trífido). Interior de la cavidad bucal con barbillones rodeando los premaxilares, más internamente se presenta una estructura muy peculiar en forma de racimo

con numerosos barbillones cilíndricos y alargados, no ramificados (Fig. 41). Dientes evidentes en ambas mandíbulas, los dientes del premaxilar más grandes que los del dentario. Cada premaxilar y cada dentario con 3 a 5 dientes. Las tallas que alcanzan las especies son medianas. Esta especie nueva es similar a especies del género *Loricaria*, pero en su cuerpo las quillas son muy ligeras o inexistentes, principalmente en el supraoccipital y las placas predorsales. Por otra parte, la morfología de la cavidad bucal es muy diferente. Dado que las características bucales observadas en las especies examinadas del género *Loricaria* guardan un mismo patrón que permite reconocerlas y agruparlas como pertenecientes a dicho género. Consideramos que las características bucales observadas en la especie nueva "L2" deberían corresponder a un género diferente. La nueva especie "L2" ha sido capturada en la cuenca del río Orinoco, en los tributarios llaneros.

Género y especie nueva "L3"

Descripción. Los ejemplares de este género y especie se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla evidente, la 1ra. y 2da. placa con quilla doble y la 3ra. placa (la más posterior) con quilla simple. Región ventral de la cabeza desnuda, las placas del borde de la cabeza (contorno) no se doblan de forma evidente hacia la región ventral. Abdomen casi totalmente desnudo, no están presentes las hileras longitudinales de placas a cada lado, entre las aletas pectorales y las pélvicas (Fig. 42). Con dificultad se observan algunas placas muy pequeñas dispuestas irregularmente en 2 hileras longitudinales laterales, entre las pectorales y las pélvicas. La región media del abdomen está prácticamente desnuda, con mucha dificultad se observan algunas placas muy pequeñas dispuestas en una hilera longitudinal que alcanza el ano. Región preanal desnuda, se observa una hilera longitudinal de placas muy pequeñas y dispersas delante del ano. Ojos dorsales, la órbita con muesca postorbital poco evidente. Las características bucales que nos permiten reconocer la especie son: Barbilla maxilar larga, alcanza la base de las aletas pectorales. Esta especie presenta una condición única (no observada en el resto de las especies analizadas) la barbilla maxilar posee una membrana translúcida, la cual recorre casi totalmente el borde de la barbilla maxilar y solo queda libre el extremo distal. La membrana



Figura 42. Género y especie nueva “L3”. Adulto. Vista ventral.

es continua con el labio superior. Detrás de la punta de la barbilla maxilar hay dos o tres barbillones libres (no embebidos en la membrana). El resto de los barbillones se encuentran unidos por la membrana y solo las puntas de los barbillones quedan libres. Todos estos barbillones son alargados y cilíndricos, no ramificados. Borde del labio superior con barbillones cilíndricos, alargados, no ramificados, unidos por la membrana translúcida. Labio superior estrecho, la superficie interna del labio superior (generalmente la expuesta) con barbillones cilíndricos, alargados, no ramificados, que son similares a los barbillones que se encuentran en la región central de la barbilla maxilar, algunos de estos barbillones (los

ubicados cerca de la región central) llegan a la superficie del labio inferior, también se observan algunas papilas muy pequeñas y dispersas. Superficie externa del labio superior lisa. Borde del labio inferior con barbillones cilíndricos, no ramificados, espaciados. Superficie del labio inferior con barbillones cilíndricos, alargados, no ramificados, formando un grupo compacto de microtubos (que asemejan a fideos o espaguetis), varios de estos barbillones son largos y pasan el borde del labio inferior. En la superficie del labio inferior, hay zonas con menor densidad de barbillones, generalmente hacia el centro del labio inferior y cerca de los dentarios. Cerca de los dentarios pueden observarse algunas papilas. El labio inferior está unido a la barbilla maxilar por medio de una membrana translúcida llamativa. Interior de la

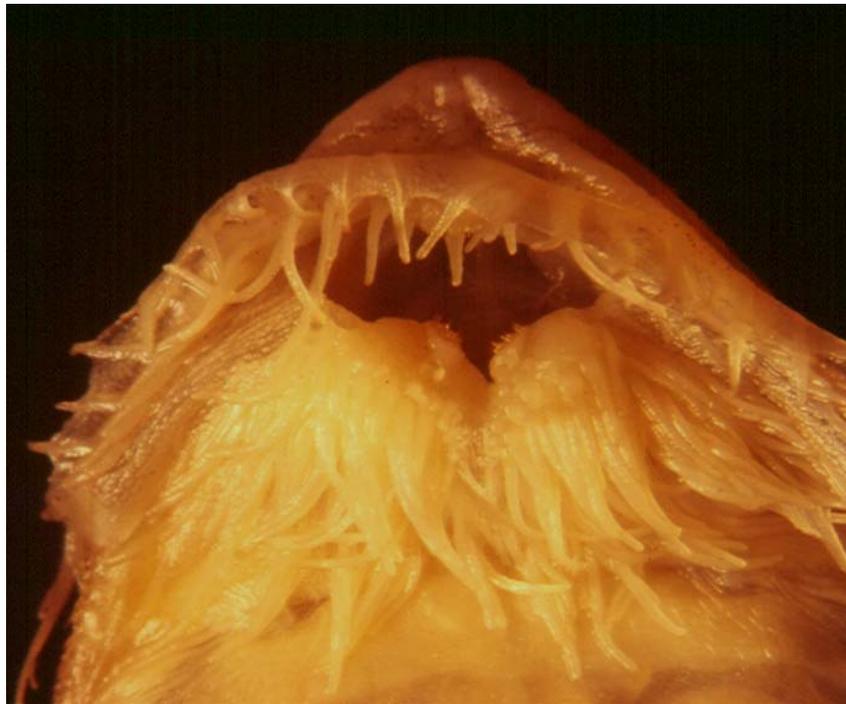


Figura 43. Género y especie nueva “L3”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal
cavidad bucal ornamentado. Al lado externo de cada premaxilar hay una barbillón cilíndrico, alargado, no ramificado. En el centro del cielo de la boca, detrás de los premaxilares, hay otro barbillón cilíndrico, alargado, no ramificado (Fig. 43). Ambas mandíbulas con dientes pequeños pero evidentes. Premaxilar con 2 a 3 dientes y dentario con 4 a 5 dientes. Los dientes premaxilares más pequeños que los del dentario. La talla de los ejemplares disponibles no supera los 100 mm de longitud total, esto nos permite sugerir que se trata de

una especie de pequeño tamaño. En la Colección de Peces del MBUCV se encuentran 7 ejemplares que fueron capturados en tributarios del río Casiquiare y del río Orinoco en el estado Amazonas. Las características morfológicas externas y de la cavidad bucal presentes en estos ejemplares no coinciden con las indicadas para las especies descritas o en alguno de los géneros nominales propuestos. Por ello, consideramos que estos ejemplares representan una nueva especie y un nuevo género de la subfamilia Loricariinae.

Género nuevo y especies nuevas “L4” y “L5”

Descripción. Los ejemplares de estas especies se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico proyectado (ligeramente alargado) y deprimido, terminando en una punta redondeada. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla evidente, la 1ra. y 2da. placa con quilla doble y la 3ra. placa (la más posterior) con quilla simple. Región ventral de la cabeza desnuda, solo se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral siguiendo todo el contorno de la cabeza. Abdomen parcialmente cubierto con placas (Fig. 44). Entre la base de las pectorales (región anterior del abdomen) se presenta una franja transversal de placas pequeñas unidas de forma laxa. Entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera longitudinal a cada lado con 7-8 placas grandes articuladas que aumentan de tamaño posteriormente, las dos placas anteriores se proyectan o doblan ligeramente hacia los lados, el resto de las placas se proyectan o doblan hacia los lados de forma evidente y contactan las placas laterales del tronco. Entre las hileras laterales hay una franja medial conformada por una hilera media longitudinal con un número variable de placas óseas medianas y pequeñas unidas. La franja medial y las hileras laterales no se unen dejando zonas desnudas a ambos lados de la serie medial, excepto posteriormente. Por delante y entre las aletas pélvicas, la franja medial se ensancha y las placas de la hilera medial ahora se disponen en forma de “V” invertida. Región preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable, las más anteriores que alcanzan las placas al final de la base de las pélvicas. Ojos dorsales, la órbita ósea más grande que el ojo, muesca postorbital muy poco evidente. Las características bucales que nos permiten reconocer la especie son: Barbilla maxilar sobrepasa la base de las aletas pectorales. En su borde anterior y central posee barbillones cilíndricos, alargados, no



Figura 44. Género y especie nueva “L4”. Adulto. Vista ventral.

ramificados. Borde del labio superior recto, con barbillones cilíndricos, alargados, no ramificados. En sus bases se observa una ligera membrana translúcida en la cual están embebidos. Labio superior estrecho, su superficie interna (la expuesta) casi lisa, con pocos barbillones cilíndricos, no ramificados, dispersos. La superficie externa lisa (desnuda). El labio superior no se dobla. Borde del labio inferior con barbillones cilíndricos, alargados y ramificados. Labio inferior relativamente estrecho. Su superficie expuesta cubierta con barbillones cilíndricos, no ramificados. El labio inferior está unido a la barbilla maxilar por medio de una membrana translúcida llamativa. Interior de la cavidad bucal ornamentado. Al lado de cada premaxilar un barbillón muy grueso culminando en tres o cuatro ramificaciones

(sin ramificaciones secundarias). Detrás de los premaxilares, en el centro del cielo de la boca, un barbillón grueso y alargado que culmina o se divide en tres ramas cilíndricas (sin más ramificaciones) (Fig. 45). Ambas mandíbulas con dientes pequeños pero evidentes.

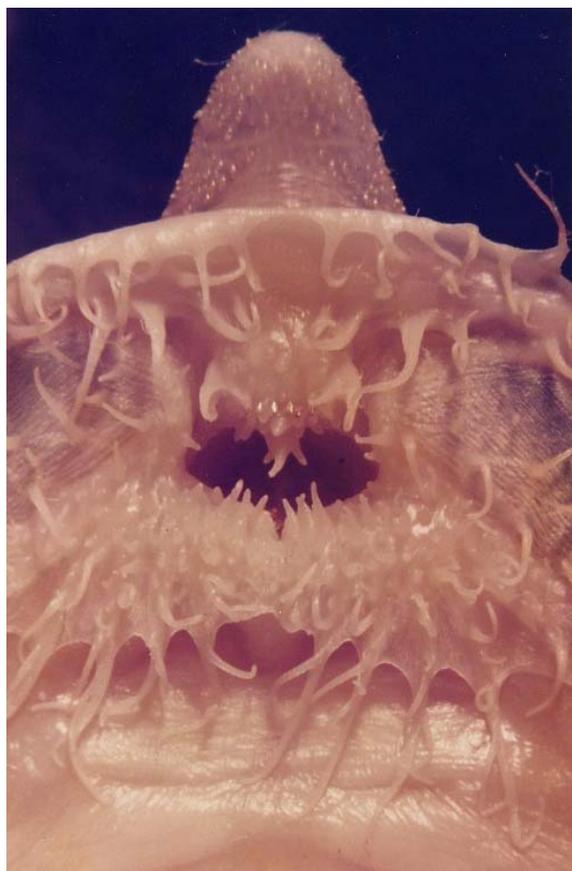


Figura 45. Género y especie nueva “L4”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal

Premaxilar con 3 a 4 dientes más pequeños que los del dentario. Dentario con 8 a 12 dientes. En la Colección de Peces del MBUCV hay un total de 8 ejemplares los cuales pueden ser separados en dos especies. La morfología de la región cefálica y las proporciones morfométricas permiten la separación de las especies. De la primera especie (L4) se poseen 5 ejemplares capturados en los ríos Cuchivero y Caura en el estado Bolívar (3 ejemplares prestados de la ANSP). De la segunda (L5) 3 ejemplares capturados en los ríos Mavaca y Casiquiare en el estado Amazonas.

Género y especie nueva "L6"

Descripción. Los ejemplares de esta especie se reconocen por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico alargado y deprimido, en forma de espátula, su extremo anterior es redondeado. Aleta dorsal opuesta a



Figura 46. Género y especie nueva "L6". Adulto. Vista ventral.

las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla evidente, la 1ra. y 2da. placa con quilla doble y la 3ra. placa (la más

posterior) con quilla simple. Región ventral de la cabeza desnuda, solo se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral siguiendo todo el contorno de la cabeza y cubriendo ventralmente la punta del hocico. Abdomen parcialmente cubierto por placas (Fig. 46). Entre la base de las pectorales (región anterior del abdomen) se presenta una hilera transversal de placas pequeñas unidas de forma laxa, dejando el centro desnudo. A cada lado, entre las pectorales y las pélvicas, una hilera longitudinal con 7-9 placas grandes articuladas que aumentan de tamaño posteriormente. Las dos placas anteriores se proyectan o doblan ligeramente hacia los lados, el resto de las placas se proyectan o doblan hacia los lados de forma muy evidente y contactan las placas laterales del tronco. Las dos últimas placas de la hilera lateral no muestran una proyección lateral evidente. Entre las hileras laterales hay una franja medial conformada por una hilera media longitudinal de placas óseas medianas y pequeñas unidas. La hilera medial y las hileras laterales no se unen dejando zonas desnudas a ambos lados de la hilera medial, excepto por delante de las aletas pélvicas. Anteriormente, la hilera medial está formada por una o dos placas. A medida que se acerca a las aletas pélvicas, el número de placas transversales aumenta hasta el origen de las pélvicas. Detrás del origen de las pélvicas el número se reduce nuevamente a dos placas transversales en la hilera medial. Región preanal cubierta con una hilera longitudinal de dos placas medianas, que articulan con las placas ubicadas al final de la aleta pélvica. Ojos dorsales, la órbita ósea más grande que el ojo, muesca postorbital evidente. Las características bucales que nos permiten reconocer la especie son: Barbilla maxilar sobrepasa la base de las aletas pectorales. Posee barbillones cilíndricos, alargados, los más cercanos al extremo distal no son ramificados, algunos de los centrales se bifurcan y los proximales son no ramificados. Labio superior muy estrecho, casi inexistente. Borde del labio superior liso y casi recto. Posee barbillones cilíndricos, alargados, no ramificados. La superficie interna (expuesta) con pocos barbillones cilíndricos, no ramificados y dispersos. La superficie externa lisa. Labio inferior relativamente estrecho. Borde del labio inferior con barbillones cilíndricos, alargados, ramificados. Superficie del labio inferior con barbillones cilíndricos, alargados, no ramificados. El labio inferior está unido a la barbilla maxilar por medio de una membrana translúcida llamativa. Interior de la cavidad bucal ornamentado. Región central del cielo de la boca, con un parche de varios barbillones cilíndricos, alargados y no ramificados, organizados en hileras transversales más o menos definidas (Fig. 47). Mandíbula superior sin



Figura 47. Género y especie nueva “L6”. Adulto. Detalle de la cavidad bucal dientes. Dentario con 6-8 dientes pequeños poco evidentes. Los ejemplares alcanzan tallas medianas. Las características morfológicas externas y de la cavidad bucal presentes en estos ejemplares no coinciden con aportadas por alguna de las especies descritas o en alguno de los géneros nominales propuestos. Por ello, consideramos que estos ejemplares representan una nueva especie y un nuevo género de la subfamilia Loricariinae. Según nuestras observaciones estos ejemplares recuerdan a la especie *Rhadinoloricaria macromystax* (Günther 1869) colectada en el río Amazonas, en Perú, pero *R. macromystax* posee dientes en la mandíbula superior y el abdomen totalmente cubierto por placas (Günther 1869). Todos los ejemplares examinados han sido capturados en los tributarios llaneros del río Orinoco.

IV-1C. Géneros y especies no presentes en Venezuela

En la Colección de Peces del MBUCV se encuentran depositados o en préstamo lotes de otras especies y géneros de la subfamilia Loricariinae no presentes en Venezuela. Esta especies fueron incluidas en los análisis para ampliar el ámbito del estudio y proveer datos e información relevante para un trabajo filogenético de la subfamilia Loricariinae a nivel continental. Para mantener la uniformidad de los resultados del presente trabajo se incluye la descripción de la morfología externa de dichas especies en esta sección. La inclusión de estas especies reviste especial importancia pues permite ampliar y continuar la evaluación de las descripciones y figuras originales de especies de la subfamilia Loricariinae. Además, concede la posibilidad de evaluar y valorar las características bucales que se proponen como diagnósticas para los géneros analizados presentes en Venezuela. Finalmente, al incorporar especies adicionales en el análisis filogenético puede obtenerse una mejor aproximación a la evolución y diversificación de este grupo de peces, a nivel continental.

Género *Aposturisoma* Isbrücker, Britski, Nijssen y Ortega 1983

Descripción. Las características morfológicas externas son las siguientes: Aleta caudal con 10-11 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. El ancho del pedúnculo caudal se estrecha de forma gradual. Aleta adiposa ausente. Hocico ligeramente alargado, deprimido. Aleta dorsal opuesta a la aleta anal. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 8-9 placas impares sin quilla. Región ventral de la cabeza cubierta de placas casi totalmente. Las áreas desnudas se presentan como una franja entre el labio superior y las placas ventrales de la punta del hocico y una franja entre el borde de labio inferior y las placas que se desarrollan por delante de la cintura escapular. A nivel de la boca las placas del contorno de la cabeza no se doblan hacia la región ventral y prácticamente la boca alcanza el contorno de la cabeza. Por delante de las hendiduras branquiales, las placas del contorno se doblan ligeramente hacia la región ventral para articular con las placas ubicadas en la región ventral de la cabeza. Abdomen totalmente cubierto de placas (Fig. 48). Entre las aletas pectorales y pélvicas posee una serie longitudinal a cada lado con 5-6 placas que se doblan hacia la región lateral, las series laterales de placas, articulan con una hilera medial longitudinal de 6-7 placas. Esta hilera medial posee una sola placa, la hilera va desde la cintura escapular hasta la placa preanal. Todas las placas del



Figura 48. *Aposturisoma myriodon*. Adulto. A) Vista dorsal y B) Vista ventral.

abdomen están articuladas entre sí. Región preanal con una placa preanal definida. Lo descrito anteriormente indica que desde la borde posterior del labio inferior hasta el ano el recubrimiento de la región ventral del cuerpo es completo. Ojos dorsales, la órbita ósea de igual tamaño que el ojo, no hay muesca postorbital. *Aposturisoma myriodon* tienen una morfología bucal conservadora (Fig. 48). Las características bucales son: Barbilla maxilar diminuta, enmarcada en el disco oral. Borde de los labios superior e inferior con ligeras ondulaciones o proyecciones. El labio superior es más estrecho y presenta la superficie externa expuesta con placas óseas pequeñas y dispersas. Dicha superficie externa se continúa con un área desnuda. La superficie interna del labio superior está cubierta con papilas. Superficie del labio inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin

ornamentaciones llamativas. Ambas mandíbulas con muchos dientes. Premaxilares y dentarios muy anchos. El número de dientes supera los 100 en cada mandíbula. Las tallas que alcanzan las especies son pequeñas a medianas.

Discusión. El género *Aposturisoma* reúne una sola especie *A. myriodon* Isbrücker, Britski, Nijssen y Ortega 1983. La Colección de Peces cuenta con dos lotes de un ejemplar cada uno provenientes de Perú. La especie *A. myriodon* ha sido capturada en la cuenca alta del río Amazonas, río Aguaytia, en Perú.

Género ***Furcodontichthys*** Rapp Py-Daniel 1981

Descripción. Las características morfológicas externas son: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico ligeramente proyectado y puntiagudo, su punta es redondeada. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla fuerte, las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) con quilla doble, la placa posterior (3ra. placa) más pequeña, con quilla simple. En la región dorsal y lateral de la cabeza y a los lados del cuerpo es llamativa la presencia de hileras longitudinales casi paralelas de pequeños odontodes llamativos. Región ventral de la cabeza desnuda, solo las placas del borde de la cabeza (contorno) se doblan ligeramente hacia la región ventral. La región ventral de la punta del hocico está cubierta y las dos placas más posteriores del contorno de la cabeza tienen una mayor proyección ventral. Ventralmente, a los lados de la boca (labio superior) se detecta una prominencia llamativa cubierta por piel (probablemente es hueso de la región cefálica). El abdomen posee una cobertura peculiar (Fig. 49). Sobre la cintura escapular hay un mosaico transversal de placas, las más externas son las más grandes y entre ellas placas más pequeñas de forma variable. Entre las aletas pectorales y las pélvicas la hilera longitudinal de cada lado posee 4 placas que se doblan de forma pronunciada (angulosa) hacia la región lateral del cuerpo, posee quillas de odontodes en sus vértices. Las hileras de placas laterales no articulan con las placas laterales del cuerpo (hay un área desnuda entre ambas hileras de placas), a veces las placas de la hilera latero ventral del abdomen se solapan con las placas laterales del cuerpo. No existe una franja media de placas en el abdomen, las placas de las hileras laterales longitudinales se extienden hacia el centro del abdomen, pero no están unidas entre sí, excepto las últimas que están articuladas la placa preanal. Sólo se observa una placa media central detrás de las dos primeras placas de la hilera



Figura 49. *Furcodontichthys novaesi*. Adulto. Vista ventral.

lateral. Región preanal cubierta con una placa preanal definida, articulada a las dos últimas placas de la hilera longitudinal lateral. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca postorbital evidente. Las características bucales que nos permiten reconocer la especie son: Barbilla maxilar alcanza o pasa ligeramente el borde del opérculo. Esta ramificada con barbillones cilíndricos y alargados que a su vez se ramifican profusamente en barbillones pequeños y cilíndricos. El labio superior es sumamente estrecho, prácticamente inexistente. Su borde totalmente liso, no presenta barbillones o algún tipo de proyección. Las



Figura 50. *Furcodontichthys novaesi*. Detalle de la cavidad bucal.

superficies interna (generalmente expuesta) y la externa del labio superior son lisas (no se observan papilas y/o barbillos), la superficie externa se continua con una área desnuda que llega hasta el borde posterior de la placa que cubre ventralmente la punta del hocico. En uno de los ejemplares analizados, el labio inferior también es muy estrecho prácticamente inexistente, sólo posee ligeras superficies laterales de cuyo borde surgen los barbillos. En dicho ejemplar, el borde del labio inferior es no continuo y tiene a cada lado un grupo de 4 barbillos, largos y cilíndricos, ramificados profusamente con barbillos cilíndricos, pequeños. En el otro ejemplar, se observa un labio inferior que une las dos porciones del labio inferior de donde surgen los barbillos. En este caso, el borde del labio inferior es liso y el grupo de barbillos a cada lado queda incluido en la superficie del labio inferior. La superficie del labio inferior es lisa, pero cerca de los dentarios se observan algunas papilas desarrolladas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. Ambas mandíbulas con

dientes evidentes, bifurcado, ambas cúspides del mismo tamaño (Fig. 50). Premaxilar con 8-10 dientes y dentario con 6-8 dientes. Dientes de tamaño similar en ambas mandíbulas. Las tallas que alcanzan la especie son relativamente pequeñas.

Discusión. El género *Furcodontichthys* reúne una sola especie *F. novaesi* Rapp Py-Daniel 1981, la cual ha sido colectada en el Lago Tefe, río Solimoes, Amazonas, Brasil. En la Colección de Peces se cuenta con un lote de 2 ejemplares capturados al W de Moura, río Negro, Brasil. Las diferencias observadas en la morfología de la región bucal están relacionadas el dimorfismo sexual asociado al transporte (cuido) de los huevos (Rapp Py-Daniel 1981) similar a lo señalado para especies del género *Loricariichthys*. El ejemplar con el labio inferior evidente presenta los barbillones sin o con muy pocas ramificaciones y en el ejemplar sin labio inferior completo no fue posible observar los dientes en la mandíbula inferior y los dientes en la mandíbula superior parecían estar plegados.

Género *Hemiodontichthys* Bleeker 1862

Descripción. Las características morfológicas externas que presenta la especie son: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Aleta adiposa ausente. Pedúnculo caudal muy deprimido. Hocico alargado terminando en una punta expandida y redondeada armada de odontodes retrorsos desarrollados (esta estructura del hocico es similar a la observada en las especies del género *Acestridium*). Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares con quilla ligera, las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) con quilla doble, la placa posterior (3ra. placa) más pequeña, con quilla simple. Región dorsal y lateral de la cabeza y a los lados del cuerpo presentan líneas longitudinales casi paralelas de pequeños odontodes. Estas líneas son muy llamativas y recuerdan una condición similar observada en las especies del género *Acestridium*. En la región ventral de la cabeza, la región anterior está totalmente cubierta, sólo se observa una franja desnuda ubicada posterior al borde del labio inferior. El contorno ventral de la cabeza muestra una porción de las placas laterales que presentan un doblez hacia la región ventral. Abdomen cubierto por placas óseas relativamente grandes (Fig. 51). A nivel de la cintura escapular, hay una hilera transversal de placas irregulares, las placas de los extremos laterales son únicas y son las más grandes, entre ellas se presentan placas más pequeñas de forma variable. Entre las aletas pectorales y las pélvicas la hilera longitudinal de cada lado posee 4 placas que se doblan de forma pronunciada (angulosa) hacia la región lateral y a su vez se

proyectan hacia la región ventral. Cada hilera articula con las placas laterales del cuerpo de forma yuxtapuesta. Hay una franja medial con una hilera de 3-4 placas simples articuladas entre sí y a las placas de las hileras laterales. Región preanal con una placa preanal bien



Figura 51. *Hemiodontichthys acipenserinus*. Adulto.

definida. Ojos dorsales, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, muesca postorbital muy evidente. Las características bucales que nos permiten reconocer la especie son: Barbilla maxilar enmarcada en el labio inferior dejando solo la punta libre. Borde el labio superior con una hendidura media (no continuo). Con proyecciones aplanadas (flecós) sutiles cuyos bordes son ondulado o festoneado de forma llamativa (dos tipos de bordes macro y micro). La

superficie externa del labio superior está expuesta es lisa y ligeramente pigmentada con melanóforos. Se continua con una estrecha franja desnuda que se proyecta anteriormente hasta alcanzar el borde las placas que cubren ventralmente la punta del hocico. La superficie interna no está expuesta, posee pliegues y está cubierta por papilas pequeñas abundantes. El borde del labio inferior es continuo y presenta proyecciones aplanadas sutiles cuyo borde es ondulado o festoneado de forma llamativa (dos tipos de bordes macro y micro). La superficie del labio inferior está cubierta de papilas y posee dos áreas más gruesas (similar a *Loricariichthys*), al parecer el labio inferior también se desarrolla (alarga) en machos que llevan masas ovigeras. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones llamativas, pero en cada ángulo lateral del cielo de la boca hay una proyección carnosa aplanada de forma semicircular cubiertas de papilas pequeñas (Fig. 51). Mandíbula superior sin dientes. Dentario con 12 dientes aproximadamente, pequeños, poco evidentes y generalmente difíciles de contar. Las especies poseen tallas pequeñas.

Discusión. El género *Hemiodontichthys* agrupa una sola especie, *H. acipenserinus* (Kner 1853). La descripción y figuras originales aportadas por Kner (1853) muestran un grado de detalle que aseguran una correcta identificación, al menos a nivel de género. Adicionalmente, Isbrücker (1974) realiza una redescipción de la especie que reafirma lo indicado por Kner (1853). En el MBUCV se cuenta con tres lotes de ejemplares provenientes de Perú. Ejemplares de la especie *H. acipenserinus* han sido colectados en las cuencas del río Amazonas, Paraguay, Essequibo y Oyapock, en Perú, Brasil, Paraguay, Bolivia, Guyana y Guayana Francesa.

Género ***Planiloricaria*** Isbrücker 1971

Descripción. Las características morfológicas externas son: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal muy deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura Región ventral de la cabeza desnuda, sólo se aprecian porciones de las placas del borde de la cabeza que se doblan hacia la región ventral siguiendo el contorno de la cabeza. Abdomen parcialmente cubierto por placas (Fig. 52). Poseen una hilera longitudinal a cada lado entre las aletas pectorales y las aletas pélvicas, con 7-9 placas que se doblan hacia la región lateral. Entre las hileras de placas laterales y desde el borde anterior de la cintura pectoral (detrás de la hendidura branquial) hay un mosaico de placas pequeñas, no articuladas



Figura 52. *Planiloricaria cryptodon*. Adulto.

entre sí, sin una organización definida (quizás algo longitudinal). Estas placas forman la franja medial y dejan a ambos lados áreas desnudas, principalmente en la región media posterior. En juveniles se escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, todas con una quilla ligera, la 1ra. y 2da. placa (anteriores) con quilla doble y la 3ra. placa con quilla simple. pueden observar áreas desnudas mayores. El número, tamaño y forma de las placas de la franja medial es variable. Región preanal con una hilera longitudinal de placas pequeñas que alcanza el origen de las aletas pélvicas, dejando áreas desnudas a los lados de esta hilera. Ojos dorsales, muy pequeños, la órbita ósea de mayor tamaño que el ojo, con muesca lateral evidente. Las características bucales son: Barbilla maxilar pasa la base de las aletas pectorales. La barbilla maxilar presenta barbillones cilíndricos y alargados, no ramificados. Sobre la barbilla maxilar se observan áreas gruesas (abultamientos). Labio superior estrecho. Borde del labio superior liso. Superficie interna cubierta con muy pocos

barbillones cortos, casi sin ornamentación. El labio superior se continúa anteriormente con un área desnuda estrecha hasta alcanzar las proyecciones ventrales de las placas del contorno de la cabeza. Borde del labio inferior con barbillones muy alargados, cilíndricos y poco o no ramificados, pero ornamentados con abultamientos. Superficie del labio inferior cubierta con papilas pequeñas y ordenadas en hileras o filas. Interior de la cavidad bucal ornamentada. Se observan en el plano más externo (primer plano) una hilera transversal de 8 barbillones alargados, los más laterales son los más largos. Por detrás de esta hilera transversal, en el centro del cielo de la boca hay un barbillón grueso (comprimido), con una base muy ancha. A cada lado de este barbillón central hay 2 o 3 barbillones cilíndricos, alargados, no ramificados, que están relativamente cercanos entre sí (Fig. 52). Mandíbula superior sin dientes. Dentario con 3-4 dientes diminutos, muy poco evidentes (se requiere de aumento). Las tallas que alcanza la especie son medianas a grandes.

Discusión. El género *Planiloricaria* es un género monotípico con *P. cryptodon* Isbrücker 1971, como única especie. En el MBUCV se cuenta con tres lotes de ejemplares, todos provenientes de Perú. Ejemplares de la especie *Planiloricaria cryptodon* han sido capturados en la parte alta de la cuenca del río Amazonas, específicamente ríos Ucayali, Purús y Mamoré, en Bolivia, Brasil y Perú.

Género *Sturisomatichthys* Isbrücker y Nijssen 1979

Descripción. Las características morfológicas externas del género *Sturisomatichthys* son las siguientes: Aleta caudal con 12 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. El ancho del pedúnculo caudal se estrecha de forma gradual. Aleta adiposa ausente. Hocico proyectado, su punta es redondeada. En sección transversal el hocico es aplanado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares sin quilla. Se observa una situación similar a la observada en juveniles y algunas especies de *Sturisoma*. En la región ventral de la cabeza se aprecian las placas del contorno que se doblan hacia la región ventral. Por delante de las hendiduras branquiales hay una placa grande, ubicadas en los vértices posterolaterales de la cabeza, entre dichas placas hay un mosaico de placas pequeñas que cubren esta área. Abdomen totalmente cubierto de placas (Fig. 53). Entre las hendiduras branquiales y el origen de las aletas pectorales se encuentra una franja transversal de placas medianas y pequeñas que cubre totalmente la cintura escapular. Entre las aletas pectorales y las pélvicas



Figura 53. *Sturisomatichthys leightoni*. Adulto. Macho dimórfico. Vista ventral.

se encuentra una hilera longitudinal lateral con 5-8 placas que se doblan hacia la región lateral. Entre ambas las hileras laterales se encuentran placas de un tamaño casi homogéneo articuladas entre sí que recubren totalmente la región medial del abdomen. Región preanal cubierta con varias placas de tamaño y forma variable. Lo descrito indica que desde la borde posterior del labio inferior hasta el ano el recubrimiento de la región ventral es completo. Ojos dorsales, la órbita ósea de igual tamaño que el ojo, no hay muesca postorbital. Las especies de este género tienen una morfología bucal conservadora. Las características bucales son: Barbilla maxilar enmarcada en el disco oral. Borde de los labios superior e inferior con

ligeras ondulaciones. El labio superior es más estrecho relativamente y presenta la superficie externa expuesta. En ella se observan pequeñas placas óseas dispersas. La superficie interna está cubierta con papilas. Superficie del labio inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. En el cielo de la boca destaca una proyección carnosa ancha cuyo borde distal presenta pequeños flecos. Dientes presentes en ambas mandíbulas, evidentes, finos y numerosos, 50 o más dientes en cada mandíbula. Las tallas que alcanzan las especies son medianas. Los machos sexualmente maduros poseen a los lados de la cabeza odontodes desarrollados del tipo cerdas duras.

Discusión. El género *Sturisomatichthys* agrupa a cuatro especies *S. caqueta* (Fowler 1945) (río Caqueta, Colombia), *S. citurensis* (Meek & Hildebrand 1913) (ríos Tuira y Bayano, Panamá), *S. leightoni* (Regan 1912) (ríos Magdalena y Cauca, Colombia) y *S. tamanae* (Regan 1912) (río San Juan, Colombia). En la Colección de Peces del MBUCV hay dos lotes de ejemplares provenientes de los ríos Cauca y Magdalena, Colombia. Estos ejemplares han sido identificados como *S. leightoni*. Nuestro análisis de la morfología externa no muestra diferencias significativas o claras que permitan separar o identificar sin ambigüedades los géneros *Sturisma* y *Sturisomatichthys*.

Adicionalmente a las especies mencionadas, hay otro grupo de ejemplares que provienen de las cuencas del Paraná – Paraguay, La Plata y Uruguay, cuya identificación a nivel específico y genérico es dificultosa. La incapacidad de identificar apropiadamente dichos géneros y a veces de las especies es producto de descripciones originales limitadas y ambiguas. En varios casos las figuras o fotos de los ejemplares tipos no permiten observar detalles diagnósticos requeridos para la correcta identificación. A pesar de no tener conclusiones sólidas presentamos los resultados obtenidos como un aporte a la identificación de los géneros y especies de dichas cuencas hidrográficas. En los sistemas acuáticos mencionados (Paraná–Paraguay, La Plata y Uruguay), se encuentran especies pertenecientes a los géneros *Loricaria*, *Loricariichthys*, *Pseudohemiodon*, *Rineloricaria*, *Spatuloricaria* y *Sturisma* (hay ejemplares depositados en el MBUCV) las cuales pueden ser identificadas sin mayores dificultades. Hay otro grupo de especies que fueron descritas originalmente como pertenecientes al género *Loricaria* y que posteriormente, partir del año 1978, se incluyen en los géneros *Brochiloricaria*, *Paraloricaria*, *Proloricaria* y *Ricola* (Isbrücker y Nijssen 1978a,

Isbrücker 1979 e Isbrücker y col. 2001). Finalmente, hay dos especies que se mantienen en el género *Loricaria*, *L. apeltogaster* Boulenger 1895 y *L. piracicabae* Ihering 1907, pero que de acuerdo a nuestro análisis no muestran las características del género *Loricaria*. Probablemente estas dos especies pueden colocarse en alguno de los géneros descritos a partir de 1978 o en géneros nuevos. En el MBUCV, se cuenta con lotes de ejemplares provenientes de los sistemas acuáticos mencionados. Estos ejemplares se pueden agrupar probablemente en dos géneros. Para poder establecer con un mayor grado de certeza cuantas especies viven en dichos sistemas, cuantos géneros se pueden reconocer sin ambigüedades y cuál es la distribución geográfica de cada especie, es necesario contar con ejemplares de todas las especies que originalmente fueron incluidas en el género *Loricaria* y en los géneros descritos a partir de 1978. Esta tarea sobrepasa los objetivos propuestos en este trabajo. A continuación se detallan los resultados de los análisis realizados con los ejemplares disponibles en el MBUCV, las figuras de algunos ejemplares tipos (ACSIimagebase 2011) y las descripciones y figuras originales.

Género *Paraloricaria* Isbrücker, 1979

Descripción. Las características morfológicas externas comunes a las especies y ejemplares analizados que pueden utilizarse para reconocer el género son las siguientes: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) con quillas evidentes y doble, la placa posterior (3ra. placa) más pequeña, con una quilla simple (un ejemplar presentó la 1ra. placa (mas anterior) dividida en pequeñas placas (tres) puede tratarse de una malformación). En la región ventral de la cabeza, las placas del contorno de la cabeza se doblan ligeramente sobre la superficie ventral, excepto en la punta ventral del hocico donde se presenta una condición dual, desnuda o cubierta. En ejemplares con tallas considerables (> 30 cm.) se aprecian pequeñas placas por delante de las hendiduras branquiales, cerca del vértice latero posterior de la cabeza. Entre los ejemplares examinados la cobertura del abdomen es muy variable (Figs. 54 y 55). Entre las aletas pectorales, algunos ejemplares poseen un mosaico de placas desordenadas o con un patrón ligeramente longitudinal. Todas las placas están casi unidas. Las placas mediales son más pequeñas que las placas laterales. En otros ejemplares la cobertura es parcial, la región medial



Figura 54. *Paraloricaria vetula*. Adulto. Vista ventral.

esta casi desnuda, con una franja transversal a nivel del final de la base de las aletas pectorales con pequeñas placas, de forma redondeada. Pero la disposición observada en estos ejemplares recuerda el patrón descrito en el caso anterior. En un ejemplar se observó que la región entre las aletas pectorales está totalmente desnuda, sin vestigios de placas. Entre las aletas pectorales y las pélvicas se observa una hilera longitudinal lateral que puede variar entre 9-12 placas que no se doblan hacia la región lateral del cuerpo. Existe una franja desnuda entre estas placas ventrales y las placas laterales del cuerpo. En algunos ejemplares, estas hileras laterales poseen placas alargadas transversalmente, casi rectangular, que aumentan de tamaño hacia la base de las pélvicas, en ellos las placas están cercanas entre sí, casi

articuladas. En otros ejemplares, la forma de las placas es entre elíptica y redondeada y la variación de tamaño es menos evidente que en el caso indicado anteriormente, pero siempre las placas mas posteriores son más grandes, en ellos las placas están más separadas que lo descrito en el caso anterior. Entre las hileras laterales, en algunos ejemplares existe una franja

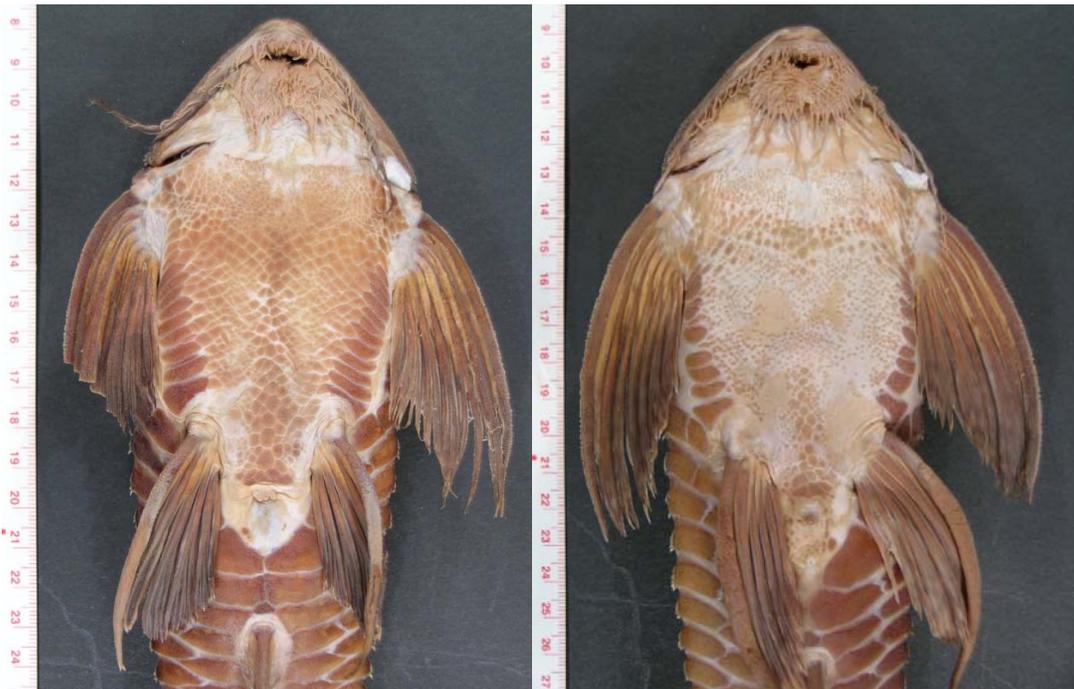


Figura 55. *Paraloricaria agastor*. Adultos (ver escala). Vista ventral. Variabilidad en cobertura del abdomen.

medial con varias hileras de placas de tamaño casi homogéneo, de menor tamaño que las placas de la hilera lateral, muy juntas entre sí, que parecen estar ordenadas en filas transversales. Hay ejemplares de menor talla que aun no muestran toda la franja medial con placas, pero que indudablemente tienden al patrón descrito antes. Hay otros ejemplares donde la región entre las hileras laterales posee diminutas placas dispersas, sin un arreglo u orden establecido, dejando pequeñas áreas desnudas. Los dos ejemplares de talla menor poseen la región medial desnuda, excepto por una hilera continúa o discontinua de placas pequeñas o muy pequeñas, en el centro del abdomen. El número de placas de la franja media del abdomen es variable. Región preanal con dos o tres hileras transversales de dos o tres placas pequeñas, redondeadas o irregulares por delante del ano, estas hileras que parecen formar una

franja longitudinal se continúan con la hilera medial central del abdomen. Ojos dorsales, sin muesca postorbital o con una muesca postorbital muy ligera. Las especies de este género poseen las siguientes características bucales: Barbilla maxilar alcanza o pasa el borde del opérculo, en algunos ejemplares llegan hasta el final de la base de las aletas pectorales. Las barbillas maxilares poseen barbillones cilíndricos, alargados, ligeramente ramificados. Labio



Figura 56. *Paraloricaria vetula*. Detalle de la cavidad bucal.

superior estrecho, la región central prácticamente inexistente. Borde labio superior con barbillones. El tamaño y la forma de los barbillones cambian al acercarnos al centro del labio superior. A los lados los barbillones son cilíndricos (cónicos), ligeramente ramificados y más largos. En el centro del labio superior son aplanados, menos ramificados, en algunos ejemplares se observan bifurcados y de menor tamaño. Los más centrales son aplanados y cubren los premaxilares. Superficie externa (generalmente expuesta) del labio superior es lisa y ligeramente pigmentada. El labio superior se continúa con un área desnuda y estrecha que se extiende hasta las placas del contorno de la cabeza. La superficie interna del labio superior

está cubierta por barbillones cilíndricos alargados y algunas papilas, esta característica solo se observa a los lados del labio superior. Borde del labio inferior con barbillones cilíndricos,



Figura 57. *Paraloricaria agastor*. Detalle de la cavidad bucal.

bastante alargados, no ramificados. Superficie del labio inferior con barbillones cilíndricos de tamaño más o menos homogéneo, ubicados hacia el borde y los lados del labio. En el centro de la superficie y cercano a los dentarios se observa papilas chatas irregulares. Entre el labio inferior y la barbilla maxilar hay un pliegue de piel desnuda. Entre la barbilla maxilar y el labio superior, específicamente en la comisura (límite entre) de los labios superior e inferior se observa un grupo de tres barbillones alargados, llamativos, que se originan unos muy cerca del otro casi en el mismo punto. Interior de la cavidad bucal sin ornamentos (en una especie se observa un barbillón alargado y cilíndrico, en el cielo de la boca detrás de los premaxilares) (Figs. 56 y 57). Dientes evidentes en ambas mandíbulas, premaxilar con 4-6 dientes; dentario con 6-8 dientes. En varios ejemplares el grado de desgaste de los dientes no permitió establecer con certeza si los dientes de ambas mandíbulas tienen un tamaño similar.

Sin embargo, las observaciones realizadas en este grupo de ejemplares parecen indicar que en ambas mandíbulas, los dientes tienen un tamaño similar. Los ejemplares analizados alcanzan tallas considerables.

Discusión. En el MBUCV se encuentra depositado un lote de ejemplares provenientes del río Uruguay (Brasil), identificados como *P. vetula* (Valenciennes 1835). Adicionalmente, se obtuvo en calidad de préstamo tres lotes de ejemplares provenientes de Argentina. Dos lotes identificados originalmente como *P. agastor* Isbrücker 1979 (MLP-9624 y MLP-9625) estos lotes provienen de río Uruguay y alto río Paraná respectivamente (Argentina) y el tercer lote identificado como *P. cf. vetula* (MLP-9146) proveniente de río Gualeguaychú, un afluente del río Uruguay (Argentina). De acuerdo a nuestro análisis, entre los ejemplares examinados pueden reconocerse dos o tres especies. El género *Paraloricaria* fue creado por Isbrücker (1979) para agrupar a las especies *Loricaria vetula* Valenciennes 1835 (especie tipo), *Loricaria commersonoides* Devincenzi 1943 y *Paraloricaria agastor* Isbrücker 1979. La descripción original del género *Paraloricaria* es sumamente limitada e indica que es muy similar al género *Loricaria* del cual se separa fundamentalmente por el número y tamaño de los dientes en la mandíbula superior. En el género *Paraloricaria* los dientes en los premaxilares son 5-6 y de tamaño similar a los del dentario, mientras en *Loricaria* el premaxilar posee de 3-4 dientes, de tamaño mayor a los del dentario. La descripción de la especie *P. agastor* aparece en el mismo artículo donde se describe el género pero no aporta detalles concretos sobre algunas de las características que pueden ser utilizadas como diagnósticas del género y la especie. De acuerdo a la descripción original de *P. vetula* (Val. 1835), la órbita no posee muesca postorbital, las barbillas maxilares (“barbillones laterales”) son más largas y más separadas del labio, abdomen detrás de la cintura pectoral cubierto por numerosas placas pequeñas. La especie *P. agastor* fue descrita basada en un ejemplar que formaba parte de los cuatro sintipos de la especie *Loricaria apeltogaster* Boulenger 1895. De acuerdo a la descripción original de *P. agastor* el abdomen es desnudo (pero sugiere que en ejemplares de gran tamaño puede tener placas sobre el abdomen que se desarrollan con la edad). La mandíbula superior de *P. agastor* tiene más dientes y los mismos son más cortos que en la mandíbula inferior. Boulenger (1896) realiza la descripción detallada (original?) de *L. apeltogaster* e indica lo siguiente: “Pocos dientes (“slender”) pequeños o delgados en ambas mandíbulas, órbita sin muesca postorbital, labio inferior desarrollado con barbillones

(flecos) alargados, barbilla (maxilar?) larga, abdomen desnudo o con pequeñas placas en forma de estrella, una serie de 6-8 placas pequeñas transversales puede estar presente a cada lado del abdomen. Especie cercana (especialmente) a *Loricaria macrodon* Kner 1853". Finalmente, Devincenzi (1943) en la descripción original de *P. commersonoides* señala lo siguiente: Órbita sin muesca (escotadura) postorbital. Ambos labios desarrollados, sus bordes muy regularmente festoneados, algunos barbillones del borde del labio superior bi y trifurcados. La barbilla maxilar alcanza la vertical anterior de la órbita. Dientes pequeños, siete en cada premaxilar y seis en el dentario. Tres escudos predorsales con quilla (carena) doble. Región ventral de la cabeza con una franja de aproximadamente 20 placas pequeñas dispuestas irregularmente. Abdomen cubierto, entre las pectorales hay aproximadamente 14 placas pequeñas dispuestas irregularmente. Entre las pectorales y las pélvicas hay una hilera de 8 placas de mayor tamaño. Entre las pélvicas hay aproximadamente 7 placas pequeñas dispuestas irregularmente. Región preanal con tres placas. De acuerdo a lo expuesto y al análisis de figuras de ejemplares tipos disponibles a través de internet, se sugiere que el género *Paraloricaria* incluye las especies *P. vetula* y *P. agastor*. Las características distintivas del género *Paraloricaria* son: Hileras de placas longitudinales laterales (entre las pectorales y pélvicas) no se doblan a los lados del cuerpo. Órbita sin o con una leve muesca postorbital. Barbilla maxilar pasa el borde del opérculo y alcanza la base de las aletas pectorales. Barbillones en el borde del labio inferior largos. Mandíbula superior con más de 4 dientes, los cuales siempre son de igual tamaño que los del dentario. La especie *P. commersonoides* requiere de la revisión del ejemplar tipo o de ejemplares que puedan ser adjudicados con certeza a dicha especie para poder establecer su ubicación genérica, sin ambigüedades. De acuerdo al análisis, el ejemplar identificado como *P. cf. vetula* (MLP-9146) correspondería realmente a un ejemplar de la especie *P. vetula*. El resto de los ejemplares analizados pueden identificarse como *P. agastor*. Sin embargo, aún queda una duda pendiente sobre la longitud de la barbilla maxilar en *P. agastor*, pues no está claramente indicada en la descripción original y las figuras disponibles no permiten llegar a una conclusión definitiva. Finalmente, *P. agastor* muestra una interesante variabilidad en la cobertura del abdomen. Un examen de las gónadas podría ayudar a determinar si las diferencias son producto de dimorfismo sexual.

Género *Proloricaria* Isbrücker, 2001

Descripción. Las características morfológicas externas que permiten reconocer el género son: Aleta caudal con 10 radios blandos ramificados. Cabeza y cuerpo, incluyendo el pedúnculo caudal deprimido. Aleta adiposa ausente. Hocico corto y redondeado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular no expuesta. Región predorsal con 3 placas medias impares, las dos anteriores (1ra. y 2da. placa) con quillas doble y evidentes, la placa posterior (3ra. placa) más pequeña, con una quilla simple, muy leve, a veces imperceptible. En la región ventral de la cabeza las placas del borde de la cabeza (contorno) se doblan ligeramente sobre la superficie ventral, excepto en la punta ventral del hocico que es desnuda. Entre los ejemplares analizados la cobertura del abdomen es variable. En uno de los ejemplares (talla 117,9 mm. l.e.) la región entre las pectorales solo posee parches de placas pequeñas a los lados, dejando el centro desnudo. En los otros dos ejemplares (mayor talla 185,0 mm. l.e.), entre las aletas pectorales se observa un mosaico de placas pequeñas y diminutas ordenadas de forma transversal. En todos los ejemplares, entre las aletas pectorales y las pélvicas se observa una hilera longitudinal lateral con 7-9 placas alargadas transversalmente, casi elípticas o rectangulares, que no se doblan hacia la región lateral del cuerpo, excepto la última placa posterior que casi llega a la placa lateral del cuerpo. El tamaño de estas placas se incrementa hacia la región posterior. Entre las hileras laterales longitudinales, el ejemplar talla intermedia posee una franja medial de placas pequeñas o muy pequeñas dispuestas de forma laxa, la mayor concentración de placas se ubica al centro del abdomen, a los lados de esta franja hay pequeños espacios desnudos (Fig. 58). A nivel de la base de las aletas pélvicas hay una concentración de placas ligeramente superior y similar a la región central del abdomen. En este caso parece que el abdomen puede cubrirse totalmente con placas pequeñas, si los ejemplares alcanzan tallas mayores. En el otro caso (dos ejemplares), entre las hileras longitudinales laterales el abdomen está desnudo y sólo se observan unas pocas placas pequeñas o muy pequeñas entre la base de las pélvicas, sin un ordenamiento claro. El número de placas de la región media del abdomen es variable. Región preanal casi desnuda solo se observan dos o tres placas pequeñas o diminutas por delante del ano. Ojos dorsales, la órbita ósea con muesca postorbital muy leve. Las especies de este género poseen las siguientes características bucales: Barbilla no alcanza o apenas toca el borde del opérculo. La barbilla maxilar posee barbillones cilíndricos, algunos ligeramente ramificados. Los barbillones de la barbilla maxilar pueden ser cortos y gruesos o algo más alargados y finos. Labio superior

estrecho, casi inexistente en la región central. Borde labio superior con barbillones cilíndricos



Figura 58. *Proloricaria prolixa*. Adulto. Vista ventral.

muy pocos ramificados. La forma y el tamaño de los barbillones es bastante homogénea a lo largo del borde del labio y similar a lo indicado para la barbilla maxilar. Superficie externa (generalmente expuesta) del labio lisa y ligeramente pigmentada. El labio superior se continúa con un área desnuda y estrecha que se extiende hasta las placas del contorno de la cabeza. La superficie interna del labio superior está cubierta por barbillones cilíndricos alargados y gruesos, principalmente a los lados. Borde del labio inferior con barbillones

cilíndricos, no ramificados. Entre los ejemplares analizados hay dos tamaños y formas. En un caso son cortos y gruesos, en el otro caso algo más alargados y finos. Superficie del labio inferior con barbillones alargados y gruesos, espaciados. Cerca de los dentarios hay papilas. Entre los labios (superficie interna), específicamente en la comisura de los labios superior e inferior se observa un grupo de tres barbillones alargados, muy llamativos, que se originan



Figura 59. *Proloricaria prolixa*. Detalle de la cavidad bucal.

casi en el mismo punto. En el interior de la cavidad bucal, en el cielo de la boca detrás de los premaxilares, hay un grupo de aproximadamente 12 barbillones cilíndricos gruesos y más internamente, un barbillón solitario algo más largo y fino (Fig. 59). Dientes evidentes en ambas mandíbulas. Premaxilares con 3-4 dientes; dentario con 6-8 dientes. Dientes del premaxilar más alargados que los del dentario. Los ejemplares analizados alcanzan tallas medianas.

