



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Instituto de Geología

ANÁLISIS CUANTITATIVO MULTIVARIADO  
DE LOS PECES ELLIMMICHTHYIFORMES  
DE LA CANTERA TLAYÚA (CRETÁCICO:  
ALBIANO), PUEBLA, MÉXICO

# TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(SISTEMÁTICA)**

P R E S E N T A

MARÍA DEL PILAR MELGAREJO DAMIÁN

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

COMITÉ TUTOR: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS

MÉXICO, D.F.

DICIEMBRE, 2011



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.

Dr. Isidro Ávila Martínez  
Director General de Administración Escolar, UNAM  
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 22 de Septiembre de 2008, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de la alumna **MARÍA DEL PILAR MELGAREJO DAMIÁN** con número de cuenta **96361973** con la tesis titulada **"ANÁLISIS CUANTITATIVO MULTIVARIADO DE LOS PECES ELLIMMICHTHYIFORMES DE LA CANTERA TLAYÚA (CRETÁCICO: ALBIANO), PUEBLA, MÉXICO."**, realizada bajo la dirección del **DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**:

Presidente: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI  
Vocal: DR. VICTOR HUGO REYNOSO ROSALES  
Secretario: DR. JAVIER CABALLERO NIETO  
Suplente: M. EN C. HÉCTOR ESPINOSA PÉREZ  
Suplente: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de diciembre de 2011

*M. del Coro Arizmendi*  
**DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA**  
**COORDINADORA DEL PROGRAMA**

c.c.p. Expediente de la interesada.

# **AGRADECIMIENTOS**

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM.

A los apoyos recibidos:

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, número CVU/Becario 251071/215503.

Proyecto de Investigación PAPIIT “Los peces fósiles de México y sus implicaciones evolutivas, biogeográficas y tafonómicas”, IN06011.

Comité Técnico de Becas del Instituto de Geología, U. N. A. M.

A los miembros de mi Comité Tutor, Dr. Juan José Morrone Lupi y Dra. Marisol Montellano Ballesteros.

Agradezco especialmente a mi Tutor Principal, el Dr. Jesús Alvarado Ortega, por su apoyo, confianza, paciencia y amistad.

Agradezco a mis sinodales M. en C. Héctor Espinosa Pérez, Dr. Javier Caballero Nieto, Dr. Juan José Morrone Lupi, Dra. Marisol Montellano Ballesteros y Dr. Victor Hugo Reynoso Rosales por su tiempo, sus invaluable sugerencias y contribuciones al presente trabajo.

Agradezco a las siguientes instituciones y amables personas que en ellas laboran:

- Museo “María del Carmen Perrilliat”, Instituto de Geología, UNAM: Dra. María del Carmen Perrilliat.
- Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Instituto de Geología, UNAM: Sr. Gerardo Álvarez y M. en C. René Hernández.
- Colección Nacional de Mamíferos, Instituto de Biología, UNAM: Dr. Fernando Cervantes.
- Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, UNAM: M. en C. Héctor Espinosa Pérez.
- Colección de Peces Fósiles del Natural History Museum, London, UK: Dra. Zerina Johanson.

Agradezco particularmente a la Srita. Gabriela Diego y a la Dra. Ana Luisa Carreño, del Posgrado en Ciencias Biológicas en el Instituto de Geología, UNAM, por su gran ayuda y atenciones para conmigo.

Agradezco al Dr. Yoshiyuki Yamamoto y a Ms. Jessica Earle por su cálida hospitalidad y gentilezas durante mi estancia en Londres.

Gracias David, Edith, Fernando, Jesús, Rosa y Victor por leerme y escucharme, por sus comentarios y sus ánimos.

## DEDICATORIA

*Carísimo amico, grazie mille!!!*

Para mis amigos. Gracias por estar en mi vida y hacerla más linda y plena. Los quiero.

Shrimp, less than three.

# ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	7
<b>ABSTRACT</b> .....	9
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	10
Caracteres utilizados en las clasificaciones de los elimictiformes.....	14
Acerca de los análisis cuantitativos multivariados.....	14
Los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa.....	16
Objetivo.....	17
Hipótesis nula.....	17
Hipótesis alterna.....	17
<b>MATERIAL Y MÉTODO</b> .....	18
Material analizado.....	18
Caracteres empleados.....	24
Técnicas estadísticas empleadas.....	28
<b>RESULTADOS</b> .....	33
<b>Clupeomorfos conocidos</b>	
Separación por Edades: Análisis de Frecuencia-Longitud.....	33
Exploración de datos y selección de la combinación óptima de caracteres cuantitativos: Análisis de Componentes Principales.....	34
Primer PCA: caracteres cuantitativos continuos y discretos.....	34
Segundo PCA: caracteres cuantitativos continuos.....	40
Tercer PCA: caracteres cuantitativos continuos y cuantitativos discretos relacionados al número de escudos.....	46
Selección de los caracteres más importantes en la definición de los	

grupos: Análisis de Función Discriminante.....	52
Caracteres cuantitativos dados por el DFA sumados a caracteres cualitativos: Análisis de Coordenadas Principales.....	60
<b>Elimictiformes de Tlayúa</b>	
Exploración de datos: Análisis de Componentes Principales.....	63
Selección de los caracteres más importantes en la definición de los grupos: Análisis de Función Discriminante.....	64
Caracteres cuantitativos dados por el DFA sumados a caracteres cualitativos: Análisis de Coordenadas Principales.....	67
<b>DISCUSIÓN</b> .....	68
<b>Clupeomorfos conocidos</b>	
Análisis de Componentes Principales.....	68
Análisis de Función Discriminante.....	69
Análisis de Coordenadas Principales.....	70
Acercas de las técnicas empleadas.....	71
<b>Elimictiformes de Tlayúa</b> .....	72
Descripción e interpretación de los cuatro grupos de elimictiformes de Tlayúa.....	74
Inferencias acerca del papel ecológico de los grupos de Tlayúa.....	75
Inferencias taxonómicas.....	76
Ubicación taxonómica de los elimictiformes de Tlayúa.....	77
<b>CONCLUSIONES</b> .....	86
<b>LITERATURA CITADA</b> .....	88

**ANEXO 1.** Peces elimictiformes de Tlayúa

**ANEXO 2.** Anexo 2. Matrices de datos.

**ANEXO 3.** Diagnósis de los géneros existentes del orden Ellimmichthyiformes

## LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

### FIGURAS

**Figura 1.** Hipótesis filogenéticas propuestas para el orden Ellimmichthyiformes

**Figura 2.** Ejemplares pertenecientes a la especie *Brevoortia gunteri* (orden Clupeiformes)

**Figura 3.** Ejemplares pertenecientes a la especie *Gosiutichthys parvus* (orden Clupeiformes) estudiados en el presente trabajo

**Figura 4.** Representantes de las cuatro especies de elimictiformes conocidos estudiadas en el presente trabajo

**Figura 5.** Algunos representantes de los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa analizados en el presente trabajo

**Figura 6.** Caracteres cuantitativos continuos empleados en el presente trabajo

**Figura 7.** Caracteres cualitativos empleados en el presente trabajo

**Figura 8.** Gráfica de Frecuencia-Longitud de *Brevoortia gunteri*

**Figura 9.** Gráfica del primer PCA de *Brevoortia gunteri*

**Figura 10.** Gráfica del primer PCA de *Gosiutichthys parvus*

**Figura 11.** Gráfica del primer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*

**Figura 12.** Gráfica del primer PCA de los elimictiformes conocidos

**Figura 13.** Gráfica del segundo PCA de *Brevoortia gunteri*

**Figura 14.** Gráfica del segundo PCA de *Gosiutichthys parvus*

**Figura 15.** Gráfica del segundo PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*

- Figura 16.** Gráfica del segundo PCA de los elimictiformes conocidos
- Figura 17.** Gráfica del tercer PCA de *Brevoortia gunteri*
- Figura 18.** Gráfica del tercer PCA de *Gosiutichthys parvus*
- Figura 19.** Gráfica del tercer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Figura 20.** Gráfica del tercer PCA de los elimictiformes conocidos
- Figura 21.** Interpretación alterna de la tercer gráfica de PCA de los elimictiformes conocidos
- Figura 22.** Gráfica del DFA de los elimictiformes conocidos
- Figura 23.** Gráfica del DFA alterno de los elimictiformes conocidos
- Figura 24.** Gráfica de PCO de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Figura 25.** Gráfica de PCO de los elimictiformes conocidos
- Figura 26.** Gráfica de PCO alterna de los elimictiformes conocidos
- Figura 27.** Gráfica de PCA de los elimictiformes de Tlayúa
- Figura 28.** Gráfica del DFA de los elimictiformes de Tlayúa
- Figura 29.** Gráfica de PCO de los elimictiformes de Tlayúa
- Figura 30.** Formas presentes en los grupos encontrados en Tlayúa
- Figura 31.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Armigatus* y la especie 1 de Tlayúa
- Figura 32.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Ellimma* y la especie 2 de Tlayúa
- Figura 33.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Ellimmichthys* y la especie 3 de Tlayúa
- Figura 34.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Paraclupea* y la especie 4 de Tlayúa

## **CUADROS**

- Cuadro 1.** Especies conocidas del orden Ellimmichthyiformes
- Cuadro 2.** Aumento del número de taxones pertenecientes a los elimictiformes a partir del trabajo de Grande (1982, 1985)
- Cuadro 3.** Números de control de los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa

- Cuadro 4.** Caracteres cuantitativos continuos empleados en el presente trabajo
- Cuadro 5.** Caracteres cuantitativos discretos empleados en el presente trabajo
- Cuadro 6.** Caracteres cualitativos empleados en el presente trabajo
- Cuadro 7.** Cargas o vectores Eigen del primer PCA de *Brevoortia gunteri*
- Cuadro 8.** Cargas o vectores Eigen del primer PCA de *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 9.** Cargas o vectores Eigen del primer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 10.** Cargas o vectores Eigen del primer PCA de los elimictiformes conocidos
- Cuadro 11.** Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de *Brevoortia gunteri*
- Cuadro 12.** Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 13.** Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 14.** Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de los elimictiformes conocidos
- Cuadro 15.** Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de *Brevoortia gunteri*
- Cuadro 16.** Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 17.** Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 18.** Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de los elimictiformes conocidos
- Cuadro 19.** Lambda de Wilks para los grupos Edad 0 y Edad 1 de *Brevoortia gunteri*
- Cuadro 20.** Calibradores del DFA de *Brevoortia gunteri*
- Cuadro 21.** Matriz de clasificación del DFA de *Brevoortia gunteri*
- Cuadro 22.** Lambda de Wilks para los grupos Edad 0 y Edad 2 de *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 23.** Calibradores del DFA de *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 24.** Matriz de clasificación del DFA de *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 25.** Lambda de Wilks para *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 26.** Calibradores del DFA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 27.** Matriz de clasificación del DFA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*
- Cuadro 28.** Lambda de Wilks para los cuatro grupos de los elimictiformes conocidos
- Cuadro 29.** Calibradores del DFA de los elimictiformes conocidos
- Cuadro 30.** Matriz de clasificación del DFA de los elimictiformes conocidos

**Cuadro 31.** Lambda de Wilks para el DFA alterno de los elimictiformes conocidos

**Cuadro 32.** Calibradores del DFA alterno de los elimictiformes conocidos

**Cuadro 33.** Matriz de clasificación del DFA alterno de los elimictiformes conocidos

**Cuadro 34.** Cargas o vectores Eigen del PCA de los elimictiformes de Tlayúa

**Cuadro 35.** Lambda de Wilks para los distintos grupos de los elimictiformes de Tlayúa

**Cuadro 36.** Calibradores del DFA de los elimictiformes de Tlayúa

**Cuadro 37.** Matriz de clasificación del DFA de los elimictiformes de Tlayúa

**Cuadro 38.** Comparación entre los grupos encontrados mediante PCA y PCO de los elimictiformes de Tlayúa

**Cuadro 39.** Cuadro comparativo de las diagnosis de los distintos géneros de los elimictiformes existentes

## RESUMEN

A lo largo de su historia, el orden Ellimmichthyiformes se ha caracterizado por enfrentar distintas complicaciones en cuanto a las clasificaciones de sus miembros. Las inconsistencias entre las varias hipótesis filogenéticas propuestas hasta el momento se derivan a su vez de diagnósticos poco informativos. Los caracteres incluidos en ellas han sido principalmente cualitativos, y el modo en que éstos se han utilizado ha obstaculizado el lograr un acomodo estable y conciliador de sus miembros. Se considera que el estudio del orden mediante análisis cuantitativos multivariados podría colaborar en la solución de dichos problemas. La colección de los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa (Cretácico: Albiano), Municipio de Tepexi de Rodríguez, Puebla, México, depositada en el museo "María del Carmen Perrilliat", Instituto de Geología, UNAM, presenta condiciones ideales para un primer estudio empleando los análisis antes referidos, al estar conformada por numerosos ejemplares, contenidos todos en un mismo sitio.

A partir de una revisión somera de este material, Chang y Grande (1997) sugirieron que todos los elimictiformes de la Cantera Tlayúa pertenecen al género *Ellimmichthys*. Esta propuesta fue manejada como la hipótesis nula del presente trabajo. El estudio de los 28 ejemplares más completos y mejor preservados de esta colección mediante Análisis de Componentes Principales, Análisis de Función Discriminante y Análisis de Coordenadas Principales, permitió rechazar la hipótesis nula planteada, al encontrar cuatro grupos distintos dentro de la muestra. Estos se diferencian principalmente en cuanto a la altura máxima del cuerpo y a la profundidad de su vientre. Al comparar las siluetas o formas corporales de estos grupos con aquellas de los distintos géneros de peces elimictiformes existentes, los cuatro taxones de Tlayúa fueron asignados a los géneros *Armigatus*, *Ellimma*, *Ellimmichthys* y *Paraclupea*, respectivamente.

Los resultados obtenidos en esta investigación exhortan al uso de análisis cuantitativos multivariados en la evaluación de todos los miembros del orden Ellimmichthyiformes. Cabe destacar que, con el fin de obtener conclusiones

paleontológicas bien fundamentadas, es preciso conjuntar caracteres tanto cuantitativos como cualitativos, previa revaloración de éstos últimos dentro del orden.

## ABSTRACT

To the present, phylogenetic relationships within the order Ellimmichthyiformes remain unclear largely due to several inconsistencies in the information included in the diagnoses of the taxa comprised in this order. The predominant characters currently employed are qualitative. Therefore, the use of quantitative multivariate analyses may throw new light on this matter. Due to a rarely large number of specimens housed in a single collection, the ellimmichthyiform fishes from the Tlayua Quarry (Cretaceous: Albian), Tepexi de Rodriguez, Puebla, Mexico, deposited in the "Maria del Carmen Perrilliat" Museum, Geology Institute, UNAM, yield a suitable opportunity to develop a first approach under these parameters.

The only reference to the taxonomic status of the ellimmichthyiforms of Tlayua was addressed by Chang and Grande (1997), who, after a brief examination of the material, conferred all the specimens to the genus *Ellimmichthys*. This suggestion was considered the null hypothesis of the present work. By means of Principal Components Analysis, Discriminant Function Analysis, and Principal Coordinates Analysis, the 28 most complete and best preserved specimens from this collection were examined. The null hypothesis was rejected, since four distinct groups were found within the sample. These groups can be separated based on differences concerning maximum body depth and distance from the spinal column to ventral brim. The four taxa were placed in the genera *Armigatus*, *Ellimma*, *Ellimmichthys*, and *Paraclupea* on the basis of general body shape similarities.

The results herein obtained support the use of a quantitative multivariate approach as a useful tool in a comprehensive study of all the members of the order Ellimmichthyiformes. However, in order to obtain sound paleontological conclusions, it is of vital importance to combine qualitative and quantitative data, although a prior revision of the existing qualitative characters is needed.

# INTRODUCCIÓN

El Orden Ellimmichthyiformes fue creado a fines del siglo pasado por Grande (1982) para incluir a las formas primitivas de la Subcohorta Clupeomorpha, categoría que incluye dentro de sus miembros recientes a los arenques, sardinas y anchoas (Li y Ortí, 2007). El intervalo estratigráfico de los elimictiformes va desde el Cretácico temprano hasta el Eoceno Medio (Grande 1982, 1985) y su distribución geográfica se conoce de África, Asia, Europa y Norte y Sudamérica. Gran parte de los peces elimictiformes son de ambientes marinos, pero también los hay de aguas salobre y dulce (cuadro 1). Estos presentan, además, siluetas distintivas que varían con relación a la dimensión de su vientre.

**Cuadro 1.** Especies conocidas del orden Ellimmichthyiformes.

Especie	Localidad	Edad	Ambiente
<i>Armigatus alticorps</i>	Namoura, Líbano	Cenomaniano Medio	Marino
<i>Armigatus brevissimus</i>	Hajula y Hackel, Líbano	Cretácico Superior	Marino
<i>Armigatus namourensis</i>	Namoura, Líbano	Cenomaniano Medio	Marino
<i>Diplomystus birdi</i>	Hajula y Hackel, Líbano	Cenomaniano Medio	Marino
<i>Diplomystus dentatus</i>	Formación Green River, Wyoming, USA	Eoceno Temprano a Medio	Dulceacuícola
<i>Diplomystus dubertreti</i>	Sahel, Alma, Líbano	Cretácico Superior	Marino
<i>Diplomystus shengliensis</i>	Formación Shahejie, Kenli, Shandong, China	Eoceno Medio	Dulceacuícola
<i>Ellimma branneri</i>	Formación Muribeca, Riacho Doce, Cuenca Sergipe de Alagoas, Brazil	Cretácico Inferior (Aptiano-Albiano)	Dulceacuícola
<i>Ellimmichthys longicostatus</i>	Itacaranha, Provincia de Bahia, Brazil	Cretácico Inferior	Marino
<i>Ellimmichthys goodi</i>	Cocobeach, Spanish Guinea, Oeste de África	Aptiano Tardío-Albiano	Dulceacuícola
<i>Ellimmichthys maceioensis</i>	Formación Maceió, Playa de Barreiras do Boqueirão, Alagoas, Brazil	Aptiano Medio a superior	Marino, salobre
<i>Ezkutuberezi carmeni</i>	Miembro Villaro, Valle de Arratia, Vizcaya, País Vasco, España	Cretácico Temprano	Dulceacuícola a salobre
<i>Paraclupea chetungensis</i>	Formación Chawan, Shantouho, Shangtouxu y Lingxiachen, Zhejiang, China	Cretácico Inferior	Dulceacuícola
<i>Rhombichthys intoccabilis</i>	Ein Yabrud, cerca de Ramallah, Palestina, Medio Oriente	Cenomaniano Temprano a Medio	Marino
<i>Triplomystus applegatei</i>	Cantera El Espinal, cerca de Ocozautla de Espinosa, Chiapas, México	Cretácico Temprano (Albiano)	Salobre
<i>Triplomystus noorae</i>	Namoura, Líbano	Cenomaniano Medio	Marino
<i>Triplomystus oligocostatus</i>	Namoura, Líbano	Cenomaniano Medio	Marino
<i>Tycheroichthys dunveganensis</i>	Formación Dunvegan, Alberta, Canadá	Cenomaniano Medio	Marino

Cuando Grande (1982, 1985) erigió el orden Ellimmichthyiformes, tan sólo se conocían tres géneros y cinco especies de clupeomorfos primitivos, los cuales habían sido resultado del trabajo de los naturalistas de fines del siglo XIX y hasta finales del XX. No obstante, a partir de dicho trabajo la diversidad taxonómica de los elimictiformes ha sufrido un drástico incremento, pues en tan solo 25 años el número tanto de géneros como de especies descritos se ha triplicado (cuadro 2).

**Cuadro 2.** Aumento del número de taxones pertenecientes a los elimictiformes a partir del trabajo de Grande (1982, 1985).

Especie	Publicación en que se incluyó dentro del orden Ellimmichthyiformes
<i>Armigatus brevissimus</i>	Grande, <b>1982, 1985</b>
<i>Diplomystus birdi</i>	Grande, <b>1982, 1985</b>
<i>Diplomystus dentatus</i>	Grande, <b>1982, 1985</b>
<i>Diplomystus dubertreti</i>	Grande, <b>1982, 1985</b>
<i>Ellimmichthys longicostatus</i>	Grande, <b>1982, 1985</b>
<i>Ellimmichthys goodi</i>	Chang y Grande, <b>1997</b>
<i>Paraclupea chetungensis</i>	Chang y Grande, <b>1997</b>
<i>Ezkutuberezi carmeni</i>	Poyato Ariza <i>et al.</i> , <b>2000</b>
<i>Diplomystus shengliensis</i>	Chang y Maisey, <b>2003</b>
<i>Ellimma branneri</i>	Chang y Maisey, <b>2003</b>
<i>Armigatus alticorps</i>	Forey <i>et al.</i> , <b>2003</b>
<i>Armigatus namourensis</i>	Forey <i>et al.</i> , <b>2003</b>
<i>Triplomystus noorae</i>	Forey <i>et al.</i> , <b>2003</b>
<i>Triplomystus oligocostatus</i>	Forey <i>et al.</i> , <b>2003</b>
<i>Ellimmichthys maceioensis</i>	Malabarba <i>et al.</i> , <b>2004</b>
<i>Tychoichthys dunveganensis</i>	Hay <i>et al.</i> , <b>2007</b>
<i>Triplomystus applegatei</i>	Alvarado-Ortega y Ovalles-Damián, <b>2008</b>
<i>Rhombichthys intoccabilis</i>	Khalloufi <i>et al.</i> , <b>2010</b>

El rápido aumento en el número de taxones, aunado a las limitantes inherentes a la mala preservación del material con que se cuenta (Grande, 1985), han traído a la clasificación de los peces elimictiformes dos inconveniencias importantes: diagnosis poco informativas y filogenias inestables. Lo poco informativo de las diagnosis se debe

en gran parte a las pobres condiciones en que se encuentra el material. En muchas ocasiones, los autores centran sus diagnósis en algunas estructuras y/o caracteres que puede no sean realmente distintivos, pero que son los únicos observables. Lo anterior, sumado a una falta de consenso en cuanto a los caracteres que debieran considerarse, ha conducido a su vez a la creación de filogenias fluctuantes.

Hasta la fecha, se han propuesto seis hipótesis filogenéticas para los miembros del orden Ellimmichtyiformes (figura 1); sin embargo, existen numerosas inconsistencias entre ellas. Una de las causas más importantes de estas disparidades reside en el hecho de que los autores de las filogenias incluyen además caracteres propios de las descripciones, muchos de los cuales son o más generales o más difíciles de distinguir que aquellos de las diagnósis. Del mismo modo, la selección de estos varía dependiendo de la filogenia de la que se trate; es decir, no siempre se incluyen los mismos caracteres dentro de las clasificaciones. Tampoco se incluyen los mismos taxones aún tratándose de filogenias contemporáneas, e incluso en las dos hipótesis más recientes, se adjuntaron dos taxones de clupeiformes (*Sorbinichthys elusivo* y *Scutatuspinosus itapagipensis*, respectivamente) como parte de los elimictiformes. Un tercer motivo de las inestabilidades presentes es el hecho de que todas las filogenias se han creado a partir de datos ya publicados, ninguna ha sido formulada a partir de una revisión directa del material. Así, la información con la que se cuenta para realizarlas se restringe a las observaciones y criterios de cada autor.

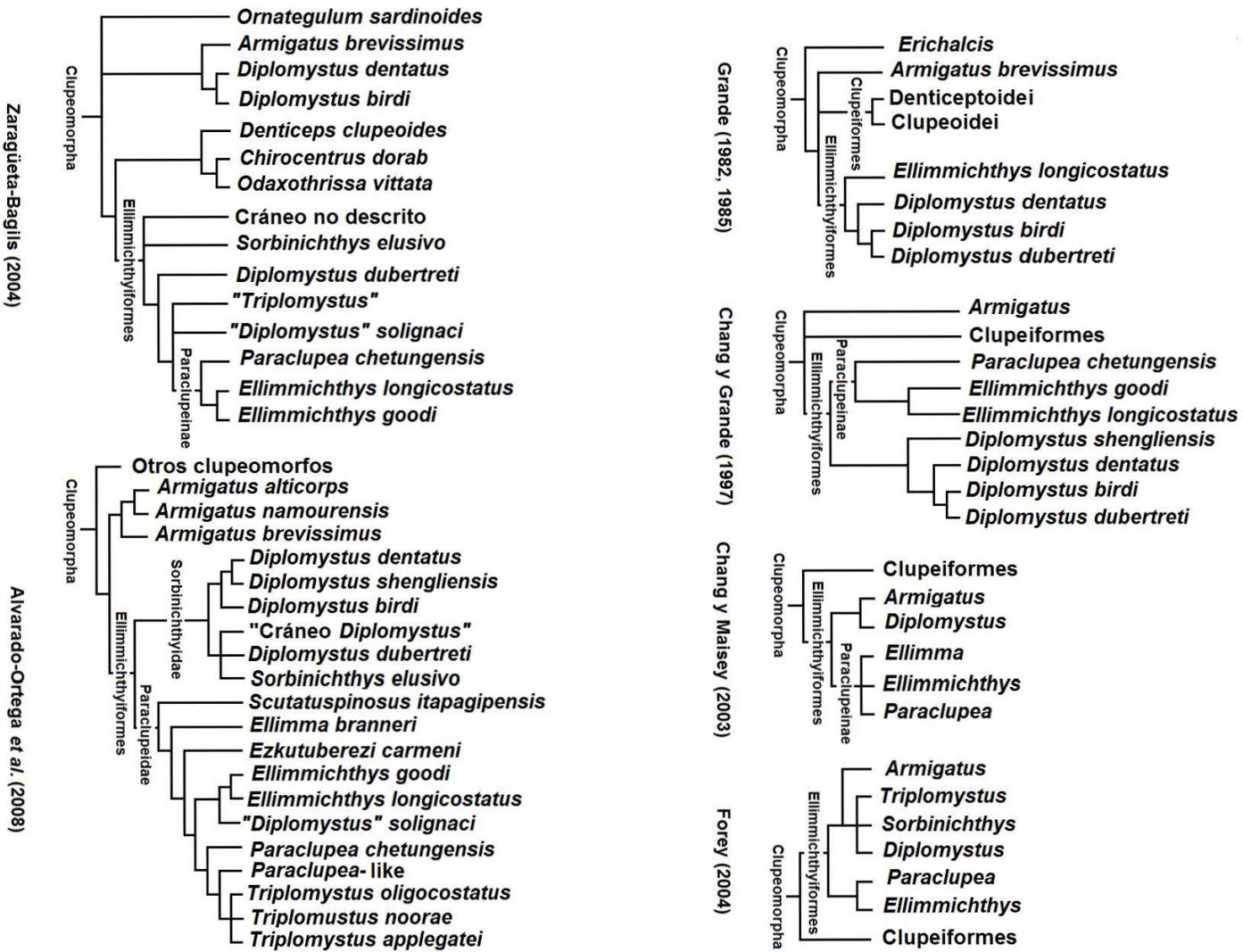


Figura 1. Hipótesis filogenéticas propuestas para el orden Ellimmichthyiformes.

## **Caracteres utilizados en las clasificaciones de los elimictiformes**

La mayoría de los caracteres empleados en la estructuración de las diagnósis de los géneros y las filogenias de los elimictiformes son cualitativos. También se han considerado aquellos cuantitativos continuos (*e. g.* longitud estándar) y discretos (*e. g.* número de radios), aunque en menor grado.

Como es posible advertir, el uso que hasta ahora se ha hecho de ambos tipos de caracteres ha sido de mínima ayuda tanto para la delimitación de taxones como en el esclarecimiento de las relaciones entre los miembros de este orden. En el caso particular de los cuantitativos discretos, estos han sido empleados de manera un tanto arbitraria, pues una diferencia de dos a cuatro unidades en el número de radios de las aletas, vértebras y escudos, entre otros, se ha considerado suficiente para el planteamiento de nuevas especies (*e. g.* *Ellimmichthys maceioensis* y *Diplomystus shengliensis*).

Cabe destacar que a pesar de la utilización frecuente de dichos caracteres dentro de las clasificaciones, estos no han sido incluidos dentro de estudios estadísticos que permitan corroborar las diferencias expuestas. Se considera que en una situación como la de los peces elimictiformes, en la cual es difícil hasta el momento resolver los problemas taxonómicos mediante el análisis de caracteres principalmente cualitativos, el uso de análisis cuantitativos multivariados podría contribuir de manera importante al discernimiento de los mismos. El hecho de que los taxones de este orden presenten siluetas características brinda la oportunidad de evaluar su morfología bajo estos parámetros.

## **Acerca de los análisis cuantitativos multivariados**

Los análisis cuantitativos multivariados son una derivación de las técnicas numéricas empleadas en la taxonomía fenética. Sin embargo, cabe destacar que su uso no implica necesariamente una aceptación total de los principios de esta escuela (Crisci y López, 1983).

Como es sabido, de las tres corrientes de pensamiento existentes en la taxonomía biológica contemporánea, el enfoque más empleado para clasificar taxones en un contexto de ancestría-descendencia es el de la escuela cladística. Esto es debido principalmente a que en ella la filogenia se infiere a partir de taxones estrictamente monofiléticos, y a que éstos son además categorizados mediante un método uniforme y reproducible (Raikow, 1985), a diferencia de la escuela evolucionista, en la cual no se presta mucha atención a si los taxones evaluados son mono o polifiléticos ni tiene un método formalizado (Navarro y Hernández Baños, 1999). La taxonomía fenética, por otro lado, presenta dos características que la hacen única: 1) es una corriente que se encuentra libre de inferencias genealógicas (Crisci y López, 1983), motivo por el cual ha sido ampliamente cuestionada y 2) emplea en sus estudios caracteres fundamentalmente cuantitativos, los cuales son evaluados en base a su afinidad o similitud (Sneath y Sokal, 1973).

A pesar de que la utilidad filogenética de la taxonomía fenética es prácticamente nula, sus técnicas, al observar y promover un enfoque empírico y operativo en sus clasificaciones (Crisci y López, 1983), se presentan como una opción interesante, viable y cada vez más popular en el entendimiento de patrones de variación morfológica a nivel infraespecífico, de especie (Navarro y Hernández Baños, 1999) y de género. En la actualidad, las técnicas numéricas comprenden modernos y distintos análisis estadísticos multivariados, los cuales han sido empleados para resolver una amplia gama de interrogantes dentro de la Biología de organismos recientes: en la búsqueda de diferencias intraespecíficas (*e. g.* Neves y Monteiro, 2003; Marcil *et al.*, 2006; Ghosh y Malik, 2007), interespecíficas (*e. g.* Winemiller, 1991; Cussac *et al.*, 1998; Joly y Bruneau, 2007) y genéricas (*e. g.* Alvarado *et al.*, 1992); así como en cuestiones de ecología (*e. g.* Simon *et al.*, 2007), conservación (*e. g.* Bandeira *et al.*, 2005; O’Dea y Whittaker, 2007; Selvi, 2007), ecología y conservación (*e. g.* Ghera *et al.*, 2007), etnobotánica (*e. g.* Blanckaert *et al.*, 2007; Rivera *et al.*, 2007) y evolución (*e. g.* Macholán, 2006; Hulva y Benda, 2007).

Dentro de la Paleontología, rama de la Biología en la cual se enfrentan numerosas tribulaciones producto de las carencias particulares del registro fósil, el uso de los

análisis cuantitativos multivariados ofrece la oportunidad de definir y delimitar taxones a través de parámetros cuantificables (Jones, 1999). Aunque aún no se emplean de manera generalizada, existen algunos ejemplos sobresalientes en los cuales dichos análisis han demostrado ser una herramienta valiosa en la solución de cuestiones paleontológicas: en la evaluación de diferencias morfológicas interespecíficas (*e. g.* Winans, 1989; Thackeray y Prat, 2009; Cofran y Thackeray, 2010), en la reconstrucción del tamaño corporal a partir de material fragmentario (*e. g.* Ashkenazi et al., 2005) y en asuntos de paleoecología y evolución (*e. g.* Osborne *et al.*, 2004; Friedman, 2010), entre los más sobresalientes.

Como se mencionó en la sección anterior, se piensa que la utilización de algunas de estas técnicas en el estudio del orden Ellimmichthyiformes contribuirá en la resolución de al menos algunas de las interrogantes existentes. Particularmente, la colección mexicana de los peces elimictiformes provenientes de la Cantera Tlayúa, depositada en el Instituto de Geología, UNAM, ofrece una notable oportunidad de hacer un primer estudio cuantitativo multivariado en los miembros de este orden, al presentar algunas ventajas frente a otras colecciones.

### **Los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa**

La generalidad de los elimictiformes cuenta con un número muy reducido de ejemplares por taxón y por localidad. A esto se suma el hecho de que las especies representantes de cada género, por ejemplo, se encuentran depositadas en colecciones ubicadas en diversas partes del mundo, dificultando su estudio como un conjunto. Como una consecuencia de la escasez de material, los rangos de variabilidad intraespecífica entre los miembros de este orden permanecen desconocidos, situación que complica la distinción entre especies. Por otro lado, los peces elimictiformes marinos de la Cantera Tlayúa (Cretácico: Albiano), Municipio de Tepexi de Rodríguez, Puebla, presentan un registro de aproximadamente 200 ejemplares, los cuales pertenecen a una misma localidad y están contenidos en una sola colección. De este modo, sus características especiales brindan la oportunidad de distinguir patrones de

variabilidad entre taxones, de encontrarse, o bien dentro de un mismo taxón, a través de análisis multivariados.

