

ESTUDIOS SOBRE LA SISTEMÁTICA DE LA SUBFAMILIA SERRASALMINAE (TELEOSTEI, CHARACIDAE). PARTE II. DISCUSIÓN SOBRE LA CONDICIÓN MONOFILÉTICA DE LA SUBFAMILIA

Antonio Machado-Allison

Instituto de Zoología Tropical
Facultad de Ciencias
Universidad Central de Venezuela
Apartado 47058, Caracas 1041-A
Venezuela

RESUMEN

La subfamilia Serrasalminae es un grupo de peces dulceacuícolas ampliamente distribuidos en América del Sur, que incluye trece géneros, muchos de ellos de importancia económica, tales como: *Colossoma*, *Myleus*, *Mylossoma*, *Piaractus* y *Serrasalmus*.

La información obtenida de estudios basados en la osteología y miología, la información parcial de los hábitos alimentarios, patrones de coloración y morfología de la vejiga natatoria (=gaseosa) apoya una filogenia basada en las interrelaciones hipotéticas de los diferentes grupos monofiléticos de serrasalminos (Serrasalminae + Mylinae de EIGENMANN, 1915).

La evidencia basada en el análisis de caracteres apomórficos, indica que la subfamilia Serrasalminae, como es presentada en este trabajo, es una subunidad monofilética de la familia Characidae.

Finalmente, el estudio se completa con una descripción de la subfamilia Serrasalminae y una breve discusión de sus interrelaciones dentro de la familia Characidae.

SUMMARY

The subfamily Serrasalminae is a broadly distributed group of South American fresh water fishes. It includes thirteen genera, several of them of commercial importance such as *Colossoma*, *Myleus*, *Mylossoma*, *Piaractus* and *Serrasalmus*.

The information on the osteological and myological systems, the partial information of food habits color patterns and swim bladder morphology is relevant to a phylogeny based on the hypothesized series of interrelated monophyletic groups of serrasalmins (Serrasalminae plus Mylinae of EIGENMANN, 1915).

The evidence based on the analysis of apomorphic caracteres, indicates that the subfamily Serrasalminae as here presented is a monophyletic subunit of the Characidae.

Finally, a description of the subfamily Serrasalminae and a brief discussion of the interrelationships of the subfamily within the Characidae complete this study.

INTRODUCCION

La subfamilia Serrasalminae (Serrasalmonina, GUNTHER, 1864; Mylinae y Serrasalminae, EIGENMANN, 1915; Serrasalmoninae, NORMAN, 1929; Serrasalmidae, GÉRY, 1972) incluye peces caracoideos ampliamente distribuidos en las aguas continentales de la América del Sur. Numerosos géneros (13), MACHADO-ALLISON (1982a) han sido asignados a este grupo de peces cuya primera cita corresponde a un "caribe" o "piraña" (posiblemente *Pygocentrus*) por MARCGRAVE (1648) y la primera descripción también correspondiendo a una "piraña", *Salmo rhombeus*, Linnaeus, 1756.

La subfamilia incluye una gran variedad de especies que ocupan una vasta gama de ambientes y muestran numerosas adaptaciones principalmente relacionadas con los hábitos alimentarios. Así, podemos identificar grupos de especies herbívoras como los representantes de los géneros *Piaractus* (*sensu* Machado, 1982b) y *Mylossoma*. Especies de hábitos insectívoros como las incluidas en los géneros *Metynnis*, *Acnodon* y *Myleus*. Especies de hábitos planctófagos como *Colossoma macropomun* y los juveniles de *Serrasalmus* y *Pygocentrus*. Por último, especies ictiófagas como los adultos

de *Serrasalmus*, *Pygocentrus* y *Pristobrycon*. En esta subfamilia también podemos encontrar algunas especies de hábitos muy especializados, como por ejemplo *Catoprion mento* que se alimenta exclusivamente de escamas de otros peces, y otras especies que cambian de dieta de acuerdo a condiciones climáticas o disponibilidad del alimento como por ejemplo *Colossoma macropomun* (herbívora y planctófaga) y *Pristobrycon* spp. (ictiófaga y semillas) (HONDA, 1974; GOULDING, 1980, 1982; GÉRY, 1972; MACHADO-ALLISON, 1982b).

La mayoría de las descripciones de los géneros y especies nominales de la subfamilia Serrasalminae fueron realizadas durante el siglo XIX y principios del siglo XX. La ignorancia sobre la complejidad faunística suramericana y los métodos deficientes de colección y preservación de ejemplares en esa época, resultaron en descripciones muy breves, que no permiten actualmente una discriminación real entre las especies y géneros descritos (FINK, 1978; BOHLKE, *et al.*, 1978; MACHADO-ALLISON, 1982b). Como he anotado anteriormente (MACHADO-ALLISON, 1982a y b), cinco géneros (o subgéneros) y seis especies nominales han sido asignadas para lo que hoy se consideran solamente tres especies incluidas en los géneros *Colossoma* y *Piaractus*.

NORMAN (1929) trajo alguna claridad sobre el problema del número de géneros y especies hasta el momento descritas y suplementó el trabajo iniciado por EIGENMANN (1915). Sin embargo, ambos trabajos son principalmente compilaciones literarias apoyadas por poco examen de ejemplares, muchos de los cuales estaban dañados (FINK, 1978; MACHADO-ALLISON, 1982a).

Posterior a las revisiones de EIGENMANN (1915) y NORMAN (1929), GREGORY & CONRAD (1938) publican una discusión sobre las posibles relaciones filogenéticas de peces caracoideos (Characiformes). Estos investigadores incluyeron la subfamilia Stethaprioninae dentro de su Serrasalmoninae. Este rearrreglo taxonómico fue posteriormente rechazado por GOSLINE (1951) y GÉRY (1972) entre otros.

GÉRY (1964, 1972, 1976 y 1977) publica las discusiones más recientes. En su revisión de los géneros, especialmente su discusión sobre *Serrasalmus* trae alguna claridad acerca de algunos pro-

blemas como los cambios en la forma del cuerpo (alometrías) y cambios en los patrones de coloración durante el crecimiento. Sin embargo, sus estudios sufren, al igual que autores previos, de una buena serie de ejemplares de la mayoría de los géneros de esta subfamilia. GÉRY (1972) propone la subdivisión de este grupo (al cual eleva a la categoría de familia) en tres subfamilias. La subfamilia Serrasalminae incluye un solo género, *Serrasalmus*, con varios subgéneros, *Pygocentrus*, *Pristobrycon*, *Pygopristsis*, *Taddye-lla* y *Serrasalmus* caracterizándolos como los peces carnívoros; la subfamilia Myleinae (=Mylinae) que incluye los géneros *Myleus*, *Metynnis*, *Acnodon*, *Mylossoma*, *Colossoma* y *Utiaritichthys*, caracterizados por ser los representantes herbívoros y finalmente una subfamilia monotípica, *Catoprioninae* para *Catoprion mento*, un pez especializado en comer escamas. Este autor no presenta ninguna razón de por qué su división en tres categorías diferentes, ni tampoco acerca de la elevación a nivel familiar de los Serrasalminae o de la reducción de algunos géneros.

GOSLINE (1951) y NELSON (1961) discuten algunos aspectos sobre la filogenia de los Serrasalminae. En ambos casos el género *Colossoma* fue colocado como el tronco común o miembro más "primitivo" del cual otros grupos evolucionaron. La hipótesis de GOSLINE (1951) fue apoyada por la morfología de los dientes, aletas y huesos circunorbitales. NELSON (1961) utilizó caracteres anatómicos externos e internos como la presencia (o ausencia) de espina predorsal, morfología de la vejiga natatoria (=gaseosa), musculatura y presencia de hiatus muscular en la región anterolateral del cuerpo. Sus conclusiones, que *Colossoma* (= *Piaractus*, de MACHADO-ALLISON, 1982b) representa el género más primitivo coincide con la hipótesis previa de GOSLINE (1951). Sin embargo, NELSON (1961) retiene a *Piaractus* (= *Colossoma* de MACHADO-ALLISON, 1982b) como un género separado y no como un sinónimo de *Colossoma* EIGENMANN, 1903. Recientemente MACHADO (1982a) discute las relaciones filogenéticas dentro de la subfamilia y concluye que *Colossoma* y *Piaractus* deben ser redefinidos y representan una unidad monofilética dentro de la subfamilia, rechazando también la hipótesis previa de que representan los géneros más "primitivos".

Buenas descripciones osteológicas y miológicas para la mayoría de los peces caracoideos son escasas. Caracteres taxonómicos considerados importantes para este grupo de peces (en el pasado) incluyen: dientes (morfología y número), morfología de las aletas, escamación del cuerpo, sierras ventrales y estructuras internas como la vejiga natatoria (=gaseosa). Estudios sobre las relaciones filogenéticas exigen una descripción más detallada de los caracteres y un mejor entendimiento acerca de la "polaridad" (primitivo *versus* avanzado) de los mismos. Estos estudios deberán incluir series completas de ejemplares de las diferentes especies. A niveles de familia y género, los caracteres distintivos son generalmente lo suficientemente discretos que un estudio estadístico sobre morfometría y merística no es completamente necesario. El problema principal es el examen de los géneros y especies nominales para confirmar que los caracteres son consistentes dentro de los taxa reconocidos. Debido a que, las reconstrucciones filogenéticas necesitan del examen y descripción exacta de los caracteres morfológicos, este estudio presenta un gran número de ilustraciones de aquellos caracteres mayormente discriminantes. Estas ilustraciones están citadas a lo largo de la discusión de las sinapomorfias y la consideración resultante que apoya la hipótesis sobre el monofiletismo de la subfamilia Serrasalminae.

Información ecológica sobre algunos aspectos de los hábitos alimentarios y sus especializaciones morfológicas resultantes son discutidas. Sin embargo, esto ha llevado en el pasado a una gran confusión taxonómica debido a la falta de una información completa dentro del grupo. En estos momentos la información confiable conocida es escasa y esto hace problemática una discusión completa sobre la evolución y ecología de este aspecto biológico. GOULDING (1979, 1980 y 1982) presenta cierta información importante sobre algunos géneros de esta subfamilia, en especial los que explotan el área de la floresta inundable del Amazonas y sus afluentes principales. Este autor encontró que algunos peces serrasalminos mostraban cambios en sus dietas alimentarias. Un ejemplo claro del tipo de confusión existente es la consideración ictiófaga obligatoria dada a especies de los géneros *Serrasalmus* y *Pristobrycon* en el pasado. GOULDING (1980) nos informa de los cambios en especies de estos géneros de una dieta ictiófaga a una con-

dición herbívora (semillas o ictiocoría). El mismo autor da información acerca de los cambios presentados por *Colossoma macropomum* de una dieta herbívora a una dieta planctófaga, así como también del papel que estas especies desempeñan como dispersadores de semillas en el trópico.

Estudios taxonómicos que incluyan la combinación de información morfológica y ciertos aspectos de la ecología de las especies, constituyen una base firme para el establecimiento de hipótesis sobre las relaciones filogenéticas en peces. Una forma útil es la presentación de relaciones jerárquicas de grupos hermanos (*sister-group*), donde los diferentes linajes están basados en ancestros comunes hipotéticos (HENNIG, 1966; FINK & FINK, 1981).

Este estudio discute la distribución de caracteres considerados sinapomórficos y que definen a la subfamilia Serrasalminae como un ensamblaje monofilético. Más aún, los aspectos discutidos en él, forman parte de un estudio más amplio (MACHADO-ALLISON, 1982a) que discute las relaciones filogenéticas de los diferentes géneros de la subfamilia y que será publicado formalmente en un futuro cercano. Un cladograma representando las relaciones filogenéticas hipotéticas de los géneros de la subfamilia es reproducido (Figura 1) como fue sugerido en MACHADO-ALLISON (1982a). Una discusión y redescrición de la subfamilia Serrasalminae y comentarios sobre las posibles relaciones con otros Characidae concluyen este estudio.

MÉTODOS

Caracteres morfológicos, particularmente aquellos relacionados con la miología y osteología, así como también algunos aspectos de la anatomía interna (vejiga natatoria o gaseosa) y los patrones de coloración son los principales datos en los cuales se basa este estudio. Esta información ha sido incorporada de manera tal de someter a prueba la hipótesis sobre la condición monofilética de la subfamilia Serrasalminae y su posible relación con otros grupos de peces caracoideos.

Aunque actualmente existe una gran controversia sobre los diferentes aspectos filosóficos en la metodología sistemática (ver SCHUH & FARRIS, 1981; SOKAL y ROHLF, 1981 por referencias), yo

he optado por escoger la metodología cladística (HENNIG, 1966) para el análisis de mis resultados debido a que este método evita el uso redundante de caracteres a un dado nivel taxonómico. El uso redundante de los datos nos lleva al uso de caracteres "primitivos" o plesiomórficos para hipotetizar relaciones filogenéticas. En el cladograma, tales caracteres ya han sido usados apropiadamente para definir relaciones (cuando ellos son derivados o apomórficos), su uso a otros niveles (donde son plesiomórficos) resulta en la elaboración de hipótesis falsas en las cuales ciertos ensamblajes de grupos están apoyados por más datos que los que realmente poseen. Un carácter, el cual es considerado sinapomórfico para los miembros de una familia no puede también ser usado para hipotetizar relaciones de especies dentro de un género de la misma familia. La taxonomía numérica (fenética) y la llamada "taxonomía evolutiva", por el contrario, utilizan los caracteres en forma redundante y así oscurecen las verdaderas relaciones filogenéticas de los grupos analizados y generalmente resultan en la erección de grupos no-naturales (parafiléticos y polifiléticos), WILEY (1981).