Discusión. El MBUCV cuenta con tres lotes de ejemplares (un ejemplar en cada lote)

identificados como *L. prolixa* (Isbrücker & Nijssen 1978a), la cual es la especie tipo del género *Proloricaria*. El género *Proloricaria* fue creado por Isbrücker (2001) para agrupar dos especies *Loricaria prolixa* Isbrücker y Nijssen 1978a y *Loricaria prolixa lentiginosa* Isbrücker 1979. Ambas especies habitan la cuenca del río Paraná (alto Paraná). La descripción original del género *Proloricaria* es muy escueta y solo señala: Similar al género *Loricaria*. El abdomen muestra una cobertura reducida. La forma transversal del cuerpo a nivel de la cintura escapular (elíptica (*Proloricaria*) vs. triangular (*Loricaria*)). La descripción original de la especie *L. prolixa* indica lo siguiente: La cobertura del abdomen varía con la edad, pasa de desnudo a cubierto con pequeñas a diminutas osificaciones redondeadas. En un paratipo de 265 mm l.e. el área mediaventral está prácticamente desnuda, mientras que en uno de 345 mm l.e. esta área se cubre casi totalmente. Punta ventral del hocico desnuda. Labio superior estrecho. Borde del labio superior con barbillones largos y gruesos, algunos bifurcados Superficie del labio superior con barbillones similares, pero la mayoría simples. Superficie del labio inferior con papilas largas y finas. Borde del labio inferior con barbillones algo alargados. Interior de la cavidad bucal, en el cielo de la boca se encuentran papilas, algunas de ellas agudas. Dientes de la mandíbula superior aproximadamente el doble de largos que los de la mandíbula inferior (Isbrücker y Nijssen, 1978a). En la descripción no se menciona directamente la longitud de la barbilla maxilar. En el mismo artículo de la descripción original, en el aparte de la discusión, se indica que la especie *L. prolixa* fue identificada erróneamente como *L. macrodon* Kner 1853. La especie *L. macrodon* posee una barbilla maxilar que no alcanza el borde del opérculo, los barbillones del borde del labio inferior son relativamente cortos y los dientes de ambas mandíbulas están bien desarrollados (relativamente grandes) y similares en tamaño (Kner 1853). Más adelante, en el mismo párrafo de la discusión, no se indica la diferencia entre *L. prolixa* y *L. piracicabae* Ihering 1907, tomando en consideración que ambas especie provienen de la misma localidad (alto río Paraná). Ihering (1907) en la descripción original de *L. piracicabae* indica lo siguiente: Labios y sus bordes con barbillones (“tentacles”). Barbilla maxilar (“barbels”) moderada, no alcanzan la abertura branquial. Sin placa anal. Hocico en punta. Mandíbula superior con tres o cuatro dientes de tamaño gradual, el central de mayor tamaño. Mandíbula inferior con cinco a seis dientes, todos ellos cortos. Tórax y abdomen totalmente cubiertos con pequeñas placas granulares. Superficie ventral de la cabeza desnuda. Tres

placas predorsales, las dos primeras con quilla doble, la tercera con quilla simple. Un ejemplar de 190 mm de longitud (Según la imagen reciente del holotipo 158 mm l.e.). Adicionalmente, nuestro análisis sobre las descripciones y figuras originales indica que la especie *L. apeltogaster* Boulenger 1895, colectada en el río Paraguay, es similar a *L. prolixa*. La descripción de *L. apeltogaster* proporciona los siguientes datos: Pocos dientes alargados en las mandíbulas. Hocico en punta, se proyecta levemente del labio. Sin muesca postorbital. Labio inferior algo alargado con barbillones largos. Barbilla maxilar larga (“barbel long”). Abdomen desnudo o con pequeñas (diminutas) placas en forma de estrella. Una serie de 6-8 placas pequeñas transversales pueden estar presentes a cada lado del abdomen. La figura original muestra el abdomen cubierto con pequeñas placas y el borde del labio inferior con barbillones cortos (Boulenger 1896). La imagen del holotipo (ACSIimagebase 2011) muestra el abdomen, entre las hileras longitudinales laterales, cubierto con placas pequeñas o diminutas claramente separadas. Otro aspecto importante observado en la imagen, es el tamaño de los dientes en la mandíbula superior, se observan claramente más desarrollados que los de la inferior y pareciera que su número es alrededor de 3 o 4 dientes. Es importante resaltar que tanto Boulenger (1896) como Ihering (1907) indicaron que la especie que ellos describen respectivamente guardaba la mayor similitud con *L. macrodon* Kner 1853. Finalmente, Isbrücker (1979) en la descripción original de *L. lentiginosa* indica que el abdomen posee placas pequeñas que tienden ser más numerosas que en *L. prolixa* (Isbrücker 1979). La figura del holotipo (MZUSP 13188, 260 mm l.e.) de *L. lentiginosa* muestra placas pequeñas entre las hileras longitudinales laterales que tienen entre 8-9 placas. Las barbillas maxilares parecen no alcanzar el borde del opérculo. Los barbillones del borde del labio inferior son largos. La punta ventral del hocico es desnuda. Los dientes de la mandíbula superior parecen más largos que lo de la mandíbula inferior. Borde y superficie del labio superior con barbillones alargados, algunos bifurcados. Superficie del labio inferior con barbillones alargados y papilas cerca de los dentarios. Región preanal con una franja transversal de dos hileras con tres o cuatro placas cada una que se continúan hacia la región anterior con las placas presentes en la base de las pélvicas. La especie *L. lentiginosa* se separa de *L. prolixa* por el patrón de coloración. *L. lentiginosa* posee numerosos puntos negros en el dorso del cuerpo, principalmente de la cabeza. De acuerdo al análisis realizado con las descripciones y figuras originales, el examen de las imágenes disponibles en internet y los

ejemplares disponible en el MBUCV podemos indicar que el género *Proloricaria* posee como características distintivas lo siguiente: Hileras de placas longitudinales laterales (entre las pectorales y pélvicas) no se doblan a los lados del cuerpo. Órbita sin o con una leve muesca postorbital. Barbilla maxilar no pasa o apenas alcanza el borde del opérculo. Mandíbula superior con no más de 4 dientes, los cuales siempre son de tamaño mayor que los del dentario. La especie *L. macrodon* parece guardar cierta similitud con las especies incluidas en *Proloricaria*, pero el desarrollo de los dientes en ambas mandíbulas sugieren su ubicación en un género distinto (género *Brochiloricaria*). Las especies *L. apeltogaster*, *L. piracicabae*, *L. prolixa* y *L. lentiginosa* pueden incluirse en el género *Proloricaria*. Se requiere de ejemplares adicionales para establecer los límites de la variabilidad en algunas características (ejem. cobertura del abdomen) y así conocer el número de especies y los nombres científicos apropiados que pueden incluirse en el género *Proloricaria*. Los ejemplares en el MBUCV parecen pertenecer a dos especies, que no corresponden a *P. lentiginosa*. Las características de los ejemplares de mayor talla y menor talla en el MBUCV parecen coincidir con lo indicado para *P. prolixa*. La identificación específica del ejemplar mediano queda pendiente (*Proloricaria* sp.).

A continuación se listan, en orden alfabético, las especies de la subfamilia Loricariinae, consideradas como válidas, halladas en Venezuela:

<i>Apistoloricaria laani</i>	<i>Limatulichthys griseus</i>
<i>Crossoloricaria venezuelae</i>	<i>Loricaria cataphracta</i>
<i>Dasyloricaria filamentosa</i>	<i>Loricaria</i> sp. (río Cuyuní)
<i>Dentectus barbarmatus</i>	<i>Loricariichthys brunneus</i>
<i>Farlowella acus</i>	<i>Pseudohemiodon</i> sp. (cuenca Orinoco)
<i>Farlowella curtirostra</i>	<i>Pseudoloricaria laeviuscula</i>
<i>Farlowella mariaelenae</i>	<i>Rineloricaria caracasensis</i>
<i>Farlowella martini</i>	<i>Rineloricaria eigenmanni</i>
<i>Farlowella odontotumulus</i>	<i>Rineloricaria formosa</i>
<i>Farlowella oxyrryncha</i>	<i>Rineloricaria magdalenae</i>
<i>Farlowella taphorni</i>	<i>Rineloricaria rupestre</i>
<i>Farlowella venezuelensis</i>	<i>Spatuloricaria lagoichthys</i>
<i>Farlowella vittata</i>	<i>Spatuloricaria</i> sp. (cuenca Orinoco, Llanos)
<i>Harttia merevari</i>	<i>Sturisoma festivum</i>
<i>Harttia platystoma</i>	<i>Sturisoma kneri</i>
<i>Lamontichthys llanero</i>	<i>Sturisoma tenuirostre</i>
<i>Lamontichthys maracaibero</i>	

Se identificaron seis nuevas especies que deben ser descritas. Dichas especies se señalan como L1 hasta L6. Estas especies pertenecen a géneros no conocidos los cuales también requieren ser descritos. Adicionalmente, se analizaron ejemplares procedentes de otros países de América del Sur pertenecientes a las especies siguientes:

<i>Aposturisoma myriodon</i>	<i>Planiloricaria criptodon</i>
<i>Furcodontichthys novaesi</i>	<i>Proloricaria piracicabae</i>
<i>Hemiodontichthys acipenserinus</i>	<i>Proloricaria prolixa</i>
<i>Paraloricaria agastor</i>	<i>Sturisomatichthys leightoni</i>
<i>Paraloricaria vetula</i>	

Las tres especies del género *Acestridium* señaladas para Venezuela, *A. dichromum*, *A. martini* y *Acestridium* sp. fueron incluidas como especies a ser analizadas en el estudio filogenético.

IV-1D. Géneros y especies del grupo de referencia (Hypoptopomatinae)

***Oxyropsis acutirostra* Miranda-Ribeiro, 1951**

La especie *O. acutirostra* se reconoce por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 14 radios blandos ramificados. Aleta adiposa ausente. Pedúnculo caudal muy deprimido. Hocico aguzado. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular expuesta (característica de las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae). Región predorsal con dos placas medias impares, sin quillas llamativas, pero ornamentadas con hileras leves de pequeños odontodes. Región dorsal y lateral de la cabeza, y lados del cuerpo con quillas longitudinales leves o muy leves de pequeños odontodes, estas quillas semejan líneas longitudinales ordenadas de forma casi paralela entre sí. Región ventral de la cabeza desnuda, excepto por las proyecciones ventrales de las placas ubicadas en el vértice posterolateral de la cabeza, delante de las aberturas branquiales (subpreopercular o placa con canal de Schaefer, 1987 y 1988). Las placas laterales de la cabeza (contorno) no se doblan apreciablemente sobre la región ventral de la cabeza. Abdomen parcialmente cubierto. Desde la base de la aleta pectoral hasta la base de la aleta pélvica hay dos hileras longitudinales laterales (una a cada lado del abdomen). Las hileras están formadas por 4-5 placas alargadas transversalmente que no se doblan o lo hacen muy ligeramente a los lados del cuerpo. Las placas laterales del cuerpo tocan o se ubican por debajo de las placas de la hilera longitudinal lateral. No hay placas entre las hileras laterales longitudinales (desnudo). Entre las bases de las aletas pélvicas no hay placas (desnuda). Región preanal desnuda, solo se observan porciones de las placas laterales del cuerpo que se dobla ventralmente por detrás de las aletas pélvicas. Ojos laterales, no visibles en una vista ventral. Órbita ósea sin muesca postorbital. La región bucal posee características conservadoras. Barbilla maxilar no alcanza el borde del labio inferior. Entre la punta del hocico y el borde del labio superior la superficie es desnuda. Labio superior muy estrecho casi inexistente. Borde del labio superior liso. Labio inferior ligeramente desarrollado. Borde del labio inferior liso. Superficie expuesta del labio inferior con papilas dispersas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. Dientes evidentes, presentes, y de igual forma y tamaño en ambas mandíbulas. Premaxilar con 12-16 dientes.

Dentario con 12-14 dientes. La especie posee tallas pequeñas, no pasa los 60 mm de longitud total. Los ejemplares depositados en el MBUCV han sido colectados en la cuenca del río Orinoco, en el estado Amazonas. Las características observadas en los ejemplares concuerdan con lo indicado en la descripción original (Miranda-Ribeiro 1951). El género *Oxyropsis* agrupa a tres especies y fue analizado por Aquino y Schaefer (2002)

Niobichthys ferrarisi Schaefer y Provenzano, 1998

La especie *N. ferrarisi* se reconoce por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 14 radios blandos ramificados. Aleta adiposa ausente. Pedúnculo caudal deprimido, principalmente su tercio posterior (cerca de la aleta caudal). Hocico corto y romo. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular expuesta. Región predorsal con cuatro placas, la 1ra. y la 2da. detrás del supraoccipital son pares, la 3ra. es impar y finalmente la 4ta. es doble antes del origen de la aleta dorsal, todas sin quillas. Región ventral de la cabeza desnuda. Punta del hocico desnuda, su región ventral cubierta de forma laxa. Las placas laterales de la cabeza (contorno) no se doblan apreciablemente sobre la región ventral de la cabeza. En el vértice posterolateral de la cabeza, delante de las aberturas branquiales, se encuentra una placa a cada lado (subpreopercular o placa con canal de Schaefer, 1987 y 1988). Al lado interno de cada abertura branquial, delante de la cintura escapular, hay una placa (placa torácica, Schaefer y Provenzano 1998). Abdomen totalmente cubierto de placas. Entre la base de la aleta pectoral y la base de la aleta pélvica hay una hilera longitudinal lateral a cada lado. Las hileras están formadas por 5-6 placas alargadas transversalmente que se doblan a los lados del cuerpo, principalmente las posteriores. Entre las hileras laterales longitudinales, hay una fila media de 6-7 placas alargadas transversalmente. Todas estas placas articulan entre sí y el abdomen queda cubierto totalmente. Región preanal con una placa preanal bien definida que se extiende anteriormente entre la base de las pélvicas y articula con las placas de las hileras lateral y medial, a veces la placa preanal articula con una placa lateral y anterior, a cada lado, a nivel de la base de las pélvicas. Ojos laterales, no visibles en una vista ventral. Órbita ósea sin muesca postorbital. La región bucal posee características conservadoras. Barbilla maxilar no alcanza el borde del labio inferior. Entre la punta del hocico y el borde del labio superior la superficie es desnuda. Labio superior estrecho. Labio inferior desarrollado. Borde de los labios superior e inferior liso. Superficie

expuesta de los labios superior e inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. Dientes evidentes, presentes, y de igual forma y tamaño en ambas mandíbulas. Premaxilar con 38-45 dientes. Dentario con 33-40 dientes. La especie posee tallas pequeñas, no pasa los 80 mm de longitud total. El género *Niobichthys* es monotípico y solo se han capturado ejemplares en la localidad tipo (Schaefer y Provenzano 1998).

***Hypoptopoma guianense* Boeseman, 1974**

La especie *H. guianense* se reconoce por las siguientes características morfológicas externas: Aleta caudal con 14 radios blandos ramificados. Aleta adiposa ausente. Pedúnculo caudal deprimido, principalmente en su tercio posterior. Hocico ligeramente aguzado y romo. Aleta dorsal opuesta a las aletas pélvicas. Cintura escapular expuesta. Región predorsal con tres placas medias impares, sin quillas llamativas. Región ventral de la cabeza desnuda, excepto por las proyecciones ventrales de las placas ubicadas en el vértice posterolateral de la cabeza, delante de las aberturas branquiales (subpreopercular o placa con canal de Schaefer, 1987 y 1988). Las placas laterales de la cabeza (contorno) no se doblan apreciablemente sobre la región ventral de la cabeza. Abdomen totalmente cubierto. Desde la base de la aleta pectoral hasta la base de la aleta pélvica hay dos hileras longitudinales laterales (una a cada lado del abdomen). Las hileras están formadas por 5-6 placas alargadas transversalmente que se doblan a los lados del cuerpo y se superponen a las placas laterales del cuerpo. Entre las hileras laterales longitudinales hay una fila medial de 7-8 placas alargadas transversalmente. En algunos ejemplares la placa más anterior (justo detrás de la cintura escapular) no es única, en ellos se observan tres placas alineadas transversalmente detrás de la cintura escapular. Todas estas placas articulan entre sí y el abdomen queda cubierto totalmente. Región preanal con una placa preanal bien definida que articula anteriormente con dos placas ovaladas ubicadas a nivel del origen de las pélvicas. Ojos laterales, no visibles en una vista ventral. Orbita ósea sin muesca postorbital. La región bucal posee características conservadoras. Barbilla maxilar no alcanza el borde del labio inferior. Entre la punta del hocico y el borde del labio superior la superficie es desnuda. Labio superior estrecho. Labio inferior desarrollado. Borde de los labios superior e inferior liso. Superficie expuesta de los labios superior e inferior cubierta con papilas. Interior de la cavidad bucal sin ornamentaciones. Dientes evidentes, presentes, y de igual forma y tamaño en ambas mandíbulas. Premaxilar

con 23-26 dientes. Dentario con 20-23 dientes. La especie posee tallas pequeñas, no pasa los 70 mm de longitud total. Los ejemplares depositados en el MBUCV fueron capturado en la cuenca del río Cuyuní y concuerdan con lo indicado en la descripción original realizada por Boeseman (1974). El género *Hypoptopoma* ha sido revisado recientemente y en él se incluyen 15 especies (Aquino y Schaefer 2010).

IV-2. Análisis filogenético de las especies y géneros de la subfamilia Loricariinae

IV-2A. Análisis morfológico de los caracteres

Antes de comenzar con el análisis de los caracteres y con el análisis filogenético se debe destacar y enfatizar que el trabajo se realizó con las especies de la subfamilia Loricariinae, presentes en Venezuela (cuencas del río Orinoco y del Lago de Maracaibo), a las cuales se añadieron especies que habitan en la cuenca del río Amazonas y de la cuenca del río Paraná-Paraguay-La Plata. Adicional a los géneros monoespecíficos analizados, se incorporaron especies de casi todos los géneros nominales. Por razones de disponibilidad de ejemplares, no pudieron ser analizados todos los géneros incluidos en la subfamilia Loricariinae, al igual que no se analizaron todas las especies incluidas en cada uno de los géneros. El análisis está basado sobre un grupo de especies que permiten establecer hipótesis de relaciones filogenéticas de una adecuada representación de los géneros (22 de 31) presentes en la subfamilia Loricariinae.

Los caracteres utilizados en el análisis filogenético están basados en el análisis del sistema óseo (cráneo, esqueleto axial y apendicular), rama preopérculo mandibular de la línea lateral cefálica y de la morfología externa de cada una de las especies indicadas. Casi todos los caracteres osteológicos utilizados en este trabajo fueron evaluados con anterioridad por diversos autores (Armbruster 2004, de Carvalho Paixao y Toledo-Piza 2009, Rapp Py-Daniel 1997, Schaefer 1987, 1991 y 1997, entre otros). Pero en el análisis efectuado se realizó una reevaluación de dichos caracteres sin tomar en consideración lo indicado por los autores señalados. Las especies incluidas en el análisis de caracteres son las siguientes. Especies del grupo de referencia (outgroup), grupo primario: Subfamilia Hypoptopomatinae, *Parotocinclus eppleyi*, *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis acutirostra*, *Niobichthys ferrarisi*, *Hypoptopoma guianense* e *Hypoptopoma machadoi* y de la subfamilia Hypostominae, la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus*. Grupo de referencia secundario: *Pareiorhaphis steindachneri* (subfamilia Neoplecostominae), *Lithogenes wahari* (subfamilia Lithogeninae) y *Astroblepus phelpsi* (familia Astroblepidae). Las especies a ser analizadas (ingroup) en orden alfabético son las siguientes: *Acestridium dichromum*, *A. martini*, *Acestridium* sp., *Apistoloricaria laani*, *Aposturisoma myriodon*, *Crossoloricaria variegata*, *C. venezuelae*, *Dasylicaria filamentosa*, *Dentectus barbarmatus*, *Farlowella venezuelensis*, *F. curtirostra*, *Farlowella* sp., *Furcodontichthys novaesi*, *Harttia merevari*, *H. platystoma*, *H. surinamensis*,

Hemiodontichthys acipenserinus, *Lamontichthys llanero*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria* grupo *cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, *Paraloricaria vetula*, *Planiloricaria cryptodon*, *Proloricaria* sp., *Pseudohemiodon* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria caracasensis*, *Rineloricaria* sp. *Spatuloricaria lagoichthys*, *Spatuloricaria* sp., *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni*. A continuación se detallan cada uno de los elementos osteológicos y de la morfología externa analizados, y la valoración de su condición o estado en las especies analizadas.

NEUROCRANEO

Mesetmoides

En las especies de la familia Loricariidae el mesetmoides es un hueso impar que se ubica en el extremo anterior del cráneo, en vista dorsal o ventral su forma se aproxima a la punta de una lanza o de flecha, con el extremo anterior redondeado y a veces truncado. Generalmente, carece de cornuas en su extremo anterior, típicas de muchas especies de Siluriformes. En su superficie ventral y generalmente en el extremo anterior, se observa una estructura llamativa denominada disco mesetmoidal. El disco mesetmoidal es una proyección de forma redondeada, con el borde distal engrosado. El disco mesetmoidal es responsable, en buena parte, de la independencia en la movilidad que muestran los premaxilares. Entre las especies analizadas de la familia Loricariidae la forma general del mesetmoides, en particular su región anterior, es muy variable.

Carácter 1. Forma de la región anterior del mesetmoides.

Entre las especies del grupo de referencia se tienen las siguientes variaciones. En una vista dorsal, la región anterior del mesetmoides de *Parotocinclus eppleyi* muestra una reducción de su ancho de forma suave hasta terminar en una punta estrecha de contorno redondeado. En las especies *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis acutirostra*, *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense* e *Hypostomus* grupo *plecostomus* la situación es similar, pero antes de llegar al extremo anterior, el mesetmoides se ensancha y culmina con el borde anterior recto o casi recto (truncado). En *Otocinclus vittatus* el borde anterior posee una hendidura o muesca central que da la apariencia de un borde anterior bifurcado. En *Niobichthys ferrarisi* y *Pareiorhaphis steindachneri* la región anterior del mesetmoides tiene forma de ojiva, el ensanchamiento del extremo anterior es menos evidente y el contorno es redondeado. En

estas dos especies la superficie dorsal del extremo anterior está socavada. En las especies *Lithogenes wahari* y *Astroblepus phelpsi* se observa un patrón similar al descrito para las especies *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis acutirostra* e *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense* e *Hypostomus* grupo *plecostomus* se tomara dicha condición como ancestral (estado 0). Los estados observados en *Parotocinclus eppleyi*, *Niobichthys ferrarisi* y *Pareiorhaphis steindachneri* son considerados de avance para dichas especies, pero son codificados como indeterminado “?” para evitar errores de agrupamiento. En una vista dorsal, en las especies incluidas en el género *Acestridium* la región anterior del mesetmoides termina en punta aguzada, es puntiagudo. Adicionalmente, posee proyecciones laminares dirigidas dorsal, ventral y lateralmente. En un corte transversal, la región anterior del mesetmoides tiene forma aproximada de “cruz” o de signo aditivo “+”. Esta forma de la región anterior del mesetmoides puede considerarse como una sinapomorfía (estado 1) para las especies del género *Acestridium*, y representa una autapomorfía para el género. Las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* muestran, en una vista dorsal, la región anterior del mesetmoides alargada o proyectada visiblemente, con sus bordes laterales paralelos o casi paralelos (no hay disminución o aumento evidente del ancho de la región anterior del mesetmoides), en *Aposturisoma* el extremo anterior se ensancha levemente. La punta anterior del mesetmoides culmina de forma truncada o ligeramente redondeada. Esta forma se considera como derivada (estado 2). En el resto de las especies del grupo Harttiini, la especie *Harttia surinamensis* posee la región anterior del mesetmoides similar a *Niobichthys ferrarisi* (estado ?). Mientras que en *Harttia platystoma*, *H. merevari* y *Lamontichthys llanero* la forma de la región anterior del mesetmoides es similar a lo indicado para las especies del grupo del grupo de referencia, su borde culmina truncado (estado 0). En *Harttia platystoma* el borde anterior es más ancho. A pesar de la variabilidad observada en estas especies se considera que la forma del mesetmoides está cercana a la condición ancestral (estado 0). Entre las especies del grupo Loricariini, las especies *Apistoloricaria laani laani*, *Crossoloricaria variegata*, *C. venezuelae*, L4, L6, y *Pseudohemiodon* sp. tienen un hocico alargado o proyectado, su extremo anterior es ancho, similar a una paleta. Esta forma se considera como derivada (estado 3). En las especies *Limatulichthys griseus* *Loricariichthys brunneus* y *Rineloricaria* spp. el borde anterior del mesetmoides es ancho y posee forma de cornuas o algo similar. Esta

forma es característica de muchos Siluroidei pero no se ha observado en otras especies de la familia Loricariidae. Para estas especies el carácter se considera como derivado (estado 4). En las especies *Dentectus barbarmatus* y *Planiloricaria cryptodon* región anterior del mesetmoides, en una vista dorsal, no es alargada o proyecta de forma evidente, pero su borde anterior se ensancha apreciablemente culminando en un borde truncado (estado 5). En las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Loricaria cataphracta*, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Spatuloricaria lagoichthys* y *Spatuloricaria* sp. la región anterior del mesetmoides se estrecha de forma evidente para culminar en una punta redondeada o truncada. Para estas especies el carácter se considera como derivado (estado 6). Las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus* y L1 poseen una región anterior del mesetmoides particular y cada una será codificada con un valor exclusivo (estados 7, 8 y 9 respectivamente). En la especie L3 el extremo anterior estaba destruido y no pudo codificarse la condición del carácter (estado ?) La figura 60 presenta una muestra de la variabilidad observada en la región anterior del mesetmoides.

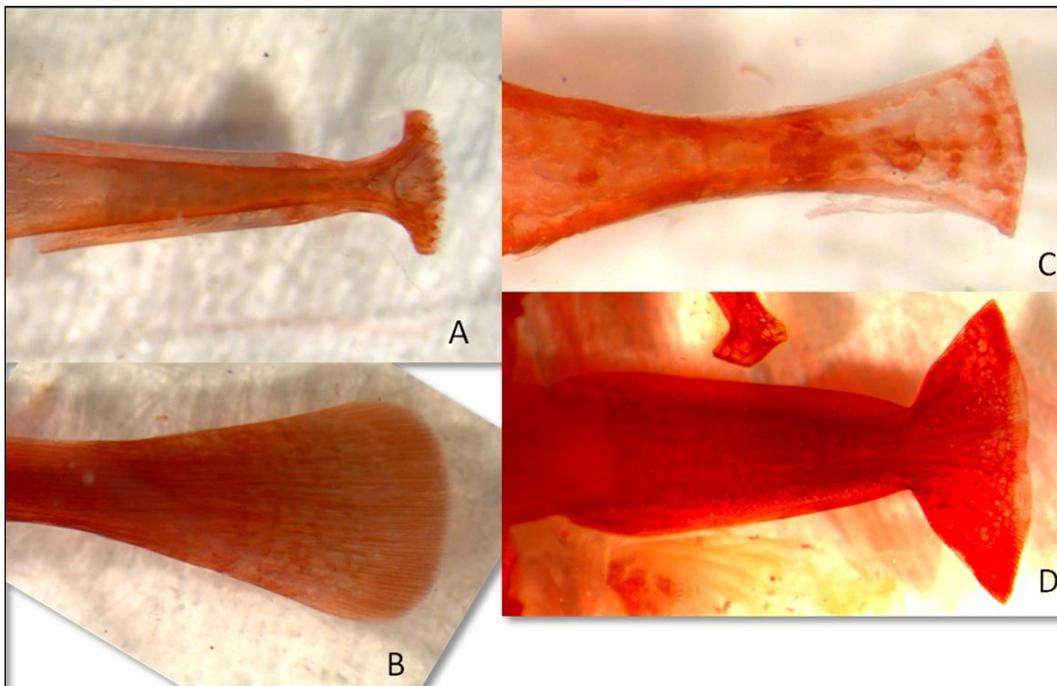


Figura 60. Mesetmoides, vista dorsal de la región anterior. A) *Harttia platystoma*. B) Género y especie nueva “L6”. C) *Hypoptopoma guianense*. D) *Planiloricaria cryptodon*.

Carácter 2. Forma del disco mesetmoidal.

Entre las especies del grupo de referencia, el disco mesetmoidal es muy evidente y su forma redondeada es muy similar en todas ellas. El borde del disco mesetmoidal está engrosado y es continuo. No presenta modificación alguna (estado 0), excepto en *Oxyropsis acutirostra* donde se observa un crecimiento laminar anterior evidente (estado 1). En las especies agrupadas en los géneros *Acestridium* la condición es similar a la observada en el grupo de referencia (estado 0). En las especies del género *Farlowella*, *Aposturisoma*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* hay una variante en la forma del disco mesetmoidal. Esta variante se expresa como una discontinuidad en el contorno anterior del disco mesetmoidal. En la base del borde anterior se presenta una muesca (ligera o evidente) que rompe con la continuidad del contorno. Adicionalmente (por delante de la muesca) hay una proyección laminar que decrece anteriormente. Esta condición es considerada derivada (estado 1). El resto de las especies del grupo Harttiini (especies de los géneros *Harttia*, *Lamontichthys*) tienen un disco mesetmoidal similar al grupo de referencia (estado 0). En los Loricariinae, el disco mesetmoidal tienen las formas siguientes: *Dasyloricaria filamentosa*, *Proloricaria* sp. y *Spatuloricaria* spp. una forma cercana al ancestro pero modificada, el disco y su borde están menos desarrollados (estado 2). Las especies del género *Rineloricaria* y *Limatulichthys griseus* tienen un disco mesetmoidal transformado en una lámina muy alargada, pero es sólo una lámina delgada (estado 3). Las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Loricariichthys brunneus*, L3, L4, L6 *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. poseen una lámina muy delgada, corta y pequeña (estado 4). Las especies *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Paraloricaria vetula* y *Pseudoloricaria laeviuscula*, solo presentan una ligera proyección en el extremo anterior de la superficie ventral del mesetmoides (estado 5). La reducción en el tamaño de la lámina en la cual se ha transformado el disco mesetmoidal es paulatina. Los cambios observados entre las especies del grupo Loricariini pueden interpretarse como una serie de transformación. Pero, los estados observados en el carácter serán considerados no ordenados. La figura 61 muestra la variabilidad de formas observadas en el disco mesetomoidal.

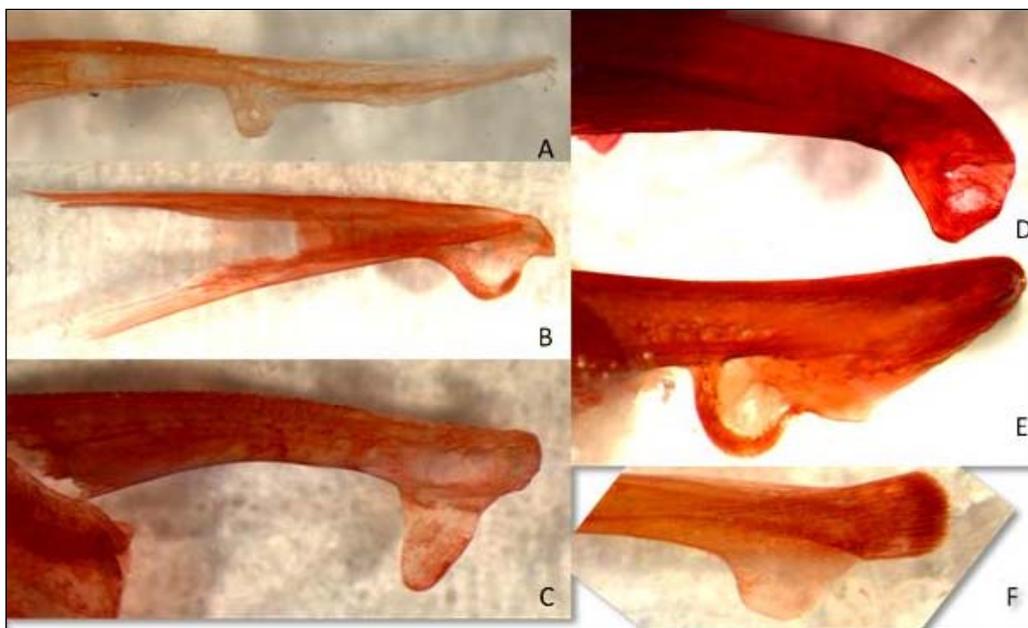


Figura 61. Mesetmoides, vista lateral de la región anterior, mostrando el disco mesetmoidal. A) *Acestridium* sp. B) *Lamontichthys llanero*. C) *Rineloricaria caracasensis*. D) *Dasylicaria filamentosa*. E) *Sturisomatichthys leightoni*. F) *Crossoloricaria venezuelae*.

Carácter 3. Ubicación del disco mesetmoidal.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el disco mesetmoidal se ubica justo en el extremo anterior y ventral del mesetmoides. En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae, *Parotocinclus eppleyi* y *Otocinclus vittatus* muestran un disco mesetmoidal ubicado en el borde anterior y ventral de mesetmoides o desplazado posteriormente de forma muy ligera, casi imperceptible. En *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense*, *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* el desplazamiento hacia la región posterior es mas evidente, y en *O. acutirostra* el desplazamiento es mayor. En *Pareiorhaphis steindachneri* el disco mesetmoidal está ligeramente por detrás del extremo anterior y ventral del mesetmoides. En *Lithogenes wahari* el disco mesetmoidal está ubicado en el extremo anterior y ventral del mesetmoides. Con base a este resultado se considera que el disco mesetmoidal ubicado en el extremo anterior y ventral del mesetmoides es la condición ancestral (estado 0). Existe una alta variabilidad en la magnitud del desplazamiento hacia la región posterior del disco mesetmoidal. Adicionalmente, valorar los diferentes desplazamientos se complica pues también existe un crecimiento o proyección anterior del mesetmoides. Valuar las diferentes

condiciones con múltiples valores diferentes tiene una gran dosis de subjetividad. Para evitar la incorporación de valores subjetivos. Solo se tomaron en consideración dos condiciones. La ancestral (sin desplazamiento) y una de avance (con desplazamiento posterior). Las especies del género *Acestridium* poseen el disco mesetmoidal alejado posteriormente del extremo anterior del mesetmoides (estado 1). Las especies del género *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* tienen el disco mesetmoidal alejado del extremo anterior y ventral del mesetmoides (estado 1). Las especies del género *Harttia* muestran un disco mesetmoidal desplazado hacia la región posterior (estado 1). En la especie *Lamontichthys llanero* el disco mesetmoidal se ubica en el borde (estado 0). Entre los Loricariini, las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. poseen el disco en el borde anterior y ventral del mesetmoides (estado 0). Las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L3 L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el disco mesetmoidal está desplazado (estado 1) (Fig. 61).

Carácter 4. Región posterior del mesetmoides.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus*, en una vista dorsal de la región posterior del mesetmoides se observa que lámina es más estrecha y el borde posterior y ventral del mesetmoides es visible. La lámina dorso posterior articula con los frontales por sobreposición y el borde posterior y ventral del mesetmoides queda libre y no articula con los etmoides laterales. En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae, *Niobichthys ferrarisi*, *Otocinclus vittatus* y *Parotocinclus eppleyi* tienen un patrón similar al indicado. En la especie *Hypoptopoma machadoi* el patrón es similar al indicado en *Hypostomus* grupo *plecostomus*, sin embargo es necesario resaltar que la lámina dorso posterior es muy ancha que la observada en las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae señaladas anteriormente. La condición de la lámina dorso posterior en *H. machadoi* es mas similar a las dos especies siguientes. En *Hypoptopoma guianense* y *Oxyropsis acutirostra* en una vista dorsal la lámina dorsal que se proyecta posteriormente es más ancha que el borde posterior y ventral del mesetmoides. En otras palabras la lámina dorsal oculta el borde posterior y ventral del

mesetmoides, en una vista dorsal (estado 1). En *Pareiorhaphis steindachneri* la lámina dorso posterior es del mismo ancho que el borde posterior y ventral del mesetmoides (la lámina oculta el borde posterior y ventral). En *Lithogenes wahari* la lámina dorso posterior es más estrecha que el borde posterior y ventral del mesetmoides. Con base a este resultado se considera que una lámina dorso posterior estrecha que permita ver el borde ventral y posterior del mesetmoides es la condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* la lámina dorso posterior es ancha y oculta el borde ventral del mesetmoides (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon* y las del género *Farlowella* la lámina dorso posterior es más ancha que el borde posterior y ventral (estado 1). En las especies del grupo Harttiini la lámina dorso posterior es estrecha, en *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* es ligeramente más estrecha (estado 0). En el grupo Loricariini, las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dasylicaria filamentosa*, *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L2, L3, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudohemiodon* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. la lámina que articula con los frontales es estrecha y permite observar el borde ventral y posterior del mesetmoides (estado 0). En los géneros L4 y L6 la lámina es del mismo ancho que el borde posterior y ventral. En este caso la condición es diferente a lo indicado para otras especies. En estas dos especies la lámina dorso posterior y el borde ventral y posterior se estrecha proporcionalmente. En el caso de las otras especie lo que ocurre en un incremento sustancial del ancho de la lámina dorso posterior. Por ello, la condición para las especies L4 y L6 es codificada de forma distinta (estado 2).

Etmoides laterales

En las especies de la familia Loricariidae, los etmoides laterales son huesos pares ubicados detrás del mesetmoides y delante de las orbitas. En su extremo anterior y lateral externo poseen un cóndilo para la articulación con los palatinos. La región posterior de los etmoides laterales articula internamente con el orbitosfenoides y externamente puede o no contribuir con la órbita ósea. En la región ventral, articulan con el metapterigoides, la forma de esta articulación es variable entre las especies analizadas. En los etmoides laterales se encuentra el encapsulamiento de las narinas. La forma del encapsulamiento es variable. En *Lithogenes*

wahari se observa un socavamiento de la superficie dorsal en el extremo anterior. En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae el encapsulamiento es muy grande proporcionalmente y se encuentra abierto lateral y anteriormente. En el resto de las especies se observa un socavamiento en la superficie dorsal, ubicado en la región posterior.

Carácter 5. Forma del etmoides lateral.

En una vista dorsal, la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* posee un etmoides lateral de forma rectangular alargada en su eje longitudinal. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae, el etmoides lateral mantiene una forma rectangular alargada en el sentido de su eje longitudinal. En la especie *Pareiorhaphis steindachneri* el etmoides lateral tiene forma rectangular alargada. *Lithogenes wahari* tiene un etmoides lateral rectangular alargado en su eje longitudinal. Tomando en consideración lo observado, un etmoides lateral de forma rectangular, alargado en el sentido de su eje es considerado como en la condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* la forma del etmoides lateral es rectangular alargada (estado 0), excepto en *A. martini* donde se aprecia una forma casi cuadrada. Probablemente, este hecho está ligado al crecimiento llamativo del encapsulamiento de la narina, para esta especie el carácter será codificado como indeterminado (estado ?). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella* y las especies del grupo Harttiini el etmoides lateral tiene forma rectangular alargada, en una vista dorsal (estado 0). En el grupo Loricariini, las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula* y *Spatuloricaria* spp. tienen un etmoides lateral rectangular alargado en sentido del eje longitudinal (estado 0). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp., en una vista dorsal, hay un acortamiento evidente del eje longitudinal del etmoides lateral y tiende a tener una forma cuadrada. Este acortamiento se evidencia por la posición que ocupa el encapsulamiento de la narina el cual se ubica cerca o en el borde anterior del hueso (estado 1). La figura 62 muestra la variación observada en los etmoides laterales.

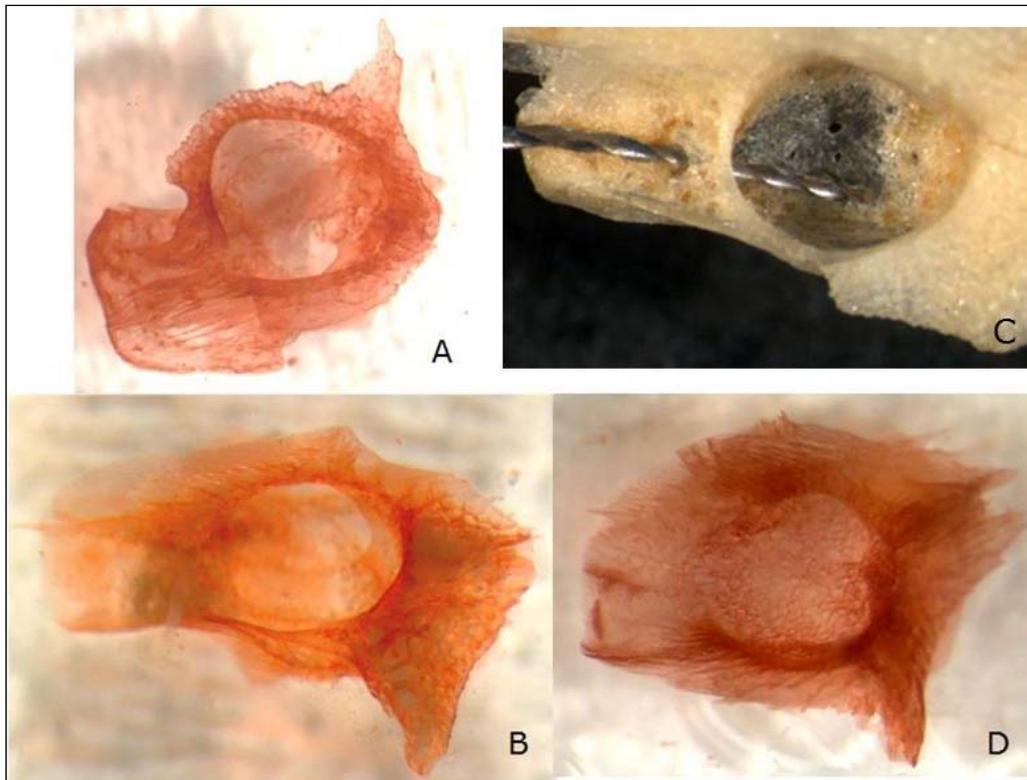


Figura 62. Etmoides lateral, vista dorsal. A) *Farlowella venezuelensis*. B) *Harttia platystoma*. C) Género y especie nueva “L2”. D) *Crossoloricaria venezuelae*.

Carácter 6. Presencia de una proyección en el borde posterior externo del etmoides lateral.

En la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus*, en una vista dorsal del etmoides lateral se observa a nivel del borde posterior una proyección lateral externa, orientada de forma oblicua posteriormente. Esta proyección culmina en punta. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae, el etmoides lateral en su borde posterior muestra una proyección lateral muy desarrollada, que está orientada perpendicular al eje longitudinal. Esta proyección ha sido denominada proceso anterorbital. En la especie *Pareiorhaphis steindachneri* se observa una ligera proyección en el borde posterior del etmoides lateral, orientada perpendicularmente al eje longitudinal. *Lithogenes wahari* no posee proyección en el borde posterior del etmoides lateral. Tomando en consideración lo observado la presencia de una proyección desarrollada en el borde posterior, orientada perpendicular o de forma oblicua al eje longitudinal del hueso es considerada la condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* la proyección anterorbital reduce su longitud, aunque se observa fácilmente en una vista dorsal, excepto en *A. martini* donde el crecimiento del

encapsulamiento de la narina determina que es necesario observarla en una vista ventral (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella* y las especies del grupo Harttiini la proyección reduce aun mas su tamaño pero se observa fácilmente en una vista dorsal (estado 2). En el grupo Loricariini, las especies *Loricaria cataphracta*, L1 y L2 no tienen o es poco evidente la proyección lateral en el borde posterior del etmoides lateral (estado 4). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Dasylicaria filamentosa*, *Dentectus barbarmatus*, *Crossoloricaria* spp., *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, L3, L4, L6, *Paraloricaria vetula*, *Planiloricaria cryptodon*, *Proloricaria* sp., *Pseudohemiodon* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. la proyección lateral del borde posterior ya es muy corta pero se mantiene evidente y perpendicular al eje longitudinal (estado 3). La figura 63 muestra el etmoides lateral de *Hypoptopoma guianense* donde se observa un gran desarrollo de la proyección en el borde posterior externo del etmoides lateral.



Figura 63. Etmoides lateral, vista dorsal mostrando el proceso posterior lateral y externo (anterorbital) en la especie *Hypoptopoma guianense*.

Carácter 7. Encapsulamiento de la narina.

En una vista dorsal del etmoides lateral de *Hypostomus* grupo *plecostomus* es evidente el encapsulamiento de la narina, la cual está ubicada cerca o a nivel del borde posterior del hueso. La capsula está rodeada por paredes que llegan hasta la superficie dorsal del hueso, excepto por un ligero canal que se abre en la pared anterior y continua hasta llegar al cóndilo

de articulación con el palatino (estado 2). En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae el encapsulamiento de la narina es parcial. No poseen pared anterior y la pared lateral externa está ausente o poco desarrollada. En *Pareiorhaphis steindachneri* se observa que falta la pared anterior y la lateral externa no está desarrollada completamente. En *Lithogenes wahari*, el encapsulamiento de la narina es total, pero la ubicación es distinta (adossada al borde anterior del etmoides lateral). Basado en lo observado en las especies de *Pareiorhaphis steindachneri* y de la subfamilia Hypoptopomatinae se considera que un encapsulamiento parcial en la condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, el encapsulamiento muestra un mayor desarrollo inclusive la pared anterior está parcialmente desarrollada (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon* y del género *Farlowella* el encapsulamiento es completo y el canal anterior es muy estrecho, casi es un túnel (estado 3). Una condición similar a la indicada se observa en las especies *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* del grupo Harttiini (estado 3). Mientras que en las especies *Lamontichthys llanero* y las del género *Harttia* el encapsulamiento es completo, muy similar a lo observado en la especie de *Hypostomus* grupo *plecostomus*, con el canal anterior ancho (estado 2). En todas las especies del grupo Loricariini, el encapsulamiento de la narina es total. En las especies del grupo Loricariini, las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., y *Spatuloricaria* spp. poseen una condición similar a lo indicado para *Hypostomus* grupo *plecostomus* (estado 2). Las especies L1 y del género *Rineloricaria* también poseen una condición similar a lo indicado para *Hypostomus* grupo *plecostomus*, pero en el borde anterior el encapsulamiento de la narina destaca el crecimiento de una ligera proyección que va desde la pared lateral externa hacia la región proximal (estado 4). En *Loricaria cataphracta* y L2 el encapsulamiento está cerrado anteriormente, pero se observa un pasaje o “foramen” que comunica el interior del encapsulamiento de la narina con la región anterior (estado 5). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L4 y L6 el encapsulamiento es similar a lo observado en *Hypostomus* grupo *plecostomus*, pero el canal sobre la pared anterior es estrecho o muy estrecho. Adicionalmente, en estas especies y las que siguen a continuación tienen un etmoides lateral de forma diferente (casi cuadrado) y en ellas se observa que el encapsulamiento de la narina está desplazado anteriormente, es decir la porción anterior del mesetmoides está reducida. En

la especie *Hemiodontichthys acipenserinus* el encapsulamiento se ubica justo en el borde anterior del mesetmoides, al lado del cóndilo de articulación con el palatino. Estas observaciones permiten sugerir que si bien la condición observada en estas especies es similar a la indicada anteriormente para otras especies del grupo Loricariini no es apropiado utilizar el mismo valor. En estas especies la condición se considera de avance y está codificada como estado 6. En las especies de los géneros *Crossoloricaria*, L3, y *Pseudohemiodon* se observa una condición similar a la indicada para las especies L1 y del género *Rineloricaria*, (el encapsulamiento está abierto anteriormente pero se observa una ligera proyección que va desde la pared lateral externa hacia la región proximal). Nuevamente en este caso aplica una codificación distinta por lo antes expuesto (estado 7). Finalmente, en las especies *Dentectus barbarmatus* y *Planiloricaria cryptodon* el encapsulamiento está totalmente cerrado anteriormente pero nuevamente hay un pasaje o foramen evidente (estado 8). La figura 62 muestra la variabilidad observada en el encapsulamiento de la narina.

Carácter 8. Lámina de articulación entre el etmoides lateral y el metapterigoides.

En la superficie ventral del etmoides lateral puede hallarse una proyección laminar corta o simplemente una lámina poco ancha que recorre total o parcialmente el hueso en sentido antero posterior. El borde ventral de esta lámina articula con el metapterigoides. Entre las especies del grupo de referencia se encuentran condiciones variables en cuanto a la presencia o ausencia de esta lámina y al grado de su desarrollo. Las especies *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense*, *Otocinclus vittatus* y *Oxyropsis acutirostra* no presentan lámina o su desarrollo es muy ligero, prácticamente imperceptible. En *Niobichthys ferrarisi* y *Parotocinclus eppleyi* se observa una lámina con un recorrido antero ventral completo. En *Hypostomus* grupo *plecostomus*, la lámina es evidente hacia la región posterior pero no se observa en la región anterior, esta condición es similar a la observada en *Pareiorhaphis steindachneri*. En la especie *Lithogenes wahari* se observa una lámina evidente y su recorrido antero posterior ocupa aproximadamente desde la mitad del hueso hacia la región posterior, proyectándose al orbitosfenoides. Tomando en consideración lo observado se propone que la condición presencia de una lámina que recorre la región posterior del hueso corresponde al estado ancestral (estado 0). Dicha condición se observa en *Hypostomus* grupo *plecostomus* y en

Pareiorhaphis steindachneri. La condición, ausencia total o desarrollo muy ligero, prácticamente imperceptible, de la lámina observada en las especies de *Hypoptopoma* spp., *Otocinclus vittatus* y *Oxyropsis acutirostra* se considera derivada para ese grupo (estado 1). En las especies *Niobichthys ferrarisi* y *Parotocinclus eppleyi* la condición observada también se considera de avance (estado 2). Las condiciones de avance reportadas no constituyen una serie de transformación, por ello se analizan como condiciones no ordenadas. En las especies del género *Acestridium* se observa una lámina evidente que recorre casi toda la extensión longitudinal ventral del hueso (estado 2). En las especies *Aposturisoma myriodon* y del género *Farlowella* la condición es similar a lo descrito para las especies del género *Acestridium* (estado 2). En las especies de los géneros *Lamontichthys*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* el desarrollo anterior de la lámina es ligero pero perceptible, y recorre casi toda la superficie ventral del hueso (estado 2), mientras que en las especies del género *Harttia*, lo observado es más similar el estado ancestral (estado 0). En todas las especies del grupo Loricariini, la lámina es evidente y recorre casi toda o toda la superficie ventral del etmoides lateral (estado 2). En las especies *Proloricaria* sp. y L1 se observa un recorrido más corto de la quilla. Finalmente, en L1 la quilla posee un desarrollo vertical poco evidente. La figura 64 muestra dos condiciones observadas en la lámina de articulación con el metapterigoides.

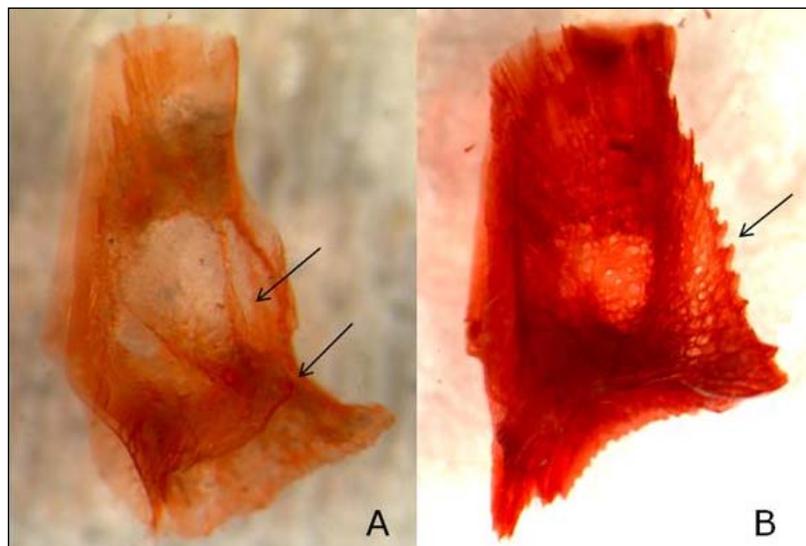


Figura 64. Etmoides lateral, vista ventral mostrando la lámina de articulación con el metapterigoides (flecha anterior) y el cóndilo de articulación cuando existe (flecha posterior). A) *Harttia platystoma*. B) *Pseudoloricaria laeviuscula*.

Carácter 9. Borde de la lámina de articulación entre el etmoides lateral y el metapterigoides (borde liso vs borde aserrado).

Independientemente de la cantidad de recorrido y grado de desarrollo de la lámina ventral de articulación del etmoides lateral, en todas las especies del grupo de referencia el borde ventral es liso (excepto donde no existe quilla) (estado 0). En las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon*, *Harttia*, *Lamontichthys*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* el borde distal de la quilla es liso (estado 0). En todas las especies del grupo Loricariini se observa que el borde de articulación de la quilla es dentado o aserrado (Fig. 64). Esta condición es considerada de avance (estado 1).

Carácter 10. Orientación de la lámina de articulación entre el etmoides lateral y el metapterigoides (perpendicular vs oblicua o paralela).

En todas las especies del grupo de referencia donde se observa la lámina ventral de articulación la orientación de la quilla es perpendicular al eje o al plano longitudinal del hueso. Esta condición o estado es considerada ancestral (estado 0). En las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella*, *Aposturisoma*, *Harttia*, *Lamontichthys*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* la orientación de la quilla es perpendicular (estado 0). En L1 y *Spatuloricaria* spp. la orientación de la quilla es perpendicular (estado 0). En las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, L2, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp, *Pseudoloricaria laeviuscula*, y *Rineloricaria* spp la orientación de la quilla es ligeramente oblicua (estado 1). Finalmente, en las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria variegata* y *C. venezuelae*, *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. la orientación de la quilla es casi paralela a la superficie ventral del etmoides lateral (estado 2).

Carácter 11. Cóndilo de articulación entre el etmoides lateral y el metapterigoides.

En el grupo de referencia, las especies *Hypostomus*, grupo *plecostomus*, *Pareiorhaphis steindachneri* y *Parotocinclus eppleyi* poseen un cóndilo o faceta de articulación que se encuentra al final de la lámina ventral de articulación (extremo posterior) (estado 0). En *Parotocinclus eppleyi* es pequeño y difícil de detectar. Este cóndilo articula con su

contraparte en el borde dorsal y posterior del metapterigoides. Casi siempre existe una continuidad entre el cóndilo y la quilla de articulación. Las especies de los géneros *Niobichthys*, *Hypoptopoma*, *Otocinclus* y *Oxyropsis* no poseen cóndilo (estado 1). En las especies del género *Acestridium* el cóndilo es pequeño, pero está presente en todas (es detectable) (estado 0). En las especies de *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon* y del grupo Harttiini, el cóndilo es fácilmente detectable (estado 0). En las especies del género *Harttia* la orientación del cóndilo es diferente (trasversal) a lo observado en el resto de las especies (longitudinal). En las especies del grupo Loricariini el cóndilo está ausente en todas las especies (estado 1) (Fig. 64). En *Apistoloricaria laani*, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. se observa un engrosamiento de la parte posterior de la lámina ventral de articulación con el metapterigoides, pero no constituye un cóndilo.

Carácter 12. Foramen posterior del etmoides lateral.

En la superficie o lado posterior externo (área expuesta) del etmoides lateral se observa un foramen, cerca del borde latero ventral interno, cerca de la articulación con el orbitosfenoides y dorsal o cerca del cóndilo de articulación con el metapterigoides. En las especies del grupo de referencia este foramen está presente, a veces es muy pequeño y puede pasar inadvertido. En la especie *Hypoptopoma machadoi* el foramen está ausente (estado ?). En *Otocinclus vittatus* y *Niobichthys ferrarisi* el foramen se detecta con relativa facilidad y se abre en la superficie posteroventral de la capsula nasal (estado 0). En *Parotocinclus eppleyi*, *Hypoptopoma guianense* y *Oxyropsis acutirostra* el foramen se observa fácilmente, pero se abre al interior de la bóveda craneana, justo en el borde posterior y ventral del gran foramen del nervio olfatorio (estado 1). En *Hypostomus* grupo *plecostomus*, el foramen es pequeño y puede pasar inadvertido, se abre al interior de la bóveda craneana (estado 1). En *Pareiorhaphis steindachneri* el foramen es visible y se abre en la capsula nasal. Este carácter no está presente o no fue posible observarlo en *Astroblepus phelpsi* y en *Lithogenes wahari*. La subfamilia *Pareiorhaphis steindachneri* está considerada como más cercana al ancestro de la familia Loricariidae por ello la condición observada en *Pareiorhaphis steindachneri*, presencia del foramen que se abre al encapsulamiento nasal es considerada la condición ancestral (estado 0). En las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon* y las especies agrupadas en los Harttiini el foramen se observa fácilmente, pero en

todas ellas se abre en la base de la pared externa del gran foramen del nervio olfatorio (estado 1). En las especies del grupo Loricariini el foramen es muy llamativo por su tamaño y adicionalmente está desplazado hacia la región (interna) (Fig. 65). Probablemente por el movimiento lateral de la lámina de articulación con el metapterigoides. Esta condición se considera como derivada (estado 2). En las especie *Furcodontichthys novaesi novaesi*, *Limatulichthys griseus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* se observa un desarrollo extraordinario del foramen (prácticamente en *P. laeviuscula* es un agujero en el etmoides lateral). Esta condición es considerada diferente y es valorada como una estado distinto (estado 3).

