



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS

**EVALUACIÓN TAXONÓMICA DE LAS
ESPECIES DEL GÉNERO *Lile* JORDAN Y
EVERMANN, 1896 (TELEOSTEI:
CLUPEIDAE) EN EL PACÍFICO MEXICANO**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN
MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA

BIÓL. DANIEL RAMIRO QUIJANO QUIÑONES

La Paz, Baja California Sur, Junio de 2011



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

SIP-14 BIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 27 del mes de Mayo del 2011 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis titulada:

"EVALUACIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Life*

JORDAN Y EVERMANN, 1896 (TELEOSTEI: CLUPEIDAE) EN EL PACÍFICO MEXICANO"

Presentada por el alumno:

QUIJANO

Apellido paterno

QUIÑONES

materno

DANIEL RAMIRO

nombre(s)

Con registro:

A	0	9	0	1	4	1
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

Después de intercambiar opiniones los miembros de la Comisión manifestaron **APROBAR LA DEFENSA DE LA TESIS**, en virtud de que satisface los requisitos señalados por las disposiciones reglamentarias vigentes.

LA COMISION REVISORA

Directores de Tesis

DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA

Director de Tesis

DR. JOSÉ LUIS ORTIZ GALINDO

Director de Tesis

DRA. ROSA ISABEL OCHOA BÁEZ

DR. MARTÍN OSCAR ROSALES VELÁZQUEZ

DR. GORGONIO RUIZ CAMPOS

PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES

DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 06 del mes Junio del año 2011
el (la) que suscribe BIOL. DANIEL RAMIRO QUIJANO QUIÑONES alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A090141 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA y DR. JOSÉ LUIS ORTIZ GALINDO
y cede los derechos del trabajo titulado:

"EVALUACIÓN TAXONÓMICA DE LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Lite*
JORDAN Y EVERMANN, 1896 (TELEOSTEI: CLUPEIDAE) EN EL PACÍFICO MEXICANO"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: mgs781@gmail.com - jortiz@gmail.com - aacosta@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


BIOL. DANIEL RAMIRO QUIJANO QUIÑONES
nombre y firma

DEDICATORIA

Al Dr. José Luis Castro Aguirre, ictiólogo de corazón, mentor de profesión y un amigo. Es gracias a usted que este trabajo es lo que es, una extensión de su conocimiento y experiencia. Agradezco de sobremanera la forma tan dedicada con la que me guio, aquí mismo plasmo a quien tenga duda, usted siempre fue alguien que extendió la mano y quien siempre procuro el bienestar de un servidor y de sus propios amigos y familia

Orgulloso estoy de haber aprendido de usted, de estrechar su mano, de compartir su gusto por el jazz, las comidas en diversos restaurantes y de defender esta tesis, de la que espero usted estaría complacido.

GRACIAS.



DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE

1943-2011

AGRADECIMIENTOS

A CONACyT, por la beca otorgada durante dos años para hacer posible la culminación de esta tesis.

De manera totalmente agradecida al CICIMAR-IPN, a la beca PIFI-IPN, así como a su personal siempre profesional, encargados de formar recursos humanos de alto nivel. Humberto tu eres de mención especial en este párrafo, gracias.

A la Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN por permitirme formar parte del grupo de trabajo y a las comidas de las que también forme parte.

Gratifico y doy reconocimiento a los proyectos que aportaron las bases para la realización de la presente investigación:

SIP-IPN 20090350: "Estudio morfológico y morfométrico de las especies del género *Lile* (Clupeiformes: Clupeidae) en el Pacífico mexicano".

SIP-IPN 20100737: "Aplicación de la morfometría geométrica para el análisis de las variaciones morfológicas en las especies del genero *Lile* en el Pacífico Mexicano".

Agradezco al apoyo que me brindo la familia Álvarez Pliego durante mi estancia en la ciudad de México.

Del mismo modo agradezco a Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México (CNP-IBUNAM), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (CIENCB-IPN) y a la por permitirme el acceso a sus instalaciones y material ictiológico.

Al Dr. Adrián Felipe González Acosta y al Dr. José Luis Ortiz Galindo, por apoyarme y nunca desentenderse de mi trabajo y proceder cuando más lo necesite, siempre estar pendientes y nunca negarse a echarme la mano, con su permiso yo los llamo amigos y colegas.

Dra. Rosa Isabel Ochoa Báez, quien siempre se mostró dispuesta a guiarme y a contribuir con sus conocimientos y experiencia en este trabajo.

Dr. Gorgonio Ruíz Campos, por su siempre buena disposición, sus acertadas observaciones, críticas inteligentes y palabras de ánimo.

Dr. Martín Oscar Rosales, por sus observaciones, opiniones, apoyo académico, y ayudarme a recordar que todos alguna vez fuimos alumnos y debemos siempre apoyarnos.

Dra. Laura Sánchez Velasco, porque con su participación se enriqueció esta tesis y cuya buena disposición permitió la finalización de la misma.

A todos aquellos profesores y académicos que están presentes de diversas formas en el proceso de esta tesis: M. en C. Héctor Espinosa y a su equipo de trabajo, Dr. José de La Cruz y Víctor Cota.

A mis compañeros de maestría, de cubículo y de la colección: Nico, Uriel, Jessi, Shelley, Chollet, Paco, Payán, Isabel, Jatziri, Tapia, Saúl, Borre, Marco Romeo, Homero, Carlos, si me olvido de alguien fue culpa de mi pésima memoria.

A mis amigos por todos los momentos, sin orden en específico: Juliana, Citlalli, Fernando, Román, Laura, Ivonne, que lograron que mi paso por la maestría este siempre lleno de risas.

Alejandra, por estar conmigo ocho años, por hacerme reír, enojar, reír aún más y apoyarme, nada de esto sería lo mismo sin ti, tú eres parte esencial de esta tesis.

A mis padres Ramiro Alfonso Quijano Cámara y Teresa Quiñones de Quijano, no hay palabras que puedan expresar el infinito orgullo de llamarlos mis Jefes, por apoyarme incondicionalmente, a mis hermanos y a mis sobrinos, GRACIAS, los he extrañado.

A mis hermanos, Ramiro, Wendy, Romina y a Ángel de quien extraño, las filosóficas pláticas (como One Piece) en las respectivas hamacas de nuestro cuarto.

A mis sobrinos, Alan y Marifer, por permitirme verlos crecer, los extraño.

Al resto de mi familia, tíos, primos y abuelos.

A Infinity Ward y al PS3, que me ayudaron a relajarme y divertirme, a pesar de mis múltiples muertes; Román, Ale y fueron mis testigos.

ÍNDICE

Lista de tablas	i
Lista de figuras	iii
Glosario	iv
Resumen	x
Abstract	xi
1. Introducción	1
2. Antecedentes	3
3. Área de estudio	7
4. Objetivos	8
5. Materiales y métodos	9
5.1. Análisis merístico	9
5.2. Análisis morfométrico	10
5.3. Morfometría geométrica	12
5.4. Análisis osteológico	15
6. Resultados	16
Taxonomía del género <i>Lile</i>	16
6.1. Análisis merístico	19
6.2. Taxonomía de <i>Lile</i> spp.	22
6.3. Análisis morfológico de <i>Lile</i> spp.	36
6.3.1. Análisis morfométrico: protocolo tradicional	36
6.3.2. Análisis morfométrico: protocolo morfometría geométrica.	43
6.4. Evaluación osteológica	51
7. Discusión	57
8. Conclusiones	66
9. Literatura citada	67
Anexo	I

LISTA DE TABLAS

Tabla	Página
1. Caracteres merísticos de <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. affinis stolifera</i> .	21
2. Porcentaje de variancia explicada por los componentes principales CP1 y CP2 de 11 caracteres morfométricos de <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	36
3. Factores de correlación de 11 caracteres morfométricos con cada uno de los componentes principales.	38
4. Análisis de Variables Canónicas (AVC) de tipo discriminante, de 11 caracteres morfométricos evaluados en <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	39
5. Análisis de variables canónicas (AVC) de tipo predictivo con remoción sucesiva de raíces de 11 caracteres morfométricos evaluados en <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	40
6. Valores de los coeficientes relativos estandarizados obtenidos del AVC de 11 caracteres morfométricos evaluadas en <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	40
7. Matriz de clasificación obtenida del análisis de variables canónicas para cuatro grupos evaluados.	42
8. Distancias cuadradas de Mahalanobis (D_2) generadas a partir de los centroides de 11 caracteres morfométricos analizados en <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	42
9. Análisis de variables canónicas (AVC) de tipo discriminante generado en la evaluación de las formas corporales de <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	45
10. Análisis de variables canónicas (AVC) de tipo predictivo, con remoción sucesiva de raíces de 20 variables evaluadas en ejemplares de <i>Lile</i> spp.	46
11. Valores de los coeficientes relativos estandarizados de 20 variables evaluadas en <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	46

12. Matriz de clasificación obtenida del análisis de variables canónicas (AVC) para cuatro grupos evaluados.	48
13. Distancias cuadradas de Mahalanobis (D^2) generadas a partir de los centroides de 20 variables analizados en <i>Lile gracilis</i> , <i>L. stolifera</i> , <i>L. nigrofasciata</i> y <i>L. aff. stolifera</i> .	48

LISTA DE FIGURAS

Figura	página
1. Esquemas de distancias morfométricas tradicionales medidas en <i>Lile</i> spp.	11
2. Esquema de las marcas anatómicas realizadas en <i>Lile</i> spp., para los análisis de morfometría geométrica.	14
3. <i>Lile stolifera</i> . CICIMAR-CI 5271, 76.5 mm LP. Río Mulegé, B.C.S.	22
4. <i>Lile gracilis</i> . Holotipo CIENCB-IPN 6249A, 77mm LP. Laguna Oriental, Oaxaca.	26
5. <i>Lile nigrofasciata</i> . CICIMAR-CI 2032, 104 mm. Bahía Concepción, B.C.S.	30
6. <i>Lile affinis stolifera</i> . UNICACH s/n, adulto 104 mm. Chantuto-Ponzacola, Chiapas.	33
7. Diagrama de dispersión obtenido con el ACP, en donde se observan las agrupaciones generadas por el análisis.	37
8. Proyección de las funciones canónicas de <i>Lile</i> spp.	41
9. Clasificación de <i>Lile</i> spp., con base en las distancias cuadradas de Mahalanobis y el algoritmo de unión UPGMA.	43
10. Diagrama de dispersión de las marcas de todos los especímenes y su posterior digitalización con TpsDig.	44
11. Proyección de las funciones canónicas de <i>Lile</i> spp. por medio del CVAGen.	47
12. Clasificación de <i>Lile</i> spp., basados de las distancias de Mahalanobis obtenidas indirectamente de los puntajes del análisis del CVAGen.	49
13. Cuadrícula de deformación de <i>Lile</i> spp.	50
14. Soportes de la aleta caudal de <i>L. gracilis</i> .	52
15. Soportes de la aleta caudal de <i>L. nigrofasciata</i> .	54
16. Soportes de la aleta caudal de <i>Lile</i> aff. <i>stolifera</i> .	55
17. Soportes de la aleta caudal de <i>L. stolifera</i> .	56

GLOSARIO

Aleta adiposa: Aleta suave y carnosa encontrada sobre el dorso detrás de la aleta dorsal y justo anterior a la aleta caudal. Está ausente en muchas familias de peces, pero se encuentra en Salmonidae, Characidae y Siluriformes. (5,7)

Anfiamericano: Se dice de las especies que se distribuyen en aguas tanto del Atlántico como del Pacífico de América. (21)

Arco branquial: Estructuras articuladas a la altura de la faringe, de naturaleza ósea o cartilaginosa que dan soporte a las branquias y estructuras de la mandíbula. Cada arco branquial consta de 4 piezas a cada lado de la faringe, de la región dorsal a la ventral: faringobranquial, epibranquial, ceratobranquial e hipobranquial. El primer arco se denomina mandibular, el segundo hioideo, del tercero en adelante se denominan branquiales. (3)

Branquiespinas: Proyecciones digitiformes que se encuentran en el borde anterior de los arcos branquiales e impiden el paso de partículas sólidas a través de la hendidura branquial al constituir un tipo de filtro, pueden ser flexibles, rígidas o gruesas. El número de elementos es usado como carácter diagnóstico en la diferenciación de teleósteos. (7)

Caracter: Cualquier atributo de índole morfológico, etológico, ecológico y biogeográfico, (entre otros), que puede ser observado en un organismo con diferentes manifestaciones o estados de carácter. (8)

Carácter morfológico: aquellos caracteres cualitativos que se usan en la descripción de los seres vivos. (8)

Carácter merístico: Hace referencia al número de partes de cualesquiera elementos contables de un organismo. (10)

Crecimiento alométrico: se refiere a los cambios de dimensión relativa de las partes corporales correlacionados con los cambios en el tamaño total, condición que es conocida como alometría. (11)

Cristales de guanina: Cristales de urea depositados debajo de la piel que reflejan la luz causando iridiscencias. La guanina es una base nitrogenada producida por el metabolismo secundario del pez. (3)

Cromatóforos: Los cromatóforos son células con pigmentos en su interior que reflejan la luz. Pueden encontrarse en diversos seres vivos como los anfibios, los peces, ciertos crustáceos y algunos cefalópodos. Los cromatóforos ya maduros pueden dividirse en diferentes clases según el color que reflejen bajo una luz blanca: xantóforos (amarillo), eritróforos (rojo), iridóforos (iridiscente), leucóforos (blanco), melanóforos (negro/marrón) y cianóforos (azul). (2)

Escamas cicloideas: Escama ósea, muy delgada, circular de borde libre, sin puntas ni proyecciones espiniformes. Se presenta en peces actinopterygios. (1)

Especie tipológica: conjunto de individuos que son distinguibles de otros conjuntos por su morfología, asociados entre sí por una distribución geográfica definida y separados de otros conjuntos por discontinuidades (diferencias) morfológicas. (19, 20).

Estuarino: Relativo a estuario, dicese de la parte más ancha y profunda de la desembocadura de un río en el mar abierto o en el océano, generalmente en zonas donde las mareas tienen amplitud u oscilación. La desembocadura en estuario está formada por un solo brazo ancho y profundo en forma de embudo ensanchado. Suele tener playas a ambos lados, en las que la retirada de las aguas permite el crecimiento de algunas especies vegetales que soportan aguas salinas. (17)

Eurihalino: Organismo acuático que puede soportar cambios bruscos en la salinidad de las aguas sin que se vea afectado su metabolismo. También hace referencia al ambiente acuícola que sufre de variaciones amplias en su salinidad. (17)

Filogenia: Disciplina que se encarga de la teoría sobre la reconstrucción de la historia evolutiva de las especies. (9)

Fusiforme: Con aspecto de huso, aguzado en ambos extremos. (1)

Hipersalino: Aquellos ambientes que poseen una concentración elevada de sales ($\geq 38 \text{ ‰}$) y que es generalmente superior a la de los hábitats acuáticos y oceánicos. (17)

Iridióforos: Pigmentos celulares que reflejan la luz usando láminas de esquemocromos cristalinos sintetizados a partir de guanina. (18)

Landmark: Punto discreto que corresponde a una parte o región de un organismo. (4)

Limnético: Corresponde a la zona de las aguas abiertas que se extienden hasta la profundidad donde se alcanza el nivel de compensación, es decir donde la fotosíntesis equilibra a la respiración. Por debajo de este nivel, y debido a la escasez de radiación solar, hay déficit de productividad. Naturalmente esta zona se presenta en los lagos de profundidad considerable. (17)

Longitud patrón: También conocida como longitud estándar, es la medida que va de la punta del hocico al extremo final del pedúnculo caudal, este último se reconoce como un doblez al flexionar la aleta hacia adelante. (19)

Mixohalino: Se refiere a aguas dinámicas con salinidad que van de 0.5 a 30 ‰ derivadas de sales oceánicas. (17)

Morfología: Rama de la biología que estudia la forma física y estructura de los organismos. (6)

Morfometría geométrica: Análisis matemático, descripción cuantitativa e interpretación de la forma y la variación de ésta. (15, 16)

Neotenia: Es uno de los procesos de heterocronía que se caracteriza por la conservación del estadio juvenil en el organismo adulto, debido a un retardo pronunciado (en correlación con su ancestro u organismos cercanamente emparentados) del ritmo de desarrollo corporal, en comparación con el desarrollo de las células germinales y órganos reproductores, que se lleva a cabo normalmente. (12)

Oligohalino: Aguas con una salinidad que va de 0.5 a 5.0 ‰, organismos que son tolerantes a cambios moderados de salinidad. (17)

Paratipo: Tipo que se designa a cada uno de los otros especímenes de la serie-tipo, después de que se etiqueta un holotipo. (14)

Planctófago: Del griego planctos (errante) y phagein (comer), organismo que se alimenta de plancton. (13)

POT: Siglas para Pacífico oriental tropical.

Pterigióforos: Serie de radios internos cartilaginosos u óseos que forman parte del esqueleto de las aletas de los peces y sirven de apoyo a los radios. (1)

Pseudobranquia: Órgano cuya estructura es semejante a la de las branquias respiratorias en peces y que se encuentra generalmente, más o menos visible en la parte interna del opérculo. Se considera vestigio de la branquia correspondiente a un arco desaparecido. (1)

Radios branquióstegos: Estructuras óseas planas y curvas que están soportados por el ceratohial y el epihial; sostienen la membrana branquial que se une al borde del opérculo. (1)

Simpátricas: Especies que ocupan la misma distribución geográfica. (8)

Sistemática: Estudio y ordenamiento de la diversidad biológica. (10)

Taxonomía: La teoría y la práctica de la descripción de la diversidad de organismos y su ordenamiento, en un sistema basado en un código de nomenclatura biológica y ubicados de acuerdo con sus relaciones en un sistema jerárquico. (10)

Tipo: Especimen único, sea el único espécimen original o el designado entre la serie tipo (holotipo o lectotipo), sea un neotipo. (14)

LITERATURA CONSULTADA

1. Álvarez del Villar, J.T. & S.T. Álvarez-Castañeda. 2007. *Diccionario de anatomía comparada de vertebrados*. Instituto Politécnico Nacional. México. 252 p.
2. Bagnara, J.T. 1968. The dermal chromatophore unit. *J. Cell. Biol.*, 38: 67–79.
3. Bone, Q. & R.H. Moore. 2007. *Biology of fishes*. Taylor and Francis Group. USA. 478 p.
4. Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press. 435 p.
5. Cervigón, F. 1980. *Ictiología marina*. Arte Caracas, Caracas-Venezuela. 358 p.
6. Diccionario de la Real Academia Española.
7. Gilbert, S. F. 1994. *Desarrollo Biológico*. 4ª edición. Sinauer Associates, Inc. Ed. 781 p.
8. Love, A.C. 2003. Evolutionary Morphology, Innovation, and the Synthesis of Evolutionary and Developmental Biology. *Biol. Philos.*, 18: 309-345.
9. Goloboff, P.A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires. 81 p.
10. Gonzáles-Acosta, A. F. 2005. *Estudio sistemático y biogeográfico del Género Eugerres (PERCIFORMES: GERREIDAE)*. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 206 p.
11. Gould S. J. 1966. Allometry and Size in Ontogeny and Phylogeny. *Biol. Rev.*, 41: 587-640
12. Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 501 p.

13. Hobson, E.S. 1991. Trophic Relationships of Fishes Specialized to Feed on Zooplankters above Coral Reefs. 69-95 pp. *En: SALE, P.F. (Ed.). The Ecology of Fishes on Coral Reefs. Academic Press. London. 754 pp.*
14. Monserrat, V.J. & Alonso-Zarazaga, M.A., 2004. Fundamentos de la nomenclatura zoológica. *En: Barrientos, A. (Ed.): Curso práctico de Entomología. Manuals de la Universitat Autònoma de Barcelona, 41: 13-26.*
15. Raup, D.M. 1966. Geometric analysis of shell coiling: general problems. *J. Paleon.*, 40: 1178-1190.
16. Rohlf, F.J. 1990. Morphometrics. *Annu. Rev. Ecol. Syst*, 21: 299-316.
17. Roldán-Pérez, G.A. & J.J. Ramírez-Restrepo. 2008. *Fundamentos de limnología neotropical*. 2a Edición, Ciencia y Tecnología. Colombia. 440 p.
18. Taylor J.D. 1969. The effects of intermedin on the ultrastructure of amphibian iridophores. *Gen Comp Endocrinol*, 12:405-16.
19. www.fishbase.org
20. Mishler, B.D. & E. de Luna. 1997. Sistemàtica filogenética y el concepto de especie. *Bol. Soc. Bot. México*, 60: 45-47.
21. Betancur, R.R. & A. Acero. Filogenia de los bagres marinos (Siluriformes: ariidae) del nuevo mundo. *A, Biol. Col.*, 9(2): 71-75.

RESUMEN

El estatus taxonómico del género *Lile* (Jordan y Gilbert, 1896) en México es evaluado con base en caracteres merísticos, morfológicos y del esqueleto caudal. La revisión crítica de su taxonomía se sustentó en la revisión de material tipo y ejemplares de su ámbito de distribución conocida, además se consultó las descripciones originales, literatura especializada y se realizaron evaluaciones morfométricas mediante técnicas de Análisis de Componentes Principales y de Variables Canónicas. Se comprobó la presencia de tres especies del género *Lile* en México: *L. stolifera* (Jordan y Gilbert, 1881); *L. gracilis* Castro-Aguirre y Vivero, 1990; *L. nigrofasciata* Castro-Aguirre, Ruiz-Campos y Balart, 2002 y una nueva forma aquí denominada *L. affinis stolifera*, todas con distribución en el Pacífico oriental tropical. Los análisis morfométricos corroboran la estabilidad taxonómica del género, y la revisión de los ejemplares permitió ampliar el ámbito de distribución de *L. stolifera* para localidades del estado de Oaxaca, México. Cuatro caracteres morfológicos (2 morfométricos y 2 merísticos), la posición de la aleta dorsal, junto con los patrones de coloración de la estola presente en ambos costados del cuerpo, resultaron de utilidad para discriminar entre las especies. En el esqueleto caudal, la diferencia más notable se dio en el número de huesos epurales, condición que permitió el reconocimiento de dos complejos: *L. aff. stolifera*–*L. nigrofasciata* con tres epurales, y *L. stolifera*–*L. gracilis* con dos epurales.

Palabras clave: *Lile*, morfometría tradicional, morfometría geométrica, esqueleto caudal, Pacífico oriental tropical.

ABSTRACT

The taxonomic status of the genus *Lile* (Jordan & Gilbert, 1986) was evaluated by means of meristic, morphometric and caudal fin supports analysis. The study was based on the review of the original diagnoses, as well as, the exam of type specimens and other material from biological museums. Three valid species were recognized with distribution in the Tropical Eastern Pacific: *L. stolifera* (Jordan & Gilbert, 1881); *L. gracilis* Castro-Aguirre & Vivero, 1990 and *L. nigrofasciata* Castro-Aguirre, Ruiz-Campos & Balart, 2002; as well as a new morph herein described and formerly named *L. aff. Stolifera*. The results obtained corroborate the taxonomic status of the genus; likewise, the examination of voucher specimens in museums allowed extend the range of distribution of *L. stolifera* to the State of Oaxaca, México. Two morphometric characters (cephalic length and caudal peduncle depth), two meristic characters (prepelvic scutes and gill rakers of the first branchial arch), the relative position of the dorsal fin, besides of the coloration patterns of the stole present on both sides of body, were adequate to discriminate between the species. The main differences on the caudal skeleton were observed in the number of epural bones, which allowed the formation of two complexes: *L. affinis stolifera* – *L. nigrofasciata* (with three epurals), and *L. stolifera* – *L. gracilis* (with two epurals).

Key words: *Lile*, morphometrics, morphometric geometric, caudal skeleton, Tropical eastern pacific.

1. INTRODUCCIÓN

La Familia Clupeidae (Clupeiformes: Clupeodei), constituye un grupo de peces formado por seis subfamilias: Dussumieriinae, Sundalasanginae, Pellonulinae, Clupeinae, Alosinae y Dorosomatinae, representadas por 57 géneros y alrededor de 188 especies (Nelson, 2006). Estos peces comúnmente llamados sardinas, arenques, alosas, lachas, boquerones; se encuentran presentes en todos los mares del mundo.

El nombre de la familia hace alusión a la presencia de escudetes en posición ventral, que representan un carácter diagnóstico dentro del grupo (Whitehead, 1985); dicho nombre proviene de la palabra latina *Clupea*= sardina, que deriva de la raíz latina (*clupeus* = escudo), y del griego (*odous* = dientes). Un clupeido típico constituye un pez fusiforme, cuyas tallas oscilan entre los 5 y 30 cm de longitud patrón (LP), carecen de escamas en la región cefálica y presentan una serie de escudetes en la región ventral (solo un escudete presente en la subfamilia Dussumieriinae); la boca en estos peces es terminal, con presencia de dos huesos submaxilares y dientes diminutos. No poseen aleta adiposa, tienen una aleta dorsal corta formada solo por radios suaves, la cual se ubica cerca de la línea media del cuerpo, las aletas pélvicas son cortas y se pueden encontrar en posición anterior, casi al mismo nivel o detrás del origen de la aleta dorsal.

