

Universidad Autónoma de Querétaro
Facultad de Ciencias Naturales
Licenciatura en Biología

Variación morfológica en *Chirostoma attenuatum* Meek, 1902 (Pisces: Atherinopsidae)
y sus implicaciones taxonómicas

Tesis individual

Que como parte de los requisitos para obtener el grado de

Licenciada en Biología

Presenta:

Ana Luz Luna Coronel

Dirigida por:

Dr. Isaí Betancourt Resendes

SINODALES

Dr. Isaí Betancourt Resendes
Presidente

Dr. Juan Pablo Ramírez Herrejón
Secretario

Dr. Raciél Cruz Elizalde
Vocal

Centro Universitario
Querétaro, Qro.
2026
México

La presente obra está bajo la licencia:
<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.es>



CC BY-NC-ND 4.0 DEED

Atribución-NoComercial-SinDerivadas 4.0 Internacional

Usted es libre de:

Compartir — copiar y redistribuir el material en cualquier medio o formato

La licenciante no puede revocar estas libertades en tanto usted siga los términos de la licencia

Bajo los siguientes términos:



Atribución — Usted debe dar [crédito de manera adecuada](#), brindar un enlace a la licencia, e [indicar si se han realizado cambios](#). Puede hacerlo en cualquier forma razonable, pero no de forma tal que sugiera que usted o su uso tienen el apoyo de la licenciante.



NoComercial — Usted no puede hacer uso del material con [propósitos comerciales](#).



SinDerivadas — Si [remezcla, transforma o crea a partir](#) del material, no podrá distribuir el material modificado.

No hay restricciones adicionales — No puede aplicar términos legales ni [medidas tecnológicas](#) que restrinjan legalmente a otras a hacer cualquier uso permitido por la licencia.

Avisos:

No tiene que cumplir con la licencia para elementos del material en el dominio público o cuando su uso esté permitido por una [excepción o limitación](#) aplicable.

No se dan garantías. La licencia podría no darle todos los permisos que necesita para el uso que tenga previsto. Por ejemplo, otros derechos como [publicidad, privacidad, o derechos morales](#) pueden limitar la forma en que utilice el material.

Índice de contenido

| | |
|-----------------------------------|-----------|
| RESUMEN | 1 |
| SUMMARY | 3 |
| DEDICATORIAS | 5 |
| AGRADECIMIENTOS | 6 |
| INTRODUCCIÓN | 8 |
| ANTECEDENTES | 10 |
| JUSTIFICACIÓN | 14 |
| OBJETIVOS | 15 |
| MATERIALES Y MÉTODOS | 16 |
| RESULTADOS | 24 |
| DISCUSIÓN | 50 |
| CONCLUSIÓN | 54 |
| REFERENCIAS | 55 |
| ANEXOS | 61 |

Índice de figuras

| | |
|---|--------------|
| Figura 1. Ubicación geográfica de los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén, lugar donde se encuentran las poblaciones estudiadas..... | 17 |
| Figura 2. Caracteres morfométricos y merísticos empleados para la investigación | 20 |
| Figura 3. Diagrama de cajas de los caracteres morfométricos lineales con los valores en centímetros..... | 26-27 |
| Figura 4. Análisis de agrupamiento de los caracteres morfométricos expresados en porcentaje..... | 29 |
| Figura 5. Análisis de componentes principales de los caracteres morfométricos, con respecto a la matriz de varianza-covarianza..... | 31 |
| Figura 6. Análisis de discriminantes de las variables obtenidas en el ACP con los caracteres morfométricos..... | 33 |
| Figura 7. Radios de las aletas anales que presentaron datos anómalos..... | 35 |
| Figura 8. Branquiespinas que presentaron datos anómalos..... | 36 |
| Figura 9. Diagrama de cajas de los caracteres merísticos lineales comparados entre poblaciones..... | 38 |
| Figura 10. Análisis de agrupamiento de los caracteres merísticos lineales..... | 39 |
| Figura 11. Análisis de componentes principales de los caracteres merísticos, con respecto a la matriz de varianza-covarianza..... | 41 |
| Figura 12. Análisis de discriminantes de las variables obtenidas en el ACP con los caracteres merísticos, considerándola matriz de varianza-covarianza..... | 43 |
| Figura 13. Análisis de componentes principales con matriz de correlación de los caracteres morfométricos y merísticos..... | 46 |
| Figura 14. Análisis de discriminantes de las variables obtenidas en el ACP con los caracteres morfométricos y merísticos, considerando la matriz de correlación..... | 49 |

Índice de cuadros

| | |
|--|-----------|
| Cuadro 1. Medidas lineales morfológicas expresadas en cm, prueba de Kruskal-Wallis y ANOVA..... | 25 |
| Cuadro 2. Eigenvalores y eigenvectores para los dos primeros componentes principales para los caracteres morfológicos..... | 30 |
| Cuadro 3. Eigenvectores para los caracteres morfométricos..... | 32 |
| Cuadro 4. Agrupación de los individuos según el método de Jackknifed (con los datos del análisis discriminante de los caracteres morfométricos..... | 32 |
| Cuadro 5. MANOVA y Test de Hotelling para todos los caracteres morfométricos. | 34 |
| Cuadro 6. Medidas lineales merísticas y prueba de Kruskal-Wallis..... | 37 |
| Cuadro 7. Eigenvalores y eigenvectores para los tres primeros componentes principales para los caracteres merísticos..... | 40 |
| Cuadro 8. Eigenvectores para los caracteres merísticos..... | 42 |
| Cuadro 9. Agrupación de los individuos según el método de Jackknifed (con los datos del análisis discriminante de los caracteres merísticos..... | 42 |
| Cuadro 10. MANOVA y Test de Hotelling para todos los caracteres merísticos..... | 44 |
| Cuadro 11. Eigenvalores y eigenvectores para los dos primeros componentes principales para los caracteres morfológicos y merísticos..... | 47 |
| Cuadro 12. Eigenvectores para los caracteres merísticos..... | 48 |
| Cuadro 13. Agrupación de los individuos según el método de Jackknifed (con los datos del análisis discriminante para la matriz de correlación)..... | 48 |
| Cuadro 14. Caracteres discriminantes que diferencian a las poblaciones de <i>C. attenuatum</i> | 48 |

RESUMEN

Los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén son sistemas lacustres formados por la actividad tectovolcánica del centro de México, antiguamente estaban conectados y drenaban al sistema del Lerma. Estas conexiones se vieron interrumpidas, aislando los sistemas lacustres en sistemas endorreicos. La afinidad de la fauna entre los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén con el Lerma es una explicación de las conexiones antiguas entre estos sistemas lacustres y el Lerma. Uno de los componentes ictiofaunísticos de estos sistemas lacustres es el charal prieto, *Chirostoma attenuatum*, representado por dos poblaciones aisladas en los lagos Pátzcuaro y Zirahuén. El charal prieto junto con los peces blancos son los grupos más derivados en la representación filogenética del género *Chirostoma* y con adaptaciones exclusivas a los sistemas lacustres. Históricamente, las poblaciones del charal prieto han sido consideradas como subespecies al estar aisladas geográficamente. Los estudios moleculares demostraron la existencia de divergencia genética entre ambas poblaciones. Sin embargo, no se cuenta con un estudio morfométrico exhaustivo para sustentar o refutar la hipótesis de representar las poblaciones como entidades independientes. Por lo tanto, el presente trabajo tiene por objetivo delimitar la variación morfológica en las poblaciones aisladas de *Chirostoma attenuatum*. El material biológico se obtuvo en parte de la Colección de Peces de la Universidad Michoacana (CPUM) y otra parte con los pescadores locales de los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén. Para estudiar la variación morfológica de los peces se usaron caracteres morfométricos y merísticos previamente descritos para otras especies del mismo género. Los datos morfométricos obtenidos fueron estandarizados mediante dos procesos: 1.- con base a la longitud estándar, y las medidas relacionadas con la cabeza con base a la longitud cefálica expresando los valores en porcentajes, 2.- se convirtieron a logaritmo base diez, para evitar el sesgo de la alometría. Para determinar los caracteres que presentan diferencias estadísticas entre las poblaciones de Pátzcuaro y Zirahuén, se realizó una prueba no paramétrica Kruskal-Wallis para datos que no cumplen con los supuestos de normalidad para

la prueba de Shapiro-Wilk, mientras que con los que cumplieron con los supuestos se realizó una prueba paramétrica ANOVA. Adicionalmente para descartar caracteres y así encontrar aquellos diagnósticos se realizó un análisis de componentes principales (ACP). Con los caracteres que resultaron relevantes para el ACP se realizó el análisis discriminante para encontrar aquellos caracteres que separan a las poblaciones. Los resultados obtenidos proporcionaron información relevante sobre diferencias morfológicas consistentes, destacando los caracteres merísticos entre las poblaciones de la especie *C. attenuatum*, apoyando la hipótesis molecular y genética, reforzando la idea de que *C. attenuatum zirahuen* en realidad debería reconocerse como *Chirostoma zirahuen*. Sustentando la hipótesis de la identidad taxonómica propuesta por Betancourt-Resendes et al. (2018).

Palabras clave: diferenciación, especies, evolución morfológica, mandíbula.

SUMMARY

The lakes of Patzcuaro and Zirahuen are lacustrine systems formed by the tectonic-volcanic activity of central Mexico. They were once connected and drained into the Lerma system. These connections were interrupted, isolating the lakes into endorheic systems. The similarity of the fauna between the lakes of Patzcuaro and Zirahuen with the Lerma is evidence of their ancient connections. One of the ichthyofaunal components of both lakes is the charal prieto, *Chirostoma attenuatum*, represented by two isolated populations in lakes Patzcuaro and Zirahuen. The charal prieto, and peces blancos, are the most derived groups in the phylogenetic representation of the genus *Chirostoma* inhabiting to lacustrine systems. Historically, the populations of charal prieto have been considered subspecies due to their geographic isolation. Molecular studies have been demonstrated genetic divergence between both populations. However, there is no exhaustive morphometric study to support or refute this hypothesis of treating these populations as independent species. Therefore, the present work aims to delimit the morphological variation in the isolated populations of *Chirostoma attenuatum*. The fish samples were obtained from the Fish Collection of the Universidad Michoacana (CPUM) and from local fishermen in the lakes of Patzcuaro and Zirahuen. To adrees the morphological variation of the fish, morphometric and meristic characters previously described for other species of the same genus were used. The morphometric data obtained were standardized through two processes: 1) based on standard length, and for head-related measurements, based on head length, expressing the values as percentages; 2) converted to base-ten logarithms to avoid allometry bias. To determine which characters showed statistical differences between the Patzcuaro and Zirahuen populations, a non-parametric Kruskal-Wallis test was performed for data that did not meet the normality assumptions of the Shapiro-Wilk test, while those that did meet the assumptions were analyzed with a parametric ANOVA. Additionally, to discard non-diagnostic characters and identify diagnostic ones, a principal components analysis (PCA) was performed. With the characters found relevant for the PCA, a discriminant analysis was conducted to find those characters that separate the

populations. The results provided relevant information on consistent morphological differences, highlighting the meristic characters between the populations of the species *C. attenuatum*, supporting the molecular and genetic hypothesis, and reinforcing the idea that *C. attenuatum zirahuen* should in fact be recognized as *Chirostoma zirahuen*, thus supporting the molecular hypothesis proposed by Betancourt-Resendes et al. (2018).

Keywords: differentiation, species, morphological evolution, jaw

DEDICATORIAS

“Nunca dejes de pensar, incluso un pensamiento erróneo es mejor que no pensar”

- Hipantia de Alejandría

A todas mis maestras y maestro de vida.

AGRADECIMIENTOS

Este fue un trabajo en conjunto de personas que quizá no tienen idea de su aportación es por eso que les agradezco a continuación:

Dr. Isaí sin su guía cuando me encontraba rodeada de posibilidades, por la cual pude fluir hasta llegar a este resultado sin la confianza, apoyo, pláticas, oportunidades, consejos, risas, reflexiones, comentarios, retroalimentación y formación brindada no hubiera sido lo mismo fue una experiencia gratificante.

Dr. Juan Pablo y Dr. Raciél sus valiosas aportaciones y apoyo enriquecieron la calidad de este escrito.

Familia González Alejo me abrieron las puertas de su casa, me incluyeron en sus actividades, me enseñaron un poco de lo mucho que saben, me permitieron vivir un día en medio del lago de Pátzcuaro, me mostraron el hábitat del charal prieto todo esto fue de ayuda para comprender, analizar y ver más allá de lo obvio.

Luis y Erick tus consejos y conocimiento para la toma de fotografías fueron importantes para la obtención de dicho material.

Jesús y Jorge no tienen idea de lo valiosos que fueron sus comentarios, tome en cuenta cada uno de ellos y los disecciones cuidadosamente. La retroalimentación tanto académica como personal fue esencial.

A mis amigos el haber y seguir compartiendo el camino de la biología con ustedes, su amistad incondicional y recordarme lo fascinante que es la curiosidad es grandioso hicieron que valiera la pena cada momento.

Alma a lo largo de mi vida has alimentado mi curiosidad con un sin fin de datos, tu ojo crítico que influenció la estética del trabajo porque el arte y la ciencia son complementarios no opuestos.

A mis padres Alma y Antonio a pesar de todo me han apoyado a lo largo de este camino, me enseñaron que no hay sueños demasiado grandes que sean imposibles de cumplirse, han creído en mis sueños y me han incentivado a seguir adelante en cada momento.

INTRODUCCIÓN

El centro de México se caracteriza por actividad volcánica y tectónica debido a que es una zona de subducción de las placas Cocos y Rivera, lo que contribuyó a procesos de reconfiguración hidrológica por la formación de cadenas montañosas que dieron lugar a barreras biogeográficas, riqueza en especies y un inusual nivel de endemismos (Beltrán-López et al., 2017; Ferrari et al., 2000; Pérez-Rodríguez et al., 2015). La formación de la Faja Volcánica Transmexicana se remonta al Mioceno medio cuando un arco orientado de E-W se colocó en la longitud de Morelia-Querétaro, durante el Mioceno medio las evidencias indican que no existió la presencia de un arco al oeste de Morelia. Durante el Cuaternario el campo volcánico Michoacán-Guanajuato se constituyó por más de 1000 centros eruptivos a lo largo de 40,000 km² (Gómez-Tuena et al., 2005). Las cuencas endorreicas donde se localizan los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén se caracterizan por la presencia de especies de *Chiostoma* y goodeidos, la ubicación de los lagos sugiere la unión por medio de una conexión antigua que llegaba a las aguas del Lerma siendo separados por efectos tectónicos (Álvarez, 1972). La cuenca del lago de Zirahuén fue modificada por vulcanismo posterior a su origen ya que el emplazamiento de los flujos de lava de “La Magueyera” (hace 7.2 kyr), redujo el área e incremento la altitud afectando la morfología previa de la cuenca formando una estructura al suroeste, elevada 270 m sobre el lago (Ortega et al., 2010).

El género *Chiostoma* es el segundo grupo ictiofaunístico más diverso del centro de México, representado por 18 especies y 6 subespecies (Barbour, 1973). El diferenciar entre géneros es una problemática evidente al observar una parafilia de las especies *C. riojai*, *C. arge* y *C. contrerasi*, con las especies de Poblana (Bloom et al., 2009). Para diferenciar las especies del género *Chiostoma*, las características morfológicas son similares, llegando al punto de superponerse dificultando la identificación entre especies, al emplear análisis de la forma de distintas especies no presentan diferencia en general siendo agrupadas como una especie (Meek, 1902; Barbour, 1973; Barriga-Sosa et al., 2002; Alarcón-Durán et al., 2017). El grupo “*C. humboldtianum*” incluye nueve especies lacustres, *C. humboldtianum*, *C. grandocule*, *C. estor*, *C. lucius*, *C. sphyraena*, *C. consocium* y *C. promelas* (Barriga-Sosa et al.,

2002); las especies antes mencionadas incluyendo a *C. patzcuaro* y *C. chapalae*, son denominadas como clado “*humboldtianum*” siendo *C. attenuatum* la especie hermana del clado (Bloom et al., 2009).

Los estudios en los que se involucra al charal prieto *C. attenuatum*, se centran en el estudio de su especialización trófica en el lago de Pátzcuaro (García-De-León et al., 2014), la sistemática y evolución del género *Chirostoma* (Barbour, 1973), sistemática y biogeografía de la tribu Menidii (Bloom et al., 2009), aspectos reproductivos (Rojas-Carrillo, 2006), la morfología de su aparato mandibular (Soria-Barreto y Paulo-Maya, 2005), los helmintos que parasitan la especie (Lira-Guerrero et al., 2008), y su osteología (Soria-Barreto y González-Díaz, 2004). El charal prieto está representado por dos poblaciones aisladas en los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén, reconociéndose como subespecies, *C. attenuatum attenuatum* del lago de Pátzcuaro y *C. attenuatum zirahuén* del lago de Zirahuén, (Meek, 1902; Barbour, 1973), recientemente se ha reportado divergencia genética > 1.0 para el gen mitocondrial citocromo b con diversidad genética única, siendo aisladas por un evento alopatrico temprano datado c.a. de 0.7 Myr. (Bloom et al., 2009; Betancourt-Resendes et al., 2018), valor que está por debajo del estándar de divergencias genéticas para otros peces teleósteos, pero valores similares para especies dentro del mismo género (Betancourt-Resendes et al., 2020; Bloom et al., 2013; Campanella et al., 2015).

ANTECEDENTES

Meek en 1902 describió a *C. attenuatum* en su contribución a la ictiología mexicana, para tal efecto, colectó en distintos sistemas fluviales y revisó la ictiofauna incluyendo individuos del género *Chirostoma*, dando como resultado la descripción de nuevas especies. Los caracteres que uso para la descripción del charal prieto fueron: el largo de la base de la aleta anal, número de radios de la aleta anal, número de branquiespinas y el tamaño de los dientes, y con base en las diferencias: coloración del cuerpo, branquiespinas y el origen de la espina dorsal.

Barbour en 1973 realizó uno de los trabajos de sistemática más exhaustivos y representativos del género *Chirostoma*. En su estudio, consideró 19 variables morfométricas y nueve variables merísticas, para elaborar la diagnosis de las especies del género, en esta obra incluyó a las subespecies de *C. attenuatum*, previamente descritas por Meek, presentando cuatro caracteres diagnósticos como son el número de escamas de la línea lateral, la distancia del hocico a la primera aleta dorsal, largo del pedúnculo caudal y la forma del hocico.

Alaye-Rahy en 1993 continuó con la revisión del género *Chirostoma* analizando caracteres morfométricos y merísticos, considero 142 organismos con una longitud total mayor a 12 cm, posteriormente llevó a cabo una subselección de individuos para análisis estadísticos, con los cuales, hizo una comparación con lo reportado por Barbour, además, de una descripción de las especies. De los caracteres considerados, 11 clasificaron a los individuos en cinco especies. Sin embargo, 21 individuos presentaron características de más de una especie, resaltando la variación morfológica y traslape de caracteres en estas especies.

