

Morfometría comparada del aparato mandibular en especies de *Chirostoma* (Atheriniformes : Atherinopsidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México

Morphometric comparison of the mandibular region in species of *Chirostoma* (Atheriniformes: Atherinopsidae) from Lake Pátzcuaro, Michoacán, Mexico

Miriam Soria-Barreto ¹ y Joel Paulo-Maya ²

¹ Departamento de Ingeniería en Sistemas Ambientales, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n, Col. Plutarco Elías Calles, 11340 México, D. F., México.

Dirección actual: El Colegio de la Frontera Sur. Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n. 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México. Correo electrónico: mmsoriab@yahoo.com.mx

² Laboratorio de Ictiología y Limnología, Departamento de Zoología, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. Carpio y Plan de Ayala s/n, Col. Plutarco Elías Calles, 11340 México, D. F., México.

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 Especial): 161-168.

RESUMEN

El género *Chirostoma* es un grupo de peces endémicos de la Mesa Central de México, cuya diversificación se explica tanto por procesos de especiación alopatrica en ambientes lóticos, como por una diversificación intralacustre debida a especiación simpátrica. Tratando de corroborar la segunda hipótesis en especies de *Chirostoma* en Pátzcuaro, se evaluaron diferencias morfométricas de 11 piezas osteológicas de la región mandibular de *C. attenuatum*, *C. grandocule*, *C. estor* y *C. patzcuaro*. Con objeto de identificar los taxones se realizó un análisis de agrupación aplicando distancias euclidianas, así como un análisis de componentes principales sobre la matriz de varianza-covarianza. Los resultados del análisis de agrupamiento muestran cuatro grupos que corresponden a cada especie, siendo *C. grandocule* y *C. patzcuaro* las más semejantes entre sí y *C. attenuatum* la más disímil del resto. El análisis de componentes principales confirmó la separación de especies y definió como medidas significativas al ángulo formado por las mandíbulas, la altura del dentario y la longitud de la apófisis post-articular; dichos huesos se relacionan con la captura del alimento. De este modo, las especies de *Chirostoma* manifiestan una clara diferenciación morfológica en las piezas óseas de la región mandibular, lo cual apoya la idea de una segregación trófica que permite la coexistencia entre especies del Lago de Pátzcuaro.

Palabras clave: *Chirostoma*, Pátzcuaro, Morfometría, Aparato mandibular.

ABSTRACT

The genus *Chirostoma* is a group of fishes endemic to the Mesa Central of Mexico, whose diversification is explained both by processes of allopatric speciation in lotic environments, and by intralacustrine diversification through sympatric speciation. Trying to corroborate the second hypothesis for species of *Chirostoma* from Lake Pátzcuaro, we evaluated morphometric differences of 11 bones in the mandibular region of *C. attenuatum*, *C. grandocule*, *C. estor*, and *C. patzcuaro*. In order to identify taxa, we carried out a cluster analysis applying

euclidian distances, as well as a principal component analysis on the variance-covariance matrix. The results of the cluster analysis show four groups corresponding to each species, *C. grandocule* and *C. patzcuaro* being most similar between themselves and *C. attenuatum* the most different from the rest. Principal component analysis confirmed the separation of these species, defined by the angle formed by the jaws, the height of the dentary and the length of the post-articulate apophysis. These bones are related to the capture of food. Thus, the species of *Chirostoma* show clear morphological differentiation in the bony pieces of the mandibular region, a pattern that supports the hypothesis of trophic segregation that allows the coexistence of species in Lake Pátzcuaro.

Key words: *Chirostoma*, Pátzcuaro, Morphometry, Mandibular apparatus.

INTRODUCCIÓN

El género *Chirostoma* (Swainson, 1839) constituye un grupo de peces atherinópsidos (sensu Dyer & Chernoff, 1996) endémicos de la Mesa Central mexicana (Barbour, 1973 b), donde son conocidos como pescados blancos o charales. En cuanto a su origen existen dos hipótesis: la primera considera al género como difilético, donde las especies del "grupo jordani" provienen de un ancestro semejante a *Menidia*, y el resto de las especies se incluyen en el llamado "grupo arge", de un ancestro semejante a *Melaniris* (Barbour, 1973 a); bajo esta hipótesis, el proceso de diversificación sería producto del aislamiento geográfico de las poblaciones al fragmentarse los antiguos drenajes de la Mesa Central, y la presencia de interacciones interespecíficas pudo ser determinante en la diversificación de las especies simpátricas de los Lagos de Chapala y Pátzcuaro, tomando en cuenta que las especies muestran diferencias evidentes en la forma de la boca y en el tamaño del cuerpo, como consecuencia del desplazamiento de caracteres.

