

**DIFERENCIACION MORFOLOGICA CUANTITATIVA DE LAS ESPECIES DEL
GENERO *GEPHYROCHARAX* EIGENMANN 1912
(PISCES:CHARACIDAE:GLANDULOCAUDINAE) DE VENEZUELA**

**QUANTITATIVE MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION OF THE GENUS
GEPHYROCHARAX EIGENMANN 1912
(PISCES:CHARACIDAE:GLANDULOCAUDINAE) OF VENEZUELA**

Ana Bonilla-Rivero y Héctor López-Rojas

Laboratorio de Genética y Morfología Evolutiva de Peces, Instituto de Zoología Tropical, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Apartado 47058 Los Chaguaramos, Caracas 1041-A. Venezuela.

RESUMEN

Los análisis morfológicos constituyen una de las fuentes de información más confiables para el estudio sistemático, evolutivo y ecológico de los organismos. En este sentido, las especies del género *Gephyrocharax* representan un ejemplo interesante para la realización de estudios morfológicos comparativos, por presentar formas corporales muy similares y un patrón de distribución alopatrica bien definido. En este trabajo se comparan morfométricamente las especies del género en Venezuela, para tratar de determinar los patrones de diferenciación existentes entre ellas. Se utilizaron 200 ejemplares provenientes de 14 localidades en el país. Para la obtención de las medidas morfométricas se siguió el método de las cerchas "Box Truss", el cual consiste en la determinación de hitos homólogos en el contorno de la forma externa de los peces, tales que los mismos sean identificables y reproducibles en todos los ejemplares estudiados. La combinación de 23 distancias calculadas entre 11 puntos homólogos y 10 distancias "tradicionales" adicionales, resultó en 33 medidas correspondientes al diseño de cerchas efectuado. El análisis de componentes principales en la matriz de covarianza de la transformación logarítmica de los valores de las distancias interpuntos homólogos, mostró los siguientes resultados: (i) el patrón de variación en la forma en las tres especies consideradas está restringido a cambios en las regiones cefálica y caudal; (ii) *G. melanocheir* presenta un patrón de forma corporal distinto de los de *G. valencia* y *G. venezuelae*; (iii) el estudio no es concluyente acerca de las diferencias en la forma de las dos últimas especies, pero la ausencia de dimorfismo sexual en ellas y sus patrones de distribución geográfica, ameritan un estudio más detallado, tanto morfológico como genético, con el fin de estudiar las causas posibles de los patrones de variación observada.

SUMMARY

Morphometric analysis is one of the more reliable sources of information in systematics, evolution and ecological studies of organisms. The species of the genus *Gephyrocharax* represent an interesting case for comparative morphological studies for they exhibit very similar body forms and a well defined alopatrie distribution pattern. In this study we compare 200 specimens of three species of the genus in 14 localities in Venezuela to determine patterns of morphological differentiation among them. Measurements were made following the Box Truss method, in which homologous landmarks are identified on the outline of the fish, such that the same landmarks are identifiable and reproducible in all specimens. The combination of 23 distances calculated from 11 homologous landmarks and 10 additional "traditional" distances resulted in 33 measurements corresponding to the truss chosen. Principal components analysis of the covariance matrix of log transformed interlandmark distances, showed the following results: (i) the pattern of variation in the form in the three species studied was restricted to changes in the head and caudal regions; (ii) *G. melanocheir* differs from *G. valencia* and *G. venezuelae* in its body form; (iii) although the study is not conclusive about differences in the form of the latter two species, the absence of sexual dimorphisms in them and their distinct geographical distribution patterns, deserve a more detailed morphological and genetic study, so that possible causes of the observed variation patterns can be ascertained.

Palabras clave: morfología, peces, Glandulocaudinae

Keywords: morphology, fishes, Glandulocaudinae

INTRODUCCION

Los análisis de las características morfológicas de los organismos, aun en este período de avances moleculares, constituyen una de las fuentes de información más confiables para el estudio sistemático, evolutivo y ecológico de los organismos. Una gran variedad de métodos han sido utilizados para estudiar y caracterizar la forma de los organismos (Blackith y Reyment, 1971; Rohlf y Slice, 1990; Rohlf, 1990). Tales métodos comprenden desde representaciones verbales y pictóricas hasta modernos métodos cuantitativos. Estos últimos se basan mayormente en la obtención de información acerca de la localización de hitos o puntos homólogos en el cuerpo de los organismos. A partir de estos hitos en el contorno de la forma, se pueden calcular distancias así como obtener información geométrica adicional, mediante la determinación de la posición de cada hito en un espacio bi o tridimensional (Bookstein *et al.*, 1985; varios autores en: Rohlf y Bookstein, 1990). Muchos aspectos de la forma pueden ser caracterizados por el uso de distancias interhitos y este será el método utilizado en el presente estudio, aunque debemos mencionar que existe un gran cantidad de información adicional de la forma que no es considerada por este tipo de análisis. Los métodos morfométricos que utilizan la información geométrica aún están en una etapa de desarrollo y no serán tratados aquí (McLellan y Endler, 1998).

