



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
"ZARAGOZA"

ESTUDIO ANATOMICO DE LAS ALETAS IMPARES DE LOS  
GOODEIDOS FOSILES PROCEDENTES DE SANCTORUM  
(FORMACION ATOTONILCO EL GRANDE), HIDALGO.

T E S I S

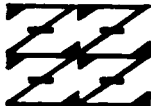
QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A :

CESAR ALEJANDRO BECERRA MARTINEZ

U N A M  
FES  
ZARAGOZA



LO HUMANO EJE  
DE NUESTRA REFLEXION

JULIO DE 2003

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## AGRADECIMIENTOS

Gracias al proyecto CONACYT No. 34854 por el apoyo brindado.

Gracias a todos los profesores que me brindaron su conocimiento durante la carrera.

A Ana Fabiola Guzmán gracias por su tiempo, enseñanzas y sugerencias para llevar a cabo este trabajo.

Gracias al mis sinodales Josefina Aguilar, Ernesto Mendoza, David Espinosa y Manuel Feria por sus valiosas observaciones y sugerencias al presente trabajo. Gracias a la directora de mi tesis Patricia Velasco por todo el apoyo y enseñanza brindada a lo largo de casi 3 años.

Gracias a mis compañeros y amigos de carrera, ya que pase junto a ellos momentos imborrables.

Gracias a Ismael, Gustavo y Juan Manuel, por brindarme siempre su valiosa amistad.

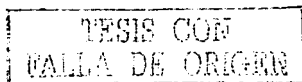
Gracias a Norma Galán por darme la oportunidad de estar junto a ella y pasar tantos y tantos momentos gratos, e inolvidables, aunque en este momento, por algún motivo no se encuentre junto a mi.

Gracias a mi hermano Manuel por estar siempre junto a mi y por su apoyo que siempre será incondicional. A mi chata gracias, muchas gracias, por que gran parte de lo que soy y lo que he logrado te lo debo únicamente a ti.

A mis abuelos Salvador y Cuca gracias por su apoyo, enseñanzas y consejos, que son tan valiosos para mi.

Gracias a mi abuelita Luisita y Modesto que desde el cielo han guiado y cuidado de mis pasos.

Sobre todo y antes que a nadie gracias a Dios, ya que el me ha permitido llegar hasta aquí.

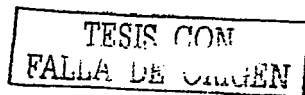


## CONTENIDO

	Página
ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS.....	4
RESUMEN.....	5
INTRODUCCIÓN.....	6
ANTECEDENTES.....	9
OBJETIVOS.....	11
ÁREA DE ESTUDIO.....	12
MATERIAL Y MÉTODO.....	16
RESULTADOS.....	17
ANÁLISIS DE RESULTADOS.....	28
CONCLUSIONES.....	35
LITERATURA CITADA.....	36

## ÍNDICE DE CUADROS Y FIGURAS

	Página
Cuadro 1.....	6
Cuadro 2.....	17
Cuadro 3.....	20
Cuadro 4.....	27
Cuadro 5.....	31
Figura 1.....	7
Figura 2.....	7
Figura 3.....	13
Figura 4.....	14
Figura 5.....	16
Figura 6.....	18
Figura 7.....	18
Figura 8.....	18
Figura 9.....	19
Figura 10.....	22
Figura 11.....	22
Figura 12.....	23
Figura 13.....	24
Figura 14.....	25



## RESUMEN

En la localidad Sanctorum de edad pliocénica, perteneciente a la Formación Atotonilco el Grande se ha recolectado material fósil de: restos vegetales, insectos, ranas, invertebrados y peces, algunos de ellos se han identificado como machos pertenecientes a la familia Goodeidae, ya que presentan los primeros seis radios de la aleta anal acortados.

En el presente trabajo se describió la anatomía de las aletas anal, dorsal y caudal en 32 peces de esta localidad. Se logró identificar dos taxones, el primero de ellos posee de 12 a 15 radios en la aleta dorsal y de 18 a 21 radios en la aleta anal, el segundo presenta de 12 a 14 y de 16 a 17 radios respectivamente. La gran mayoría de los ejemplares presentan los radiales proximales en relación 1:1 con los radios, tanto en la aleta anal como en la dorsal.

Los ejemplares del primer grupo alcanzan longitudes no mayores de 60 mm; mientras que los del segundo grupo son más robustos y alcanzan longitudes totales de aproximadamente 100 mm. Estos taxones además poseen dientes tanto en la serie interna como externa diferentes entre sí. El primer grupo posiblemente se trata de un taxón nuevo, mientras que el segundo posiblemente pertenezca al género *Goodea*.

La descripción de la aleta anal nos permitió hacer más clara la diferencia entre estos dos taxones, ya que el acomodo de los radiales proximales en relación a las espinas hemales es muy diferente entre estos dos grupos, incluso se logró identificar machos y hembras del primer taxón.

El soporte de la aleta caudal no mostró diferencia entre los dos taxones en el número y forma de los elementos óseos que, excepto por el tamaño de la abertura presente en la placa hipúrica.

No se observaron diferencias anatómicas en ejemplares de diferente temporalidad ya que cada ejemplar se ubico en la columna litológica. Las características óseas de la aleta anal, dorsal y caudal, propias de los goodeidos actuales se pueden observa ya en estos peces fósiles pliocénicos.

## INTRODUCCIÓN

Los goodeidos son peces vivíparos de agua dulce, endémicos de México, se distribuyen en el centro y oeste del país, principalmente en el Sistema Lerma-Santiago (Fitzsimons, 1972). Para el este del centro de México, este grupo de peces tiene una distribución restringida, solo cinco especies (cuadro 1) de las 45 que se tiene registradas hasta la actualidad (Dominguez Solares, 1999).

Cuadro 1. Especies distribuidas al este del centro de México.

<b>Especie</b>	<b>Localidad</b>
<i>Ataeniobius toweri</i>	San Luis Potosí
<i>Girardinichthys viviparus</i>	Ciudad de México, Hidalgo
<i>Goodea atripinnis</i>	San Luis Potosí, Querétaro
<i>Xenoporphus captivus</i>	San Luis Potosí
<i>Xenotoca variata</i>	San Luis Potosí, Querétaro

La gran mayoría de los goodeidos se distribuyen principalmente en las tierras altas de la Meseta central de México (excepto *Ilyodon*), en altitudes que van desde los 915 a los 2130 m; se localizan en aguas superficiales, abiertas, manantiales, ojos de agua, riachuelos, tributarios de lagos y lagunas, charcas, grandes ríos y presas. Se ha confirmado además que su rango óptimo de temperatura es de 18 a 24 °C, con un clima templado (Dominguez Solares, 1999). Son peces generalmente pequeños, que no rebasan los 100 mm de longitud, excepto los géneros *Goodea* y *Allophorus* que alcanzan longitudes de hasta 200 mm.

Este grupo de peces se encuentra en el Orden Cyprinodontiformes y se diferencian de las otras familias por tener: (1) los primeros seis a ocho radios de la aleta anal de los machos acortados (Hubbs y Turner, 1939) (Fig. 1); (2) la ligera separación de éstos del resto de la aleta; (3) fusión de los primeros radiales medios a la base de los proximales (Parenti, 1981) (Fig. 2); (4) un tipo especial de nutrición en estado embrionario (trofofotenia) (Hubbs y Turner, 1939); (5) fertilización interna y (6) presencia de un órgano muscular interno utilizado en la fecundación por los machos.

Los goodeidos presentan la siguiente clasificación taxonómica (Nelson, 1994):

- Phylum Chordata
- Subphylum Vertebrata
- Superclase Gnathostomata
- Grado Teleostomi
- Clase Actinopterygii
- División Teleostei
- Subdivisión Euteleostei
- Superorden Acanthopterygii
- Series Atherinomorpha
- Orden Cyprinodontiformes
- Familia Goodeidae

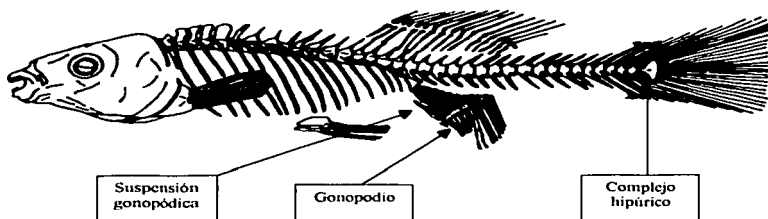


Fig. 1. Esqueleto de un goodeido de la subfamilia Girardinichthyinae (Acosta Hernández, 1990).

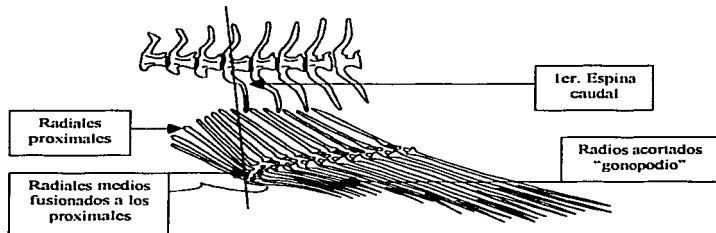


Fig. 2. Aleta anal y su suspensión en relación a la columna vertebral de *Characodon lueralis*. Primeros radiales proximales anteriores a la primer vértebra caudal (línea vertical); se observan los primeros seis radios acortados y un primer radio rudimentario (Webb, 1998).

Las descripciones anatómicas han contribuido al esclarecimiento de problemas taxonómicos y filogenéticos en varias familias de peces. Este tipo de estudios se basa en describir la forma, el número, disposición y presencia/ausencia de diferentes piezas óseas.

