

Consideraciones sobre la filogenia de los Peces

POR

BENIGNO ROMÁN, F. S. C.

INTRODUCCIÓN

Sabemos por la Paleontología que en la primera parte de la Era Primaria, desde el Ordoviciense y sobre todo al límite entre el Silúrico y el Devónico, se desarrolló un grupo de Vertebrados provisto, en general, de una armazón dérmica robusta. Se trata del grupo de los OSTRACODERMOS.

Hay formas en este grupo sin arco mandibular transformado en mandíbulas, y con estas formas se establece una gran división en los Vertebrados, la de los AGNATOS.

Las demás formas de los Ostracodermos se caracterizan por la desaparición del arco premandibular y la diferenciación de las mandíbulas a partir del arco mandibular. Es la otra gran división de los Vertebrados, la de los GNATOSTOMOS, la cual comprende los Peces, los Anfibios, los Reptiles, las Aves y los Mamíferos.

Según Erik JARVIK, estos dos entroques de Vertebrados estaban ya completamente desarrollados en sus representantes más antiguos, de los cuales se tiene documentación suficiente.

Para este autor, los Gnatóstomos habían estado precedidos por los Acantodios y por los Artródios, estos últimos agrupados en la actualidad en la clase de los Placodermos. Tanto de los unos como de los otros ya no quedan más que formas fósiles.

La clase de los Acantodios la habrían formado verosimilmente los supervivientes de un grupo más antiguo del cual habría derivado el conjunto de los Gnatóstomos. Su apogeo tuvo lugar durante el Devónico, y su longevidad abarca desde el final del Silúrico hasta el Carbonífero, es decir un período de cerca de 350 millones de años.

También en el Paleozoico se localizan los Placodermos y casi exclusivamente en el Devónico (Véanse en el esquema los trozos en punteado que corresponden a su origen según JARVIK).

Este autor hace también notar que los primeros Placodermos no eran seres primitivos cercanos a los Ciclostomos (Agnatos), sino por el contrario Gnatóstomos típicos muy especializados. Así pues, la idea según la cual los Placodermos eran Gnatóstomos primitivos y los antepasados de los Teleóstomos, no tiene fundamento.

Muy al contrario, cuando estos Vertebrados hacen su aparición en el Silúrico y en el Devónico, están ya subdivididos en cierto número de grupos bien definidos, sin que ninguno de ellos sea ni menos primitivo que otro, ni que pueda proceder de él.

Veamos ahora la interpretación de los entronques filogenéticos de los Peces y demás vertebrados, de los que darán también una idea el esquema adjunto.

AGNATOS. En la actualidad los Ciclostomos son los únicos representantes de este gran grupo de Vertebrados que se subdivide en tres subclases:

1.º — *Cefalaspídomorfos* que reúnen los grupos fósiles de los Osteotráceos hasta el Devónico superior, de los Anáspidos hasta el Devónico inferior, y el grupo de los Petromizontes todavía actual.

2.º — *Pteraspídomorfos* que reúnen los Heterostráceos que son los más antiguos Ostracodermos que nos son conocidos ya que sus representantes existieron desde el Ordoviciense medio y se eclipsaron en el Devónico Superior. También los Mixinoideos actuales forman parte de este grupo.

3.º — *Teleodontos* exclusivamente fósiles que vivieron hasta el Devónico superior.

GNATOSTOMOS. El presente trabajo, como su título lo indica, tiene por objeto el estudio de la Filogénesis de los Peces, o sea, el de los Vertebrados Gnatóstomos.

Aparecen en el Devónico inferior (Downtonian) y se presentan ya muy diferenciados como lo hemos indicado más arriba, lo que significa que han debido dejar tras ellos una larga historia paleontológica.

Desde su aparición en los yacimientos geológicos se dividen ya en tres ramas bien caracterizadas, según los trabajos de G. SÄVE-SÖDERBERGH (1934), al que seguimos.

1.º — *Elasmobranquios* que comprenden:

a) los *Placodermos* conocidos y clasificados a veces bajo el nombre de Peces acorazados. Engloban los *Artródiros* y los *Antiarcos* localizados en el Devónico, pero cuyas formas más primitivas habrían precedido a los Gnatóstomos.

b) los *Holocéfalos* que aparecen al principio del Jurásico con formas primitivas y llegan hasta nosotros con los *Quiméridos*.

c) los *Selacios* con un grupo especial fósil, los *Protoselacios*, con estructuras primitivas en el Devónico y en el Jurásico; y en la actualidad con el superorden de los *Euselacios*.

d) los *Acanotodios* que son los supervivientes de un grupo ancestral de donde deriva el conjunto de los Gnatóstomos ya que realizan el estadio estructural primitivo ideal por el que debieron pasar los antepasados de estos últimos. Su apogeo tiene lugar en el Devónico y llegan hasta el Carbonífero (en punteado en el esquema I).

2.º — *Coanatos* que comprenden:

a) los *Dipnoos* a los que pertenecen la mayor parte de las formas desaparecidas cuya evolución se ha realizado en el Paleozoico. Actualmente sólo queda el orden de los *Ceratodiformes*. De los Dipnoos arrancarían en el Devónico superior los *Urodelos*.

b) los *Crosopterigios* cuyas formas fósiles son esencialmente paleozoicas no encontrándose ya en el Jurásico más que un reducido número de géneros, y, en la actualidad uno sólo representado por *Latimeria* que vive en el Océano Indico.

De los Crosopterigios arrancarían la rama de los *Eutetrápodos* con dos ramificaciones secundarias, de las que una daría los *Anfibios Batracomorfos* que en la actualidad forman los *Anuros*; y la otra se continuaría con formas estructurales de anfibio en los *Reptilomorfos* que originaría los *Reptiles*, las *Aves* y los *Mamíferos*.

3.º — *Actinopterigios* con relaciones filogenéticas todavía mal definidas. Forman una unidad sistemática muy importante con los superórdenes: Condrossteos, Holosteos y Teleostomos de que más adelante hablaremos.

