



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

Variación de caracteres merísticos y morfométricos en las  
especies del género *Goodea* Jordan, 1880  
(Cyprinodontiformes: Goodeidae)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**BIÓLOGO**

PRESENTA

**MAURICIO SALAZAR RAMÍREZ**

Director de tesis:

**M. en C. Eduardo Soto Galera**  
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN

Asesor interno:

**M. en C. Ernesto Mendoza Vallejo**  
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM



Ciudad de México, 2020



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **AGRADECIMIENTOS**

A la Universidad Nacional Autónoma de México y en especial a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, por permitirme formar parte de la carrera de Biología y conocer a grandes profesionistas y compañeros.

Agradezco a la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas-IPN y específicamente al Laboratorio de Bioconservación y Manejo del Departamento de Zoología, por brindarme la oportunidad de realizar este trabajo en sus instalaciones.

A la Secretaria de Investigación y Posgrado, IPN, por el financiamiento del proyecto “Estado actual, identificación de riesgos y propuestas para el manejo de las especies invasoras presentes en la región hidrológica prioritaria: Cabecera del río de La Laja” con número de registro 20161253. De igual forma, agradecer el financiamiento del proyecto “Estado actual, identificación de riesgos y propuestas para el manejo de las especies invasoras presentes en los afluentes de la Laguna de Metztlán, Hidalgo” con número de registro 20171914.

A la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), por el financiamiento del proyecto “Estado actual, identificación de riesgos y propuestas para el manejo de las especies invasoras presentes en las regiones hidrológicas prioritarias, confluencia de las Huastecas, Media Luna y Cabecera del río de La Laja”. Clave LI038.

A mi director de tesis, M. en C. Eduardo Soto Galera, por su confianza, paciencia y orientación.

M. en C. Ernesto Mendoza Vallejo. Amigo y mentor en mi introducción al mundo de la ictiología. Gracias por su asesoría, por compartir su conocimiento y por su apoyo, tanto en el ámbito escolar como personal.

A mis sinodales: M. en C. Gabriela Selene Ortiz Burgos, Dr. Isaías Hazarmabeth Salgado Ugarte y Biól. José Luis Guzmán Santiago, porque con sus observaciones, opiniones y consejos permitieron el enriquecimiento de esta tesis.

A mis padres, Alfonso e Irma. Quiero y debo agradecerles todo. Gracias por su apoyo incondicional, por estar junto a mí en cada momento en que lo he necesitado, por su amor y por brindarme su confianza.

Victoria. El mejor ejemplo que puedo tener. Combinación de dos grandes padres y una hermana excepcional. Agradezco todas las enseñanzas y los momentos juntos. Gracias por cuidarme tanto.

A Sabina. Una gran motivación.

Gracias al resto de mi familia. A mis primos, en especial a Jorge, Diego, Alejandro y Eduardo, por las conversaciones y salidas. A mis tíos y abuelos, por estar pendientes del avance de este trabajo y su apoyo durante todo el proceso.

Gracias a mis amigos Demi, Thelma, Rico, Alan y Brian. Su apoyo durante toda la carrera fue esencial para mí. Agradezco todas las experiencias que hemos vivido juntos. *Demi, agradezco tu compañía y toda la paciencia que tuviste conmigo. Yael, mi hermano y mejor amigo. Gracias por brindarme tu amistad y por estar conmigo todos estos años.* Los quiero.

A Febe. Una amiga reciente. Gracias por tus consejos, por escucharme y por tu apoyo en uno de los momentos más difíciles que he pasado. Me agradas.

## DEDICATORIAS

*Para mis padres, Irma y Alfonso.*

*Para mi hermana, Victoria.*

*Para Sabina, por supuesto. Bienvenida a la familia.*

*Los amo.*

# ÍNDICE

<b>LISTA DE TABLAS</b> .....	I
<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	IV
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	1
<b>MARCO TEÓRICO</b> .....	3
Subfamilia Goodeidae y el género <i>Goodea</i> .....	3
<b>ANTECEDENTES</b> .....	7
<b>JUSTIFICACIÓN</b> .....	10
<b>OBJETIVOS</b> .....	11
Objetivo general .....	11
Objetivos particulares .....	11
<b>MATERIAL Y MÉTODOS</b> .....	12
Análisis merístico .....	14
Análisis morfométrico .....	16
Análisis estadístico .....	18
<b>RESULTADOS</b> .....	20
Análisis merístico .....	20
Análisis de Componentes Principales (ACP) para caracteres merísticos .....	22
Análisis Discriminante Canónico (ADC) para caracteres merísticos .....	26
Análisis morfométrico .....	29
Análisis de Componentes Principales (ACP) para caracteres morfométricos .....	37
Análisis Discriminante Canónico (ADC) para caracteres morfométricos .....	49
Análisis estadísticos: Resumen .....	57
Taxonomía de las especies del género <i>Goodea</i> .....	60
<b>DISCUSIÓN</b> .....	64
<b>CONCLUSIONES</b> .....	71
<b>REFERENCIAS</b> .....	72

## LISTA DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Clasificación taxonómica del género <i>Goodea</i> y sus especies (Nelson <i>et al.</i> , 2016). .....	5
<b>Tabla 2.</b> Número de ejemplares y muestras examinadas por especie. ....	12
<b>Tabla 3.</b> Caracteres merísticos empleados para la revisión taxonómica del género <i>Goodea</i> . .....	14
<b>Tabla 4.</b> Medidas corporales empleadas comúnmente en los análisis morfométricos del género <i>Goodea</i> . ....	16
<b>Tabla 5.</b> Caracteres morfométricos novedosos para la revisión taxonómica de las especies de <i>Goodea</i> . Tomados de Domínguez-Domínguez <i>et al.</i> (2008a) y Domínguez-Domínguez <i>et al.</i> (2016). ....	18
<b>Tabla 6.</b> Moda y valores máximos y mínimos de los caracteres merísticos. Se muestra el valor de P obtenido a partir de la prueba estadística Kruskal-Wallis. LP expresada en mm. .....	21
<b>Tabla 7.</b> Comparación entre pares de especies derivado de la prueba estadística Kruskal-Wallis aplicada a los caracteres merísticos. Se resaltan en negritas los valores-p para las variables estadísticamente significativas. ....	21
<b>Tabla 8.</b> Porcentaje de varianza explicado por los primeros tres componentes en el ACP aplicado a los caracteres merísticos. ....	22
<b>Tabla 9.</b> Eigenvectores y Cosenos cuadrados de los caracteres merísticos. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia. CP1=Componente 1; CP2=Componente 2; CP3=Componente 3. ....	24
<b>Tabla 10.</b> Eigenvectores y Cosenos cuadrados de los caracteres merísticos para hembras y machos. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia. CP1=Componente 1; CP2=Componente 2. ....	26
<b>Tabla 11.</b> Matriz de estructura canónica que muestra las correlaciones entre los caracteres merísticos y las funciones discriminantes canónicas. Se resaltan en negritas los caracteres que más contribuyen a cada variable. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica. ....	28
<b>Tabla 12.</b> Matriz de clasificación de las especies de <i>Goodea</i> . Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación predicha por el modelo en columnas. ....	28

<b>Tabla 13.</b> Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) y coordenadas centroides obtenidas a partir del ADC aplicado a los caracteres merísticos. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica. ....	29
<b>Tabla 14.</b> Valores-p de las pruebas de normalidad y homocedasticidad aplicadas para la variable morfométrica: Final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo caudal (FDIP). Debido a que los valores-p calculados son mayores que el nivel de significancia = 0.05, no se rechazan las hipótesis de que la variable sigue una distribución normal y presenta homogeneidad de varianzas. ....	32
<b>Tabla 15.</b> Valores-p de las pruebas de normalidad y homocedasticidad aplicadas para la variable morfométrica: Longitud interorbital (LI) ajustada a la longitud de la cabeza. Debido a que los valores-p calculados son mayores que el nivel de significancia = 0.05, no se rechazan las hipótesis de que la variable sigue una distribución normal y presenta homogeneidad de varianzas. ....	32
<b>Tabla 16.</b> Valor Mínimo-Máximo (Media/Desviación Estándar) de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LP. Intervalos de LP expresados en mm. Se muestra el valor de P y F (ANOVA). Los caracteres significativos presentan el valor de P en negritas.....	33
<b>Tabla 17.</b> Comparación entre pares de especies derivado del ANOVA aplicado a los caracteres morfométricos ajustados a la longitud patrón (LP). Se resaltan en negritas los valores de las variables estadísticamente significativas. ....	35
<b>Tabla 18.</b> Valor Mínimo-Máximo (Media/Desviación Estándar) de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LC. Intervalos de LP expresados en mm. Se muestra el valor de P y F (ANOVA). ....	36
<b>Tabla 19.</b> Comparación entre pares de especies derivado del ANOVA aplicado a los caracteres morfométricos ajustados a la longitud cefálica (LC). Se muestran en negritas los valores de las variables estadísticamente significativas. ....	36
<b>Tabla 20.</b> Eigenvectores y Cosenos cuadrados para 21 variables morfométricas ajustadas por proporciones de LP. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia. CP1=Componente 1; CP2=Componente 2; CP3=Componente 3. ....	39
<b>Tabla 21.</b> Eigenvectores y Cosenos cuadrados de las variables morfométricas ajustadas por proporciones de LP, sin incluir aquellas relacionadas con LC. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia.....	45
<b>Tabla 22.</b> Matriz de estructura canónica que muestra las correlaciones entre las variables morfométricas ajustadas a LP y las funciones discriminantes canónicas. Se resaltan en	

negritas los caracteres que más contribuyen a cada variable. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica..... 51

**Tabla 23.** Matriz de clasificación de las especies de *Goodea* obtenida a partir de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LP. Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación predicha por el modelo en columnas. .... 52

**Tabla 24.** Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) y coordenadas centroides obtenidas a partir del ADC aplicado a los caracteres morfométricos ajustados a LP. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica..... 52

**Tabla 25.** Matriz de clasificación de las especies de *Goodea* obtenida a partir de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LC. Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación predicha por el modelo en columnas. .... 53

**Tabla 26.** Matriz de estructura canónica que muestra las correlaciones entre las variables morfométricas relacionadas únicamente con la región corporal y las funciones discriminantes canónicas. Se resaltan en negritas los caracteres que más contribuyen a cada variable. .... 55

**Tabla 27.** Matriz de clasificación de las especies de *Goodea* obtenida a partir de caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LP, sin incluir aquellos relacionados con la región cefálica. Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación establecida por el modelo en columnas. .... 56

**Tabla 28.** Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) y coordenadas centroides para los caracteres morfométricos no relacionados con LC. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica..... 57

## LISTA DE FIGURAS

<b>Figura 1.</b> Localidades de recolecta para cada una de las muestras analizadas. Cuenca Lerma: A) Río Lerma-Salamanca, B) Río Salamanca, C) Lago de Pátzcuaro-Cuitzeo y Lago de Yuriria; Cuenca del Pánuco: D) Río Tamuín, E) Río Moctezuma. Para más información consultar apartado “Taxonomía de las especies del género <i>Goodea</i> - Material examinado”.	13
<b>Figura 2.</b> Esquema de medidas corporales tradicionales utilizadas en el análisis morfométrico. Las abreviaciones de las medidas se muestran en la Tabla 3.	17
<b>Figura 3.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres merísticos. Se observa la disposición de los individuos de cada especie dentro de los primeros tres Componentes, así como la proyección de las variables. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde).	23
<b>Figura 4.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres merísticos de hembras (arriba) y machos (abajo). <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde). Se observa la proyección de las variables dentro del espacio multivariado del Componente 1-Componente 2.	25
<b>Figura 5.</b> Análisis Discriminante Canónico (ADC) para las variables merísticas. Se observan las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie, así como la proyección de las variables. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde).	27
<b>Figura 6. A.</b> Diagrama de caja y bigotes por especie para la variable morfométrica: Final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo caudal (FDIP). Las cruces rojas corresponden a las medias. Se muestran los valores atípicos en amarillo. <b>B, C, D.</b> Histogramas de frecuencia para cada especie a partir de los valores de FDIP.	30
<b>Figura 7. A.</b> Diagrama de caja y bigotes por especie para la variable morfométrica: Longitud interorbital (LI) ajustada a la longitud cefálica. Las cruces rojas corresponden a las medias. Se muestran los valores atípicos en amarillo. <b>B, C, D.</b> Histogramas de frecuencia para cada especie a partir de los valores de LI.	31
<b>Figura 8.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para 21 caracteres morfométricos ajustados a LP. Se observa la proyección de las variables, así como la disposición de los individuos de cada especie dentro de los primeros tres Componentes. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde).	38

<b>Figura 9.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para hembras aplicado a partir de nueve caracteres morfométricos ajustados a LP. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde). .....	41
<b>Figura 10.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para hembras aplicado a partir de diez caracteres morfométricos ajustados a LP. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde). .....	42
<b>Figura 11.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LC. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde). Se muestra la proyección de las variables. ....	43
<b>Figura 12.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos ajustados a LP. Se muestra la disposición de los individuos de <i>G. atripinnis</i> (Rojo) y <i>G. gracilis</i> (Azul) dentro del espacio formado por CP1-CP2, así como la proyección de las variables más relevantes para cada Componente.....	44
<b>Figura 13.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos ajustados a LP, excluyendo aquellos caracteres relacionados con la región cefálica. Se muestra la disposición de los individuos de <i>G. atripinnis</i> (Rojo) y <i>G. gracilis</i> (Azul).....	46
<b>Figura 14.</b> Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos de hembras (arriba) y machos (abajo). <i>G. atripinnis</i> (Rojo) y <i>G. gracilis</i> (Azul). Se observa la disposición de las variables dentro del espacio multivariado.....	48
<b>Figura 15.</b> Análisis Discriminante Canónico (ADC) para los caracteres morfométricos ajustados a LP. Se observan las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie, al igual que la proyección de las variables más relevantes. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde).....	49
<b>Figura 16.</b> Análisis Discriminante Canónico (ADC) para los caracteres morfométricos ajustados a LC. Se observa la disposición de las variables, así como las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde). .....	53
<b>Figura 17.</b> Análisis Discriminante Canónico (ADC) para los caracteres morfométricos ajustados a LP, sin incluir aquellos relacionados con la región cefálica. Se observan las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie. <i>G. atripinnis</i> (Rojo), <i>G. gracilis</i> (Azul) y <i>G. luitpoldii</i> (Verde). Se muestra la proyección de las variables más relevantes. ....	54

## INTRODUCCIÓN

La familia Goodeidae representa un conjunto de elementos neárticos dulceacuícolas endémicos de México (Uyeno *et al.*, 1983; Miller y Smith, 1986; Miller, 2009) y del suroeste de Estados Unidos (Macías-García, 2014). Actualmente se encuentra conformada por 20 géneros distribuidos en dos subfamilias: Empetrichthynae y Goodeinae (Nelson *et al.*, 2016).

La subfamilia Goodeinae es uno de los grupos de peces más representativos de los ecosistemas acuáticos del centro del país, con 18 géneros y cerca de 55 especies limitadas prácticamente a la Mesa Central de México (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008b; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2016). Esta subfamilia cuenta con adaptaciones únicas asociadas con la reproducción y el desarrollo embrionario, tales como la fertilización interna, la matrotrofia y la viviparidad (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007).

A pesar de esto, y aun cuando Goodeinae ha sido ampliamente estudiada y se le considera un grupo relativamente bien conocido (Girard, 1859; Jordan y Evermann, 1896-1900; Hubbs y Turner, 1939; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2010; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2016), en la actualidad permanece la incertidumbre taxonómica sobre algunos géneros de la subfamilia.

*Goodea* es considerado uno de los grupos más problemáticos en este sentido (Álvarez, 1970; Uyeno *et al.*, 1983; López-Eslava, 1988; Miller, 2009). El género es reconocido por su elevada abundancia y amplia distribución a lo largo de las principales cuencas de la zona centro de la República Mexicana, tanto en la vertiente del Pacífico, como en la del Atlántico (De la Vega-Salazar, 2006). Debido a esta relevancia, ha sido sometido a diversos estudios taxonómicos (Hubbs y Turner, 1939; De Buen, 1947), biogeográficos (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2006) y filogenéticos (Doadrio y Domínguez-Domínguez, 2004; Webb *et al.*, 2004), ya sea en investigaciones generales de la familia Goodeidae o a nivel específico (López-Eslava, 1988; Rosales-Figueroa, 1996; Miranda *et al.*, 2010). Sin embargo, aún persisten dificultades para diferenciar claramente a las especies que lo conforman.

Esta problemática taxonómica es el resultado de la escasa diferenciación morfológica reportada hasta ahora para los organismos que integran a este taxón, lo cual se debe a tres factores principales, según Martínez-Guevara (2015): El traslape en los caracteres diagnósticos, las descripciones breves y limitadas y el mal estado de los ejemplares tipo.

De esta forma, considerando la importancia que tienen los caracteres merísticos y morfométricos en la identificación de las especies (Strauss y Bond, 1990; González-Díaz *et al.*, 2005; Burnes-Romo, 2009; Quijano-Quiñones, 2011), para el presente estudio se examinarán ejemplares de *Goodea* provenientes de distintas localidades con el objetivo de analizar y reconocer atributos morfológicos tradicionales y novedosos que permitan discriminar los distintos taxones del género.