En la segunda propuesta, a partir de un análisis fenético y cladista (Echelle & Echelle, 1984), *Menidia*, *Poblana* y *Chirostoma* provienen de un mismo ancestro semejante a *Menidia*. Con las evidencias moleculares obtenidas, además de información geológica, paleontológica y biogeográfica de otros grupos de peces, se sugirió que la diversificación de las especies se dio por procesos de aislamiento geográfico; en cuanto a la presencia de *Chirostoma* en los ambientes lacustres de Chapala y Pátzcuaro, se consideró que pudo ser el resultado de colonizaciones por parte de organismos de ambientes lóticos y también a través de procesos de especiación local.

Con respecto a la primera hipótesis, existen trabajos donde se propone que la competencia y la explotación diferencial de recursos son la causa de los diferentes patrones morfológicos entre las especies; las especies simpátricas filogenéticamente relacionadas manifiestan segregaciones tróficas, temporales o espaciales que permiten su coexistencia y además, presentan modificaciones corporales para aprovechar mejor los recursos, dándose así una separación del flujo génico (Meyer, 1993; Robinson & Wilson, 1994). Un

ejemplo donde la diversificación de un grupo de peces está relacionada con la segregación trófica es la existencia de una unión funcional entre especialización morfológica en diferentes especies de "pescados blancos", *Coregonus* sp. (Lu & Bernatchez, 1999). Otro ejemplo son los cíclidos de los lagos africanos, que presentan diferencias en la forma del cuerpo, disposición y tamaño de la dentición y forma de las mandíbulas, así como en el comportamiento alimentario, lo cual confiere a cada especie adaptaciones para la explotación de los recursos, permitiendo su coexistencia y evitando la posible competencia entre ellas (Meyer, 1993).

Con respecto a los atherinópsidos, Unger y Lewis (1983) encontraron una estrecha relación entre la talla de las partículas ingeridas por *Xenomelaniris* (= *Atherinella*) *venezuelae* (Eigenmann) y la longitud de estos peces. En el género *Chirostoma* se han realizado comparaciones morfométricas del aparato mandibular entre *Chirostoma consocium*, *C. chapalae* y *C. ocotlane*, especies del Lago de Chapala, donde se observaron diferencias morfológicas interespecíficas en variables morfométricas con significado morfo-funcional por ejemplo la forma del cuerpo, forma de la boca y visibilidad, y otras asociadas a su régimen alimenticio, las cuales en conjunto les permiten la explotación de los recursos y su coexistencia en el ecosistema (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio, 1987; 1988).

Apoyando la hipótesis de segregación trófica de los *Chirostoma* en el Lago de Pátzcuaro y considerando los trabajos anteriores, puede suponerse *a priori* que probablemente existan modificaciones en las estructuras que forman el aparato mandibular. Así, este trabajo pretende evaluar las diferencias osteológicas y morfométricas presentes en el aparato y la suspensión mandibular de *Chirostoma attenuatum*, *C. estor*, *C. grandocule* y *C. patzcuaro*, así como establecer su parecido morfológico y los posibles caracteres diagnósticos.

MATERIALES Y MÉTODOS

El material biológico se compró en 1995 en el centro de acopio cercano al embarcadero del Lago de Pátzcuaro y en el mercado. En el laboratorio se realizó la determinación taxo-

nómica empleando las claves de Barbour (1973 b) y fueron seleccionados 20 ejemplares adultos de *C. estor* y *C. grandocule* en los que no hubo dudas de su identidad, con las mayores tallas obtenidas y mejor condición de fijación. Además, se utilizaron 20 ejemplares adultos de *C. attenuatum* y *C. patzcuaro* provenientes de la Colección Nacional de Peces Dulceacuícolas Mexicanos del IPN, con los siguientes registros: *C. patzcuaro* ENCB-IPN P.2395, P.2402, P.2413, P.2425, *C. attenuatum* ENCB-IPN P.2403 y P.2409, cuya identificación se confirmó empleando las claves y descripciones de Barbour (1973 b). El criterio para considerar a los organismos como adultos fue observar indicios de actividad reproductiva, al presentar gónadas en grado de maduración II, de acuerdo a la escala propuesta por Solórzano (1961).