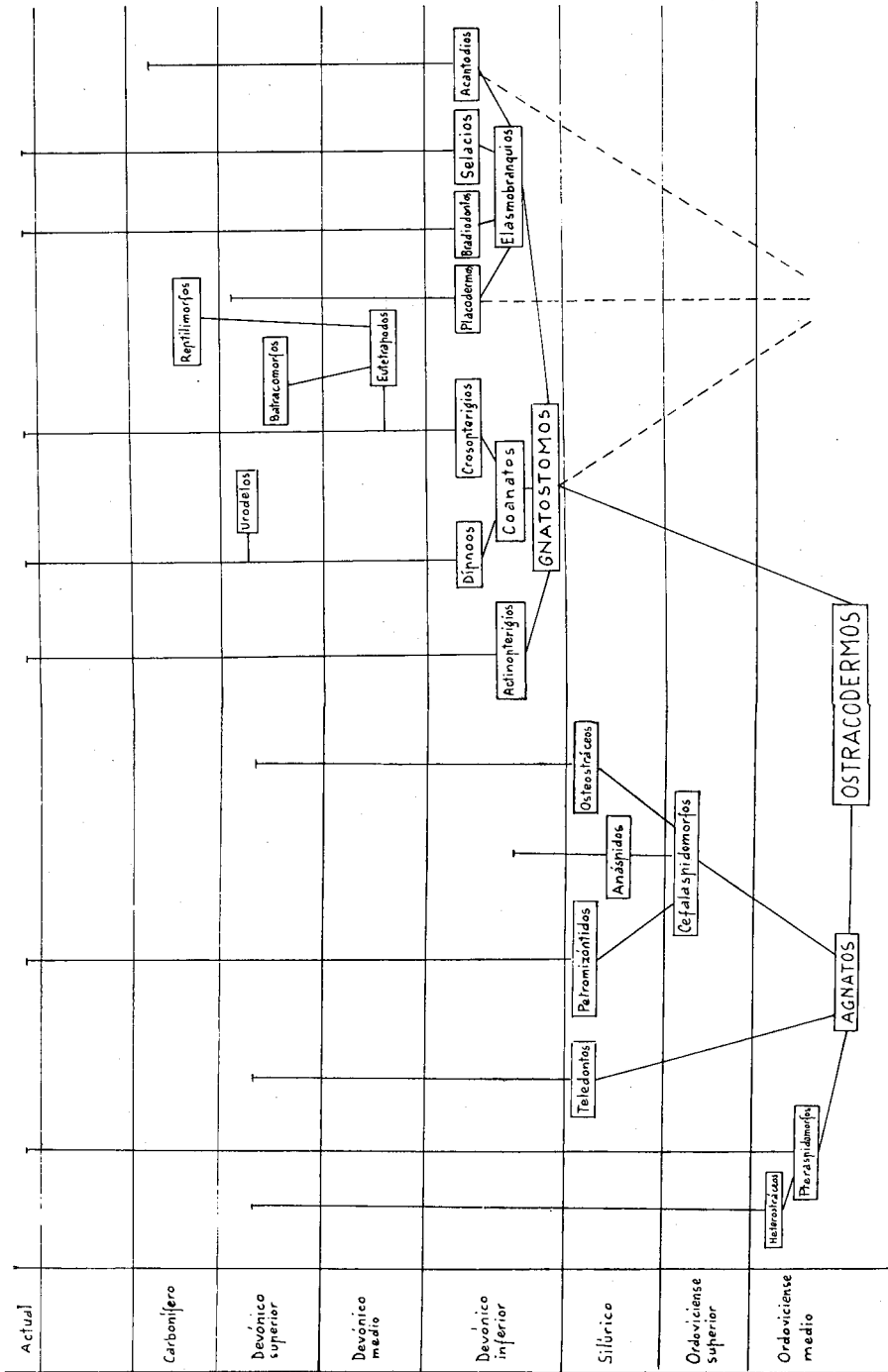


Fig. 1. - Esquema I: Filogenia paleozoica de los Peces.

Hemos seguido, según decíamos más arriba, la división propuesta por G. SÄVE-SÖDERBERGH. Hay otras clasificaciones también en uso, respecto a las cuales ésta presenta notables diferencias. Esto es debido a que se reúne bajo el concepto de Peces formas que pertenecen a linajes evolutivos independientes, sobre todo en lo referente a los Urodolos derivados de los Dipnoos y a los Eutetrápodos derivados de los Crosopterigios.

F. VON HUENE (1954) ha propuesto otra clasificación filogenética de los Vertebrados terrestres, que sólo mencionamos a título de referencia ya que no nos interesa directamente para nuestro trabajo.

Veamos, después de esta ojeada general, los diversos entronques que han llegado hasta nosotros. Lo haremos en los párrafos siguientes.

Sobre la filogénesis paleozoica de los Peces, véase el esquema I.

FILOGENIA DE LOS SELACIOS

Esta subclase se divide en dos superórdenes: los *Protoselacios* y los *Euselacios*.

PROTOSELACIOS. Se caracterizan por no tener centros vertebrales, existiendo solamente arcos vertebrales calcificados. El notocordio es continuo y sin estrangulamientos. Las mandíbulas tienen suspensión anfistílica. De ellos se encuentran fósiles desde el Devónico hasta el Cretáceo. Se dividen en tres órdenes:

1.º *Cladoselacios* Aletas pares con soporte pluribásico unido durante largo trecho al borde ventral del cuerpo. Dos dorsales. Caudal heterocerca. Fósiles desde el Devónico medio hasta el Pérmico superior.

2.º *Pleuroacantiformes* Aletas pares con soporte unibasal. Aletas impares confluentes. Caudal dificerca. Fósiles desde el Carbonífero hasta el Pérmico.

3.º *Hibodontiformes* Aletas pares con soporte bi o tribasal. Dos dorsales precedidas cada una por robustos aguijones. Caudal heterocerca. Fósiles desde el Devónico superior hasta el Cretáceo.

La familia *Hibodontidae* de este orden sirve de lazo de unión entre los *Protoselacios* y los *Euselacios*.

EUSELACIOS. Están caracterizados por sus vértebras holospóndilas formadas por una parte central anficélica a la que se sueldan los arcos vertebrales. El notocordio está interrumpido en cada vértebra. Mandíbulas con suspensión anfistílica o hiofistílica.

Aparecen desde el Lías con la familia *Heterodontidae* del orden de los *Heterodontiformes*, vecina de la familia *Hibodontidae* del orden de los *Hibodontiformes* por su forma o aspecto exterior y por su dentición. Difieren de ella por el esqueleto axial con vértebras calcificadas y por la estructura del neurocráneo. Con todas las formas más antiguas presentan todavía una manera anfistílica de suspensión de las mandíbulas. La suspensión hiofistílica la presentan las formas más recientes.

Ya desde el Jurásico los tres grandes grupos actuales de Selacios aparecen simultáneamente:

Galeiformes
Escualiformes
Rayiformes

Un cuarto grupo, el de los Notidaniformes es conocido desde el Oxfordiano (MALM) por dientes aislados del actual género *Notidanus*.

En el transcurso del Cretáceo gran número de familias y de géneros actuales están ya representados aunque acompañados de algunos tipos especiales de aquella época con dentición particular. Desde el Eoceno la mayoría de las familias y de los géneros actuales ya presentan fósiles que difieren poco de la fauna actual.