## MARCO TEÓRICO

### Subfamilia Goodeidae y el género *Goodea*

Los peces de la familia Goodeidae, conocidos comúnmente como mexclapiques, tiros, mojarritas, chehuas, sardinitas, doradillas, o pintitos, según la región donde se localicen (Torres-Orozco, 1991; Navarrete-Salgado *et al.*, 2007), representan un conjunto de especies dulceacuícolas incluidas dentro de la clase Osteichthyes, subclase Actinopterygii, formando parte del orden Cyprinodontiformes (Nelson *et al.*, 2016).

Dentro de esta familia se reconocen 20 géneros y aproximadamente 59 especies, agrupadas en dos subfamilias: Empetrichthyinae y Goodeinae (Nelson *et al.*, 2016). La primera, conformada por dos géneros ovíparos, *Empetrichthys* y *Crenichthys*, y cuatro especies, se distribuye al suroeste estadounidense, en el estado de Nevada (Macías-García, 2014). Mientras tanto, para Goodeinae se reportan 55 especies incluidas dentro de 18 géneros restringidos a la Mesa Central de México y algunas regiones adyacentes (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007).

La subfamilia Goodeinae posee algunas particularidades que la han convertido en objeto de estudio de diversos autores, relacionadas con aspectos ecológicos, biogeográficos y, sobre todo, reproductivos (López-Eslava, 1988; Gesundheit y Macías-García, 2005). Estos goodeidos se caracterizan por ser peces vivíparos, con un proceso obligado de fertilización interna, lo que ha conllevado a una serie de adaptaciones morfológicas, anatómicas y fisiológicas propias del grupo (Díaz-Pardo y Ortiz-Jiménez, 1986; Montesino-González, 2013). Entre estas adaptaciones se incluye la modificación de los primeros seis a ocho radios de la aleta anal en machos, los cuales se encuentran apiñonados, acortados y ligeramente separados del resto de la aleta, formando una estructura similar a un gonopodio conocida como andropodio, empleado, junto con un órgano muscular interno en forma de anillo, en la transferencia del paquete espermático al interior de la hembra (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007; Miller, 2009). Además, han desarrollado una forma de nutrición embrionaria distintiva, llamada matrotrofia, donde se

presentan trofotenas complejas, que son estructuras en forma de roseta o alistonadas especializadas en la transferencia de nutrientes y productos de deshecho entre el embrión y la hembra (Domínguez-Domínguez y Pérez-Ponce de León, 2007).

Dichas características confieren importantes ventajas al desarrollo y sobrevivencia de los mexclapiques dentro de los sistemas naturales que habitan, a pesar de ello, evaluaciones sobre el estado de conservación de los peces de Goodeinae sugieren que hasta un 60% de las especies se encuentran en alguna categoría de riesgo (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2005; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008b), siendo el deterioro ambiental de los ecosistemas acuáticos del centro de México el principal factor causante del declive de estas especies (De la Vega-Salazar, 2006).

Dentro de esta subfamilia se incluye el género *Goodea* (Tabla 1), para el cual se reconocen tres especies válidas de acuerdo con la base de datos *FishBase* (Froese y Pauly, 2018) y *Catalog of Fishes* (Eschmeyer *et al.*, 2018): *G. atripinnis* Jordan, 1880, que se extiende a lo largo de la vertiente del Pacífico, incluyendo el sistema Lerma-Grande de Santiago, el río Ameca, la cuenca del Lago de Magdalena, y las cuencas de los ríos Balsas y Armería (Miller *et al.*, 2005; De la Vega-Salazar, 2006); *G. luitpoldii* (Steindachner, 1894), endémica de la cuenca Lerma-Santiago (Hubbs, 1924; Miranda *et al.*, 2010); y *G. gracilis* Hubbs y Turner, 1939, distribuida en la vertiente del Atlántico, en el río Santa María, el río San Juan del Río y algunos otros afluentes superiores del río Pánuco (Miranda *et al.*, 2010).

Los integrantes del género viven en una gran variedad de hábitats, encontrándose tanto en sistemas lóticos como en lénticos, y aún en aguas muy perturbadas, con una profundidad variable, generalmente no mayor a los 1.7 m, y corriente lenta (López-Eslava, 1988). Su alimentación, basada en algas verdes filamentosas, microcrustáceos y moluscos, se da principalmente por ramoneo y filtración, tal y como lo indica la presencia de un intestino largo, branquiespinas numerosas y dientes mandibulares externos bífidos (Miller, 2009).

**Tabla 1.** Clasificación taxonómica del género *Goodea* y sus especies (Nelson *et al.*, 2016).

Categoría taxonómica	
Phylum	Chordata
Subphylum	Craniata
Infraphylum	Vertebrata
Superclase	Gnathostomata
Grado	Teleostomi
Clase	Osteichthyes
Subclase	Actinopterygii
Clado	Neopterygi
División	Teleosteomorpha
Subdivisión	Teleostei
Supercohorta	Clupeocephala
Cohorte	Euteleostei
Superorden	Acanthopterygii
Serie	Percomorpha
Subserie	Ovalentaria
Orden	Cyprinodontiformes
Familia	Goodeidae
Subfamilia	Goodeinae
Género	<i>Goodea</i> Jordan, 1880
Especie	<i>Goodea atripinnis</i> Jordan, 1880
Especie	<i>Goodea luitpoldii</i> (Steindachner, 1894)
Especie	<i>Goodea gracilis</i> Hubbs y Turner, 1939

Las especies de *Goodea* se caracterizan por presentar una trofotenia de tipo roseta. Una boca ancha y alrededor de 40 dientes en cada mandíbula, las cuales son extremadamente estrechas y débiles. Entre 40 y 45 branquiespinas relativamente largas en el primer arco branquial. De 34 a 44 escamas en una serie longitudinal y 12 a 15 radios en la aleta dorsal. El origen de la aleta dorsal se da considerablemente detrás de la mitad de la longitud total (Hubbs y Turner, 1939). Para Hubbs y Turner (1939) el grado de separación o unión entre los radios pélvicos más internos de una aleta con su homólogo de la otra aleta, o con el cuerpo, también resulta ser un carácter relevante, reportándose que para *Goodea* los radios más

internos de ambas aletas pélvicas se encuentran en contacto, uniéndose entre sí y con el cuerpo por 0.3 a 0.7 veces de su longitud.

Al ser generalmente abundantes dentro de su área de distribución (De la Vega-Salazar, 2006), son considerados como peces de gran relevancia ecológica (López-Eslava, 1988), tolerantes a la degradación ambiental (De la Vega-Salazar, 2006), a pesar de ello, el género no se excluye de la situación actual de la subfamilia, reportándose para *Goodea* al menos una especie en estado Vulnerable (*G. gracilis*) (Contreras-Balderas y Almada-Villela, 1996; Jelks *et al.*, 2008). En cuanto a su importancia comercial, *G. atripinnis* ha sido aceptada en el consumo local como pescado seco y en la elaboración de harina para complementar la dieta de ganado porcino y aves (Colón *et al.*, 2008).

## ANTECEDENTES

El género *Goodea* fue descrito originalmente por Jordan (1880) a partir de un ejemplar tipo determinado como *Goodea atripinnis*. Más tarde, Jordan y Snyder (1899) propondrían el género *Xenendum*, el cual, estando formado por *Characodon luitpoldi* Steindachner (1895) y dos nuevas especies: *X. caliente* y *X. xaliscone*, años después sería establecido como una sinonimia de *Goodea*. De esta forma, Meek (1904), en su estudio sobre los peces dulceacuícolas de México, describe cuatro especies para el género: *G. whitei*, *G. toweri*, *G. luitpoldi* y *G. atripinnis*<sup>1</sup>, encontrando diferencias en la longitud de la aleta anal con respecto a la aleta dorsal, el tamaño y número de escamas en la línea lateral, la profundidad del pedúnculo caudal y el origen de la aleta dorsal. Este panorama sería corroborado por Regan (1907), quien incluye dentro de *Goodea* las especies de Miller (1904), con algunas modificaciones: *G. toweri*, *G. whitii* (antes *G. whitei*), *G. calientis* (antes *G. atripinnis*) y *G. atripinnis* (antes *G. luitpoldi*), además de considerar a *G. bilineata*, *G. lermae* y *G. multipunctata*, hasta ese momento incluidas en el género *Skiffia*. Posteriormente, Hubbs y Turner (1939), basados tanto en la anatomía del ovario y la trofotenia, como en aspectos merísticos y morfométricos tradicionales, propondrían una nueva clasificación de la familia Goodeidae, reconociendo a *G. luitpoldii* y *G. atripinnis* como especies válidas y describiendo por primera vez a *G. gracilis*. Entre estos componentes sólo se encuentran diferencias significativas para la altura máxima en relación con la longitud patrón, y la altura mínima y ancho de la boca con respecto a la longitud cefálica.

De Buen (1947), en sus investigaciones sobre la ictiología de la subregión del Río Grande del Sur, reconoce la dificultad de ordenar los ejemplares recolectados dentro de las especies propuestas para *Goodea*, limitándose a describir seis subespecies de *G. atripinnis*: *G. atripinnis atripinnis* Jordan, *G. atripinnis martini* De Buen, *G. atripinnis calientis* (Jordan y Snyder), *G. atripinnis subesp?*, *G. atripinnis xaliscone* (Jordan y Snyder) y *G. atripinnis luitpoldi* (Steindachner). Por su parte,

---

<sup>1</sup> Meek (1904) incluye como sinónimas de *G. atripinnis* y *G. luitpoldi* a *X. caliente* y *X. xaliscone*, respectivamente.

Álvarez (1950; 1970) propone claves para determinar los peces dulceacuícolas de México estableciendo que el género se conforma por dos especies: *G. gracilis* y *G. atripinnis*, así como por las subespecies de esta última, sin embargo, considera imperante la necesidad de realizar una revisión del género.

Posiblemente uno de los estudios más detallados sobre *Goodea*, y específicamente de *G. atripinnis*, lo representa el trabajo realizado por López-Eslava (1988) donde se analiza la biología y ecología de la especie. Se estableció una comparación entre los datos morfológicos obtenidos para *G. atripinnis* y los reportados para *G. gracilis*, encontrando diferencias entre la altura máxima y mínima del cuerpo y el origen de la aleta dorsal con respecto a la aleta anal, no obstante, al igual que en investigaciones previas, se sugiere una revisión extensa del género al existir solapamiento en un gran número de caracteres. Existen trabajos similares a éste (Rosales-Figueroa, 1996; Arroyo-Zúñiga, 2015), pero que se limitan a analizar estrictamente características de una sola especie (*G. atripinnis*).

Los estudios sobre este género no se han limitado únicamente al análisis de caracteres morfológicos o anatómicos. Uyeno *et al.* (1983) realizaron el cariotipo de 60 especies de la familia Goodeidae, incluyendo a las tres especies de *Goodea* reportadas por Hubbs y Turner (1939). Los resultados obtenidos muestran que los cariotipos de las especies que conforman al género, junto con el obtenido para *Ataeniobius toweri*, son muy similares, lo cual podría deberse a la existencia de un ancestro en común. Un año después, White y Turner (1984), mediante el análisis del producto de 36 loci de genes estructurales, identificaron una diferenciación genética significativa entre muestras de una población de *G. atripinnis* provenientes de tres localidades del río Teuchitlán, Jalisco. Debido a que los gradientes ambientales sugieren condiciones bastante homogéneas en las secciones muestreadas, esta variación se asocia con factores estocásticos, como el comportamiento de los individuos y la reducción estacional del flujo de corriente fluvial. Además, se reconoce que los límites sistemáticos de *G. atripinnis* y taxones relacionados (*G. luitpoldii* y *G. gracilis*) aún no se han establecido de manera convincente.

Doadrio y Domínguez-Domínguez (2004), basados en las secuencias del gen mitocondrial citocromo b, llegaron a una conclusión similar a la de Álvarez (1970), al considerar como componentes de *Goodea* a *G. atripinnis* y *G. gracilis*, especies también incluidas en el análisis biogeográfico de los goodeidos realizado por Domínguez-Domínguez *et al.* (2006). Estos resultados difieren con lo establecido por Webb y colaboradores en el 2004, quienes a partir del gen citocromo c oxidasa subunidad I (COI) realizaron la filogenia molecular de la familia Goodeidae, reportando a *G. atripinnis* como la única especie del género.

Con base en el conflicto que existe entre los análisis moleculares y la falta de caracteres consistentes para la diferenciación de *Goodea* a nivel de especie, Miranda *et al.* (2010) identifican a los ejemplares recolectados en el río Metztitlán (Hidalgo) como *G. atripinnis*, reafirmando que el género está formado sólo por esta especie, y estableciendo a *G. luitpoldii* y *G. gracilis* como sus sinonimias.

Eschmeyer y colaboradores (2018) incluyen dentro de la versión más reciente de la base de datos electrónica *Catalog of Fishes* tres especies para el grupo: la ampliamente reconocida *G. atripinnis*, junto con *G. gracilis* y *G. luitpoldii*, fundamentando su clasificación en trabajos como los de Espinosa Pérez *et al.* (1993), Nelson *et al.* (2004) y Page *et al.* (2013). A pesar de esto, y considerando los planteamientos de los múltiples trabajos que se han realizado para *Goodea*, son aún evidentes los problemas taxonómicos que presenta el género, dedicándose gran parte de los estudios recientes a analizar aspectos relacionados con su reproducción (García-Alarcón, 2012; Silva-Santos, 2016), helmintofauna (Corona-Dorantes, 2015; García-Vásquez *et al.*, 2018) y genética (Reynoso Silva *et al.*, 2014; Olivares Rubio *et al.*, 2015; Dzul-Caamal *et al.*, 2016).

## JUSTIFICACIÓN

Los estudios taxonómicos realizados hasta ahora para *Goodea* han resultado contradictorios, variando el número de especies que conforman al género dependiendo de los criterios de los distintos autores, quienes coinciden en establecer como una problemática la falta de atributos taxonómicamente significativos que permitan diferenciarlas claramente. La dificultad para identificar estos rasgos se asocia al enfoque metodológico que presentan los estudios, gran parte de ellos dedicados a obtener caracteres de forma particular, sin aplicar análisis comparativos entre las especies propuestas, o en el mejor de los casos recurriendo a cotejos teóricos, los cuales han reportado en mayor medida un solapamiento en los rasgos morfológicos analizados. Estos trabajos se han caracterizado además por analizar poblaciones de una localidad determinada, abarcando zonas de estudio reducidas dentro del área de distribución del género. Lo anterior destaca la necesidad de realizar una revisión taxonómica más detallada, en términos de taxones y localidades incluidas, enfocada en el análisis de la variación de los caracteres morfométricos y merísticos entre especies, lo que permitirá esclarecer las problemáticas relacionadas con la identificación de los miembros de *Goodea*.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Identificar caracteres discriminantes que contribuyan al reconocimiento taxonómico de las especies del género *Goodea*.

### Objetivos particulares

- Analizar las diagnosis taxonómicas de *Goodea atripinnis*, *Goodea luitpoldii* y *Goodea gracilis*, reconociendo los atributos que las determinan como especies.
- Reconocer, mediante un análisis estadístico, las variables merísticas y morfométricas más relevantes para la identificación confiable de las especies del género *Goodea*.
- Complementar las descripciones de las especies analizadas a partir de los datos obtenidos del estudio morfométrico y merístico.

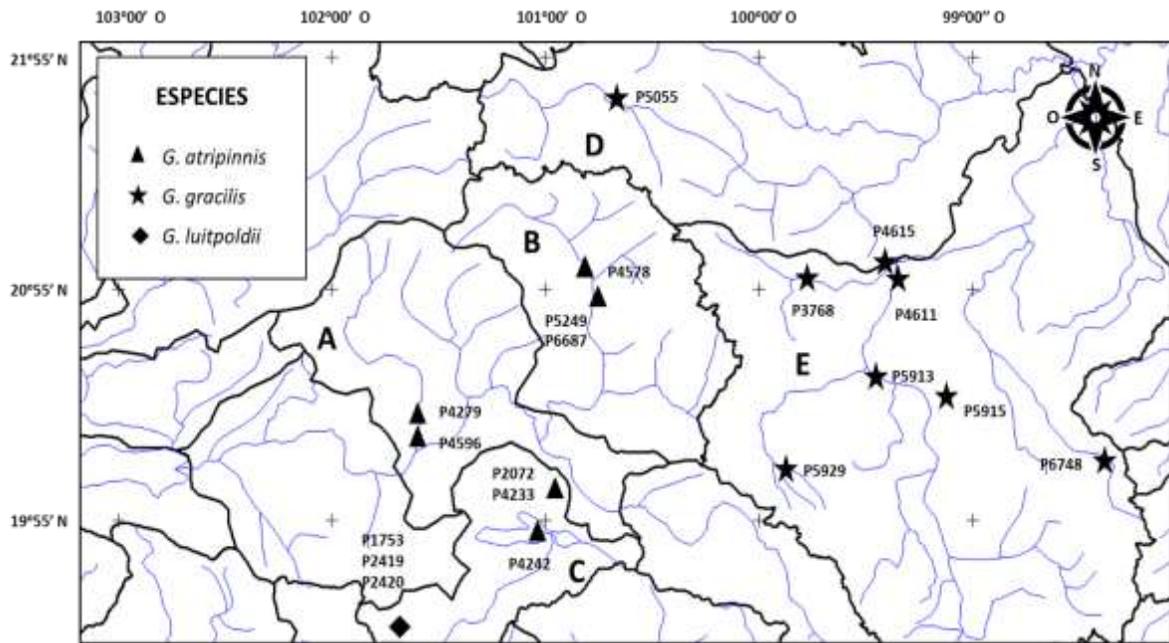
## MATERIAL Y MÉTODOS

Se analizaron 466 ejemplares del género *Goodea* (Tabla 2), empleando muestras resguardadas en la Colección de Peces Dulceacuícolas Mexicanos de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (ENCB-IPN-P), provenientes de 14 distintas localidades homogéneamente distribuidas dentro del área geográfica que habitan las especies del género (Figura 1), con la intención de incluir una parte importante de la variabilidad morfológica que pueda existir al interior de cada una de ellas debido a la variación ambiental.