En el presente estudio se incluyeron 28 de los 200 ejemplares existentes. Estos fueron seleccionados por ser los más completos y los mejor preservados de toda la colección. Un segundo factor determinante en este número fue lo prolongado de la limpieza y preparación de los mismos.

El **objetivo** de este trabajo fue el de examinar a los 28 ejemplares mediante análisis cuantitativos multivariados con el fin de: 1) averiguar si la muestra se divide en uno o más grupos, 2) determinar si estos representan a uno o más taxones y 3) encontrar, de ser posible, los rangos de variabilidad de los mismos. Se considera que los resultados aquí obtenidos contribuirán en la elaboración de un modo eficaz de afrontar los problemas encontrados en las clasificaciones del orden.

Previo a esta investigación, los elimictiformes de la Cantera Tlayúa no habían sido estudiados de una manera formal. La única propuesta acerca de su ubicación taxonómica fue presentada por Chang y Grande (1997), en cuya publicación se sugiere que todos ellos pertenecen al género *Ellimmichthys*. De este modo, la **hipótesis nula** de este trabajo es que todos los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa pertenecen a *Ellimmichthys*. La **hipótesis alterna** es que no todos ellos pertenecen a *Ellimmichthys*.

# MATERIAL Y MÉTODO

Debido a que prácticamente no existen estudios de peces fósiles que incluyan análisis cuantitativos multivariados, no se conoce qué tipo de caracteres numéricos y técnicas estadísticas son los más informativos para separar taxones dentro de una muestra. Es por ello que en el presente trabajo se procedió a experimentar primeramente con especies de peces clupeomorfos ya conocidas, tanto modernas (Orden Clupeiformes) como primitivas (Orden Ellimmichthyiformes), con el fin de adquirir un modo confiable de separar grupos, y de esa manera aplicarlo en el estudio de los peces Ellimmichthyiformes de Tlayúa. Con la exploración de los clupeomorfos conocidos se buscó también procurar puntos de comparación que ayudaran en la discusión de los resultados obtenidos en el análisis de los elimictiformes de Tlayúa.

## Material analizado

Las especies de clupeomorfos conocidos analizadas en el presente trabajo son:

*Brevoortia gunteri* (Orden Clupeiformes). 15 ejemplares provenientes de Cucharas, Tamiahua, Veracruz, México (figura 2). Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. No. de catálogo IBUNAM-P 231. Para su análisis en este estudio se les asignaron las etiquetas *Bg-1* a *Bg-15*. Este es el único taxón representado por organismos recientes.

*Gosiutichthys parvus* (Orden Clupeiformes). 10 ejemplares provenientes de la localidad Kemmerer, Formación Green River, Wyoming, USA (Eoceno) (figura 3). Colección personal de Jesús Alvarado Ortega. Estos ejemplares fueron etiquetados *Gp-1* a *Gp-10*.

*Armigatus namourensis* (Orden Ellimmichthyiformes). Dos ejemplares provenientes de Namoura, Líbano (Cretácico: Cenomaniano) (figura 4 A). Colección de Peces Fósiles

del Natural History Museum, London, UK. No. de catálogo BMNH P.62528 y BMNH P.63146. En este estudio se etiquetaron como *An-1* y *An-2*, respectivamente.

*Diplomystus birdi* (Orden Ellimmichthyiformes). Cuatro ejemplares provenientes de Hakel, Líbano (Cretácico) (figura 4 B). Colección de Peces Fósiles del Natural History Museum, London, UK. No. de catálogo BMNH P.96, BMNH P.13878, BMNH P.86 y BMNH P.96.a. En este trabajo se etiquetaron como *Db-1* a *Db-4*, respectivamente.

*Diplomystus dentatus* (Orden Ellimmichthyiformes). Cuatro ejemplares provenientes de la Formación Green River, Wyoming, USA (Eoceno) (figura 4 C). Colección de Peces Fósiles del Natural History Museum, London, UK. No. de catálogo BMNH P.52501, BMNH P.24790, BMNH P.63596 y BMNH P.5218. En el presente estudio estos ejemplares se etiquetaron como *Dd-1* a *Dd-4*, respectivamente.

*Triplomystus noorae* (Orden Ellimmichthyiformes). Dos ejemplares provenientes de Namoura, Líbano (Cretácico: Cenomaniano Medio) (figura 4 D). Colección de Peces Fósiles del Natural History Museum, London, UK. No. de catálogo BMNH P.63325 y BMNH P.62517. En este trabajo, dichos ejemplares fueron etiquetados como *Tn-1* y *Tn-2*, respectivamente.

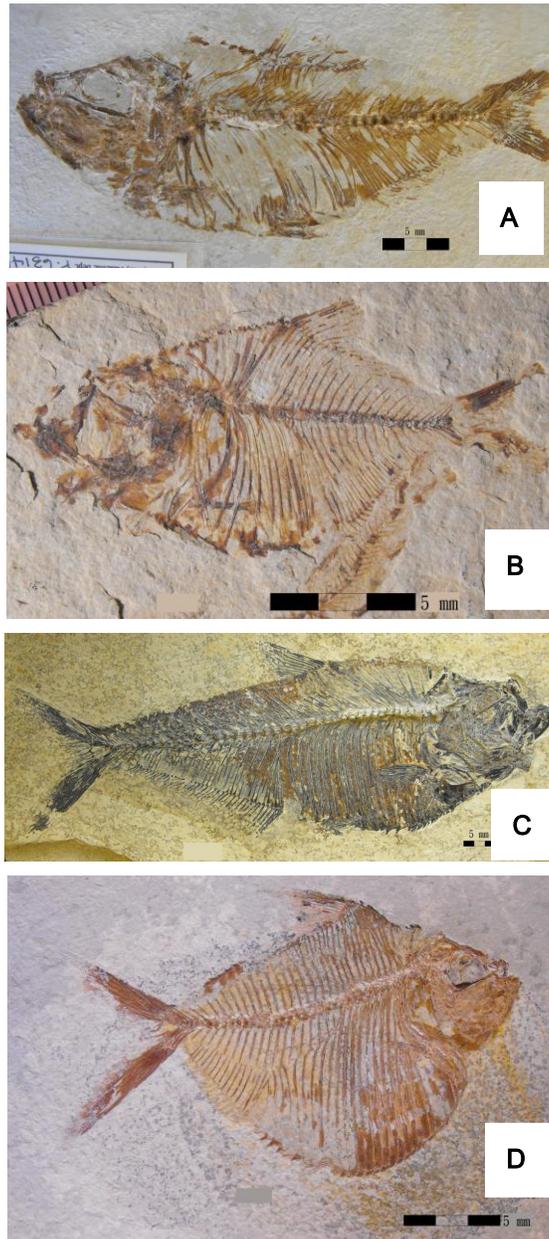
Los 28 ejemplares de peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa analizados en este estudio están depositados en el museo "María del Carmen Perrilliat", Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México. Solo algunos de estos peces tienen número de control; estos se presentan en el Cuadro 3. El resto de los números se encuentran todavía pendientes. Para fines de este estudio dichos ejemplares se etiquetaron como *1* a *28*. Éstos fueron preparados siguiendo la técnica del ácido acético de Toombs y Rixon (1959). En la figura 5 se presentan algunos ejemplares de Tlayúa; es posible apreciar fotografías individuales de cada uno de los 28 en el Anexo 1.



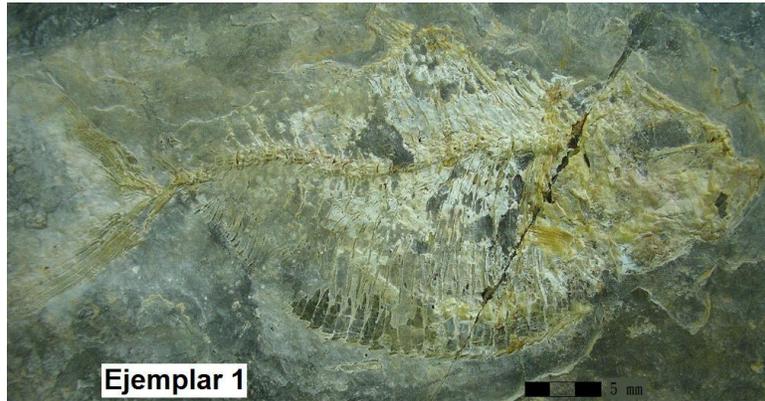
**Figura 2.** Ejemplares pertenecientes a la especie *Brevoortia gunteri* (orden Clupeiformes). En esta figura se muestran algunos de los ejemplares estudiados en el presente trabajo.



**Figura 3.** Ejemplares pertenecientes a la especie *Gosiutichthys parvus* (orden Clupeiformes) estudiados en el presente trabajo.



**Figura 4.** Representantes de las cuatro especies de elimictiformes conocidos estudiadas en el presente trabajo. **A.** *Armigatus namourensis* (An-2). **B.** *Diplomystus birdi* (Db-1). **C.** *Diplomystus dentatus* (Dd-4). **D.** *Triplomystus noorae* (Tn-2).



**Figura 5.** Algunos representantes de los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa analizados en el presente trabajo.

**Cuadro 3.** Números de control de los peces elimictiformes de la  
Cantera Tlayúa.

Ejemplar	Número de control
1	CT 5193
2	CT 5839
3	CT 5505
4	Pendiente
5	CT 5060
6	Pendiente
7	Pendiente
8	Pendiente
9	CT 4992
10	CT 4993
11	Pendiente
12	CT 3239
13	CT 3560
14	CT 3378
15	CT 3377
16	CT 3153
17	CT 4507
18	CT 3454
19	CT 3578
20	CT 2811
21	CT 2870
22	CT 2869
23	CT 3561
24	CT 3577
25	CT 2872
26	Pendiente
27	Pendiente
28	Pendiente

### **Caracteres empleados**

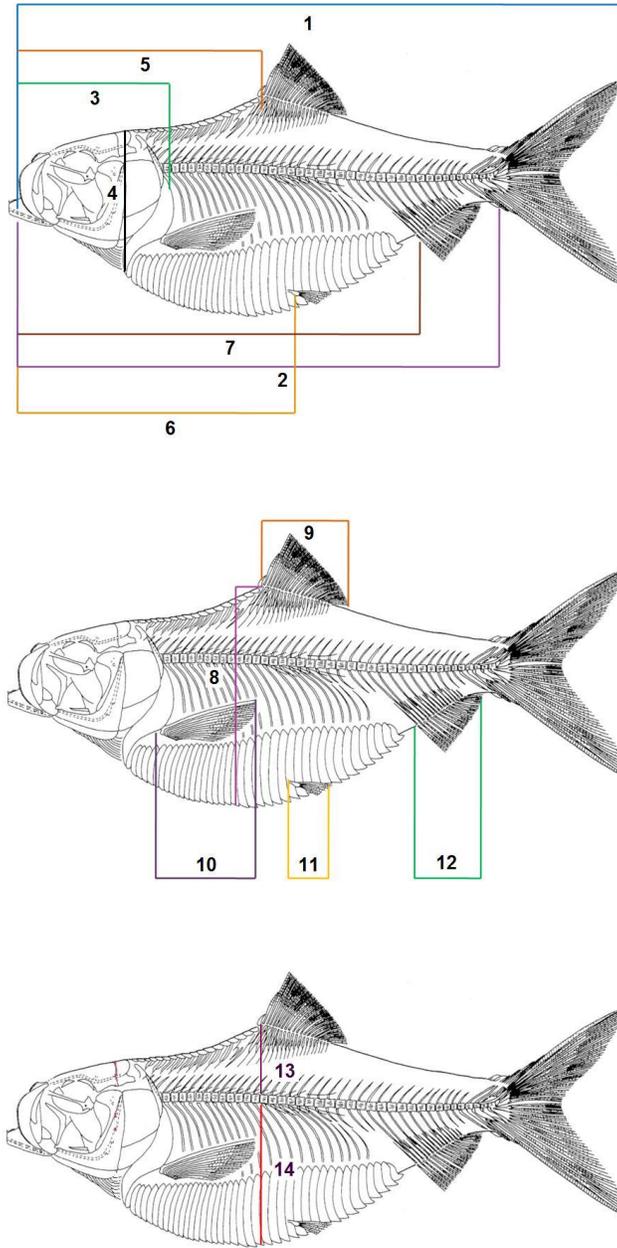
Se consideraron 22 caracteres cuantitativos, de los cuales 14 son continuos y ocho son discretos, y cuatro caracteres cualitativos relacionados a las características y forma de los escudos predorsales. Para la toma de los caracteres se empleó un microscopio estereoscópico; en los caracteres continuos se empleó además un vernier. Todas las medidas están aproximadas a milímetros. Las matrices de datos originales de todos los ejemplares se presentan en el Anexo 2.

Los caracteres cuantitativos continuos considerados en el presente trabajo se listan en el cuadro 4 y se representan gráficamente en la figura 6. Los cuantitativos discretos están listados en el cuadro 5. Aquellos cualitativos se presentan en el cuadro 6 y la figura 7.

Debido a las particularidades de cada grupo estudiado, el registro de algunos de los caracteres antes citados resultó imposible. El clupeiforme *Brevoortia gunteri* no presenta escudos predorsales, por lo cual el caracter 18 no fue incluido en el estudio de este taxón. Del mismo modo, los caracteres 13, 14 y 21 no se tomaron de esta especie puesto que, al tratarse de ejemplares recientes, la toma de estos datos requería la disección de los ejemplares y esto no se llevó a cabo. Todos los ejemplares del clupeiforme *Gosiutichthys parvus* y de los elimictiformes de Tlayúa están incompletos, motivo por el cual no fue posible tomar el caracter 1, longitud total. El caracter 25 sólo se consideró en el estudio de los elimictiformes conocidos. De igual forma, el caracter 26 sólo se empleó en los clupeiformes conocidos.

**Cuadro 4.** Caracteres cuantitativos continuos empleados en el presente trabajo.

Caracteres continuos	Descripción
1	Longitud total
2	Longitud estándar
3	Longitud de la cabeza
4	Altura de la cabeza
5	Longitud predorsal
6	Longitud prepélvica
7	Longitud preanal
8	Altura máxima del cuerpo
9	Extensión aleta dorsal
10	Extensión aleta pectoral
11	Extensión aleta pélvica
12	Extensión aleta anal
13	Distancia borde dorsal a columna vertebral
14	Distancia columna vertebral a borde ventral



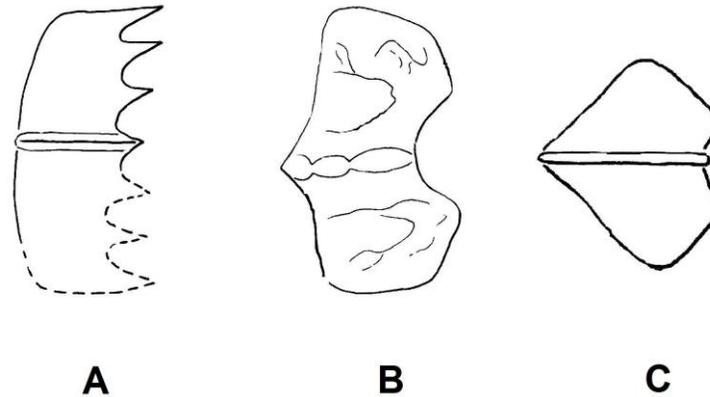
**Figura 6.** Caracteres cuantitativos continuos empleados en el presente trabajo.

**Cuadro 5.** Caracteres cuantitativos discretos empleados en el presente trabajo.

Caracteres discretos	Descripción
15	Número de radios aleta dorsal
16	Número de radios aleta pectoral
17	Número de radios aleta anal
18	Número de escudos predorsales
19	Número de escudos prepélvicos
20	Número de escudos pospélvicos
21	Número de vértebras preurales
22	Número de radios aleta pélvica

**Cuadro 6.** Caracteres cualitativos empleados en el presente trabajo.

Caracter cualitativo	Descripción	Código numérico
23	Forma de escudos predorsales	1= subrectangular 2= subtriangular (lenticular)
24	Ornamentación de escudos predorsales	1= pectinada 2= reticulada 3= sin ornamentación
25	Presencia/ausencia de escudos posdorsales	0= ausencia 1= presencia
26	Presencia/ausencia de escudos predorsales	0= ausencia 1= presencia



**Figura 7.** Caracteres cualitativos empleados en el presente trabajo. En esta figura se ilustran las características relacionadas a la forma y ornamentación de los escudos predorsales. Forma: **A** y **B**, forma subrectangular; **C**, subtriangular (lenticular). Ornamentación: **A**, pectinada; **B**, reticulada; **C**, sin ornamentación. Esta figura es modificada de Grande (1982).

### **Técnicas estadísticas empleadas**

Las técnicas estadísticas empleadas fueron tres: Análisis de Componentes Principales, Análisis de Función Discriminante y Análisis de Coordenadas Principales. Éstas forman parte de las denominadas técnicas de ordenación. Las técnicas de ordenación analizan patrones de asociación entre múltiples variables buscando un parecido global. Los resultados de estas técnicas se representan gráficamente en un espacio de dos y a veces tres dimensiones.

El objetivo principal de un Análisis de Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) es el de maximizar diferencias entre individuos. El PCA toma un número  $p$  de variables  $x_1, x_2, x_3, \dots, x_p$  obtenidas de un número  $n$  de objetos o individuos (Manly, 1994) y les otorga un peso (Dytham, 2003); este dependerá de qué tan importante resulte cada variable al momento de discriminar entre individuos. Los caracteres o variables son entonces agrupados por orden de importancia en ejes compuestos

denominados componentes (Dytham, 2003). Dichos componentes,  $Z_1, Z_2, Z_3 \dots Z_p$  son combinaciones lineales de las variables  $x$  (Manly, 1994). El primer componente presenta la máxima varianza posible, el segundo presenta la segunda mayor cantidad de variación y así sucesivamente. Los primeros dos o tres componentes son suficientes para describir las diferencias entre los individuos, pues juntos explican casi en su totalidad la variación observada (Manly, 1994). Estos se denominan Componentes Principales.

Los dos productos clave obtenidos en el PCA son: gráfica de PCA y matriz de vectores Eigen. La gráfica de PCA representa la varianza encontrada en los primeros dos componentes a través de patrones de agrupamiento; se espera que aquellos individuos con características parecidas se agrupen entre sí. En la matriz de vectores Eigen se presentan los valores de magnitud de cada variable en cada componente; dichos valores oscilan entre -1 y 1. Aquellas variables con los valores absolutos más altos en cada componente son las que explican la mayor variación observada en dicho componente.

El Análisis de Función Discriminante (DFA, por sus siglas en inglés) trabaja en un modo parecido a PCA pero con una diferencia crucial: esta técnica busca maximizar las diferencias entre grupos, no entre individuos. Es por ello que en el DFA los individuos deben estar previamente asignados a un grupo determinado. Esta prueba sopesa las variables dadas con el fin de obtener aquellas que contribuyan con mayor peso en la discriminación de grupos. Las variables de mayor peso pueden entonces ser empleadas en individuos que aún no hayan sido clasificados dentro de algún grupo con el fin de calcular la probabilidad que tienen de pertenecer a uno u otro grupo dados (Dytham, 2003). En el DFA, al igual que en el PCA, las primeras dos o tres funciones discriminantes son las de mayor relevancia para el análisis.

En ocasiones el DFA excluye algunos casos del análisis, esto se debe principalmente a la falta de datos respecto a alguna variable. Es por ello que junto con los resultados se especifica el porcentaje de casos válidos para cada análisis. El hecho de que dicho

porcentaje sea bajo, podría indicar que los resultados obtenidos del mismo son poco confiables, pues se evaluaron tan solo unos pocos de los casos iniciales.

Los cuatro productos más importantes del Análisis de Función Discriminante son: Lambda de Wilks, gráfica de DFA, coeficientes canónicos estandarizados de las funciones discriminantes y matriz de clasificación. La Lambda de Wilks indica la probabilidad de que las diferencias observadas entre los grupos para cada función sean significativas o no. La gráfica de DFA permite visualizar el modo en que se separan los grupos de acuerdo a las dos primeras funciones discriminantes; esta solo puede generarse cuando se evalúan más de dos grupos. Los coeficientes canónicos estandarizados son interpretados de manera parecida a los vectores Eigen en el PCA: aquellas variables con los coeficientes más altos para cada función serán las que tengan una mayor contribución en la discriminación entre los grupos para dicha función; estas variables reciben el nombre de calibradores. Por último, la matriz de clasificación muestra qué tan bien funcionan los calibradores para predecir la pertenencia de los individuos a sus respectivos grupos; esta matriz muestra el número y porcentaje de los casos que fueron correcta e incorrectamente clasificados.

El objetivo principal del Análisis de Coordenadas Principales (PCO, por sus siglas en inglés), es el mismo que el del PCA: maximizar diferencias entre individuos. Del mismo modo, el PCO sigue básicamente el principio que PCA al presentar un enfoque orientado hacia los valores Eigen en la búsqueda de ejes de ordenación (Manly, 1994). Una gran diferencia que distingue a ambos análisis es que PCA trabaja exclusivamente con datos cuantitativos, mientras que PCO trabaja con una mezcla de cualitativos y cuantitativos o bien únicamente con datos cualitativos (Alvarado *et al.*, 1992). Otra diferencia entre ambos análisis es que PCA corre necesariamente a partir de la matriz de datos original mientras que PCO emplea como punto de partida matrices de Similitud o bien de Distancia desarrolladas previamente (Manly, 1994). En el PCO los datos son analizados en dos modalidades: 1) Modo Q o por las columnas y 2) Modo R o por las hileras. En el Modo Q se evalúan los individuos y en el Modo R se evalúan los caracteres.

Los vectores Eigen resultantes tanto de Modo Q como de Modo R se traducen en un par de gráficas de dispersión. La gráfica obtenida mediante Modo Q presenta los patrones de asociación de los individuos y aquella obtenida mediante Modo R presenta los patrones de asociación de los caracteres. La gráfica de Modo R permite identificar aquellos caracteres que contribuyen en mayor medida a la asociación de los individuos observada en la gráfica de modo Q: aquellos caracteres con una distribución más parecida a la de los individuos son los más importantes. Generalmente se presenta solo la gráfica de Modo Q.

Los clupeomorfos conocidos fueron analizados de la siguiente manera: los clupeiformes a) *Brevoortia gunteri* y b) *Gosiutichthys parvus* de manera independiente; confrontando a estas dos especies c) *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* y d) todos los elimictiformes conocidos (*Armigatus namourensis*, *Diplomystus birdi*, *Diplomystus dentatus* y *Triplomystus noorae*) en su conjunto.

El Análisis de Componentes Principales se empleó con el fin de explorar los datos por primera vez, buscando agrupamientos entre los individuos con características similares, así como el de averiguar la importancia y aportación de los caracteres cuantitativos continuos y cuantitativos discretos en la separación de grupos. De este modo, se corrieron tres análisis PCA para cada una de las cuatro muestras arriba señaladas: en el primero se incluyeron tanto caracteres cuantitativos continuos como discretos, en el segundo se emplearon únicamente caracteres cuantitativos continuos y en el tercero, debido a la consideración especial que se hace al número de escudos en las clasificaciones de los elimictiformes, caracteres cuantitativos continuos y aquellos cuantitativos discretos relacionados al número de escudos. Posteriormente, la combinación de caracteres que permitió la mejor definición de los grupos en el PCA fue incluida en un Análisis de Función Discriminante con el fin de evaluar la consistencia de los grupos y reconocer los caracteres que definen su singularidad. Por último, el Análisis de Coordenadas Principales se implementó con el fin de reevaluar los caracteres importantes definidos por la primera función del DFA en combinación con los caracteres cualitativos con que se cuenta. El PCO no se aplicó a las muestras independientes de *B. gunteri* por un lado, ni de *G. parvus* por el otro, puesto que al

tratarse de miembros de un mismo taxón, los caracteres cualitativos de sus escudos no varían.

La combinación de caracteres cuantitativos empleados en el PCA de los elimictiformes de Tlayúa fueron aquellos que la experimentación en los clupeomorfos conocidos encontró más informativos para separar grupos. Posteriormente los grupos hallados en el PCA de Tlayúa se sometieron a un DFA. Finalmente los calibradores obtenidos en el DFA se sumaron a los caracteres cualitativos disponibles con el fin de desarrollar un PCO que permitiera definir si los elimictiformes de Tlayúa se dividen o no en más de un grupo.

Los Análisis de Componentes Principales y Análisis de Coordenadas Principales se corrieron en el paquete estadístico NTSYSpc Versión 2.11. El Análisis de Función Discriminante se desarrolló mediante el paquete estadístico SPSS Versión 12. En NTSYSpc fue necesario asignar un código a los valores faltantes, en SPSS dicha operación se llevó a cabo automáticamente. Ambos programas eliminaron de sus análisis a aquellos caracteres discretos que presentaron valores idénticos en todos los ejemplares evaluados.

En el caso de *Brevoortia gunteri* se corrió además un Análisis de Frecuencia-Longitud según Petersen (1891) previo al PCA para averiguar si se podría separar a la muestra por edades. Este análisis consiste en graficar a los individuos en función de su longitud total o estándar, cada pico que aparece en la gráfica representa una edad. Los más jóvenes y pequeños quedarán representados por el primer pico el cual se denomina Edad 0, le sigue Edad 1 y así sucesivamente.

# RESULTADOS

Los resultados se encuentran divididos en dos secciones, la de los clupeomorfos conocidos y la de los elimictiformes de Tlayúa.

## CLUPEOMORFOS CONOCIDOS

### Separación por Edades: Análisis de Frecuencia-Longitud.

En la figura 8 se observa que los miembros de *Brevoortia gunteri* se dividen en dos grupos de edad, Edad 0 y Edad 1. El grupo Edad 0 se compone de los elementos Bg-6 a Bg-15 y el grupo Edad 1 se compone de los ejemplares Bg-1 a Bg-5.

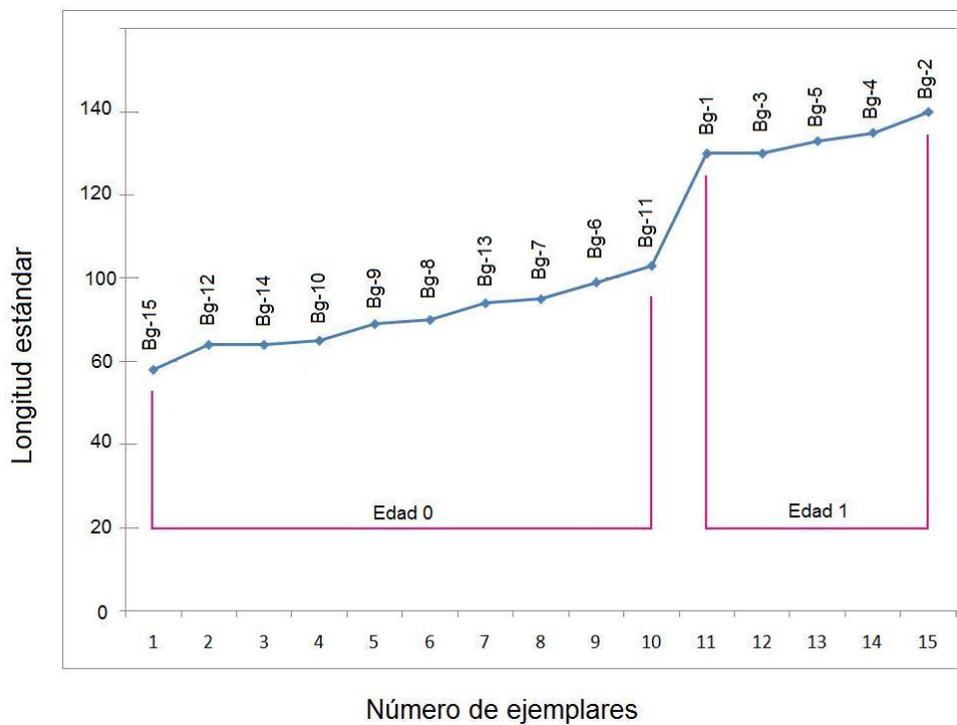


Figura 8. Gráfica de Frecuencia-Longitud de *Brevoortia gunteri*.

## **Exploración de datos y selección de la combinación óptima de caracteres cuantitativos: Análisis de Componentes Principales.**

**Primer PCA: caracteres cuantitativos continuos y discretos.** En las gráficas obtenidas para las cuatro muestras de clupeomorfos conocidos, a) *Brevoortia gunteri*, b) *Gosiutichthys parvus*, c) *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* y d) elimictiformes conocidos (figuras 9 a 12), los individuos se distribuyen en varios grupos a lo largo del eje del primer Componente Principal. Sin embargo, los miembros de dichos grupos se observan dispersos en el eje del segundo componente, lo que hace que las nubes estén poco definidas. En cada gráfica se especifican los caracteres que definen la distribución de los individuos a lo largo de ambos ejes y sus cargas o vectores Eigen se observan en los cuadros 7 a 10. Todos los caracteres que determinan la separación de los grupos en el eje del primer componente son cuantitativos continuos; la dispersión observada en el eje del segundo componente se debe básicamente a la influencia de caracteres cuantitativos discretos en todos los casos.

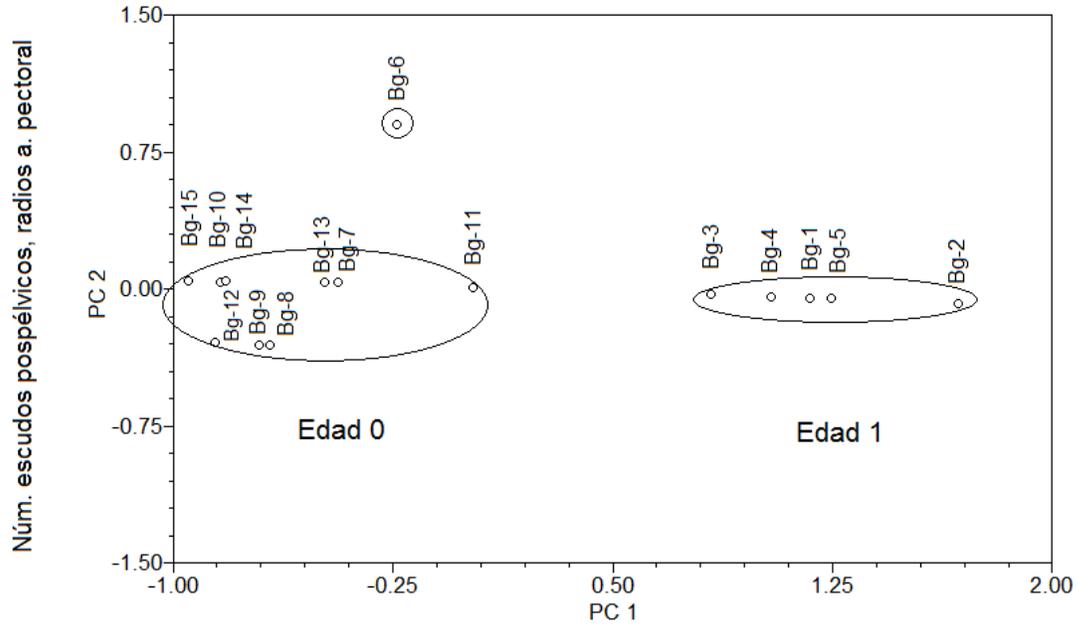
a) En la gráfica de *Brevoortia gunteri* (figura 9) se observan dos grupos a lo largo del eje del primer componente, los cuales se corresponden con los grupos Edad 0 y Edad 1 obtenidos en el Análisis de Frecuencia-Longitud. Edad 0 se localiza en la región negativa del eje y Edad 1 en la positiva. En el eje del segundo componente, los elementos del grupo Edad 0 se distribuyen en tres regiones: 1) hacia la región positiva y considerablemente más alejado del resto se encuentra Bg-6; 2) alineados en el centro del eje se observan Bg-7, Bg-10, Bg-11, Bg-13, Bg-14 y Bg-15; finalmente 3) hacia la región negativa se distribuyen Bg-8, Bg-9 y Bg-12. Los miembros de Edad 1 se encuentran alineados en el centro del eje.

b) En la gráfica de *Gosiutichthys parvus* (figura 10) los individuos se distribuyen en tres grupos a lo largo del eje del primer componente. El primer grupo se ubica en la región negativa, el segundo en el centro y el tercero en la región positiva del eje. Éstos podrían representar grupos de edad: Edad 0, Edad 1 y Edad 2. Los miembros del primer y tercer grupos se observan dispersos en el eje del segundo componente

abarcando las regiones positiva y negativa. Los miembros del segundo grupo se alinean en el centro.

c) En la gráfica de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* (figura 11), *G. parvus* se localiza en la región negativa del eje del primer componente y *B. gunteri* en la positiva. El ejemplar Gp-9 de *G. parvus* se ubica en medio de las dos nubes de datos. Los miembros de *Gosiutichthys parvus* están dispersos tanto en el eje del primer componente como del segundo. Aún en presencia de otro taxón, es clara la separación entre los grupos Edad 0 y Edad 1 de *B. gunteri* en el eje del primer componente y de hecho también se observa una ligera separación en el eje del segundo componente. El ejemplar Bg-6 se aleja considerablemente del resto del grupo Edad 0 en el eje del segundo componente.

d) En la gráfica de los elimictiformes conocidos (figura 12), los distintos taxones parecen distribuirse a lo largo de diagonales. *Diplomystus dentatus* se localiza hacia la región positiva del eje del primer componente y el resto de los taxones hacia la región negativa. Los miembros de *D. dentatus* se distribuyen de manera un tanto dispersa, abarcando todo el hemisferio derecho de la gráfica. En la región negativa del eje del primer componente se observan, de izquierda a derecha *Diplomystus birdi*, *Triplomystus noorae* y *Armigatus namourensis*. La distancia que separa a dichos taxones es prácticamente inexistente. Los miembros de *D. birdi* se observan ligeramente dispersos en el eje del segundo componente, sin embargo, la nube que conforman tiene cierta consistencia. El miembro de *T. noorae* Tn-2 se observa alineado con los miembros de *D. birdi* en ambos ejes, mientras que Tn-1 se encuentra más cercanamente asociado al ejemplar An-2 de *A. namourensis* en el eje del primer componente aunque muy alejado en el del segundo componente. Los miembros de *A. namourensis* también se observan relativamente alejados uno del otro en ambos componentes.