Hasta la fecha los problemas relacionados con la taxonomía y filogenia de los goodeidos sólo han sido parcialmente resueltos con estudios hechos sobre los dientes y el intestino (Regan, 1911, citado en Guzmán, 1994), trofotenia y ovario (Hubbs y Turner, 1939), y recientemente del cariotipo (Uyeno *et al.*, 1983, citado en Guzmán, 1994). Otro aspecto que



se está trabajando es la descripción de la suspensión de la aleta anal, ya que se ha observado que esta característica puede ser utilizada para resolver dichos problemas, incluso carencias que se tienen a nivel específico (Guzmán, 1994). Dicha descripción se basa en determinar cual es la relación y/o el acomodo que existe entre las vértebras caudales y precaudales (incluyendo sus espinas hemales) con la suspensión de la aleta anal, ya que se conoce que en diferentes especies, la suspensión abarca diferente número de vértebras caudales, el número de espinas hemales que entran en contacto con los pterigióforos (están formados por los radiales proximal o basal, medio y distal) son diferentes, etc.

El registro fósil de este grupo de peces en nuestro país se tiene a través de *Tapatia occidentalis*, una especie descrita por Álvarez y Arriola-Longoria en 1972, proveniente de la barranca de Santa Rosa Jalisco y probablemente con una edad miocénica (Guzmán *et al.*, 1998), así como de seis especies fósiles más de goodeidos, todas ellas son especies que en la actualidad existen, estos son: *Altophorus robustus*, *Ameca splendens*, *Chapatichthys encaustus* (Barrios Rivera, 1985 lo menciona como *C. encaustus*), *Girardinichthys viviparus* (Barrios Rivera, 1985 lo menciona como *Girardinichthys viviparus*), *Goodea atripinnis* y *Xenotoca* sp (Barrios Rivera, 1985 lo menciona como *Xenotoca* sp.). La gran mayoría de ellos se han encontrado al poniente del país, excepto *Girardinichthys viviparus* que se encontró en Tlapacoya, Estado de México, y los goodeidos que se han encontrado en Sanctorum, Hidalgo (Becerra Martínez *et al.*, 2002), con lo cual se amplía el registro fósil de este grupo de peces hacia el este del centro de México. Los goodeidos tienen una distribución actual restringida hacia esta zona del país.

## ANTECEDENTES

El estudio de los goodeidos se remonta al siglo XVIII; la viviparidad, el dimorfismo sexual y el comportamiento sexual de *Girardinichthys viviparus* fueron descritos por Don José Antonio Alzate y Ramírez en 1969 (Hubbs y Turner, 1939).

Hubbs y Turner (1939), propusieron una clasificación basada en la trofotenia y en la anatomía del ovario, ellos proponen cuatro subfamilias, que son: Ataeniobiinae (monotípica), Goodeinae (22 especies), Characodontinae (monotípica) y Girardinichthyinae (nueve especies).

Miller y Fitzsimons (1971) mencionan que los caracteres usados por Hubbs y Turner son insuficientes para hacer conclusiones acerca del origen y filogenia de este grupo de peces, entre otros estudios proponen hacer descripciones osteológicas. Describen anatómicamente la aleta anal de *Ameba splendens*.

Álvarez y Arriola-Longoria (1972) describen al goodeido fósil *Tupatia occidentalis*, especie extinta de la barranca de Santa Rosa, Jalisco.

Parenti en 1981 reúne a la familia Goodeidae y Empetrichthyidae en una sola (Goodeidae) y les da a éstas el nivel taxonómico de subfamilias (Goodeinae y Empetrichthyinae), la primera de ellas está representada por 17 géneros endémicos del centro de México y en la segunda se encuentran cuatro especies, pertenecientes a dos géneros, distribuidos en el Valle de la Muerte y de Nevada del este, al suroeste de los Estados Unidos.

En 1990 Acosta Hernández realizó un estudio osteológico de la suspensión gonopódica en las diferentes especies pertenecientes a la subfamilia Girardinichthyinae, encontrando diferencias entre los géneros y las especies, creando, además una clave dicotómica, basada en la suspensión gonopódica, para la identificación de los géneros y especies propias de esta subfamilia.

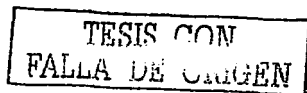
En 1992 Paulo-Maya *et al.*, realizan un estudio comparativo de la suspensión gonopódica de 11 especies de la familia Goodeidae.

Guzmán en 1994 realizó un estudio comparativo de la suspensión de la aleta anal de *Goodea luitpoldi*, proveniente del lago de Pátzcuaro, Michoacán.

En 1998 Guzmán *et al.*, hacen un estudio de la estratigrafía, sedimentología y paleontología de la localidad tipo de *Tupatia occidentalis*.

En 2002 Becerra Martínez *et al.*, presentan el primer registro fósil de la familia Goodeidae para el estado de Hidalgo.

Como se puede observar en cuanto al estudio osteológico de los goodeidos existen pocos trabajos y más aun publicados. Recientemente se comenzó a estudiar la suspensión



gonopódica de la aleta anal de este grupo de peces (Acosta Hernández, 1990; Paulo-Maya *et al.*, 1992 y Guzmán, 1994). En el presente trabajo se estudió la anatomía de las aletas anal, dorsal y caudal de los goodceidos que están presentes en la localidad de Sanctórum, y con ello fundamentar la asignación taxonómica que hasta el momento tienen los peces de este sitio.

## **OBJETIVO GENERAL**

Definir la estructura anatómica de las aletas impares de los goodeidos fósiles de Sancturum (Formación Atotonilco el Grande), Hidalgo.

## **OBJETIVOS PARTICULARES**

1. Caracterizar los elementos que componen la suspensión y parte radiosa de las aletas impares.
2. Identificar si existen variaciones anatómicas en ejemplares de diferente temporalidad.
3. Identificar el número de formas presentes en el paleolago basados en la suspensión y parte radiosa de la aleta anal.
4. Determinar si la estructura de las aletas de los goodeidos ya estaba definida desde el Plioceno.

## ÁREA DE ESTUDIO

Se le denomina Formación Atotonilco el Grande a los depósitos de material elástico derivado principalmente de las rocas volcánicas terciarias de la región, y que localmente están intercalados o cubiertos con derrames de basalto. La distribución de esta formación no es continua debido a que la erosión ha removido parcial o totalmente gran parte del área. Existen varios afloramientos con fósiles, el más grande se extiende desde el sur del poblado de Atotonilco el Grande, hasta el paso Amajac; se tienen otros dos afloramientos, que son de menores dimensiones, tales afloramientos se conocen como el Valle de Santa María Amajac y Valle de Sanctorum (Beltrán Romero y Luna Gómez, 1994), este último es el que se estudió.

Las rocas continentales que constituyeron el relleno aluvial sobre el que se modelaron las formas de relieve de Santa María Amajac y Sanctorum, se formaron debido a que el vulcanismo que origino a la Sierra de Pachuca (Oligoceno-Mioceno), bloqueó el lado nororiental de dicha sierra, el desagüe hacia el Golfo de México, a través de los ríos Metztlitlán y Amajac, formándose una gran cuenca que recibió como relleno el material erosionado de la Sierra de Pachuca y de otras que se localizan más al sur, oriente y norte a fines del Terciario, principios del Cuaternario (Beltrán Romero y Luna Gómez, 1994). El paleolago en tiempos de máxima extensión abarcaba 8 km<sup>2</sup> con una profundidad de 200 metros (Salvador Flores, 2001).

De acuerdo a su origen y con fines descriptivos, los rasgos geomorfológicos de la planicie aluvial de Sanctorum, se agrupan como relieve de rocas sedimentarias continentales. Ésta se localiza en el poblado del mismo nombre y su origen se debe a la erosión de las rocas de la Formación Atotonilco el Grande (Beltrán Romero y Luna Gómez, 1994).

La localidad de Sanctorum se ubica en la región centro-este del estado de Hidalgo, cerca del poblado de Atotonilco el Grande, a una distancia de 6 kilómetros al noreste de dicha ciudad. Mientras que Atotonilco el Grande se localiza aproximadamente a 34 km al norte de Pachuca. Esta localidad presenta las siguientes coordenadas geográficas 20° 18' 16" latitud norte y 98° 45' 51" longitud oeste (Fig. 3).

De acuerdo con Salvador Flores (2001) se tiene una secuencia de 10 unidades litológicas (Fig. 4), el espesor total de la secuencia es de 70 m. Cada una de las unidades se describen a continuación: (1) de 0.0 a 10 m de altura es la base de la columna y se observa un conglomerado de color negro al intemperismo y gris claro al fresco, sus clastos se componen de caliza en su mayoría, presentándose de subredondeados a subangulosos; (2) de los 10 a los 14 metros se observa limolita y limolita arenosa, con un color al intemperismo negro y crema al fresco, que se observa en estratos de 50 cm de espesor. Contiene líticos andesíticos y algunos cristales de feldespatos. En la lámina delgada se encontró influencia volcánica ya que está compuesta de cristales de feldespatos y cuarzo; contiene también diatomeas centrales; (3) De 14 a 29.5 m se encuentran limolitas laminadas con espesor de 5 a 7 mm, se observan finos horizontes de arcilla de color blanco, las limolitas presentan lentes conglomeráticos con espesores de 80 cm que se adelgazan hasta

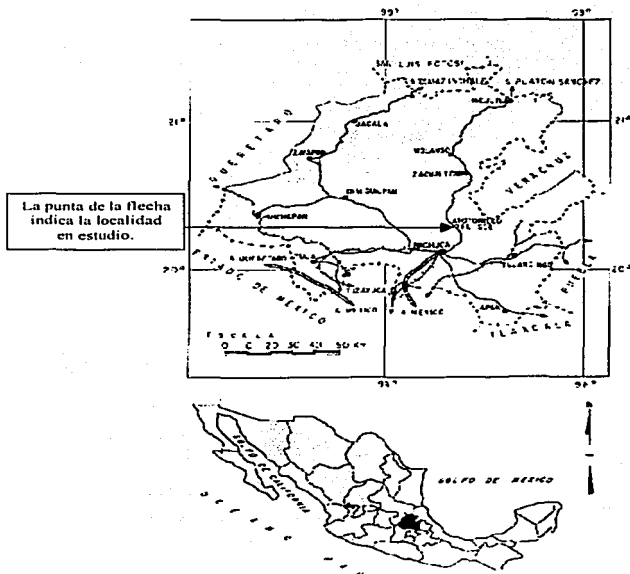


Fig. 3. Ubicación de la localidad de Sanctorum en el estado de Hidalgo.