Los datos generados a partir de las medidas interhitos homólogos son analizados mediante análisis multivariados. Los conceptos en los cuales se basan estos análisis son simples. Se trata de encontrar la descripción matemática de agrupaciones de puntos (representaciones abstractas de cada ejemplar) en el espacio morfológico definido por las variables estudiadas. Para cada conjunto de puntos, tratamos de describir sus propiedades. Los métodos morfométricos modernos combinan nociones de biología, geometría y estadística, que permiten discriminar aquellas variables que condicionan la forma representada en cada agrupación de puntos (Bookstein, 1986, Bookstein *et al.*, 1985).

Dentro del género *Gephyrocharax* se reconocen actualmente 10 especies (Schultz, 1944), distribuidas desde Costa Rica hasta Ecuador, sobre la pendiente pacífica de los Andes y en las cuencas

de los ríos Amazonas y Orinoco (Weitzman y Burns, 1995). Las especies pertenecientes al género *Gephyrocharax* que se encuentran en Venezuela (*G. valencia*, *G. venezuelae* y *G. melanocheir*), representan un ejemplo bien interesante para la realización de estudios morfológicos comparativos, ya que a simple vista su forma corporal parece ser muy similar, con una diferenciación externa basada únicamente en patrones de coloración de las aletas caudal y dorsal y en algunas manchas corporales (Schultz, 1944; Dahl, 1971). Además, presentan un patrón de distribución geográfica muy bien definido, donde predomina la condición alopátrica de las tres especies. *G. valencia* se encuentra en las cuencas del Lago de Valencia, río Orinoco y río Cuyuní, así como en algunos ríos de la cuenca del Caribe, *G. venezuelae*, aparentemente restringida a la cuenca del Lago de Maracaibo, ha sido señalada recientemente para algunos ríos de la cuenca del Caribe (Bonilla-Rivero y López-Rojas, 1997; López-Rojas *et al.*, 1996) y *G. melanocheir*, descrita originalmente para Colombia, en nuestro país se localiza en la cuenca del Lago de Maracaibo (Taphorn y Lilyestrom, 1984) y en algunos ríos que drenan de la Sierra de San Luis (Falcón) (material de la Colección de Peces de la Universidad del Zulia y colecciones durante este trabajo). Es importante recalcar que en sólo una localidad (cuenca del Caribe, río Urama) han sido detectadas *G. valencia* y *G. venezuelae* en simpatria.

Estas premisas constituyen el fundamento para realizar un estudio morfométrico comparativo en las especies de este género presentes en Venezuela, para tratar de determinar el nivel de diferenciación que pueda existir entre ellas.

MATERIALES Y METODOS

Para la realización de este estudio se emplearon ejemplares colectados con chinchorros de mano y material perteneciente a la Colección de Peces del Museo de Biología (MBUCV) de la Universidad Central de Venezuela, al Museo de Ciencias de la Unellez, Guanare (MCNG) y a la Colección de Peces del Museo de La Universidad del Zulia (MBLUZ). Las localidades estudiadas para cada especie (Figura 1) son las siguientes: *G. valencia*: Quebrada Mariara (Aragua) MBUCV-V-3029 (9