Barriga-Sosa et al. en 2002 retomaron 23 variables reportadas en las investigaciones de Barbour en 1973, Barbour y Chernoff en 1984, además de cuatro variables reportadas como informativas para separar 16 especies de *Chirostoma*. En el análisis del grupo de especies "*C. humboldtianum*" los llamados

peces blancos, consideraron 367 individuos de 11 sitios en cuatro lagos de Michoacán, de igual manera desarrollaron análisis genéticos con 23 loci de isoenzimas. Observaron variación en la forma, pero no en el tamaño de las especies y diferenciación genética significativa además de información para diferenciar las especies. Las variables que apoyaron a la discriminación entre especies se relacionan con la cabeza, natación y estabilidad en la columna de agua. Los individuos de *C. humboldtianum* al considerar las variables merísticas (DA y PC) separaron las poblaciones sugiriendo diferenciación dentro de la especie, los individuos del lago de Pátzcuaro se separaron del resto de individuos con un 90% de clasificación correcta. Por otro lado, las variables morfométricas (DA) diferenciaron entre poblaciones de *C. grandocule*.

Barriga-Sosa et al. en 2004 como parte de un proyecto que investigó la estructura genética del género *Chirostoma*, consideraron los datos genéticos (11 loci enzimáticos) de 282 organismos. Por otro lado, examinaron la morfología de 200 individuos de *C. grandocule* de dos localidades del lago de Pátzcuaro de tres años distintos, considerando 19 variables morfológicas y 8 merísticas. Obtuvieron como resultado para la localidad de Janitzio un mayor número de alelos además de alelos raros, de igual forma, en 1999 no se encontraron alelos que se encontraron en las muestras de 1996. Por otro lado, observaron diferencia morfológica en las posiciones de la altura de la segunda aleta dorsal, longitud del pedúnculo caudal, longitud predorsal de la segunda aleta dorsal y el diámetro de la órbita entre individuos de distinta región, lo que podría ser influencia de las condiciones ambientales y fisiogeográficas contrastantes entre los sitios. Sin embargo, es una especie con niveles bajos de variación genética.

Soria-Barreto y González-Díaz en 2004 con material de colecciones faunísticas llevaron a cabo la transparentación de 20 individuos adultos de *C. attenuatum* del lago de Pátzcuaro con longitud patrón entre 6.5 - 9.4 cm, para posteriormente hacer una comparación de lo observado con ilustraciones de trabajos previos con respecto a especies del género, dando como resultado la observación de una placa dental en el endo pterigoides con posible valor taxonómico para el grupo.

Soria-Barreto y Paulo-Maya en 2005 retomaron el tamaño de muestra de *C. attenuatum* en la investigación de Soria-Barreto y González-Díaz (2004), además de incluir 20 individuos de adultos de *C. grandocule*, *C. patzcuaro* y *C. estor*, ubicaron e identificaron huesos de la región cefálica por medio de técnicas de tinción. La región oromandibular refleja diferenciación morfológica posiblemente relacionada con la captura de alimento; *C. grandocule* muestra un abertura bucal menor comparada con *C. estor* y *C. patzcuaro* con un ángulo mayor y boca terminal. Los huesos del aparato y suspensión mandibular son medidas discriminantes las cuales pueden servir como caracteres diagnósticos entre especies. En *C. patzcuaro* se observa heterogeneidad la cual podría ser resultado de eventos de hibridación derivados de procesos antropológicos.

Bloom et al. en 2009 en su estudio de sistemática y biogeografía basado en secuencias del gen mitocondrial *ND2*, incluyeron las subespecies de *C. attenuatum*, los hallazgos relevantes relacionados con el género *Chirostoma* es la parafilia de este. En relación con *C. attenuatum* se encontró evidencia que cambia la comprensión de la sistemática dentro del género; en específico los grupos “*arge*” y “*jordani*” propuestos por Barbour (1973). *C. attenuatum* se separó del resto de especies estudiadas del mismo género comportándose como la especie hermana de los pescados blancos del grupo “*C. humboldtianum*”. Además, encontraron diferencias genéticas sustanciales en el gen *ND2* del ADN mitocondrial entre las subespecies de *C. attenuatum*, convirtiéndose en el primer referente de la separación genética de ambas subespecies. Sin embargo, estos hallazgos podrían estar sesgados debido al número limitado de individuos de *C. attenuatum* incluidos en el estudio.

Betancourt-Resendes et al. en 2018 continuaron estudiando los hallazgos de la separación genética de las subespecies de *C. attenuatum* observada por Bloom et al. (2009), por medio del *citocromo b* un marcador genético del ADN mitocondrial más conservado que el *ND2* utilizado por Bloom, además incluyeron una región del *primer intrón de la proteína ribosomal S7* del ADN nuclear, con el objetivo de explicar los procesos que contribuyeron a la separación de las subespecies. Además, revisaron un

número importante de muestras en el análisis comparado con los individuos del trabajo realizado por Bloom. En este estudio los resultados fueron contundentes en la separación genética de las subespecies, con estos datos propusieron que las subespecies sean elevadas a la categoría de especies. Aun así, con la información previa es de suma importancia la elaboración exhaustiva de estudios con base en la morfología, para así, encontrar caracteres diagnósticos que apoyen y soporten la separación de las especies.

JUSTIFICACIÓN

Los atherinópsidos se caracterizan por presentar variación morfológica lo que ha complicado la delimitación de las especies, y por lo tanto entender sus relaciones evolutivas. Dicha problemática dificulta el entendimiento de los procesos de especiación dentro de los atherinópsidos del centro de México, un grupo con divergencias de no más de 1 Myr. Los análisis genéticos y de caracteres morfológicos son herramientas utilizadas para distinguir entre especies, lo que ahora se conoce como taxonomía integrativa. La especiación es un proceso por el cual existe la separación de un linaje, debido a barreras físicas y/o reproductivas, por lo cual, empiezan a surgir diferencias entre las nuevas poblaciones y con el tiempo divergir.

El charal prieto *C. attenuatum* resulta un modelo conveniente de estudio, al encontrarse restringido a dos sistemas lacustres históricamente aislados, estar genéticamente diferenciados y aislados espacial y reproductivamente, con el tiempo evolutivo suficiente para deducir aquellos cambios morfológicos que puedan ser informativos y contribuir con la discriminación de las poblaciones. Además, de entender los procesos de especiación en otros grupos de atherinópsidos, así como, entender la evolución de los caracteres morfológicos y dilucidar el efecto del ambiente en estas características.

OBJETIVOS

Objetivo general

Elucidar la variación morfológica en las poblaciones aisladas de *Chirostoma attenuatum*.

Objetivos particulares

- I. Identificar caracteres diagnósticos entre las poblaciones de *Chirostoma attenuatum*.
- II. Reconocer caracteres discriminantes entre las poblaciones de *Chirostoma attenuatum*.
- III. Esclarecer la variación morfológica dentro y entre las poblaciones de *Chirostoma attenuatum*.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El lago de Pátzcuaro se sitúa al Sur del Altiplano Mexicano, a 57 km al Noroeste de la Ciudad de Morelia (capital del estado de Michoacán), ubicándose entre los paralelos 19°32' y 19°42' de latitud norte y entre los meridianos 101°32' y 101°43' de longitud oeste. Forma parte de la Faja Volcánica Transmexicana (FVTM) situada entre dos depresiones o fosas tectónicas, al oeste corren las aguas del río Lerma y al sureste las del río Balsas. Es una cuenca endorreica, de 928 mil hectáreas de extensión, de las cuales 13 mil corresponden a la superficie del lago (Figura 1). La cuenca constituye una depresión tectónica con una superficie de 929 km² de los cuales 130 km² corresponden al vaso lacustre (Chacón-Torres et al., 1991).

La cuenca del lago de Pátzcuaro al igual que otros sistemas lacustres del Sur del Altiplano Mexicano se considera como un producto de la fragmentación del Sistema Lerma-Santiago, una extensa y ancestral cuenca hidrológica. La región se encuentra rodeada por un poco más de 200 volcanes de diferentes tipos y edades, por consecuencia, la región presenta una fisonomía de relieve muy compleja (Barrera-Bassols, 1987). La máxima longitud o eje mayor del lago es de 19.75 km medida en dirección SSO-NNE. Su perímetro es de 114.1 km y la máxima amplitud o anchura es de 10.9 km (Chacón-Torres et al., 1991). Las máximas profundidades se registran en el seno norte del vaso lacustre, mientras que las áreas más someras se presentan en el sur. Las fronteras agua-tierra se encuentran menos definidas en toda la región sur debido al incremento de la vegetación acuática, ambientes pantanosos y al desarrollo de pendientes más suaves entre las líneas de contorno (Chacón-Torres et al., 1991). La profundidad máxima registrada es de 12.20 m en el Seno Norte. De Buen (1944) reportaba una profundidad máxima de 15.0 m para la misma zona. Esta cifra tiende a variar entre los autores. Sin embargo, el registro de profundidad máxima tiende a disminuir con el tiempo debido a años secos, evaporación, deterioro de manantiales, extracción del agua por bombeo y el azolve. La profundidad media del vaso lacustre

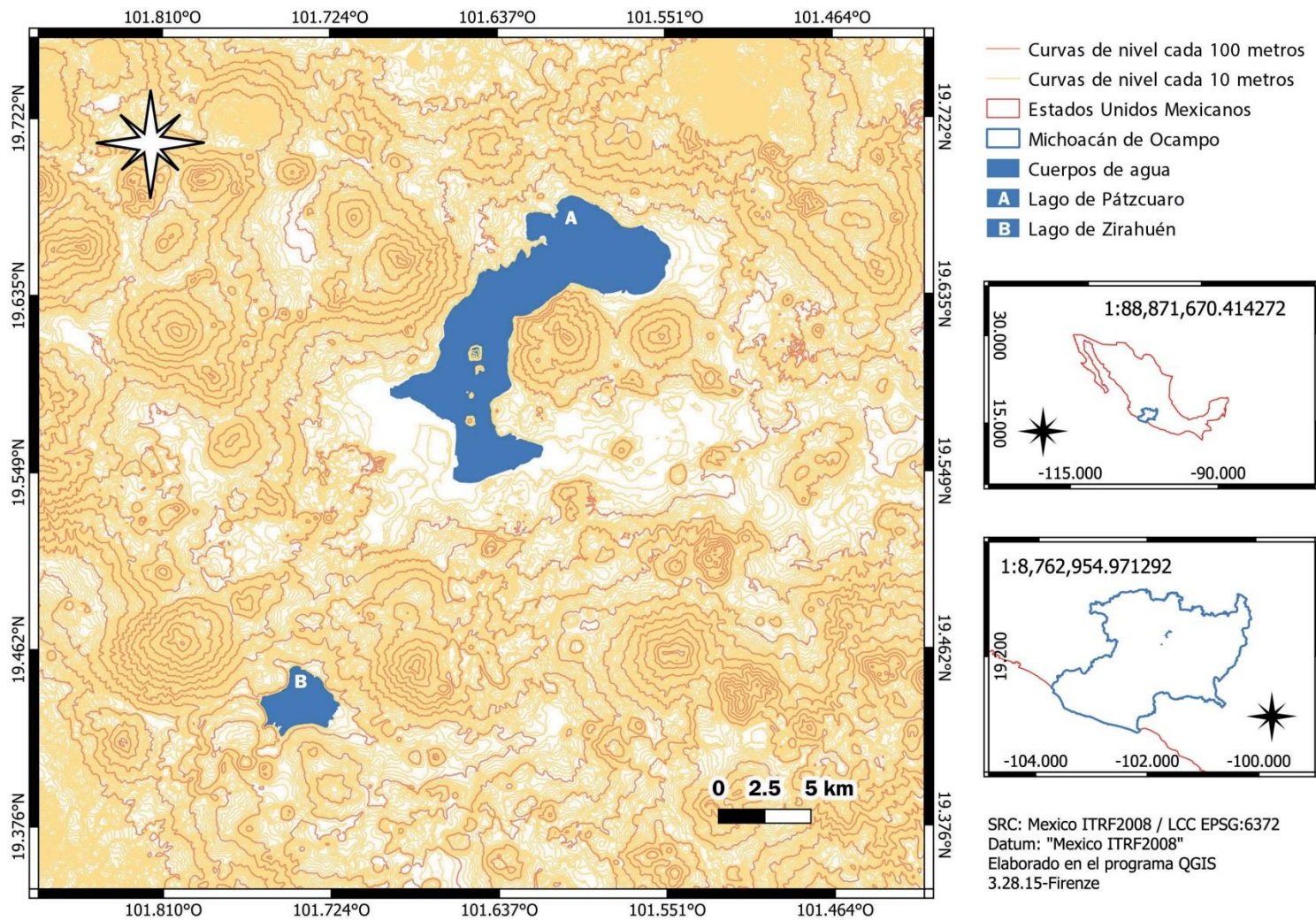


Figura 1. Ubicación geográfica de los lagos de Pátzcuaro y Zirahuén, en la región central del estado de Michoacán en el centro occidente de la República Mexicana. Lugar donde se encuentran las poblaciones estudiadas.

es de 4.9 m y utilizando la ecuación parabólica sugerida por Hakanson (1981), se estima que el volumen total del lago de Pátzcuaro es de 628.4 millones de m³ (Chacón-Torres et al., 1991).

La cuenca del lago de Zirahuén es una cuenca endorreica de 260.81 km² de superficie, situada en el centro del estado de Michoacán (19°21'14" y 19°29'32" de latitud norte y 101°30'33" y 101°46'15" de longitud oeste) dentro de la provincia fisiográfica de la FVTM, su localización la hace la zona de transición entre las regiones hidrológicas Lerma al norte y Balsas al sur (Chacón-Torres y Muzquiz-Irribé 1991; Vázquez et al., 2010; Chacón-Torres et al., 2010). El lago de Zirahuén se encuentra a 13 km al suroeste de Pátzcuaro, yaciendo en una depresión de lava a 2075 msnm ocupando el 4% de la cuenca donde se encuentra, su ubicación corresponde a los 19° 26' latitud norte y 101° 44' longitud oeste siendo el lago más profundo de la región lacustre de Michoacán, con una forma pentagonal con un área de 9.7 km² (Chacón-Torres y Muzquiz-Irribé, 1991; Vázquez et al., 2010; Ortega et al., 2010). La profundidad máxima reportada del lago de Zirahuén no es constante a lo largo del tiempo, Chacón-Torres y Muzquiz-Irribé (1991) mencionan 42.3 m, Chacón-Torres et al. (2010) reportaron una profundidad máxima de 43 m. Sin embargo, Vázquez et al. (2010) reportaron 40 m haciendo énfasis en que era la profundidad actual del lago, haciendo alusión a análisis de mapas topográficos y fotografías aéreas de los años 40's a los 90's mencionan que existe disminución del cuerpo lacustre.

Obtención de muestras

El presente trabajo de investigación cuenta con registro y aprobación (18FCN2022) por el Comité de bioética de la Facultad de Ciencias Naturales. El material biológico se obtuvo de la Colección de Peces de la Universidad Michoacana (CPUM) y con pescadores locales, los cuales se depositaron en la Colección de Peces del Centro de México “Dr. Edmundo Díaz Pardo” de la Universidad Autónoma de Querétaro (UAQ) (La Pacanda, 19 de agosto del 2015; Janitzio, 25 de agosto del 2015; Pátzcuaro, 24 de junio del 2021; y Zirahuén, 25 de junio del 2021 y 13 de mayo del 2024), se seleccionaron individuos adultos de sexo indistinto, del lago de Pátzcuaro (n=31) como del lago de Zirahuén (n=32). La obtención y manejo de animales cumplió con lo estipulado con las políticas de bienestar animal aprobadas por SEMARNAT-SGA/DGVS/2009/19, SEMACDET-OS-0084/2019 y PPF/DGOPA-014/20. Para la medición de los individuos se consideraron 28 caracteres en total (Meek, 1902; Barbour, 1973; Barriga-Sosa et al., 2002; Alaye-Rahy, 1993; Miller, 2009). 19 caracteres morfométricos: 1, longitud total (LT); 2, longitud patrón (LP); 3, longitud de la cabeza (LC); 4, longitud del hocico (LH); 5, longitud de la mandíbula inferior (LMi); 6, largo de la base de la aleta anal (LBA); 7, longitud del pedúnculo caudal (LPC); 8, largo de la base de la primera aleta dorsal (LD1); 9, largo de la base de la aleta pélvica (LBP); 10, ancho del cuerpo (AC); 11, ancho del pedúnculo caudal (APC); 12, altura de la aleta anal (AA); 13, largo de la base de la segunda aleta dorsal (LD2); 14, distancia del final de la cabeza a la primera dorsal (DNu); 15, diámetro del ojo (DO); 16, altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral (APi); 17, distancia del hocico a la segunda aleta dorsal (DD); 18, distancia del hocico a la primera aleta dorsal (DPD), y 19, distancia del hocico a la aleta pélvica (DHP) (Meek, 1902; Barbour, 1973; Barriga-Sosa et al., 2002; Alaye-Rahy, 1993; Miller, 2009) y 9 merísticos: 1', número de escamas de la línea lateral (ELL); 2', número de escamas Inter dorsales (EI); 3', número de escamas predorsales (EP); 4', número de espinas de la aleta anal (EpA); 5', número de espina de la primera aleta dorsal (EpD1); 6', número de espinas de la segunda aleta dorsal (EpD2); 7', número de radios de la aleta anal (RaA); 8', número de radios de la aleta pectoral (RaP), y 9' número de branquiespinas (Br) (Figura 2) (Meek, 1902;

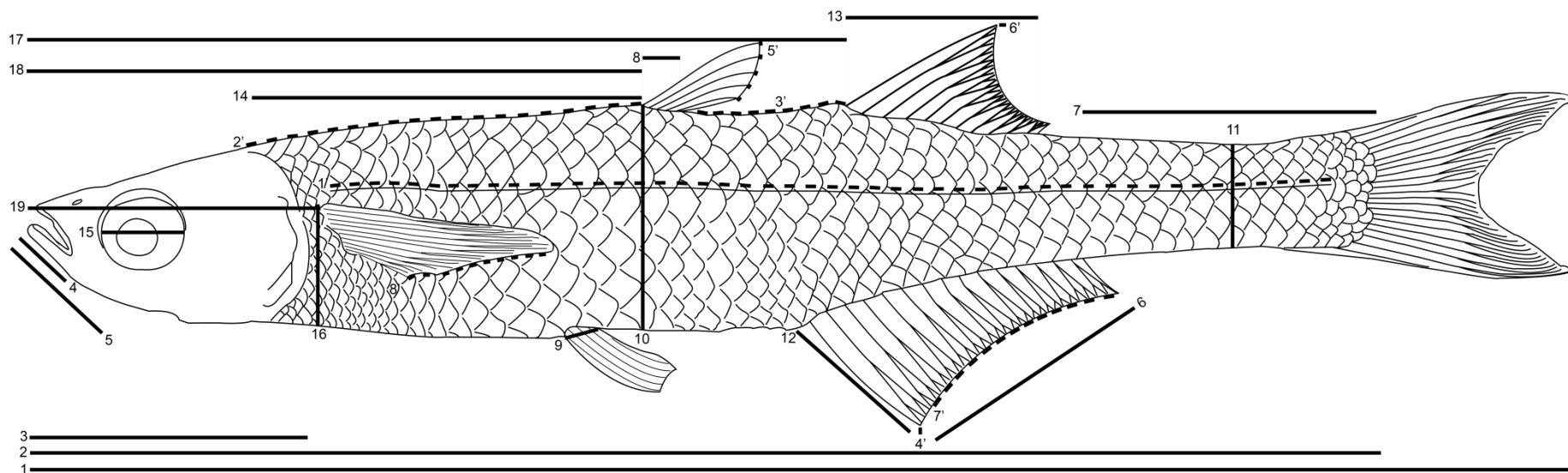


Figura 2. Caracteres morfométricos y merísticos empleados para la investigación. 1, longitud total (LT); 2, longitud patrón (LP); 3, longitud de la cabeza (LC); 4, longitud del hocico (LH); 5, longitud de la mandíbula inferior (LMi); 6, largo de la base de la aleta anal (LBA); 7, longitud del pedúnculo caudal (LPC); 8, largo de la base de la primera aleta dorsal (LD1); 9, largo de la base de la aleta pélvica (LBP); 10, ancho del cuerpo (AC); 11, ancho del pedúnculo caudal (APC); 12, altura de la aleta anal (AA); 13, largo de la base de la segunda aleta dorsal (LD2); 14, distancia del final de la cabeza a la primera dorsal (DNU); 15, diámetro del ojo (DO); 16, altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral (APi); 17, distancia del hocico a la segunda aleta dorsal (DD); 18, distancia del hocico a la primera aleta dorsal (DPD); 19, distancia del hocico a la aleta pélvica (DHP); 1', número de escamas de la línea lateral (ELL); 2', número de escamas Interdorsales (EI); 3', número de escamas predorsales (EP); 4', número de espinas de la aleta anal (EpA); 5', número de espina de la primera aleta dorsal (EpD1); 6', número de espinas de la segunda aleta dorsal (EpD2); 7', número de radios de la aleta anal (RaA); 8', número de radios de la aleta pectoral (RaP) y 9', número de branquiespinas (Br).