30 cm, con clastos de andesita y de caliza con tamaño de las arenas gruesas y matriz arcillosa. Existen también horizontes de aproximadamente 2 cm de espesor de material de color rojizo, en los cuales se observan cristales bien definidos de feldespatos en una matriz alterada (cenizas); (4) de 29.5 a 40 m, se encuentra un estrato tobáceo de 10 cm de espesor con abundantes cristales de feldespatos, contiene algunos líticos volcánicos y cristales de feldespatos, plagioclasas, calcita, pómez y materiales arcillosos. Su textura es epiclástica pelítica; se pueden observar horizontes delgados de yeso en forma de espato, intercalados

en la secuencia anterior; (5) de 40.1 a 56.6 m, se encuentra en su base una toba cristalina de color negro de 1.4 cm de espesor, así como varios horizontes de yeso (mayor descención del lago), también se aprecian intercalaciones de una margas arenosa laminada, contiene líticos volcánicos de color rojizo y presenta cristales de plagioclasas; en este nivel se encuentra una arenisca de grano fino con laminaciones de color marrón al fresco y al intemperismo gris obscuro; (6) de 56.6 a 65.9 m se observa una alternancia de lodolitas con margas de color ocre, se observan algunos fragmentos de andesitas redondeados y esféricos, contienen algunos cristales de feldespato subangulosos, en la parte epiplástica sólo se observan minerales arcillosos y areniscas de grano fino color gris y (7) de 65.9 a 70 m se observan laminaciones de areniscas de grano fino y medio, contiene abundante materia orgánica intercalada con margas de color amarillo. Se observa un horizonte conglomerático con espesor de 1.30 m mal compactado con clastos de caliza, andesita y tobas, este conglomerado en ocasiones se presenta en forma lenticular; por último se observa un horizonte de arenisca fina con un espesor de 15 cm en la que se aprecian laminaciones e intercalaciones de arcilla alterada de color blanco (Salvador Flores, 2001).

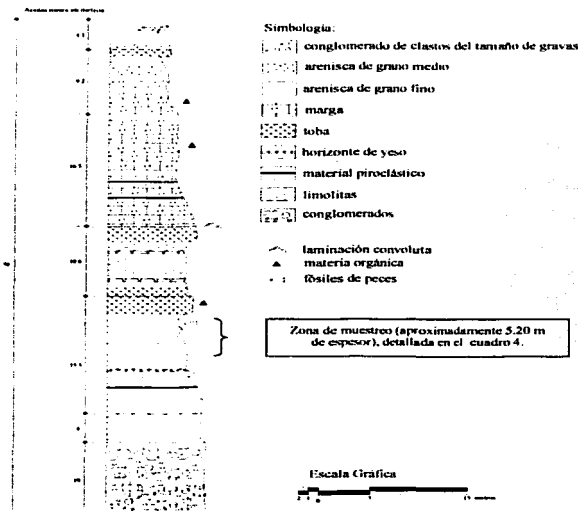


Fig. 4. Columna estratigráfica de Sanctorum (Salvador Flores, 2001).

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

Esta localidad no ha sido datada directamente; estudio previos realizados en Santa Cruz de Amajac, señalan que esta localidad tiene una edad pliocénica; Sanctorum pertenece a la misma unidad estratigráfica, por lo cual, tentativamente se le asigna a esta una edad pliocénica (Aguilar y Velasco-de León, en prensa).

En esta localidad se han recolectado peces fósiles, que de acuerdo con Becerra Martínez *et al.* (2002), algunos de ellos se pudieron identificar como machos pertenecientes a la familia Goodeidae, ya que presentan los primeros seis radios de la aleta anal acortados, formando un gonopodio (Fig. 1), esta es una característica importante para identificar a esta familia.

En cuanto a los peces fósiles se sugieren que se tienen dos taxones, el primero de ellos posee dientes bifidos con bordes truncados tanto en la serie interna como en la externa, el segundo tipo presenta dientes bifidos con bordes como puntas de lanza en la serie externa y cónicos en la serie interna, aunado a esto los ejemplares del primer tipo tiene un número mayor de radios tanto en la aleta anal como en la dorsal (Becerra Martínez *et al.*, 2002).



## MATERIAL Y MÉTODO

1. Se realizaron un total de ocho salidas a campo a la localidad de Sancturum en el estado de Hidalgo.
2. La recolecta de material fósil se llevó a cabo con ayuda de una pica, la cual se utilizó para obtener bloques de sedimento (desde 20 cm<sup>3</sup> hasta 40 cm<sup>3</sup>), posteriormente estos bloques se separaron en su parte laminar, con ayuda de una espátula. Entre las laminaciones se encontraron los goodeidos fósiles, además de hojas, insectos, ranas, etc.
3. Cada ejemplar se preparó para su posterior traslado a la colección paleontológica de la FES Zaragoza. Se utilizó papel para envolver los bloques de sedimento con fósiles y cajas donde se colocaron.
4. Se llevó a cabo la limpieza y conservación del material recolectado. La limpieza tuvo como fin eliminar todo o el mayor sedimento posible que cubría estructuras del pez fósil, esto se hizo con ayuda de un microscopio óptico y un alfiler entomológico. A los ejemplares más frágiles se les aplicó el consolidante acetato de celulosa diluido al 2% con acetona y se les hizo una base de yeso.
5. Tomando en cuenta los ejemplares más completos se realizaron las siguientes observaciones: Forma del complejo hipúrico, porcentaje del orificio presente en la placa hipúrica (para estas dos características se puede observar la Fig. 5), presencia de un primer radios rudimentario en la aleta anal, tamaño de los primeros radios de la misma aleta respecto a los restantes, posición con respecto a la primera vértebra caudal de los radiales proximales de la aleta anal (Fig. 2), descripción del acomodo y número de los elementos (radiales proximales, medios y distales) que componen la suspensión de las aletas anal y dorsal. Aunado a esto se tomó la longitud del hocico hasta la parte más distal de la aleta caudal (long. total) y/o la longitud del hocico hasta la placa hipúrica. Las mediciones se hicieron con ayuda de un vernier y un microscopio óptico.
6. Los peces seleccionados para este trabajo se ubicaron en la columna estratigráfica de Sancturum, para determinar las posibles variaciones anatómicas que pudieron haber ocurrido o no a través del tiempo.

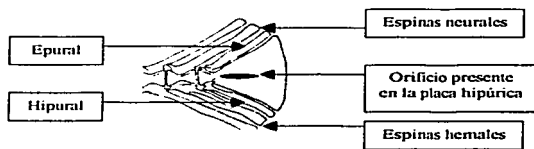


Fig. 5. Aleta caudal de un goodeido (Parenti, 1981).

## RESULTADOS

Con la descripción anatómica que se hizo en estos goodeidos (32 ejemplares), se logró en primer término, diferenciar dos grupos que indistintamente hemos llamado A y B, estos se diferencian, por lo siguiente: forma de los dientes de la serie interna y externa, el número de radios en la aleta anal y dorsal, por el tamaño de los primeros seis radios acortados (cuadro 2), tamaño (longitud total y/o longitud del hocico hasta la placa hipúrica), y por el acomodo de los radiales proximales de la aleta anal en relación a las espinas hemales y vértebras.

Cuadro 2. Variables de los peces procedentes de Sanctorum, divididas en dos grupos. Se muestran los valores encontrados y entre paréntesis la frecuencia.

	Vértebras	Dientes (Fig. 6 y 7)		Radios en aleta anal	Radios acortados (gonopodio)		Radios en aleta dorsal
		Serie externa	Serie interna		Número	% Acortado	
Macho	33-35: 33(1),	Bifidos	Bifidos	18-21: 18(3), 19(7), 20(3),	6	50-65	12-15: 12(3), 13(5), 14(3),
Grupo A	34(6), 35(8)	truncados	truncados	21(2)			15(3)
Hembra	33-36: 33(2),	Bifidos	Bifidos	18-21: 18(2), 19(5), 20(0),	0	0	12-15: 12(3), 13(4), 14(1),
Grupo A	34(2), 35(1)	truncados	truncados	21(1)			15(0)
Grupo B	33-34: 33(3), 34(2)	Bifidos con puntas cónicas	Cónicos	16-17: 16(5), 17(3)	6	20-35	12-14: 12(1), 13(4), 14(3)

Nota: En algunos ejemplares no fue posible observar los caracteres mencionados en el cuadro, por lo cual las frecuencias no coinciden con el número total de ejemplares, del grupo A son 24, mientras que del B son 8.

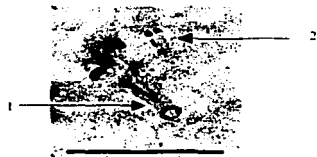


Fig. 6. Dientes del grupo A (ejemplar 980); 1. Dientes de la serie externa bifidos con bordes truncados; 2. Dientes de la serie interna bifidos con bordes truncados. La barra negra indica 0,5 mm



Fig. 7. Dientes del grupo B (ejemplar 1436); 1. Dientes de la serie externa bifidos con bordes cónicos; 2. Dientes de la serie interna cónicos. La barra negra indica 1 mm.