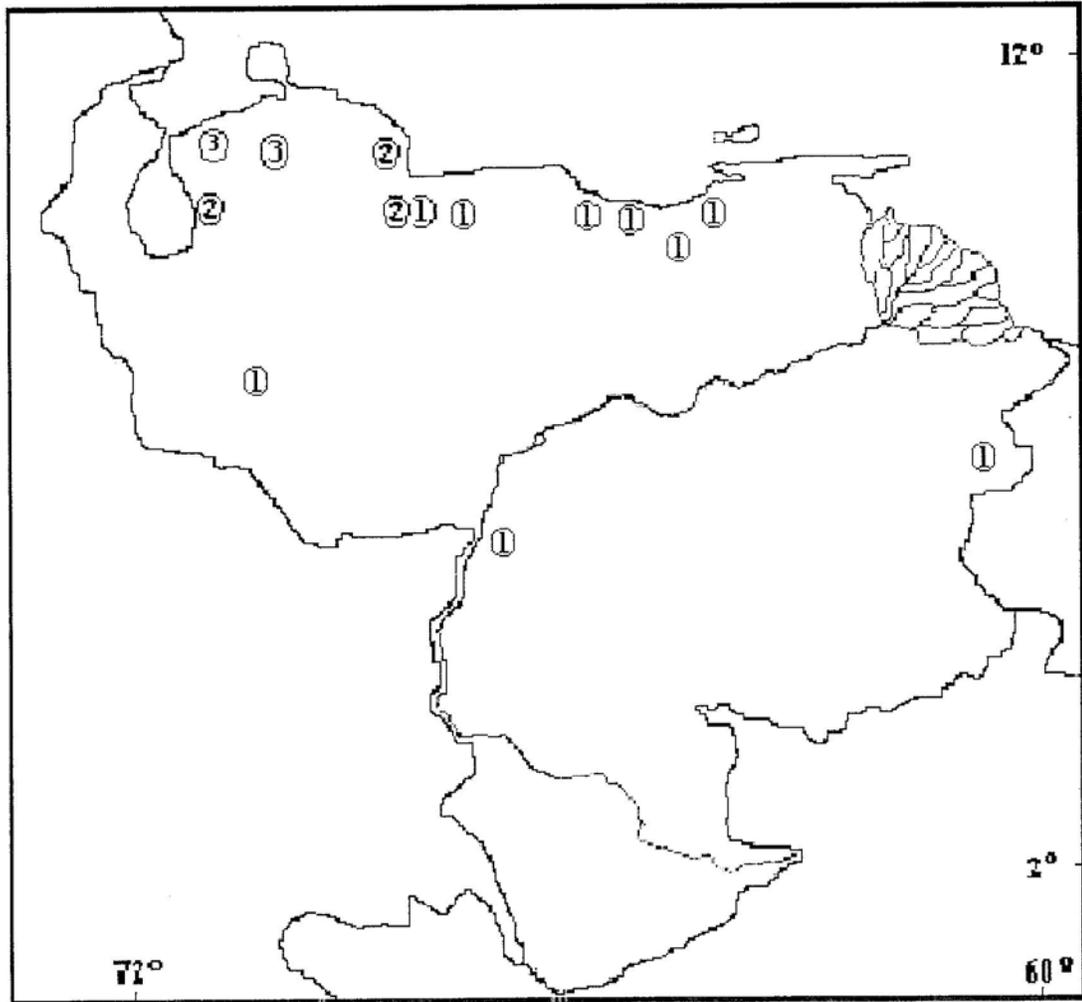


Figura 1. Mapa de distribución de las tres especies del género *Gephyrocharax* de Venezuela. Se incluyen las localidades donde se colectó en este trabajo, así como datos de las colecciones de peces del Museo de Biología de la UCV, Universidad del Zulia, UNELLEZ y las referencias bibliográficas citadas en el texto. 1. *G. valencia*; 2. *G. venezuelae* y 3. *G. melanocheir*.

ejemplares.); Boca del río, Lago de Valencia (Aragua) MBUCV-V-3023 (1 ejemplar); Río San Diego (Aragua) MBUCV-V-3051 (1 ejemplar); Río Limón, (Aragua) MBUCV-V-297 (1 ejemplar); Río Huaro (Barinas) MBUCV-V-5951 (6 ejemplares); Río Urama (Carabobo) Material no catalogado (10 ejemplares); Río Neverí (Anzoátegui) MBUCV-V-15413 (10 ejemplares); Río Chivaripa (Bolívar) MCNG-0023825 (10 ejemplares) Caño Staines (Bolívar) MCNG-0022213 (4 ejemplares); Río Neverí (Anzoátegui) MBUCV-V-15414; Río Urama (Carabobo) Material no catalogado (10 ejemplares); Río Guapo (Miranda) Material no catalogado (10 ejemplares); Río Cúpira (Carabobo) Material no ca-

talogado (20 ejemplares); Río Panaquire (Miranda) Material no catalogado (29 ejemplares). *G. venezuelae*: Río Alpargatón (Carabobo) Material no catalogado (18 ejemplares); Río Urama (Carabobo) Material no catalogado (12 ejemplares). *G. melanocheir*: Río Meachiche (Falcón) Material no catalogado (20 ejemplares); Aliviadero Represa El Manito (Falcón) Material no catalogado Colección de Peces de la Universidad del Zulia (20 ejemplares). En total se procesaron 200 ejemplares, 130 de ellos pertenecientes a la especie *G. valencia*, 30 a *G. venezuelae* y 40 a *G. melanocheir*. Los ejemplares capturados fueron preservados en formol neutralizado al 10% y luego

