
Breve Discusión sobre la Filogenia de *Polypterus* y *Erpetoichthys*

Álvaro G. Molinero¹

¹Licenciatura en Ciencias Biológicas

RESUMEN

Los braquiopterigios han sido en los últimos años un grupo filogenéticamente muy controvertido. Clásicamente, se les ha considerado un grupo afín a los actinopterigios, pero con una ruta evolutiva diferenciada. Actualmente dos posiciones se enfrentan sobre la posición de este grupo, compuesto por los géneros, *Polypterus* y *Erpetoichthys*: aquellos que consideran a los dos géneros más próximos a los sarcopterigios, y aquellos que los consideran un grupo basal de actinopterigios. En este trabajo se presenta una breve revisión bibliográfica de pruebas morfológicas y moleculares que apoyan la hipótesis de la proximidad a los actinopterigios.

ABSTRACT

The Brachiopterygii have been in recent years a group phylogenetically very controversial. Classically, they have been considered a related group to the Actinopterygii, but with a distinct evolutionary path. Nowadays currently two positions facing on the position of this group, consisting of the genera, *Polypterus* and *Erpetoichthys*: those who consider the two genres sarcopterigios next to, and those who consider basal actinopterygian group. This paper presents a brief literature review of morphological and molecular evidence to support the hypothesis of proximity to the Actinopterygii.

INTRODUCCIÓN

Los Braquiopterigios, que clásicamente han comprendido los géneros *Polypterus* y *Erpetoichthys*, son un taxón, definido como subclase, dentro de la clase Osteictios (Nelson, 1984). Según esta clasificación, sería una subclase compuesta por un único orden, los Polipteriformes. Antes de empezar una discusión filogenética sobre la posición de este orden, deberíamos conocer más sobre sus características para poder discutir con argumentos y comprender las ulteriores clasificaciones. A continuación discutiremos la posición filogenética de los géneros *Polypterus* y *Erpetoichthys* realizando un breve estudio morfológico de ambos géneros.

Las aletas son pares y carnosas. Tienen una estructura peculiar ya que los largos radios forman un abanico en torno a un grueso eje formado por piezas, en su mayoría cartilaginosas. Este eje se compone de las *placas marginales dorsal y ventral*, ambas delimitan una placa central parcialmente osificada, la *placa osificada media*. La cintura escapular, con la cual se relacionan estas aletas (las anteriores) es primitiva, pero muy similar a los condrosteos (Fig. 1A y 1B).

El lóbulo muscular de la aleta se inserta en el lado externo de la pared del cuerpo. Esta es una característica que prácticamente descarta una relación con los sarcopterigios. Las múltiples diferencias de esta aleta con una de

actinopterigios se interpretan como una aleta de actinopterigio muy modificada (Parker, 1991).

Las diferencias en el cráneo con los celacantos son muy notables tanto en la serie orbital como en la serie temporal. Se asemeja mucho más al cráneo de un actinopterigio primitivo. La disposición de las narinas es típicamente actinopterigia (dispuestas en la superficie dorso-lateral de la serie facial. Es característica la presencia ventral de dos *placas gulares* en la mandíbula y que corresponden a una prolongación de la membrana branquiostega que recubre el opérculo, este opérculo es una característica claramente actinopterigia, pese a que el género *Erpetoichthys* todavía presente reminiscencias de los espiráculos, (queda abierto un conducto faringo-hipofisario). Vertebras ancílicas sin perforación, típicas ya de actinopterigios más evolucionados. Presentan, además la característica primitiva de poseer dos pares de costillas por cada vertebra. Esto se da en elasmobranquios, uno de estos pares del costillas es dorsal, y se sitúa entre la musculatura dorsal y ventral. Son costillas de considerable longitud. El otro par, ventral, se sitúa pegada al peritoneo. Los actinopterigios modernos pierden el par dorsal.