El método cladístico o filogenético sigue ciertos principios:

1. Todos los taxa en estudio deben ser monofiléticos.
2. El monofiletismo de un grupo está definido usando exclusivamente caracteres derivados compartidos (*shared-derived characters*) o sinapomorfías.
3. Un carácter apomórfico o derivado usado para apoyar hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de un taxón dado (donde este carácter apomórfico representa una sinapomorfía), no puede servir para definir las relaciones de los taxa incluidos en ese taxón.
4. La naturaleza derivada (apomórfica) o primitiva (plesiomórfica) son evaluadas mediante el uso de dos métodos relacionados discutidos por NELSON (1973a y b) y siendo enfatizados recientemente por VARI (1979). El primero es la comparación con un grupo de referencia (*out-group comparison*), el cual está basado en la comparación de un carácter o el atributo (*character-state*)

de un carácter dado encontrado en el grupo taxonómico a estudiar con su homólogo presente en una variedad de grupos (preferiblemente en el grupo-hermano o *sister group*) cercanamente relacionados. Si el mismo carácter o atributo de un carácter está presente en ambos grupos, entonces el carácter o atributo es hipotetizado como plesiomórfico (primitivo) para la unidad taxonómica en estudio. Si el carácter o atributo por el contrario es único para el taxón en estudio, entonces es hipotetizado como apomórfico (derivado) a ese nivel de análisis y es considerado una sinapomorfía que relaciona a todos los taxa incluidos dentro de la unidad taxonómica analizada. Mientras más cercanamente relacionado esté el grupo de referencia (*out-group*), mejor será la información resultante sobre la polaridad de los caracteres dentro del grupo en consideración. En este estudio particular, yo no pude identificar un grupo único que pudiera ser considerado como el grupo hermano de la subfamilia Serrasalminae. Consecuentemente, me vi forzado a usar un ensamblaje heterogéneo de grupos de caracoideos americanos como un "grupo de referencia generalizado". Este ensamblaje incluyó miembros de la subfamilia Bryconiinae (*Brycon*, *Tripotheus*, *Chalceus*), también como otros géneros considerados "primitivos" por ciertos autores tales como: *Salminus*, *Hepsetus*, *Hoplías* y *Acestrorhynchus* (ROBERTS, 1969) y *Xenocharax* (FINK & FINK, 1981).

Los atributos de un carácter dentro de los Serrasalminae fueron comparados con caracteres *topográficamente similares* en los géneros antes mencionados. En muchos casos, la comparación también incluyó grupos tales como las subfamilias *Stethaprioninae* y *Tetragonopterinae*, las cuales han sido consideradas en el pasado como carácidos cercanamente relacionados con los Serrasalminae (EIGENMANN & EIGENMANN, 1891; GREGORY & CONRAD, 1938).

El segundo método para hipotetizar polaridad de caracteres es por la información obtenida de estudios ontogenéticos. VARI (1979) establece lo siguiente:

Si en dos grupos hermanos (X) e (Y), las especies del grupo (X) mantienen una transición ontogenética en el carácter (A) al estado (A') y cuya transición no se encuentra en las especies de (Y), entonces dos posibles explicaciones existen para la distribución de la transición: 1) que la transición (A—A') no estaba presente en el ancestro común de (X) e (Y) y surgió en el linaje (X); ó 2) que la transición estuvo presente en el ancestro común de ambos grupos (X) e (Y), pero fue secundariamente perdido en el linaje (Y). La comparación de ambas hipótesis resulta que la primera asume solo que la transición fue iniciada en el linaje (X). La segunda por el contrario hace dos suposiciones, la que esta transición estaba presente en el ancestro común de (X) e (Y) y que posteriormente fue secundariamente perdida en el linaje (Y). Si nosotros aceptamos parsimonia como criterio para la evaluación de hipótesis alternativas, entonces la primera hipótesis deberá ser escogida. Consecuentemente, en este estudio, transiciones ontogenéticas (cambios de un estado A a un estado A') son consideradas como indicaciones de polaridad filogenética (el estado A' es considerado apomórfico con respecto al estado A). (Traducción).

En este trabajo yo he seguido el método propuesto anteriormente para los casos de caracteres que muestran series de transformación ontogenética ampliado con las consideraciones establecidas en WILEY (1981: 156-157).

En este estudio uso la nomenclatura osteológica propuesta por WEITZMAN (1962), y FINK & FINK (1981). La terminología miológica sigue la propuesta por WINTERBOTTON (1974).

Los dibujos fueron realizados usando una lupa estereoscópica Wild (M5) con una cámara lúcida adaptada. Detalles sobre el examen de las estructuras fueron añadidos a mano. Todos los dibujos fueron realizados sobre el lado izquierdo. En caso de presentar daño, se dibujó el lado derecho y se revertió el dibujo para mantener la orientación convencional. Si este es el caso, el dibujo presenta un asterisco (*). Los dibujos sobre osteología fueron realizados con ejemplares previamente transparentados y teñidos siguiendo lo propuesto por DINGERKUS & UHLER (1977) para observar patrones de crecimiento diferencial de cartílago y hueso.

MATERIALES

Los ejemplares utilizados en este estudio incluyeron material preservado y depositado en varios museos y colecciones particulares, esqueletos secos, ejemplares transparentados y teñidos y material fresco. Se estudiaron especies representativas de los géneros *Acnodon*, *Catoprion*, *Colossoma*, *Myleus*, *Mylossoma*, *Mylesinus*, *Metynnus*, *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon*, *Piaractus*, *Serrasalmus* y *Utiaritchthys*. Ejemplares de varios grupos de peces Characiformes fueron examinados incluyendo aquellos hipotetizados como representantes "generalizados" de los diferentes grupos como: *Brycon*, *Hoplias*, *Acestrorhynchus*, *Hepsetus* y *Xenocharax*. Por último se examinaron géneros pertenecientes a las subfamilias Tetragonopterinae (*Tetragonopterus*, *Astyanax*, *Moenkhausia*) y *Stethaprioninae* (*Stethaprion*, *Epiphicharax*) de América del Sur y se realizaron comparaciones con representantes de las familias africanas de Characiformes (Citharinidae, Distichodontidae y Characidae).

ABREVIATURAS

Miología

AAP — Adductor arcus palatini
 A₁(l) — Sección A₁ (lateral) del adductor mandibularis
 A₁(m) — Sección A₁ (medial) del adductor mandibularis
 A₂(l) — Sección A₂ (lateral) del adductor mandibularis
 A₂(m) — Sección A₂ (medial) del adductor mandibularis
 A₃ — Sección A₃ del adductor mandibularis
 A_w — Sección A_w del adductor mandibularis
 AO — Adductor operculi
 DO — Dilator operculi
 Eh-ra. 1. — Ligamento epihial-retroarticular
 EM — Músculo Extrínseco (musculus zonificus)
 EPAX — Músculo epaxial del cuerpo
 LAP — Levator arcus palatini
 LAT. S. — Lateralis superficialis
 LO — Levator operculi
 m-let. 1. — Ligamento mesoptergoides-etmoides lateral
 OBL. S. — Obliquus superioris

Osteología

aa — anguloarticular
 an — antorbital
 boc — basioccipital
 cl — claustrum (Aparato de Weber).
 crm — cronomeckeliano
 d — dentario
 det — dermetmoides (=mesetmoides)
 cp — costilla pleural
 epo — epioccipital
 etp — ectoptergoides
 exo — exoccipital
 f — fontanela craneana
 fr — frontal
 i — intercalar
 in — intercalarium (Aparato de Weber)
 Io — serie infraorbital
 msp — mesoptergoides
 mtp — metaptergoides
 mx — maxilar
 nc — complejo neural (Aparato de Weber)
 nsp — espinas neurales
 os — os suspensorium (Aparato de Weber)
 osp — orbitosfenoides
 p — palatino
 par — parietal
 pl₂ — proceso lateral del centrum 2 (Aparato de Weber)
 pmx — premaxilar
 pro — proótico
 psp — parasfenoides
 pt₂₋₃ — procesos transversos de segunda y tercera vértebras.
 pt — posttemporal
 ptp — pterosfenoides
 ptr — pterótico
 ptt — proceso transformador del tripus (Aparato de Weber)
 pm₅₋₆ — procesos mediales de la quinta y sexta vértebras
 ra — retroarticular
 rp₅₋₆ — costillas pleurales de la quinta y sexta vértebras

so — supraorbital
 soc — supraoccipital
 spo — esfenótico
 tr — tripus
 v — vomer

Anatomía interna

CA — Cámara anterior de la vejiga natatoria (=gaseosa)
 CP — Cámara posterior de la vejiga natatoria (=gaseosa)
 DP — Ductus pneumaticus
 l.ln. — nervio de la línea lateral

RESULTADOS

La información obtenida en el estudio de los sistemas osteológicos y miológicos, hábitos alimentarios, patrones de coloración y morfología de la vejiga natatoria (=gaseosa), fue relevante y útil para la formulación de hipótesis sobre las relaciones filogenéticas dentro de la subfamilia Serrasalminae.

La siguiente discusión es parcialmente dirigida siguiendo el trabajo de VARI (1979) en su estudio filogenético de las familias africanas Citharinidae y Distichodontidae. Primero, presentaré las sinapomorfías que definen a la subfamilia Serrasalminae como un ensamblaje monofilético y discutiré cada una de ellas. Segundo, redescibiré la subfamilia ampliando las descripciones existentes con la información obtenida en este estudio. Finalmente, realizaré una discusión preliminar sobre las posibles relaciones filogenéticas de los Serrasalminae con otros grupos de peces caracoideos.

I. Análisis filogenético

La hipótesis sobre el origen monofilético de la subfamilia Serrasalminae está apoyada por los siguientes caracteres derivados o sinapomorfías:

1. Región ventral del cuerpo cubierta por escamas modificadas en forma de escudos o sierras, que en conjunto le dan un aspecto aserrado a esta región. El número de escudos es variable, con un rango de 6-9 en *Acnodon* y *Utariitichthys* hasta más de 60

en *Piaractus* (Figura 2). Escamas modificadas en la región ventral no se observaron en el grupo de referencia (*Brycon*), así como también en otros grupos de peces caracoideos considerados generalizados tales como: *Salminus*, *Hepsetus*, *Xenocharax*, *Acestrorhynchus* y *Hoplias*.

Escudos ventrales fueron observados en otros grupos de peces del Orden Characiformes tales como miembros de las familias Curimatidae y la subfamilia Sthethaprioninae. Sin embargo, los caracteres sinapomórficos de esos grupos, hace más parsimonioso asumir que cada uno de estos grupos están más cercanamente relacionados con grupos que carecen del carácter que con géneros dentro de la subfamilia Serrasalminae. Más aún, la morfología de los escudos *per se*, trae problemas sobre la condición homóloga de estos caracteres similares en estos grupos. Así que los datos disponibles indican que estos escudos o sierras aparentemente representan adquisiciones independientes y posiblemente son adaptaciones convergentes en cada uno de estos grupos de peces.

2. Aleta dorsal con más de 16 radios (16 a 32). Otros grupos de peces de la familia Characidae (excepto Elachocharacinae, ver adelante) presentan un menor número de radios (11 a 12) en esta aleta, como lo muestran representantes de Bryconinae, Tetragonopterinae, Characinae, Cheirodontinae, Aphyocharacinae y Glandulocaudinae. Muchas familias de peces caracoideos también presentan una aleta dorsal corta (Curimatidae, Erythrinidae, Hepsetidae, Lebiasinidae). El género *Elachocharax* (Elachocharacinae) presenta algunas veces más de 20 radios en la aleta dorsal. Información no publicada suministrada por SARA FINK (com. per.) indica que *Elachocharax* y *Characidium* (actualmente ubicado dentro de la familia Lebiasinidae), están más relacionados a grupos dentro de la familia Crenuchidae que a otros géneros con aletas dorsales formadas por numerosos radios como es el caso de los Serrasalminae. La subfamilia americana Crenuchinae y las familias africanas Citharinidae y Distichodontidae incluyen especies cuyas aletas presentan numerosos radios con un rango que va de 14 en Crenuchinae (Crenuchidae de otros autores como GÉRY, 1977) hasta cerca de 20 en los distichodontidos (VARI, 1979). Sin embargo, las sinapomorfías estudiadas en tales grupos, los unen a taxa diferentes a los Serrasalminae e indican que cada una de

estas unidades se originaron de ancestros que poseían una aleta dorsal formada por pocos radios.

3. Segunda vértebra del Aparato de Weber, con un proceso posterolateral que se articula con un proceso similar presente en la región ventrolateral del pedicelo neural de la tercera vértebra (Figura 3). Este carácter no fue observado en ningún otro grupo del Orden Characiformes examinado.

4. Premaxilar con un fuerte proceso ascendente firmemente unido al hueso supraetmoides y a las alas lateroetmoidales del mesetmoides (Figura 4). Aunque otros grupos de peces characiformes examinados también presentan articulaciones fuertes entre los premaxilares y la región anterior del neurocráneo (*Hoplias*, *Salminus*), la forma como esta articulación es lograda y la morfología del hueso premaxilar y región etmoidal es diferente. En ambos géneros, los huesos premaxilares presentan una forma triangular con un proceso ascendente pequeño (ver figuras en ROBERTS, 1969). Además, en los géneros antes citados, los premaxilares se encuentran separados por una espina supraetmoidal gruesa y por último, las alas lateroetmoidales del mesetmoides están ausentes o muy poco desarrolladas. Entonces, el punto de articulación principal entre los premaxilares y el neurocráneo es a través del aspecto medial de la pequeña rama ascendente y la rama horizontal de los premaxilares y no mediante la obliteración del proceso ascendente del premaxilar como es el caso en los Serrasalminae.

5. Hueso maxilar reducido a una estructura delgada, afilada anteriormente y a un proceso laminar edéntulo posteriormente (Figuras 4 y 5). La condición en el grupo de referencia (*Brycon*), así como también en la mayoría de los characiformes generalizados, es el tener un hueso maxilar largo y armado con una fila de dientes. En el género *Piaractus* (*P. brachypomus* y *P. edulis*) ver MACHADO-ALLISON, 1982b), hay una divergencia con respecto a este carácter apomórfico de la subfamilia. En *Piaractus* el hueso maxilar presenta de uno a tres dientes tricúspides colocados sobre la conjunción de las regiones anterior y posterior del hueso. Sin embargo, esta situación es diferente en morfología a aquella presente en otros peces caracoideos. Más aún, la distribución de otros caracteres sinapomórficos en este género y otros géneros de la subfamili-

lia Serrasalminae indican que este carácter en *Piaractus* debe ser considerado como una regresión (reversal) en vez de ser considerado como una condición primitiva (plesiomorfía).