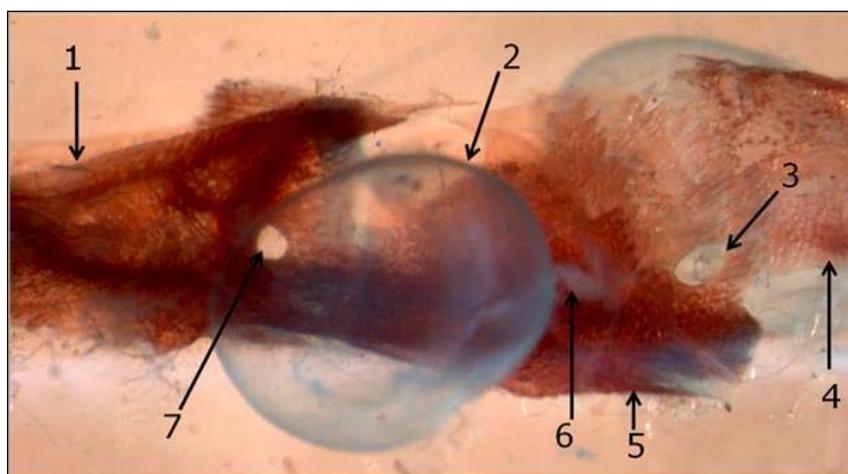


Figura 65. Región anterior del neurocráneo de *Paraloricaria vetula*, vista lateral externa. 1) Etmoides lateral. 2) Globo ocular. 3) Foramen para el nervio óptico. 4) Pterosfenoides. 5) Orbitosfenoides, 6) Pedicelo óptico. 7) Foramen posterior del etmoides lateral.

Vomer

El vomer es un hueso impar que se encuentra anteriormente a la superficie ventral del mesetmoides y posteriormente al parasfenoides y ligeramente con los etmoides laterales. En una vista dorsal o ventral presenta forma de punta de lanza o flecha en su región anterior y la posterior es aguzada, finalizando en una o dos puntas. No se observaron diferencias significativas entre las especies del grupo de referencia y las especies en análisis. En algunos casos se observaron diferencias consideradas como cambios particulares de algunas especies (autapomorfías), no se hallaron patrones que pudieran indicar alguna relación entre especies o grupos de especies.

Orbitosfenoides

En las especies de la familia Loricariidae, el orbitosfenoides es un hueso impar que se ubica por detrás de los etmoides laterales y debajo de los frontales. En una vista ventral del orbitosfenoides se observa una excavación o canal que recorre antero posteriormente todo el hueso, en ella articula el parasfenoides. El orbitosfenoides contribuye a formar parte del piso y lados anteriores de la bóveda craneana. En una vista lateral tiene forma de “L”, pero el lado perpendicular o dorso ventral es ancho o bien desarrollado anteroposteriormente. En una vista frontal o posterior, tiene forma de “U”. El borde posterior la laminas laterales articulan dorsalmente con el pterosfenoides y ventralmente constituye el borde anterior del gran foramen por donde emergen los nervios óptico y trigeminofacial. En algunas especies del grupo Loricariini hay un cambio llamativo en este aspecto.

Carácter 13. Forma de la superficie ventral del orbitosfenoides.

En los grupos de referencia los bordes anterior y posterior de la superficie ventral del orbitosfenoides no muestran cambios llamativos. Generalmente, el borde anterior es quebrado, no recto, tiene forma de techo a dos aguas, sin ornamentaciones evidentes. Mientras que el borde posterior es recto con o sin una muesca central que puede ser acentuada o ligera. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* la muesca central del borde posterior está ausente. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae y en *Pareiorhaphis steindachneri* la muesca central del borde posterior está presente y es evidente. En *Parotocinclus eppleyi* el borde anterior del orbitosfenoides es casi recto no inclinado y presenta unas ligeras proyecciones en los extremos anterolaterales. Los bordes laterales de la superficie ventral son rectos y casi paralelos, sin constricción media. Con base a lo observado en los grupos de referencia, se considera ancestral la condición observada en las especies de Hypoptopomatinae y *Pareiorhaphis steindachneri* (estado 0). La ausencia de muesca central en el borde posterior del orbitosfenoides de la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* es considerada un carácter de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella*, *Lamontichthys* llanero, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* la condición observada es muy similar a la ancestral

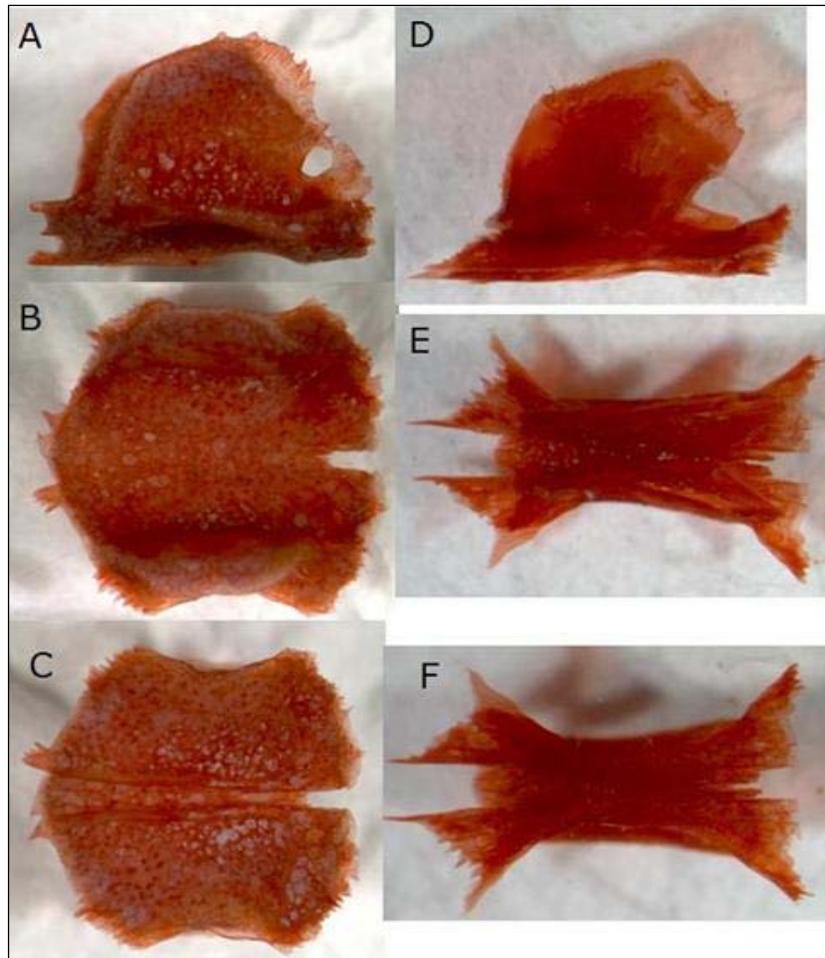


Figura 66. Orbitosfenoides de *Loricaria cataphracta* (A, B, C) y *Pseudoloricaria laeviuscula* (D, E, F). Vista lateral (A y D), Vista dorsal (B y E). Vista ventral (C y F).

(estado 0). En las especies incluidas en el género *Harttia* lo observado es muy similar al resto de las especies del grupo Harttiini pero hay una ligera proyección lateral externa en el borde anterior del orbitosfenoides (estado 2). En las especies del grupo Loricariini, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. muestran un borde anterior y posterior de la superficie ventral del orbitosfenoides similar a la condición ancestral (estado 0) (Fig. 66). Las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Loricariichthys brunneus*, *Paraloricaria vetula* y *Proloricaria* sp. tienen en el borde anterior unas proyecciones centrales llamativas pero el ancho del borde anterior se mantiene similar a los grupos de referencia (estado 3). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L3, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. las

proyecciones centrales se hacen llamativas, y casi todo el borde muestra algún tipo de ornamentación. Adicionalmente se observa un acortamiento del eje longitudinal y un alargamiento del eje transversal del orbitosfenoides (estado 4). En *Planiloricaria cryptodon* el borde anterior es prácticamente recto y no inclinado tipo techo a dos aguas. Finalmente, en las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus*, L4, L6 y *Pseudoloricaria laeviuscula* las proyecciones centrales y laterales del borde anterior están desarrolladas o no (Fig. 66). Pero en estas especies se observa una reducción muy marcada del eje transversal (ancho) del orbitosfenoides, especialmente en *Pseudoloricaria laeviuscula* (estado 5).

Carácter 14. Forámenes en la superficie ventral del orbitosfenoides.

En las especies del grupo de referencia (subfamilias Hypoptopomatinae y *Pareiorhaphis steindachneri* e *Hypostomus* grupo *plecostomus*) no se observan forámenes cerca del borde posterior del orbitosfenoides (estado 0). En las especies del género *Acestridium* se observa una condición similar a la observada para los grupos de referencia (estado 0). En una vista ventral del neurocráneo de las especies *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella*, las del grupo Harttiini, en *Dasylicaria filamentosa*, *Proloricaria* sp. y en L2 se observan dos forámenes que se ubican en la articulación entre el orbitosfenoides y el parasfenoides. Al desarticular los huesos se aprecia que los forámenes se observan sólo cuando dichos huesos están articulados. No están incluidos en el orbitosfenoides. En estas especies se observa que el borde posterior del orbitosfenoides presente un par de muescas ubicadas cerca del borde lateral externo. Estas muescas son cerradas por pequeñas proyecciones laterales del parasfenoides. Esta condición se considera derivada (estado 1). En el resto de las especies del grupo Loricariini (excepto en *Dasylicaria filamentosa*, *Proloricaria* sp. y en L2 que poseen la condición descrita anteriormente) se observan las siguientes condiciones: A) Los pequeños forámenes se encuentra totalmente incluidos cerca del borde posterior del orbitosfenoides. Esta condición se presenta en las especies: *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Loricaria cataphracta*, L1, L3, L4, L6, *Paraloricaria vetula*, *Planiloricaria cryptodon*, *Pseudohemiodon* sp., *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. (Fig. 67). En algunas especies resulta difícil ubicarlos ya que abren lateralmente. Se considera que la ubicación de los forámenes en la superficie ventral del orbitosfenoides constituye una segunda etapa del carácter (estado 2). B) No hay evidencia de los forámenes o de las muescas

en el borde posterior del orbitosfenoides. Esta condición está presente en *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* (estado 0). En *Loricariichthys brunneus* se observaron los pequeños forámenes por delante de las proyecciones laterales del parasfenoides, pero en este caso es el proótico el que completa la formación de los forámenes. Hay una proyección del proótico hacia la región anterior.

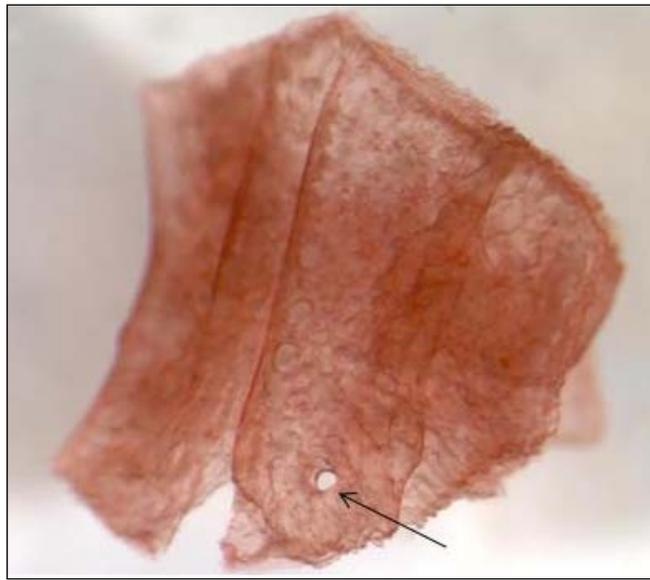


Figura 67. Vista ventral oblicua del orbitosfenoides de *Rinoloricaria caracasensis*. La flecha indica el foramen de la superficie ventral.

Carácter 15. Desarrollo longitudinal de las láminas laterales del orbitosfenoides.

El orbitosfenoides posee un par de proyecciones laminares perpendiculares a superficie ventral del hueso. Estas láminas se desarrollan hacia la superficie dorsal. Generalmente, en la superficie lateral externa de estas láminas se adhiere el pedúnculo del globo ocular. La profundidad o altura de las láminas y su longitud anteroposterior es variable, a veces cuando el cráneo está totalmente articulado no se observan externamente. Cada lámina articula anteriormente con el etmoides lateral, dorsalmente con el frontal y posteriormente con el pterosfenoides. El borde posterior de las laminas del orbitosfenoides junto al borde ventral de pterosfenoides y el borde anterior y dorsal del proótico conforman el gran foramen por donde emergen porciones del nervio trigeminofacial y óptico. En otros casos el orbitosfenoides

queda excluido de dicho foramen por el pterofenoides. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* las láminas laterales recorren toda la longitud (antero posterior) del orbitofenoides, su altura o profundidad es reducida relativamente. En una vista lateral del cráneo las láminas son poco o nada visibles, quedan ocultas por la articulación con el frontal, principalmente. En la especie de *Hypostomus* grupo *plecostomus* utilizada como grupo de referencia el orbitofenoides no participa en el foramen de los nervios óptico y trigeminofacial. Analizando esta situación en especies de la subfamilia Hypostominae (ahora incluidas en el género *Hypostomus*) se observó que la condición es variable. En algunas (*Hypostomus* sentido estricto) el orbitofenoides no participa o lo hace muy ligeramente en la constitución del foramen nervios trigeminofacial y óptico. En otras especies el orbitofenoides participa de forma evidente del foramen. Las comparaciones fueron efectuadas con ejemplares adultos pues en ejemplares juveniles las paredes laterales del orbitofenoides no están totalmente desarrolladas y por ende el orbitofenoides sí participa en el foramen. Lo observado en la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* en cuanto a la participación del orbitofenoides en el foramen es una condición de avance particular para este grupo de referencia. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae las láminas laterales del orbitofenoides recorren la mitad o algo más de la longitud anteroposterior del hueso y su participación en el foramen nervios trigeminofacial y óptico es evidente. En *Pareiorhaphis steindachneri* las paredes laterales ocupan casi toda la longitud de hueso, pero dejan un pequeño espacio libre posteriormente. En esta especie el orbitofenoides forma parte del foramen. Una condición similar a la descrita fue observada en la especie *Lithogenes wahari*. Basados en estas observaciones una lámina lateral desarrollada en el eje longitudinal (alcanza más de la mitad de la longitud del hueso) es considerada como ancestral (estado 0). En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae el recorrido longitudinal limitado que tienen las láminas laterales se considera una condición de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las incluidas en el grupo Harttiini las láminas pueden estar más desarrolladas tanto en alto como en largo, pero en líneas generales las variaciones son muy ligeras y el patrón del recorrido longitudinal es similar a las especies de Hypoptopomatinae (estado 1), excepto *Sturisoma tenuirostre* que posee una condición ancestral (estado 0). Entre los Loricariini, casi todas las especies muestran láminas laterales con una longitud superior a la mitad de la longitud del hueso, esta

condición es considerada como ancestral (estado 0) (Fig. 66), excepto en las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus*, *Pseudoloricaria laeviuscula* (Fig. 66), donde el patrón observado es más cercano a lo indicado para las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae (estado1).

Carácter 16. Socavamiento o concavidad en la base de las láminas laterales (vista lateral externa).

En las especies del grupo de referencia las láminas laterales del orbitosfenoides se originan ligeramente retiradas del borde del orbitosfenoides dejando libre una especie de repisa, el desplazamiento ocurre en el extremo anterior de la base, el extremo posterior de la base tiende a orientarse hacia el extremo lateral externo, de tal forma que la concavidad o repisa se aprecia en la región anterior. En muchos casos este desfase en el origen de las láminas se aprecia como un socavamiento o concavidad en la base de las láminas laterales del orbitosfenoides. Esta condición está presente en las especies del grupo de referencia, *Hypostomus* grupo *plecostomus*, *Pareiorhaphis steindachneri* y en la subfamilia Hypoptopomatinae, excepto en *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense*, *Otocinclus vittatus* y *Oxyropsis acutirostra* donde las laminas se originan en el borde lateral externo del hueso (estado 1). En *H. machadoi* hay una concavidad justo en la base de la lámina. En *Niobichthys ferrarisi* y *Parotocinclus eppleyi* la condición es ancestral, pero es difícil detectarla en *Parotocinclus eppleyi*. Con base en lo observado, la condición de origen de la base de las láminas laterales desplazado hacia la región proximal (interna) es considerada ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* las láminas se originan justo en el borde (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella* y las especies del grupo Harttiini las láminas están desplazadas del borde lateral del orbitosfenoides (estado 0). En *Sturisoma tenuirostre* se observa una excavación o concavidad lateral externa muy evidente en las láminas del orbitosfenoides (estado 1). En el caso de las especies del grupo Loricariini ambos extremos de la base de las láminas dorsales del orbitosfenoides tienden a desplazarse hacia la región proximal del hueso, de tal forma que la repisa o concavidad recorre toda la longitud del hueso. En *Dasylicaria filamentosa*, *Rineloricaria* spp y *Spatuloricaria* spp. la condición observada es muy similar a la ancestral, solo hay un ligero desplazamiento del borde anterior de la base de la lámina (estado 0). En *Apistoloricaria*

laani, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L2, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon*, *Pseudohemiodon* sp. y *Pseudoloricaria laeviuscula* toda la base se desplaza, pero el desplazamiento es muy ligero y muestran una ligera repisa o concavidad (estado 2). La especie *Loricariichthys brunneus* muestra en la superficie externa de las láminas laterales un socavamiento o concavidad evidente, similar al observado en *Sturisoma tenuirostre*. En las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Paraloricaria vetula* y *Proloricaria* sp. el desplazamiento es más evidente y la repisa o concavidad también los es (estado 3).

Carácter 17. Foramen para el nervio óptico en el orbitosfenoides.

En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae las láminas laterales muestran un socavamiento o muesca llamativa cerca de sus bases pero no se observa foramen alguno en las láminas. *Otocinclus vittatus* tiene en la superficie externa de las láminas una especie de “foramen” que no alcanza la superficie interna. En las especies *Hypostomus* grupo *plecostomus* y en *Pareiorhaphis steindachneri* no se observa la presencia de un foramen en las laminas laterales del orbitosfenoides. La ausencia de foramen en la lámina lateral del orbitosfenoides es considerada como ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las incluidas en el grupo Harttiini no poseen foramen en las laminas laterales del orbitosfenoides (estado 0). Entre los Loricariini, las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* no poseen foramen (estado 0) (Fig. 66). En *Dasyloricaria filamentosa*, *Loricariichthys brunneus*, *Proloricaria* sp. y *Spatuloricaria* spp. en el borde posterior de la lámina lateral, cerca de la base, se observa una muesca redondeada abierta posteriormente, (estado 1). En *Dasyloricaria filamentosa* una proyección del pterosfenoides dirigida ventralmente, casi cierra el foramen posteriormente. En *Loricaria cataphracta*, L2 y *Paraloricaria vetula* el foramen está total o casi totalmente formado, pero se ubica en el borde posterior y a veces el pterosfenoides contribuye ligeramente a formar el borde posterior del foramen (estado 2) (Figs. 65 y 66). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L1, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon*, *Pseudohemiodon* sp. y *Rineloricaria* spp. se observa un foramen para el nervio óptico totalmente formado y alejado del borde posterior de las láminas (estado

3). En *Planiloricaria cryptodon* el foramen es extremadamente pequeño, muy difícil de observar

Parasfenoides

Hueso impar, ubicado ventralmente en el neurocráneo. La forma de su región anterior recuerda una astilla de madera. En una vista ventral o dorsal la región posterior es redondeada u ovalada con extensiones laterales anteriores. Articula con el vómer anteriormente, a continuación se estrecha y recorre ventralmente los etmoides laterales (articulación) y el orbitosfenoides, y articula de forma digitiforme con los proóticos lateralmente y con el basioccipital posteriormente. Entre las especies analizadas no se aprecian cambios llamativos de este hueso o patrones particulares de especies o grupos de especies. Hay cambios que probablemente pueden ser utilizados como autapomorfías.

Pterosfenoides

Hueso par de forma casi rectangular en una vista lateral. Se encuentra por debajo de los frontales con los cuales articula dorsalmente y entre el orbitosfenoides, articulación anterior y los proótico, articulación posterior. Su borde ventral constituye el borde dorsal del gran foramen donde emergen los nervios trigeminofacial y óptico. Este elemento óseo no muestra diferencias o patrones particulares entre las especies analizadas. La diferencia más notoria que se observa es el espesor del hueso, en *Hypostomus plecostomus* y en *Pareiorhaphis steindachneri* el hueso tiene un espesor grueso, mientras que en el resto de las especies analizadas el espesor es delgado. Casi siempre el borde ventral del pterosfenoides posee una curvatura llamativa o veces más acentuada y otra particularidad de algunas especies son proyecciones óseas que contactan el orbitosfenoides o el proótico.

Proótico

Huesos par que forma gran parte del piso de la bóveda craneana posterior. En una vista ventral su forma es aproximadamente redondeada. Visto lateralmente el proótico es prácticamente plano o laminar. Pero en la superficie interna muestran una proyección dorsal llamativa que culmina en punta aguda. Esta proyección articula con el pterosfenoides y esfenótico. El borde anterior de esta proyección del proótico y parte del pterosfenoides forma

el borde posterior del gran foramen por donde emergen los nervios trigeminofacial y óptico. Los proóticos articulan anteriormente con el orbitosfenoides y el pterosfenoides. Lateral y externamente articulan con el esfenótico y el pteroticosupracleitrum (pterótico). Posteriormente articulan con el exoccipital, basioccipital y parasfenoides. Cerca del borde anterior y visible externamente se observan unas foráminas o anillos óseos, por donde pasan secciones del nervio trigeminofacial. Estas foráminas muestran alguna variación o pueden faltar totalmente.

Carácter 18. Foráminas cerca del borde anterior.

En las especies del grupo de referencia, las especies *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis acutirostra*, *Niobichthys ferrarisi*, *Hypoptopoma guianense* e *Hypoptopoma machadoi* se observa la presencia de una forámina. En las dos últimas especies la forámina está particularmente reducida, al menos en uno de los proóticos. En *Parotocinclus eppleyi* no hay evidencias de foráminas (estado 1). En la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* las foráminas se muestran como especie de anillos o aros (entre 1 y 3) de láminas delgadas, ubicados en el borde antero lateral del proótico. Porciones del nervio trigeminofacial pasan a través de las foráminas. De acuerdo a lo observado la presencia de foráminas es considerada una condición ancestral (estado 0). En las tres especies del género *Acestridium* se observa la presencia de una o dos foráminas (estado 0). En las especies de *Farlowella* y *Aposturisoma myriodon* se observa una forámina cuyo borde anterior puede estar parcialmente cerrado, hay una estrecha lámina de hueso que a veces alcanza, pero otras no el borde anterior del proótico (estado 0). En las especies del grupo Harttiini analizados hay una sola forámina que puede estar parcialmente abierta anteriormente (en *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni*) o cerrada. Las especies del género *Harttia* y *Lamontichthys* muestran foráminas más desarrolladas (estado 0). Entre las especies del grupo Loricariini no se observan las foráminas del proótico (Fig. 68) (estado 1), excepto en el género L1 donde se observa una forámina cerrada anteriormente (Fig. 68) (estado 0).



Figura 68. Proótico, vista ventral. A) *Loricaria cataphracta*. B) Género y especie nueva “L1”.

Basioccipital

El basioccipital es un hueso impar, ubicado en la región posterior y ventral del neurocráneo. Es un hueso delgado (muy poco profundo) de apariencia laminar. Forma el piso del *foramen magnum*. En una vista dorsal o ventral tiene forma de pentágono. La región posterior del basioccipital (base del pentágono) articula con el encapsulamiento de la vejiga de gas. La región anterior (el ápice del pentágono) presenta proyecciones alargadas anteriores que articulan de forma digitiforme con el parasfenoides. Lateralmente articula con los exoccipitales y los proóticos. De cada vértice posterior emerge una proyección laminar orientada lateralmente. Estas proyecciones laminares laterales poseen su mayor ancho (profundidad) en sentido dorso ventral. El borde externo de las proyecciones articula con el pteroticosupracleitrum. Estas proyecciones laminares laterales han sido denominadas ligamento osificado de Baudelot. Nuestro análisis no detectó distorsiones en la homogeneidad o la continuidad entre los laminas y la masa central del hueso basioccipital, por ello denominamos estas lámina como procesos alados del basioccipital.

Carácter 19. Ausencia de procesos laminares laterales.

En todas las especies del grupo de referencia (*Hypostomus* grupo *plecostomus*, *Hypoptopoma guianense*, *H. machadoi*, *Niobichthys ferrarisi*, *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis acutirostra* y

Parotocinclus eppleyi.) se observan los procesos alados laterales desarrollados del basioccipital. Estos procesos articulan con el pteroticosupracleitrum (pterótico). Esta condición se considera un estado ancestral (estado 0). En las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon*, *Harttia*, *Lamontichthys*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* los procesos alados están bien desarrollados como en el grupo de referencia (estado 0). En las especies del grupo Loricariini los procesos laminares laterales están ausentes, excepto en *Loricariichthys brunneus* y *Hemiodontichthys acipenserinus* donde son visibles (Fig. 69), pero en estas especies dichos procesos tienen poca profundidad. Esta situación determina que la articulación lateral del basioccipital con el pterótico es compartida. En estas especies el exoccipital participa en dicha articulación (estado 1). En el resto de las especies del grupo Loricariini el basioccipital carece de los procesos laminares laterales (Fig. 69) y no articula con el pterótico, en ellas solo el exoccipital participa en esta articulación (estado 2).

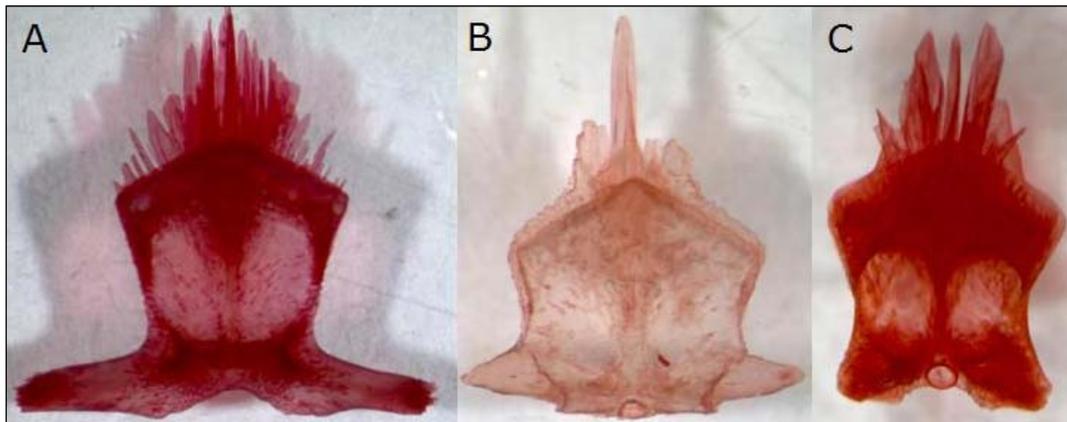


Figura 69. Basioccipital, vista dorsal. A) *Loricariichthys brunneus*. B) *Rineloricaria caracasensis*. C) *Planiloricaria cryptodon*.

Carácter 20. Desarrollo de procesos laminares ventrales.

En las especies *Apistoloricaria laani*, *Planiloricaria cryptodon*, *Pseudohemiodon* sp. basioccipital muestra un crecimiento llamativo hacia la región ventral que simula los procesos alados, pero estas proyecciones tienen una orientación netamente perpendicular (hacia la región ventral). El borde externo de esta lámina articula exclusivamente con el exoccipital. Esta condición es exclusiva de estas tres especies (estado 1). En otras especies

hay ligeras proyecciones que no se observan de forma evidente y por ello no fueron consideradas como un cambio en la condición del carácter.

Exoccipital

El hueso exoccipital se encuentra en la región posterior del cráneo, justo por delante del aparato de Weber y del encapsulamiento óseo de la vejiga de gas. En una vista lateral generalmente, tiene forma de "L". Una lámina (lámina dorsal) está desarrollada en sentido dorsal y articula con el epioccipital y el supraoccipital. La otra lámina (lámina anterior) está orientada en sentido anterior (posteriormente articula con el encapsulamiento de la vejiga de gas y anteriormente con el proótico). El borde interno de las láminas dorsales forman los laterales del *foramen magnum*. La lámina anterior articula con el pteroticosupracleitrum por su borde externo y el borde interno articula con el basioccipital. En vista frontal, la lámina dorsal, presenta una forma aproximadamente triangular o de trapecio con el borde dorsal estrecho, sus bordes interno y externo son irregulares. La lámina anterior, en vista dorsal tiene forma cuadrada y posee dos forámenes.

Carácter 21. Desarrollo de una lámina ventral en el exoccipital.

En todas las especies del grupo de referencia el exoccipital tiene forma aproximada de "L", en una vista lateral (estado 0). Las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella*, *Aposturisoma*, *Harttia*, *Lamontichthys*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* conservan la forma propuesta como ancestral (estado 0). Entre las especies del grupo Loricariini se observa el desarrollo de una lámina ósea orientada ventralmente. Esta lámina posee diferentes estados de desarrollo e impide la articulación entre el basioccipital y el pteroticosupracleitrum (pterótico), excepto en *Loricariichthys brunneus* donde el basioccipital entre en contacto muy ligeramente con el pterótico. En las especies del grupo Loricariini, el exoccipital tiene forma de "T" ladeada, en vista lateral. Esta condición es considerada de avance, pero el grado de desarrollo de la lámina ventral no es homogéneo. En las especies *Crossoloricaria* spp., *Dasylicaria filamentosa*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L2, L3, L4, L6, *Loricariichthys brunneus*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula* y *Spatuloricaria* spp. el desarrollo de la lámina es leve o muy leve (Fig. 70) (estado 1). El crecimiento de la lámina se hace más evidente hacia el borde distal. En las especies *Dentectus barbarmatus*,

Furcodontichthys novaesi, L1, *Limatulichthys griseus*, *Paraloricaria vetula* y *Rineloricaria* spp. la lámina ventral se muestra más desarrollada (estado 2) y su forma tiende a ser triangular con un tamaño (longitud) similar entre los lados del triángulo (la base se ubica en la unión de la lámina ventral con la lámina anterior). Finalmente, las especies *Apistoloricaria laani*, *Loricaria cataphracta*, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. muestran un gran desarrollo de la lámina ventral (Fig. 70) (estado 3).

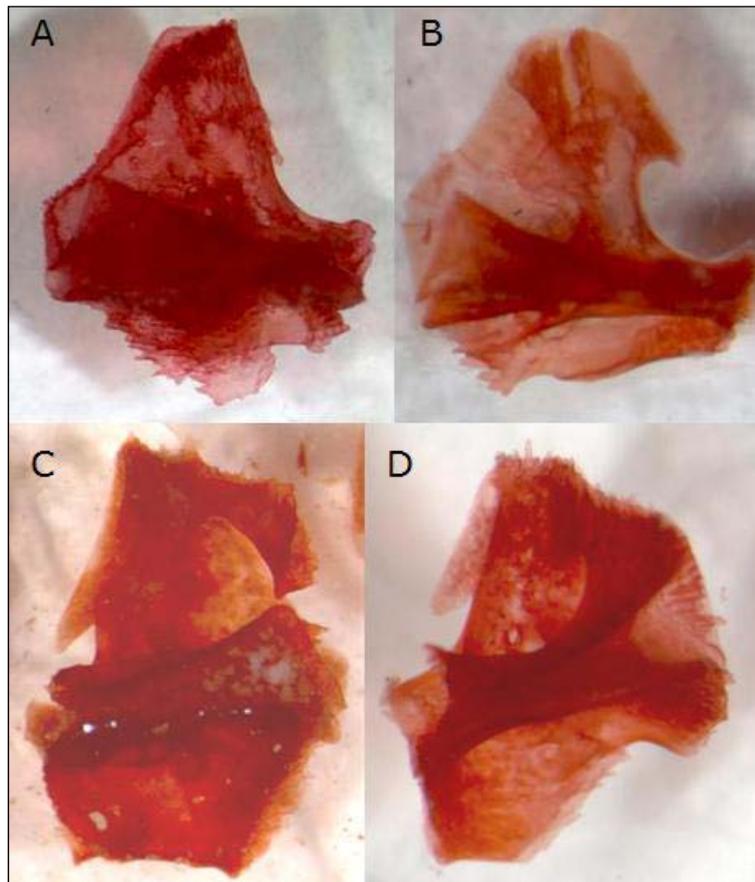


Figura 70. Exoccipital, vista frontal. A) *Dasyloricaria filamentosa*. B) *Pseudoloricaria laeviuscula*. C) *Loricaria cataphracta*. D) *Planiloricaria cryptodon*.

Carácter 22. Forma del desarrollo de la lámina ventral (borde interno o externo).

La lámina ventral del exoccipital es exclusiva de las especies incluidas en el grupo Loricariini. En dichas especies la lámina ventral tiene una forma triangular o trapezoidal. Esta forma no es homogénea entre las especies. Se pueden señalar dos condiciones. Las especies *Crossoloricaria* spp., *Dasyloricaria filamentosa*, *Dentectus barbarmatus*,

Furcodontichthys novaesi, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L1, L2, L3, L4, L6, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. muestran una lámina casi triangular (Fig. 70), donde los bordes interno y externo muestran un desarrollo similar (estado 1). Las especies *Apistoloricaria laani*, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. muestran el lado interno casi perpendicular (Fig. 70) (estado 2). Para el resto de las especies incluidas en el análisis la condición es considerada indeterminada (estado ?).

Carácter 23. Formación de un anillo interno en el exoccipital.

En las especies pertenecientes al grupo de referencia no se observan proyecciones significativas en las láminas dorsal y anterior del exoccipital. En la especie *Parotocinclus eppleyi* se observa una ligera proyección dorsal en el extremo anterior lateral externo de la lámina anterior. La ausencia de o ligeras proyecciones en las láminas anterior y dorsal se consideran una condición ancestral (estado 0). En las especies de *Acestridium* se observa algo similar a lo indicado para *Parotocinclus eppleyi* (estado 0). En especies de la subfamilia Loricariinae se observa la presencia de proyecciones en las superficies internas de las láminas dorsal y anterior. Estas proyecciones se desarrollan y a veces se unen y forman un anillo. El anillo se ubica cerca del borde lateral externo de ambas láminas y cubre parcialmente uno de los canales semicirculares. En las especies del género *Farlowella* y en *Aposturisoma myriodon* la lámina dorsal muestra una proyección que se origina en el vértice dorsal interno y se desarrolla con orientación anterior y lateral externa. No se observa proyección alguna de la lámina anterior y no hay formación de anillo (estado 0). En las especies de los géneros *Harttia*, *Lamontichthys*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* se observan proyecciones en las láminas dorsal y anterior, pero no hay anillo (estado 0). En la especie *Sturisoma tenuirostre* se observa que el borde lateral externo del exoccipital, no articula con el epioccipital, sino que articula con un ligero ensanchamiento de la pared anterior del encapsulamiento de la vejiga de gas. Esta condición es única entre los géneros analizados en la subfamilia Loricariinae. En el grupo Loricariini se observaron tres condiciones, una ancestral o muy cercana a ella y dos condiciones derivadas. En las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, L1, L3, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria*

laeviuscula, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. las proyecciones están poco o no desarrolladas, en las láminas dorsal y anterior (Fig. 70) (estado 0). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, L2 y L4, el desarrollo de los procesos, en ambas láminas, son muy evidentes, pero no se tocan para cerrar el anillo (estado 1). La formación del anillo por unión de las proyecciones de las laminas está presente en las especies de los géneros *Crossoloricaria* spp., *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. (Fig. 70) (estado 2). En el grupo Loricariini, ejemplares con cráneos parcialmente articulados se observó que el anillo indicado se puede formar con el concurso de una proyección presente en el supraoccipital.

Epioccipital

Hueso par, ubicado generalmente entre los exoccipitales y el supraoccipital. Su forma es aproximadamente rectangular u ovoide, en vista frontal y espacialmente está orientado en forma diagonal. En los géneros de la subfamilia Loricariinae, excepto en la especie *Sturisoma tenuirostre*, la posición del epioccipital, su forma y las articulaciones, son muy similares a lo señalado para los géneros de la subfamilia Hypoptopomatinae que presentan el epioccipital no expuesto. En *Sturisoma tenuirostre* el borde ventral cambia ligeramente del patrón descrito y está separado del exoccipital, quedando una especie de agujero entre los dos huesos. Este agujero es tapado por la pared anterior del encapsulamiento de la vejiga de gas que en este punto es más gruesa y articula con ambos huesos. En este caso, el encapsulamiento de la vejiga de gas forma parte de la bóveda posterior del cráneo.

Supraoccipital

El supraoccipital es un hueso impar ubicado en el extremo dorso posterior del neurocráneo. En una vista dorsal, su forma es de un polígono de tipo variable, generalmente es un octágono o hexágono. Los ejes principales longitudinal y transversal tienen dimensiones similares, el longitudinal casi siempre es ligeramente mayor. Sus contornos pueden ser angulosos o redondeados. En vista lateral, su forma es laminar anteriormente y posteriormente muestra una lámina tipo quilla con distintos grados de desarrollo sobre su superficie interna. Esta quilla articula con el borde anterior de la espina neural de la vértebra 6 (detrás del Aparato de

Weber). Por delante de la quilla, se observa una lámina tipo muro que articula con el epioccipital, el exoccipital y el Aparato de Weber para cerrar el techo de la bóveda craneana, específicamente parte de la región ótica. Articula anteriormente con los frontales; lateralmente con los esfenótico y los pteroticosupraclitrum; posteriormente articula con las placas óseas predorsales.

Carácter 24. Reducción de la altura o ausencia de la lámina de articulación con la espina neural de la vértebra 6.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* y en *Pareiorhaphis steindachneri* la lámina posterior perpendicular de articulación del supraoccipital con la espina neural de la vértebra 6 está bien desarrollada y muestra un elevado grado de inclinación (estado 0). En *Parotocinclus epleyi* la lámina está desarrollada (estado 0). En *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis acutirostra*, *Niobichthys ferrarisi*, *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense* la lámina está reducida o ausente (estado 1). La reducción o ausencia de la lámina de articulación con la espina neural de la vértebra 6 se considera un estado derivado (estado 1). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon* y del género *Farlowella* la lámina está muy reducida o ausente (estado 1). En las especies incluidas en el grupo Harttiini la lámina está presente y desarrollada (estado 0). Entre las especies del grupo Loricariini, *Dasyloricaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula* y *Spatuloricaria* spp. tiene una lámina desarrollada y con una inclinación marcada (estado 0). Las especies *Apistoloricaria laani* *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon*, *Pseudohemiodon* sp. y *Rineloricaria* spp. muestran una lámina reducida o con una inclinación leve o muy leve (estado 1). La especie L6 tiende a ser más similar al primer grupo de especies de Loricariini.

Carácter 25. Presencia de arcos en el supraoccipital para paso de un canal semicircular.

Hacia la región media o central de la superficie interna del supraoccipital se observa una proyección laminar en forma de “V” invertida. Esta proyección forma la tapa dorsal y posterior del cráneo, adicionalmente, parte de su borde ventral constituye el borde dorsal del

foramen magnum. Cerca del ápice de la proyección se observan dos pequeños forámenes por donde emergen el par de nervios craneales. A nivel de los extremos anteriores de la proyección laminar se observa la presencia de un arco o puente óseo que va desde los extremos de la proyección hasta el borde o perímetro del supraoccipital. Esta condición fue observada en todas las especies analizadas de la subfamilia Loricariinae. El carácter está ausente en las especies analizadas del género *Acestridium* y en las especies del grupo de referencia en la subfamilia Hypoptopomatinae, *Hypostomus* grupo *plecostomus* y en *Pareiorhaphis steindachneri*. Por lo tanto se considera una sinapomorfía para las especies analizadas de la subfamilia Loricariinae analizadas (Fig.71) (estado 1).

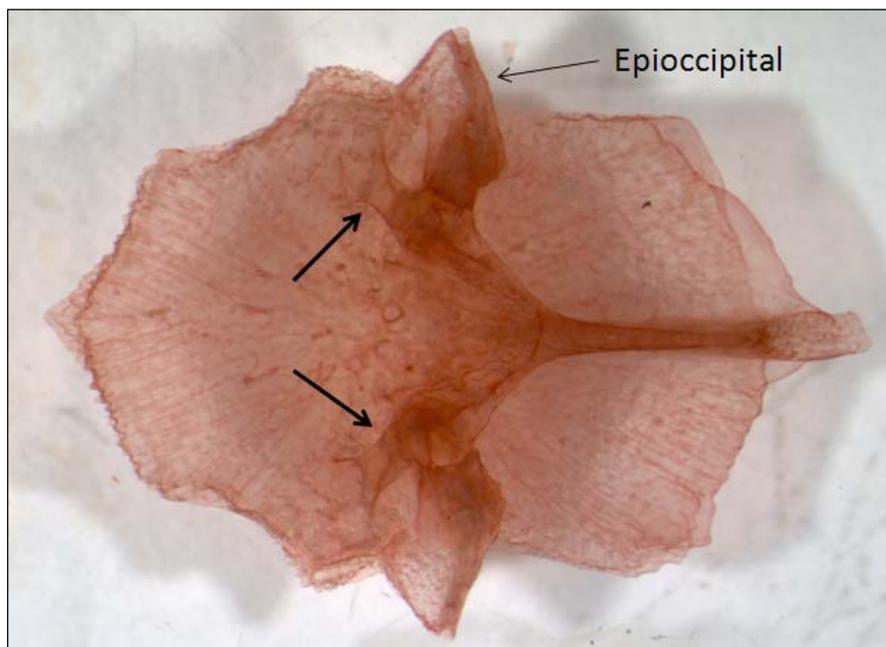


Figura 71. Supraoccipital y epioccipitales de la especie *Rineloricaria caracasensis*. Vista de la superficie interna. Las flechas gruesas señalan el arco por donde pasa uno de los canales semicirculares del oído interno.

Pteroticosupracleitrum

En las especies de la familia Loricariidae los huesos pterótico y supracleitrum se encuentran fusionados formando un complejo denominado pteroticosupracleitrum (en adelante pterótico). Aún en etapas tempranas del desarrollo ontogenético, no hay rastros de sus articulaciones. Este hueso complejo se localiza en la región posterolateral del neurocráneo.

Su forma es variable, pero generalmente recuerda o se acerca a un trapecio. Su superficie externa es lisa o plana homogénea y se observan fácilmente las articulaciones, a veces se observan fenestras que atraviesan el hueso. Dorsalmente articula con el supraoccipital, anteriormente con el esfenótico, con el infraorbital VI y el suprapreopercular, ventralmente con el opercular, la cintura escapular (cleithrum) y con placas óseas dérmicas y posteriormente con placas óseas dérmicas laterales del cuerpo. La superficie interna del hueso es irregular. Presenta un desarrollo o crecimiento en forma de cresta piramidal hacia la región dorsoanterior (casi central). Internamente, el pterótico posee las siguientes articulaciones: En la región anterior articula con el esfenótico, el proótico, el exoccipital y el epioccipital. En la región central interna articula con los procesos alados del basioccipital. En el centro interno del hueso y ventral a la cresta piramidal se encuentra una fosa muy llamativa donde articula el proceso o espina ascendente del cleithrum. La región posterior de la superficie interna articula y cierra o “tapa” el encapsulamiento de la vejiga de gas y parte del Aparato de Weber. En algunas especies, en la articulación triple entre el pterótico, el proótico y el esfenótico se presenta la fosa para la articulación del cóndilo del hiomandibular. Hay una variabilidad en cuanto a la contribución de cada hueso en la faceta de articulación del hiomandibular. Por debajo de la fosa de articulación del hiomandibular, se observa un borde que puede ser dentado o liso, el cual forma parte de una articulación entre el pterótico y el hiomandibular. En algunas especies, el borde anterior del pterótico es ancho y posee una especie de canal, a veces este canal está bien desarrollado y en él se aloja el músculo levator operculi.

Carácter 26. Forma de pteroticosupracleitrum (pterótico).

En las especies del grupo de referencia, en una vista lateral externa, el pterótico tiene forma rectangular, con el eje transversal de mayor magnitud, es decir es alargado en sentido dorso ventral, con los bordes anterior y posterior verticales y casi paralelos entre sí. Entre los Hypoptopomatinae, *Parotocinclus eppleyi* y *Oxyropsis acutirostra* poseen un pterótico alargado en el sentido antero posterior, sin embargo los bordes anterior y posterior son verticales y casi paralelos entre sí. Estas condiciones serán consideradas como el estado ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* el pterótico tiene forma rectangular alargada en el sentido anteroposterior, pero el borde anterior del hueso, en su

región dorsal, muestra un decrecimiento marcado en la inclinación, justo donde articula con el esfenótico. Esta condición es considerada de avance (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon* y las del género *Farlowella*, la situación es similar a lo señalado para las especies del género *Acestridium* (estado 1). En las especies del grupo Harttiini la verticalidad en la zona de articulación con el esfenótico, tienden a ser similar a la condición ancestral (estado 0). En las especies del grupo Loricariini, *Dasylicaria filamentosa*, *Limatulichthys griseus* y *Spatuloricaria* muestran en el borde anterior del pterótico a nivel de la articulación con el esfenótico un decrecimiento de la verticalidad (estado 1). El resto de las especies muestran en el borde anterior del pterótico, a nivel de la articulación con el esfenótico, una reducción marcada de la pendiente, lo cual determina que este sector pasa a tener una posición casi horizontal. Probablemente, este cambio de pendiente o de inclinación está relacionado con el mayor grado de depresión de la región cefálica. A pesar de que existen diferencias ligeras en cuanto al grado de horizontalidad o de inclinación, en todas las especies el cambio fue evaluado con un solo valor (estado 2).

Carácter 27. Borde anterior del pterótico.

En las especies *Hypostomus* grupo *plecostomus* y *Pareiorhaphis steindachneri*, en una vista frontal, el borde anterior del pterótico es ancho o grueso, principalmente en una porción que va desde su borde dorsal hasta la región media (área de articulación con el esfenótico). En *Hypostomus plecostomus* esta sección del borde anterior muestra una excavación o canal donde se aloja el músculo levator operculi. A nivel del canal, se puede observar la presencia de dos láminas una externa y una interna. En la lámina interna se encuentra, dorsalmente, una buena parte de la fosa de articulación del hiomandibular. En la misma lámina interna pero ligeramente ventral a la fosa se observa un borde dentado que también forma parte de la articulación con el hiomandibular. Al avanzar hacia la región ventral, ambas láminas desaparecen pero el borde se mantiene ancho hasta finalizar delgado en el ángulo anterior y ventral del pterótico. Entre los Hypoptopomatinae, *Niobichthys ferrarisi*, *Parotocinclus eppleyi*, *Otocinclus vittatus* y *Oxyropsis acutirostra* muestran un borde anterior similar a lo observado en *Hypostomus* grupo *plecostomus* y *Pareiorhaphis steindachneri*. En estas especies una parte de la fosa de articulación del hiomandibular se encuentra adosada a la superficie interna del pterótico, pero no se observa la presencia de dos láminas y tampoco la

formación de un canal. Las especies del género *Hypoptopoma* tienen un borde anterior del pterótico delgado y no participa en la fosa de articulación del hiomandibular. En todas las especies de Hypoptopomatinae el borde del pterótico se estrecha ventralmente y culmina en una delgada lámina. Con base a lo observado se considera que un borde anterior del pterótico grueso es ancestral (estado 0). En las especies del género *Hypoptopoma* la condición se considera de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium* el borde anterior del pterótico es delgado y la fosa de articulación del hiomandibular queda excluida del pterótico. Esta condición es considerada derivada (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella* y las incluidas en el grupo Harttiini el borde anterior del pterótico es estrecho y la fosa de articulación está compuesta por los huesos pterótico, esfenótico y proótico (estado 1). En todas las especies del grupo Loricariini el borde anterior del pterótico es estrecho, la fosa de articulación está conformada principalmente por el proótico y el esfenótico (estado 1). Pero en las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el borde (externo) del pterótico posee proyecciones tipo digitiforme (delgada, alargada y puntiaguda) evidentes que articulan con el hiomandibular. Esta condición es considerada de avance para este grupo de especies (estado 2). En las especies del grupo de referencia (*Hypostomus* grupo *plecostomus*) es el borde interno (lámina interna) el que posee las proyecciones tipo digitiformes, la condición observada en el grupo de especies de Loricariini es distinta.

Esfenótico

El esfenótico es un hueso par, ubicado lateralmente en el neurocráneo. Generalmente, contribuye con el borde dorsal y el borde posterior de la órbita. Articula con el pterótico posteriormente, con el supraoccipital y el frontal dorsalmente y anteriormente con el frontal y una placa ósea que ha sido denominada supraorbital. Su forma es trapezoidal alargada en el eje dorso ventral. En el vértice posterolateral, presenta una proyección de tamaño variable por donde corre la rama esfenótico-infraorbital de la línea lateral cefálica.

Carácter 28. Muesca postorbital en el esfenótico.

En todas las especies del grupo de referencia, el borde dorso posterior de la órbita ósea, está incluido en el esfenótico, excepto en *Hypoptopoma machadoi* donde el esfenótico no está incluido en la órbita ósea. Esta condición es particular y por tratarse de una especie del grupo de referencia se menciona a título informativo. La región de la órbita incluida en el esfenótico es redondeada uniforme. No se observa alteración alguna de la circunferencia incluida en dicho hueso. Esta condición es considerada ancestral (estado 0). Las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella*, y las incluidas en el grupo Harttiini muestran un esfenótico sin cambios en este carácter (estado 0). Entre las especies del grupo Loricariini se observaron cuatro patrones. En las especies *Loricaria cataphracta*, L2, *Paraloricaria vetula* y *Proloricaria* sp. la excavación o muesca en el borde dorso posterior del esfenótico es ligera o muy ligera, sólo en ejemplares de gran talla de la especie *Loricaria cataphracta* es relativamente fácil detectar la muesca postorbital. Esta condición se considera de avance (estado 1). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Dentectus barbarmatus*, L4 y L6 la muesca en el borde dorso posterior del esfenótico es muy ligera, pero a diferencia del caso anterior en estas especies el frontal también participa de la muesca postorbital. Por ello, se considera un estado de avance pero diferente al caso anterior (estado 2). En las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, L1, *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. la presencia de una excavación o muesca en el borde dorso posterior del esfenótico es muy evidente (Fig. 72). Este cambio es considerado una condición de avance (estado 3). En las especies *Crossoloricaria* spp., *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, L3 y *Pseudohemiodon* sp. la muesca es muy evidente pero nuevamente el frontal participa con aproximadamente el 50% de la muesca. Esta condición es considerada de avance y diferente al caso anterior (estado 4). En la especie *Planiloricaria cryptodon* el esfenótico no forma parte de la órbita, está excluido por el infraorbital 6. No existe muesca postorbital. Si bien este patrón es similar al observado en *Hypoptopoma machadoi*, se considera que no guarda relación pues la forma del esfenótico es diferente, así como la participación del infraorbital 6. Esta condición se considera una autapomorfía para *Planiloricaria cryptodon*. En la matriz de caracteres se codificó como indeterminado (estado ?).

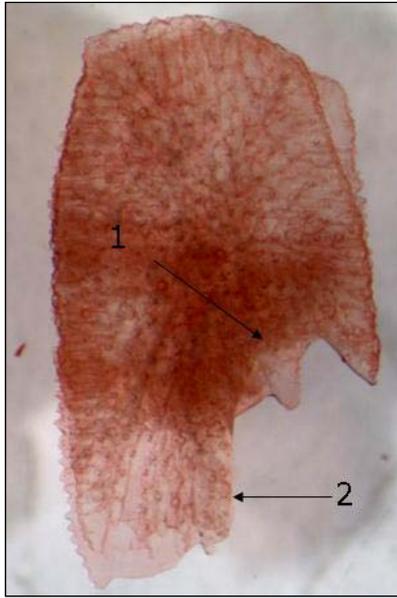


Figura 72. Esfenótico, vista lateral externa. *Rineloricaria caracasensis*. 1). Muesca en el borde orbital del esfenótico. 2) Proyección ventral y posterior (ligeramente visible la rama esfenótica del canal infraorbital de la línea lateral).

Carácter 29. Proyección posterior y ventral del esfenótico (lleva la rama infraorbitaria de la línea lateral).

En las especies *Hypostomus plecostomus*, *Parotocinclus eppleyi* y *Otocinclus vittatus*, el esfenótico muestra una clara proyección, alargada y delgada, de su vértice posteroventral, por donde corre el canal sensorial de la línea lateral. Esta proyección se adosa (articula) al pterótico. En las especies *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense*, *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* carecen de dicha proyección o es muy leve. En la especie *Pareiorhaphis steindachneri*, la proyección del esfenótico está presente y es similar a la indicada para la especie *Hypostomus plecostomus*. Con base a este resultado se propone que la presencia de una proyección en el vértice posterior y ventral del esfenótico se considera ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, y las del género *Farlowella* no se observa la proyección o es muy ligera (estado 1). En las especies incluidas el grupo Harttiini (*Harttia merevari*, *H. platystoma*, *H. surinamensis*, *Lamontichthys llanero*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni*) la proyección está presente en todas (estado 0). Hay cierta variabilidad en la forma de la proyección, en las especies de *Harttia* y en *Sturisomatichthys leightoni* es muy similar al patrón ancestral

(alargada y delgada), en *Sturisoma tenuirostre* es corta y ancha y en *Lamontichthys llanero* es intermedia. En las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Crossoloricaria* spp., *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L2, L3, L4, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula* *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. la proyección es evidente, a veces no es muy alargada y generalmente es gruesa (Fig. 72) (estado 0). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Dentectus barbarmatus*, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. la proyección es insignificante o no existe (estado 1)

Frontal

El frontal es un hueso par que constituye la tapa anterior y media del neurocráneo. Articula en su borde posterior con el supraoccipital, con el esfenótico lateral y posteriormente, con los etmoides laterales anteriormente y con la placa supraorbital lateral y anteriormente. El borde interno de cada frontal articula entre sí y en muchas especies de peces delimitan la o las fontanelas craneanas. Su borde lateral externo participa o no en el borde dorsal de la órbita. Internamente articulan con el orbitosfenoides anteriormente y con el pterosfenoides posteriormente. Es un hueso laminar de forma irregular, con contornos anguloso.

Carácter 30. Participación del frontal en el borde dorsal de la órbita.