Todos los organismos fueron eviscerados y descamados, para después transparentarlos y teñirlos empleando el método de Hollister (1934). En un primer paso se ubicaron, sin desarticular, las piezas que forman parte de la suspensión, articulación y conjunto mandibular, con ayuda de una cámara clara y figuras publicadas (Paulo-Maya & Cortés, 1995). Se dibujó a escala el contorno cefálico y a partir de estos dibujos se obtuvieron las primeras medidas: longitud cefálica (1),

longitud de la mandíbula superior (2), longitud de la mandíbula inferior (3), altura máxima de la cabeza (4) y ángulo formado por las mandíbulas (5) (Fig. 1).

Posteriormente, se desarticuló el prevómer, premaxilar, maxilar, dentario, articular, palatino, cuadrado, hiomandibular, simpléctico, metapterigoides y endopterigoides del lado izquierdo. Tomando como base las diferencias osteológicas encontradas entre las especies, se definieron las siguientes medidas: longitud y anchura del prevómer (6, 7); longitud y altura del premaxilar (8, 9), maxilar (12, 13), palatino (14, 15), dentario (16, 17), articular (19, 20), cuadrado (24, 25), simpléctico (26, 27), hiomandibular (28, 29), metapterigoides (30, 31) y endopterigoides (32, 33); altura de la apófisis coronoides del dentario (18); longitud y altura de la apófisis anterior del articular (21, 22), longitud y altura del proceso ascendente del premaxilar (10, 11) y longitud de la apófisis postarticular del articular (23) (Fig. 1).

Se tomaron fotografías a los huesos desarticulados conservando su posición relativa en el cráneo, empleando una lupa estereoscópica y una cámara fotográfica magnificadas a un factor 4x, y sobre ellas se midieron cada uno de los huesos utilizando un vernier electrónico con una precisión de 0.01 mm. Las medidas fueron convertidas a medidas reales con la ayuda de las escalas presentes en las fotografías. Los datos fueron transformados en dos ocasiones: primero se manejaron en proporciones expresándose en milésimas de la longitud cefálica, con la finalidad de minimizar las diferencias en las medidas debidas a los distintos tamaños de los peces; a continuación cada medida se estandarizó, es decir, fue expresada en unidades de desviación estándar considerando todos los ejemplares, con el propósito de comparar las medidas entre las especies (Crisci & López, 1983).

Se aplicó un análisis de agrupamiento utilizando los valores producto del índice de disimilitud por distancia euclidiana; el dendrograma fue construido empleando el método de unión media no ponderada (UPGMA). Dicho análisis se realizó con objeto de evidenciar la semejanza entre los organismos de las especies trabajadas mediante la formación e identificación de grupos (Crisci & López, 1983). Se realizó asimismo un análisis de componentes principales utilizando la matriz de varianza-covarianza, para determinar el patrón de variación morfológica entre las especies e identificar aquellas medidas más importantes en la formación de grupos dentro del espacio multivariado (Crisci & López, 1983). Ambos análisis se hicieron con el programa ANACOM versión 3.0 (de la Cruz, 1994). Se consideraron importantes aquellas medidas que sobrepasaron el valor absoluto de 0.3 en sus eigenvalores; posteriormente, a cada medida se le aplicó la prueba de Kruskal-Wallis con un nivel de significancia de 0.05, con la finalidad de confirmar la separación y precisar a la especie definida.

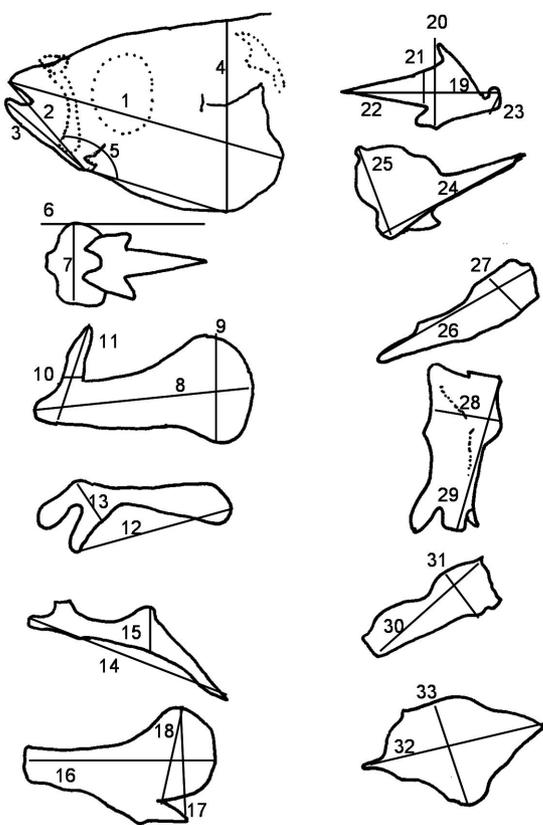


Figura 1. Medidas tomadas en el contorno cefálico y en los huesos del aparato mandibular en *Chirostoma*. Ver números en el texto.