### Grupo A

Tomando en cuenta las diferencias antes mencionadas, se describirá a continuación lo relacionado a los 24 ejemplares de grupo A (Fig. 8).



Fig. 8. Pez fósil del grupo A (ejemplar 430).

Los fósiles presentan de 33 a 35 vértebras, el número más frecuente es 34 y 35 elementos, con una frecuencia de ocho y nueve respectivamente. El número de vértebras abdominales varía de 13 a 16, con solo una precaudal, y de 17 a 19 vértebras caudales, además de una terminal o de la placa hipúrica.

La longitud del hocico hasta la placa hipúrica de este grupo no rebasa los 42.00 mm, y la longitud total está entre los 37.0 y 48.6 mm. Presentan los dientes de la serie interna y externa bifidos curvados hacia atrás y con bordes truncados.

#### **Aleta anal**

La aleta anal presenta de 18 a 21 radios, tanto en las hembras como en los machos (cuadros 2 y 3). En este conteo se tomó en cuenta el radio rudimentario, este es de mayor longitud en las hembras que en los machos.

Los machos presentan los primeros seis radios acortados (gonopodio), los primeros cinco radios son casi de la misma longitud, no presentan ramificación y en su extremo apical se encuentran muy juntos y curvados hacia la parte posterior (forma de media luna) además están separados del resto de los radios, a diferencia del sexto radio, que es un poco más grande, y en ocasiones no se encuentra curvado hacia adelante del pez y se presenta (en algunos ejemplares) ramificado, este último radio en algunos casos está separado del resto de los radios acortados (Fig. 9A). El gonopodio mide cerca de la mitad de la longitud de la aleta.



A



B

Fig. 9. A. Gonopodio reducido entre un 50 y un 65% la longitud total de la aleta anal. B. Gonopodio reducido solo en un 20 a 35 % la longitud total de la aleta anal. La barra negra indica 3 mm.

Las hembras no presentan la condición antes descrita, los radios, desde el primero hasta el último presentan casi la misma longitud.

Cuadro 3. Variables de los peces procedentes de Sanctuorum, los ejemplares están divididos por grupos

Num. de catálogo	Sexo M=macho H=hembra	Aleta Anal					Aleta Dorsal			Long en mm		
		Radiales proximales en contacto con la hemal	Vértebra caudal donde comienza la suspensión	Vértebra caudales que abarca la suspensión	Radiales	Dientes	Radiales	Vértebra caudal donde comienza la suspensión	Vértebra caudales que abarca la suspensión	Long. Total	Long. del hocico hasta la placa hipúrica	Porcentaje del orificio caudal
430	M	5,79,11,13	1	8	19	1	13	0,5	11	43,3	37,3	0
101 <sup>?</sup>	H	2,5,9,11,14,16	2	8	18	1	13	3	8,5	-	30,5	35
743	H	4,6,11,13,18	1	7,5	18	1	13	1,5	8,5	-	39,7	43
1136	M	5,7,9	1,5	8	18	1	12	1	9	37,6	32,6	43
203	H	4,6,12	1	8	-	-	12	2	8	-	36,9	35
41,7 <sup>?</sup>	M	6,9,10	1	8	18	-	12	2	9	-	24,9	-
980	M	5,7,9,14,15	1	8	19	1	15	1,5	9,5	-	34,8	37
1163	M	3,7,9,10,13,14	2	9,5	19	-	14	2	10	-	-	-
1351	M	4,6,8,10,13,17,19	1	8,5	19	1	14	1	10	-	29,2	-
1336	M	4,5,7,9,11	1	-	19	-	14	2	10	-	35>40	-
963	M	4,6,8,11,16	1	9	19	1	13	2	9,5	-	26,0	-
1091	H	3,7,13,15,16,18	2	9	19	1	12	2	11	-	38>42	-
1417 <sup>?</sup>	H	3,4,7,9,11,14	1,5	7,5	19	1	13	2	8	-	40,7	30
1125	M	3,7,9,12	1	9	19	1	-	2	9	-	-	50
227	H	3,6,8,10,16	1,5	8,5	19	1	12	2	9	-	40,7	-
396	H	5,7,9,11,12,15,18	1	8	19	1	-	1	8,5	48,0	41,0	46
1280	M	4,7,9,11	1	8	19	1	12	1,5	10	48,6	41,3	-
1169	H	6,8,10,12,14,16,18	0,5	-	19	1	12	-	7	-	42,5	50
1238	M	5,7,9,11	2	9,5	20	1	13	2	10,5	43,8	36,6	-
1129	M	2,4,7,9,11,14,17,19	2	10	20	1	13	2	9,5	-	26>31	45
1355	M	4,5,9,11,14,17	1	9,5	20	-	15	-	11	-	38>40	-
1036	M	3,5,6,8,10,11,14	2	10	21	1	13	2,5	9,5	-	30,9	50
1080	H	7,12,14,15,18,19	2	8,5	21	-	14	2	8,5	-	33>38	35
839	M	3,4,8,9,13,17,18	1,5	9,5	21	1	15	2	11	-	36,2	-
960	M	7,13	2	7,5	17	-	14	1,5	8,5	-	35>45	-
967	M	6,8,10,12	1	7,5	17	2	14	2,5	7,5	-	31,3	>50
1432	M	5,6	1	8,5	17	2	12	2	8,5	45	38,7	-
0 <sup>1</sup>	?	8	2	-	16	2	12	-	-	-	-	-
1444	?	8,12	2	8	16	2	13	2	7	-	41,3	-
1420	?	9	1,5	6,5	16	-	13	3	7,5	-	35>30	-
529	M	-	-	8,5	16	2	13	-	8,5	-	39,5	-
1436	?	5,8	2	7,5	16	2	14	3	8	-	77,2	-

<sup>1</sup> No se tiene el número correcto de catálogo de estos ejemplares, por eso se utilizan los signos de interrogación.

<sup>2</sup> No se tiene la certeza de su sexo.

Nota: Los ejemplares con letra cursiva pertenecen al grupo A y los que presentan letra negrita pertenecen al grupo B.

En estos ejemplares los cuatro primeros radiales medios se encuentran ausentes, del radial número cinco al penúltimo siempre están presentes, de aquí en adelante los radiales medio y distales se encuentran a lo largo de toda la aleta, excepto en el caso del último radio; este radio en algunas ocasiones se encontraba solo con un radial proximal el cual presentaba un ensanchamiento en su parte basal en forma de disco, posiblemente este estado sea la unión del radial medio y distal, en otros casos el último radio definitivamente no presentaba ningún tipo de soporte (ausencia de radiales proximal, medio y distal). El número de radios de la aleta anal y el número de radiales se encuentran en relación 1:1, excepto en el caso del último radio que en 20 ejemplares carecía de radiales. El número de radiales varía de 17 a 20, siendo el más frecuente 18 con un 36.36%.

La parte anterior de la suspensión anal comienza entre la última vértebra precaudal y la primera vértebra caudal, aunque en algunos fósiles (1168, 1091, 1238, 1129, 1086 y 1090) incluso la suspensión comienza hasta la segunda vértebra caudal, del número total de vértebras, aproximadamente las que se encuentran relacionadas con la suspensión de la aleta anal son de ocho a 10. La suspensión de la aleta anal termina hasta la vértebra caudal número ocho, nueve y 10.

Los elementos óseos no presentan diferencia en número entre sexos. Los radiales proximales tienen diferente acomodo en las hembras y en los machos; en los machos los primeros cinco o seis están muy separados en la parte del ápice y en su parte basal se encuentran muy juntos, dando una apariencia como de abanico (Fig. 10), en las hembras por el contrario el acomodo de estos radiales es diferente, los primeros cinco o seis se encuentran muy inclinados, dirigidos hacia la parte anterior (Fig. 11), y están muy juntos en toda su longitud (forman un grupo característico), este acomodo es independiente del tamaño de los ejemplares. El primer proximal es más pequeño que los cuatro subsiguientes y está ensanchado en su parte media y es delgado en su parte apical. Los proximales más grandes están entre el dos y el cinco tanto en las hembras como en los machos. Los radiales subsiguientes van disminuyendo en tamaño progresivamente y presentan una separación mayor y uniforme además de que son más delgados.

En las hembras la separación entre la base de la aleta anal y la columna vertebral es menor, de la misma forma esta separación es casi la misma a lo largo de toda la base de la aleta anal (Fig. 11). Los últimos radios en su parte basal casi entran, y en algunos casos están en contacto con las espinas hemales, esta condición no se observa en los machos. En las hembras el número de radiales proximales que entran en contacto (de seis a 12) con las espinas hemales es mayor (cuadro 3), esto no sucede en los machos (de tres a ocho radiales proximales en contacto con hemales) (Fig. 10).

El primer radial proximal que entra en contacto con las espinas hemales en los machos va del tercero al sexto, siendo el tercero, cuarto y quinto los más repetidos (cuatro, cinco y cuatro respectivamente) (cuadro 3). El último radial proximal que entra en contacto con una espina hemal es del 9 al 19, los más frecuentes son 11 (tres ejemplares), 14 (dos ejemplares) y 19 (dos ejemplares).



Fig. 10. Aleta anal de los machos tipo A (ejemplar 1336). 1. Primeros radiales proximales en forma de abanico; 2. Primeros 6 radios acortados; 3. Base de los últimos radios no en contacto con hemales. La barra negra indica 3 mm.



Fig. 11. Aleta anal de las hembras tipo A (ejemplar 1469). 1. Primeros radiales proximales muy inclinados; 2. Primeros radios no acortados; 3. Base de los últimos radios en contacto con hemales. La barra negra indica 3 mm.