Existe una cintura pélvica muy vestigial en forma de cartílago romboide a los que se unen los extremos de los huesos basales. Ahí se apoyan los radiales. Dientes y forma de recambio dentario diferente a sarcopterigios. Gruesas escamas rómbicas ganoideas (placas óseas recubiertas de ganoína y articuladas entre sí. Se suelen encontrar, además,

dientes dérmicos que recuerdan a las escamas placoides de los condriktios.

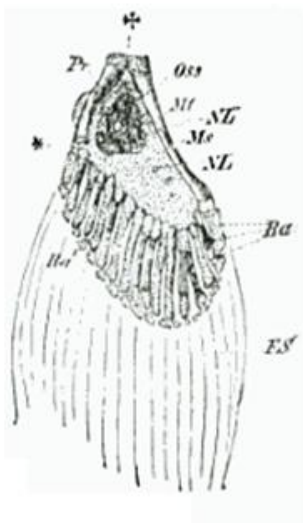


Fig. 1A. La presencia de 3 elementos en *Polypterus*, a saber, la Placa osificada (Oss), las placas marginales dorsales (Pr.) y la placa ventral (Mt.), proporciona a esta aleta cierta semejanza superficial con la aleta pectoral de los seláceos. No hay significación filogenética en esta similitud. Radios dérmicos (F.S), Forámenes nerviosos (N.L), Primeras radiales (Ra1), segundas radiales (At). Los radios marginales óseos unen y cierran la región media de la cintura dorsal [tomado de Parker, 1991].

Anatomía interna también semejante a los actinoptergios: ciego pilórico en el intestino y aparato urogenital del tipo de los teleósteos. (Cierta información contradictoria acerca de la presencia o no de una válvula en espiral: Parker aboga por la similitud del digestivo al de actinoptergios y Michael Collyer dice que existe una válvula en espiral similar a la de los seláceos o a la de *Protopterus*). Vejiga natatoria pulmonoide ventral y par. Desigualmente desarrollada, siendo el lóbulo izquierdo más largo. Algunas especies presentan compartimentación interna desembocadura ventrolateral a la faringe. Irrigación sanguínea por parte de dos arterias denominadas ya pulmonares que provienen de ramificaciones de las arterias epibránquiales, igual que sucede en dipnoos. Similar a alguno dipnoos y en general, sarcopterigios. Tipo de aleta caudal variable según género. El juvenil es muy similar en morfología al de un dipnoo y a la de un anfibio. Tiene branquias externas situadas sobre los opérculos y no, como es típico en actinoptergios, sobre los arcos branquiales. Estos, opérculos son alargados. Se apoya en las aletas anteriores.

DISCUSIÓN

La filogenia que propone Nelson en 1984 se corresponde con las evidencias morfológicas descritas ahora. Si observamos bien, la mayoría de información conduce a pensar que los polipteriformes son un orden cercano a los actinoptergios, puesto que la mayoría de características anatómicas primitivas, así como las características comunes, indican hacia esa hipótesis. La respiración pulmonar tiene la misma consideración que en dipnoos, es decir,

como adaptación a una desecación del medio acuoso en el que viven y por tanto, en principio, no es suficiente evidencia para relacionarlos. Si que hubo en alguna clasificación más antigua, donde se les colocó como grupo hermano de los sarcopterigios, incluso incluidos en ellos, pero según esta clasificación, la estructura ósea de la cintura escapular, los huesos de las aletas pares anteriores y la inserción muscular en esta misma extremidad, resultan claramente diferentes a los sarcopterigios, y por tanto su relación ya en 1984 quedó descartada. El problema surge en años venideros cuando nos preguntamos que cual es el papel de estos polipteriformes en la evolución.