En las especies del grupo de referencia, el frontal de *Hypostomus* grupo *plecostomus* está excluido del borde dorsal de la órbita o sólo una pequeña porción del hueso forma parte de ella. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae el frontal forma parte evidente del borde dorsal de la órbita. En la especie *Pareiorhaphis steindachneri*, el frontal forma parte evidente de la órbita. Con base a estas observaciones la condición frontal incluido de forma evidente en la órbita se considera ancestral (estado 0). En todas las especies analizadas la condición observada fue la ancestral, excepto en las especies *Aposturisoma myriodon* y las especies del género *Farlowella*, donde se observó que el frontal está excluido del borde de la órbita o participa con una porción muy pequeña (estado 1). En estas especies el esfenótico y la placa supraorbital se tocan y el frontal prácticamente queda excluido de la órbita; esta característica no fue observada en las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae y en las del grupo Harttiini y Loricariini. Entre las especies del grupo Loricariini,

Loricariichthys brunneus muestra una pequeña porción del frontal en el borde de la órbita, pero es evidente su participación.

ARCOS MANDIBULAR Y SUSPENSORIO

Premaxilar

Entre las especies de la familia Loricariidae la forma de los premaxilares es conservadora. Pero algunas especies o grupos de especies muestran variaciones evidentes. En una vista ventral, o la vista donde son más evidentes los dientes funcionales, los premaxilares tienen forma de cesta o canasta rectangular u ovoide. El lado proximal es más ancho que el distal. El eje mayor está orientado entre los lados externo e interno (son algo más largos que anchos). En el interior de este rectángulo arreglan los dientes funcionales y las series de dientes de reemplazo. En la superficie dorsal (opuesta a los dientes visibles) cerca del lado distal se aprecian proyecciones redondeadas y cóncavas donde se fija la musculatura que mueve los premaxilares. Ambos premaxilares están unidos por una masa de tejido conectivo especializada que les permite una movilidad independiente. Además, la masa de tejido conectivo también une los premaxilares al mesetmoides, casi siempre al disco mesetmoidal.

Carácter 31. Apariencia de los premaxilares.

En la especie del grupo de referencia los premaxilares, a pesar de ser pequeños se aprecian robustos, no frágiles. En las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella* y en el grupo Harttiini los premaxilares mantienen esta apariencia robusta. En las especies agrupadas en el grupo Loricariini la apariencia del premaxilar se presenta frágil, menos robusta, de paredes delgadas (Fig. 73). La cavidad por donde emergen los dientes funcionales y se observan las series de dientes de reemplazo tiende a ser más grande. Esta condición es considerada de avance (estado 1). La especie *Aposturisoma myriodon* tiene un premaxilar robusto y exclusivo, por ello es codificado de forma particular (estado 2).

Carácter 32. Forma de los premaxilares.

En la especie del grupo de referencia los premaxilares tiene forma de cesta rectangular u ovoide indicada anteriormente. En las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella*, y en el grupo Harttiini los premaxilares mantienen esta forma (estado 0). Los premaxilares de la

especie *Aposturisoma myriodon* tienen una forma única entre todas las especies examinadas de la subfamilia Loricariinae y de los grupos de referencia. En esta especie el premaxilar muestra un alargamiento muy llamativo del eje transversal de los premaxilares. Este alargamiento determina que cada premaxilar porta un elevado número de dientes en la hilera funcional. Esta variación constituye una autapomorfía para la especie y será codificada con un valor exclusivo para dicha especie (estado 5). En las especies del grupo Loricariini, la forma del premaxilar es variable, se observan tres patrones fundamentales y se mencionan aparte otras formas muy particulares. Dentro de los patrones hay ciertas variaciones menores que se consideran específicas y forman parte de la descripción detallada de la osteología de cada especie. Este objetivo supera los planteados en este trabajo. En las especies de los géneros *Dasyloricaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, L1 y *Rineloricaria* spp. la forma de los premaxilares es similar a la observada en el grupo de referencia, forma rectangular u ovoide con su eje mayor orientado entre los lados externo e interno (son más anchos que altos o profundos) o bien los ejes longitudinal y transversal son de magnitud similar (Fig. 73.) (estado 0). En las especies *Loricaria cataphracta*, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula* y *Spatuloricaria* spp. la forma de los premaxilares es ovoide alargada, es decir su eje mayor se orienta en sentido antero posterior, dicho de otra forma los premaxilares son más largos que anchos (Fig. 73). De hecho se observan estrechos y portan un reducido número de dientes funcionales, generalmente entre 3 a 6 dientes en cada premaxilar. Esta condición es considerada de avance (estado 1). En la especie *Pseudoloricaria laeviuscula* el premaxilar es ovoide alargado, pero algo más ancho que lo indicado para las especies precedentes (porta más dientes). Las especies *Limatulichthys griseus* y *Loricariichthys brunneus* presentan premaxilares específicos. Pero en ellos se puede detectar que tienden a ser alargados antero posteriormente. En *Limatulichthys griseus* se trata de una lámina delgada con un socavamiento muy ligero donde se alojan los dientes. En *Loricariichthys brunneus* el premaxilar asemeja a un pilar, su región posterior es más gruesa, casi tubular o cilíndrica, su región anterior (donde se alojan los dientes) es laminar y delgada (Fig. 73). En ambos casos hay una marcada reducción del tamaño de los dientes. Dado que en ambos casos la región donde se alojan los dientes es plana o laminar se consideran para ambas especies igual condición (estado 2). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L3, L4 y *Pseudohemiodon* sp. el premaxilar

posee un tamaño muy reducido, se aprecia como pequeños rudimentos óseos que portan dientes. Su forma es aproximada a la de una cesta alargada dorsalmente (región opuesta a la hilera de dientes visibles), pero hay variaciones. Para estas especies se considera una condición diferente y avanzada (estado 3). En las especies *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Planiloricaria cryptodon* y L6 los premaxilares se reducen a rudimentos óseos muy pequeños, amorfos y no portan dientes (estado 4).

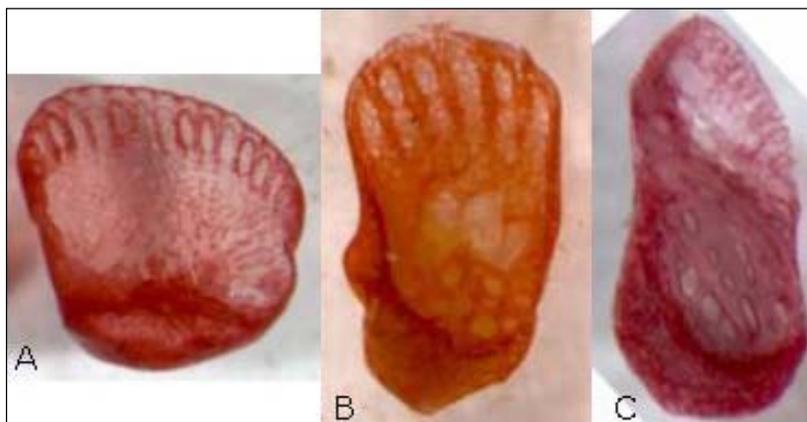


Figura 73. Premaxilares, vista frontal. A) *Dasyloricaria filamentosa*. B) *Loricaria cataphracta*. C) *Loricariichthys brunneus* (ligeramente lateral).

Maxilar

Al lado de cada premaxilar se encuentran los maxilares. Como en todos los bagres constituyen la base ósea de la barbilla maxilar. Los maxilares generalmente son alargados y aplanados, su extremo anterior tienen una forma peculiar que semeja a una fosa y articula al cóndilo del palatino. Su extremo posterior es libre y casi siempre redondeado. En las especies de la familia Loricariidae los maxilares se encuentran reducidos y asociados al palatino. Su región anterior muestra una especie de capucha abierta con cóndilos de articulación con el palatino. Seguramente, esta configuración permite la variedad de movimientos que posee la barbilla maxilar. El resto del maxilar es aplanado, laminar, su extremo distal es redondeado y puede o no presentar una curvatura sobre su eje longitudinal.

Carácter 33. Tamaño del maxilar.

Existen diferencias detectables en la longitud (largo del eje longitudinal) del maxilar cuando se le compara con el palatino. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el maxilar es más corto que el palatino. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae el maxilar y el palatino tienden a tener el mismo tamaño o con ligera variación a favor de uno o del otro, pero nunca la diferencia de longitudes puede ser catalogada de evidente. Esta condición es similar a la observada en *Pareiorhaphis steindachneri*. En *Astroblepus phelpsi* y *Lithogenes wahari*, los maxilares son del mismo largo o más largos que los palatinos (estado 0). Estas observaciones permiten indicar que el estado del carácter observado en *Hypostomus* grupo *plecostomus* es una condición derivada (estado 1). En las especies de Hypoptopomatinae y *Pareiorhaphis steindachneri* la condición es ancestral (estado 0). En las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon* y las especies del grupo Harttiini el maxilar tiene un largo similar al palatino (estado 0). Entre los Loricariini, las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus* L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el maxilar tiene un largo similar al palatino (Fig. 74) (estado 0). En las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. el largo del maxilar es indudablemente menor que el largo del palatino (estado 1).

Carácter 34. Forma del maxilar.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el maxilar tiene forma de paleta y muestra una curvatura evidente en su eje longitudinal. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae el maxilar tiende a ser recto (sin curvatura en el eje longitudinal) o con una curvatura muy ligera. Esta condición es similar a la observada en *Pareiorhaphis steindachneri*. En *Astroblepus phelpsi* y *Lithogenes wahari*, los maxilares tienen la forma de paleta laminar con la región anterior modificada en una especie de capucha con cóndilos. El cuerpo del maxilar tiende a ser recto (*L. wahari* muestra una curvatura llamativa en su región anterior que no afecta el eje longitudinal del cuerpo del maxilar). Estas observaciones permiten indicar que la condición observada en las especies de Hypoptopomatinae y *Pareiorhaphis steindachneri* es la

condición ancestral (estado 0). En *Hypostomus* grupo *plecostomus* la condición es derivada (estado 1). En las especies del género *Acestridium* y las especies analizadas de los géneros

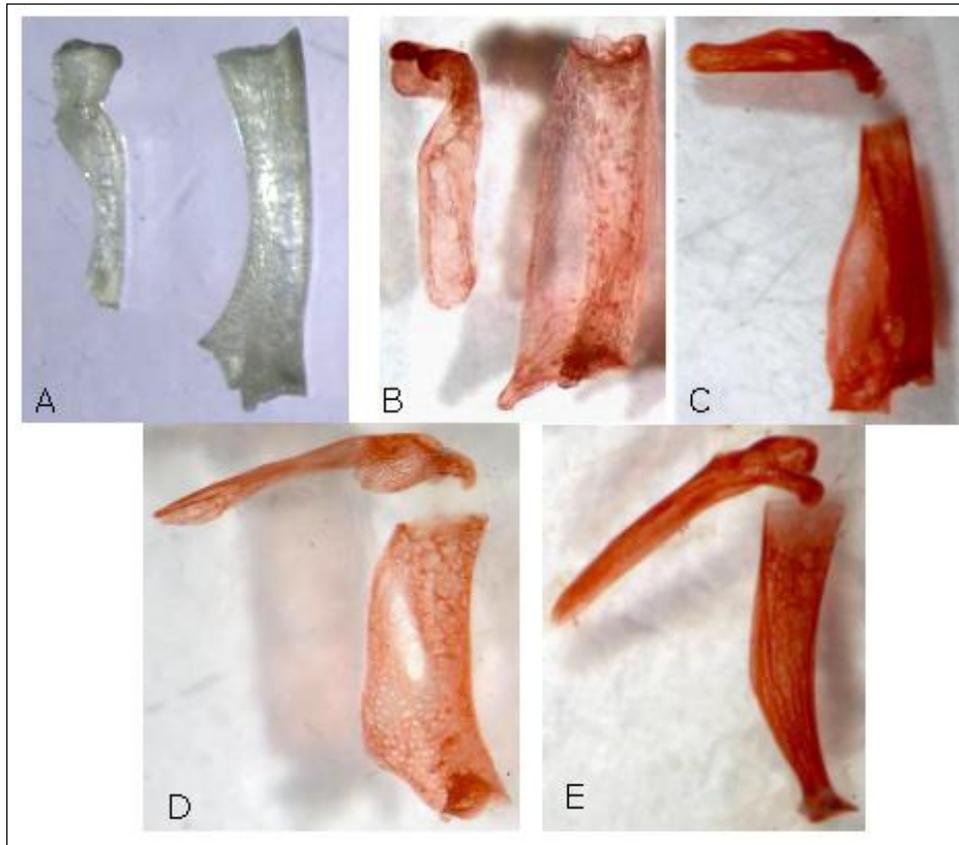


Figura 74. Maxilares y palatinos, vista frontal. A) Género y especie nueva “L1”. B) *Rineloricaria caracasensis*. C) *Pseudoloricaria laeviuscula*. D) *Furcodontichthys novaesi* E) *Planiloricaria cryptodon*.

Lamontichthys, *Harttia* y *Sturisoma* el maxilar es recto sin curvatura (estado 0). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella* y *Sturisomatichthys leightoni* el maxilar muestra una clara curvatura en su eje longitudinal (estado 1). Entre los Loricariini, las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. el maxilar posee una forma de espátula recta (Fig. 74) (estado 0). En *Furcodontichthys novaesi* y *Loricariichthys brunneus* la forma del maxilar es diferente no muestra la capucha que se observa en el resto de las especies. Esta región se aprecia plana. Adicionalmente el cuerpo del maxilar se

estrecha y cambia de orientación (estado 2). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. la forma del maxilar es diferente muestra un ensanchamiento característico por debajo de la capucha y sus lados son paralelos (mantiene el mismo ancho a lo largo del cuerpo del maxilar) (Fig. 74). Esta condición es derivada y diferente a las anteriores (estado 3).

Dentario

La mandíbula inferior de las especies de Loricariidae muestra diferencias llamativas al resto de los Siluriformes. La forma, la orientación y la interacción de sus componentes (dentario y ánguloarticular) muestra condiciones particulares del grupo. Entre las especies analizadas hay cambios llamativos en la forma y orientación del dentario, principalmente en el grupo Loricariini. Generalmente, la región anterior del dentario muestra una forma similar al premaxilar, es decir tiene forma de cesta rectangular u ovoide, donde se alojan los dientes (serie funcional y de reemplazo). La región posterior del dentario tiene forma rectangular y finaliza en una proyección laminar que articula por sobreposición al ánguloarticular. Ligeramente por delante de la articulación dentario y ánguloarticular se encuentra el proceso coronoides que es una proyección redondeada similar a un domo, con la superficie posterior cóncava.

Carácter 35. Orientación de la región anterior del dentario

Casi todas las especies de la familia Loricariidae muestran un dentario con un giro o rotación posteroanterior sobre el eje longitudinal de la región anterior. Probablemente, la rotación del dentario está ligada al cambio en la posición de la boca. Todas las especies del grupo de referencia muestran el giro o rotación indicado (estado 0). Las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella* y del grupo Harttiini muestran una condición similar a las del grupo de referencia (estado 0). La especie *Aposturisoma myriodon* posee una condición única del dentario y del ánguloarticular, entre las especies analizadas de la subfamilia Loricariinae y de los grupos de referencia. El dentario de *Aposturisoma myriodon* tiene un alargamiento muy llamativo del eje transversal. Este alargamiento determina que cada dentario porta un elevado número de dientes en la hilera funcional. El ánguloarticular cambia totalmente su forma y se

observa como una lámina adosada a la superficie dorsal del dentario. La forma de estos huesos constituye una autapomorfía para la especie. Esta condición será codificada con un valor único para la especie (estado 3). El resto de las características indicadas para el dentario no aplica para la especie *Aposturisoma myriodon*. Entre los Loricariini, en las especies: L1, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. el dentario muestra una clara reducción de la rotación en relación a lo observado en las especies del grupo de referencia (Fig. 75). Esta condición es considerada de avance (estado 1). En el resto de las especies del grupo Loricariini el dentario no muestra rotación alguna o es tan ligera que pasa inadvertida (estado 2).

Carácter 36. Ausencia de proceso coronoides

En todas las especies del grupo de referencia y en las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella* y las incluidas en el grupo Harttiini el proceso coronoides está presente (estado 0). En las especies del grupo Loricariini el proceso coronoides está ausente (estado 1). Las especies *Limatulichthys griseus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* muestran un proceso coronoides reducido (Fig. 75). Esta condición aunque intermedia, es considerada de avance (estado 1).

Carácter 37. Ancho del dentario.

En las especies del grupo de referencia no se aprecia una disminución brusca del ancho o la altura del dentario, cerca de la articulación con el ánguloarticular, por el contrario el ancho del dentario tiende a aumentar ligera o marcadamente (estado 0). Las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella* y las especies del grupo Harttiini muestran una condición similar a las especies del grupo de referencia (estado 0). En el grupo Loricariini, casi todas las especies tienen un dentario con un ancho similar o menor al ánguloarticular. Cuando ocurre una reducción en el tamaño del dentario ocurre de forma paulatina (Fig. 75) (estado 1). En *Dasylicaria filamentosa* y *Loricariichthys brunneus* hay un cambio significativo y brusco del ancho del dentario (estado 2).

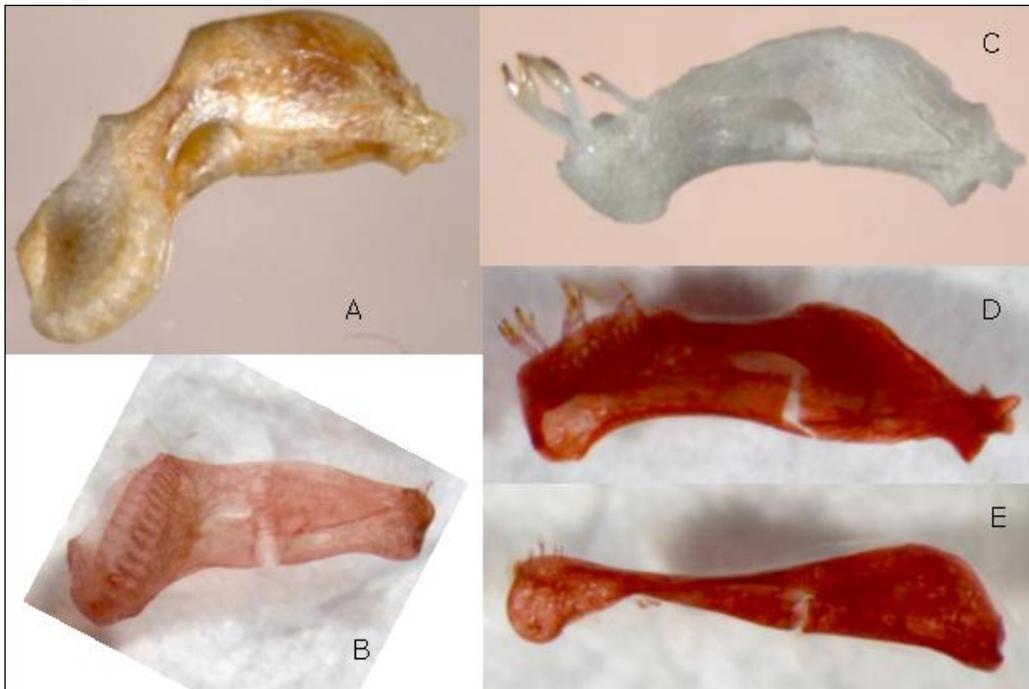


Figura 75. Mandíbula inferior (dentario y ánguloarticular), vista frontal (orientadas de acuerdo a la faceta de articulación con el cuadrado). A) *Spatuloricaria lagoichthys* B) *Rineloricaria caracasensis*. C) Género y especie nueva “L1”. D) *Pseudoloricaria laeviuscula*. E) *Planiloricaria cryptodon*.

Carácter 38. Alargamiento del dentario.

En las especies del grupo de referencia, el dentario mantiene un tamaño similar al largo del eje mayor del ánguloarticular. Las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella* y las especies del grupo Harttiini muestran una condición similar a las especies del grupo de referencia (estado 0). Entre los Loricariini, las especies L1, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. el tamaño del dentario es casi el mismo que el tamaño del ánguloarticular (Fig. 75), condición similar a la observada en las especies del grupo de referencia (estado 0). Las especies *Apistoloricaria laani*, *Dasylicaria filamentosa*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, L2, L3, L4, L6, *Pseudoloricaria laeviuscula* muestran un ligero alargamiento del dentario (estado 1). Las especies *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Loricariichthys brunneus*, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el alargamiento del dentario es muy evidente (Fig. 75) (estado 2).

Carácter 39. Forma del extremo anterior del dentario.

En las especies del grupo de referencia, la región anterior del dentario tiene forma de cesta rectangular donde se alojan los dientes. En dichas especies no se observa modificación alguna de esta región (estado 0). Las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella* y las especies del grupo Harttiini muestran una condición similar a las especies del grupo de referencia (estado 0). En las especies L1 y de los géneros *Rineloricaria* y *Spatuloricaria* muestran una condición similar a los grupos de referencia (Fig. 75) (estado 0). Las especies *Apistoloricaria laani*, *Furcodontichthys novaesi*, L3, L4, L6, *Paraloricaria vetula*, y *Proloricaria* sp. muestran en la región anterior del dentario (al lado de la cesta que porta los dientes) un ligero crecimiento lateral del tipo laminar. Este desarrollo laminar visto posteriormente presenta una concavidad que recuerda el proceso coronoides (estado 1). En las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Dentectus barbarmatus*, *Crossoloricaria* spp., *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L2, *Planiloricaria cryptodon*, *Pseudohemiodon* sp. y *Pseudoloricaria laeviuscula*, el desarrollo de la lámina es muy evidente (Fig. 75) (estado 2).

Ánguloarticular

Posterior al dentario y articulado a él se encuentra el ánguloarticular. El ánguloarticular tiene forma de rectángulo en vista lateral. En su extremo posterior se encuentra la faceta de articulación con el cuadrado ubicada cerca o en el borde ventral del hueso.

Carácter 40. Forma del ánguloarticular

En las especies del grupo de referencia, el ánguloarticular tiene forma rectangular, sus bordes dorsal y ventral son divergentes en dirección al dentario. La faceta o fosa de articulación con el cuadrado ocupa la porción ventral del lado interno. Esta forma se considera ancestral. Las especies de los géneros *Acestridium*, *Farlowella* y las especies del grupo Harttiini muestran una condición similar a las especies del grupo de referencia (estado 0). En todas las especies del grupo Loricariini se nota un desarrollo mayor de la fosa o faceta de articulación con el cuadrado y hay cierta variabilidad en el desarrollo del ancho del hueso en dirección a su articulación con el dentario. Las especies del género *Rineloricaria* muestran un ánguloarticular robusto rectangular alargado poco ancho (único), la faceta o fosa de

articulación con el cuadrado ocupa todo el ancho del hueso, no se observa incremento de ancho o alto del hueso a este nivel (Fig. 75). Esta forma es considerada de avance (estado 1). La especie *Dasyloricaria filamentosa* muestra un ánguloarticular muy similar a las especies del género *Rineloricaria*, la única diferencia es que el borde dorsal es algo más ancho que la fosa de articulación. La condición será codificada igual que en el género *Rineloricaria* (estado 1). En las especies *Limatulichthys griseus*, L4, *Pseudohemiodon* sp. y *Pseudoloricaria laeviuscula* la faceta o fosa de articulación con el cuadrado ocupa todo o casi todo el borde posterior del hueso, a partir de este punto el borde dorsal diverge hacia la región dorsal de forma paulatina (inclinado aprox. 45°) (Fig. 75). Esta condición se considera de avance con un nuevo valor (estado 2). En las especies *Apistoricaria laani*, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, L3, L6, *Paraloricaria vetula* y *Proloricaria* sp. la condición observada es parecida a la anterior, pero en este caso el borde dorsal diverge con una mayor pendiente (aprox. 60°). Esta condición se considera de avance con un nuevo valor (estado 3). En las especies *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Loricariichthys brunneus* y *Planiloricaria cryptodon* a nivel de la faceta de articulación el ánguloarticular incrementa su ancho de forma vertical, luego el borde dorsal pasa a ser paralelo con el borde ventral (Fig. 75). Esta condición se considera de avance con un nuevo valor (estado 4). Las especies del género *Spatuloricaria* muestran un ánguloarticular robusto, casi cuadrado, el incremento de la altura del hueso a nivel de la faceta de articulación con el cuadrado es brusco y muy llamativo (Fig. 75). Esta condición se considera de avance con un nuevo valor (estado 5).

Palatino

En las especies de la familia Loricariidae, el palatino tiene forma cilíndrica, generalmente recuerda una columna o pilar, a veces está aplanado transversalmente (dorso-ventral). Su región posterior (articulación con el etmoides lateral) muestra ligeras proyecciones laterales que recuerdan una especie de contrafuertes que darían estabilidad al pilar. Estas proyecciones forman parte de la faceta de articulación del palatino al etmoides lateral y en ellas se fija la musculatura que mueve el palatino y el sistema palatino maxilar. En casi todas las especies de la familia Loricariidae, incluyendo las especies del grupo de referencia, la forma del palatino es bastante conservadora. Pero en las especies del grupo Loricariini se presentan cambios en

forma del palatino.

Carácter 41. Forma del palatino.

En las especies del grupo de referencia el palatino tiene forma cilíndrica indicada en el párrafo anterior. Esta condición es considerada ancestral (estado 0). En las especies de los géneros *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella*, y las del grupo Harttiini el palatino es similar al observado en las especies del grupo de referencia (estado 0). En las especies del grupo Loricariini se observa una serie de cambios paulatinos. El palatino de la especie L1 se puede considerar el más similar a la condición ancestral, sin embargo la base del palatino es diferente, parece que falta o fue eliminado un contrafuerte de la articulación con el etmoides lateral (Fig. 74) (estado 1). Las especies *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp. y *Spatuloricaria* spp. tienen un palatino con una condición ligeramente distinta a lo observado en los grupos de referencia. En ellas el palatino es más alargado y su base comienza a mostrar un desarrollo hacia la región posterior así como el desarrollo de una delgada lámina lateral externa (estado 2). En las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Loricaria cataphracta*, L2 y *Pseudoloricaria laeviuscula* el palatino posee una lámina ósea lateral externa que recorre dos tercios posteriores de su longitud. La lámina incrementa su ancho de forma gradual comenzando cerca del extremo anterior y tiene su mayor ancho a nivel de la base del palatino. Adicionalmente, se proyecta posteriormente más atrás de la base del palatino (Fig. 74). El borde posterior libre de la lámina ósea es cóncavo (estado 3). En las especies del género *Rineloricaria* y *Limatulichthys griseus* se observa que la lámina lateral externa recorre toda la longitud del palatino, aunque se proyecta posterior a la base del palatino es menos evidente (Fig. 74) (estado 4). En las especies *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, y *Loricariichthys brunneus* la lámina lateral del palatino comienza en el extremo anterior y finaliza cerca de la base del palatino, donde alcanza su mayor ancho (Fig. 74). En estas especies la base del palatino no muestra diferencias en relación a los grupos de referencia (estado 5). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el palatino carece de lámina lateral, pero tienen en común un alargamiento muy significativo del eje longitudinal y adicionalmente su región posterior es menos ancha que la anterior (Fig. 74) (estado 6).

Metapterigoides

En las especies de la Familia Loricariidae, el metapterigoides es un hueso laminar, ubicado en la región dorsal y anterior del arco hiomandibular. Su forma es triangular o rectangular. Articula dorsalmente con el etmoides lateral (a veces solo se tocan) y ventralmente con el cuadrado. Su borde anterior es libre. El borde anterior es curvo y rompe con el contorno del resto de los lados que son rectos o casi. Su vértice dorso anteriormente a veces termina en una punta aguda. En su vértice posterodorsal articula ligeramente con el hiomandibular y hay un ligero cambio en el contorno. En la superficie externa y cerca de su borde dorsal se puede hallar un canal que recorre todo o solo la región anterior del hueso. En canal puede ser profundo o somero.

Carácter 42. Forma del metapterigoides

En las especies del grupo de referencia la forma del metapterigoides, en una vista lateral, es triangular o casi triangular. Esta forma se considera ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las pertenecientes al grupo Harttiini la forma del metapterigoides es triangular muy similar al grupo de referencia (Fig. 76) (estado 0). Hay una ligera diferencia en el extremo posterodorsal, por encima de la articulación con el hiomandibular, donde se observa que esa parte del borde del metapterigoides es perpendicular al eje longitudinal. Esta diferencia está presente en las especies *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las pertenecientes al grupo Harttiini. En las especies del grupo Loricariini existen dos formas del metapterigoides. Las especies analizadas de los géneros *Dasyloricaria*, *Furcodontichthys*, *Loricaria*, L1, L2, *Paraloricaria*, *Proloricaria*, *Rineloricaria* y *Spatuloricaria* poseen un metapterigoides con forma rectangular muy alargado en el sentido del eje longitudinal (Figs. 77 y 78). Este cambio es considerado de avance (estado 1). En las especies *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* el metapterigoides tiene una forma casi cuadrada. Esta condición es considerada de avance y diferente a la anterior (estado 2), En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el metapterigoides tiene forma es rectangular profunda (alargamiento

del eje dorsoventral) (Fig. 79). Este cambio se considera de avance y distinto a las anteriores (estado 3).

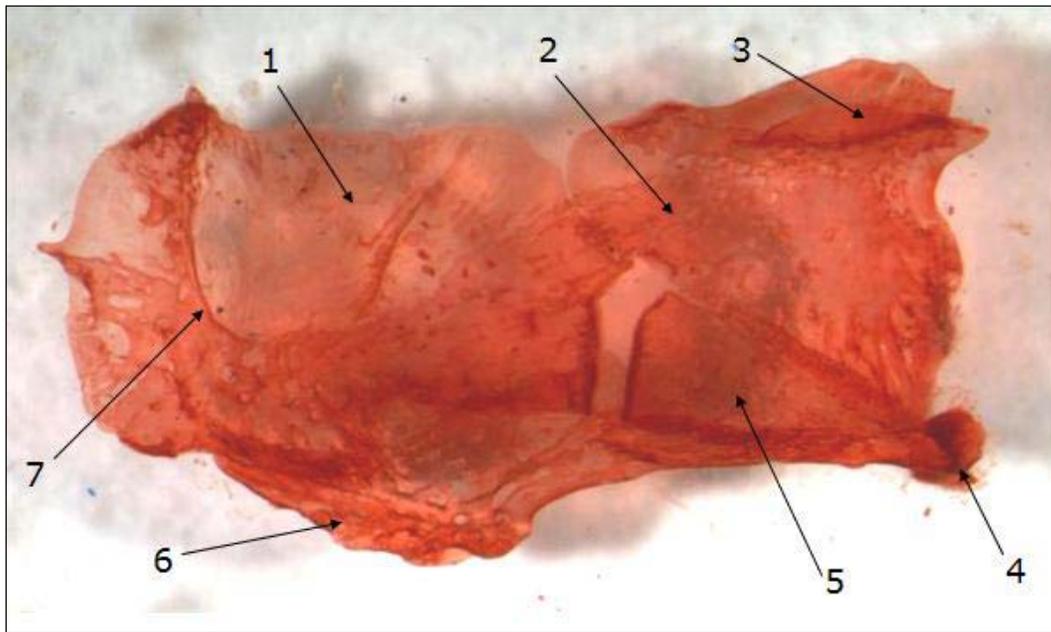


Figura 76. Arco hiomandibular de *Farlowella venezuelensis*, vista lateral externa. 1) Hiomandibular. 2) Metapterigoides. 3) Canal del metapterigoides. 4) Faceta de articulación del cuadrado. 5) Cuadrado. 6) Preopercular. 7) Cresta vertical posterior.

Carácter 43. Forma del borde dorsal del metapterigoides

Este carácter está relacionado con el carácter 8 relativo a la forma del borde de la lámina ventral de articulación etmoides lateral - metapterigoides. Se incluye este carácter pues no todas las especies del grupo de referencia presentaban la lámina ventral de articulación en el etmoides lateral. En todas las especies del grupo de referencia el borde dorsal metapterigoides es liso. Esta condición es considerada ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las pertenecientes al grupo Harttiini el borde dorsal del metapterigoides es liso (Fig. 76) (estado 0). En todas las especies del grupo Loricariini el borde dorsal del metapterigoides es aserrado (Figs. 77, 78 y 79). Esta condición es considerada de avance (estado 1).



Figura 77. Arco hiomandibular de *Rineloricaria caracasensis*, vista lateral externa.

Carácter 44. Cóndilo de articulación metapterigoides - etmoides lateral.

Este carácter está relacionado con el carácter 11 relativo a la presencia o no del cóndilo ventral de articulación etmoides lateral - metapterigoides. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el metapterigoides posee un cóndilo alargado en el extremo posterior del borde dorsal. Este cóndilo articula con su contraparte en el etmoides lateral. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae utilizadas como grupo de referencia no se observó la presencia del cóndilo en el metapterigoides, excepto en *Parotocinclus eppleyi*. En la especie *Pareiorhaphis steindachneri* se observó un pequeño cóndilo en el extremo posterior del borde dorsal del metapterigoides. Con base en estas observaciones se considera ancestral la presencia de un cóndilo en el borde dorsal del metapterigoides (estado 0). Las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae cuyo metapterigoides no posee cóndilo se consideran en una condición avanzada (estado 1). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las pertenecientes al grupo Harttiini el borde dorsal del metapterigoides posee un cóndilo (estado 0) (Fig. 76). En todas las especies del grupo Loricariini el borde dorsal del metapterigoides no posee cóndilo. Esta condición es considerada de avance (estado 1) (Figs. 77,78 y79).



Figura 78. Arco hiomandibular de Género y especie nueva “L1”, vista lateral externa.

Carácter 45. Ausencia del canal dorsal.

En las especies del grupo de referencia en el borde dorsal metapterigoides se aprecia un canal que lo recorre total o parcialmente. En algunas especies de la subfamilia Hypoptopomatinae el canal es muy estrecho, pero está presente. Esta condición es considerada ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las pertenecientes al grupo Harttiini el borde dorsal del metapterigoides posee un canal, a veces incompleto (estado 0) (Fig. 76). En las especies del grupo Loricariini no se aprecia un canal (Figs. 77, 78 y 79). Esta condición es considerada de avance (estado 1). En algunas especies se observa una lámina proyectada externamente sobre la superficie lateral externa. Esta lámina podría ser reminiscencias del canal. Las especies donde es evidente la lámina son: *Dentectus barbarmatus*, *Loricariichthys brunneus* y *Rineloricaria* spp. En especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L3, L4, L6 y *Pseudohemiodon* sp. se observó, en el ángulo posterodorsal interno, el desarrollo de una lámina o un engrosamiento que se proyecta dorsalmente (Fig. 79), en *Crossoloricaria* spp., *Pseudohemiodon* sp. y lateralmente en las especies restantes.

Cuadrado

El cuadrado es un hueso par de forma triangular y de aspecto laminar que se encuentra en el extremo antero ventral del arco hiomandibular. Articula dorsalmente con el metapterigoides, ventralmente con el preopercular y posteriormente con el hiomandibular a través de un bloque cartilaginoso, la articulación con el hiomandibular no es directa. En su vértice anterior posee la faceta de articulación con el ánguloarticular. Esta articulación es la responsable de la movilidad del dentario.

Carácter 46. Forma del cuadrado.

En las especies del grupo de referencia la forma del cuadrado es triangular con el lado posterior muy ancho o alto (desarrollado en sentido dorso anterior), en *Hypostomus plecostomus* este lado posee una muesca característica donde articula el preopercular. En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae la forma del cuadrado es triangular. La forma triangular del cuadrado se considera ancestral (estado 0). En *Aposturisoma myriodon*, las especies del género *Farlowella* y en las especies del grupo Harttiini el cuadrado tiene la forma triangular similar a la condición ancestral (estado 0) (Fig. 76). En las especies *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L2, *Proloricaria* sp. y *Pseudoloricaria laeviuscula* la forma del cuadrado es similar a la forma ancestral (estado 0). En las especies de los géneros *Dasylicaria*, *Furcodontichthys*, L1, *Paraloricaria*, *Rineloricaria* y *Spatuloricaria* la forma triangular es atenuada y en la faceta de articulación el proceso externo presenta un crecimiento llamativo (estado 1) (Figs. 77 y 78). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. la forma del cuadrado es rectangular (estado 2) (Fig.79). Esta forma es causada por un giro hacia la región dorsal del extremo anterior del cuadrado, creando un borde anterior. La faceta de articulación con el ánguloarticular tiende a orientarse dorsalmente. Este borde anterior presenta un engrosamiento característico donde aparentemente articula con una placa ósea externa

Preopercular

El preopercular se encuentra ubicado en la región ventral del arco hiomandibular. Articula dorsalmente con el cuadrado y el hiomandibular. Ventralmente articula con placas óseas de la región latero ventral del contorno de la cabeza. Entre las especies de la familia Loricariidae su forma es variable. Generalmente, por su extremo posterior entra la rama preopérculo mandibular del canal de la línea lateral cefálica. Esta rama tiene un recorrido variable en el preopercular.

Carácter 47. Forma del preopercular.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el preopercular tiene una forma similar a un rombo, su vértice posterior es alargado en forma de tubo o cilindro, orientado hacia la región dorsal (es inclinada). Esta región del preopercular articula por sobreposición con el hiomandibular y por ella entra y pasa la rama preoperculo mandibular del canal sensorial. Hacia la región anterior el preopercular se ensancha y articula con el cuadrado de forma dual por sobreposición y por contacto. La región anterior del borde ventral del preopercular articula con placas óseas del contorno de la cabeza. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae utilizadas como grupo de referencia, solo *Parotocinclus epleyi* tiene una forma similar a señalada para *Hypostomus* grupo *plecostomus*. Las especies *Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense*, *Niobichthys ferrarisi*, *Otocinclus vittatus* y *Oxyropsis acutirostra* tienen preoperculares de formas particulares, diferentes de la forma ancestral y con similitud variable entre ellas. Para efecto de este análisis la forma del preopercular de estas especies será considerada como indeterminada (estado ?). En la especie *Pareiorhaphis steindachneri* la forma del preopercular es similar a la observada en *Hypostomus* grupo *plecostomus*. Con base a estas observaciones dicha forma se considera la ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* el preopercular tiene forma alargada, delgada, con la región posterior truncada. El preopercular está orientado horizontalmente en su totalidad, se ubica en el borde ventral del hiomandibular y el cuadrado. Esta forma es considerada de avance (estado 1). La forma descrita para las especies del género *Acestridium* es similar a la observada en *Otocinclus vittatus*. En las especies *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella* y las incluidas en el grupo Harttiini la forma general del preopercular es similar a la observada en *Hypostomus* grupo *plecostomus* y *Pareiorhaphis steindachneri* pero su borde ventral se aparta de lo

observado en ambas especies del grupo de referencia (Fig. 76). El borde inferior del preopercular muestra un saliente característico que rompe con la uniformidad del contorno ventral propio de *Hypostomus* grupo *plecostomus* y por otra parte este saliente es sumamente reducido comparado con *Pareiorhaphis steindachneri*. Este saliente tiene una base inferior placa con irregularidades donde se articulan placas ósea del contorno de la cabeza y el subpreopercular (placa con canal). Esta condición es considerada de avance (estado 2). En las especies del grupo Loricariini se observan fundamentalmente tres patrones de formas del preopercular. En las especies *Dasyloricaria filamentosa*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Loricariichthys brunneus*, *Limatulichthys griseus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* la forma del preopercular es alargada con la región posterior ancha y ligeramente orientada hacia la región dorsal (estado 3). En las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. el preopercular es delgado y alargado, la región posterior del preopercular es alargada y cilíndrica (estado 4) (Figs. 77 y 78). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp, *Dentectus barbarmatus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el preopercular es ancho y masivo de forma casi triangular, su lado más largo (dorsal) articula con el hiomandibular y el cuadrado, no posee la proyección cilíndrica y alargada posterior (Fig.79). Esta condición es considerada de avance y diferente a las anteriores (estado 5).

Carácter 48. Exposición externa del preopercular.

En el grupo de referencia, las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae analizadas no tienen el preopercular expuesto externamente, excepto en *Parotocinclus eppleyi* donde una pequeña porción de la región posterior (tubo cilíndrico) está expuesta externamente. En las especies *Hypostomus* grupo *plecostomus* y *Pareiorhaphis steindachneri* el preopercular está expuesto en su región posterior. Un preopercular expuesto ligeramente o no expuesto externamente es la condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las especies incluidas en el género *Farlowella*, y las incluidas en el grupo Harttiini no tienen el preopercular expuesto (estado 0) (Fig. 76). En las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. el preopercular tiene una parte muy pequeña expuesta o no está expuesto (estado 0) (Figs. 77 y 78). En *Apistoloricaria laani*,

Crossoloricaria spp., *Dasylicaria filamentosa*, *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon*, *Pseudohemiodon* sp. y *Pseudoloricaria laeviuscula*, la porción expuesta del preopercular es muy evidente (estado 1) (Fig. 79). Este carácter está relacionado con el ancho de la región posterior del preopercular.



Figura 79. Arco hiomandibular de Género y especie nueva “L6”, vista lateral externa.

Hiomandibular

En las especies de la familia Loricariidae el hiomandibular es el hueso de mayor tamaño en el arco hiomandibular, se ubica posteriormente en dicho arco. Tiene aspecto laminar y su forma es aproximadamente rectangular, pero muestra variabilidad en el tamaño de sus ejes principales longitudinal y transversal, de tal forma que a veces se percibe alargado y en otros casos alto. Articula anteriormente con el metapterigoides y ventralmente con el cuadrado y el

preopercular. En su extremo posteroventral se encuentra el cóndilo de articulación del opercular. Su borde dorsal está libre excepto su extremo posterior. La región dorsal del hiomandibular participa en el piso de la órbita. Posteriormente articula con el pterótico. En su extremo dorso posterior se encuentra el cóndilo que articula con la faceta que generalmente conforman los huesos proótico, pterótico y esfenótico. Esta articulación permite el movimiento del arco hiomandibular. Las superficies externa e interna pueden ser lisas o planas o presentar proyecciones, canales, crestas o forámenes.

Carácter 49. Forma del hiomandibular.

Para poder visualizar este carácter se tomó como criterio orientar la región posterior del hiomandibular totalmente vertical. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el hiomandibular tiene forma rectangular con su largo mayor orienta dorsoventralmente. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae utilizadas como grupo de referencia, el hiomandibular tiene una forma rectangular alargada en sentido anteroposterior, la especie *Hypoptopoma machadoi* tiene en el borde ventral del hiomandibular una muesca evidente por delante del cóndilo de articulación con el opercular. En la especie *Pareiorhaphis steindachneri* la forma del hiomandibular es similar a la observada en *Hypostomus* grupo *plecostomus*. Con base a estas observaciones dicha forma se considera la ancestral (estado 0). En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae el hiomandibular tiene una condición avanzada (estado 1). En las especies del género *Acestridium* la forma del hiomandibular es similar a las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon* y las incluidas en el género *Farlowella* la forma del hiomandibular es rectangular alargada anteroposteriormente, pero en *Aposturisoma myriodon* esta forma no es tan evidente (estado 1) (Fig. 76). En las especies del grupo Harttiini el hiomandibular tienen una forma rectangular alargada en sentido dorso ventral, similar a la considerada como ancestral, pero en estas especies el borde anterior y posterior del hiomandibular son rectos, paralelos y casi verticales. Esta condición es la observada en las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae, *Aposturisoma myriodon* y las del género *Farlowella*. En la condición ancestral el borde anterior del hiomandibular no es recto sino quebrado. Esta situación está relacionada con la forma como articula el metapterigoides con el hiomandibular. Para las especies del grupo Harttiini la condición se considera de avance pero diferente (estado 2). En las especies del

grupo Loricariini se observaron tres formas principales. En *Dasyloricaria filamentosa*, L1, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp la forma del hiomandibular tiende a similar al estado ancestral (Figs. 77 y 78). En todas las otras especies del grupo Loricariinae la forma es rectangular alargada dorso ventralmente, con los bordes anterior y posterior, rectos paralelos y verticales (estado 2) (Fig. 79).

Carácter 50. Cresta posterior en la superficie externa.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el hiomandibular posee, en la superficie externa dos protuberancias alargadas (crestas). Una en sentido dorsoventral cercana al borde posterior, más o menos vertical y otra que se origina aproximadamente en la mitad de la anterior, esto orientada dorsoanteriormente y finaliza en el extremo dorsoanterior, en el punto donde comienza o (finaliza) la articulación con el metapterigoides. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae *Parotocinclus eppleyi* posee cresta posterior, en *Otocinclus vittatus* y *Niobichthys ferrarisi* hay vestigios de la cresta posterior, en el resto de las especies (*Hypoptopoma machadoi*, *H. guianense* y *Oxyropsis acutirostra*) no fue posible detectar la cresta posterior. En todas estas especies no se observa la cresta media anterior. En *Pareiorhaphis steindachneri* están presentes ambas crestas. Con base a lo observado la presencia de una cresta posterior en la superficie externa del hiomandibular se considera ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella* y las analizadas del grupo Harttiini, la cresta posterior dorsoventral está presente (estado 0) (Fig. 76). En las especies analizadas del grupo Loricariini, las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. la cresta posterior es muy poco evidente (estado 1) (Fig. 79). En el resto de las especies a la cresta detecta con facilidad en algunas especie y con cierta dificultad en otras pero en está presente (estado 0) (Figs. 77 y 78).

Carácter 51. Articulación hiomandibular–metapterigoides.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* casi el 50% del borde anterior y dorsal del hiomandibular y el 50 % del borde posterior y dorsal del metapterigoides articulan de forma digitiforme. Esta articulación muestra proyecciones más desarrolladas en el extremo dorsal. El resto de la articulación es homogénea. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae se observa lo siguiente: En *Hypoptopoma machadoi*, *Niobichthys ferrarisi*, *Otocinclus vittatus*, *Oxyropsis*

acutirostra y *Parotocinclus eppleyi* la articulación del hiomandibular y metapterigoides está restringida a los extremos dorso anterior y dorso posterior respectivamente. Es una pequeña articulación digitiforme evidente. En la especie *Hypoptopoma guianense* la articulación digitiforme entre el hiomandibular y el metapterigoides se desplaza ligeramente hacia la región ventral de ambos huesos. Dorsal a la articulación quedan porciones laminares de ambos huesos que apenas se tocan. En la especie *Lithogenes wahari* la articulación entre el hiomandibular y el metapterigoides es mas similar a lo observado en *Hypostomus* grupo *plecostomus*. En *Pareiorhaphis steindachneri* es similar a lo observado en *Hypostomus* grupo *plecostomus*. Esta condición o estado es considerado como ancestral (estado 0). En casi todas las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae la condición observada es derivada (estado 1). En la especie *Hypoptopoma guianense* la condición observada es derivada pero diferente a la anterior (estado 2). En las especies del género *Acestridium* la condición observada es similar a la mayoría de las especies de Hypoptopomatinae (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella* y las del grupo Harttiini la situación es similar a lo observado en la especie *Hypoptopoma guianense* pero con un desplazamiento más notorio hacia la región ventral (Fig. 76) (las porciones laminares dorsales a la articulación son mayores) (estado 3). En las especies del grupo Loricariini la articulación entre el hiomandibular y el metapterigoides se restringe a un pequeño segmento inmediatamente dorsal al punto de encuentro entre el hiomandibular y el cuadrado (estado 4). Las porciones laminares de ambos huesos dorsal a la articulación están separadas (Figs. 77, 78 y 79).

Carácter 52. Articulación del hiomandibular con el neurocráneo.

El hiomandibular articula con el neurocráneo a través de un cóndilo ubicado en el extremo posterior y dorsal, el cual se acopla a una faceta en el neurocráneo. La faceta o fosa de articulación está conformada por los huesos pterótico, proótico y esfenótico. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el pterótico tiene la mayor participación en la conformación de la faceta, seguido del proótico y finalmente el esfenótico. En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae se observó que la fosa de articulación está conformada por el pterótico y el esfenótico. La participación del proótico es reducida, casi ausente. En *Pareiorhaphis steindachneri* lo observado es similar a *Hypostomus* grupo *plecostomus*. En *Astroblepus*

phelpsi y *Lithogenes wahari* la faceta de articulación está conformada fundamentalmente por el proótico y esfenótico, a veces intervienen el pterosfenoides y/o el pterótico ambos con una participación muy pequeña. Con base a estas observaciones, la condición observada en *Astroblepus phelpsi* y *Lithogenes wahari* es considerada ancestral y las modificaciones corresponden a estado derivados sin un orden preestablecido. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* la condición observada se considera de avance (estado 1). En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae la condición observada se considera de avance, pero distinta a la anterior (estado 2). En las especies del género *Acestridium* la faceta está constituida principalmente por el proótico y el esfenótico (estado 0). En las especies *Aposturisoma myriodon* y del género *Farlowella* la faceta está conformada por el proótico y el esfenótico (estado 0). En las especies del grupo Harttiini se observa la situación descrita para *Hypostomus* grupo *plecostomus* (estado 1). En las especies del grupo Loricariini, la faceta de articulación está conformada por el proótico quien tiene la mayor participación seguida del esfenótico. El pterótico tiene una participación muy pequeña (estado 0).

Carácter 53. Borde posterior del hiomandibular y articulación con el pterótico.

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* la región dorsal del borde posterior del hiomandibular, justo ventral al cóndilo de articulación es dentado. Este borde dentado articula en un borde similar (contraparte) ubicado en la región dorsal del borde anterior interno del pterótico. En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae, el borde posterior del hiomandibular es liso en toda su extensión. En *Pareiorhaphis steindachneri* el borde posterior del hiomandibular es liso con un pequeño gancho ventral al cóndilo. En *Lithogenes wahari* el borde posterior del hiomandibular es dentado y articula con el pterótico. En vista lateral del hiomandibular este borde de articulación está oculto por una lámina que se desarrolla sobre la superficie externa del hiomandibular. De acuerdo a estas observaciones se considera que el borde posterior del hiomandibular dentado y articulado al pterótico es la condición ancestral (estado 0). Por ello en las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae la condición del carácter es de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium* el borde posterior de hiomandibular es liso (estado 1). En las especies del género *Farlowella*, en *Aposturisoma myriodon* y las especies del grupo Harttiini el borde posterior del hiomandibular es liso (estado 1) (Fig. 76). Entre las especies del grupo

Loricariini, *Dasylicaria filamentosa*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Loricariichthys brunneus*, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. muestran el borde posterior del hiomandibular liso (estado 1) (Figs. 77 y 78). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi* y *Limatulichthys griseus* L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. la región dorsal del borde posterior es fuertemente dentado (estado 0) (Fig. 79).

Opercular

En la familia Loricariidae el opercular tiene forma más o menos triangular. En su ápice dorso anterior se ubica la fosa de articulación con el hiomandibular. El resto de sus lados están libres o ligeramente unidos por tejido conectivo a placas óseas laterales de la cabeza.

Carácter 54. Forma del opercular.

En *Hypostomus plecostomus* en una vista lateral externa, el opercular tiene una forma triangular con su lado de mayor longitud orientado posteriormente de manera oblicua o inclinada. En su extremo o ápice dorsoanterior y en la superficie interna (no visible) se encuentra la fosa de articulación con el hiomandibular. Una gran porción de la región posterior y dorsal está expuesta externamente y hacia la región anterior y ventral el opercular está cubierto por placas óseas del contorno o los lados de la cabeza. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae la forma más o menos triangular se mantiene, aunque el lado de mayor longitud está orientado dorsalmente (paralelo al eje longitudinal del cuerpo), aunque hay variaciones. Una buena parte de la superficie externa está expuesta, pero también hay porciones no expuestas hacia la región anterior del cuerpo. En *Pareiorhaphis steindachneri* el opercular es similar al de *Hypostomus* grupo *plecostomus*. Esta especie desarrolla odontodes hipertrofiados a los lados de la cabeza y en la parte no expuesta del opercular se pueden observar unos huecos circulares donde se asientan parte de dichos odontodes. La condición opercular con una parte significativa de su superficie externa no expuesta se considera ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las incluidas en el género *Farlowella* y las especies analizadas del grupo Harttiini tienen un patrón similar a la condición ancestral (estado 0). En las especies

del grupo Loricariini el opercular tiene forma triangular con su lado mayor en el borde dorsal (similar a algunos Hypoptopomatinae) pero está totalmente expuesto externamente (estado 1). Adicionalmente, las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. poseen una forma casi rectangular muy alargada en el eje dorsoventral (estado 2).

ARCOS HIOIDEO Y BRANQUIALES

El arco hioideo de los Loricariidae está compuesto por el urohial impar y ubicado en la línea media ventral. Posee dos proyecciones anteriores agudas en forma de cuernos que articulan con los hipohiales. De lado externo de cada hipohial articula un anterohial y por detrás de ellos se encuentran los posterohiales. Internamente en cada posterohial se encuentra un interhial pequeño que articula con la superficie interna del hiomandibular. Detrás del arco hioideo se encuentran los arcos branquiales (4 arcos). En sentido dorso ventral los elementos son: los epibranquiales que articulan con los ceratobranquiales y en la superficie ventral se encuentran los hipobranquiales que articulan con los ceratobranquiales y los basibranquiales que se ubican en la línea media ventral (dorsal al urohial). Estos dos últimos elementos pueden estar osificados o cartilagosos, inclusive algunos pueden estar fusionados o faltar. Por detrás de los arcos branquiales, se encuentran las placas faríngeas dorsales y ventrales. Estas placas pueden llevar dientes denominados dientes faríngeos que presentan diferentes grados de desarrollo. En el análisis se observó una cierta variabilidad en la forma de los huesos del arco hioideo. Esta variabilidad no fue determinante, en todas las especies las formas mantienen un patrón similar.

Carácter 55. Ausencia de elemento accesorio del primer ceratobranquial.

En todas las especies del grupo de referencia el primer ceratobranquial posee una lámina alargada y delgada unida en su base. Esta lámina se denomina brida accesorio del primer ceratobranquial. Esta condición se considera ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella* y las incluidas en el grupo Harttiini el primer ceratobranquial tiene elemento o brida accesorio (estado 0) (Fig. 80). En todas las especies analizadas del grupo Loricariini el elemento accesorio falta. Esta condición se propone avanzada (estado 1).



Figura 80. Arco hioideo y arcos branquiales de *Farlowella venezuelensis*. La flecha indica el elemento accesorio del primer ceratobranquial.

Carácter 56. Desarrollo de los dientes y placas faríngeas.

En las especies del grupo de referencia las placas faríngeas superiores e inferiores presentan dientes con un ligero grado de desarrollo. Esta condición se considera ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella* y las incluidas en el grupo Harttiini el patrón observado en los dientes faríngeos es similar al ancestral (estado 0). En todas las especies analizadas del grupo Loricariini los dientes faríngeos muestran un notable desarrollo (Fig. 81), son de forma molariformes grandes y masivos. Esta condición es considerada de avance (estado 1).

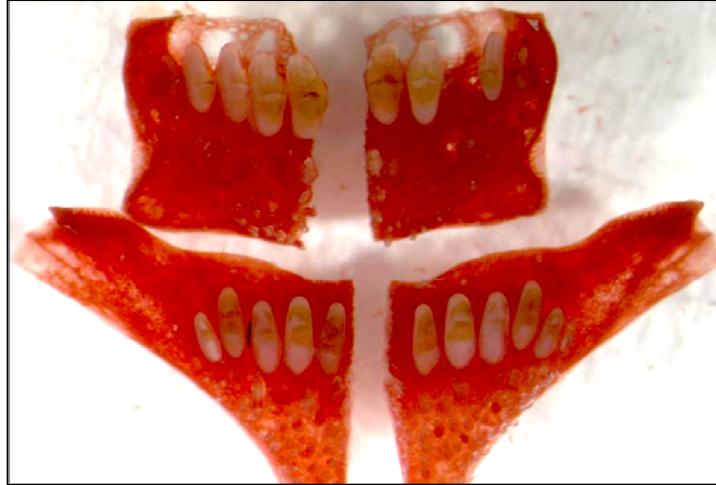


Figura 81. Placas faríngeas de *Planiloricaria cryptodon* mostrando el tipo de dientes.