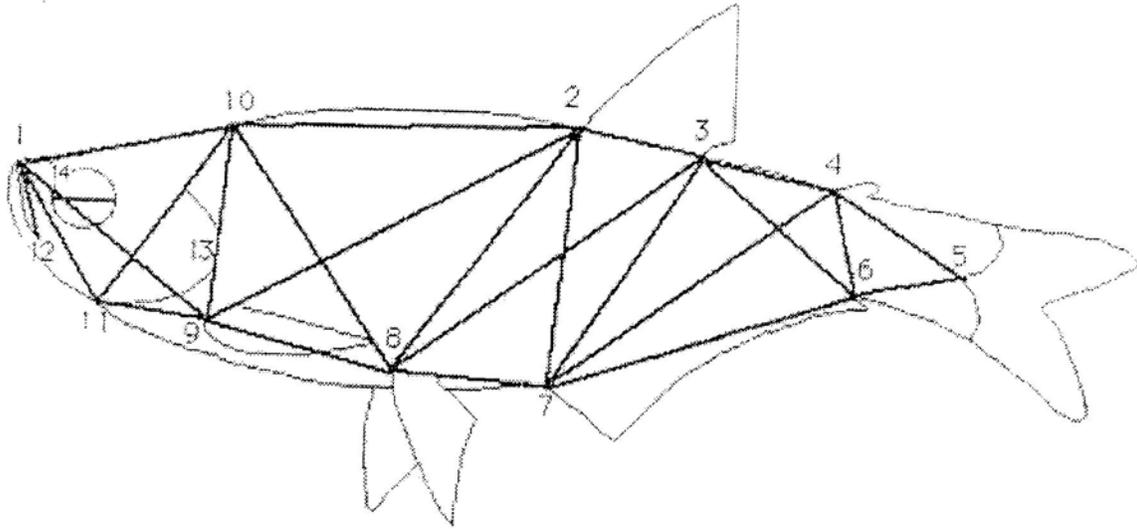


Figura 2. Esquema representativo de la aplicación del método de las Cerchas para *Gephyrocharax*, indicando la localización de los hitos o puntos homólogos (1 - 11) sobre el contorno del pez. Se indican el largo del maxilar (12) y el diámetro del ojo (14); el resto de las medidas convencionales no están representadas en el esquema.

transferidos a alcohol al 70% en el Laboratorio de Ictiología del Instituto de Zoología Tropical de la UCV, para ser depositados en la Colección de Peces del Museo de Biología luego de los análisis correspondientes.

Para la obtención de las medidas morfométricas se siguió el método de las cerchas (*Box Truss*) (Strauss y Bookstein, 1982), el cual consiste en la determinación de hitos o puntos homólogos en el entorno de la forma externa de los peces, de manera que los mismos sean identificables y reproducibles en todos los ejemplares estudiados. La manera convencional de obtener medidas morfométricas en peces consiste en determinar distancias a lo largo de ejes longitudinales, en especial el eje mayor que se extiende desde el hocico hasta la cola, en detrimento de ejes perpendiculares a éstos. El método de las Cerchas, por el contrario, tiene la ventaja primordial de permitir cubrir sistemáticamente la morfología del organismo, pues provee información acerca de las variaciones en la forma no sólo en el plano longitudinal sino también en el vertical. Para las especies en estudio, la combina-

ción de 11 puntos homólogos dió como resultado 23 medidas correspondientes al diseño de cerchas efectuado (Figura 2). El aporte de diez medidas que comúnmente se utilizan en la caracterización morfológica de los peces (Tabla 1; variables x8, x25 - x33), produjo un total de 33 medidas morfométricas por cada ejemplar. Estas medidas fueron realizadas con un calibrador Helios de 0,05 mm de apreciación.

El programa NewPC (versión 0.93) de Humphries y Swofford, se utilizó para el análisis de componentes principales cizallados (Sheared Principal Component Analysis), con base en las medidas obtenidas mediante el método de Cerchas. Los valores de las distancias interpuntos homólogos se compararon empleando una matriz de covarianza de los logaritmos de los mismos. Para caracterizar la covariación interpuntos homólogos, se graficaron las cargas de las mismas en el espacio definido por los componentes principales I, II y III. En el análisis de componentes principales, la variación a lo largo del CP I es generalmente interpretada como correspondiente a variaciones en tamaño de los ejem-

plares, dado que la longitud de los animales, con su mayor varianza, explica la mayor proporción de la variabilidad posible. Del componente II en adelante se interpretan como expresión de la forma únicamente, ya que el cizallado (shear) de éstos elimina el efecto del tamaño de los ejemplares.

RESULTADOS Y DISCUSION

El análisis de componentes principales en la matriz de covarianza de la transformación logarítmica de los valores de las distancias interpuntos homólogos, mostró los siguientes resultados: El compo-

nente principal I explicó el 85,3% de la co-varianza total de los datos y presentó valores de cargas similares y signos iguales, lo cual es consistente con un componente mayormente de tamaño (Jolicoeur, 1963). Los componentes II al IV explicaron el 3.1%, 1.8% y 1.4% de la covarianza de los datos, respectivamente y son de naturaleza bipolar (Tabla 2).

Los mayores valores absolutos en las cargas en cada componente, representan las variables que contribuyen mayormente a la variación detectada en la forma corporal entre las tres especies de *Gephyrocharax*. Estas distancias se detallan a continuación para cada componente principal: CP

Tabla 1. Medidas morfométricas obtenidas mediante el método de las Cerchas (x1-x7;x9-x24) sobre ejemplares del género *Gephyrocharax*. Medidas convencionales (x8, x25 - x33), resaltadas.