De modo particular, dentro de la subfamilia Clupeinae se encuentra el género *Lile* Jordan y Evermann, 1896; el cual es exclusivo de los mares tropicales y subtropicales del centro y sur del continente americano. En este grupo se reconoce la existencia de cuatro especies válidas, cuya mención en estricto orden cronológico es: *L. stolifera* (Jordan y Gilbert, 1881), que se caracteriza por presentar una distribución discontinua que va desde Bahía Magdalena, Baja California Sur (B.C.S.) e incluye el Golfo de California, y se continúa desde el norte de Nayarit, México y llega hasta Perú; *L. piquitinga* (Schreiner y Miranda-Ribeiro, 1903), la cual es una especie habitante de ambientes dulceacuícolas y oligohalinos de Venezuela y Brasil,

en la vertiente del Atlántico de América; *L. gracilis* Castro-Aguirre y Vivero, 1990, con registros en el Pacífico central, desde Jalisco (México) hasta el Golfo de Fonseca en Honduras; y *L. nigrofasciata* Castro-Aguirre, Ruiz-Campos y Balart, 2002, cuya distribución se extiende desde el sistema Bahía Magdalena-Bahía Almejas en la costa occidental de la Península de Baja California, hasta Perú (Castro-Aguirre et al., 1999, 2002).

En lo general, las especies del género *Lile* se caracterizan por ser peces de hábitos filtradores, que habitan en ambientes continentales de tipo neutro, limnético, mixohalino e hipersalino. En la plataforma continental es común encontrarlas en ambientes de tipo estuarino lagunar, aunque su penetración a la zona nerítica adyacente es frecuente como juveniles y adultos (Castro-Aguirre et al., 1999).

Diversos y numerosos son los estudios que han sido realizados para los miembros de la Familia Clupeidae, esto se debe en primera instancia a que comprenden un grupo cosmopolita en los océanos del mundo y porque la pesquería a la que se encuentran sujetas las especies de esta familia, es altamente redituable desde el punto de vista económico y alimenticio. Como ejemplo de algunas especies bajo explotación comercial y continua investigación están: *Brevortia tyrannus* (Latrobe, 1802); *Clupea harengus*, Linnaeus 1758; *Clupea pallasii* (Valenciennes, 1847); *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792); *Sardinops sagax* (Jenyns 1842) y *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 (Whitehead, 1985).

Sin embargo, a pesar del esfuerzo realizado para esclarecer algunos aspectos taxonómicos y biológicos de los clupeidos, el género de interés *Lile*, no ha sido estudiado a detalle. La aparente falta de interés sobre las especies de este género puede deberse al escaso valor económico que representan, aunque se conocen algunos estudios a nivel taxonómico y apenas algunas anotaciones sobre su biología y ecología (Vivero y Romero-Castillo, 1990; Castro-Aguirre y Vivero, 1990; Castro-Aguirre et al., 1999, 2002). No obstante, la importancia del grupo es notable, sobre todo si se considera que algunas especies de *Lile*, se explotan como pescado salado

en sustitución de los charales del género *Menidia*, antes *Chirostoma* (Echelle y Echelle, 1984). La falta de un completo conocimiento taxonómico y biológico sobre este grupo de peces, podría causar su omisión como recurso potencial para su aprovechamiento como alimento, por ello es primordial contar de modo inicial, con los estudios de índole taxonómico, que a su vez sean complementarios a aquellos de tipo biológico y ecológico.

2. ANTECEDENTES

Entre los trabajos más antiguos que contienen información referente al grupo de los Clupeidos, se encuentra la revisión y sinopsis de los géneros descritos para la subfamilia Clupeinae (Gill, 1861). Por otra parte, se tiene el estudio anatómico comparativo de cuatro familias del orden Clupeiformes (incluye Clupeidae) realizado por Wilhem (1958). Estudios posteriores como el llevado a cabo por Hildebrand (1963), incluyen la revisión del estatus taxonómico de las especies de Clupeidae del Atlántico noroeste; así también existe la obra de Berry (1964), quien publicó algunas adiciones al trabajo de Hildebrand (1963). Por su parte, Nelson (1967) realizó una aportación importante al conocimiento del grupo de los teleósteos, a través del estudio de la morfología comparada de los músculos branquiales de Clupeidos y otros grupos de peces. Este mismo autor, de forma simultánea, llevo a cabo una revisión filogenética basada en el análisis de la estructura de los arcos branquiales de peces de la familia Clupeidae, a partir de lo cual establece que la subfamilia Dussumieriinae es la más basal del grupo.

En la década de 1970's, se publicó una serie de catálogos de identificación de peces de interés comercial, donde se incluye un capítulo para los Clupeidos del Atlántico centro occidental (Whitehead, 1974); tiempo después, mediante la publicación de un segundo catálogo de la FAO, Whitehead (1985) incluyó anotaciones e ilustraciones de este grupo. Ambos estudios son de importancia para el conocimiento taxonómico actual de los clupeiformes, ya que incluye claves y criterios para la identificación de sus especies, además de detalles sobre su distribución geográfica.

MacGowan y Berry (1983), publicaron un estudio donde proponen caracteres morfológicos para la identificación de clupeidos con base en características ontogenéticas de huevos y larvas; además del establecimiento de relaciones filogenéticas entre las familias integrantes del Orden. Grande (1985), publicó un extenso trabajo de análisis sobre las relaciones filogenéticas de los grupos que comprenden el Superorden Clupeomorpha, dicho estudio fue realizado a partir del análisis comparativo de caracteres osteológicos (incluye grupos fósiles), cuyos resultados siguen siendo de utilidad en estudios modernos. Por su parte, Lecointre *et al.* (1996) aportaron evidencia que apoya la hipótesis de que Clupeomorpha es un grupo hermano de Ostariophysi; tal aseveración se estableció a través de análisis de tipo morfológico y genético. En años recientes se han llevado a cabo estudios complementarios por parte de la FAO, sobre la taxonomía e identificación de Clupeidae en el Atlántico centro occidental (Munroe y Nizinski, 2003).

Existen un gran número de estudios relacionados con aspectos de la biología de Clupeiformes: sobre las características de sus hábitat preferenciales, abundancia y alimentación (Fowler, 1911; Gunter, 1957; Harder, 1958; Holliday, 1958; June, 1961a; Lagler, 1962; Rosenberg, 1982; Blaxter y Hunter, 1982; Peña *et al.*, 2008); de su biología reproductiva (Kuntz y Radcliffe, 1917; Brainbridge, 1961; Marak y Colten, 1961; Suttikus y Sundaharaj, 1961; Herman, 1963; Reid *et al.*, 1999; Cheseva, 2006); sobre aspectos genéticos (Hedgecock *et al.*, 1989; Wilson y Alberdi, 1991; Kinsey *et al.*, 1994; Chickhi *et al.*, 1997; Rizzotti y Gioppato, 1999; Lavoue *et al.*, 2008; Li y Ortiz, 2007); anatomía ósea (Cervigón y Velázquez, 1978; Balart, 1985; Grande, 1985; Fujita, 1989; Matsuoka, 1997; y de manera general, sobre sus áreas de distribución geográfica y ecología trófica (Lebour, 1921; Ahlstrom, 1954; Arthur, 1956; Bainbridge, 1957; Darnell, 1958; Berner, 1959; Lajus, 2001; Kobelkowsky y Ortiz, 2007; Kartavtsev *et al.*, 2008).

También existen antecedentes acerca de la identificación de caracteres para la discriminación de especies, o estudios dirigidos a la revisión taxonómica de clupeidos; a este respecto, se puede mencionar el estudio de Cousseau (1982),

quien llevo a cabo la revisión taxonómica basada en caracteres merísticos y métricos de *Sprattus fuegensis*. Por su parte, Stiassny (2002) realizó la evaluación del estado taxonómico de las especies del género *Sauvagella*, en donde además describe nuevas especies para las aguas continentales de Madagascar. Silva y German (2007), proponen el uso de caracteres morfométricos para la discriminación de cuatro especies de engraulidos y clupeidos de Chile; Dantas-Campello y Azevedo-Bemvenuti (2002), proponen el uso de caracteres morfológicos y osteológicos para la diferenciación taxonómica entre *Ramnogaster arcuata* y *Platanichthys platana*, al sur de Brasil.

Con respecto a los estudios que utilizan criterios netamente osteológicos, se cuenta con los de Segura y Díaz de Astarloa (2004) quienes evaluaron los elementos óseos (incluyendo aleta caudal) de la especie *Brevoortia aurea*, para diferenciar entre especies del género en el Atlántico; mientras que Deli-Antoni *et al.*, (2008) realizaron un análisis de 11 elementos óseos, para identificar a algunas especies de familias (incluida Clupeidae) de Argentina. Del mismo modo, existen estudios sobre la identificación y discriminación de Clupeidae basados en el registro fósil; en este contexto, Gallo *et al.*, (2011) propusieron la existencia de un nuevo género y especie de Clupeomorpha, a partir de fósiles provenientes de la Patagonia, Argentina.

En particular sobre aspectos taxonómicos del género de interés, se conoce que la primera especie en ser descrita fue *Clupea stolifera* Jordan y Gilbert, 1881, cuya descripción se hizo a partir de la evaluación de ejemplares provenientes de la localidad tipo Mazatlán, Sinaloa, México occidental [sic]. Este taxón estuvo sujeto a diversos cambios nomenclaturales, tales como su inclusión dentro del género *Sardinella* (*S. stolifera*) y subgénero *Lile* (Jordan y Evermann, 1896), respectivamente. En tanto que, Schreiner y Ribero (1903) describieron a la segunda especie conocida del género *Sardinella piquitinga*, 1903, cuya distribución es típica del Atlántico, desde las costas de Venezuela hasta Brasil. Tiempo después, las especies antes comentadas, fueron elevadas en su categoría taxonómica, a partir del reconocimiento del género *Lile* (cf. Regan, 1916), el cual quedó compuesto por dos

especies: *L. stolifera* con distribución en aguas del Pacífico y *L. piquitinga*, como la única especie conocida con distribución en el Atlántico sudamericano.

En años recientes, Castro-Aguirre y Vivero (1990) llevaron a cabo la descripción de la segunda especie conocida en el Pacífico oriental tropical (POT); a partir de una revisión crítica de las especies del género, a la cual dieron el nombre de *Lile gracilis* Castro-Aguirre y Vivero, 1990. Asimismo, Castro-Aguirre et al. (2002) identificaron a una tercera nueva especie en el POT, a la que denominaron como *Lile nigrofasciata* Castro-Aguirre, Ruiz-Campos y Balart, 2002.

Particularmente, no existen antecedentes sobre la biología de las especies aquí estudiadas; sin embargo, se cuenta con información básica de aspectos biológicos y ecológicos del grupo. Castro-Aguirre *et al.*, (1999), mencionaron que las especies de *Lile* son frecuentes en regiones estuarinas y lagunares de tipo neutro, mixohalino e inclusive se les puede encontrar en ambientes limnéticos. También reportan que una población de *L. gracilis*, lleva a cabo la totalidad de su ciclo de vida en aguas de la presa La Villita, Michoacán, donde en apariencia los individuos de la especie manifiestan una notable reducción de su talla máxima y una maduración sexual precoz. A este respecto, Castro-Aguirre *et al.* (2002) reportaron la presencia de poblaciones de *L. gracilis* en ambientes con salinidades mayores a las 35.5‰, en localidades de la Laguna del Mar Muerto, Chiapas.

Por otro lado, Vivero y Romero-Castillo (1990), realizaron una comparación morfológica y osteológica entre *L. gracilis* y *L. stolifera*, en cuyas conclusiones sugieren que *L. gracilis* pudo tener un origen a partir de una población ancestral de *L. stolifera*, asociada a un proceso de neotenia, esto es, un estado que se caracteriza por la conservación de características juveniles en el organismo adulto, debido a un retardo pronunciado del ritmo de desarrollo corporal, en comparación con el desarrollo de las células germinales y órganos reproductores, que se lleva a cabo normalmente (Gould, 1977).

3. ÁREA DE ESTUDIO

La región costera del Pacífico mexicano incluye once de los treinta y dos estados que conforman la República Mexicana. La región con sus 11 estados cuenta con un área de 867,000 kilómetros cuadrados lo que equivale al 44 % del territorio nacional y su longitud de línea de costas es de 7,800 m que representan el 70 % del total nacional; la fisiografía es de tipo rocoso y está asociada a áreas sedimentarias pequeñas muy localizadas con predominio en estos litorales. Casi toda la costa es baja y llana, donde prevalecen las temperaturas moderadas a cálidas con una humedad media de 50-60% (Mckenzie y Howard, 2006). Lo anterior es debido a que las aguas del Pacífico central mexicano reciben gran influencia de la corriente cálida de Costa Rica, la cual se origina como una extensión de la contracorriente ecuatorial y da lugar a la existencia de temperaturas medias anuales entre 26 y 28 °C, hasta los 40 ó 50 m de profundidad (Castro-Aguirre *et al.*, 2002).

Los especímenes incluidos en el presente estudio provienen de zonas costeras que corresponden a ocho de los 11 estados ya mencionados, y son en estricto orden alfabético: Baja California Sur, Guerrero, Jalisco, Michoacán, Nayarit, Oaxaca, Sinaloa y Sonora; siendo Baja California Sur el estado, con mayor aporte de ejemplares.

4. OBJETIVO GENERAL

Evaluar el estado taxonómico actual de las especies del género *Lile* en el Pacífico de México.

4.1 OBJETIVOS ESPECIFICOS

- Revisar las descripciones originales de las especies del género *Lile* y establecer los elementos diagnósticos para la correcta identificación de las especies.
- Evaluar las diferencias entre los caracteres merísticos entre las especies de *Lile*, con base en criterios tradicionales aplicados a este grupo de peces.
- Establecer las diferencias de los caracteres morfométricos
- entre las especies de *Lile*, mediante análisis de morfometría tradicional y geométrica.
- Comparar la anatomía ósea de los soportes de la aleta caudal de las especies de *Lile*, para la detección de estructuras y elementos que permitan su discriminación.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

Para la realización del presente estudio, se revisaron un total de 483 especímenes. La identidad de los individuos fue corroborada siguiendo la claves de identificación publicadas por Castro-Aguirre *et al.* (1999, 2002), para el género *Lile*; los registros provienen de 26 localidades que corresponden a ocho estados de la costa del Pacífico mexicano, siendo Baja California Sur el estado con mayor número de localidades, como se observa en el anexo I. Un total de 58 especímenes no pudieron ser referidos a una especie en particular, debido a la mezcla de caracteres merísticos y a su notable similitud morfológica; mismos que para los fines del presente estudio, fueron incluidos como un grupo intermedio entre *L. stolifera* y *L. nigrofasciata*, siendo denominados aquí de forma preliminar como *Lile affinis stolifera*.

Para la obtención de los ejemplares de las diferentes especies aquí estudiadas, se visitaron las colecciones ictiológicas de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (CENCB-IPN), Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN (CICIMAR-CI), Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) y la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la Universidad Autónoma de México (CNP-IBUNAM).

5.1 Análisis merístico

Los caracteres merísticos se obtuvieron de un total de 453 individuos, los cuales correspondieron a: *L. stolifera*, 185; *L. gracilis*, 86; *L. nigrofasciata*, 153; *L. aff. stolifera*, 31. A partir de estos datos, se obtuvieron medidas de dispersión básicas como la moda y la frecuencia, así como los máximos y mínimos de cada carácter; esto se hizo con el propósito de cotejar de manera directa con las claves de identificación existentes que utilizan este tipo de información.

Se contabilizaron ocho caracteres merísticos de acuerdo al protocolo de Castro-Aguirre *et al.* (2002): Escamas de la serie lateral (ESL); Escamas predorsales (EPD);

Número de branquiespinas del primer arco branquial (BIAR); Escudetes pre-pélvicos (EPRP); Escudetes post-pélvicos (EPP); Radios de la aleta dorsal (RAD); Radios de aleta anal (RAA); Radios de la aleta pélvica (RAP).

5.2 Análisis morfométrico: protocolo tradicional

Los caracteres morfométricos se obtuvieron de 483 individuos, los cuales correspondieron a: *L. stolifera*, 185; *L. gracilis*, 86; *L. nigrofasciata*, 153; *L. aff. stolifera*, 59. La talla más pequeña correspondió a un espécimen de *L. gracilis* con una longitud patrón (LP) de 27.8 mm y la talla máxima correspondió a un ejemplar de *L. aff. stolifera* con 111.8 mm LP. Se midieron un total de 12 caracteres morfométricos (Figura 1), basadas en el protocolo tradicional de Hubbs & Lagler (1947), el cual fue complementado con algunas adiciones basadas en el criterio de Whitehead (1985); las distancias morfométricas se tomaron al milímetro más cercano con el uso de un vernier digital con 0.1 mm de precisión (marca Digital Caliper).

Para evitar el sesgo causado por las diferencias en las tallas y con la finalidad de homogenizar varianzas y normalizar su distribución, fue necesaria una transformación de los datos según lo recomendado por González-Acosta (2005). Para tal fin se procedió a utilizar el algoritmo de Elliot *et al.* (1995), representado por la fórmula:

$$Ms=Mo (Ls/Lo)^b$$

Donde, **Ms** representa la medida corporal normalizada o estandarizada; **Mo** el valor original de la medida corporal; **Ls** la media aritmética total de la LP, para todo individuo en todas las muestras de cada análisis; **Lo** es la LP del ejemplar; el parámetro *b* es el valor estimado de la pendiente de los datos observados, la cual se calcula mediante la ecuación de crecimiento alométrico:

$$M=aL^b$$

El parámetro b se obtiene de la regresión de: $\log_{10} Mo / \log_{10} Lo$

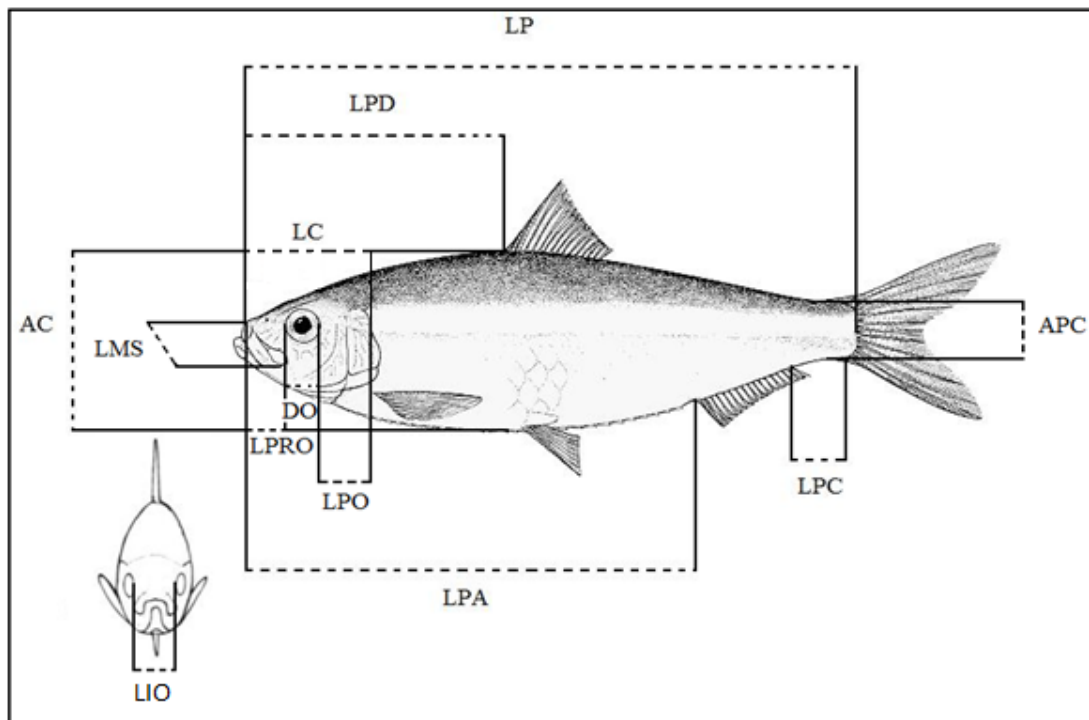


Figura 1. Esquema de distancias morfométricas tradicionales utilizadas en los análisis: Longitud patrón (LP); Altura de cuerpo (AC); Longitud cefálica (LC); Longitud predorsal (LPD); Longitud preanal (LPA); Longitud del pedúnculo caudal (LPC); Altura del pedúnculo caudal (APC); Longitud preorbital (LPRO); Longitud postorbital (LPO); Diámetro de la órbita ocular (DO); longitud del espacio interorbital (LIO); longitud mandíbula superior (LMS). Dibujo modificado de Whitehead (1985).

Posteriormente y de acuerdo con lo recomendado por Brinsmead y Fox (2002), todas las caracteres morfométricos, una vez normalizadas, fueron transformadas a logaritmo natural para linearizar su relación con la covarianza. Después de realizadas las transformaciones se procedió a la aplicación de un análisis de componentes principales (ACP), que representa un análisis de tipo exploratorio sin peso estadístico, el cual fue aplicado con la finalidad de encontrar patrones en la asociación de los especímenes bajo el criterio de “todos contra todos”; es decir, sin codificación para grupos “a priori”.

Adicionalmente, se llevó a cabo un análisis de variables canónicas de tipo discriminante (AVC); este es un análisis descriptivo que permite establecer la separación existente entre los grupos, a partir de combinaciones óptimas de las variables que dan como resultado una serie de funciones lineales conocidas como funciones canónicas (Zar, 1984). La significancia estadística del análisis se determinó con base en el cálculo de la Lambda de Wilks (λ), en este estadístico un valor igual o cercano al cero es indicativo de buen modelo de discriminación, mientras que un valor de 1 indica un modelo deficiente.

La determinación de las variables que presentaron diferencias significativas entre los grupos de especies considerados, se hizo mediante un análisis de varianza multidimensional (MANOVA), los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas se evaluaron con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente (Zar, 1984).

La representación gráfica y separación de cada uno de los especímenes en el espacio multidimensional del AVC, se efectuó a partir del cálculo de las distancias cuadradas de Mahalanobis (D^2); cuyos resultados fueron utilizados para generar un dendograma de similitud entre los grupos examinados, mediante el método de unión simple y el algoritmo UPGMA (unweighted pair-group method arithmetic average, por sus siglas en inglés). En todos los casos, se utilizó un $\alpha = 0.05$ y los cálculos se realizaron con el paquete STATISTICA 8.0 (StatSoft, 2007).

5.3 Análisis Morfometría geométrica

Para este análisis se emplearon 216 especímenes, los cuales se caracterizaron por presentar buenas condiciones de preservación (sin daño o deformaciones), a dichos ejemplares se les tomó una serie de fotografías digitales con una cámara SONY-H2O con resolución de 10 megapíxeles, el número de fotos por grupo quedó de la siguiente manera: *L. gracilis*, 41; *L. nigrofasciata*, 47; *L. stolifera*, 80; *Lile* aff. *stolifera*, 48. Después se procedió a la digitalización de dichas imágenes con ayuda del programa

de cómputo TpsDig (Rohlf, 2004), para lo cual se establecieron un total de 12 marcas corporales (“landmarks”) a lo largo de la anatomía externa del pez. Estas marcas anatómicas se eligieron bajo el criterio de que son conservativas en todos los especímenes, además de que representen marcas homólogas y que son fácilmente identificables. Las 12 marcas están basadas en el protocolo de Strauss y Bookstein (1982) y Bookstein *et al.* (1985), las cuales quedaron definidas como se observa en la Figura 2.

Los análisis de la forma y estadísticos correspondientes fueron realizados con la ayuda del Paquete Integrado de Morfometría (IMP por sus siglas en inglés: Integrated Morphometric Package, ©H.D. Sheets, sheets@canisius.edu). Las coordenadas de las marcas generadas con el TpsDig, fueron transformadas para eliminar la variación no útil asociada a la traslación, rotación y escala de las imágenes; esta transformación se realizó con ayuda del programa CoordGen y con el protocolo de superimposición de mínimos cuadrados ortogonales o Procrustes, el cual ajusta las configuraciones de los especímenes, uno sobre otro, de tal manera que las distancias cuadradas entre marcas homólogas sea mínima (Rohlf, 1990; Rohlf y Slice, 1990). Por tanto, para cada conjunto de marcas se genera una marca promedio llamado centroide y la configuración promedio que resulta de todos los centroides servirá como una referencia para los análisis posteriores.

Las variaciones de forma entre las especies fueron examinadas con el programa CVAGen, por medio de un Análisis de Variables Canónicas (AVC), donde la significancia estadística se constató mediante la aplicación de un análisis de variancia multifactorial.