ESQUELETO AXIAL Y ALETAS IMPARES

Vértebras

En la familia Loricariidae hay una amplia variedad de formas en las vértebras precaudales y en las caudales. También, existe variedad en las espinas neurales y hemales. Las espinas neurales de vértebras precaudales a nivel de la articulación con la aleta dorsal son bífidas y entre las espinas bífidas se acomodan los elementos radiales proximales de la aleta dorsal. En las vértebras caudales, principalmente, las espinas neurales y hemales desarrollan expansiones laminares a lo largo de toda su longitud, a veces dejan vacíos o huecos (no hay un desarrollo uniforme de las expansiones laterales a lo largo de toda la espina). Estas expansiones laminares se tocan o unen en sus bordes o veces no se tocan en los bordes. En algunos casos las espinas neurales y hemales son laminares y sobre ellas se desarrollan proyecciones laterales que se orientan dorsal o ventralmente según el caso. Estas proyecciones parecen servir de soporte a las placas óseas que cubren el cuerpo, principalmente en la región anterior del pedúnculo caudal. El número total de vértebras varía entre 24 y 40, incluyendo las vértebras modificadas del Aparato de Weber (el conteo de los centra vertebrales se inicia con la vértebra seis (V6) que se encuentra detrás de la estructura Aparato de Weber-encapsulamiento de la vejiga de gas). La V6 posee una espina neural bien desarrollada y fuerte en la cual articula la lámina media ventral interna de supraoccipital. A cada lado de la V6 se observa un socavamiento linear perpendicular y estrecho inclinado en el cual articula la costilla de la vértebra seis que está altamente modificada en la familia

Loricariidae. Finalmente, otra característica llamativa entre las especies de la familia Loricariidae es la articulación entre la V6 y V7. La región ventral de ambas vértebras poseen estructuras que simulan unas bisagras y su área dorsal es libre lo cual sugiere que podrían permitir un movimiento dorso ventral de la cabeza.

Carácter 57. Costilla de la vértebra 6.

En todas las especies analizadas del grupo de referencia, en las especies del género *Acestridium* y en casi todas las especies de la subfamilia Loricariinae la costilla modificada que articula con la vértebra seis (V6) no está soldada (se desprende fácilmente) (estado 0). En las especies *Aposturisoma myriodon* y del género *Farlowella* la costilla modificada se encuentra soldada a dicho centrum vertebral (V6). Esta condición es considerada de avance para estas especies (estado1)

Carácter 58. Número de vértebras por delante la articulación con la aleta dorsal.

En las especies del grupo de referencia y en casi todas las especies analizadas la espina neural de la V7 está modificada de forma ligera o llamativa para permitir la articulación del primer elemento radial proximal de la aleta dorsal y la lámina ventral de articulación de la placa nugal (estado 0). En las especies del género *Acestridium* esta modificación se presenta a nivel de la V13 y V14. En las especies *Aposturisoma myriodon* y del género *Farlowella* la modificación se observa entre la V14 y la V15. Para estas especies la condición es considerada de avance (estado 1).

Carácter 59. Modificación de las vértebras para la articulación de la aleta anal.

En las especies del grupo de referencia no se observan vértebras modificadas para la articulación de la aleta anal. En las especies del género *Acestridium* las vértebras 13 y/o 14 muestran una espina hemal alargada (desarrollada). En esta espina articula el primer elemento proximal de la aleta anal. En estas especies el desarrollo de la espina hemal es leve (estado1). En las especies *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella*, las del grupo Harttiini y las del grupo Loricariini tienen un desarrollo evidente (crecimiento significativo) de las espinas hemales entre la V12 y la V14. Las espina hemales pueden presentarse sólidas o bifurcadas o dos vértebras cada una con un tipo de espina hemal (generalmente la vértebra

con espina hemal bifurcada es posterior) (Figs. 82 y 83). Esta modificación está relacionada con la articulación del primer elemento proximal (radial) de la aleta anal. Esta condición es derivada (estado 2).

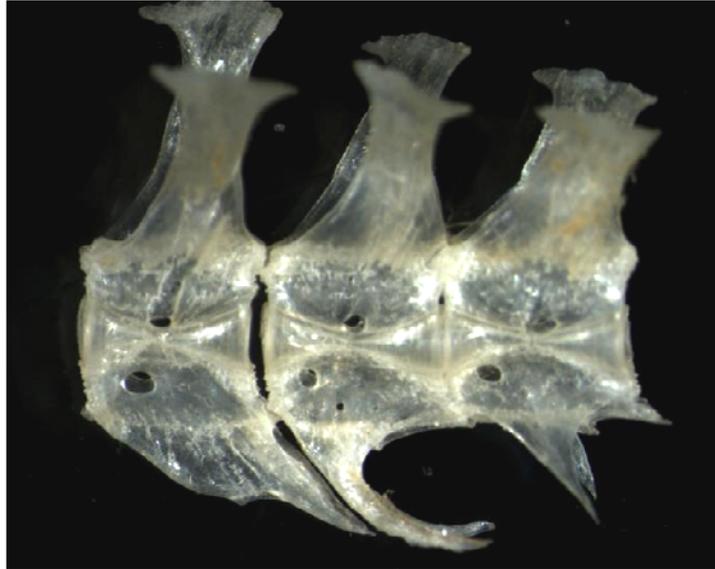


Figura 82. Vértebras del Género y especie nueva “L1”, vista lateral. Espinas neurales bifidas a nivel de la articulación de la aleta dorsal. Espinas hemales modificadas para la articulación del elemento radial proximal de la aleta anal.

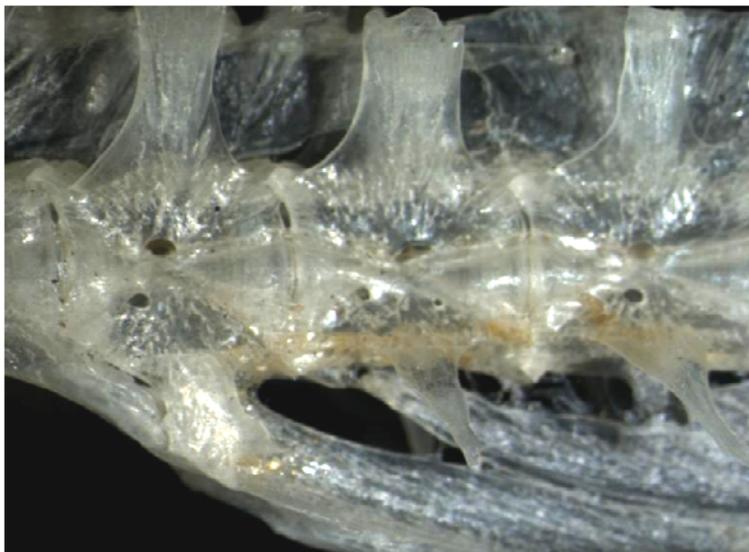


Figura 83. Articulación de la aleta anal en Género y especie nueva “L6”, vista lateral.

Carácter 60. Proyecciones laterales en las espinas neurales.

En las especies del grupo de referencia se encuentran entre 5 y 7 centra vertebrales que poseen espinas neurales bífidas donde se alojan los elementos proximales de la aleta dorsal. Por detrás de estas vértebras desaparecen las espinas bífidas (estado 0). En las especies del género *Acestridium* el patrón observado es el ancestral (estado 0). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella*, del grupo Harttiini y del grupo Loricariini varias vértebras posteriores a la articulación de la aleta dorsal poseen una espina neural laminar que portan proyecciones laterales orientadas dorsalmente (Fig. 84). Aparentemente, estas proyecciones sirven de apoyo a las placas óseas que cubren el cuerpo dorsalmente. El número de vértebras con este tipo de espina neural es variable entre 10 y 12 vértebras. Esta condición es considerada de avance para las especies indicadas (estado 1).

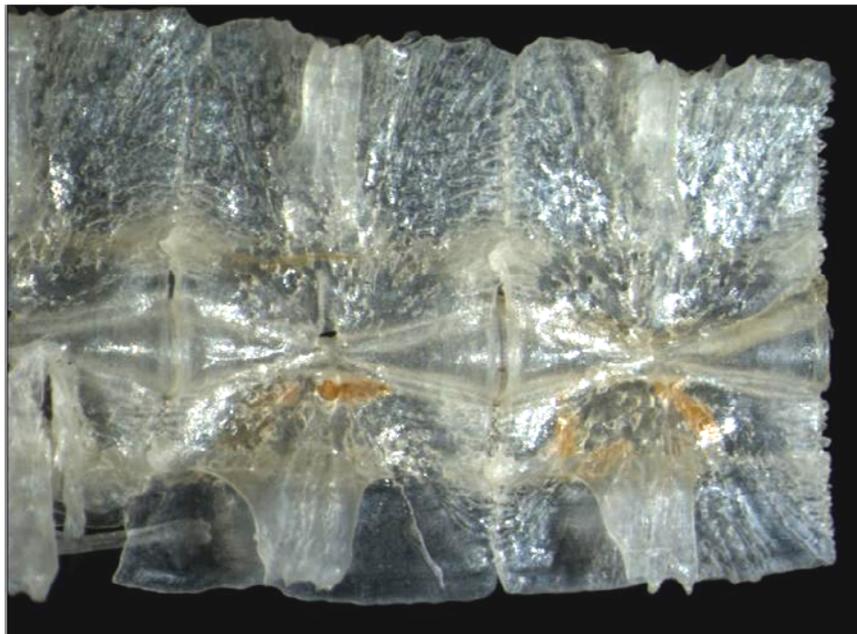


Figura 84. Vértices caudales del Género y especie nueva "L6", vista lateral, mostrando los procesos laterales en las espinas neurales y hemales.

Carácter 61. Proyecciones laterales en las espinas hemales.

En las especies del grupo de referencia, la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* no posee espinas hemales bífidas (estado 0). En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae utilizadas como grupo de referencia se observan uno o dos centra vertebrales con espinas

hemales bífidas, generalmente al final de la articulación con la aleta anal. La presencia de 1 ó dos espinas hemales bífidas o su ausencia es considerado como la condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* el patrón observado es el ancestral (estado 0). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella*, del grupo Harttiini y del grupo Loricariini vértebras posteriores a la articulación de la aleta anal poseen una espina hemal bífida (Fig. 84). En estas vértebras las espinas neurales y hemales son prácticamente idénticas. El número de vértebras con este tipo de espina neural es variable entre 8 y 12 vértebras. Esta condición es considerada de avance para las especies indicadas (estado 1).

Carácter 62. Forma de las vértebras caudales

En las especies del grupo de referencia, la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* tiene vértebras caudales de forma rectangulares alargadas en sentido dorso ventral. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae este patrón se mantiene, excepto en *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* donde tiene forma rectangular alargada en sentido antero posterior con espinas neurales y hemales del tipo laminar. Entre 8 y 6 centra anteriores al esqueleto caudal las espinas neurales y hemales se reducen tanto que parece que desaparecen (los arcos neurales y hemales se mantienen). En ambas especies los centros vertebrales se muestran no compactos están llenos de perforaciones. Con base a estas observaciones se considera que vértebras caudales rectangulares alargadas en sentido dorso ventral es una condición ancestral (estado 0). La condición observada en *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* se considera de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium* el patrón observado es similar al indicado para *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella*, del grupo Harttiini y del grupo Loricariini las vértebras caudales tiene forma rectangular alargada en sentido antero posterior con espinas neurales y hemales del tipo laminar. Entre 12 y 6 centra anteriores al esqueleto caudal las espinas neurales y hemales se reducen tanto que parece que desaparecen (los arcos neurales y hemales se mantienen) (Fig. 85). En todas las especies de la subfamilia Loricariinae los centros vertebrales se muestran compactos macizos. Esta condición es considerada de avance para las especies indicadas pero distinta para las especies de los géneros *Acestridium*, *Niobichthys* y *Oxyropsis* (estado 2).



Figura 85. Vértices caudales modificadas del Género y especie nueva "L6", vista lateral.

Aleta Dorsal

La aleta dorsal de las especies de la familia Loricariidae no muestra mayores diferencias entre las especies que conforma la familia. La base de la aleta está compuesta por los elementos radiales (proximal, medial y distal). Los radiales proximal y medial están fusionados y tiene una forma característica representada por unas proyecciones transversales que se unen o tocan las espinas neurales bifurcadas de la columna vertebral donde se asienta la aleta dorsal. Sobre los radiales distales articulan los radios simples y ramificados, el último elemento radial puede articular dos radios simultáneamente. El primer radial (región anterior de la base de la aleta dorsal) puede está articulado a una placa nucal. Esta placa en algunos casos lleva asociada una pequeña "espina" en forma de "v" invertida que está asociada a la región proximal de la placa nucal. El cambio observado entre las especies analizadas es la articulación entre el primer elemento radial y el primer radio simple endurecido denominado "espina dorsal". La fórmula de la aleta es dorsal es i,7 ó i,6, a menos que se trate de un ejemplar anómalo.

Carácter 63. Articulación del primer radio de la aleta dorsal.

En las especies incluidas en el grupo de referencia la base de la espina dorsal posee un anillo o aro totalmente formado que se une a otra especie de anillo parcial formado por proyecciones del primer elemento radial (región posterior) y de la base de la placa nucal (región anterior). El anillo es parcial pues el sector dorsoanterior está abierto (estado 0). Este es el patrón observado en *Hypostomus plecostomus* y las especies de la subfamilia

Hypoptopomatinae. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae no se observa la primera “espina”. En las especies del género *Acestridium* la condición observada es la ancestral (estado 0). En las especies *Aposturisoma myriodon* y las del género *Farlowella*, así como las especies *Lamontichthys llanero*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* poseen un anillo en la base de la espina dorsal que se une a otro anillo en el elemento radial. Ambos anillos son completos y la espina no se desarticula de su radial. En el ejemplar analizado de *A. myriodon* el anillo en el elemento radial tiene una muy ligera separación dorsoanterior. La condición observada en todas estas especies es considerada de avance (estado 1). En las especies del género *Harttia* la base de la espina dorsal no tiene anillo. Esta condición es diferente a lo observado en el grupo de referencia y en las otras especies analizadas pero es considerada de avance y diferente a lo observado en las otras especies (estado 2). En todas las especies del grupo Loricariini el patrón observado es similar (idéntico al indicado para el grupo Farlowellini y algunas especies del grupo Harttiini (estado1) (Fig. 86).



Figura 86. Articulación del primer radio de la aleta dorsal del Género y especie nueva “L6”, vista lateral.

Aleta Anal

En la aleta anal de las especies analizadas no se encontraron cambios significativos. La diferencia más llamativa está relacionada con su articulación a la columna vertebral y dicho carácter ya fue evaluado. La fórmula generalizada de la aleta es anal es $i,4,i$ (a menos que se trate de un ejemplar anómalo).

Aleta Caudal

En las especies de la familia Loricariidae el esqueleto caudal muestra modificaciones importantes en relación al esqueleto caudal de otros Loricarioidea o Siluriformes. En todas las especies de la familia Loricariidae los componentes del esqueleto caudal se encuentran fusionados, el resultado final de esta fusión es una placa sólida con tamaños y contornos variables de acuerdo a las especies. Por otra parte, entre las especies de la familia Loricariidae existe una variación en el número de radios ramificados que conforman la aleta caudal.

Carácter 64. Forma y tamaño del esqueleto caudal

En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el esqueleto caudal posee la forma de una placa o lámina gruesa triangular, con la base ubicada en la región posterior. El mayor desarrollo es el sentido dorso ventral, la altura de la placa es similar a las vértebras (centra y espinas) que le preceden. La región ventral se proyecta posteriormente algo más que la región dorsal. Entre ambas regiones destaca una muesca. A los lados de la placa caudal se desarrollan las hipurapofisis en forma de quillas horizontales que terminan en punta dirigida anteriormente (retrorsas). En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae este patrón se mantiene, a pesar de la reducción marcada de la altura del pedúnculo caudal (muy deprimido) en *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* el esqueleto caudal mantiene la forma observada en *Hypostomus plecostomus*. Con base a estas observaciones se considera que la forma descrita es la condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* se observa un ligero alargamiento de la placa caudal en sentido anteroposterior (el eje longitudinal es mayor que el eje transversa). Adicionalmente, a diferencia de las especies del grupo de referencia hay un evidente desarrollo de las hipurapofisis (se hacen más largas y más evidentes). Este cambio es considerado derivado (estado 1). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella*, del grupo Loricariini y parcialmente del

grupo Harttiini la placa caudal tiene una forma similar (Fig. 87) a lo indicado para las especies del género *Acestridium* (estado 1). Las especies incluidas en el género *Harttia* muestran una condición ancestral estado 0.

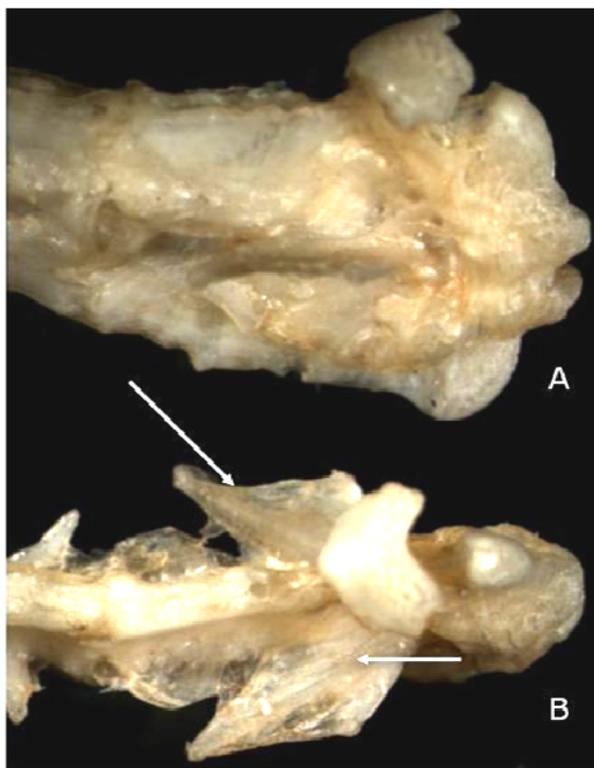


Figura 87. Esqueleto caudal de *Dasylicaria filamentosa*. A) Vista lateral. B) Vista dorsal, las flechas muestran las hipurapofisis desarrolladas.

Carácter 65. Reducción de radios ramificados de la aleta caudal.

En las especies pertenecientes a los grupos de referencia utilizados la aleta caudal posee invariablemente 14 radios ramificados, a menos que se trate de un ejemplar anómalo (estado 0). En las especies del género *Acestridium*, la aleta caudal posee 10 u 11 radios blandos ramificados. En las especies del género *Farlowella* y en *Aposturisoma myriodon* la aleta caudal posee entre 11 y 12 radios ramificados. En las especies del grupo Harttiini, la aleta caudal entre 11 y 12 radios ramificados. Finalmente, todas las especies del grupo Loricariini analizadas poseen una aleta caudal con 10 radios. Se propone que cada paso en la reducción del número de radios ramificados de la aleta caudal es una condición de avance. Existen dos condiciones, entre 12 y 11 radios ramificados (estado 1) y 10 radios ramificados (estado 2)

CINTURAS Y ALETAS PARES

Cintura y Aleta Pectoral

La cintura pectoral de las especies agrupadas en la familia Loricariidae está constituida por dos piezas óseas pares articuladas entre sí, los cleitros anteriormente y los escapulocoracoides o simplemente coracoides ubicados por detrás de los cleitros. El cleithrum es un hueso par de apariencia laminar curva, orientado en sentido dorso ventral. Cada cleitro posee en su borde dorsal una proyección puntiaguda, ubicada distalmente, que articula en la fosa media del pterótico. Lateralmente, cada cleitro posee una parte de su superficie expuesta externamente, la cual lleva en su borde posterior una proyección puntiaguda denominada espina cleitral. La superficie anterior de los cleitros es totalmente lisa y forma la pared posterior de la cámara branquial. La superficie posterior de cada cleitro es mayormente lisa y uniforme, pero en su región distal se observa un cóndilo y un canal excavado curvo donde se produce la articulación móvil de la espina pectoral. La superficie posterior articula con el coracoides. En las especies de loricáridos no se observa la escápula y se ha propuesto que la escápula y el coracoides están fusionados. El coracoides es un hueso par irregular con varias proyecciones en su extremo lateral (proyecciones dorsal, anterior y posterior). La lámina dorsal del coracoides es inclinada y se orienta hacia la región proximal (extremo más dorsal). El borde dorsal de esta lámina, específicamente su región proximal, articula con la superficie posterior del cleithrum. El extremo lateral externo también muestra cóndilos de articulación para la espina pectoral y los radios de la aleta pectoral. Por lo general, el cleithrum tiende a tener una forma conservadora. Pero, entre las especies de la familia Loricariidae se observan cambios llamativos en la forma de la región ventral de los coracoides.

Carácter 66. Exposición externa de la cintura escapular (cleithrum y coracoides).

En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae analizadas se observa que la superficie ventral del cleithrum y del coracoides se encuentra expuesta externamente. En *Hypostomus plecostomus* la superficie ventral de la cintura escapular está cubierta por tegumento (placas óseas o piel) y musculatura. En las especies *Pareiorhaphis steindachneri* y *Lithogenes wahari* la situación observada es similar a la especie *Hypostomus plecostomus*, por ello se considera que una cintura escapular cubierta o no expuesta es la condición ancestral (estado

0). En el caso de las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae se considera una condición de avance (estado 1). Las especies del género *Acestridium* poseen una condición similar a las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae (estado 1). En las especies analizadas del género *Farlowella* se observa que pequeñas porciones del coracoides (superficie ventral lateral distal, parte de la proyección posterior del coracoides) están expuestas externamente. Esta condición se considera de avance pero diferente a las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae (estado 2). *Aposturisoma myriodon* no posee la cintura escapular expuesta (estado 0). Entre las especies de la subfamilia Harttiini, las especies *Lamontichthys llanero* y *L. maracaibero*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomaticthys leightoni* muestran clara evidencia de porciones pequeñas del coracoides (superficie ventral lateral distal, parte de la proyección posterior del coracoides) expuestas al exterior ventralmente (estado 2). Las especies analizadas del género *Harttia* y las incluidas en el grupo Loricariinae tiene la cintura escapular cubierta (estado 0).

Carácter 67. Agujero en el cleithrum.

Las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae utilizadas como grupo de referencia, excepto *Niobichthys ferrarisi*, poseen un “agujero” redondeado y muy evidente sobre la superficie laminar del cleithrum, ubicado más cerca de la región ventral del hueso. *Niobichthys ferrarisi* no presenta este agujero. En *Hypostomus plecostomus* no se observa este agujero, a veces se observan pequeños agujeros distribuidos cerca de la región proximal del hueso y del borde dorsal. Las especies *Pareiorhaphis steindachneri* y *Lithogenes wahari* no posee dicho agujero. Se considera que la ausencia del agujero en el cleithrum es una condición ancestral (estado 0) y su presencia se considera de avance (estado 1). Las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae, excepto *Niobichthys ferrarisi* muestran la condición de avance (estado 1). Las especies del género *Acestridium* examinadas poseen dicho agujero (estado 1). Las especies de la subfamilia Loricariinae no posee dicho agujero (estado 0).

Carácter 68. Desarrollo anterior del cleithrum.

En las especies del grupo de referencia no se observa un desarrollo anterior del cleitro y ambos cleitros articulan entre sí en la totalidad del borde interno de la superficie ventral. En *Lithogenes wahari* se observa que la región anterior del cleithrum se alarga anteriormente de

forma llamativa. A su vez, dicha región se va estrechando paulatinamente hacia la región anterior y solo articula en el extremo anterior con su contraparte. Las especies de *Acestridium* poseen un desarrollo llamativo de la región anterior del cleithrum pero la articulación entre ambos cleitros ocurre a lo largo de todo el borde de su superficie ventral interna y sus extremos anteriores no se tocan. Además, no hay una reducción significativa del ancho de la proyección anterior. Por estas características, la condición observada en las especies de *Acestridium* no es homóloga a lo observado en *L. wahari* y se considera de avance (estado 1). El resto de las especies analizadas tiene una condición similar al grupo de referencia (estado 0).

Carácter 69. Proyecciones anteriores del coracoides.

En las especies del grupo de referencia se observan tres patrones en la forma del proceso anterior del coracoides y como articulan con el cleithrum. Todas las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae la superficie ventral del coracoides está desarrollada y expandida anteriormente como una proyección laminar. Su borde anterior articula en su totalidad con la superficie posterior del cleithrum. En una vista lateral del coracoides se observa una pequeña proyección anterior adicional ubicada dorsal a la proyección laminar. La proyección dorsal se une anteriormente a la proyección ventral y forma un agujero que se observa lateralmente. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* la proyección anterior del coracoides es simple y su forma es una estrecha lámina aplanada con el extremo anterior ensanchado (a veces se aprecia bifurcada), su borde anterior articula con el cleithrum. Ocupa una posición netamente ventral. La proyección observada en *Hypostomus* grupo *plecostomus* es homóloga a la pequeña proyección que se encuentra desplazada hacia la región dorsal en los Hypoptopomatinae. En *Hypostomus plecostomus* no existe “agujero”, ya que no posee la proyección laminar mas ventral. En las especies *Pareiorhaphis steindachneri* y *Lithogenes wahari* la condición observada es similar a la de *Hypostomus* grupo *plecostomus*, por ello se considera que dicha forma es la ancestral (estado 0). La forma observada en las especies de Hypoptopomatinae se considera de avance. En las especies del género *Acestridium* la condición del coracoides es similar a la observada en las especies de Hypoptopomatinae. En las especies del género *Farlowella* y en *Aposturisoma myriodon* se observa una condición diferente. En una vista ventral, la proyección laminar anterior descrita para las especies de Hypoptopomatinae y del

género *Acestridium* reduce considerablemente su ancho comenzando por el lado interno. La reducción del ancho de esta proyección determina la existencia de dos proyecciones anteriores. Una proyección ancha (proyección anterior interna) ventral y la proyección homóloga (proyección anterior externa) ubicada ligeramente dorsal. Igual que lo indicado para los Hypoptopomatinae, ambas proyecciones se unen en su extremo anterior y entre ambas se forma un agujero, pero en este caso es redondeado (forma casi un anillo) y se abre u observa lateralmente. La condición de las especies del género *Farlowella* sugiere algo intermedio entre lo observado en las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae y la especie de *Hypostomus* grupo *plecostomus*. La condición observada en las especies de *Farlowella* (Fig 88) es de avance pero será codificada en un estado diferente (estado 1) a las especies de Hypoptopomatinae (estado 2). Entre los Harttiini, las especies *Harttia platystoma* (*Cteniloricaria*), *Lamontichthys llanero*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* muestran una condición similar a la observada en las especies del género *Farlowella*, con ligeros cambios en el ancho de la proyección ventral interna y el anillo o agujero se desplaza ligeramente hacia una posición más ventral (ahora se hace visible ventralmente). Para estas especies se mantiene la valoración dada a las especies de *Farlowella* (estado 1). En las especies *Harttia merevari* y *H. surinamensis* la proyección anterior interna (mas ventral) no se observa, sólo se aprecia la proyección anterior externa (proyección homóloga) ocupando una posición netamente ventral (Fig. 89). Esta es una situación similar a la observada en *Hypostomus plecostomus* y *Lithogenes wahari*, en consecuencia es valorada de ancestral (estado 0). En las especies del grupo Loricariini se observa una condición dual. Las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricaria cataphracta*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L2, *Paraloricaria vetula*, *Planiloricaria cryptodon*, *Proloricaria* sp, *Pseudohemiodon* sp, *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp y *Spatuloricaria* spp tienen una condición similar (Fig. 90) a la observada en las especies *Lamontichthys llanero*, *Harttia platystoma*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* (estado 1). Las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., L3, L4 y L6 el patrón observado es similar al observado en la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* (estado 0).

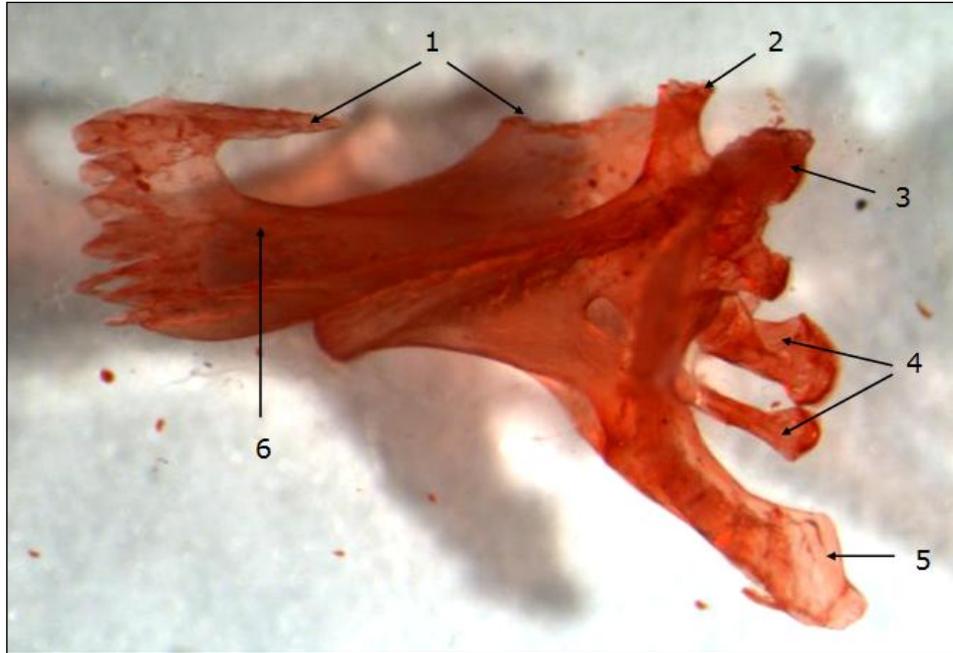


Figura 88. Coracoides de *Farlowella venezuelensis*, vista dorsal. 1) Proyección anterior interna (ventral). 2) Proyección anterior externa (dorsal). 3) Proyección dorsal externa. 4) Elementos radiales. 5) Proyección posterior. 6) Proyección dorsal interna.

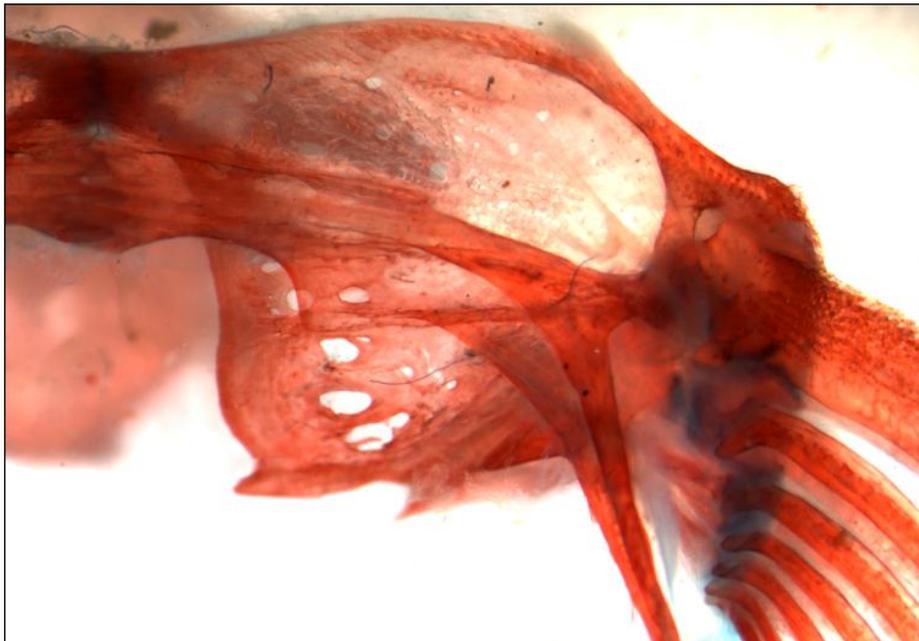


Figura 89. Cintura escapular de *Harttia merevari*, vista ventral.

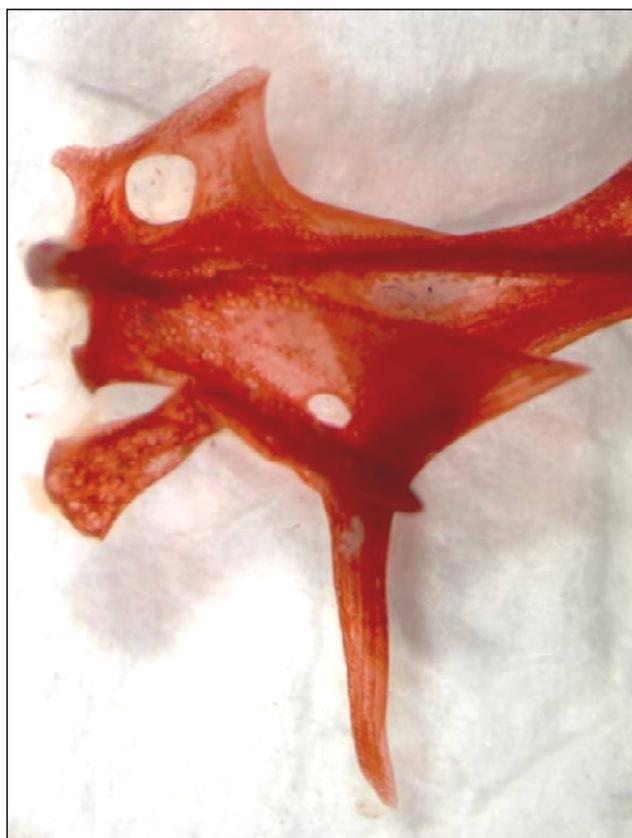


Figura 90. Coracoides de *Planiloricaria cryptodon*, vista dorsal.

Carácter 70. Ubicación de la proyección posterior del coracoides.

En la superficie ventral del coracoides y opuesta a la o las proyecciones anteriores se observa una proyección posterior. En una vista lateral esta proyección tiene forma de “Y” horizontal con los extremos bifurcados (origen) dirigidos hacia delante y unidos al la masa del coracoides y el extremo posterior (final) dirigido hacia atrás es libre. Los brazos anterior origen se disponen dorsal y ventralmente. La ubicación de la proyección posterior varía entre las especies analizadas. En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae el origen de la proyección está ubicado muy cerca del borde externo del coracoides. En la especie *Hypostomus plecostomus* el origen de la proyección (parte ventral de la bifurcación anterior) se ubica ligeramente desplazado hacia la región proximal (interna) del coracoides. Para ser más precisos en la ubicación, el borde interno de la proyección anterior está opuesto al borde externo de la proyección posterior. En *Lithogenes wahari* la proyección anterior y la

proyección posterior parecen ser una sola unidad, están totalmente opuestas entre sí. De acuerdo a lo observado, el origen de la proyección posterior ubicado en o cerca del extremo externo del coracoides o bien opuesto a la proyección anterior se considera una condición ancestral (estado 0). Las especies del género *Acestridium* la ubicación de la proyección posterior es similar a lo observado en los Hypoptopomatinae. En las especies de *Farlowella* y en *Aposturisoma myriodon* la ubicación de la proyección posterior es muy cerca del borde externo ventral del coracoides (estado 0). En las especies del grupo Harttiini la ubicación de la proyección es muy cerca al borde externo, en aquellas especies que poseen la proyección anterior interna, la proyección posterior es opuesta a ella. En el caso de no poseer la proyección anterior interna la condición es similar a lo observado en *Hypostomus plecostomus* (estado 0). En las especies del grupo Loricariini, se observa una situación similar a lo observado para las especies del grupo Harttiini que poseen la proyección anterior interna (estado 0). Excepto en *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, L3, L4, L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. donde se observa que el proceso posterior está evidentemente desplazado hacia la región interna (proximal) del coracoides. Esta observación es independiente de la existencia o no de la proyección anterior interna (estado 1).

Carácter 71. Forma de la proyección posterior y de su borde libre (posterior).

La proyección posterior del coracoides varía en cuanto a la forma de su región posterior y como finaliza su borde libre (posterior). En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae analizadas la proyección posterior reduce paulatinamente su ancho para culminar en punta aguda. Pero, la proyección se curva fuertemente hacia la región dorsal, quedando la porción más posterior de la proyección constituida por el borde ventral del hueso. Lo cual determina que el extremo posterior de esta proyección se muestra como truncado o curvo, ya que la punta aguda está dirigida dorsalmente. En la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* la región posterior es ancha y su borde libre (posterior) es truncado. La proyección posterior muestra una muy ligera curvatura hacia la región dorsal. En *Pareiorhaphis steindachneri* es recta y puntiaguda. En *Lithogenes wahari* la proyección posterior es ancha y su borde libre es truncado. Su borde dorsal muestra una ligera curvatura hacia la región dorsal. Tomando en consideración las condiciones observadas en los grupos de referencia se sugiere que la región

posterior ancha y recta culminando en un borde libre truncado es la condición ancestral (estado 0). Las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae muestran una condición de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium* la proyección posterior reduce paulatinamente su ancho y su borde final termina en punta. La proyección posterior es recta (no curva). Esta condición se considera de avance pero diferente a lo observado en las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae por ello es codificada con un nuevo valor (estado 2). En las especies del género *Farlowella* y en *Aposturisoma myriodon* la proyección posterior es gruesa (o ancha) de forma laminar y su borde final libre es truncado (Fig. 91). La orientación de la proyección es recta. Esta condición se considera ancestral (estado 0). Las especies del grupo Harttiini muestran una proyección posterior que reduce su ancho, culmina en una punta aguda y es recta (estado 2). Las especies del grupo Loricariini muestran una proyección posterior que reduce su ancho, culmina en una punta aguda y es recta (estado 2) (Fig. 90). En las especies *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* se percibe que el extremo posterior es algo más grueso que en el resto de las especies analizadas del grupo Loricariini. Sin embargo, no serán codificadas de forma distinta, ya que en líneas generales es un patrón muy similar al de las otras especies.

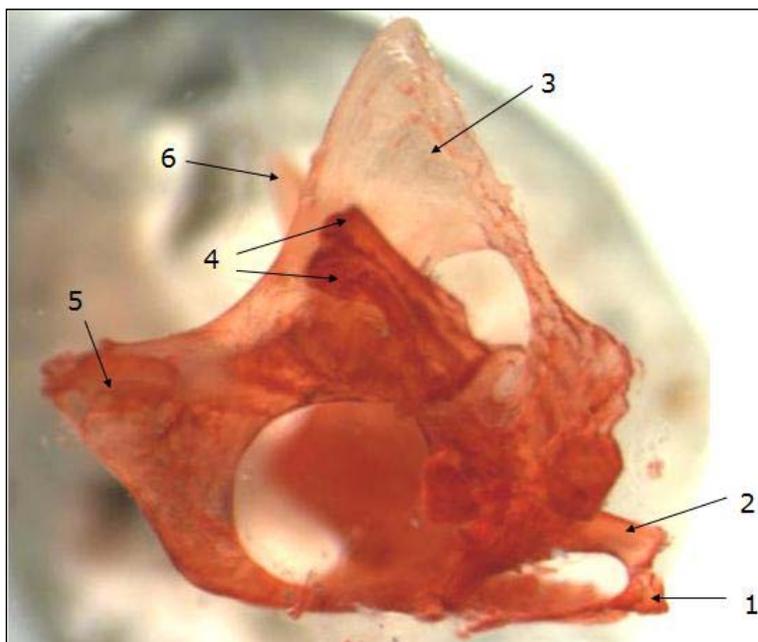


Figura 91. Coracoides de *Farlowella venezuelensis*, vista lateral. 1) Proyección anterior interna (ventral). 2) Proyección anterior externa (dorsal). 3) Proyección dorsal externa. 4) Proyección posterior. 5) Proyección dorsal interna.

Carácter 72. Continuidad de la proyección dorsal (brazo anterior hasta el extremo libre dorsal).

Adicional a las proyecciones anteriores y posteriores, el coracoides posee una proyección dorsal que también se origina en el extremo lateral externo. El origen de la proyección es doble. En una vista lateral tiene forma de “Y” invertida. El origen del brazo posterior es grueso y se ubica sobre o cerca del origen del brazo dorsal de la proyección posterior. El origen del brazo anterior es delgado y se ubica sobre el cóndilo de articulación de la espina pectoral. La orientación de esta proyección es inclinada, dorsoproximal y culmina en una punta aguzada libre. Todo el borde anterior de la proyección se adosa (articula) al cleithrum. En las especies del grupo de referencia se observa una continuidad total entre el origen anterior de la proyección dorsal y el extremo final libre aguzado (hay masa ósea a lo largo de toda la longitud de la proyección dorsal) Esta condición se considera ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* la condición observada es similar al grupo de referencia (estado 0). En las especies del género *Farlowella* y en *Aposturisoma myriodon* la proyección dorsal no es continua hay un salto cerca del origen del brazo anterior, pero en algunos casos se observo un delgado filamento óseo que daba continuidad al borde anterior (Fig. 91). Se considera que la condición observada en estas especies es derivada (estado 1). Entre las especies del grupo Harttiini, *Lamontichthys llanero*, *Harttia platystoma* (*Cteniloricaria*), *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* poseen continuidad en el borde anterior de la proyección dorsal (estado 0). Mientras *Harttia merevari* y *H. surinamensis* no tienen continuidad (estado 1). Las especies del grupo Loricariini muestran una situación similar a la indicada en el grupo Harttiini. Las especies *Loricaria cataphracta*, L1, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. la condición del carácter es ancestral (borde anterior continuo) (estado 0). Mientras que en las especies *Apistoloricaria laani*, *Dasyloricaria filamentosa* *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, L2, L3, L5, L6, *Planiloricaria cryptodon*, *Proloricaria* sp., *Pseudohemiodon* sp. y *Pseudoloricaria laeviuscula* la condición del carácter es derivada, no hay continuidad (estado 1) (Fig. 90). La especie *Paraloricaria vetula* muestra una conexión o puente entre las dos porciones que es muy delgada. Como en el caso de las especies del género *Farlowella* será considerada una condición derivada (estado 1).

Carácter 73. Radios ramificados en la aleta pectoral

En las especies del grupo de referencia la fórmula de la aleta pectoral es i,6. En todas las especies analizadas esta fórmula se mantuvo invariable, excepto en las especies de *Lamontichthys* donde la fórmula es i,7. Para estas especies el carácter se considera de avance (estado 1), y constituye una autapomorfía para el género *Lamontichthys*.

Cintura y Aleta Pélvica

En las especies incluidas en la familia Loricariidae la cintura pélvica está formada por los basipterigios que se unen en la línea media interna, aproximadamente en el centro de cada basipterigio y sobre su borde externo se encuentran los cóndilos de articulación de la espina y los radios pélvicos. Asociados a estos cóndilos pero orientado anteriormente, en cada basipterigio se encuentra un elemento óseo en forma de cilindro denominado lateropterigio. Este elemento es característico de casi todas las especies de la familia Astroblepidae y Loricariidae, pero la forma de dicho elemento óseo es variable en cada familia. En la aleta pélvica el número de radios ramificados no exhibe variaciones en las especies analizadas (grupo de referencia y grupo de estudio). A menos que se trate de un ejemplar anómalo, la fórmula de la aleta pélvica es i,5 (invariable). Por ello, este carácter no se considera en el análisis numérico filogenético

Carácter 74. Forma de los basipterigios.

En los basipterios de la cintura pélvica de *Hypostomus* grupo *plecostomus* se observan proyecciones anteriores externas e internas. Los basipterios se unen por su borde interno, dejando dos áreas translúcidas (unidas por cartílago). Las proyecciones anteriores externas tienen una lámina perpendicular a la superficie del basipterigio. Las proyecciones externas no se tocan y culminan en una punta, mientras las proyecciones internas articulan entre sí a lo largo del borde interno y terminan en una punta aguda. La región posterior de los basipterios (región isquiática) posee proyecciones laminares anchas con bordes redondeados cuya longitud es similar a las proyecciones anteriores externas. En las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae se observa que las proyecciones anteriores tienden a unirse todas entre sí, comenzando por el extremo anterior, en *Parotocinclus eppleyi* las proyecciones están completamente unidas y se aprecia una lámina anterior continua (no agujereada) que

culmina en punta. Adicionalmente, las proyecciones posteriores tienden a ser mas cortas que las anteriores. La cintura pélvica observada en *Pareiorhaphis steindachneri* es similar a la descrita para *Hypostomus plecostomus*. Esta condición se considera ancestral (estado 0). La condición observada en las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae se propone de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium* la situación es muy similar a la observada en *Parotocinclus eppleyi*, pero la lámina anterior culmina de forma truncada y las proyecciones o láminas posteriores del basipterigio no disminuyen su longitud relativa, por el contrario parecen más largas que la lámina anterior (estado 2). En las especies *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* el patrón es similar al observado en *Acestridium* (estado 2) (Fig. 92). En las especies del género *Harttia* y en *Lamontichthys llanero* la forma de los basipterigos es similar a lo observado en *Hypostomus* grupo *plecostomus* y *Pareiorhaphis steindachneri* pero las proyecciones anteriores internas están orientadas en dirección proximal y no anterior (Fig. 92) (estado 0). En las especies del grupo Loricariini, *Dasylicaria filamentosa*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria spp.* y *Spatuloricaria* la forma de los basipterigos es similar a la condición ancestral (estado 0), (Fig. 93) pero en ellas las proyecciones anteriores internas y externas tienen el mismo tamaño. En *Furcodontichthys novaesi*, *Loricaria cataphracta*, L1, L2, *Paraloricaria vetula* y *Proloricaria sp.* las proyecciones anteriores externas e internas son una sola unidad, muestran un largo relativo mayor. Cada basipterigio se une a lo largo del borde interno y la región anterior toma la forma de una sola lámina que culmina aguzada anteriormente. La lámina perpendicular que lleva la proyección anterior interna se desarrolla lateral e internamente (se dobla) y pasa a ser paralela a la superficie del basipterigio formando una especie de bolsillo. Las proyecciones posteriores reducen su tamaño. Esta condición es considerada de avance y diferente a las anteriores (estado 3). En *Furcodontichthys novaesi*, las proyecciones anteriores se unen en la punta pero quedan amplios huecos o agujeros entre las proyecciones externas e internas y entre las internas. En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria spp.*, *Dentectus barbarmatus*, L3, L4 y L6, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon sp.* las proyecciones anteriores e internas forman una sola unidad cuyo extremo anterior es puntiagudo (Fig. 93), la región anterior del basipterigio muestra un incremento considerable de su largo. Esta observación también se ve reforzada por la

disminución considerable del largo de la región posterior del basipterigio. En estas especies la lámina sobre la proyección anterior interna no muestra cambios llamativos, se mantiene con orientación perpendicular. Estas modificaciones son consideradas de avance y diferentes a las anteriores (estado 4).

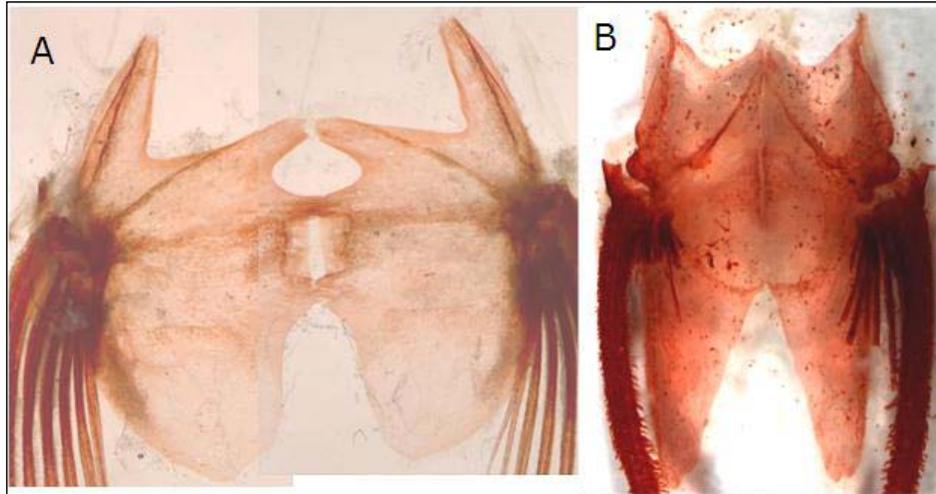


Figura 92. Cintura pélvica, vista dorsal. A) *Harttia surinamensis*. B) *Farlowella venezuelensis*.

Carácter 75. Reducción marcada o ausencia del lateropterigio.

En todas las especies del grupo de referencia el lateropterigio está presente (estado 0). En el grupo Harttiini, las especies *Lamontichthys llanero*, *Harttia merevari* y *Harttia platystoma* poseen un lateropterigio que culmina en punta (estado 0). En *Harttia surinamensis* y *Sturisomatichthys leightoni* el lateropterigio reduce su tamaño apreciablemente pero es detectable (Fig. 92). La reducción del lateropterigio es considerada una condición derivada (estado 1). En *Sturisoma tenuirostre* y en las especies analizadas del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, del género *Farlowella* y del grupo Loricariini no se observa lateropterigio (Figs. 92 y 93). La ausencia de lateropterigio es considerada como un estado de avance distinto (estado 2).



Figura 93. Cintura pélvica del, vista dorsal. A) *Spatuloricaria* sp. B) Género y especie nueva “L4”

LÍNEA LATERAL CEFÁLICA

Entre las especies analizadas de la familia Loricariidae, la línea lateral cefálica inicia su recorrido en el borde posterior del pteroticosupracleitrum (pterótico) y mantiene una orientación posteroanterior casi paralela al eje longitudinal del cuerpo. Posee cuatro ramificaciones importantes, en sentido posteroanterior. La rama posterolateral sobre el pterótico, la rama preopérculo mandibular, la rama esfenótico - infraorbital y la rama epifisial sobre el frontal. Adicionalmente, pueden observarse una o dos ramificaciones pequeñas, pero llamativas. Una en el esfenótico (supraorbital) y una en el frontal, en forma de “U” invertida que culmina en un canal abierto o en un poro en la articulación frontal esfenótico. El recorrido del canal de la línea lateral cefálica es conservador, entre las especies analizadas, excepto, las variaciones presentes en la rama preopérculo mandibular (o canal POM). En las especies analizadas en este trabajo, la rama preopérculo mandibular culmina su recorrido en el elemento subpreopercular o placa con canal (Schaefer 1987), no continua en la mandíbula inferior como en otros Siluriformes, ya Schaefer (1987) indica que en astroblépidos y loricáridos este canal no ingresa en la mandíbula inferior. El recorrido generalizado observado en las especies analizadas es el siguiente: La línea lateral cefálica comienza a nivel

del borde posterior del pterótico, en su tercio dorsal. Posee un recorrido en sentido anterior casi paralelo al eje longitudinal. Cerca la mitad del recorrido sobre el hueso pterótico se presenta la primera división del canal, la rama posterolateral con un recorrido casi perpendicular al eje longitudinal del hueso para culminar en un poro a nivel del borde ventral del hueso. Un poco antes de la articulación entre el esfenótico y el pterótico (borde anterior del hueso pterótico) se genera otra rama con un recorrido casi paralelo a la rama posterolateral. Esta rama corresponde a la preopérculo mandibular (POM), la cual culmina su recorrido en el pterótico en un poro en el borde anterior cercano al borde ventral. A partir de este punto se observan variaciones en el canal o rama POM entre las especies de la subfamilia Loricariinae analizadas y las especies del grupo de referencia. Dichas variaciones serán expuestas y analizadas más adelante. La línea lateral cefálica entra en el esfenótico y casi en la mitad del hueso se observa una división que se dirige hacia la región ventral y ligeramente anterior. Esta rama, es conocida como la rama esfenótico infraorbital. Al salir del esfenótico, generalmente, recorre la serie de infraorbitales en dirección anterior. El canal principal de la línea lateral cefálica sale del esfenótico y entra en el frontal donde se pueden presentar una o dos ramificaciones. La primera o más cercana a la articulación esfenótico frontal no siempre está presente o muestra algunas variaciones las cuales serán indicadas más adelante. La segunda ramificación es la gran rama epifisiaria que culmina en el borde lateral interno del frontal donde se encuentra o une a su homóloga especular. El canal principal sale del frontal y culmina su recorrido atravesando todo el eje longitudinal del hueso nasal, a veces el hueso nasal queda reducido al canal de la línea lateral cefálica osificado. La figura 94 muestra el recorrido de la rama preopérculo mandibular en un representante del grupo Loricariini.

Carácter 76. Ausencia en el pterótico de la rama preopérculo mandibular (POM)

En todas las especies analizadas, incluyendo *Astroblepus phelpsi* y *Lithogenes wahari*, se observa la rama POM en el hueso pterótico, pero en las especies analizadas del género *Acestridium* y en *Otocinclus vittatus* no se observa la rama recorriendo el pterótico. Solo se observa un poro o una ligera proyección tubular en el lugar de la ramificación señalada anteriormente. Para estas especies la ausencia de la rama POM en el pterótico se considera una condición avanzada (estado 1).

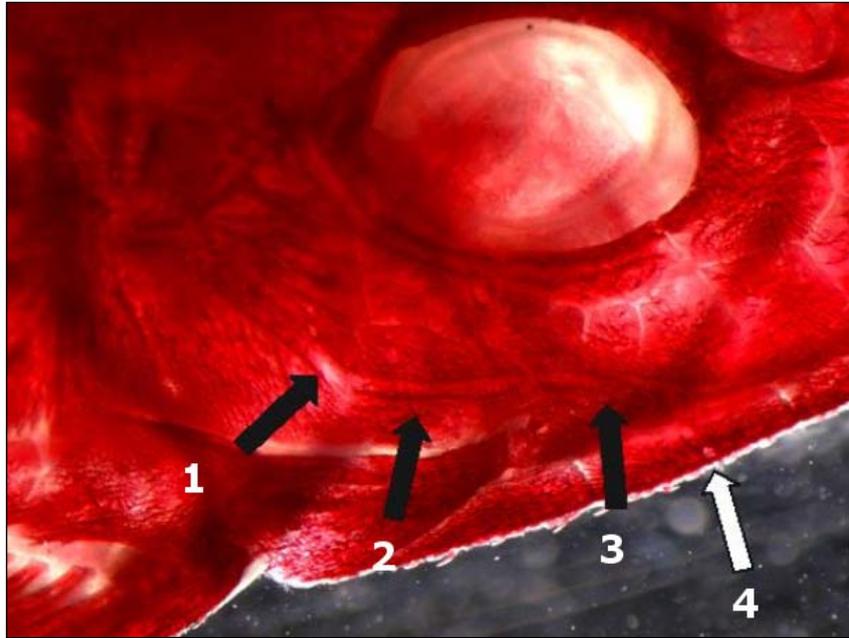


Figura 94. Recorrido de la rama preoperculomandibular en *Limatulichthys griseus*. 1) Canal en el pterótico. 2) Canal en el suprapreopercular. 3) Canal en el preopercular. 4) Canal en subpreopercular (placa con canal).

Carácter 77. Recorrido de la rama POM al salir del pterótico.