Barbour, 1973; Barriga-Sosa et al., 2002; Alaye-Rahy, 1993; Miller, 2009). Para las medidas se usó un vernier digital Stainless Hardened con un rango de error de ± 0.02 mm a ± 0.04 mm, estereoscopio Carl Zeiss Serial 2004012918 000000-1018-455, y equipo de disección, por otro lado, el conteo de branquiespinas fue del primer arco branquial.

Los caracteres merísticos y morfológicos se analizaron por separado. Para cada una de las variables morfométricas descritas anteriormente, se obtuvieron los valores promedio, valores mínimos y máximos, así como, la varianza y desviación estándar (Alaye-Rahy, 1993) de las medidas lineales tomando en cuenta la población a la que pertenece el individuo, para así posteriormente hacer una comparación entre las poblaciones. Para eliminar el efecto de alometría los datos merísticos y morfométricos lineales se convirtieron a logaritmo base diez (Log_{10}) (González-Díaz et al., 2005), con los datos procesados se realizó la prueba de Kruskal-Wallis para los caracteres de la longitud del hocico, longitud de la mandíbula inferior, largo de la base de la primera aleta dorsal, largo de la base de la aleta pélvica, ancho del cuerpo, ancho del pedúnculo caudal, diámetro del ojo, altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral y los caracteres merísticos (datos que no cumplen con los supuestos de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk) o ANOVA para los datos de la longitud total, longitud patrón, longitud de la cabeza, largo de la base de la aleta anal, longitud del pedúnculo caudal, altura de la aleta anal, largo de la base de la segunda aleta dorsal, distancia del final de la cabeza a la primera dorsal, distancia del hocico a la segunda aleta dorsal, distancia del hocico a la primera aleta dorsal, distancia del hocico a la aleta pélvica (datos que cumplen con los supuestos de normalidad con la prueba de Shapiro-Wilk, Anexo 1). Por último, se compararon las variables que presentaron diferencia significativa para los análisis de Kruskal-Wallis y ANOVA, en diagramas de cajas considerando las poblaciones.

Análisis estadístico

Debido a las discrepancias en el tamaño de los individuos, los datos se estandarizaron de la siguiente manera: 1.- Los caracteres morfométricos, se dividieron entre la longitud patrón y para las medidas relacionadas con la cabeza, se llevó a cabo el mismo procedimiento con la longitud cefálica expresando los valores en porcentajes; 2.- Los datos merísticos y morfométricos lineales se convirtieron a logaritmo base diez (Log_{10}) (González-Díaz et al., 2005). De igual forma que en los anteriores análisis se tomaron por separado los datos merísticos y morfométricos.

Los valores en porcentajes fueron empleados para el análisis de agrupamiento, en el cual se aplicó un índice de disimilitud de distancia euclidiana lo que da como resultado un dendrograma por medio del método de ligamiento promedio no ponderado (UPGMA), con el fin de observar relaciones de similitud entre los individuos (González-Díaz et al., 2005).

Con los datos convertidos a Log_{10} se llevó a cabo el análisis de componentes principales (ACP) considerando las matrices de varianza-covarianza y correlación, para observar el comportamiento de las medidas, debido a un 0.167% y 1.41% de datos faltantes en la matriz de datos morfométricos y merísticos respectivamente. Se consideraron aquellos caracteres morfométricos y merísticos, con un valor absoluto mayor o igual a 0.3 (Soria-Barreto y Paulo-Maya, 2005) para así descartar las que no determinan los componentes principales que explican la varianza entre las poblaciones y obtener que se maximicen aquellas variables que en conjunto explican el mayor porcentaje de la varianza.

Posteriormente se realizó un análisis de discriminantes (AD) para encontrar aquellos caracteres que contribuyan con la separación de las poblaciones, considerando los resultados obtenidos por parte de los componentes principales, ya que, para este se tomaron en cuenta los caracteres que determinaron los componentes con mayor peso en la varianza, para de esta forma observar si existe agrupamiento

entre los individuos de las poblaciones. Finalmente, se elaboró una prueba de Hotelling para determinar diferencia significativa entre las poblaciones. Para corroborar diferencias significativas entre las poblaciones se llevó a cabo un análisis multivariado de varianza (MANOVA) con los caracteres morfométricos y merísticos transformados a Log_{10} , posteriormente se realizó la corrección de Bonferroni para los valores significativos de p para descartar falsos positivos con respecto a la separación de las poblaciones. Todos los análisis se realizaron en el programa estadístico PAST v.4.14 (Hammer et al., 2001).

RESULTADOS

Muestras

Los especímenes seleccionados para esta investigación fueron identificados usando las claves de Barbour (1973) y Miller et al. (2009), posteriormente, fueron depositados en la Colección de Peces del Centro de México “Dr. Edmundo Díaz Pardo” de la Universidad Autónoma de Querétaro con los números de lote UAQ-P-476, UAQ-P-477, UAQ-P-479, UAQ-P-480 y UAQ-P-481. Así mismo, los individuos en el lote UAQ-P-476 fueron analizados por Betancourt-Resendes et al. (2018).

Caracteres morfológicos

Los datos morfométricos sin estandarizar presentan poca variación ($s^2 = 0.002 - 0.765$) entre los individuos de la población de Pátzcuaro, con valores que van desde los 0.05 a 0.87 para la desviación estándar. Con respecto a los individuos de Zirahuén existe variación, aunque es baja ($s^2 = 0.004 - 1.598$), con valores que van desde 0.06 a 1.26 para la desviación estándar. Los datos morfométricos no estandarizados de las poblaciones se superponen siendo el largo de la base de la primera aleta dorsal con valores para Pátzcuaro ($\bar{x} = 0.22$) de 0.07 - 0.4, y para Zirahuén ($\bar{x} = 0.19$) de 0.08 - 0.4; y el diámetro del ojo con valores para Pátzcuaro ($\bar{x} = 0.43$) de 0.3 - 0.6 y para Zirahuén ($\bar{x} = 0.40$) de 0.3 - 0.59 los caracteres con mayor solapamiento. La prueba de Kruskal-Wallis al usar la base de datos convertidos a Log_{10} mostró diferencia significativa para los siguientes caracteres: longitud del hocico ($p = 0.001$), ancho del cuerpo ($p < 0.001$), ancho del pedúnculo caudal ($p = 0.004$), diámetro del ojo ($p = 0.014$), longitud patrón ($p = 0.002$), longitud total ($p = 0.004$), longitud de la cabeza ($p = 0.039$), largo de la base de la aleta anal ($p = 0.026$), longitud del pedúnculo caudal ($p = 0.005$), altura de la aleta anal ($p < 0.001$), largo de la base de la segunda aleta dorsal ($p = 0.017$), distancia del hocico a la segunda aleta dorsal ($p = 0.007$) y distancia del hocico a la aleta pélvica ($p = 0.005$) lo que es equivalente a 13 de los 19 caracteres morfométricos (Cuadro 1; Figura 3).

Cuadro 1. Medidas lineales morfológicas entre las poblaciones de *C. attenuatum* expresadas en cm, prueba de Kruskal-Wallis y ANOVA con datos convertidos a logaritmo base diez (en negritas caracteres con diferencia significativa).

| Carácter | Pátzcuaro | | | Zirahuén | | | Kruskal-Wallis (p < 0.05) |
|--|-----------------------|----------------|----------|-----------------------|----------------|----------|------------------------------|
| | Valores min.- máx. | \bar{x} (SD) | Varianza | Valores min.- máx. | \bar{x} (SD) | Varianza | |
| Longitud del hocico | 0.3 - 0.6 | 0.42 (0.08) | 0.007 | 0.2 - 0.5 | 0.34 (0.09) | 0.008 | 0.001764 |
| Longitud de la mandíbula inferior | 0.3 - 0.8 | 0.58 (0.11) | 0.013 | 0.4 - 1.0 | 0.59 (0.14) | 0.019 | 0.9382 |
| Largo de la base de la primera aleta dorsal | 0.07 - 0.4 | 0.22 (0.08) | 0.006 | 0.08 - 0.4 | 0.19 (0.09) | 0.008 | 0.2775 |
| Largo de la base de la aleta pélvica | 0.2 - 0.4 | 0.32 (0.05) | 0.002 | 0.18 - 0.6 | 0.32 (0.08) | 0.007 | 0.5908 |
| Ancho del cuerpo | 1.0 - 1.5 | 1.19 (0.16) | 0.026 | 0.5 - 1.4 | 0.96 (0.23) | 0.053 | 7.61E-05 |
| Ancho del pedúnculo caudal | 0.4 - 0.7 | 0.51 (0.06) | 0.004 | 0.2 - 0.7 | 0.44 (0.10) | 0.011 | 0.004592 |
| Diámetro del ojo | 0.3 - 0.6 | 0.43 (0.06) | 0.004 | 0.3 - 0.59 | 0.40 (0.06) | 0.004 | 0.01409 |
| Altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral | 0.5 - 0.9 | 0.68 (0.10) | 0.01 | 0.3 - 0.88 | 0.61 (0.14) | 0.02 | 0.06405 |

| Carácter | Pátzcuaro | | | Zirahuén | | | ANOVA (p < 0.05) |
|---|-----------------------|----------------|----------|-----------------------|----------------|----------|---------------------|
| | Valores min.- máx. | \bar{x} (SD) | Varianza | Valores min.- máx. | \bar{x} (SD) | Varianza | |
| Longitud patrón | 5.4 - 8.3 | 6.65 (0.72) | 0.519 | 3.9 - 8.29 | 59.5 (1.08) | 1.176 | 0.002679 |
| Longitud total | 6.5 - 10.1 | 7.98 (0.87) | 0.765 | 4.7 - 10.0 | 7.20 (1.26) | 1.598 | 0.00433 |
| Longitud de la cabeza | 1.2 - 2.1 | 1.60 (0.19) | 0.038 | 1.0 - 2.18 | 1.49 (0.27) | 0.073 | 0.03964 |
| Largo de la base de la aleta anal | 0.8 - 1.7 | 1.16 (0.24) | 0.058 | 0.49 - 1.5 | 1.03 (0.22) | 0.052 | 0.02628 |
| Longitud del pedúnculo caudal | 1.2 - 2.2 | 1.60 (0.21) | 0.044 | 0.9 - 2.0 | 1.43 (0.26) | 0.068 | 0.005395 |
| Altura de la aleta anal | 0.7 - 1.2 | 0.94 (0.11) | 0.012 | 0.5 - 1.3 | 0.78 (0.17) | 0.029 | 2.66E-05 |
| Largo de la base de la segunda aleta dorsal | 0.5 - 1.0 | 0.77 (0.13) | 0.017 | 0.3 - 1.1 | 0.68 (0.21) | 0.044 | 0.01737 |
| Distancia del final de la cabeza al inicio de la primera aleta dorsal | 1.5 - 2.6 | 1.95 (0.28) | 0.081 | 1.0 - 2.7 | 1.81 (0.39) | 0.155 | 0.077 |
| Distancia del hocico a la segunda aleta dorsal | 2.5 - 4.0 | 3.05 (0.37) | 0.139 | 1.6 - 4.3 | 2.86 (0.55) | 0.31 | 0.00756 |
| Distancia del hocico a la primera aleta dorsal | 3.3 - 5.2 | 4.08 (0.44) | 0.195 | 2.3 - 5.3 | 3.70 (0.69) | 0.476 | 0.07396 |
| Distancia del hocico a la aleta pélvica | 2.19 - 3.6 | 2.68 (0.31) | 0.096 | 1.6 - 3.3 | 2.42 (0.43) | 0.187 | 0.005864 |

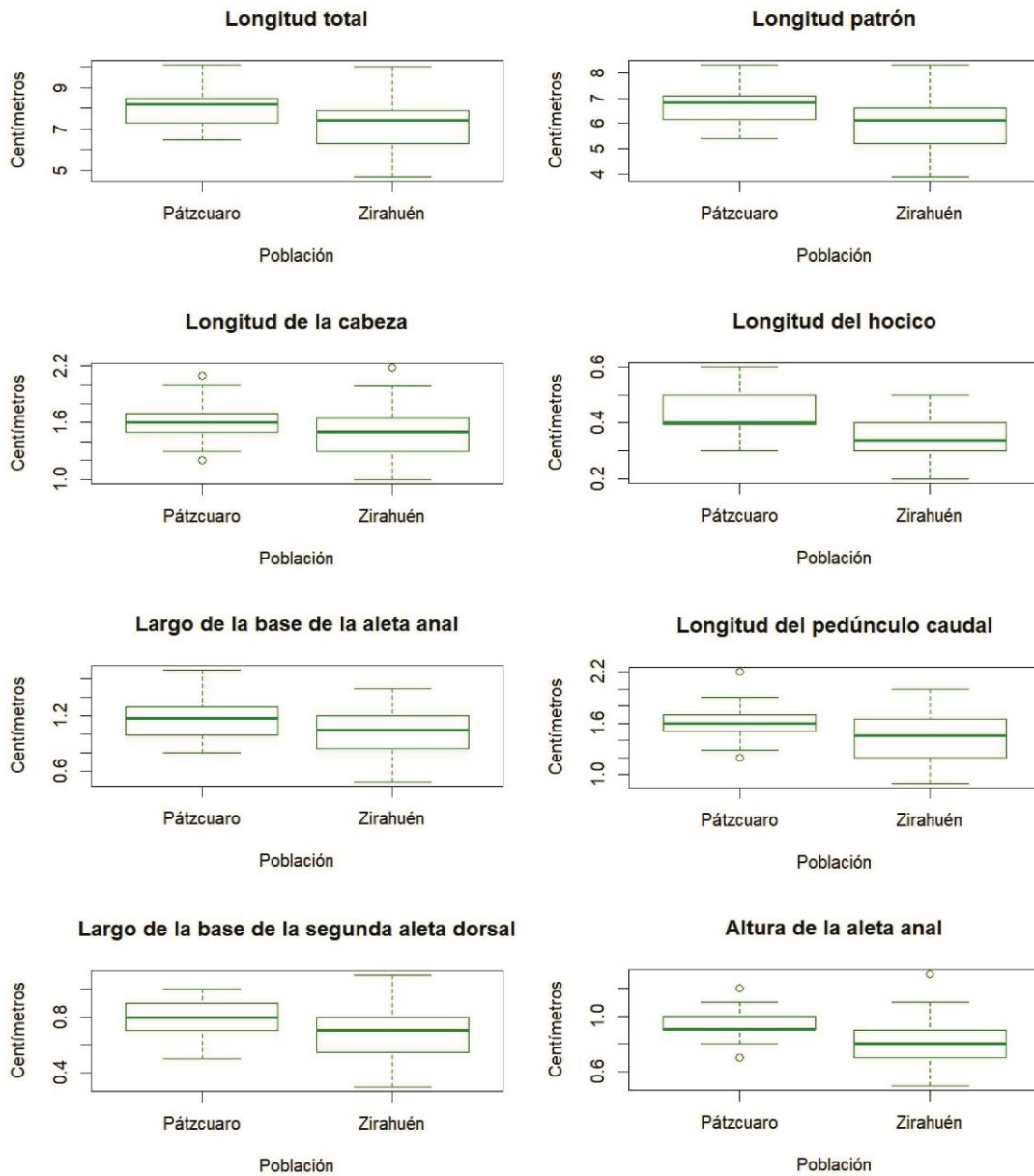


Figura 3. Diagrama de cajas de los caracteres morfométricos lineales con los valores en centímetros. Caracteres que en el análisis de Kruskal-Wallis y ANOVA dieron como resultado diferencia significativa entre las poblaciones.