**Tabla 2.** Número de ejemplares y muestras examinadas por especie.

Especie	Número de ejemplares	Número de muestras analizadas
<i>G. atripinnis</i>	239	8
<i>G. gracilis</i>	188	8
<i>G. luitpoldii</i>	39	3

Para esta revisión taxonómica sólo se consideraron individuos que rebasaran los 30 mm de longitud patrón (LP), al ser la talla de primera madurez sexual usualmente reportada para goodeidos (Moncayo-Estrada, 1993; Ramírez-Herrejón *et al.*, 2007; Cruz-Gómez *et al.*, 2010). La identidad de los organismos se corroboró con base en las descripciones originales y literatura especializada (*e.g.* Hubbs y Turner, 1939; Álvarez, 1950; 1970), distinguiendo entre machos y hembras mediante la revisión de la forma y tamaño de la aleta anal (Kobelkowsky, 2005). Posteriormente, se procedió a evaluar los caracteres merísticos y morfométricos, aplicando para cada caso análisis comparativos entre especies y por sexo, tomando en cuenta que los goodeidos se caracterizan por presentar un marcado dimorfismo sexual, donde los machos suelen alcanzar tallas menores que las hembras (Hubbs y Turner, 1939; Miller y Fitzsimmons, 1971; Fitzsimmons, 1972; Rauchenberger, 1988; Ritchie *et al.*, 2007; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008a; Miller, 2009; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2016).



**Figura 1.** Localidades de recolecta para cada una de las muestras analizadas. Cuenca Lerma: A) Río Lerma-Salamanca, B) Río Salamanca, C) Lago de Pátzcuaro-Cuitzeo y Lago de Yuriria; Cuenca del Pánuco: D) Río Tamuín, E) Río Moctezuma. Para más información consultar apartado “Taxonomía de las especies del género *Goodea* - Material examinado”.

### Análisis merístico

Para cada ejemplar se cuantificaron 12 atributos merísticos (Tabla 3): Radios en la aleta dorsal (RAD), anal (RAA), y pectoral (RAP), número de escamas en línea longitudinal (ELL), desde el borde del opérculo hasta la base estructural de la caudal, y en línea transversal (ELT), desde la escama (o escamas) situada(s) justo en el ángulo del origen de la aleta anal hasta la escama localizada justo a un lado (pero no anterior a) del origen de la aleta dorsal (Hubbs y Turner, 1939; Miller, 1948); número de escamas en la altura mínima (EAM), en la circunferencia del pedúnculo caudal (ECP), realizando el conteo alrededor de la parte más angosta del pedúnculo, y en la circunferencia del cuerpo (ECC), realizando el conteo alrededor de la altura máxima corporal; Poros preoperculares (PPO) y Poros preorbitales (PPOR) (Miller, 1948); número de branquiespinas en el primer arco branquial (BAB) y Origen de la aleta dorsal con respecto a la aleta anal (DRA) (Hubbs y Turner, 1939).

**Tabla 3.** Caracteres merísticos empleados para la revisión taxonómica del género *Goodea*.

Carácter merístico	Abreviación
Número de radios en la aleta dorsal	RAD
Número de radios en la aleta anal	RAA
Número de radios en la aleta pectoral	RAP
Número de escamas en línea longitudinal	ELL
Número de escamas en línea transversal	ELT
Número de escamas en altura mínima	EAM
Número de escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal	ECP
Número de escamas en la circunferencia del cuerpo	ECC
Número de poros preoperculares	PPO
Número de poros preorbitales	PPOR
Número de branquiespinas en el primer arco branquial	BAB
Posición del origen de la aleta dorsal con respecto al origen de la aleta anal	DRA

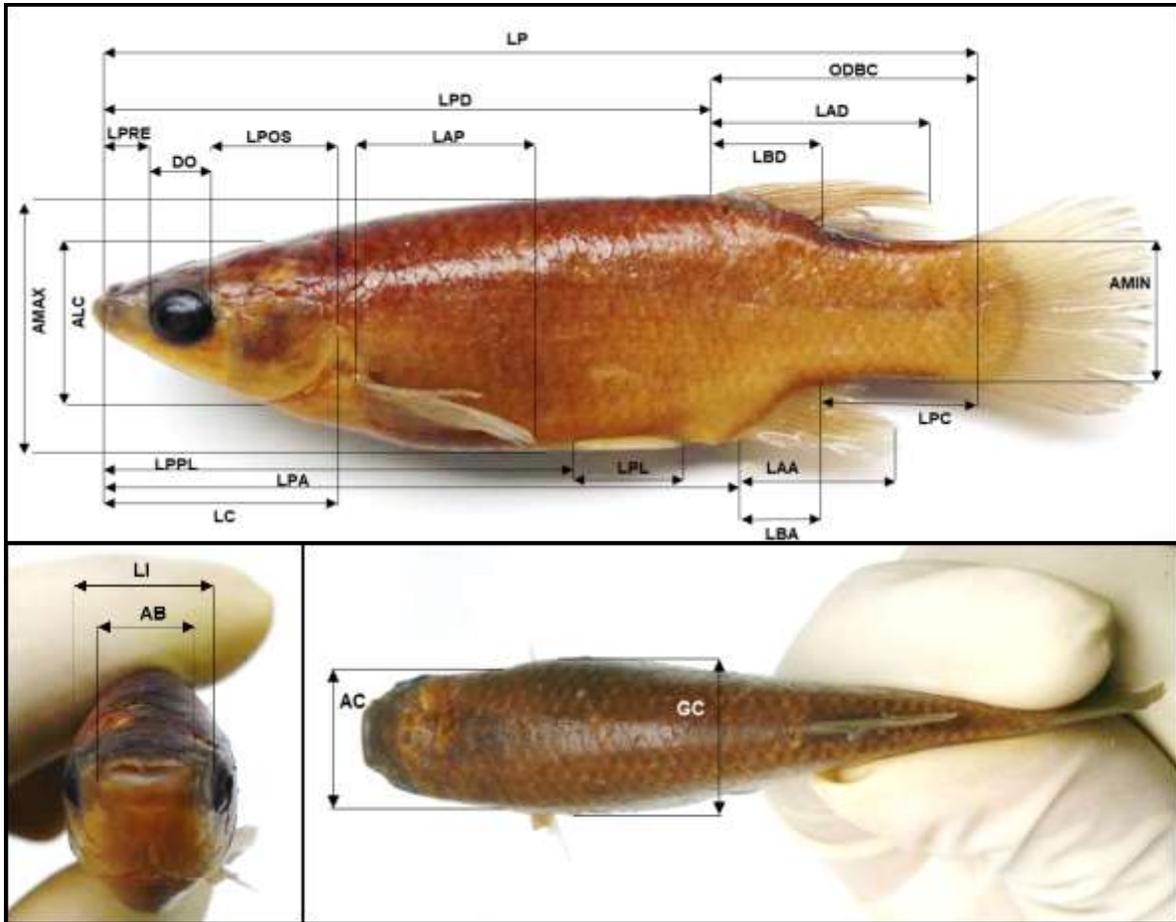
Los recuentos numéricos se realizaron con ayuda de un estereoscopio Leica Zoom 2000, examinando el lado izquierdo de los peces. Se enumeraron los radios de la aleta anal incluyendo el o los radios anteriores rudimentarios, mientras que los dos últimos radios, tanto de la aleta anal como de la dorsal, se contaron como un solo radio dividido en la base (Hubbs y Turner, 1939). Por su parte, el conteo de los poros cefálicos sensoriales se efectuó considerando el protocolo de Smith y Miller (1987). La posición de la aleta dorsal en relación con el origen de la aleta anal ha sido un carácter usualmente utilizado para la diferenciación de las especies de *Goodea* (Hubbs y Turner, 1939; López-Eslava, 1988; Miranda *et al.*, 2010), por lo que en el presente estudio este atributo fue evaluado empleando la siguiente nomenclatura: 1 = Origen de la aleta dorsal justo sobre el origen de la aleta anal; 2 = Aleta dorsal adelantada con respecto a la aleta anal; 3 = Aleta dorsal atrasada con respecto a la aleta anal. A partir de estos datos, se obtuvo la moda y los valores máximos y mínimos para cada variable.

## Análisis morfométrico

Se consideraron 33 dimensiones corporales siguiendo las descripciones y claves taxonómicas de Hubbs y Turner (1939), De Buen (1947) y Miller (1948) (Figura 2 y Tabla 4), complementando con atributos no implementados hasta ahora para el género de interés, reconocidos por Domínguez-Domínguez *et al.* (2008a) y Domínguez-Domínguez *et al.* (2016) en estudios taxonómicos de algunos integrantes de la subfamilia Goodeinae (Tabla 5). Los datos morfométricos se obtuvieron usando un vernier electrónico Mitutoyo, con precisión de 0.01 mm.

**Tabla 4.** Medidas corporales empleadas comúnmente en los análisis morfométricos del género *Goodea*.

Carácter morfométrico	Abreviación
Longitud patrón	LP
Longitud cefálica	LC
Longitud predorsal	LPD
Longitud del origen de la dorsal a la base de la caudal	ODBC
Longitud prepélvica	LPPL
Longitud preanal	LPA
Altura de la cabeza	ALC
Altura máxima del cuerpo	AMAX
Altura mínima del cuerpo	AMIN
Diámetro orbital	DO
Longitud preorbital	LPRE
Longitud postorbital	LPOS
Longitud de la base de la aleta dorsal	LBD
Longitud de la aleta dorsal	LAD
Longitud de la base de la aleta anal	LBA
Longitud de la aleta anal	LAA
Longitud de la aleta pectoral	LAP
Longitud de la aleta pélvica	LPL
Longitud del pedúnculo caudal	LPC
Longitud interorbital	LI
Ancho de la boca	AB
Ancho de la cabeza	AC
Grosor del cuerpo	GC



**Figura 2.** Esquema de medidas corporales tradicionales utilizadas en el análisis morfométrico. Las abreviaciones de las medidas se muestran en la Tabla 3.

Con la intención de reducir el efecto de la diferencia de tallas de los ejemplares sobre los análisis estadísticos, los caracteres morfométricos fueron estandarizados dividiendo cada uno de ellos entre la longitud patrón y, en el caso de las variables asociadas a la cabeza (ALC, AC, DO, LPRE, LPOS, LI, AB y AMIN<sup>2</sup>), entre la longitud cefálica (LC), de tal forma que las medidas fueran expresadas en proporciones con respecto a LP y LC (Crisci y López-Armengol, 1983; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2016). A partir de los datos obtenidos de este procedimiento, se calculó para cada carácter la media, desviación estándar y los valores máximos y mínimos.

<sup>2</sup> El cálculo de la relación AMIN-LC fue realizado según lo sugerido por López-Eslava (1988).

**Tabla 5.** Caracteres morfométricos novedosos para la revisión taxonómica de las especies de *Goodea*. Tomados de Domínguez-Domínguez *et al.* (2008a) y Domínguez-Domínguez *et al.* (2016).

Carácter morfométrico	Abreviación
Origen de la aleta pélvica al origen de la aleta anal	OPLOA
Origen de la aleta pélvica al origen de la aleta dorsal	OPLOD
Origen de la aleta pélvica a la extensión posterior de la aleta dorsal	OPLFD
Origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal	ODOA
Origen de la aleta dorsal al final de la aleta anal	ODFA
Origen de la aleta anal al final de la aleta dorsal	OAFD
Inserción posterior de la aleta dorsal a la inserción posterior de la aleta anal	FDFA
Final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo caudal	FDIP
Final de la aleta dorsal al extremo superior del pedúnculo caudal	FDSP
Final de la aleta anal al extremo inferior del pedúnculo caudal	FAIP
Final de la aleta anal al extremo superior del pedúnculo caudal	FASP

### Análisis estadístico

Las transformaciones constituyen funciones matemáticas utilizadas comúnmente en el análisis de datos cuantitativos para mejorar el ajuste de las variables a una distribución normal y lograr la homogeneidad de varianzas. Para los caracteres morfométricos fue aplicada una transformación angular arcoseno, adecuada para datos expresados en proporciones, mientras que los caracteres merísticos fueron transformados a logaritmo base diez (Osborne, 2010; Zar, 2010; Pérez-Pelea, 2018).

Los datos obtenidos para cada una de las variables analizadas fueron sometidos a pruebas de normalidad y homocedasticidad. La normalidad fue evaluada mediante la prueba de Shapiro-Wilk y la prueba de Lilliefors (Hleap *et al.*, 2012), mientras que la igualdad de las varianzas fue evaluada utilizando la prueba de Levene.

Posteriormente, cada variable morfométrica fue sometida a un análisis de varianza (ANOVA), acompañado de una prueba de DHS (Diferencia Honestamente Significativa) de Tukey, con el objetivo de corroborar la existencia de diferencias

estadísticamente significativas entre las especies de *Goodea* (González-Díaz *et al.*, 2005). Por su parte, para la determinación de los caracteres merísticos que presentan diferencias interespecíficas significativas, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis.

Con la finalidad de identificar patrones de variación morfológica entre las especies, se realizó un análisis de componentes principales (ACP), usando la matriz de varianza-covarianza para los caracteres morfométricos, y la matriz de correlación para los caracteres merísticos (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2008a), reconociendo como las variables más importantes en la formación de grupos dentro del espacio multivariado aquellas que presentaron los valores más elevados para los cosenos cuadrados. Se consideró que cuanto mayor fuera el coseno al cuadrado, mayor sería la relación con el eje correspondiente.

Para corroborar la estructura taxonómica establecida *a priori*, se aplicó un análisis discriminante canónico (ADC). Esta técnica estadística estima funciones lineales (conocidas como funciones canónicas) a partir de combinaciones óptimas de las variables evaluadas, realizando la separación de grupos al maximizar la varianza entre conjuntos y minimizándola dentro de ellos (Cruz-Castillo *et al.*, 1994; Lorbes *et al.*, 2014). Para determinar la significancia de las variables canónicas se utilizó la prueba de Lambda de Wilks ( $\lambda$ ). La lambda varía de 0 a 1, donde valores iguales o cercanos al cero sugieren un buen modelo de discriminación, mientras que un valor de 1 indica un modelo deficiente (Quijano-Quiñones, 2011). Todos los análisis se realizaron con el software estadístico XLSTAT versión 2019.1.2, empleando en cada caso un nivel de significancia ( $\alpha$ ) de 0.05.

## RESULTADOS

La altura máxima en relación con la longitud patrón, la altura mínima y ancho de la boca con respecto a la longitud cefálica y el origen de la aleta dorsal con respecto a la aleta anal son caracteres hasta ahora reportados como relevantes para diferenciar a las especies del género *Goodea*, específicamente a *G. atripinnis* y *G. gracilis*, mientras que *G. luitpoldii* ha sido excluida en gran parte de los estudios taxonómicos del género, mostrándose como los caracteres más importantes para su identificación el número de escamas en línea longitudinal y el número de radios en la aleta dorsal.

En contraste, el presente análisis permitió identificar caracteres morfométricos y merísticos que corroboran la validez taxonómica de *G. luitpoldii*, con una distribución limitada al lago de Pátzcuaro, en el estado de Michoacán, México. Por su parte, *G. atripinnis* y *G. gracilis* muestran una gran similitud morfológica.

### Análisis merístico

A partir de la prueba estadística de Kruskal-Wallis se identificaron diferencias significativas en 11 de los 12 caracteres analizados (Tabla 6).

Diez de las variables evaluadas contribuyen a la separación de *G. luitpoldii* del resto de las especies (Tabla 7). Presenta de 12 a 15 radios en la aleta dorsal, 14 a 15 radios en la aleta anal y 15 o 16 radios pectorales. El número de escamas en línea transversal y longitudinal suele ser mayor al observado en *G. atripinnis* y *G. gracilis*, al igual que en el caso del número de escamas en la circunferencia del pedúnculo y la circunferencia del cuerpo. En altura mínima se enumeran de 11 a 13 escamas, mientras que el número de branquiespinas en el primer arco branquial usualmente es menor, con una moda de 36.

Los conteos para *G. atripinnis* y *G. gracilis* muestran una mayor superposición, observándose una ligera diferencia en el valor de la moda para el número de escamas en la circunferencia del pedúnculo y del cuerpo (Tabla 6).

**Tabla 6.** Moda y valores máximos y mínimos de los caracteres merísticos. Se muestra el valor de P obtenido a partir de la prueba estadística Kruskal-Wallis. LP expresada en mm.