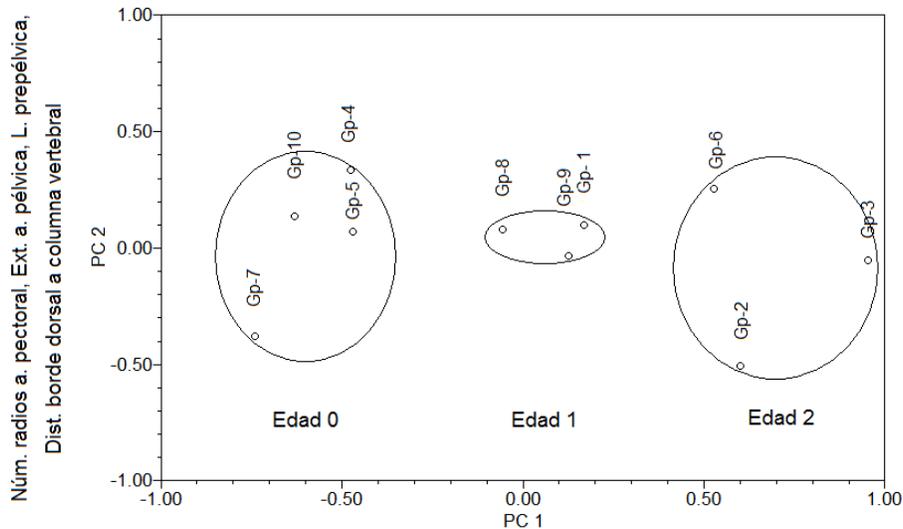


L. predorsal, L. cabeza, L. total, Ext. a. dorsal, L. preanal, A. cabeza, A. máx. cuerpo, L. estándar

Figura 9. Gráfica del primer PCA de *Brevoortia gunteri*.

Cuadro 7. Cargas o vectores Eigen del primer PCA de *Brevoortia gunteri*.

Caracteres	Componente	
	1	2
1 Longitud total	<b>0.9946</b>	0.0489
2 Longitud estándar	<b>0.9915</b>	-0.0080
3 Longitud de la cabeza	<b>0.9961</b>	0.0248
4 Altura de la cabeza	<b>0.9934</b>	-0.0446
5 Longitud predorsal	<b>0.9972</b>	0.0017
6 Longitud prepélvica	0.9890	0.0405
7 Longitud preanal	<b>0.9942</b>	-0.0116
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9932</b>	-0.0381
9 Extensión aleta dorsal	<b>0.9945</b>	-0.0305
10 Extensión aleta pectoral	0.9790	-0.0571
11 Extensión aleta pélvica	0.9782	-0.0474
12 Extensión aleta anal	0.9867	-0.0476
16 Núm. radios aleta pectoral	0.4163	<b>0.5490</b>
20 Núm. escudos pospélvicos	-0.0703	<b>0.8902</b>

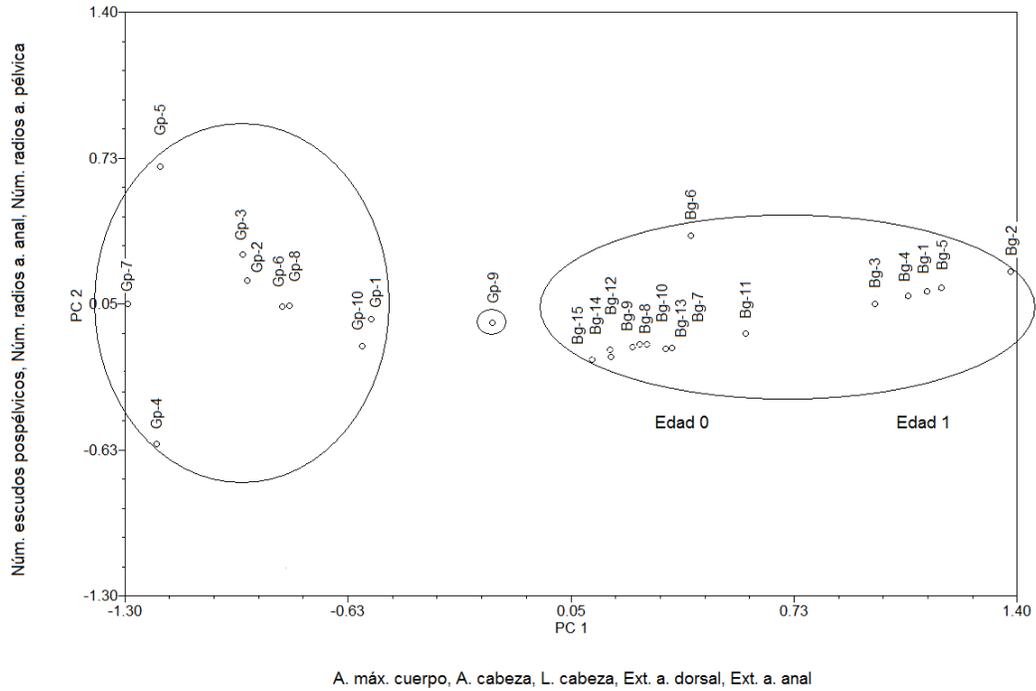


A. cabeza, A. máx. cuerpo, L. predorsal, L. cabeza, Dist. columna vertebral a borde ventral

Figura 10. Gráfica del primer PCA de *Gosiutichthys parvus*.

Cuadro 8. Cargas o vectores Eigen del primer PCA de *Gosiutichthys parvus*.

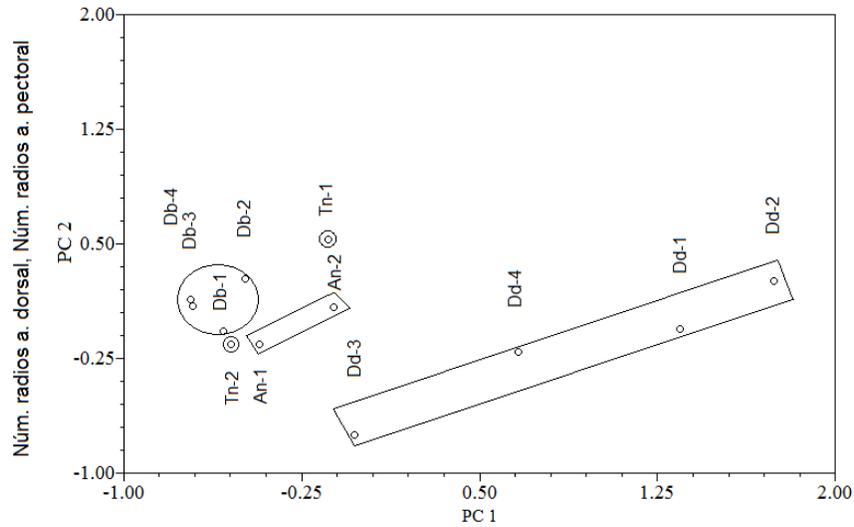
Caracteres	Componente	
	1	2
2 Longitud estándar	0.7647	0.2851
3 Longitud de la cabeza	<b>0.9278</b>	-0.2159
4 Altura cabeza	<b>0.9996</b>	0.0018
5 Longitud predorsal	<b>0.9400</b>	0.2133
6 Longitud prepélvica	0.6961	<b>0.5886</b>
7 Longitud preanal	0.6882	0.5506
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9957</b>	-0.0581
9 Extensión aleta dorsal	0.8597	0.1098
10 Extensión aleta pectoral	0.4758	-0.4691
11 Extensión aleta pélvica	0.7435	<b>0.6939</b>
12 Extensión aleta anal	0.1174	0.3800
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.7681	<b>-0.5801</b>
14 Distancia columna vertebral a borde ventral	<b>0.9261</b>	0.0858
15 Núm. de radios aleta dorsal	0.7380	-0.5003
16 Núm. radios aleta pectoral	-0.7562	0.3931
17 Núm. radios aleta anal	-0.6831	-0.1233
18 Núm. escudos predorsales	0.3069	-0.1310
20 Núm. escudos pospélvicos	-0.3192	0.1757
21 Número vértebras preurales	-0.5640	0.0454
22 Núm. radios aleta pectoral	-0.4106	<b>0.7607</b>



**Figura 11.** Gráfica del primer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

**Cuadro 9.** Cargas o vectores Eigen del primer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

Caracteres	Componente	
	1	2
2 Longitud estándar	0.9835	0.1033
3 Longitud cabeza	<b>0.9934</b>	0.0767
4 Altura de la cabeza	<b>0.9956</b>	0.0385
5 Longitud predorsal	0.9882	0.0773
6 Longitud prepélvica	0.9916	0.0436
7 Longitud preanal	0.9778	0.0498
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9959</b>	0.0499
9 Extensión aleta dorsal	<b>0.9905</b>	0.0453
10 Extensión aleta pectoral	0.9768	0.0962
11 Extensión aleta pélvica	0.9261	0.3188
12 Extensión aleta anal	<b>0.9901</b>	0.0537
15 Núm. radios aleta dorsal	0.9044	-0.2192
16 Núm. radios aleta pectoral	0.8596	-0.2133
17 Núm. radios aleta anal	0.8515	<b>-0.5122</b>
19 Núm. escudos prepélvicos	0.9145	-0.2029
20 Núm. escudos pospélvicos	-0.1949	<b>0.6615</b>
22 Núm. radios aleta pélvica	-0.4184	<b>-0.5039</b>



Ext. a. pélvica, L. estándar, L. total, L. predorsal, L. preanal

Figura 12 Gráfica del primer PCA de los elimictiformes conocidos

Cuadro 10. Cargas o vectores Eigen del primer PCA de los elimictiformes conocidos.

Caracteres	Componente	
	1	2
1 Longitud total	<b>0.9940</b>	0.0355
2 Longitud estándar	<b>0.9955</b>	0.0254
3 Longitud cabeza	0.9868	0.0488
4 Altura de la cabeza	0.9520	0.0940
5 Longitud predorsal	<b>0.9915</b>	0.0234
6 Longitud prepélvica	0.9880	0.1060
7 Longitud preanal	<b>0.9911</b>	0.0974
8 Altura máxima del cuerpo	0.9377	0.2567
9 Extensión aleta dorsal	0.8831	0.3943
10 Extensión aleta pectoral	0.9873	0.0218
11 Extensión aleta pélvica	<b>1.0001</b>	0.0683
12 Extensión aleta anal	0.9898	-0.0319
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.9159	0.3367
14 Distancia columna Vertebral a borde ventral	0.4527	0.0003
15 Número de radios aleta dorsal	-0.2262	<b>0.8573</b>
16 Núm. radios aleta pectoral	-0.0724	<b>-0.8532</b>
17 Núm. radios aleta anal	0.7398	-0.4091
18 Núm. escudos predorsales	0.8243	-0.3102
19 Núm. escudos prepélvicos	0.8161	-0.1650
20 Núm. escudos pospélvicos	0.4106	-0.3504
21 Núm. vértebras preurales	0.7818	-0.4575
22 Núm. radios aleta pélvica	0.5841	-0.0881

**Segundo PCA: caracteres cuantitativos continuos.** En las cuatro gráficas obtenidas en el segundo PCA de los clupeomorfos conocidos (figuras 13 a 16) se observan los mismos grupos presentes en el primer PCA. Sin embargo, a diferencia de lo obtenido en el primer PCA, las nubes de dichos grupos están relativamente bien delimitadas a lo largo del eje del segundo componente. Los caracteres que definen la distribución de los grupos en el eje del primer componente son, salvo uno o dos caracteres distintos, los mismos del primer PCA para cada uno de los casos (cuadros 11 a 14).

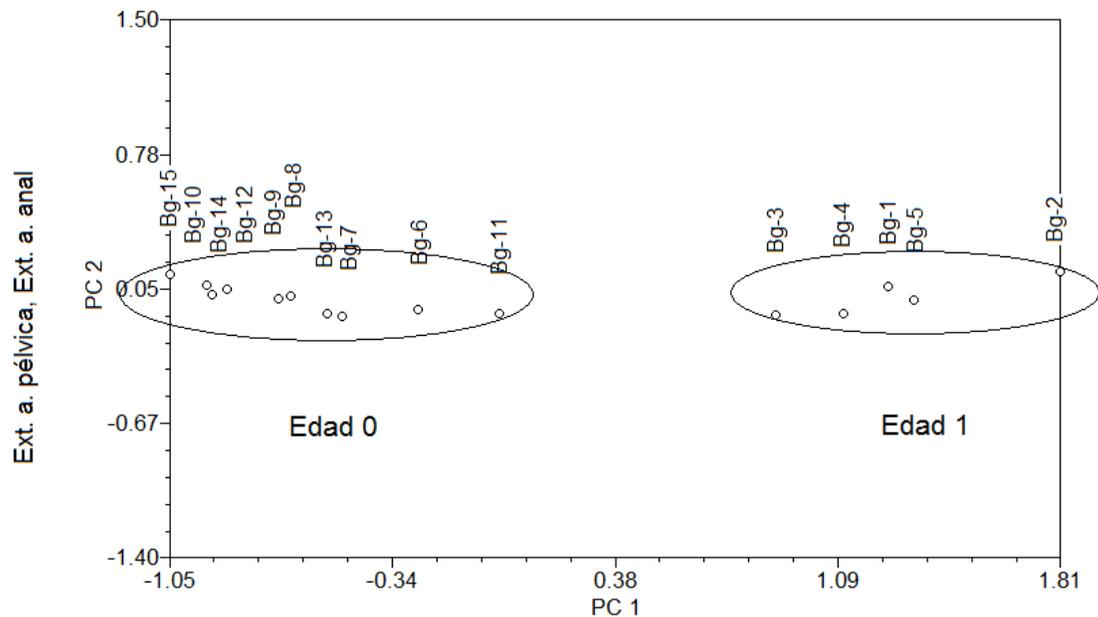
a) En el eje del primer componente de la gráfica de *Brevoortia gunteri* (figura 13) se observan: Edad 0 en la región negativa y grupo Edad 1 en la región positiva. Sin embargo, a diferencia de la gráfica del primer PCA, en el eje del segundo componente los miembros de ambos grupos están relativamente alineados hacia el centro del eje del segundo componente.

b) En el eje del primer componente de la gráfica de *Gosiutichthys parvus* (figura 14) se aprecian los tres posibles Edad 0, Edad 1 y Edad 2: el primero en la región negativa, el segundo en el centro y el tercero en la región positiva. La nube que conforma el primer grupo, aunque un tanto dispersa en el eje del segundo componente, parece estar mejor delineada que aquella de la gráfica del primer PCA. La nube del segundo grupo se observa más compacta en ambos ejes. Dos elementos de la tercera nube se encuentran muy cercanos entre sí en ambos ejes, sin embargo, el tercer elemento de este grupo, Gp-2, se aleja considerablemente del resto en la región positiva del eje del segundo componente. El tercer grupo se ubica en la región negativa del segundo componente, mientras que el primero y segundo grupos se localizan en aproximadamente el centro de dicho eje.

c) La distribución de los taxones en el eje del primer componente en *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* (figura 15) es prácticamente la misma que en la gráfica del primer PCA: las dos especies se separan claramente, el elemento Gp-9 de *G. parvus* se ubica en el centro de la gráfica y *B. gunteri* se separa en los grupos Edad 0 y Edad 1. La diferencia reside en que las nubes de ambos taxones están más compactas en el eje del segundo componente en este segundo PCA. De cualquier modo, y aunque se

observan más cercanos que en el primer PCA, tres de los componentes de *G. parvus*, Gp-4, Gp-6 y Gp-7, se localizan en la región positiva del eje del segundo componente, mientras que el resto se aleja un poco y tiende hacia la región negativa.

d) En la gráfica de los elimictiformes conocidos (figura 16), *Diplomystus dentatus* se localiza en la región positiva del eje del primer componente. Sus miembros se encuentran un tanto dispersos en el eje del segundo componente. El elemento Dd-3, aunque está relativamente alineado en el segundo, se aleja del resto en el eje del primero, ubicándose en la región negativa, con el resto de los taxones. *Diplomystus birdi*, *Armigatus namourensis* y *Triplomystus noorae* se encuentran tan cerca unos de otros en ambos ejes, que parece formar una sola nube en el hemisferio izquierdo de la gráfica.

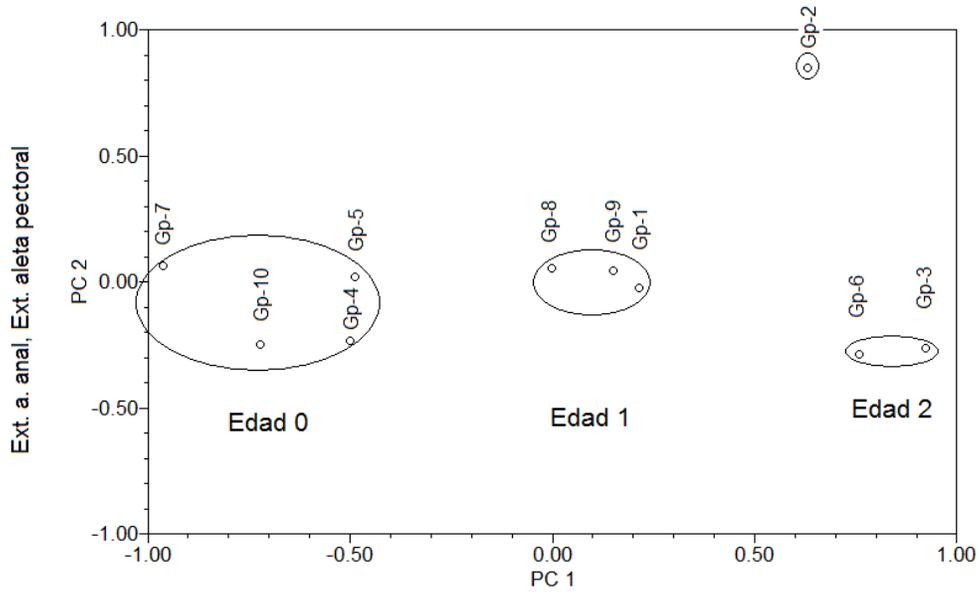


L. predorsal, L. cabeza, L. total, Ext. a. dorsal, L. preanal, A. cabeza, A. máx. cuerpo, L. estándar

Figura 13. Gráfica del segundo PCA de *Brevoortia gunteri*.

Cuadro 11. Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de *Brevoortia gunteri*.

Caracteres	Función	
	1	2
1 Longitud total	<b>0.9952</b>	0.0024
2 Longitud estándar	<b>0.9916</b>	-0.0944
3 Longitud cabeza	<b>0.9971</b>	-0.0315
4 Altura de la cabeza	<b>0.9944</b>	0.0106
5 Longitud predorsal	<b>0.9972</b>	-0.0472
6 Longitud prepélvica	0.9879	-0.0932
7 Longitud preanal	<b>0.9947</b>	-0.0838
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9936</b>	-0.0193
9 Extensión aleta dorsal	<b>0.9949</b>	0.0499
10 Extensión aleta pectoral	0.9806	0.0070
11 Extensión aleta pélvica	0.9787	<b>0.1896</b>
12 Extensión aleta anal	0.9877	<b>0.1130</b>

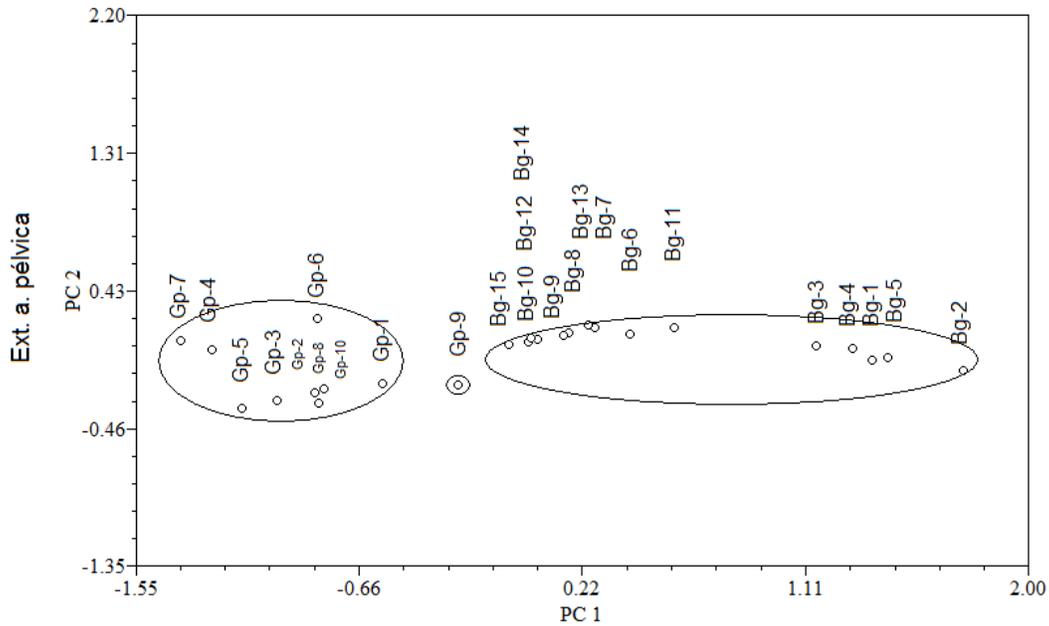


A. cabeza, L. predorsal, A. máx. cuerpo, E. a. pélvica, Dist. columna vertebral a borde ventral

Figura 14. Gráfica del segundo PCA de *Gosiutichthys parvus*.

Cuadro 12. Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de *Gosiutichthys parvus*.

Caracteres	Componente	
	1	2
2 Longitud estándar	0.8337	0.2679
3 Longitud cabeza	0.8923	0.3223
4 Altura de la cabeza	<b>0.9777</b>	0.0841
5 Longitud predorsal	<b>0.9590</b>	-0.0643
6 Longitud prepélvica	0.7481	-0.6623
7 Longitud preanal	0.7316	-0.2907
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9586</b>	0.0188
9 Extensión aleta dorsal	0.8253	0.0114
10 Extensión aleta pectoral	0.4017	0.6921
11 Extensión aleta pélvica	<b>0.9562</b>	-0.2701
12 Extensión aleta anal	0.0686	<b>-0.9238</b>
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.6785	0.3854
14 Distancia columna vertebral a borde ventral	<b>0.9336</b>	-0.0736

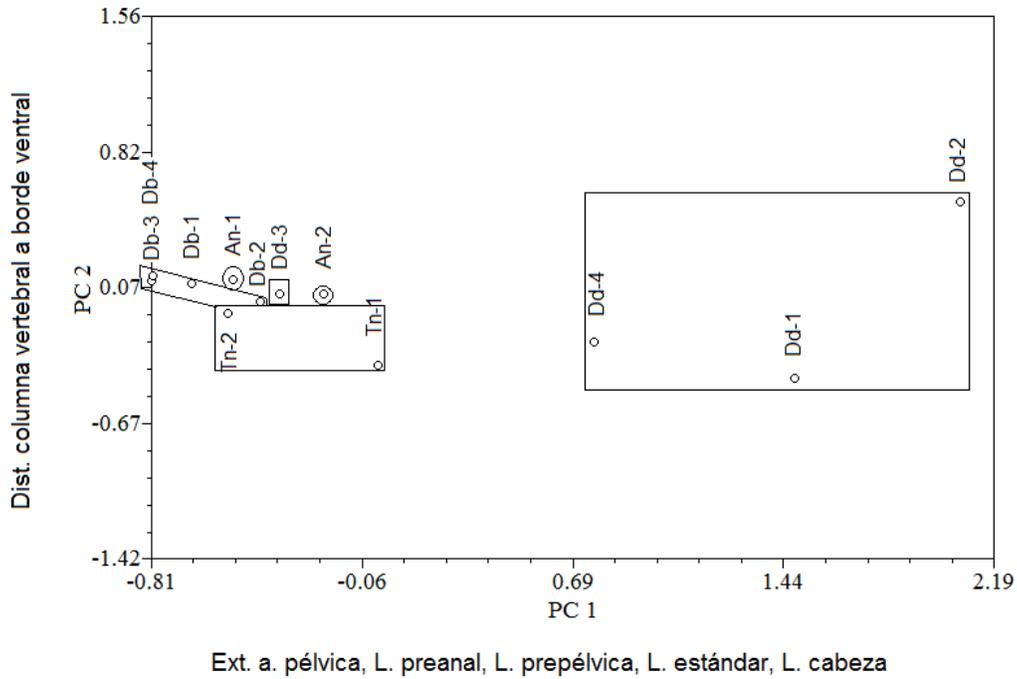


L. predorsal, Ext. a. dorsal, L. cabeza, L. estándar, A. máx. cuerpo, A. cabeza

Figura 15. Gráfica del segundo PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

Cuadro 13. Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

Caracteres	Componente	
	1	2
2 Longitud estándar	<b>0.9965</b>	0.0196
3 Longitud cabeza	<b>0.9970</b>	0.0342
4 Altura de la cabeza	<b>0.9960</b>	0.0525
5 Longitud predorsal	<b>0.9982</b>	0.0096
6 Longitud prepélvica	0.9927	0.0738
7 Longitud preanal	0.9949	-0.0029
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9965</b>	0.0569
9 Extensión aleta dorsal	<b>0.9975</b>	-0.0141
10 Extensión aleta pectoral	0.9900	-0.0235
11 Extensión aleta pélvica	0.9776	<b>-0.2060</b>
12 Extensión aleta anal	0.9931	-0.0038



**Figura 16.** Gráfica del segundo PCA de los elimictiformes conocidos.

**Cuadro 14.** Cargas o vectores Eigen del segundo PCA de los elimictiformes conocidos.

Caracteres	Componente	
	1	2
2 Longitud estándar	<b>0.9935</b>	0.0466
3 Longitud cabeza	<b>0.9875</b>	-0.0013
4 Altura de la cabeza	0.9627	0.2065
5 Longitud predorsal	0.9868	0.0918
6 Longitud prepélvica	<b>0.9970</b>	-0.0007
7 Longitud preanal	<b>0.9977</b>	0.0205
8 Altura máxima del cuerpo	0.9703	-0.0317
9 Extensión aleta dorsal	0.9190	-0.0245
10 Extensión aleta pectoral	0.9871	0.0789
11 Extensión aleta pélvica	<b>1.0007</b>	-0.0235
12 Extensión aleta anal	0.9819	0.0475
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.9536	0.0081
14 Distancia columna vertebral a borde ventral	0.4634	<b>-0.8838</b>

**Tercer PCA: caracteres cuantitativos continuos y cuantitativos discretos relacionados al número de escudos.** En las gráficas obtenidas para las cuatro muestras (figuras 17 a 20), se observan los mismos grupos encontrados en los dos PCAs anteriores pero en esta ocasión, las nubes de dichos grupos son las mejor delineadas de todos los PCAs corridos. Sin embargo, también es posible encontrar uno o dos elementos extrínsecos en el eje del segundo componente. Los caracteres que definen la distribución de los grupos en el primer componente son prácticamente los mismos encontrados mediante los PCAs anteriores. El carácter de mayor importancia para definir al segundo componente es, a excepción de la muestra de *G. parvus*, el número de escudos pospélvicos (cuadros 15 a 18).

a) En la gráfica de *Brevoortia gunteri* (figura 17) los grupos Edad 0 y Edad 1 se separan claramente en el eje del primer componente. Los miembros de ambos grupos se alinean en el centro del eje del segundo componente. Únicamente Bg-6 se aleja considerablemente de su grupo en el segundo componente.

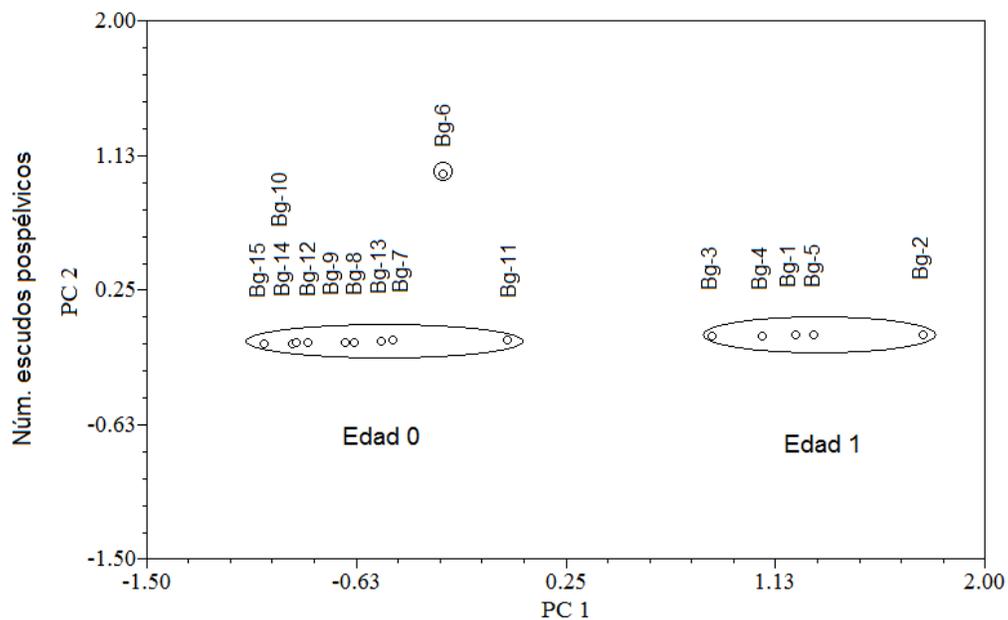
b) En la gráfica de *Gosiutichthys parvus* (figura 18) las nubes de los tres grupos se observan más compactas que en los PCAs anteriores. Sin embargo, un miembro del primer grupo, Gp-7 y un miembro del tercero, Gp-2 se alejan considerablemente del resto en el eje del segundo componente.

c) En la gráfica de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* (figura 19), las nubes de ambas especies se separan claramente en el eje del primer componente y se observan muy compactas en el eje del segundo componente, de hecho, ambas se encuentran alineadas en la región negativa. Sin embargo, un elemento de *Gosiutichthys*, Gp-5, y uno de *Brevoortia*, Bg-6 se alejan considerablemente del resto, alineándose hacia la región positiva del segundo eje.

d) La gráfica de los elimictiformes conocidos (figura 20) presenta una separación relativamente confiable de las nubes de datos de *Diplomystus birdi* y *Armigatus namourensis* en la región negativa del eje del primer componente y de *Diplomystus dentatus* en la región positiva. La nube de *D. birdi* se localiza en la región positiva del eje del segundo componente y *A. namourensis* en la negativa, aunque la separación

entre ambas es pequeña. Los miembros de *D. dentatus* están algo dispersos en el eje del segundo componente. Los elementos de *Triplomystus noorae* están muy separados uno de otro y se ubican: Tn-2 a la izquierda y Tn-1 a la derecha de la nube de *A. namourensis*. Muy cercano a An-2, se observa el miembro de *D. dentatus*, Dd-3.

La distribución de las especies en esta gráfica, aunque es la mejor de los tres PCAs de elimictiformes conocidos, no es del todo clara. De hecho, si no se supiera de antemano que se trata de distintos taxones, esta se podría interpretar de un modo distinto, de acuerdo a la asociación de los puntos en la gráfica (figura 21).

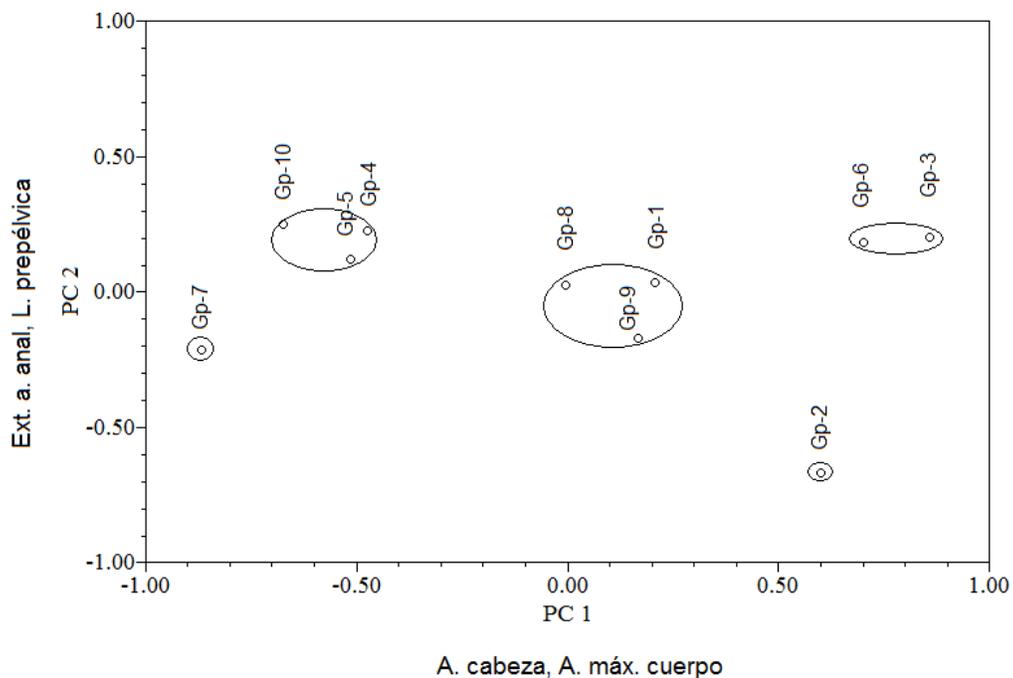


L. predorsal, L. cabeza, Ext. a. dorsal, L. total, L. preanal, A. cabeza, A. máx. cuerpo, L. estándar

Figura 17. Gráfica del tercer PCA de *Brevoortia gunteri*.