En las especies *Astroblepus phelpsi*, *Lithogenes wahari*, *Pareiorhaphis steindachneri* e *Hypostomus* grupo *plecostomus*, *Parotocinclus eppleyi* y en casi todas las especies analizadas pertenecientes a la subfamilia Loricariinae la rama POM emerge del pterótico y continúa su recorrido antero ventral en el elemento suprapreopercular. En la especie *Otocinclus vittatus* y las especies del género *Acestridium* analizadas no se observa el elemento suprapreopercular (no se observa una placa ósea que lleve un canal en esta región). Dado que en estas especies la rama POM no tiene recorrido sobre el pterótico no podemos indicar, sin dudas razonables, que el elemento suprapreopercular está ausente o que la rama POM no recorre el suprapreopercular. Esta condición es considerada como un estado indeterminado (estado ?). En las especies analizadas del género *Hypoptopoma*, *Niobichthys ferrarisi* *Oxyropsis acutirostra* y en las especies del género *Farlowella* y en *Aposturisoma myriodon* se observa que la rama POM que emerge del pterótico ingresa al infraorbital 6 (Fig. 95). Por lo tanto, el infraorbital 6 posee la rama infraorbital ubicada dorsalmente, prácticamente en el borde de la órbita y casi paralela a ella la rama POM ubicada ventralmente. Esta condición también es considerada de avance (estado 1). Schaefer (1997) señala que las especies de *Otocinclus* y otros

hypoptopominos tienen 5 elementos infraorbitales. En las especies analizadas de *Farlowella* y *Aposturisoma myriodon* observamos 6 elementos infraorbitales. Si bien existen diferencias en cuanto al número de elementos infraorbitales implicados en los dos grupos de especies, consideramos que en ambos casos la condición es homóloga, pues topográficamente se corresponde al mismo elemento infraorbital. Es el infraorbital que articula directamente con el esfenótico el que lleva las dos ramas sensoriales.

Carácter 78. Continuidad del recorrido de la rama POM al emerger del infraorbital 6.

En las especies *Astroblepus phelpsi*, *Lithogenes wahari*, *Pareiorhaphis steindachneri* e *Hypostomus* grupo *plecostomus*, *Parotocinclus eppleyi* y en el resto de las especies analizadas pertenecientes a la subfamilia Loricariinae la rama POM que emerge del elemento suprapreopercular continúa su recorrido hacia el preopercular (estado 0). En las especies analizadas de *Farlowella* y *Aposturisoma myriodon* observamos que la rama POM al emerger del infraorbital 6 continúa su recorrido hacia el preopercular (estado 0). En las especies analizadas del género *Hypoptopoma*, *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* la rama POM al emerger del infraorbital 6 no ingresa al preopercular (estado 1). En las especies *Otocinclus vittatus* y las especies del género *Acestridium* analizadas este carácter se considera como un carácter indeterminado (estado ?).

Carácter 79. Recorrido de la rama POM en el preopercular.

En las especies *Astroblepus phelpsi*, *Lithogenes wahari*, *Pareiorhaphis steindachneri*, *Hypostomus* grupo *plecostomus*, *Parotocinclus eppleyi* y en casi todas las especies analizadas pertenecientes a la subfamilia Loricariinae la rama POM posee un recorrido similar en el preopercular. La forma y orientación del hueso muestra variaciones pero en todas ellas el canal POM ingresa por su extremo posterior (orientado dorsal o ligeramente dorsal), recorre el hueso en sentido anterior, (con o sin una evidente inclinación hacia la región ventral), muestra una bifurcación en su tercio anterior o cerca de la mitad de su recorrido. Las especies de *Parotocinclus eppleyi* analizadas carecen de esta bifurcación, el canal es continuo, solo muestran un poro de entrada y uno de salida (estado 1). Una condición similar fue observada en la especie L3 (miniaturización?). De la bifurcación surge un segmento corto que se orienta posteriormente para culminar en un poro con o sin un tubo no osificado que puede ser

localizado por delante del hueso opercular. El otro segmento (o principal) de la rama continúa su recorrido anterior hasta llegar al borde del hueso por donde emerge. El patrón descrito es considerado ancestral y codificado estado 0. En las especies *Otocinclus vittatus* y las especies del género *Acestridium* analizadas no se observa la rama POM en el preopercular. Esta condición es considerada indeterminada (estado ?). En las especies analizadas del género *Hypoptopoma*, *Niobichthys ferrarisi* y *Oxyropsis acutirostra* el recorrido de la rama POM en el preopercular tiene forma de “U” invertida ubicada en el tercio posterior del preopercular o de un tubo muy corto cuyos poros anterior y posterior se orientan centralmente ubicado en la misma región. Esta condición es considerada de avance y codificada como estado 2.

Carácter 80. Forma del elemento subpreopercular.

En las especies del grupo de referencia (*Hypoptopomatinae* y *Pareiorhaphis steindachneri*) el elemento subpreopercular es un elemento muy evidente por su tamaño, tiene forma triangular, su eje longitudinal mayor está orientado paralelo al eje longitudinal del cuerpo. La punta del triángulo está dirigida anteriormente y la base posteriormente. Este elemento está ubicado en la región ventral de la cabeza, por delante de las hendiduras branquiales (estado 0). En las especies analizadas de *Acestridium*, *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon* y las agrupadas en Harttiini esta forma y ubicación se mantiene (estado 0) (Fig. 95). En las especies del grupo Loricariini el tamaño de elemento subpreopercular se reduce de forma evidente, pasa a tener forma rectangular, cuadrado u ovoide y se ubica en el contorno de las cabeza. Esta condición es considerada de avance (estado 1). En *Hypostomus* grupo *plecostomus* se observa una condición similar a la indicada para los Loricariini pero se considera que no es homóloga.

Carácter 81. Recorrido de la rama POM en el subpreopercular.

En las especies *Astroblepus phelpsi* y *Lithogenes wahari* la rama que emerge del preopercular muestra una bifurcación casi inmediatamente después de salir del preopercular. Un segmento algo más largo tiene dirección anterior y se observa como un pequeño tubo osificado, el cual finaliza en un poro. El otro segmento no se osifica, muestra un recorrido posterior culminando su recorrido en un poro. Estos poros en el subpreopercular marcan el final del recorrido de la rama POM. En *Pareiorhaphis steindachneri* el recorrido observado en la

placa con canal es similar al descrito. En las especies de Hypoptopomatinae utilizadas como grupo de referencia el recorrido de la rama POM en el subpreopercular es reducido y muestra cierta variación con un patrón identificable. En dichas especies la rama POM ingresa al

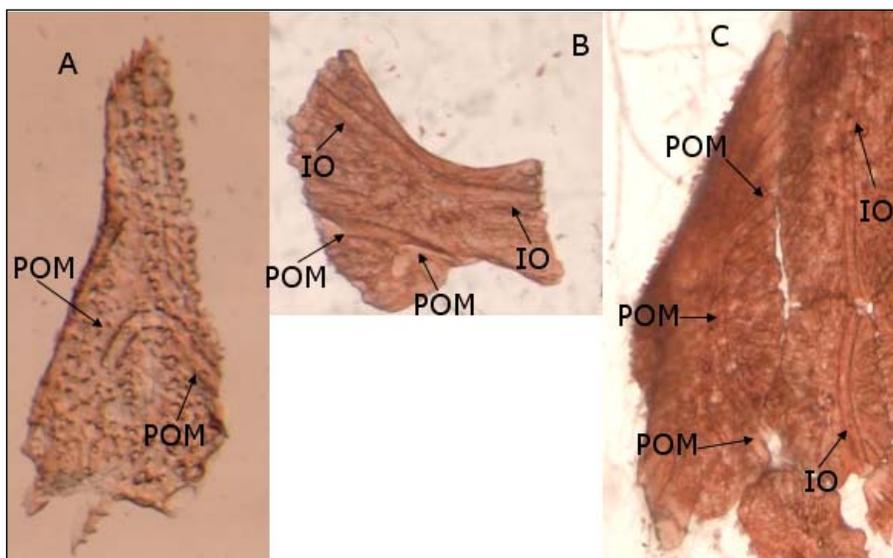


Figura 95. Elementos subpreopercular e infraorbital VI. Las flechas indican recorrido del canal sensorial. POM, preopérculo mandibular. IO, infraorbital. A) Subpreopercular de *Acestridium dichromum*. B) Infraorbital VI de *Farlowella venezuelensis*. C) Subpreopercular de *Farlowella venezuelensis*.

subpreopercular por el borde lateral externo, generalmente a nivel del tercio posterior. Muestra una orientación en sentido interno, casi perpendicular al eje mayor del subpreopercular, generalmente se curva posteriormente y finaliza en un poro casi en el centro de esta región del elemento óseo. Esta configuración parece indicar que en este grupo de especies no existe bifurcación de la rama POM en el subpreopercular y que el recorrido de la rama POM en el subpreopercular es perpendicular al eje mayor del elemento óseo. Esta condición es considerada de avance (estado 1). En las especies del género *Acestridium* la condición es similar a la descrita para las especies de Hypoptopomatinae (estado 1) (Fig. 95). En las especies del género *Farlowella*, *Aposturisoma myriodon* y las especies del grupo Harttiini, el recorrido de la rama POM en el subpreopercular se inicia en forma similar a las especies de Hypoptopomatinae (en el mismo lugar). Pero el recorrido cambia de orientación, en estas especies rama tiene una orientación netamente anterior, es paralela al eje longitudinal

mayor del subpreopercular, describiendo una especie de arco. El recorrido culmina en un poro ubicado cerca de ápice anterior del elemento óseo (Fig. 95). En estas especies tampoco se presenta la bifurcación de la rama POM en el subpreopercular. Esta condición también es considerada de avance, pero distinta a la indicada para los Hypoptopomatinae y es codificada como estado 2. En las especies del grupo Loricariini el recorrido de la rama POM en el elemento subpreopercular es perpendicular al eje mayor de dicho elemento. No se observa bifurcación en dicho recorrido. Esta condición es considerada de avance y es codificada como estado 3. Los cambios de estado observados en el carácter no se consideran secuenciales por ello se indican como no ordenados.

CARACTERES EXTERNOS (MISCELANEA)

Carácter 82. Longitud de las barbillas maxilares.

En las especies del grupo de referencia las barbillas maxilares son cortas, generalmente no pasan el borde posterior del labio inferior (estado 0). En las especies analizadas del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las especies del género *Farlowella* y en las especies del grupo Harttiini las barbillas maxilares son cortas, condición similar al grupo de referencia (estado 0). Entre los Loricariini, las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Dentectus barbarmatus*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. poseen barbillas maxilares cortas (estado 0). En las especies *Crossoloricaria* spp., *Loricaria cataphracta*, L1, L2, L3, *Paraloricaria vetula* y *Pseudohemiodon* sp. las barbillas maxilares alcanzan o sobrepasan ligeramente el borde del opérculo (estado 1). En las especies de los géneros *Apistoloricaria laani*, *Furcodontichthys novaesi*, L4, L6 y *Planiloricaria cryptodon* la barbilla maxilar alcanza o pasa la mitad del primer radio de la aleta pectoral (estado 2).

Carácter 83. Número de dientes

En las especies del grupo de referencia el número de dientes en las mandíbulas, especialmente en la mandíbula superior es elevado, generalmente 20 o más dientes (estado 0). En las especies de *Acestridium*, las del género *Farlowella*, las del grupo Harttiini y especialmente en *Aposturisoma myriodon*, la mandíbula superior tiene un elevado número de

dientes (más de 20 dientes). En todas estas especies la condición del carácter es ancestral (estado 0). En las especies del grupo Loricariini la mandíbula superior tiende a poseer pocos dientes (estado 1) y en las especies *Hemiodontichthys acipenserinus*, L6 y *Planiloricaria cryptodon* no hay dientes en la mandíbula superior (estado 2).

Carácter 84. Tamaño de los dientes.

En las especies del grupo de referencia el tamaño (alto y ancho) de los dientes en las mandíbulas, especialmente en la mandíbula superior es relativamente homogéneo y constante. Estas especies tienen dientes del tipo villiformes (ligeramente alargados y delgados) (estado 0). En las especies de *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, las del género *Farlowella* y las del grupo Harttiini la condición observada es similar (idéntica) al grupo de referencia (estado 0). En las especies del grupo Loricariini, hay dos tendencias en cuanto al tamaño de los dientes de la mandíbula superior. En las especies *Loricaria cataphracta*, L2, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp., *Pseudoloricaria laeviuscula*, *Rineloricaria* spp. y *Spatuloricaria* spp. los dientes de la mandíbula superior son grandes y fuertes (estado 1). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Dentectus barbarmatus*, *Furcodontichthys novaesi*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus*, L1, L3, L4, *Pseudohemiodon* sp. los dientes de la mandíbula superior tienden a ser pequeños o muy pequeños, en algunos casos no visibles a simple vista (estado 2). En las especies *Hemiodontichthys acipenserinus*, L6 y *Planiloricaria cryptodon* no hay dientes en la mandíbula superior. Para estas tres especies la condición es indeterminada ya que no hay dientes (estado ?).

Carácter 85. Superficie del labio inferior

En las especies del grupo de referencia los labios, principalmente el inferior está cubierto por papilas de forma y tamaño más o menos homogéneo (estado 0). En las especies analizadas de los géneros *Acestridium* y *Farlowella*, en *Aposturisoma myriodon* y las especies del grupo Harttiini la superficie del labio inferior muestra una condición similar (estado 0). Entre las especies del grupo Loricariini, la forma como está cubierta la superficie del labio inferior es variable. En las especies de los géneros *Rineloricaria* y *Spatuloricaria* la condición es similar a la condición ancestral (estado 0). En el resto de las especies hay una variedad de

combinaciones que incluyen barbillones de variado tamaño y papilas. Es posible establecer algunos patrones. En las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Loricariichthys brunneus*, *Limatulichthys griseus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* el labio inferior posee dos regiones musculosas y gruesas con apariencia de almohadillas (estado 1). Las especies *Crossoloricaria* spp., *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. poseen diminutas papilas dispersas (estado 2). El resto de las especies posee barbillones alargados delgados en una amplia variedad de presentaciones (estado 3).

Carácter 86. Ausencia de aleta adiposa

Las especies del grupo de referencia poseen aleta adiposa, excepto las especies *Hypoptopoma guianense*, *Niobichthys ferrarisi*, *Otocinclus vittatus* y *Oxyropsis acutirostra*. En *Pareiorhaphis steindachneri* y *Lithogenes wahari* la aleta adiposa está presente. La presencia de aleta adiposa se considera el carácter ancestral (estado 0). Las especies del género *Acestridium* y las especies analizadas de la subfamilia Loricariinae carecen de aleta adiposa. La ausencia de aleta adiposa es considerada un carácter de avance (estado 1).

Carácter 87. Contorno del pedúnculo caudal en vista dorsal.

En las especies del grupo de referencia, en una vista dorsal del pedúnculo caudal, especialmente en las que poseen un pedúnculo deprimido, se observa que el ancho del pedúnculo se reduce paulatinamente en dirección a la aleta caudal. En las especies del género *Harttia* y del género *Lamontichthys* el ancho del pedúnculo caudal se reduce abruptamente en dirección a la aleta caudal, casi en a mitad de su longitud. Esta condición es exclusiva de estas especies y se considera derivada (estado 1).

Carácter 88. Tipo de cubrimiento del abdomen.

En las especies del grupo de referencia el abdomen puede estar cubierto de dos formas. En *Hypostomus* grupo *plecostomus* el abdomen está cubierto por placas muy pequeñas que dan sensación de una superficie áspera (como papel de lija). En las especies de Hypoptopomatinae analizadas el abdomen está cubierto por placas grandes articuladas entre si. En *Pareiorhaphis steindachneri* el abdomen está desnudo, En *Lithogenes wahari* y *Astroblepus phelpsi* el abdomen está desnudo. Estas observaciones impiden tomar una

decisión clara sobre cuál es la condición ancestral. Por otra parte, los análisis filogenéticos realizados recientemente permiten tomar una decisión de consenso. Con base a lo indicado en este análisis propone que la condición observada en la subfamilia Hypoptopomatinae es la condición ancestral (estado 0). El resto de condiciones observadas se consideran de avance con una codificación particular a cada. La especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* muestra el estado 1. *Pareiorhaphis steindachneri* muestra el estado 2. En las especies del género *Acestridium*, *Aposturisoma myriodon*, y del géneros *Farlowella*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* muestran un abdomen cubierto con placas grandes dispuestas en hileras longitudinales. Esta condición es similar al patrón tomado como ancestral (estado 0). Las especies *Lamontichthys llanero*, *L. maracaibero* y *Harttia platystoma* el abdomen está cubierto por placas articuladas entre sí dispuestas en mosaico (estado 3). Las especies *Harttia merevari*, *H. surinamensis* el abdomen está desnudo, al igual que *Pareiorhaphis steindachneri* y *Lithogenes wahari* (estado 2). En las especies del grupo Loricariini se observan los siguientes patrones. Las especies *Furcodontichthys novaesi*, *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus* y *Pseudoloricaria laeviuscula* el abdomen está cubierto por placas grandes con un patrón similar al tomado como ancestral (estado 0). En las especies *Dasylicaria filamentosa*, *Loricaria cataphracta*, L2 y *Rineloricaria* spp. el abdomen está cubierto con un patrón similar al descrito para las especies de *Lamontichthys llanero*, *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* (estado 3). En las especies *Dentectus barbarmatus*, *Planiloricaria cryptodon* y *Pseudohemiodon* sp. el abdomen está cubierto por placas articuladas de forma laxa o no articuladas (estado 4). En las especies *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., L3, L4 y L6 el abdomen posee unas placas como en el grupo anterior pero tiene dos áreas desnudas a los lados de una hilera media de placas óseas (estado 5). En las especies L1, *Paraloricaria vetula*, *Proloricaria* sp. y *Spatuloricaria* spp. el abdomen posee pequeñas o muy pequeñas placas óseas dispersas dejando amplias áreas desnudas, o se aprecia desnudo, o a veces está cubierto con un patrón similar al descrito para las especies del género *Lamontichthys*. Pero aparte de esta variabilidad, estas especies tienen una condición exclusiva en cuanto a las hileras de placas laterales sobre el abdomen, por ello se consideran agrupadas en una condición distinta y de avance (estado 6).

Carácter 89. Punta del hocico expandida (redondeada) con espinas retrorsas

En las especies del grupo de referencia el hocico no es alargado y no posee modificación alguna o estructura llamativa. Entre las especies analizadas se detectó que las incluidas en el género *Acestridium* y la especie *Hemiodontichthys acipenserinus* poseen el hocico alargado, en cual culmina anteriormente en una especie de ensanchamiento redondeado que está armado con odontodes ligeramente desarrollados como espinas dirigidas posteriormente (retrorsas). Esta condición es considerada de avance para este grupo de especies (estado 1).

Carácter 90. Caracteres sexuales secundarios

En la familia Loricariidae, varias especies exhiben cambios de la morfología externa asociados al sexo (dimorfismo sexual). La gran mayoría de estos cambios morfológicos son temporales, solo ocurren en el periodo de máxima actividad reproductiva, y por lo general, los cambios son particularmente acentuados en los ejemplares machos. Para este carácter solo se tomaron en consideración los caracteres sexuales secundarios que han sido observados directamente. En las especies donde no se tiene información directa o proveniente de una fuente confiable, el carácter fue codificado como indeterminado (estado ?). Los caracteres sexuales secundarios indicados han sido reportados por Isbrücker y Nijssen (1992). En las especies de la subfamilia Hypoptopomatinae no hay información sobre la aparición de caracteres sexuales secundarios. En la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* los caracteres sexuales secundarios se manifiestan como un engrosamiento de las espinas pectorales y su ornamentación con odontodes desarrollados, principalmente sobre la superficie dorsal y la región distal de las espinas pectorales. En *Pareiorhaphis steindachneri* el dimorfismo sexual se manifiesta por el desarrollo de odontodes hipertrofiados a los lados de la cabeza de los machos sexualmente activos. Tomando en consideración lo indicado se propone que el desarrollo de odontodes hipertrofiados a los lados de la cabeza y en las espinas pectoral es una condición ancestral (estado 0). En las especies del género *Acestridium* no hay referencia sobre características sexuales secundarias (estado ?). En las especies del género *Farlowella*, en *Sturisoma tenuirostre* y *Sturisomatichthys leightoni* las características sexuales secundarias se manifiestan con la aparición de cerdas duras desarrolladas u odontodes a los lados de la cabeza y del hocico. Esta condición es considerada como ancestral (estado 0). Entre los Loricariini, en las especies de los géneros *Rineloricaria* y *Spatuloricaria* los

caracteres sexuales secundarios son similares a los observados en las especies de los géneros *Farlowella*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* (estado 0). Las especies de los géneros *Hemiodontichthys acipenserinus*, *Limatulichthys griseus*, *Loricariichthys brunneus* y *Pseudoloricaria laeviuscula*, presentan como dimorfismo sexual secundario un crecimiento de la longitud del labio inferior. Los machos de estas especies durante la época reproductiva alargan de forma muy evidente el labio inferior para transportar las masas de huevos. Esta condición es considerada como derivada (estado 1). En las especies de *Apistoloricaria laani*, *Crossoloricaria* spp., *Furcodontichthys novaesi*, *Loricaria cataphracta*, L1, L6 y *Pseudohemiodon* sp. el dimorfismo sexual se manifiesta como un cambio en el tipo de recubrimiento de la superficie del labio inferior. Durante la época reproductiva los machos suprimen los barbillones y los convierten en papilas (estado 2). Este cambio al parecer les ayuda a sostener la masa de huevos que transportan en su boca. En el resto de las especies analizadas no se tiene conocimiento directo sobre el dimorfismo sexual y el carácter fue codificado como indeterminado (estado ?).

IV-2B. Análisis numérico de la matriz de especies y caracteres

La matriz de especies y caracteres se muestra en la tabla 1. Se analizaron un total de 45 especies y 90 caracteres. Las especies analizadas se encuentra repartidas de la siguiente forma: el grupo de referencia está conformado por 8 especies (Neoplecostominae 1 especie, Hypostominae 1 especie, Hypoptopomatinae 6 especies). El grupo de análisis estuvo conformado por 37 especies (3 pertenecientes al género *Acestridium*, 4 especies del grupo Farlowellini, 6 especies del grupo Harttiini y 24 especies del grupo “Loricariini”). El agrupamiento indicado es el propuesto por Isbrücker (1980) con modificaciones. Los caracteres analizados están repartidos de la siguiente forma: 75 caracteres osteológicos, 6 caracteres de la línea lateral cefálica y 9 caracteres de la morfología externa. La matriz fue sometida a varios análisis con la finalidad de garantizar la robustez de los resultados y la coherencia de las hipótesis filogenéticas resultantes. Los caracteres utilizados en la matriz fueron evaluados con base a su índice de consistencia y a su índice de retención para conocer su comportamiento en los análisis. En la tabla 2 se muestran los resultados obtenidos. Hay 62 caracteres cuyo índice de consistencia es igual o superior a 0,5.

Los primeros cladogramas fueron obtenidos con el programa PAST (Hammer y col. 2001). En el aparte de cladística, hay un análisis de parsimonia. Con este programa se realizaron cuatro análisis que dieron como resultado un total de ocho hipótesis de relaciones filogenéticas. Los dos primeros análisis tienen los parámetros siguientes: optimización Wagner, en este programa esta optimización se refiere a la propuesta de Kluge y Farris (1969) en la cual los cambios en los caracteres son tomados como secuencias ordenadas y cada cambio representa un paso en el cambio de los caracteres es sumado al número de pasos de la hipótesis, generalmente bajo este tipo de optimización se obtienen cladogramas con elevadas longitudes. Con esta optimización se utilizaron los algoritmos TBR (multiple tree bisection reconnection: bisección del cladograma y múltiples reconexiones) y SPR (subtree pruning regrafting: poda e injerto de subsectores del cladograma). Se obtuvieron resultados idénticos con ambos algoritmos y son los siguientes: Árboles guardados 1. Longitud del árbol más corto: 489. Índice de consistencia: 0,509. Índice de retención: N/A. Las figuras 96 y 97 muestran los dos cladogramas obtenidos. No se obtuvieron deferencias en los cladogramas de consenso estricto entre ambos algoritmos. (Fig. 98) La topología de todos los cladogramas obtenidos con estos parámetros es idéntica. En todos los cladogramas se designó a la especie

Pareiorhaphis steindachneri como la raíz.

Con el mismo programa PAST se realizaron dos análisis adicionales cambiando la opción de optimización. En este caso se utilizó la optimización Fitch, la cual establece que los cambios en los caracteres ocurren de forma independiente (no ordenada) (Fitch 1971), por ello los pasos que implican pasar de un estado o condición a otro estado o condición no son aditivos. Generalmente, cuando se utiliza este tipo de optimización la longitud de los cladogramas tiende a ser más corta. Al igual que en el caso anterior los parámetros fueron idénticos y se utilizaron nuevamente los dos algoritmos (TBR y SPR). Los resultados obtenidos con la optimización Fitch son los siguientes: Árboles guardados: 1. Longitud del árbol más corto 371. Índice de consistencia: 0,5211. Índice de retención: 0,8818. No hubo diferencias en los valores obtenidos al utilizar cada algoritmo. Las figuras 99 y 100 muestran los dos cladogramas obtenidos. A los cladogramas obtenidos se les aplicó el consenso estricto. No se detectaron diferencias entre el consenso estricto. No se obtuvieron diferencias en los cladogramas de consenso estricto entre ambos algoritmos (Fig. 101). La topología de todos los cladogramas obtenidos con estos parámetros es idéntica. En todos los cladogramas se designó a la especie *Pareiorhaphis steindachneri* como la raíz.

Tabla 1. Matriz de especies y caracteres (continuación)

Especies	CARACTERES
L2	650004521112010221201110121100111021112331111040204011110021121120001021032000013111310302
L3	?4?01372121242022120110112240013032111136311125121400211002112112000012104200011311231050?
L4	3412136212125202212011112220013032111126311125121400211002112112000012104200001321231050?
L6	34121362121252022120112112221014032111136311125121400211002112112000012104200001322?310502
<i>Lamontichthys llanero</i>	000002220001011000000?00101000000000000000000020203110000021121112001021100000002000011300
<i>Limatulichthys griseus</i>	430002221113500201202110111300120021112242111031204001110021121120001021002000013012110001
<i>Loricaria cataphracta</i>	650004501112020211203120121100111021112331111040204011110021121120001020032000013111310302
<i>Loricariichthys brunneus</i>	440002231112300211101120121300120221222452111031204011110021121120001021002000013012110001
<i>Paraloricaria vetula</i>	65000223111232031120210012110011101110132111114020401111002112112000102103200001311131060?
<i>Planiloricaria cripton</i>	441012801212420201213221122?1014032112246311125121400211002112112000112104200001322?21040?
<i>Proloricaria</i> sp.	6200022311123103112?110012110011101110132111104020401111002112112000102103200001301131060?
<i>Pseudohemiodon</i> sp.	341012721212420221213221122410130321122263111251214002110021121120001121042000013112210402
<i>Pseudoloricaria laeviuscula</i>	650?022211135002012011001213001110211122321110312040111100211211200010210020?0013011110001
<i>Rineloricaria caracasensis</i>	430002421112020021202101121300101011100141111140004011110021121120001020002000013011010300
<i>Rineloricaria</i> sp.	4300024211120200212021011213001010111001411111400040111100211211200?1020002000013011010300
<i>Spatuloricaria lagoichthys</i>	620002221012020011201100111300111011100521111140004011110021121120001020002000013011010600
<i>Spatuloricaria</i> sp.	620002221012020011201100111300111011100521111140004011110021121120001020002000013011010600
<i>Sturisoma tenuirostre</i>	211001300001010200000?00101000000000000000000020203110000021121112001020022000002000010300
<i>Sturisomatichthys leightoni</i>	211001300001011000000?00101000000100000000000020203110000021121112001020?21000002000010300

Tabla 2. Índice de consistencia e índice de retención de los caracteres empleados en el análisis numérico.

Carácter No.	C.I.	I.R.	Carácter No.	C.I.	I.R.
1	NA	1	46	0.4	0.8
2	0.5	0.8077	47	1	1
3	0.1667	0.7222	48	1	1
4	0.5	0.8330	49	0.4	0.8421
5	1	1	50	1	1
6	0.4444	0.75	51	1	1
7	0.8	0.913	52	0.5	0.8333
8	0.3333	0.5385	53	0.25	0.7273
9	1	1	54	1	1
10	0.6667	0.9565	55	1	1
11	0.3333	0.8667	56	1	1
12	0.4286	0.8095	57	1	1
13	0.5556	0.75	58	0.5	0.8333
14	0.2857	0.8148	59	1	1
15	0.25	0.8235	60	1	1
16	0.375	0.7917	61	1	1
17	0.25	0.6842	62	0.6667	0.8889
18	0.3333	0.9	63	1	1
19	0.6667	0.9524	64	0.5	0.9
20	NA	1	65	0.6667	0.9474
21	0.3333	0.7143	66	0.5	0.8462
22	NA	1	67	0.5	0.8571
23	0.2857	0.5455	68	1	1
24	0.25	0.85	69	0.5	0.8824
25	1	1	70	0.5	0.8889
26	0.3333	0.8261	71	0.5	0.8
27	0.5	0.85.71	72	0.2	0.7895
28	0.5714	0.8571	73	1	1
29	0.1667	0.6667	74	0.5714	0.8846
30	0.5	0.75	75	0.5	0.8182
31	1	1	76	0.5	0.6667
32	0.4545	0.6667	77	0.5	0.9167
33	0.25	0.7273	78	1	1
34	0.5	0.7857	79	0.6667	0.875
35	1	1	80	1	1
36	1	1	81	1	1
37	0.6667	0.9524	82	0.28	0.5455
38	0.5	0.875	83	0.6	0.9048
39	0.4	0.8125	84	0.5	0.9191
40	0.5	0.75	85	0.6	0.8824
41	0.75	0.8889	86	0.3333	0.3333
42	1	1	87	0.5	0.6667
43	1	1	88	0.5	0.7143
43	0.5	0.9444	89	0.5	0.6667
45	1	1	90	0.5	0.9355

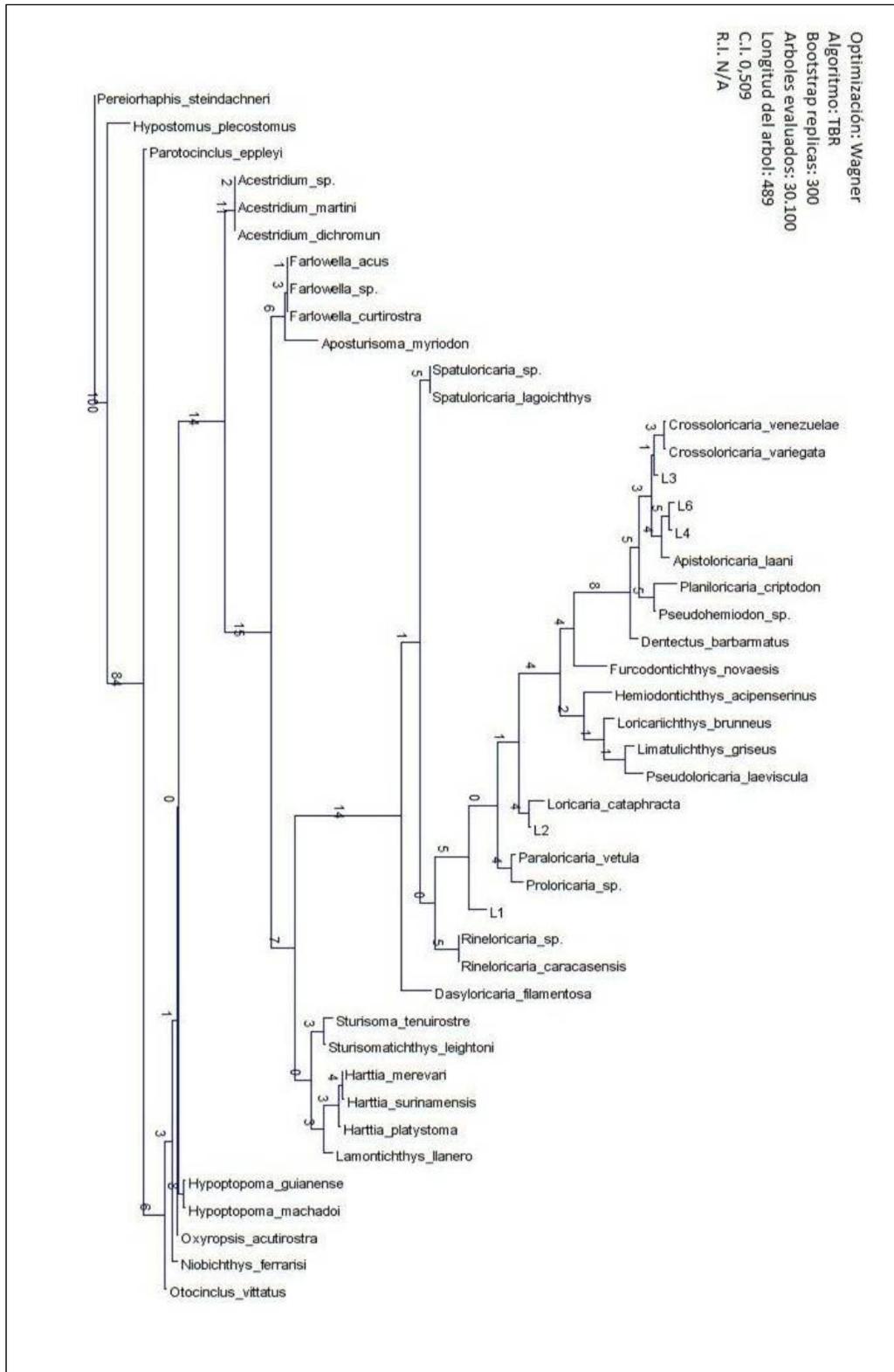


Figura 96. Cladograma obtenido con optimización Wagner, algoritmo TBR. Programa PAST.

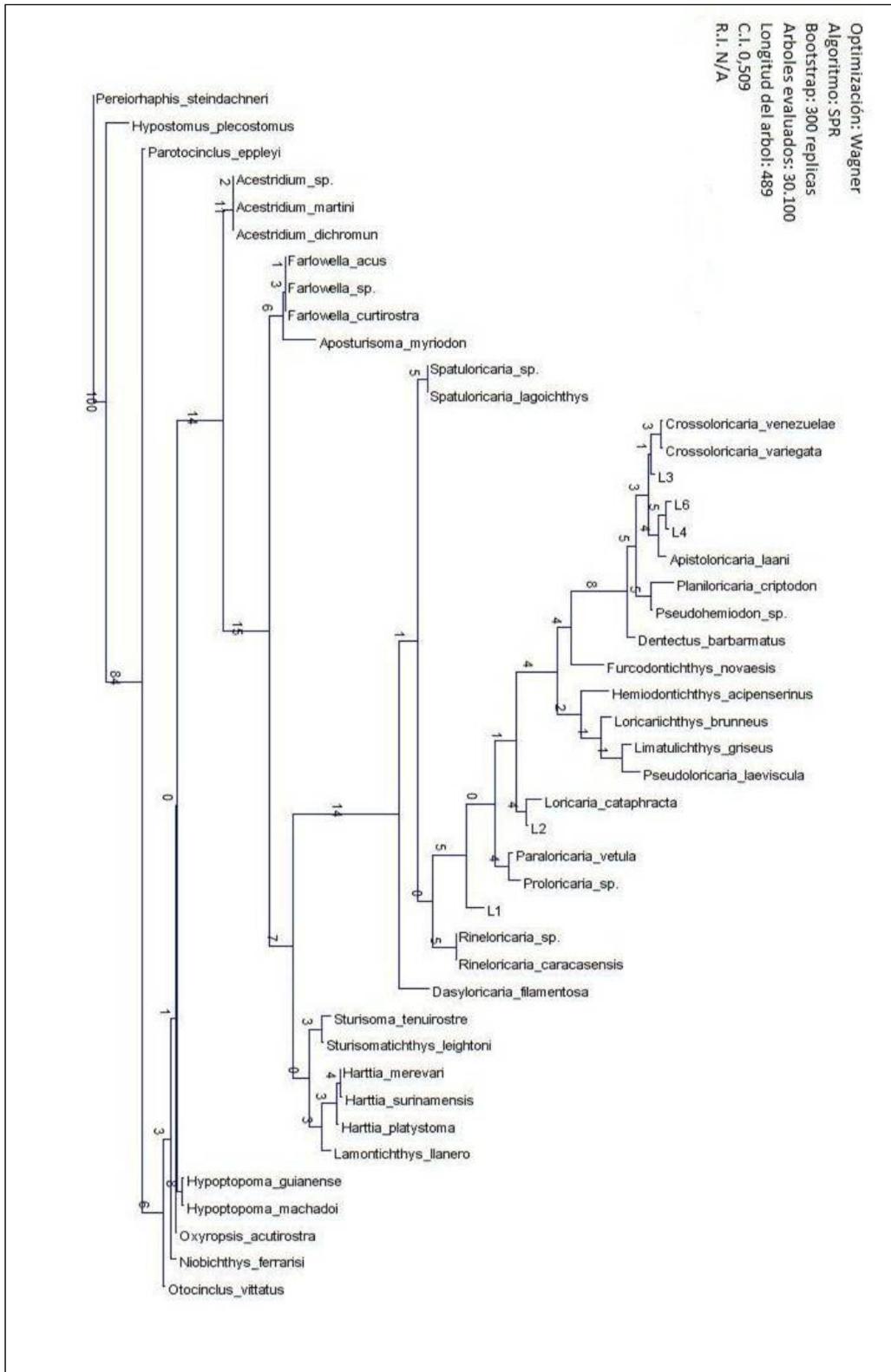


Figura 97. Cladograma obtenido con optimización Wagner, algoritmo SPR. Programa PAST.

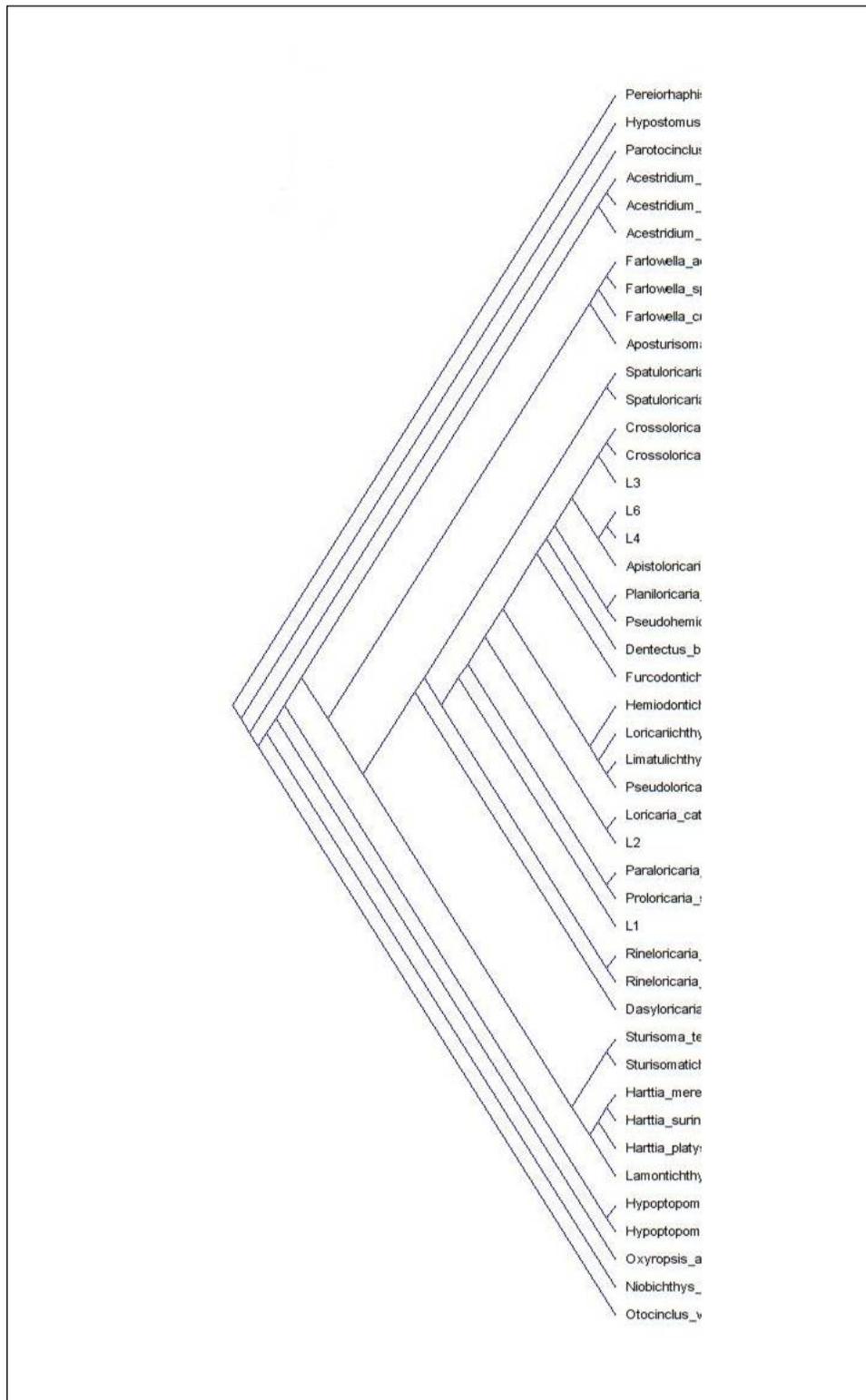


Figura 98. Cladograma de consenso, optimización Wagner. Programa PAST.

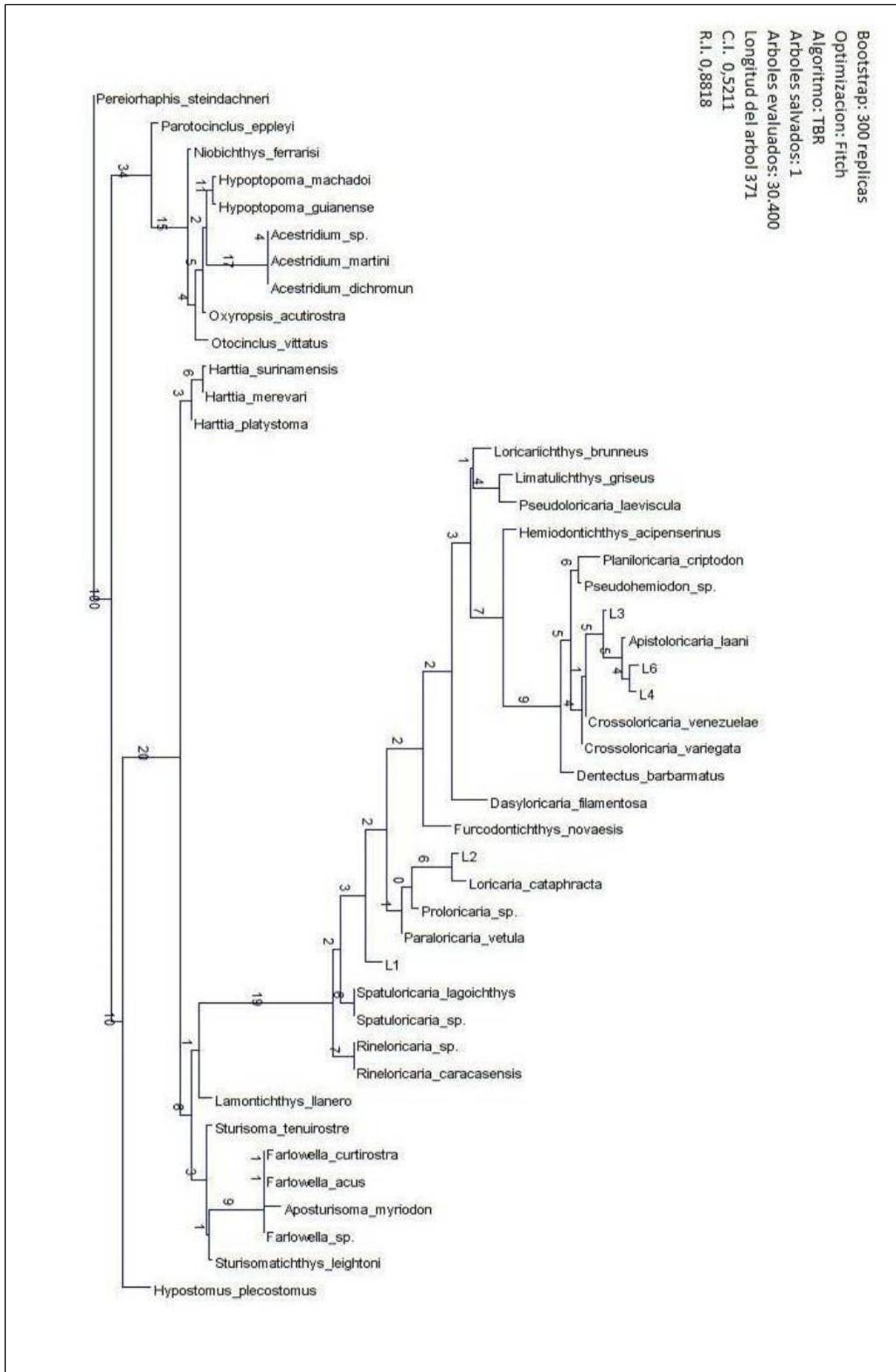


Figura 99. Cladograma. Optimización Fitch. Algoritmo TBR. Programa PAST.

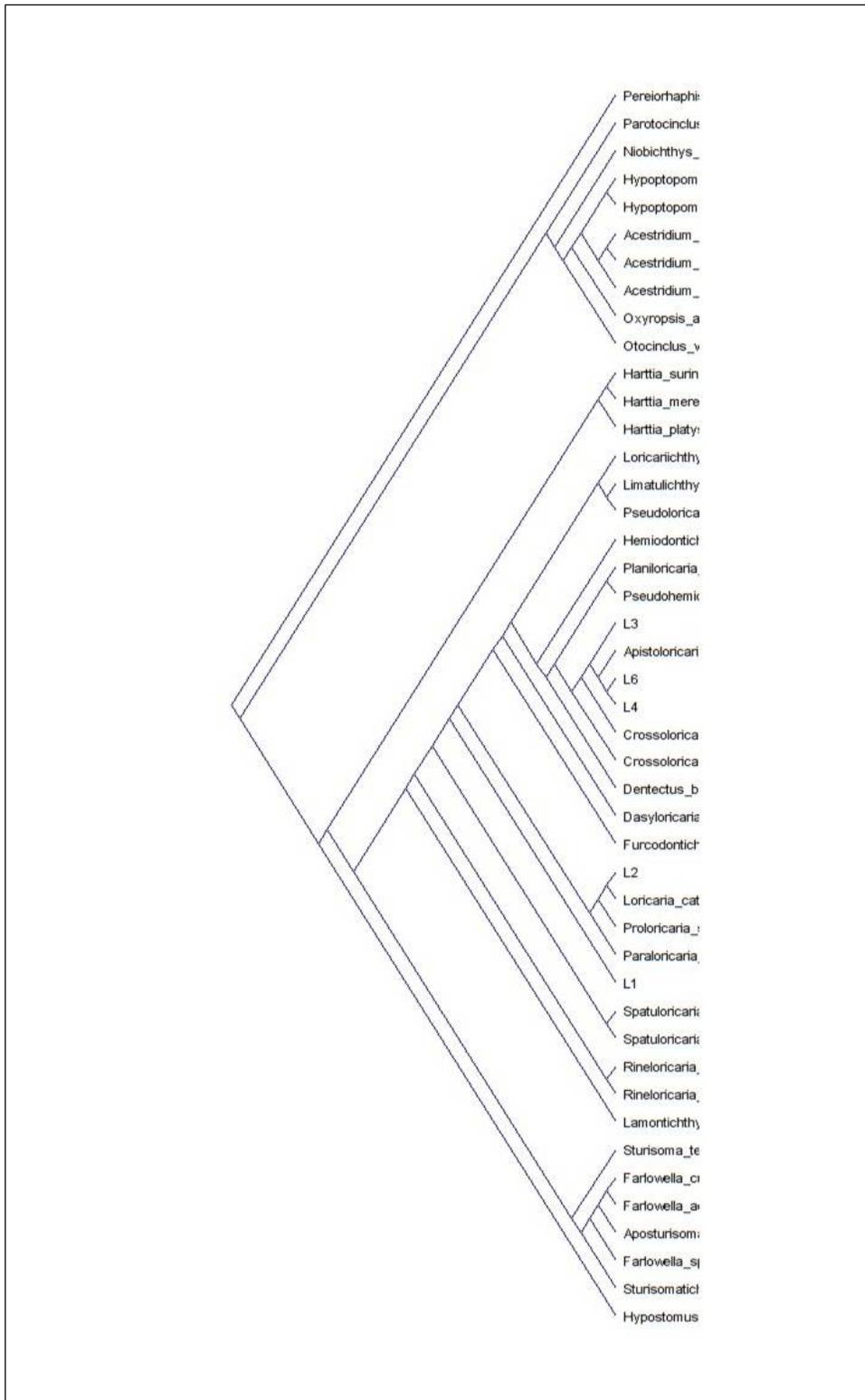


Figura 101. Cladograma de consensos estricto y por mayoría. Optimización Fitch. Programa PAST.

El segundo programa utilizado fue Winclada ver. 1.00.08 (Nixon 2002), asociado con NONA ver.2.0 (Goloboff 1999). Los parámetros de búsqueda utilizados fueron: Número máximo de árboles mantenidos en memoria: 1.000 (máximo permitido por el programa). Número de repeticiones: 5.000. Número máximo de árboles mantenidos en memoria por réplica de bisección/reconexión: 5. Los resultados con este análisis son los siguientes: Se obtuvieron 132 árboles más parsimoniosos todos con una longitud de 368 pasos, un índice de consistencia de 0,53 y un índice de retención de 0,86 (Fig. 102). Adicionalmente, se realizó un consenso estricto, cuyos resultados fueron los siguientes: 16 nodos fueron colapsados y los nuevos valores del cladograma son: Longitud 427, índice de consistencia de 0,45 e índice de retención de 0,82 (Fig. 103).

Se realizó un análisis “bootstrap” sobre uno de los cladogramas obtenidos (1 de los 132 cladogramas) con los siguientes parámetros: 250 réplicas. 10 búsquedas heurísticas por cada réplica con todos los caracteres no ordenados (mult*N). Algoritmo TBR. 5 árboles mantenidos en memoria por réplica (hold/). Un máximo 1.000.000 de árboles por cada réplica (Fig. 104).

En los análisis se realizaron dos evaluaciones cambiando en cada caso la especie utilizada como raíz en un caso se utilizó la especie *Pareiorhaphis steindachneri* y en otro a la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus*. No se observaron cambios en el cladograma al realizar esta sustitución.

Finalmente, con el programa NONA/Winclada se realizó un análisis aditivo. En este caso los caracteres multiestado se van incorporando paulatinamente al análisis. Se utilizó a la especie *Hypostomus* grupo *plecostomus* como raíz. Los resultados fueron: 48 árboles guardados, la longitud fue de 506 pasos, el índice de consistencia de 0,38 y el índice de retención de 0,85. Se procedió a obtener un cladograma de consenso estricto de este análisis. Finalmente, el cladograma de consenso estricto fue sometido a un análisis “bootstrap”. El cladograma obtenido por este análisis se muestra en la figura 105.

En líneas generales, la topología de los árboles de consenso PAST (Fitch) y NONA/Winclada (excepto el análisis aditivo) mantiene la coherencia, excepto cambios en algunas especies (terminales) cuyas relaciones de parentesco requieren del aporte de caracteres adicionales. El cladograma de consenso utilizando incorporación aditiva de caracteres y con análisis “bootstrap” guarda mayor afinidad con los cladogramas del programa PAST usando

optimización Wagner, todos ellos tienen topologías afines.

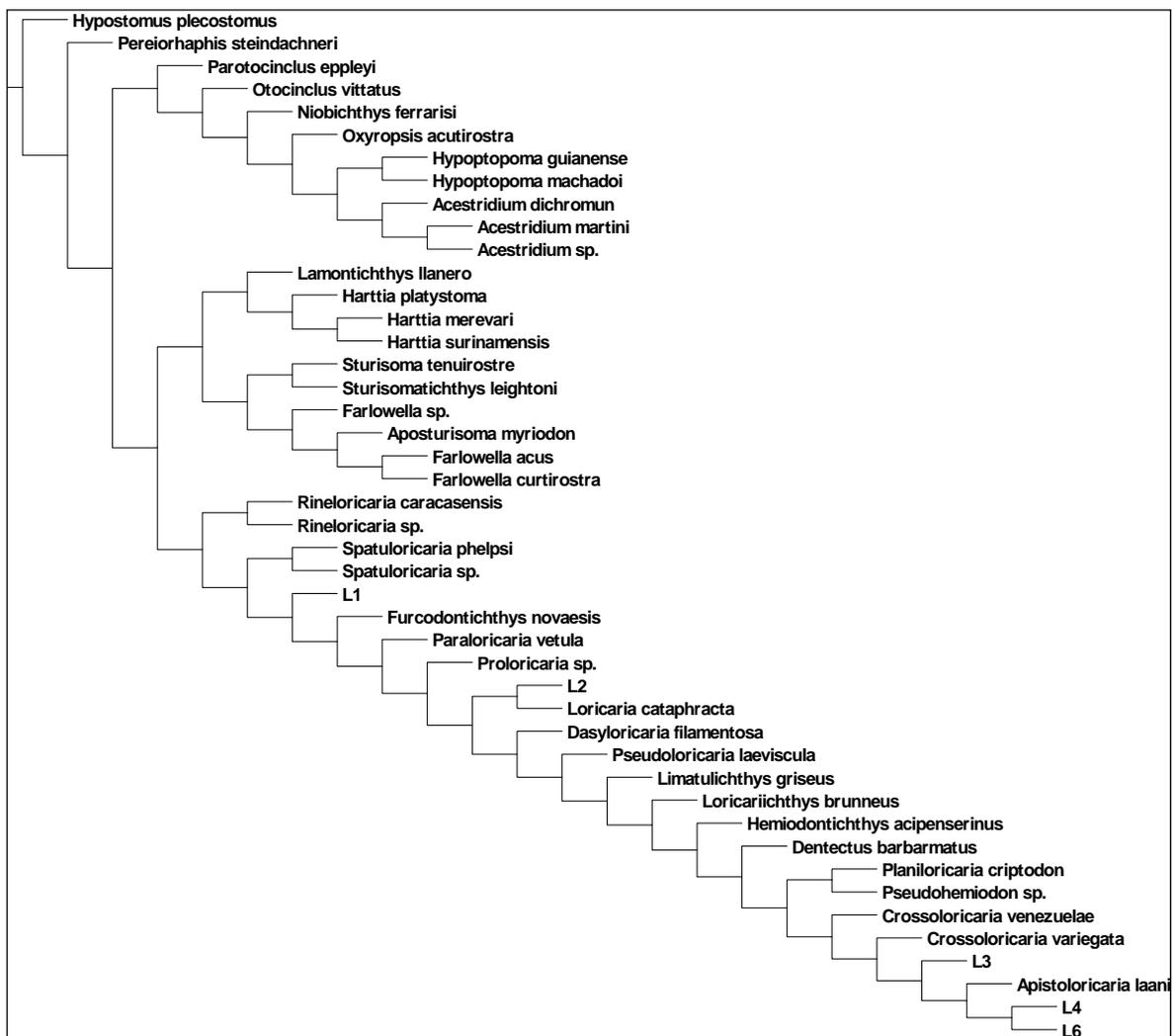


Figura 102. Cladograma 1 de 132. Programa NONA/Winclada.