Variable	Interpuntos	Distancia
x1	1 - 10	Hocico - Supraoccipital
x2	1 - 9	Pre-pectoral
x3	1 - 11	Hocico - Itsmo
x4	10 - 9	Supraoccipital - Origen aleta pectoral
x5	10 - 11	Supraoccipital - Itsmo
x6	9 - 11	Itsmo - Origen aleta pectoral
x7	10 - 2	Supraoccipital - Origen aleta dorsal
x8	12 - 1	Largo del maxilar
x9	10 - 8	Supraoccipital - Origen aleta pélvica
x10	2 - 8	Origen aleta dorsal - Origen aleta pélvica
x11	2 - 9	Origen aleta dorsal - Origen aleta pélvica
x12	8 - 9	Origen aleta pélvica - Origen aleta pectoral
x13	2 - 3	Base de la aleta dorsal
x14	2 - 7	Origen aleta dorsal - Origen aleta anal
x15	3 - 7	Final aleta dorsal - Origen aleta anal
x16	3 - 8	Final aleta dorsal - Origen aleta pélvica
x17	7 - 8	Origen aleta anal - Origen aleta pélvica
x18	3 - 4	Final aleta dorsal - Origen aleta adiposa
x19	3 - 6	Final aleta dorsal - Final aleta anal
x20	4 - 6	Origen aleta adiposa - Final aleta anal
x21	4 - 7	Origen aleta adiposa - Origen aleta anal
x22	6 - 7	Base aleta anal
x23	4 - 5	Origen aleta adiposa - Complejo hipural
x24	5 - 6	Complejo hipural - Final aleta anal
x25	1 - 2	Pre-dorsal
x26	1 - 7	Pre-anal
x27	1 - 5	Largo estándar
x28	1 - 8	Pre-pélvica
x29	-	Diámetro del ojo
x30	-	Ancho del cuerpo al nivel de la pectoral
x31	-	Ancho interorbital
x32	1 - 13	Largo de la cabeza
x33	1 - 12	Largo del hocico

Tabla 2. Cargas de los cuatro primeros componentes principales (2 – 4, cizallados) de las variables analizadas (distancias en las cerchas) correspondientes a las tres especies *Gephyrocharax*. Se resaltan las variables que más contribuyen con la variabilidad por cada componente.

% Varianza acumulada	85.3	88.4	90.2	91.6
Variable	CP 1	CP 2	CP 3	CP 4
Hocico - Supraoccipital	0.115	-0.247	-0.098	-0.101
Pre-pectoral	0.159	0.054	0.186	0.108
Hocico - Istmo	0.085	0.441	0.349	0.335
Supraoccipital - Origen aleta pectoral	0.155	-0.043	0.053	-0.132
Supraoccipital - Istmo	0.128	-0.174	-0.005	-0.091
Istmo - Origen aleta pectoral	0.121	-0.260	0.011	-0.208
Supraoccipital - Origen aleta dorsal	0.076	0.096	0.124	0.073
Largo del maxilar	0.240	0.205	-0.117	0.121
Supraoccipital - Origen aleta pélvica	0.218	0.226	-0.120	-0.192
Origen aleta dorsal - Origen aleta pélvica	0.238	0.015	0.103	-0.019
Origen aleta dorsal - Origen aleta pélvica	0.254	0.095	-0.084	-0.042
Origen aleta pélvica - Origen aleta pectoral	0.155	0.281	-0.382	-0.231
Base de la aleta dorsal	0.084	-0.095	0.074	0.026
Origen aleta dorsal - Origen aleta anal	0.227	-0.190	0.026	-0.117
Final aleta dorsal - Origen aleta anal	0.214	-0.193	0.077	0.089
Final aleta dorsal - Origen aleta pélvica	0.236	-0.101	0.094	0.082
Origen aleta anal - Origen aleta pélvica	0.145	0.091	0.041	-0.208
Final aleta dorsal - Origen aleta adiposa	0.125	-0.223	-0.240	-0.040
Final aleta dorsal - Final aleta anal	0.162	-0.134	0.018	0.020
Origen aleta adiposa - Final aleta anal	0.109	0.074	0.317	0.049
Origen aleta adiposa - Origen aleta anal	0.218	-0.310	-0.011	0.271
Base aleta anal	0.203	-0.239	0.005	0.419
Origen aleta adiposa - Complejo hipural	0.089	0.026	0.456	-0.293
Complejo hipural - Final aleta anal	0.070	-0.082	0.347	-0.415
Pre-dorsal	0.264	0.108	-0.230	0.207
Pre-anal	0.257	0.171	-0.119	-0.134
Largo estándar	0.272	-0.042	0.047	-0.046
Pre-pélvica	0.228	0.223	-0.135	-0.116
Diámetro del ojo	0.049	-0.024	-0.005	-0.013
Ancho del cuerpo al nivel de la pectoral	0.114	0.098	0.007	0.075
Ancho interorbital	0.071	-0.030	0.038	-0.027
Largo de la cabeza	0.145	0.101	0.139	0.118
Largo del hocico	0.061	0.058	0.076	0.060