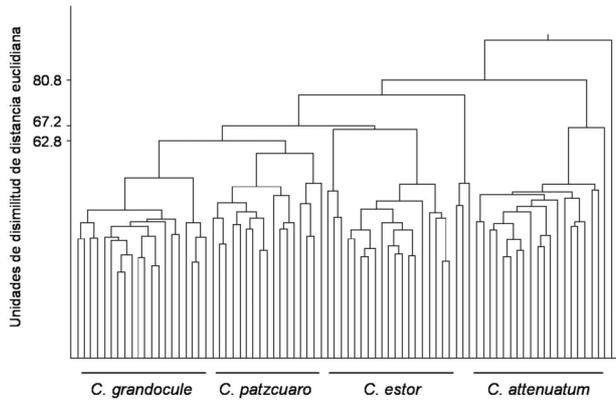


Figura 2. Dendrograma producto de las distancias euclidianas de las medidas óseas en *Chirostoma*

RESULTADOS

El análisis de disimilitud hace evidente la formación de cuatro grupos mayores que corresponden a las especies trabajadas. El primero contiene a los individuos de *C. grandocule*, que se relacionan con un valor de disimilitud de 62.8 con los de *C. patzcuaro*. Ambos taxones, a su vez, se unen con el tercer grupo formado por los ejemplares de *C. estor*, con un valor de 67.2. El taxón que a continuación se relaciona es *C. attenuatum*, unido con 80.8 unidades de disimilitud (Fig. 2).

En el análisis de componentes principales los tres primeros componentes explican el 65.20% de la varianza; en la Tabla 1 se muestran los eigenvalores para cada medida. El eje I con el 34.23% de la varianza no está determinado por ninguna medida en particular, ya que todas contribuyen a la separación de los taxones y por tanto tienen eigenvalores muy semejantes y menores a 0.3. El componente II, con un 20.22% de la varianza, se define en gran parte por la altura del dentario. El componente III explica un 10.74% de la varianza y está determinado por la longitud de la apófisis postarticular y el ángulo formado por las mandíbulas. Todas las medidas anteriores presentan eigenvalores positivos, de modo que incrementan su magnitud hacia la parte positiva de los ejes.

En la Figura 3 se muestran graficados los Ejes I, II y III; se observa que el eje I separa a *C. estor* en su parte positiva y a *C. attenuatum* en la negativa; en cambio este componente es menos efectivo para *C. grandocule* y *C. patzcuaro*, que se encuentran hacia el centro y la región positiva del mismo. En el eje II, *C. attenuatum* y algunos organismos de *C. estor* tienden a ubicarse en la parte positiva; por el contrario, los individuos de *C. grandocule* y *C. patzcuaro* se distribuyen a lo largo de este eje, pero tienden a concentrarse en su región negativa. Finalmente, el eje III separa en su parte negativa a

los especímenes de *C. grandocule* y *C. attenuatum*, que se ubican a lo largo del eje, mientras que en la positiva se localizan las dos especies restantes.

De este modo, *C. attenuatum* y *C. estor* presentan el dentario más alto; *C. patzcuaro* y *C. grandocule* tienden a tenerlo más corto. El ángulo de las mandíbulas más pequeño y la apófisis post-articular más corta caracterizan a *C. grandocule*, lo contrario sucede con *C. estor* y *C. patzcuaro*; en cambio *C. attenuatum* no presenta una tendencia definida para estas medidas. De las medidas discriminantes se tiene que el ángulo respecto de las mandíbulas separa a *C. grandocule*, cuyos organismos se caracterizan por tener ángulos más pequeños de 135° en promedio, y *C. estor*, con valores promedio de 141°; la altura del dentario discrimina a *C. attenuatum* y *C. patzcuaro*, y la longitud de la apófisis postarticular distingue a cada una de las especies (Kruskal-Wallis, $p < 0.05$).