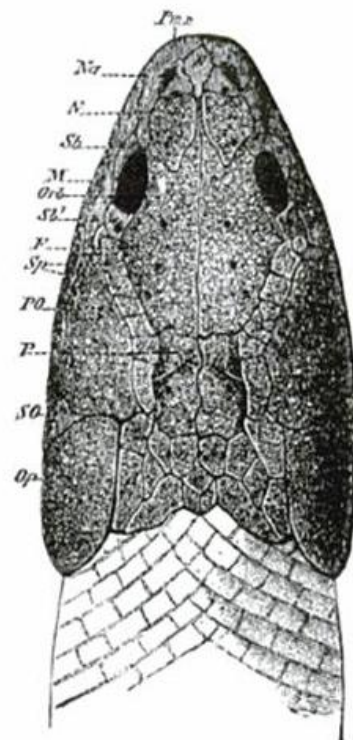


Fig. 1B. *Polypterus* en visión Dorsal. Premaxilar (Pmx), Narina Externa (Na), Nasal (N), Suborbitales anterior y posterior (Sb y Sb1), órbita (Orb), Maxilar (M), Huesos espiraculares (Sp.), Preopérculo (PO), Subopérculo (SO), Opérculo frontal (Op), Frontal (F), Parietal (P) y Escudos supraoccipitales (a,b,c y d). Las 2 flechas indican la posición de las aberturas de los espiráculos en la superficie externa del cráneo [tomado de Parker, 1991].

Si bien es cierto que acabo de decir que Nelson los consideró grupo basal en Actinoptergii ¿Realmente son los orígenes de estos peces óseos o son una línea evolutiva a parte?, es decir, ¿los consideraremos subclase braquiopterigios y, por ende, línea filogenéticamente separada, o un orden incorporado a la línea evolutiva de los Actinoptergios? Ya en la década de los 90 estudios morfológicos, estudios sobre el esperma y algunos moleculares, por fin aportaron luz a la situación basal que se les otorga hoy en día a estos polipteriformes.

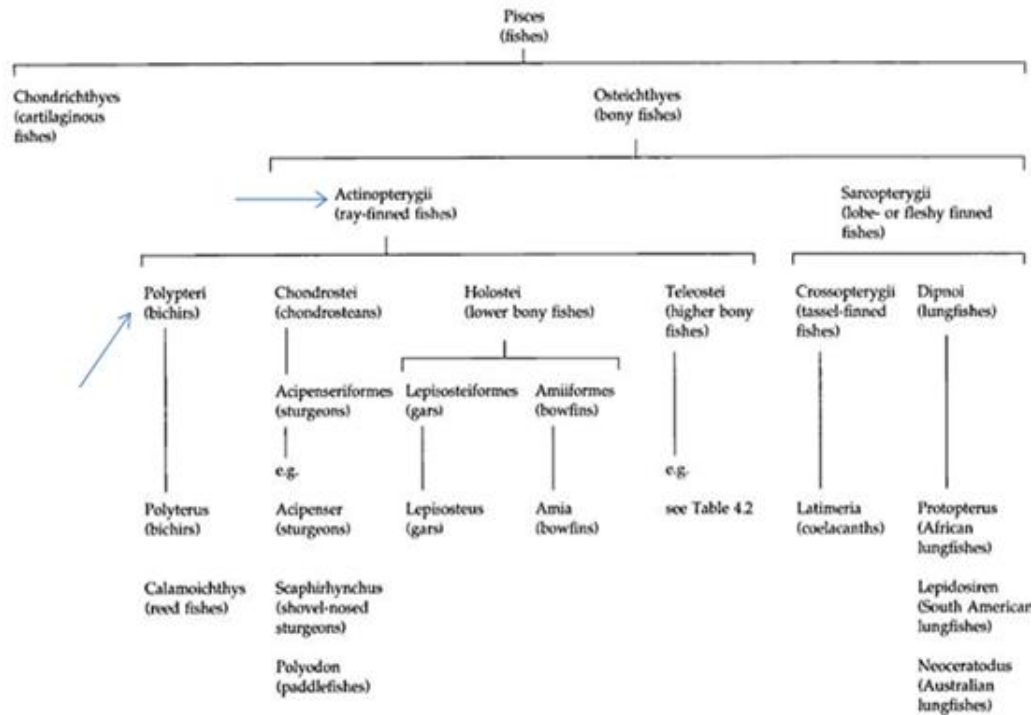


Fig. 2. Relaciones sistemáticas y las respectivas subdivisiones en los osteictios [Tomado de Greenwood et al., 1966; Grzimek, 1973; Lauder & Liem (1983a,b)]