II: hocico - istmo (región cefálica) y origen aleta adiposa - origen aleta anal (región caudal); CP III: hocico - istmo, origen de la aleta pélvica - origen de la aleta pectoral (región anterior del cuerpo), origen aleta adiposa - final de la aleta anal, origen de la adiposa - complejo hipural y complejo hipural - final aleta anal (región caudal); CP IV: hocico - istmo y complejo hipural - final de la aleta anal, en las regiones cefálica y caudal, respectivamente.

Los componentes 2 al 4, cizallados con el propósito de atenuar los efectos del tamaño de los ejemplares, describen las diferencias en forma de las tres especies estudiadas. El patrón de variación de la forma entre ellas parece ser bastante uniforme. Puede observarse una tendencia general de crecimiento diferencial entre la región cefálica y la región caudal de los ejemplares, Esta situación es clara en el CP2, aunque la distribución de las car-

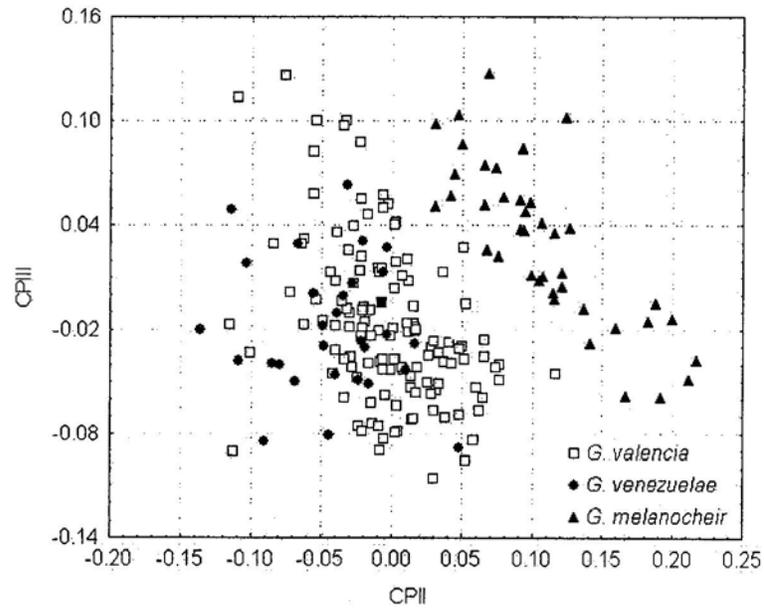


Figura 3. Morfoespacio definido por CP II vs CP III para las tres especies de *Gephyrocharax*.

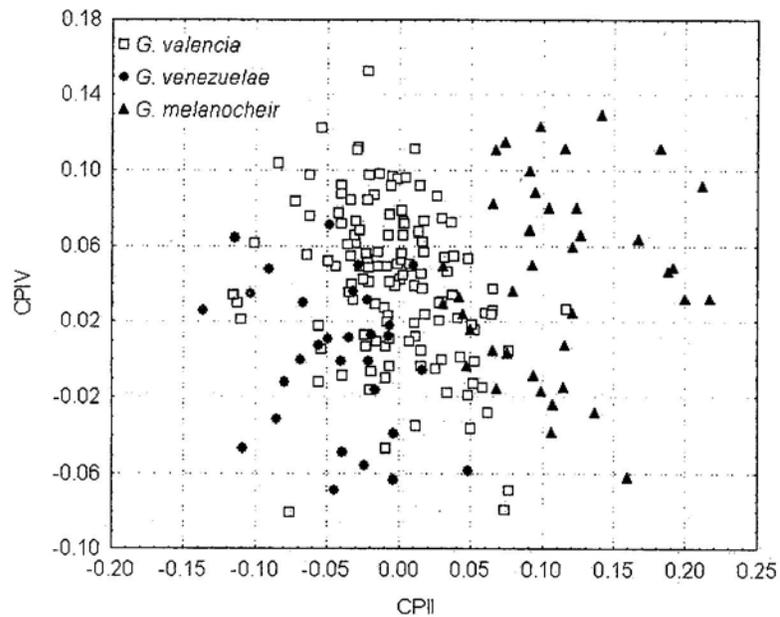


Figura 4. Morfoespacio definido por CP II vs CP IV para las tres especies de *Gephyrocharax*.