Cuadro 15. Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de *Brevoortia gunteri*.

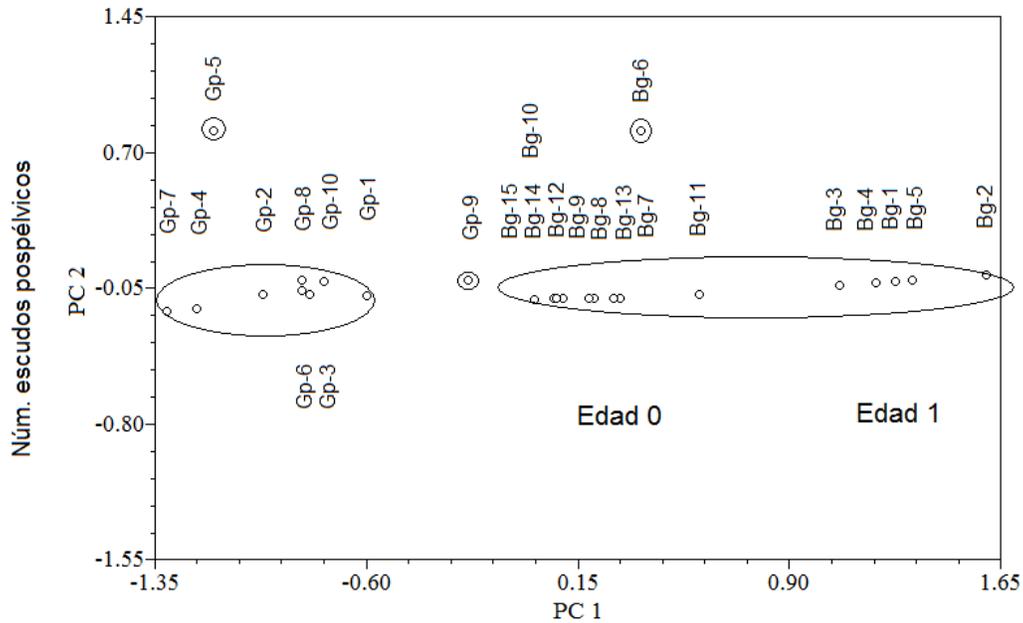
Caracteres	Componente	
	1	2
1 Longitud total	<b>0.9947</b>	0.0785
2 Longitud estándar	<b>0.9916</b>	0.0075
3 Longitud cabeza	<b>0.9968</b>	0.0573
4 Altura de la cabeza	<b>0.9945</b>	-0.0203
5 Longitud predorsal	<b>0.9972</b>	0.0173
6 Longitud prepélvica	0.9876	0.0418
7 Longitud preanal	<b>0.9946</b>	0.0088
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9937</b>	-0.0223
9 Extensión aleta dorsal	<b>0.9950</b>	-0.0142
10 Extensión aleta pectoral	0.9808	-0.0245
11 Extensión aleta pélvica	0.9789	-0.0306
12 Extensión aleta anal	0.9879	-0.0235
20 Núm. escudos pospélvicos	-0.0766	<b>0.9969</b>



**Figura 18.** Gráfica del tercer PCA de *Gosiutichthys parvus*.

**Cuadro 16.** Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de *Gosiutichthys parvus*.

Caracteres	Función	
	1	2
2 Longitud estándar	0.8076	0.0435
3 Longitud cabeza	0.9296	-0.4716
4 Altura de la cabeza	<b>1.0154</b>	-0.2529
5 Longitud predorsal	<b>0.9314</b>	0.2339
6 Longitud prepélvica	0.7239	<b>0.6825</b>
7 Longitud preanal	0.7268	0.3031
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9931</b>	-0.2152
9 Extensión aleta dorsal	0.8077	0.1551
10 Extensión aleta pectoral	0.3847	-0.4494
11 Extensión aleta pélvica	0.9286	0.4065
12 Extensión aleta anal	0.0649	<b>0.6901</b>
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.6853	-0.3456
14 Distancia columna vertebral a borde ventral	0.9249	0.1299
18 Núm. escudos predorsales	0.3820	-0.6587
20 Núm. escudos pospélvicos	-0.3170	0.2046

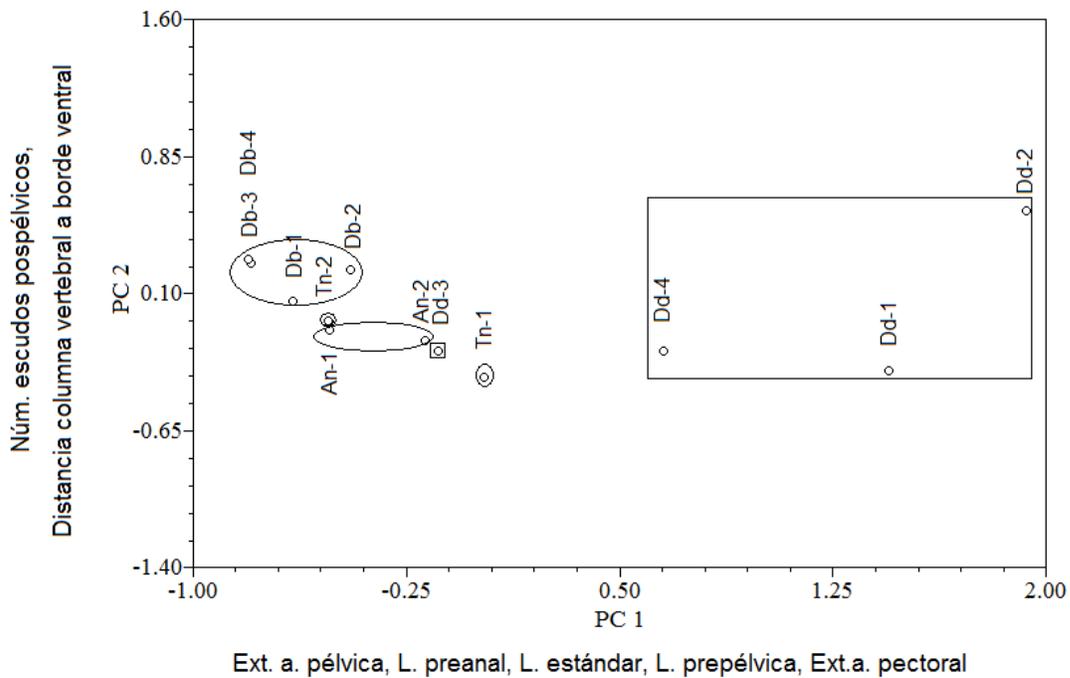


A. máx. cuerpo, A. cabeza, L. cabeza, Ext. a. dorsal, L. predorsal

Figura 19. Gráfica del tercer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

Cuadro 17. Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

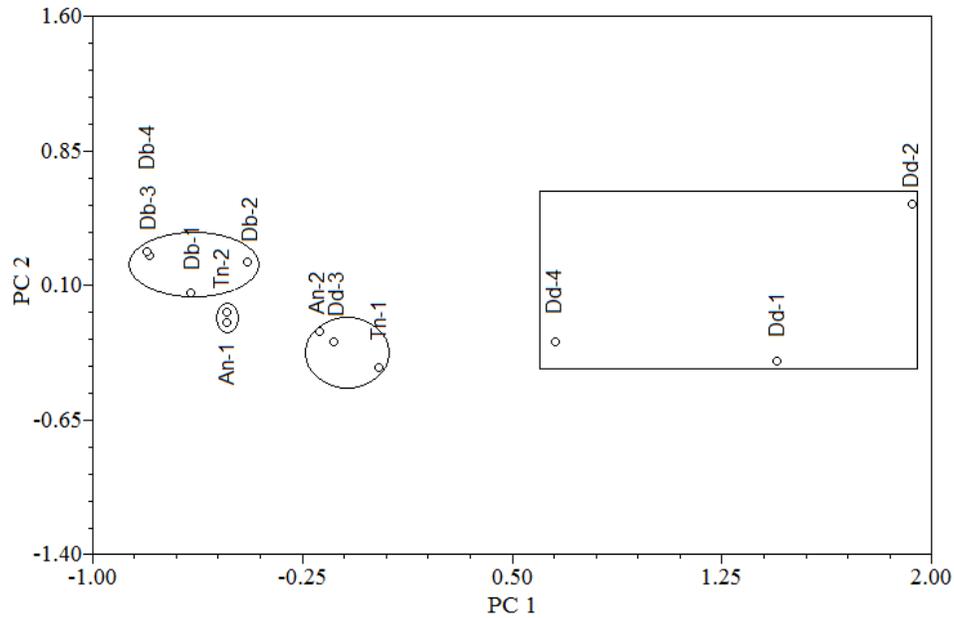
Caracteres	Componente	
	1	2
2 Longitud estándar	0.9949	0.0044
3 Longitud de la cabeza	<b>0.9983</b>	0.0234
4 Altura de la cabeza	<b>0.9989</b>	-0.0148
5 Longitud predorsal	<b>0.9972</b>	0.0094
6 Longitud prepélvica	0.9941	0.0091
7 Longitud preanal	0.9933	0.0063
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9991</b>	-0.0038
9 Extensión aleta dorsal	<b>0.9978</b>	-0.0121
10 Extensión aleta pectoral	0.9890	0.0323
11 Extensión aleta pélvica	0.9622	0.1750
12 Extensión aleta anal	0.9945	-0.0122
19 Número escudos prepélvicos	0.8652	-0.0301
20 Número escudos pospélvicos	-0.1877	<b>0.9804</b>



**Figura 20.** Gráfica del tercer PCA de los elimictiformes conocidos.

**Cuadro 18.** Cargas o vectores Eigen del tercer PCA de los elimictiformes conocidos.

Caracteres	Función	
	1	2
2 Longitud estándar	<b>0.9931</b>	0.0531
3 Longitud de la cabeza	0.9852	0.0372
4 Altura de la cabeza	0.9548	0.1925
5 Longitud predorsal	0.9852	0.0962
6 Longitud prepélvica	<b>0.9928</b>	0.0241
7 Longitud preanal	<b>0.9954</b>	0.0311
8 Altura máxima del cuerpo	0.9663	0.0322
9 Extensión aleta dorsal	0.9028	0.1023
10 Extensión aleta pectoral	<b>0.9853</b>	0.1006
11 Extensión aleta pélvica	<b>1.0017</b>	0.0009
12 Extensión aleta anal	0.9852	0.0671
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.9446	0.0607
14 Distancia columna vertebral a borde ventral	0.4768	<b>-0.7368</b>
18 Número de escudos predorsales	0.8036	0.0161
19 Número de escudos prepélvicos	0.8154	-0.1443
20 Número de escudos pospélvicos	0.3939	<b>-0.7963</b>



**Figura 21.** Interpretación alterna de la tercer gráfica de PCA de los elimictiformes conocidos.

**Selección de los caracteres más importantes en la definición de los grupos:  
Análisis de Función Discriminante.**

Los resultados de PCA indican que, a pesar de la presencia de uno o dos miembros extrínsecos dentro de las gráficas, la combinación de caracteres cuantitativos que permitió la obtención de grupos mejor definidos visualmente fue la suma de los cuantitativos continuos y los cuantitativos discretos relacionados al número de escudos. Es por ello que en el Análisis de Función Discriminante o DFA fue dicha combinación la que se empleó en la evaluación de los distintos grupos, así como en la búsqueda de aquellos caracteres que los definen.

El Análisis de Función Discriminante aplicado a las cuatro muestras de clupeomorfos conocidos a) *Brevoortia gunteri*, b) *Gosiutichthys parvus*, c) *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* y d) elimictiformes conocidos, obtuvo resultados variados. En el caso de *Brevoortia gunteri* y de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* se confirmó la presencia de distintos grupos dentro de las muestras. En el caso de *Gosiutichthys*

*parvus* y de los elimictiformes conocidos, el DFA no encontró diferencias significativas entre los grupos puestos a prueba.

a) *Brevoortia gunteri*. El 100% de los casos resultaron válidos para su posterior análisis. La Lambda de Wilks para los grupos Edad 0 y Edad 1 de *Brevoortia* ( $p < 0.001$ ) indica que las diferencias observadas entre ambos grupos son altamente significativas (cuadro 19). Debido a que se trata de solo dos grupos, el programa no generó una gráfica. Los caracteres que tuvieron una mayor importancia para separar a las Edades 0 y 1 (coeficientes canónicos estandarizados de las funciones discriminantes) se aprecian en el cuadro 20. La matriz de clasificación (cuadro 21) indica que el 100% de los casos originales resultaron correctamente clasificados.

**Cuadro 19.** Lambda de Wilks para los grupos Edad 0 y Edad 1 de *Brevoortia gunteri*.

Función	Lambda de Wilks	Xi-cuadrada	gl	Sig.
1	0.002	45.309	12	<b>&lt;0.001</b>

**Cuadro 20.** Calibradores del DFA de *Brevoortia gunteri*.

Caracteres	Función 1
1 Longitud total	-6.264
2 Longitud estándar	<b>15.808</b>
3 Longitud cabeza	-5.169
4 Altura de la cabeza	<b>9.105</b>
5 Longitud predorsal	<b>8.321</b>
6 Longitud prepélvica	-6.779
7 Longitud preanal	-6.219
8 Altura máxima del cuerpo	<b>-12.46</b>
9 Extensión aleta dorsal	2.937
10 Extensión aleta pectoral	3.945
11 Extensión aleta pélvica	<b>8.434</b>
12 Extensión aleta anal	<b>-9.379</b>

**Cuadro 21.** Matriz de clasificación del DFA de *Brevoortia gunteri*.

		Edad	Predicción de Pertenencia		Total
			Edad 0	Edad 1	
Original	Número	Edad 0	<b>10</b>	0	10
		Edad 1	0	<b>5</b>	5
%		Edad 0	<b>100.0</b>	0.0	100.0
		Edad 1	0.0	<b>100.0</b>	100.0

b) *Gosiutichthys parvus*. Sólo el 40% de los casos resultaron válidos para ser evaluados mediante el DFA. De este modo, el programa eliminó del análisis a todos los componentes del posible grupo Edad 1, probablemente por presentar varios datos faltantes. La Lambda de Wilks para los grupos Edad 0 y Edad 2 indica que no hay diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre ellos (cuadro 22). Debido a que se trata de solo dos grupos, el programa no generó una gráfica. Los coeficientes canónicos estandarizados para esta muestra se aprecian en el cuadro 23. La matriz de clasificación (cuadro 24) muestra que los miembros de ambos grupos fueron correctamente clasificados, sin embargo brinda un porcentaje de sólo el 80%. Esto probablemente se deba a los casos que fueron eliminados.

**Cuadro 22.** Lambda de Wilks para los grupos Edad 0 y Edad 2 de *Gosiutichthys parvus*.

Función	Lambda de Wilks	Xi-cuadrada	gl	Sig.
1	0.021	3.854	2	<b>0.146</b>

**Cuadro 23.** Calibradores del DFA de *Gosiutichthys parvus*.

Caracteres	Función 1
2 Longitud estándar	5.287
6 Longitud prepélvica	-5.231

**Cuadro 24.** Matriz de clasificación del DFA de *Gosiutichthys parvus*.

		Edad	Predicción de Pertenencia		Total
			Edad 0	Edad 2	
Original	Número	Edad 0	<b>3</b>	0	3
		Edad 2	0	<b>1</b>	1
	%	Edad 0	<b>100.0</b>	0.0	100.0
		Edad 2	0.0	<b>100.0</b>	100.0

c) *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*. El programa consideró válido el 83% de los casos para desarrollar el DFA. La Lambda de Wilks ( $p < 0.01$ ) sugiere que existen diferencias significativas entre *B. gunteri* y *G. parvus* (cuadro 25). Debido a que se trata de solo dos grupos, el programa no generó una gráfica. Los caracteres que mejor contribuyen en la separación de ambos grupos se presentan en el cuadro 26. La matriz de clasificación (cuadro 27) indica que el 100% de los casos originales resultaron correctamente clasificados.

**Cuadro 25.** Lambda de Wilks para *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

Función	Lambda de Wilks	Xi-cuadrada	gl	Sig.
1	0.071	30.406	11	<b>0.001</b>

**Cuadro 26.** Calibradores del DFA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

Caracteres	Función
	1
1 Longitud estándar	2.368
3 Longitud cabeza	-1.089
4 Altura cabeza	<b>4.712</b>
5 Longitud predorsal	<b>-8.691</b>
6 Longitud prepélvica	<b>3.102</b>
7 Longitud preanal	-1.930
8 Altura máxima del cuerpo	<b>3.415</b>
9 Extensión aleta dorsal	.274
10 Extensión aleta pectoral	-1.747
12 Extensión aleta anal	.042
20 Escudos pospélvicos	.355

**Cuadro 27.** Matriz de clasificación del DFA de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

	Especie	Predicción de Pertenencia		Total
		<i>Brevoortia</i>	<i>Gosiutichthys</i>	
Original	<i>Brevoortia</i>	<b>15</b>	0	15
	<i>Gosiutichthys</i>	0	<b>4</b>	4
%	<i>Brevoortia</i>	<b>100.0</b>	0.0	100.0
	<i>Gosiutichthys</i>	0.0	<b>100.0</b>	100.0

d) Elimictiformes conocidos. El 69% de los casos resultaron válidos para ser analizados mediante el DFA. Cuando los grupos a evaluar fueron las distintas cuatro especies, los resultados fueron los siguientes: La Lambda de Wilks para ambas funciones ( $p > 0.05$ ) sugiere que no existen diferencias significativas entre *Armigatus namourensis*, *Diplomystus birdi*, *Diplomystus dentatus* y *Triplomystus noorae* (cuadro 28). Sin embargo, al analizar la gráfica (figura 22) sí es posible apreciar una separación entre los grupos a lo largo del eje de la función 1, pero el hecho de que un miembro de *D. birdi* y uno de *T. noorae* se mal clasifiquen dentro de otras nubes en el eje de la función 1 oscurece dicha separación. Los caracteres que contribuyen en mayor medida a la distribución observada se indican en ambos ejes de la gráfica y su peso se presenta en el cuadro 29. La matriz de clasificación (cuadro 30) indica que el 92% de los casos originales resultaron correctamente clasificados: un elemento de *D. birdi* fue erróneamente clasificado como *A. namourensis*.

**Cuadro 28.** Lambda de Wilks para los cuatro grupos de los elimictiformes conocidos.

Función	Lambda de Wilks	Xi-cuadrada	gl	Sig.
1	0.006	17.751	15	<b>0.276</b>
2	0.176	6.085	8	<b>0.638</b>

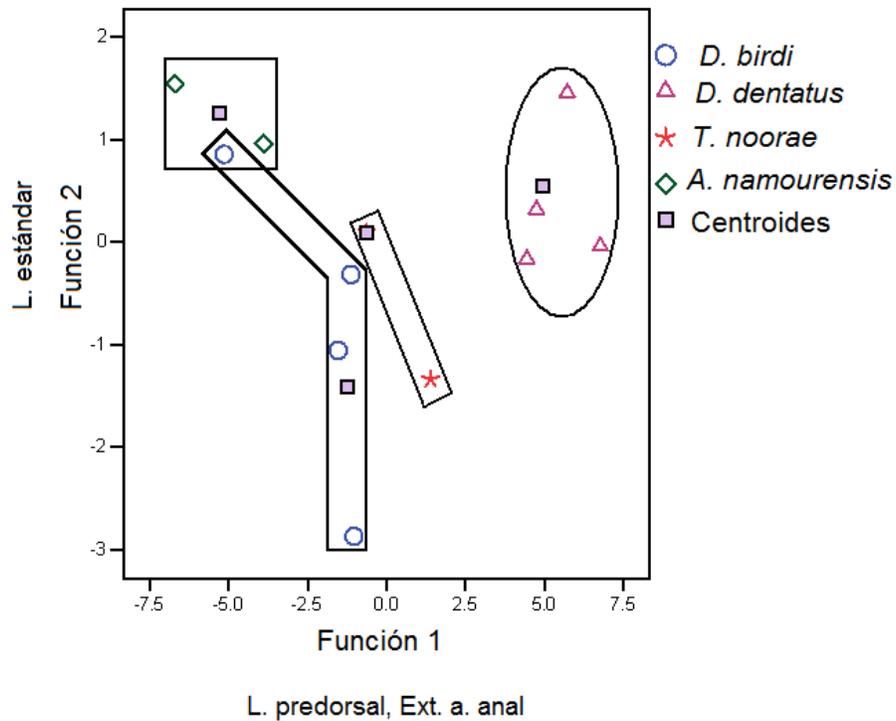


Figura 22. Gráfica del DFA de los elimictiformes conocidos.

Cuadro 29. Calibradores del DFA de los elimictiformes conocidos.

Caracteres	Función	
	1	2
2 Longitud estándar	0.979	<b>7.355</b>
3 Longitud cabeza	-1.657	-0.860
5 Longitud predorsal	<b>-17.90</b>	2.440
9 Extensión aleta dorsal	1.287	-2.355
12 Extensión aleta anal	<b>17.597</b>	-6.259

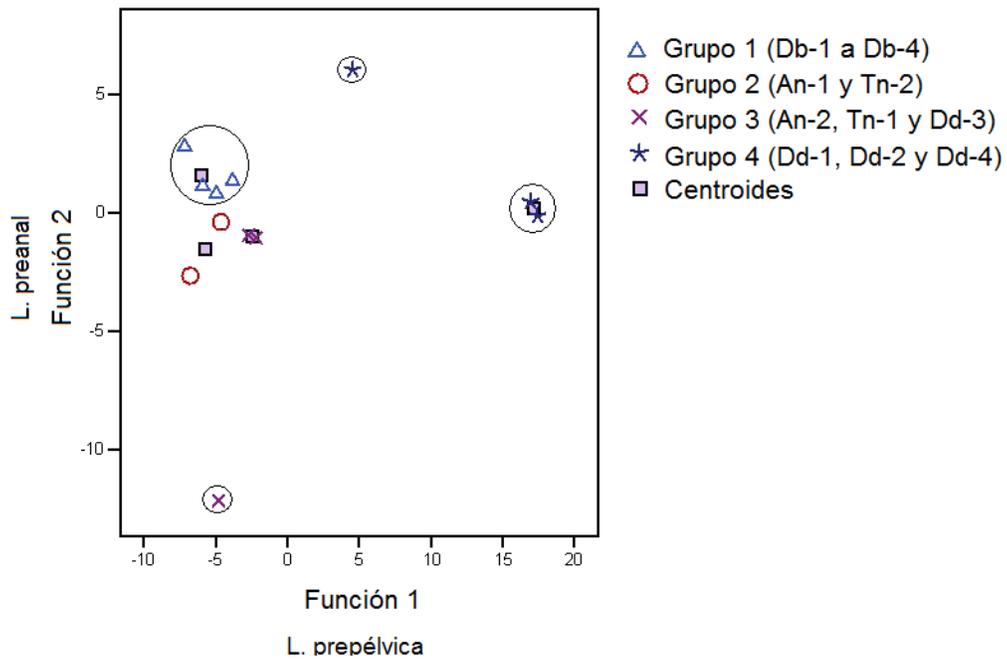
**Cuadro 30.** Matriz de clasificación del DFA de los elimictiformes conocidos.

		Especie	Predicción de Pertenencia				Total
			<i>D. birdi</i>	<i>D. dentatus</i>	<i>T. noorae</i>	<i>A. namourensis</i>	
Original	Número	<i>D. birdi</i>	<b>3</b>	0	0	<b>1</b>	4
		<i>D. dentatus</i>	0	<b>4</b>	0	0	4
		<i>T. noorae</i>	0	0	<b>2</b>	0	2
		<i>A. namourensis</i>	0	0	0	<b>2</b>	2
%		<i>D. birdi</i>	<b>75.0</b>	.0	.0	<b>25.0</b>	100.0
		<i>D. dentatus</i>	.0	<b>100.0</b>	.0	.0	100.0
		<i>T. noorae</i>	.0	.0	<b>100.0</b>	.0	100.0
		<i>A. namourensis</i>	.0	.0	.0	<b>100.0</b>	100.0

Cuando los grupos a evaluar fueron aquellos interpretados de la figura 21, los resultados de este DFA alterno fueron: la Lambda de Wilks ( $p > 0.05$ ) sugiere que no existen diferencias significativas entre el grupo 1 (miembros de *Diplomystus birdi*, Db-1 a Db-4), grupo 2 (An-1 y Tn-2), grupo 3 (An-2, Tn-1 y Dd-3) y grupo 4 (miembros de *Diplomystus dentatus* excepto Dd-3) para ninguna de las dos funciones (cuadro 31). Lo anterior se refleja en la gráfica obtenida (figura 23), puesto que no se observa una distribución clara de los ejemplares. Los miembros de grupo 4 se ubican en la región positiva del eje de la función 1; un miembro de estos se aleja considerablemente hacia la región positiva del eje de la función 2. El resto de los grupos se ubican hacia la región negativa del eje de la función 1. El grupo 1, representante de *D. birdi*, se localiza en la región positiva del eje de la función 2, mientras que el resto se encuentra en la región negativa. Los caracteres que contribuyen en mayor medida a la distribución observada se indican en ambos ejes de la gráfica y su peso se presenta en el cuadro 32. La matriz de clasificación (cuadro 33) indica que el 83% de los casos originales resultaron correctamente clasificados: un elemento del grupo 3 fue clasificado como perteneciente al grupo 2 y uno del grupo 4 fue clasificado dentro del grupo 3.

**Cuadro 31.** Lambda de Wilks para el DFA alterno de los elimictiformes conocidos.

Función	Lambda de Wilks	Xi-cuadrada	gl	Sig.
1	0.001	23.760	15	<b>0.069</b>
2	0.176	6.074	8	<b>0.639</b>



**Figura 23.** Gráfica del DFA alterno de los elimictiformes conocidos.

**Cuadro 32.** Calibradores del DFA alterno de los elimictiformes conocidos.

Caracteres	Función	
	1	2
2 Longitud estándar	-1.328	3.521
3 Longitud cabeza	2.797	-2.219
5 Longitud predorsal	0.530	6.305
6 Longitud prepélvica	<b>-5.139</b>	17.294
7 Longitud preanal	3.808	<b>-24.53</b>

**Cuadro 33.** Matriz de clasificación del DFA alterno de los elimictiformes conocidos.

		Grupo	Predicción de Pertenencia				Total
			1	2	3	4	
Original	Número	1	<b>4</b>	0	0	0	4
		2	0	<b>2</b>	0	0	2
		3	0	<b>1</b>	<b>2</b>	0	3
		4	0	0	<b>1</b>	<b>2</b>	3
	%	1	<b>100.0</b>	0.0	0.0	0.0	100.0
		2	0.0	<b>100.0</b>	0.0	0.0	100.0
		3	0.0	<b>33.3</b>	<b>66.7</b>	0.0	100.0
		4	0.0	0.0	<b>33.3</b>	<b>66.7</b>	100.0

**Caracteres cuantitativos dados por el DFA sumados a caracteres cualitativos: Análisis de Coordenadas Principales.**

Los Análisis de Coordenadas Principales o PCOs aplicados a *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* y a los elimictiformes conocidos, respectivamente, resultaron en gráficas donde cada uno de los grupos presentes en cada caso se separaron con claridad.

La gráfica obtenida para *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* (figura 24) muestra una separación contundente entre las nubes de ambas especies. Sin embargo, dentro de la nube de *B. gunteri*, se conserva la disposición de sus miembros en los grupos Edad 0 y Edad 1, aunque la distancia entre ellos es mucho menor a aquella entre las especies.

A pesar de que en el DFA de elimictiformes conocidos no fue posible demostrar de manera contundente la diferencia entre los cuatro taxones, en el PCO se incluyeron los caracteres cuantitativos definitorios de la función 1 y los cualitativos disponibles, tal como se plantea en el método. En la gráfica resultante (figura 25) se observan cuatro nubes de datos: de izquierda a derecha, la primera nube pertenece a *Diplomystus dentatus*. Esta es una nube extensa, pero parece consistente. Le sigue la nube de *Diplomystus birdi*. Esta es compacta. La tercera nube está compuesta por los miembros

de *Triplomystus noorae*. Finalmente, y alejada del resto en ambos ejes, se ubica la nube de *Armigatus namourensis*.

El resultado anterior se obtuvo a partir de la selección de caracteres del DFA donde los grupos evaluados fueron los distintos taxones. Sin embargo, un resultado muy parecido se obtuvo al emplear el carácter cuantitativo sugerido en el DFA alternativo, donde los grupos evaluados son un tanto artificiales. En esta gráfica (figura 26), las nubes se distribuyen de izquierda a derecha en el siguiente orden: *A. namourensis*, *T. noorae*, *D. birdi* y *D. dentatus*. Cabe destacar que las distancias entre las cuatro nubes son mayores que en la figura 25. Inclusive, la nube de *D. dentatus* se observa más compacta, aunque su elemento Dd-3 se ubicó en la nube de datos de *D. birdi*.

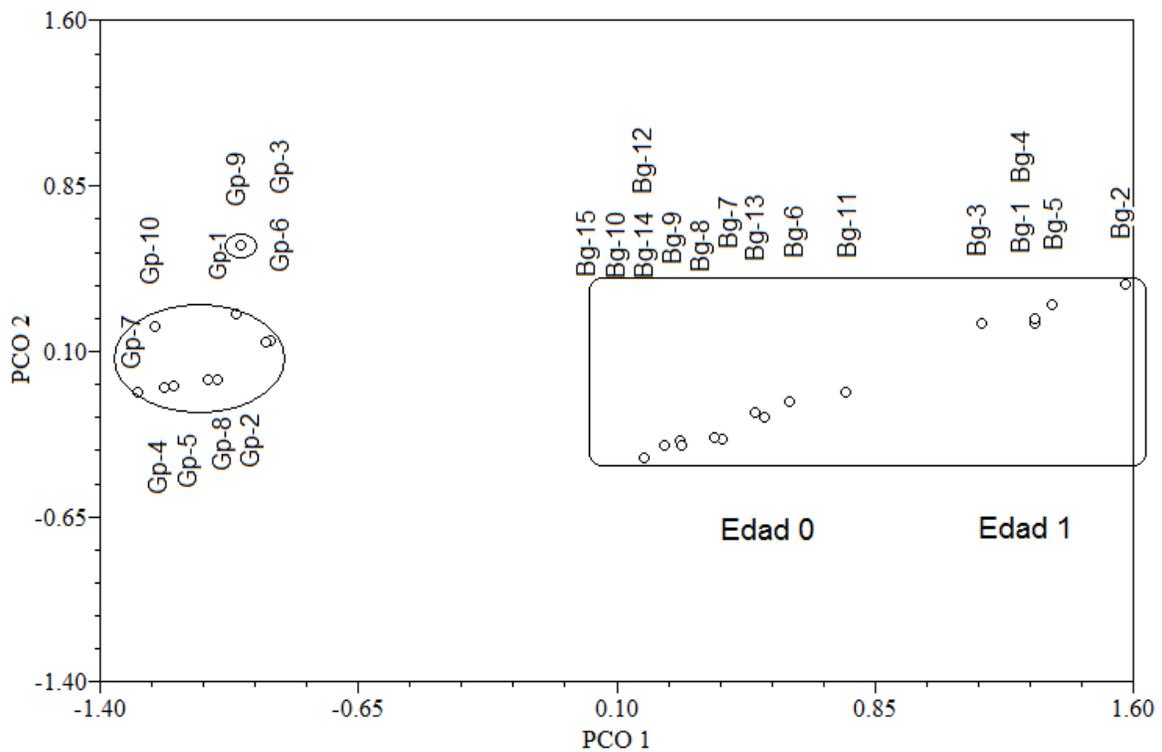


Figura 24. Gráfica de PCO de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus*.

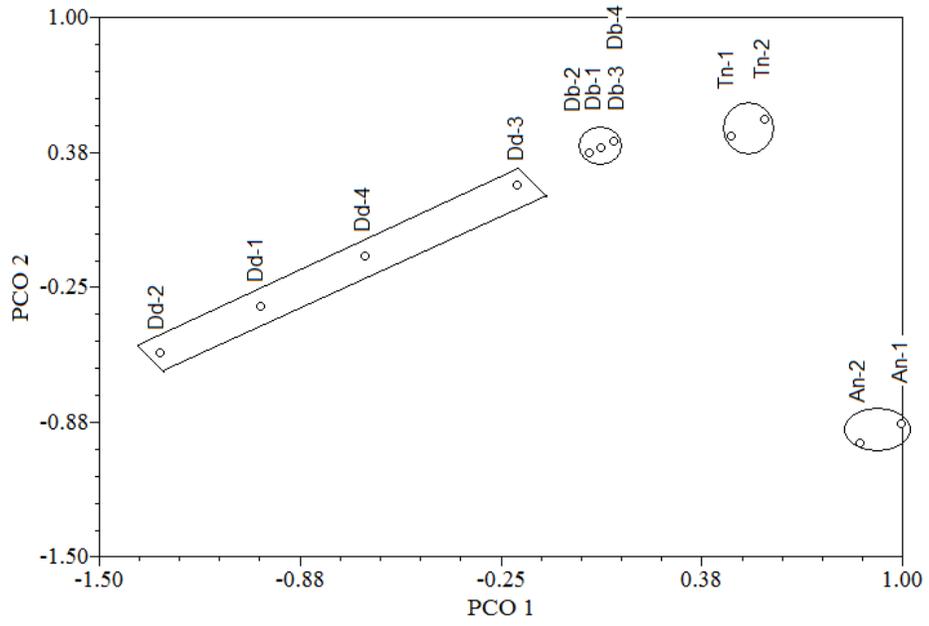


Figura 25. Gráfica de PCO de los elimictiformes conocidos.