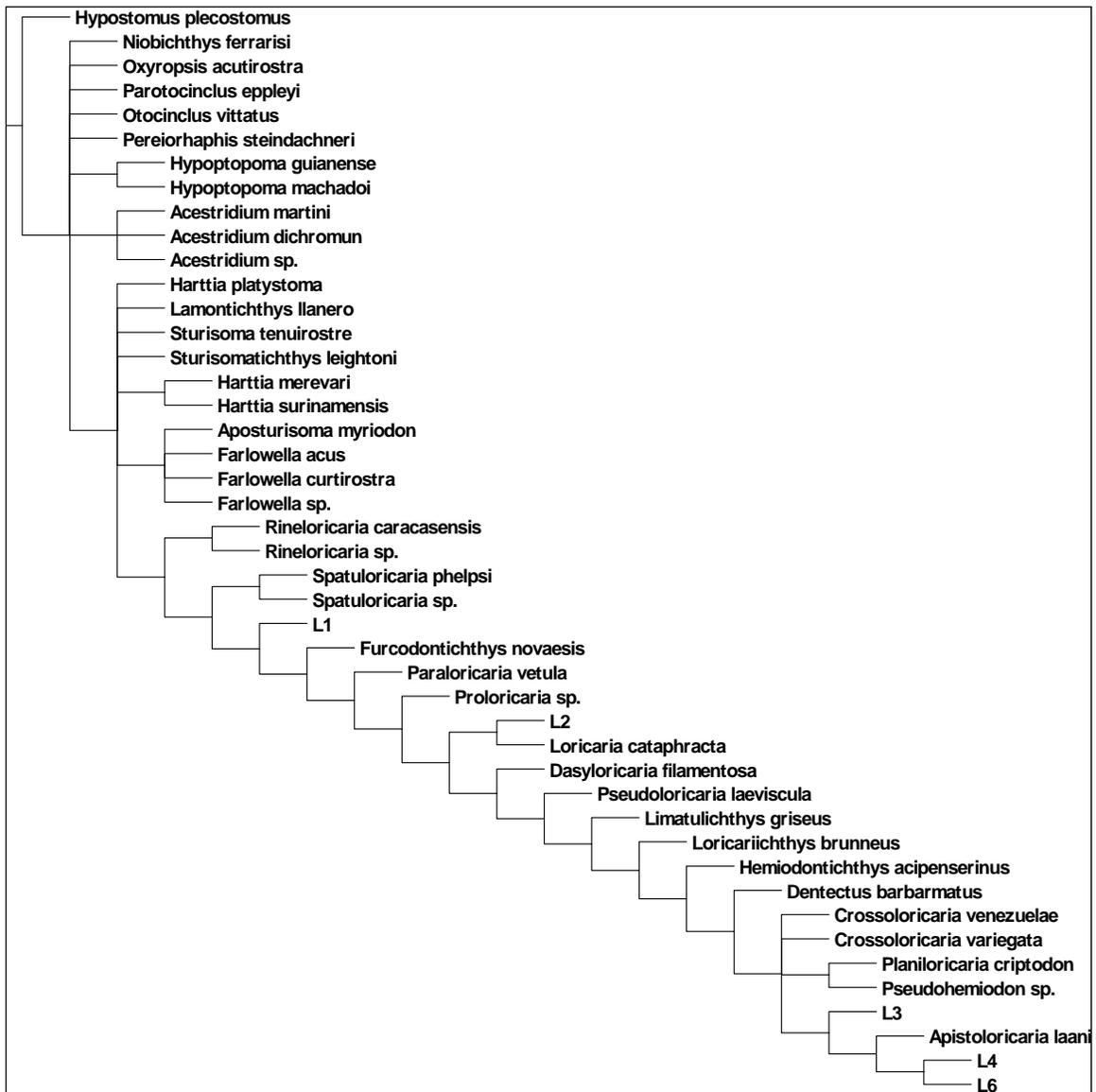


Figura 103. Cladograma de consenso estricto. Programa NONA/Winclada.

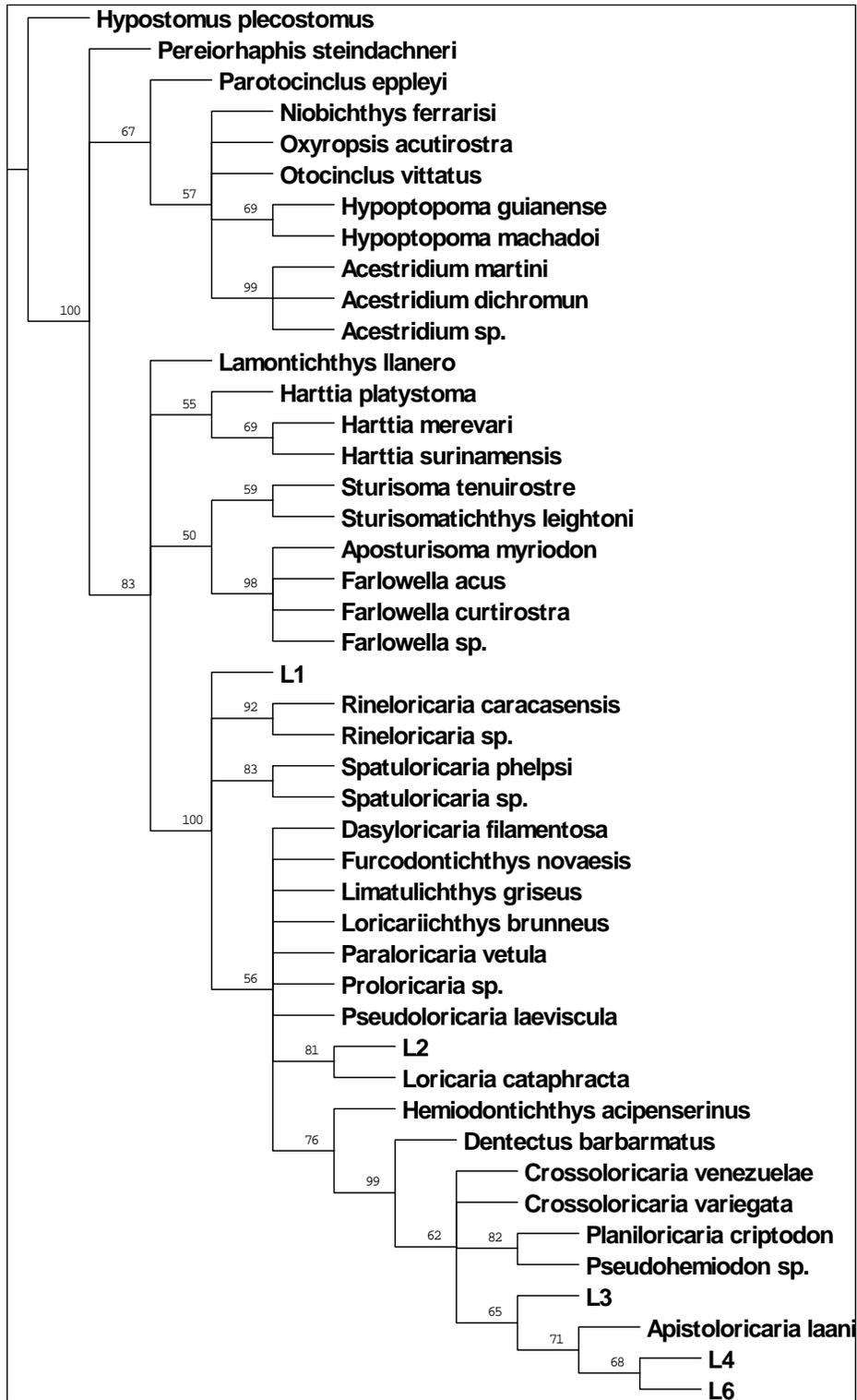


Figura 104. Cladograma 1 de 132 con análisis “bootstrap”. Programa NONA/Winclada.

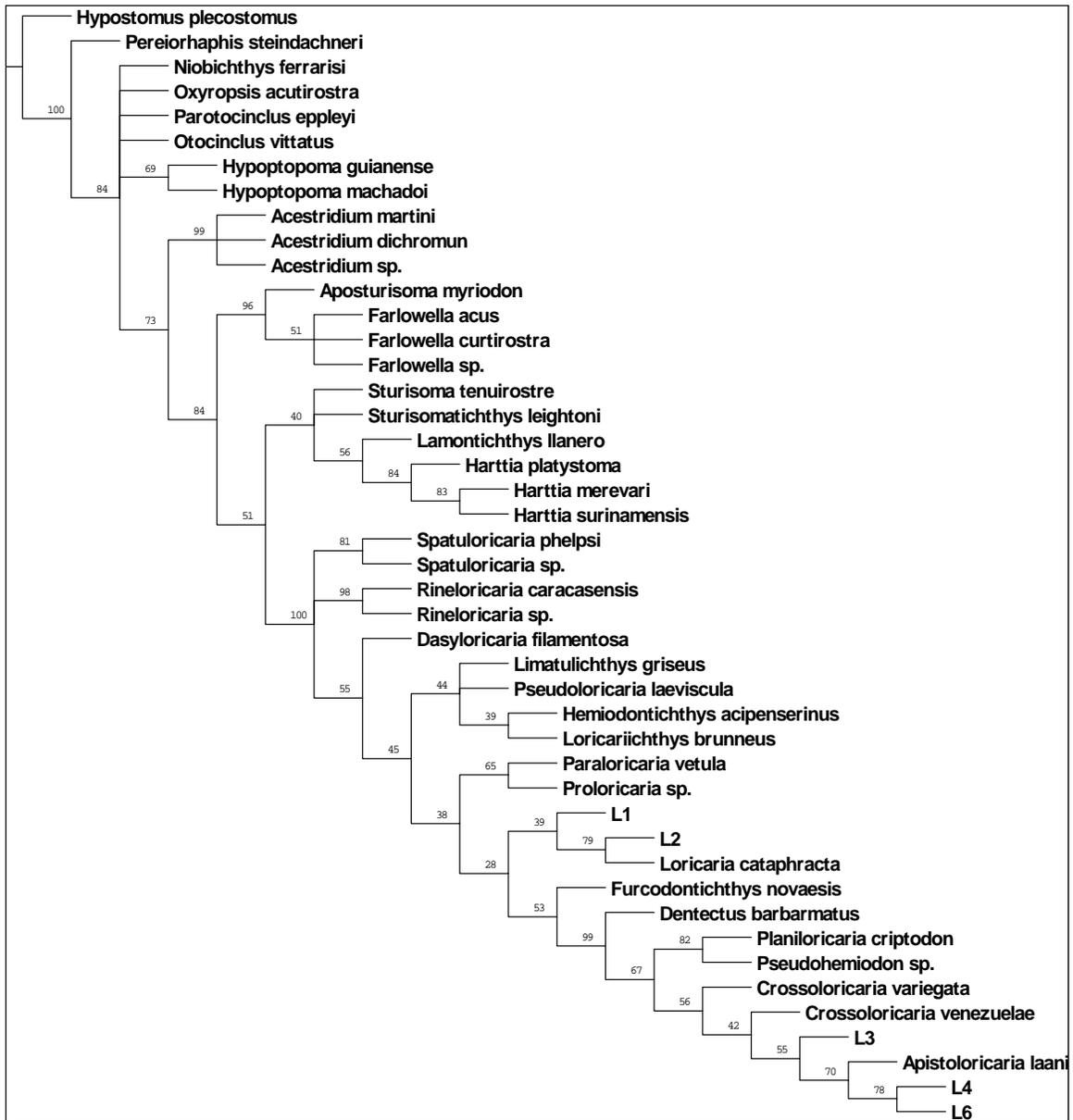


Figura 105. Cladograma de caracteres aditivos y análisis “bootstrap”. Programa NONA/Winclada.

El tercer programa utilizado fue PAUP ver. 4.0b 10 (Swofford 2003). Los parámetros utilizados fueron los siguientes: Los caracteres se analizaron no ordenados y con igual peso para todos. Número de replicaciones: 1.000. Número de árboles mantenidos en memoria durante cada barrida 1. Algoritmo TBR. Las especies *Pareiorhaphis steindachneri* e *Hypostomus* grupo *plecostomus* fueron utilizadas como raíz al mismo tiempo. Los resultados con este análisis son los siguientes: de los 90 caracteres utilizados 89 son informativos en parsimonia, sólo uno resultó no ser informativo. Esta carácter se mantuvo pues representa una sinapomorfía del género *Lamontichthys* (7 radios ramificados en la aleta pectoral), en este estudio se utilizó la especie *L. llanero*. Se obtuvieron 325 cladogramas en 158 islas, la longitud del árbol más corto fue de 368 pasos, el índice de consistencia fue de 0.533, el índice de retención de 0,869. La figura 106 muestra el cladograma número 1 de los 325 cladogramas. Se aplicó el consenso estricto a los 325 cladogramas. (Fig. 107). Dado el colapso de un buen número de nodos y las politomías que surgen en este tipo de acción, se procedió a realizar un nuevo análisis utilizando el criterio de caracteres repesados. Los parámetros utilizados son iguales a los utilizados previamente. El análisis aportó los siguientes valores: 28 caracteres con peso igual a uno (1) y los restantes 62 con pesos diferentes a uno (1). Se obtuvo un solo cladograma cuya longitud fue de 177,32 pasos, el índice de consistencia fue de 0,650, un índice de retención de 0,920 y un índice de consistencia repesado de 0,598. La figura 108 muestra el cladograma obtenido con este análisis. Finalmente, se realizó un análisis “bootstrap” con el programa PAUP y con los valores obtenidos en el análisis de caracteres repesados. La figura 109 muestra el cladograma obtenido con los valores de soporte de cada nodo. Los cladogramas obtenidos a partir de los análisis “bootstrap” con los programas NONA/Winclada y PAUP serán utilizados para presentar los resultados de la topología y discutir las propuestas de hipótesis sobre la filogenia de la subfamilia Loricariinae.

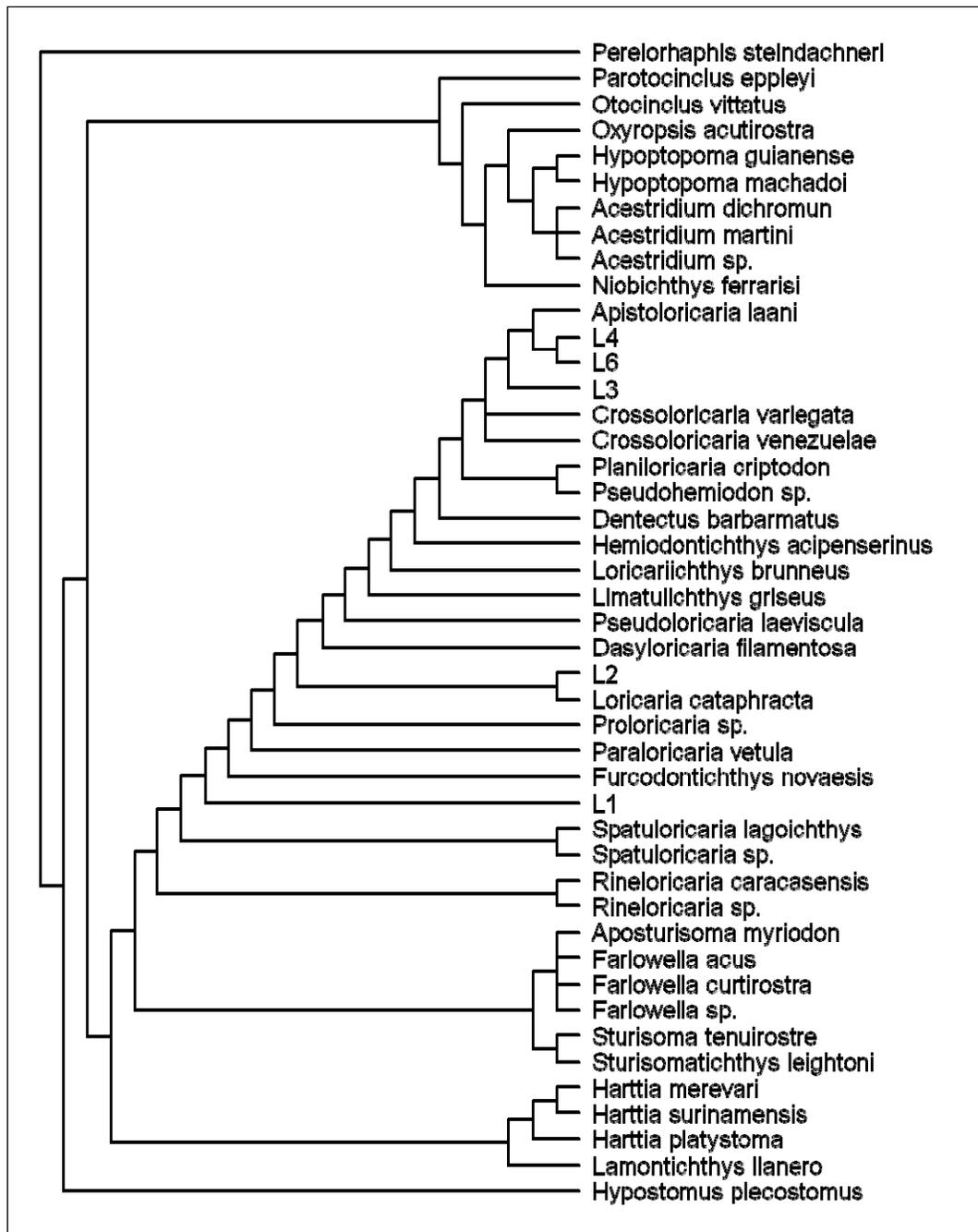


Figura 106. Cladograma 1 de 325 árboles. Programa PAUP.

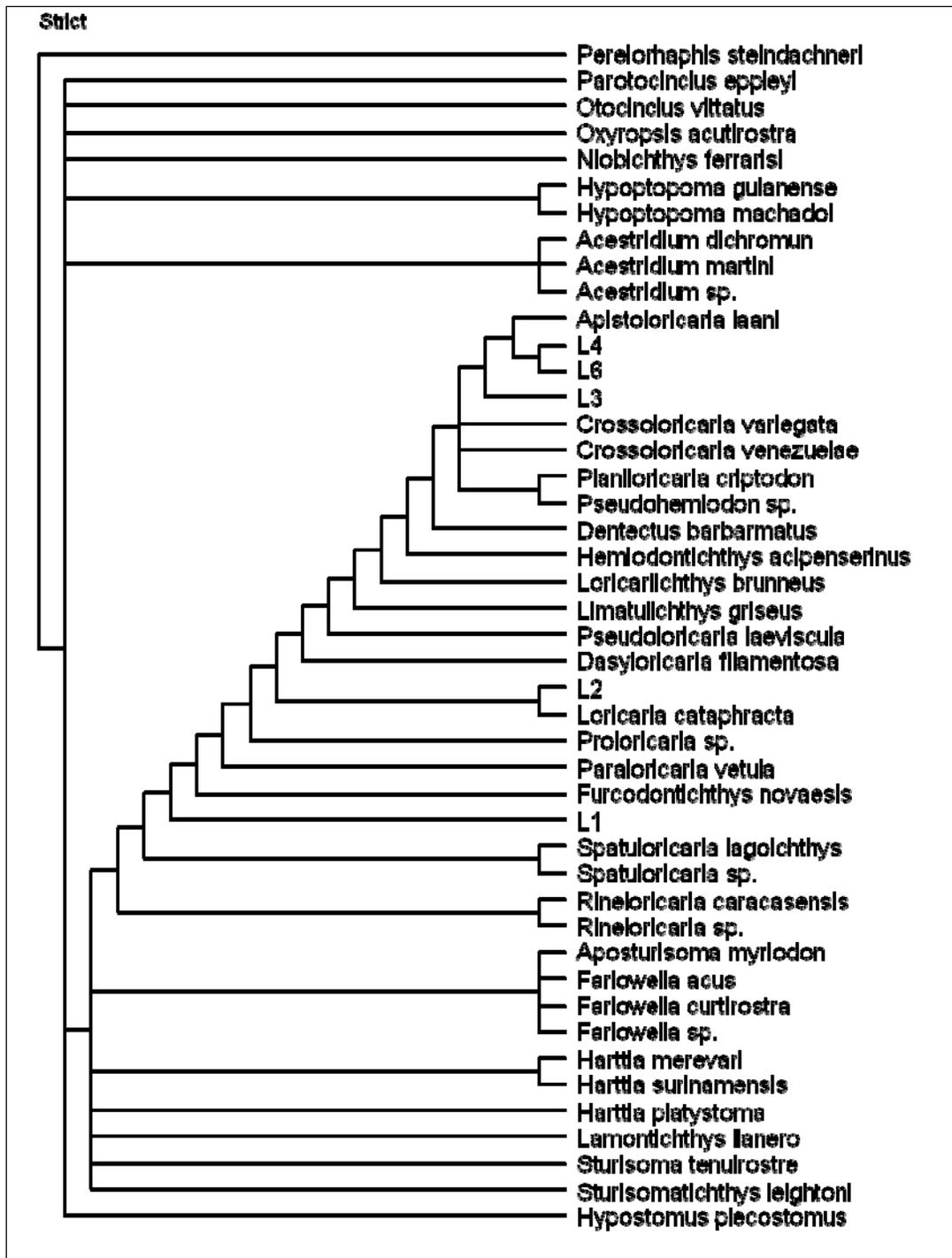


Figura 107. Cladograma de consenso estricto con 325 árboles. Programa PAUP.

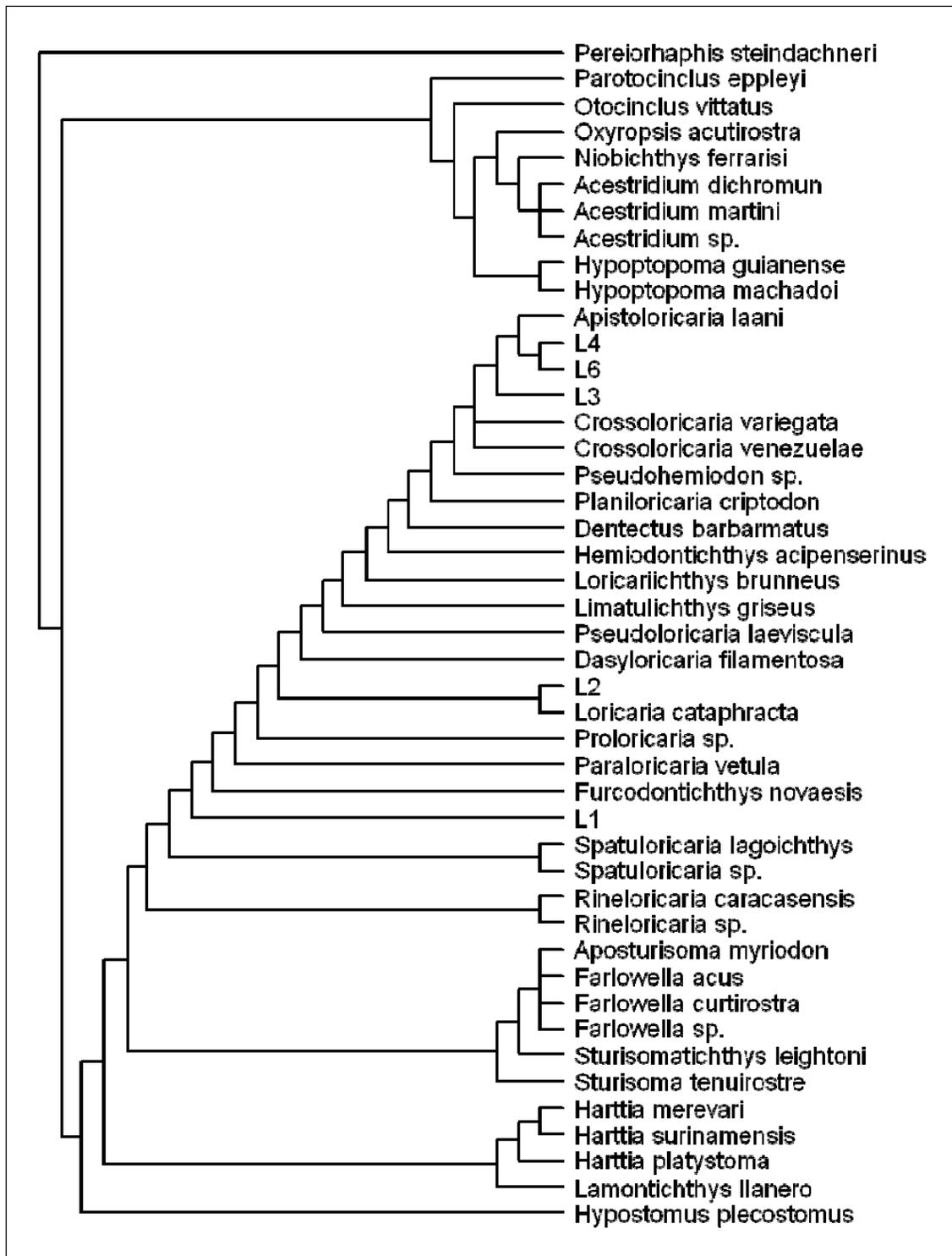


Figura 108. Cladograma con caracteres repesados. Programa PAUP.

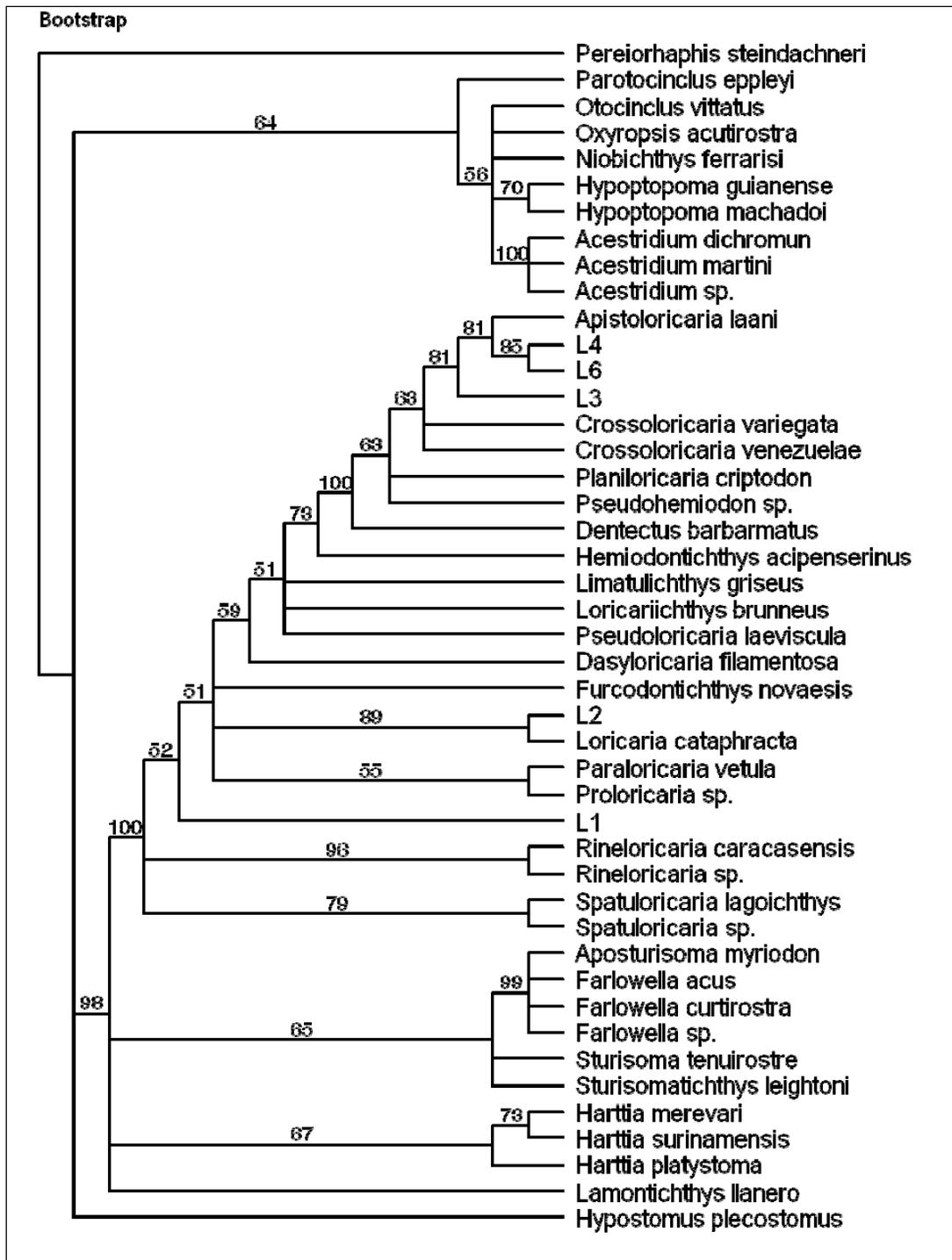


Figura 109. Cladograma de caracteres repesados con análisis “bootstrap”. Programa PAUP.

IV-2C. Topología del cladograma de consenso de la subfamilia Loricariinae

A pesar de la diversidad de análisis realizados los cladogramas resultantes muestran coherencia y afinidad en la relación de parentesco entre las especies y los grupos de especies que se forman. También hay coherencia en la posición que ocupan las propias especies y los grupos de especies en los cladogramas. Los cladogramas que fueron realizados por el programa PAST, optimización Wagner y con el programa NONA/Winclada, opción aditiva de caracteres muestran cladogramas similares (Figs. 96, 97 y 104). En estos cladogramas se observa que sobre las especies tomadas como raíz, se encuentra el grupo especies incluidas en la subfamilia Hypoptopomatinae. Avanzando en los cladogramas aparece un clado formado por las especies del género *Acestridium*. Este clado sería el grupo más cercanamente relacionado a la subfamilia Loricariinae. Este nodo tiene un soporte del 73% (programa NONA/Winclada). A continuación se presenta el clado de la subfamilia Loricariinae con un soporte del 84% en su nodo. Dentro de la subfamilia Loricariinae se encuentran tres clados. Un primer clado conformado por las especies *Aposturisoma myriodon* y las del género *Farlowella*. A continuación otro gran clado (nodo con un soporte del 51%) que incluye por un lado el clado relativamente poco sustentable que incluye las especies incluidas en los géneros *Lamontichthys*, *Harttia*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* (nodo con soporte de 40%). Este clado sería el más cercanamente relacionado al último gran clado (nodo con un soporte del 100%) que incluye las especies del grupo “Loricariini” (Isbrücker 1980). Finalmente dentro del grupo “Loricariini” hay varios nodos, algunos con un buen soporte, por ejemplo el grupo Planiloricariina (Isbrücker 1980) con un soporte del 99%. Esta parte de los cladogramas analizados hasta ahora es similar a los cladogramas que se analizan a continuación.

Los cladogramas que se muestran en las figuras 99 hasta 102 y en las figuras 106 hasta 109 fueron realizados con los programas PAST (optimización Fitch), NONA/Winclada (no aditivo) y PAUP muestran una buena coherencia. Como son similares entre ellos, se describe la topología del cladograma de la figura N obtenido con el programa PAUP utilizando un análisis “bootstrap” con caracteres repesados. Este análisis obtuvo los valores más significativos desde el punto de vista filogenético parsimonioso. Un cladograma de longitud 177,32, un índice de consistencia de 0,650 y un índice de consistencia de repesado de 0,598. Se realizan las comparaciones correspondientes con el resto de los cladogramas. La región

basal del cladograma (sin tomar en consideración la ubicación de las especies de referencia (*Pareiorhaphis steindachneri* e *Hypostomus* grupo *plecostomus*) señala la presencia de dos grupos. Un grupo conformado por especies de la subfamilia Hypoptopomatinae (con especies utilizadas como referencia) con un soporte del 64% donde se incluyen el grupo de las especies del género *Acestridium*. En la figura 110 se muestran los caracteres sinapomórficos que apoyan dicho porcentaje de soporte. Este resultado indica que las especies del género *Acestridium* pertenecen a la subfamilia Hypoptopomatinae. El otro nodo basal identifica claramente a la subfamilia Loricariinae. Este nodo tiene un soporte del 98% al 100% dependiendo del cladograma con “bootstrap” que se utilice (NONA/Winclada o PAUP). Este resultado confirma la condición monofilética de la subfamilia Loricariinae. En la figura 111 se muestran los caracteres sinapomórficos que definen este nodo y de la subfamilia. Los caracteres sinapomórficos de este nodo están relacionados con cambios en la forma de las vértebras caudales y la articulación de la aleta anal. Probablemente, estos cambios se relacionan con el cambio en la forma (deprimida) del pedúnculo caudal. En este trabajo se incorpora un nuevo carácter sinapomórfico, la presencia de arcos en la superficie ventral del supraoccipital. Estos arcos protegen uno de los canales semicirculares del oído interno. Dentro de la subfamilia Loricariinae el grupo “Loricariini” tiene un soporte del 99% o el 100%. Este grupo de especies posee al menos 17 sinapomorfías (Fig. 112). La mayoría de las características sinapomórficas están relacionadas con la arquitectura del aparato bucal y huesos asociados (maxilar y palatino) y con modificaciones en los dientes faríngeos. Con este soporte se afirma el carácter monofilético del grupo “Loricariini” (Isbrücker 1980).

Dentro de la subfamilia Loricariinae, adicional al grupo “Loricariini” aparecen dos grupos adicionales cuyos nodos tienen bajos niveles de soporte, entre 50% y 67%. Incluso en los cladogramas de las figuras 104 y 109 se forma una tricotomía pues la especie *Lamontichthys llanero* no queda incluida en ninguno de estos grupos. Las especies reunidas en estos dos grupos más *Lamontichthys llanero* se consideraban pertenecientes a los grupos Harttiini y Farlowellini (Isbrücker 1980). En estos cladogramas el agrupamiento de estas especies resulta novedoso. Por un lado, las especies *Sturisoma taenurostris* y *Sturisomatichthys lengtoni* pasan a formar parte del grupo que incluye las especies del género *Farlowella* y *Aposturisoma myriodon*. Las dos primeras especies pertenecían al grupo Harttiini y las últimas al grupo Farlowellini. El nuevo agrupamiento tiene un soporte bajo (50% - 65%) pero

el resultado es consistente en este grupo de análisis (Figs. 104 y 109). Las especies del género *Farlowella* y *Aposturisoma myriodon* tiene un soporte entre el 98% y el 100%. La especie *L. llanero* aparece en el cladograma de caracteres repesados (Fig. 108) unida al grupo de las especies pertenecientes al género *Harttia*. De acuerdo al resultado obtenido se requiere profundizar el análisis de las especies incluidas en los géneros *Lamontichthys* y *Harttia*. El grupo de las especies de *Harttia*, utilizadas en este análisis, tienen un soporte del 55% y 67%. Se requiere verificar la situación de la especie *H. platystoma*, pues las otras dos especies de *Harttia* tienen un soporte del 69% y 73%.

La topología del grupo “Loricariini” es interesante pues hay una combinación de grupos con nodos cuyos valores de soporte son altos y grupos de especies o especies cuyos nodos tienen valores bajos. Entre los cladogramas hay diferencias en este aspecto precisamente. En las figuras 112 y 113 se muestran los cambios en los caracteres, como se puede observar son pocos los caracteres sinapomórficos que definen las especies y/o grupos (géneros) analizados. El grupo de especies con el mayor soporte está definido por un nodo con 99% y 100% de soporte. Este nodo está apoyado en 9 sinapomorfías (Fig. 114). Este grupo de especies está incluido en el llamado grupo Planiloricariina (Isbrücker 1980). Dentro de dicho grupo las relaciones entre las especies poseen un buen nivel de soporte. Según los resultados obtenidos la especie *Hemiodontichthys acipenserinus* sería la más relacionada a los Planiloricariina. Este resultado está apoyado en un nodo del 73% y el 76% de soporte. La especie *H. acipenserinus* comparte varias sinapomorfías con las especies del llamado grupo Loricariichthyina (Isbrücker 1980) (especies incluidas en los géneros *Loricariichthys*, *Limatulichthys* y *Pseudoloricaria*). Entre ellas desarrollo del labio inferior para el transporte de masas ovigeras y forma del palatino. En el cladograma con caracteres repesados (Fig. 109) aparece este grupo de especies reunidas por un nodo con un valor de soporte muy bajo 51%. A este grupo se une la especie *Dasylicaria filamentosa* y el nodo de este grupo de especies alcanza un valor de 59%. A partir de este punto los resultados de las relaciones entre las especies son coherentes en todos los cladogramas y los grupos de especies de algunos géneros tienen nodos con valores elevados (*Spatuloricaria* 79%, *Rineloricaria* 96%, *Loricaria cataphracta* y L2 89%). Toda la sección del cladograma cuyos nodos poseen valores de soporte cercanos al 50% requiere de la incorporación de un buen número de especies pertenecientes a estos géneros y a otros que no pudimos obtener para incorporar los

al análisis. Probablemente, el análisis de estas nuevas especies y quizás la incorporación de caracteres adicionales permitirá apoyar o refutar el resultado obtenido en esta sección del cladograma y en este estudio. De acuerdo a los resultados obtenidos los Planiloricariina constituyen un grupo de especies con una buena cantidad de sinapomorfías que permiten reconocer su carácter monofilético. Un resultado similar aplica para algunos géneros (*Spatuloricaria*, *Rineloricaria* y *Loricaria*). Es importante acotar que todos los géneros del grupo “Loricariini” estudiados tienen al menos una sinapomorfía referida a la morfología bucal de las especies que lo conforman, y que fueron analizadas en este estudio. Estas sinapomorfías presentes en las especies de los géneros evaluados constituyen autapomorfías para dichos géneros y no fueron incluidas en el análisis de caracteres osteológicos y en el análisis numérico filogenético. El resultado del análisis numérico filogenético muestra que, adicional a la diagnosis soportada por las características bucales, algunos géneros poseen características diagnosticas en el sistema osteológico y en otros aspectos de la morfología externa.

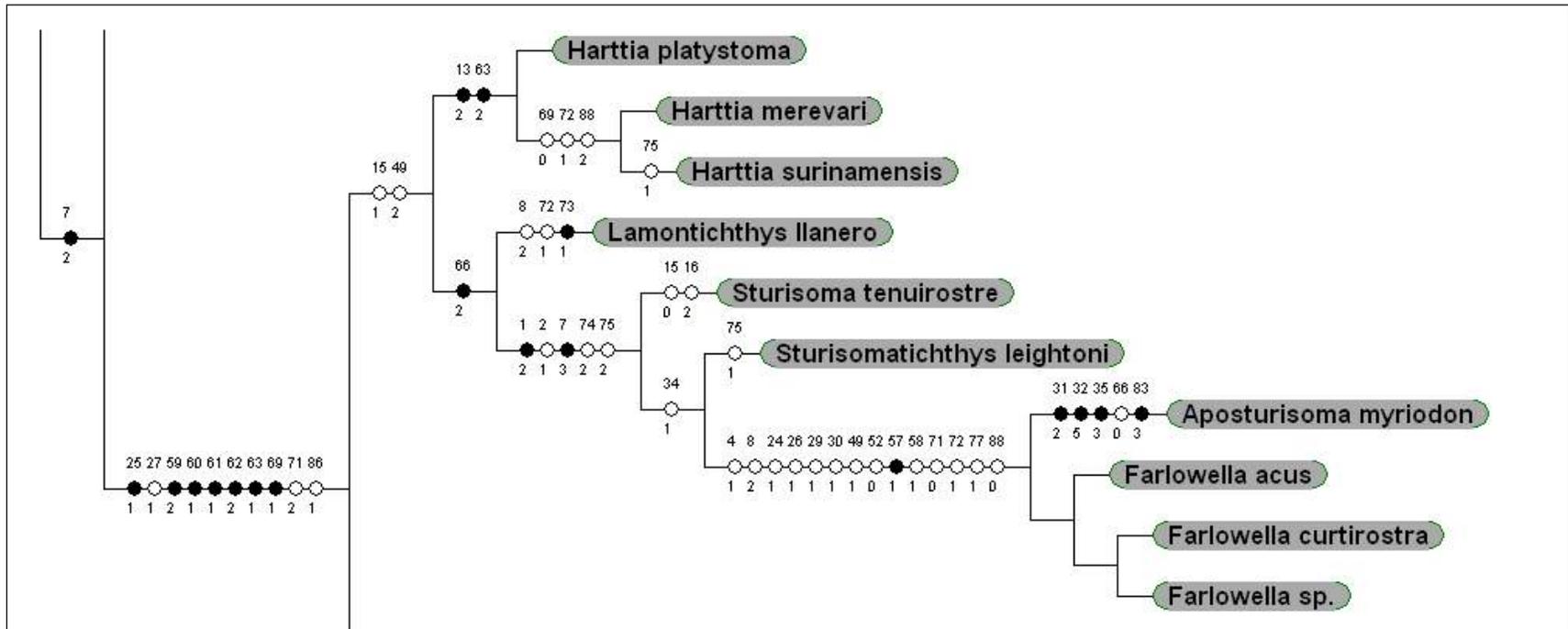


Figura 111. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres para la subfamilia Loricariinae y grupos basales.

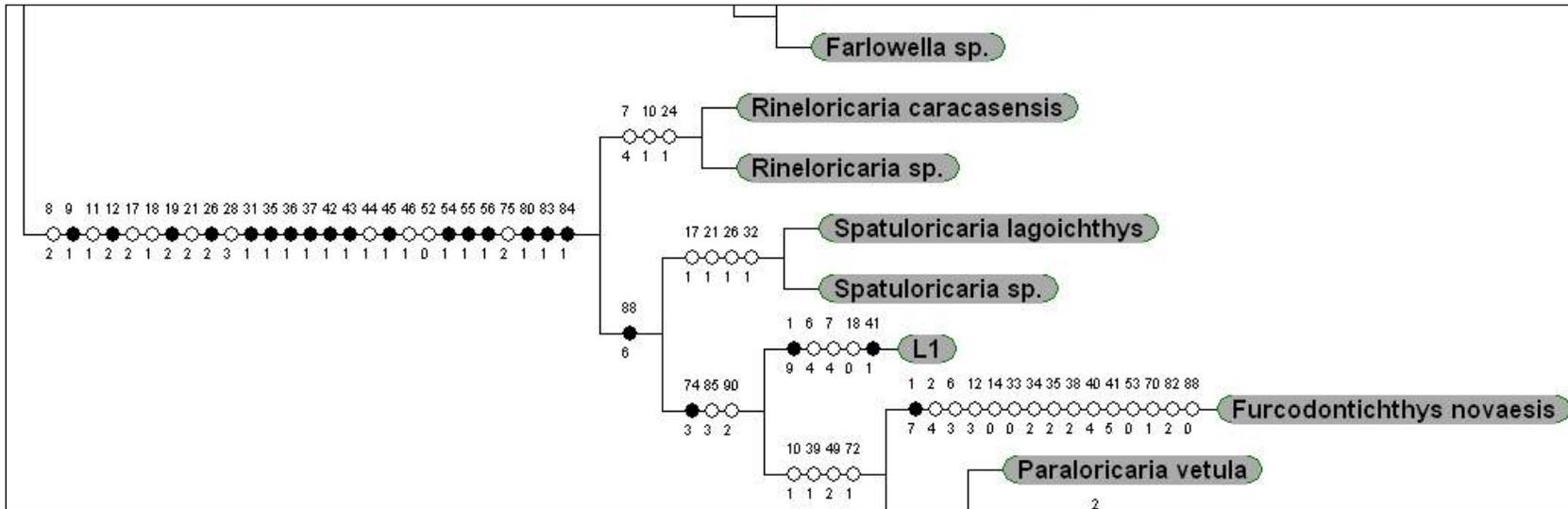


Figura 112. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres para el grupo “Loricariini”.

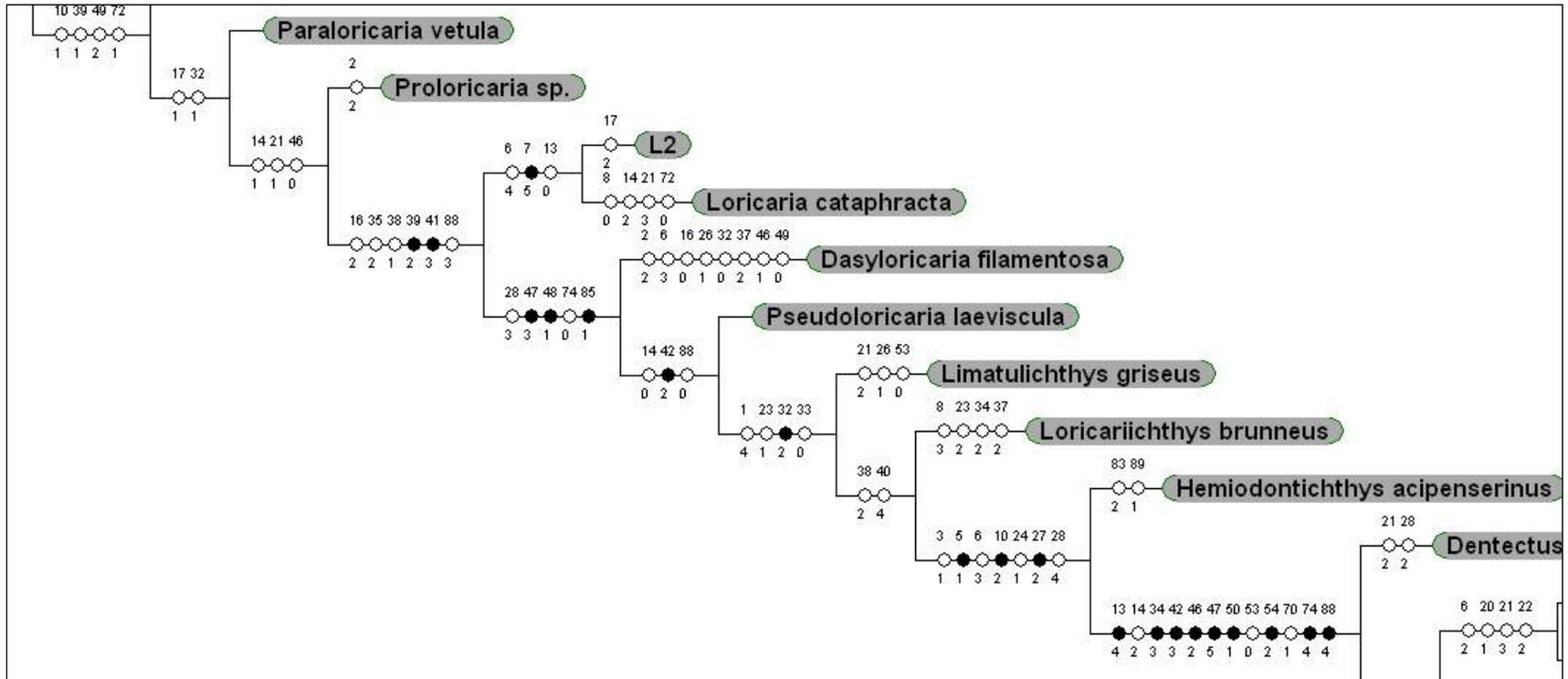


Figura 113. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres dentro de los “Loricariini”.

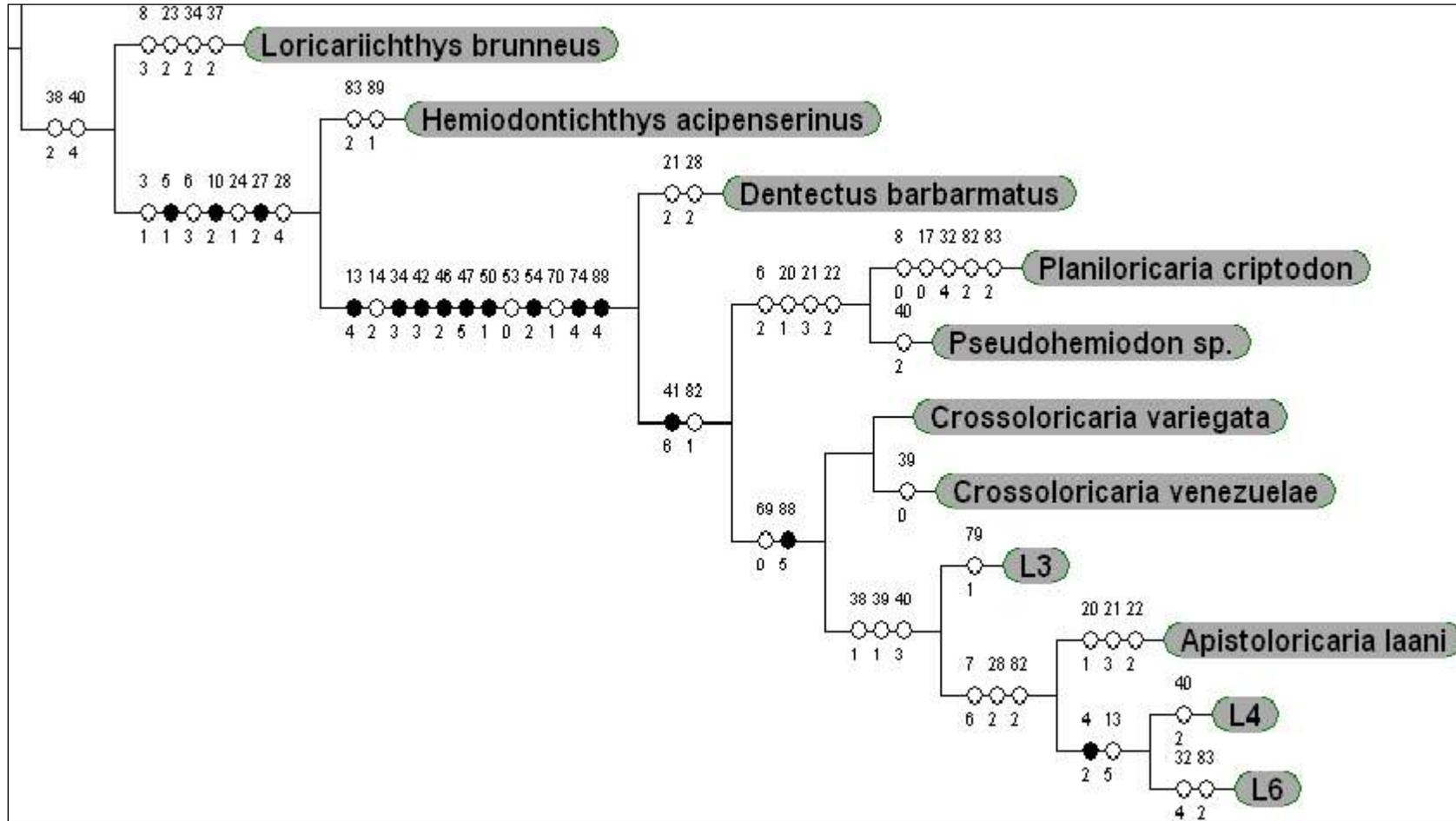


Figura 114. Sección del cladograma de caracteres repesado (PAUP) con el mapeo de caracteres para el grupo “Planiloricariina”.

V. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.

Las especies incluidas en la familia Loricariidae poseen características morfológicas externas que permiten incluirlas fácilmente en esa familia. En el caso de la subfamilia Loricariinae, las especies incluidas en ella son fácilmente diagnosticables al nivel taxonómico de subfamilia. Durante el desarrollo de esta investigación, se pudo establecer que en las especies de un grupo de la subfamilia Loricariinae, conocidos como el grupo “Loricariini” (tienen 10 radios ramificados en la aleta caudal), las características de la ornamentación bucal y la dentición pueden ser utilizadas como características diagnósticas a nivel de género. Este resultado, había sido previamente presentado por Provenzano (1988) y posteriormente por Covain y Fisch-Muller (2007). Basados en el análisis de un elevado número de ejemplares y especies del grupo “Loricariini” depositados en diversos museos y colecciones, se concluye que las características bucales son diagnosticas para los géneros que fueron evaluados en este estudio. Se requiere verificar con ejemplares a la mano, las características bucales de aquellos géneros que no pudieron ser evaluados. Adicionalmente, se requiere evaluar las características bucales en más especies de los géneros con una baja representatividad en este trabajo y de aquellos que no fueron incluidos o de especies con características bucales muy similares o con elevado solapamiento. Todo esto con la finalidad de contrastar las características bucales con características diagnósticas osteológicas o de otra índole y así confirmar o rechazar la utilización de las características bucales como diagnósticas para géneros del grupo “Loricariini”.

De acuerdo a los cladogramas obtenidos pueden formularse dos hipótesis sobre las relaciones de parentesco y la forma de agrupamiento de las especies objeto de este estudio. Una primera hipótesis no posee el respaldo de las cifras que surgen al aplicar los diferentes análisis. Dichos cladogramas son de mayor longitud y de menor índice de consistencia. Este grupo de cladogramas fueron obtenidos con el programa PAST utilizando la optimización Wagner y NONA/Winclada (opción aditiva). La topología de los cladogramas obtenidos muestra un resultado novedoso, la exclusión del género *Acestridium* de la subfamilia Hypoptopomatinae, el cual pasa a ubicarse como el grupo cercanamente relacionado a la subfamilia Loricariinae. Las especies del género *Acestridium* muestran las características siguientes: Desarrollo en el encapsulamiento de la narina, articulación de la aleta anal a la columna vertebral y el número de radios de la aleta caudal. Estas características sinapomórficas se encuentran más

desarrolladas en la subfamilia Loricariinae. De tal forma, que el resultado obtenido deja abierta la discusión sobre la valoración de las especies del género *Acestridium* como un grupo de especies muy especializadas dentro de la subfamilia Hypoptopomatinae o como especies de un grupo nuevo cercanamente relacionado a la subfamilia Loricariinae.

En la mayoría de los cladogramas obtenidos, dentro de la subfamilia Loricariinae se obtuvo la presencia de tres grupos. Los cladogramas obtenidos con PAST (optimización Wagner) y NONA/Winclada (opción aditiva) reflejan con mayor aproximación la clasificación de la subfamilia Loricariinae propuesta por Isbrücker (1980). Un clado basal conformado por las especies de los géneros *Aposturisoma*, *Farlowella*, un clado intermedio conformado por las especies de los géneros *Harttia*, *Lamontichthys*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* y un clado avanzado conformado por las especies del llamado grupo “Loricariini”.

Con los programas PAST (optimización Fitch), Winclada-NONA (no aditiva) y PAUP los cladogramas obtenidos muestran la presencia de tres grupos dentro de la subfamilia Loricariinae, pero con una conformación y topología totalmente diferente. Un clado que incluye sólo las especies de *Harttia*, un clado que agrupa las especies de *Aposturisoma*, *Farlowella*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* y un tercer clado cuya especie más basal corresponde a *Lamontichthys llanero* y agrupa a las especies incluidas en el grupo “Loricariini”. Este es el resumen de las hipótesis de relaciones filogenéticas obtenidas en este trabajo y la mejor representación se encuentra en los cladogramas de las figuras M y N. Estos análisis poseen los mejores resultados en los valores longitud del árbol más corto e índice de consistencia. En otras palabras, tiene mejor soporte filogenético parsimonioso. Por ello, estas son las hipótesis de las relaciones filogenéticas que se obtuvieron en este trabajo. En la figura N se observa que al aplicar el análisis “bootstrap” colapsan varios nodos pues su nivel de soporte es inferior al 50%. Sin embargo, las comparaciones realizadas con otras hipótesis obtenidas en trabajos anteriores utilizan principalmente el cladograma de la figura M.