6. Dentario con una serie de dientes en la cual los dientes posteriores cubren la región posterior de los dientes anteriores, formando un sistema encadenado que le da más fortaleza a la estructura (Figura 5). Esta condición fue observada en los miembros de la subfamilia Serrasalminae solamente. *Catoprion*, un género de la subfamilia Serrasalminae, presenta una marcada especialización de la boca, en la cual toda la estructura dentífera es cambiada hacia la obtención de una alimentación lepidófaga (escamas). Los dientes en este género son papilosos, separados y dirigidos hacia el exterior de la boca. Esta condición es hipotetizada como más avanzada que la presente en otros géneros de la subfamilia debido a la congruencia con otros caracteres apomórficos en el género y al desarrollo ontogenético de la estructura.

7. La Sección (A_1) del músculo *adductor mandibularis* está dividida en dos subsecciones (lateral y media) (Figura 6). En peces caracoideos considerados generalizados "primitivos", así como también en *Brycon* este músculo está formado por una sola sección y la cual se presenta asociada al *ligamentum primordiale*. En los Serrasalminae, las dos divisiones tienen diferentes orígenes e inserciones en las cuales, el proceso coronoide de la mandíbula inferior está incluido.

8. La Sección (A_3) del músculo *adductor mandibularis* es independiente de cualquier otro músculo de la mandíbula tanto en inserción como en origen. La condición hipotetizada como plesiomórfica es el tener este músculo insertado al tendón de la sección A_2 del *adductor mandibularis* como se observa en *Brycon* y *Salminus*.

9. La Sección (A_w) del músculo *adductor mandibularis* se presenta extremadamente reducida (Figura 7). Esta situación no fue observada en ningún otro pez caracoideo observado.

10. Cuerpo muy profundo (elevado), generalmente discoideo, variando desde cerca de 60 por ciento tan profundo como largo, hasta ser más profundo que largo como es el caso de algunas especies del género *Metynnis*. La profundidad máxima del cuerpo

se encuentra al nivel del origen de la aleta dorsal. Un cuerpo largo, más o menos fusiforme es común entre los peces caracoides hipotetizados como representantes generalizados del grupo, como es el caso de *Brycon* y *Salminus*. Más aún, Characiformes considerados como "primitivos" como *Xenocharax* (FINK & FINK, 1981) y *Hepsetus* y *Hoplias* (ROBERTS, 1969) también presentan un cuerpo alargado. Peces con cuerpo profundo son frecuentemente encontrados en algunos grupos de la familia Characidae en Sur América y Citharinidae y Distichodontidae en Africa, pero estos grupos presentan caracteres apomórficos que los relacionan con ancestros de cuerpo alargado y no con representantes de la subfamilia Serrasalminae. Esta información entonces indica que la forma del cuerpo de los Characiformes evidentemente ha evolucionado independientemente en numerosos grupos.

11. Las dos cámaras de la vejiga natatoria (=gaseosa) se encuentran unidas por un conducto localizado ventralmente, con el ducto neumático originándose en esta región (Figura 8). En otros Characiformes examinados, la conexión se encuentra en posición central entre las dos cámaras y el ducto neumático generalmente se origina en la pared anterior de la cámara posterior.

12. El cuerpo se encuentra cubierto por numerosos puntos oscuros, algunas veces formando barras irregulares en los juveniles (Figura 9). La condición en *Brycon*, un miembro del grupo de referencia, así como también otros caracoides examinados, por ejemplo *Salminus* y en Tetragonopterinae, carecen de este patrón de coloración. Una condición parecida está presente en juveniles y adultos de otras familias de peces Characiformes (Anostomidae, Lebiasinidae, Chilodontidae y Distichodontidae). Los anostómidos y chilodóntidos de Suramérica presentan caracteres únicos que los relacionan con otros grupos de Characiformes diferentes a los Serrasalminae. La misma consideración es válida para los miembros de la familia Lebiasinidae. Finalmente, la familia Distichodontidae de Africa, ha sido hipotetizada de ser el grupo-hermano (*sister group*) de los peces africanos ubicados en la familia Citharinidae con los cuales forman una unidad monofilética (VARI, 1979) y no están cercanamente relacionados con los Serrasalminae. Esta información indica que estos grupos que tienen manchas en el cuerpo las han adquirido por un desarrollo evolutivo independientemente

de ancestros que carecen del patrón. Entonces, esta similaridad puede ser considerada una convergencia.

13. Area predorsal del cuerpo completamente desnuda de escamas. Esta situación es consecuencia del desarrollo posterior de la espina supraoccipital del neurocráneo, la cual nunca es cubierta en peces characiformes. La condición en otros charácidos es el tener la región predorsal cubierta por escamas, como por ejemplo en *Brycon*, *Salminus*, *Xenocharax*, *Hoplias*, *Hepsetus* y *Acestro-rhynchus* todos ellos considerados como peces generalizados (WEITZMANN, 1962; ROBERTS, 1969; FINK & FINK, 1981).

En el género *Utiaritichthys* (Serrasalminae), observamos un cubrimiento parcial en esta región, debido a la reducción de la espina del hueso supraoccipital. Esta situación podría interpretarse como un estado intermedio de una serie de transformación evolutiva. Sin embargo, la distribución de otros caracteres apomórficos entre los géneros de la subfamilia Serrasalminae indican que esta condición observada en *Utiaritichthys* es más parsimoniosa considerarla como una regresión (*reversal*).

14. El neurocráneo es profundo (Figura 10). En miembros del grupo de referencia considerado en este estudio, la condición del neurocráneo es deprimida. Un neurocráneo elevado o profundo fue observado en algunos géneros de la familia Characidae (*Poptella*, *Epiphicharax*, *Tetragonopterus*, *Stethaprion*). Sin embargo, el desarrollo osteológico en estos grupos es diferente y la distribución más parsimoniosa de algunos caracteres apomórficos indican que ellos están más relacionados a otros charácidos que poseen un neurocráneo poco elevado o deprimido. Aparentemente esta situación similar fue adquirida independientemente en estos géneros y en Serrasalminae.

Aunque el carácter (14) es realmente la representación cefálica de la forma general del cuerpo en los Serrasalminae discutida bajo el número (10), creo que es importante considerarlas separadamente, ya que la forma del neurocráneo fue utilizada en el pasado como uno de los caracteres que relacionaban a los Serrasalminae, Stethaprioninae y Tetragonopterinae (EIGENMANN, 1907; GREGORY y CONRAD, 1938). Como fue establecido anteriormente, esta apariencia similar en estos grupos debe ser considerada como

una adquisición independiente y posiblemente una convergencia entre estas subfamilias de peces charácidos.

15. El foramen para el cuarto nervio craneal (troclear) está localizado enteramente en el hueso pterofenoides, en lugar de estar colocado en la sutura entre el pterofenoides y orbitofenoides como en la mayoría de los peces characiformes.

16. El hueso supraoccipital presenta una espina altamente desarrollada y extendida posteriormente. Este proceso está constituido por una lámina posterocentral fuerte (Figura 10). Esta condición es diferente a la observada en otros grupos examinados, en los cuales la espina es muy corta o casi ausente como en *Xenocharax*, *Hoplías*, *Salminus* y *Brycon* (ver Figuras 13 y 14 de ROBERTS, 1969 y Figura 9 de WEITZMAN, 1962).

La situación observada en *Colossoma* y *Piaractus* (Serrasalminae) caracterizada por la presencia de una espina supraoccipital aguzada, es considerada una condición derivada y asociada con la modificación que ocurre en el complejo neural del Aparato de Weber y el incremento del área de origen de la musculatura epaxial en estos peces de gran tamaño.

Así como los caracteres (10) y (14), este carácter está relacionado con el carácter (13). Sin embargo, yo prefiero tratar ambos por separado debido a que ocurren cambios con el carácter (16) que no son congruentes con la distribución del carácter (13) en los Serrasalminae.

17. El parietal presenta un proceso dorsal el cual está colocado en la sección anterior del hueso incrementando la superficie posterior donde se origina la musculatura epaxial del cuerpo (Figura 10). En *Brycon* y *Salminus* considerados nuestros grupos de referencia para la polarización de nuestros caracteres, este proceso dorsal se extiende posteriormente cubriendo casi completamente la apertura anterior de la fosa posttemporal. Esta última situación es similar a la presente en dos géneros de la familia Serrasalminae (*Colossoma* y *Piaractus*). Sin embargo, la distribución más parsimoniosa de otros caracteres sinapomórficos en estos grupos indica que esta condición debe ser considerada una regresión (reversal) en lugar de ser una situación morfológica primitiva.

18. El hueso palatino está fuertemente articulado al neurocráneo a través de una faceta formada por la conjunción de la región ventral del vomer y el etmoides lateral. En *Brycon* y *Salminus*, así como también en otros charácidos examinados, el palatino se encuentra débilmente articulado con la región etmoidal. En los géneros *Pristobrycon* y *Serrasalmus* de la subfamilia Serrasalminae, esta región presenta modificaciones apomórficas interesantes, como la presencia de un ligamento fuerte que une al palatino a la serie circumorbital y la cabeza del palatino es redondeada y fuerte.

19. La serie de huesos infraorbitales (circumorbitales) no forman un anillo cerrado, abriéndose éste entre el supraorbital y el sexto infraorbital (=dermoesfenótico), con la fuerte espina del esfenótico participando en el borde posterolateral de la órbita (Figura 11). En Bryconinae y otros grupos de peces caracoideos generalizados como por ejemplo en *Salminus*, esta serie forma un anillo continuo (cerrado) con el supraorbital contactando el sexto infraorbital. Un hiatus óseo como el observado en los Serrasalminae fue observado en un gran número de grupos de peces Characiformes como por ejemplo: Distichodontidae y Citharinidae de África y Characidae (Tetragonopterinae y Stethaprioninae) de América. Sin embargo, la condición en cada uno de esos casos es diferente morfológicamente. En citharínidos y distichodóntidos los huesos infraorbitales se encuentran reducidos en número (¿fusionados?), algunos carecen de supraorbital (*Phago*), o se encuentran altamente modificados (*Citharidium*) (VARI, 1979). En el caso de Tetragonopterinae y Stethaprioninae, la serie de huesos infraorbitales carece de supraorbital.

La evidencia morfológica examinada unida a la distribución congruente de otros caracteres hipotetizados como apomórficos en cada uno de estos grupos con infraorbitales abiertos y/o reducidos indican que ninguno de ellos está cercanamente relacionado con los Serrasalminae. Citharinidae y Distichodontidae forman una unidad monofilética y los géneros que presentan la modificación están relacionados con grupos que carecen de ella dentro de estas familias. Los Tetragonopterinae y Stethaprioninae no han sido estudiados utilizando la metodología filogenética (cladística). Sin embargo, ellos comparten algunos caracteres apomórficos como la

presencia de rinosfenoides, que podría indicar que estos dos grupos están cercanamente relacionados uno al otro y con charácidos que poseen supraorbitales diferentes a los Serrasalminae. Entonces, la distribución más parsimoniosa de sinapomorfias dentro de los Characiformes indica que los Citharinidae, Distichodontidae, Tetragonopterinae, Stethaprioninae y Serrasalminae han reducido independientemente la serie infraorbital de ancestros que poseen la serie completa y cerrada.

20. El primer postcleithrum está separado del segundo y tercero, los cuales están localizados ventralmente. En otros Characiformes americanos examinados y considerados plesiomórficos con respecto al grupo bajo estudio tales como *Brycon* y *Salminus*, estos huesos se encuentran formando una serie continua (ver WEITZMAN, 1962). Otros grupos de peces caracoideos tales como Acetrorhynchinae y Distichodontidae, muestran modificaciones similares a las observadas en Serrasalminae. Sin embargo, la distribución más parsimoniosa de otros caracteres apomórficos en estos grupos indican que estos dos grupos no están cercanamente relacionados con los Serrasalminae. Distichodontidae, como lo he expuesto anteriormente, forma un grupo monofilético con los Citharinidae, en los cuales los huesos postcleithrales no están separados. Mientras que los Acetrorhynchinae han sido considerados como miembros de la subfamilia Characinae o cercanamente relacionados a ellos (WEITZMAN, 1964; ROBERTS, 1969).

21. La aleta dorsal está precedida de un proceso en forma de espina punzante, el cual se continúa con el primer pterigióforo (Figura 12). Esta condición es únicamente derivada en este grupo de peces caracoideos. El proceso espinoso predorsal encontrado en otros grupos (por ejemplo, Stethaprioninae y Prochilodontidae) es un elemento autógeno evidentemente representando un radio dorsal modificado y es entonces considerado como no-homólogo con la espina predorsal de los Serrasalminae. Esta modificación encontrada en Stethaprioninae es morfológicamente similar a los radios modificados de algunos Tetragonopterinae (*Tetragonopterus*).

Tres géneros dentro de los Serrasalminae (*Mylossoma*, *Piaractus* y *Colossoma*) carecen de espina predorsal. Aunque esta condición pudiera ser considerada como una simplesiomorfia para esos tres grupos, la distribución más parsimoniosa de otros caracteres

apomórficos indican que esta condición (pérdida de la espina predorsal) es una regresión.

22. Quinta y sexta costillas pleurales con un proceso medial dirigido posteriormente. La condición hipotetizada como plesiomórfica fue observada en los miembros del grupo de referencia (*Brycon* y *Salminus*), así como también en *Alestes* (*Alesteinae*) de Africa y *Acestrorhynchus* de América del Sur entre otros. En estos géneros la quinta costilla pleural presenta un pequeño proceso y la sexta costilla carece de proceso medial. Aunque una condición más o menos similar es encontrada en *Metynnis* de la subfamilia Serrasalminae, el proceso en este género es mucho más desarrollado que el encontrado en los grupos antes mencionados. Esto indicaría una condición intermedia entre la morfología generalizada (proceso pequeño) encontrado en el grupo de referencia y la condición avanzada (dos procesos desarrollados) encontrados en otros géneros de Serrasalminae.