Carácter	<i>G. atripinnis</i> (34.2-104.01 LP)			<i>G. gracilis</i> (33.58-90.13 LP)			<i>G. luitpoldii</i> (33.55-93.35 LP)			valor-p
	Moda	Mínimo	Máximo	Moda	Mínimo	Máximo	Moda	Mínimo	Máximo	
RAD	12	11	14	12	11	14	14	12	15	< <b>0.0001</b>
RAA	14	14	16	14	13	16	15	14	15	< <b>0.0001</b>
RAP	15	14	17	15	14	17	16	15	16	<b>0.000</b>
ELT	15	13	18	16	13	17	18	16	23	< <b>0.0001</b>
ELL	38	35	42	38	35	42	41	38	42	< <b>0.0001</b>
EAM	11	9	12	11	9	12	12	11	13	< <b>0.0001</b>
ECP	23	19	26	24	19	26	26	24	28	< <b>0.0001</b>
ECC	33	29	36	34	29	36	39	35	42	< <b>0.0001</b>
BAB	39	38	53	39	36	52	36	31	48	< <b>0.0001</b>
PPO	9	7	10	9	7	10	9	7	11	< <b>0.0001</b>
PPOR	4	3	5	4	3	5	4	3	4	0.503
DRA	2			1			2			<b>0.013</b>

La posición de la aleta dorsal en relación con el origen de la aleta anal resulta ser un carácter importante para segregar *G. atripinnis* de *G. gracilis*. Por el contrario, el número de poros preorbitales no constituye un carácter diferencial para las especies en cuestión (Tabla 6 y Tabla 7).

**Tabla 7.** Comparación entre pares de especies derivado de la prueba estadística Kruskal-Wallis aplicada a los caracteres merísticos. Se resaltan en negritas los valores-p para las variables estadísticamente significativas.

Carácter	<i>G. atripinnis</i> vs <i>G. gracilis</i>	<i>G. atripinnis</i> vs <i>G. luitpoldii</i>	<i>G. gracilis</i> vs <i>G. luitpoldii</i>
	Valor-p		
RAD	0.655	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
RAA	0.087	< <b>0.0001</b>	<b>0.008</b>
RAP	0.250	<b>0.002</b>	<b>0.000</b>
ELT	0.455	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
ELL	0.485	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
EAM	0.849	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
ECP	<b>0.014</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
ECC	<b>0.005</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
BAB	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
PPO	0.615	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
PPOR	0.483	0.974	0.879
DRA	0.085	0.120	0.057

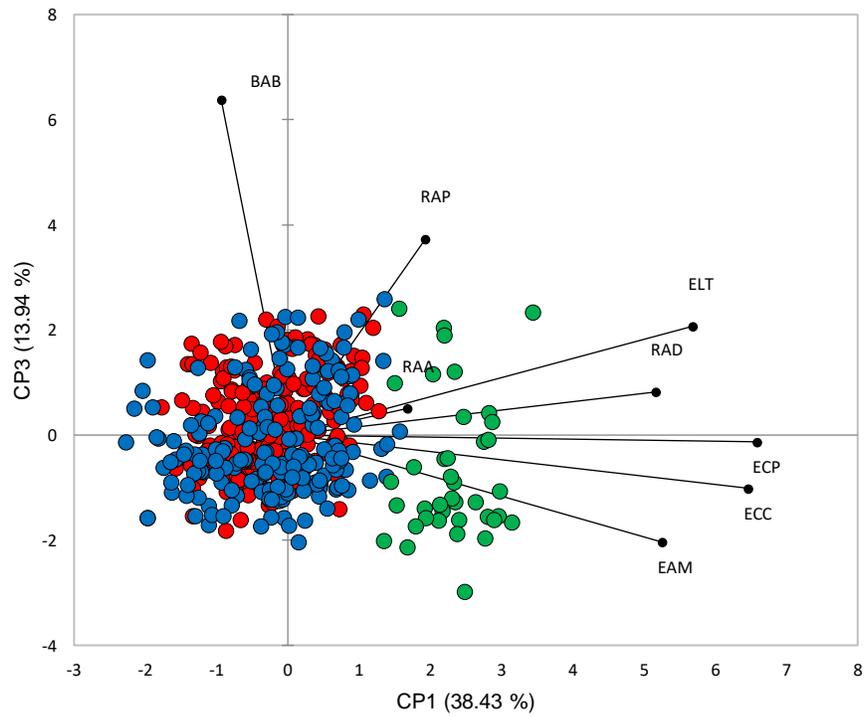
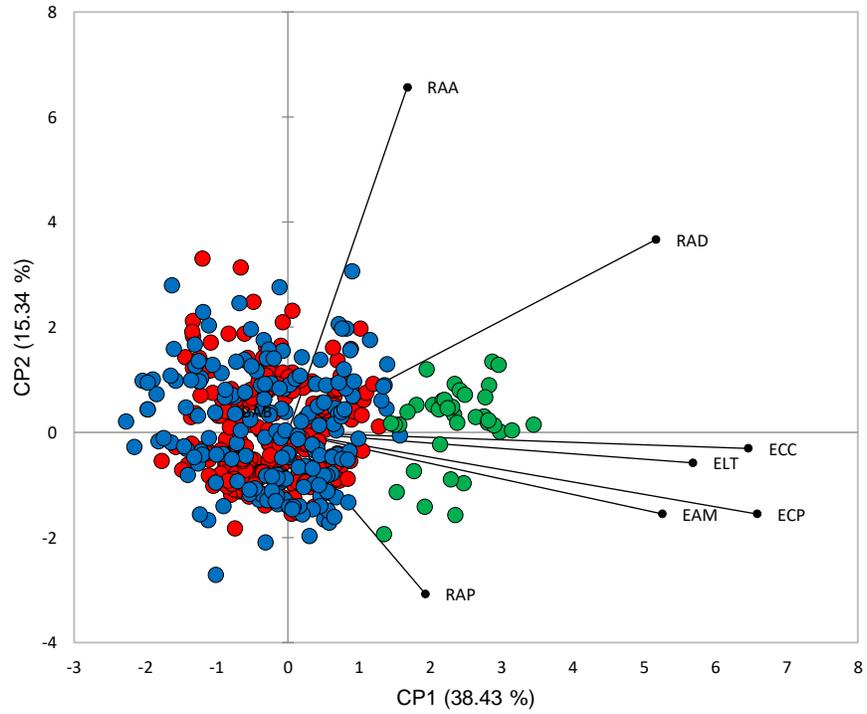
### Análisis de Componentes Principales (ACP) para caracteres merísticos

Del ACP aplicado a las variables merísticas se obtuvieron ocho componentes, siendo explicado el 67.70% de la varianza a partir de los primeros tres componentes (Tabla 8). Las proyecciones bidimensionales muestran la formación de dos grupos, identificando un conglomerado constituido casi exclusivamente por *G. luitpoldii* (Figura 3).

**Tabla 8.** Porcentaje de varianza explicado por los primeros tres componentes en el ACP aplicado a los caracteres merísticos.

	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Varianza (%)	38.430	15.338	13.938
% acumulado	38.430	53.767	67.705

En el primer factor el número de radios en la aleta dorsal (RAD), el número de escamas en línea transversal (ELT), en la altura mínima (EAM), en la circunferencia del pedúnculo (ECP) y en la circunferencia del cuerpo (ECC) resultaron ser las variables más importantes (Tabla 9). Estos caracteres están íntimamente relacionados con la disposición del grupo de *G. luitpoldii* dentro del espacio multivariado. Esta especie suele presentar 14 radios en la aleta dorsal, a diferencia de las dos especies restantes, que presentan por lo común 12 radios. Además, el número de escamas en cualquier disposición es mayor en *G. luitpoldii*, presentando *G. atripinnis* y *G. gracilis* intervalos muy similares (Tabla 6). El Componente 2 presentó una relación directamente proporcional con el número de radios en la aleta anal (RAA), mientras que en el Componente 3 el carácter más relevante fue el número de branquiespinas en el primer arco branquial (Figura 3 y Tabla 9).



**Figura 3.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres merísticos. Se observa la disposición de los individuos de cada especie dentro de los primeros tres Componentes, así como la proyección de las variables. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde).

**Tabla 9.** Eigenvectores y Cosenos cuadrados de los caracteres merísticos. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia. CP1=Componente 1; CP2=Componente 2; CP3=Componente 3.

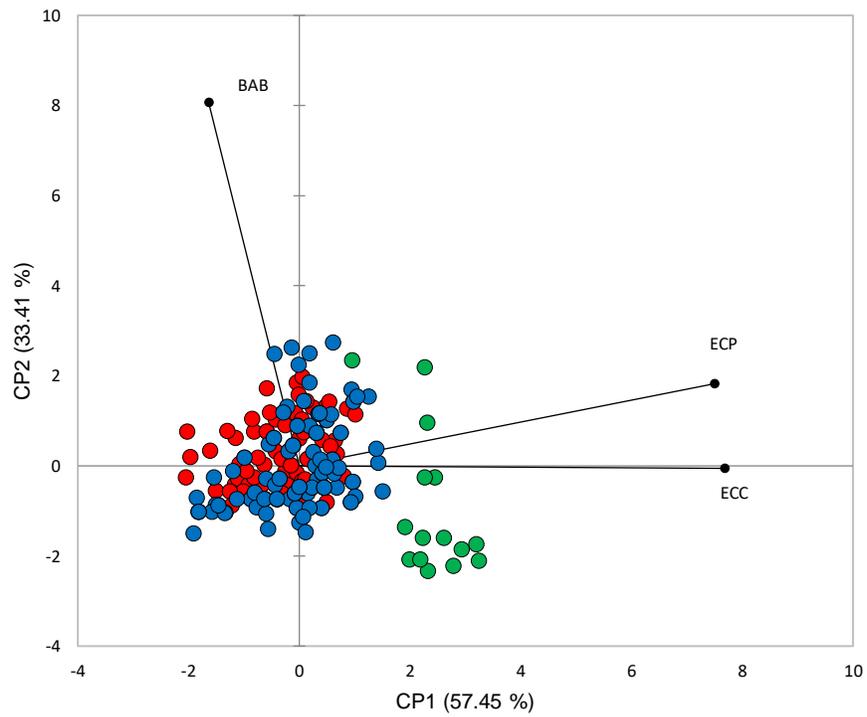
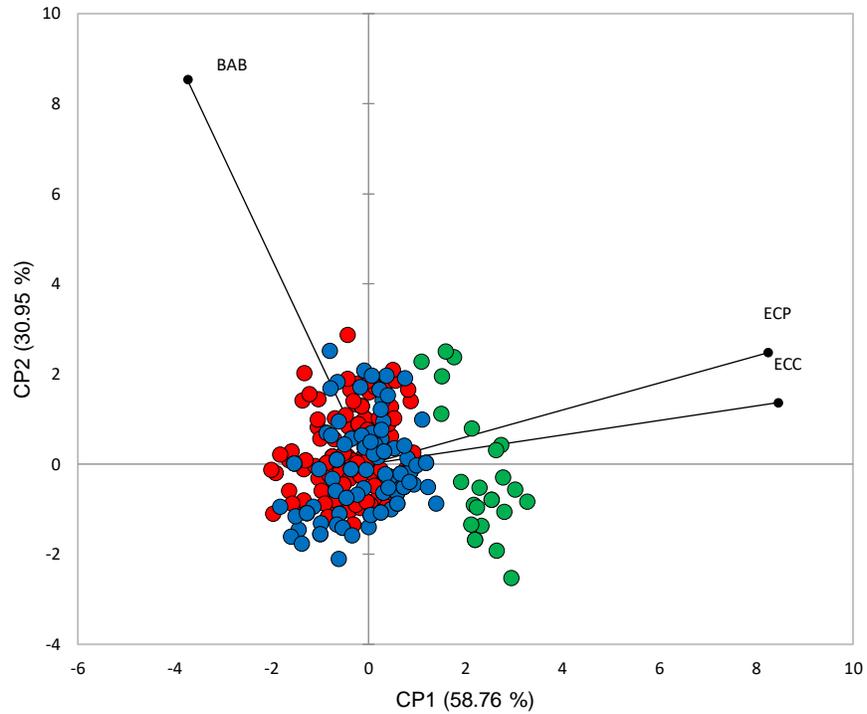
Carácter	Eigenvectores			Cosenos cuadrados		
	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3
RAD	0.386	0.434	0.102	<b>0.458</b>	0.231	0.012
RAA	0.125	<b>0.777</b>	0.063	0.048	<b>0.741</b>	0.004
RAP	0.144	-0.363	0.462	0.064	0.162	0.238
ELT	0.425	-0.069	0.257	<b>0.554</b>	0.006	0.074
EAM	0.393	-0.183	-0.253	<b>0.474</b>	0.041	0.071
ECP	0.492	-0.184	-0.016	<b>0.745</b>	0.041	0.000
ECC	0.483	-0.036	-0.125	<b>0.716</b>	0.002	0.018
BAB	-0.070	0.049	0.791	0.015	0.003	<b>0.698</b>

Para hembras y machos, analizados por separado, se encontraron diagramas similares a los anteriores, en los cuales se puede apreciar una separación de *G. luitpoldii*, sin una aparente separación entre *G. atripinnis* y *G. gracilis* (Figura 4).

En ambos casos se emplearon sólo los caracteres estadísticamente significativos para la segregación de las tres especies: Número de branquiespinas en el primer arco branquial (BAB), número de escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal (ECP) y en la circunferencia del cuerpo (ECC).

En el caso de las hembras los primeros dos componentes explican el 89.70% de la varianza, mientras que para los machos los dos primeros factores explicaron el 90.85% de la varianza total. Tanto para hembras como para machos el número de escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal y del cuerpo son las variables de mayor peso en el Componente 1, con una relación directamente proporcional. El número de branquiespinas en el primer arco branquial está relacionado con el Componente 2 (Figura 4 y Tabla 10).

Las hembras de *G. luitpoldii* presentan de 24 a 28 escamas en la circunferencia del pedúnculo y de 37 a 42 en la circunferencia del cuerpo, en tanto que las hembras de *G. atripinnis* y *G. gracilis* muestran un intervalo de 20 a 26 escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal y de 29 a 36 en la circunferencia del cuerpo.



**Figura 4.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres merísticos de hembras (arriba) y machos (abajo). *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde). Se observa la proyección de las variables dentro del espacio multivariado del Componente 1-Componente 2.

**Tabla 10.** Eigenvectores y Cosenos cuadrados de los caracteres merísticos para hembras y machos. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia. CP1=Componente 1; CP2=Componente 2.

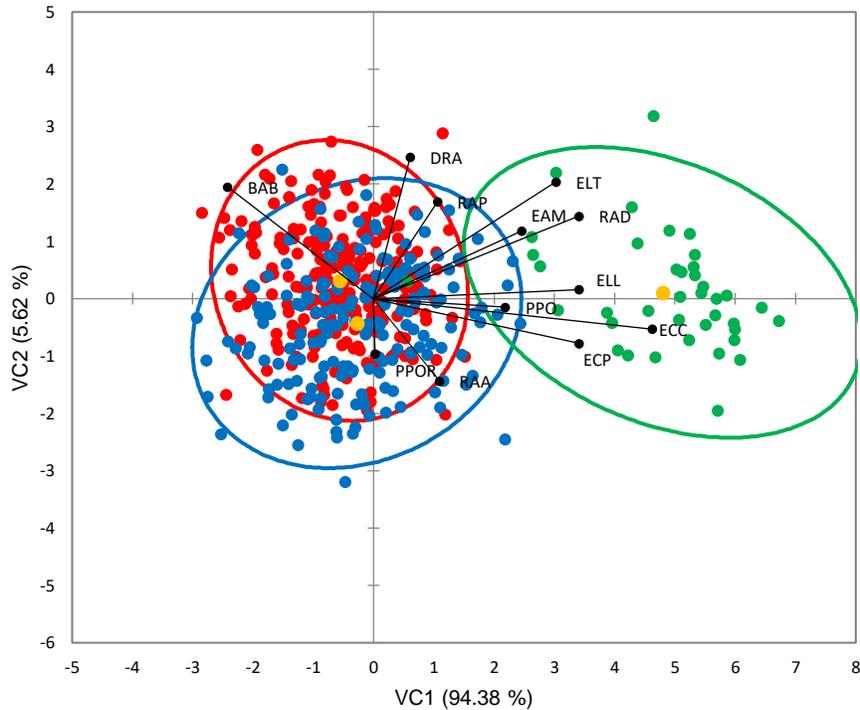
Carácter	Hembras				Machos			
	Eigenvectores		Cosenos cuadrados		Eigenvectores		Cosenos cuadrados	
	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2	CP1	CP2
ECP	0.666	0.275	<b>0.781</b>	0.070	0.690	0.220	<b>0.821</b>	0.049
ECC	0.682	0.152	<b>0.821</b>	0.021	0.708	-0.007	<b>0.863</b>	0.000
BAB	-0.302	0.949	0.161	<b>0.837</b>	-0.151	0.975	0.039	<b>0.954</b>

En cuanto al número de branquiespinas en el primer arco branquial de las hembras de *G. luitpoldii* se enumeran de 31 a 48, mientras que las dos especies restantes presentan de 36 a 53 branquiespinas. Los machos muestran intervalos similares a las hembras en cada uno de los caracteres incluidos en este análisis, variando ligeramente los valores mínimos o máximos.

#### Análisis Discriminante Canónico (ADC) para caracteres merísticos

Con base en el estadístico Lambda de Wilks, que presenta un valor de 0.283 y un valor de  $p < 0.0001$ , se establece que el ADC muestra un buen modelo de discriminación, a partir del cual es posible diferenciar claramente a *G. luitpoldii*, en contraste con *G. atripinnis* y *G. gracilis*, que muestran un mayor solapamiento en sus elipses de confianza y es más complicado distinguirlas individualmente (Figura 5).