La matriz de puntajes (PWA, partial warp scores por sus siglas en inglés), generada con el CVAGen, fue exportada al paquete Statistica 8.0, para la obtención de las distancias cuadradas de Mahalanobis, mismas que fueron utilizadas en la elaboración de un dendograma de similitud entre los grupos examinados, mediante la aplicación del método de unión simple y el algoritmo UPGMA.



Figura 2. Ubicación de las marcas corporales (landmarks) en el contorno del pez: 1) Punta anterior del hocico que corresponde a la mandíbula superior; 2) Porción posterior del neurocráneo donde inician las escamas predorsales; 3) Origen de la aleta dorsal; 4) Inserción del primer radio ventral de la aleta caudal; 5) Punto medio del pedúnculo caudal; 6) Inserción del primer radio ventral de la aleta caudal; 7) Inserción de la aleta anal; 8) Origen de la aleta anal; 9) Origen de la aleta pélvica; 10) Altura máxima, considerando el origen de la aleta dorsal; 11) Origen de la aleta pectoral; 12) Istmo, situado entre el margen inferior del opérculo y el margen ventral del cuerpo (ejemplar de *L. nigrofasciata* CI-5018, Bahía Concepción, B.C.S., 74 mm LP).

Las coordenadas de todos los especímenes alineados (generados con el CVAGen), fueron empleadas para generar las gradillas de deformación; lo anterior se hizo con la finalidad de generar un método visual de análisis de la dirección, magnitud de deformación y diferencias en la forma. La técnica consta de una función de interpolación que ajusta las coordenadas de la marcas de cada ejemplar contra la

configuración de referencia (forma centroide), de tal manera que todas las marcas homólogas coincidan. La proyección y ajuste de las marcas de los especímenes superimpuestos produce los scores parciales (PWA), mismos que describen sus desviaciones respecto de la forma centroide y representan las variables que se utilizaron en los análisis multifactoriales antes mencionados.

5.4 Análisis osteológico

Se realizó un análisis comparativo de los soportes de la aleta caudal de las especies representativas del género *Lile*, tal estructura se seleccionó con base en lo mencionado por Gómez (1976) y Castro-Aguirre *et al.* (2002), quienes recomiendan este proceder con la finalidad de encontrar posibles patrones de variación de las estructuras óseas de esta región del esqueleto. Un total de 28 ejemplares (siete individuos por especie) fueron seleccionados de las muestras, para ser procesados mediante la técnica de transparentación y tinción diferencial de hueso y cartílago descrita por Potthoff (1984). Una vez que se obtuvieron los ejemplares transparentados, se procedió a la toma de imágenes digitales con ayuda de una cámara digital Olympus SP-320 de 7.1 megapíxeles, anclada a un microscópico estereoscópico Olympus SZ61. Al mismo tiempo se confeccionaron dibujos de las estructuras observadas con la ayuda de una cámara clara Carl Zeiss, con aumento de 3 y 5x.

Los esquemas de las estructuras identificadas se elaboraron a partir de las imágenes digitalizadas y se complementaron con los dibujos, para esto se utilizó el programa de computo Adobe Illustrator CS5. La identificación y descripción de las estructuras del esqueleto caudal, se apegó en lo posible a la terminología establecida en Rojo (1991) y de acuerdo con algunas adiciones a partir de los criterios de Gosline (1961), Nybelin (1963), Monod (1968), Whitehead y Teugels (1985), Fujita (1989) y Schultze y Arratia (1989).

6. RESULTADOS

La presencia de escamas modificadas como escudetes ventrales, localizadas en posición anterior y posterior a la inserción de las aletas pélvicas, junto con la presencia de una estola de color plateado o negruzco a ambos lados del cuerpo, son los elementos diagnósticos que permiten diferenciar al género *Lile*, de otros géneros de la subfamilia Clupeinae.

El análisis morfológico y osteológico aportó evidencias sustantivas que corroboran la validez taxonómica de las especies del género *Lile* (*L. stolifera*, *L. gracilis* y *L. nigrofasciata*), con distribución en el Pacífico de México. En adición a lo anterior, se describe una nueva forma de *Lile* que es denominada de modo preliminar como *L. aff. stolifera*, misma que se caracteriza por su similitud morfológica con *L. stolifera*. La diagnosis y descripción del género se presentan a continuación:

Lile Jordan & Evermann, 1896

Lile Jordan & Evermann, 1896: 428 (Tipo por designación: *Clupea stolifera* Jordan & Gilbert, 1881)

Diagnosis: Lados del cuerpo con una banda conspicua de coloración plateada u oscura, que cubre de una a tres escamas; sin hueso hipomaxilar dentado; opérculo liso; cuerpo largo y fusiforme, lateralmente comprimido; perfil ventral ligeramente o fuertemente cóncavo; presencia de escudetes prepélvicos y postpélvicos; perfil dorsal arqueado; boca terminal; mandíbula inferior corta y dirigida hacia arriba.

Descripción: Las especies de este género son de talla pequeña, no alcanzan más de 13 cm LP, cuerpo medianamente alto, comprimido, fusiforme, con un perfil ventral que va desde cóncavo a poco cóncavo; el perfil dorsal es ligeramente convexo a recto; la región cefálica es relativamente pequeña; los ojos son medianos y presentan párpados adiposos bien desarrollados, algo desarrollados o ausentes; la boca es terminal y protráctil, presenta dos huesos supramaxilares; la mandíbula

inferior es más larga y el hueso hipomaxilar está ausente; el margen del opérculo es ligeramente redondo; la lengua es arqueada y sin dientes; branquiespinas delgadas; tres arcos branquiales; pseudobranquia bien desarrollada con 13 a 14 rudimentos; seis radios branquióstegos unidos al istmo. Línea lateral ausente, con una estola a ambos lados del cuerpo que puede ser de color plata, negruzca o de color plateado con una línea negra en el margen superior. Escamas, cicloideas, medianas o grandes, deciduas o bien adheridas al cuerpo y estola, con el borde liso sin estrías, las escamas pueden llegar a cubrir la mitad de la extensión de la aleta anal. Aleta dorsal situada en la porción media del cuerpo, más cerca de la cabeza que de la base de la aleta caudal, compuesta de 12 a 18 radios y solo los dos primeros no están ramificados; aleta pectoral falciforme, inserta a la altura del margen inferior del opérculo, formada por 12 a 16 radios (los dos últimos ramificados), su longitud cubre de 1.3 a 2.2 veces la longitud cefálica; aletas pélvicas pequeñas en posición ventral, por delante, sobre el margen o por detrás del origen de la aleta dorsal, compuesta de ocho radios ramificados, su longitud abarca de 1.5 a 2.5 veces en la longitud cefálica; aleta anal corta con 12 a 19 radios (los dos últimos ramificados), ocasionalmente con una vaina escamosa que cubre la mitad de la altura de la aleta. Escudetes presentes en todo el contorno ventral: 9 a 18 pre-pélvicos, 9 a 15 post-pélvicos. Esqueleto axial compuesto por 38 a 42 vértebras (14 a 18 caudales); huesos predorsales de 8-10; pterigióforos dorsales con forma lanceolada en al menos los sus primeros siete elementos.

Coloración: En fresco los lados del cuerpo son de color plateado con tonalidades verde olivo; dorso ligeramente pigmentado o pigmentado con tonos negruzcos, con presencia de una o dos manchas en los lóbulos superior e inferior de la aleta caudal, si solo presentan una mancha, esta se encuentra en el lóbulo superior de esta aleta. En especímenes preservados el cuerpo es de color amarillo, en *L. stolifera* la estola mantiene su coloración plateada en más del 90% de los casos examinados; mientras que en *L. gracilis* y *L. aff. stolifera* es común observar una coloración plateada-negruzca, aunque algunos individuos pueden mantener su coloración original.

Comentarios: La variabilidad propia de los miembros de la familia Clupeidae y la semejanza morfológica entre sus especies, han sido la principal causa de los problemas en su taxonomía alfa (identificación de sus especies y cambios nomenclatoriales). En este sentido, el género *Lile* no es la excepción, ya que en su origen fue denominada como *Clupea stolifera* (Jordan & Gilbert, 1882); para después ser ubicada en el género *Sardinella* y subgénero *Lile* (Jordan & Evermann, 1896). Fue Regan (1916), quien finalmente le asignó rango genérico a *Lile*, donde incluyó dos especies: *L. stolifera* para el Pacífico oriental tropical y *L. piquitinga* con distribución en el Atlántico tropical occidental. Debido al intervalo tan amplio en la distribución de *L. stolifera*, aunado a las confusiones y dificultades que se presentan para su correcta identificación, algunos autores como Castro-Aguirre y Vivero (1990) y Castro-Aguirre et al. (2002), llevaron a cabo la revisión de las especies distribuidas en el POT; como parte de sus conclusiones, dichos autores describieron dos nuevas especies para esta región: *L. gracilis* y *L. nigrofasciata*. Dentro de los resultados del presente estudio, se describe una forma adicional para *Lile*, la cual para propósitos de comparación se denomina de forma preliminar como *L. aff. stolifera*; esta nueva forma se caracteriza por la estola de color plateado bordeada en su margen dorsal por una línea negra de modo adicional, el nuevo morfo presenta el dorso de color negruzco.

Distribución: El género es endémico del continente americano y exhibe una distribución de tipo anfiamericana, con presencia en ambientes tropicales del continente.

De manera general, algunas características como la posición de la aleta dorsal con respecto al origen de las pélvicas y la coloración de la estola, fueron de utilidad para la discriminación de las especies del género. Con base en lo anterior, se ofrece una clave dicotómica para la identificación para las especies presentes en el POT:

1. Origen de la aleta dorsal posterior a la inserción de las aletas pélvicas, perfil ventral del cuerpo ligeramente cóncavo o casi recto, estola de color plateado y delgada (su grosor cubre de 1 a 1.5 escamas), puede o no presentar una mancha negruzca evidente en el lóbulo superior de la aleta caudal, de 9 a 16 escudetes prepélvicos (moda 14).....*Lile gracilis*
- Origen de la aleta dorsal sobre el margen o por delante de la inserción de las aletas pélvicas; perfil ventral del cuerpo cóncavo, estola plateada o negruzca (su grosor cubre de 1.5 a 3 escamas), puede presentar una mancha negruzca en ambos lóbulos o solo en el lóbulo superior de la aleta caudal, 12 a 18 escudetes prepélvicos (moda 15 y 16).....2
2. Estola de color negruzco o verde olivo, iris negro o pardo oscuro en la mayoría, longitud cefálica comprendida de 3.5 a 6.7 (media 3.8) veces la LP, 31 a 39 (moda 38) branquiespinas en la rama superior del primer arco branquial*Lile nigrofasciata*
- Estola de color plateada con o sin una línea negra en su margen dorsal, longitud cefálica comprendida de 3.2 a 6.3 (media 4.4) veces la LP, 28 a 38 (moda 33, 34, 36) branquiespinas en la rama superior del primer arco branquial.....3
3. Estola de color plateado uniforme, longitud cefálica comprendida de 3.2 a 5.5 (media 3.7) veces la LP, 28 a 37 (moda 34) branquiespinas en la rama superior del primer arco branquial, altura del pedúnculo caudal de 9.8 a 14.3 (media 10.2) veces en LP.....*Lile stolifera*
- 3a. Estola de color plateada con una marcada línea negra en su margen dorsal, dorso de con pigmento negruzco que resalta los márgenes de las escamas (en fresco); longitud cefálica comprendida de 3.5 a 6.3 (media 4.4) veces en LP; 32 a 39 (moda 33 y 36) branquiespinas en la rama superior del primer arco branquial; altura del pedúnculo caudal comprendida de 4.8 a 9.1 (media 8.8) veces la LP *Lile aff. stolifera*

6.1 Análisis merístico

Los resultados obtenidos a partir del conteo de los caracteres merísticos realizados para cada especie, se presentan en la tabla 1. De manera general se observó la superposición de los elementos, que en algunos casos resultó ser superior al reportado por otros autores (Castro-Aguirre y Vivero, 1990; Castro-Aguirre *et al.*, 1999, 2002).

Cabe señalar que el número de escamas de la serie lateral no permite diferenciar a las especies en cuestión; sin embargo, fue notorio el hecho de que *L. aff. stolifera* presentara el intervalo más pequeño (33 a 39) de todas las especies. En relación al número de escamas predorsales, se observó que éste también fue similar entre las especies; en tanto que el número de branquiespinas del primer arco branquial, podría contribuir en la separación de *L. nigrofasciata* del complejo formado por *L. gracilis*-*L. stolifera*. Los escudetes prepélvicos no presentaron variación que permitiera segregar a las especies en su conjunto, aunque si pueden contribuir a separar a *L. gracilis* del resto de las especies. En el caso de los escudetes postpélvicos, solo resultaron útiles para separar a *L. stolifera* (moda 14); de igual manera, el conteo de los radios de la aleta dorsal, pudo permitir la separación de *L. stolifera* (moda 16) del resto de las especies. Por el contrario, el número de radios de las aletas anal y pectoral, no constituyen un carácter diferencial.

Tabla 1. Caracteres merísticos de *Lile* spp. N = número de ejemplares. Simbología: Escamas de la serie lateral (ESL); Escamas predorsales (EPD); Branquiespinas de la rama superior del primer arco branquial (BIAR); Escudetes prepélvicos (EPP); Escudetes postpélvicos (PRP); Radios de la aleta dorsal (RAD); Radios de la aleta pectoral (RAP); Radios de la aleta anal (RAA).

		N	Intervalo	Moda
ESL	<i>L. gracilis</i>	185	33-46	37
	<i>L. stolifera</i>	86	32-42	35
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	32-49	37
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	33-39	36
EPD	<i>L. gracilis</i>	185	10-15	12
	<i>L. stolifera</i>	86	10-15	12
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	10-16	12
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	10-14	12
BIAR	<i>L. gracilis</i>	185	26-36	34
	<i>L. stolifera</i>	86	28-37	34
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	33-39	38
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	32-38	33,36
EPRP	<i>L. gracilis</i>	185	9-16	14
	<i>L. stolifera</i>	86	14-18	16
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	12-18	15
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	14-18	16
EPP	<i>L. gracilis</i>	185	9-12	11
	<i>L. stolifera</i>	86	10-15	14
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	8-12	10
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	10-14	11
RAD	<i>L. gracilis</i>	185	14-18	14
	<i>L. stolifera</i>	86	14-18	16
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	13-17	14
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	12-17	14
RAA	<i>L. gracilis</i>	185	15-19	16
	<i>L. stolifera</i>	86	13-19	13
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	14-16	16
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	12-18	16
RAP	<i>L. gracilis</i>	185	13-16	13
	<i>L. stolifera</i>	86	12-15	14
	<i>L. nigrofasciata</i>	153	12-14	13
	<i>L. aff. stolifera</i>	58	11-15	14

6.2 Taxonomía de las especies de *Lile*

6.2.1 *Lile stolifera* (Jordan & Gilbert)



stolifera (Jordan y Gilbert, 1881). CICIMAR-CI 5271, 76.5 mm LP: Río Mulegé, Baja California Sur, México.

Sinónimos

Clupea stolifera Jordan & Gilbert, 1881: 339 (descrip. original; localidad típica: Mazatlán, Sinaloa, México)

Sardinella stolifera (Jordan & Gilbert). Osburn y Nichols, 1916: 150 (notas; desembocadura del Río Mulegé, Baja California Sur, México).

Lile stolifera (Jordan & Gilbert). Gunter, 1942: 310 (lista; Ríos Yaqui y Mayo, Sonora, México). Gunter, 1956: 350 (lista; evidencia de eurihalinidad). Follett, 1961: 225 (Baja California a Perú [*en parte*]). Fowler, 1994: 482 (lista; Río Mulegé; Mazatlán; Tenacatita [*en parte*]). Amezcua-Linares, 1977: 9 (lista; Sistema lagunar Huizache-Caimanero, Sinaloa, México). Castro-Aguirre, 1978: 32 (catálogo; distr.; ambientes continentales de México [*en parte*]). Warburton, 1978: 500 (lista; notas; lagunas Huizache-Caimanero, Sinaloa). Álvarez Rubio *et al.*, 1986: 193 (lista; laguna de Agua Brava, Nayarit, México). Minckley *et al.*, 1986: 547 (lista; Sonora y Sinaloa, México).

Diagnosis de referencia: Meek y Hildebrand, 1923; 182 [*en parte*.]; Hildebrand, 1946: 90 [*en parte*.]; Whitehead, 1985:129 [*en parte*.]. Castro-Aguirre y Vivero, 1990: 143.

Diagnosis: Cuerpo alto y lateralmente comprimido, perfil ventral cóncavo con una serie de escudetes que llegan hasta el origen de la aleta anal; branquiespinas muy finas, 28 a 37 (moda 34) en número; escudetes prepélvicos de 14 a 18 (moda 16); flancos del cuerpo de color plateado con tonos verde olivo (en ejemplares frescos), con una estola de color plateado uniforme, cuyo grosor cubre de dos a tres escamas; manchas negras en uno o ambos lóbulos caudales.

Descripción: Altura del cuerpo (AC) de 3.0 a 6.0 veces en la LP (media 3.7), margen dorsal ligeramente cóncavo, menos pronunciado que el margen ventral; longitud cefálica de 3.2 a 5.5 en la LP (media 3.7); boca terminal; longitud de la mandíbula superior de 1.82 a 3.3 veces en LC (media 2.6); longitud postorbital de 2.1 a 5.8 veces (media 3.1) en la LC; diámetro del ojo (LO) de 2.5 a 6.8 veces en LC (media 3.3); longitud del espacio interorbital (LIO) de 2.1 a 7.0 veces en la LC (media 3.9); longitud predorsal de 1.8 a 5.5 veces en la LP (media 3.7); longitud preanal de 1.2 a 1.6 veces en la LP (media 1.3); longitud del pedúnculo caudal de 7.5 a 12.1 veces en la LP (media 10.8); altura del pedúnculo caudal 6.3 a 10.4 veces en la LP (media 8.2); escamas de la serie lateral de 32 a 42 (moda 35), de tamaño grande y deciduas; escamas predorsales de 10 a 15 (moda 12), inician desde el extremo posterior del neurocráneo y terminan en la base del primer radio dorsal; branquiespinas delgadas de 28 a 37 (moda 34), en la rama superior del primer arco branquial; escudetes prepélvicos de 14 a 18 (moda 16), presentes desde el istmo hasta el origen de la aleta pélvica; escudetes postpélvicos de 10 a 15 (moda 11) que se presentan a partir del origen de la aleta pélvica y llegan al origen de la aleta anal. Aleta dorsal más cerca de la cabeza que del extremo superior de la aleta caudal, con 14 a 18 (moda 14) radios unidos por una membrana en su base, los dos primeros no están ramificados, pero sí lo están los dos últimos; aleta anal con 13 a 19 (moda 13) radios, los tres últimos muy ramificados; aleta pectoral con 12 a 15 (moda 14) radios, su longitud cubre 1.5 veces la LC. Aleta caudal ahorquillada con lóbulos de igual

longitud, cuyos extremos presentan una mancha negra en su porción distal, ocasionalmente se presenta una sola mancha en el extremo superior. Boca terminal, protráctil, pequeña, mandíbula inferior gruesa y corta en su longitud, segundo supramaxilar presente, hipomaxilar ausente; la mandíbula inferior presenta dientes cónicos diminutos; huesos palatinos con conglomerados de dientes con una cúspide, lengua espatulada sin dientes. Opérculo y preopérculo con perfil liso y ligeramente redondeado, el opérculo presenta una pequeña muesca en su margen inferior.

Coloración: En fresco presentan flancos de color plateado, el dorso suele tener una coloración algo negruzca y la estola es plateada uniforme en toda su extensión. Los ejemplares preservados en alcohol muestran una coloración de tonalidad amarilla o amarillo-naranja, la estola mantiene normalmente su coloración, solo en un pequeño porcentaje (10 %) se observaron cambios de color de la estola (de color parduzco, tenue).

Distribución: Con una distribución discontinua desde el Sistema Bahía Magdalena-Bahía Almejas y golfo de California, hasta Oaxaca, México, y que se continua a partir de Costa Rica hasta Perú (Castro-Aguirre *et al.*, 1999, 2002).

Observaciones: Es una especie de origen marino-eurihalino, aunque existen registros de colecciones y capturas in situ que indican su frecuente presencia en áreas estuarinas y lagunas neutras, mixohalinas e inclusive ambientes limnéticos (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Whitehead, 1985); a pesar de esto se considera que los juveniles y adultos tienen penetración libre a la zona nerítica. Registros de Costa Rica, indican que pueden reproducirse todo el año y pueden llegar a formar grandes cardúmenes; su alimentación es de tipo planctófaga con preferencia por pequeños crustáceos, larvas de peces y radiolarios (Whitehead, 1985). Algunos registros obtenidos durante el desarrollo de esta investigación, permitieron constatar la presencia de la especie en localidades del Estado de Oaxaca, México (Laguna Superior, Laguna Inferior y Río Los perros), un aspecto que amplía la distribución conocida de la especie y permite inferir una distribución continua en el POT.

Debido a que el holotipo de la especie (USNM 28125) se encuentra extraviado y hasta el momento no existe ninguno otro que corresponda a la serie tipo, no fue posible hacer un análisis comparativo de estos materiales; sin embargo, a través del análisis minucioso de las descripciones y esquemas originales (Jordan y Evermann, 1896), se pudo llevar a cabo la correcta determinación de los ejemplares de la especie, lo que a su vez permitió detectar la presencia de una forma adicional que es descrita en párrafos más adelante.

Material examinado: CNP-IBUNAM 852 (un ejemplar, 70 mm LP, Nayarit, Agua Brava); IBUNAM 1015 (un ejemplar, 68 mm LP, Oaxaca, estero Los Perros); IBUNAM 1018 (cuatro ejemplares, 54-69 mm LP, estero Los Perros); IBUNAM 1026 (tres ejemplares 70-88.2 mm LP, Laguna Inferior, Mar Tileme, Oaxaca); IBUNAM 1827 (12 ejemplares, 50-69.8 mm LP, Playa San Vicente, Oaxaca); IBUNAM 14645 (un ejemplar, 78 mm LP, Guaymas, Sonora); IBUNAM 1162 (un ejemplar, 91.5 mm LP, Topolobampo, Sinaloa); IBUNAM 1662 (un ejemplar, 91.5 mm LP, Topolobampo, Sinaloa); CI-CICIMAR 5511 (seis ejemplares, 77.5-85.9 mm LP, Conchalito, B.C.S.); CI-1874 (un ejemplar, 103 mm LP, Bahía Concepción, B.C.S.); CI-2158 (10 ejemplares, 26.8-67 mm LP, Bahía Concepción, B.C.S.); CI-1861 (un ejemplar, 77 mm LP, Puerto Chale, B.C.S.); CI- 1011 (10 ejemplares, 58-77.2 mm LP, Isla Anegada, B.C.S.); CI-1871 (seis ejemplares, 51.9-65 mm LP, Mulegé, B.C.S.); CI-1875 (cinco ejemplares, 74-107 mm LP, Puerto San Carlos, B.C.S.); CI-2279 (dos ejemplares, 77 mm LP, Puerto San Carlos, B.C.S.); CI-3279 (10 ejemplares, 58.6-83.4 mm LP, San José del Cabo, B.C.S.); CI-10055 (siete ejemplares, 42.4-49.7 mm LP, Laguna de Chacahua, Oaxaca).

6.2.2 *Lile gracilis* Castro-Aguirre & Vivero



Figura 4. *Lile gracilis* (Castro-Aguirre & Vivero, 1990). Holotipo, CIENCB-IPN 6204, 77 mm LP, localidad típica Laguna Oriental, Oaxaca, México.

Sinónimos

Lile stolifera (Jordan y Gilbert), Jordan y Evermann, 1896: 431 (descrip.; Golfo de California hasta Panamá). Meek y Hildebrand, 1923: 182 (descr.; distr.; Golfo de California a Guayaquil). Fowler, 194: 482 (lista; Río Mulegé, Mazatlán y Tenacatita). Hildebrand, 1946: 90 (descr., distr.; Bahía Concepción, Baja California a Capón, Perú). Ramírez, 1952: 208 (notas; Laguna de Tres Palos, Guerrero, México). Ricker, 1959: 5 (lista; Río Papagayo, Guerrero, México). Chirichigno, 1963: 13 (notas; distr.; con base en Hildebrand *loc. cit.*). Miller, 1966: 794 (lista; Baja California a Perú). Whitehead, 1973: 51 (clave; notas; Golfo de California a Guayaquil). Castro-Aguirre *et al.*, 1980: 164 (lista, Laguna de Tres Palos, Guerrero, México). Yáñez-Arancibia "1978" (1980): 42 (notas; Lagunas de Apozahualco, Chautnegu, Tecomate, Tres Palos, Coyuca, Mitla, Nuxco y Potosí, Guerrero, México). Castro-Aguirre, 1982: 87

(notas; Lagunas Oriental y Occidental, Oaxaca, México). Whitehead, 1985: 129 (Golfo de California a Golfo de Guayaquil). Lozano-Vilano y Contreras-Balderas, 1987: 228 (lista; Chiapas) [*non*] *Clupea stolifera* Jordan y Gilbert, 1882.