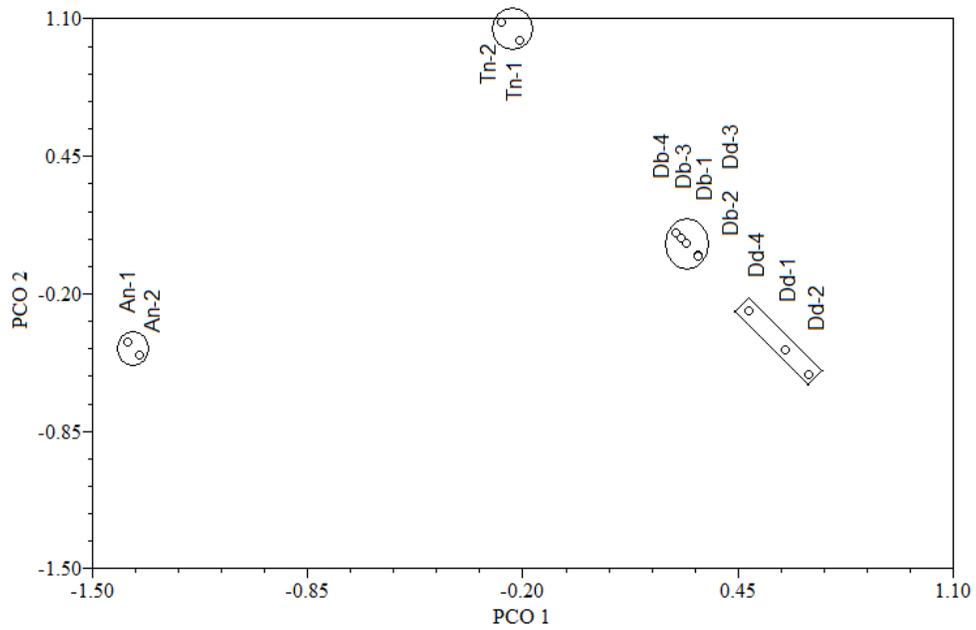
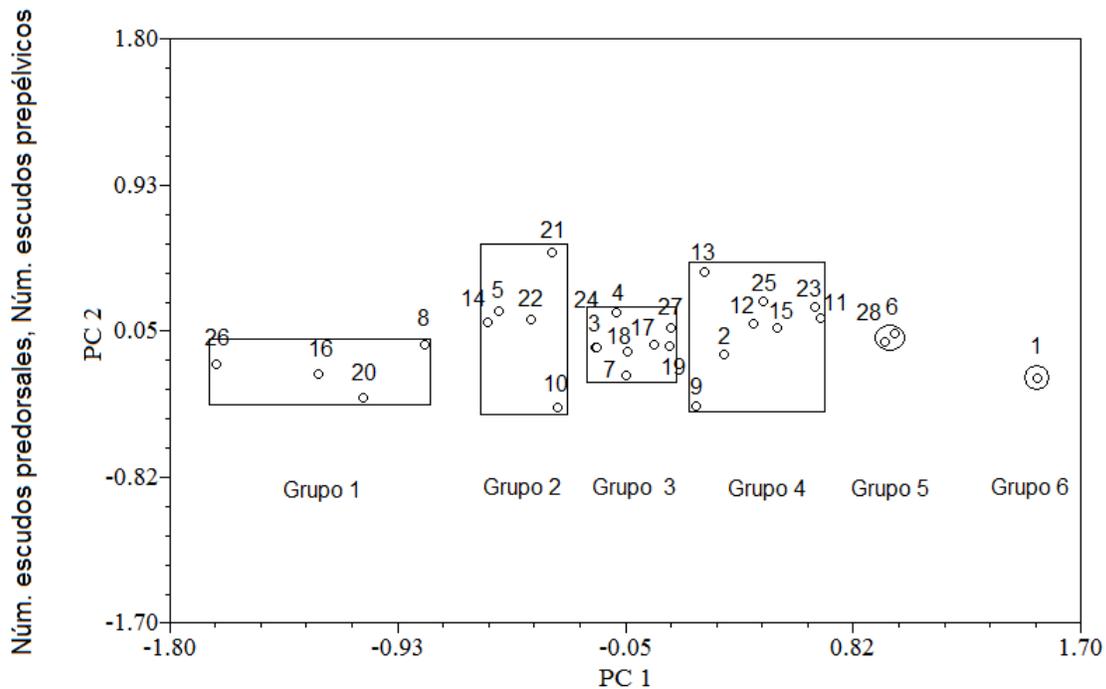


Figura 26. Gráfica de PCO alterna de los elimictiformes conocidos.

## ELIMICTIFORMES DE TLAYÚA

### Exploración de datos: Análisis de Componentes Principales.

De acuerdo a los resultados obtenidos en los clupeomorfos conocidos, los caracteres incluidos en el PCA de los elimictiformes de Tlayúa fueron todos los cuantitativos continuos y aquellos discretos relacionados al número de escudos. En la gráfica obtenida mediante este análisis (figura 27) los ejemplares parecen distribuirse en cinco pequeñas nubes a lo largo del eje del primer componente. La tercera de estas parece ser la más compacta. El ejemplar 1 podría representar a un sexto grupo, pues se encuentra considerablemente alejado del resto hacia el hemisferio derecho de la gráfica. Dos miembros de la segunda nube, ejemplares 19 y 21, y dos de la cuarta, ejemplares 9 y 13, aunque se encuentran alineados con el resto de los miembros de su grupo en el eje del primer componente, se observan un tanto dispersos en el eje del segundo componente. En la gráfica se especifican los caracteres que definen esta distribución y sus cargas o vectores Eigen se presentan en el cuadro 34.



L. prepélvica, L. estándar, L. preanal, A. cabeza, A. máx. cuerpo

Figura 27. Gráfica de PCA de los elimictiformes de Tlayúa.

**Cuadro 34.** Cargas o vectores Eigen del PCA de los elimictiformes de Tlayúa.

Caracteres	Componente	
	1	2
2 Longitud estándar	<b>0.9621</b>	0.0864
3 Longitud de la cabeza	0.9211	-0.0947
4 Altura de la cabeza	<b>0.9565</b>	-0.2256
5 Longitud predorsal	0.8760	-0.1184
6 Longitud prepélvica	<b>0.9630</b>	-0.0077
7 Longitud preanal	<b>0.9572</b>	-0.0369
8 Altura máxima del cuerpo	<b>0.9407</b>	0.0582
9 Extensión aleta dorsal	0.8362	0.0013
10 Extensión aleta pectoral	0.6596	0.0171
11 Extensión aleta pélvica	0.6745	-0.3193
12 Extensión aleta anal	0.7248	0.5402
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.8239	0.1750
14 Distancia columna vertebral a borde ventral	0.9053	0.0923
18 Número escudos predorsales	0.3772	<b>-0.8021</b>
19 Número escudos prepélvicos	0.5883	<b>0.5704</b>
20 Número escudos pospélvicos	0.3657	-0.3763

**Selección de los caracteres más importantes en la definición de los grupos:  
Análisis de Función Discriminante.**

Los grupos sometidos a prueba en el DFA fueron los posibles grupos 1 a 6. Los caracteres cuantitativos incluidos fueron los mismos que en el PCA. Debido probablemente a lo incompleto de la matriz de datos, solo el 21% de los casos resultaron válidos para su posterior análisis. Por ello se decidió correr otro Análisis de Función Discriminante suprimiendo aquellos caracteres y ejemplares con el mayor número de datos faltantes. Los caracteres omitidos fueron 4, 9, 10-12 y 18-20. Estos tienen de seis a diecinueve datos faltantes; la generalidad presenta de uno a cuatro. Los ejemplares excluidos fueron 4, 8, 17, 18, 19, 21, 23 y 24. Estos presentan de seis a trece datos faltantes en cada caso; el resto de los ejemplares tienen de cero a cinco. En este DFA el porcentaje de casos válidos fue del 90%.

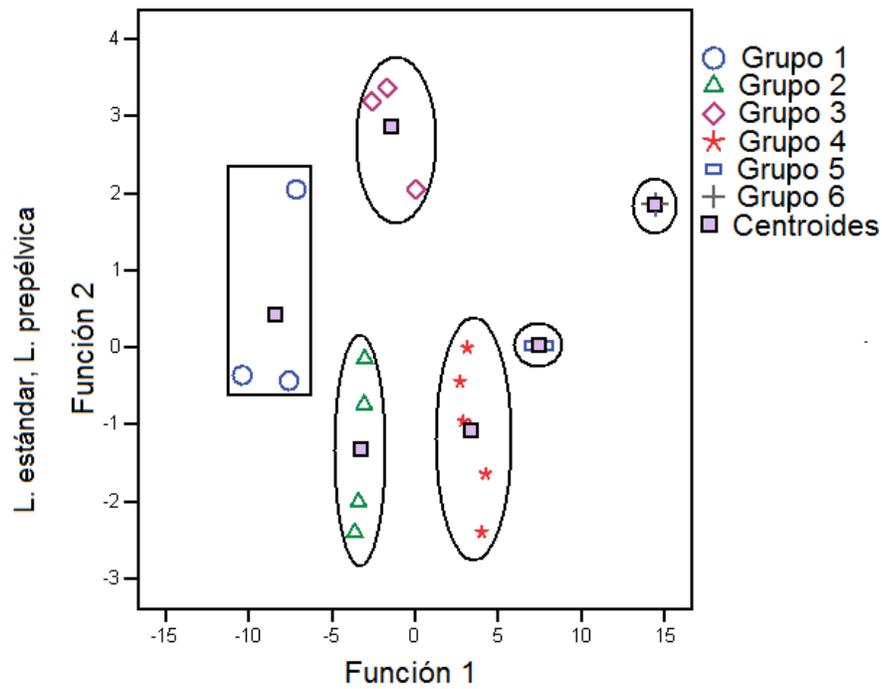
La Lambda de Wilks (cuadro 35) indica que existen diferencias altamente significativas en la función 1 ( $p < 0.01$ ), pero no en la función 2 ( $p > 0.05$ ). Al analizar la gráfica obtenida (figura 28) se observa una clara distinción entre los seis grupos. El grupo 1 se aleja del resto en ambos ejes. Los grupos 2, 4 y 5 se separan claramente en el eje de la función 1, aunque la distribución de sus elementos es muy similar en el eje de la función 2. El grupo 3 está alineado entre los grupos 2 y 4 en el eje de la función 1, pero se aleja de ellos en el eje de la función 2. El miembro de grupo 6 se aleja del resto también en ambos ejes y se localiza en la parte más distante del hemisferio derecho de la gráfica. Los caracteres que tuvieron una mayor importancia en determinar esta distribución se indican en ambos ejes de la gráfica y sus calibradores se aprecian en el cuadro 36. La matriz de clasificación (cuadro 37) indica que el 100% de los casos originales resultaron correctamente clasificados.

**Cuadro 35.** Lambda de Wilks para los distintos grupos de los elimictiformes de Tlayúa.

Función	Lambda de Wilks	Xi-cuadrada	gl	Sig.
1	0.001	70.352	40	<b>0.002</b>
2	0.044	31.133	28	<b>0.311</b>

**Cuadro 36.** Calibradores del DFA de los elimictiformes de Tlayúa.

Caracteres	Función	
	1	2
2 Longitud estándar	-0.100	<b>-2.054</b>
3 Longitud cabeza	<b>0.881</b>	-1.073
5 Longitud predorsal	0.600	1.292
6 Longitud prepélvica	0.804	<b>1.649</b>
7 Longitud preanal	-0.677	1.333
8 Altura máxima del cuerpo	<b>-1.480</b>	-0.285
13 Distancia borde dorsal a columna vertebral	0.521	0.732
14 Distancia columna vertebral a borde ventral	<b>1.445</b>	-0.020



A. máx. cuerpo, Dist. columna vertebral a borde ventral, L. cabeza

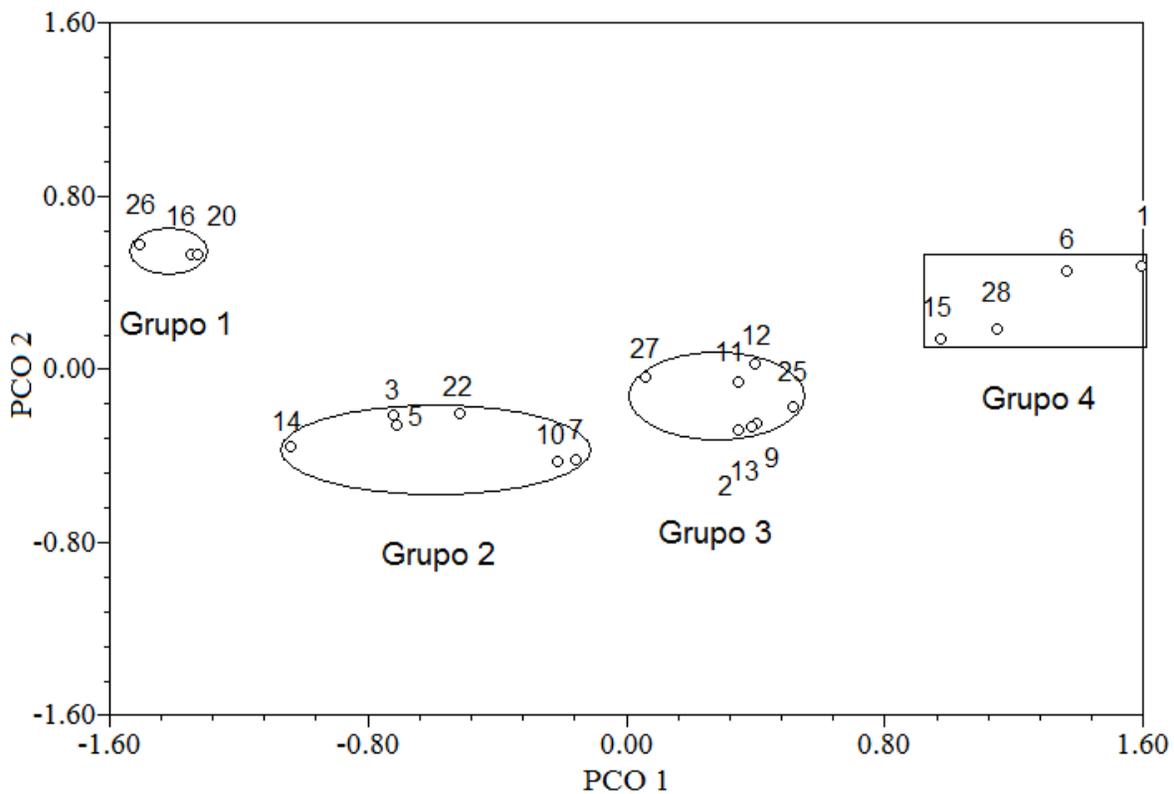
Figura 28. Gráfica del DFA de los elimictiformes de Tlayúa.

Cuadro 37. Matriz de clasificación del DFA de los elimictiformes de Tlayúa.

	Grupo	Predicción de Pertenencia						Total
		1	2	3	4	5	6	
Original	Número 1	<b>3</b>	0	0	0	0	0	3
	2	0	<b>4</b>	0	0	0	0	4
	3	0	0	<b>3</b>	0	0	0	3
	4	0	0	0	<b>6</b>	0	0	6
	5	0	0	0	0	<b>1</b>	0	1
	6	0	0	0	0	0	<b>1</b>	1
%	1	<b>100.0</b>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	2	0.0	<b>100.0</b>	0.0	0.0	0.0	0.0	100.0
	3	0.0	0.0	<b>100.0</b>	0.0	0.0	0.0	100.0
	4	0.0	0.0	0.0	<b>100.0</b>	0.0	0.0	100.0
	5	0.0	0.0	0.0	0.0	<b>100.0</b>	0.0	100.0
	6	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	<b>100.0</b>	100.0

**Caracteres cuantitativos dados por el DFA sumados a caracteres cualitativos:  
Análisis de Coordenadas Principales.**

En la gráfica obtenida mediante el PCO (figura 29) se observan cuatro grupos. Si dicha gráfica se dividiera en cuatro tomando al cero como centro, se observaría que cada uno de los grupos se ubica respectivamente dentro de uno de los distintos cuadrantes. El grupo 1 se ubica en la región negativa del eje de la primera coordenada y en la positiva de la segunda coordenada, lo que correspondería al primer cuadrante. El grupo 2 se localiza en la región negativa tanto del eje de la primera como de la segunda coordenada, es decir, en el tercer cuadrante. El grupo 3 se sitúa en la región positiva del eje de la primera coordenada y en la negativa de la segunda coordenada o en el cuarto cuadrante. Finalmente, el grupo 4 se encuentra en la región positiva de ambos ejes, la que se correspondería con el segundo cuadrante.



**Figura 29.** Gráfica de PCO de los elimictiformes de Tlavúa.

# DISCUSIÓN

La discusión está también dividida en dos secciones, la de los clupeomorfos conocidos y la de los elimictiformes de Tlayúa.

## CLUPEOMORFOS CONOCIDOS

**Análisis de Componentes Principales.** Los resultados obtenidos en los PCAs de las distintas muestras, a excepción de los elimictiformes conocidos, permiten hacer ciertas observaciones. La distribución de los ejemplares y la formación de grupos en el eje del primer componente permanecen constantes en el primero, segundo y tercer PCAs. Más aún, independientemente del tipo de combinación de caracteres usada en la matriz de datos (continuos y discretos, sólo continuos o continuos y algunos discretos), solo los cuantitativos continuos son trascendentes en el primer componente. Es decir, éstos son los caracteres con mayor influencia en el primer y más importante componente.

En el eje del segundo componente los caracteres discretos cobran importancia, aunque de tres distintas maneras:

- 1) Las gráficas del primer PCA, en los cuales se incluyeron todos los caracteres discretos posibles, presentan una distribución confusa de los ejemplares en el segundo componente. En muchas ocasiones los grupos hallados en el primero parecen distribuirse en más de una nube en el eje del segundo componente.
- 2) Las gráficas del segundo PCA, en los cuales se removieron los caracteres discretos, presentan unas nubes un tanto más claras en ambos componentes.
- 3) Las gráficas del tercer PCA, en el cual los únicos caracteres discretos incluidos son los relacionados al número de escudos, presentan las nubes más compactas y mejor definidas, a pesar de algunos ejemplares extrínsecos. Al analizar las matrices de datos

originales se observa que los ejemplares extrínsecos presentan un escudo pospélvico más que el resto de miembros de su grupo. En el caso particular de los elimictiformes conocidos, si bien los ejemplares no se distribuyeron del todo en nubes que representaran a los distintos taxones, la gráfica menos confusa fue la obtenida en el tercer PCA.

De este modo, los resultados de PCA sugieren que, al menos en el estudio de peces clupeomorfos, es posible llegar a un buen acomodo de los ejemplares en grupos a partir de una matriz de datos continuos y de aquellos discretos relacionados al número de escudos.

**Análisis de Función Discriminante.** Debido a lo variado de los resultados obtenidos en el Análisis de Función Discriminante para cada muestra, es preciso discutir cada uno de ellos de manera individual.

a) Los resultados de *Brevoortia gunteri* indican que las diferencias entre Edad 0 y Edad 1 son significativas ( $p < 0.001$ ), sin embargo el carácter más importante para separarlos es el carácter 2, longitud estándar. El hecho de que sea precisamente este carácter sugiere que las diferencias observadas podrían deberse principalmente a cuestiones ontogenéticas.

b) Lo obtenido para *Gosiutichthys parvus* indica que no existen diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre las dos Edades analizadas. Cabe la posibilidad que no se encontraran diferencias debido a lo incompleto de la matriz de datos de este taxón y a los pocos ejemplares evaluados.

c) Los resultados de *Brevoortia gunteri* vs. *Gosiutichthys parvus* indican diferencias significativas ( $p < 0.01$ ) entre ambos taxones. De los caracteres que tienen mayor influencia en separarlos, el más importante es el 5, longitud predorsal. A pesar de que los miembros de *Gosiutichthys* son de una talla considerablemente más pequeña que aquellos de *Brevoortia*, la longitud estándar no es parte de los cuatro caracteres determinantes en la separación de estos grupos. Lo anterior sugiere que el DFA encontró diferencias entre los taxones que fueron más importantes que el tamaño, a

diferencia del caso de *B. gunteri*, donde al pertenecer todos a la misma especie, éste cobra trascendencia.

d) En el caso de los elimictiformes conocidos, ya sea evaluando a los cuatro distintos taxones o bien a los grupos interpretados de la figura 21, los resultados son un tanto contradictorios. En ambas situaciones, la Lambda de Wilks encontró que no existen diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre los grupos evaluados para ninguna de las dos funciones. Sin embargo, la matriz de clasificación otorgó porcentajes altos de casos originales correctamente clasificados: 92% y 83%, respectivamente. La gráfica obtenida de la evaluación de los taxones es un tanto confusa pero de algún modo confirma la presencia de al menos tres grupos; por otro lado, aquella en la que se evalúan los grupos interpretados de la figura 21 no presenta una agrupación clara entre los ejemplares. Los caracteres importantes encontrados son distintos para cada una de las dos situaciones. El hecho de que estos resultados no sean del todo consistentes al separar taxones que de antemano se sabe son diferentes enfatiza la necesidad de añadir caracteres cualitativos en su estudio.

La mayoría de los caracteres seleccionados por el DFA para las cuatro muestras son un subconjunto de aquellos previamente identificados en el tercer PCA. Aquellos que no coinciden presentan sin embargo valores Eigen altos en el PCA, aunque ligeramente más bajos que los seleccionados. Es necesario destacar que los caracteres trascendentes en el DFA no presentan denominadores comunes a todas las muestras. Lo anterior podría indicar que estos son particulares y dependen de las características de cada conjunto de datos analizado.

**Análisis de Coordenadas Principales.** La adición en el PCO de los caracteres cualitativos a aquellos cuantitativos seleccionados por el DFA permitió una contundente separación de los grupos en las distintas gráficas de las muestras, aún cuando los resultados del DFA no fueran totalmente consistentes, como en el caso de los elimictiformes conocidos. En la gráfica de *B. gunteri* vs. *G. parvus* la separación entre las especies es mucho mayor que la observada en la tercera gráfica de PCA. En las de los elimictiformes conocidos, aún cuando los caracteres cuantitativos

empleados fueron distintos puesto que estos se derivaron de la evaluación de 1) los taxones y 2) de los grupos un tanto artificiales interpretados de la figura 21, los miembros de las cuatro especies se agruparon en cuatro nubes, situación que no fue posible mediante la mera evaluación de caracteres cuantitativos en el PCA ni en el DFA. Probablemente esta se complicó debido al número de grupos evaluados.

De cualquier modo, los resultados de PCO enfatizan la trascendencia del uso de caracteres cualitativos dentro de los análisis multivariados. Los caracteres de este tipo incluidos en el presente trabajo están relacionados únicamente a los escudos dorsales, sin embargo se considera que al incluir información de características diagnósticas craneales y poscraneales, se contribuya a una mayor confiabilidad en la discriminación entre taxones.

**Acerca de las técnicas empleadas.** Se encontró que el seguimiento de cada uno de los pasos llevados a cabo en el estudio de los clupeomorfos conocidos fue de particular importancia en la elucidación de diversos puntos. Si bien el PCA encontró grupos dentro de las muestras, fue el DFA el que evaluó la validez de dichos grupos. Más aún, los caracteres designados por el DFA permitieron hacer inferencias acerca del por qué de las diferencias entre grupos. En el caso de *Brevoortia gunteri*, por ejemplo, los caracteres seleccionados sugieren que las discrepancias halladas entre sus grupos se deben a variaciones intrapoblacionales, por edad, y no entre taxones, si es que no se conociera que se analizan miembros de una misma especie. Del mismo modo, la anexión de caracteres cualitativos en el PCO acentuó las particularidades de cada grupo y, en el caso de los elimictiformes conocidos, contribuyó a discernir y clarificar si existía o no más de un grupo dentro de la muestra.

## ELIMICTIFORMES DE TLAYÚA

Al evaluar mediante el DFA los seis grupos de elimictiformes de Tlayúa obtenidos en el PCA se obtuvieron resultados que indican que las diferencias entre los mismos son tangibles tanto en la Lambda de Wilks para la función 1 ( $p < 0.01$ ) como en la gráfica obtenida y en la matriz de clasificación (100% de los casos originales correctamente clasificados). Sin embargo, la Lambda de Wilks para la función 2 indica que no existen diferencias significativas ( $p > 0.05$ ) entre los mismos. Al analizar la gráfica y los caracteres que definen la distribución de los ejemplares en los ejes de ambas funciones, fue posible encontrar la razón de esta disparidad. Los grupos, a excepción del grupo 3, se separan claramente en el eje de la función 1 pero su distribución es muy parecida en el eje de la función 2. Los caracteres que definen la separación de los grupos en la función 1 son altura máxima del cuerpo<sup>1</sup> y distancia de la columna vertebral al borde ventral, esto indica que los grupos varían entre sí respecto a estas dos características. Por otro lado, los rangos de la longitud estándar principalmente, son muy parecidos a lo largo del eje de la segunda función en al menos los grupos 2, 4 y 5; es decir, sus miembros presentan tamaños similares a pesar de que difieren en otros aspectos. Los miembros del grupo 3 parecen estar muy cercanos al grupo 2, sólo que la talla de los primeros es menor.

El calibrador del carácter 8, altura máxima del cuerpo, tiene signo negativo y aquel del carácter 14, distancia de la columna vertebral a borde ventral, presenta signo positivo. Esto habla de una relación inversamente proporcional entre ellos. Del mismo modo, indica que los grupos que se ubican en la región negativa del eje de la función 1, grupos 1, 2 y 3, tendrán los valores más altos de altura máxima del cuerpo y aquellos en la región positiva, grupos 4, 5 y 6, tendrán los valores más altos de distancia de la columna vertebral a borde ventral. El carácter 14 procura cuantificar la profundidad del vientre con respecto al resto del cuerpo, el hecho de que no exista una relación directa con la altura máxima del cuerpo sugiere que los valores altos en esta última

---

<sup>1</sup> Altura máxima del cuerpo es también considerado de los caracteres importantes en el PCA de esta muestra.

podieran más bien evidenciar una relación equilibrada entre lo largo y ancho del ejemplar.

La situación de que no se encontraran diferencias significativas entre los grupos respecto a su longitud estándar esboza la idea de que las discrepancias halladas no son debidas a cuestiones ontogenéticas. Esto se apoya en los resultados obtenidos para *Brevoortia gunteri*, muestra en la cual dicho caracter es el factor predominante para la separación de los grupos Edad 0 y Edad 1.

Los grupos obtenidos en la gráfica de PCO se observan alejados unos de otros a una distancia considerable e incluso se ubican en cuatro distintos cuadrantes, como se mencionó en el apartado de Resultados. En este análisis se obtuvieron cuatro grupos y no los seis que mostró el PCA. Esto se debe principalmente a que posterior al PCA se excluyeron los ejemplares más incompletos, lo cual provocó que se colapsara el grupo 3, pues este se conformaba casi en su totalidad por los ejemplares más fragmentarios. A pesar de la desaparición de este grupo, el resto de las asociaciones se conservaron casi intactas en PCO. Los cambios que ocurrieron fueron: 1) dos de los tres ejemplares del grupo 3 que no fueron eliminados se integraron al grupo 2 de PCA y el tercer ejemplar se unió al grupo 4 de PCA; 2) los grupos 5 y 6 se conjuntaron en PCO y se les anexó un miembro de grupo 4. En el cuadro 38 se presenta una comparación entre los elementos que componen a los grupos en PCA y en PCO.

**Cuadro 38.** Comparación entre los grupos encontrados mediante PCA y PCO de los elimitiformes de Tlayúa. Los ejemplares encuadrados fueron eliminados previamente al PCO.

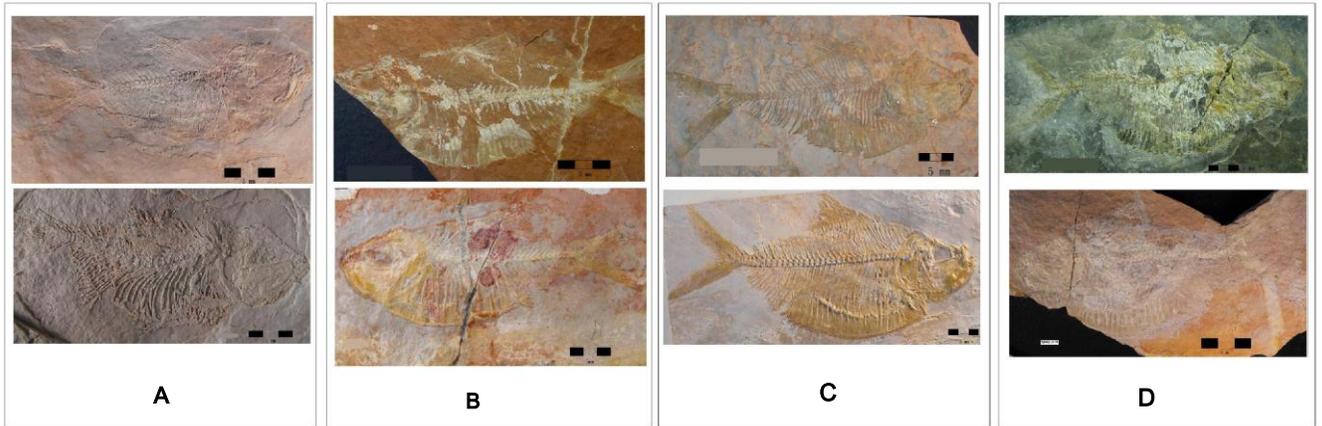
Grupo	Miembros	
	PCA	PCO
1	8, 16, 20, 26	16, 20, 26
2	5, 10, 14, 21, 22	3, 5, 7, 10, 14, 22
3	3, 4, 7, 17, 18, 19, 24, 27	2, 9, 11, 12, 13, 25, 27
4	2, 9, 11, 12, 13, 15, 23, 25	1, 6, 15, 28
5	6, 28	
6	1	

De este modo, las discrepancias encontradas en los grupos de peces Ellimmichthyiformes de Tlayúa sugieren que cada uno de ellos representa, o cuatro morfotipos no atribuibles a diferencias ontogenéticas o bien son evidencia de la presencia de cuatro distintos taxones.

### **DESCRIPCIÓN E INTERPRETACIÓN DE LOS CUATRO GRUPOS DE ELIMICTIFORMES DE TLAYÚA**

Las diferencias más notables se observan entre los miembros del grupo 1 y el resto de los grupos (figura 30). Los ejemplares del grupo 1 presentan una forma corporal relativamente esbelta tendiendo a fusiforme, mientras que los cuerpos de los otros tres grupos se distinguen por un vientre protuberante; esto respalda lo encontrado mediante el DFA. Otro contraste importante radica en que los miembros del grupo 1 tienen una boca superior o supraterminal pues abre hacia arriba, mientras que en el resto la boca es terminal, es decir se abre hacia el frente. Por último, los miembros del grupo 1 presentan escudos predorsales sin ornamentación y cuya forma es de lenteja, o de corazón si el escudo se encuentra abierto (Forey *et. al.*, 2003), mientras que aquellos en los grupos 2 a 4 presentan una ornamentación reticulada y son de forma subrectangular, de acuerdo a Grande (1982, 1985).

Aunque los grupos 2 a 4 manifiestan formas profundas o de vientre saliente, existen diferencias importantes en cuanto a dicha profundidad dependiendo del grupo. El grupo 2 presenta el cuerpo relativamente menos profundo, le sigue el grupo 3 y finalmente el grupo 4, el cual exhibe las formas con los vientres más prominentes. Otra diferencia importante entre estos tres grupos es la forma general del cuerpo, pues en los grupos 2 y 4 (a excepción del ejemplar 6) ésta tiende a ser ovalada, mientras que en el grupo 3 la profundidad se concentra en la parte central de la región ventral. En estos tres grupos se observa un ángulo marcado en la inserción de la aleta dorsal. Dicho ángulo es el menos pronunciado en el grupo 2 y el más acentuado en el grupo 4.



**Figura 30.** Formas presentes en los grupos encontrados en Tlayúa. En esta figura se presentan algunos representantes de cada grupo. **A.** Grupo 1, ejemplares 16 y 20. **B.** Grupo 2, ejemplares 10 y 14. **C.** Grupo 3, ejemplares 2 y 25. **D.** Grupo 4, ejemplares 1 y 28.

### **Inferencias acerca del papel ecológico de los grupos de Tlayúa**

De acuerdo a la morfología ecológica, la forma de las especies está relacionada con su papel dentro de la comunidad (Motta *et. al.*, 1995; Pulcini *et. al.*, 2008). En el caso particular de los peces, su forma habla de sus hábitos natatorios y del hábitat que ocupan (Webb, 1984; Winemiller, 1991), así como de la dieta de su preferencia (Mérigoux y Ponton, 1998).