Se generaron dos variables canónicas que en conjunto explican el 100% de la varianza del modelo obtenido. La primera función canónica (VC1) posee el mayor poder discriminante, al representar un 94.38% de la varianza total, y se encuentra



**Figura 5.** Análisis Discriminante Canónico (ADC) para las variables merísticas. Se observan las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie, así como la proyección de las variables. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde).

dominado por un valor grande para el número de radios en la aleta dorsal (RAD=0.63), el número de escamas en línea transversal (ELT=0.56), en línea longitudinal (ELL=0.63), en la altura mínima (EAM=0.46), en la circunferencia del pedúnculo (ECP=0.63) y en la circunferencia del cuerpo (ECC=0.86), así como por el número de branquiespinas en el primer arco branquial (BAB=-0.45) y el número de poros preoperculares (PPO= 0.41). El número de branquiespinas es el único carácter que presenta una correlación negativa (Tabla 11). La proporción de variabilidad explicada por la primera variable canónica indica que la dimensionalidad de la interacción es unidimensional. De esta forma, la segunda variable canónica (VC2) explica sólo el 5.63% de la variación total, y está dominada por la posición de la aleta dorsal con respecto a la anal (DRA=0.42), seguido por el número de escamas en línea transversal (ELT=0.35) y el número de branquiespinas en el primer arco branquial (BAB=0.33), presentando valores no tan elevados como en el primer eje canónico (Tabla 11).

**Tabla 11.** Matriz de estructura canónica que muestra las correlaciones entre los caracteres morfológicos y las funciones discriminantes canónicas. Se resaltan en negritas los caracteres que más contribuyen a cada variable. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica.

Carácter	VC1	VC2
RAD	<b>0.639</b>	0.248
RAA	0.207	-0.247
RAP	0.199	0.290
ELT	<b>0.568</b>	<b>0.351</b>
ELL	<b>0.639</b>	0.028
EAM	<b>0.462</b>	0.204
ECP	<b>0.639</b>	-0.133
ECC	<b>0.866</b>	-0.091
BAB	<b>-0.452</b>	<b>0.336</b>
PPO	<b>0.410</b>	-0.025
PPOR	0.006	-0.164
DRA	0.115	<b>0.424</b>

La clasificación del modelo tuvo en promedio un 79.61% de certidumbre estadística, en donde *G. luitpoldii* presenta el valor más alto con 97.44% de coincidencia entre la clasificación observada y la clasificación establecida por el modelo, mientras que *G. atripinnis* mostró el valor más bajo, con 74.06% y un total de 62 ejemplares identificados *a posteriori* como *G. gracilis* (Tabla 12).

**Tabla 12.** Matriz de clasificación de las especies de *Goodea*. Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación predicha por el modelo en columnas.

Especie	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. gracilis</i>	<i>G. luitpoldii</i>	Total	% correcto
<i>G. atripinnis</i>	177	62	0	239	74.06%
<i>G. gracilis</i>	32	156	0	188	82.98%
<i>G. luitpoldii</i>	1	0	38	39	97.44%
Total	210	218	38	466	79.61%

Las distancias de Mahalanobis calculadas entre cada par de especies indican que la mayor distancia ocurre entre *G. atripinnis* y *G. luitpoldii* ( $D^2=28.752$ ,  $p < 0.0001$ ), mientras que las especies más semejantes son *G. gracilis* y *G. atripinnis* ( $D^2=0.636$ ,  $p < 0.0001$ ). El valor de los centroides (medias) indica que la primera variable canónica (VC1) discrimina a *G. luitpoldii* del resto de las especies, en tanto que la segunda variable canónica (VC2) no contribuye a esta separación. Estos resultados se muestran en la Tabla 13.

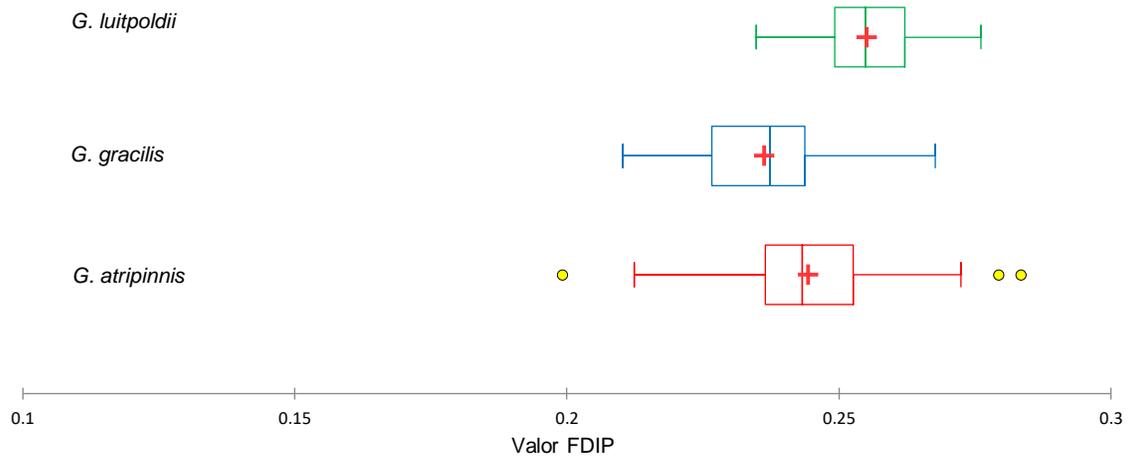
**Tabla 13.** Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) y coordenadas centroides obtenidas a partir del ADC aplicado a los caracteres merísticos. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica.

	Distancia de Mahalanobis			Centroides	
	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. gracilis</i>	<i>G. luitpoldii</i>	VC1	VC2
<i>G. atripinnis</i>	0	0.636	28.752	-0.564	0.317
<i>G. gracilis</i>	0.636	0	26.003	-0.277	-0.426
<i>G. luitpoldii</i>	28.752	26.003	0	4.794	0.110

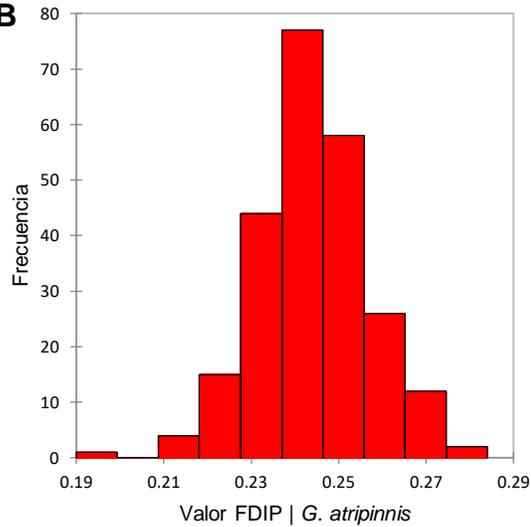
### Análisis morfométrico

Las variables morfométricas se ajustaron a una distribución normal y presentaron homogeneidad de varianzas. Las Figuras 6 y 7 muestran la representación gráfica del cumplimiento de ambos supuestos para dos de los caracteres morfométricos empleados en el presente análisis, mientras que en las Tablas 14 y 15 se observan los valores-p para las pruebas de normalidad y homocedasticidad aplicadas a estas variables.

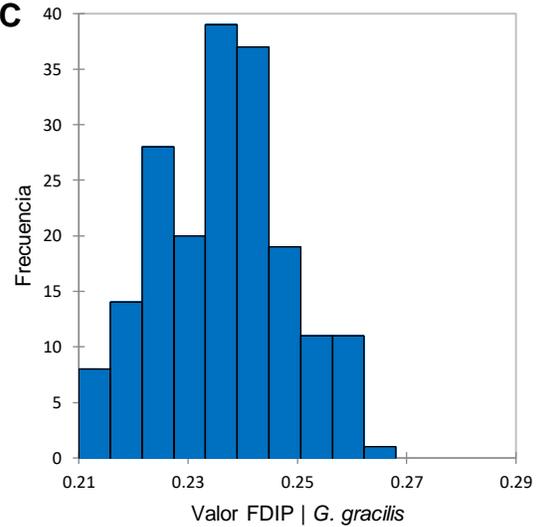
**A**



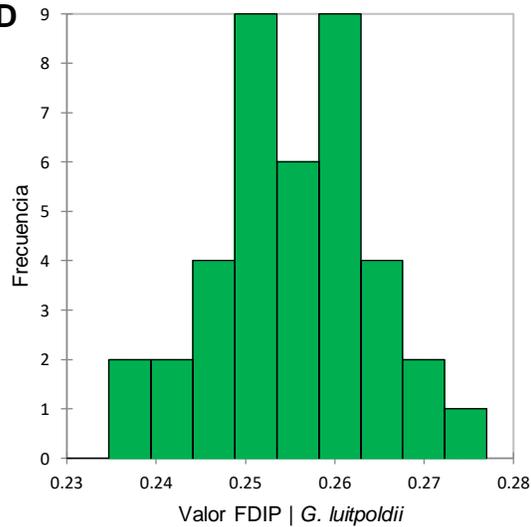
**B**



**C**

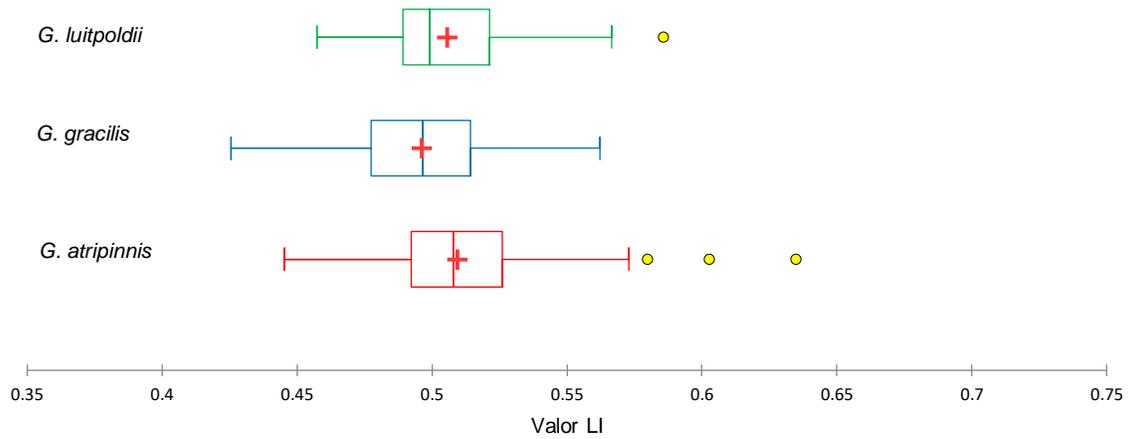


**D**

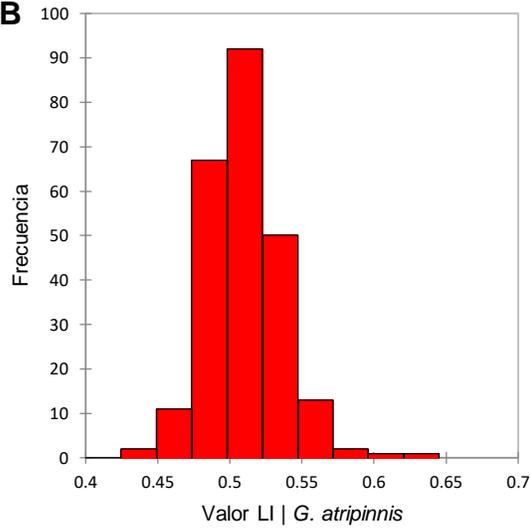


**Figura 6. A.** Diagrama de caja y bigotes por especie para la variable morfológica: Final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo caudal (FDIP). Las cruces rojas corresponden a las medias. Se muestran los valores atípicos en amarillo. **B, C, D.** Histogramas de frecuencia para cada especie a partir de los valores de FDIP.

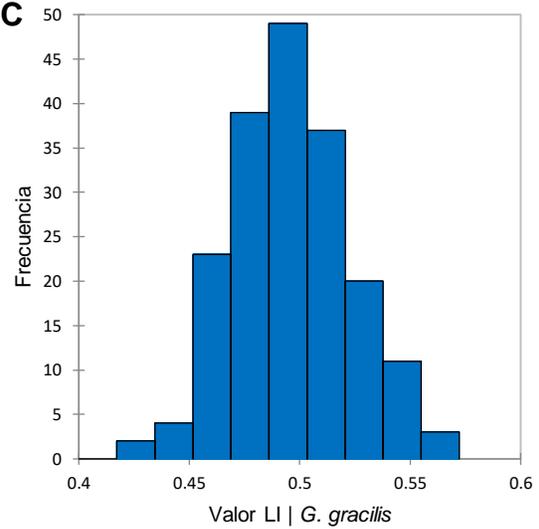
**A**



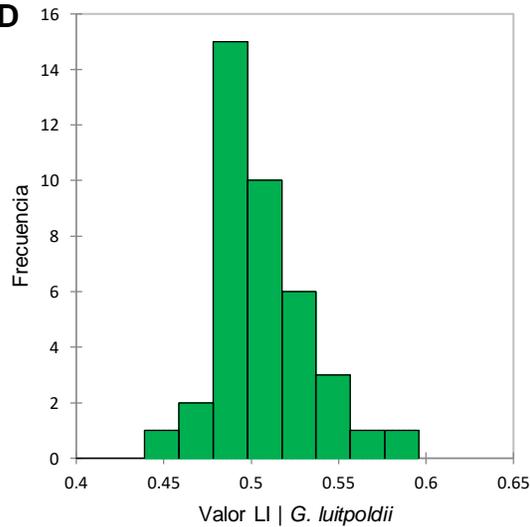
**B**



**C**



**D**



**Figura 7. A.** Diagrama de caja y bigotes por especie para la variable morfométrica: Longitud interorbital (LI) ajustada a la longitud cefálica. Las cruces rojas corresponden a las medias. Se muestran los valores atípicos en amarillo. **B, C, D.** Histogramas de frecuencia para cada especie a partir de los valores de LI.

**Tabla 14.** Valores-p de las pruebas de normalidad y homocedasticidad aplicadas para la variable morfométrica: Final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo caudal (FDIP). Debido a que los valores-p calculados son mayores que el nivel de significancia = 0.05, no se rechazan las hipótesis de que la variable sigue una distribución normal y presenta homogeneidad de varianzas.

Especie	Pruebas de normalidad		Prueba de homocedasticidad
	Shapiro-Wilk	Lilliefors	Estadístico de Levene
<i>G. atripinnis</i>	0.506	0.632	0.169
<i>G. gracilis</i>	0.123	0.235	
<i>G. luitpoldii</i>	0.994	0.977	

**Tabla 15.** Valores-p de las pruebas de normalidad y homocedasticidad aplicadas para la variable morfométrica: Longitud interorbital (LI) ajustada a la longitud de la cabeza. Debido a que los valores-p calculados son mayores que el nivel de significancia = 0.05, no se rechazan las hipótesis de que la variable sigue una distribución normal y presenta homogeneidad de varianzas.

Especie	Pruebas de normalidad		Prueba de homocedasticidad
	Shapiro-Wilk	Lilliefors	Estadístico de Levene
<i>G. atripinnis</i>	0.055	0.119	0.937
<i>G. gracilis</i>	0.716	0.869	
<i>G. luitpoldii</i>	0.125	0.095	

El ANOVA aplicado a los caracteres morfométricos ajustados a la longitud patrón mostró diferencias significativas en 31 de las 33 variables, de las cuales nueve permitieron separar todas las especies, específicamente al considerar el valor de la media: Longitud predorsal (LPD), altura máxima del cuerpo (AMAX), distancia entre el origen de la dorsal a la base de la caudal (ODBC), longitud de la aleta dorsal (LAD), distancia entre el final de la dorsal al extremo inferior del pedúnculo (FDIP), entre el final de la dorsal al extremo superior del pedúnculo (FDSP), diámetro orbital (DO), longitud postorbital (LPOS) y ancho de la boca (AB), (Tabla 16 y 17).

**Tabla 16.** Valor Mínimo-Máximo (Media/Desviación Estándar) de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LP. Intervalos de LP expresados en mm. Se muestra el valor de P y F (ANOVA). Los caracteres significativos presentan el valor de P en negritas.