Lile gracilis Castro-Aguirre y Vivero, 1990: 137 (descripción original; localidad típica: Laguna Oriental, Oaxaca, México). Espinoza Pérez *et al.*, 1993: 9 (lista; notas; Bahía de Banderas, Jalisco a Mar Muerto, Chiapas, México).

Diagnosis de referencia. Castro-Aguirre y Vivero, 1990.

Diagnosis: Origen de la aleta dorsal posterior a la inserción de las aletas pélvicas; cuerpo esbelto; margen ventral ligeramente cóncavo o casi recto; los escudetes ventrales se presentan en posición posterior al istmo y se extienden hasta el origen de la aleta anal; cuerpo de color plateado con tonos verde olivo, la estola es delgada y de color plateado uniforme, su grosor cubre de 1 a 1.5 escamas; puede presentar una mancha en el extremo distal del lóbulo superior de la aleta caudal.

Descripción: Altura del cuerpo (AC) de 3.1 a 5.5 veces en LP (media 4), perfil dorsal ligeramente convexo, perfil ventral ligeramente cóncavo o casi recto; longitud cefálica (LC) de 3.2 a 5.4 veces en LP (media 3.9); longitud de la mandíbula superior (LMS) de 1.7 a 3.0 veces en LC (media 2.5); longitud postorbital (LPO) de 8.4 a 14.5 veces en LC (media 10.9); diámetro del ojo (LO) de 1.8 a 7.5 veces en LC (media 3.0); longitud del espacio interorbital (LIO) de 1.3 a 6.2 veces en LC (media 3.6); longitud predorsal (LPD) de 1.7 a 2.8 veces en LP (media 2.1); origen de la aleta dorsal posterior a la inserción de las aletas pélvicas; longitud preanal (LPA) de 1.2 a 1.9 veces en LP (media de 1.3); longitud del pedúnculo caudal (LPC) de 7.2 a 13.4 veces en LP (media 10.7); altura del pedúnculo caudal (APC) de 6.9 a 11.9 veces en LP (media 8.8). Escamas de la serie lateral (ESL) de 33 a 46 (moda 37), de tamaño pequeño, deciduas con cinco estrías continuas; escamas predorsales (EPD) de 10 a 15 (moda 12), que se presentan desde el extremo posterior del neurocráneo y llegan hasta el origen del primer radio dorsal; branquiespinas delgadas y muy cercanas entre sí, de 26 a 36 (moda 34) en la rama superior del primer arco branquial; de 9 a 16 (moda 14) escudetes pre-pélvicos (EPRP), situados hasta la inserción de la aleta

pélvica; escudetes post-pélvicos (EPP) de 9 a 12 (11), que llegan hasta el origen de la aleta anal. Aleta dorsal con de 14 a 18 (moda 14) radios, unidos por una membrana que recorre toda su base, los dos primeros no están ramificados; aleta anal con 15 a 19 (moda 16) radios, los dos primeros no están ramificados; aleta pectoral con de 13 a 16 (moda 13) radios, su longitud está contenida 1.5 veces en la LC. Aleta caudal horquillada con lóbulos de igual longitud, solo el extremo del lóbulo superior de la aleta caudal presenta de modo ocasional una mancha negruzca. Boca terminal, protráctil, pequeña, mandíbula inferior corta pero ancha; segundo supramaxilar presente; hipomaxilar ausente; mandíbula inferior con dientes pequeños cónicos; huesos palatinos con dientes unicúspides, lengua espatulada sin dientes. Opérculo y preopérculo con margen liso y ligeramente redondeado, el opérculo presenta una ligera muesca en su margen inferior.

Coloración: En fresco presentan flancos de color plateado con tonos verde olivo, el dorso suele tener una coloración parduzca, la estola es de color plateado en toda su extensión. Los ejemplares preservados muestran un color corporal con tonalidades amarillas o amarillo-naranja, la estola pierde su coloración original y se torna clara; según lo observado en un pequeño porcentaje (10%), no presenta cambios de coloración en la estola.

Distribución: La especie presenta una distribución continua, que va desde el sur de Jalisco hasta Chiapas (México). Sin embargo, existen registros que corroboran su presencia hasta Golfo de Fonseca, Honduras (Castro-Aguirre *et al.*, 1999, 2002). En México, la especie se encuentra en simpatría con las otras dos especies aquí estudiadas.

Observaciones: Como se mencionó en un apartado anterior, ésta fue la segunda especie descrita para el género en el POT (Castro-Aguirre y Vivero, 1990). Su distribución es en ambientes tropicales entre los paralelos 15° y 21° N. Aunque se le atribuye un origen marino, por lo general es recolectada y observada en ambientes continentales como esteros y sistemas lagunares neutros, mixohalinos y limnéticos, inclusive se ha registrado una población confinada a la presa La Villita, Michoacán, donde cumple todo su ciclo de vida en condiciones netamente dulceacuícolas

(Castro-Aguirre *et al.*, 1999). Pareciera que el aislamiento ha producido cambios en la población, consistentes en una maduración sexual precoz y reducción de la longitud máxima.

La revisión de las características que distinguen al holotipo (CIENCB-IPN 6204A, 79.4 mm LP) y dos paratipos (CIENCB-IPN 6204B, 64 y 67.8 mm LP) de la especie, fue consistente con la información contenida en la diagnosis original (Castro-Aguirre y Vivero, 1990). Sin embargo, se detectó una inconsistencia entre la descripción original y la ofrecida por Castro-Aguirre *et al.* (2002), en relación a la correcta posición del origen de la aleta dorsal con respecto a la inserción de las aletas pélvicas. De acuerdo con los resultado obtenidos en el presente estudio, se establece que la aleta dorsal en *L. gracilis* se inserta posterior al origen de las aletas pélvicas, lo cual coincide con lo mencionado por Castro-Aguirre *et al.* (2002) y difiere de lo establecido en la descripción original. Dicho atributo es mencionado por los autores referidos, como un carácter diagnóstico para la separación de *L. gracilis*, del resto de las especies del género. También se pudo detectar que al menos cuatro ejemplares de la serie de paratipos, no coinciden en el número de branquiespinas que se mencionan en la diagnosis original (29-32 vs 29-36).

Material examinado: CNP-IBUNAM 1015 (un ejemplar, 68 mm LP, San Vicente, Oaxaca); IBUNAM 1817 (cuatro ejemplares, 43.8-50.2 mm LP, Laguna Superior, Oaxaca); IBUNAM 1827 (siete ejemplares, 50-66.1 mm LP, San Vicente, Oaxaca); IBUNAM 1874 (nueve ejemplares, 46-66.5 mm, Oaxaca) CI-CICIMAR 2282 (37 ejemplares, 35-51.3 mm LP, Laguna de Tres Palos, Guerrero); CIENCB-IPN 6204 (Holotipo, 77 mm LP, localidad típica Laguna Oriental, Oaxaca); CIENCB-IPN-6204B (seis ejemplares, 48-67.8 mm LP, localidad típica Laguna Oriental, Oaxaca); IPN 6221 (ocho ejemplares, 27-35.5 mm LP, Laguna Tres Palos, Guerrero); UNICACH S/N (69 ejemplares, 29-61 mm LP, Sistema lagunar Carretas-Pereyra, Chiapas); UNICACH S/N (20 ejemplares, 31-55 mm LP, Sistema Chantuto-Ponzacola, Chiapas).

6.2.3 *Lile nigrofasciata* Castro-Aguirre, Ruiz-Campos y Balart



Figura 5. *Lile nigrofasciata* Castro-Aguirre, Ruiz-Campos y Balart, 2002. CICIMAR-5018, adulto 56 mm LP, localidad Bahía Concepción, Baja California Sur, México.

Diagnosis de referencia: Castro-Aguirre, Ruiz-Campos y Balart, 2002.

Diagnosis: Cuerpo elongado, alto o moderadamente alto; margen ventral cóncavo, de 33 a 39 (moda 38) branquiespinas en la rama superior del primer arco branquial; de 12 a 18 (moda 16) escudetes pre-pélvicos; de 8 a 14 (moda 10) escudetes post-pélvicos; cuerpo con una estola verde olivo (en vivo) o negra (en alcohol) que se extiende desde el extremo superoposterior del opérculo hasta el final del pedúnculo caudal; iris oscuro, pupila translúcida, blanquecina o ligeramente gris; la mayor parte de los individuos tienen ambos extremos del lóbulo caudal con una mancha oscura.

Descripción: Altura máxima (AC) de 3.3 a 5.4 veces (media 3.8) en LP; cuerpo fusiforme, comprimido con el perfil dorsal arqueado y el ventral cóncavo; longitud cefálica (LC) relativamente pequeña, de 3.3 a 6.7 (media 3.8) veces en LP; longitud de la mandíbula superior (LMS) de 1.9 a 3 veces en LC (media 2.4); longitud postorbital (LPO) de 2.6 a 4.1 en LC (media 2.9); diámetro del ojo (LO) de 2.3 a 4.1

veces en LC (media 3.2); longitud interorbital (LIO) de 2.2 a 5.3 veces en LC (media 3.82); longitud predorsal de 1.8 a 2.9 veces en LP (media 2.1); origen de la aleta dorsal posterior a la inserción de las aletas pélvicas; longitud preanal (LPA) de 1.2 a 1.8 veces en LP (media 1.5); longitud del pedúnculo caudal (LPC) de 6.8 a 13.4 veces en LP (media 10.7); altura del pedúnculo caudal (APC) de 7.7 a 14.3 veces en LP (media 8.8). Escamas de la serie lateral (ESL) de 32 a 49 (moda 37), de tamaño grande y deciduas, con borde liso; escamas predorsales (EPD) de 10 a 16 (moda 12), que se presentan desde el extremo posterior del neurocráneo y llegan hasta el origen del primer radio dorsal; branquiespinas delgadas, de 33 a 39 (moda 38) en la rama superior del primer arco branquial; escudetes pre-pélvicos (EPRP) de 12 a 18 (moda 15) situados hasta la inserción de la aleta pélvica; escudetes post-pélvicos (EPP) de 8 a 12 (10), que llegan hasta el origen de la aleta anal. Aleta dorsal con 14 a 16 (moda 16) radios unidos por una membrana que recorre toda su base, los dos primeros no ramificados; aleta anal con 14 a 16 (moda 16) radios, los dos primeros no están ramificados; aleta pectoral con 12 a 14 (moda 13) radios, su longitud está contenida 1.4 veces en la LC. Aleta caudal horquillada con lóbulos de igual longitud, ambos lóbulos de la aleta caudal con una mancha negruzca, de modo ocasional con solo una mancha negruzca en el lóbulo superior. Boca terminal, protráctil, pequeña, mandíbula inferior corta pero ancha; segundo supramaxilar presente; hipomaxilar ausente; mandíbula inferior con dientes pequeños cónicos; huesos palatinos con dientes unicúspides; lengua espatulada sin dientes. Seis radios branquióstegos soportados por ligamentos flexibles. Opérculo y preopérculo con margen liso y ligeramente redondeado, el opérculo con una muesca en su margen inferior menos conspicua que en las especies antes descritas.

Coloración: En fresco son de color amarillo-verde olivo y translucidos en la región dorsal, la estola es color verde-olivo a negro; la cabeza es amarilla, en fijador el cuerpo cambia a un color amarillo-naranja. El iris es oscuro, la pupila translúcida. En la mayor parte de los individuos ambos lóbulos caudales presentan una mancha oscura, aunque ocasionalmente solo presentan una mancha en el lóbulo superior; las aletas anal, pélvicas y pectorales son de color amarillo.

Distribución: Desde el Sistema Bahía Magdalena-Bahía Almejas, Baja California Sur, Golfo de California hasta bahía Banderas, Jalisco, México, y desde Costa Rica a Perú.

Observaciones: Se le encuentra mayormente en estuarios, lagunas y áreas de baja profundidad, soportan grandes cambios de salinidad; el holotipo y cinco paratipos fueron capturados en la Bahía de Guásimas, Sonora, en salinidades de 45 ‰. También han sido capturados ejemplares en Laguna de Tres Palos Guerrero, México en salinidades de 5 a 15 ‰. Después de la revisión exhaustiva del material bibliográfico, se pudo identificar la existencia de una confusión de la especie con ejemplares de *L. stolifera* (ver Meek y Hildebrand, 1923: 182; Chirichigno, 1963: 14; Yáñez-Arancibia, 1980: 266).

Material examinado: CICIMAR-CI 5018 (dos ejemplares, 59.5-66.2 mm LP, Bahía Concepción, B.C.S.), CICIMAR-CI5634 (un ejemplar, 78 mm LP, Bahía Concepción, B.C.S.), CI 4560 (un ejemplar, 112 mm LP, Bahía Magdalena, B.C.S.), CI-605 (un ejemplar, 107 mm LP, Puerto San Carlos, B.C.S.), CI-5191 (un ejemplar, 88.7 mm LP, Estero El Conchalito, B.C.S.) CI-5306 (seis ejemplares, 80-87 mm LP, Estero El Conchalito, B.C.S.), CI-5405 (un ejemplar, 49.8 mm LP, Estero El Conchalito, B.C.S.), CI-5450 (cuatro ejemplares, 81-87 mm LP, Estero El Conchalito, B.C.S.), CI-5538 (10 ejemplares, 79-86.3 mm LP, Estero El Conchalito, B.C.S.), CI-5123 (un ejemplar, 79 mm LP, Ensenada de La Paz, B.C.S.), CI-2282 (ocho ejemplares, 42.4-47 mm LP, Laguna Tres Palos, Guerrero); CNP-IBUNAM 2244 (ocho ejemplares, 39.2-67.3 mm LP, Río Rangel), IBUNAM-1817 (cinco ejemplares, 39-67.3 mm LP, Laguna Superior, Oaxaca), IBUNAM-2117 (cinco ejemplares, 43-49.8 mm LP, Chamela, Jalisco), IBUNAM-1662 (un ejemplar, 92 mm LP, Topolobampo, Sinaloa); UNICACH s/n (75 ejemplares, 28.4-90.1 mm LP, Sistema lagunar Carretas-Pereyra, Chiapas).

6.2.4 *Lile aff. stolifera*



Figura 6. *Lile* aff. *stolifera*. UNICACH s/n, 102 mm LP, localidad bocana San Juan, Sistema Chantuto-Ponzacola, Acapetahua, Chiapas, México.

Diagnosis: Cuerpo moderadamente alto, comprimido, perfil ventral cóncavo, perfil dorsal ligeramente convexo; menos de 40 escamas en serie lateral; ojo de 2.5 y 3.9 veces en la LC, longitud postorbital (LPO) de 1.9 a 4.3 (media 2.8) veces en la LC; flancos de color verde-plateado, con una estola conspicua de color plateado (ocasionalmente aun después de ser fijados), cuyo grosor cubre de dos a tres escamas; una línea oscura bien marcada presente en el borde superior de la estola; extremos de la aleta caudal con dos manchas negras, rara vez presentan solo una, de ser así, esta presente en el extremo del lóbulo caudal superior; dorso muy pigmentado remarcándose los bordes de las escamas.

Descripción: Altura del cuerpo (AC) de 2.6 a 4.7 veces en la LP (media 3.7), perfil dorsal ligeramente cóncavo, de menor pronunciación que el perfil ventral; longitud cefálica (LC) de 2 a 6 en LP (media 3.7); boca terminal, longitud de la mandíbula superior (LMS) de 1.9 a 3 veces en LC (media 2.45) longitud preorbital (LPRO) de 2.8 a 4.6 (media 3.25) en la LC; longitud postorbital (LPO) de 1.9 a 4.3 veces en LC

(media 2.85) en la LC; diámetro del ojo (LO) de 2.4 a 3.9 veces en la LC (media 3.0); longitud interorbital (LIO) de 2.6 a 5.1 veces en la LC (media 3.7); longitud predorsal de 1.2 a 3.3 veces en la LP (media 2.158), con el origen de la dorsal más cerca de la cabeza que del extremo superior de la aleta caudal y el origen de la dorsal a la misma altura de la inserción de las aletas pélvicas; longitud preanal (LPA) de 0.8 a 1.4 veces en la LP (media 1.35); longitud del pedúnculo caudal (LPC) de 6.8 a 9.8 veces en la LP (media 8.8); altura del pedúnculo caudal 8.9 a 16.3 veces en la LP (media 11.3); escamas de la serie lateral de 33 a 39 (moda 36), escamas grandes, deciduas solo en algunos ejemplares, con una estría principal y una serie de estrías accesorias no continuas; escamas predorsales de 10 a 14 (moda 12), inician desde el extremo posterior del neurocráneo y terminan en el origen de la primer radio dorsal; branquiespinas delgadas de 32 a 39 (moda 34), en la rama superior del primer arco branquial; de 10 a 14 (moda 11) escudetes prepélvicos que comienzan a partir del istmo y llegan hasta el origen de la aleta pélvica; de 10 a 14 (moda 11) escudetes postpélvicos contados desde el origen de la aleta pélvica hasta el origen de la aleta anal. Los radios de todas las aletas se encuentran unidos por una membrana en su base, aleta dorsal con 12 a 17 (moda 14) radios, los dos primeros radios no ramificados y los dos últimos muy ramificados; de 12 a 18 (moda 16) radios en la aleta anal, los tres últimos muy ramificados; aleta pectoral corta con 11 a 15 (moda 14) radios. Aleta caudal ahorquillada con lóbulos de igual longitud, los extremos de la aleta presentan una o dos manchas negras, cuando se encuentra solo una ésta se localiza en el extremo del lóbulo superior. Boca terminal, pequeña, mandíbula inferior corta pero ancha, presencia de un segundo supramaxilar, hipomaxilar ausente, la mandíbula inferior presenta diminutos dientes cónicos sin punta, palatinos con dientes pequeños, lengua espatulada sin dientes. Opérculo y preopérculo con perfil liso y ligeramente redondeado, el opérculo se presenta sin muesca en su margen inferior.

Distribución: Los registros de los ejemplares examinados, indican una distribución que va desde Puerto San Carlos (Bahía Magdalena), B.C.S. hasta el sur de Chiapas.

Observaciones: No hay información específica para este grupo, pero algunos registros indican que soportan condiciones de eurihalinidad. Esta forma no había sido identificada anteriormente, sin embargo, en el trabajo de Jordan y Evermann, 1896 (430: 194) se presenta un esquema de *L. stolifera*, cuyas características son muy semejantes a la forma *L. aff. stolifera*, ya que presenta una longitud orbital grande (en proporción con LC) y una característica línea oscura en el borde superior de la estola, sin embargo los autores no indican la procedencia del espécimen examinado. Es probable que un esfuerzo de captura más amplio e intenso permita obtener registros de nuevas localidades para esta forma. Asimismo, fue posible observar una diferencia en el número de huesos epurales entre este morfotipo y *L. stolifera* (3 vs. 2, respectivamente), características que sumadas a las diferencias morfológicas, permiten su distinción.

Material examinado: CICIMAR-CI 1643 (cuatro ejemplares, 91-116 mm LP, Sinaloa Topolobampo), CI-1651 (cinco ejemplares, 62.8-93.8 mm LP, Topolobampo, Sinaloa), CI-1662 (cuatro ejemplares, 91-116 mm LP, Topolobampo, Sinaloa), CI-1898 (ocho ejemplares 90.9-11.2 mm LP, Puerto San Carlos, B.C.S.); IBUNAM 1643 (dos ejemplares, 100-111.8 mm LP, Bahía Ouirá, Sinaloa); UNICACH s/n (seis ejemplares, 94-103 mm LP, Sistema Chantuto-Ponzacola, Acapetahua, Chiapas), UNICACH s/n (10 ejemplares, 58-103 mm LP, Sistema lagunar Carretas-Pereyra, Chiapas).

6.3. ANALISIS MORFOLÓGICO DE *Lile* spp.

En este capítulo se presentan los resultados obtenidos de la evaluación morfométrica basada en los protocolos tradicional y geométrico, ambos desarrollados en tres de las especies reconocidas del género y una forma adicional aquí descrita.

6.3.1 Análisis morfométrico: protocolo tradicional

Análisis de componentes principales

Se obtuvieron cuatro componentes principales, se tomaron en cuenta los dos primeros componentes (CP1-CP2), los cuales en su conjunto explicaron el 81.6% de la varianza total en el modelo, donde el CP1 explicó el 76.51% (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentaje de varianza explicada para los dos primeros componentes principales (CP1-CP2).

Componente	% Variancia total	% Variancia acumulada
1	76.51	76.51
2	5.1	81.62

La proyección de los especímenes en el espacio de los dos primeros componentes principales se presenta en la figura 7, donde se observa la formación de tres grupos, se resalta la formación de un grupo casi exclusivo para *L. aff. stolidifera*; además de un grupo formado por *L. stolidifera* y *L. nigrofasciata*, un tercer grupo lo componen los elementos de *L. gracilis*.

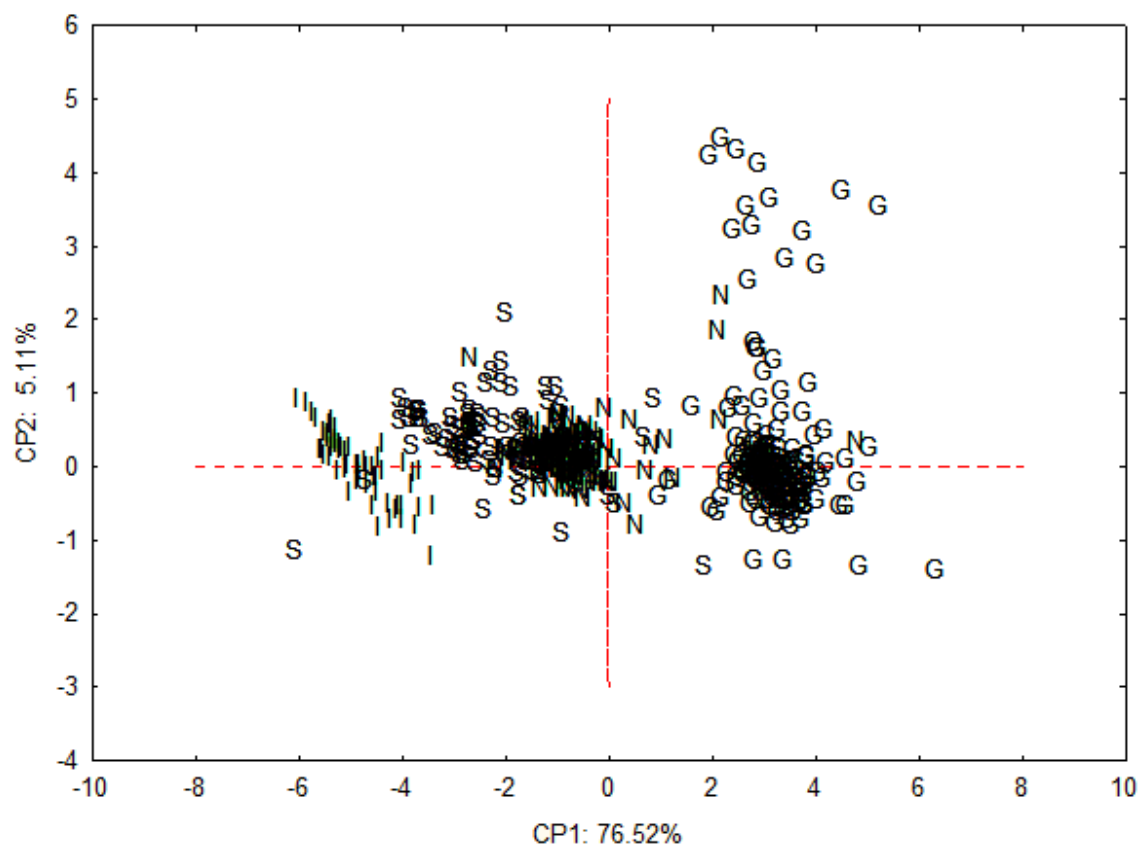


Figura 7. Resultado de la proyección de todos los individuos en el espacio de los componentes principales, se marcan con elipses, las agrupaciones observadas. El código de identificación resultó de la siguiente manera: *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I).

En el CP1, las variables más importantes para la conformación de los grupos fueron: LPTO (-0.94), LPD (-0.91), AC (-0.89), APC (-0.88). Mientras que en el CP2 las variables de mayor peso fueron: LIO (0.44) DO (-0.32), los resultados se observan en Tabla 3.