Según estos estudios, a sabiendas de que en cualquier momento pueden aparecer otros que demuestren lo contrario, parece muy probable que los polipteriformes formen parte de los actinopterygios y por tanto su relación con los *crossopterygios* quede, de momento, descartada (Fig. 3). Esta relación ya ha sido identificada por varios autores (Greenwood, 1966; Grzimek, 1973; Lauder & Liem, 1983), (ver Fig. 2).

Queda pues discutir cómo se relacionan los polipteriformes con el resto de actinopterygios. Esta clara que su posición es basal puesto que se parte de la hipótesis de que probablemente todas las características que les relacionan con los sarcopterygios, son en realidad caracteres pleiosomórficos, y que por tanto los sarcopterygios han mantenido y los actinopterygios han evolucionado.

En los actinopterygios, como se comentará en la parte del trabajo correspondiente, se han dividido clásicamente en condrosteos, holosteos y teleosteos. Esta nomenclatura actualmente no tiene validez, pero es útil para indicar antigüedad, condrosteos, y más modernidad, teleosteos. Si atendemos a lo dicho anteriormente, es lógico incorporar los braquiopterygios definidos en 1984 en los actinopterygios más primitivos, constituyéndose como un grupo dentro de ellos.

Ahora bien, vamos a ser taxonómicamente rigurosos. Según la síntesis más actual se define un taxón de características también primitivas (Nelson, 1994). Este taxón es la subclase *Chondrostei*, que es diferente al concepto de condrosteo, con el sentido de primitivismo que le

hemos otorgado. En esta subclase encontramos muchos fósiles y el orden *Acipenseriformes*.

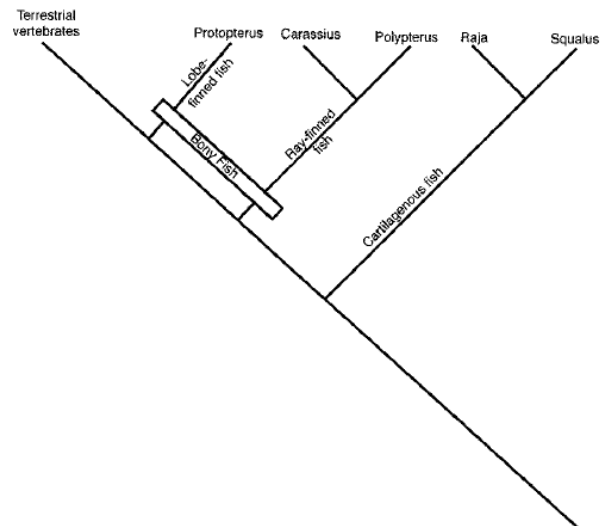


Fig. 3. Relaciones filogenéticas entre diferentes grupos de pisciformes basadas en la aparición de mielina en las neuronas. Según esta filogenia, hace 440 m.a. aparecieron los primeros vertebrados con mielina en sus neuronas, y el género *Polypterus* se relacionaría estrechamente con los Osteictios Actinopterygios (*Carassius* spp.) y se alejaría de los Osteictios sarcopterygios (*Protopterus* spp.). [Tomado de Yoshida, M., & Colman, D. R. (1996)]