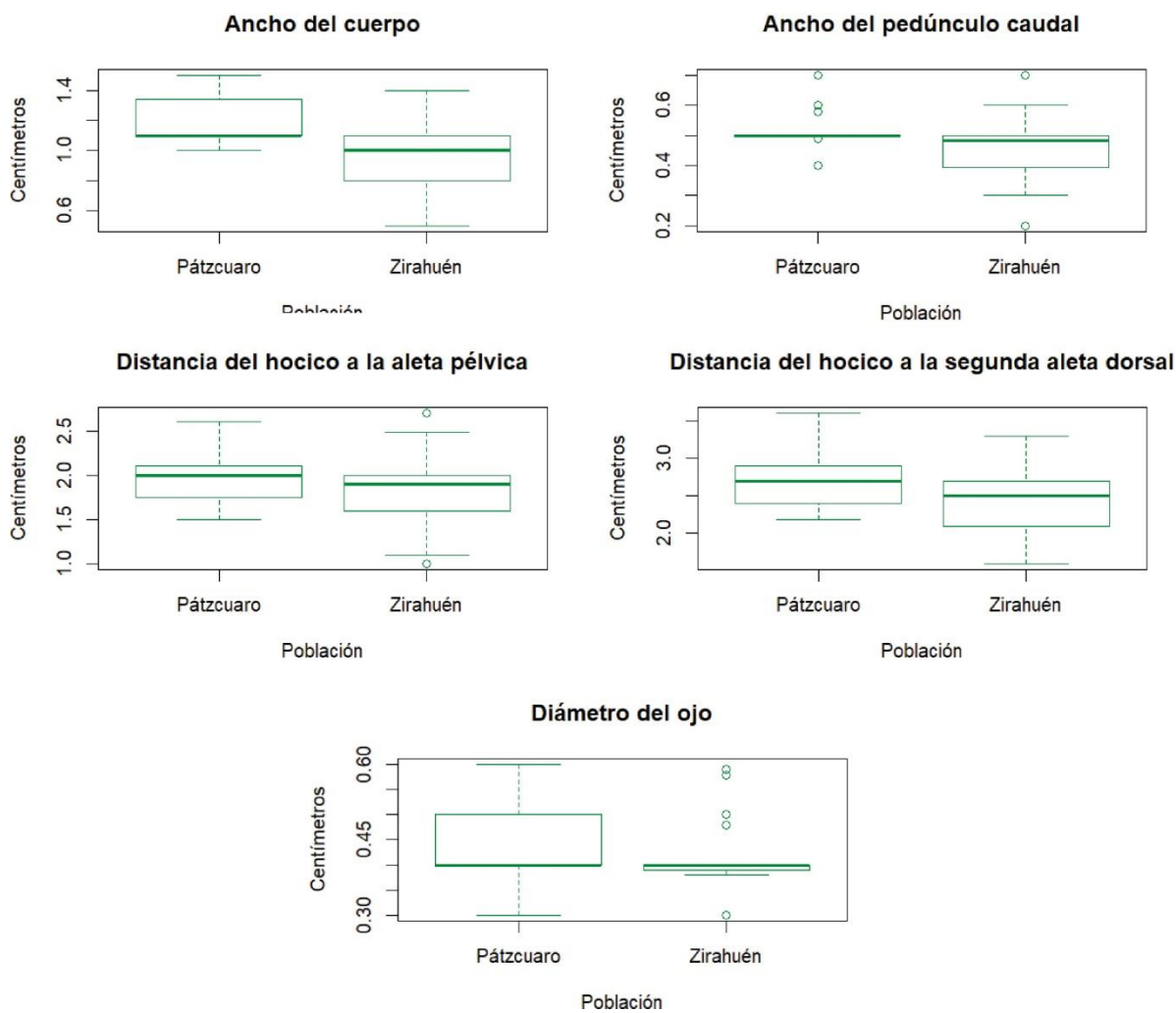


Figura 3. Continuación de diagrama de cajas de los caracteres morfométricos lineales con los valores en centímetros. Caracteres que en el análisis de Kruskal-Wallis y ANOVA dieron como resultado diferencia significativa entre las poblaciones.

El análisis de agrupamiento con los datos morfométricos estandarizados y expresados en porcentaje, mostró dos agrupaciones con similitud entre todos los individuos sin separar por población con un coeficiente fuerte de correlación directa de 0.7732 (Figura 4).

En el análisis de componentes principales (ACP), los dos primeros componentes principales explican el 81.42% de la varianza acumulada, el largo de la base de la primera aleta dorsal fue la única variable determinante para ambos componentes principales al considerar valores absolutos iguales o mayores que 0.3, por lo que, no se descartó ningún carácter para los siguientes análisis (Cuadro 2). En los caracteres morfométricos al usar la base de datos convertidos a Log_{10} , no se distinguieron grupos a priori en la gráfica de dispersión del análisis de componentes principales, dando como resultado sobre posición en el área de distribución de los datos de ambas poblaciones, siendo indistinguible qué población se encuentra dentro de los parámetros de la otra y de igual forma se presentan individuos fuera de este comportamiento. El rango de dispersión que presentan los individuos de la población de Pátzcuaro dentro del plano cartesiano se delimita en puntos cercanos para los valores positivos y negativos del componente principal 1, el comportamiento de la distribución de los individuos es mayor en el primer, segundo y cuarto cuadrante. Los individuos de Zirahuén se distribuyen mayormente hacia los valores negativos del componente 2, delimitando en puntos similares (± 3.0) para los valores negativos y positivos del componente 1, siendo más amplia su distribución en el segundo y tercer cuadrante del plano cartesiano (Figura 5).

Los caracteres morfométricos convertidos a Log_{10} mostraron discrepancias en el análisis de discriminante entre los individuos de las poblaciones de Pátzcuaro y Zirahuén, formando dos conjuntos de datos diferenciados con un ligero intercambio de individuos entre ellos, en este análisis la longitud total es la variable de mayor peso

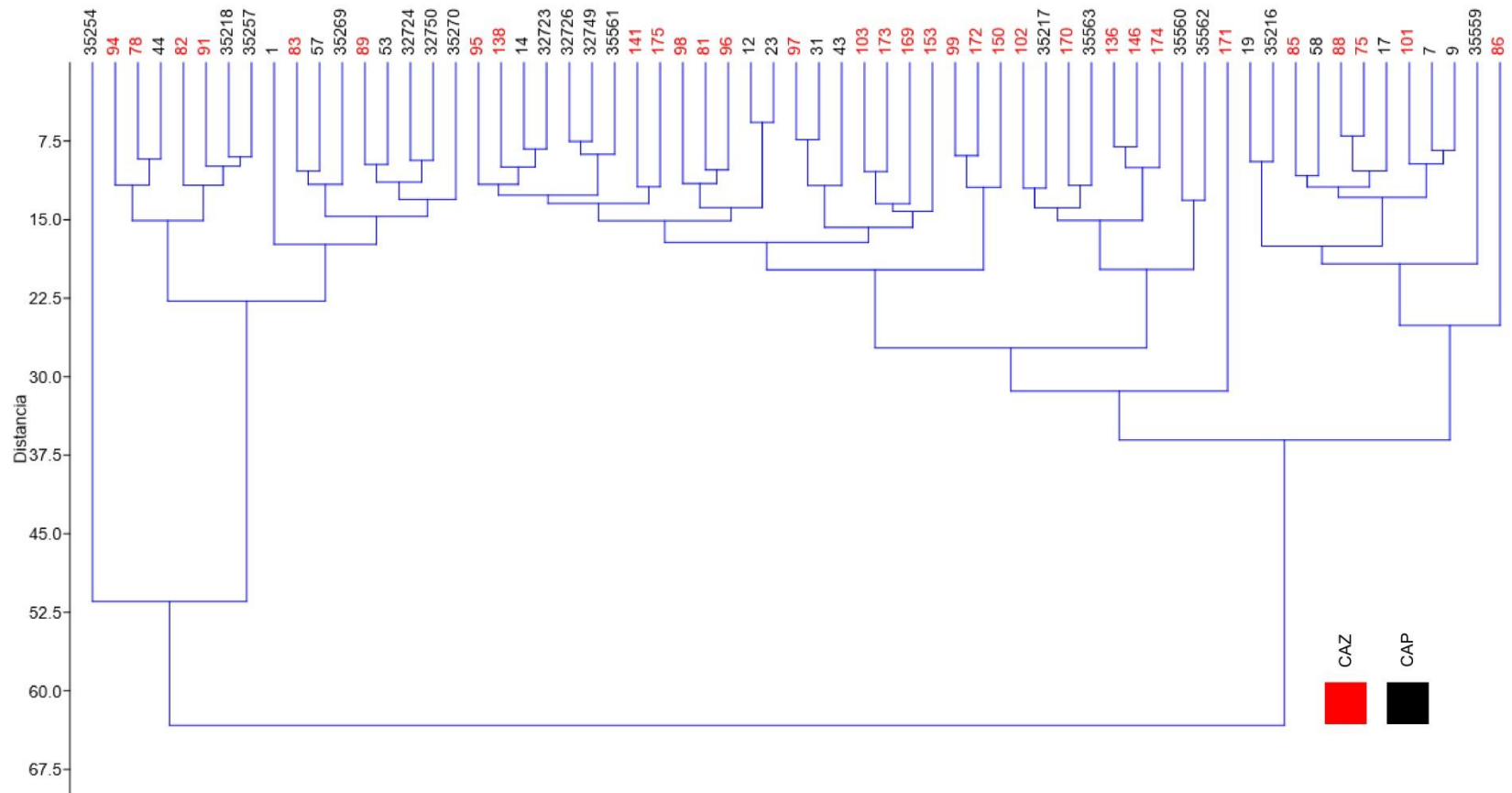


Figura 4. Análisis de agrupamiento de los caracteres morfométricos expresados en porcentaje.
 CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro.

en el único eje. El método de remuestreo de Jackknifed indica que el 79.37% de la agrupación es correcta lo que equivale a 13 individuos agrupados en la población contraria a la que pertenecen (Figura 6; Cuadros 3 y 4).

Cuadro 2. Eigenvalores y eigenvectores para los dos primeros componentes principales (CP1 y CP2) para los caracteres morfológicos de las poblaciones de *C. attenuatum* (con todos los caracteres, en negritas valores ≥ 0.3).

| | PC1 | PC2 |
|---------------|----------------|-----------------|
| % variación | 68.289 | 13.131 |
| Eigenvalor | 0.121369 | 0.0233384 |
| Eigenvectores | | |
| LT | 0.19601 | 0.041491 |
| LP | 0.20084 | 0.037158 |
| LC | 0.17895 | 0.10236 |
| LH | 0.28985 | 0.11143 |
| LMi | 0.19524 | 0.10385 |
| LBA | 0.23563 | 0.17567 |
| LPC | 0.16862 | -0.055366 |
| LD1 | 0.37238 | -0.90257 |
| LBP | 0.16529 | -0.012541 |
| AC | 0.27448 | 0.12678 |
| APC | 0.24096 | 0.17137 |
| AA | 0.18594 | 0.159 |
| LD2 | 0.29594 | 0.054595 |
| DNu | 0.22772 | 0.1256 |
| DO | 0.1607 | 0.035929 |
| APi | 0.25304 | 0.06608 |
| DD | 0.20118 | 0.10144 |
| DPD | 0.2006 | 0.079864 |
| DHP | 0.19791 | 0.052004 |

LT - Longitud total / LP - Longitud patrón / LC - Longitud de la cabeza / LH - Longitud del hocico / LMi - Longitud de la mandíbula inferior / LBA - Largo de la base de la aleta anal / LPC- Longitud del pedúnculo caudal / LD1 - Largo de la base de la primera aleta dorsal / LBP - Largo de la base de la aleta pélvica / AC - Ancho del cuerpo / APC - Ancho del pedúnculo caudal / AA - Altura de la aleta anal / LD2 - Largo de la base de la segunda aleta dorsal / DNu - Distancia del final de la cabeza a la primera aleta dorsal / DO - Diámetro del ojo / APi - Altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral / DD - Distancia del hocico a la segunda aleta dorsal / DPD - Distancia del hocico a la primera aleta dorsal / DHP - Distancia del hocico a la aleta pectoral.

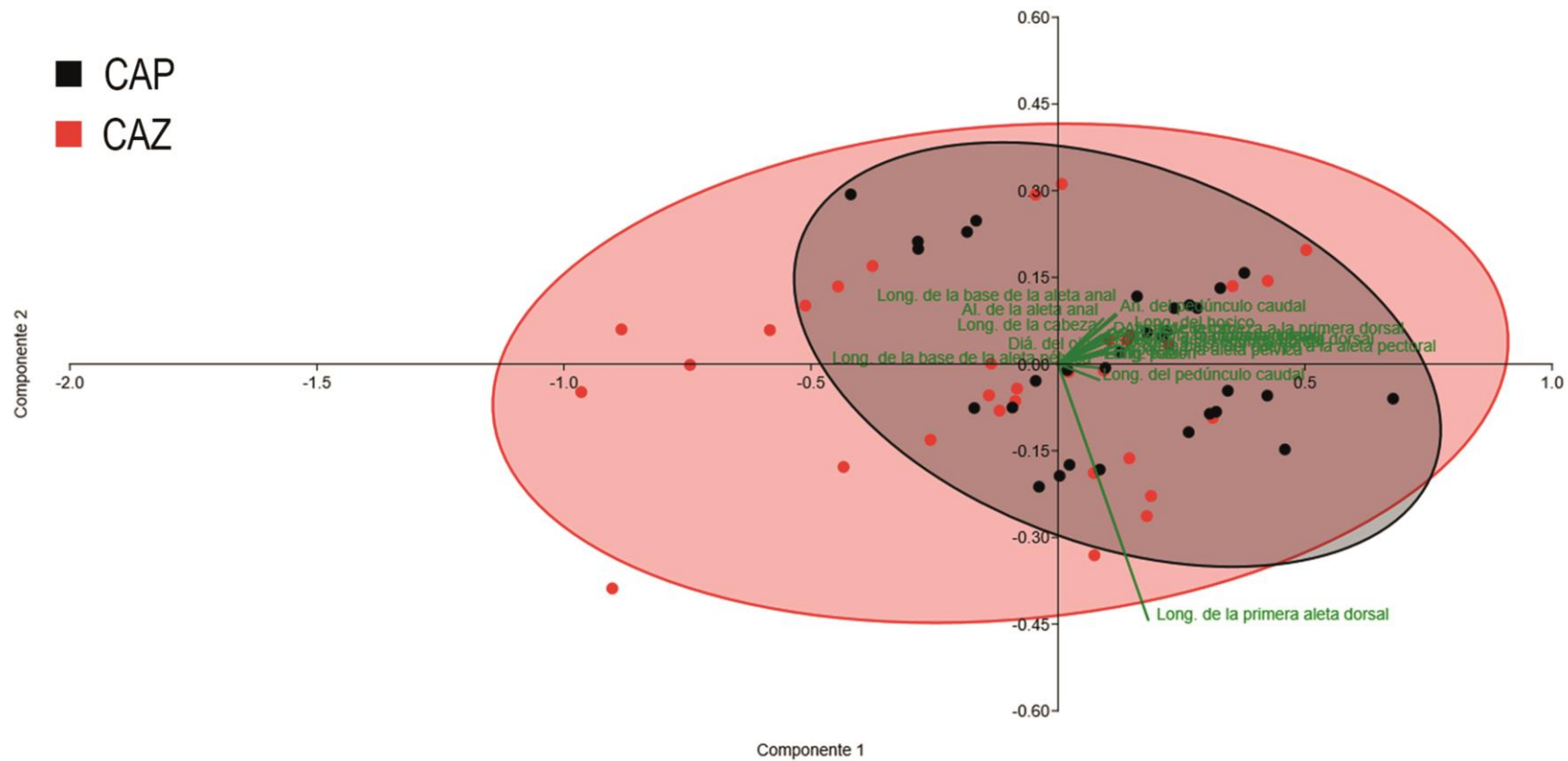


Figura 5. Análisis de componentes principales de los caracteres morfométricos, distribución de los individuos con respecto a la matriz de varianza-covarianza (el comportamiento de las variables se muestra en vectores de color verde).
 CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro.

Cuadro 3. Eigenvectores para los caracteres morfométricos de las poblaciones de *C. attenuatum* (con las variables de mayor peso para el ACP y en negritas las variables que explican el eje).

| Variable | Eigenvectores |
|----------|---------------|
| LT | 67.887 |
| LP | -48.391 |
| LC | 12.902 |
| LH | -6.3747 |
| LMi | 1.9552 |
| LBA | -3.1918 |
| LPC | 3.5349 |
| LD1 | -0.28472 |
| LBP | 4.0538 |
| AC | -19.357 |
| APC | 2.2053 |
| AA | -8.9167 |
| LD2 | 0.99398 |
| DNu | 10.512 |
| DO | 2.8715 |
| APi | 1.2031 |
| DD | 26.521 |
| DPD | -38.91 |
| DHP | -7.1654 |

LT - Longitud total / LP -Longitud patrón / LC - Longitud de la cabeza / LH - Longitud del hocico / LMi - Longitud de la mandíbula inferior / LBA - Largo de la base de la aleta anal / LPC - Longitud del pedúnculo caudal / LD1 - Largo de la base de la primera aleta dorsal / LBP - Largo de la base de la aleta pélvica / AC - Ancho del cuerpo / APC - Ancho del pedúnculo caudal / AA - Altura de la aleta anal / LD2 - Largo de la base de la segunda aleta dorsal / DNu - Distancia del final de la cabeza a la primera aleta dorsal / DO - Diámetro del ojo / APi - Altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral / DD - Distancia del hocico a la segunda aleta dorsal / DPD - Distancia del hocico a la primera aleta dorsal / DHP - Distancia del hocico a la aleta pectoral.

Cuadro 4. Agrupación de los individuos de ambas poblaciones según el método de Jackknifed (con los datos del análisis discriminante de los caracteres morfométricos). Las columnas representan los grupos predictivos y las filas los grupos establecidos por Jackknifed (en negritas los individuos que se agruparon en el grupo que no les correspondía).

| Grupos | CAZ | CAP | Total |
|--------|----------|----------|-------|
| CAZ | 26 | 6 | 32 |
| CAP | 7 | 24 | 31 |
| Total | 33 | 30 | 63 |

CAZ. - *C. attenuatum* Zirahuén / CAP. - *C. attenuatum* Pátzcuaro.