El primer radial proximal que entra en contacto con las espinas hemales en las hembras va del segundo al séptimo, siendo, el tercero y cuarto los más repetidos (tres y dos ejemplares respectivamente) (cuadro 3). El último radial proximal que entra en contacto con una espina hemal es del 12 al 19, los más frecuentes son 16 (dos ejemplares) y 18 (cuatro ejemplares) (cuadro 3).

### **Aleta dorsal**

Los elementos óseos de esta aleta no presentan diferencia en número ni forma en las hembras y en los machos (Fig. 12). Presenta de 12 a 15 radios, siendo el más frecuente 14 (cinco machos y cuatro hembras) (cuadro 2). La suspensión comienza entre la 1.5 y segunda vértebra caudal, y abarca un total de ocho a 11 vértebras caudales (cuadro 3).



Fig. 12. Aleta dorsal ejemplar 1280. La barra negra indica 3 mm.

El primero y el último radio de esta aleta no presentan bifurcación, pero sí segmentación, el resto de los radios presenta ambos estados. Todos los radios (excepto el último) tiene los tres elementos óseos característicos de la suspensión (radial proximal, medio y distal). En algunos ejemplares el último radio no presenta soporte, otros presentan sólo el radial proximal.

### **Aleta caudal**

El soporte de la aleta caudal presenta los elementos óseos característicos de esta familia. Esta presenta los hipurales dos, tres, cuatro y cinco fusionados en una placa. Además se presenta el primer hipural, articulado a la parte ventral de la vértebra terminal y un epural, este último se encuentra articulado a la parte dorsal de la misma vértebra. Estas dos últimas estructuras óseas presenta una forma laminar y alargada (Fig. 5).

El orificio presente en la placa hipúrica en este taxón no es muy pronunciado, siendo menor del 50%, incluso hay un ejemplar que ya no presenta este orificio.



## Grupo B

Tomando en cuenta las diferencias antes mencionadas, se describirá a continuación lo relacionado al grupo B (Fig. 13). A este grupo pertenecen 8 ejemplares, lo que equivale a un 25% del total de la muestra.

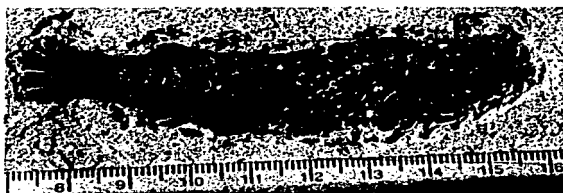


Fig. 13. Pez fósil del grupo B (ejemplar 1436).

Los fósiles presentan de 33 a 34 vértebras, con una frecuencia de dos para ambos. El número de vértebras abdominales varía de 14 a 16, con solo una precaudal, y de 16 a 17 vértebras caudales, además de una terminal o de la placa hipúrica.

La longitud del hocico hasta la placa hipúrica de este grupo está entre 75 y 80 mm, y la longitud total está entre los 90 y 100 mm. Presentan los dientes de la serie interna bifidos curvados hacia atrás y con bordes como puntas de lanza, mientras que los de la serie interna son cónicos (Fig. 7).

### Aleta anal

La aleta anal presenta de 16 a 17 radios, en todos los ejemplares (cuadro 2 y 3). En este conteo se tomó en cuenta el radio rudimentario, este es de mayor longitud que en los ejemplares del grupo A.

Los machos presentan los primeros seis radios acortados (gonopodio), y son casi de la misma longitud, algunos de ellos presentan ramificación y en su extremo apical no se encuentran muy juntos, ni curvados hacia atrás ni están muy separados del resto de la aleta en su parte media y apical (Fig. 9B). Estos primeros radios están poco acortados, cerca de  $\frac{1}{4}$  partes la longitud de la aleta.

En estos ejemplares los cinco primeros radiales medios se encuentran ausentes, del radial número seis al penúltimo siempre están presentes. Los radiales distales se encuentran a lo largo de toda la aleta, excepto en el último radio, este radio en algunos ejemplares se encontraba solo con un radial proximal el cual presentaba un ensanchamiento en su parte

basal en forma de disco, posiblemente este ensanchamiento sea la unión del radial medio y distal, en otros casos el último radio definitivamente no presentaba ningún tipo de soporte (ausencia de los radiales proximal, medio y distal).

El número de radios de la aleta anal y el número de radiales se encuentran en relación 1:1, excepto en el caso del último radio que en cuatro ejemplares carecía de radiales. El número de radiales varía de 15 a 17, siendo el más frecuente 16 con un 70%. Esta condición también la presenta *Goodea luitpoldi*.

La parte anterior de la suspensión anal comienza entre la última vértebra precaudal y la primera vértebra caudal, aunque en algunos fósiles (144 y 1436) incluso la suspensión comienza hasta la segunda vértebra caudal, del número total de vértebras, aproximadamente las que se encuentran relacionadas con la suspensión de la aleta anal son de 6.5 a 7.5. La suspensión de la aleta anal termina hasta la vértebra caudal número 6.5 y 7.5. La parte apical de la primer espina hemal se encuentra en forma de gancho.

Los radiales tienen un acomodo similar en todos los ejemplares; los cinco o seis primeros radiales proximales están muy separados en la parte del ápice y en su parte basal se encuentran muy juntos, dando una apariencia como de abanico, esta característica resulta más accentuada en algunos ejemplares que en otros, este acomodo es independiente del tamaño de los ejemplares. Los radiales subsecuentes van disminuyendo en tamaño progresivamente y presentan una separación mayor y uniforme además de que son más delgados. El primer proximal es más pequeño que los cuatro subsecuentes y está ensanchado en su parte media y delgado en su parte apical. Los proximales más grandes están entre el dos y el cinco (Fig. 14).



Fig. 14. Aleta anal de una hembra del grupo B (ejemplar 1420). 1. Primera espina hemal; 2. Mayor distancia entre los radiales proximales y las espinas hemales; 3. Radiales proximales en forma de abanico y 4. radiales no acortados. La barra negra indica 5 mm.

En algunos ejemplares el número de radiales proximales que entran en contacto (de cinco a ocho) con las espinas hemales es mayor (cuadro 3), esto se debe principalmente a que el espacio que hay entre la parte distal de las espinas hemales y la base de la aleta anal es menor. Existe el mismo espacio a lo largo de la base de la aleta anal y el ápice de las espinas hemales. Otros ejemplares presentan de cero a dos radiales en contacto con hemales, esto se debe a que la separación entre la parte distal de las espinas hemales y la base de la aleta es mayor. El número de radiales proximales que entran en contacto con las espinas hemales es independiente del tamaño, se tienen ejemplares de menos de 40 mm que solo tienen dos o incluso ningún radial proximal en contacto con hemales, lo mismo sucede en ejemplares de más de 70 mm. La separación es casi la misma a lo largo de toda la base de la aleta anal. Los últimos radios en su parte basal no entran en contacto con las espinas hemales, la inclinación de la aleta no es muy marcada respecto a la columna vertebral.

El primer radial proximal que entra en contacto con las espinas hemales va del cero al octavo, siendo el cinco y ocho los más repetidos (dos y dos respectivamente) (cuadro 3). El último radial proximal que entra en contacto con una espina hemal es del 9 al 12, los más frecuentes son ocho y 12 (dos ejemplares en ambos casos).

#### **Aleta dorsal**

La aleta dorsal presenta de 12 a 14 radios, siendo el más frecuente 13 y 14 (3 ejemplares para ambos casos) (cuadro 2). La suspensión comienza entre la 1.5 y tercera vértebra caudal, y abarca un total de 7 a 8.5 vértebras caudales (cuadro 3), siendo 8.5 el más frecuente (tres ejemplares).

El primero y el último radio de esta aleta no presentan bifurcación, pero sí segmentación, el resto de los radios presenta ambos estados. Todos los radios (excepto el último) tiene los tres elementos óseos característicos de la suspensión (radial proximal, medio y distal). En algunos ejemplares el último radio no presenta soporte, otros presentan sólo el radial proximal.

#### **Aleta caudal**

El soporte de la aleta caudal presenta los elementos óseos característicos de esta familia. Esta presenta los hipurales dos, tres, cuatro y cinco fusionados en una placa. Además se presenta el primer hipural, articulado a la parte ventral de la vértebra terminal y un epural, este último se encuentra articulado a la parte dorsal de la misma vértebra. Estas dos últimas estructuras óseas presenta una forma laminar y alargada (Fig. 5).

El orificio presente en la placa hipúrica en este taxón es muy pronunciado, siendo incluso hasta del 90%.

Se llevo a cabo la descripción detallada de los horizontes de la columna litológica (cuadro 4) donde se recolectaron los peces, las laminaciones (0.5 a 1.0 mm de espesor) indica que era un cuerpo de baja energía, mientras que la mayor cantidad de esta se encuentra representada en la base de la columna por gran número de conglomerados y arenisca.

Cuadro 4. Descripción detallada de los horizontes de la columna en la zona muestreada y ubicación de cada fósil estudiado.