Se puede decir que desde los comienzos del Eoceno los grandes rasgos evolutivos de este grupo se estabilizan definitivamente, y que las especializaciones más importantes ya se han realizado. Sólo se registrarán variaciones específicas. Bajo el punto de vista biogeográfico la repartición de la fauna de los Selacios difiere de la actual al menos hasta los comienzos del Plioceno.

Los diversos órdenes de los Euselacios se distribuyen en dos series según Regan (1906)

- a) *Pleurotremados*
- b) *Hipotremados*

Pleurotremados. Comprende los Tiburones o Escualidos propiamente tales con las siguientes características: Cuerpo generalmente fusiforme terminado por una caudal robusta. Ojos laterales o dorsales. Mandíbulas anfistílicas o hiostílicas. Hendiduras branquiales laterales o más o menos ventrales situadas en su mayor parte por delante de las pectorales. Cintura escapular independiente de la columna vertebral e interrumpida dorsalmente.

Con todo, los rasgos externos no bastan para separar las dos series ya que en cada una de ellas existen formas que la aproximan de la otra, sobre todo el suborden de los *Squatinoidei* de la serie *Pleurotremados* con el suborden *Rinobatoidei* de la serie *Hipotremados*. Sólo los caracteres internos poseen una constancia suficiente para distinguir las dos series.

a) — *Pleurotremados*. Comprende los órdenes siguientes:

- 1.º *Hexanchiformes* con fósiles desde el Jurásico hasta el actual.
- 2.º *Heterodontiformes* con fósiles desde el Jurásico inferior hasta

el actual.

- 3.º *Galeiformes*. Este orden encierra dos subórdenes:

Isuroidei y *Carcharinoidei*. El primero con fósiles desde el Jurásico superior hasta el actual, y el segundo con fósiles desde el Jurásico superior al actual.

4.º *Escualiformes*. Este orden encierra también dos subórdenes: *Escualoidei* y *Escuatinoidei*. El primero con fósiles desde el Cretáceo superior hasta el actual, y el segundo desde el Jurásico hasta el actual.

b) — *Hipotremados*. Corresponden a las Rayas y Torpedos, con las siguientes características: Cuerpo deprimido y terminado por una caudal más o menos estrecha. Ojos dorsales. Mandíbula hiostílica. Hendiduras branquiales ventrales y colocadas todas bajo las aletas pectorales. Las dos mitades derecha e izquierda de la cintura escapular están unidas en las Rayas a la columna vertebral; y están unidas entre ellas por encima de dicha columna en los Torpedos.

La serie *Hipotremados* comprende dos órdenes:

1.º *Rayiformes* que encierra tres subórdenes: *Rinobatoidei* con fósiles desde el Jurásico hasta el actual. *Rayoidei* con fósiles en el Cretáceo superior. *Dasiatoidei* con fósiles desde el Cretáceo hasta el actual.

2.º *Torpediniformes* que comprende una sola familia la de los *Torpedinidae* con el género fósil *Eotorpedo* de Africa, y con varios géneros actuales.

Véase la filogenia de los Selacios en el esquema II.

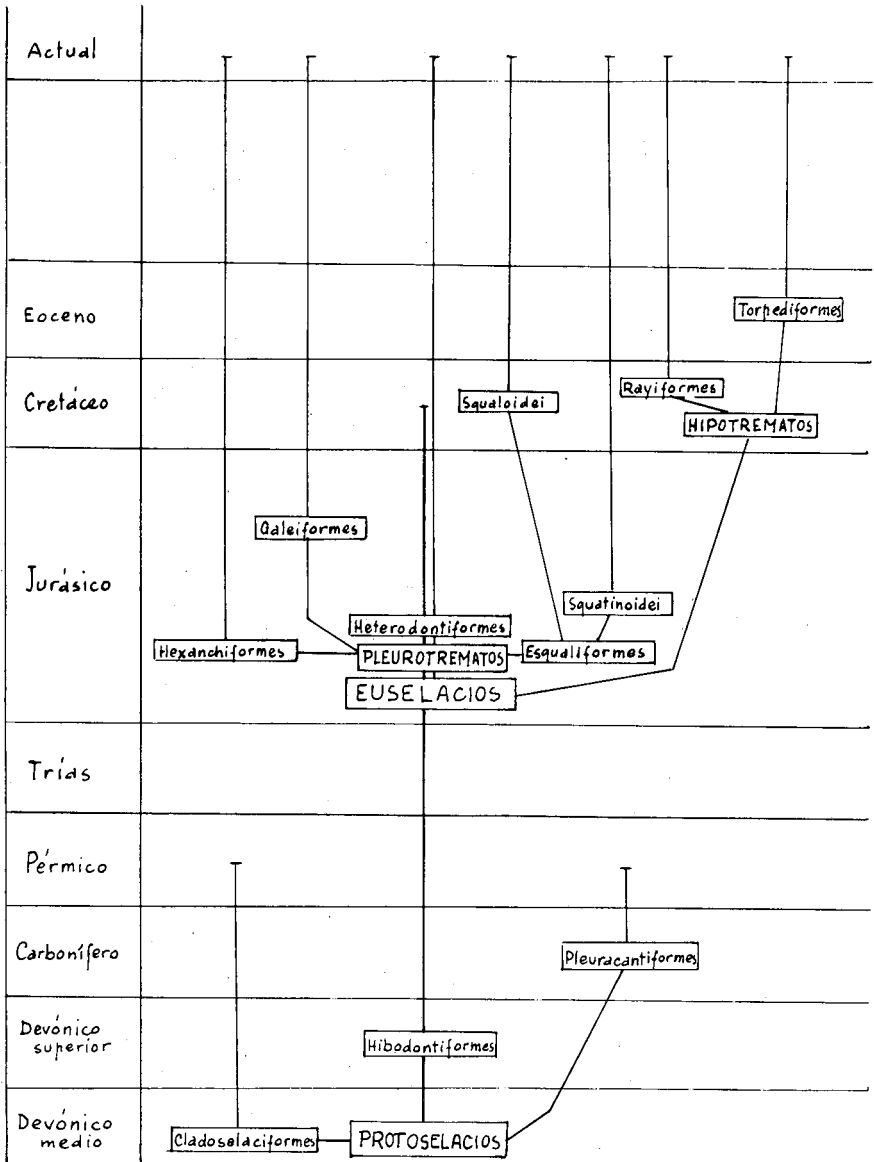


Fig. 2. - Esquema II: Filogenia de los Selacios.

FILOGENIA DE LOS BRADIODONTOS

Se distinguen de los Selacios por las mandíbulas con suspensión hostilística. El palatoc cuadrado está fijo por delante a la región etmoidiana del cráneo y por detrás a la cápsula óptica. El hiomandibular no interviene en la suspensión.

También se distinguen de los Selacios por sus dientes perennes (estatodontia) compuestos de una variedad de dentina, la paleodentina.