Tabla 3. Factores de correlación de las variables con cada componente principal, simbología: Longitud patrón (LP); Altura de cuerpo (AC); Longitud cefálica (LC); Longitud predorsal (LPD); Longitud preanal (LPA); Longitud del pedúnculo caudal (LPC); Altura del pedúnculo caudal (APC); Longitud preorbital (LPRO); Longitud postorbital (LPO); Diámetro de la órbita ocular (LO); Longitud del espacio interorbital (LIO); Longitud mandíbula superior (LMS). Se resaltan en negritas los valores de las variables más significativas.

Variable	CP 1	CP 2
AC	-0,89	-0,10
LC	-0,87	0,10
LPD	-0,91	-0,08
LPA	-0,82	-0,17
LPC	-0,87	-0,20
APC	-0,88	-0,15
LPRO	-0,86	0,20
LPO	-0,94	-0,03
LO	-0,87	-0,32
LIO	-0,82	0,44
LMS	-0,88	0,33

Análisis de variables canónicas de tipo discriminante

Para comprobar la posible existencia de diferencias significativas entre las especies de *Lile* estudiadas, se aplicó un AVC de tipo discriminante para corroborar la estructura taxonómica establecida *a priori*. El modelo indicó que si existen diferencias significativas entre los grupos con base en el cálculo del estadístico lambda de Wilks ($\lambda = 0.03007$, $F_{(33,1382)} = 84.027$, $p < 0.0000$), lo cual indica un buen modelo de discriminación. De un total de 11 caracteres incluidas en el análisis, solo ocho contribuyeron de manera significativa a la discriminación de los grupos: Altura del cuerpo (AC); Longitud cefálica (LC); Longitud predorsal (LPD); Longitud preanal (LPA); Altura del pedúnculo caudal (APC); Longitud preorbital (LPO), Diámetro de la órbita ocular (DO); Longitud del espacio interorbital (LIO).

Tabla 4. Resultados obtenidos para el AVC de tipo discriminante, para un total de 11 variables evaluadas en *Lile* spp. Lambda de Wilks: 0.03007, $F_{(33,1382)} = 84.027$ $p < 0.0000$. Simbología: longitud patrón (LP), altura de cuerpo (AC), longitud cefálica (LC), longitud predorsal (LPD), longitud preanal (LPA), longitud del pedúnculo caudal (LPC), altura del pedúnculo caudal (APC), longitud preorbital (LPRO), longitud postorbital (LPO), diámetro de la órbita ocular (LO), longitud del espacio interorbital (LIO), longitud mandíbula superior (LMS). Se resaltan en negritas las variables con una significancia estadística.

Variable	Lambda de Wilks	Lambda parcial	F-remove	p	Tolerancia	1-tolerancia (R^2)
AC	0.052	0.75	52.11	0.000000	0.81	0.19
LC	0.041	0.96	7.20	0.000099	0.61	0.39
LPD	0.050	0.77	45.43	0.000000	0.85	0.15
LPA	0.040	0.97	5.46	0.001070	0.95	0.05
LPC	0.039	1.00	0.43	0.733172	0.74	0.26
APC	0.041	0.95	7.42	0.000073	0.91	0.09
LPRP	0.039	0.99	1.48	0.219827	0.59	0.41
LPO	0.040	0.98	2.77	0.041170	0.63	0.37
LO	0.041	0.95	8.89	0.000010	0.56	0.44
LIO	0.042	0.92	12.90	0.000000	0.66	0.34
LMS	0.039	0.99	1.03	0.380731	0.58	0.42

Se generaron tres variables canónicas que en suma representaron el 100% de la variancia total, donde las dos primeras variables (VC1 = 97% y VC2 = 1%), representan el 98 % de la varianza explicada por el modelo de discriminación. A través del cálculo del estadístico ji cuadrada (χ^2) se determinaron los valores significativos de la correlación canónica, lo que indica una alta proporción de la variancia compartida entre especies y variables morfométricas con las funciones discriminantes calculadas (Tabla 5).

Tabla 5. Valores del AVC, aplicado a 11 caracteres morfométricos evaluados en ejemplares de *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*.; prueba de χ^2 con remoción sucesiva de raíces. La simbología es la siguiente: VC = variable o raíz canónica, R = correlación canónica, g.l. = grados de libertad; p = nivel de significancia.

VC	Eigenvalor	R	Lambda de Wilks	χ^2	g.l	P
0	19.1806	0.97	0.039	1538.50	33	0.000000
1	0.2379	0.44	0.788	112.76	20	0.000000
2	0.0245	0.15	0.976	11.48	9	0.244155

La VC1 presentó los coeficientes estandarizados relativos más altos para las variables morfométricas: Altura corporal (AC) y la longitud predorsal (LPD). VC2 presentó los coeficientes más altos para la longitud cefálica (LC) y el diámetro de la órbita ocular (DO; Tabla 6).

Tabla 6. Valores de los coeficientes relativos estandarizados obtenidos del AVC de 11 variables morfológicas evaluadas en *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*. Los caracteres con mayor contribución se resaltan en negritas; simbología se detalla en la tabla 4 y Figura 1.

Caracter	VC1	VC2	VC3
AC	-0.55	-0.33	-0.28
LC	-0.11	0.55	0.32
LPD	-0.50	-0.35	0.02
LPA	-0.14	-0.26	0.39
LPC	-0.03	-0.13	0.04
APC	-0.22	-0.06	0.36
LPRP	-0.05	-0.26	-0.24
LPO	-0.11	0.28	-0.31
LO	-0.19	0.54	-0.54
LIO	-0.28	0.45	0.26
LMS	-0.10	-0.06	0.20
Eigenvalor	19.18	0.24	0.02
% acumulado	97	98	100

La dispersión de los individuos en el espacio de las variables canónicas se presenta en la Figura 8; en donde se puede observar la clara separación de *L. gracilis* (G) y *L. aff. stolifera* (I), en contraste con *L. stolifera* (S) y *L. nigrofasciata* (N) que no muestran una clara separación, esto podría ser consecuencia de la gran similitud morfológica que exhiben ambas especies.

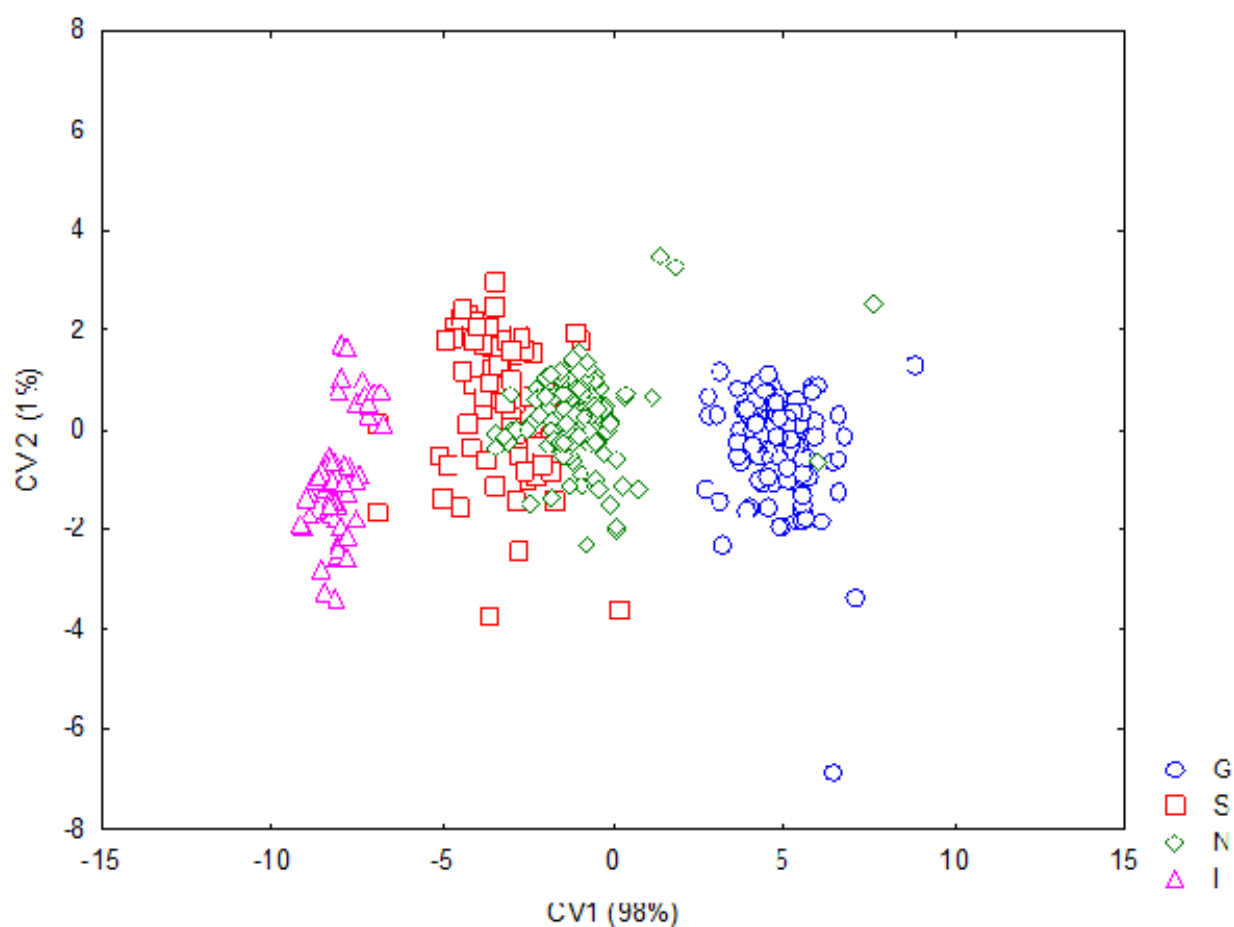


Figura 8. Proyección de los individuos en el espacio de las raíces canónicas (CV1 = 98% y CV2 = 1%), la simbología queda de la siguiente manera: *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I).

El porcentaje promedio de clasificación del modelo tuvo el 93.8 % de certidumbre estadística; de forma individual *L. gracilis* y *L. aff. stolifera* tuvieron los valores más altos con el 100% de corrección, seguidas por *L. nigrofasciata* con el 93.5% y *L. stolifera* con el 77%, los resultados completos se presentan en la tabla 7.

Tabla 7. Matriz de clasificación de *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*, las columnas muestran la clasificación observada y los renglones la clasificación predicha por el modelo. Simbología: *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I).

Grupo	Porcentaje de corrección	G p= 0.38	S p= 0.17	N p= 0.32	I p = 0.12
G	100	184	0	0	0
S	77.01	0	66	18	2
N	93.55	2	8	145	0
I	100	0	0	0	58
Total	93.79	186	74	163	60

A partir de los valores de las distancias cuadradas de Mahalanobis (D^2), se determinó que las especies con mayor semejanza morfológica son *L. stolifera* y *L. nigrofasciata* ($D^2 = 5.77$), las más diferentes fueron *L. gracilis* y *L. aff. stolifera* ($D^2= 167.04$) y se resalta que esta última comparte mayor semejanza con *L. stolifera* ($D^2= 25$; Tabla 8).

Tabla 8. Distancias cuadradas de Mahalanobis (D^2), generadas a través de los valores promedio de las medias de los 11 caracteres analizados para: *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I) .

Especies	G	S	N	I
G	0.00	67.56	34.36	167.04
S	67.56	0.00	5.77	25.00
N	34.36	5.77	0.00	51.71
I	167.04	25.00	51.71	0.00

Con las distancias de Mahalanobis se generó un dendograma de similitud morfológica (Figura 9) mediante el método de unión simple y el algoritmo UPGMA, donde se aprecia la existencia de tres grupos principales: [*L. aff. stolifera* + [*L. stolifera* + *L. nigrofasciata*]] + *L. gracilis*.

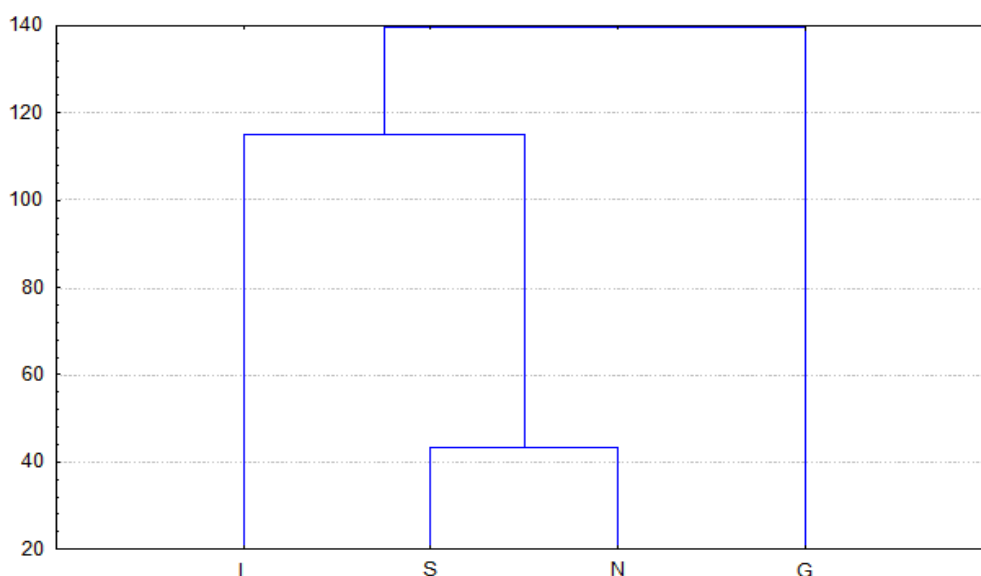


Figura 9. Dendrograma de clasificación obtenido a partir de las distancias cuadradas de Mahalanobis, generadas en el AVC aplicado a 11 variables morfológicas evaluadas en *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*., se aplicó el método de unión simple y el algoritmo UPGMA.

6.3.2 Análisis morfométrico: Protocolo de morfometría geométrica

Superimposición: obtención de coordenadas Procrustes.

El diagrama de dispersión de las coordenadas Procrustes y la configuración resultante (Figura 10), representan la forma promedio contra la cual se compararon las cuatro formas correspondientes a las especies de *Lile* estudiadas, los círculos azules representan cada una de las 12 marcas que fueron establecidas de la morfología externa de los 216 ejemplares examinados, mientras que el punto rojo en el centro representa el valor centroide.

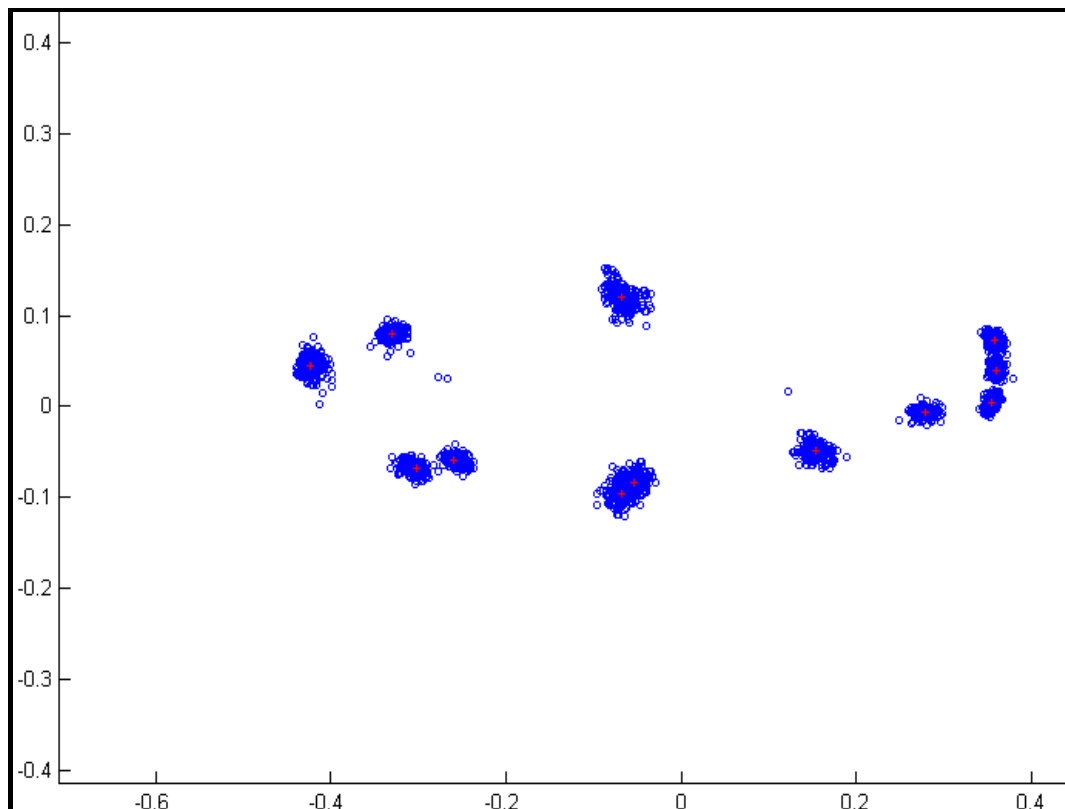


Figura 10. Configuración de 12 marcas anatómicas evaluadas en 216 individuos de *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*. Ver simbología en materiales y métodos.

Análisis de variables canónicas de tipo discriminante

Para comprobar la posible existencia de diferencias significativas entre *Lile* spp., se aplicó un AVC de tipo discriminante para corroborar la estructura taxonómica establecida *a priori*. El modelo indicó que si existen diferencias significativas entre los grupos, con base en el cálculo del estadístico lambda de Wilks ($\lambda = 0.054$, $F_{(60,576)} = 14.469$, $p < 0.0000$), que indica un buen modelo de discriminación; de un total de 20 variables incluidas en el análisis, solo 14 contribuyen de manera significativa ($P < 0.05$) a la discriminación de los grupos (ver Tabla 9).

Tabla 9. Valores obtenidos para el AVC de tipo discriminante, para un total de 11 caracteres morfométricos evaluados en *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*. Lambda de Wilks: 0.03007, $F_{(33,1382)} = 84.027$ $p < 0.0000$. Se resaltan en negritas las variables con significancia estadística.

Variable	Lambda de Wilks	Lambda parcial	F-remove	p	Tolerancia	1-Tolerancia (R^2)
Var1	0.07	0.99	0.77	0.51	0.62	0.38
Var2	0.07	0.91	6.42	0.00	0.47	0.53
Var3	0.07	0.98	1.36	0.25	0.62	0.38
Var4	0.08	0.86	10.77	0.00	0.51	0.49
Var5	0.07	0.95	3.17	0.03	0.51	0.49
Var6	0.07	0.93	4.85	0.00	0.75	0.25
Var7	0.07	0.90	7.47	0.00	0.66	0.34
Var8	0.07	0.92	5.30	0.00	0.26	0.74
Var9	0.07	0.87	9.80	0.00	0.51	0.49
Var10	0.07	0.93	4.93	0.00	0.28	0.72
Var11	0.07	0.96	2.61	0.05	0.63	0.37
Var12	0.07	0.91	6.75	0.00	0.55	0.45
Var13	0.07	0.99	0.69	0.56	0.45	0.55
Var14	0.07	0.89	8.03	0.00	0.67	0.33
Var15	0.07	0.99	0.78	0.51	0.53	0.47
Var16	0.07	0.90	7.16	0.00	0.44	0.56
Var17	0.07	0.96	2.57	0.06	0.40	0.60
Var18	0.07	0.87	9.54	0.00	0.51	0.49
Var19	0.12	0.56	51.23	0.00	0.33	0.67
Var20	0.08	0.83	12.78	0.00	0.53	0.47

Se generaron tres variables canónicas que en suma representaron el 100% de la variancia total, donde las dos primeras variables ($VC1 = 72\%$ y $VC2 = 21\%$), representan el 93 % de la variancia explicada por el modelo de discriminación. A través del cálculo del estadístico ji cuadrada (χ^2) se determinaron los valores significativos de la correlación canónica, lo que indica una alta proporción de la variancia compartida entre especies y variables morfométricas con las funciones discriminantes calculadas (Tabla 10).

Tabla 10. Valores del AVC, aplicado a 20 variables evaluadas en ejemplares de *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*; prueba de χ^2 con remoción sucesiva de raíces. La simbología es la siguiente: VC = variable o raíz canónica, R = correlación canónica, g.l. = grados de libertad y p = nivel de significancia.

VC	Eigenvalor	R	Lambda de Wilks	χ^2	g.l	p
0	4,144818	0,897569	0,064554	556,2700	60	0,000000
1	1,211241	0,740112	0,332121	223,7580	38	0,000000

La VC1 presentó los coeficientes estandarizados relativos más altos para las variables: Var 8 16, 18 y 19. Mientras que la VC2 presentó los coeficientes más altos para: Var 2, 19 y 20, (Tabla 11).

Tabla 11. Valores de los coeficientes relativos estandarizados de 20 variables evaluadas en *Lile* spp. Se resaltan las variables con mayor contribución.

Variable	CV1	CV2	CV3
Var1	0.03	-0.15	0.16
Var2	-0.11	0.52	0.35
Var3	-0.09	0.06	-0.31
Var4	0.40	-0.33	-0.60
Var5	0.19	0.31	-0.20
Var6	0.20	0.33	-0.11
Var7	0.08	-0.52	-0.10
Var8	0.56	0.25	-0.19
Var9	0.16	-0.65	0.11
Var10	0.37	0.48	0.23
Var11	-0.19	0.13	0.30
Var12	-0.26	0.19	-0.60
Var13	-0.02	-0.18	0.15
Var14	-0.31	-0.17	-0.52
Var15	-0.03	-0.07	0.27
Var16	0.47	0.30	0.10
Var17	0.06	-0.30	0.40
Var18	0.55	0.07	-0.12
Var19	-1.22	-0.50	0.15
Var20	0.20	-0.66	0.38
Cum.Prop	0.72	0.94	1.00

La dispersión de los individuos en el espacio de las variables canónicas se presenta en la Figura 11; en donde se puede observar la separación de *L. gracilis* (G) y *L. aff. stolifera* (I), en el caso de esta última menos marcada, en contraste con *L. stolifera* (S) y *L. nigrofasciata* (N) que no muestran una clara separación; esto podría ser consecuencia de su gran similitud morfológica.

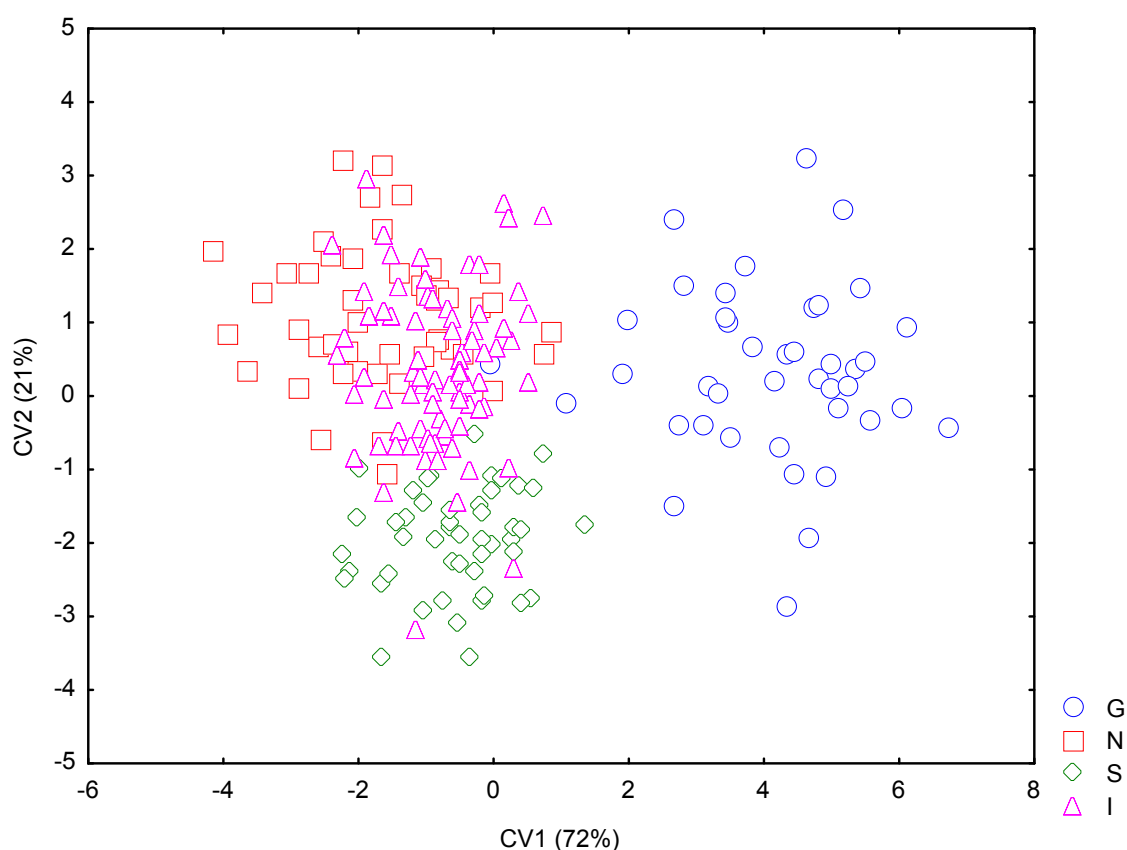


Figura 11. Proyección de los grupos evaluados, en el espacio de las variables canónicas, VC1 y VC2 acumulan el 93% de la variancia explicada por el modelo. *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I) .