Las hipótesis de relaciones filogenéticas obtenidas en este estudio muestran semejanzas y diferencias con las realizadas por otros autores. Las hipótesis filogenéticas de la familia Loricariidae y de la subfamilia Loricariinae involucran estudios o análisis basados en la morfología interna y externa de las especies (Schaefer 1987 y 1991, Rapp Py-Daniel 1997, Armbruster 2004, Gauger y Backup 2005, Covain y Fisch-Muller 2007) como análisis de

características moleculares (Montoya-Burgos y col. 1997 y 1998, Chiachio, Oliveira y Montoya 2008, Covain y col. 2008 y Rodríguez, Ortega y Covain 2011). En esta discusión no se hacen consideraciones especiales sobre los elementos utilizados para elaborar las hipótesis filogenéticas, todas serán comparadas de forma plana sin distinguir su origen.

El análisis filogenético realizado en este estudio proporcionó una hipótesis de relaciones filogenéticas que es congruente y/o casi idéntica a resultados obtenidos anteriormente (Schaefer 1991, Gauger y Backup 2005 y Chiachio, Oliveira y Montoya 2008), con las especies analizadas de la subfamilia Hypoptopomatinae.

En cuanto al análisis filogenético de la subfamilia Loricariinae, el resultado obtenido destaca el carácter monofilético de la subfamilia Loricariinae. Este resultado es común a los obtenidos en trabajos anteriores (Schaefer 1987, Rapp Py-Daniel 1997, Montoya-Burgos y col. 1997 y 1998, Armbruster 2004, Covain y Fisch-Muller 2007, Covain y col. 2008 y Rodríguez, Ortega y Covain 2011). Este análisis reafirma el carácter monofilético de la subfamilia Loricariinae. Destaca el hallazgo de una nueva sinapomorfía. La presencia, en todas las especies analizadas de la subfamilia, de un arco óseo en la superficie interna del supraoccipital. Adicionalmente, las otras sinapomorfías que definen a la subfamilia Loricariinae están ligadas al cambio morfológico del pedúnculo caudal. Posiblemente, la depresión acentuada de esta región del cuerpo, determinó el cambio observado en la morfología de las vértebras caudales, así como en la articulación de la aleta anal con la columna vertebral que se percibe muy reforzada.

Dentro de la subfamilia Loricariinae, los resultados obtenidos en este análisis concuerdan superficialmente con casi todos los trabajos realizados con anterioridad. Sin embargo, se observan algunas incongruencias en la conformación de clados y en la relación entre los clados. En este trabajo se obtuvieron tres grupos dentro de la subfamilia Loricariinae. Un grupo basal compuesto por las especies de los géneros *Lamontichthys* y *Harttia*. Un grupo formado por las especies de los géneros *Aposturisoma*, *Farlowella*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys*. Un tercer grupo denominado grupo “Loricariini” conformado por especies de los géneros *Apistoloricaria*, *Crossoloricaria*, *Dasylicaria*, *Dentectus*, *Furcodontichthys*, *Hemiodontichthys*, *Limatulichthys*, *Loricaria*, *Loricariichthys*, *Paraloricaria*, *Planiloricaria*, *Proloricaria*, *Pseudohemiodon*, *Pseudoloricaria*, *Rineloricaria* y *Spatuloricaria*. Al grupo

“Loricariini” se unen las especies de los géneros *Aposturisoma*, *Farlowella*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* formando un clado mayor y a este clado se unen las especies del grupo *Lamontichthys* y *Harttia* para formar el clado de la subfamilia Loricariinae. El grupo (clado) “Loricariini” identificado en este estudio (soporte 100%) está apoyado por todos los trabajos realizados dentro de la subfamilia Loricariinae (Rapp Py-Daniel 1997, Covain y Fisch-Muller 2007, Covain y col. 2008 y Rodríguez, Ortega y Covain 2011). La diferencia más llamativa entre los resultados obtenidos en este trabajo y los cladogramas de estudios previos, se observa en el agrupamiento y formación de clados de las especies de los géneros *Farlowella*, *Harttia*, *Lamontichthys*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys*. Esto indica que se requiere continuar con el análisis de estas especies y de otras no incorporadas en los trabajos que pueden pertenecer a este grupo o clado (Farlowellini, Harttiini, sensu Isbrücker 1980). El grupo “Loricariini” posee sinapomorfías que están vinculadas con las mandíbulas y huesos relacionados (maxilar, palatinos), así como la fortaleza de los dientes faríngeos. Probablemente, la diversificación de las dietas pudo haber impulsado la diversificación del grupo gracias a la flexibilidad para el cambio exhibida por las piezas bucales.

Los cladogramas obtenidos en este trabajo indican con un buen soporte (99-100%) la presencia de un subgrupo o clado dentro de los “Loricariini”. Este clado o subgrupo es denominado “Planiloricariina” y está conformado por las especies pertenecientes a los géneros *Apistoloricaria*, *Crossoloricaria*, *Dentectus*, *Planiloricaria*, *Pseudohemiodon* y tres géneros nuevos (L3, L4 y L6). Las especies del grupo “Planiloricariina” poseen sinapomorfías relacionadas con una tendencia a la reducción marcada y/o pérdida de los premaxilares, modificaciones llamativas de los huesos maxilares y palatinos, así como también de cambios extraordinarios en el arco hiomandibular. Los cambios en el arco hiomandibular pueden estar relacionados con un incremento en la forma deprimida de la región anterior del cuerpo (específicamente de la cabeza). El resto de los cambios observados en los componentes óseos de las mandíbulas requiere de estudios adicionales en la biología de estas especies, principalmente en lo relacionado con las dietas para evaluar algún tipo de relación.

Adicional al clado Planiloricariina, aparecen con un buen soporte el género *Rineloricaria* (92-96%), un pequeño grupo formado por dos especies de géneros diferentes *Loricaria* y un

género nuevo “L2” (81-89%) y el género *Spatuloricaria* (79-83%). En los trabajos realizados anteriormente el grupo o clado Planiloricariina (a veces con el nombre de “grupo *Pseudohemiodon*”) es reconocido ampliamente. Existe congruencia en el carácter monofilético de los géneros *Rineloricaria* y *Spatuloricaria* (Rapp Py-Daniel 1997, Covain y Fisch-Muller 2007, Covain y col. 2008 y Rodríguez, Ortega y Covain 2011). Además de este clado Planiloricariina, se señala la presencia de grupos o clado dentro de los “Loricariini” (Rapp Py-Daniel 1997, Covain y Fisch-Muller 2007, Covain y col. 2008 y Rodríguez, Ortega y Covain 2011). Los cladogramas obtenidos en este estudio no apoyan este resultado. Las hipótesis propuestas anteriormente indican que las especies de *Loricaria* o del “grupo *Loricaria*” están cercanamente relacionado al clado Planiloricariina. Los cladogramas obtenidos en este trabajo señalan a la especie *Hemiodontichthys acipenserinus* como la más cercana al clado Planiloricariina con un buen soporte (73-76%). Este agrupamiento y la ausencia de otros clados dentro del grupo “Loricariini” indican que la topología de las hipótesis de relaciones filogenéticas obtenidas en este trabajo no son congruentes con los trabajos anteriores donde se señalan claros los agrupamientos dentro de los “Loricariini” (Rapp Py-Daniel 1997, Covain y Fisch-Muller 2007, Covain y col. 2008 y Rodríguez, Ortega y Covain 2011). Finalmente, si bien en los cladogramas obtenidos en este estudio las especies agrupadas en los géneros *Hemiodontichthys*, *Limatulichthys*, *Loricariichthys*, y *Pseudoloricaria* no aparecen formando un grupo (Loricariichthiyna) que correspondería a aquellas especies donde los machos modifican el labio inferior (lo alargan y desarrollan) para el transporte de las masas ovigeras. Todas estas especies aparecen más relacionadas entre ellas que alguna de ellas con otra especie fuera del grupo. En los trabajos realizados previamente las especies indicadas aparecen formando un grupo (Rapp Py-Daniel 1997, Covain y Fisch-Muller 2007, Covain y col. 2008 y Rodríguez, Ortega y Covain 2011) lo cual puede especularse que es congruente con lo obtenido en este estudio.

Las conclusiones más importantes de este estudio son las siguientes:

- La morfología bucal de las especies del grupo “Loricariini” puede ser utilizada para identificar géneros incluidos en este grupo.
- Las especies pertenecientes al género *Acestridium* quedan claramente incluidas en la subfamilia Hypoptopomatinae.

- La subfamilia Loricariinae posee un número de sinapomorfías que permiten establecer su condición monofilética.
- Dentro de la subfamilia Loricariinae, el clado denominado “Loricariini” posee sinapomorfías que permiten establecer su condición monofilética.
- Las especies incluidas en los géneros *Aposturisoma*, *Farlowella*, *Lamontichthys*, *Harttia*, *Sturisoma* y *Sturisomatichthys* y otros, requieren de análisis adicionales para determinar con mayor grado de soporte cuáles son sus relaciones de parentesco.
- Dentro del clado “Loricariini” se encuentra un clado más incluyente denominado Planiloricarina, el cual posee sinapomorfías que permiten establecer su condición monofilética.
- Los géneros *Rineloricaria* y *Spatuloricaria* constituyen unidades monofiléticas de acuerdo al soporte hallado en este estudio.
- Se requiere reunir la mayor cantidad de especies que pertenecen a géneros nominales que han sido incluidos en el clado “Loricariini” para poder determinar con cuales son las relaciones de parentesco y como se agrupan entre ellas.

VI. LITERATURA CITADA

- ACSIimagebase. 2011. Morris, P. J., H. M. Yager, [programmers] y M. H. Sabaj Pérez [editor], 2006. ACSImagebase: A digital archive of catfish images compiled by participants in the All Catfish Species Inventory. [WWW image Database] URL <http://acsi.acnatsci.org/base>
- Aquino, A. E. y S. A. Schaefer. 2002. Revision of *Oxyropsis* Eigenmann and Eigenmann, 1889 (Siluriformes, Loricariidae). *Copeia*, 2002(2): 374-390.
- Aquino, A. E. y S. A. Schaefer. 2010. Systematic of the genus *Hypoptopoma* Günther, 1868 (Siluriformes, Loricariidae) *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 336, 100 pp.
- Armbruster, J. W. 2002. *Hypancistrus inspector*: a new species of suckermouth armored catfish (Loricariidae: Ancistrinae). *Copeia*, 2002(1): 86–92.

- Armbruster, J. W. 2004. Phylogenetic relationships of the suckermouth armoured catfishes (Loricariidae) with emphasis on the Hypostominae and Ancistrinae. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 141: 1-80.
- Armbruster, J. W. y F. Provenzano. 2000. Four new species of the suckermouth armored catfish genus *Lasiancistrus* (Loricariidae: Ancistrinae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 11: 241-254.
- Armbruster, J. W., N. K. Lujan y D. C. Taphorn. 2007. Four new *Hypancistrus* (Siluriformes: Loricariidae) from Amazonas, Venezuela. *Copeia*, 2007(1): 62–79.
- Bleeker, P. 1862. Atlas ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises, publié sous les auspices du Gouvernement colonial néerlandaises: Tome II. Siluroïdes, Chacoïdes et Hétérobranchoïdes. Amsterdam. Atlas Ichthyologique des Indes Orientales Néerlandaises, 2: 1-112, pls. 49-101.
- Bleeker, P. 1864. Description des espèces de Silures de Suriname, conservées aux Musées de Leide et d'Amsterdam. *Natuurkundige Verhandelingen van de Hollandsche Maatschappij der Wetenschappen te Haarlem (Ser. 2)*, 20: 1-104, pls. 1-16.
- Bloch, M. E. 1794. *Naturgeschichte der Ausländischen Fische*. Berlin, 8: iv + 174 p., pls. 361–396.
- Boeseman, M. 1971. The "comb-toothed" Loricariinae of Surinam, with reflections on the phylogenetic tendencies within the family Loricariidae (Siluriformes, Loricariidae). *Zoologische Verhandelingen*, 116: 1-56, pls.1-8.
- Boeseman, M. 1974. On two Surinam species of Hypoptopomatinae, both new to science (Loricariidae, Siluriformes, Ostariophysi). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen (Series C)*, 77: 251–271.
- Boulenger, G. A. 1892. On some new or little-known fishes obtained by Dr. J. W. Evans and Mr. Spencer Moore during their recent expedition to the Province of Matto Grosso, Brazil. *Annals and Magazine of Natural History (Series 6)*, 10(55): 9-12, pls. 1-2.
- Boulenger, G. A. 1895. (Abstract of a report on a large collection of fishes formed by Dr. C. Ternetz in Matto Grosso and Paraguay, with descriptions of new species). *Proceedings of the General Meetings for Scientific Business of the Zoological Society of London*, 1895(3): 523-529.
- Boulenger, G. A. 1896. On a collection of fishes from the Rio Paraguay. *Transactions of the Zoological Society of London*, 24: 25–39, pls.1–6.
- Bonaparte, C. L. J. L. 1831. Saggio di una distribuzione metodica degli animali vertebrati. *Giornale Arcadico di Scienze*, 49: 1-77. (cita tomada de Swainson 1838).
- Ceas, P. A. y L. M. Page. 1996. *Chaetostoma yurubiense* (Teleostei: Siluriformes), a new species of loricariid catfish from the Aroa, Urama, and Yaracuy River systems in Venezuela. *Copeia*, 1996(3): 671–677.

- Chang, F. y E. Castro. 1999. *Crossoloricaria bahuaja*, a new loricariid fish from Madre de Dios, southeastern Peru. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 10: 81–88.
- Chavez J. M., R. M. de La Paz, S. K. Manohar, R. C. Pagulayan y J. R. Carandang Vi. 2006. New Philippine record of South American sailfin catfishes (Pisces: Loricariidae). *Zootaxa*, 1109: 57–68
- Chiachio, M. C., C. Oliveira y J. I. Montoya-Burgos. 2008. Molecular systematic and historical biogeography of the armored Neotropical catfishes Hypoptopomatinae and Neoplecostominae (Siluriformes: Loricariidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49: 606–617
- Covain, R. y S. Fisch-Muller. 2007. The genera of the Neotropical armored catfish subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae): a practical key and synopsis. *Zootaxa*, 1462: 1-40.
- Covain, R., S. Dray, S. Fisch-Muller y J. I. Montoya-Burgos. 2008. Assessing phylogenetic dependence of morphological traits using co-inertia prior to investigate character evolution in Loricariinae catfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 46: 986-1002.
- Cuvier, G. y A. Valenciennes. 1840. *Histoire naturelle des poissons*. 15: i-xxxi, 1-540, pls. 421-455. (Valenciennes autor del volumen 15).
- de Carvalho Paixão, A. y M. Toledo-Piza. 2009. Systematics of *Lamontichthys* Miranda-Ribeiro (Siluriformes: Loricariidae), with the description of two new species. *Neotropical Ichthyology*, 7: 519–568.
- Devincenzi, G. J. 1943. El género *Loricaria* en la cuenca Platense; descripción de una nueva especie, *Loricaria commersonoides* n. sp. *Comunicaciones Zoológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 1: 1–6.
- Dahl, G. 1942. Three new fishes of the family Loricariidae from the Magdalena system. *Förhandlingar, Klungl. Fysiografiska sällskapet i Lund*, 11(8): 80-86.
- De Filippi, F. 1853. Nouvelles espèces de poissons. *Revue et Magasin de Zoologie (Ser. 2)*, 5: 164–171.
- Delsman, N. C. 1941. Résultats scientifiques des croisières du Navire-École Belge "Mercator", vol. III, No. 3. Pisces. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique (Ser. 2)*, 21: 47–82.
- Eigenmann, C. H. 1909. Reports on the expedition to British Guiana of the Indiana University and the Carnegie Museum, 1908. Report no. 1. Some new genera and species of fishes from British Guiana. *Annals of the Carnegie Museum*, 6(1): 4–54.
- Eigenmann, C. H. 1912a. Some results from an ichthyological reconnaissance of Colombia, South America. Part I. *Indiana University Studies*, 16: 1-27.

- Eigenmann, C. H. 1912b. The freshwater fishes of British Guiana, including a study of the ecological grouping of species, and the relation of the fauna of the plateau to that of the lowlands. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 5: i-xxii, 1-578, pls. 1-103.
- Eigenmann, C. H. 1920. The fishes of Lake Valencia, Caracas, and of the Rio Tuy at El Concejo, Venezuela. *Indiana University Studies*, 7: 1-13.
- Eigenmann, C. H. 1922. The fishes of western South America, Part I. The fresh-water fishes of northwestern South America, including Colombia, Panama, and the Pacific slopes of Ecuador and Peru, together with an appendix upon the fishes of the Rio Meta in Colombia. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 9: 1-346, pls. 1-38.
- Eigenmann, C. H. y R. S. Eigenmann. 1890. A revision of the South American nematognathi, or cat-fishes. *Occasional Papers California Academy of Science*, 1: 1-508, 1 map.
- Eigenmann, C. H. y L. Vance. 1912. (ver Eigenmann, 1912a).
- Eschmeyer, W. N. y J. D. Fong. 2011. Species of Fishes by family/subfamily. On-line version dated 14 July 2011. <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/SpeciesByFamily.asp>.
- Eschmeyer, W. N. y Fricke, R. (eds.). 2011. Catalog of Fishes electronic version (14 July 2011). <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Farris, J. S. 1979. On the naturalness of phylogenetic classification. *Systematic Zoology*, 28: 200-214.
- Farris, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. *Systematic Zoology*, 31: 328-334.
- Ferraris, C. J., Jr. 2003. Subfamily Loricariinae. In: Reis, R.E., Kullander, S.O. y Ferraris, C.J. Jr. (Eds). Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, pp: 330-350.
- Ferraris, C. J., Jr. 2007. Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*, 1418: 1-628.
- Ferraris, C. J., I. J. H. Isbrucker y H. Nijssen. 1986. *Neblinichthys pilosus*, a new genus and species of mailed catfish from the Rio Baria system southern Venezuela (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie*, 13(3): 69-72.
- Fernández Yépez, A. 1945. Un nuevo Loricarido para Venezuela. *Memoria, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas*, 5(14): 27-34.
- Fernández Yépez, A. 1972. Análisis ictiológico del complejo hidrográfico (04) "Río Yaracuy". *Dir. Obras Hidraulicas, Ministerio de Obras Publicas, Caracas*, 26 pp, 41 pls.

- Fernández-Yépez, A. y F. Martín Salazar. 1953. Apuntes sobre la ictiología de Perija. Memoria, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, 13: 227–243.
- Fitch, W. M. 1971. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. *Systematic Zoology*, 20: 406–416.
- Fowler, H. W. 1940. A collection of fishes obtained by Mr. William C. Morrow in the Ucayali River Basin, Peru. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 91: 219–289 (1939).
- Fowler, H. W. 1943. A collection of fresh-water fishes from Colombia, obtained chiefly by Brother Nicéforo Maria. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 95: 223-266.
- Fowler, H. W. 1945. Colombian zoological survey. Pt. I. The freshwater fishes obtained in 1945. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 97: 93-135.
- Gauger, M. F. W. y P. A. Buckup. 2005. Two new species of Hypoptopomatinae from the rio Paraíba do Sul basin, with comments on the monophyly of *Parotocinclus* and the Otothyriini (Siluriformes: Loricariidae). *Neotropical Ichthyology*, 3: 509–518.
- Ghazzi, M. S. 2005. *Sturisoma kneri*, new species, a name for an old yet poorly-known catfish (Siluriformes: Loricariidae). *Copeia*, 2005(3): 559–565.
- Ghazzi, M. S. 2008. Nove espécies do gênero *Rineloricaria* (Siluriformes, Loricariidae) do rio Uruguai, do sul do Brasil. *Iheringia, Série Zoologia (Porto Alegre)*, 98(1): 100-122.
- Ghiselin, M. T. 1984. "Definition", "character", and other equivocal terms. *Systematic Zoology*, 33: 104-110.
- Gill, T. N. 1872. Arrangement of the families of fishes, or classes Pisces, Marsipobranchii, and Leptocardii. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 247: i-xlvi + 1-49. (cita tomada de Goline 1947)
- Goloboff, P. A. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: Solutions for composite optima. *Cladistics*, 15: 415-428.
- Gosline, W. A. 1945. Catálogo dos nematognatos de água-doce da América do Sul e Central. *Boletim do Museu Nacional, Nova série, Zoologia*, 33: 1–138.
- Gosline, W. A. 1947. Contributions to the classification of the loricariid catfishes. *Arquivos do Museu Nacional do Rio de Janeiro*, 41: 79-134, pls. 1-9.
- Günther, A. 1868. Diagnoses of some new freshwater fishes from Surinam and Brazil, in the collection of the British Museum. *Annals and Magazine of Natural History (Ser. 4)*, 1: 475-481.

- Günther, A. 1869. Descriptions of some species of fishes from the Peruvian Amazons. Proceedings of the Zoological Society of London, 1869 (pt 2): 423–429.
- Hancock, J. 1828. Notes on some species of fishes and reptiles, from Demerara, presented to the Zoological Society by John Hancock, Esq., corr. memb. Zool. Soc. In a letter addressed to the secretary of the Society. Zoological Journal, London, 4: 240–247.
- Hammer, Ø., D. A. T. Harper y P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Paleontología Electrónica 4(1): 9 pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- Hennig, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois Press, Urbana. 263 pp.
- Howes, G. J. 1983. The cranial muscles of loricarioid catfishes, their homologies and value as taxonomic characters (Teleostei: Siluroidei). Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology, 45(6): 309-345.
- Ihering, R. von. 1907. Diversas especies novas de peixes nemathognathas do Brazil. Notas preliminares. Revista do Museu Paulista (N. S.), 1 (fasc. 1): 13-39.
- Isbrücker, I. J. H. 1971. *Pseudohemiodon (Planiloricaria) cryptodon*, a new species and subgenus from Peru (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). Bonner Zoologische Beiträge, 21(3/4): 274–283, 7 pls. (1970).
- Isbrücker, I. J. H. 1975. *Pseudohemiodon thorectes*, a new species of mailed catfish from the Rio Mamoré system, Bolivia (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). Beaufortia, 23: 85–92.
- Isbrücker, I. J. H. 1979. Description préliminaire de nouveaux taxa de la famille des Loricariidae, poissons-chats cuirassés néotropicaux, avec un catalogue critique de la sous-famille nominale (Pisces, Siluriformes). Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie, 5: 86–116 (1978).
- Isbrücker, I. J. H. 1980. Classification and catalogue of the mailed Loricariidae (Pisces, Siluriformes). Verslagen en Technische Gegevens. Instituut voor Taxonomische Zoölogie (Zoölogisch Museum), Universiteit van Amsterdam, 22: 1–181.
- Isbrücker, I. J. H. 2001. (ver Isbrücker, I. J. H., I. Seidel, J. P. Michels, E. Schraml y A. Werner. 2001)
- Isbrücker, I. J. H. y J. P. Michels. 2001. (ver Isbrücker, I. J. H., I. Seidel, J. P. Michels, E. Schraml y A. Werner. 2001)
- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1974. On *Hemiodontichthys acipenserinus* and *Reganella depressa*, two remarkable mailed catfishes from South America (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). Beaufortia, 22(294): 193-222.

- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1976. *Rineloricaria heteroptera*, a new species of mailed catfish from Rio Amazonas near Manaus, Brazil (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Zoologischer Anzeiger*, 196(1-2): 109-124.
- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1978a. Two new species and a new genus of neotropical mailed catfishes of the subfamily Loricariinae Swainson, 1838 (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Beaufortia*, 27(339):177-206.
- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1978b. The neotropical mailed catfishes of the genera *Lamontichthys* P. de Miranda Ribeiro, 1939 and *Pterosturisoma* n. gen., including the description of *Lamontichthys stibaros* n. sp. from Ecuador (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 48(1): 57-80.
- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1979. Three new South American mailed catfishes of the genera *Rineloricaria* and *Loricariichthys* (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 48(2): 191-211.
- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1983. *Crossoloricaria rhami* n. sp., un nouveau poisson-chat cuirassé du Rio Huacamayo, Pérou (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie*, 10: 9-12.
- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1986. *Apistoloricaria condei*, nouveau genre et nouvelle espèce de poisson-chat cuirassé, tribu Loricariini Bonaparte, 1831, du bassin du Rio Napo, haute Amazone, Equateur (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie*, 12:103-108 (1985).
- Isbrücker, I. J. H. y H. Nijssen. 1992. Sexualdimorphismus bei harnischwelsen (Loricariidae). Odontoden, Zähne, Lippen, Tentakel, Genitalpapillen und Flossen. En: Harnischwelse. R. Stawikowski (ed.). *Die Aquarien- und Terrarien- Zeitschrift (DATZ)*, Sonderheft, p. 19-33.
- Isbrücker, I. J. H., H. A. Britski, H. Nijssen y H. Ortega 1983. *Aposturisoma myriodon* une espèce et genre nouveaux de Poisson-Chat cuirassé, tribu Farlowellini Fowler, 1958 du Bassin du Rio Ucayali, Pérou (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue française d'Aquariologie Herpétologie*, 10(2): 33-42.
- Isbrücker, I. J. H., I. Seidel, J. P. Michels, E. Schraml y A. Werner. 2001. Diagnose vierzehn neuer Gattungen der Familie Loricariidae Rafinesque, 1815 (Teleostei, Ostariophysi). *Die Aquarien- und Terrarien- Zeitschrift (DATZ)*, Sonderheft Harnischwelse 2:17-24.
- Kluge, A. G. y J. S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of Anurans . *Systematic Zoology*, 18: 1-32.
- Kner, R. 1853. Die Panzerwelse des k.k. Hof-Naturalien-Cabinets zu Wien. I. Abtheilung: Loricarinae. *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu Wien Mathematische Naturwissen Cl. Wien*, 6: 65-98, pls. 1-8.
- Kner, R. 1854. Die Hypostomiden. Zweite Hauptgruppe der Familie der Panzerfische (Loricata vel Goniodontes). *Denkschriften der kaiserlichen Akademie der*

- Wissenschaften zu Wien Mathematische Naturwissen Cl. Wien, 7: 251-286, pls. 1-5.
- Kner, R. 1863. Eine Uebersicht der ichtyologischen Ausbeute des Herrn Professors Dr. Mor. Wagner in Central-Amerika. Sitzungsberichte der Koningl. Bayerischen Akademie der Wissenschaften, München, 2: 220-230.
- La Cepède, B. G. E. 1803. Histoire naturelle des poissons, dédiée à Anne-Caroline La Cepède, par le Citoyen La Cepède (P. Plassan, Paris), 5(1): i-lxviii, 1-803, 21 pls.
- La Monte, F. 1929. Two new fishes from Mt. Duida, Venezuela. American Museum Novitates, 373: 1-4.
- La Monte, F. 1935. Fishes from Rio Jurua and Rio Purus, Brazilian Amazonas. American Museum Novitates, 784: 1-8.
- Linnaeus, C. 1758. Systema naturae per regna tria nature, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata (L. Salvii, Holmiae): 1-824.
- López, H. y A. Machado-Allison. 1975. Algunos aspectos del desarrollo y crecimiento de *Loricaria laticeps* (Osteichthyes, Siluriformes, Loricariidae). Acta Biológica Venezuelica, 9(1): 51-76.
- Lütken, C. F. 1874. Ichthyographiske bidrag. I. Nogle nye eller mindre fuldstaendigt kjendte Pandsermaller, isaer fra det nordlige Sydamerica. Videnskabelige Meddelelser fra den Naturhistorisk Forening i Kjøbenhavn, 13/14: 202-220, pl. 4 (1873).
- Lujan, N. K. y J. W. Armbruster. 2011. Two new genera and species of Ancistrini (Siluriformes: Loricariidae) from the Western Guiana Shield. Copeia, 2011(2): 216-225
- Lujan, N. K., M. Arce y J. W. Armbruster. 2009. A new black *Baryancistrus* with blue sheen from the Upper Orinoco (Siluriformes: Loricariidae). Copeia, 2009(1): 50-56
- Maddison, W. P., M. J. Donoghue y D. R. Maddison. 1984. Out group analysis and parsimony. Systematic Zoology, 33: 83-103.
- Mago-Leccia, F. 1970. Lista de los peces de Venezuela, incluyendo un estudio preliminar sobre la ictiogeografía del país. Ministerio de Agricultura y Cría, Oficina Nacional de Pesca, Caracas, 283 pp.
- Martín-Salazar, F. J. 1964. Las especies del genero *Farlowella* de Venezuela (Piscis-Nematognalhi-Loricariidae) con descripción de 5 especies y 1 sub-especie nuevas. Memoria, Sociedad de Ciencias Naturales La Salle, Caracas, 24(69): 242-260.

- Martín Salazar, F. J., I. J. H. Isbrücker y H. Nijssen. 1982. *Dentectus barbarmatus*, a new genus and species of mailed catfish from the Orinoco basin of Venezuela (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Beaufortia*, 32(8): 125-137.
- Meek, S. E. y S. F. Hildebrand. 1913. New species of fishes from Panama. Publication. Zoological Series, Field Museum of Natural History, 10: 77-91.
- Miranda Ribeiro, P. 1951. Sobre *Oxyropsis* Eigenmann & Eigenmann, 1889 (Pisces — Nematognathi — Loricariidae). *Boletim do Museu Nacional do Rio de Janeiro, Nova Série, Zoologia*, 104: 1-3, pls. 1-4.
- Montoya-Burgos, J. I., S. Muller, C. Weber y J. Pawlowski. 1997. Phylogenetic relationships between Hypostominae and Ancistrinae (Siluroidei: Loricariidae): first results from mitochondrial 12S and 16S rRNA gene sequences. *Revue Suisse de Zoologie*, 104: 185-198.
- Montoya-Burgos, J. I., S. Muller, C. Weber y J. Pawlowski. 1998. Phylogenetic relationships of the Loricariidae (Siluriformes) based on mitochondrial rRNA gene sequences. En: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M. y Lucena, C.A.S. (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, pp. 363-374.
- Müller, J. y F. H. Troschel. 1849. Fische (pp. 618-644). En: *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-44. Im Auftrag Sr. Majestat des Königs von Preussen ausgeführt von Richard Schomburgk. [Versuch einer Fauna und Flora von Britisch-Guiana.] v. 3.* Berlin. *Reisen in Britisch-Guiana in den Jahren 1840-44.*
- Myers, G. S. 1942. Studies on South American fresh-water fishes. I. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 2, 89-114.
- Nico L. G., H. L. Jelks y T. Tuten. 2009. Non-native suckermouth armored catfishes in Florida: Description of nest burrows and burrow colonies with assessment of shoreline conditions. *ANSRP Bulletin*, 9(1): 1-30.
- Nijssen, H. e I. J. H. Isbrücker. 1987. *Spectracanthicus murinus*, nouveaux genre et espèce de poisson-chat cuirassé du Rio Tapajós, Est. Pará, Brésil, avec des remarques sur d'autres genres de Loricariidés (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie*, 13(4): 93-98 (1986).
- Nijssen, H. e I. J. H. Isbrücker. 1988. Trois nouvelles espèces du genre *Apistoloricaria* de Colombie et du Pérou, avec illustration du dimorphisme sexuel secondaire des lèvres de *A. condei* (Pisces, Siluriformes, Loricariidae). *Revue Française d'Aquariologie et Herpetologie*, 15(2): 33-38.
- Nixon, K. C. 2002. Winclada, ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, NY.
- Pearson, N. E. (1937) The fishes of the Atlantic and Pacific slopes near Cajamarca, Peru. *Proceedings of the California Academy of Sciences, Series 4*, 23(7): 87-98, pls. 12-13.

- Pellegrin, J. 1908. Description de deux poissons nouveaux de l'Amérique du Sud, de la famille des Loricariidés. Bulletin de la Société Zoologique de France, 33: 125–127.
- Pellegrin, J. 1912. Description d'un poisson nouveau de l'Orénoque appartenant au genre *Xenocara*. Bulletin de la Société Zoologique de France, 37: 271–272.
- Peters, W. 1877. Über die von Dr. C. Sachs in Venezuela gesammelten Fische. Monatsberichte der Königlich-Preussischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1877: 469–473.
- Pinna, M. C. C. de. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): Historical overview and synthesis of hypotheses. En: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M. y Lucena, C.A.S. (Eds.). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Edipucrs, Porto Alegre, pp. 279-330.
- Provenzano, F. 1988. Buccal characters and systematics of Venezuelan Loricariini. 68 Annual Meeting American Society of Ichthyologists & Herpetologists. Ann Arbor, Michigan, U.S.A. p. 158.
- Provenzano R., F., A. Machado-Allison, B. Chernoff, P. Willink, y P. Petry. 2005. *Harttia merevari* a new species of catfish (Siluriformes: Loricariidae) from Venezuela. Neotropical Ichthyology, 3: 519-524.
- Rafinesque, C. S. 1815. Analyse de la Nature, ou Tableau de l'Univers et des Corps Organisés, Palerme, 224 pp. (cita tomada de Pinna 1998)
- Rapp Py-Daniel, L. H. 1981. *Furcodontichthys novaesi* n. gen., n. sp. (Osteichthyes, Siluriformes; Loricariidae) na bacia Amazônia, Brasil. Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Nova Serie, Zoologia, 105: 1–17.
- Rapp Py-Daniel, L. H. 1997. Phylogeny of the Neotropical armored catfishes of the subfamily Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae). Unpublished Ph.D. Thesis, University of Arizona, Tucson, 280 pp.
- Rapp Py-Daniel, L. H. y E. C. Oliveira. 2001. Seven new species of *Harttia* from the Amazonian-Guyana region (Siluriformes: Loricariidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters, 12(1): 79-96.
- Regan, C. T. 1903. Description of a new fish of the genus *Chaetostomus* from Venezuela. Annals and Magazine of Natural History (Ser. 7), 11: 599.
- Regan, C. T. 1904. A monograph of the fishes of the family Loricariidae. Transactions of the Zoological Society of London, 17(3): 191-350, pls. 9-21.
- Regan, C. T. 1905. Description of a new loricariid fish of the genus *Xenocara* from Venezuela. Novitates Zoologicae (Tring), 12: 242.

- Regan, C. T. 1912. Descriptions of new fishes of the family Loricariidae in the British Museum Collection. Proceedings of the Zoological Society of London, 1912: 666–670, pls. 75–77.
- Reis, R. E y P. A. Lehmann. 2009. Two new species of *Acestridium* Haseman, 1911 (Loricariidae: Hypoptopomatinae) from the Rio Madeira basin, Brazil Copeia, 2009(3): 446-452
- Reis, R. E y E. H. L. Pereira. 2000. Three new species of the loricariid catfish genus *Loricariichthys* (Teleostei: Siluriformes) from southern South America. Copeia, 2000(4): 1029-1047.
- Reis, R. E., J. W. Armbruster y E. H. L. Pereira. 2006. Delturinae, a new loricariid catfish subfamily (Teleostei, Siluriformes), with a revision of *Delturus*. Zoological Journal of the Linnean Society, 147: 277-299.
- Reis, R. E., S. O. Kullander y C. J. Ferraris, Jr. (Eds). 2003. Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. Edipucrs, Porto Alegre, 729 pp.
- Retzer, M. E. 2005. Description of a new species of *Acestridium* (Siluriformes: Loricariidae) from Colombia. Zootaxa, 972: 1–6.
- Retzer, M. E. y L. M. Page. 1997. Systematics of the stick catfishes, *Farlowella* Eigenmann & Eigenmann (Pisces, Loricariidae). Proceedings of the Academy of Natural Sciences, Philadelphia, 147: 33–88.
- Retzer, M. E., L. G. Nico y F. Provenzano R. 1999. Two new species of *Acestridium* (Siluriformes: Loricariidae) from southern Venezuela, with observations on camouflage and color change. Ichthyological Exploration of Freshwaters, 10: 313–326.
- Rodríguez M. S. y R. E. Reis. 2007. A new species of *Acestridium* Haseman, 1911 (Loricariidae: Hypoptopomatinae) from the Eastern Amazon basin, Brazil. Neotropical Ichthyology, 5(4): 429-434.
- Rodríguez, M. S., H. Ortega y R. Covain. 2011. Intergeneric phylogenetic relationships in catfishes of the Loricariinae (Siluriformes: Loricariidae), with the description of *Fonchiiloricaria nanodon*: a new genus and species from Peru. Journal of Fish Biology (2011), doi:10.1111/j.1095-8649.2011.03047.x
- Schaefer, S. A. 1987. Osteology of *Hypostomus plecostomus* (Linnaeus), with a phylogenetic analysis of the loricariid subfamilies (Pisces: Siluroidei). Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County, 394: 1-31
- Schaefer, S. A. 1988. A new species of the loricariid genus *Parotocinclus* from southern Venezuela (Pisces: Siluroidei). Copeia, 1988(1): 182–188.
- Schaefer, S. A. 1991. Phylogenetic analysis of the loricariid subfamily Hypoptopomatinae (Pisces: Siluroidei: Loricariidae), with comments on generic diagnoses and geographic distribution. Zoological Journal of the Linnean Society, 102: 1–41.

- Schaefer, S. A. 1997. The neotropical cascudinhos: Systematics and biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes: Loricariidae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 148: 1–120.
- Schaefer, S. A. 1998. Conflict and resolution: Impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluriodei: Loricariidae). En: Malabarba, L.R., Reis, R.E., Vari, R.P., Lucena, Z.M. y Lucena, C.A.S. (Eds.). *Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes*. Edipucrs, Porto Alegre, pp. 375-400.
- Schaefer, S. A. y F. Provenzano R. 1998. *Niobichthys ferrarisi*, a new genus and species of armored catfish from southern Venezuela (Siluriformes: Loricariidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 8: 221–230.
- Schaefer, S. A. y D. J. Stewart. 1993. Systematics of the *Panaque dentex* species group (Siluriformes: Loricariidae), wood-eating armored catfishes from tropical South America. *Ichthyological Exploration of Freshwaters*, 4: 309–342.
- Schultz, L. P. 1944a. A new loricariid catfish from the Rio Truando, Colombia. *Copeia* 1944(3): 155-156.
- Schultz, L. P. 1944b. The catfishes of Venezuela, with description of thirty-eight new forms. *Proceedings of the United States National Museum*, 94: 173-338.
- Soriano-Señorans, J. 1950. Nota preliminar sobre *Loricaria (Loricaria) devicenzii* [sic] n. sp. de la Cuenca del Río Uruguay. *Revista de la Facultad de Humanidades y Ciencias*, Montevideo, 4(5): 265-266.
- Spix, J. B. de y L. Agassiz 1829. *Selecta genera et species piscium, quos in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVIII-MDCCCXX, jussuet auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis Augustissi*. (C. Wolf, Monachii): 1-7, 4 pls.
- Steindachner, F. 1878. Zur Fischfauna des Magdalenen-Stromes. *Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien*, 15(12): 88-91.
- Steindachner, F. 1879a. Über die Fauna des Orinoco bei Ciudad Bolivar, des Mamoni-Flusses bei Chepo im Isthmus von Panama und einiger Flüsse Peru's; Beiträge zur Kenntniss der Süßwasserfische Südamerikas. *Anzeiger der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch- Naturwissenschaftlichen Classe*, 16 (15): 149-152.
- Steindachner, F. 1879b. Zur Fisch-fauna des Magdalenen-Stromes. *Denkschriften der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien*, 39: 19-78, pls. 1-15.
- Steindachner, F. 1881. Beiträge zur Kenntniss der Flussfische Südamerika's, II. *Denkschriften der Mathematisch- Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien*, 43: 103–146, pls. 1–7.

- Steindachner, F. 1910. Über eine noch unbeschriebene *Oxyloricaria* (= *Sturisoma*) Art aus dem Rio Meta in Venezuela und über die relativen Längenmasse bei *O. rostrata* (Sp.). Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien, 47(25): 410-411.
- Steindachner, F. 1915. Beiträge zur Kenntniss der Flussfische Südamerikas, V. Denkschriften der Mathematisch- Naturwissenschaftlichen Classe der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Wien, 93: 15–106, pls. 1–13 (1917).
- Swainson, W. 1838. The natural history of fishes, amphibians & reptiles, or monocardian animals. (Lardner's Cabinet Cyclopaedia), (Longman, Orme, Brown, Green & Longmans, and Taylor, London), 1: i-vi, 1-368.
- Swofford, D. L. 2003. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), version 4. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Taphorn, D. C. y C. G. Lilyestrom. 1984. *Lamontichthys maracaibero* y *L. llanero* dos especies nuevas para Venezuela (Pisces, Loricariidae). Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología, 2: 93–100.
- Taylor, W. R. 1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. Proceedings of the United States National Museum, 122(3596): 1-17.
- Taylor, W. R. y G. C. Van Dyke. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. Cybium 9: 107-119.
- Valenciennes, A. 1835. Poissons [plates]. In: A. d'Orbigny. Voyage dans l'Amérique méridionale. pls. 1-16 (1834-42). (Laminas. La descripción en Valenciennes, 1847).
- Valenciennes, A. 1840. (ver Cuvier, G. y A. Valenciennes. 1840).
- Valenciennes, A. 1847. Poissons. Catalogue des principales espèces de poissons, rapportées de l'Amérique méridionale. En: A. d'Orbigny. Voyage dans l'Amérique méridionale, 5 (pt 2): 1-11.
- Werneke, D. C., M. H. Sabaj, N. K. Lujan y J. W. Armbruster. 2005. *Baryancistrus demantoides* and *Hemiancistrus subviridis*, two new uniquely colored species of loricariids from Venezuela (Siluriformes: Loricariidae). Neotropical Ichthyology, 3: 533–542.
- Wiley, E. O. 1981. Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York, 439 pp.
- Willughby, F. 1686. De historia piscium libri quatuor. Oxonii. (Theatro Sheldoniano), 1-343 pp., pl. 1-186. (cita tomada de Bleeker 1864).

Anexo 1

Lista de ejemplares examinados por especie, en orden alfabético.

Acestridium dichromum. MBUCV-V-13037 (Paratipos). Venezuela, Estado Amazonas, San Fernando de Atabapo. 30 ejemplares, 38,0-51,0 mm. LE. 4 ejemplares diafanizados y teñidos, 38.4-50.4 mm. LE.

Acestridium martini. MBUCV-V-12705. Venezuela, Estado Amazonas, San Fernando de Atabapo. 15 ejemplares, 41,0-63,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 51,9 y 57,8 mm. LE.

Acestridium sp. MBUCV-V-11331. Venezuela, Estado Amazonas, San Carlos de Río Negro. 6 ejemplares, 43,0- 56.0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 45,1 y 59,1 mm. LE.

Apistoloricaria laani. MBUCV-V-17165. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 4 ejemplares, 104,0-121,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 113,4 mm. LE. MBUCV-V-19332. Venezuela, Estado Apure, Río Apure. 17 ejemplares, 92,8-119,4 mm. LE. MBUCV-V-CT-730. Venezuela, Estado Apure, Río Apure. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 95,85- 99,0 mm. LE.

Aposturisoma myriodon. MBUCV-V-29153 (ex MUSM-1192). Perú, Ucayali, río Huacamayo. 1 ejemplar, 88,0 mm. LE. MUSM-1929. Perú, Ucayali, río Huacamayo. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 130,0 mm. LE.

Astroblepus phelpsi. MBUCV-V-19939. Venezuela. Estado Táchira, San Cristóbal. 13 ejemplares 23,0-47,0 mm LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 27,4 y 44,7 mm. LE.

Crossoloricaria variegata. MBUCV-V-CT-1051. Colombia, Departamento de Córdoba, Quibdó, río Atrato, S/D (sin datos adicionales), (Obtenido en el mercado por Otto Castillo, 25/09/2005). 1 ejemplar diafanizado y teñido, 250 mm LE.

Crossoloricaria venezuelae. MBUCV-V-13176. Venezuela, Estado Zulia, río Guasare. 7 ejemplares 56,0-121,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 59,0-96,0 mm. LE. MBUCV-V-16357. Venezuela, Estado Zulia, río Apón. 24 ejemplares 120,0-172,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 170,0 mm. LE.

Dasylicaria filamentosa. MBUCV-V-9382. Venezuela, Estado Zulia, río Pueblo Viejo. 2 ejemplares 255,0-272,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 255,0 mm. LE. MBUCV-V-21305. Venezuela, Estado Zulia, caño El Pato. 2 ejemplares 56.75-274,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 56,75 mm. LE.

Dentectus barbarmatus. MBUCV-V-7406. Venezuela, Estado Portuguesa, río Boconó. 3 ejemplares, 143,0-145,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 146,6 mm. LE. MBUCV-V-12985 (Paratipos). Venezuela, Estado Cojedes, río Salinas. 7 ejemplares 43,5-120,5 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 29,0 y 59.5 mm. LE.

- Farlowella curtirostra*. MBUCV-V-15546. Colombia, río Pamplonita. 3 ejemplares, 80,0-88,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 91,5 mm. LE.
- Farlowella* sp. S/D (sin datos). 1 ejemplar esqueleto seco.
- Farlowella venezuelensis*. MBUCV-V-11937. Venezuela, Estado Sucre, caño San Juan. 182 ejemplares, 72,0-186,0 mm. LE. 4 ejemplares diafanizados y teñidos, 142,5–150,0 mm. LE.
- Furcodontichthys novaesi*. ANSP-137552. Brasil, Amazonas, Moura. 3 ejemplares 96,0-116,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 98,0 mm. LE.
- Harttia merevari* MBUCV-V-30850 (Paratipos). Venezuela, Estado Bolívar, río Caura. 4 ejemplares 68,4–88,8 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 88,8 mm. LE.
- Harttia platystoma*. MBUCV-V-10249. Venezuela, Estado Bolívar, río Cuyuní. 15 ejemplares, 67,0-114,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 115,55 mm. LE. 3 ejemplares diafanizados y teñidos, 72,20-92,55 mm. LE.
- Harttia surinamensis*. MBUCV-V-20281. Guayana Francesa, Sinnamary. 3 ejemplares, 56,0-75,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 67,5 mm. LE.
- Hemiodontichthys acipenserinus*. MBUCV-V-19941. Perú, Loreto. 3 ejemplares, 102,0-114,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 101,8 mm. LE.
- Hypoptopoma guianense*. MBUCV-V-10248. Venezuela, Estado Bolívar, río Cuyuní. 6 ejemplares, 42,0-46,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 35,0- 42,0 mm. LE.
- Hypoptopoma machadoi*. MBUCV-V-11006. Venezuela, Estado Delta Amacuro, Brazo Imataca. 7 ejemplares, 34,0-47,0 mm. LE. 3 ejemplares diafanizados y teñidos, 38,0-47,0 mm. LE.
- Hypostomus* grupo *plecostomus*. No catalogado. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 1 ejemplar esqueleto seco. S/D (sin datos adicionales).
- (“L1”) Género y especie nueva. MBUCV-V-13175. Venezuela, Estado Cojedes, río Salinas. 21 ejemplares, 33,0-106,0 mm LE. 4 ejemplares diafanizados y teñidos, 62,9-92,3 mm. LE. MBUCV-V-15523. Venezuela, Estado Apure, río Arauca. 3 ejemplares, 83,0-118,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 118,9 mm. LE.
- (“L2”) Género y especie nueva. MBUCV-V-16929. Venezuela, Estado Apure, río Arauca. 5 ejemplares, 125,0-146,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 74,2-124,95 mm. LE. MBUCV-V-16933. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 6 ejemplares, 124,0-158,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 155,25 mm. LE.
- (“L3”) Género y especie nueva. MBUCV-V-17551. Venezuela, Estado Amazonas, río Orinoco. 2 ejemplares, 55,0-55,1 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 55,1 mm. LE.

- (“L4”) Género y especie nueva. MBUCV-V-17593. Venezuela, Estado Bolívar, río Cuchivero. 1 ejemplar, 93,25 mm. LE. ANSP-160858. Venezuela, Estado Bolívar, río Cuchivero. 2 ejemplares, 91,1-95,35 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 91,1 mm LE.
- (“L5”) Género y especie nueva. MBUCV-V-17572. Venezuela, Estado Amazonas, río Casiquiare. 1 ejemplar, 104,9 mm. LE. MBUCV-V-19260. Venezuela, Estado Amazonas, río Mavaca. 1 ejemplar, 73,75 mm. LE.
- (“L6”) Género y especie nueva. MBUCV-V-15592. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 12 ejemplares, 93,0-133,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 114,0 mm. LE. MBUCV-V-15595. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 4 ejemplares, 50,0-63,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 48,5-80,7 mm. LE. MCNG-5536. Venezuela, Estado Barinas, río Boconó. 3 ejemplares, 125,0-157,5 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 176,4 mm. LE.
- Lamontichthys llanero*. MBUCV-V-15501. Venezuela, Estado Guárico, río Orituco. 2 ejemplares, 147,6-153,0 mm. LS. 1 ejemplar esqueleto seco, 147,6 mm. LE. MBUCV-V-16750. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 2 ejemplares, 83,2 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 83,2 mm. LE.
- Lamontichthys maracaibero*. MBUCV-V-29800. Venezuela, Estado Zulia, río Tarra. 1 ejemplar, 196,0 mm. LE.
- Limatulichthys griseus*. MBUCV-V-8781. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 4 ejemplares, 62,0-117,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 114,1 mm. LE. MBUCV-V-16802. Venezuela, Estado Bolívar, caño Capuchino. 3 ejemplares, 113,0-129,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 119,0 mm. LE.
- Lithogenes wahari*. MBUCV-V-29530 (Paratipos). Venezuela, Estado Amazonas, río Cuao. 35 ejemplares, 34,0-78,3 mm. LE. 3 ejemplares diafanizados y teñidos, 49,6-73,6 mm. LE.
- Loricaria cataphracta*. MBUCV-V-12408. Venezuela, Estado Monagas, río Caripe. 24 ejemplares, 54,0-168,0 mm. LE. 5 ejemplares diafanizados y teñidos, 58,9-125,6 mm LE. MBUCV-V-16371. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 8 ejemplares, 128,0-223,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 200,0 mm. LE.
- Loricaria nickeriensis*. MBUCV-V-16707. Venezuela, Estado Bolívar, río Cuyuní. 2 ejemplares, 146,0-165,0 mm. LE. MBUCV-V-26263. Venezuela, Estado Bolívar, río Yama. 1 ejemplar, 155,0 mm. LE.
- Loricariichthys brunneus*. MBUCV-V-16360. Venezuela, Estado Apure, río Arauca. 11 ejemplares, 129,0-227,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 235,0 mm. LE. MBUCV-V-17115. Venezuela, Estado Guárico, caño Falcón. 4 ejemplares, 74,0-125,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 182,0 mm. LE.

- Niobichthys ferrarisi*. MBUCV-V-14903. Venezuela, Estado Amazonas, La Neblina. 17 ejemplares, 39,8-65,4 mm. LE. 3 ejemplares diafanizados y teñidos, 45,9-62,2 mm. LE.
- Otocinclus vittatus*. MBUCV-V-15604. Venezuela, Estado Apure, caño Caicara. 11 ejemplares, 19,0-23,0 mm. LE. 3 ejemplares diafanizados y teñidos, 19,8-22,1 mm. LE.
- Oxyropsis acutirostra*. MBUCV-V-23098. Venezuela, Estado Amazonas, río Autana. 6 ejemplares, 24,0-40,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 27,2-38,1 mm. LE.
- Paraloricaria agastor*. MLP-9624. Argentina, río Uruguay. 2 ejemplares, 302,0-305,0 mm. LS. MLP-9625. Argentina, río Paraná. 3 ejemplares, 248,0-334,0 mm. LE.
- Paraloricaria vetula*. MBUCV-V-27954 (ex. MCP-12995). Brasil, río Uruguay. 2 ejemplares, 175,0-192,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 175,0 mm. LE. MLP-9146. Argentina, río Uruguay. 1 ejemplar, 171,0 mm. LE.
- Pareiorhaphis steindachneri*. MBUCV-V-27956 (ex. MCP-16582). Brasil, Santa Catarina. 3 ejemplares, 73,0-100,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 82,0 mm. LE.
- Parotocinclus epleyi* MBUCV-V-20188 (Paratipos). Venezuela, Estado Apure, caño Potrerito. 4 ejemplares, 17,1-23,4 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 23,4 mm. LE.
- Planiloricaria cryptodon*. MBUCV-V-33026 (ex. ANSP 182304). Perú, Loreto. 3 ejemplares, 87,0-174,0 mm. LE. MBUCV-V-CT-1052. Perú. S/D (sin datos). 1 ejemplar diafanizado y teñido.
- Proloricaria prolixa*. MBUCV-V-35656 (ex. MZUEL-2626). Brasil, río Paraná. 1 ejemplar, 100,0 mm. LE. MBUCV-V-35657 (ex. MZUEL-2840). Brasil, río Paraná. 1 ejemplar, 185,0 mm. LE.
- Proloricaria* sp. MBUCV-V-35644. (ex. MZUEL-2618). Brasil, río Paraná. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 117,9 mm. LE.
- Pseudohemiodon* sp. MBUCV-V-12984. Venezuela, Estado Portuguesa, río Boconó. 16 ejemplares, 170,0-229,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 171,4-175,5 mm. LE. MBUCV-V-15372. Venezuela, Estado Portuguesa, río Boconó. 4 ejemplares, 53,0-253,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 232,0 mm. LE.
- Pseudoloricaria laeviuscula*. MBUCV-V-17589. Venezuela, Estado Amazonas, río Ventuari. 4 ejemplares, 83,0-198,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 134,4 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 142,5 mm. LE.
- Rineloricaria caracasensis*. MBUCV-V-3700. Venezuela, Estado Miranda, río Tuy. 100 ejemplares, 74,0-143,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 139,0 mm. LE.

- Rineloricaria rupestre*. MBUCV-V-15500. Venezuela, Estado Mérida, río Onia, río Escalante. 1 ejemplar, 59,0 mm. LE.
- Rineloricaria* sp. MBUCV-V-17720. Venezuela, Estado Amazonas, río Atabapo. 14 ejemplares, 54,0-144,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 150,0 mm. LE.
- Spatuloricaria lagoichthys*. MBUCV-V-17517. Venezuela, Estado Zulia, río Lajas. 2 ejemplares, 193,0- 234,0 mm. LE. 1 ejemplar esqueleto seco, 234,0 mm. LE.
- Spatuloricaria* sp. MBUCV-V-16752. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 9 ejemplares, 100,0-143,0 mm. LE. 2 ejemplares diafanizados y teñidos, 16,7-95,9 mm. LE. MBUCV-V-20006. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 1 ejemplar, 192,0 mm. LE.
- Sturisoma festivum*. MBUCV-V-18458. Venezuela, Estado Zulia, río Santa Ana. 10 ejemplares, 159,0-212,0 mm. LE.
- Sturisoma tenuirostre*. MBUCV-V-17158. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 10 ejemplares, 74,0-152,0 mm. LE. 3 ejemplares diafanizados y teñidos, 78,0-115,2 mm. LE. MBUCV-V-18395. Venezuela, Estado Apure, río Apure. 8 ejemplares, 21,0-162,0 mm. LE. 2 ejemplares esqueleto seco, 180,0-215,0 mm. LE.
- Sturisomatichthys leightoni*. MBUCV-V-15531. Colombia, Cali, río Zabaleta. 4 ejemplares, 69,0-107,0 mm. LE. 1 ejemplar diafanizado y teñido, 70,1 mm. LE. MBUCV-V-29518. Colombia, Departamento del Cauca, río Cauca. 2 ejemplares, 135,0-138,0 mm. LE.