Carácter	<i>G. atripinnis</i> (34.2-104.01 LP)	<i>G. gracilis</i> (33.58-90.13 LP)	<i>G. luitpoldii</i> (33.55-93.35 LP)	F	P
LPD	0.564-0.731 (0.668/0.018)	0.628-0.722 (0.679/0.017)	0.636-0.684 (0.657/0.009)	36.155	< <b>0.0001</b>
GC	0.144-0.226 (0.183/0.014)	0.160-0.247 (0.191/0.015)	0.173-0.205 (0.189/0.007)	17.736	< <b>0.0001</b>
AMAX	0.254-0.371 (0.304/0.020)	0.258-0.381 (0.311/0.021)	0.313-0.373 (0.333/0.013)	37.667	< <b>0.0001</b>
AMIN	0.138-0.192 (0.158/0.011)	0.133-0.175 (0.154/0.009)	0.135-0.185 (0.155/0.009)	10.711	< <b>0.0001</b>
ODBC	0.309-0.664 (0.369/0.024)	0.320-0.400 (0.356/0.014)	0.364-0.409 (0.386/0.010)	46.814	< <b>0.0001</b>
LBD	0.095-0.152 (0.120/0.012)	0.091-0.172 (0.123/0.015)	0.107-0.158 (0.128/0.009)	7.130	<b>0.001</b>
LAD	0.170-0.316 (0.227/0.031)	0.174-0.339 (0.237/0.036)	0.182-0.320 (0.212/0.027)	10.873	< <b>0.0001</b>
LBA	0.069-0.129 (0.100/0.011)	0.074-0.127 (0.103/0.012)	0.086-0.125 (0.097/0.007)	5.783	<b>0.003</b>
LAA	0.131-0.246 (0.180/0.027)	0.133-0.246 (0.186/0.030)	0.146-0.244 (0.175/0.018)	4.107	<b>0.017</b>
LPA	0.501-0.785 (0.688/0.022)	0.308-0.758 (0.696/0.033)	0.657-0.719 (0.688/0.014)	4.636	<b>0.010</b>
LAP	0.148-0.220 (0.184/0.012)	0.156-0.223 (0.188/0.014)	0.162-0.232 (0.189/0.014)	6.118	<b>0.002</b>
LPL	0.103-0.151 (0.131/0.008)	0.108-0.157 (0.132/0.010)	0.109-0.154 (0.119/0.010)	31.794	< <b>0.0001</b>
LPPL	0.461-0.614 (0.508/0.017)	0.479-0.726 (0.515/0.024)	0.466-0.527 (0.501/0.014)	10.904	< <b>0.0001</b>
LPC	0.184-0.274 (0.235/0.014)	0.192-0.348 (0.222/0.015)	0.214-0.259 (0.231/0.012)	41.831	< <b>0.0001</b>
OPLOA	0.157-0.236 (0.198/0.015)	0.143-0.244 (0.200/0.015)	0.126-0.208 (0.171/0.018)	63.259	< <b>0.0001</b>
OPLOD	0.301-0.426 (0.348/0.023)	0.290-0.400 (0.347/0.023)	0.310-0.401 (0.342/0.017)	1.364	0.257
OPLFD	0.348-0.475 (0.398/0.022)	0.323-0.456 (0.397/0.024)	0.354-0.436 (0.380/0.017)	10.545	< <b>0.0001</b>
ODOA	0.227-0.350 (0.269/0.025)	0.212-0.333 (0.263/0.025)	0.238-0.345 (0.267/0.022)	3.502	<b>0.031</b>
ODFA	0.204-0.299 (0.241/0.019)	0.188-0.290 (0.233/0.017)	0.225-0.293 (0.245/0.016)	14.180	< <b>0.0001</b>
OAFD	0.215-0.321 (0.257/0.021)	0.202-0.303 (0.251/0.021)	0.223-0.308 (0.248/0.017)	5.528	<b>0.004</b>
FDFA	0.145-0.222 (0.183/0.015)	0.135-0.206 (0.172/0.013)	0.155-0.209 (0.180/0.013)	28.605	< <b>0.0001</b>
FDIP	0.199-0.284 (0.244/0.013)	0.210-0.268 (0.236/0.012)	0.235-0.276 (0.255/0.009)	49.190	< <b>0.0001</b>
FDSP	0.129-0.211 (0.173/0.015)	0.135-0.207 (0.167/0.013)	0.154-0.214 (0.196/0.012)	65.786	< <b>0.0001</b>
FAIP	0.132-0.244 (0.187/0.018)	0.134-0.260 (0.176/0.014)	0.171-0.207 (0.189/0.011)	26.458	< <b>0.0001</b>
FASP	0.217-0.288 (0.255/0.013)	0.158-0.275 (0.244/0.014)	0.231-0.278 (0.255/0.012)	37.383	< <b>0.0001</b>
LC	0.221-0.326 (0.266/0.015)	0.236-0.309 (0.274/0.014)	0.243-0.285 (0.267/0.012)	17.467	< <b>0.0001</b>
ALC	0.156-0.227 (0.193/0.013)	0.166-0.240 (0.202/0.014)	0.180-0.219 (0.199/0.010)	26.067	< <b>0.0001</b>
AC	0.137-0.209 (0.174/0.012)	0.156-0.216 (0.182/0.012)	0.167-0.189 (0.178/0.006)	29.635	< <b>0.0001</b>
DO	0.050-0.083 (0.064/0.006)	0.048-0.084 (0.067/0.008)	0.054-0.088 (0.076/0.009)	43.253	< <b>0.0001</b>
LPRE	0.055-0.093 (0.077/0.006)	0.066-0.097 (0.078/0.006)	0.064-0.089 (0.077/0.006)	4.691	<b>0.010</b>
LPOS	0.100-0.166 (0.127/0.010)	0.102-0.154 (0.131/0.011)	0.108-0.124 (0.117/0.004)	34.588	< <b>0.0001</b>
LI	0.118-0.167(0.135/0.008)	0.118-0.158 (0.136/0.008)	0.125-0.144 (0.135/0.005)	0.553	0.575
AB	0.066-0.120 (0.088/0.008)	0.075-0.110 (0.092/0.007)	0.081-0.108 (0.096/0.006)	31.600	< <b>0.0001</b>

En el caso de *G. atripinnis*, se encontraron diferencias estadísticamente significativas con respecto a las dos especies restantes en cuatro de las variables: Grosor del cuerpo (GC=0.14-0.22,  $\bar{x}$  = 0.18), origen de la aleta anal al final de la aleta dorsal (OAFD=0.21-0.32,  $\bar{x}$  = 0.25), altura de la cabeza (ALC=0.15-0.22,  $\bar{x}$  = 0.19) y ancho de la cabeza (AC=0.13-0.20,  $\bar{x}$  = 0.174). Para *G. luitpoldii*, la longitud de la aleta pélvica (LPL=0.10-0.15,  $\bar{x}$  = 0.119), la distancia entre el origen de la aleta pélvica al origen de la aleta anal (OPLOA=0.12-0.20,  $\bar{x}$  = 0.17) y la distancia entre el origen de la aleta pélvica a la extensión posterior de la aleta dorsal (OPLFD=0.35-0.43,  $\bar{x}$  = 0.38) resultaron ser caracteres significativos para diferenciarla del resto de las especies del género. Finalmente, *G. gracilis* presentó diferencias significativas en siete de las variables analizadas, las cuales permiten distinguirla de todos los demás integrantes del grupo: Longitud prepélvica (LPPL=0.47-0.72,  $\bar{x}$  = 0.51), longitud del pedúnculo caudal (LPC=0.19-0.34,  $\bar{x}$  = 0.22), distancia entre el origen de la aleta dorsal y el final de la anal (ODFA=0.21-0.33,  $\bar{x}$  = 0.26), entre la inserción posterior de la dorsal a la inserción posterior de la anal (FDFA=0.13-0.20,  $\bar{x}$  = 0.17), entre el final de la anal al extremo inferior del pedúnculo (FAIP=0.13-0.26,  $\bar{x}$  = 0.17), del final de la anal al extremo superior del pedúnculo (FASP=0.15-0.27,  $\bar{x}$  =0.24) y longitud cefálica (LC=0.23-0.30,  $\bar{x}$  = 0.274), (Tabla 16 y Tabla 17).

De las diferencias identificadas a partir de la comparación entre pares de especies, es importante resaltar aquellos caracteres estadísticamente significativos para diferenciar estrictamente a *G. atripinnis* de *G. gracilis*. Estas variables son: Altura mínima del cuerpo (AMIN), longitud preanal (LPA), origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal (ODOA) y longitud preorbital (LPRE), (Tabla 17). En longitud preanal, *G. atripinnis* muestra un intervalo de 0.50 a 0.78 ( $\bar{x}$  = 0.68), mientras que en *G. gracilis* va de 0.30-0.75 y presenta una ligera diferencia en el valor de la media, igual a 0.69. El resto de los caracteres que permitirían discriminar ambas especies muestran un mayor solapamiento (Tabla 16).

**Tabla 17.** Comparación entre pares de especies derivado del ANOVA aplicado a los caracteres morfométricos ajustados a la longitud patrón (LP). Se resaltan en negritas los valores de las variables estadísticamente significativas.

Carácter	<i>G. atripinnis</i> vs <i>G. gracilis</i>	<i>G. atripinnis</i> vs <i>G. luitpoldii</i>	<i>G. gracilis</i> vs <i>G. luitpoldii</i>
LPD	< <b>0.0001</b>	<b>0.002</b>	< <b>0.0001</b>
GC	< <b>0.0001</b>	<b>0.028</b>	0.758
AMAX	<b>0.001</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
AMIN	< <b>0.0001</b>	0.086	0.910
ODBC	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
LBD	0.093	<b>0.001</b>	0.051
LAD	<b>0.005</b>	<b>0.031</b>	< <b>0.0001</b>
LBA	0.055	0.158	<b>0.006</b>
LAA	0.281	0.540	<b>0.027</b>
LPA	<b>0.009</b>	0.998	0.254
LAP	0.104	<b>0.041</b>	0.919
LPL	0.542	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
LPPL	<b>0.001</b>	0.106	<b>0.000</b>
LPC	< <b>0.0001</b>	0.306	<b>0.001</b>
OPLOA	0.180	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
OPLOD	0.847	0.228	0.390
OPLFD	0.978	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
ODOA	<b>0.023</b>	0.870	0.596
ODFA	< <b>0.0001</b>	0.351	<b>0.000</b>
OAFD	<b>0.014</b>	<b>0.044</b>	0.711
FDFA	< <b>0.0001</b>	0.430	<b>0.009</b>
FDIP	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
FDSP	<b>0.000</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
FAIP	< <b>0.0001</b>	0.792	< <b>0.0001</b>
FASP	< <b>0.0001</b>	0.964	< <b>0.0001</b>
LC	< <b>0.0001</b>	0.796	<b>0.025</b>
ALC	< <b>0.0001</b>	<b>0.012</b>	0.494
AC	< <b>0.0001</b>	<b>0.037</b>	0.161
DO	<b>0.005</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
LPRE	<b>0.007</b>	0.815	0.517
LPOS	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>
LI	0.594	0.989	0.775
AB	< <b>0.0001</b>	< <b>0.0001</b>	<b>0.001</b>

De las ocho variables asociadas a la región cefálica expresadas como proporciones de la longitud de la cabeza (LC), siete de ellas mostraron diferencias significativas (Tabla 18).

**Tabla 18.** Valor Mínimo-Máximo (Media/Desviación Estándar) de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LC. Intervalos de LP expresados en mm. Se muestra el valor de P y F (ANOVA).

Carácter	<i>G. atripinnis</i> (34.2-104.01 LP)	<i>G. gracilis</i> (33.58-90.13 LP)	<i>G. luitpoldii</i> (33.55-93.35 LP)	F	P
ALC	0.631-0.845 (0.727/0.039)	0.653-0.845 (0.737/0.034)	0.683-0.850 (0.746/0.030)	7.018	<b>0.001</b>
AC	0.536-0.815 (0.654/0.047)	0.546-0.789 (0.665/0.045)	0.602-0.752 (0.669/0.039)	3.821	<b>0.023</b>
DO	0.192-0.292 (0.242/0.020)	0.187-0.296 (0.242/0.023)	0.222-0.321 (0.283/0.026)	61.122	<b>&lt; 0.0001</b>
LPRE	0.212-0.342 (0.289/0.023)	0.228-0.346 (0.286/0.019)	0.246-0.322 (0.289/0.018)	0.717	0.489
LPOS	0.402-0.584 (0.477/0.027)	0.392-0.533 (0.478/0.028)	0.400-0.498 (0.437/0.025)	38.454	<b>&lt; 0.0001</b>
LI	0.445-0.635 (0.509/0.027)	0.425-0.562 (0.496/0.026)	0.457-0.586 (0.506/0.027)	13.221	<b>&lt; 0.0001</b>
AB	0.271-0.409 (0.330/0.021)	0.284-0.391 (0.334/0.019)	0.325-0.405 (0.360/0.020)	35.404	<b>&lt; 0.0001</b>
AMIN	0.503-0.762 (0.597/0.045)	0.469-0.664 (0.562/0.035)	0.492-0.757 (0.581/0.055)	35.054	<b>&lt; 0.0001</b>

Para *G. atripinnis*, la altura cefálica representa un carácter estadísticamente significativo en su diferenciación del resto de las especies, mientras que la altura mínima contribuye a la discriminación de *G. gracilis*. Adicionalmente, se observó que la distancia interorbital (LI) también representa un carácter relevante para diferenciar ambas especies (Tabla 19).

**Tabla 19.** Comparación entre pares de especies derivado del ANOVA aplicado a los caracteres morfométricos ajustados a la longitud cefálica (LC). Se muestran en negritas los valores de las variables estadísticamente significativas.

Carácter	<i>G. atripinnis</i> vs <i>G. gracilis</i>	<i>G. atripinnis</i> vs <i>G. luitpoldii</i>	<i>G. gracilis</i> vs <i>G. luitpoldii</i>
ALC	<b>0.014</b>	<b>0.006</b>	0.298
AC	0.262	0.096	0.866
DO	0.994	<b>&lt; 0.0001</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
LPRE	0.491	0.997	0.760
LPOS	0.932	<b>&lt; 0.0001</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
LI	<b>&lt; 0.0001</b>	0.709	0.099
AB	0.122	<b>&lt; 0.0001</b>	<b>&lt; 0.0001</b>
AMIN	<b>&lt; 0.0001</b>	0.067	<b>0.039</b>

El ANOVA mostró que *G. luitpoldii* presenta un mayor número de caracteres con diferencias significativas: Diámetro orbital (DO=0.22-0.32,  $\bar{x}$  = 0.283), longitud postorbital (LPOS=0.40-0.49,  $\bar{x}$  = 0.43) y ancho de la boca (AB=0.32-0.40,  $\bar{x}$  = 0.36), (Tabla 18 y Tabla 19).

### Análisis de Componentes Principales (ACP) para caracteres morfométricos

En este análisis, aplicado a los caracteres morfométricos estandarizados por proporciones de LP, incluyendo las tres especies del género, se obtuvo que los primeros tres componentes explicaron el 74.79% de la varianza total, donde el Componente 1 (CP1), Componente 2 (CP2) y el Componente 3 (CP) contribuyeron con el 48.40%, 16.96% y el 9.43%, respectivamente.

En la Figura 8, donde se muestra la proyección de los especímenes en el espacio multivariado, se logra visualizar una ligera formación de los grupos, sin embargo, el solapamiento persiste. En este caso, a pesar de que el análisis no permitió la separación de las especies, es importante resaltar la posición de *G. luitpoldii*, en una zona intermedia, con una inclinación hacia la zona en la que predominan los individuos de *G. atripinnis*.

Para el CP1 las variables más importantes fueron: Altura mínima (AMIN), longitud de la aleta dorsal (LAD), longitud de la base de la dorsal (LBD), longitud de la aleta anal (LAA), longitud de la base de la aleta anal (LBA), longitud de la aleta pectoral (LAP) y pélvica (LPL), distancia entre el origen de la aleta pélvica a la extensión posterior de la dorsal (OPLFD), entre el origen de la dorsal al origen de la anal (ODOA), del origen de la dorsal al final de la anal (ODFA) y la distancia entre el origen de la anal al final de la dorsal (OAFD). En el CP2 la distancia del origen de la aleta pélvica al origen de la dorsal (OPLOD=0.343), entre el final de la dorsal al final de la anal (FDFA=0.485), del final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo (FDIP=0.422) y la distancia entre el final de la anal al extremo superior del pedúnculo (FASP=0.376) fueron los caracteres de mayor peso para la conformación de los



grupos, todos con una relación inversamente proporcional. Por su parte, el grosor del cuerpo (GC=0.595), la longitud del pedúnculo caudal (LPC=0.326), la distancia entre el final de la aleta anal al extremo inferior del pedúnculo (FAIP=0.424) y el ancho de la cabeza (AC=0.555) son relevantes para el CP3 (Tabla 20).

**Tabla 20.** Eigenvectores y Cosenos cuadrados para 21 variables morfométricas ajustadas por proporciones de LP. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia. CP1=Componente 1; CP2=Componente 2; CP3=Componente 3.

Carácter	Eigenvectores			Cosenos cuadrados		
	CP1	CP2	CP3	CP1	CP2	CP3
GC	0.018	-0.157	-0.472	0.005	0.119	<b>0.595</b>
AMIN	0.122	-0.163	-0.054	<b>0.366</b>	0.230	0.014
LBD	0.227	0.029	-0.038	<b>0.548</b>	0.003	0.003
LAD	0.516	0.264	0.116	<b>0.838</b>	0.077	0.008
LBA	0.207	0.107	0.069	<b>0.520</b>	0.048	0.011
LAA	0.436	0.389	0.196	<b>0.697</b>	0.194	0.028
LAP	0.167	0.091	-0.031	<b>0.463</b>	0.049	0.003
LPL	0.144	0.011	-0.006	<b>0.427</b>	0.001	0.000
LPC	-0.033	-0.195	0.338	0.016	0.194	<b>0.326</b>
OPLOD	0.176	-0.321	-0.233	0.296	<b>0.343</b>	0.101
OPLFD	0.179	-0.283	-0.155	<b>0.314</b>	0.275	0.046
ODOA	0.354	-0.219	0.019	<b>0.806</b>	0.108	0.000
ODFA	0.234	-0.270	-0.010	<b>0.566</b>	0.265	0.000
OAFD	0.313	-0.177	0.057	<b>0.819</b>	0.092	0.005
FDFA	0.140	-0.338	0.030	0.238	<b>0.485</b>	0.002
FDIP	0.020	-0.243	0.172	0.008	<b>0.422</b>	0.118
FAIP	-0.073	-0.261	0.463	0.055	0.243	<b>0.424</b>
FASP	0.037	-0.246	0.208	0.025	<b>0.376</b>	0.150
LC	0.088	0.166	-0.217	0.128	0.162	0.153
AC	0.059	-0.060	-0.395	0.064	0.023	<b>0.555</b>
LI	0.066	-0.009	-0.165	0.163	0.001	0.197

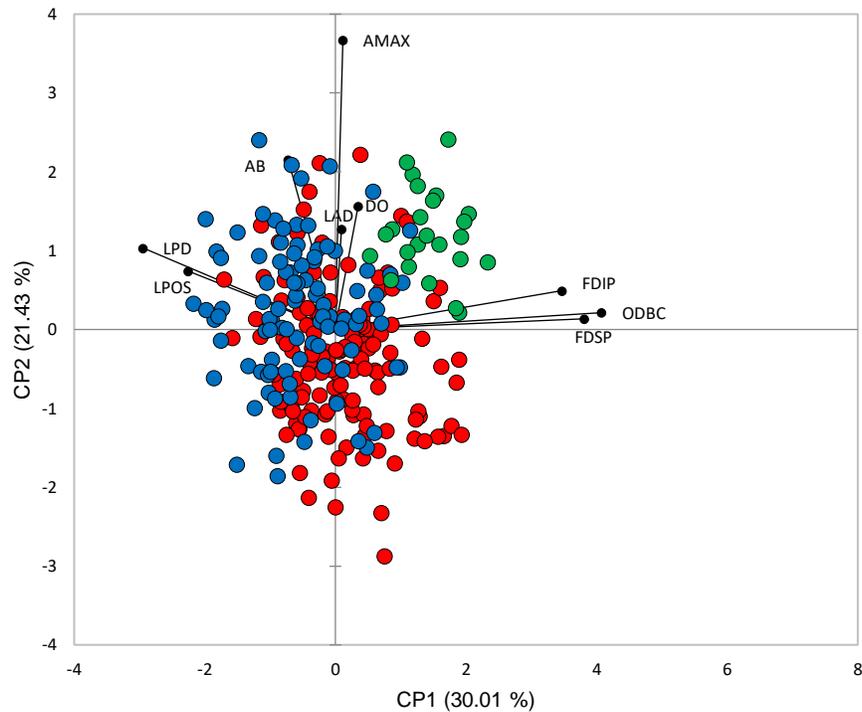
Al igual que en los caracteres merísticos, se realizaron análisis para hembras y machos. En esta ocasión, los resultados más significativos se obtuvieron para las hembras.