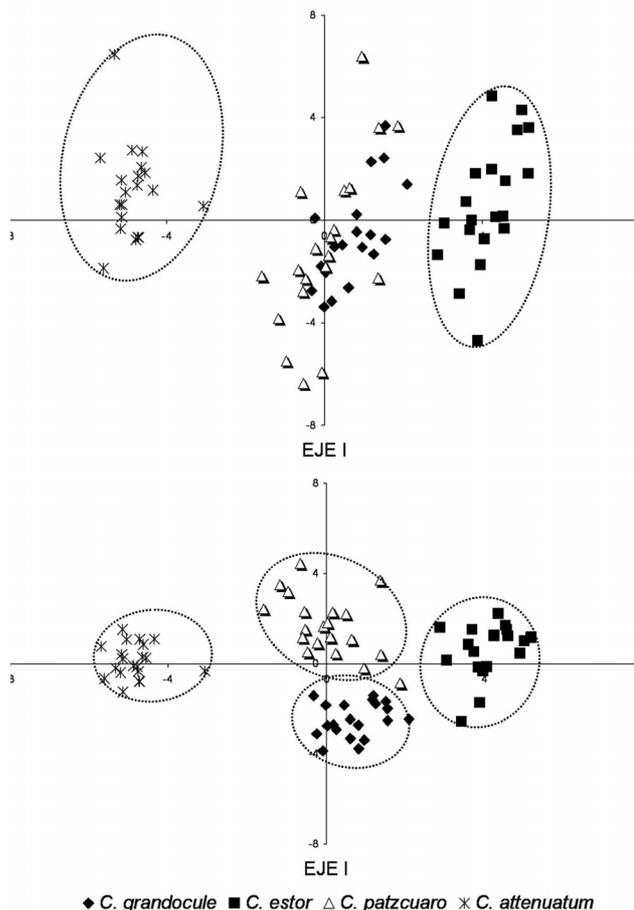


Figura 3. Análisis de componentes principales de las medidas óseas en *Chirostoma*

Tabla 1. Eigenvalores obtenidos en el análisis de componentes principales de las medidas de la región mandibular de *Chirostoma*

MEDIDAS	EJES		
	I	II	III
Longitud de la mandíbula superior	0.255	0.028	-0.003
Longitud de la mandíbula inferior	0.179	0.088	-0.254
Altura cefálica máxima	-0.257	0.084	0.047
Ángulo formado por las mandíbulas	-0.086	-0.088	* 0.411
Longitud del maxilar	0.109	0.238	-0.132
Altura del maxilar	0.070	0.053	0.269
Longitud del premaxilar	0.237	0.194	-0.020
Altura del premaxilar	-0.144	0.245	-0.013
Altura del proceso ascendente	-0.218	0.167	-0.089
Longitud del proceso ascendente	0.245	-0.014	0.132
Longitud del dentario	0.220	0.199	0.066
Altura del dentario	-0.039	* 0.302	-0.017
Altura de la apófisis coronoides	-0.013	0.296	0.020
Longitud del palatino	-0.010	0.283	-0.102
Altura del palatino	0.172	0.144	-0.215
Longitud del cuadrado	-0.155	0.162	-0.132
Altura del cuadrado	-0.060	0.205	0.230
Longitud del articular	0.251	0.139	-0.129
Altura del articular	-0.063	0.247	0.295
Longitud de la apófisis anterior	0.257	0.105	0.031
Altura de la apófisis anterior	0.120	0.122	0.255
Longitud de la apófisis post-articular	-0.036	0.124	* 0.336
Longitud del prevómer	0.058	0.243	0.086
Anchura del prevómer	0.059	0.256	0.177
Longitud del simpléctico	-0.199	0.170	-0.198
Altura del simpléctico	0.153	0.089	0.285
Longitud del hiomandibular	-0.200	0.226	-0.161
Altura del hiomandibular	0.100	0.197	-0.177
Longitud del metapterigoides	-0.258	0.130	-0.062
Altura del metapterigoides	-0.248	0.107	0.056
Longitud del endopterigoides	0.245	0.034	-0.073
Altura del endopterigoides	0.254	-0.042	-0.072

Las medidas discriminantes se indican con asterisco.

DISCUSIÓN

Las medidas óseas tomadas en especies de *Chirostoma* del Lago de Pátzcuaro reflejan una diferenciación morfológica en los huesos que constituyen el aparato y suspensión mandibular. Estas medidas son semejantes entre los individuos de una misma especie, por lo que se sugiere que la separación interespecífica se relaciona con una divergencia trófica.