La forma fusiforme y esbelta de los miembros del grupo 1 alude a un nado de relativamente larga duración o para el forrajeo en aguas abiertas (Webb, 1984; Schluter y McPhail, 1993; Smith y Skúlason, 1996; Svanbäck y Eklöv, 2002; Neves y Monteiro, 2003; Olsson y Eklöv, 2005) y con ello, apunta a un ambiente pelágico (Schluter y McPhail, 1992; Smith y Skúlason, 1996; Olsson y Eklöv, 2005). La posición superior o supraterminal de su boca indica una dieta en la superficie basada en zooplancton (Helfman *et al.*, 1997; Svanbäck y Eklöv, 2002).

Las formas profundas y redondeadas de los grupos 2 a 4 son apropiadas para realizar movimientos cortos y precisos (Webb, 1984; Svanbäck y Eklöv, 2002; Neves y Monteiro, 2003) en un entorno litoral (Olsson y Eklöv, 2005), al estar provistos de

gran maniobrabilidad (Webb, 1984; Neves y Monteiro, 2003). Esta forma les ayuda además lograr una estabilidad posicional en la columna de agua (Winemiller, 1991). Estas características conllevan una adaptación a la búsqueda de presas, generalmente macroinvertebrados (Webb, 1984; Winemiller, 1991; Svanbäck y Eklöv, 2002) y en algunas ocasiones otros peces (Helfman *et al.*, 1997), en hábitats estructuralmente complejos y restringidos (Webb, 1984; Winemiller, 1991; Svanbäck y Eklöv, 2002) donde las presas se encuentran tal vez adheridas a la vegetación o al sustrato del fondo (Olsson y Eklöv, 2005). Sus bocas en posición terminal corroboran lo anterior al ser éstas propias de peces que obtienen su alimento tanto de la columna de agua como de estructuras cercanas a la superficie o bien al fondo (Helfman *et al.*, 1997).

### **Inferencias taxonómicas**

Como se mencionó en el apartado anterior, las cuatro formas encontradas en los Ellimmichthyiformes de Tlayúa aluden a diferencias en cuanto a condiciones ecológicas, separándose principalmente en peces pelágicos (grupo 1) y litorales (grupos 2 a 4). Sin embargo, los contrastes en cuanto a la profundidad y contorno del cuerpo existentes en los tres grupos litorales parecen apuntar hacia cierto tipo de especialización de hábitat o microhábitat y/o de alimentación por parte de cada uno de ellos.

Generalmente este tipo de diferencias, cambios en la expresión fenotípica de un carácter o de un conjunto de caracteres, son adaptaciones resultado de la competencia intra o interespecífica por los recursos dentro de una comunidad saturada. Las poblaciones, o bien las especies, hacen un uso diferencial de los nichos “abiertos” (Smith y Skúlason, 1996; Svanbäck y Eklöv, 2002; Olsson y Eklöv, 2005) o bien de los recursos subutilizados con el fin de evitar compartirlos (Smith y Skúlason, 1996). Cuando la competencia se da entre poblaciones se habla de un polimorfismo trófico (Smith y Skúlason, 1996), cuando se da entre especies, se trata de un desplazamiento ecológico (Cussac *et al.*, 1998).

Smith y Skúlason (1996) consideran que el polimorfismo trófico tiene generalmente más probabilidades de dividir poblaciones y conducir a una especiación que a lograr polimorfismos estables. Esto es principalmente debido a que la reproducción entre las formas intraespecíficas o morfos resulta complicada. Dicha complicación se deriva del hecho de que los organismos tienden a reproducirse donde se alimentan (Smith y Skúlason, 1996), y, debido a que los morfos ocupan hábitats o microhábitats distintos y están de alguna manera separados unos de otros (Robinson et al., 1993), el flujo génico entre ellos es variable y a veces poco frecuente. Esto aumenta las oportunidades de que ocurran especiaciones.

De este modo, lo delgado de la línea que separa a un morfo de una especie en términos de divergencias morfológicas, aunado a las complicaciones de definir y delimitar una especie dentro del registro fósil (Bock, 2004; Cavin et al., 2007) inducen a considerar a las cuatro formas encontradas en Tlayúa como cuatro distintas especies.

### **UBICACIÓN TAXONÓMICA DE LOS ELIMICTIFORMES DE TLAYÚA**

Las clasificaciones de los peces elimictiformes permanecen controversiales hasta nuestros días. Uno de los motivos más importantes de ello es que las diagnósis son poco informativas al no aportar caracteres decisivos que permitan una clara distinción entre ellos. En el cuadro 39 se presenta una comparación entre las diagnósis de cada uno de los géneros conocidos del Orden Ellimmichthyiformes. Las diagnósis completas pueden apreciarse en el Anexo 3.

En el cuadro 39 se enumeran todos los caracteres empleados en las diagnósis y de qué modo y en cuales géneros son considerados. Es posible observar que la gran mayoría de dichos caracteres (5-7, 9, 11, 12, 15-19, 23-25, 27 y 31) podrían ser importantes, sin embargo solo son considerados en uno o tal vez dos géneros y por lo tanto deben ser estudiados en el resto de los taxones para reconocerlos como verdaderamente diagnósticos. Otros caracteres (3, 8, 10, 13 y 20) son muy generales pues se encuentran presentes en todos los grupos, razón por la cual no debieran ser incluidos

dentro de las diagnosis. Otros más (1, 7, 12, 14 y 22) fueron tratados de manera subjetiva por los autores y resulta difícil comprender a qué se refieren, por ejemplo, las dimensiones de la cresta supraoccipital en *Diplomystus* (carácter 7). Algunos otros son complicados de observar debido principalmente a problemas inherentes de la conservación de los peces fósiles (2, 21, 26 y 30). En el caso de los escudos predorsales (carácter 4), dichas estructuras se discuten en todos los géneros, pero empleando diferentes parámetros de comparación en cada ocasión. El techo del cráneo (carácter 29) por otro lado, es ontogenéticamente variable. Sólo la presencia de escudos posdorsales (carácter 29) es determinante en distinguir al género *Triplomystus* del resto. Esta confusión en las diagnosis de los miembros del Orden Ellimmichthyiformes parte de la falta de un ejercicio comparativo integral, enfocado en la búsqueda de caracteres exclusivos o bien de combinaciones exclusivas de caracteres.

**Cuadro 39. Cuadro comparativo de las diagnosis de los distintos géneros de elimictiformes existentes.**

	<i>Armagatus</i>	<i>Diplomyxus</i>	<i>Elasma</i>	<i>Elimmichthys</i>	<i>Eskubenezi</i>	<i>Paracupes</i>	<i>Rhombichthys</i>	<i>Triptomysus</i>	<i>Tychochthys</i>
1. Parasferoides	Dientes grandes en								
2. Hicostales dorsales y ventrales	Más profundos que largos								
3. Parietales	En contacto anterior con el supraoccipital; tienen una comisura supratemporal							Unidos medialmente	
4. Escudos predorsales	Subtriangulares	Se presentan en gran número; borde dorsal pectinado	Los anteriores más largos que anchos y adornados con crestas; los posteriores más anchos que largos y ornamentados con tubérculos o tubérculos y crestas. Espina parietiguda que se extiende de la quilla media en los más posteriores	Subrectangulares; carecen de borde dorsal pectinado	Último escudo con forma de garra y está hipertrofiado; su tamaño es más del doble del escudo que le precede	Aprox. 18, más numerosos que en <i>Elimmichthys</i> . El número de escudos en que la quilla protuye en una archa espina es menor que en <i>Elimmichthys</i> . El área posterior de escudos dorsales cubierta por crestas ramificadas secundariamente es menos extensiva que en <i>Elimmichthys</i>	Serie ornamentada por crestas vermiculadas y con crestas lisas. Los últimos escudos tienen forma de garra	Ornamentados con crestas vermiculadas. Serie diferenciada en escudos anteriores pequeños y redondeados y escudos posteriores más grandes que el resto	diez escudos predorsales
5. Posttemporal	Con expansión membranosa del miembro dorsal con márgenes ondulados	Presenta una rama epidica larga y delgada							
6. Radiales proximales de los pterigióforos en aleta dorsal	Presentan cabezas expandidas								
7. Cresta supraoccipital		Muy bien desarrollada y alta							
8. Entopterigide		Presenta dientes robustos en el margen dorsal de la superficie bucal							
9. Huesos predorsales (supraneurales)		Siete u ocho							
10. Hipurales		No hay espacio entre H2 y H3. H3 ampliamente expandido posteriormente			Cabeza articular de H1 en contacto posterodorsal con el primer centro urol. H3 con cresta longitudinal submediana		No existe un espacio entre los hipurales		
11. Radios centrales de la aleta caudal		Bifurcados en dos ramas de tamaño similar				Bifurcados en dos ramas de tamaño desigual			
12. Profundidad corporal			Comparativamente baja				Cuerpo profundo	Cuerpo profundo	Cuerpo excepcionalmente profundo, 90% de la longitud estándar
13. Opérculo			Superficie con estriaciones						
14. Dientes en mandíbulas y paladar			Pobrermente desarrollados					Mandíbulas sin dientes	
15. Aleta pélvica		Se origina a la altura del punto medio de la aleta dorsal							
16. Supramaxila posterior					Con un proceso anterior tan largo como la misma supramaxila en un ángulo de 90°				
17. Epurales					Sólo hay dos epurales; estos en contacto caecano. Extremo proximal del epural 2 toca el extremo distal de espina neural del centro preural 1				
18. Aleta dorsal					Se inserta en aprox. 42% de la longitud estándar; 24 pterigióforos y radios	Radios (18) y radiales proximales (16) más numerosos que en <i>Elimmichthys</i> (12-14 y 12-15)	Se extiende posteriormente a lo largo de la parte más importante del perfil dorsal; los primeros radios son muy elongados		
19. Aleta anal					Se inserta en aprox. 67% de la longitud estándar; 23 radios				
20. Vértebras					Aprox. 37 (13 abdominales)	41, más numerosas que en <i>Elimmichthys</i> (35-38)			
21. Epineurales, epiopleurales y supraneurales					Aprox. 10 pares de epineurales, seis epiopleurales y 12 supraneurales				
22. Aleta pectoral					Diez radios				
23. Escudos ventrales					30 escudos ventrales anteriores al punto más bajo del cuerpo	Más numerosos (38-43) que en <i>Elimmichthys</i> (32-35)	Alas laterales con dos espinas en su extremidad distal, una posterior y una ventral		36 escudos ventrales
24. Computencia						Ligeramente más esbelto (43-48%) que en <i>Elimmichthys</i> (52-63%)			
25. Perfil ventral							No de redondeado en ejemplares pequeños a profundamente anguloso en los grandes		
26. Perfil dorsal							Con un marcado ángulo en la inserción de los primeros radios de la aleta dorsal		
27. Costillas							Los primeros pares de costillas están profundamente insertados en cavidades en los centros; la pangéiosis más posterior aumenta gradualmente de tamaño hasta alcanzar la talla de las primeras espinas hemales	Las diez costillas pleurales anteriores están profundamente insertados en cavidades dentro de los centros. Costillas largas que llegan muy cerca del borde ventral	25 pares de costillas pleurales
28. Escudos posdorsales							Presencia	Su ornamentación está restringida a los parietales y a los márgenes posteriores de los frontales	
29. Techo del cráneo								Las branquias en el meros el primer arco branquial son muy largas; la más larga es 28% de la longitud de la cabeza	
30. Branquias									
31. Cabeza									Pequeña, 24% de la longitud estándar

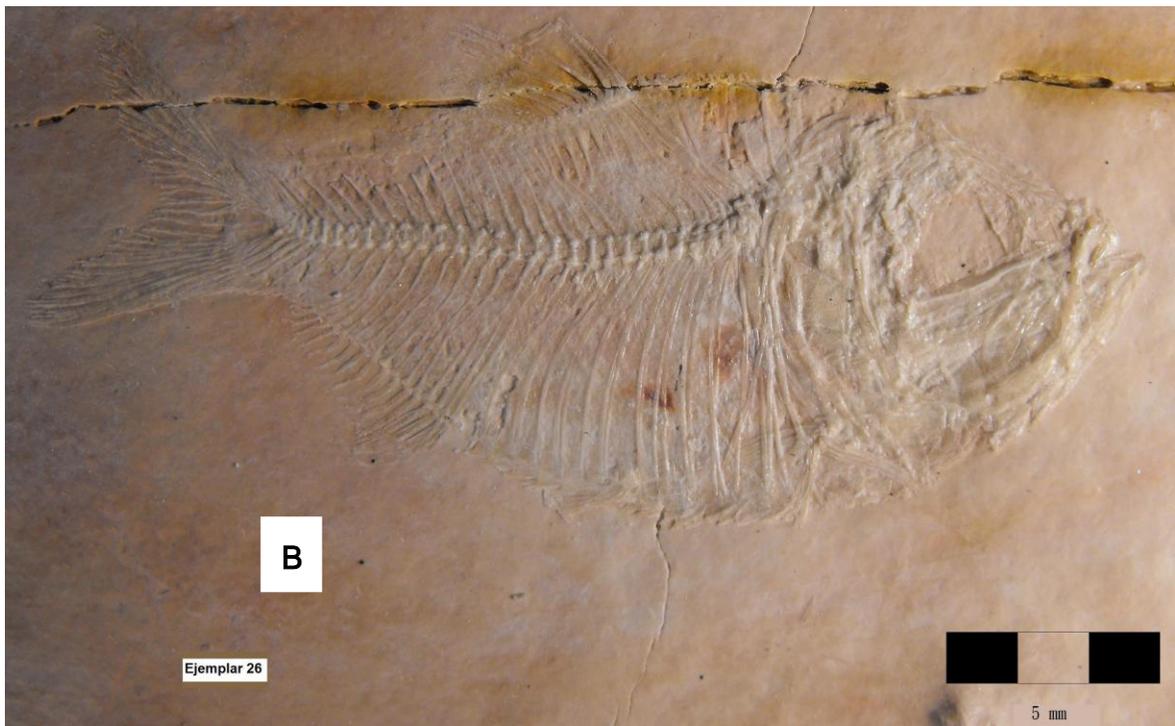
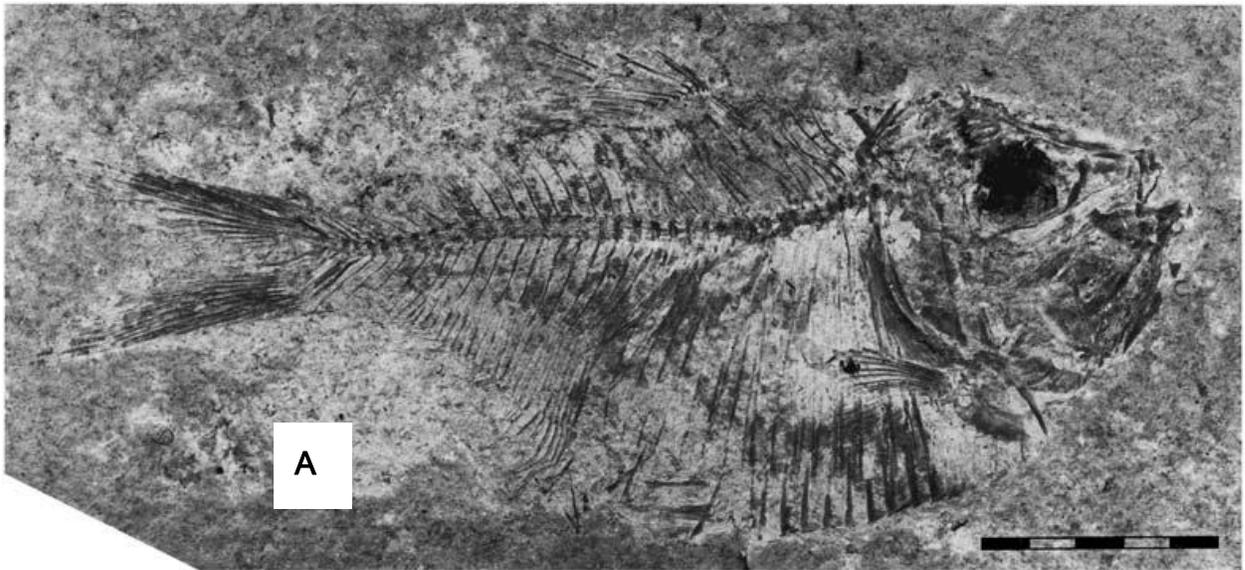
Lo obtenido en la presente exploración de caracteres empleados en las diagnósis de los géneros trunca la posibilidad de clasificar a los peces elimictiformes de Tlayúa bajo estos parámetros. Es por ello que, con la intención de ubicarlos de ser posible dentro de los taxones conocidos, se procedió a comparar la forma general del cuerpo así como las propiedades de sus escudos.

**Especie 1.** Tres representantes: ejemplares 16, 20 y 26. Debido a su forma tendiendo a fusiforme y a la presencia de escudos propios del género *Armigatus* (de forma subtriangular o de corazón si se observan abiertos o lenticular si se observa solo una cara de los mismos, sin ornamentaciones), la especie 1 de Tlayúa fue asignada al género *Armigatus* (figura 31). Este taxón potencialmente representa una nueva especie, *Armigatus* n. sp.

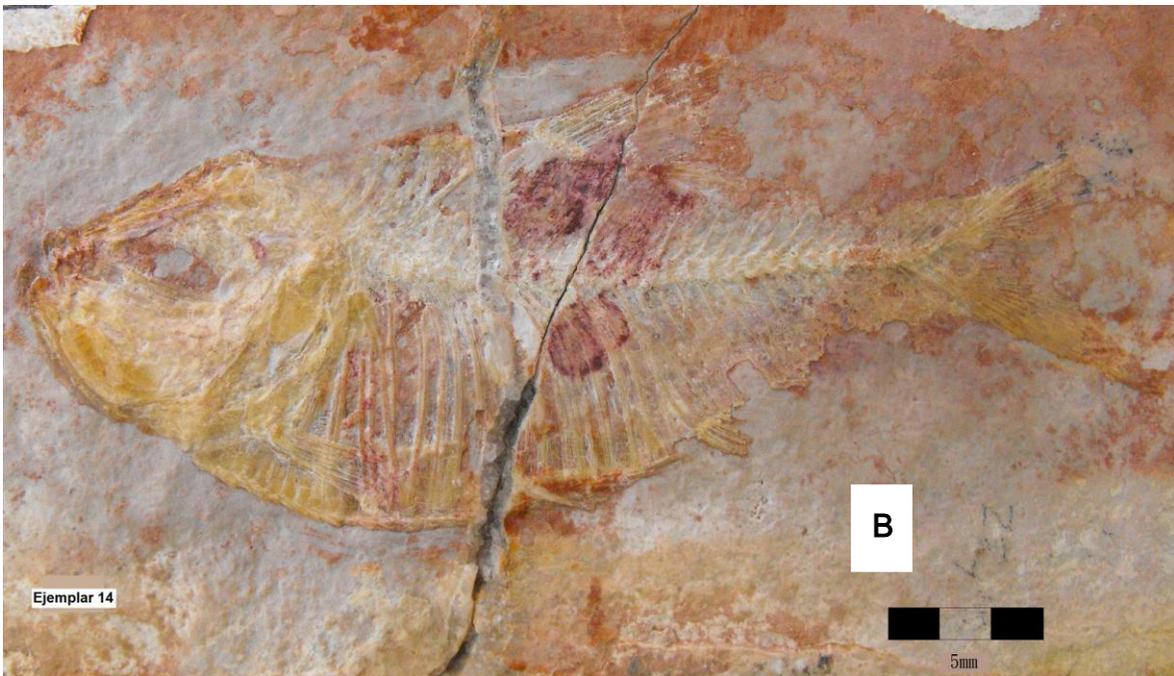
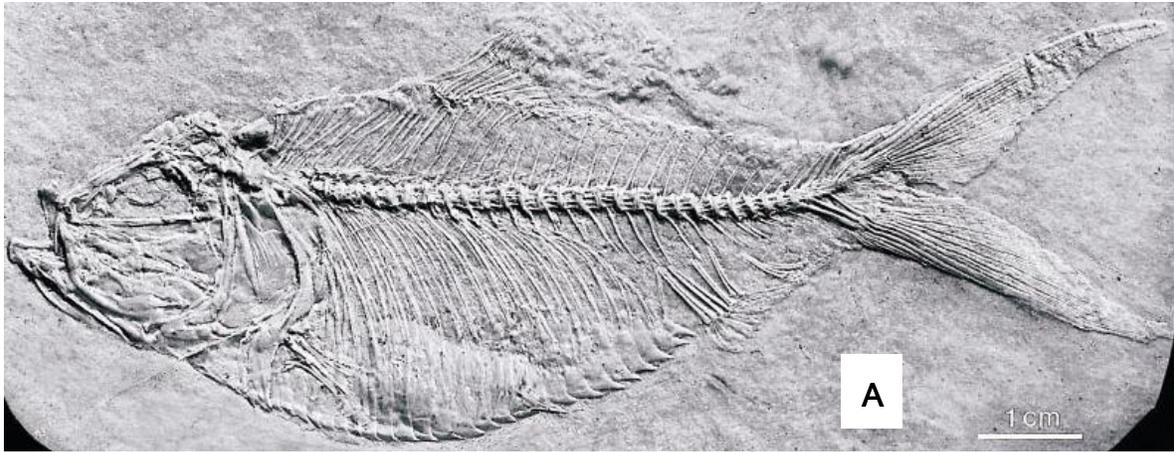
**Especie 2.** Seis representantes: ejemplares 3, 5, 7, 10, 14 y 22. La constitución general de la especie 2 de Tlayúa tiene un fuerte parecido con aquella del género *Ellimma*. Ambos taxones presentan una forma del cuerpo tendiendo a ovalada, una moderada profundidad, un borde ventral ligeramente convexo y un borde dorsal apenas anguloso hacia la inserción de la aleta dorsal (Chang y Maisey, 2003) (figura 32). La forma y ornamentación de sus escudos coinciden con aquellos característicos de todos los miembros de la familia Paraclupeinae de acuerdo a Chang y Maisey (2003); estos son subrectangulares y con ornamentación reticulada. Por todo lo anterior, la especie 2 fue denominada *Ellimma* n. sp.

**Especie 3.** Siete representantes: ejemplares 2, 9, 11, 12, 13, 25 y 27. Las peculiaridades corporales de la especie 3 de Tlayúa guardan gran semejanza con aquellas de los miembros del género *Ellimmichthys*, pues ambos taxones ostentan un abdomen prominente cuya profundidad se concentra hacia la región media del borde ventral, el cual es abiertamente convexo, y un borde dorsal pronunciado y anguloso hacia la inserción de la aleta dorsal (figura 33). Las características de sus escudos coinciden también con los de los miembros de Paraclupeinae. Considerando a la especie 3 de Tlayúa como una potencial nueva especie de este género, ésta se denominó *Ellimmichthys* n. sp.

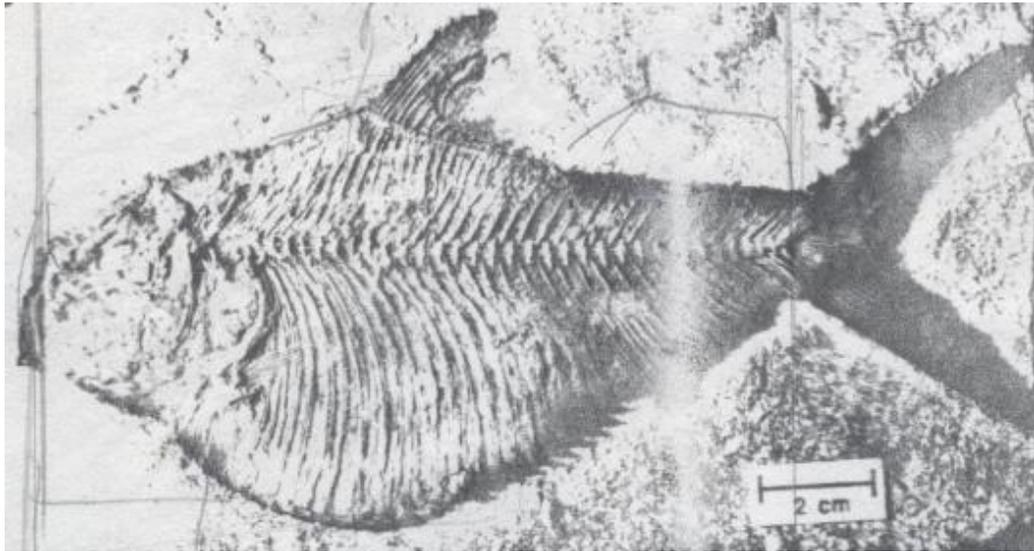
**Especie 4.** Cuatro representantes: ejemplares 1, 6, 15 y 28. Al igual que la única especie conocida del género *Paraclupea* (*Paraclupea chetungensis*), los ejemplares constituyentes de especie 4 de Tlayúa presentan un cuerpo de forma ovalada muy similar a la de *Ellimma* (Chang y Maisey, 2003), pero con un vientre considerablemente más prominente y cuyo borde dorsal hacia la inserción de la aleta dorsal es particularmente escarpado (Chang y Grande, 1997) (figura 34). Sus escudos son también característicos de Paraclupeinae. La posible nueva especie 4 fue denominada *Paraclupea* n. sp.



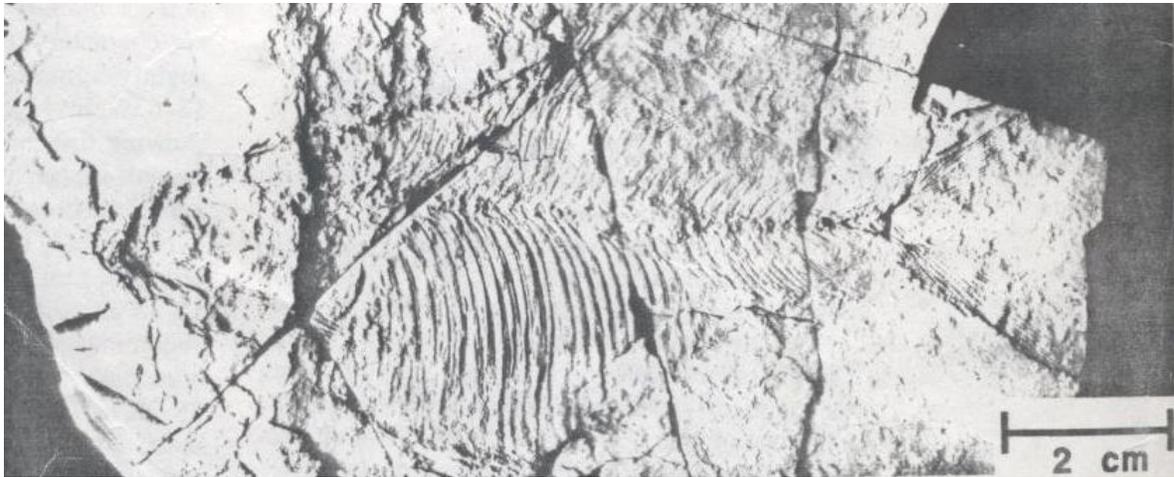
**Figura 31.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Armigatus* y la especie 1 de Tlayúa. **A.** *Armigatus namourensis*. **B.** *Armigatus* n. sp. de Tlayúa, ejemplar 26.



**Figura 32.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Ellimma* y la especie 2 de Tlayúa. **A.** *Ellimma branneri*. **B.** *Ellimma* n. sp. de Tlayúa, ejemplar 14.



**Figura 33.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Ellimmichthys* y la especie 3 de Tlayúa. **A.** *Ellimmichthys goodi*. **B.** *Ellimmichthys* n. sp. de Tlayúa, ejemplar 25.



**Figura 34.** Comparación de la forma corporal de una especie conocida del género *Paraclupea* y la especie 4 de Tlayúa. **A.** *Paraclupea chetungensis*. **B.** *Paraclupea* n. sp. de Tlayúa, ejemplar 28.

# CONCLUSIONES

1. La hipótesis nula de que todos los peces elimictiformes de la Cantera Tlayúa pertenecen al género *Ellimmichthys* se rechaza. Se acepta en su lugar la hipótesis alterna.
2. Las cuatro especies encontradas en la muestra fueron asignadas a los géneros *Armigatus*, *Ellimma*, *Ellimmichthys* y *Paraclupea*, respectivamente.
3. La única variabilidad encontrada dentro de cada una de las especies de elimictiformes de Tlayúa parece ser una divergencia en su longitud estándar.
4. Fue la colectividad de los caracteres cuantitativos la que a fin de cuentas permitió la separación de los grupos en los distintos análisis empleados. Es por ello que ni aún aquellos más determinantes pueden considerarse de manera independiente para caracterizar a las nuevas especies. Es preciso primero reevaluar los caracteres cualitativos diagnósticos en el orden Ellimmichthyiformes para posteriormente emplearlos como un conjunto en la realización de dicha labor, pues finalmente es la combinación de datos cualitativos y cuantitativos la que puede producir conclusiones paleontológicas sólidas (Jones, 1999).
5. La distancia de la columna vertebral al borde ventral, caracter empleado por primera vez en el estudio de los elimictiformes, es un rasgo cuantitativo importante que colabora en señalar diferencias en cuanto a la forma del cuerpo, especialmente en la profundidad del vientre de estos organismos. Se encontró además que dicho caracter es independiente de la altura máxima del cuerpo.
6. Los caracteres cuantitativos relacionados al número de escudos brindan cierta ayuda en la separación de grupos cuando los datos se exploran en un PCA, pero en general los cuantitativos discretos son intrascendentes en la separación de grupos. Este hallazgo contrasta con el uso y la importancia que éstos han recibido en la delimitación de las especies de los elimictiformes.

7. La inclusión de ejemplares muy incompletos trajo consigo complicaciones en el desarrollo de los análisis multivariados y su omisión es recomendable en estudios posteriores.

## LITERATURA CITADA

1. Alvarado, J. L., R. Lira-Saade y J. Caballero. 1992. **Palynological evidence for the generic delimitation of *Sechium* (Cucurbitaceae) and its allies.** *Bulletin of the British Museum of Natural History (Botany)* 22 (2): 109-121.
2. Alvarado-Ortega, J. y E. Ovalles-Damián. 2008. ***Triplomystus Applegatei*, sp. Nov. (Teleostei: Ellimmichthyiformes), a rare "Triple armored herring" from El Espinal Quarry (Early Cretaceous), Chiapas, Southeastern Mexico.** *Journal of Vertebrate Palaeontology* 28 (1): 53-60.
3. Alvarado-Ortega, J., E. Ovalles-Damián y G. Arratia. 2008. **A review of the interrelationships of the order Ellimmichthyiformes (Teleostei: Clupeomorpha).** pp. 257-278. En: Arratia, G., H. -P. Schultze y M. V. H. Wilson (Eds.), *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil. Alemania.
4. Ashkenazi, S., U. Motro, N. Yoren-Inbar, R. Biton y R. Rabinovich. 2005. **New Morphometric parameters for assessment of body size in the fossil freshwater crab assemblage from the Acheulian site of Gesher Benot Ya' aquor, Israel.** *Journal of Archaeological Science* 32: 675-689.
5. Bandeira, F. P., C. Martorell, J. A. Meave y J. Caballero. 2005. **Floristic heterogeneity in rustic coffee plantations, and its role in the conservation of plant diversity. A case study of the Chinantec Region of Oaxaca, Mexico.** *Biodiversity and Conservation* 14: 1225-1240.
6. Blanckaert, I., K. Vancraeynest, R. L. Swennen, F. J. Espinosa-García, D. Piñeiro y R. Lira-Saade. 2007. **Non-crop resources and the role of indigenous knowledge in semi-arid production of Mexico.** *Agriculture, Ecosystems and Environment* 119: 39-48.
7. Bock, W. J. 2004. **Species: the concept, category and taxon.** *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 42: 172-190.
8. Cavin, L., P. L. Forey y C. Lécuyer. 2007. **Correlation between environment and Late Mesozoic ray-finned fish evolution.** *Paleogeography, Paleoclimatology, Palaeoecology* 245: 353-367.
9. Chang, M.-M. y L. Grande. 1997. **Redescription of *Paraclupea chetunguensis*, an early Clupeomorph from the Lower Cretaceous of Southeastern China.** *Fieldiana: Geology* 37: 1-19.
10. Chang, M.-M. y J. G. Maisey, 2003. **Redescription of *Ellimma branneri* and *Diplomystus shengliensis*, and Relationships of Some Basal Clupeomorphs.** *American Museum Novitates* 3404: 1-35.