En *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* (Serrasalminae) podemos observar una modificación subsecuente. En estos géneros, los procesos mediales se transforman en un "os suspensorium" accesorio (Figura 13). En otro género de la subfamilia *Acnodon*, el proceso de la quinta costilla pleural es muy desarrollado y el presente en la sexta es muy corto o rudimentario, lo que pudiera indicar un segundo estado intermedio entre la condición primitiva observada en *Brycon* por ejemplo, y la observada en otros miembros de la línea filética como *Myleus*, *Colossoma*, *Mylossoma*, *Utiaritchthys* y *Piaractus* (ver Figura 1). Finalmente, *Mylesinus*, otro género de la subfamilia Serrasalminae, presenta el proceso medial muy reducido. A pesar de esto, el proceso es todavía más desarrollado que el presente en otros charácidos. La distribución más parsimoniosa de otros caracteres apomórficos en este género monotípico indican que esta situación puede representar una regresión y no una condición intermedia o primitiva.

23. Placas óseas del tercer, cuarto y quinto infraorbitales se encuentran reducidas en tamaño dejando un espacio desnudo entre el borde inferior-posterior de estos huesos y el puente lateral del preopérculo. La condición hipotetizada como plesiomórfica para los huesos orbitales es caracterizada por una serie de huesos con sus placas óseas bien desarrolladas y cubriendo completamente el

espacio suborbital entre la órbita y el puente lateral del preopérculo. Esta morfología es generalmente encontrada en miembros de la subfamilia Bryconinae, así como también en *Salminus*, *Chalceus*, *Alestes* y *Hoplias*. Dos grupos dentro de la subfamilia Serrasalminae poseen una condición similar a la encontrada en el grupo de referencia. *Colossoma* por un lado y *Pygocentrus* y *Serrasalmus* en el otro poseen placas óseas muy bien desarrolladas cubriendo todo el espacio suborbital. Sin embargo, la distribución más parsimoniosa de caracteres apomórficos dentro de la subfamilia Serrasalminae indican que estas condiciones fueron independientemente adquiridas.

Esta condición hipotetizada apomórfica para los Serrasalminae, con una serie infraorbital poco desarrollada y dejando un espacio desnudo, es observada en un gran número de peces caracoides, muchos de ellos remotamente relacionados con los serrasalminos. Esto indica que esta condición reductiva es posiblemente convergente en muchos grupos a todo lo largo del orden Characiformes.

24. El hueso intercalar es grande y se encuentra firmemente unido al neurocráneo. La condición observada en los grupos de referencia consiste en un hueso intercalar pequeño (en forma de escama) y unido levemente al neurocráneo en el área de conjunción de los huesos pterótico, exoccipital y proótico. Esta es la situación observada en *Brycon*, *Hepsetus* y la mayoría de los Characinae, Tetragonopterinae y Stethaprioninae. WEITZMAN (1962) y posteriormente ROBERTS (1969) cometieron un error en cuanto a la posición de este hueso con respecto a los demás del neurocráneo. El primero de los autores dice:

The *opistotic* is a superficial, thin tabular bone firmly attached to the external surface of the cranium in the region of the joint between the exoccipital, basioccipital and prootic.

En los géneros *Catoprion*, *Mylesinus* y *Utariitchthys* fue encontrada una condición similar a la observada en otros charácidos considerados plesiomórficos. Sin embargo, muchos otros caracteres apomórficos indican que este estado morfológico es una regresión y fue independientemente adquirida en cada uno de estos grupos

de la subfamilia Serrasalminae. *Acnodon*, el género que ha sido hipotetizado con el más generalizado dentro de los miembros de su línea filética (ver Figura 1), posee un hueso intercalar en forma de "hacha", el cual se encuentra cubierto parcialmente por una proyección ósea del pterótico. Esta morfología pudiera ser considerada intermedia entre la condición generalizada en el grupo de referencia (*Brycon* y *Salminus*) y una morfología más avanzada encontrada en *Mylossoma*, *Colossoma* y *Piaractus*.

25. La cámara posterior de la vejiga natatoria (=gaseosa) es en forma de cono, con su terminal caudal extendiéndose dentro de los arcos hemales, o formando un proceso reducido tubular. La condición hipotetizada como plesiomórfica para los Serrasalminae es tener esta cámara en forma oval y no extendida caudalmente como es observada en *Brycon*, *Astyanax*, *Tetragonopterus* y *Salminus* y la mayoría de otros Tetragonopterinae, Characinae, Stethaprioninae y Erythrinidae.

En el género *Mylesinus* la condición es muy similar a la morfología primitiva. Sin embargo, la distribución más parsimoniosa de otros caracteres en este género indica que se trata de una regresión autapomórfica para este género monotípico.

26. La musculatura anterolateral del cuerpo se abre formando un hiatus muscular. El hueco resulta de la reducción y separación de los músculos *obliquus superioris* y *obliquus inferioris*, llenándose el mismo con tejido adiposo (Figura 14). La condición hipotetizada como plesiomórfica o primitiva es carecer de este hiatus muscular como fue observada en *Brycon* y *Salminus*. Aunque una morfología similar ocurre en el género monotípico *Colossoma* (*sensu* MACHADO-ALLISON, 1982), la distribución de numerosos caracteres apomórficos en este género indica que esta situación es una regresión autapomórfica.

En *Mylossoma* y *Piaractus*, dos géneros cercanamente relacionados con *Colossoma*, el hiatus también se encuentra ausente. Sin embargo en estos dos géneros la región correspondiente al hiatus presenta una depresión llena de tejido adiposo. Esta situación puede ser considerada intermedia entre la morfología observada en *Acnodon* (con hiatus muscular) y una más avanzada observada en *Colossoma*.

Un hiatus humeral muscular también fue observado en otros grupos de peces characoideos dentro de la familia Characidae (Tetragonopterinae, Stethaprioninae y Cheirodontinae). Sin embargo, como he anotado anteriormente estos grupos poseen una serie de caracteres apomórficos que los relacionan a otros grupos y no a los Serrasalminae. Aparentemente estos caracteres similares han sido adquiridos en estos grupos de ancestros que carecen de hiatus.

27. Los dientes en el hueso premaxilar están dispuestos en dos series, con tres dientes en la serie externa con bordes cortantes oblicuos modificados y cuatro dientes en la serie interna de forma molariforme. La polaridad de este carácter es problemática debida a la gran variabilidad encontrada en la forma de los dientes dentro de la Subfamilia. La condición hipotetizada plesiomórfica para este grupo de peces es el tener dos series de dientes multicúspides como es observada en *Brycon*, *Salminus*, *Chalceus*, *Alestes* y en la mayoría de los miembros de las subfamilias Tetragonopterinae y Stethaprioninae.

Derivaciones apomórficas del patrón hipotetizado como apomórfico para los Serrasalminae son encontradas en ambas líneas filéticas dentro de la Subfamilia (Ver Figura 1). En algunos casos cada subgrupo presenta patrones sinapomórficos o autapomórficos bien desarrollados, por ejemplo, en *Mylesinus* y *Utiaritchthys*, los cuales modifican sus dientes de la serie interna haciéndolos más comprimidos y sigmoides; *Catoprion* cuyos dientes cambian de posición y son de forma papilosa y finalmente los géneros *Pygopristis*, *Pristobrycon*, *Pygocentrus* y *Serrasalmus*, los cuales reducen sus dientes a una sola serie y de forma diferente constituida por dientes tricúspides con ejes cortantes muy afilados, excepto en *Pygopristis* los cuales son pentacúspides.

SUBFAMILIA SERRASALMINAE

(descripción)

La subfamilia Serrasalminae, como ha sido mostrada, es un ensamblaje diverso de géneros caracterizados por una serie de caracteres derivados, algunos de los cuales son únicos para este grupo de peces.

El neurocráneo es profundo en todos los miembros de la subfamilia excepto en adultos de algunas especies muy especializadas de los géneros *Serrasalmus* (*Serrasalmus elongatus*) y *Colossoma* (*C. macropomum*). La espina del hueso supraoccipital está bien desarrollada y extendida posteriormente, sobrepasando el nivel de la tercera vértebra del Aparato de Weber. El puente dorsal del hueso parietal está desplazado anteriormente y así se incrementa la superficie posterior del hueso permitiendo una mayor área para el origen de la musculatura epaxial del cuerpo. *Colossoma* y *Piaractus*, dos géneros muy cercanamente relacionados, son excepciones derivadas de esta condición dentro de la subfamilia. El mesetmoides es piramidal y presenta una espina supraetmoidal y alas laterosupraetmoidales bien desarrolladas. Estas tres estructuras delimitan dos cavidades que reciben los procesos ascendentes de los premaxilares formando una unión muy fuerte. La espina supraetmoidal separa parcialmente los procesos ascendentes de los premaxilares. El foramen para el cuarto nervio craneal (troclear) está localizado enteramente en el pterosfenoides. El pterosfenoides está bien desarrollado y circunda un foramen óptico relativamente reducido. El rinosfenoides está ausente. El orbitosfenoides presenta una placa ósea dirigida ventralmente en numerosos géneros, algunas veces formando un contacto fuerte con el parasfenoides y el etmoides lateral. El pterótico es fuerte, con una espina bien desarrollada, la cual casi contacta la cintura escapular. Algunos géneros presentan espinas pteróticas muy especializadas, reducidas y/o ornamentadas (*Metynnus*). El hueso intercalar está fijado fuertemente al neurocráneo, excepto en *Mylesinus*, *Utiaritchthys* y *Catoprion* que presentan huesos débiles. Sin embargo, se hipotetiza que esta reducción es secundaria. El hueso basioccipital presenta una cápsula lagenar bien desarrollada.

Los huesos ectopterigoides, mesopterigoides y palatino forman una unidad fuertemente articulada con la superficie ventral del vomer y etmoides lateral. El palatino se une firmemente a una cavidad formada por las regiones lateroventrales del vomer y etmoides lateral. El ectopterigoides es alargado, laminar y posee dientes en los juveniles de los géneros que forman esta subfamilia. Los adultos de los géneros *Serrasalmus* y *Pristobrycon* poseen dientes especializados en el ectopterigoides, los cuales son similares a los

presentes en las mandíbulas. El mesoptergoides es variable, encontrándose desde muy cortos, triangulares en algunos géneros (*Mylossoma*, *Piaractus* y *Colossoma*) hasta un elemento muy alargado en otros (*Acnodon*, *Serrasalmus*). El metapterigoides presenta un proceso triangular dirigido dorsalmente para el apoyo de un músculo *adductor mandibularis* fuerte. Esta condición alcanza su máxima expresión en *Pristobrycon* y *Serrasalmus*, y se encuentra secundariamente reducida en *Utiaritichthys*, *Metynniss* y *Catoprion*. La fenestra formada por el metapterigoides y el cuadrado se encuentra bien desarrollada, de forma oval y con el hueso simpléctico generalmente limitando el borde posteroventral o completamente excluido en los géneros altamente especializados. La articulación cuadrado-anguloarticular se encuentra al nivel de la órbita o anterior a una vertical que pasa por sobre el margen anterior de ella. La serie opercular está muy bien desarrollada y es variable dentro de los diferentes géneros de la subfamilia. Algunos de ellos poseen fuertes procesos óseos en la región posterior del opérculo; este proceso tiene un área para la inserción del músculo *levator operculi* como en *Serrasalmus*, *Pygocentrus* y *Pristobrycon*. La serie infraorbital no es continua y los huesos son de forma y número variable. El número de seis huesos es hipotetizado plesiomórfico para este grupo, encontrándose algunos géneros con el número derivado de cinco. Los huesos antorbitales y supraorbitales están presentes. El hueso infraorbital sexto (dermosfenótico) es variable en forma y cubriendo generalmente al músculo *dilatator operculi*; algunos géneros presentan el sexto infraorbital apomórficamente reducido a una forma tubular. Las placas óseas del tercero, cuarto y quinto infraorbitales usualmente no cubren todo el espacio suborbital, dejando un área desnuda excepto en las modificaciones independientes presentes en *Colossoma* y *Serrasalmus*, en los cuales estos huesos cubren enteramente la mejilla. Otros géneros como *Metynniss* y *Mylossoma* reducen todas las placas óseas de los huesos infraorbitales, siendo estos representados por el canal laterosensorial osificado.

El hueso premaxilar es fuerte, presentando un proceso ascendente muy desarrollado y firmemente unido a la espina supraetmoidal y a las laterosupraetmoidales del mesetmoides. La premaxila es inmóvil con relación al neurocráneo. La carencia de movili-

dad es debida a la fuerte unión de este hueso a la región etmoidal y parcialmente también como consecuencia de la unión de ambos premaxilares a través de una sutura medial en algunos géneros. El hueso premaxilar alberga una o dos series de dientes fuertes. Cuando dos series están presentes, la anterior es formada por tres dientes con bordes oblicuos cortantes (modificación de la condición tricúspida). La serie posterior es formada por cuatro dientes de forma molariforme. Cuando una sola serie está presente, es formada por dientes tricúspides modificados, comprimidos y con bordes bastante afilados (excepto en *Catoprion* y *Pygopristsis*). En estos dos géneros los dientes tienen derivaciones autapomórficas que los definen. *Pygopristsis* presenta una sola serie de dientes pentacúspides, mientras que *Catoprion* posee dientes papilosos. El dentario tiene una sola serie de dientes tricúspides modificados similares a los de la serie externa del premaxilar. Un diente sinfisal de forma cónica está presente en algunos géneros. Los dientes de la mandíbula inferior forman un sistema encadenado fuerte en la cual los dientes posteriores cubren la región posterior del diente inmediato anterior. Las hendiduras óseas del premaxilar y del dentario se encuentran generalmente abiertas en los juveniles, pero se cierran en los adultos de los géneros *Catoprion*, *Pygopristsis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus*. El hueso cronomeckeliano está bien desarrollado, variable en tamaño y forma desde ancho en los géneros que tienen el dentario corto, a alargado en los representantes con mandíbula larga. El anguloarticular forma casi toda la región posterior de la mandíbula. El retroarticular se encuentra restringido a la esquina posteroventral del dentario.