Analizando las medidas discriminantes obtenidas, *C. grandocule* se caracteriza por un menor ángulo entre las mandíbulas, este rasgo le permite tener la boca dirigida hacia arriba, así estos peces pueden consumir una mayor cantidad de presas ubicadas en las capas superficiales del agua (Wootton, 1990). Además, posee una apófisis post-articular más pequeña; al ser menor este proceso y estar colocado en

un ángulo más recto, disminuye la superficie de contacto y el movimiento se hace más limitado; en consecuencia, la abertura bucal es menos amplia y limita la captura del alimento de tallas grandes. Estas ideas son apoyadas por los análisis del contenido estomacal, donde se ubica a *C. grandocule* como un pez zooplanctófago (Rosas, 1976) y por la presencia de un mayor número de branquiespinas, que le facilitan la retención del alimento (Barbour, 1973 b).

La presencia de un ángulo mayor de las mandíbulas en *C. estor* y *C. patzcuaro* indica que tienen la boca en posición terminal, por lo que puede consumir presas ubicadas a lo largo de la columna de agua (Wootton, 1990). Poseen una apófisis postarticular más larga y separada del hueso que puede relacionarse con el cóndilo del cuadrado; al ser mayor la superficie de contacto entre la faceta articular también el movimiento es mayor, lo que les permite alimentarse presas

con mayor talla. Al respecto, estudios de alimentación han demostrado que *C. estor* tiene hábitos carnívoros: inclusive, en sus tallas mayores llega al canibalismo (Solórzano, 1963). Por otro lado, se conoce que en su etapa juvenil *C. patzcuaro* ingiere zooplankton consumiendo principalmente cladóceros y cuando alcanza tallas mayores de 100 mm de longitud total principalmente consume organismos pertenecientes al perifiton animal (Rauda & García de León, 1989). Estos datos no indican alguna relación clara entre las medidas discriminantes obtenidas en este trabajo.

El dentario es uno de los huesos más robustos de la mandíbula, al poseer una mayor altura en *C. estor* y *C. attenuatum* no implica una explicación funcional, sin embargo, parece estar asociado con el consumo de organismos de consistencia más dura. Esto parece evidente en *C. estor* ya que en las tallas adultas consume insectos y peces; también en *C. attenuatum* que consume una mayor cantidad de insectos terrestres y larvas acuáticas, a partir de las tallas superiores de 50 mm LP (longitud patrón), aunque en su dieta se incluyen microcrustáceos (*Bosmina* y *Daphnia*, copépodos, ostrácodos, rotíferos), insectos (quironómidos, himenópteros, coleópteros) y restos de peces (Solórzano, 1961; Gutiérrez-Hernández, 1999).

Todas las medidas discriminantes anteriormente mencionadas, puede servir como caracteres diagnósticos entre las especies, puesto que la identificación taxonómica de los pescados blancos y charales siempre ha mostrado dificultades para realizarse de forma práctica y rápida (Alaye, 1993).

En los análisis de agrupación se presentaron algunos organismos que se encuentran alejados de sus conespecíficos, estas discrepancias no se considera que representen un error metodológico; para el caso de *C. patzcuaro*, sus integrantes tuvieron gran heterogeneidad en las piezas óseas, lo cual se observó durante la comparación de los huesos y se reflejó en los resultados del índice de disimilitud y en el análisis de componentes principales; esta heterogeneidad puede constituir una variación morfológica de la especie. Otra posible explicación a las discrepancias observadas es que se traten de organismos híbridos producto del entrecruzamiento de las especies nativas, y por ello tengan intervalos solapados en sus características. La hibridación se ha demostrado en el laboratorio y existe la posibilidad de que ocurra en el propio lago (Pérez, 1988; Andrade, 1990; Ledesma, 1990; Oseguera, 1990; Estrada, 1991; García, 1992). Se conoce que la causa más frecuente de hibridación en peces dulceacuícolas es la ruptura de las barreras reproductivas por trastornos ecológicos provocados por las actividades antropogénicas o por factores externos naturales o artificiales (Powers, 1991), lo cual parece presentarse en Pátzcuaro,

como producto de las intensas actividades de fertilización artificial, con ejemplares no identificados a nivel específico (Alaye, 1993) y por el gran deterioro que presenta la cuenca (Chacón *et al.*, 1991), reduciendo el área de desove e incrementando la probabilidad de reunión de óvulos y espermatozoides entre las especies, cuyo periodo reproductivo es muy parecido (Solórzano, 1961; 1963; Rosas 1976).