El porcentaje promedio de clasificación del modelo tuvo el 89 % de certidumbre estadística; de forma individual *L. nigrofasciata* y *L. gracilis*, tuvieron los valores más altos con 96% y 93% de corrección, respectivamente; seguidas por *L. aff. stolifera* con el 89% y *L. stolifera* con el 80%, resultados completos se presentan en la Tabla 12.

Tabla 12. Matriz de clasificación de *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*, generada a partir de la aplicación de un AVC. En columnas se ofrece la clasificación observada y en reglones la esperada según el modelo. Simbología: *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I).

Grupo	% Individual	G	I	N	S
G	93	39	0	0	2
I	89	0	41	2	4
N	96	0	0	48	0
S	80	0	11	5	64
% Total	89				

A partir de los valores de las distancias cuadradas de Mahalanobis (D^2), se determinó que las especies con mayor semejanza morfológica son *L. stolifera* y *L. nigrofasciata* ($D^2 = 3.63$), las más distantes fueron *L. gracilis* y *L. aff. stolifera* ($D^2 = 33.98$) y se resalta que esta última comparte mayor semejanza con *L. stolifera* ($D^2 = 3.63$; Tabla 13).

Tabla 13. Distancias cuadradas de Mahalanobis (D^2) obtenidas a través de los puntajes de las marcas anatómicas en *Lile spp.*: *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I) .

	G	I	N	S
G	0	33,95193	26,80905	24,63665
I	33,95193	0	10,91238	3,63301
N	26,80905	10,91238	0	6,39412
S	24,63665	3,63301	6,39412	0

Con los valores de las distancias de Mahalanobis, obtenidas a partir del AVC de las especies estudiadas de *Lile spp.*, se construyó un dendograma de similitud morfológica (Figura 12) mediante el método de unión simple y el algoritmo UPGMA, donde se aprecia la existencia de tres grupos principales: *L. gracilis* + [*L. aff. stolifera* + [*L. nigrofasciata* + *L. stolifera*]].

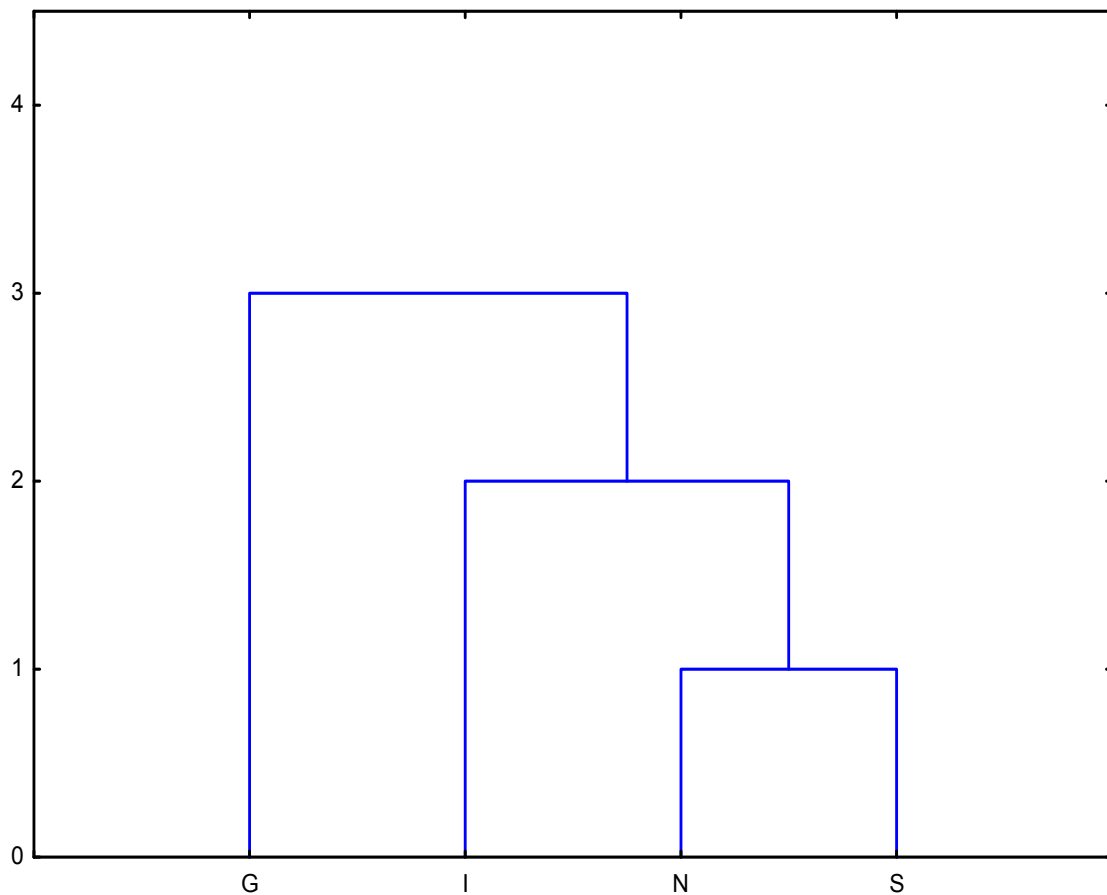


Figura 12. Dendrograma de clasificación derivado de las distancias cuadradas de Mahalanobis, obtenidas de las 12 marcas corporales evaluadas en *Lile* spp.: *L. gracilis* (G); *L. nigrofasciata* (N); *L. stolifera* (S); *L. aff. stolifera* (I). Se aplicó el método de unión simple y el algoritmo UPGMA.

La principales regiones de deformación corporal (y por ende, de diferencia entre las especies), se pudieron determinar a partir de la elaboración de una gradilla de deformación (Figura 13), donde de acuerdo a lo observado se establecen dos regiones: la zona ventral anterior, esto es desde la cabeza hasta la inserción de la aletas pélvicas (marcas 1-12-11-10) y la altura máxima del cuerpo (marcas 3 y 10).

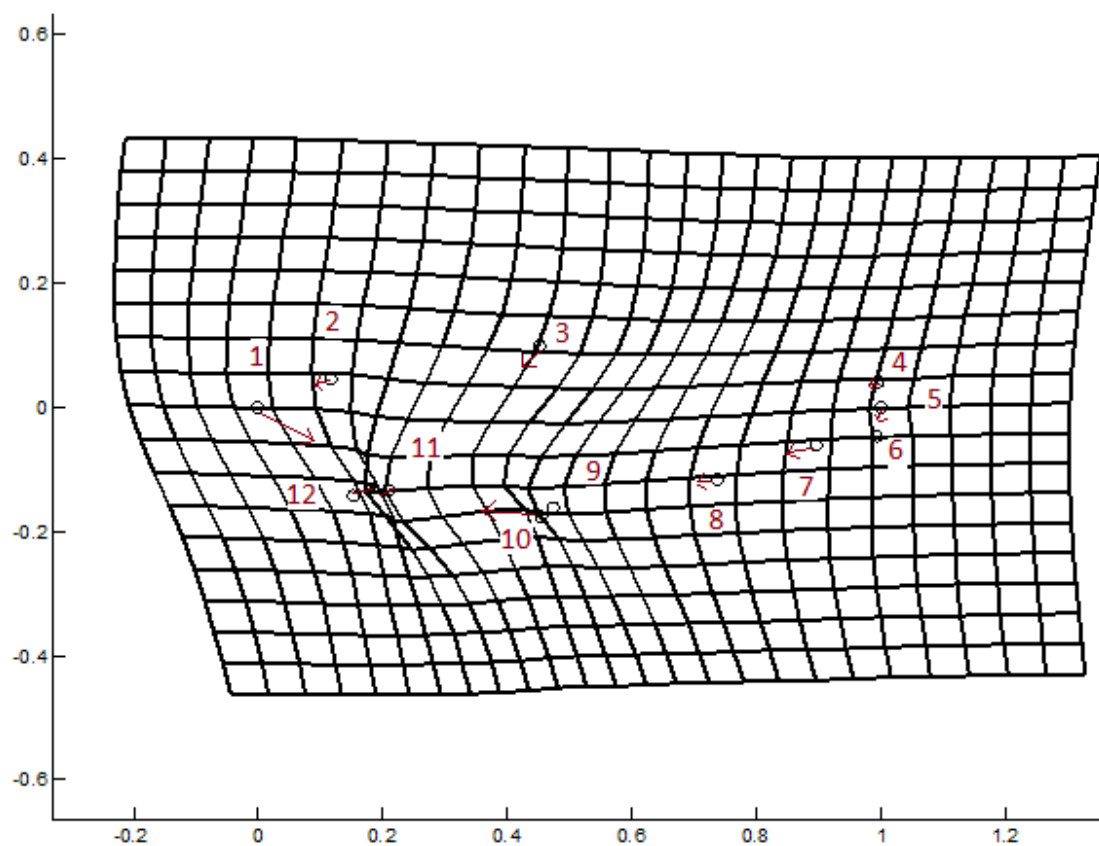


Figura 13. Gradilla de deformación de la forma promedio contra las formas corporales de *Lile gracilis*, *L. nigrofasciata*, *L. stolifera* y *L. aff. stolifera*., los círculos son los centroides de la forma promedio, y los números son la marca anatómica correspondiente, para detalles dirigirse al apartado de materiales y métodos. La orientación de los vectores (flechas rojas) indica la dirección de la deformación y su tamaño la magnitud de la misma.

6.4. Evaluación osteológica

Soportes de la aleta caudal

El esqueleto caudal de las especies de *Lile*, descrita en este trabajo (Figura 14), se ajusta al esquema general de otros clupeidos estudiados (Gómez-Gaspar, 1976; Matsuoka, 1997; Segura y Díaz de Astarloa, 2004; Whitehead y Teugels, 1985).

Al comparar los soportes de la aleta caudal de las especies de *Lile* estudiadas (Figura 14), se observa que *L. gracilis* presenta el esquema más generalizado y, que por tanto, es el utilizado para describir esta estructura ósea. En el plano dorsoventral (utilizando como referencia el eje del notocordio), la aleta caudal está compuesta por dos regiones: la región epiaxial y la hipoaxial.

En la región epiaxial hay tres epurales (Ep1, 2 y 3), tres uroneurales (Un1, 2 y 3) y un cartílago opistural (Cop). Los epurales son elementos no pareados alargados y delgados, el Ep3 está más engrosado en su sección distal comparado con los otros dos. Los uroneurales son elementos pareados y tienen las siguientes características: el Un1 son huesos alargados que se encuentran en la región posterodorsal del eje del notocordio; el Un2 son huesos alargados que están adjuntos en posición posteroventral al Un1; adjunto al Un2 y en su extremo distal se origina el Un3, el cual se encuentra débilmente unido al hipural seis (Hy6) por tejido conectivo. El cartílago opistural se encuentra ligeramente por arriba al Un3 y alineado a el eje del notocordio.

La región hipoaxial está constituida por seis hipurales y un parahipural. En la parte dorsal de la región hipoaxial hay cuatro hipurales (Hy3, 4, 5 y 6); en la parte ventral de la región hipoaxial hay dos hipurales (Hy1 y 2) y un parahipural (Ph), el diastema hipural (Ds) se encuentra en los hipurales 2 y 3. Además en esta región ventral del esqueleto caudal, se presentan cuatro cartílagos distales: el cartílago de la espina interhemal del centro preural 4 (ClhPu4), el cartílago de la espina interhemal del centro preural 3 (ClhPu3), el cartílago postparahipural de los centros preurales 2 y 3 (CPhPu2+3) y un cartílago postparahipural del centro preural 2 (CPhPu2).

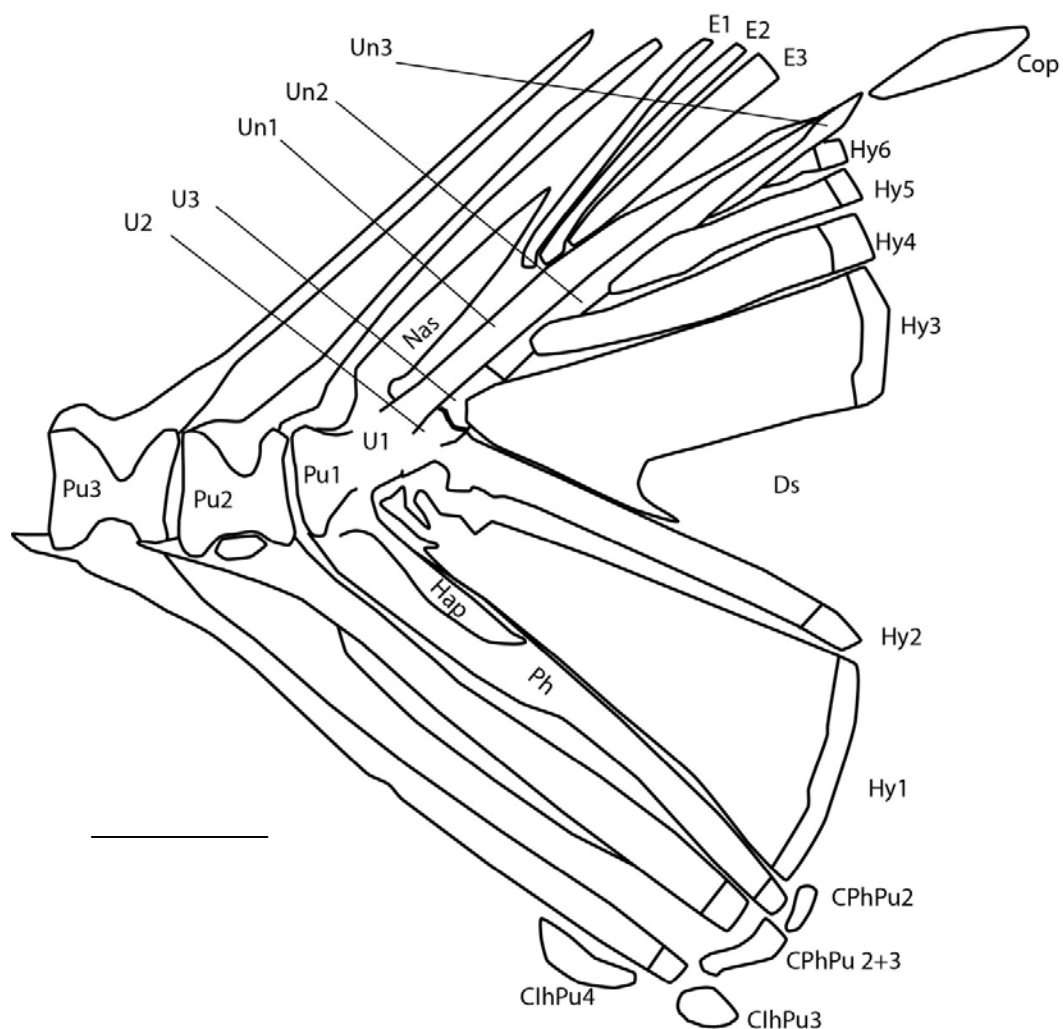


Figura 14. Complejo hipural de *Lile gracilis*. ClhPu3, cartílago de la espina interhemal del centro preural 3; ClhPu4, cartílago de la espina interhemal del centro preural 4; CPhPu2, cartílago postparahipural del centro preural 2; CPhPu2+3, cartílago postparahipural de los centros preurales 2 y 3; Cop, cartílago opistural; Ds, diastema hipural; E1, epural 1; E2, epural 2; E3, epural 3; Hap, proceso del hipurahipófisis; Hy1, hipural 1; Hy2, hipural 2; Hy3, hipural 3; Hy4, hipural 4; Hy5, hipural 5; Hy6, hipural 6; Nas, arco neural especializado; Ph, parahipural; Pu1, centro preural 1; Pu2, centro preural 2; Pu3, centro preural 3; U1, centro ural 1; U2, centro ural 2; U3, centro ural 3; Un1 uroneurales 1; Un2, uroneural 2; Un3, uroneural 3. Escala corresponde a 1 mm.

En la región dorsal todos los hipurales se osifican de manera autógena (Hy3, 4, 5 y 6), mientras que en la región ventral el parahipural también es autógeno pero está fuertemente unido al centro preural 1 (Pu1). En el caso del Hy1 la osificación también se lleva a cabo de forma autógena. El Hy2 está fuertemente fusionado con el centro ural 1 (Hy2 + U1).

De acuerdo a la Figura 14, el esquema de los soportes de la aleta caudal que tienen más parecido a *L. gracilis* son los de *L. nigrofasciata* (Figura 15), esta última especie se diferencia porque no presenta Cop y en el caso de los cartílagos distales de la región ventral, solo se observa el cartílago posthipural 1 (CpHy1); además se observó una aproximación de los epurales 1 y 2.

Al observar los soportes de la aleta caudal de *L. aff. stolifera* (Figura 16), las diferencias más notables que se distinguen con respecto al esquema de *L. gracilis*, es que el epural 1 y el 2 se observan muy próximos, mientras que el epural 3 se distingue bien separado del epural 2. Al igual que *L. nigrofasciata*, también solo tiene un cartílago distal en la región ventral, el cartílago posthipural 1 de los centros preurales 2 y 3 (CpHy1Pu2+3).

Finalmente, la diferencia más notable se presenta con *L. stolifera* (Figura 17), ya que se distingue de las otras tres especies descritas por la fusión de los epurales 1 y 2 (Ep1+2); el Un3 está más reducido de tamaño que el resto de las especies estudiadas, se observa en la punta distal del Un2. Tampoco se presenta ningún cartílago ventral distal.

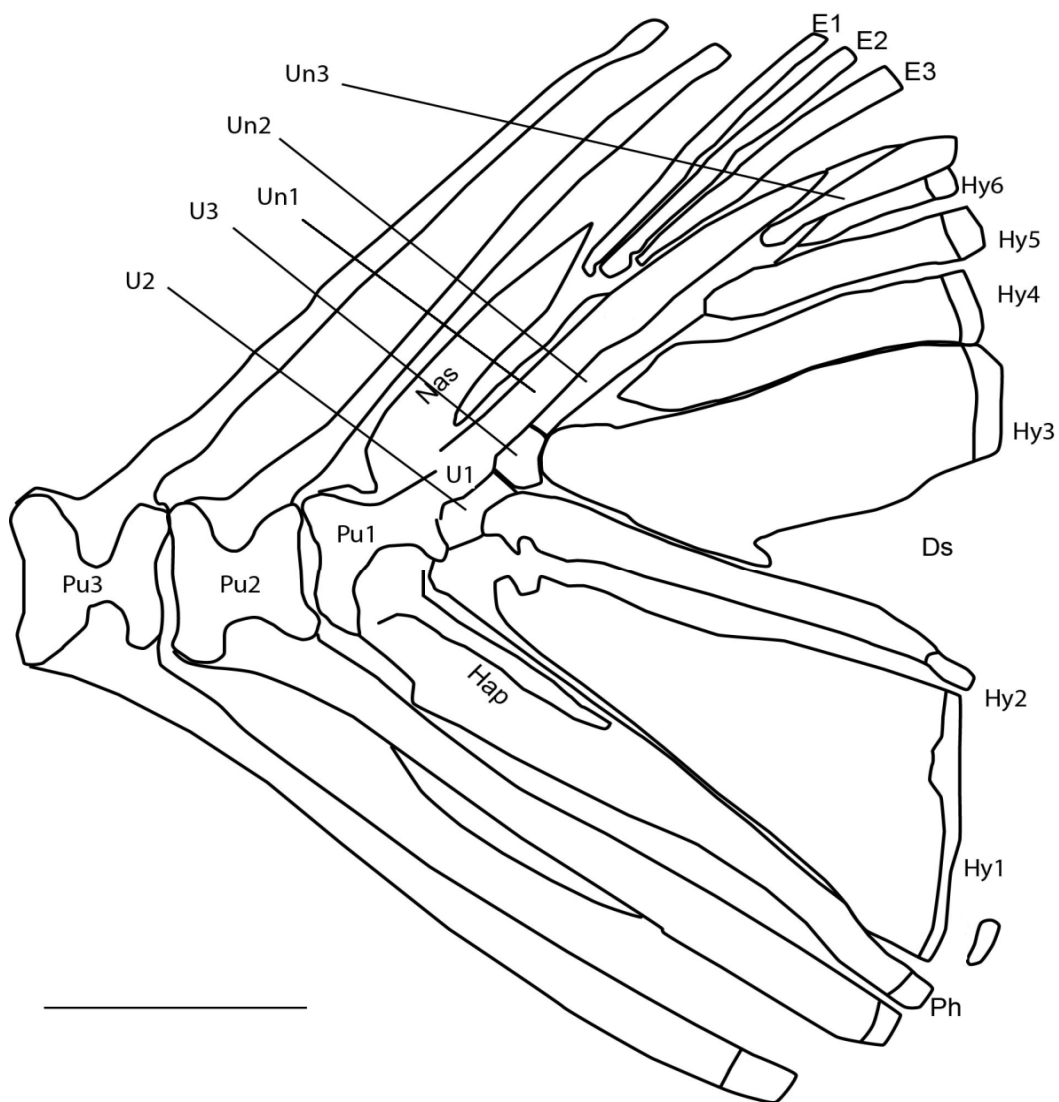


Figura 15. Complejo hipural de *Lile nigrofasciata*. ClhPu3, cartílago de la espina interhemal del centro preural 3; ClhPu4, cartílago de la espina interhemal del centro preural 4; CPhPu2, cartílago postparahipural del centro preural 2; CPhPu2+3, cartílago postparahipural de los centros preurales 2 y 3; Cop, cartílago opistural; Ds, diastema hipural; E1, epural 1; E2, epural 2; E3, epural 3; Hap, proceso del hipurahipófisis; Hy1, hipural 1; Hy2, hipural 2; Hy3, hipural 3; Hy4, hipural 4; Hy5, hipural 5; Hy6, hipural 6; Nas, arco neural especializado; Ph, parahipural; Pu1, centro preural 1; Pu2, centro preural 2; Pu3, centro preural 3; U1, centro ural 1; U2, centro ural 2; U3, centro ural 3; Un1 uroneurales 1; Un2, uroneural 2; Un3, uroneural 3. Escala corresponde a 1 mm.

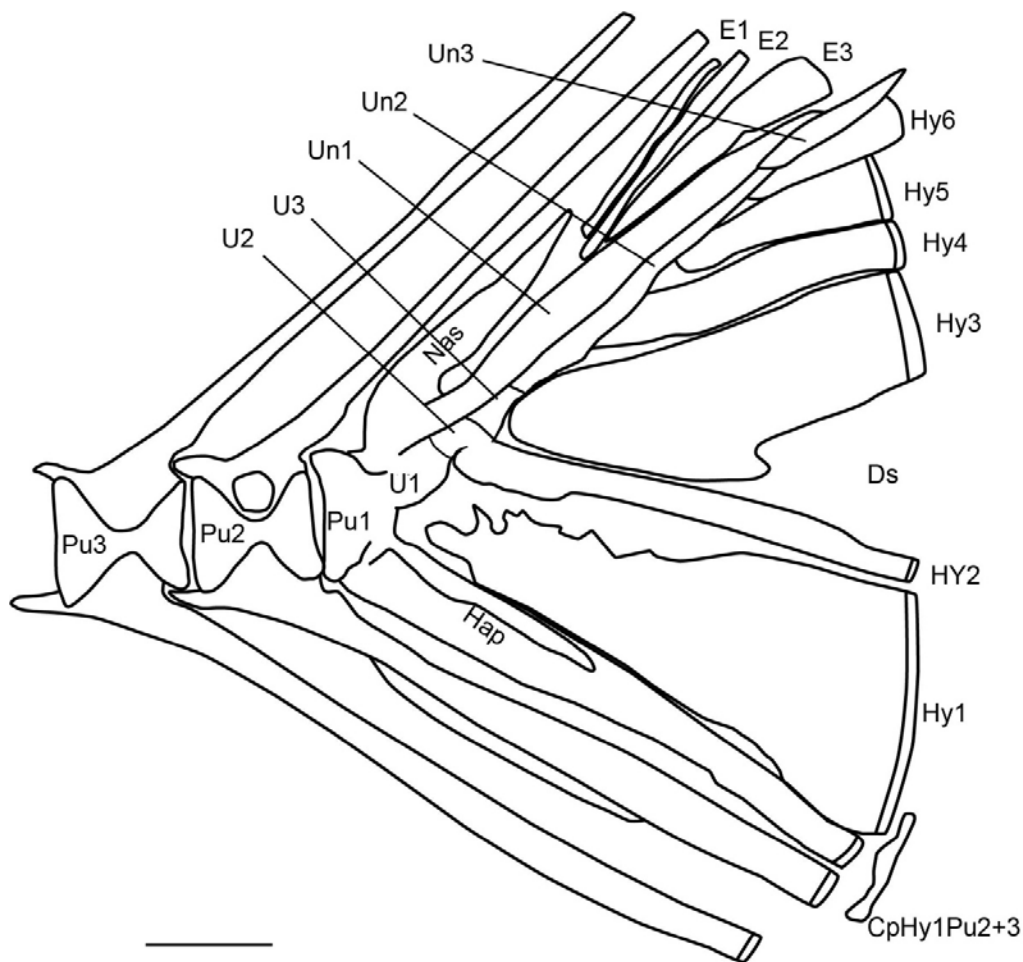


Figura 16. Complejo hipural de *Lile* aff. *stolifera*. ClhPu3, cartílago de la espina interhemal del centro preural 3; ClhPu4, cartílago de la espina interhemal del centro preural 4; CPhPu2, cartílago postparahipural del centro preural 2; CPhPu2+3, cartílago postparahipural de los centros preurales 2 y 3; Cop, cartílago opistural; Ds, diastema hipural; E1, epural 1; E2, epural 2; E3, epural 3; Hap, proceso del hipurahipófisis; Hy1, hipural 1; Hy2, hipural 2; Hy3, hipural 3; Hy4, hipural 4; Hy5, hipural 5; Hy6, hipural 6; Nas, arco neural especializado; Ph, parahipural; Pu1, centro preural 1; Pu2, centro preural 2; Pu3, centro preural 3; U1, centro ural 1; U2, centro ural 2; U3, centro ural 3; Un1 uroneurales 1; Un2, uroneural 2; Un3, uroneural 3. Escala corresponde a 1 mm.