Ancho (cm)	Distancia Acumulada (cm)		Ejemplares
10		Ceniza gris no cementada. Laminaciones, blancas, con ondas de carga. 1 mm de ancho	203, 980, 1280, 277
16	26	Yeso, no uniforme lateralmente	
6	32		
27	59	Laminaciones	41, 2 <sup>31</sup> , 430, 960, 963, 1082 <sup>21</sup> , 1355, 1356, 1381
5	64	Material más grueso	
9.5	73.5	Laminaciones	1336, 743, 1432, 1420
11.5	85	Arenisca color claro	859, 1135.
8	93	Clastos (1mm de diámetro) con Planorbella	
13	106	Láminas delgadas, pero compactadas	1444, 967, 396, 1469
3	109	Cristales de yeso rojizos	
2	111	Yeso rosado	
6	117	Arenisca	1168
2	119	Cristales de yeso	
13	132	Areniscas	0 <sup>1</sup> , 1086
5.5	137.5	Laminaciones poco notorias	1129
5	142.5	Materia cementada	
6	148.5	Clastos con más Planorbella	1090, 1091
5	153.5	Yeso	
15	168.5	Laminaciones	
17	185.5	Arenisca amarilla en seco	
15	200.5	Laminaciones de 0.5 mm	529
8	208.5	Arenisca compactada	
35	243.5	Laminaciones	
8	251.5	Areniscas	
13	264.5	Laminaciones	1238
8	272.5	Arenisca más fina	
15	287.5	Con restos vegetales	
12	299.5	Con restos vegetales	
45	344.5	Arenisca compactada	
32	376.5	Laminaciones	
7	383.5	Areniscas	
35	418.5	Con restos vegetales	
40	458.5	Areniscas	
12	470.5	Laminaciones	
4	472.5	Oxidación	
2	474.5	Areniscas	
2	478.5	Laminaciones	
2	480.5	Areniscas	
8	488.5	Laminaciones	1436
20	508.5	Arena	
10	518.5	Laminaciones	1437

<sup>1</sup> No se tiene el número correcto de catálogo de estos ejemplares, por eso se utilizan los signos de interrogación.

Nota: Los ejemplares con letra cursiva pertenecen al grupo A y los que presentan letra negrita pertenecen al grupo B.

## ANÁLISIS DE RESULTADOS

La preservación de los ejemplares es buena (completos, articulados, etc.). La preservación está determinada por los siguientes factores: la escasa existencia de depredadores, la temperatura, el tipo de sedimento, la energía del cuerpo agua. El tamaño es una variable que no influye en la preservación, ya que se tienen ejemplares bien conservados de tallas muy diferentes (cuadro 3). No se tiene ninguna evidencia de que hayan ocurrido muertes masivas de peces, los decesos en masa indican eventos catastróficos.

La cantidad de depredadores influye en el número y estado de los fósiles, debido a que, si existe un número elevado de ellos se encontrarán muchos cuerpos desarticulados o incompletos, lo cual no sucede en los ejemplares recolectados. El que los fósiles no estén completos se debe principalmente a la falta de cautela al momento de la recolección o al llevar a cabo la limpieza.

La temperatura es otra variable que influye en la preservación y fosilización de los peces. Se han hecho estudios respecto a la temperatura y se ha demostrado que cuando ésta aumenta por arriba de los 16 °C en el agua o ambiente, el cuerpo de los peces muertos sube a la superficie, haciendo de éste presa fácil de la descomposición; cuando la temperatura es menor a los 16 °C el cuerpo de los peces muertos permanece en el fondo lo cual contribuye al proceso de fosilización (Elder y Smith, 1988). Estudios basados en fisonomía foliar indican que la temperatura media anual del ambiente cercana al paleolago era de 16.7 °C, la temperatura de los tres meses más cálidos era de 26.4 °C (estación en la que posiblemente se formaron los horizontes de yeso), estos y otros parámetros indican que se trataba de un clima templado subhúmedo dominado principalmente por *Quercus* sp. (Aguilar Arellano y Ortiz Martínez, 2000). Actualmente la zona donde existió el paleolago es una selva baja propia de climas cálidos con lluvias en verano.

El cuerpo de agua era de baja energía por lo menos en los horizontes donde hay gran cantidad de lutitas y laminaciones (de 0.5 a 1.0 mm de espesor), en las cuales la cantidad de fósiles es mayor. La mayor cantidad de energía está representada en la base de la columna por gran número de conglomerados (poca posibilidad de fosilización).

En el paleolago de Amatitán, Jalisco se ha podido determinar su periodo de vida por medio de varvas, estas son laminas claras y oscuras intercaladas a lo largo de una columna, un par de ellas se depositan a lo largo de un año, las claras son más gruesas y se depositan al final de la primavera, el verano y el inicio del otoño, mientras que las oscuras lo hacen al final del otoño, invierno y principios de la primavera. En un principio se creía que las laminaciones presentes en la zona muestreada (cuadro 4) eran varvas anuales como las descritas anteriormente y se le había asignado al paleolago un periodo de duración de cerca de 500 años, esto fue erróneo ya que las laminaciones no resultaron ser varvas (Velasco-de León, 2003; comunicación personal).

La vida del paleolago es muy importante para este estudio, ya que uno de los objetivos era determinar las variaciones anatómicas a través del tiempo. Como se observa en los cuadros dos y tres la poca variación de los caracteres, principalmente radios de las aletas anal y dorsal, indica que los cambios anatómicos a través del tiempo (cada fósil estudiado se

colocó en la columna estratigráfica) no son marcados o no existieron en los peces durante la vida del paleólogo. Se han hecho estudios acerca del desplazamiento en el número de radios y espinas de las aletas anal y dorsal a lo largo del tiempo en peces de una misma localidad y especie (Guzmán *et al.*, 1998).

El cuadro cuatro muestra como los dos tipos de peces coexistieron durante la vida del paleólogo. Un estudio hecho como este, capa por capa de las poblaciones fósiles brindan teóricamente las mejores condiciones posibles en la paleontología.

Una característica importante, para la ubicación de los peces en estudio dentro de la familia Goodeidae (además de los radios acortados de los machos) es la ausencia de los cuatro primeros radiales medios, los cuales, aparentemente se encuentran fusionados a la base de los radiales proximales (Parenti, 1981), esta característica la presentan los peces en estudio.

Del total de ejemplares recolectados (300) se seleccionaron sólo 32 (24 del grupo A y 8 del grupo B), ya que eran los más completos y los que ayudaban a observar los caracteres necesarios para este estudio. Estudios previos acerca de la suspensión de la aleta anal utilizan como mínimo seis ejemplares (Acosta Hernández, 1990).

Con la descripción anatómica que se hizo en estos peces se logró en primer término diferenciar dos grupos (A y B), del primer grupo se logró diferenciar tanto el macho como la hembra, ya que estos presentan diferencias (ya descritas) en la anatomía de la aleta anal. En cuanto al segundo grupo no se logró diferenciar entre machos y hembras en un 100%, ya que el acomodo de los radiales proximales es muy similar (forma de abanico) en todos los ejemplares de este grupo, en *Goodea luitpoldi* se presenta esta misma condición y solo se observa dimorfismo sexual en esta estructura en ejemplares de talla grande (80.3 a 87.7 mm); posiblemente los ejemplares más grandes se traten de hembras (ejemplar 1420 y 1436), ya que se sabe que éstos son de mayor talla que los machos. Existe otro ejemplar que posiblemente se trate de una hembra (967), pero este es de menor tamaño que los dos peces antes mencionados. Por otro lado la preservación del grupo B, sobre todo a nivel de los radios de la aleta anal, hace difícil la observación de la característica importante para ubicar a machos y hembras (primeros seis radios acortados).

Los fósiles del grupo B presentan de 33 a 34 vértebras, no se puede asegurar que posean o no más vértebras, debido a que el número de ejemplares estudiados es pequeño (solo ocho) aunado a esto, algunos de ellos no están completos o no se logró distinguir perfectamente el número de elementos vertebrales, mientras que el grupo A presenta de 33 a 35 elementos. *Ameia splendens* presenta de 35 a 38 vértebras, *Goodea luitpoldi* posee de 40 a 41, *Characodon lateralis* presenta de 32 a 35 vértebras, mientras que el género *Xenotoca* (tres especies) posee de 29 a 38 elementos. El goodeido fósil *Tapatia occidentalis* posee de 26 a 30 vértebras.

La aleta anal en el grupo B se encuentra en una posición más posterior que la dorsal, lo cual no sucede en los ejemplares del grupo A, ya que tanto la aleta anal como la dorsal están casi a la misma altura en el cuerpo; ambas aletas son más pequeñas en el grupo B en relación a la talla del cuerpo que las del grupo A (radios más grandes en este último grupo). De igual forma los radiales proximales son más pequeños y más delgados que los del

29  
TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

COSTA RICA  
DE LA UNIVERSIDAD

grupo A. La separación que hay entre la suspensión de las aletas anal y dorsal en relación a la columna vertebral es mayor en los ejemplares del grupo B, en el grupo anterior inclusive la base de los radios de la aleta dorsal está en contacto con las espinas neurales.

La longitud del hocico hasta la placa hipúrica del grupo A no rebasa los 42.00 mm, y la longitud total no sobrepasa los 50 mm, en comparación a los peces del grupo B (la longitud del hocico hasta la placa hipúrica de este grupo está entre 75 y 80 mm, y la longitud total está entre los 90 y 100 mm), estos últimos son más grandes. La gran mayoría de los goodeidos no rebasan los 100 mm de longitud total excepto dos géneros (*Goodea* y *Allophorus*) que alcanzan longitudes totales de hasta 200 mm. *Tapatia occidentalis* es un goodeido fósil de entre 20 y 30 mm. Los ejemplares del grupo B tiene el cuerpo más robusto, principalmente está ensanchado en su parte torácica, mientras que los miembros del grupo A poseen el cuerpo más delgado.

Todos los fósiles tienen dientes bifidos en la mandíbula (serie externa). Álvarez (1970), menciona solo para la familia Goodeidae este tipo de dientes (en la serie externa o interna) al igual que los cónicos; para la familia Cyprinodontidae se mencionan solo dientes cónicos y tricúspides, estos últimos colocados solo en la mandíbula (serie externa). Parenti (1981), al igual que Álvarez (1970) hace mención de los dientes bifidos solo para la familia Goodeidae, y para otros géneros, que no pertenecen a ella, tales como *Profundulus*, *Fundulus*, *Lucania*, *Garmanella*, *Rivulus*, *Cyprinodon*, *Jordanella*, *Cualac* y *Floridichthys*, mencionan la existencia de dientes solo tricúspides en las mandíbulas (serie externa).