Los resultados obtenidos muestran la diferenciación morfológica en las piezas óseas que conforman la región oromandibular en las especies del lago de Pátzcuaro. Lo cual puede ser explicado a través de procesos ecológicos relacionados con la captura del alimento, siendo un caso muy similar al encontrado en los charales y pescados blancos del Lago de Chapala (Barbour & Chernoff, 1984; Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio, 1988). La segregación trófica entre estas especies pudo haber sido un factor determinante en su diversificación e historia evolutiva como se ha sugerido para otras especies de peces como cyprinodóntidos, cíclidos y atherinópsidos (Sage & Selander, 1975; Humphries & Miller, 1981; Kornfield *et al.*, 1982; Unger & Lewis, 1983; Humphries, 1993; Meyer, 1993). No obstante, para confirmar la idea de especiación simpátrica a través de la segregación trófica es necesario hacer estudios complementarios de morfología funcional y conducta alimentaria, así como sus implicaciones en la segregación espacial y reproductiva de las especies.

REFERENCIAS

- ALAYE, R.N. 1993. El pescado blanco (género *Chirostoma*) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, composición de especies. *Ciencia Pesquera* 9: 113-128.
- ANDRADE, T.E. 1990. *Desarrollo embrionario y larval de Chirostoma patzcuaro, Meek 1902 y de los híbridos obtenidos por fecundación artificial con Chirostoma grandocule, Steindachner 1894 (Pisces: Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia. 88 p.
- BARBOUR, C.D. 1973a. A Biogeographical History of *Chirostoma* (Pisces:Atherinidae): A Species Flock from the Mexican Plateau. *Copeia* (3): 533-556.
- BARBOUR, C.D. 1973b. The systematics and evolution of the genus *Chirostoma Swainson* (Pisces:Atherinidae). *Tulane Studies of Zoology and Botany* 18 (3): 97-141.
- BARBOUR, C.D. & B. CHERNOFF. 1984. Comparative morphology and morphometrics of the pescados blancos (Genus: *Chirostoma*) from Lake Chapala, Mexico. In: Echelle, A.A. & I. Kornfield (Eds). *Evolution of Fish Species Flocks*. University of Maine, Orono, pp. 111-128.