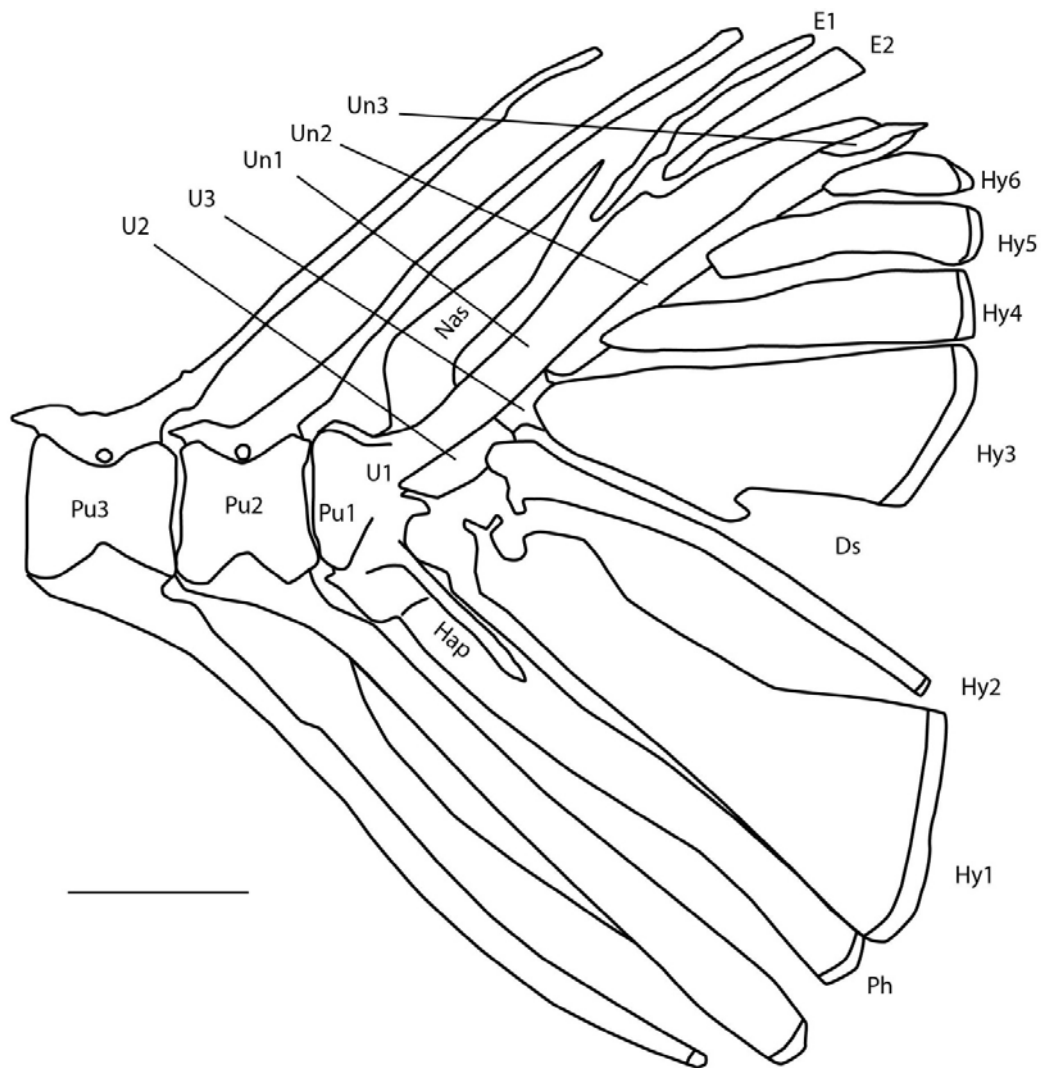


Figura 17. Complejo hipural de *Lile stolifera*. ClhPu3, cartílago de la espina interhemal del centro preural 3; ClhPu4, cartílago de la espina interhemal del centro preural 4; CPhPu2, cartílago postparahipural del centro preural 2; CPhPu2+3, cartílago postparahipural de los centros preurales 2 y 3; Cop, cartílago opisthural; Ds, diastema hipural; E1, epural 1; E2, epural 2; E3, epural 3; Hap, proceso del hipurahipófisis; Hy1, hipural 1; Hy2, hipural 2; Hy3, hipural 3; Hy4, hipural 4; Hy5, hipural 5; Hy6, hipural 6; Nas, arco neural especializado; Ph, parahipural; Pu1, centro preural 1; Pu2, centro preural 2; Pu3, centro preural 3; U1, centro ural 1; U2, centro ural 2; U3, centro ural 3; Un1 uroneurales 1; Un2, uroneural 2; Un3, uroneural 3. Escala corresponde a 1 mm.

7. DISCUSIÓN

La familia Clupeidae ha sido ampliamente estudiada debido a la importancia económico-pesquera de un notable número de sus especies, no obstante, todavía persisten las dificultades en el reconocimiento de varias de ellas (Cousseau, 1982; Aranís *et al.*, 2007). De esto último se deriva la importancia de la elaboración de estudios taxonómicos y sistemáticos, con la finalidad de generar información actualizada y útil para resolver este tipo de dificultades.

Los esfuerzos realizados y datos aportados en el presente estudio, constituyen la primera revisión formal del género *Lile* en aguas del Pacífico oriental tropical (POT); no fueron incluidas todas las especies, en particular la forma del Atlántico *L. piquitinga*, debido a los alcances y objetivos propios de este estudio.

Los resultados obtenidos en este trabajo, en lo general, coinciden con aquellos obtenidos por Castro-Aguirre *et al.*, (2002), los cuales permiten establecer que *Lile* constituye un género anfiamericano que se compone de cuatro especies válidas para el continente de América, tres con distribución en aguas del Pacífico oriental tropical, *L. gracilis*, *L. nigrofasciata* y *L. stolifera*; además de *L. piquitinga* con distribución en la vertiente del Atlántico occidental tropical. De modo adicional, a partir de el presente estudio se propone la descripción de una nueva forma que ha sido denominada, de forma preliminar, como *L. aff. stolifera*; la cual una vez que se publique de manera formal su descripción, habrá de incrementar a cinco el número de especies conocidas del género.

También se presentaron nuevos registros que amplían la distribución conocida de *L. stolifera*, específicamente en localidades ubicadas en el Estado de Oaxaca, México; esto puede ser un indicio de que a partir de la realización de un mayor número de estudios, se corrobore la extensión del área de distribución de la especie en latitudes más al sur del POT.

El uso tradicional de caracteres merísticos, ha resultado de utilidad tanto para la descripción de formas biológicas, como para la determinación taxonómica de diversas especies de peces (Strauss y Bond, 1990; Burnes, 2009).

Como resultado de la evaluación merística realizada en especies de *Lile*, se encontró que existe una mayor superposición de los conteos en los elementos merísticos aquí reportados, que aquéllos mencionados por otros autores (Whitehead, 1985; Castro-Aguirre y Vivero, 1990; Castro-Aguirre *et al.*, 1999, 2002). Lo anterior puede deberse a un menor número de ejemplares revisados en estudios previos, así como un limitado número de localidades de muestreo o como consecuencia de ambas situaciones.

Un carácter de importancia, lo fue el número de branquiespinas del primer arco branquial, característica que resultó de utilidad para la separación de *L. nigrofasciata* del resto de las especies, pues en Castro-Aguirre *et al.* (2002), se reporta que en dicha especie hay un intervalo de 36 a 40 branquiespinas; mientras que en las otras, el intervalo va de 34 a 32 elementos. En este estudio se contabilizó un intervalo que varió de 28 a 39 branquiespinas para las especies de *Lile* evaluadas, por lo que las diferencias se limitan a las modas observadas entre los grupos (Tabla 1), donde *L. nigrofasciata* se caracterizó por presentar el valor más alto con 38 elementos, este carácter fue utilizado en las claves de identificación propuestas.

En lo general, se establece que el número de branquiespinas ha sido un carácter utilizado con frecuencia para la discriminación de especies en diversas familias de Clupeiformes (e.g., Whitehead, 1985; Nelson, 2006), esto es debido a que las branquiespinas pueden reflejar patrones de adaptación ecológica y trófica; cuyo número de elementos puede estar correlacionado con el nicho que ocupan y el tamaño del alimento ingerido por filtración (Kahilainen *et al.*, 2010). Este aspecto podría influir de manera importante también en las especies de *Lile*, las cuales habitan en ambientes similares (Castro-Aguirre *et al.*, 1999).

Para las escamas de la serie lateral, Castro-Aguirre *et al.* (1990, 2002), reportan un intervalo de 34 a 36 elementos como carácter distintivo en la discriminación de *L. gracilis*; sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, se demuestra que este carácter no resulta útil para la discriminación de las especies de *Lile*, pues el intervalo determinado para las especies en su conjunto se amplió de 32 a 49 elementos, con una notable superposición. De manera similar, las escamas

predorsales no aportaron información de utilidad, puesto que tanto el intervalo como la moda de las especies, prácticamente fueron los mismos.

Se establece que el número de escudetes prepélvicos es de utilidad para diferenciar a *L. gracilis* del resto de las especies, pues dicha especie se caracterizó por presentar el intervalo más amplio de elementos (9 a 16, moda 14), razón por la cual fue utilizado en las claves de identificación que se ofrecen en este estudio. No sucedió lo mismo con los escudetes postpélvicos, puesto que los intervalos registrados presentaron superposición de elementos. El número de elementos de las aletas dorsal, anal y pectoral, tampoco aportaron información relevante para la distinción de las especies.

El patrón de coloración de la estola presente a ambos lados del cuerpo, resultó un elemento primario para la diferenciación entre especies, la utilidad de los patrones de coloración corporal se mencionan en la literatura como una característica distintiva para diversos géneros y familias de peces como: *Sebastes* (Meléndez, 2002), *Eugerres* (González-Acosta, 2005), *Cichlidae* (Voss, 1980) y *Characidae* (Miquelarena *et al.*, 2002).

La estola en *L. stolifera* conserva el aspecto plateado aun después de ser sometida al efecto de un fijador o conservador en el 90% de los ejemplares evaluados, ya sea formol o alcohol; los patrones de coloración corporal, representan una característica que es útil sobre todo cuando se trabaja con ejemplares depositados en colecciones biológicas, ya que incluso la coloración se mantiene aun después de transparentar a los ejemplares, tal como se observó en los ejemplares aquí analizados; de modo particular, se establece que *L. nigrofasciata* es rápidamente identificable por la estola color olivo-oscuro (siendo la única especie con coloración no plateada en su totalidad); mientras que *L. aff. stolifera* presenta una línea oscura en el margen superior de la estola, que puede observarse aun después de perder la coloración plateada por efecto del fijador. En el caso de *L. gracilis*, la estola plateada es más delgada y cubre de una a una y media escamas, es un carácter menos conspicuo puesto que la coloración se pierde durante la fijación. La presencia de la estola pigmentada y, en general, de los patrones de coloración, puede permitir a las

especies reconocer a sus congéneres con la finalidad de formar cardúmenes para protegerse de depredadores y facilitar el encuentro para la reproducción, tal como se ha observado en otras familias de peces como Cichlidae, Cyprinidae y Poeciliidae (Kodrick-Brown, 1998; Couldridge y Graham, 2002).

El color plateado en el cuerpo de los peces, es causado por la concentración de cristales de guanina en cromatóforos especiales llamados iridióforos, los cuales se concentran debajo de la piel (Demski, 1992); por tanto, es probable que el efecto del fijador en la estola de *L. stolifera* no sea tan severo debido a una posición más profunda de las células en el tejido dérmico, sin embargo, habrán de hacerse estudios más específicos en este aspecto.

La posición de la aleta dorsal fue un factor determinante para separar a *L. gracilis* del complejo [*L. stolifera*-*L. aff. stolifera*-*L. nigrofasciata*], la condición en la primera consiste, de una posición posterior del origen de la aleta dorsal con respecto a la inserción de la aleta pélvica, que es exclusiva de esta especie y que asimismo permite su discriminación desde tallas muy pequeñas (≥ 26 mm LP), es por lo anterior, que se adoptó como un carácter diagnóstico para las claves de identificación. Este carácter fue reportado por primera vez por Castro-Aguirre *et al.* (2002); sin embargo, tal condición no se menciona en la diagnosis original de *L. gracilis*, por lo que había pasado desapercibida en la literatura. En el resto de las especies se presenta la condición opuesta, esto es, una posición anterior del origen de la aleta dorsal con respecto a la inserción de la aleta pélvica.

La migración de las aletas, se presenta como resultado de cambios de posición en su inserción (respecto de los miómeros o vértebras durante el desarrollo), este proceso es común entre los Clupeiformes (Moser, 1981; Balart, 1995), pero su significado funcional no siempre es claro. En *L. gracilis*, la posición posterior de la aleta dorsal con respecto a las otras especies, puede tener una explicación, basada en la teoría del origen neoténico de esta especie, la cual fue propuesta por Vivero y Castillo (1990), quienes sugieren que algunas características morfológicas y osteológicas de *L. gracilis* corresponden a una forma juvenil de *L. stolifera*. En relación con esto, Whitehead y Teugels (1985) destacan una migración similar de la aleta dorsal en la

sardina pigmeo (*Sierrathrissa leonensis*) y otros clupeidos, situación que tiene lugar en estadios previos al proceso de la metamorfosis; por consiguiente, tal característica pudo mantenerse en *L. gracilis*, a partir de un fenómeno de neotenia. Las ventajas de esta condición pueden favorecer cambios bruscos de velocidad, que facilitan el escape ante la presencia de un depredador en especies de tallas pequeñas.

Al realizar los análisis morfométricos se tomaron varias consideraciones *a priori*, no se consideró al sexo como una variable de importancia en la morfología de los organismos analizados, pues no está registrado el dimorfismo sexual para estas especies; asimismo, las localidades tampoco se consideraron para no aumentar la covarianza grupos-especie y disminuir la variancia grupos-especie, lo que reduciría la discriminación interespecífica (De la Cruz, 2002). Además, se evaluó un amplio intervalo de tallas para obtener la mayor información posible y para evitar el sesgo provocado por alometría, se utilizó el algoritmo de Elliot *et al.* (1995).

Los análisis de variables canónicas establecieron una separación significativa entre las especies, donde las variables altura del cuerpo (AC), longitud cefálica (LC), longitud predorsal (LPD), altura del pedúnculo caudal (APC) y diámetro del ojo (DO) fueron las más importantes para la discriminación de las especies. De estas, se mencionan las más importantes en las claves de identificación propuestas en este estudio (LC y APC). El diámetro ocular no se consideró debido a una condición que exhiben varios grupos de teleósteos, donde se presentan mayores diámetros oculares en juveniles, proporción que se reduce con el aumento de la talla (Gosline, 1971) por lo que se consideró que no aportan información relevante en la discriminación de especies.

Las diferencias en la longitud predorsal, aunque mínimas, permitieron separar a *L. gracilis* del resto de las especies, pues en promedio los ejemplares de esta especie presentan una distancia menor, esta condición es causada por la posición que guarda el origen de la aleta dorsal en *L. gracilis*, carácter discutido previamente.

La altura del cuerpo y su relación con la longitud patrón, es un carácter comparativo muy utilizado en la identificación de teleósteos (Kullander, 1999). En el caso de *Lile*

las diferencias son mínimas y ofrecen cierta utilidad para la separación de *L. aff. stolifera* del resto de las especies, hecho que contrasta con lo establecido en las claves de identificación publicadas por Whitehead (1985), Castro-Aguirre y Vivero (1990) y Castro-Aguirre *et al.* (2002), quienes indican una mayor proporción en esta relación biométrica para *L. gracilis*. Sin embargo, de manera práctica esta medición no es igual de determinante que otras variables consideradas.

L. aff. stolifera presentó un pedúnculo caudal más alto que el resto de las especies, esta variación podría tener un origen ambiental; en este contexto, Omoniyi y Agbon (2008) atribuyen las diferencias en la altura y la longitud del pedúnculo caudal de dos poblaciones del cíclido *Sarotherodon melanotheron*, a fluctuaciones en la temperatura, salinidad y material suspendido en cuerpos de agua del sur de Nigeria.

El pedúnculo caudal es una estructura cuyo diseño y forma, están relacionados con las capacidades de natación en los peces; Fisher y Hogan (2007) confirman una fuerte relación entre el tipo de nado y la altura del pedúnculo caudal, de tal forma que aquellos peces con un pedúnculo caudal alto, son excelentes aceleradores pero solo pueden mantener esta velocidad por lapsos cortos, en comparación con aquellos peces que tiene un pedúnculo caudal delgado que les permite alcanzar mayores velocidades por más tiempo.

La longitud cefálica permite separar a *L. nigrofasciata* del resto de las especies, en promedio este taxón presenta una región cefálica menor. Aunque estas diferencias puedan ser atribuidas a la variabilidad morfológica de las especies, una cabeza de menor longitud puede resultar en un cuerpo más compacto, lo que favorecería la maniobrabilidad a bajas velocidades y optimizaría la flotabilidad neutra, esto conllevaría a un menor costo energético durante el nado (Webb, 1997).

El empleo de la herramienta de morfometría geométrica, es cada vez más amplio en ictiología, debido al refinamiento de sus técnicas y su robustez estadística, es así que podemos encontrar su aplicación cada vez en un mayor número de estudios sobre especies de diversas familias de peces (Castillo y Kossowski, 1991; Palma y Andrade, 2002).

El análisis de variables canónicas, permitió detectar diferencias significativas entre las formas analizadas, aunado al porcentaje de clasificación (89%), confirma la existencia de cuatro formas; este resultado corrobora lo observado con la morfometría tradicional.

La principal región que difiere entre los grupos de especies, fue la zona ventral de la cabeza, estas variaciones en el cuerpo pueden tener un origen eco-morfológico según lo comentado por Collyer *et al.* (2005), quienes por medio del empleo de la morfometría geométrica y tradicional, asociaron las variaciones morfológicas en *Cyprinodon tularosa* y *C. macularius*, con adaptaciones funcionales en respuesta a corrientes de agua y variaciones en la salinidad.

Las distancias cuadradas de Mahalanobis obtenidas del análisis de variables canónicas (Tabla 13), muestran que las especies con mayor semejanza fueron *L. stolifera* y *L. nigrofasciata* y las más diferentes *L. gracilis* y *L. aff. stolifera*. Toda información que deriva de analizar los contornos y estructuras corporales, es de suma importancia ya que la forma del cuerpo de un pez se da en respuesta a la interacción entre su genotipo y los factores ambientales, especialmente durante los periodos iniciales de desarrollo (Barlow, 1961); así pues, se establece que las variaciones morfométricas que pueden ocurrir entre especies e incluso poblaciones de una misma especie, podrían ser de utilidad para su discriminación e inclusive de mayor impacto que los análisis genéticos (Murta *et al.*, 2008)

El dendograma de similitud morfológica (Figura 15), permitió identificar a *L. gracilis* como la entidad con mayor diferenciación. Tal condición podría estar relacionada con las características biológicas propias de la especie, que en su momento se discutieron y que se relacionan con su distribución en cuerpos de agua oligohalinos. Lo anterior ha sido abordado por Collyer *et al.* (2005), quienes establecen la existencia de una fuerte relación entre la salinidad y la plasticidad fenotípica en grupos de ciprínidos.

Aleta caudal y complejo hipural

En este trabajo se aportan y discuten algunos caracteres osteológicos de los soportes de la aleta caudal que no habían sido reportados en estudios anteriores para las especies de *Lile* en el Pacífico. El esqueleto caudal de las especies de *Lile* descritas en este estudio, se ajusta al esquema general de otros Clupeiformes estudiados (Gómez-Gaspar, 1976; Matsuoka, 1997; Segura y Díaz de Astarloa, 2004; Whitehead y Teugels, 1985). En todos los clupeiformes la formación y osificación de la aleta caudal inicia desde el Hy1, siendo los epurales los últimos elementos en formarse (Balart, 1985; Monod, 1968).

La diferencia más significativa se observó en el número de epurales, que permite la formación de dos grupos: *L. nigrofasciata*-*L. aff. stolifera* con presencia de tres epurales en estado adulto y el complejo *L. gracilis*-*L. stolifera* con dos epurales; donde la segunda especie presentó este estado de carácter en un 80% de todos los especímenes examinados, mientras que la primera lo fue en menos del 30% en estado adulto. La fusión de epurales durante el desarrollo ontogenético de clupeidos, constituye un proceso que suele ser común según lo reportado por Kohno y Taki (1983), Balart (1985), Matsuoka (1997) y Segura y Díaz-Astarloa (2004).

La fusión del hipural 2 con el Ur (CP1+Un1+Un2), constituye un carácter sinapomórfico dentro de los clupeomorfos (Grande, 1985; Lecointre y Nelson, 1996; Segura y Díaz-Astarloa, 2004), en estos especímenes tal fusión se observa a altura del Un1. También se observaron tres caracteres sinapomórficos de Clupeoidei: la fusión del primer uroneural con el primer centro ural, reducción del primer centro ural y pérdida de escamas de la línea lateral (Grande, 1985).

En todos los ejemplares se observó tejido cartilaginoso en los extremos distales de los hipurales, con una disminución en la cantidad de este tejido con el aumento en LP del ejemplar, esto es un proceso bastante común dentro del desarrollo del complejo caudal de los peces teleósteos (Kohno y Taki, 1983; Kohno et al., 1983).

De acuerdo a lo expuesto por Patterson y Johnson (1996), cuatro caracteres que se presentan en *Lile* (y en general en Clupeiformes) son considerados basales en el

grupo de los Euteleostei: número de hipurales igual a seis; la presencia de tres epurales, uroneural 2 elongado y la existencia de un tercer uroneural.

La presencia del cartílago opistural (Cop) se ha registrado en teleósteos primitivos como Clupeiformes, Salmoniformes y Elopiformes (Roberts, 1984; Balart, 1985). Al respecto, Monod (1968) sostiene que el Cop puede ser el vestigio de un hipural, puesto que este cartílago, cuando está presente, provee de apoyo a los radios caudales y paquetes musculares de la aleta caudal.

Consideraciones finales

Se destaca que este estudio además de corroborar el estatus taxonómico del género *Lile* en el Pacífico oriental tropical, ofrece información nunca antes reportada, como lo es: la descripción de una nueva forma, *Lile* aff. *stolifera*, la discusión de caracteres morfológicos y merísticos que aclaran las confusiones que ha conllevado la identificación del género durante años, así como una descripción detallada de las diferencias encontradas en la aleta caudal de las especies. Será importante en trabajos posteriores, enfocar esfuerzos en resolver la posición taxonómica de la nueva forma descrita y realizar un estudio filogenético, que incluya todas las especies del género, con la finalidad de comprobar la monofilia del grupo.