La subclase de los Bradiodontos comprende dos superórdenes:

— Eubradiodontos

— Holocéfalos

1.º — *Eubradiodontos*. Son formas paleozoicas con dientes simples y pluriseriados perteneciendo a diversos tipos heterodontos aunque con servando siempre los caracteres esenciales de la subclase, a saber: estatodontia y paleodentina. Hay fósiles desde el Devónico superior hasta el Pérmico. (véase el primer esquema).

2.º — *Holocéfalos*. Se distinguen de los Eubradiodontos por sus dientes fusionados en un escaso número de placas dentarias. Aparecen en el Jurásico con formas relacionadas con los Bradiodontos paleozoicos y llegan a la época actual con la familia *Chimeridae* de la que se hallan fósiles ya en el Jurásico medio.

Los Holocéfalos presentan una mezcla extraordinaria de caracteres primitivos con otros muy especializados. Es un problema muy discutido el saber si los Bradiodontos han evolucionado menos que los Selacios o lo contrario. REGAN (1910) considera los Holocéfalos y los Selacios como dos grupos igualmente antiguos que han evolucionado separadamente por vías divergentes. Presentan fósiles desde el Jurásico, y en la actualidad quedan de esta subclase tres familias:

— *Chimaeridae*

— *Rhinochimeridae*

— *Callorhynchidae*

Véase su filogénesis en el esquema, III

a) *Chimaeridae* con fósiles desde el Cretáceo: y entre los géneros actuales el género *Chimaera*.

b) *Rhinochimaeridae* con fósiles desde el Jurásico, y tres géneros actuales.

c) *Callorhynchidae* con el género actual *Callorhynchus* del que se hallan fósiles desde el Cretáceo.

FILOGENIA DE LOS DIPNOOS

Esta subclase está constituida en su mayor parte por tipos ya desaparecidos cuya evolución se ha realizado casi totalmente en el transcurso del Paleozoico. Sólo han llegado hasta nosotros tres géneros:

— *Neoceratodus* de Australia.

— *Protopterus* de Africa

— *Lepidosiren* de América del Sur

Estos tres géneros actuales presentan características muy especiales cuya interpretación y afinidad hubiera sido muy difícil de discernir sin el conocimiento de sus antepasados fósiles.

Entre las características anatómicas de este grupo, cabe destacar la presencia de fosas nasales internas cuya interpretación como órgano respiratorio o coana ha conducido a ciertos autores a reunir los Dipnoos y los Crosopterigios en una sola unidad taxonómica, la de los *Coanitados*.

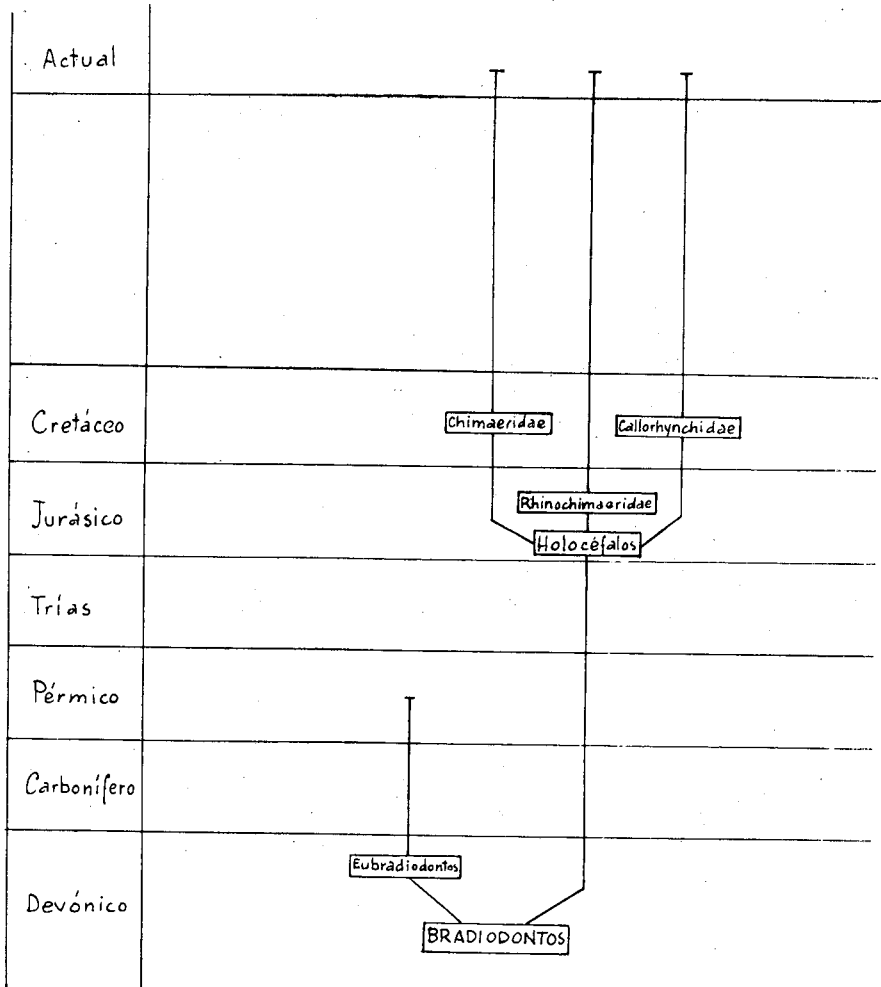


Fig. 3. — Esquema III: Filogenia de los Bradiodontos.

Otros autores han evidenciado que los Dipnoos poseen las dos fosas nasales, anterior y posterior, de los otros peces pero que estos orificios han emigrado bajo la mandíbula superior de manera que la fosa nasal posterior ha sido confundida con una coana.

En realidad, según ARAMBOURG, en estos dos linajes la divergencia se ha producido precozmente ya que desde el Devónico, a pesar de cier-

ta apariencia morfológica, diferencias fundamentales los han separado en dos troncos.

Al revés de los Crosopterigios que han evolucionado en biotopos muy variados, los Dipnoos ofrecen características de una especialización muy estrecha con respecto a un medio ambiente particular que se puede comparar al que poseen sus representantes actuales, a saber: vida sedentaria, gran vitalidad y longevidad de los individuos, gran fecundidad y posición baja en la escala de la nutrición. Esto se denomina tipo de evolución *braditética* o lenta.