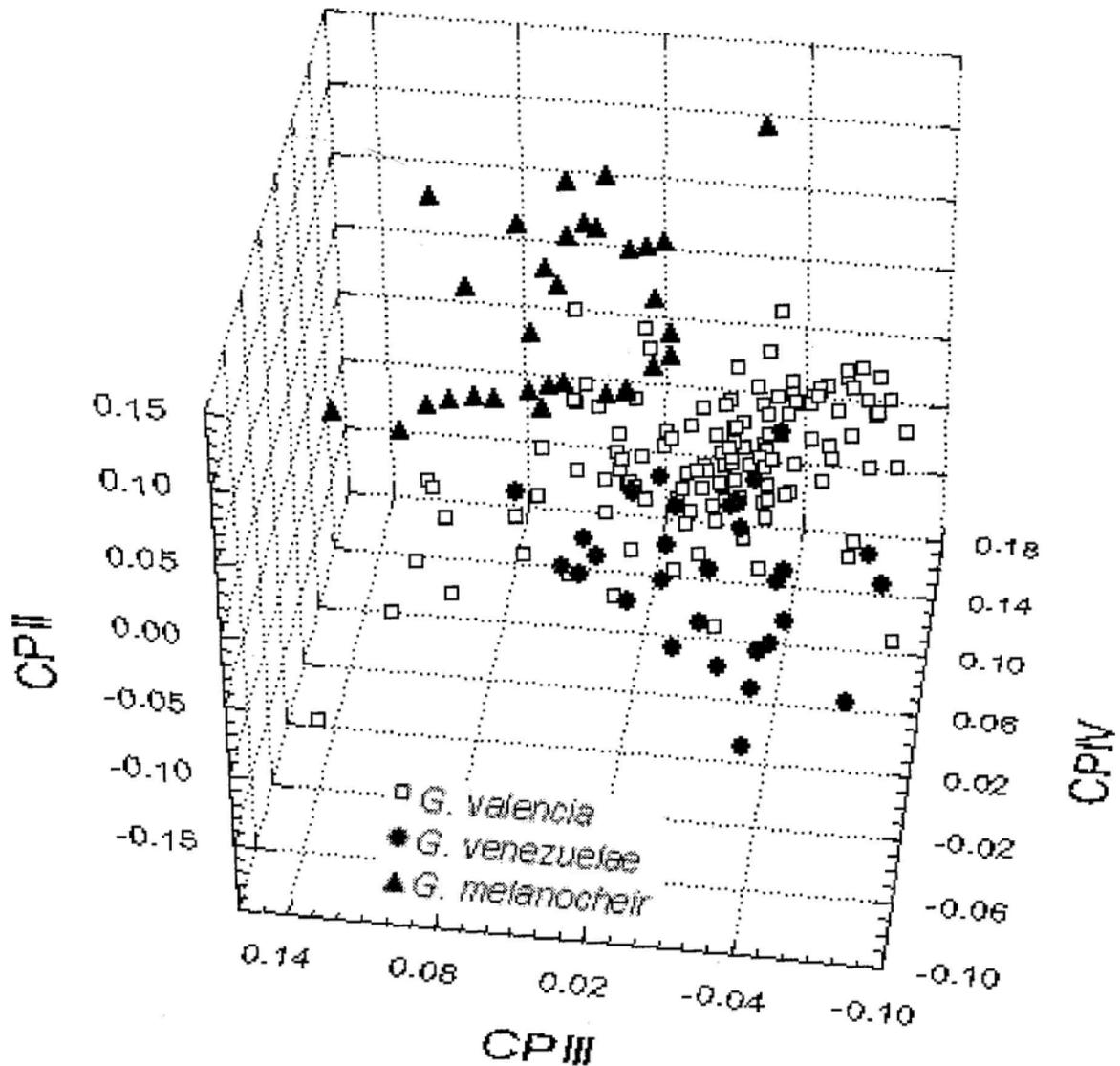


Figura 5. Morfoespacio definido por CP II vs CP III vs CP IV para las tres especies de *Gephyrocharax*.

gas por componente, para el CP2 y el CP3 no es tan evidente, pues variables que representan otras regiones poseen cargas que pudieran considerarse importantes. Significativamente, ninguna de las variables asociadas con el eje dorso-ventral del cuerpo mostró cargas significativas en los tres componentes cizallados, lo cual es indicativo de que el alargamiento antero-posterior no es acompañado de

igual tendencia en el eje dorso-ventral, en las tres especies.

El CP II describe un contraste casi exclusivo entre las regiones cefálica y caudal; para cada tamaño, *G. melanocheir* tiene una región cefálica relativamente más alargada que *G. venezuelae* y *G. valencia* (Figura 3). El CP III provee una dife-

rencia adicional entre la forma de *G. melanocheir* y el grupo formado por *G. valencia* + *G. venezuelae*, pero esta vez reflejada en la distancia entre las bases de las aletas pectoral y pélvica, que representa la región media del cuerpo. El CP IV, por último, contrasta a *G. melanocheir* con *G. valencia* + *G. venezuelae*, por expresiones de variables de la cabeza y región posterior del cuerpo. El CP IV parece indicar una ligera separación entre los ejemplares de *G. valencia* y *G. venezuelae*, pero tales diferencias, al momento, no soportan una clara distinción morfológica entre estas dos especies (Figura 4). La Figura 5, es un intento de mostrar las posibles diferencias de forma entre las especies consideradas en un espacio tridimensional con 133 distancias; los ejemplares de *G. melanocheir* son claramente distintos morfológicamente en esta figura, mientras que *G. valencia* y *G. venezuelae* muestran una zona de superposición, pero con suficientes ejemplares en la periferia de las nubes que indican de la necesidad de realizar estudios más exhaustivos en este grupo.