8. CONCLUSIONES

1. La selección de caracteres merísticos, morfológicos y osteológicos, fue suficiente para poder establecer diferencias significativas entre las especies del género *Lile* del Pacífico oriental tropical. Lo anterior permite el reconocimiento de los siguientes taxa: *L. stolifera*, *L. gracilis*, *L. nigrofasciata* y una nueva forma adicional denominada *L. aff. stolifera*.
2. Los resultados de los análisis multivariados aplicados, también permitieron establecer una separación entre las especies reconocidas como válidas y la forma adicional, lo que sugiere una estabilidad taxonómica dentro del género.
3. La revisión de las diagnosis, claves de identificación, literatura especializada, el examen detallado de los ejemplares y los resultados de los análisis multivariados aplicados en este estudio, permitió aclarar la confusión existente al momento de identificar las especies.
4. Dos caracteres merísticos (numero de branquiespinas del primer arco branquial y escudetes prepélvicos), dos variables morfométricas (longitud cefálica y altura del pedúnculo caudal), la posición de la aleta dorsal y la coloración de la estola, son características que en conjunto, nos permite identificar de manera confiable las especies del género *Lile*.
5. La revisión de los soportes de la aleta caudal, permitió identificar patrones de variación de algunas estructuras entre las especies; en lo particular la diferencia más conspicua es el número de huesos epurales, que permiten la conformación de dos complejos: *L. affinis stolifera*–*L. nigrofasciata* con tres epurales y *L. stolifera*–*L. gracilis* con dos epurales.

9. LITERATURA CITADA

- Ahlstrom, E.H. 1954. Distribution and abundance of egg and larva population of the Pacific sardine. *U.S. Dept. Inter. Fish and Wild. Ser. Bull.* 93: 83-140.
- Aranis, R.A., C.R. Meléndez, R. Germán-Pequeño & F. Cerna T. 2007. *Sprattus fuegensis* en aguas interiores de Chiloé, Chile (Osteichthyes: Clupeiformes: Clupeidae). *Gayana*, 71(1): 102-113.
- Arthur, D.K. 1956. *The particulate food and food resources of the Larvae of three pelagic fishes, specially the Pacific Sardine, Sardinops caerulea*. Tesis de Doctorado, University of California. Scripps Institution of Oceanography. 231 pp.
- Bainbridge, V. 1957. Food of *Ethmalosa dorsali* (Cuvier and Valenciennes). *Nature*, 179 (4565): 874-875.
- Bainbridge, V. 1961. The early life history of the bonga, *Ethmalosa dorsalis* (Cuvier and Valenciennes). *J. Cons.*, 26 (3): 347-353.
- Balart, E.F. 1985. Development of the vertebral column fins and fin supports in the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Clupeiformes, Engraulidae). *Bull. Mar. Sci.*, 56: 495-522.
- Barlow, W. 1961. Causes and significance of morphological variation in the fishes. *Syst. Zool.*, 10: 105-117.
- Berner, L. 1959. The food of the larvae of the northern anchovy *Engraulis mordax*. *Interam. Trop. Tuna Comm. Bull.*, 4(1): 3-22.
- Berry, H. 1964. Review and emendation of family Clupeidae by Samuel F. Hildebrand. *Copeia* 4: 720-730.
- Blaxter, J.H.S. & J.R. Hunter. 1982. The biology of the clupeoid fishes. *Adv. in Mar. Biol.*, 20: 1-223.
- Bookstein, F.L., B. Chernoff, R. L. Elder, J. M. Jr. Humpries, G.R. Smith, & R.E. Straus. 1985. Morphometrics in revolutionary biology. *Acad. Nat. Sci. Phil.*, 15: 227.

Brinsmead, J. & M.G. Fox. 2002. Morphological variation between lake -and stream-dwelling rock bass and pumpkinseed populations. *J. Fish Biol.*, 61: 1619-1638.

Burnes-Romo, L.A. 2009. *Estatus taxonómico de Gerres cinereus (Walbaum, 1792), (TELEOSTEI: GERREIDAE)*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México. 89 p.

Cadrin, S.X. 2000. Advances in morphometric analysis of fish stock structure. *Rev. in Fish Biol. Fish.*, 10: 91-112.

Castillo, O.,P. Nass & C.H. Kossowski. 1995. Análisis morfométrico multivariado del bagre yaque pintado. Un híbrido artificial entre *Pseudoplatysto mafasciatum* y *Leiarius marmoratus* (Siluriformes, Pimelodidae). *Biollania*, 11:13-26.

Castro-Aguirre, J.L., G. Ruiz-Campos & E.F. Balart. 2002. A new species of the genus *Lile* (Clupeiformes: Clupeidae) of the eastern tropical Pacific. *Bull. Southern Califor. Acad. Sci.*, 101(1): 1-12.

Castro-Aguirre, J.L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos. *Depto. Pesc., Mex. Ser. Científ.*, 19 (11): 1-298.

Castro-Aguirre, J.L., & J.M. Vivero. 1990. Existencia de una nueva especie del género *Lile* Jordan y Evermann (Osteichthyes:Clupeidae) en la costa occidental del Pacífico mexicano. *An. Esc. Nac. Cien. Biol.*, 33: 135-146.

Castro-Aguirre, J.L., H.S. Espinosa-Pérez & J.J. Schmitter-Soto 1999. *Ictiofauna Estuarino Lagunar y Vicaria de México*. Instituto Politécnico Nacional. Editorial Limusa. México. 711 p.

Cervigón, F. & E. Velázquez. 1978. Revisión sistemática y estudio osteológico de las especies del género *Jenkinsia* de las costas de Venezuela (Osteichthyes: Clupeiformes). *Cuader. Oceanogr. Univ. de Oriente*, 7: 3-54.

Cheseva, Z.A. 2006. On the Biology of Gilt Sardine *Sardinella aurita* (Clupeidae) of the Central Eastern Atlantic. *J. Ichthyol.*, 46 (9): 759–767.

Collyer, M.L., J.M. Novak & G.A. Stockwell. 2005. Morphological and recently established populations of white sands pupfish (*Cyprinodon Tularosa*). *Copeia*, 2005 (1): 1-11.

Couldridge, V.C.K. & J.A. Graham. 2002. Color patterns and species recognition in four closely related species of Lake Malawi cichlid. *Behav. Ecol.*, 13(1): 59-64.

Cousseau, M.B. 1982. Revisión taxonómica y análisis de los caracteres morfométricos y merísticos de la sardina fueguina, *Sprattus fuegensis* (Jenyns, 1842) (Pisces, Clupeidae). *Rev. Invest. Desarr. Pesq.*, 3: 77-94.

Dantas-Campello, F. & M. Azevedo-Bemvenuti. 2002. Morphometric variation and osteological analysis in *Ramnogaster arcuata* (Jenyns) and *Platanichtys platana* (Regan) (Teleostei, Clupeidae). *Rev. Bras. Zool.*, 19(3): 757-766.

Darnell, R.M. 1958. Food habits of fishes and larger invertebrates of Lake "Pontchartrain, Louisiana, an estuarine community. *Pub. Inst. Mar. Sci.*, 5: 353-416.

De La Cruz-Agüero, J. 2001. Sistemática y biogeografía de las especies del género *Eucinostomus* (Teleostei: Guerreidae). México. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 181 p.

Deli-Antoni, M. Y., M. Gonzáles-Castro & J.M. Díaz de Astarloa. 2008. Análisis de la morfología ósea de peces de la laguna costera Mar Chiquita, Argentina. *Rev. Biol. Mar. Ocean.*, 43(2): 355-380.

Demski, L.S. 1992. Chromatophore systems in teleosts and cephalopods: a levels oriented analysis of convergent systems. *Brain Behav Evol.* 40: 141-156.

Echelle, A. A. y A. F. Echelle, 1984. Evolutionary genetics of a "species flock": Atherinid fishes of the Mesa Central Mexico, p. 93-110. In: A.A. Echelle & I. Konfield (eds.).

Evolution of fish species flocks. University of Maine, Orono.

Elliot, N.G., K. Haskard & J.A. Koslow. 1995. Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplosthetus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. *J. Fish Biol.*, 46: 202-220.

Fisher, R. & J.D. Hogan. 2007. Morphological predictors of swimming speed: a case study of pre-settlement juvenile coral reef fishes. *J. Exper. Biol*, 210: 2436-2443.

Fowler, H.W. 1911. Notes on clupeoid fishes. *Proceed. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 63: 204-221.

Fujita, K. 1989. Nomenclature of cartilaginous elements in the caudal skeleton of teleostean fishes. *Jap. J. Ichthyol.*, 36(1): 22–29.

Gallo, V., J.O. Calvo & A.W.A. Kellner. 2011. First record of a clupeomorph fish in the Neuquén Group (Portezuelo Formation), Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *Cret. Res.*, 32(2): 223-235.

Gill, T. 1861. Synopsis of the Subfamily of Clupeinae. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phila.*, 13: 33-38 p.

Gómez-Gaspar, L. 1976. Osteología de *Lile piquitinga* (Schreiner y Miranda Ribeiro 1903) (Pisces Clupeidae). *Mus. Mar.*, 8: 3-52.

Gonzales-Acosta A.F. 2005. Estudio Sistemático y Biogeográfico del Género *Eugerres* (Perciformes:Gerreidae). México. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. 206 p.

Gosline, W.A. 1961. The perciform caudal skeleton. *Copeia*, 3: 265–270.

Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, MA. 502 p.

Grande, L. 1985. Recent and fossil Clupeomorph fishes with materials for revision of the subgroups of clupeoids. *Bull. Am. Mus. Nat. His.*, 181 (2): 235-307.

Günther, G. 1957. Predominance of the young among marine fishes found in fresh water. *Copeia*, 1957: 13-16.

Harder, W. 1958. Zur Anatomie des Darmtraktes einiger Familien der Clupeiodea: Clupeidae, Dorosomatidae, Dussumieriidae und Engraulididae (Clupeiformes, Pisces). *Kur. Mitteil. Inst. Fischereibio. Univer. Hamb.*, 8: 11-61.

Hedgecock, D., E.S. Hutchinson, G. Li, F.L. Sly & K. Nelson. 1989. Genetic and morphometric variation in the Pacific sardine *Sardinops sagax caerulea*: Comparisons and contrasts with historical data and with variability in the northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull.*, 87: 653-671.

Herman, S.S. 1963. Planktonic fish eggs and larvae of Narragansett Bay. *Limnol. Oceanog.*, 8 (1): 103-109.

Hildebrand, S.F. 1963. Family Clupeidae. 257-454. In: Bigelow, H.B. Fishes of the western North Atlantic. *Sears Foundation for Marine Research, Yale University Mem.* 1(3): 257- 454 p.

Holliday, F.G.T. 1958. The spawning of the herring. *Scottish Fisher. Bull.*, 10: 11-13.

Hubbs, C.L. & K.F. Lagler. 1947. Fishes of the Great Lakes región. *Cranbrook Inst. Of Sci., Bull.*, 26: 186.

J.L. Castro Aguirre, A. F. González, J. De La Cruz & R. Moncayo. 2002. Ictiofauna marina-costera del Pacifico Central Mexicano: análisis preliminar de su riqueza y relaciones biogeográficas. En: Jiménez Quiroz M. del C. y Espino Barr E. (Edits.). *Los Recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación. México. 611 p.

Johnson, G.D. & C. Patterson. 1996. Relationships of Lower Euteleostean Fishes. 251-332. In: Stiassny, M. L. J., L. R. Parenti & G. D. Johnson (Edits). *Interrelationships of fishes*. Academic Press, San Diego, California. 496 p.

Jordan, D.S. & B.W. Evermann. 1896. The fishes of North and Middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 47 (1): 1-1240 p.

Jordan D.S. & C.H. Gilbert. 1881. Description of five new species of fishes from Mazatlan, México. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 4: 458-463.

June, F.C. 1961a. Age and size composition of the menhaden catch along the Atlantic coast of the United States, 1957; with a brief review of the commercial fishery. *U.S. Depart. Int., Fish and Willd. Serv., Spec. Scien. Report-Fisher.*, 373: 39 p.

Kahilainen K.K., A. Siwertsson, O.K., Gjellaand, R. Knudsen, T. Bohn & A. Amundsen. 2010. The role of gill raker number in adaptive radiation of coregonid fish. *Evolut. Ecol.*, 25 (3): 573-588.

Kartavtsev, Y.P., I.G. Pushnikova & G.M. Rybnikova. Multivariate Morphometric Analysis of Pacific Herring, *Clupea pallasii* (Clupeiformes: Clupeidae) in Sakhalin Waters: Investigation of Intraspecific Differentiation. *Russ. J. Mar. Biol.*, 2008, 34 (5): 288–295.

Kobelkowsky, A. & S. Ortiz-Burgos. 2007. Morfología del sistema digestivo de *Dorosoma cepedianum* (Pisces: Clupeidae). *Arch. Mex. Anat. Nueva Epoca*, 2 (1): 35-38.

Kodric-Brown, A. 1998. Sexual dichromatism and temporary color changes in the reproduction of fishes. *Amer. Zool.*, 38: 70-81.

Kohno H. & Y. Taki. 1983. Comments on the Development of Fin-supports in Fishes. *Jap.. J. Ichthyol.*, 3: 284-290.

Kohno, H., Y. Taki, Y. Ogasawara, Y. Shirojo, M. Taketomi & M. Inoue. 1983. Development of swimming and feeding functions in larval *Pagrus major*. *Jap. J. Ichthyol.*, 30 (1): 47-60.

Kullander, S.O. 1999. Fish species – how and why. *Rev. fish Biol. Fisher.*, 9: 325-352.

Kuntz, A. & L. Radcliffe. 1917. Notes on the embryology and larval development of twelve teleostean fishes. *Bull. U.S. Bureau Fisher.*, 35: 88-134.

Lagler, K.F., J.E. Bardach, & R.R. Miller. 1962. *Ichthyology*. John Wiley and Sons, New York, 545 p.

Lajus, D.L. 2001. Variation patterns of bilateral characters: variation among characters and among populations in the White Sea herring, *Clupea pallasii marisalbi* (Berg) (Clupeidae, Teleosti). *Biol. J. Linnean Soc.*, 74: 237-253.

Lavoué, M.S., M. Miya, A. Kawaguchi, T. Yoshino & M. Nishida. 2008. The phylogenetic position of an undescribed paedomorphic clupeiform taxon: mitogenomic evidence. *Ichthyol. Res.*, 55: 328–334.

Lebour, M.V. 1920. The food of young clupeoids. *J. Mar. Biol. Ass.*, 12: 458-465.

Lecointre, G. & G. Nelson. 1996. Clupeomorpha, sister-group of Ostariophysi, pp. 193-207. *En: Stiassny, M.L.J., L.R. Parenti & G. Johnson (Edits.). Interrelationships of fishes.* Academic Press, San Diego, California. 496 p.

Li, C. & G. Ortí. 2007. Molecular phylogeny of Clupeiformes (Actinopterygii) inferred from nuclear and mitochondrial DNA sequences. *Molec. Phylogen. Evol.*, 44: 386–398.

MacGowan, M.F. & F.H. Berry. 1983. Clupeiformes: Development and Relationships, pp. 108-126. *En: H. G. Moser, W. J. Richards, D. M. Cohen, M. P. Fahay, A. W. Kendall Jr. and S. L. Richardson (Ed.). Ontogeny and Systematics of fishes.* American Society of Ichthyologists and Herpetologists.

MacKenzie C.L. & J.J. Howard. 2006. *The Fishermen's Lives in Pacific Coast Villages from Mexico to Peru, Supported by Landings of Mangrove Cockles (Anadara spp.), Clams (Polymesoda spp.), Oysters (Crassostrea spp., Ostreola spp.), Shrimp (Penaeus spp.), Crabs (Callinectes spp.), and Finfish.* Departament of Commerce National Oceanic and Atmospheric Administration. Massachussets. 31p.

Marak, R.R., & J.B. Colton. 1961. Distribution of fish eggs and larval, temperature, and salinity in the Georges Bank-Gulf of Maine area, 1953. *U.S. Depart. of the Inter., Fish Wild. Serv., Spec Scient. Report-Fisher.*, 398: 61p.

Matsuoka, M. 1997. Osteological development in the Japanese sardine, *Sardinops melanostictus*. *Ichthyol. Res.*, 44 (3): 275-295.

Meek, S.E. & S.F. Hildebrand. 1923. The marine fishes of Panama. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser.*, 15 (14): 1-1045.

- Michael, L. Collyer, J. M. Novak, & C. A. Stockwell. 2005. Morphological Divergence of Native and Recently Established Populations of White Sands Pupfish (*Cyprinodon tularosa*). *Copeia*, (1): 1–11.
- Monod, T. 1968. Le complexe urophore des poissons téléostéens. *Mémoires de l'Institut Fondamental D'Afrique Noire*, 81: 1–705.
- Moser, H.G. 1981. Morphological and functional aspects of marine fish larvae. 90-131 p. In: R. Lasker, (Edits.). *Marine fish larvae; morphology, ecology, and relation to fisheries*. Univ. Washington Press. 131 p.
- Munroe, T.A. & M.S. Nizinski. 2003. Clupeidae, pp. 804-830. En: Carpenter, K.E. (Edit.). *The Living Marine Resources of the Western Central Atlantic. FAO Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication*. FAO.
- Murta, A.G., A.L. Pinto & P. Abaunza. 2008. Stock identification of horse mackerel (*Trachurus trachurus*) through the analysis of body shape. *Fish. Res.*, 89: 152–158.
- Nelson G.J. 1967. Gill arches of teleostean fishes of the family Clupeidae. *Copeia*, (2): 389-399.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the World*. 4a ed. Nueva Jersey: John Wiley, 601 p.
- Nybelin, O. 1963. Zur morphologie und terminologie des Schwanzskelettes der Actinopterygier. *Arkiv. Zoologi.*, 2(15): 485–516.
- Omoniyi, I.T. & A. O. Agbon. 2008. Morphometric Variations in *Sarotherodon melanotheron* (Pisces: Cichlidae) from Brackish and Fresh Water Habitats in South-western Nigeria. *West Afri. Jou. Appl. Ecol*, 12.
- Palma, J. & J.P. Andrade. 2002. Morphological study of *Diplodus sagus*, *Diplodus puntazzo* and *Lithognathus mormyrus* (Sparidae) in the Eastern Atlantic and Mediterrean sea. *Fish. Reser.*, 57: 1-8.

- Patterson, C. 1968. The caudal skeleton on lower liassic pholidophorid fishes. *Bull. of the British Mus. (Nat. Hist.) Geol.*, 16: 203-239.
- Peña-Alvarado, N., M. Figuerola-Fernández, & W. Torres-Ruiz. 2008. Reproductive Biology of Three Important Baitfishes (Clupeidae) in Puerto Rico. *Gulf and Caribb. Fisher. Inst.*, 61: 38-47.
- Potthoff, T. 1984. Clearing and staining techniques, pp. 35–37. *In*: Moser, H.G., Richards, W.J., Cohen, D.M., Fahay, M.P., Kendall, A.W., Jr. and Richardson, S.L. (Ed.). *Ontogeny and Systematics of fishes*. American Society of Ichthyologists and Herpetologists, Special Publication 1.
- Regan, C.T. 1917. A revision of the clupeoid fishes of the genera *Pomolobus*, *Brevoortia* and *Dorosoma*, and their allies. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 19(112): 297-316.
- Reid, R.N., L.M. Cargnelli, S.J. Griesbach, D.B. Packer, D.L. Johnson, C.A. Zetlin, W. W. Morse & P.L. Berrien. 1999. Essential Fish Habitat Source Document: Atlantic Herring, *Clupea harengus*, Life History and Habitat Characteristics. *NOAA Technical Memorandum NMFS NE*, 126 p.
- Rizzotti M. & F. Gioppato. 1999. Fish haemoglobins: the order Clupeiformes. *Rev. Fish Biol. Fisher.*, 9: 71–87.
- Roberts, T.R. 1984. Skeletal anatomy and classification of the neotenic asian salmoniform superfamily Salangoidea (icefishes or noodlefishes). *Proc. Calif. Acad. Sci.* 43: 79-220.
- Rohlf F. & D.E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Syst. Zool.* 39: 40–59.
- Rohlf, F.J. 1990. Morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. System.* 21: 299-316.
- Rohlf, F.J. 2004. *Preface in Morphometrics-applications in biology and paleontology*. A. M. T. Elewa (Ed.). Springer-Verlag: New York.
- Rojo, A.L. 1991. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, USA, 273 p.

Rosenberg, R., & L.E. Palmén. 1982 Composition of herring stocks in the Skagerrak-Kattegat and the relations of these stocks with those of the North Sea and adjacent waters. *Fisher. Res.*, 1: 83-104.

Schreiner, C. & Ribeiro A.M. 1903. A collecao de peixes do Museu Nacional do Rio do Janeiro. *Archos Mus. Nac. Rio Janei.*, 12: 71-107.

Schultze, H.P. & G. Arratia. 1989. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). *Zool. J. Linn. Soc.*, 97: 189-231.

Segura, V. & J.M. Díaz de Astarloa. 2004. Análisis osteológico de la saraca *Brevoortia aurea* (Spix) (Actinopterygii: Clupeidae) en el Atlántico suroccidental. *Rev. de Biol. Mar. Oceanog.*, 39 (2): 37–52.

Silva, A. 2003. Morphometric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern Atlantic and western Mediterranean. *J. Mar. Sci.*, 60 (6): 1352-1360.

Silva, G.S. & Pequeño, R.G. 2007. Los peces Clupeiformes del litoral Valdiviano (Chile): Clave de reconocimiento y comentarios (PISCES:OSTEICHTHYES). *Rev. Biol. Mar. Ocean.* 42 (3): 357-363.

Stiassny, M.L.J. 2002. Revision of *Sauvagella bertin* (Clupeidae; Pellonulinae; Ehiravini) with a Description of a New Species from the Freshwaters of Madagascar and Diagnosis of the Ehiravini. *Copeia*, (1): 67-76.

Strauss, R.E. & F.L. Bookstein. 1982. The truss – body form reconstructions in morphometrics. *System. Zool.*, 31: 113–135.

Strauss, R.E. & C.E. Bond. 1990. Taxonomic Methods: Morphology. P: 109-140. In: C.B. Scherck & B. OP. (Edits.). *Meth. Fish Biol.* American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, E.U.A. 684 p

Suttkus, R.D., & B.I. Sundararaj. 1961. Fecundity and reproduction in the largescale menhaden, *Brevoortia patronus* Goode. *Tulane Stud. in Zool.*, 8 (6): 177-182.

Vivero J.M & J.R. Castillo. 1990. *Lile gracilis* Castro-Aguirre y Vivero un caso de especiación por neotenia. *Bol. Inst. Oceanogr.*, 28(1,2): 121-126.

Voss, J. 1980. *Color patterns of African cichlids*. T. F H. Publications, Neptune City New Jersey. 125 p.

Webb, P.W. 1997. Swimming. 3–24. *In*: D. H. Evans (Ed.). *The physiology of fishes*. CRC Press, Florida.

Whitehead, P.J.P. & G.G. Teugels. 1985. The West African pigmy herring *Sierrathrissa leonensis*: general features, visceral anatomy, and osteology. *Am. Mus. Novit.* 2835:1-44.

Whitehead, P.J.P. 1985. FAO Species Catalogue. Clupeoid fishes of the world (Suborder Clupeoidei). An annotated and illustrated catalogue of the herrings, sardines, pilchards, sprats, shads, anchovies and wolfherrings. Pt. 1 Chirocentridae, Clupeidae and Pristigasteridae). FAO Fisheries Synopsis 125, V. 7, Pt I, 303 pp.

Wilhem, H. 1958. Zur Anatomie des Darmtraktes einiger Familien der Clupeoidea: Clupeidae, Dorosomatidae, Dussumieriidae und Engraulididae (Clupeiformes, OPisces). *Kurze Mitteilungen aus dem Institut fur Fischerei biologie der Universitit Hamburg*, 8: 11-61.

Wilson, R.R. & P.D. Alberdi. 1991. An electrophoretic study of Spanish sardine suggests a single predominant species in the eastern Gulf of Mexico, *Sardinella aurita*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 792-798.

Yáñez-Arancibia, A. & L.J. Ruiz. 1978. Osteología de anchoa parva (Meek e Hildebrand) y su discusión comparada con seis especies de la familia. (Pisces: Engraulidae). *An. Centro Cienc. Mar. Limnol. UNAM*, 5 (1): 7-53.

Zar, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2nd edition. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall. 130 p.

ANEXO

Estado	Localidad	Total
Baja California Sur		
	Bahía Concepción, La Paz	24
	Bahía Magdalena	1
	Ensenada de la Paz	1
	El Conchalito, La Paz	46
	Isla Anegada	11
	Mulegé	6
	Medano Amarillo	2
	Puerto Chale	2
	San Carlos	8
	San José del Cabo	10
Chiapas		
	Carretas-Pereyra, Chiapas	30
	Sistema Lag. Chantuto-Ponzacola	46
	Pijijiapán	58
	Acapetahua	72
Guerrero		
	Laguna Tres Palos	55
Jalisco		
	Bahía Chamela	5
Michoacán		
	Río Rangel	8
Nayarit		
	Agua Brava	1
Oaxaca		
	San Vicente	20
	Laguna de Chacahua	18
	Laguna superior	36
	Estero Los perros	7
	Mar Tiléme (Laguna Inferior)	3
Sinaloa		
	Topolobampo	9
	Santa Bárbara	3
Sonora		
	Guaymas	1