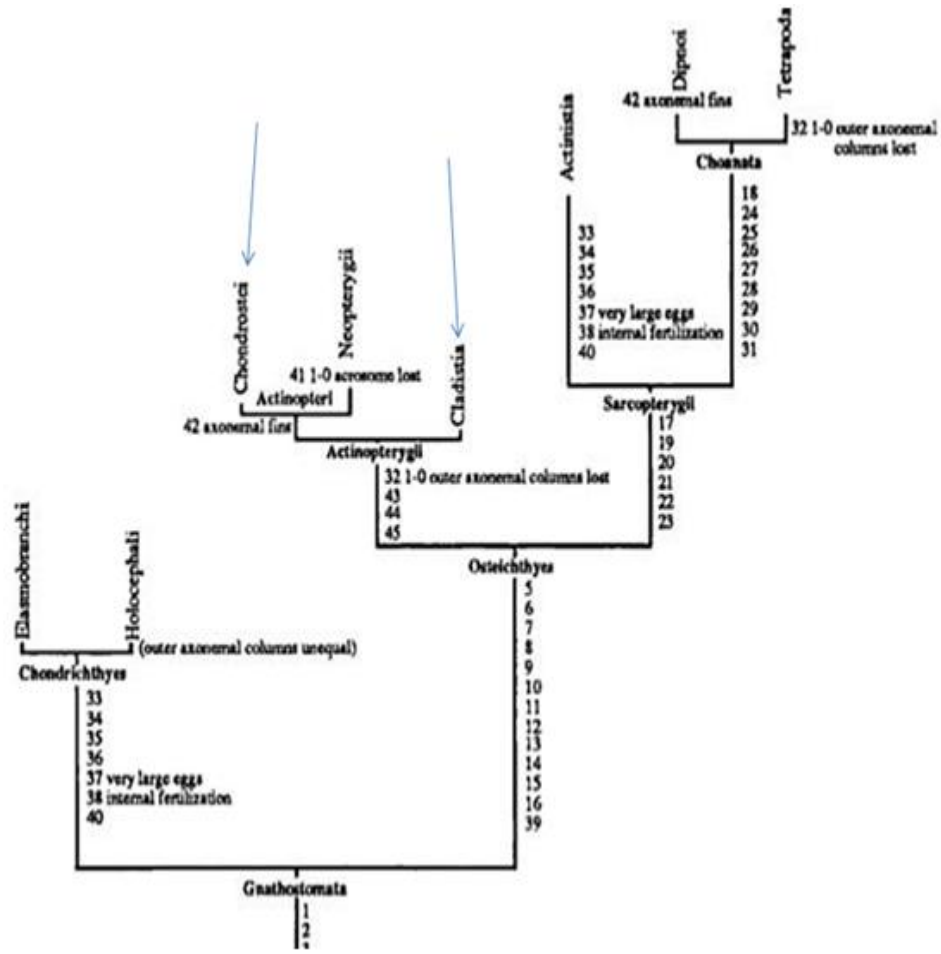


Fig. 4. Filogenia obtenida mediante el análisis morfológico y posterior análisis de parsimonia según la cual se separa a los Chondrostei de los Cladistia (Polypteriformes) [tomado de Jamieson, B. G. M., & Leung, L. K. (1991)]