Las branquiaspinas son variables tanto en número como tamaño y forma. Algunos géneros (*Myleus*, *Mylossoma*, *Piaractus*) presentan estructuras de forma cónica similar a la observada en otros géneros de peces caracoideos. Otros géneros presentan modificaciones hacia incrementar el número y transformar la branquiaspina hacia una forma laminar (*Colossoma* y *Metynniss*). Finalmente, algunos géneros reducen la branquiaspina y sólo es representada por una placa ósea armada de espinas como en *Pristobrycon*, *Pygocentrus* y *Serrasalmus*.

El Aparato de Weber es similar a la condición generalizada observada en otros peces caracoideos. Sin embargo, la segunda

vértebra posee un proceso posterolateral bien desarrollado que se articula con uno similar localizado en la región ventrolateral del pedicelo neural de la tercera vértebra. El complejo neural está bien desarrollado y se encuentra extremadamente expandido en *Mylossoma*, *Colossoma* y *Piaractus*, y secundariamente reducido en *Catoprion*. La quinta costilla pleural posee un proceso medial bien desarrollado. Sexta costilla modificada en algunos géneros para formar un "os suspensorium" accesorio.

El complejo hypural de la aleta caudal es variable. Algunos géneros presentan la morfología generalizada de poseer seis hypurales separados uno del otro y el segundo hypural en contacto con el complejo vertebral ($PU_1 + U_1$). En otros géneros, el primer y segundo hypural se fusionan formando una placa separada del complejo vertebral. Los hypurales reciben los radios caudales (10 radios principales dorsalmente y 9 radios principales ventralmente). Están presentes numerosos radios procurrentes localizados anteriormente a los radios principales. Dos uroneurales, dos epurales y el urostilo siempre están presentes.

Aleta dorsal presentando más de 16 radios. Algunos géneros como *Utiaritchthys*, *Mylesinus* y *Myleus* poseen más de 20 radios dorsales. Generalmente la aleta dorsal está precedida por una espina predorsal que se continúa con el primer pterigióforo. La aleta anal tiene numerosos radios coincidiendo con la condición generalizada hipotetizada para otros peces caracoideos. En los géneros *Colossoma* y *Piaractus* el número de radios se reduce apomórficamente. La aleta anal presenta un rango variado de formas, falcada, convexa, bilobulada o recta. Algunas veces la forma de la aleta indica dimorfismo sexual como por ejemplo, en especies del género *Myleus*. En algunos géneros la aleta anal está precedida de una espina preanal como en *Pristobrycon*, *Pygocentrus* y *Serrasalmus*. La aleta adiposa usualmente es similar a la observada en otros caracoideos generalizados, pero está modificada en *Metynnis* cuya aleta posee una base larga y en *Colossoma* y *Pygocentrus* en los cuales la aleta adiposa presenta radios osificados. La aleta pectoral está localizada en la región anteroventral del cuerpo y generalmente con 18 radios. El primer postcleithrum siempre está separado de los otros dos postcleithra. La aleta pélvica usualmente corta. Los huesos pélvicos son variables, pero siempre asociados

con el aspecto dorsomedial de algunos escudos ventrales. Los géneros *Mylossoma*, *Colossoma* y *Piaractus* presentan una modificación en el proceso ischial, el cual es extremadamente alargado. En *Acnodon* la placa púbica es ancha y plana. El resto de los géneros con una morfología similar a la observada en otros peces caracoideos.

El cuerpo generalmente profundo, excepto en los adultos de las especies *Colossoma macropomum* y *Serrasalmus elongatus*. La superficie ventral parcial o totalmente cubierta por escamas modificadas en forma de espinas (sierras). Algunos grupos como *Acnodon*, *Mylesinus* y *Utiaritchthys* presentan sólo escudos postventrales bien desarrollados. El perfil dorsal es generalmente convexo. El área predorsal usualmente desnuda de escamas (parcialmente en *Utiaritchthys*). La forma de las escamas es cicloidea y el tamaño generalmente pequeño (excepto en *Colossoma macropomum*, quien tiene escamas grandes y modificadas en forma ctenoidea). Todos los géneros con más de 70 escamas en la línea lateral. Escamas anteriores de la línea lateral con canales altamente ramificados y con numerosos poros. Los géneros *Mylossoma* y *Colossoma* presentan escamas accesorias pequeñas sobre las principales. La aleta anal usualmente cubierta por dos a seis filas de escamas pequeñas. Coloración del cuerpo en los juveniles generalmente constituida por puntos irregulares u ovalados oscuros. Usualmente una mancha humeral en adultos. La aleta caudal y anal con bandas negras terminales y subterminales.

El músculo *adductor mandibularis* generalmente fuerte y altamente subdividido (excepto en *Metynnis* y *Catoprion* en los cuales es secundariamente reducido). La sección A_1 de este músculo se subdivide en porción lateral y porción medial. La sección A_2 es independiente en origen (hyomandíbula), e inserción (dentario) de cualquier otro músculo mandibular. La sección A_w del *adductor mandibularis* es generalmente reducida y casi ausente en algunos géneros. El *adductor arcus palatini* es bien desarrollado y cubre toda la *fisura infraorbitalis*. Este músculo se hipertrofia anteriormente en los géneros *Pristobrycon* y *Serrasalmus*, cubriendo la región dorsal del mesopterigoides y palatino.

Los músculos *obliquus superioris* y *o. inferioris* de la pared muscular del cuerpo se encuentran separados anteriormente, resul-

tando en un hiatus humeral. Esta situación es similar a la encontrada en numerosos peces Characiformes. Sin embargo, en Serrasalminae se encuentran numerosas variaciones en forma y especialización del hiatus, variando desde cerrado (*Piaractus*, *Mylossoma* y *Colossoma*) hasta ampliamente abierto con la musculatura extrínseca (*musculus sonificus*) de la vejiga natatoria llenando el espacio. La comunicación entre las dos cámaras de la vejiga natatoria en posición ventral y asociada al ducto neumático. La cámara anterior está asociada al *os suspensorium* de la cuarta vértebra y generalmente está cubierta por un tejido conectivo denso de color plateado. Los géneros *Catoprion*, *Pygopristsis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* presentan una musculatura extrínseca bien desarrollada sobre el aspecto anterolateral de la cámara anterior. La cámara posterior de la vejiga natatoria es altamente variable en tamaño y forma, usualmente siendo de forma cónica y algunas veces extendiéndose más allá de la cavidad del cuerpo entre los arcos hemales como en *Metynnis*, *Mylossoma* y *Serrasalmus*. La musculatura intrínseca de la cámara posterior usualmente simple, pero algunos géneros altamente subdividida (*Serrasalmus* y *Pygocentrus*). Algunas veces la cámara posterior septada longitudinalmente como en *Serrasalmus*, *Pygocentrus* y *Pristobrycon*. Finalmente, algunos géneros reducen el tamaño de la cámara posterior como *Colossoma*, *Serrasalmus* y *Pygocentrus*.

INTERRELACIONES DE LOS SERRASALMINAE

El problema de las relaciones filogenéticas y la colocación de la subfamilia Serrasalminae como unidad monofilética dentro de los Characidae queda sin resolver en este estudio. Sin ninguna duda, los Serrasalminae representan un subgrupo de la Familia Characidae como fue definida por WEITZMAN (1962). Los Serrasalminae comparten casi todos los caracteres usados para definir a Characidae. Sin embargo, esta familia no ha sido analizada aún, usando el método de reconstrucción filogenética utilizado en este estudio.

Un solo carácter, la presencia de un solo diente cónico colocado al nivel de la sínfisis de las mandíbulas inferiores (el cual no está ampliamente distribuido dentro de los Serrasalminae) puede servir para relacionar esta subfamilia con algunos Characidae como por ejemplo *Brycon*. Dos series completas en la mandíbula in-

ferior separadas por una hendidura poco profunda aparentemente es la condición generalizada (primitiva) para la familia Characidae, desde que esta condición está presente en el plesiomórfico *Xenocharax* (Distichodontidae), así como también en *Hoplias* (Erithrinyidae), *Hepsetus* (Hepsetidae) y *Salminus* (Characidae) (FINK & FINK, 1981; VARI, 1979; ROBERTS, 1969). *Brycon* presenta un solo diente sinfiseal anteriormente y una serie incompleta de dientes diminutos restringida al aspecto posterior de la mandíbula. Esto podría interpretarse como una reducción parcial de la condición hipotetizada como plesiomórfica. La reducción de esta serie interna de dientes a uno sólo en algunos grupos de carácidos americanos pudiera ser considerada como una sinapomorfía (carácter avanzado compartido). Sin embargo, esta condición pudiera también interpretarse fácilmente como una adquisición independiente y debe hacerse notar que la mayoría de los carácidos americanos carecen de la serie interna de dientes. Un solo diente sinfiseal también está presente en Alesteinae (familia africana) y este carácter puede ser tomado como una convergencia, desde que los Alesteinae y los carácidos americanos presentan numerosas diferencias. VARI (1979:277) establece que algunos géneros disticodóntidos (*Nannocharax*, *Hemigrammocharax*, *Hemidistichodus* e *Ichthyoborus*) pierden apomórficamente la serie interna de dientes. Sin embargo, como el mismo autor sugiere, los Distichodontidae están más cercanamente relacionados con los Citharinidae más que con cualquier grupo americano.

Brycon y sus relativos cercanos presentan rinosfenoides, hueso que está ausente en los Serrasalminae. Esto podría interpretarse como una sinapomorfía que relaciona a *Brycon* con los Tetragonopterinae, *Stethaprioninae* y *Characinae* que poseen este hueso en muchos de sus miembros. Sin embargo, los Tetragonopterinae y otros grupos de subfamilias dentro de Characidae mencionadas arriba, presentan una serie de caracteres aparentemente apomórficos no compartidos por *Brycon*, tales como la reducción de los huesos circunorbitales, la carencia del supraorbital, el sexto infraorbital es reducido y las placas óseas del tercero, cuarto y quinto infraorbitales están reducidas. *Brycon* y los géneros hipotetizados plesiomórficos dentro de Serrasalminae comparten una estructura infraorbital similar con respecto a los huesos circunorbitales, am-

bos apareciendo más generalizados que la estructura mostrada por los Tetragonopterinae y grupos relacionados. Entonces *Brycon* y los Serrasalminae carecen de ciertas especializaciones encontradas en otros grupos de Characidae y algunos géneros dentro de Serrasalminae permanecen relativamente plesiomórficos con respecto a esta serie de caracteres.

De acuerdo a lo anteriormente expuesto, la controversia de si *Brycon* es o no el grupo más relacionado con los Serrasalminae basado en la estructura mandibular permanece sin resolverse, esperando el estudio de una mayor cantidad de caracteres en otros grupos de Characidae.

Con respecto a *Salminus*, el cual también ha sido considerado como un grupo generalizado de la familia Characidae (ROBERTS, 1969), no encontramos una clara sinapomorfía compartida con los Serrasalminae, otra que la dudosa y posible convergencia con respecto a la extensión del músculo *adductor arcus palatini* y el fuerte *adductor mandibularis*, los cuales también han sido observados en otros grupos de peces Characiformes, particularmente aquellos que presentan hábitos depredadores. Otros caracteres son morfológicamente diferentes, tal como el cierre de la fontanela craneal presente en *Colossoma macropomum* y en algunos géneros considerados plesiomórficos como *Salminus*, *Hepsetus*, *Hoplias* y *Acestrorhynchus*.

Finalmente, la relación filogenética hipotetizada entre los Serrasalminae y la subfamilia Stethaprioninae como fue propuesta por EIGENMANN & EIGENMANN (1891) y posteriormente por GREGORY y CONRAD (1938) debe ser discutida. EIGENMANN (1907: 771) establece una posible relación entre estos grupos diciendo:

Los miembros de los Stethaprioninae marcan una línea directa desde el género *Tetragonopterus* (Tetragonopterinae) en su sentido reducido a los Mylinae y Serrasalminae. (Traducido).

Posteriormente GREGORY & CONRAD (1938:321 y 325-332) incluyen dentro su categoría Serrasalmoninae a la subfamilia Stethaprioninae. Estos autores basan su opinión en la posesión de un cuerpo profundo, la presencia de una espina predorsal y tener un

perfil ventral carinado (armado de escudos). Estas tres condiciones aparentemente son convergentes, como GOSLINE (1951: 18) y NELSON (1961:619) ya han establecido, debido a que la homología de estos caracteres es dudosa. La espina predorsal de los Stethaprioninae está construida en forma diferente a la examinada en los Serrasalminae, como es ilustrada por NELSON (1961) y GÉRY (1972:148-152, figs. 12-15). En los Stethaprioninae la espina es móvil y probablemente representa un radio modificado de la aleta dorsal como puede observarse en algunos Tetragonopterinae (*Tetragonopterus*). En los Serrasalminae esta estructura es inmóvil y se continúa con el primer pterigióforo de la aleta dorsal. NELSON (1961) describe la condición en los Serrasalminae como adquirida por: "...an enlargement of the dorsal portion of the pterygiophore...".

Las serraciones ventrales también parecen ser convergentes. En la subfamilia Serrasalminae, las escamas de la región ventral se fusionan formando una espina o escudo grande y fuerte. En Stethaprioninae, así como también en otros characiformes (*Potamorhina* y *Psectrogaster*, Curimatidae), aunque los escudos son derivados de escamas ventrales, estos son pequeños y difieren morfológicamente de los observados en Serrasalminae.