- CRISCI, J.V. & M.F. LÓPEZ A. 1983. *Introducción a la Teoría y Práctica de la Taxonomía Numérica*. Organización de Estados Americanos. Washington. 132 p.
- CHACÓN, T.A., R. PÉREZ & E. MÚZQUIZ I. 1991. *Síntesis limnológica del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México*. Biología Acuática 1. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia. 48 p.
- DE LA CRUZ, A.G. 1994. ANACOM. Sistema para el ANÁLISIS de COMUNIDADES. Versión 3.0. Centro de Investigación y Estudios Avanzados, Instituto Politécnico Nacional, Mérida. 99 p.
- DYER, B.S. & B. CHERNOFF. 1996. Phylogenetic relationships among Atheriniform fishes (Teleostei: Atherinomorpha). *Zoological Journal of the Linnean Society* 117: 1-69.
- EHELLE, A.A. & A.F. EHELLE. 1984. Evolutionary genetics of a "species flock" atherinid fishes on the Mesa Central de México. In: Echelle, A.A. & I. Kornfield (Eds). *Evolution of Fish Species Flocks*. University of Maine, Orono, pp. 93-110.
- ESTRADA R., M.C. 1991. *Verificación a nivel experimental de la existencia de híbridos entre las especies Chirostoma estor estor y Chirostoma grandocule (Pisces: Atherinidae) del lago de Pátzcuaro, Michoacán, México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, México. 113 p.
- GARCÍA, G.R. 1992. *Hibridación entre dos especies del lago de Pátzcuaro, Michoacán, México*, *Chirostoma estor* vs. *Chirostoma attenuatum (Pisces: Atherinidae)*. Tesis de Licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia. 128 p.
- GUTIÉRREZ-HERNÁNDEZ, A. 1999. Peces dulceacuicolas mexicanos XVII. *Chirostoma attenuatum* (Atheriniformes:Atherinopsidae). *Zoología Informa* (41): 29-38.
- HOLLISTER, G. 1934. Clearing and dyeing fish for bone study. *Zoologica* 12 (10): 89-102.
- HUMPHRIES, J.M. & R.R. MILLER. 1981. A remarkable species flock of pupfishes, genus *Cyprinodon*, from Yucatán, México. *Copeia* 1981 (1): 52-64.
- HUMPHRIES, P. 1993. A comparison of the mouth morphology of three co-occurring species of atherinid. *Journal of Fish Biology* 42: 585-593.
- KORNFIELD, I., D.C. SMITH, P.S. GAGNON & J.N. TAYLOR. 1982. The cichlid fish of Cuatro Ciénegas, Mexico: direct evidence of conspecificity among distinct trophic morphs. *Evolution* 36 (4): 658-664.
- LEDESMA A., P.C. 1990. *Análisis de fases ontogénicas primarias y reconocimiento del híbrido obtenido por fecundación artificial entre Chirostoma attenuatum y Chirostoma patzcuaro (Pisces: Atherinidae) del lago de Pátzcuaro, Mich., México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia. 91 p.
- LU, G. & L. BERNATCHEZ. 1999. Correlated trophic specialization and genetic divergence in sympatric lake whitefish ecotypes (*Coregonus clupeaformis*): support for the ecological speciation hypothesis. *Evolution* 53 (5): 1491-1505.
- MEYER, A. 1993. Phylogenetic relationships and evolutionary processes in East African cichlid fishes. *Trends in Ecology and Evolution* 18 No. 8 (86): 279-284.
- OSEGUERA, F.L. 1990. *Caracterización morfológica de estados embriónicos y juveniles de Chirostoma grandocule Steindachner (1896) y la verificación del híbrido con Chirostoma attenuatum Meek (1902) del lago de Pátzcuaro, Mich., México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia. 108 p.
- PAULO-MAYA, J. & M.T. CORTÉS. 1995. Osteología de *Atherinella balsana* (Meek), (Pisces: Atherinidae). El charal del río Balsas, México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*. México 41: 65-106.
- PÉREZ, V.H. 1988. *Contribución al conocimiento de la hibridación natural entre Chirostoma estor Jordan 1879 y Chirostoma grandocule Steindachner 1894 (Pisces:Atherinidae) en el lago de Pátzcuaro, Mich., México*. Tesis de Licenciatura, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia. 47 p.
- Powers, D.A. 1991. Evolutionary genetics of fish. In: Scandalios, J.G. & T.R.F. Wright (Eds). *Advances in Genetics*. Volume 29. Academic Press. San Diego, pp. 120-202.
- RAUDA, O.J. & F.J. GARCÍA DE LEÓN. 1989. Análisis trófico de *Chirostoma patzcuaro* Meek 1902 (Pisces: Atherinidae) del Lago de Pátzcuaro, Mich., Méx. *Boletín Coordinación de Investigación Científica* 13: 23-29.
- ROBINSON, B.W. & D.S. WILSON. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *American Naturalist* 144 (4): 596-627.
- RODRÍGUEZ-RUIZ, A. & C. GRANADO-LORENCIO. 1987. Estudio morfológico del aparato mandibular en cinco especies del género *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae). *Revista de Biología Tropical* 35 (1): 97-106.
- RODRÍGUEZ-RUIZ, A. & C. GRANADO-LORENCIO. 1988. Características morfo-funcionales de *Chirostoma consocium*, *Ch. chapale* y *Ch. ocotlane* del lago de Chapala, México (Pisces: Atherinidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15 (2): 265-272.
- ROSAS, M. 1976. Datos biológicos de la ictiofauna del lago de Pátzcuaro, con especial énfasis en la alimentación de sus especies. In: *Primer Simposio sobre Pesquerías en Aguas Continentales*. Instituto Nacional de la Pesca. México, pp. 299-366.
- SAGE, R.D. & R.K. SELANDER. 1975. Trophic radiation through polymorphism in cichlid fishes. *Proceedings of Natural Academy of Sciences* 72: 4669-4673.

SOLÓRZANO, P.A. 1961. *Contribución al conocimiento de la biología del charal prieto del Lago de Pátzcuaro, Mich.* (*Chirostoma bartoni* Jordan & Evermann, 1896). Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras, Secretaría de Industria y Comercio. México. 70 p.

SOLÓRZANO, P.A. 1963. *Algunos aspectos biológicos del pescado blanco del lago de Pátzcuaro, Mich.* (*Chirostoma estor* Jordan 1879). Instituto Nacional de Investigaciones Biológico-Pesqueras, Secretaría de Industria y Comercio. México. 15 p.

UNGER, P.A. & W.M. LEWIS. 1983. Selective predation with respect to body size in a population of the fish *Xenomelaniris venezuelae* (Atherinidae). *Ecology* 64: 1136-1144.

WOOTTON, J.C. 1990. *Ecology of Teleost Fish*. Chapman and Hall. Londres. 423 p.

Recibido: 4 de octubre de 2004.

Aceptado: 7 de marzo de 2005.