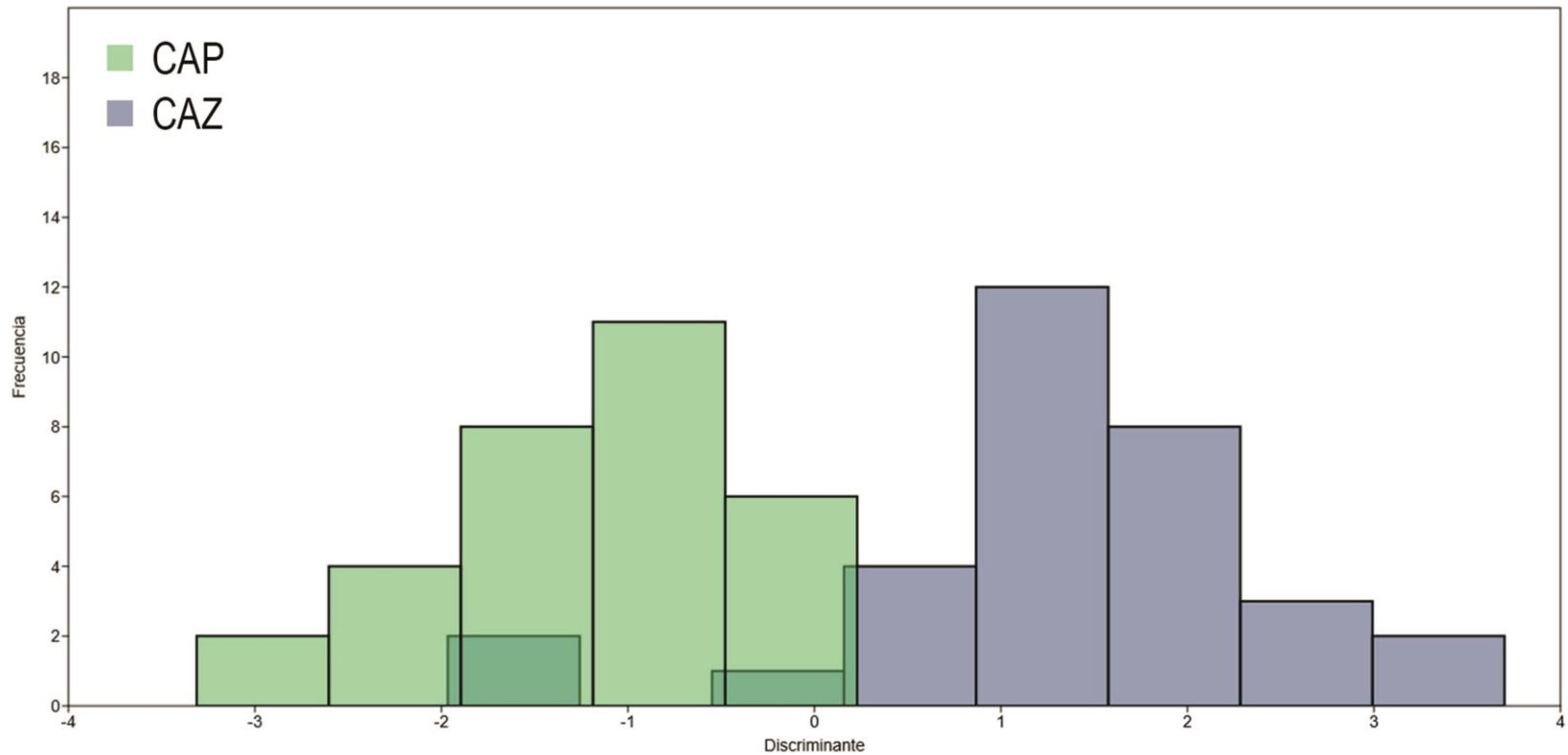


Figura 6. Análisis de discriminantes de las variables obtenidas en el ACP con los caracteres morfométricos, distribución de los individuos con respecto a todos los caracteres que determinaron los componentes principales considerando la matriz de varianza-covarianza. CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro

El conjunto de todos los caracteres morfométricos para el análisis multivariante de varianza (MANOVA) ($p < 0.001$), al igual que la t de Hotelling ($p = 0.008$) muestran diferencia significativa ($p \leq 0.05$), estos resultados fueron corroborados por la corrección de Bonferroni (Cuadro 5).

Cuadro 5. MANOVA y Test de Hotelling para todos los caracteres morfométricos (en negritas los valores con diferencia significativa).

| Estadístico | | p | F |
|--------------------------|--------------------------------|------------------|--------|
| Lambda Wilk's | 0.3376 | 2.51E-05 | 4.44 |
| Traza de Pillai | 0.6624 | 2.51E-05 | 4.44 |
| Corrección de Bonferroni | 2.51E-05 para CAP y CAZ | | |
| t2 | 191.21 | 0.0085871 | 4.0255 |

CAZ. - C. attenuatum Zirahuén / CAP. - C. attenuatum Pátzcuaro.

Caracteres merísticos

Los datos merísticos sin estandarizar presentaron variación ($s^2 = 0.09 - 10.3$) con excepción del número de espinas de la aleta anal y el número de espinas de la segunda aleta dorsal. La población de Pátzcuaro dio como resultado variación entre individuos ($s^2 = 0.09 - 9.19$), con desviación estándar que va desde los 0.31 a 3.03; el número de radios de la aleta anal y número de branquiespinas presentaron datos anómalos (Figuras 7 y 8). Con respecto a los individuos de Zirahuén se observó variación ($s^2 = 0.13 - 10.3$), con valores que van desde 0.37 a 3.21 para la desviación estándar. Los datos merísticos no estandarizados de las poblaciones se sobreponen siendo; el número de espinas de la primera aleta dorsal con valores para Pátzcuaro ($\bar{x} = 5.1$) de 5 - 6 y para Zirahuén ($\bar{x} = 5.16$) de 5 - 6; y el número de radios de la aleta pectoral con valores para Pátzcuaro ($\bar{x} = 12$) de 10 - 14, y para Zirahuén ($\bar{x} = 12.28$) de 11 - 14 los caracteres con mayor solapamiento. La prueba de Kruskal-Wallis al usar la base de datos convertidos a Log_{10} mostró diferencia significativa para los siguientes caracteres: número de escamas de la línea lateral ($p < 0.001$) y escamas predorsales

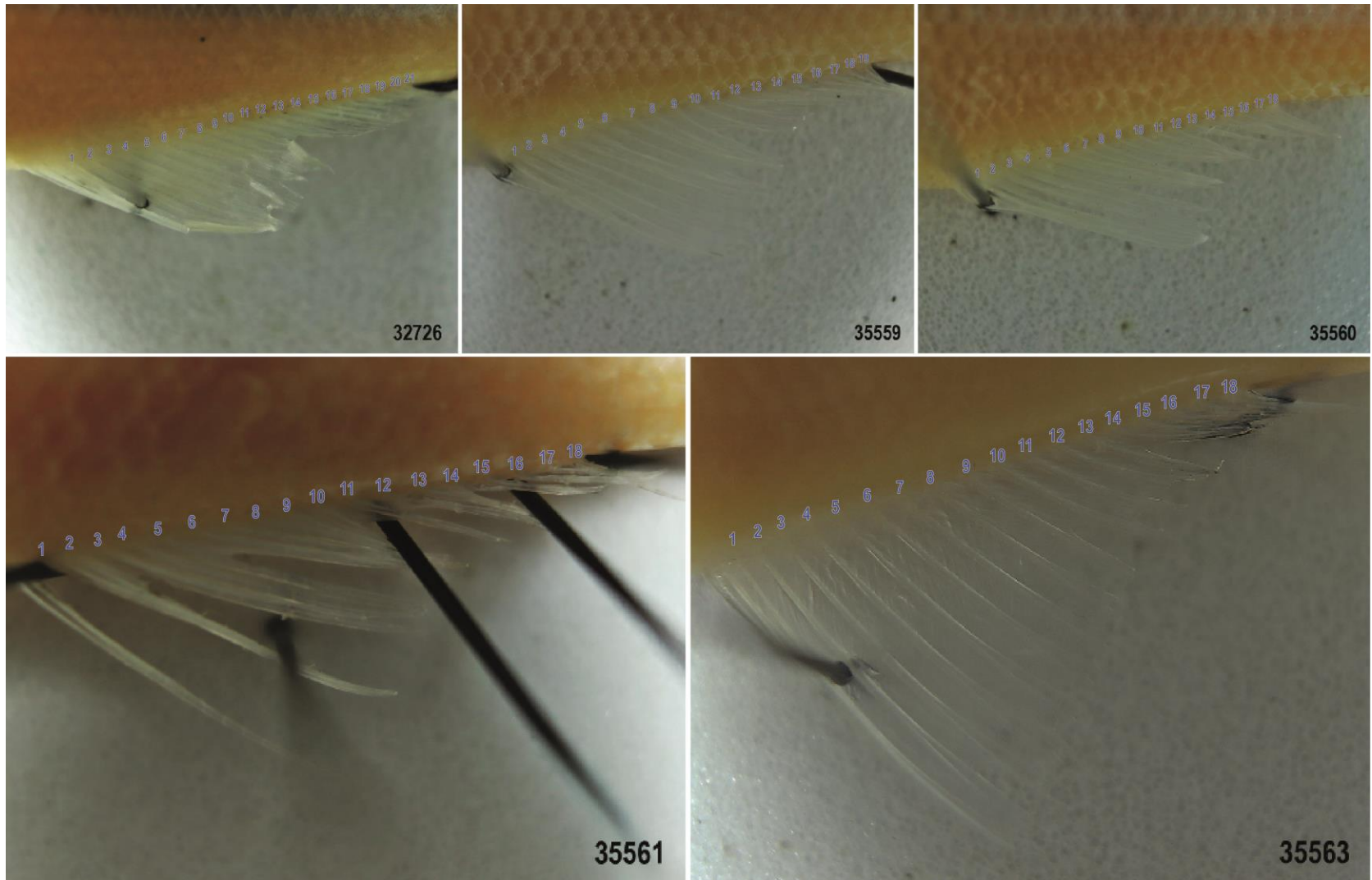


Figura 7. Radios anales que presentaron datos anómalos, con el identificador del individuo al que pertenece.

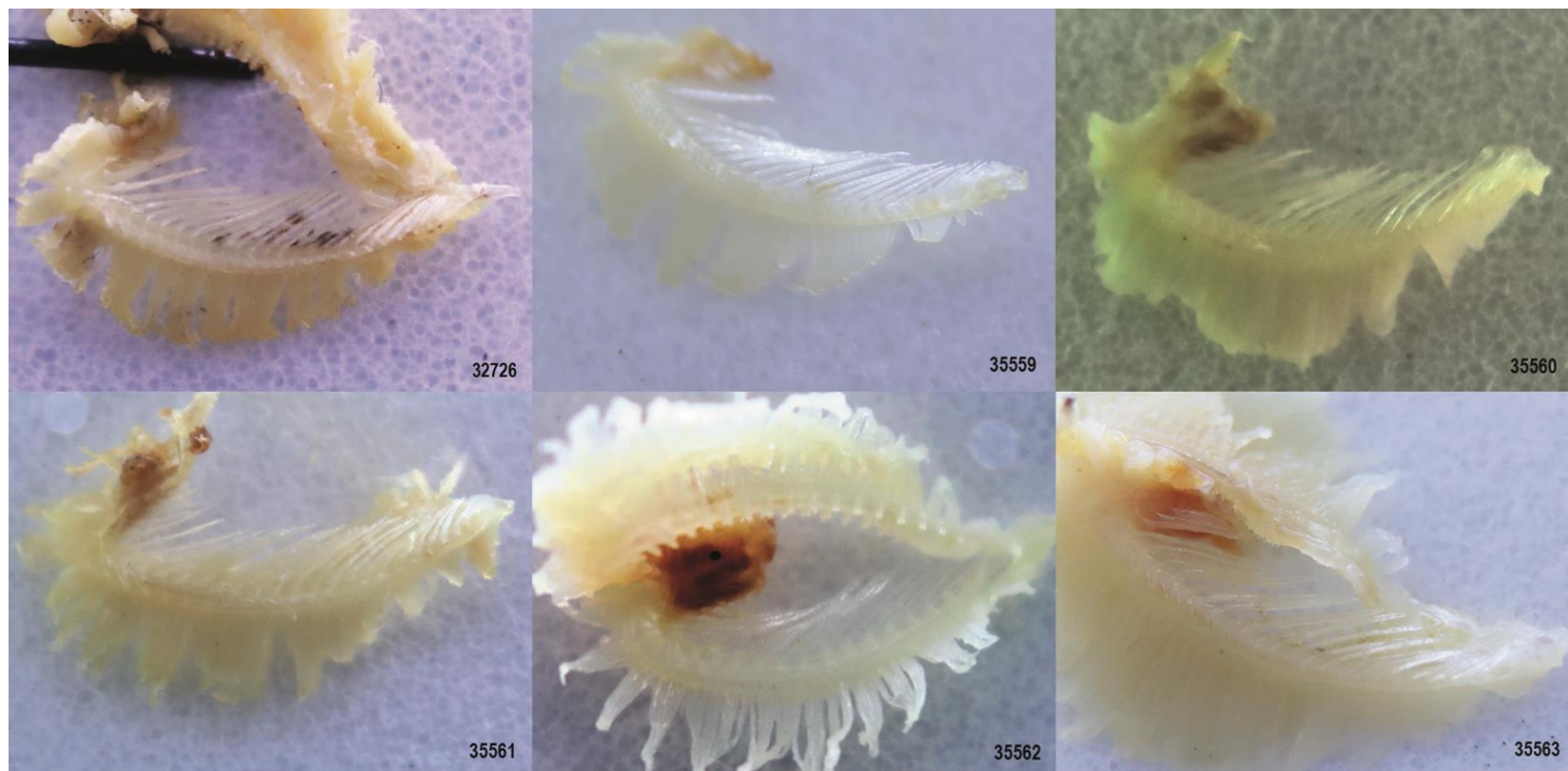


Figura 8. Branquiespinas que presentaron datos anómalos, con el identificador del individuo al que pertenece.

($p < 0.001$), lo que es equivalente a dos de los siete caracteres merísticos (Cuadro 6; Figura 9).

Cuadro 6. Medidas lineales merísticas entre las poblaciones de *C. attenuatum* expresadas en cm y prueba de Kruskal-Wallis con datos convertidos a logaritmo base diez (en negritas caracteres con diferencia significativa).

| Carácter | Pátzcuaro | | | Zirahuén | | | Kruskal-Wallis (p < 0.05) |
|------------------------------------|--------------------|----------------|----------|--------------------|----------------|----------|---------------------------|
| | Valores min.- máx. | \bar{x} (SD) | Varianza | Valores min.- máx. | \bar{x} (SD) | Varianza | |
| Escamas de la línea lateral | 42 - 50 | 44.9 (2.22) | 4.95 | 48 - 63 | 53.87 (3.21) | 10.3 | 1.21E-11 |
| Escamas predorsales | 16 - 24 | 19.96 (2.12) | 4.49 | 23 -31 | 26.68 (2.32) | 5.38 | 2.25E-11 |
| Escamas interdorsales | 6 - 7 | 6.51 (0.5) | 0.25 | 4 - 8 | 6.4 (1.29) | 1.66 | 0.8667 |
| Espinas de la primera aleta dorsal | 5 - 6 | 5.1 (0.31) | 0.09 | 5 - 6 | 5.16 (0.37) | 0.13 | 0.5475 |
| Radios de la aleta pectoral | 10 - 14 | 12 (1.12) | 1.26 | 11 - 14 | 12.28 (0.92) | 0.85 | 0.2546 |
| Radios de la aleta anal | 13 - 21 | 14.67 (2.13) | 4.55 | 13 -18 | 14.4 (1.68) | 2.82 | 0.6397 |
| Branquiespinas | 20 - 30 | 22.93 (3.03) | 9.19 | 20 -24 | 21.82 (1.38) | 1.92 | 0.3689 |

El análisis de agrupamiento con los caracteres merísticos sin estandarizar mostró similitud entre los individuos de la población de Pátzcuaro y similitud entre los individuos de la población de Zirahuén, dando como resultado la formación de dos agrupaciones separando a las poblaciones con un coeficiente fuerte de correlación directa de 0.7863 (Figura 10).

En el ACP, los tres primeros componentes principales explican más del 80% de la varianza acumulada, de los siete caracteres empleados para este análisis al considerar valores absolutos iguales o mayores a 0.3, no se descartaron: escamas de la línea lateral, escamas interdorsales, escamas predorsales, radios de la aleta anal y branquiespinas ya que resultaron determinantes, así mismo, dos caracteres fueron descartados para los siguientes análisis (Cuadro 7). Los caracteres merísticos al contemplar la base de datos convertidos a Log_{10} , distinguieron grupos a priori en la

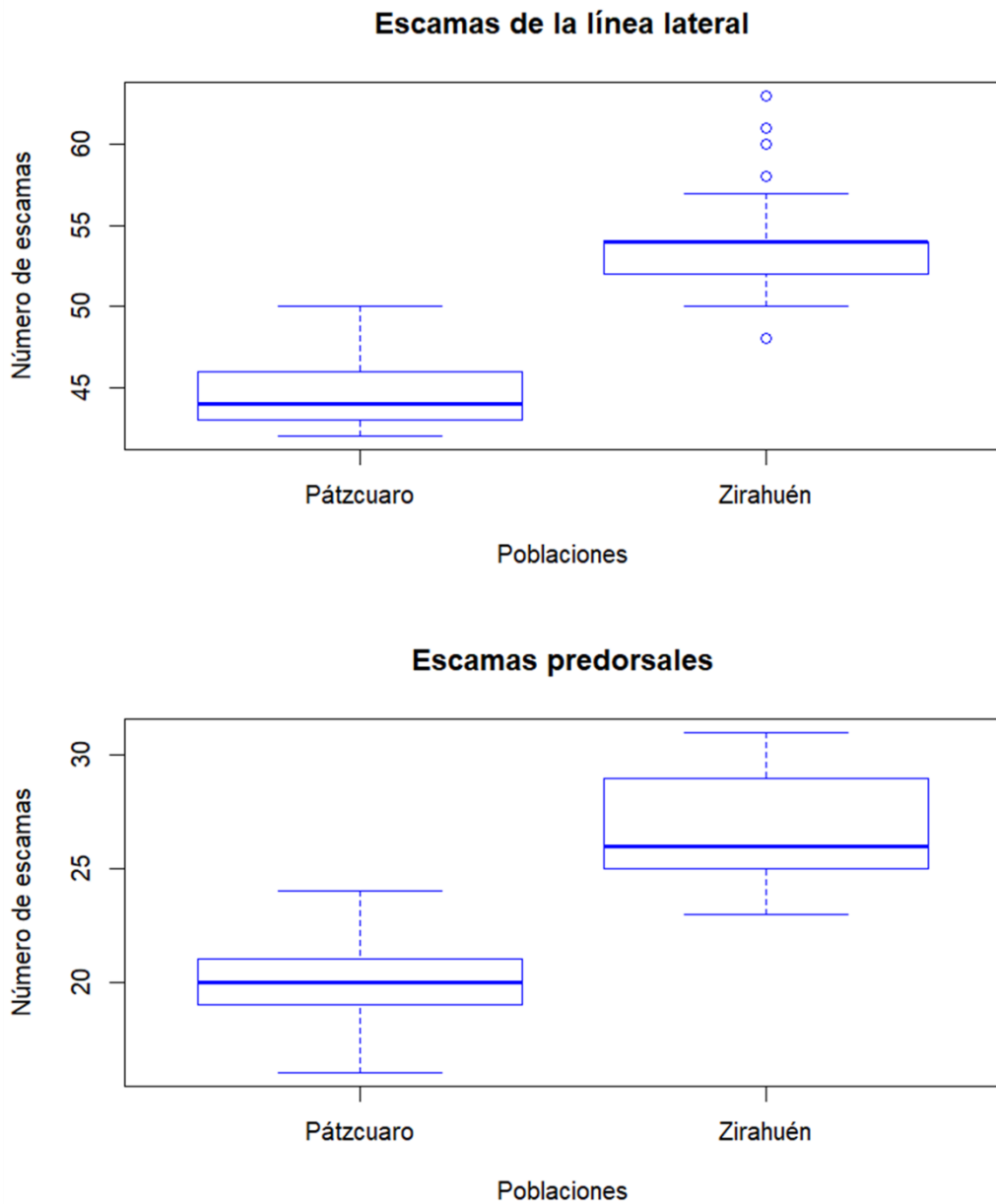


Figura 9. Diagrama de cajas de los caracteres merísticos lineales comparados entre poblaciones. Caracteres que en el análisis de Kruskal-Wallis dieron como resultado diferencia significativa entre las poblaciones.