Los peces descritos en primer término presentan los dientes de la serie interna y externa bifidos curvados hacia atrás y con bordes claramente truncados, los otros presentan los dientes de la serie interna bifidos y curvados hacia atrás y con bordes como puntas de lanza y los de la serie interna son cónicos. La gran mayoría de las especies de goodeidos presentan en la serie interna dientes cónicos (entre ellos el género *Goodea*, cuadro 5). Las especies siguientes presentan en la serie interna dientes bifidos: *Ameca splendens* (posee de 15 a 16 radios en la aleta anal), *Atenobius toweri* (presenta siete radios acortados), *Ilyodon fuscidens*, *I. xantusi* e *I. whitei*. *Girardinichthys* sp. posee dientes cónicos o ligeramente bifurcados en la serie externa, mientras que los de la interna son cónicos. *G. viviparus* es característica del Valle de México, aunque por el canal del desagüe ha pasado a la cuenca alta del Pánuco, en el Río Tula. La forma de los dientes, en parte, determina la dieta, generalmente los que poseen dientes cónicos son carnívoros (*Allophorus*), los que presentan dientes bifidos por lo regular son herbívoros (*Ameca*), y omnívoros con dientes tanto bifidos como cónicos (*Xenotoca*, etc).

El género *Ilyodon* presenta de 15 a 17 radios en la aleta dorsal, los radiales proximales de la aleta anal nunca entran en contacto con las espinas hemales, esta última condición se observa tanto en machos como en hembras. En los ejemplares del grupo A el número de radiales proximales que entran en contacto con las espinas hemales es de uno a ocho en los machos, y de seis a 12 en las hembras, y en los fósiles del grupo B este número va de 0 (un solo caso) hasta cinco.

Cuadro 5. Especies de goodeidos, y su respectivo número de radios en la aleta anal y dorsal, así como el tipo de dientes.

Género y especie	Presentes en el Pánuco, Valle de México, en la zona de estudio	Radios en aleta anal	Radios en aleta dorsal	R. acortados	Dientes	
					Serie externa	Serie interna
<i>Allodonthichthys hubbsi</i>	No		14-16	6		
<i>A. tamazulacae</i>	No	15	15	6		
<i>A. zomistius</i>	No	16	13-16	6		
<i>A. polylopius</i>	No		13-15	6		
<i>Allophorus robustus</i>	No	14-16	12-14	6	Cónicos	Cónicos
<i>Allotoca digesi</i>	No	11-13	14-16	6	Cónicos	Cónicos
<i>A. maculata</i>	No			6	Cónicos	Cónicos
<i>A. regularis</i>	No	12-13	13-15	6	Cónicos	Cónicos
<i>Ameletta splendens</i>	No	15-16	13-14	6	Bífidos	Bífidos
<i>Ataenobolus toweri</i>	Si		9-11	7	Bífidos	Bífidos
<i>Characodon lateralis</i> hembras	No	12-14	10-12	6	Cónicos o bífidos	Cónicos
<i>C. lateralis</i> machos	No	13-16	11-13	6	Cónicos o bífidos	Cónicos
<i>Chapaltichthys encaustus</i>	No		14-17	6	Bífidos	Cónicos
<i>C. pardalis</i>	No		15-17	6	Bífidos	Cónicos
<i>C. peraticus</i>	No			6	Bífidos	Cónicos
<i>Girardinichthys multiradiatus</i> hembras	No	26-34	27-28	6	Cónicos y bífidos	Cónicos
<i>G. multiradiatus</i> machos	No	26-34	30-32	6	Cónicos y bífidos	Cónicos
<i>G. viviparus</i> hembras	Si	18-30	17-21	6	Cónicos y bífidos	Cónicos
<i>G. viviparus</i> machos	Si	18-30	21-25	6	Cónicos y bífidos	Cónicos
<i>Goodea atypicus</i>	Si	14-15	12-14	6	Bífidos	Cónicos
<i>G. goodei</i>	No	14-16	12-14	6	Bífidos	Cónicos
<i>G. lutzpoldi</i>	No	16-17	12-15	6	Bífidos	Cónicos
<i>Hubbsina turneri</i>	No	12-14	31-38	6		
<i>Hyodon fuscidens</i>	No	13	15-17	6	Bífidos	Bífidos
<i>I. whitei</i>	No	11-14	15-17	6	Bífidos	Bífidos
<i>I. xantusi</i>	No	11-14	16-17	6	Bífidos	Bífidos
<i>Neophorus diazi</i>	No		12-14	6	Cónicos	Cónicos
<i>N. regularis</i>	No			6	Cónicos	Cónicos
<i>Skiffia bilineata</i>	No	14-16	13-16	6	Bífidos	Cónicos
<i>S. franciscaae</i>	No		15-17	6	Bífidos	Cónicos
<i>S. kermac</i>	No	12-14	12-15	6	Bífidos	Cónicos
<i>S. multipunctatus</i>	No		15-18	6	Bífidos	Cónicos
<i>Xenophorus captivus</i>	Si	13-15	12-14	6	Bífidos	Cónicos
<i>Xenopus tiscoti</i>	No	12-15	11-14	6	Bífidos	Cónicos
<i>X. melanostoma</i>	No	13-16	13-17	6	Bífidos	Cónicos
<i>X. variata</i>	Si	15-16	11-15	6	Bífidos	Cónicos
<i>Zoogoneticus quitzeoensis</i>	No	13-15	12-15	6	Cónicos	Cónicos
<i>Zupattia occidentalis</i>	No	16-21	16-21	6	Cónicos	S' dientes
Taxón A	Si	18-21	12-15	6	Bífidos con bordes truncados	Bífidos
Taxón B	Si	16-17	12-14	6	Bífidos con puntas cónicas	Cónicos

Nota: En este cuadro se mencionan 17 géneros y 35 especies de goodeidos, incluyen el fósil *T. occidentalis*.



La aleta dorsal del grupo A presenta de 12 a 15 radios tanto en las hembras como en los machos. *Allodonicichthys polytepsis* presenta el mismo número de radios. *Allophorus robustus*, *Zoogoneticus tequila*, *Skiffia lermac*, *Allotoca maculata*, *Goodea gracilis* y *G. atripinnis* presentan de 12 a 14 radios (Webb, 1998). En los ejemplares de grupo B la aleta dorsal presenta de 12 a 14 radios (uno menos que el grupo anterior), cabe mencionar que *G. atripinnis* está distribuido cerca del área de estudio. *Allophorus robustus* presenta dientes cónicos en la serie externa e interna, al igual que *Allotoca maculata*, *Skiffia lermac* presenta de 12 a 14 radios en la aleta anal. *Tapatia occidentalis* presenta de 16 a 21 radios tanto en la aleta anal como en la dorsal.

La suspensión de la aleta dorsal abarca de 7 a 8.5 vértebras caudales en el grupo B (12 a 14 radios) y en el grupo A (12 a 15 radios) ésta abarca de 8 a 11 vértebras caudales, esto es obvio debido a que los miembros del grupo B tienen un radio menos en esta aleta, además de que es más pequeña en relación al tamaño del cuerpo.

El grupo A presenta de 18 a 21 radios en la aleta anal, tanto en las hembras como en los machos (cuadros 2 y 3), mientras que el número de radios de la misma aleta en el grupo B es de 16 a 17. En este conteo se tomó en cuenta el radio rudimentario, este es de mayor longitud en el segundo grupo, posiblemente en este caso, el radio rudimentario era prominente y visible, como sucede en el género *Goodea*, es decir no se encontraba embebido en la piel; en las hembras del grupo A este radio también es de mayor tamaño (no tanto como en el grupo anterior) en comparación al de los machos. *G. luitpoldi* presenta de 16 a 17 radios.

Ninguna especie de goodeido presenta de 18 a 21 radios en la aleta anal (17 a 20 radiales proximales), la gran mayoría de las especies que hasta la fecha se han descrito tienen entre 11 y 17 radios. El género *Girardinichthys* presenta de 18 a 34 radios tanto en la aleta anal como en la dorsal, este número excede al que tienen los fósiles, los machos de este género poseen más de 28 radiales proximales, mientras que las hembras presentan más de 20. *Skiffia lermac* tiene de 14 a 15 radiales proximales. Por el número de radios de esta aleta se cree que puede ser un taxón extinto. El grupo B posee de 15 a 17 radiales proximales.

La suspensión de la aleta anal en el grupo A abarca de 8 a 10 vértebras caudales y en el B de 6.5 a 7.5, está condición es debida que el grupo A presenta más radios en esta aleta (18 a 21) y a que estos son de mayor tamaño, de igual forma la suspensión de esta aleta en el grupo A termina hasta la vértebra caudal número 8, 9 y 10 a diferencia del grupo B que solo finaliza hasta la vértebra caudal 6.5 y 7.5, esto también indica que la aleta anal es de mayor tamaño en los ejemplares del primer grupo.

Los machos del grupo A presentan los primeros seis radios acortados (gonopodio), los primeros cinco radios son casi de la misma longitud (a excepción del sexto que es un poco más largo), no presentan ramificación y en su extremo apical se encuentran muy juntos y curvados hacia la parte anterior del pez, en forma de media luna además están separados del resto de los radios, mientras que en los miembros del grupo B, algunos radios del gonopodio se encuentran ramificados, no están juntos en su extremo apical ni curvados hacia la parte anterior, esto sugiere que se trata de especies diferentes. El gonopodio mide cerca de la mitad de la longitud de la aleta en los miembros del primer grupo, a diferencia

del gonopodio de los peces del grupo B que mide  $\frac{1}{4}$  partes la longitud total de la aleta anal, los machos del género *Gonodea* presenta esta misma longitud de los radios acortados.