En el primer caso se emplearon únicamente los caracteres estadísticamente significativos para la separación de las tres especies. Para este ACP, el Componente 1 (CP1) y el Componente 2 (CP2) sólo explican el 51.44% de la varianza. En el CP1, la distancia entre el origen de la aleta dorsal a la base de la aleta caudal (0.687) y la distancia entre el final de la aleta dorsal al extremo inferior y superior del pedúnculo caudal (0.497 y 0.599, respectivamente) presentaron los valores más altos, contribuyendo a que este primer componente explicara el 30.01% de la varianza. En la región positiva de este eje se ubicaron los organismos de *G. luitpoldii*, así como una parte considerable de los individuos de *G. atripinnis*, mientras que *G. gracilis*, en su mayoría, se encontró en la región negativa (Figura 9). Para cada uno de los caracteres de mayor peso, *G. luitpoldii* presenta una longitud mayor.

El segundo componente explicó el 21.43% de la varianza total, y la altura máxima fue la variable más relevante, con un valor de 0.872. De nueva cuenta, *G. luitpoldii* tiende a encontrarse en la región positiva, diferenciándose por presentar una mayor altura del cuerpo (Figura 9).

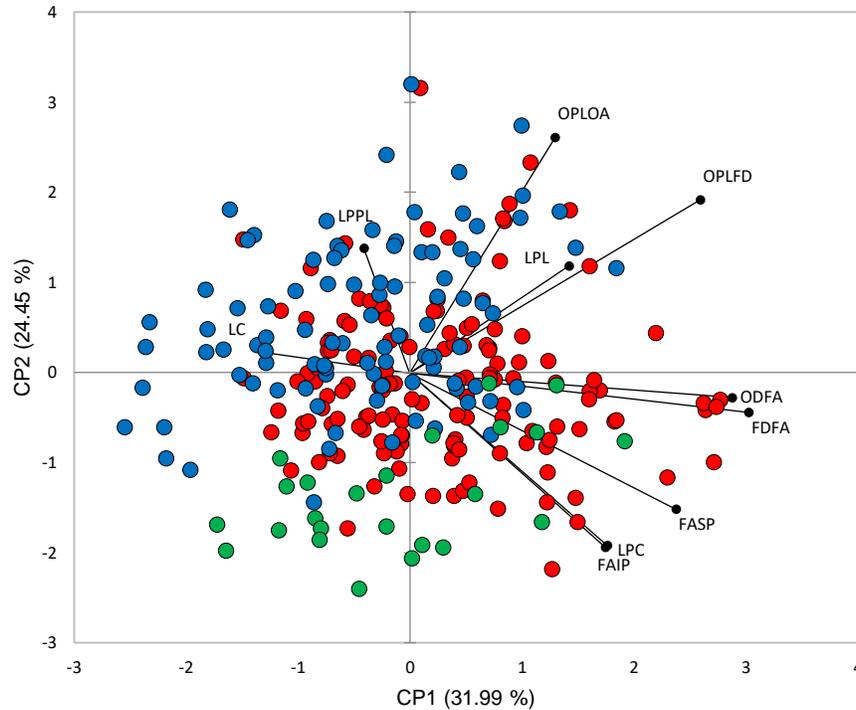
Un segundo ACP para hembras, realizado con los caracteres estadísticamente discriminantes para *G. gracilis* y *G. luitpoldii*, mostró que los dos primeros componentes en conjunto explicaron el 56.44% de la varianza total en el modelo.

En el CP1 las variables más relevantes fueron: Origen de la aleta pélvica a la extensión posterior de la aleta dorsal (OPLFD=0.485, eigenvector=0.452), origen de la aleta dorsal al final de la aleta anal (ODFA=0.596, eigenvector=0.453), inserción posterior de la dorsal a la inserción posterior de la anal (FDFA=0.659, eigenvector=0.480) y final de la aleta anal al extremo superior del pedúnculo (FASP=0.407, eigenvector=0.330). Para el CP2 la longitud del pedúnculo caudal (LPC=0.322, eigenvector=-0.334), la distancia entre el origen de la aleta pélvica al



**Figura 9.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para hembras aplicado a partir de nueve caracteres morfométricos ajustados a LP. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde).

origen de la aleta anal (OPLOA=0.603, eigenvector=0.626) y la distancia entre el final de la aleta anal al extremo inferior del pedúnculo (FAIP=0.329, eigenvector=-0.399) fueron los caracteres de mayor peso. En la proyección bidimensional se observa que los grupos no están delimitados, siendo posible identificar una ligera tendencia de *G. atripinnis* hacia la parte positiva del Componente 1 y un desplazamiento de *G. gracilis* hacia la región negativa del mismo componente. *G. luitpoldii* se encuentra en la zona negativa del Componente 2, caracterizándose por presentar una menor longitud entre el origen de la aleta pélvica y el origen de la aleta anal (Figura 10).

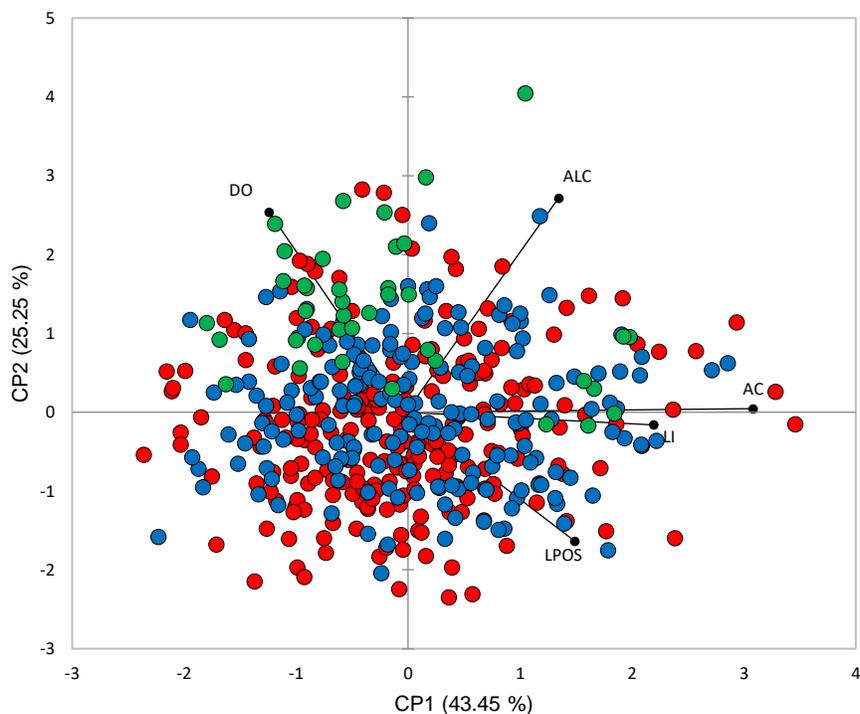


**Figura 10.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para hembras aplicado a partir de diez caracteres morfométricos ajustados a LP. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde).

Del ACP realizado con los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de la longitud cefálica (LC) no se obtuvieron resultados relevantes. En la Figura 11 no se observa la formación de grupos discretos, mostrándose un elevado traslape de los individuos de las tres especies en el espacio formado por CP1-CP2.

El Componente 1 y Componente 2 explicaron en conjunto el 68.70%, donde CP1 contribuye con el 43.45% y CP2 con el 25.25%.

El primer eje se encuentra dominado por un valor grande para el ancho de la cabeza (0.868) y la longitud interorbital (0.441), en tanto que en el Componente 2 las variables con mayor peso fueron la altura de la cabeza (0.586) y el diámetro orbital (0.512).

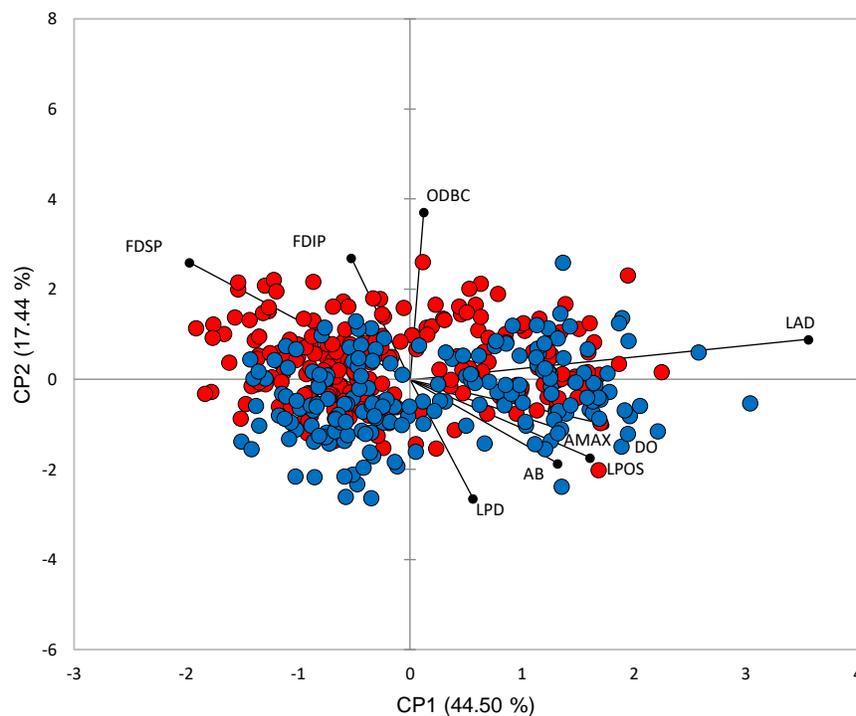


**Figura 11.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LC. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde). Se muestra la proyección de las variables.

*G. luitpoldii* pudo ser discriminada del resto de las especies a partir de ciertos caracteres morfométricos, e incluso su separación del resto de los integrantes del género es más notoria al considerar los caracteres merísticos. En contraste, los diagramas analizados mostraron un continuo solapamiento entre los ejemplares de *G. atripinnis* y *G. gracilis*, por lo cual se optó por realizar un conjunto de análisis en el que únicamente se incluyeran a estas dos últimas especies, con la intención de identificar posibles diferencias entre ellas.

Un primer análisis, aplicado a los caracteres morfométricos ajustados por proporciones de LP estadísticamente significativos para la discriminación de las tres especies, arrojó resultados no informativos. Tomando en cuenta los dos primeros componentes se explica el 61.94% de la varianza, donde el CP1 explicó el 44.50%. En el Componente 1 sólo la longitud de la aleta dorsal presenta un valor significativo

(0.947). Para el Componente 2, que explicó el 17.44% de la varianza, la longitud entre el final de la aleta dorsal y la región superior e inferior del pedúnculo, y la longitud entre el origen de la aleta dorsal y la base de la aleta caudal fueron las medidas con los valores más altos. Al examinar este segundo eje, se aprecia una ligera inclinación de *G. atripinnis* hacia la región positiva, en contraste con *G. gracilis*, ubicada en mayor medida hacia la región negativa (Figura 12). Todos los caracteres presentan una relación directamente proporcional con el Componente al que están asociados.



**Figura 12.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos ajustados a LP. Se muestra la disposición de los individuos de *G. atripinnis* (Rojo) y *G. gracilis* (Azul) dentro del espacio formado por CP1-CP2, así como la proyección de las variables más relevantes para cada Componente.

Considerando que los caracteres relacionados con la región cefálica en su mayoría no contribuyeron a la discriminación de las especies, fue realizado un ACP en el que se excluyeron dichas variables.

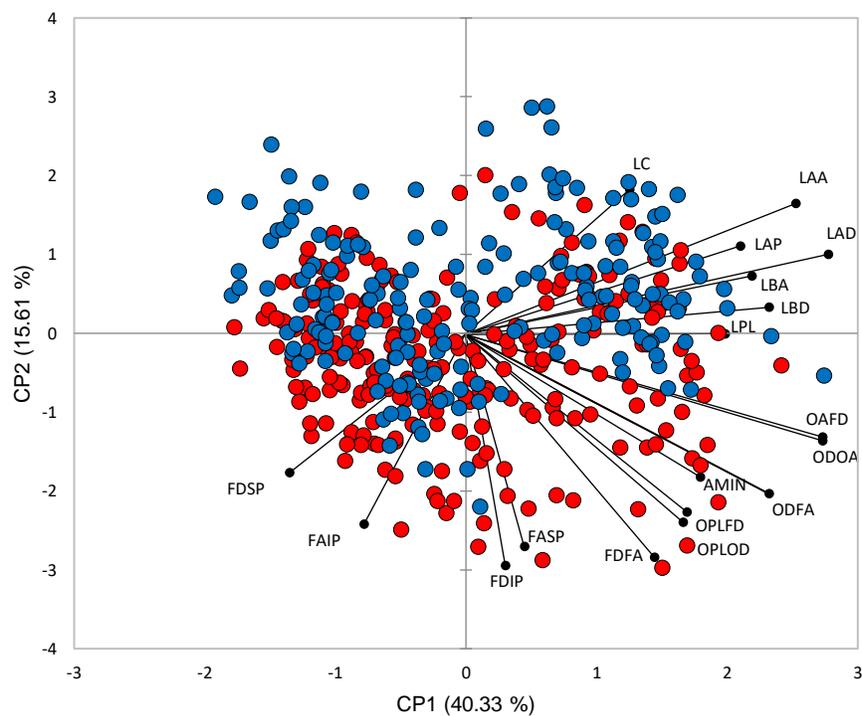
En este análisis, el primer componente principal explicó un 40.33% de la varianza, mostrando como las medidas más relevantes a AMIN, LBD, LAD, LBA, LAA, LAP,

LPL, OPLFD, ODOA, ODFA y OAFD. El Componente 2 presentó los valores más altos para los caracteres: Origen de la aleta pélvica al origen de la dorsal (OPLD), final de la aleta dorsal al final de la anal (FDFA), final de la dorsal al extremo inferior del pedúnculo (FDIP), y final de la aleta anal al extremo inferior y superior del pedúnculo caudal (FAIP y FASP, respectivamente), todos con una relación inversamente proporcional (Tabla 21).

**Tabla 21.** Eigenvectores y Cosenos cuadrados de las variables morfométricas ajustadas por proporciones de LP, sin incluir aquellas relacionadas con LC. Se resaltan en negritas los valores de las variables con mayor influencia.

Carácter	Eigenvectores		Cosenos cuadrados	
	CP1	CP2	CP1	CP2
LPD	0.025	0.058	0.012	0.025
GC	0.024	-0.102	0.008	0.054
AMAX	0.131	-0.134	0.189	0.077
AMIN	0.117	-0.138	<b>0.347</b>	0.189
ODBC	0.040	-0.202	0.020	0.196
LBD	0.231	0.040	<b>0.583</b>	0.007
LAD	0.502	0.217	<b>0.830</b>	0.060
LBA	0.205	0.082	<b>0.518</b>	0.032
LAA	0.432	0.335	<b>0.687</b>	0.160
LPA	0.050	0.123	0.020	0.047
LAP	0.164	0.103	<b>0.477</b>	0.073
LPL	0.130	0.001	<b>0.425</b>	0.000
LPPL	0.041	0.079	0.026	0.037
LPC	-0.043	-0.210	0.027	0.253
OPLOA	0.038	-0.123	0.021	0.082
OPLD	0.175	-0.296	0.300	<b>0.330</b>
OPLFD	0.173	-0.270	<b>0.309</b>	0.294
ODOA	0.349	-0.203	<b>0.805</b>	0.105
ODFA	0.232	-0.238	<b>0.581</b>	0.236
OAFD	0.306	-0.172	<b>0.805</b>	0.098
FDFA	0.134	-0.308	0.225	<b>0.462</b>
FDIP	0.021	-0.238	0.010	<b>0.497</b>
FDSP	-0.124	-0.192	0.194	0.179
FAIP	-0.079	-0.291	0.064	<b>0.336</b>
FASP	0.035	-0.243	0.022	<b>0.420</b>
LC	0.100	0.172	0.170	0.196

En la proyección de los individuos, se aprecia una tendencia de *G. atripinnis* hacia la región negativa de CP2, distinguiéndose por presentar valores mayores para los siguientes caracteres: Final de la aleta dorsal al final de la aleta anal (FDFA), final de la dorsal al extremo inferior del pedúnculo caudal (FDIP), final de la aleta anal al extremo inferior del pedúnculo (FAIP) y final de la aleta anal al extremo superior del pedúnculo (FASP), (Figura 13).