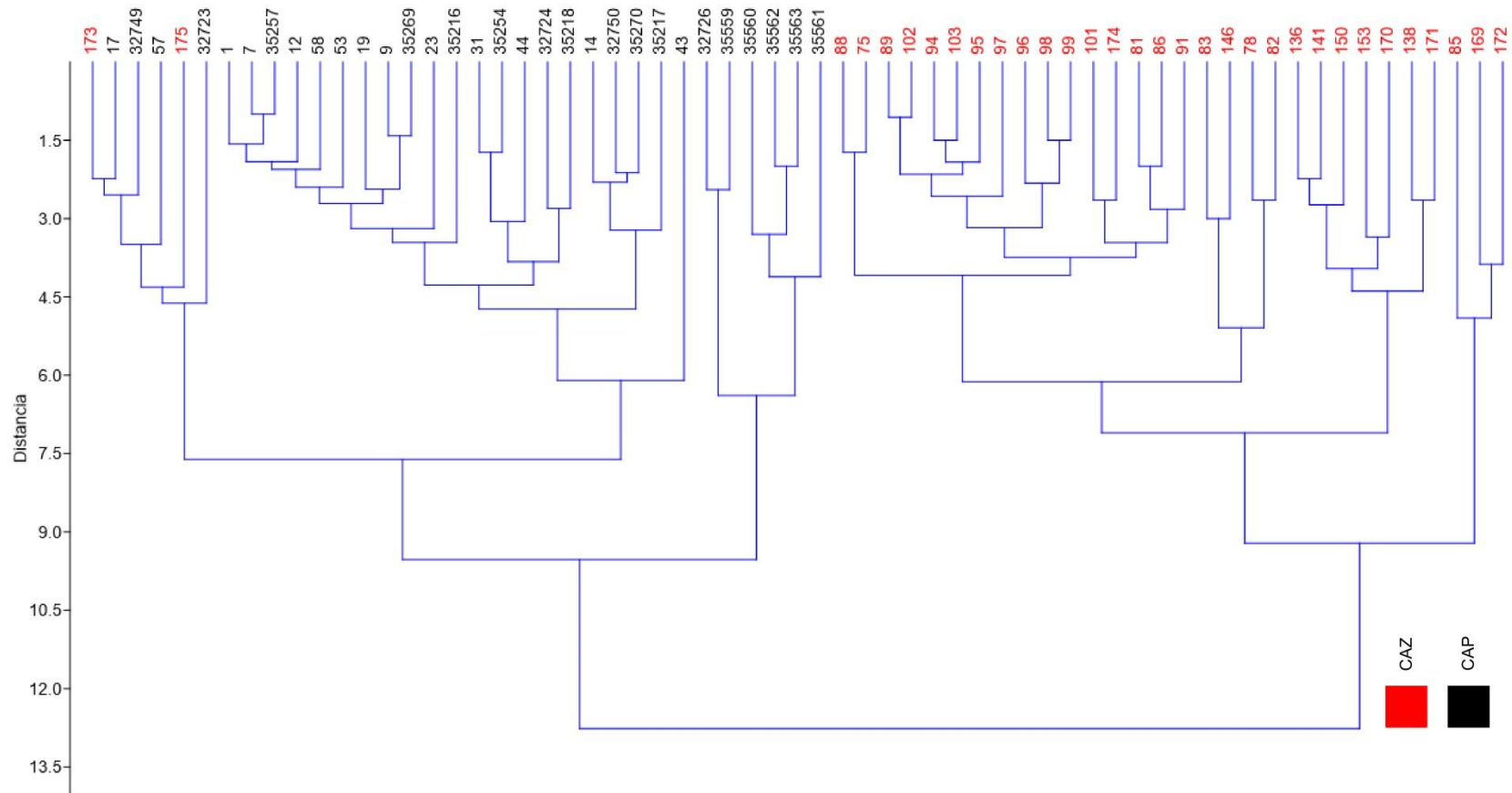


Figura 10. Análisis de agrupamiento de los caracteres merísticos lineales.
 CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro.

gráfica de dispersión del análisis de componentes principales, mostrando como resultado la separación parcial de los datos de las poblaciones. En el comportamiento de los datos existe un ligero cruzamiento, con tendencia de los individuos de Pátzcuaro a colocarse en valores positivos para el componente principal 1 y negativos para el componente principal 2, distribuyéndose en el primer, segundo y tercer cuadrante del plano cartesiano. La tendencia de la distribución de los individuos de Zirahuén, es a colocarse en valores positivos para el componente principal 2 y negativos para el componente principal 1, dando como resultado individuos en el primer, tercer y cuarto cuadrante (Figura 11).

Cuadro 7. Eigenvalores y eigenvectores para los tres primeros componentes principales (CP1, CP2 y CP3) para las características morfológicas de las poblaciones de *C. attenuatum* (con siete de los caracteres, en negritas valores ≥ 0.3).

| | CP1 | CP2 | CP3 |
|---------------|----------------|-----------------|-----------------|
| % variación | 40.682 | 31.774 | 13.99 |
| Eigenvalor | 0.0080393 | 0.00627892 | 0.00276456 |
| Eigenvectores | | | |
| ELL | 0.35109 | -0.33513 | -0.05587 |
| EI | 0.39802 | 0.67155 | -0.59106 |
| EP | 0.7451 | -0.43543 | 0.0035104 |
| EpD1 | -0.038012 | -0.063595 | 0.13422 |
| RaA | 0.27304 | 0.38879 | 0.60242 |
| RaP | 0.26219 | 0.10559 | 0.091292 |
| Br | 0.13565 | 0.28418 | 0.50819 |

ELL - Escamas de la línea lateral / EI - Escamas inter dorsales / EP - Escamas predorsales / EpD1 - Espinas de la primera dorsal / RaA - Radios de la aleta anal / RaP - Radios de la aleta pectoral / Br - Branquiespinas.

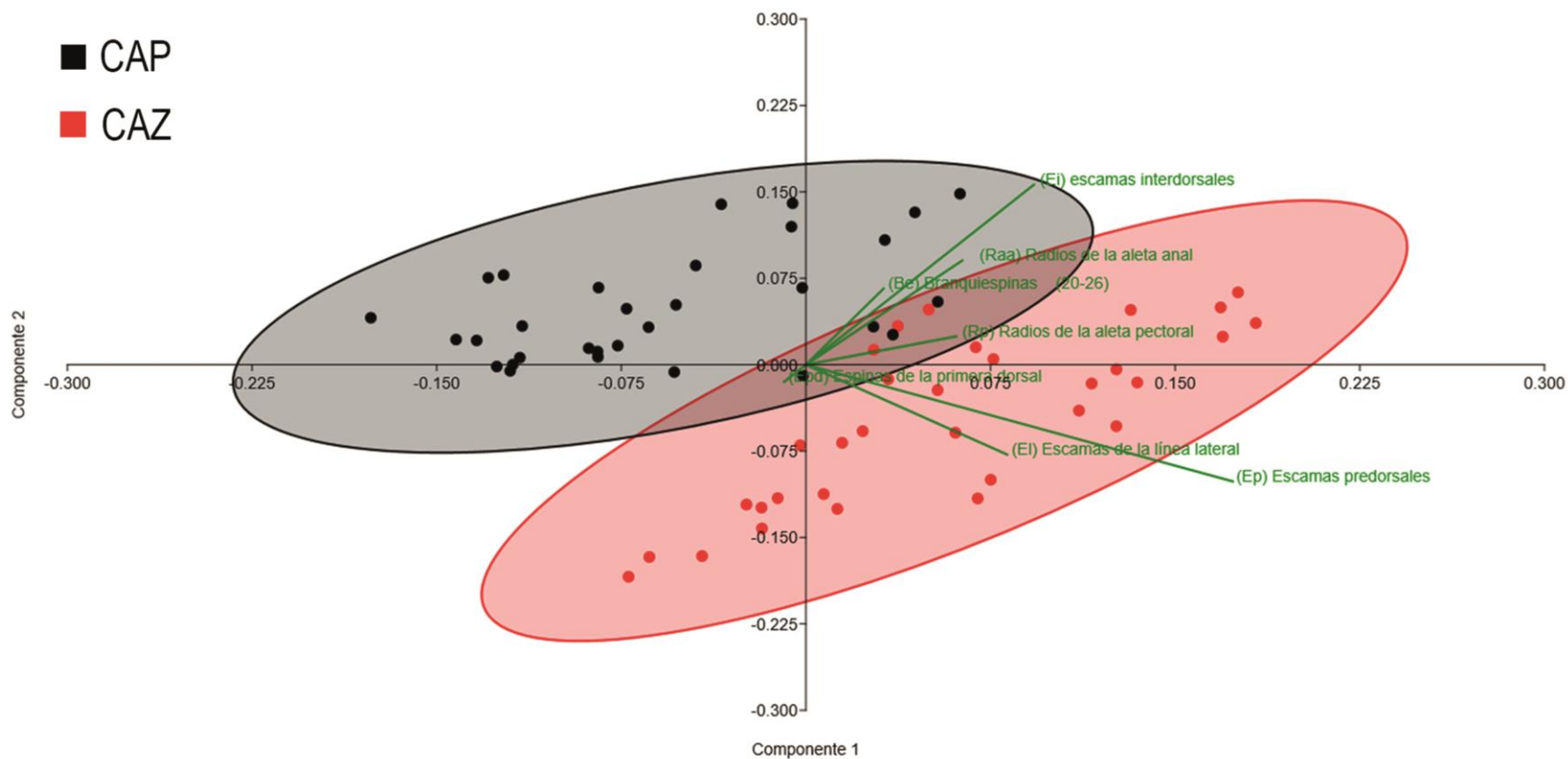


Figura 11. Análisis de componentes principales de los caracteres merísticos, distribución de los individuos con respecto a la matriz de varianza-covarianza (el comportamiento de las variables se muestra en vectores de color verde).
 CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro.

El análisis discriminante para los caracteres merísticos que utilizo la base de datos convertidos a Log₁₀, considerando aquellos que resultaron determinantes para el análisis de componentes principales (escamas de la línea lateral, escamas interdorsales, escamas predorsales, radios de la aleta anal y branquiespinas), es decir, descartando el número de espinas de la primera aleta dorsal y el número de radios de la aleta pectoral, forma dos conjuntos de datos que coinciden con las poblaciones, los cuales se interponen ligeramente sin afectar la distinción entre estos. Los caracteres de mayor peso en el único eje del análisis son el número de escamas de la línea lateral, escamas predorsales y branquiespinas. Al someter los datos al método de remuestreo de Jackknifed dio un resultado de 96.83% de agrupación correcta lo que es equivalente a dos individuos agrupados en la población contraria a la que pertenecen (Cuadros 8 y 9; Figura 12).

Cuadro 8. Eigenvectores para los caracteres merísticos de las poblaciones de *C. attenuatum* (con las variables de mayor peso para el ACP y en negritas las variables que explican el eje).

| Variables | Eigenvectores |
|-----------|----------------|
| ELL | 28.157 |
| EI | -4.0301 |
| EP | 16.564 |
| RaA | 2.6835 |
| Br | -11.018 |

ELL - Escamas de la línea lateral / EI - Escamas interdorsales / EP - Escamas predorsales / RaA - Radios de la aleta anal / Br - Branquiespinas.

Cuadro 9. Agrupación de los individuos de ambas poblaciones según el método de Jackknifed (con los datos del análisis discriminante de los caracteres merísticos). Las columnas representan los grupos predictivos y las filas los grupos establecidos por Jackknifed (en negritas los individuos que se agruparon en el grupo que no les correspondía).

| Grupo | CAZ | CAP | Total |
|-------|----------|----------|-------|
| CAZ | 31 | 1 | 32 |
| CAP | 1 | 30 | 31 |
| Total | 32 | 31 | 63 |

CAZ. - *C. attenuatum* Zirahuén / CAP. - *C. attenuatum* Pátzcuaro.

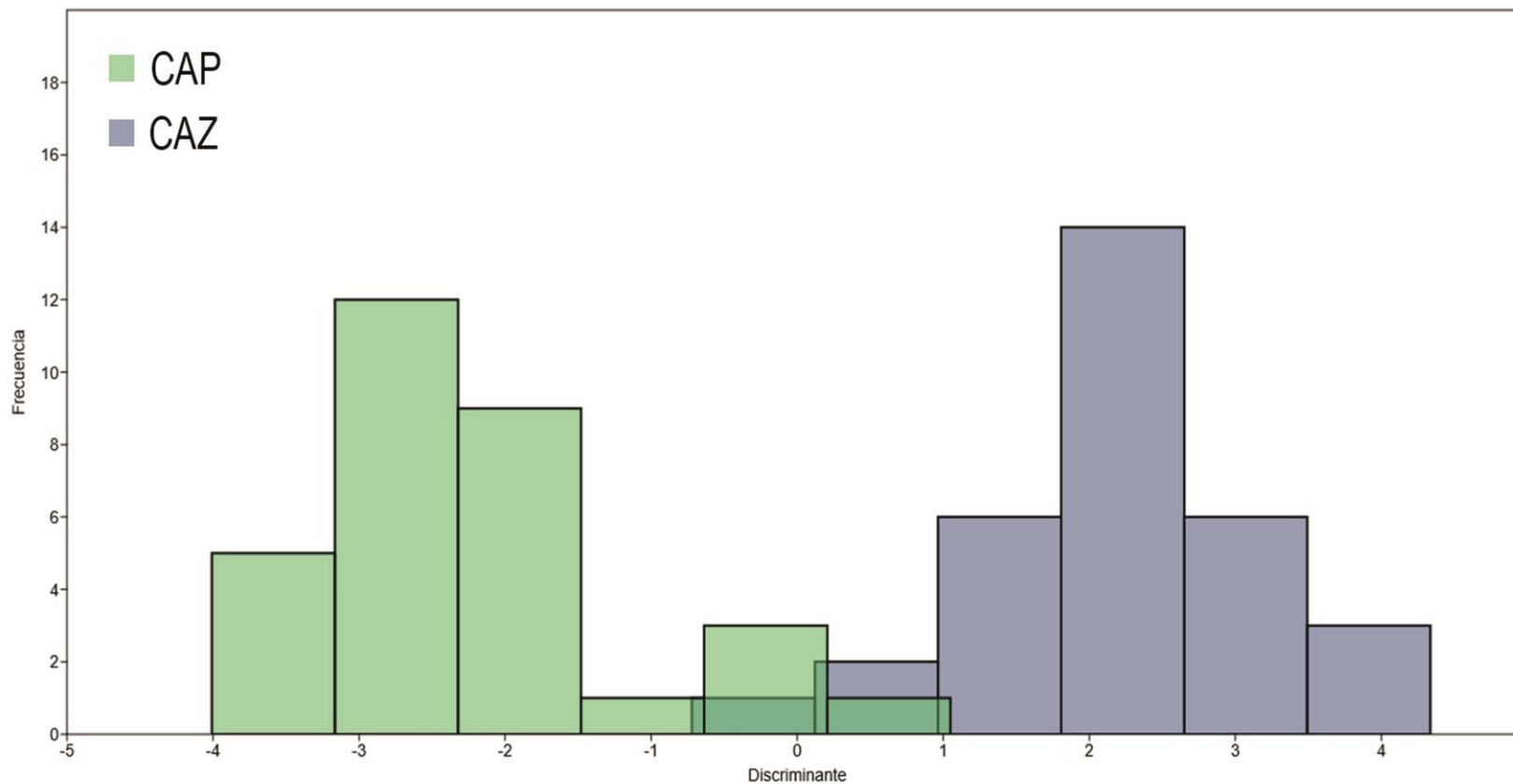


Figura 12. Análisis de discriminantes de las variables obtenidas en el ACP con los caracteres merísticos, distribución de los individuos con respecto a los cinco caracteres que determinaron los componentes principales en el ACP al considerar la matriz de varianza-covarianza. CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro.

El conjunto de los caracteres merísticos (escamas de la línea lateral, escamas interdorsales, escamas predorsales, espinas de la primera aleta dorsal, radios de la aleta anal, radios de la aleta pectoral y branquiespinas) para el análisis multivariado de varianza (MANOVA) ($p < 0.001$), al igual que la t de Hotelling ($p < 0.001$) dan como resultado diferencia significativa ($p \leq 0.05$), estos resultados fueron corroborados por la corrección de Bonferroni (Cuadro 10).

Cuadro 10. MANOVA y Test de Hotelling para todos los caracteres merísticos (en negritas los valores con diferencia significativa).

| Estadístico | | p | F |
|--------------------------|----------------------------------|-----------------|--------|
| Lambda Wilk's | 0.1536 | 3.94E-20 | 43.3 |
| Traza de Pillai | 0.8464 | 3.94E-20 | 43.3 |
| Corrección de Bonferroni | 3.9353E-20 para CAP y CAZ | | |
| t2 | 353.34 | 9.20E-12 | 40.382 |

CAZ. - *C. attenuatum* Zirahuén / CAP. - *C. attenuatum* Pátzcuaro.

Correlación de los caracteres morfométricos y merísticos

En el ACP, los tres primeros componentes explican el 75.6697% de la varianza acumulada, al considerar valores absolutos iguales o mayores a 0.3 solo caracteres merísticos resultaron determinantes para el componente principal 2 (escamas de la línea lateral, escamas predorsales, radios de la aleta anal, radios de la aleta pectoral y branquiespinas) y componente principal 3 (escamas de la línea lateral, escamas predorsales, radios de la aleta anal y branquiespinas) descartando 21 caracteres. Para el componente principal 1 todos los caracteres están por debajo de 0.3, por lo que, ninguno se consideró determinante para el componente. En el análisis de componentes principales que consideró la matriz de correlación con todos los caracteres morfométricos y los siete caracteres merísticos que mostraron variación (transformados a Log_{10}), la gráfica nos muestra que los individuos de la población de Pátzcuaro tienden a agruparse en el plano cartesiano ligeramente hacia los valores negativos, delimitando en los puntos cercanos (± 3.0) de los valores positivos y negativos del componente principal 1. Los individuos de la población de Zirahuén presentan amplia

dispersión, distribuyéndose hacia los valores negativos del componente principal 2 y valores positivos del componente principal 1. Se aprecia sobre posición en los cuatro cuadrantes del plano cartesiano, sin ocupar completamente la misma área (Figura 13; Cuadro 11).