Finalmente, la profundidad del cuerpo es más problemática en su interpretación, debido al hecho de que numerosos characiformes comparten esta condición. Examen detallado del neurocráneo como una de las expresiones cefálicas de la forma del cuerpo, indica que ambos grupos presentan una morfología diferente. El neurocráneo en los Stethaprioninae es muy similar al observado en los géneros *Tetragonopterus*, *Moenkhausia* y *Ctenobrycon* de la subfamilia Tetragonopterinae, mientras que el estudiado en los Serrasalminae presenta su propio grupo de condiciones apomórficas diferente de aquellas observadas en cualquier otro charácido como la extensión de la espina supraoccipital, el ancho de la región etmoidal y la modificación en posición del puente parietal.

Más aún, los Stethaprioninae aparentemente están más cercanamente relacionados a los peces tetragonopterinos de cuerpo profundo (*Tetragonopterus* posiblemente). Algunas sinapomorfías relacionan Tetragonopterinae y Stethaprioninae tales como: modificación similar de la serie infraorbital, la ausencia de supraorbital,

la presencia del hueso rinosfenoides y una morfología similar de los huesos premaxilar, maxilar y dentario, así como también los dientes que ellos albergan. Aparentemente, los Stethaprioninae son una derivación de un grupo ancestral tetragonopterino y deberían ser incluidos en esta subfamilia.

En conclusión, el problema de las interrelaciones de las diferentes subfamilias dentro de Characidae puede únicamente ser solucionada cuando más información en estos grupos sea disponible y sea analizada siguiendo la metodología cladística. Así, nuevas hipótesis sobre las relaciones filogenéticas, basadas en caracteres apomórficos únicamente podrán ser sometidas a prueba y podrán ser rechazadas o aceptadas por la comunidad científica.

LITERATURA CITADA

- BOHLKE, J., S. WEITZMAN y N. MENEZES
1978 — Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica* 8 (4): 657-677.
- DINGERKUS, G. & L. UHLER
1977 — Enzyme clearing of alcian blue whole vertebrates for demonstration of cartilage. *Stain Technology*, 52:229-232.
- EIGENMANN, C.
1903 — New genera of South American freshwater fishes, and new names for old genera. *Smithsonian Miscellaneous Collection*, 45: 144-148.
- EIGENMANN, C.
1907 — Fowler's "Heterognathous Fishes" with a note on the Stethaprioninae. *The American Naturalist*, 41(492): 767-772.
- EIGENMANN, C.
1915 — The Serrasalminae and Mylinae. *Annals of the Carnegie Museum*, Pittsburgh, 9: 226-272.
- EIGENMANN, C. & R. S. EIGENMANN
1891 — A catalogue of the freshwater fishes of South America. *Proceedings of the United States National Museum*, 14: 1-81.
- FINK, W.
1978 — Systematics, evolution and ecology of the piranhas genus *Serrasalmus* (Pisces-Characidae). Mimeo. 40 pp.
- FINK, W. & S. FINK
1981 — Interrrelationship of the ostariophysan fishes (Teleostei). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 72(4): 297-353.
- GÉRY, J.
1964 — Poissons characoides de L'Amazonie Péruvienne. *Beitrag Zur Neotropischen Fauna*, 4(1): 22-23.
- GÉRY, J.
1972 — Poissons characoides des Guyanes II. Famille des Serrasalmidae. *Zoologische Verhandelingen Leiden*, 122: 134-248.
- GÉRY, J.
1976 — Les genres de Serrasalmidae (Pisces-Characoidei). *Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam*, 5(6): 47-54.
- GÉRY, J.
1977 — *The Characids of the World*. Tropical Fish Hobbyist Publications, Neptune City, New Jersey, 672 pp.
- GOSLINE, W.
1951 — Notes on the characoid fishes of the subfamily Serrasalminae. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, ser. 4, 27(2): 17-64.
- GOULDING, M.
1979 — *Ecologia da Pesca do Rio Madeira*. Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, Manaus-Amazonas, 172 pp.
- GOULDING, M.
1980 — *The Fishes and the Forest. Explorations in Amazonian Natural History*. University of California Press, Berkeley. 280 pp.
- GOULDING, M.
1982 — Life history and management of the tambaqui (*Colossoma macropomum*): An important Amazonian food fish. *Revista Brasileira de Zoologia*, 1(2): 107-133.
- GREGORY, W. & M. CONRAD
1938 — The phylogeny of the characin fishes. *Zoologica*, 4: 319-360.
- GUNTHER, A.
1864 — Catalogue of Fishes in the British Museum. London, 5, xii + 455 pp.

- HENNIG, W.
1966 — *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana. 263 pp.
- HONDA, E.
1974 — Contribuição ao conhecimento da biologia de peixes do Amazonas. II. Alimentação de Tambaqui *Colossoma bidens* (Spix). *Acta Amazonica*, 4: 47-53.
- LINNAEUS, C.
1766 — *Systema Naturae per Regna tria...* "12th. edition" 1: 1-532.
- MACHADO-ALLISON, A.
1982a — Studies on the systematics of the subfamily Serrasalminae (Pisces-Characidae). Ph. D. Thesis, The George Washington University, 267 pp., 46 Lams.
- MACHADO-ALLISON, A.
1982b — Estudios sobre la subfamilia Serrasalminae (Teleostei-Characidae). Parte I. Estudio comparado de los juveniles de las "cachamas" de Venezuela (Géneros *Colossoma* y *Piaractus*) *Acta Biológica Venezolánica*, 11(3).
- MARCGRAVE, G.
1648 — *Historia Rerum Naturalium Brasiliae...* Parte 4, Leiden, Amsterdam: 142, 181.
- NELSON, E. M.
1961 — The swim bladder in the Serrasalminae. With notes on additional morphological features. *Fieldiana Zoology*, 39 (56): 603-624.
- NELSON, G.J.
1973a — The higher-level phylogeny of vertebrates. *Systematic Zoology*, 22: 87-91.
- NELSON, G. J.
1973b — Negative gains and positive losses; a reply to J. Lundberg. *Systematic Zoology*, 22: 330.
- NORMAN, J.R.
(1928) 1929 — The South American characid fishes of the subfamily Serrasalmoninae with a revision of the genus *Serrasalmus* Lacepede. *Proceedings of the Zoological Society of London*, 52: 661-829 + Lams.
- ROBERTS, T.
1969 — Osteology and relationships of the characoid fishes, particularly de genera *Hepsetus*, *Salminus*, *Hoplias*, *Ctenolu-*

- cius* and *Acestrorhynchus*. *Proceedings of the California Academy of Sciences*, 36(15): 391-500, 60 figs.
- SCHUH, R. T & F. J. FARRIS
1981 — Methods for investigating taxonomic congruence and their application to the Leptodomorpha. *Systematic Zoology*, 30(3): 331-350.
- SOKAL, R. & F. J. ROHLF
1981 — Taxonomic congruence in the Leptodomorpha re-examined. *Systematic Zoology*, 30(3): 309-325.
- VARI, R.
1979 — Anatomy, relationships and classification of the families Citharinidae and Distichodontidae (Pisces, Characoidea). *Bulletin of the British Museum (Natural History), Zoology series*, 36(5): 261-344.
- WEITZMAN, S. H.
1962 — The osteology of *Brycon meeki* a generalized characid fish, with an osteological definition of the family. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 8(1): 1-77, 21 figs.
- WEITZMAN, S. H.
1964 — Osteology and relationships of South American fishes of subfamilies Lebiasininae and Erithryninae with special reference to subtribe Nannostominae. *Proceedings of the United States National Museum, Smithsonian Institution*, 116 (3499): 127-170.
- WILEY, E. O.
1981 — *Phylogenetics: The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. J. Wiley and Sons, New York, 439 pp.
- WINTERBOTTOM, R.
1974 — A descriptive Synonymy of the striated muscles of the teleostei. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 125(12): 255-317.

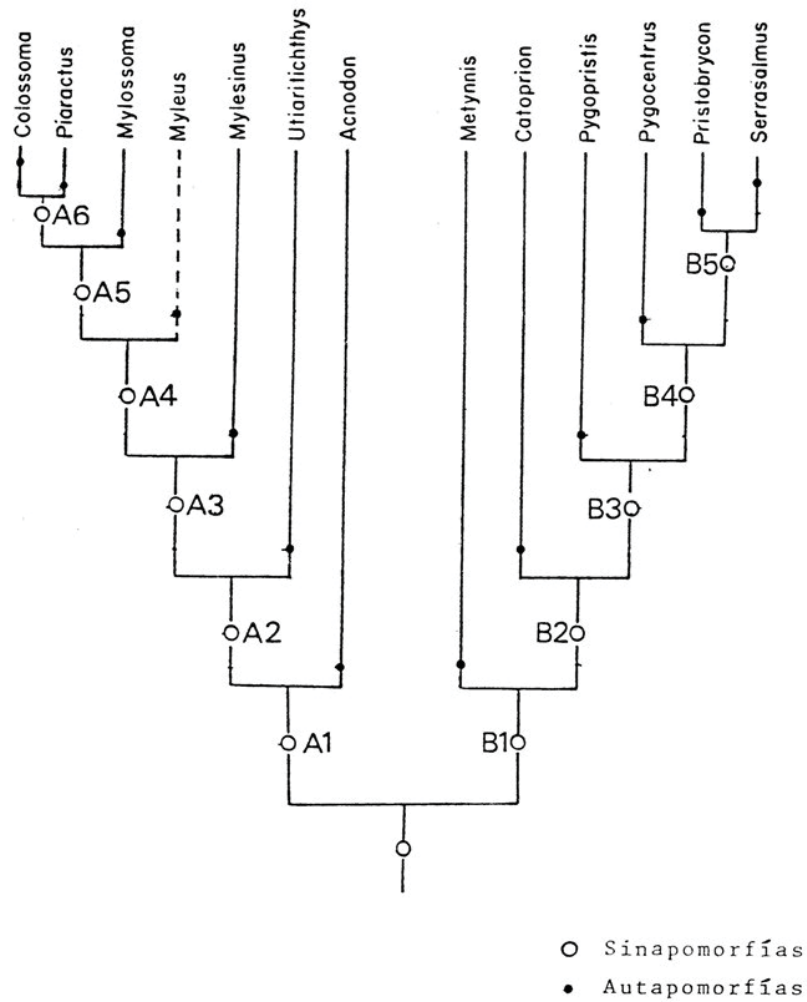


Figura 1. Cladograma de relaciones filogenéticas hipotéticas de los géneros de la subfamilia Serrasalminae como fue propuesto por Machado-Allison, 1982.

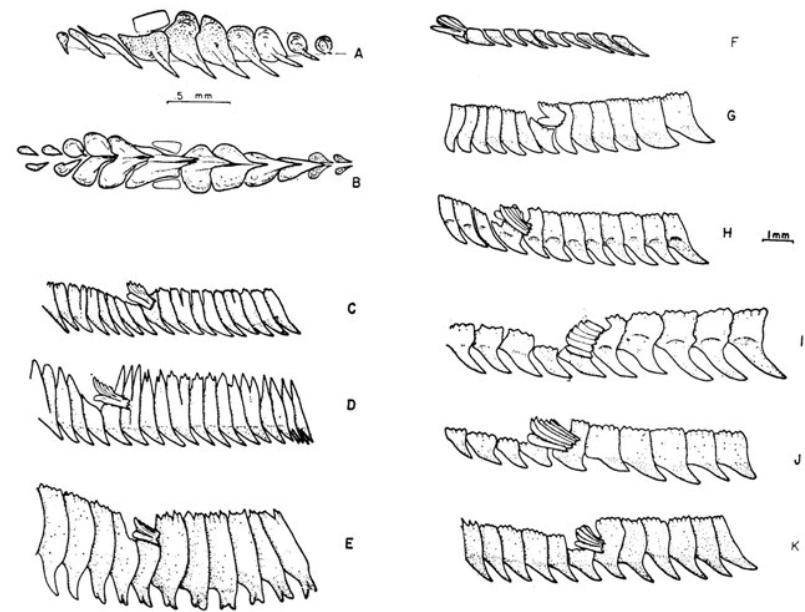


Figura 2. Sierras ventrales (escudos) en los Serrasalminae: A y B vistas lateral y ventral de los escudos de *Pygocentrus notatus* (14.4 mm L.E.); C) *Colossoma macropomum*; D) *Mylossoma duriventris*; E) *Metynnis mola*; F) *Utariichthys sennaebragai*; G) *Pristobrycon striolatus*; H) *Pygopristis denticulatus*; I) *Catoprion mento*; J) *Myleus schomburgki*; K) *Serrasalmus rhombeus*.

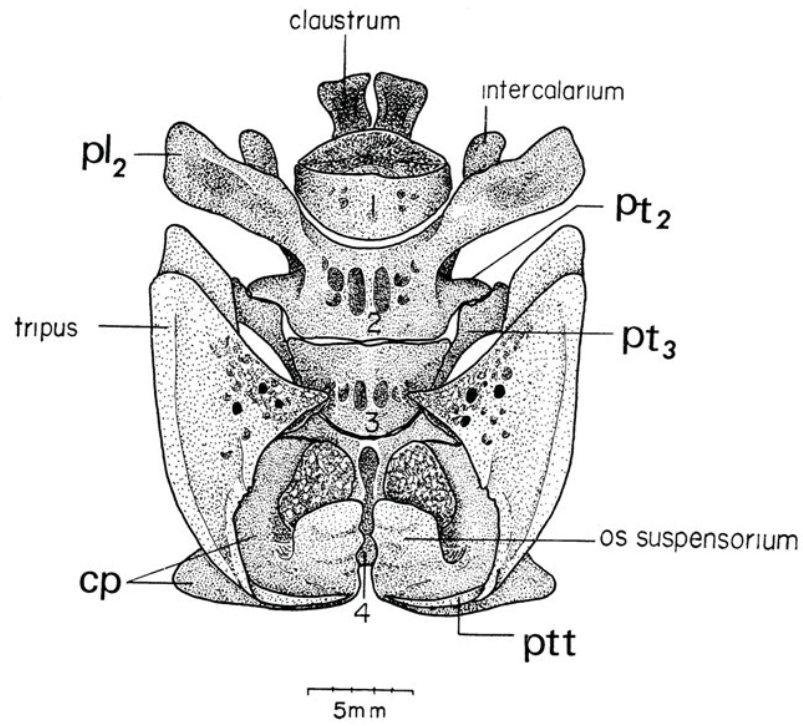


Figura 3. Vista ventral del Aparato de Weber en *Colossoma macropomum* indicando las partes, especialmente los procesos transversales (pt_2 y pt_3) de la segunda y tercera vértebras.