La subclase de los Dipnoos se subdivide en dos superórdenes:

- Dipterigios
- Ceratodos

1.º — *Dipterigios*. Presentan una bóveda dérmica formada por numerosos elementos recubiertos o no de *cosmina*. La cola puede ser heterocerca o díficercas. Este superorden comprende tres órdenes:

a) *Dipteriformes* Con los huesos del cráneo recubiertos de *cosmina* y con canales sensoriales en el espesor de los huesos. La caudal es heterocerca. Se han hallado fósiles solamente en el Devónico.

b) *Faneropleuriformes* con los huesos de la bóveda dérmica menos numerosos que en los Dipteriformes y sin *cosmina*. Tampoco presentan canales sensoriales en el espesor de los huesos. La caudal puede ser heterocerca o díficercas. Se han hallado fósiles solamente en el Devónico.

c) *Ctenodiformes* con los canales sensoriales en la piel y la caudal díficercas. Presentan fósiles desde el Carbonífero hasta el Triás.

Como se ve, este superorden no tiene representantes en la fauna actual.

2.º — *Ceratodos*. El cráneo dérmico está reducido a un corto número de placas grandes y delgadas sin *cosmina*. La dentición también está reducida a placas palatinas y esplénicas. Las aletas impares son confluentes con la aleta caudal.

Este superorden sólo comprende un orden:

Ceratodiformes con dos familias: la de los *Ceratodidae* con fósiles desde el Carbonífero, y que tiene representantes en la fauna actual con el género *Neoceratodus* que vive en Australia. La segunda familia es la de los *Lepidosirenidae* con formas fósiles en el Oligoceno y en el Mioceno de los dos géneros actuales: *Protopterus* que vive en Africa, y *Lepidosiren* en las aguas pantanosas del Amazonas.

La filogénesis de los Dipnoos puede verse en el esquema IV.

FILOGENIA DE LOS CROSOPTERIGIOS

Las formas fósiles de esta subclase son esencialmente Paleozoicas. Ya en el Jurásico no se encuentra sino un reducido número de géneros, y en la actualidad un solo representante de esta subclase vive en el Océano Indico, el género *Latimeria*.

Los Crosopterigios tienen forma más o menos alargada con el cuerpo recubierto de espesas escamas. Poseen en general dos dorsales y una anal. La caudal es heterocerca en unos y gefirocerca en otros. Los miembros pares son de tipo monobasal. La presencia de coanas en algunos así como su medio ambiente, a veces continental, inclina a creer que tuvieron costumbres anfibiales comparables a las de los Dipnoos actuales.

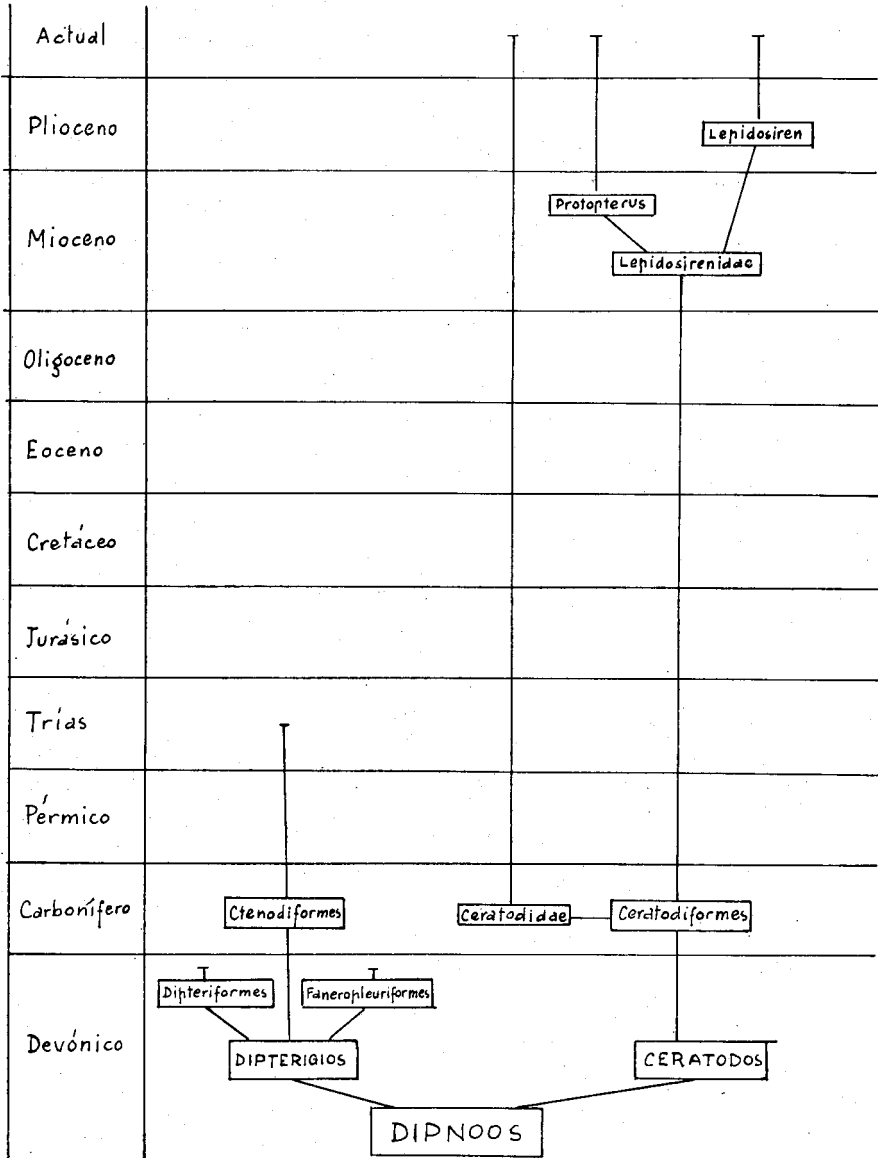


Fig. 4. - Esquema IV: Filogenia de los Dípnoos.

La subclase de los Crosopterigios se divide en dos grandes superórdenes:

- Ripidistios
- Actinistios

Estos dos superórdenes corresponden a dos troncos distintos ya desde el origen de la subclase. Los *Ripidistios* son los más extendidos y han dado origen a gran diversidad de tipos cuya evolución ha conducido, según JARVIK (1942), a la aparición de los primeros *Tetrápodos*, ya sea hacia los *Anuros* procedentes de los *Osteolepiformes*, ya sea hacia los *Urodelos* que procederían de los *Porolepiformes*. Puede verse dicha filogénesis en el primer esquema aunque él sea algo diferente de lo que precede ya que en él se sigue a SÄVE-SÖDERBERGH.

Los *Actinistios* siguieron otra orientación; evolucionaron mucho ya desde su origen, evolución *taquitélica*, y desde entonces ya casi no han variado, evolución *braditélica*.