En el análisis discriminante con los caracteres relevantes para el análisis de componentes principales que considero la matriz de correlación, en el cual se descartaron todos los caracteres morfométricos, número de escamas interdorsales y espinas de la primera aleta dorsal, se conformaron dos grupos que se interponen sin afectar la distinción de en donde se agruparon los individuos de cada población, al considerar cinco caracteres merísticos (escamas de la línea lateral, escamas predorsales, radios de la aleta pectoral, radios de la aleta anal y branquiespinas). Siendo el número de escamas de la línea lateral, escamas predorsales y branquiespinas los caracteres de mayor peso en el único eje del análisis. Al someter los datos al método de remuestreo de Jackknifed dio como resultado 96.83% de agrupación correcta lo que es equivalente a dos individuos agrupados en la población contraria a la que pertenecen (Cuadros 12 y 13; Figura 14).

Los caracteres morfométricos presentan variación en la prueba de Kruskal-Wallis. Sin embargo, ningún carácter fue constante para determinar algún componente y/o al eje en los análisis de componentes principales y de discriminante. En los caracteres merísticos los caracteres que destacan estando presentes en los tres análisis como caracteres de importancia son las escamas exceptuando las escamas inter dorsales (Cuadro 14).

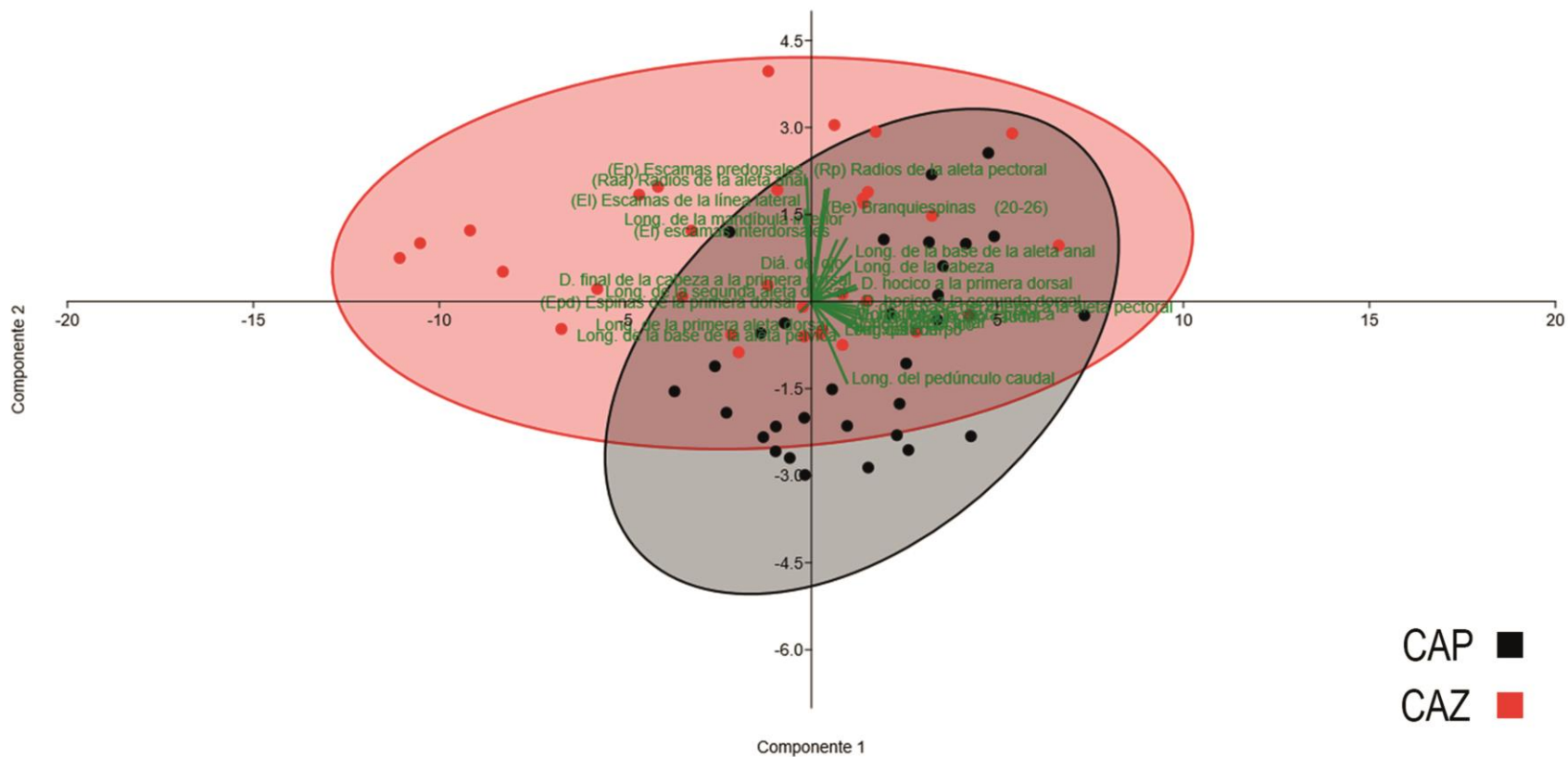


Figura 13. Análisis de componentes principales con matriz de correlación de los caracteres morfométricos y merísticos, distribución de los individuos (el comportamiento de las variables se muestra en vectores de color verde).
 CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro

Cuadro 11. Eigenvalores y eigenvectores para los tres primeros componentes principales (CP1, CP2 y CP3) para los caracteres morfométricos y merísticos de las poblaciones de *C. attenuatum* (considerando la matriz de correlación, en negritas valores ≥ 0.3).

| | CP1 | CP2 | CP3 |
|---------------|-----------|----------------|-----------------|
| % variación | 57.402 | 10.724 | 7.5437 |
| Eigenvalor | 14.9245 | 2.78829 | 1.96135 |
| Eigenvectores | | | |
| LT | 0.25369 | -0.079133 | 0.043533 |
| LP | 0.2511 | -0.099933 | 0.048843 |
| LC | 0.24062 | 0.055953 | -0.0089933 |
| LH | 0.22113 | -0.082158 | -0.060791 |
| LMi | 0.19305 | 0.22231 | 0.14447 |
| LBA | 0.21827 | 0.15991 | -0.11718 |
| LPC | 0.19639 | -0.28736 | 0.13758 |
| LD1 | 0.14708 | -0.11746 | 0.15602 |
| LBP | 0.15104 | -0.12204 | 0.29296 |
| AC | 0.24186 | -0.098218 | -0.07859 |
| APC | 0.23169 | -0.052913 | 0.005068 |
| AA | 0.20193 | -0.072016 | -0.15232 |
| LD2 | 0.22034 | -0.00090348 | -0.016236 |
| DNu | 0.24303 | 0.042664 | 0.024596 |
| DO | 0.21106 | 0.10163 | -0.048986 |
| APi | 0.23975 | -0.017098 | 0.048828 |
| DD | 0.25003 | 0.045459 | 0.063636 |
| DPD | 0.25555 | -0.032971 | 0.030473 |
| DHP | 0.25306 | -0.044658 | 0.033794 |
| ELL | -0.035673 | 0.32305 | 0.52422 |
| EI | 0.14057 | 0.21495 | -0.10738 |
| EP | -0.025371 | 0.43385 | 0.42928 |
| EpD1 | -0.060991 | -0.036184 | -0.037996 |
| RaA | 0.076254 | 0.39311 | -0.36021 |
| RaP | 0.094083 | 0.3981 | 0.03253 |
| Br | 0.057981 | 0.31507 | -0.42918 |

LT - Longitud total / LP - Longitud patrón / LC - Longitud de la cabeza / LH - Longitud del hocico / LMi - Longitud de la mandíbula inferior / LBA - Largo de la base de la aleta anal / LPC - Longitud del pedúnculo caudal / LD1 - Largo de la base de la primera aleta dorsal / LBP - Largo de la base de la aleta pélvica / AC - Ancho del cuerpo / APC - Ancho del pedúnculo caudal / AA - Altura de la aleta anal / LD2 - Largo de la base de la segunda aleta dorsal / DNu - Distancia del final de la cabeza a la primera aleta dorsal / DO - Diámetro del ojo / APi - Altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral / DD - Distancia del hocico a la segunda aleta dorsal / DPD - Distancia del hocico a la primera aleta dorsal / DHP - Distancia del hocico a la aleta pectoral / ELL - Escamas de la línea lateral / EI - Escamas interdorsales / EP - Escamas predorsales / EpD1 - Espinas de la primera dorsal / RaA - Radios de la aleta anal / RaP - Radios de la aleta pectoral / Br - Branquiespinas.

Cuadro 12. Eigenvectores para los caracteres merísticos de las poblaciones de *C. attenuatum* (con las variables de mayor peso para el ACP de la matriz de correlación y en negritas las variables que explican el eje).

| Variabes | Eigenvectores |
|----------|----------------|
| ELL | 29.24 |
| EP | 19.032 |
| RaP | -12.793 |
| RaA | 3.1434 |
| Br | -9.8422 |

ELL - Escamas de la línea lateral / EP - Escamas predorsales / RaP - Radios de la aleta pectoral / RaA - Radios de la aleta anal / Br - Branquiespinas.

Cuadro 13. Agrupación de los individuos de ambas poblaciones según el método de Jackknifed (con los datos del análisis discriminante para la matriz de correlación). Las columnas representan los grupos predictivos y las filas los grupos establecidos por Jackknifed (en negritas los individuos que se agruparon en el grupo que no les correspondía).

| Grupo | CAZ | CAP | Total |
|-------|----------|----------|-------|
| CAZ | 31 | 1 | 32 |
| CAP | 1 | 30 | 31 |
| Total | 32 | 31 | 63 |

CAZ. - *C. attenuatum* Zirahuén / CAP. - *C. attenuatum* Pátzcuaro.

Cuadro 14. Caracteres discriminantes que diferencian a las poblaciones de *C. attenuatum*.

| Carácter discriminante | Pátzcuaro | | | Zirahuén | | |
|---------------------------------------|------------------|----------------|----------|------------------|----------------|----------|
| | Valores min-máx. | \bar{x} (SD) | varianza | Valores min-máx. | \bar{x} (SD) | varianza |
| Número de escamas de la línea lateral | 42 - 50 | 44.9 (2.22) | 4.95 | 48 - 63 | 53.87 (3.21) | 10.3 |
| Número de escamas pre dorsales | 16 - 24 | 19.96 (2.12) | 4.49 | 23 -31 | 26.68 (2.32) | 5.38 |

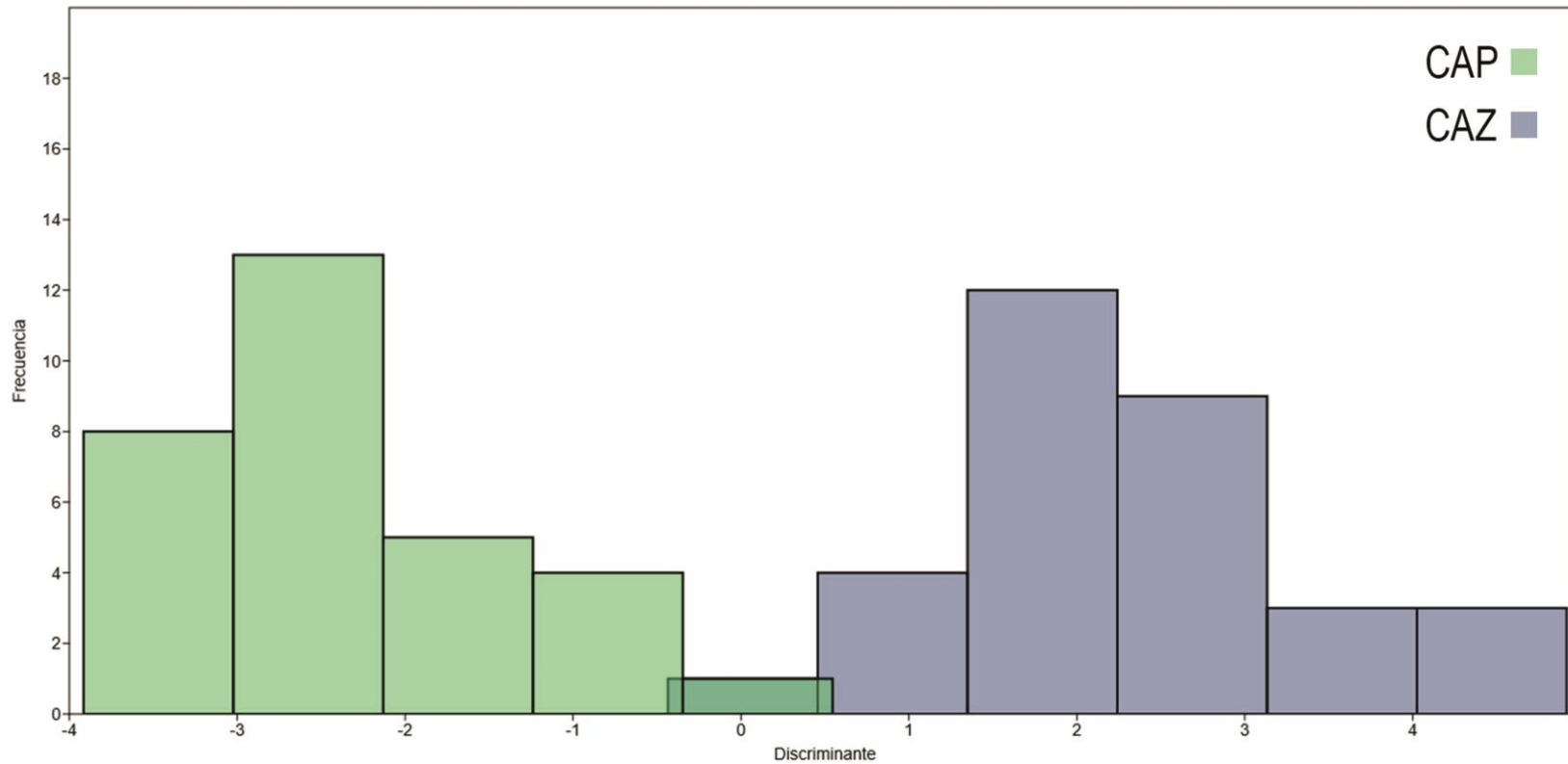


Figura 14. Análisis de discriminantes de las variables obtenidas en el ACP con los caracteres morfométricos y merísticos, distribución de los individuos con respecto a los cinco caracteres que determinaron los componentes principales considerando la matriz de correlación. CAZ *C. attenuatum* de Zirahuén / CAP *C. attenuatum* de Pátzcuaro.

DISCUSIÓN

La variación y el traslape de caracteres morfológicos, en atherinópsidos es una problemática para la identificación y clasificación específica (Alaye-Rahy, 1993), debido a, esto el entender las bases genéticas y su relación con los caracteres morfológicos que puedan emplearse en taxonomía es de gran interés aunado a la evolución de las herramientas analíticas. En la presente investigación, se utiliza a *C. attenuatum* como modelo para entender y discriminar la variación en caracteres morfológicos, esta especie es un buen modelo, debido a, que está representada por dos poblaciones históricamente aisladas y se conocen las bases genéticas de su divergencia (Bloom et al., 2009; Betancourt-Resendes et al., 2018).

El solapamiento encontrado en caracteres morfométricos y merísticos de *C. attenuatum* al compararlo entre poblaciones es consistente con las respectivas revisiones de Meek (1902) y Barbour (1973); las escamas de la línea lateral y las escamas pre dorsales donde los límites menores de *C. a. zirahuen* son los máximos para *C. a. attenuatum*, siendo mayores los valores para *C. a. zirahuen* con respecto a *C. a. attenuatum*, de igual manera, la longitud total muestra diferencia de 1 mm entre las subespecies para los individuos de mayor talla. Las poblaciones de *C. attenuatum* presentaron baja variabilidad (0.004 - 0.187) para la longitud del hocico, ancho del cuerpo, ancho del pedúnculo caudal, diámetro del ojo, longitud de la cabeza, largo de la base de la aleta anal, longitud del pedúnculo caudal, altura de la aleta anal, largo de la base de la segunda aleta dorsal, distancia del hocico a la segunda aleta dorsal y distancia del hocico a la aleta pélvica. Con respecto a los caracteres merísticos las escamas de la línea lateral y las escamas pre dorsales presentaron mayor variabilidad (4.49 - 10.3), todos estos caracteres presentaron diferencia significativa entre las poblaciones (Cuadro 1, Figura 3 y 9). Los caracteres morfométricos para la población de Pátzcuaro mostraron variación (0.002 - 0.765) entre sus individuos, los caracteres que presentaron mayor variación son la longitud total y longitud patrón, estos caracteres coinciden para la población de Zirahuén, así mismo, se observó mayor variación (0.004 - 1.598) entre sus individuos. Con respecto, a los caracteres merísticos

los individuos de Pátzcuaro presentaron variación notable (0.09 - 9.19) entre sus individuos, resaltando las branquiespinas, escamas de la línea lateral, radios de la aleta anal y escamas pre dorsales en orden de aparición y con variabilidad parecida. Esta variabilidad (0.13 - 10.3) es similar en los individuos de Zirahuén, con la excepción de que las escamas de la línea lateral y escamas pre dorsales son considerablemente más variables que los radios de la aleta anal y branquiespinas (Cuadro 1, Figura 3 y 9).

En individuos del género *Chirostoma* al ser sometidos a análisis estadísticos se ha observado que comparten características de más de una especie (Alaye-Rahy, 1993; Barriga-Sosa et al., 2002, 2005), este comportamiento se aprecia en el análisis de agrupamiento de los caracteres morfométricos dando como resultado un dendograma que forma dos grupos en donde se encuentran mezclados individuos de las poblaciones de Pátzcuaro y Zirahuén (Figura 4). La longitud del hocico, diámetro del ojo, distancia del hocico a la segunda aleta dorsal, distancia del hocico a la aleta pélvica, largo de la base de la aleta anal, ancho del cuerpo, longitud del pedúnculo caudal, ancho del pedúnculo caudal, longitud de la cabeza, altura de la aleta anal y largo de la base de la segunda aleta dorsal son caracteres a considerarse como diagnósticos contrario a lo reportado por Alaye-Rahy (1993) quien menciona los primeros siete de estos caracteres como útiles para discriminar entre especies del género *Chirostoma*.

Alarcón-Durán et al. (2017) por medio de morfometría geométrica observaron variaciones importantes en la región cefálica en su revisión de *C. humboldtianum*. En el caracido *Astyanax* la longitud, forma y ángulo de la premaxila son características que evolucionaron paralelamente en dos morfotipos simpátricos en lagos mesoamericanos estos caracteres distinguen entre sistemas lacustres (Garita-Alvarado y Ornelas-García, 2021). Considerando la variación encontrada en las poblaciones de *C. attenuatum* sería de interés comparar la zona cefálica de ambas poblaciones por medio de análisis de morfometría geométrica.