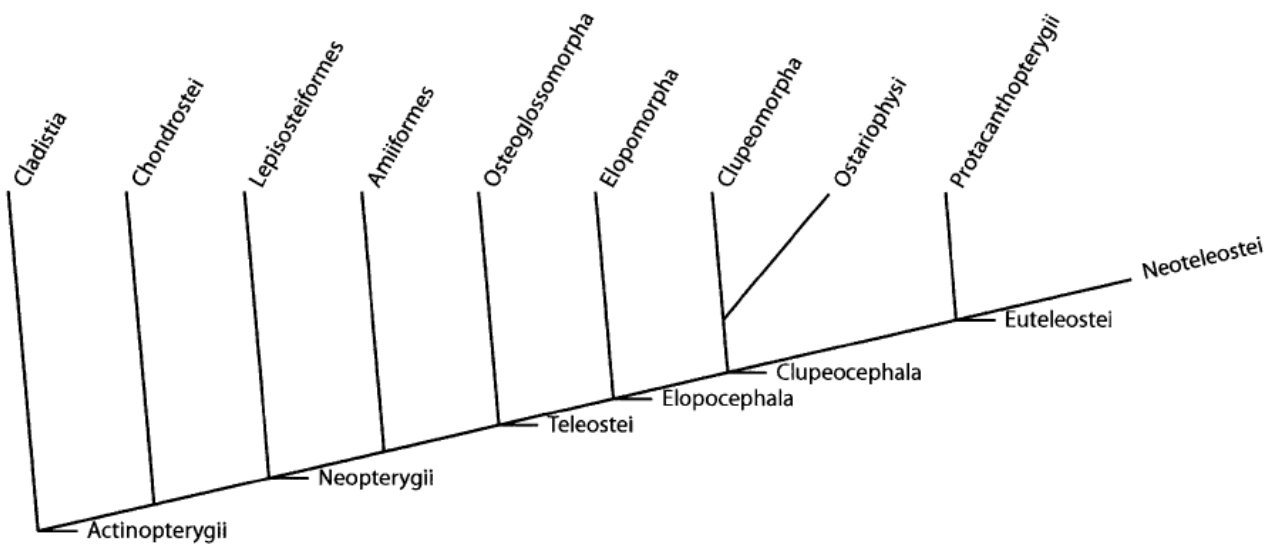


Fig. 5. Filogenia consenso actual (Nelson, 2006), donde los géneros en cuestión (*Polypterus* y *Erpetoichthys*) quedan incluidos como familias dentro de la subclase Cladistia

Este orden está formado actualmente por los esturiones y los peces espátula y es un orden con una características muy primitivas pero que han perdido, las escamas ganoideas de sus antepasados (todavía puede haberla en la cola) y el esqueleto interno, muy osificado en los antecesores, ha degenerado casi tanto como el de los tiburones, quedando poco hueso.

Atendiendo a esto ¿Podemos incluir a los polipteriformes en la subclase Chondrostei, o por el contrario, debe ser considerado una subclase a parte? En 1983 se realizaron unos estudios sobre el esperma de ambos grupos, además de grupos de sarcopterigios y de otros actinopterigios, y sugerían que ambos grupos debían de estar separados (**Fig. 4**).

CONCLUSIONES

Así pues durante unos años de polémicas y pruebas a favor y en contra de la incorporación de los Polipteriformes al grupo de los actinopterigios y la relación entre ambos, se llegó al consenso en 1994 (Nelson, 1994), donde los actinopterigios se componían, entre todas las subclases dentro de los mismos, por la subclase Cladistia, en la cual se enmarcan los polipteriformes. Es una subclase compuesta única y exclusivamente por este grupo de peces. Así pues se supone que los antepasados de este grupo basal son los antepasados del resto de peces actinopterigios que vemos en la actualidad (Nelson, 2006).

Los Braquiopterigios se abandonan como nombre taxonómicamente válido y se substituye por cladista (para ver la posición actual ver **Fig. 5**).

REFERENCIAS

- Greenwood, P. H., Rosen, D. E., Weitzman, S. H., & Myers, G. S. (1966). Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. *Bulletin of the AMNH*; v. 131, article 4.
- Jamieson, B. G. M., & Leung, L. K. (1991). *Fish Evolution and Systematics: Evidence from Spermatozoa: With a Survey of Lophophorate, Echinoderm, and Protochordate Sperm and an Account of Gam.* Cambridge University Press.
- Lauder, G. V., & Liem, K. F. (1983a). *The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes.* Harvard University.
- Lauder, G. V., & Liem, K. F. (1983b). Patterns of diversity and evolution in ray-finned fishes. *Fish neurobiology*, 1, 1-24.
- Nelson, J. S. (1984). *Fishes of the World.* John Wiley (ed.), 2th edition
- Nelson, J. S. (2006). *Fishes of the World.* John Wiley (ed.), 4th edition

Parker, T. J., & Haswell, W. A. (1987). *Zoología. Cordados* (Vol. 2). Reverte.

Yoshida, M., & Colman, D. R. (1996). Parallel evolution and coexpression of the proteolipid proteins and protein zero in vertebrate myelin. *Neuron*, 16(6), 1115-1126.

Greenwood, P. H., Miles, R. S., & Patterson, C. (Eds.). (1973). *Interrelationships of fishes* (Vol. 53). Academic Press.