CONCLUSIONES

Un objetivo importante de la morfometría biológica es la comparación cuantitativa de las formas de los organismos. En este estudio se han analizado 33 medidas de variables inter puntos homólogos en cerchas construidas sobre el perfil de la forma. El análisis multivariado de estas distancias se ha utilizado para describir cambios regionales en la forma

de tres especies del género *Gephyrocharax*. Nuestras comparaciones muestran que (i) el patrón de variación corporal de estas especies, según el modelo utilizado y las variables escogidas, está restringido mayormente a cambios en las regiones cefálica y caudal; (ii) *G. melanocheir* puede considerarse como una forma corporal distintiva respecto de las otras dos especies; (iii) a pesar de que este estudio no es concluyente respecto a diferencias entre *G. valencia* y *G. venezuelae*, los dimorfismos sexuales presentes en ellas y sus patrones de distribución geográfica, junto a la posible evidencia morfológica, ameritan un estudio más detallado de estas dos especies.

El campo de la morfología biológica cuantitativa es relativamente nuevo, por lo que la aparición de nuevos métodos de análisis, especialmente estudios geométricos de la forma, nos permitirá extender este trabajo con la incorporación de análisis de coordenadas cartesianas de hitos homólogos en el perfil corporal. De igual importancia para la comprensión de la diversidad de la ictiofauna continental de Venezuela, es la incorporación de estudios destinados a caracterizar genéticamente las especies de peces, de manera que podamos confrontar la congruencia de los patrones morfológicos cuantitativos con los patrones genéticos. Estas comparaciones, realizadas en grupos monofiléticos como el estudiado, proveen un procedimiento más robusto para la determinación de los patrones y causas de la diversidad morfológica de las especies.

LITERATURA CITADA

- BLACKITH, R. E. Y R. A. REYMENT.
1971. *Multivariate Morphometrics*. Academic Press, New York.
- BONILLA-RIVERO, A. Y H. LOPEZ-ROJAS.
1997. Sexual dimorphism in *Gephyrocharax venezuelae* (Characidae: Glandulocaudinae) in Venezuela. *Acta Biologica Venezuelica*, 17:45-49.
- BOOKSTEIN, F. L.
1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science*, 1:181-242.
- BOOKSTEIN, F., B. CHERNOFF, R. ELDER, J. HUMPHRIES, G. SMITH Y R. STRAUSS.
1985. *Morphometrics in evolutionary biology*. Special Publication 15, The Academy of Natural Science of Philadelphia, 277 p.
- DAHL, G.
1971. Los peces del norte de Colombia. Ministerio de Agricultura, *Inderena*. 391 p.
- JOLICOEUR, P.
1963. The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19:497-499.
- LOPEZ-ROJAS, H., C. MARCANO-CH. Y O. BRULL.
1996. Los peces del refugio de Fauna Silvestre Cuare (Falcón) y zonas adyacentes. *Acta Biologica Venezuelica*, 16:27-34.
- MCLELLAN, T. Y J. A. ENDLER
1998. The relative success of some methods for measuring and describing the shape of complex objects. *Systematic Biology*, 47: 264-281.

ROHLF, F.J.

1990. Fitting curves to outlines. En: *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop* (Ed. F. J. Rohlf y F. L. Bookstein) Special Publication 2, University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan. pp: 167-177.

ROHLF, F.J. Y D. SLICE

1990. Extension of the Procrustes methods for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, 39:40-59.

ROHLF, F.J. Y F.L. BOOKSTEIN.

1990. (Editores) *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, Special Publication 2, University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan. 380 pp.

SCHULTZ, L.P.

1944. The fishes of the family Characinidae from Venezuela, with descriptions of seventeen new forms. *Proceedings of the United States National Museum*, 95:235-367.

STRAUSS, R.E. Y F.L. BOOKSTEIN.

1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. *Systematic Zoology*, 31:113-135.

TAPHORN, D.C. Y C.G. LILYESTROM.

1984. Clave para los peces de agua dulce de Venezuela. *Revista Unellez de Ciencia y Tecnología*, 2:5-30.

WEITZMAN, S Y J.R. BURNS

1995. Glandulocaudine Fishes. *Tropical Fish Hobbyist*, XLIV: 102-113.