11. Cofran, Z. y J. F. Thackeray. 2010. **One or two species? A morphometric comparison between robust australopithecines from Kondraai and Swartkrans.** *South African Journal of Science* 106 (1/2): 40-43.
12. Cope, E. D. 1877. **A contribution to the knowledge of the ichthyological fauna of the Green River shales.** *Bulletin of the United States Geological and Geographical Survey of the Territories* 3: 807-819.
13. Crisci, J. V. y M. F. López Armengol. 1983. **Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica.** Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de la Plata. La Plata, Argentina.
14. Cussac, V. E., D. Ruzzante, S. Walde, P. J. Macchi, V. Ojeda, M. F. Alonso y M. A. Denegri. 1998. **Body shape variation of three species of *Percichthys* in relation to their coexistence in the Lamay River Basin, in north Patagonia.** *Environmental Biology of Fishes* 53: 143-153.
15. Dytham, C. 2003. **Choosing and using statistics: a biologist's guide.** Blackwell. Oxford. 248 pp.
16. Forey, P. L., L. Yi y C. E. Davies. 2003. **Fossil fishes from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Namoura, Lebanon.** *Journal of Systematic Palaeontology* 1 (4): 227-330.
17. Forey, P. L. 2004. **A three-dimensional skull of a primitive Clupeomorph from the Cenomanian English Chalk, and implications for the evolution of the Clupeomorph acusticolateralis system.** Pp. 405-427. En: Arratia, G., y A. Tintori (Eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania.
18. Friedman, M. 2010. **Explosive morphological diversification of spiny-finned teleost fishes in the aftermath of the end-Cretaceous extinction.** *Proceedings of the Royal Society* 277: 1675-1683.
19. Ghera, C. M., S. B. Perelman, S. E. Burkart y R. J. C. León. 2007. **Floristic and structural changes related to opportunistic soil tilling and pasture planting in grassland communities of the Flooding Pampa.** *Biodiversity and Conservation* 16: 1575-1592.
20. Ghosh, S. y S. L. Malik. 2007. **Sex differences in Body Size and Shape among Santhals of West Bengal.** *Anthropologist* 9 (2): 143-149.
21. Grande, L. 1982. **A Revision of the Fossil Genus *Diplomystus*, With Comments on the Interrelationships of Clupeomorph Fishes.** *American Museum Novitates* 2728: 1-34.
22. Grande, L. 1985. **Recent and Fossil Clupeomorph Fishes with materials for revision of the subgroups of Clupeoids.** *Bulletin of the American Museum of Natural History* 181: 231-372.

23. Hay, M. J., S. L. Cumbaa, A. M. Murray y A. G. Plint. 2007. **A new paraclupeid fish (Clupeomorpha, Ellimmichthyiformes) from a muddy marine pro-delta environment: middle Cenomanian Dunvegan Formation, Alberta, Canada.** *Canadian Journal of Earth Sciences* 44: 775-790.
24. Helfman, G. S., B. B. Collette y D. E. Facey. 1997. **The Diversity of Fishes.** Blackwell Science. Massachusets.
25. Hulva, P., I. Horáček y P. Benda. 2007. **Molecules, morphometrics and new fossils provide an integrated view of the evolutionary History of Rhinopomatidae (Mammalia: Chiroptera).** *BMC Evolutionary Biology* 7: 165.
26. Joly, S. y A. Bruneau. 2007. **Delimiting Species Boundaries in *Rosa* Sect. *Cinnamomeae* (Rosaceae) in Eastern North America.** *Systematic Botany* 32 (4): 819-836.
27. Jones, B. 1999. **Biostatistics in Paleontology.** pp. 3-22. *En: Nowlan, G. S. (ed.). Paleocene. A Series of Papers in Paleontology Reprinted from Geoscience Canada.* Geological Association of Canada Paleontology Division.
28. Jordan, D. S. 1913. **Ellimma, a genus of fossil herrings.** *Proceedings of the Biological Society of Washington* 26: 79.a
29. Jordan, D. S. 1919. **New genera of fossil fishes from Brazil.** *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 71: 208-210.
30. Khalloufi, B., R. Zaragüeta-Bagils y H. Lelièvre. 2010. ***Rhombichthys intoccabilis*, gen. et sp. nov. (Ellimmichthyiformes, Clupeomorpha, Teleostei), from the Cenomanian (Upper Cretaceous) of Ein Yabrud, Middle East: Anatomical description and phylogenetic implications.** *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (1): 57-67.
31. Li, C. y G. Ortí. 2007. **Molecular phylogeny of Clupeiformes (Actinopterygii) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequences.** *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 386-398.
32. Malabarba, M. C., D. A. Do Carmo, I. Gómez-Gómez y J. V. de Queiroz-Neto. 2004. **A new Clupeomorph fish from the Cretaceous Maceió Formation, Alagoas Basin, NE Brazil.** *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 233 (2): 255-274.
33. Macholán, M. 2006. **A geometric morphometric analysis of the shape of the first upper molar in mice of the genus *Mus* (Muridae, Rodentia).** *Journal of Zoology* 270: 672-681.
34. Manly, B. F. J. 1994. **Multivariate Statistical Methods.** Chapman & Hall. London. 215 pp.

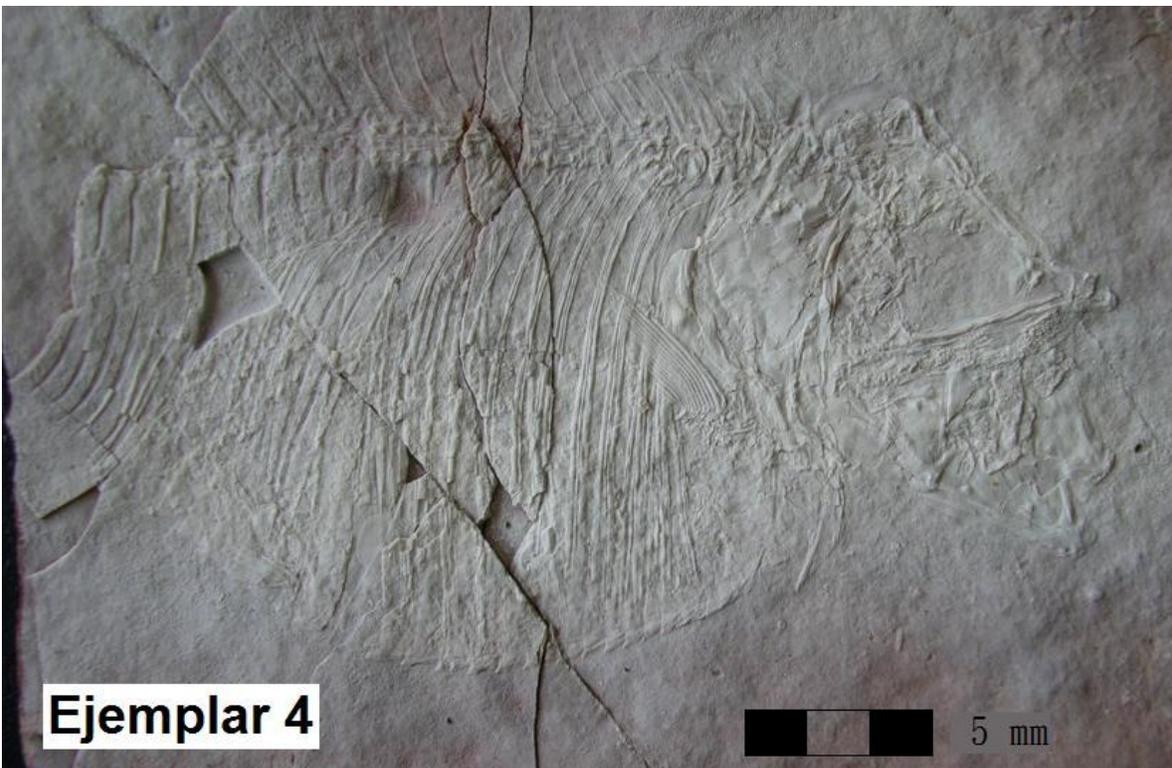
35. Marcil, J., D. P. Swain y J. A. Hutchings. 2006. **Countergradient variation in body shape between two populations of Atlantic cod (*Gadus morhua*)**. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 217-223.
36. Motta, P. J., S. F. Norton y J. J. Luczkovich. 1995. **Perspectives on the ecomorphology of bony fishes**. *Environmental Biology of Fishes* 44: 37-60.
37. Navarro, A. G. y B. E. Hernández Baños. 1999. **Filogenia y clasificación de las aves: una nueva visión**. pp. 265-295. En: Núñez-Farfán, J. y L. E. Eguiarte (comps.). *Evolución biológica*. Universidad Nacional Autónoma de México. Facultad de Ciencias. Instituto de Ecología. México, D. F.
38. Neves, F. M. y L. R. Monteiro. 2003. **Body shape and size divergence among populations of *Poecilia vivipara* in coastal lagoons of south-eastern Brazil**. *Journal of Fish Biology* 63: 928-941.
39. O'Dea, N. y R. J. Whittaker. 2007. **How resilient are Andean montane forest bird communities to habitat degradation?** *Biodiversity and Conservation* 16: 1131-1159.
40. Olsson, J. y P. Eklöv. 2005. **Habitat structure, feeding mode and morphological reversibility: factors influencing phenotypic plasticity in perch**. *Evolutionary Ecology Research* 7: 1109-1123.
41. Osborne, C. P., D. J. Beerling, B. H. Lomax y W. Y. Chaloner. 2004. **Biophysical constraints on the origin of leaves inferred from the fossil record**. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101 (28): 10360-10362.
42. Petersen, C. G. J. 1891. **Eine Methode zur Bestimmung des Aiters und des Wuchses der Fische**. *Mitteilungen des Deutschen Seefischerei* 11: 226-235.
43. Poyato-Ariza, F. J., M. A. López-Horgue y F. García-Garmilla. 2000. **A new early Cretaceous Clupeomorph fish from the Arratia Valley, Basque Country, Spain**. *Cretaceous Research* 21: 571-585.
44. Pulcini, D., C. Costa, J. Aguzzi y S. Cataudella. 2008. **Light and Shape: A Contribution to Demonstrate Morphological Differences in Diurnal and Nocturnal Teleosts**. *Journal of Morphology* 269: 375-385.
45. Raikow, R. 1985. **Problems in Avian Classification**. pp. 187-212. En: Johnston, R. F. (ed.). *Current Ornithology* 2. Plenum Publishing Corp.
46. Rivera, D., C. Obón, C. Inocencio, M. Heinrich, A. Verde, J. Fajardo y J. A. Palazón. 2007. **Gathered Food Plants in the Mountains of Castilla-La Mancha (Spain): Ethnobotany and Multivariate Analysis**. *Economic Botany* 61 (3): 269-289.
47. Robinson, B. W., D. S. Wilson, A. S. Margosian y P. T. Lotito. 1993. **Ecological and morphological differentiation of pumpkinseed sunfish in lakes without bluegill sunfish**. *Evolutionary Ecology* 7: 451-464.

48. Schluter, D. y J. D. McPhail. 1992. **Ecological character displacement and speciation in sticklebars.** *The American Naturalist* 140: 85-108.
49. Selvi, F. 2007. **Diversity, geographic variation and conservation of the serpentine flora of Tuscany (Italy).** *Biodiversity and Conservation* 16: 1423-1439.
50. Simon, S., H. Defrance y B. Sauphanor. 2007. **Effect of codling moth management on orchard arthropods.** *Agriculture, Ecosystems and Environment* 122: 340-348.
51. Smith, T. B. y S. Skúlason. 1996. **Evolutionary significance of resource polymorphisms in fishes, amphibians, and birds.** *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 111-133.
52. Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal. 1973. **Numerical Taxonomy.** W. H. Freeman Co. San Francisco.
53. Sun, A.-L. 1956. ***Paraclupea* – A genus of double-armored herrings from Chekiang.** *Acta Paleontologica Sinica* 4 (3): 413-418.
54. Svanbäck R. y P. Eklöv. 2002. **Effects of habitat and food resources on morphology and ontogenetic growth trajectories in perch.** *Oecologia* 131: 61-70.
55. Thackeray, J, F. y S. Prat. 2009. **Chimpanzee subspecies and ‘robust’ australopithecine holotypes, in the context of comments by Darwin.** *South African Journal of Science* 105: 463-464.
56. Toombs, H. A. y A. E. Rixon. 1959. **The use of acids in the preparation of vertebrate fossils.** *Curator* 2: 304-312.
57. Webb, P. W. 1984. **Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates.** *American Zoologist* 24: 107-120.
58. Winans, M. C. 1989. **A quantitative study of North American fossil species of the genus *Equus*.** pp. 262-297. En: Prothero, D. R. y R. M. Schoch (eds.). *The evolution of Perissodactyls*. Clarendon Press-Oxford University Press, New York, Oxford.
59. Winemiller, K. O. 1991. **Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions.** *Ecological Monographs* 61 (4): 343-365.
60. Zaragüeta-Bagils, R. 2004. **Basal Clupeomorphs and ellimmichthyiform phylogeny.** pp. 391-404. En: Arratia, G., y A. Tintori (Eds.), *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Alemania.

# **ANEXO 1**

Peces elimictiformes de Tlayúa

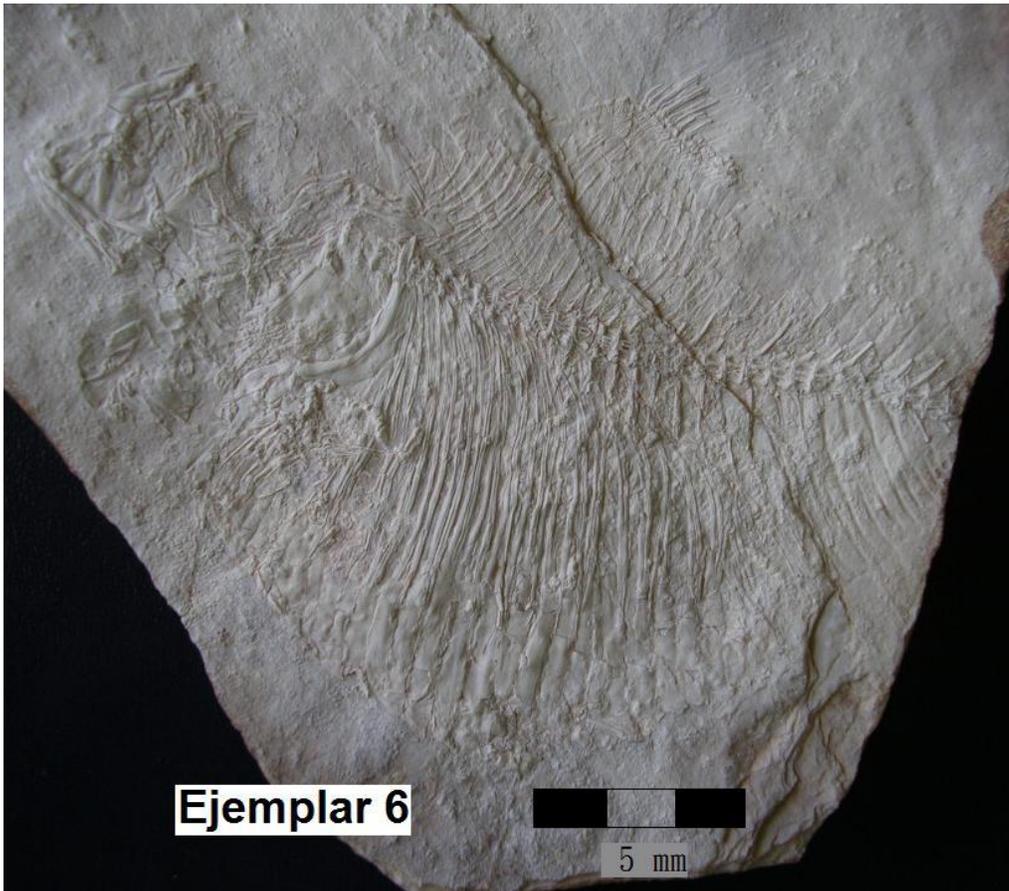






**Ejemplar 5**

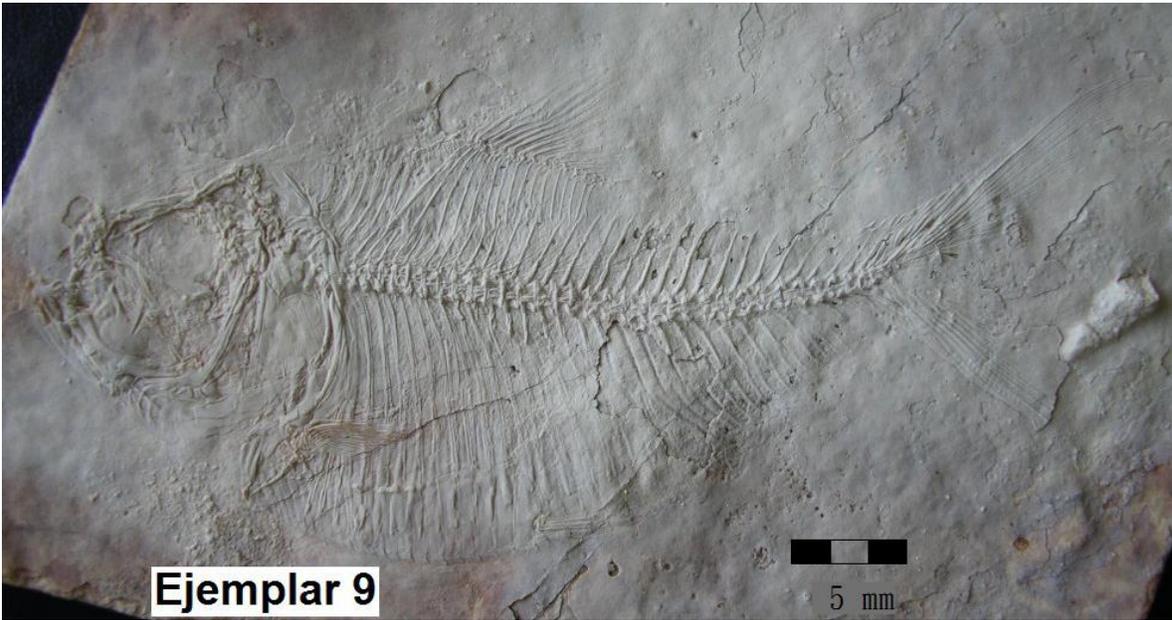
5 mm



**Ejemplar 6**

5 mm





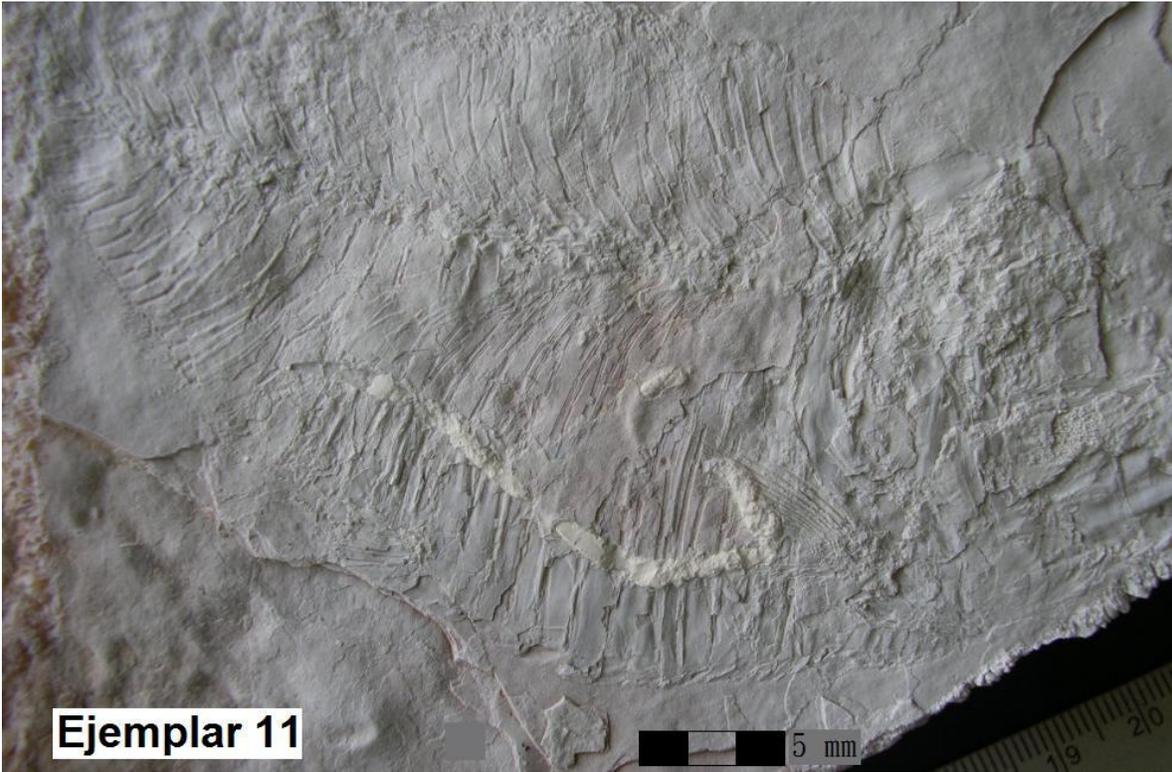
**Ejemplar 9**

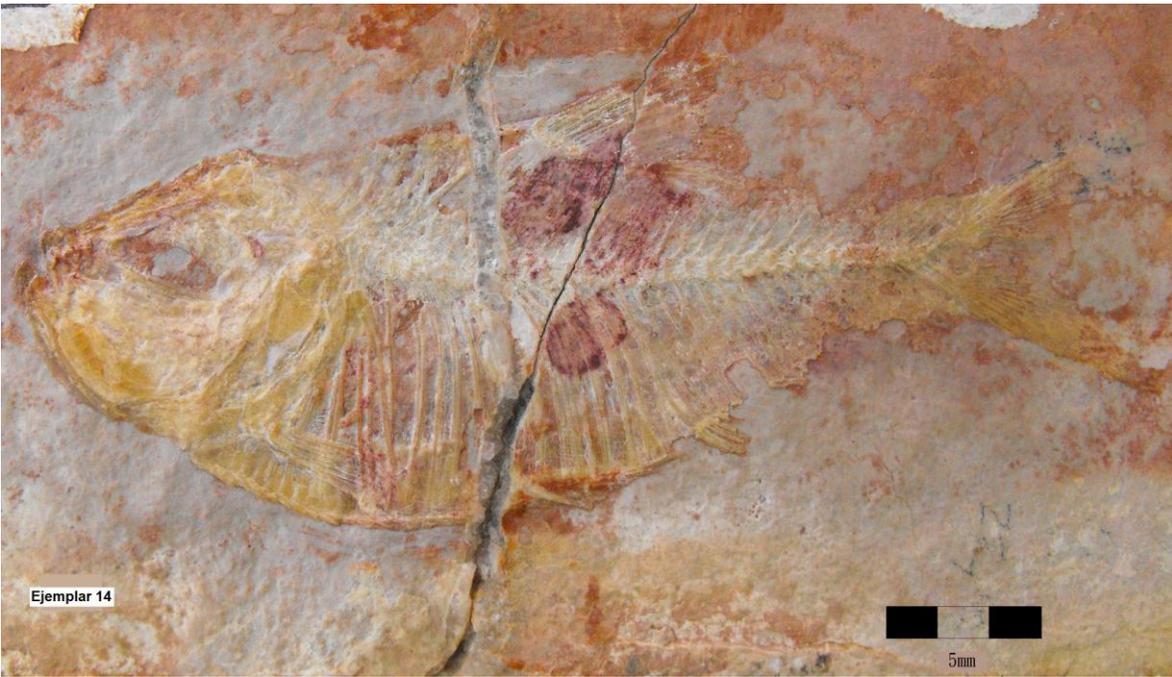
5 mm

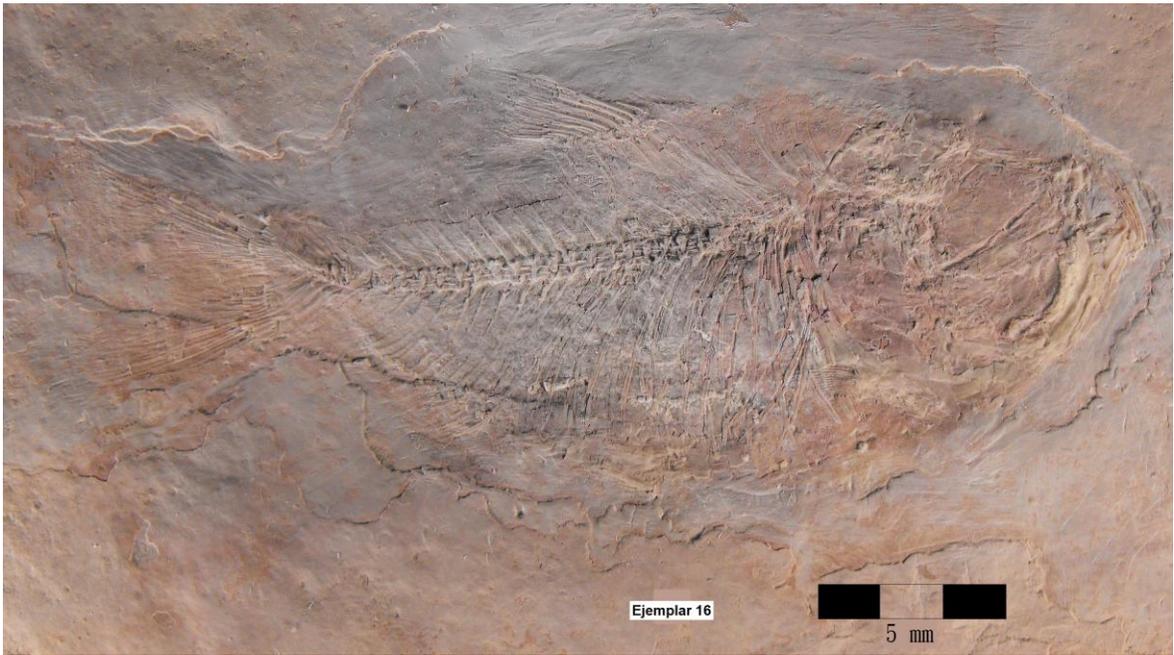
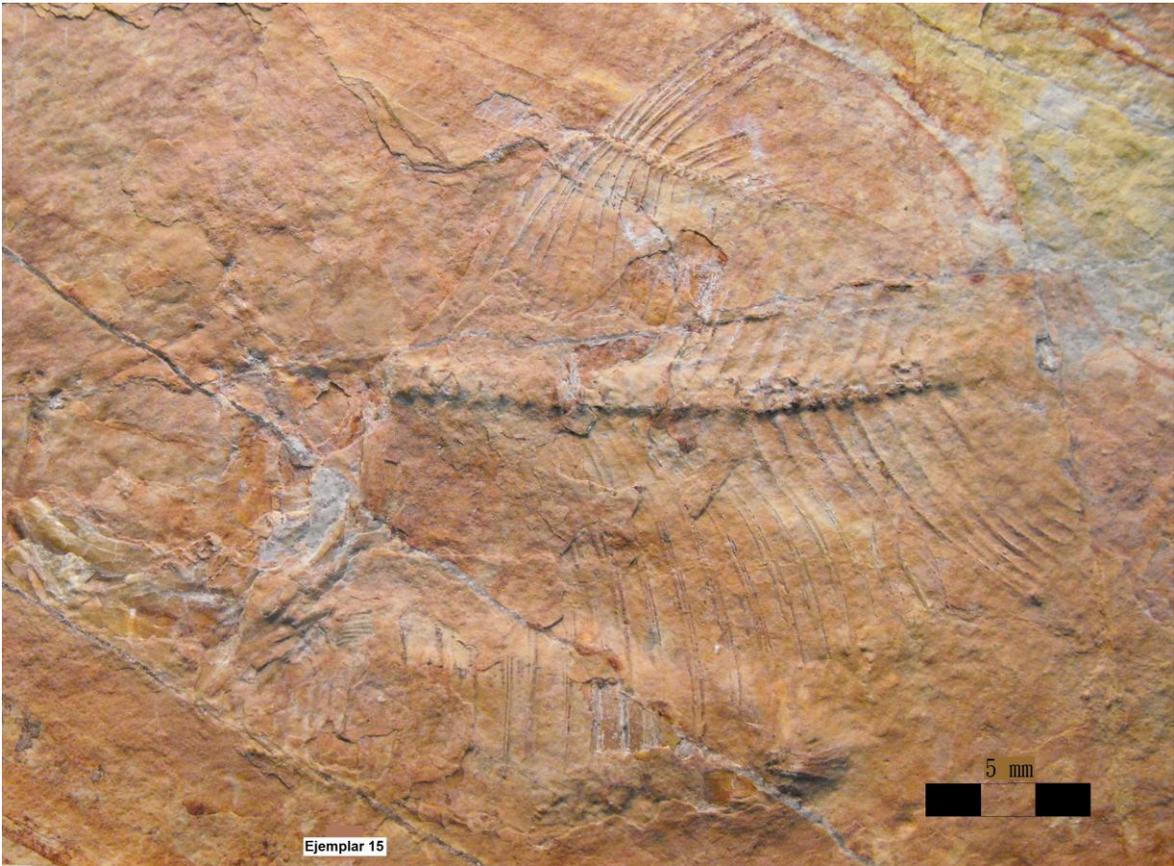