En las hembras del grupo A la inclinación de la aleta anal es mayor que en los machos, ya que los últimos radios en su parte basal casi entran, y en algunos casos están en contacto con las espinas hemales, está condición no se observa en los machos. Ninguna de las hembras de la subfamilia Girardinichthyinae presentan esta última característica, excepto las hembras de *Skiffia bilineata* (esta cuenta con 16 a 19 radiales proximales). En las hembras el número de radiales que entran en contacto con las espinas hemales es mayor (de seis a 12) (cuadro 3), esto se debe principalmente a que el espacio que hay entre la parte distal de las espinas hemales y la base de la aleta anal es muy pobre, por otro lado influye la inclinación de la aleta, la cual no es muy marcada, con respecto a la columna vertebral (la distancia que hay entre la columna vertebral y la base de la aleta anal es muy similar a lo largo de toda la aleta). Lo anterior no sucede en los machos (de tres a ocho radiales en contacto con hemales) ya que en principio la aleta anal está muy inclinada en su parte inicial con respecto a la columna vertebral y la separación entre la parte distal de las espinas hemales y la base de la aleta es mayor. En el género *Hyodon* las espinas hemales nunca entran en contacto con los radiales proximales de la aleta anal excepto en las hembras de *H. xantusi* (entran en contacto los radios tres, cuatro, cinco y 11, es decir sólo cuatro radios están en contacto con las espinas hemales). En los machos de *Girardinichthys viviparus* las espinas hemales y los radiales proximales nunca entran en contacto, según Acosta Hernández (1990) ésta especie es la más evolucionada de la subfamilia Girardinichthyinae ya que cambio el articular radiales proximales con las espinas hemales (anchas y cortas) por unos proximales más anchos. *G. multiradiatus* presenta más de 30 radiales proximales que son delgados y largos, de ellos solo los de la parte media (cuatro radiales proximales) entran en contacto con las espinas hemales.

Todos los ejemplares del grupo B tienen un acomodo similar de sus radiales proximales (forma de abanico), los que entran en contacto con las espinas hemales son de cero a cinco, un número menor que en el grupo A, esto se debe principalmente a que la separación entre la parte distal de las espinas hemales y la base de la aleta es mayor, obedece también a que existe el mismo espacio a lo largo de la base de la aleta anal y el ápice de las espinas hemales, además de que la inclinación de la aleta anal no es muy marcada. El número de radiales proximales que entran en contacto con las espinas hemales es independiente del tamaño, se tienen ejemplares de menos de 40 mm que solo tienen dos o incluso ningún radial en contacto con hemales, lo mismo sucede en ejemplares de más de 70 mm.

El orificio de la aleta caudal es un vestigio de que alguna vez, esta placa estuvo dividida en dos placas triangulares, como lo presentan otras familias del mismo Orden. En los peces del grupo B este orificio es más pronunciado que en el anterior, siendo incluso hasta del 90% de la longitud de la placa hipúrica. En el grupo A el porcentaje del orificio es menor a 50%, incluso hay un ejemplar que ya no presenta este orificio. Lo anterior indica que desde el Plioceno las dos placas triangulares ya estaban unidas en una sola. Una de las tendencias evolutivas en los vertebrados es la disminución en el número de piezas óseas (Acosta Hernández, 1990).

No se observan diferencias importantes en los elementos óseos que forman el complejo hipúrico, siendo constante la forma, el número y disposición de estos elementos, en los 32 ejemplares utilizados en el presente estudio. Tampoco se observan diferencias de esta parte ósea entre los machos y hembras del grupo A.

El resto de los elementos óseos que componen la placa hipúrica en estos fósiles son característicos de todos los goodeidos (Fig. 5).

La poca variación de los caracteres, principalmente radios de las aletas anal y dorsal, así como de la suspensión de la aleta anal, indican que los cambios anatómicos de los peces estudiados, a través del tiempo no son marcados o no existieron en los peces durante la vida del paleólogo. El cuadro 4 muestra como los dos tipos de peces coexistieron durante la vida del cuerpo de agua.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## CONCLUSIONES

1. La aleta dorsal no mostró mucha diferencia en el número de radios (grupo A de 12 a 15 y grupo B de 12 a 14), entre los dos grupos esta poca variación es obvia, ya que la gran mayoría de las especies de esta familia presenta entre 11 y 17 radios en esta aleta.
2. Por el número de radios de la aleta anal (18-21) el grupo A posiblemente se trate de un taxón extinto.
3. Posiblemente el grupo B se trate del género *Goodca*.
4. Los elementos óseos de la aleta caudal, en forma y número no mostraron diferencias entre los dos grupos, ni entre los sexos del grupo A, excepto por que la abertura es menos pronunciada en los ejemplares del primer grupo, incluso algunos ya no presentan este orificio.
5. Los peces presentan gran similitud a lo largo de toda la columna litológica, lo cual indica que los cambios anatómicos durante la vida del paleolago no existieron.
6. La vida del paleolago no se pudo determinar, ni por medio de varvas, ni por medio de dataciones radiométricas, esto último debido a que los vidrios presentes en la localidad de Sanctorum, están muy alterados.
7. La suspensión de la aleta anal nos permitió identificar dos grupos (A y B) de peces presentes en el paleolago, del primero de ellos incluso se ha identificado tanto la hembra como el macho, ya que presentan dimorfismo sexual en el acomodo de los radiales proximales.
8. El acomodo de los radiales proximales de la aleta anal es muy similar en el grupo B y la preservación sobre todo a nivel de la parte radiosa de esta aleta no permitió distinguir entre machos y hembras.
9. Los elementos óseos de la aleta anal, dorsal y caudal que distinguen a esta familia se encontraron en los peces de esta localidad pliocénica del centro de México.

TESIS CON  
FALLA DE ORIGEN

## LITERATURA CITADA

1. Acosta Hernández, O. 1990. Estudio osteológico de la suspensión gonopódica y el complejo hipúrico en la subfamilia Girardinichthyinae (Pisces: Goodeidae). Tesis profesional (Biólogo), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México Distrito Federal, 63 pp.
2. Aguilar Arellano F. J. y E. L. Ortiz Martínez. 2000. Estudio paleoecológico de la flora pliocénica de Santa María Amajac, Hidalgo: inferencia del paleoclima y de la paleocomunidad Tesis profesional (Biólogo), Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México. México, Distrito Federal, 62 pp.
3. Aguilar, F. J. y M. P. Velasco-de León. En prensa. El clima durante el Plioceno en la región de Santa María Amajac, Hidalgo, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México.
4. Álvarez, J. 1970. Peces mexicanos (claves). Secretaría de Industria y Comercio. México, Distrito Federal, 166 pp.
5. Álvarez, J. y J. Arriola-Longoria. 1972. Primer goodeido fósil procedente del Plioceno jaliscoense. Boletín de la Sociedad de Ciencias Naturales de Jalisco, 6:1-6.
6. Barrios Rivera, H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebrado de México. Tesis profesional (Biólogo), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, 474 pp.
7. Becerra Martínez, C. A., A. F. Guzmán y M. P. Velasco de León. 2002. First fossil record of Goodeidae from Hidalgo State, México. Memories of II international symposium on livebearing fishes, Querétaro, Qro., México, 7.
8. Beltrán Romero, F. y P. Luna Gómez. 1994. Estudio geológico de la región de Santa María Amajac, Municipio de Atotonilco el Grande, Estado de Hidalgo. Tesis profesional (Ingeniero Geólogo), Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, 92 pp.
9. Domínguez Solares, H. 1999. Contribución al estudio de los peces de la familia Goodeidae de Michoacán. Tesis profesional (Biólogo) Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Michoacán, México, 194 pp.
10. Elder, R. L. y G. R. Smith. 1988. Fish taphonomy and paleoecology: Geobios, Memoire Special, (8):287-291.
11. Fitzsimons, J. M. 1972. A revision of two genera of goodeid fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from Mexican plateau, Copeia (4):729-757.
12. Guzmán, A. F. 1994. Osteología y variación no geográfica de la suspensión de la aleta anal de *Goodea luitpoldi* (Osteichthyes: Goodeidae). Universidad Ciencia y Tecnología, 3(2):33-40.
13. Guzmán, A. F., W. Stinnesbeck, J. Robles y O. J. Polaco. 1998. El paleólogo de Amatitlán Jalisco; estratigrafía, sedimentología y paleontología de la localidad tipo de *Tupatia occidentalis* (Osteichthyes: Goodeidae). Revista de la Sociedad Mexicana de Paleontología, 8(2):127-134.

14. Hubbs, C. L. y C. L. Turner. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI A revision of the Goodeidae. Museum of zoology, University of Michigan. Ann Arbor University of Michigan press, (42):1-80.
15. Miller, R. R. y J. M. Fitzsimons. 1971. *Ameva splendens*, a new genus and species of goodeid fish from western México, with remarks on the classification of the Goodeidae. *Copeia* (1):1-17.
16. Nelson, J. S. 1994. Fishes of the world. 3ª edición. Editorial John Wiley and Sons. U.S.A. 600 pp.
17. Parenti, L. R. 1981. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Telostei, Atherinomorpha). *Bulletin American Museum Natural History*, 168(4):1-557.
18. Paulo-Maya, J., E. Soto-Galera y M. A. Godínez. 1992. Estudio comparativo de la suspensión gonopódica en 11 especies de la familia Goodeidae. *Memorias del II Congreso Nacional de Ictiología, Oaxtepec, Mor., México*, 27.
19. Salvador Flores, R. 2001. Origen, sedimentología y estratigrafía del palcolago de Amajac, Hidalgo. Tesis profesional (Ingeniero Geólogo). Facultad de ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México, Distrito Federal, 87 pp.
20. Webb, S. A. 1998. A phylogenetic analysis of the Goodeidae (teleostei: cyprinodontiformes). Tesis doctoral (Biólogo), Universidad de Michigan, Michigan U. S. A. 280 pp.