1.º — *Ripidistios*. Con aletas impares separadas, sostenidas por un solo axonosto y algunos basonostos. Boca bordeada por los maxilares. Coanas presentes. Caudal heterocerca con el lóbulo epiaxial más o menos desarrollado. Este superorden comprende dos órdenes:

a) *Osteolepiformes* con fósiles en el Devónico superior principalmente y en el Carbonífero y el Pérmico. Aletas Pectorales cortas, con el lóbulo redondeado. Dientes replegados en su base solamente.

b) *Porolepiformes* con las aletas pectorales largas y estrechas. Dientes muy acanalados exteriormente y con la dentina replegada meandriforme. Hay fósiles solamente en el Devónico.

2.º — *Actinistios*. Comprende este superorden unicamente el orden de los *Celacantiformes* con la dorsal anterior sin basonostos, con ausencia de coanas, ausencia de maxilares, cuerpo relativamente corto, caudal gefirrocerca con predominancia del lóbulo axial. Este orden comprende una sola familia la de los *Coelacantidae* con el género *Latimeria*, único superviviente descubierto en 1938 en la costa oriental de Africa del Sur cerca de la desembocadura del río Chalumna, el cual fué estudiado y descrito por J. L. B. SMITH. Las formas fósiles de este superorden se encuentran desde el Carbonífero hasta el Cretácico.

Véase en el esquema V la filogénesis de los Crosopterigios.

FILOGENIA DE LOS ACTINOPTERIGIOS

Los fósiles más antiguos que se conocen de esta subclase no han permitido todavía a los especialistas resolver el problema de su origen. Tal vez las diversas hipótesis que se han emitido podrían discutirse con mejores resultados por medio de la anatomía comparada.

Según las diversas hipótesis, puede admitirse, dice J.-P. LEHMAN, que los antepasados de los Crosopterigios y de los Actinopterigios se han formado a partir de los Placodermos, poco alejados de los Acantodios. (Véase en el primer esquema los trazos en punteado).

En el transcurso de los tiempos geológicos el esqueleto de los Actinopterigios ha sufrido una regresión que se manifiesta en el endocráneo, en los huesos dérmicos y en las escamas. Estas últimas regresan de ganoïdes a cicloïdes.

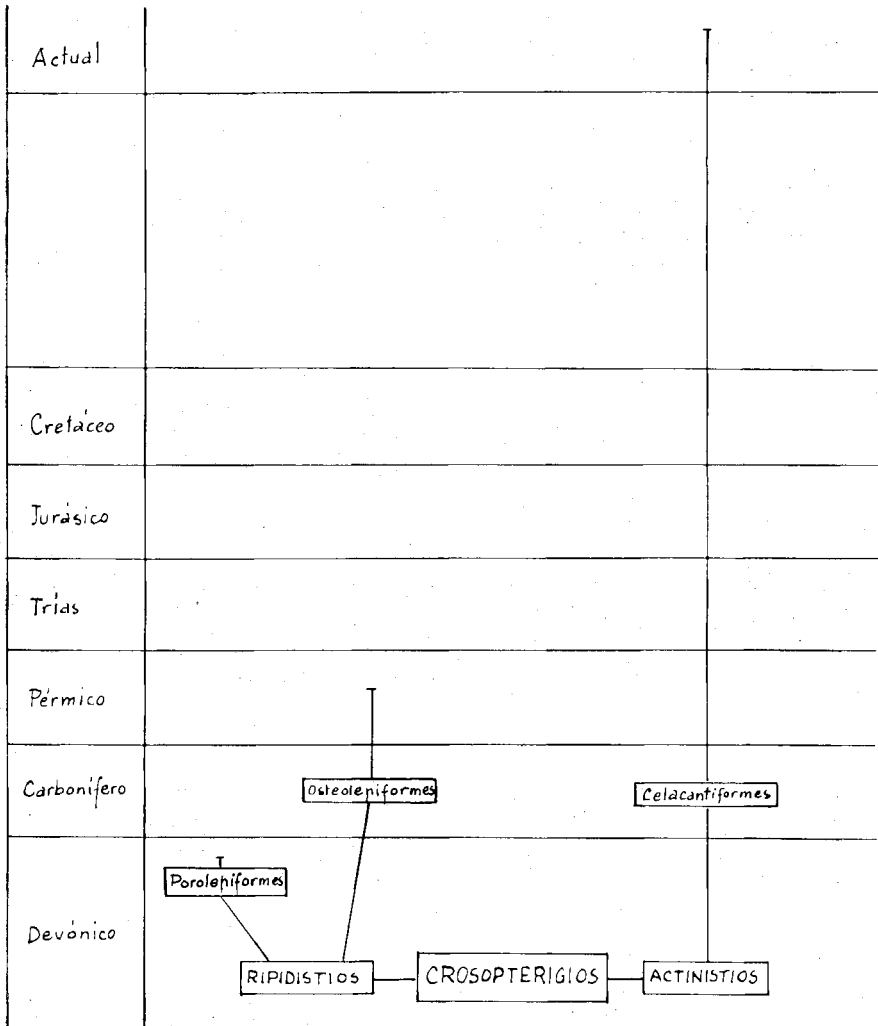


Fig. 5. — Esquema V: Filogenia de los Crossopterygios.

Siguiendo a J-P. LEHMAN, consideramos como superórdenes a los *Condrósteos*, los *Holósteos*, los *Halacóstomos* y los *Teleósteos*, con valor más pedagógico que sistemático ya que los especialistas no se ponen de acuerdo sobre este último punto.

Superorden CONDRÓSTEOS

Como su nombre lo indica, comprende este grupo las formas cuyo esqueleto es sobre todo cartilaginoso. Con todo hay Condrósteos fósiles muy osificados, mucho más que los Holósteos actuales; por eso el signi-

ficado de su etimología ha sido desviada, y este superorden comprende en realidad los Actinopterigios primitivos con la clavícula bien desarrollada, lo que les opone a los Holósteos y a los Teleósteos. Tienen además la caudal heterocerca y las escamas con tres capas superpuestas: ganoína en la capa externa, dentina en la media y hueso en la interna. Nótese que muchos Condrósteos no poseen a la vez todos estos caracteres.

El superorden de los Condrósteos se divide en 17 órdenes de los que se encuentran fósiles desde el Devónico medio hasta el Cretáceo. Entre estos órdenes cabe destacar por su importancia filogenética el de los *Paleonisciformes* y el de los *Condrosteiformes*, así como el orden actual de los *Acipenseriformes*.

La opinión de STENSIÖ (1932) y de otros autores es que los Acipenseriformes lejos de ser primitivos en la subclase de los Actinopterigios, son por el contrario Condrósteos muy evolucionados en el sentido de una tendencia a degenerar, cuyas huellas se pueden seguir desde los Paleonisciformes.

En efecto, mientras que estos últimos han dado origen por perfeccionamiento orgánico a las diversas ramas de los Holósteos, algunos de los Paleonisciformes se hallan a la base de los Acipenseriformes. La *regresión* en la osificación conduce de los *Paleoniscidae* a los *Condrosteidae* y luego a los *Acipenseridae*.