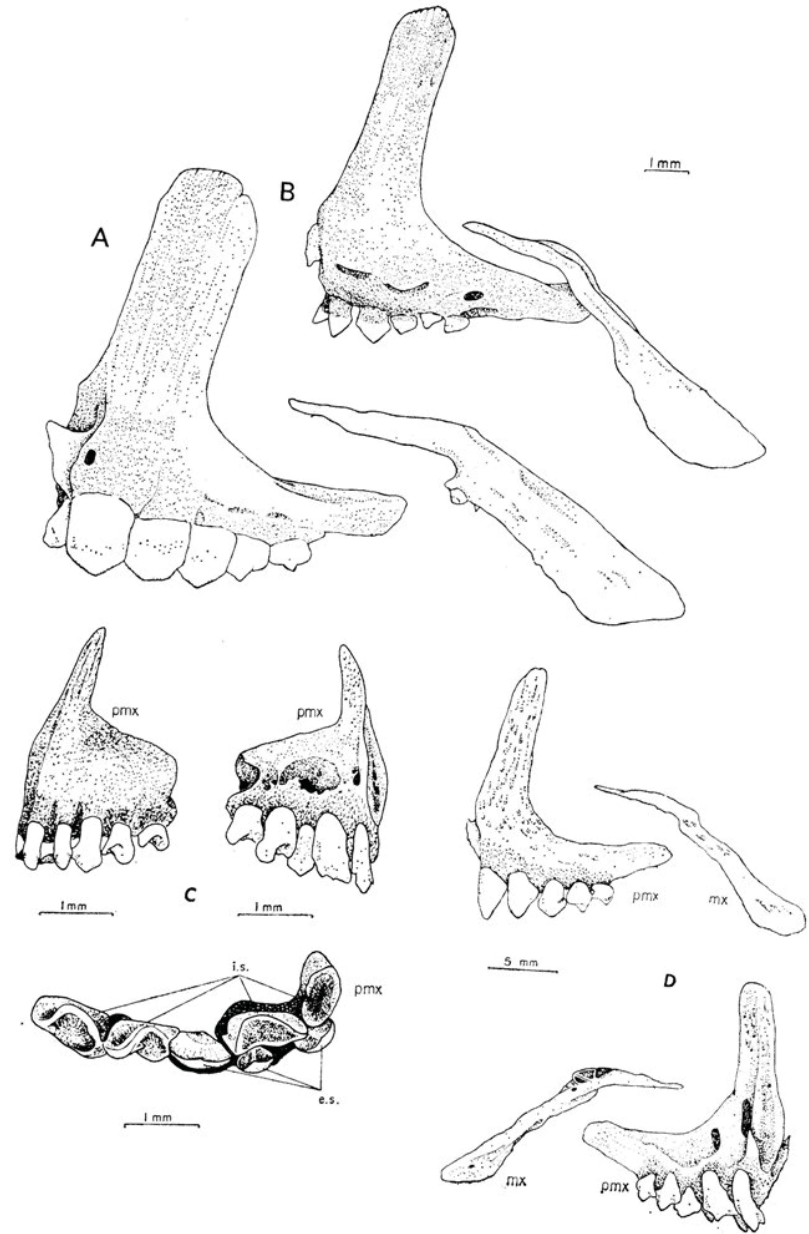


Figura 4. Huesos premaxilares y maxilares en algunos Serrasalmiinae: A) *Piaractus brachypomus*; B) *Colossoma macropomum*; C) *Utiaritchthys sennaebragai*; D) *Mylossoma duriventris*.

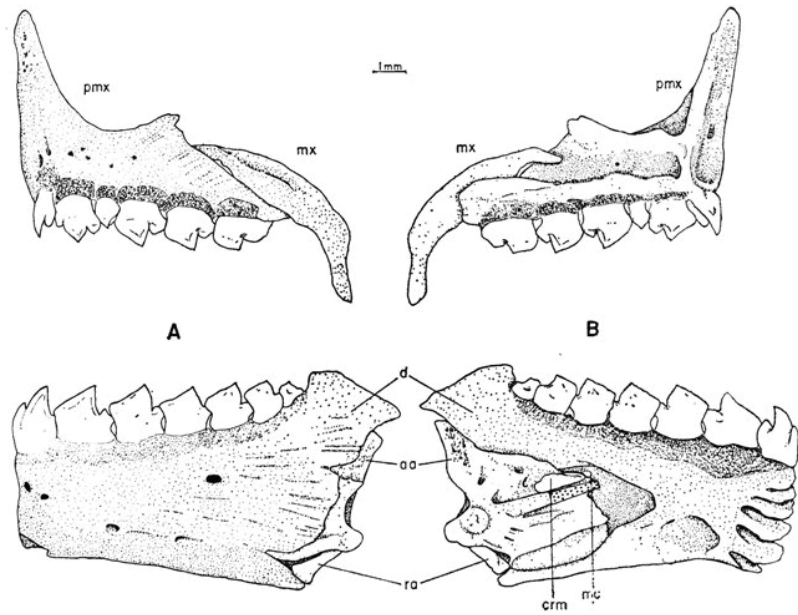


Figura 5. Vistas lateral externa e interna de los huesos mandibulares en *Pristobrycon striolatus*.

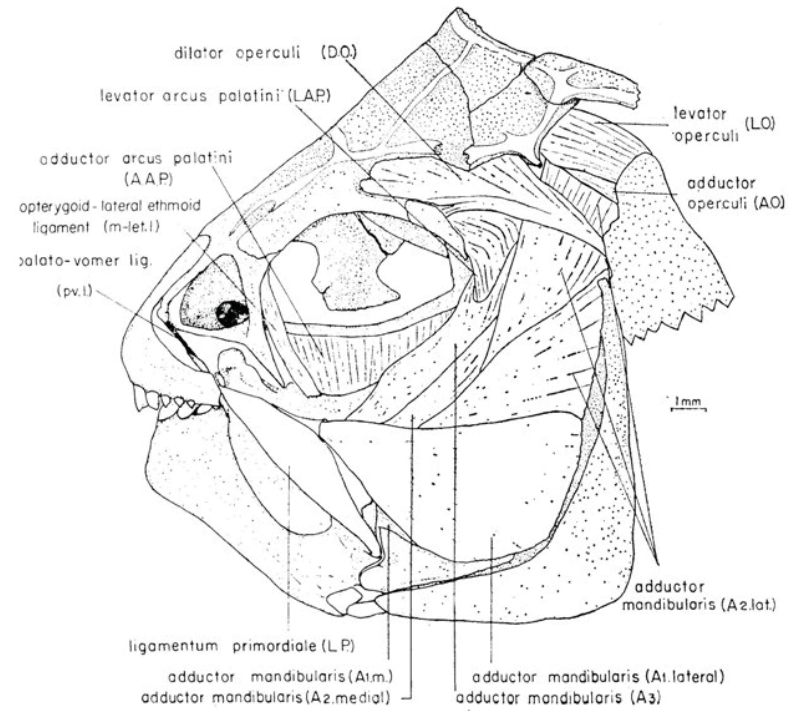


Figura 6. Vista lateral de la distribución de la musculatura mandibular opercular y del suspensorium en *Piaractus brachypomus*.

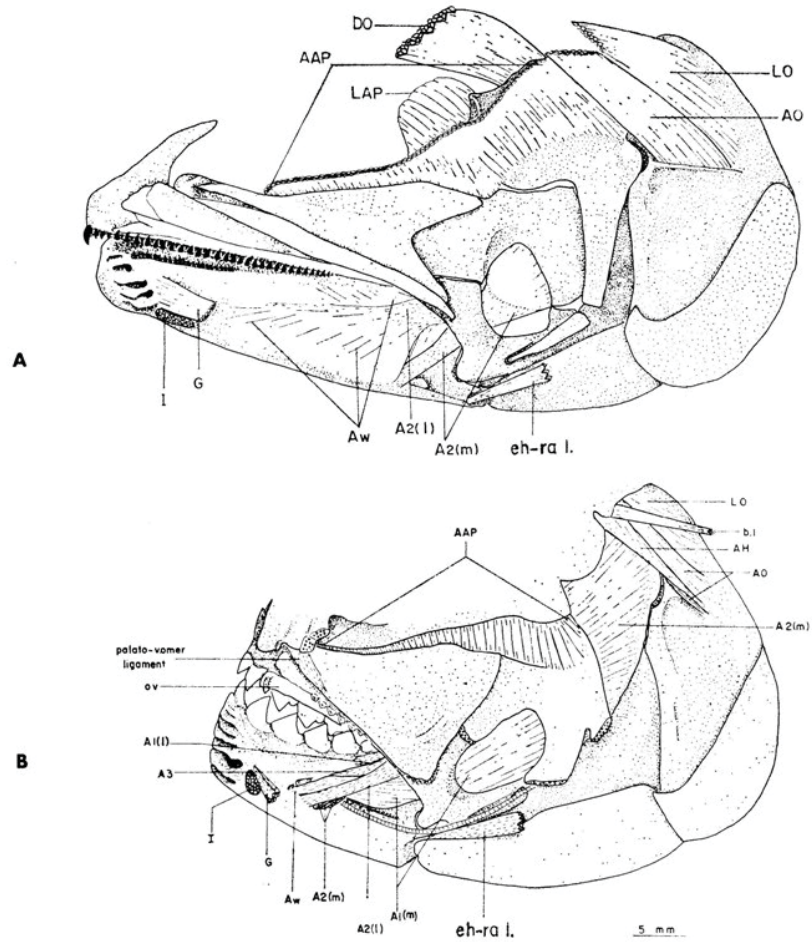


Figura 7. Vistas laterales internas de *Salminus* sp. (A) y *Serrasalmus rhombus* mostrando principalmente la distribución de la musculatura del suspensorium y mandibular. Nótese la gran diferencia en el desarrollo de la Sección A_w del músculo *adductor mandibularis* en ambos casos.

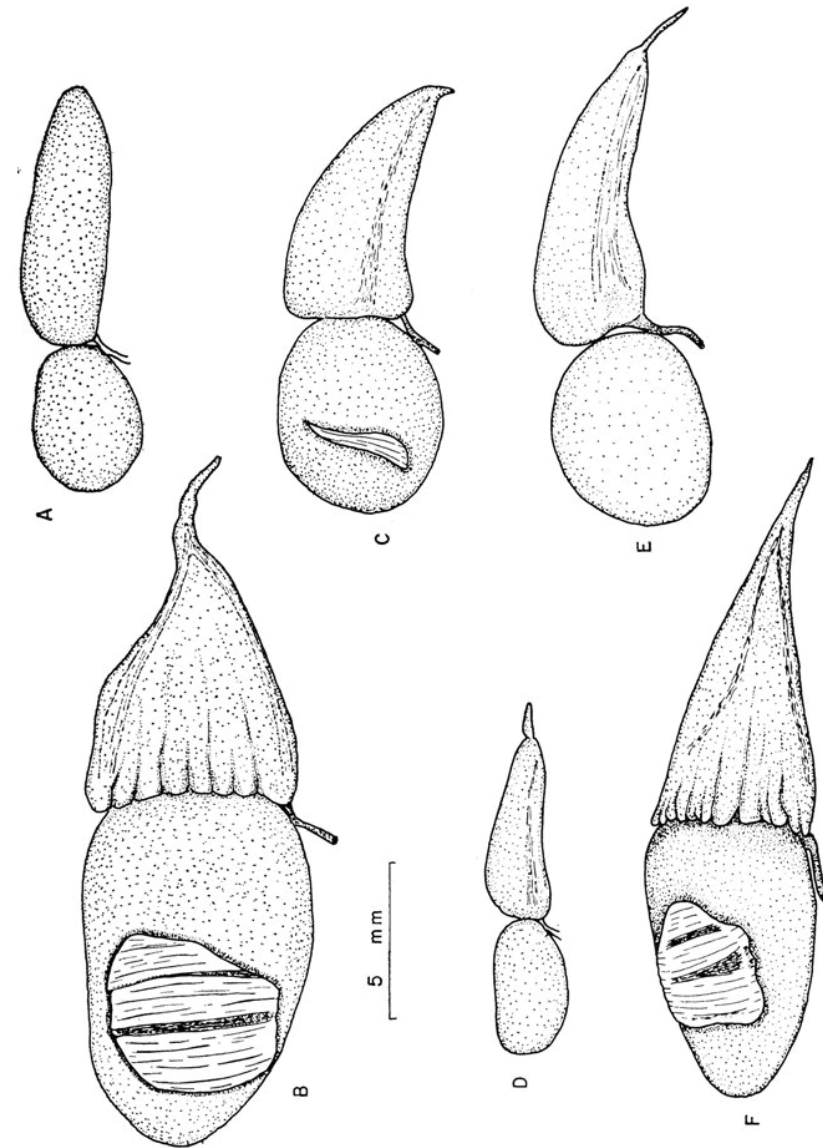


Figura 8. Vistas laterales de la vejiga natatoria (= gaseosa) en algunos Serrasalminae: A) *Utiariticthys sennaebregai*; B) *Serrasalmus rhombus*; C) *Catoprion mento*; D) *Metynnis* sp.; E) *Pristibrycon striolatus*.



Figura 9. Dibujo diagramático de un juvenil de *Myleus* sp. mostrando el patrón de pigmentación característico de los juveniles de los Serrasalminae.