El largo de la base de la aleta anal, el ancho del pedúnculo caudal y del

cuerpo son características que la morfometría geométrica distingue entre especies de distintos hábitats. Para especímenes de *C. jordani* de ambientes lénticos la base de la aleta anal es alargada, el pedúnculo caudal es estrecho y el cuerpo tiene mayor profundidad con respecto a los de ambientes lóticos (Foster et al., 2015), al considerar estos datos los individuos de Pátzcuaro presentan características de peces de ambientes lénticos, lo cual es consistente con su hábitat. Sin embargo, algunas de las características de los individuos de Zirahuén coinciden con las características de individuos de hábitats lóticos. Estas características en la prueba de Kruskal-Wallis mostraron diferencia significativa entre las poblaciones, reforzando la idea de que los individuos de Zirahuén coinciden con características de individuos de hábitats lóticos del mismo género (Cuadro 1). Las diferencias morfológicas de acuerdo al hábitat han sido propuestas como factor en la modularidad de las diferencias morfológicas en peces (Calazans et al., 2021; Kumar et al., 2022; Perazzo et al., 2019)

En el análisis de componentes principales todas las variables determinaron el componente principal 2 (Soria-Barreto y Paulo-Maya, 2005), para los datos morfométricos, al considerar la matriz de correlación sucedió una situación parecida únicamente con estos datos sin formar grupos a priori (Figura 5, 13, Cuadro 2 y 11). Así mismo, en el análisis de discriminantes se obtuvo una reagrupación incipiente (Barriga-Sosa et al., 2004) para las variables morfométricas con un 79.37% de agrupación correcta, lo que es equivalente a 13 individuos clasificados en la población contraria a la que pertenecen, lo que refuerza el hecho de no considerarlos caracteres discriminantes (Figura 6 y Cuadro 4). Los caracteres merísticos en general se comportaron como caracteres discriminantes, este comportamiento se observa en el dendograma conformado por el análisis de agrupamiento en donde se conformaron dos grupos consistentes a las poblaciones. Sin embargo, los individuos de Zirahuén se agruparon con los individuos de Pátzcuaro, este fenómeno puede ser asociado por una migración histórica con dirección de Zirahuén a Pátzcuaro como lo reporta Betancourt-Resendes et al. (2018).

De igual manera, en el análisis de componentes principales de estos datos se observaron dos grupos a priori correspondientes a las poblaciones los cuales se interponen ligeramente (Figura 11). Mientras que, en el análisis de discriminantes para los caracteres merísticos se separaron las poblaciones sugiriendo diferenciación (Barriga-Sosa et al., 2002). Al considerar la matriz de varianza-covarianza y la de correlación los individuos se agruparon correctamente el 96.83% de las veces, por lo que, únicamente era un individuo el que se agrupaba en el grupo contrario al que pertenecía, reforzando la hipótesis de diferenciación entre poblaciones (Cuadro 9, 13, Figura 12 y 14). Las escamas de la línea lateral (Barbour, 1973) y escamas pre dorsales son caracteres a considerar para distinguir entre las poblaciones de los lagos, así mismo, son los caracteres merísticos que presentan diferencia significativa entre las poblaciones (Cuadro 6, 7, 8, 12, Figura 12 y 14).

Delimitar especies es una tarea compleja, ya que el origen de estas no es instantáneo. Por ejemplo: la morfología y genética del grupo *humboldtianum* se contradicen llevando a una delimitación de especies menor a la reconocida previamente basada en morfología (Piñeros et al. 2022; Barriga-Sosa et al., 2004, 2005; Bloom et al., 2009, 2013; Betancourt-Resendes et al., 2020). *Chirostoma zirahuen* fue descrita y nombrada por Meek (1902), en trabajos consecuentes se retoma este nombre (Meek, 1904; Jordan y Hubbs, 1919). Sin embargo, Barbour (1973) en su revisión del género *Chirostoma* la consideró como la subespecie *Chirostoma attenuatum zirahuen*, por otro lado, Betancourt-Resendes et al. (2018) proponen reconocerle como especie bajo el nombre dado por Meek en 1902. Fricke et al. (2024) retomaron los antecedentes que reconocen como entidad taxonómica a *Chirostoma zirahuen* para nombrarla de esta forma en su libro "Fishes and Lampreys of Mexico. An annotated checklist" por lo que la presente investigación avala las diferencias encontradas por otros autores considerando la taxonomía integrativa reforzando los hallazgos genéticos de Betancourt-Resendes et al. (2018) con análisis morfológicos recientes.

CONCLUSIÓN

Los resultados obtenidos en esta investigación proporcionaron información relevante sobre diferencias morfológicas consistentes, destacando los caracteres merísticos entre las poblaciones de la especie *C. attenuatum*, apoyando la hipótesis molecular y genética, siendo un preámbulo para futuros estudios que refuercen la idea de que *C. attenuatum zirahuen* debe reconocerse como *Chirostoma zirahuen*.

Las características morfológicas con diferencia significativa como lo son la longitud del hocico, longitud de la cabeza, el ancho del cuerpo, ancho y longitud del pedúnculo caudal sugieren posibles diferencias en la forma de las especies, por lo que, realizar análisis de morfometría geométrica podría apoyar los hallazgos previos que muestran diferencias ecomorfológicas. Sin embargo, para asegurar que los resultados de la longitud total y estándar no fueron influenciados por el efecto de alometría, se debe realizar un análisis de estructura de tallas y edades para ambos lagos y así abordar estudios de evolución modular del largo y ancho del cuerpo, ya que hay evidencias sustanciales de estas diferencias entre ambos grupos.

REFERENCIAS

Alarcón-Durán, I., M. A. Castillo-Rivera, G. Figueroa-Lucero, J. Arroyo-Cabrales, e I. Á. Barriga-Sosa. 2017. Diversidad morfológica en 6 poblaciones del pescado blanco *Chirostoma humboldtianum*. Revista Mexicana de Biodiversidad. 88 (1): 207-214.

Alaye-Rahy, N. 1993. El pescado blanco (género *Chirostoma*) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, Composición de especies. Ciencia Pesquera. Ins. Nat. de la Pesca. Sría. de Pesca. México. 9: 113-128.

Álvarez, J. 1972. Ictiología Michoacana V. Origen y distribución de la ictiofauna dulceacuícola de Michoacán. An. Esc. nac. Cienc biol. 19: 155-161.

Kumar, K. A., S. S. Swathy, M. P. Rajeeshkumar, N. Saravanane y M. Hashim. 2022. Predicting the functional morphology of lotic and lentic populations of the invasive Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* (Peters, 1852). Indian J. Fish. 69 (4): 44-51.

Barbour, C. D. 1973. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma* Swainson (Pisces: Antherinidae). Tulane studies in Zoology and Botany. 18 (3): 97-139.

Barbour, C. D., y B. Chernoff. 1984. Comparative morphology and morphometrics of the pescados blancos (genus *Chirostoma*) from lake Chapala, México. En: A. A. Echelle e I. Kornfield (Eds.). Evolution of fish species flocks. Univ. Maine. 111 -127. Orono.

Barrera-Bassols, N. 1987. El balance morfogenésis-pedogénesis de una cuenca lacustre del Eje neovolcánico transmexicano: La región natural de Pátzcuaro, Michoacán. En: D. Geissert y J-P. Rossignol (Eds.). La morfoedafología en la ordenación de los paisajes rurales. Conceptos y primeras aplicaciones en México. Instituto Nacional de Investigación sobre Recursos Bioticos. 65-75. México.

Barriga-Sosa, I. Á., A. L. Ibáñez-Aguirre, y J. L. Arredondo-Figueroa. 2002. Morphological and genetic variation in seven species of the endangered *Chirostoma "humboldtianum" species group* (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Revista de Biología Tropical*. 50 (1): 199-216.

Barriga-Sosa, I. Á., L. E. Eguiarte, y J. L. Arredondo-Figueroa. 2004. Low but significant subdivision among populations of *Chirostoma grandocule* from Lake Patzcuaro, Mexico. *Biotropica*. 36 (1): 85-98.

Barriga-Sosa, I. Á., M. Y. Pérez-Ramírez, F. Soto-Aguirre, M. Castillo-Rivera, y J. L. Arredondo-Figueroa. 2005. Inter-specific variation of the mitochondrial r16S gene among silversides "Peces Blancos" (Atherinopsidae: Menidiinae) and its utilization for species identification. *Aquaculture*. 250: 637–651.

Beltrán-López, R. G., O. Domínguez-Domínguez, J. A. Guerrero, D. K. Corona-Santiago, H. Mejía-Mojica, e I. Doadrio. 2017. Phylogeny and taxonomy of the genus *Ilyodon* Eigenmann, 1907 (Teleostei: Goodeidae), based on mitochondrial and nuclear DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 1-16.

Betancourt-Resendes, I., R. Pérez-Rodríguez, y O. Domínguez-Domínguez. 2018. Speciation of silverside *Chirostoma attenuatum* (Pisces: Atheriniformes) in central Mexico. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*. 1-12.

Betancourt-Resendes, I., R. Pérez-Rodríguez, I. Á. Barriga-Sosa, K. R. Piller, y O. Domínguez-Domínguez. 2020. Phylogeographic patterns and species delimitation in the endangered silverside "*humboldtianum*" clade (Pisces: Atherinopsidae) in central Mexico: understanding their evolutionary history. *Organisms Diversity and Evolution*. 20: 313-330.

Bloom, D. D., J. T. Weir, K. R. Piller, y N. R. Lovejoy. 2013. Do freshwater fishes

diversify faster than marine fishes? A test using state-dependent diversification analyses and molecular phylogenetics of new world silversides (atherinopsidae). *Evolution*. 67 (7): 2040-2057.

Bloom, D. D., K. R. Piller, J. Lyons, N. Mercado-Silva, y M. Medina-Nava. 2009. Systematics and biogeography of the silverside tribe Menidiini (Teleostomi: Atherinopsidae) based on the mitochondrial *ND2* gene. *Copeia*. (2): 408-417.

Calazans, A. M., P. A. Martínez, y U. P. Jacobina. 2021. Lentic and lotic environments affect morphological diversity in characiformes fishes in the Neotropical São Francisco River Basin, Brazil. *Environ Biol Fish*. 104 : 977-987.

Campanella, D., L. C. Hughes, P. J. Unmack, D. D. Bloom, K. R. Piller, y G. Ortí. 2015. Multi-locus fossil-calibrated phylogeny of Atheriniformes (Teleostei, Ovalentaria). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 86: 8–23

Chacón-Torres, A. y E. Muzquiz-Irbe. 1991. El lago de Zirahuén, Michoacán, México. Reconocimiento ambiental de una cuenca michoacana. *Biología acuática 2*. Sría. de Difusión Cultural. Editorial Universitaria. México.

Chacón-Torres, A., R. Pérez-Mungía, y E. Muzquiz-Irbe. 1991. Síntesis limnológica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Biología Acuática I*. Sría. de Difusión Cultural. Editorial Universitaria. México.

Chacón-Torres, A., C. Rosas-Monge, M. B. Rendón-López, y O. Cruz-Arias. 2010. Balance hidrológico del lago de Zirahuén. En: B. Estrada Cárdenas y G. L. Ayala Ramírez (Eds.). *Espejo de los dioses: estudios sobre ambiente y desarrollo en la cuenca del lago de Zirahuén*. Fondo Editorial Morevallado. 35-56. México.

De Buen, F. 1944. Los lagos michoacanos II: Pátzcuaro. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 5: 99-125.

Ferrari, L., S. Conticelli, G. Vaggelli, C. M. Petrone, y P. Manetti. 2000. Late Miocene volcanism and intra-arc tectonics during the early development of the Trans-Mexican Volcanic Belt. *Tectonophysics*. 318: 161-185.

Foster, K., L. Bower, y K. R. Piller. 2015. Getting in shape: habitat-based morphological divergence for two sympatric fishes. *Biological Journal of the Linnean Society*. 114: 152-162.

Fricke, R., M. A. Reséndiz-López, y A. S. Oseguera-Rodríguez (Eds.). 2024. Fishes and lampreys of Mexico. An annotated checklist. CONABIO. México.

García-De-León, F. J., J. P. Ramírez-Herrejón, R. García-Ortega, y D. A. Hendrickson. 2014. Foraging patterns of four sympatric species of silversides (Atheriniformes: Atherinopsidae) in Lago de Pátzcuaro, Central Mexico. *Cuadernos de Investigación UNED*. 6 (1): 127-139.

Garita-Alvarado, C. A., y C. P. Ornelas-García. 2021. Parallel evolution of allometric trajectories of trophic morphology between sympatric morphs of Mesoamerican *Astyanax* (Characidae). *Applied Sciences*. 11 (17): 8020. 1-12

Gómez-Tuena, A., M. T. Orozco-Esquivel, y L. Ferrari. 2005. Petrogénesis ígnea de la faja volcánica transmexicana. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 57 (3): 227-283.

González-Díaz, A. A., E. Díaz-Pardo, M. Soria-Barreto, y R. Rodiles-Hernández. 2005. Análisis morfométrico de los peces del grupo *labialis*, género *Profundulus* (Cyprinodontiformes: Profundulidae), en Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 76: 55–61.

Hakanson, L. 1981. On lake bottom dynamics-the energy-topography factor. *Canadian*

Journal of Earth Sciences. 18: 899-909.

Hammer, Ø., D. A. T. Harper, y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica* 4 (1): 9.

Jordan, D.S., y C.L. Hubbs. 1919. Studies in ichthyology: a monographic review of the family of Atherinidae or silversides. Leland Stanford Jr. University Publications University Series.

Lira-Guerrero, G., L. García-Prieto, y G. Pérez-Ponce De León. 2008. Helminth parasites of atherinopsid freshwater fishes (Osteichthyes: Atheriniformes) from central Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 79 (2): 325-331.

Meek, S. E. 1902. A contribution to the ichthyology of Mexico. *Zoological Series*. 3 (6): 110-117. Field Columbian Museum.

Meek, S. E. 1904. The fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. *Zoological Series*. 5. Field Columbian Museum.

Miller, R. R., W. L. Minckley, y S. M. Norris. 2009. Peces dulceacuícolas de México (Schmitter-Soto J. J., Trans.; Primera edición). CONABIO, Sociedad Ictiológica Mexicana, ECOSUR, Consejo de Peces del Desierto.

Ortega, B., G. Vázquez, M. Caballero, I. Israde, S. Lozano-García, P. Schaaf, y E. Torres. 2010. Late Pleistocene: Holocene record of environmental changes in lake Zirahuen, Central Mexico. *J Paleolimnol*. 44: 745-760.

Perazzo G. X., F. Corrêa, W. Salzburger, y A. Gava. 2019. Morphological differences between an artificial lentic and adjacent lotic environments in a characid species. *Rev Fish Biol Fisheries*. 29.

Pérez-Rodríguez, R., O. Domínguez-Domínguez, I. Doadrio, E. Cuevas-Gacía, y

G. Pérez-Ponce de León. 2015. Comparative historical biogeography of three groups of Nearctic freshwater fishes across central Mexico. *Journal of Fish Biology*. 1-23.

Piñeros, V. J., C. del R. Pedraza-Marrón, I. Betancourt-Resendes, N. Calderón-Cortés, R. Betancur-R y O. Domínguez-Domínguez. (2022). Genome-wide species delimitation analyses of a silverside fish species complex in central Mexico indicate taxonomic over-splitting. *BMC Ecology and Evolution*. 22: 108

Rojas-Carrillo, P. M. 2006. Aspectos reproductivos del “charal prieto” *Chirostoma attenuatum* (Meek, 1902) del lago de Pátzcuaro, Michoacán. Nuevas líneas de investigación en atherinópsidos de México. *Hidrobiológica*. 16 (1): 1-9.

Soria-Barreto, M., y A. A. González-Díaz. 2004. Registro de una placa dentaria en el endopterigoides del charal prieto *Chirostoma attenuatum* (Teleostei: Atherinopsidae). *Vertebrata Mexicana*. (15): 1–5.

Soria-Barreto, M., y J. Paulo-Maya. 2005. Morfometría comparada del aparato mandibular en especies de *Chirostoma* (Atheriniformes: Atherinopsidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. *Hidrobiológica*. 15 (2): 161-168.

Vázquez, G., B. Ortega, S. J. Davies, y B. J. Aston. 2010. Registro sedimentario de los últimos ca. 17000 años del lago de Zirahuén, Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*. 62 (3): 325-343.

ANEXOS

Anexo 1. Prueba de normalidad para los datos lineales de ambas poblaciones (en negritas caracteres con datos no normales).

| Carácter | Pátzcuaro | Zirahuen |
|----------|--------------------------------|------------------|
| | Shapiro-Wilk ($p < 0.05$) | |
| LT | 0.2613 | 0.3723 |
| LP | 0.2579 | 0.2852 |
| LC | 0.0549 | 0.8809 |
| LH | 0.00297 | 0.001333 |
| LMi | 0.006724 | 0.04414 |
| LBA | 0.2248 | 0.06289 |
| LPC | 0.6705 | 0.3067 |
| LD1 | 0.0008994 | 0.001497 |
| LBP | 1.21E-05 | 0.002282 |
| AC | 0.004409 | 0.04787 |
| APC | 9.00E-05 | 0.00877 |
| AA | 0.1091 | 0.2818 |
| LD2 | 0.0871 | 0.07736 |
| DNu | 0.4464 | 0.01739 |
| DO | 0.0001309 | 3.13E-05 |
| APi | 0.0273 | 0.01852 |
| DD | 0.1364 | 0.4748 |
| DPD | 0.2529 | 0.6441 |
| DHP | 0.1055 | 0.3298 |
| ELL | 0.001121 | 0.02289 |
| EI | 1.58E-07 | 0.0008827 |
| EP | 0.2008 | 0.01454 |
| EpD1 | 5.46E-10 | 9.98E-10 |
| RaA | 5.83E-05 | 1.70E-05 |
| RaP | 0.01555 | 0.001778 |
| Br | 0.0009768 | 0.002151 |

LT - Longitud total / LP -Longitud patrón / LC - Longitud de la cabeza / LH - Longitud del hocico / LMi - Longitud de la mandíbula inferior / LBA - Largo de la base de la aleta anal / LPC- Longitud del pedúnculo caudal / LD1 - Largo de la base de la primera aleta dorsal / LBP - Largo de la base de la aleta pélvica / AC - Ancho del cuerpo / APC - Ancho del pedúnculo caudal / AA - Altura de la aleta anal / LD2 - Largo de la base de la segunda aleta dorsal / DNu - Distancia del final de la cabeza a la primera aleta dorsal / DO - Diámetro del ojo / APi - Altura de la base del cuerpo a la aleta pectoral / DD - Distancia del hocico a la segunda aleta dorsal / DPD - Distancia del hocico a la primera aleta dorsal / DHP - Distancia del hocico a la aleta pectoral / ELL - Escamas de la línea lateral / EI - Escamas interdorsales / EP - Escamas predorsales / EpD1 - Espinas de la primera dorsal / RaA - Radios de la aleta anal / RaP - Radios de la aleta pectoral / Br - Branquiespinas.