El orden de los *Acipenseriformes* comprende dos familias: Acipenseridae y Poliodontidae, la segunda de las cuales presenta formas fósiles desde el Cretáceo.

Superórdenes HOLÓSTEOS y HALECÓSTOMOS

Los *Subholósteos* del Trías comprenden a un estadio de organización intermedia entre los *Condrósteos* y los *Actinopterigios* modernos. Estos últimos se agrupan en dos tipos distintos:

Tipo teleósteo que encierra la mayoría de los Actinopterigios modernos, y que corresponde al estadio de organización más progresivo.

Tipo holósteo representado en la actualidad por dos géneros solamente muy especializados: *Lepidosteus* y *Amia*.

La separación de estos dos tipos se afirma ya desde el final del Trías y sobre todo en los comienzos del Liás, con apogeo en el Jurásico. El conjunto de estas formas primitivas ha sido confundido durante largo tiempo en la gran unidad taxonómica de los *Ganoideos* que comprendían también los *Palaeniscidae* del Paleozoico, los *Subholósteos* del Trías y los *Crosopterigios*.

Algunos autores han incluido las formas primitivas del tipo holósteo entre los teleósteos: pero en realidad se trata de un grupo que se opone con igual valor sistemático al de los Holósteos y al de los Teleósteos y que con SMITH WOODWARD se conoce con el nombre de *Halecóstomos* o *Preteleósteos*.

Superorden HOLÓSTEOS

Cuerpo con escamas *ganoídes* que pueden ser espesas, rómbicas, muy esmaltadas y articuladas recordando las de los Condrósteos, o al contrario finas, circulares, con poco esmalte y más o menos imbricadas. Neurocráneo más o menos osificado en algunas piezas a partir de centros distintos separados por regiones cartilaginosas. El notocordio persiste sin

interrupción salvo en casos excepcionales. La osificación de las vértebras es variable. Cintura escapular sin clavículas o bien rudimentarias. Caudal hemiheterocerca.

Este superorden comprende dos órdenes:

- Semionotiformes
- Amiiiformes

1.º — *Semionotiformes*. A este orden pertenecen los representantes más antiguos de los Holósteos. Se hallan fósiles desde el Pérmico superior hasta el Eoceno.

2.º — *Amiiiformes*. Es el orden más importante de los Holósteos. Se hallan fósiles desde el Trías, y en la actualidad cuenta todavía con dos géneros: *Lepidosteus* y *Amia*.

Superorden HALECÓSTOMOS

Con caracteres primitivos y otros modernos. Escamas recubiertas de una capa espesa de esmalte, rómbicas en unos y delgadas e imbricadas en otros. Cráneo que recuerda el de los Clupeidos. Boca con el arco superior formado por elementos móviles cuya estructura es netamente clupeiforme. Vértebras bien individualizadas y osificadas formando una sola pieza, pero siempre ampliamente perforadas para dar paso al notocordio. La columna vertebral se termina siempre en el lóbulo superior de la caudal aunque exteriormente sea casi perfectamente simétrica.

Este superorden consta de tres órdenes:

- Foliodoriformes
- Leptolepiformes
- Aspidorinciformes

1.º *Foliodoriformes*. Se han hallado fósiles en el Trías y en el Jurásico.

2.º *Leptolepiformes*. Se han hallado fósiles de este género en el Jurásico y en el Cretáceo.

3.º *Aspidorinciformes*. Con fósiles en el Jurásico y en el Cretáceo.

Superorden TELEÓSTEOS

En general tienen el esqueleto completamente osificado. Cráneo recubierto por un tegumento invadido en su parte occipito-lateral por los miótomos anteriores del tronco. Tendencia a la reducción de los maxilares respecto a los premaxilares. Vértebras monospóndilas, anficélicas y generalmente holospóndilas por sutura de los arcos a los centros vertebrales. Caudal homocerca en general.

Los primeros Teleósteos aparecen en el Jurásico superior, y hasta el final del Cretáceo, la mayoría de sus representantes pertenecen a los grupos más primitivos de los Fisóstomos. Son formas todavía en el estadio malacopterigio cuya organización está muy cerca de la de los Halecóstomos.

Con todo, ya están orientados en direcciones diferentes que corresponden a los grupos o familias actuales e indican un polifiletismo cierto del grupo de los Teleósteos. En el Cretáceo superior se precisa la diferenciación de los Teleósteos. Ya desde el Eoceno la mayor parte de los grupos modernos están representados, con predominancia de *familia* y *género* aunque las especies sean diferentes de las actuales. En el Oligoceno y Mioceno numerosas *especies* actuales existían ya. Se considera que desde el Plioceno la fauna ictiológica actual ya estaba definitivamente constituida.

La modificaciones tan espectaculares de los peces abisales actuales no son más que modificaciones secundarias debidas a la adaptación al medio abisal. Una de las más notables es la regresión de la osificación del esqueleto.