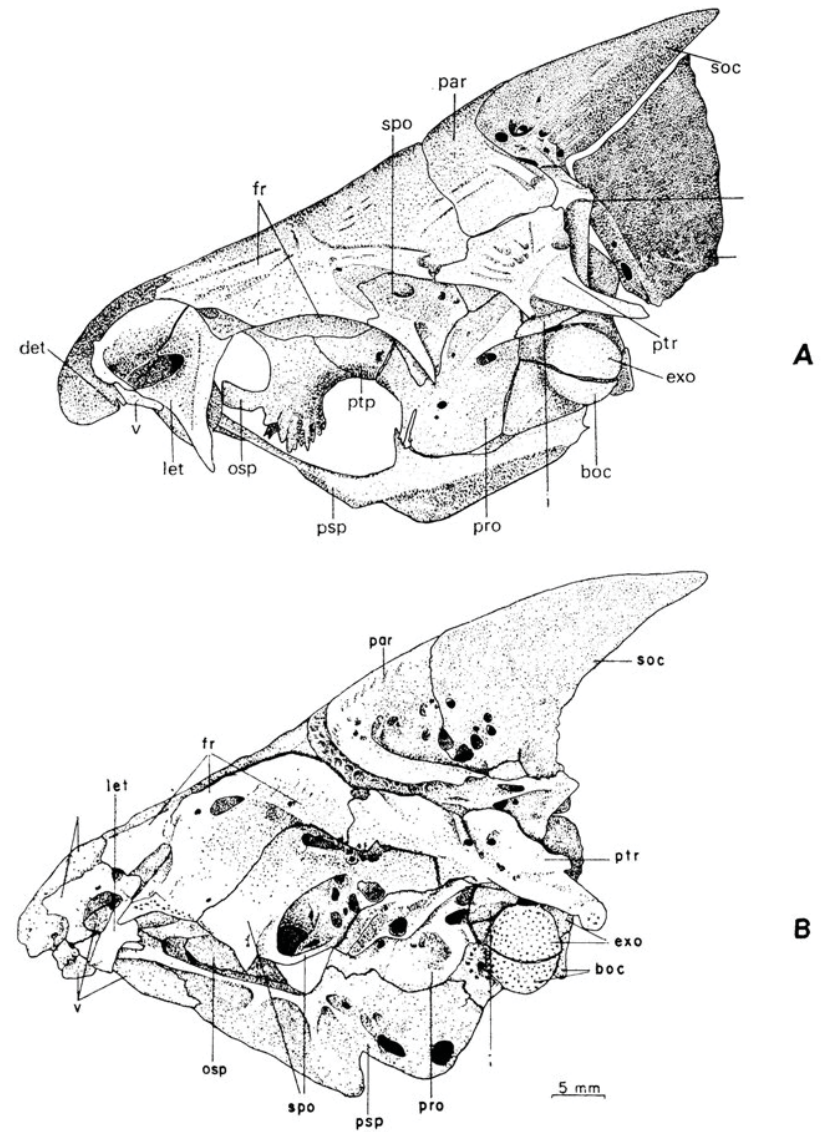


Figura 10. Vistas laterales del neurocráneo de *Piaractus brachyopomus* (A) y *Pygocentrus notatus* (B)

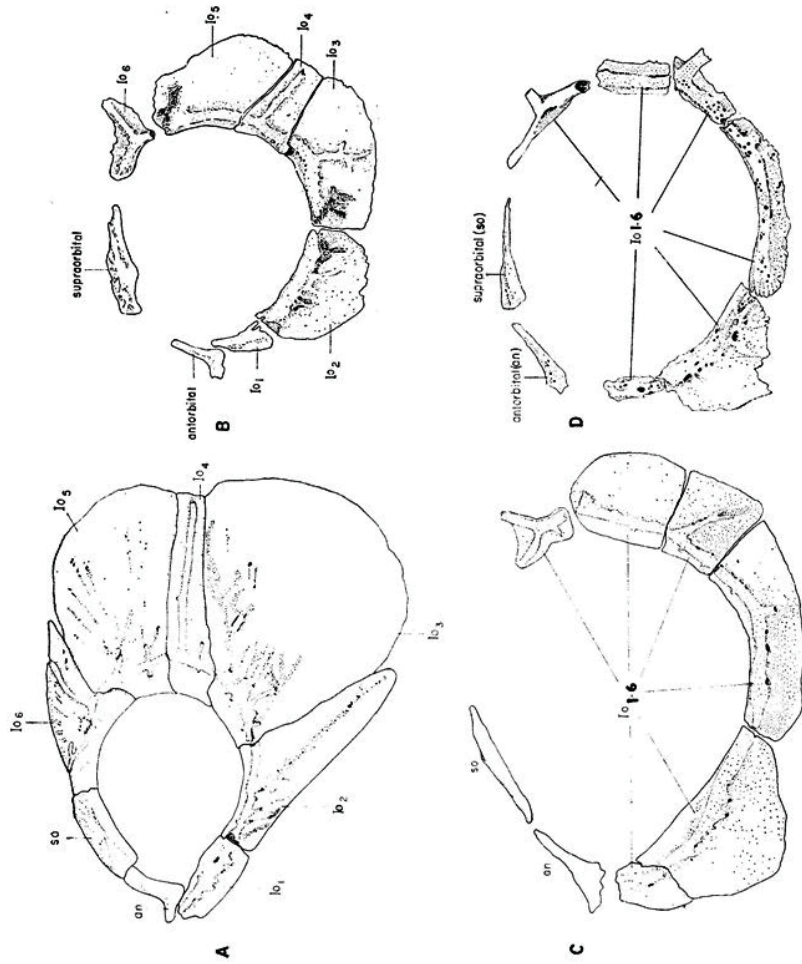


Figura 11. Vistas laterales de la serie infraorbital de algunos Characidae:
 A) *Salminus brasiliensis* (?); B) *Colossoma macropomum*; C) *Utiariichthys sennaebraçai*; D) *Mylossoma duriventris*.

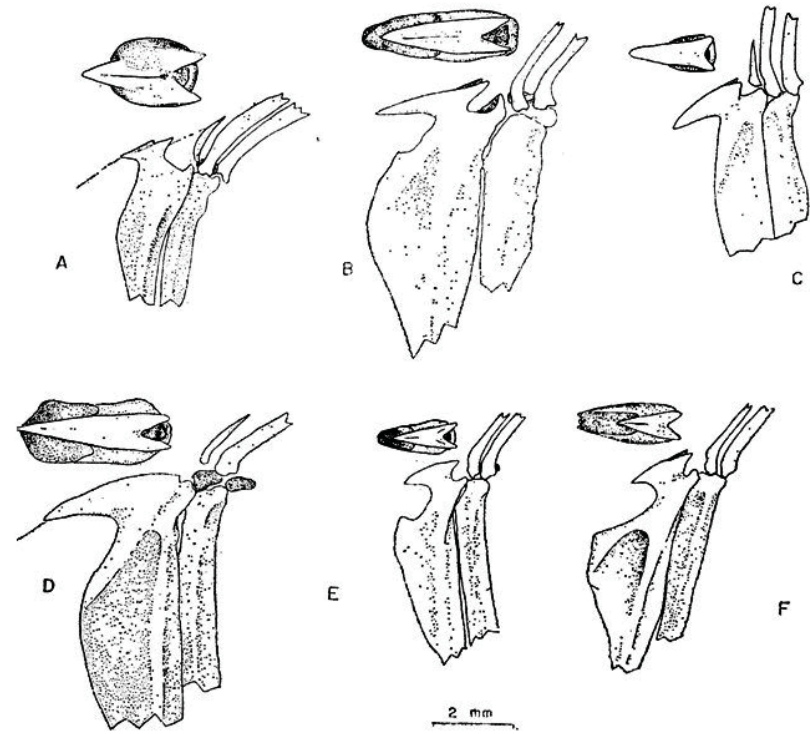


Figura 12. Vistas laterales de las espinas predorsales en algunos Serrasalminae: A) *Metynnis hypsauchen*; B) *Pygopristis denticulatus*; C) *Myleus schomburgki*; D) *Acnodon normani*; E) *Serrasalmus spilopleura*; F) *Serrasalmus rhombeus*.

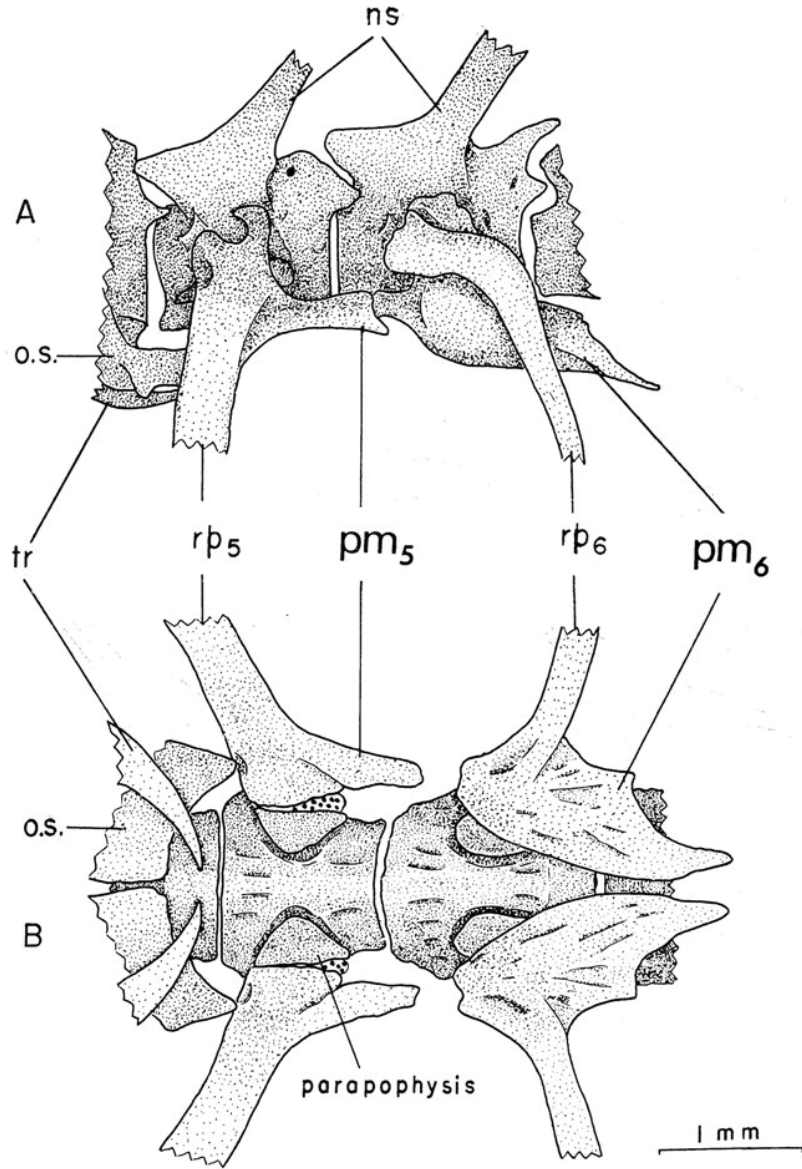


Figura 13. Vistas lateral (A) y ventral (B) de la quinta y sexta vértebras mostrando los procesos mediales (pm₅ y pm₆) de las costillas pleurales (rp₅ y rp₆). Nótese cómo los procesos mediales forman un "os suspensorium" accesorio para el apoyo de la vejiga natatoria (= gaseosa) en *Serrasalmus rhombeus*.

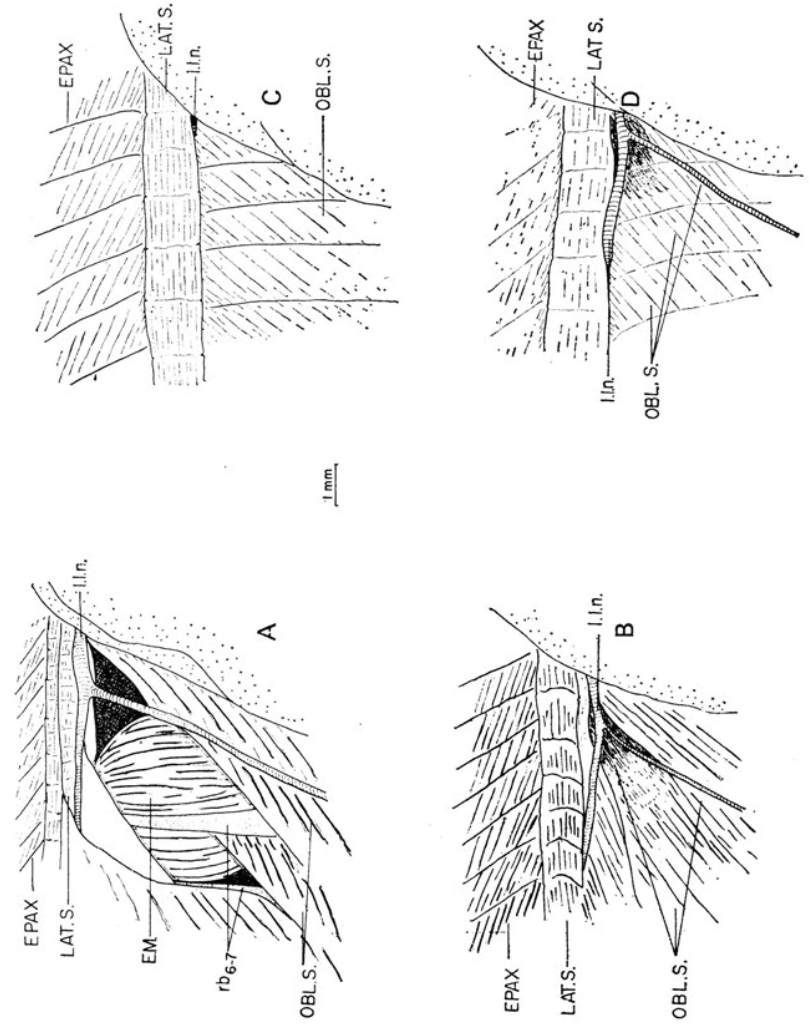


Figura 14. Vistas laterales de la musculatura anterior del cuerpo en algunos Serrasalminae: A) *Pygocentrus notatus*; B) *Mylossoma durittenris*; C) *Colossoma macropomum*; D) *Piavactus brachypomus*.