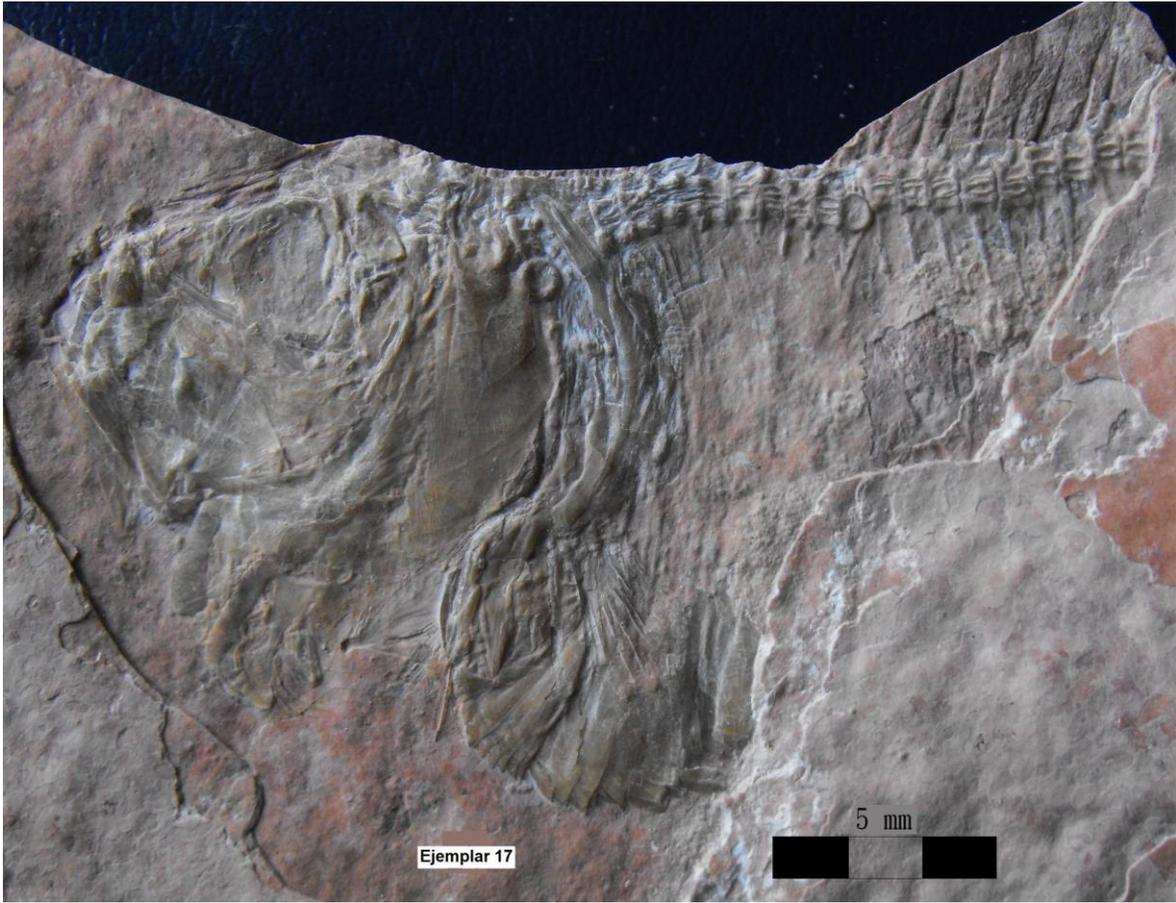
**Ejemplar 10**

5 mm



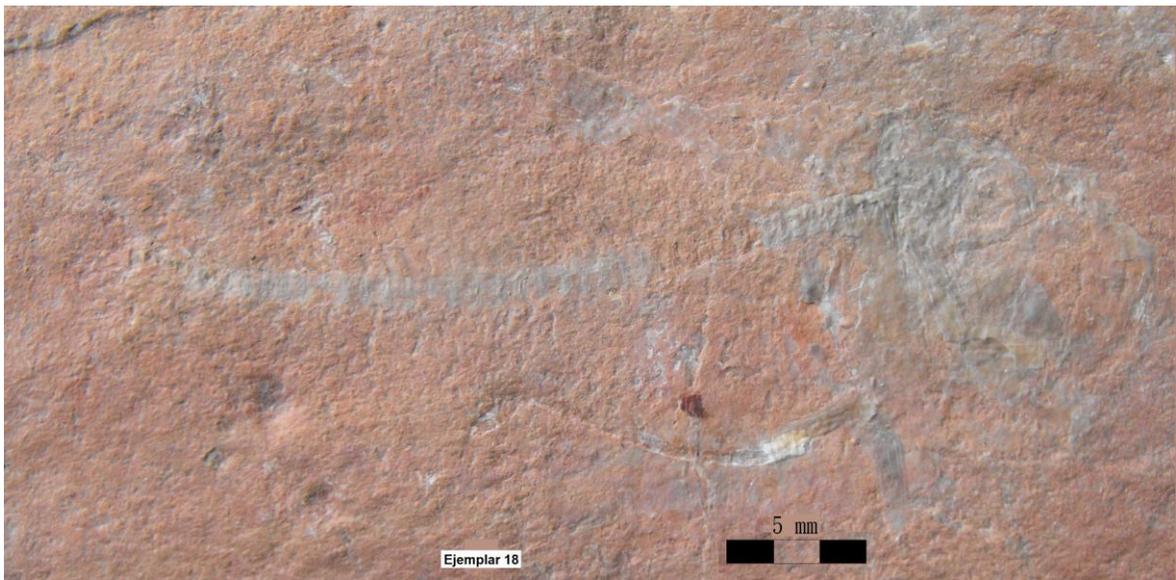






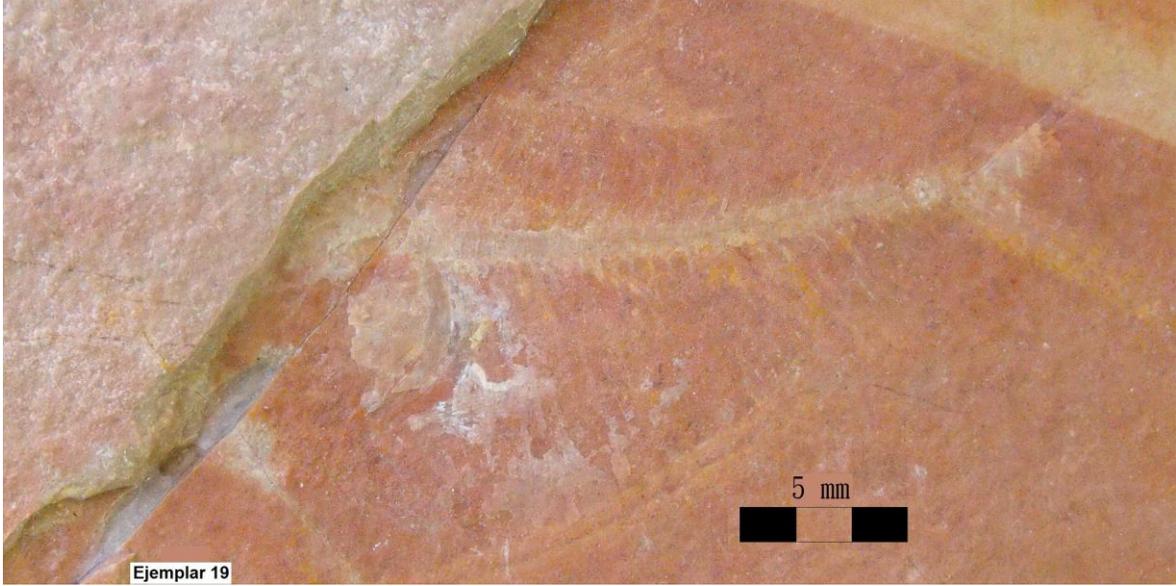
Ejemplar 17

5 mm



Ejemplar 18

5 mm



Ejemplar 19



Ejemplar 20



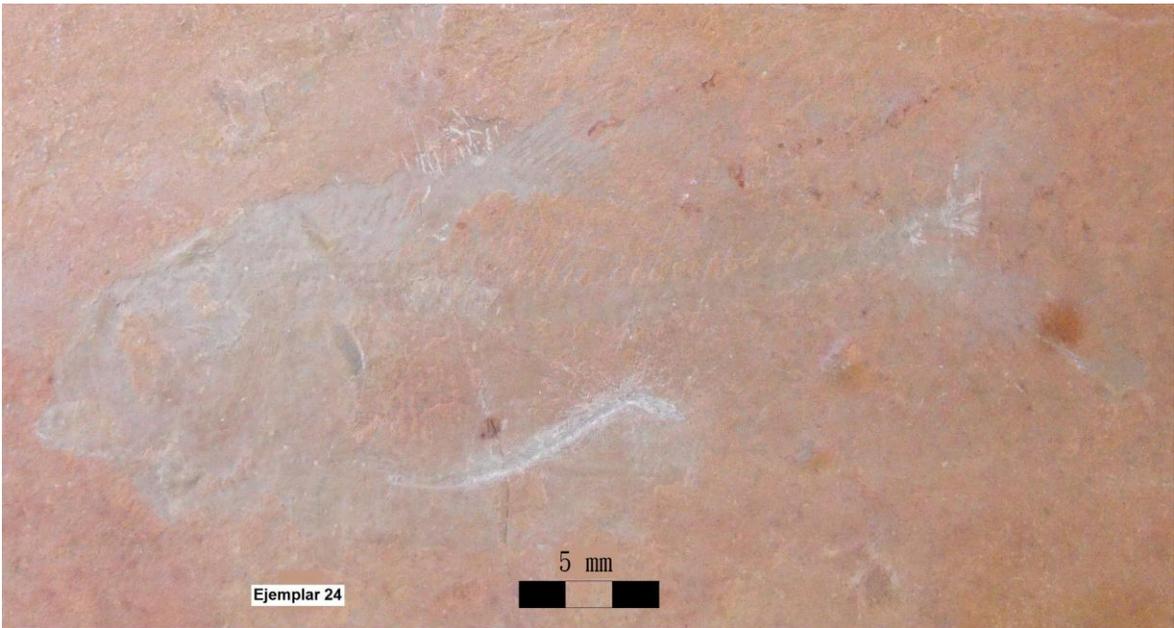
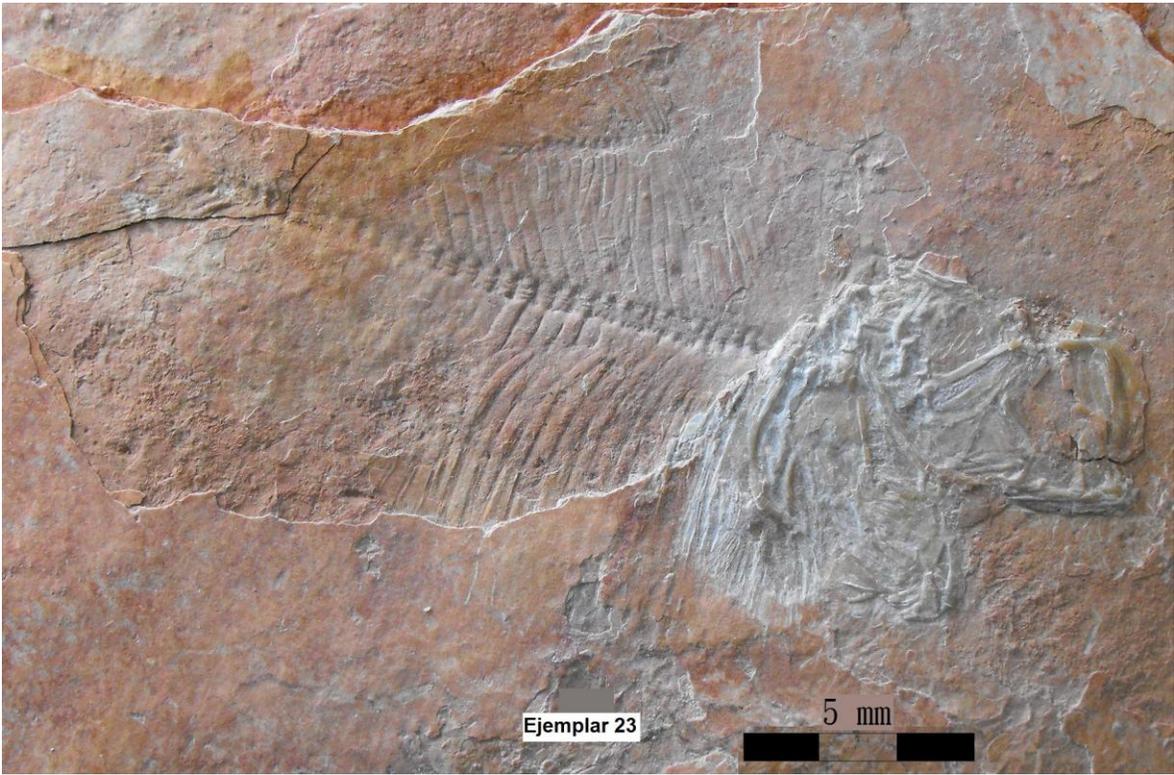
Ejemplar 21

5 mm



Ejemplar 22

5 mm





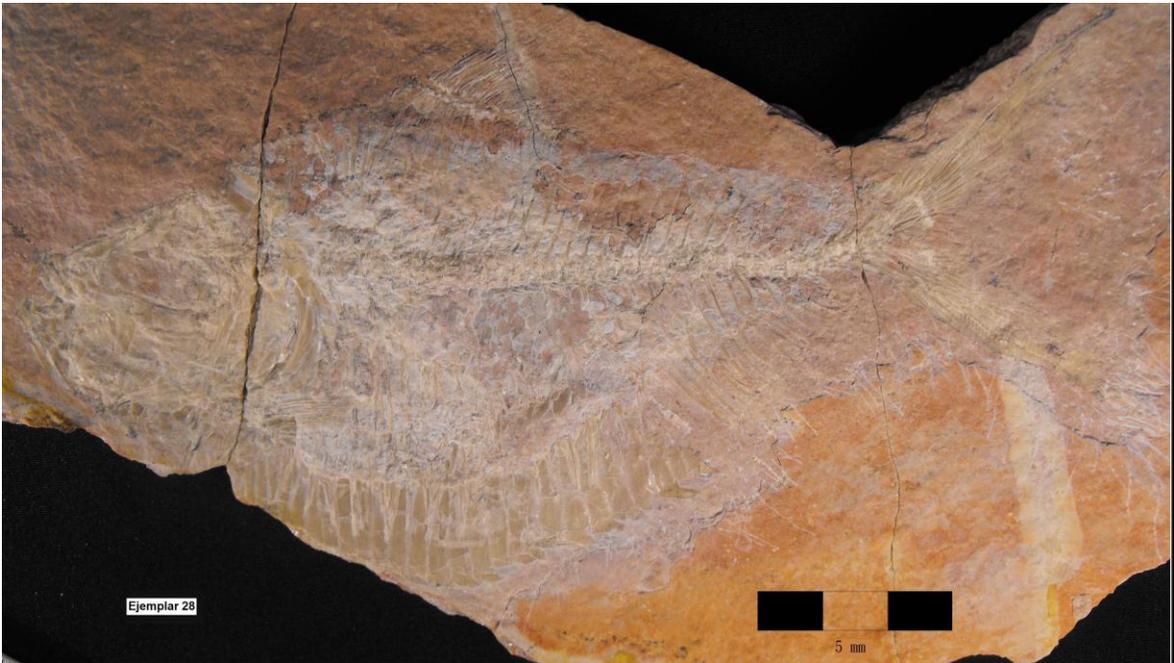
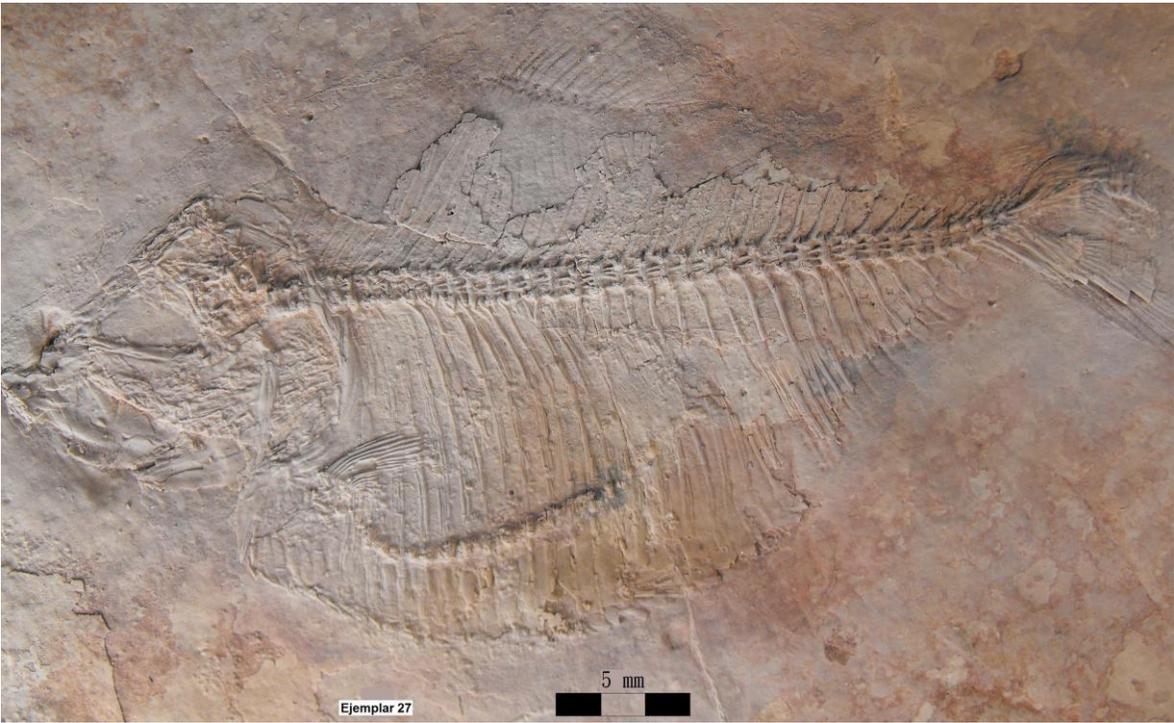
Ejemplar 25

5 mm



Ejemplar 26

5 mm



## **ANEXO 2**

Matrices de datos







## ELIMICTIFORMES DE TLAYÚA

Caracteres	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
2	133	103	90	ND	80	ND	83	61	95	85	110	88	98	75
3	52	39	29	28	31	39	32	23	39	31	40	37	40	30
4	45	33	ND	ND	25	ND	ND	ND	37	26	37	32	30	25
5	72	58	57	ND	43	55	46	40	48	43	49	50	55	45
6	84	61	50	60	49	83	55	38	66	49	69	56	57	39
7	112	80	67	73	63	115	72	49	79	65	85	69	75	55
8	73	50	40	49	40	79	40	27	49	38	53	58	49	33
9	ND	17	16	ND	ND	26	19	14	23	25	22	ND	27	19
10	15	15	ND	16	10	ND	16	ND	12	15	19	20	11	13
11	15	ND	ND	7	5	9	14	ND	10	8	11	10	6	ND
12	20	20	18	ND	13	ND	16	ND	15	13	21	18	20	20
13	30	17	15	10	15	29	16	12	10	16	19	25	19	13
14	46	30	27	39	25	51	24	16	33	24	34	36	31	22
15	ND	17	17	ND	15	18	17	14	15	16	16	ND	16	18
16	14	14	ND	14	11	11	13	ND	16	13	16	15	13	10
17	16	16	15	ND	ND	ND	16	ND	15	14	16	16	17	22
18	ND	ND	ND	ND	ND	ND	16	ND	18	18	16	15	ND	ND
19	18	20	20	21	23	23	21	ND	20	16	26	25	26	17
20	9	10	9	7	7	10	9	ND	9	9	9	10	7	7
21	34	32	33	ND	31	34	36	30	33	36	33	33	34	34
22	ND	ND	ND	8	7	9	ND	ND	6	ND	15	9	10	ND
23	1	1	ND	ND	ND	1	1	2	1	1	ND	ND	1	ND
24	2	2	ND	ND	ND	2	2	3	2	2	ND	ND	2	ND

Caracteres	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
2	ND	60	ND	93	112	61	85	86	120	86	114	48	92	116
3	ND	26	40	42	37	26	29	32	45	34	38	22	34	44
4	ND	20	32	31	ND	22	25	25	ND	31	31	20	28	35
5	57	36	ND	48	50	40	40	34	56	45	50	29	49	55
6	71	38	ND	52	66	38	ND	52	86	54	68	31	59	74
7	93	47	ND	ND	87	54	65	70	ND	77	87	39	75	96
8	65	28	ND	37	54	28	38	43	60	41	55	25	54	69
9	24	14	ND	22	ND	13	ND	ND	ND	20	24	11	20	27
10	11	7	12	14	ND	13	ND	10	ND	ND	13	6	15	18
11	9	5	ND	ND	ND	9	ND	6	ND	ND	8	5	10	10
12	ND	12	ND	ND	ND	12	21	16	ND	ND	20	9	16	18
13	25	10	ND	13	12	11	15	18	24	11	20	9	20	26
14	41	17	ND	23	20	18	25	27	39	26	35	16	33	43
15	17	12	ND	ND	ND	ND	ND	ND	18	10	16	17	16	22
16	9	13	13	ND	13	17	ND	10	13	ND	13	10	9	13
17	ND	12	ND	ND	ND	16	16	14	ND	ND	13	18	16	16
18	ND	ND	ND	ND	ND	ND	10	ND	ND	ND	16	14	ND	16
19	23	16	ND	ND	ND	12	ND	20	26	ND	24	15	22	19
20	9	9	ND	ND	ND	8	ND	8	ND	ND	8	8	8	8
21	ND	32	ND	32	34	26	ND	32	32	ND	34	29	35	31
22	10	8	ND	ND	ND	10	ND	ND	ND	ND	9	5	10	8
23	1	2	ND	ND	ND	2	1	ND	ND	ND	1	2	ND	1
24	2	3	ND	ND	ND	3	2	ND	ND	ND	2	3	ND	2

## **ANEXO 3**

Diagnosis de los géneros existentes del orden Ellimmichthyiformes

## ***Armigatus*** Grande 1982

Diagnosis Enmendada por Forey *et al.* 2003

Peces Clupeomorfos con una prominente extensión de alargados dientes en el paraesfenoide situados entre los procesos basipterigoides; el borde medio del entopterigoide tiene dientes alargados, los cuales se encuentran dispuestos de manera opuesta a los dientes en el basihiial/ceratohiial; tanto los hipohiales dorsales como los ventrales son mucho más profundos que largos; los parietales están en contacto anterior con el supraoccipital y presentan una comisura supratemporal (dentro de un tubo cerrado de hueso?). Los escudos predorsales son subtriangulares y conforman una serie que comienza ligeramente detrás del occiput, dejando un hueco desnudo en la nuca; el posttemporal presenta una expansión membranosa del miembro dorsal con márgenes crenulados; los radiales proximales de los pterigióforos ocho en la aleta dorsal presentan cabezas expandidas.



*Armigatus alticorps*

## ***Diplomystus*** Cope 1877

Diagnosis Enmendada por Chang y Maisey 2003

Difiere de otros géneros de Paraclupeidae al presentar un alto número de escudos dorsales; el borde posterior de los escudos dorsales es pectinado; la cresta supraoccipital está muy bien desarrollada y alta; el posttemporal presenta una rama epiótica larga y delgada; el entopterigoideo tiene dientes robustos a lo largo del margen dorsal de la superficie bucal; siete u ocho huesos predorsales; H3 ampliamente expandido posteriormente. No existe un espacio entre H2 y H3; el radio más inferior del lóbulo superior de la aleta caudal se bifurca

proximalmente en dos ramas de aproximadamente igual tamaño; el radio más superior del lóbulo inferior de la aleta caudal se observa ligeramente inclinado y alargado.

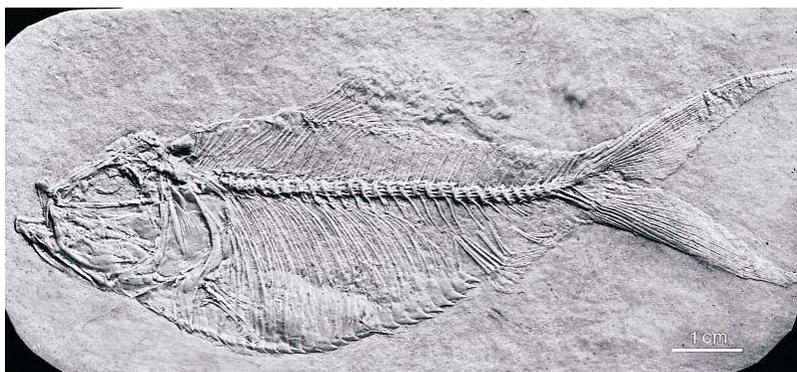


*Diplomystus dentatus*

### ***Ellimma*** Jordan 1913

Diagnosis Enmendada por Chang y Maisey 2003

Paraclupeinae con una profundidad corporal comparativamente baja. La superficie del opérculo presenta estriaciones. Los dientes en las mandíbulas y en el paladar están pobremente desarrollados. Los escudos dorsales anteriores son ligeramente más largos que anchos y están ornamentados con crestas; los posteriores son más anchos que largos y están ornamentados con tubérculos o bien tubérculos y crestas. Presenta una espina puntiaguda que se extiende de la quilla media de los pocos escudos dorsales que se dirige posteriormente en vez de posterodorsalmente. El origen de la aleta pélvica se encuentra a la altura del punto medio de la aleta dorsal. Los radios 5 y 6 son procurrentes en cada lado de la base de la aleta caudal.

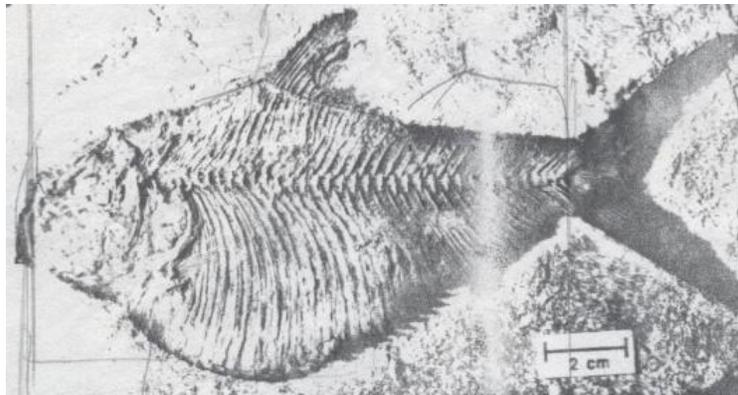


*Ellimma branneri*

## *Ellimmichthys* Jordan 1919

Diagnosis Enmendada por Grande 1982

Peces clupeomorfos muy cercanamente relacionados a *Diplomystus*, con quien comparten una forma subrectangular en sus escudos dorsales; los escudos de estos dos géneros difieren en que los escudos de *Ellimmichthys* carecen de un borde dorsal pectinado. El borde posterior medio del escudo (de *Ellimmichthys*) es hueco.

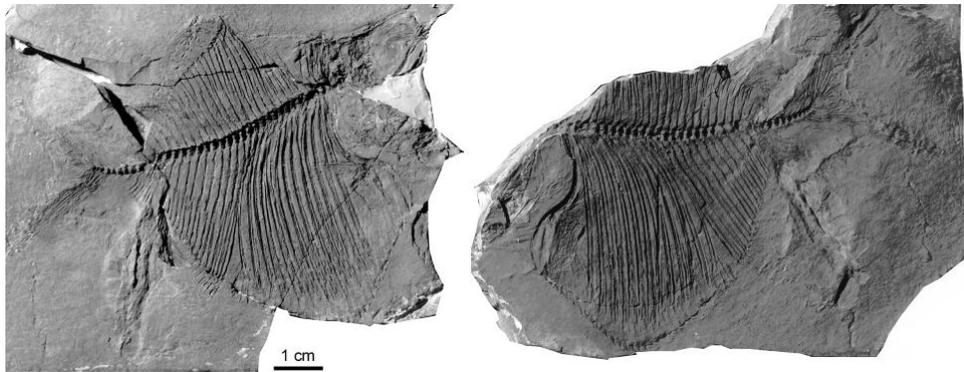


*Ellimmichthys goodi*

## *Ezkutuberezi* Poyato-Ariza et al. 2000

Un género de Paraclupeinae que difiere del resto de los géneros de la subfamilia debido a los siguientes caracteres autapomórficos: la supramaxila posterior presenta un proceso anterior tan largo como el hueso en sí mismo en un ángulo de 90°; el extremo proximal de los radios más largos de las aletas principales cubre completamente la región entre el uroneural 2 y el hipural 4; sólo existen dos epurales; los epurales están en contacto cercano uno con otro, con el extremo proximal del epural 2 tocando el extremo distal de la espina neural del centro preural 1; la cabeza articular del hipural 1 en fuerte contacto posterodorsal con el primer centro ural; el hipural 3 presenta una cresta longitudinal submediana; el último escudo dorsal tiene forma de garra y está hipertrofiado, su tamaño es más del doble del escudo que le precede. Otras características: inserción de la aleta dorsal en aproximadamente el 42% de la

longitud estándar, inserción de la aleta anal a aproximadamente el 67%; presenta aproximadamente 37 vértebras (incluyendo los dos centros urales), 13 de las cuales son abdominales; al menos diez pares de epineurales, seis de epipleurales; 12 supraneurales; aproximadamente diez radios de la aleta pectoral; aproximadamente 24 axonostes y radios de la aleta dorsal y 23 anales; 30 escudos ventrales, 16 de los cuales se observan anteriores al punto más bajo del cuerpo.



*Ezkutuberezi carmeni*

### ***Paraclupea*** Sun 1956

Diagnosis enmendada por Chang y Grande 1997

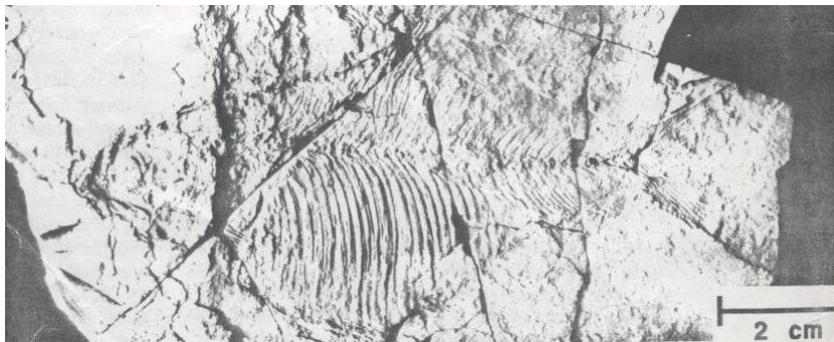
Un género de Paraclupeinae que difiere del otro género en la subfamilia (*Ellimmichthys*) respecto a los siguientes caracteres:

- 1) Ligeramente más esbelto en el contorno del cuerpo (43-48%) que *Ellimmichthys* (52-63%).
- 2) La superficie de las supramaxilas de *Paraclupea* presenta finas y ramificadas acanaladuras (contra supramaxilas lisas en *Ellimmichthys*).
- 3) Escudos dorsales (18) más numerosos que en *Ellimmichthys* (12-13).
- 4) Radios de la aleta dorsal y radiales proximales (ii, 18 y 18) más numerosos que en *Ellimmichthys* (ii, 12-14 y 12-15).
- 5) Escudos abdominales (38-43) más numerosos que en *Ellimmichthys* (32-35).

6) Vérttebras (41) más numerosas que en *Ellimmichthys* (35-38).

7) El radio más inferior del lóbulo superior y el radio más superior del lóbulo inferior de la aleta caudal presentan una rama mediana delgada y alargada en el extremo proximal.

En *Paraclupea* el número de escudos dorsales en los cuales la quilla protruye en una ancha espina es menor que en *Ellimmichthys*, y el área posterior de los escudos dorsales que se encuentra cubierta por crestas ramificadas secundariamente (semejando una pluma) es menos extensiva que en *Ellimmichthys*.

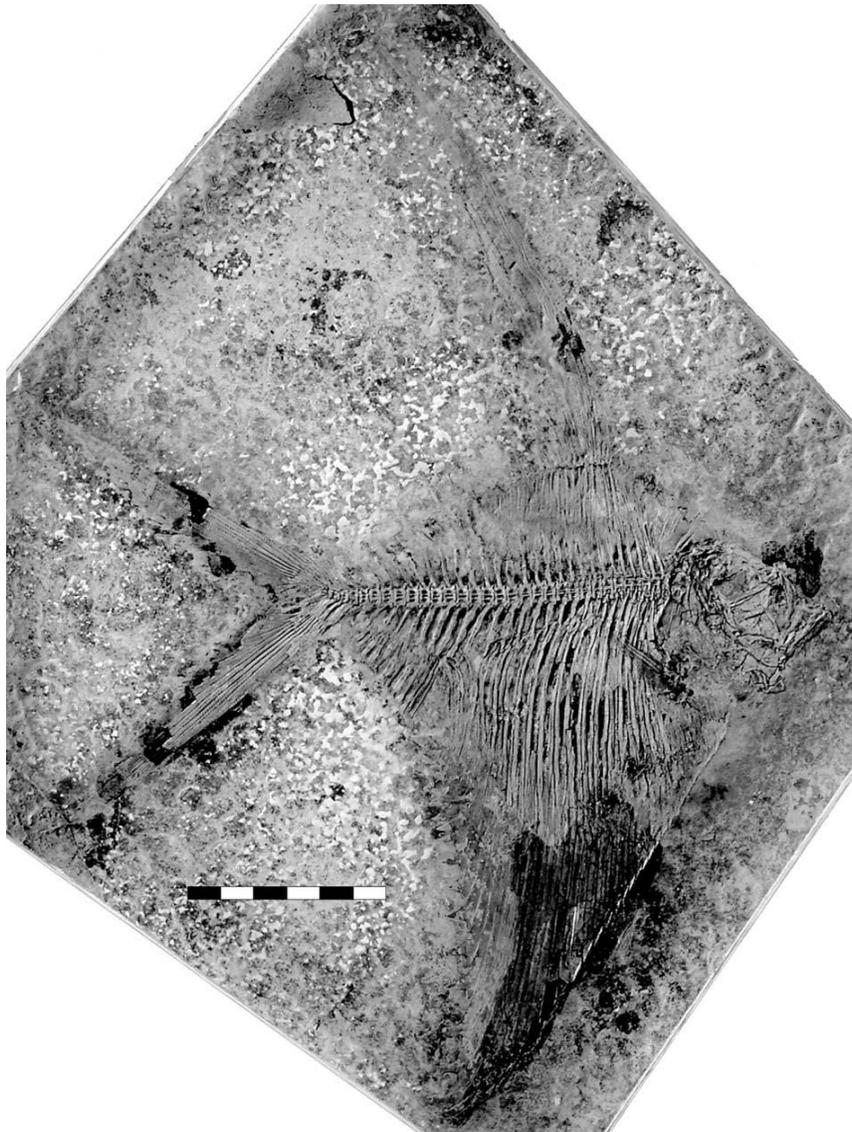


*Paraclupea chetungensis*

### ***Rhombichthys*** Khalloufi *et al.* 2010

Pez con un cuerpo profundo, perfil ventral que va de redondeado (en los especímenes más pequeños) a profundamente anguloso (en los especímenes más grandes); perfil dorsal con un marcado ángulo en la inserción de los primeros radios de la aleta dorsal; dos series de escudos: la serie predorsal de los escudos está ornamentada por crestas vermiculadas y con orillas lisas; los últimos escudos predorsales tienen forma de garra; la serie de escudos ventrales presentan alas laterales con dos espinas en su extremidad distal, una posterior y otra ventral; la aleta dorsal se extiende anteroposteriormente a lo largo de la parte más importante del perfil dorsal: los primeros radios de la aleta dorsal son muy alargados; los primeros pares de costillas están profundamente insertados en cavidades en los centros; la

parapófisis más posterior aumenta gradualmente de tamaño hasta alcanzar la talla de las primeras espinas hemales; no existe un espacio entre los hipurales.

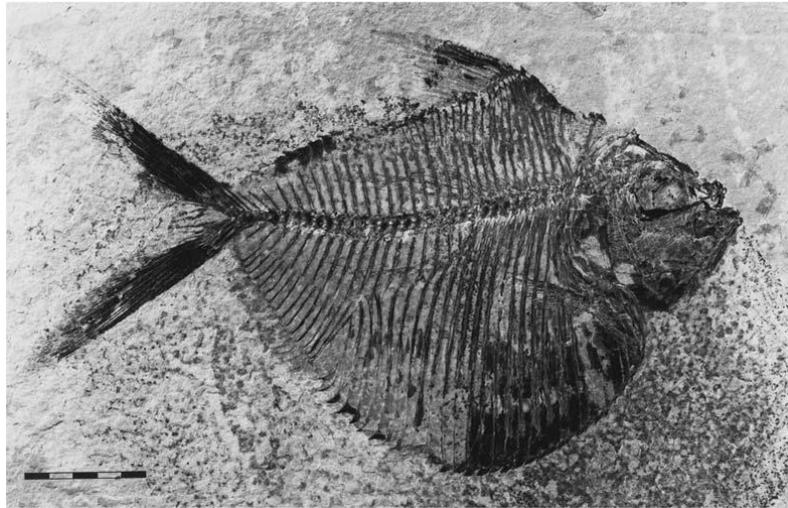


*Rhombichthys intoccabilis*

***Triplomystus*** Forey *et al.* 2003

Paraclupeido de cuerpo profundo en el cual se presentan escudos dorsales detrás de la aleta dorsal en adición a la cubierta de escudos normal observada en los (otros) miembros de esta

familia; los escudos predorsales están ornamentados con crestas vermiculadas y la serie está diferenciada en escudos anteriores pequeños y redondeados, y en escudos posteriores alargados; la ornamentación en el techo del cráneo está restringida a los medialmente unidos parietales y a los márgenes posteriores de los frontales; mandíbulas sin dientes; las branquias en al menos el primer arco branquial muy largas (la más larga 28% de la longitud de la cabeza); las 10 costillas pleurales anteriores están profundamente insertadas en cavidades dentro de los centros; éstas son largas y llegan muy cerca del borde ventral.



*Triplomystus noorae*

***Tycheroichthys*** Hay *et al.* 2007

Un pez paraclupeido que difiere de otros miembros de la familia debido a su excepcionalmente profundo cuerpo (90% de la longitud estándar) y su relativamente pequeña cabeza (24% de la longitud estándar); 16 escudos predorsales; 36 escudos ventrales; y 25 pares de costillas pleurales.



*Tychoichthys dunveganensis*