Este superorden es el más importante de todos los actuales. Abarca

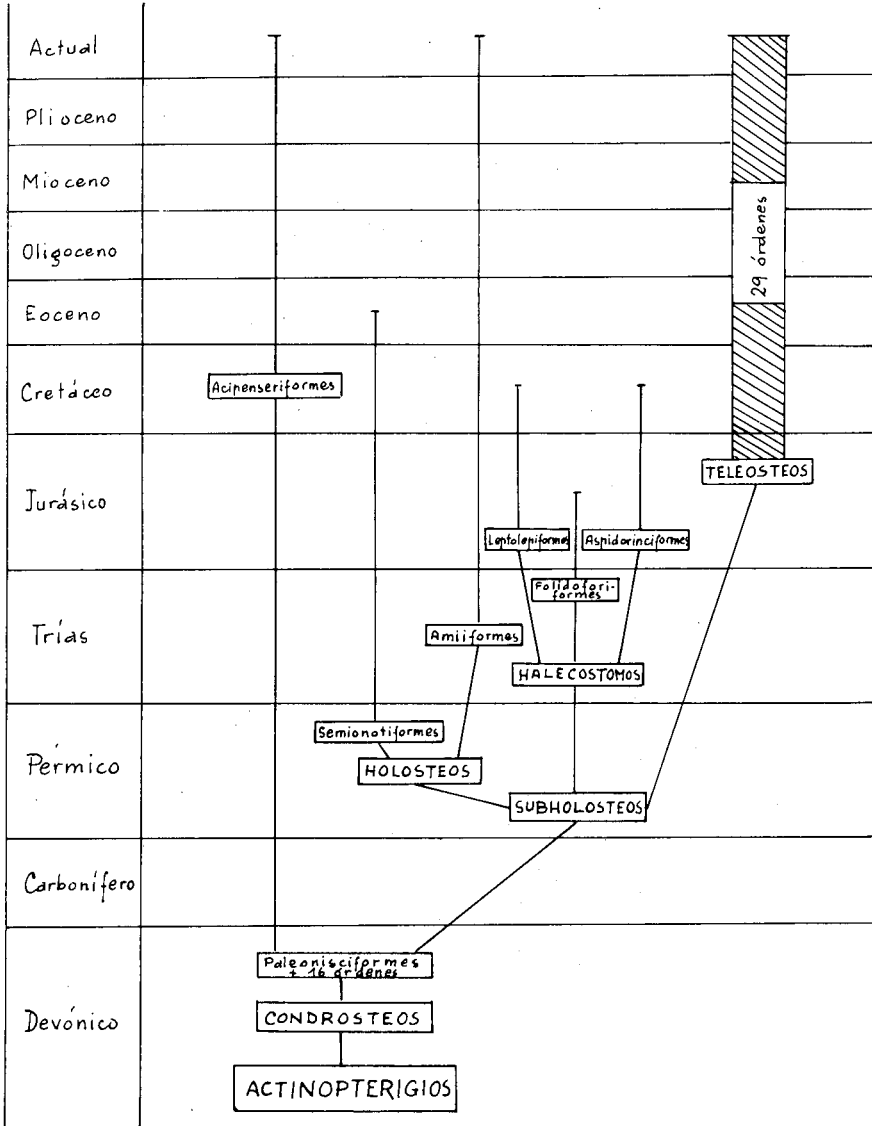


Fig. 6. - Esquema VI: Filogenia de los Actinopterygios.

29 órdenes, de los que los más abundantes en familias y géneros son los siguientes:

- Clupeiformes
- Cipriniformes
- Anguilliformes
- Perciformes

La filogénesis de la subclase de los Actinopterigios puede verse en el esquema VI.

CONCLUSIONES

Si retrocedemos a dar un vistazo al primer esquema, nos causará tal vez sensación al observar que desde el Devónico medio, o aún antes, la mayoría de los tipos de Peces son ya como los actuales y que comparando sus fósiles con los representantes que todavía existen, estos Vertebrados han cambiado muy poco en el transcurso de su historia geológica.

Esto mismo puede decirse no sólo de los grupos acuáticos, que parecen tener a su favor un medio ambiente favorable a una evolución lenta; sino también de las dos ramas que de ellas han derivado y que ya en el Devónico medio dieron origen a los *Tetrápodos*. Baste recordar las características esenciales de los *Ichthyostegalia* hallados en el Devónico superior en Groelandia en 1931: Están en estrecha conformidad con los Crosopterigios Osteolepiformes por la anatomía de la caudal, de la columna vertebral, de la parte superior del cráneo, de la mandíbula inferior y del trazado de los canales sensoriales.

Igualmente al tratar de la pata de los Tetrápodos, que se halla ya casi completa en los miembros pares de los Osteolepiformes del Devónico.

Se cree pues, que los Vertebrados son un grupo de animales muy antiguo de cuyo origen, aún los fósiles más primitivos, no nos muestran nada nuevo, dejándonos en la ignorancia de cuándo y cómo han aparecido.

Paleontólogos de renombre han estudiado la evolución de los Vertebrados, y, apoyándose en teorías diversas, algunas veces contradictorias, han llegado solamente a la conclusión de que dicha evolución no ha producido más que modificaciones secundarias en estructuras antiguas, viejas de 400 millones de años o más. Esto quiere decir que las modificaciones esenciales que han dado origen a dichas estructuras se produjeron en un pasado más antiguo aún, que nos es desconocido y está envuelto en tinieblas (JARVIK).

Dicho pasado quedará oscuro para siempre seguramente, ya que según opinan algunos Paleontólogos, el metamorfismo de los sedimentos habrá destruido los restos fósiles anteriores al Ordoviciense. Para otros, el esqueleto de los primeros vertebrados que han aparecido no era óseo sino cartilaginoso. Dicha teoría ha sido contradecida por PRIVETEAU en trabajos recientes sobre los Peces acorazados del Paleozoico.

Podemos decir con CAULLERY, para terminar, que la Paleontología no nos revela más que el final de una historia cuyo origen se ha perdido irremisiblemente.

BIBLIOGRAFIA

- BECCARI, N. — 1951. *Anatomia comparata dei Vertebrati* (I. Classificazione dei Vertebrati), Firenze.
- BERNARD FÉLIX — 1895. *Eléments de Paléontologie* — Librairie J-B. Baillière et Fils — 19, rue de Hautefeuille, Paris.
- BERRILL, N.J. — 1955. *The Origin of Vertebrates*, Oxford.
- CHANTON L.R. — Géologie, fasc. I: Géologie et Paléontologie — Préparation aux grandes Ecoles Biologiques — Centre de Documentation Universitaire — 5, place de la Sorbone, Paris.
- D'ANCONA, H. — 1960. *Tratado de Zoología* (dos tomos) — Editorial Labor S.A. — Barcelona, Madrid.
- DEVILLERS, CH. — 1954. *Notes de Cours sur les Agnathes et Poissons*, Paris.
- GRASSÉ P-P. — 1958. *Traité de Zoologie*, t. XIII, tres fasc. — Masson et Cie. — 120, Bd. Saint-Germain, Paris.
- JARVIK, E. — 1959. De tidiga fossila Rygradsdjuren. *Svenk. Naturvetenskap.*
- JARVIK, E. — 1964. Specializations in early Vertebrates. — *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, 14 (1), p. 11-95.
- MALCOLM, J. — 1962. *Chordate Morphology*, New York.
- PIVETEAU, J. — 1964. *Traité de Paléontologie*, t. IV. — Masson et Cie — 120, Bd. Saint-Germain, Paris.
- ROMER, A.S. — 1945. *Vertebrate Paleontology*, Chicago.
- ROMER, A.S. — 1964. Possible Polyphylety of the Vertebrate Classes — *Zool. Jh. Syst. Bd.*, 92, 143-156, (1965).
- SIMPSON, G.G. — 1961. *Principles of Animal Taxonomy*.
- TERMIER, H. et G. — 1960. *Paléontologie Stratigraphique* — Masson et Cie. — 120, Bd. Saint-Germain, Paris.
- WATSON, D.M.S. — 1951. *Paleontology and modern Biology*, London.

SUMMARY

In this work a outline on the phylogeny of Fishes is presented and discuted on the basis of the comparative morphological, embryological and paleontological characters. Ideas of JARVIK and SÄVE-SÖDERBERGH are been accepted as a departure of the phyletic an systematic discussions and considerations.

Successively are studied in this way the different groups of Fishes. The principal results of the conclusions are graphically summarized in schematic figures.