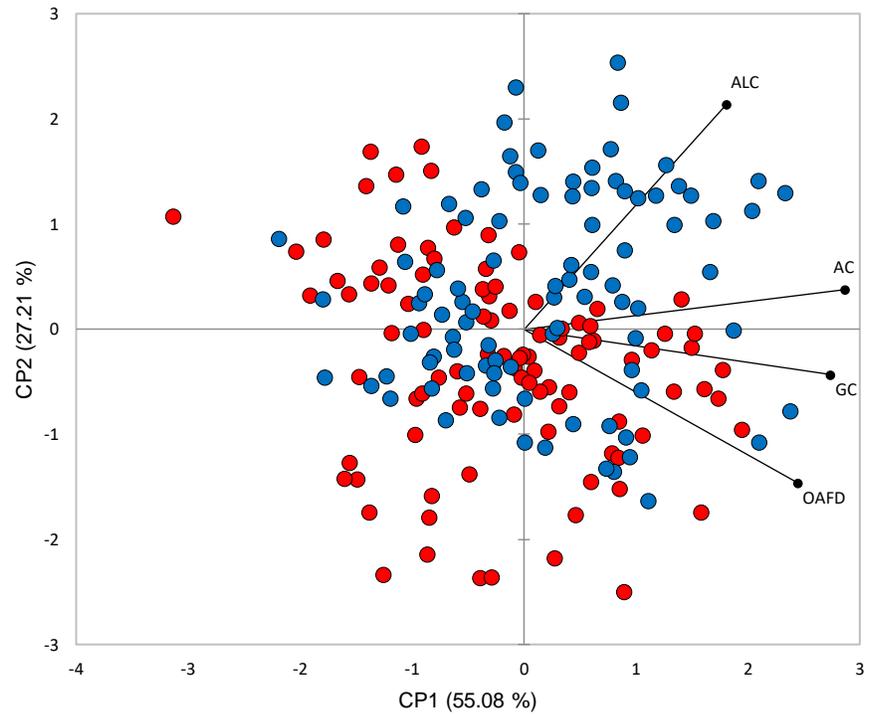
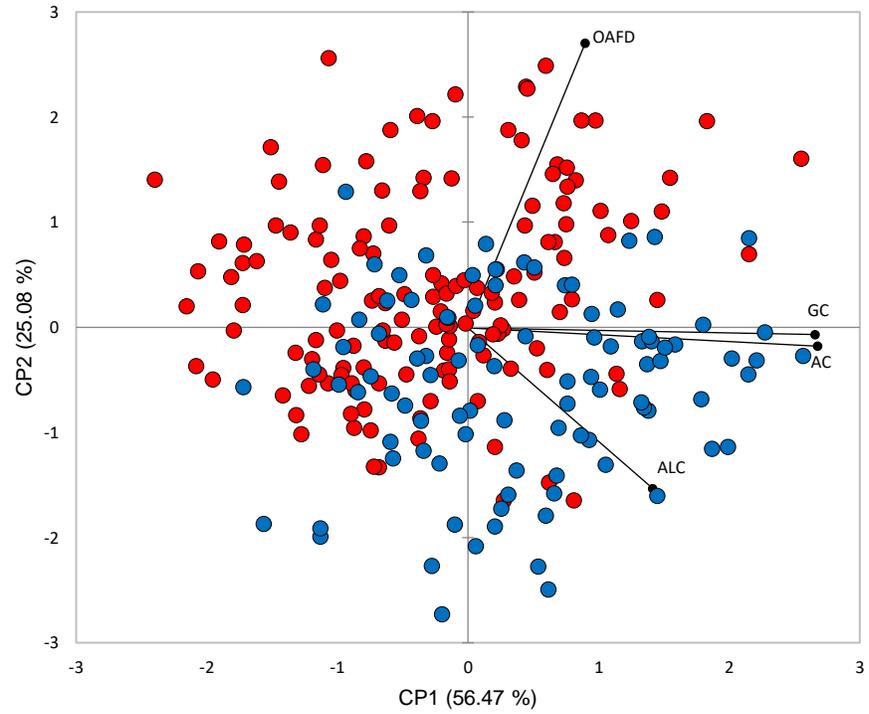
**Figura 13.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos ajustados a LP, excluyendo aquellos caracteres relacionados con la región cefálica. Se muestra la disposición de los individuos de *G. atripinnis* (Rojo) y *G. gracilis* (Azul).

Las variables morfométricas estadísticamente significativas para separar a *G. atripinnis* de *G. gracilis* y *G. luitpoldii* permitieron obtener resultados relevantes en los análisis aplicados a hembras y machos (Figura 14).

En ambos casos los primeros dos componentes del ACP evidenciaron mejor la separación entre las especies, explicando el 81.55% de la varianza en hembras y 82.29% en machos.

Para hembras el primer eje contribuyó con la explicación del 56.47% de la varianza total, mostrando como los caracteres más relevantes al grosor del cuerpo (GC=0.888, eigenvector=0.715) y el ancho de la cabeza (AC=0.900, eigenvector=0.593), los cuales influyen directamente en la distribución de los individuos de *G. gracilis* dentro del espacio multivariado, al presentar valores mayores para GC y AC en comparación con los ejemplares de *G. atripinnis* (Figura 14). Mientras tanto, el Componente 2 se encuentra dominado por un alto valor en la distancia entre el origen de la aleta anal y el final de la aleta dorsal (OAFD=0.798, eigenvector=0.888).

En machos el grosor del cuerpo y el ancho de la cabeza de nueva cuenta resultaron ser importantes para el CP1, al igual que OAFD. Este primer componente explicó el 55.08% de la varianza. Para el Componente 2 la altura cefálica (ALC=0.608, eigenvector=0.801) fue la variable con mayor peso, observándose medidas más grandes en *G. gracilis*.

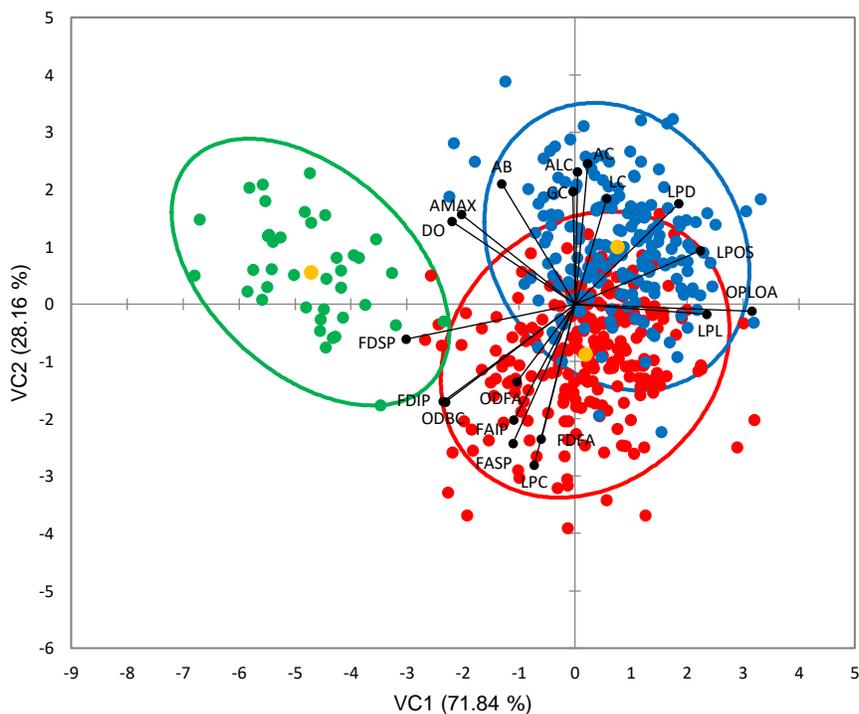


**Figura 14.** Análisis de Componentes Principales (ACP) para los caracteres morfométricos de hembras (arriba) y machos (abajo). *G. atripinnis* (Rojo) y *G. gracilis* (Azul). Se observa la disposición de las variables dentro del espacio multivariado.

## Análisis Discriminante Canónico (ADC) para caracteres morfométricos

El modelo obtenido a partir del análisis de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LP indicó que existen diferencias significativas entre los grupos, mostrando un valor de 0.175 para el estadístico Lambda de Wilks y un valor de  $p < 0.0001$ .

La dispersión de los individuos en el espacio formado por las dos variables canónicas, que en suma explican el 100% de la varianza total, se presenta en la Figura 15. En ella se logra observar una clara separación de *G. luitpoldii* del resto de las especies, mientras que *G. atripinnis* y *G. gracilis* continúan solapándose.



**Figura 15.** Análisis Discriminante Canónico (ADC) para los caracteres morfométricos ajustados a LP. Se observan las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie, al igual que la proyección de las variables más relevantes. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde).

La primera variable canónica representa un 71.84% de la variación total en la interacción. Entre los caracteres que más contribuyen a esta primera función se

encuentra la longitud de la aleta pélvica (LPL), la distancia entre el origen de la aleta pélvica y el origen de la aleta anal (OPLOA) y la longitud postorbital (LPOS), así como la distancia entre el origen de la aleta dorsal a la base de la caudal (ODBC), entre el final de la dorsal al extremo inferior del pedúnculo (FDIP), el final de la aleta dorsal al extremo superior del pedúnculo caudal (FDSP) y el diámetro orbital (DO), estas últimas con una correlación negativa (Tabla 22). La discriminación de *G. luitpoldii* se debe principalmente a las variables morfométricas OPLOA y LPOS, para las cuales muestra valores más bajos que el resto de las especies.

La segunda variable canónica contribuyó con el 28.16% de la varianza explicada por el modelo de discriminación y se encuentra dominada por valores grandes para la longitud del pedúnculo caudal (LPC=-0.566), la distancia entre el final de la aleta anal y el extremo superior del pedúnculo (FASP=-0.490) y el ancho de la cabeza (AC=0.498), (Tabla 22).

La clasificación obtenida a partir de este modelo mostró en promedio un 94.85% de certidumbre estadística, en la cual *G. luitpoldii* presentó el valor más alto con el 100% de coincidencia entre la clasificación observada y la clasificación *a posteriori*, seguida de *G. atripinnis* y *G. gracilis*, con valores de 94.98% y 93.62%, respectivamente (Tabla 23).

Los valores de las distancias cuadradas de Mahalanobis determinaron que las especies con mayor similitud son *G. gracilis* y *G. atripinnis* ( $D^2=3.861$ ,  $p < 0.0001$ ), sin embargo, a diferencia de los resultados obtenidos con base en los caracteres merísticos, en este caso se encontró que las especies con mayor diferencia fueron *G. gracilis* y *G. luitpoldii* ( $D^2=30.165$ ,  $p < 0.0001$ ). Los resultados se observan en la Tabla 24. Esta diferenciación coincide con la distribución geográfica de las especies, considerando que *G. gracilis* se distribuye en la vertiente del océano Atlántico, mientras que *G. luitpoldii* se limita a la vertiente del Pacífico, al igual que *G. atripinnis*, específicamente al Lago de Pátzcuaro.

De nueva cuenta, el valor de los centroides mostró que la primera variable canónica (VC1) discrimina a *G. luitpoldii*, en tanto que la segunda variable (VC2) contribuye con la separación de *G. gracilis* (Tabla 24).

**Tabla 22.** Matriz de estructura canónica que muestra las correlaciones entre las variables morfológicas ajustadas a LP y las funciones discriminantes canónicas. Se resaltan en negritas los caracteres que más contribuyen a cada variable. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica.

Carácter	VC1	VC2
LPD	<b>0.337</b>	<b>0.356</b>
GC	-0.008	<b>0.398</b>
AMAX	<b>-0.371</b>	<b>0.317</b>
AMIN	0.009	<b>-0.310</b>
ODBC	<b>-0.429</b>	<b>-0.342</b>
LBD	-0.155	0.172
LAD	0.219	0.163
LBA	0.156	0.122
LAA	0.105	0.138
LPA	0.068	0.185
LAP	-0.043	0.230
LPL	<b>0.429</b>	-0.035
LPPL	0.200	0.199
LPC	-0.133	<b>-0.566</b>
OPLOA	<b>0.575</b>	-0.024
OPLOD	0.079	-0.057
OPLFD	0.246	-0.072
ODOA	-0.039	-0.177
ODFA	-0.190	-0.273
OAFD	0.065	-0.212
FDFA	-0.110	<b>-0.474</b>
FDIP	<b>-0.422</b>	<b>-0.343</b>
FDSP	<b>-0.549</b>	-0.122
FAIP	-0.200	<b>-0.408</b>
FASP	-0.203	<b>-0.490</b>
LC	0.102	<b>0.373</b>
ALC	0.008	<b>0.469</b>
AC	0.041	<b>0.498</b>
DO	<b>-0.401</b>	0.292
LPRE	0.040	0.204
LPOS	<b>0.407</b>	0.189
LI	0.029	0.061
AB	-0.239	<b>0.425</b>

**Tabla 23.** Matriz de clasificación de las especies de *Goodea* obtenida a partir de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LP. Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación predicha por el modelo en columnas.

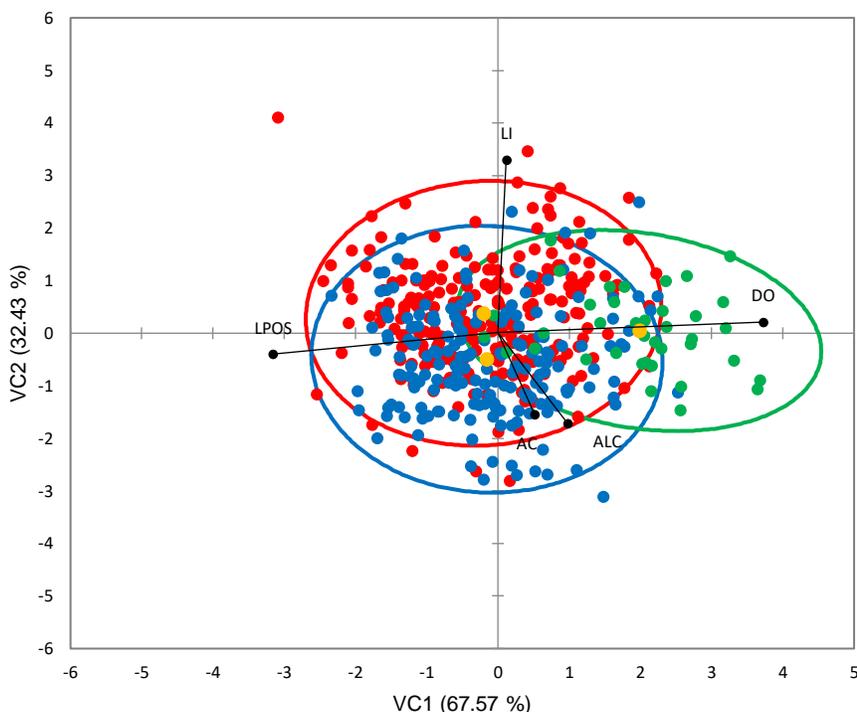
Especie	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. gracilis</i>	<i>G. luitpoldii</i>	Total	% correcto
<i>G. atripinnis</i>	227	12	0	239	94.98%
<i>G. gracilis</i>	12	176	0	188	93.62%
<i>G. luitpoldii</i>	0	0	39	39	100.00%
Total	239	188	39	466	94.85%

**Tabla 24.** Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) y coordenadas centroides obtenidas a partir del ADC aplicado a los caracteres morfométricos ajustados a LP. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica.

	Distancias de Mahalanobis			Centroides	
	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. gracilis</i>	<i>G. luitpoldii</i>	VC1	VC2
<i>G. atripinnis</i>	0	3.861	26.149	0.182	-0.879
<i>G. gracilis</i>	3.861	0	30.165	0.749	1.002
<i>G. luitpoldii</i>	26.149	30.165	0	-4.725	0.558

Del ADC aplicado a las variables morfométricas ajustadas como proporciones de la longitud cefálica (LC) se obtuvo un modelo de discriminación deficiente en donde  $\lambda = 0.625$ , con un valor de  $p < 0.0001$ . En esta ocasión, las dos dimensiones que fueron necesarias para representar el 100% de la varianza no posibilitaron la separación de ninguna de las tres especies, mostrándose un elevado solapamiento entre las elipses de confianza (Figura 16).

La proporción de variabilidad explicada por la primera función canónica es de 0.675, lo que indica que representa un 67.57% de la varianza. En este primer eje el diámetro orbital (0.864) y la longitud postorbital (-0.733) son los caracteres que presentaron los coeficientes más altos, en tanto que la longitud interorbital (0.604) dominó la segunda función canónica.



**Figura 16.** Análisis Discriminante Canónico (ADC) para los caracteres morfométricos ajustados a LC. Se observa la disposición de las variables, así como las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde).

La clasificación sugerida por el modelo obtenido difiere considerablemente de la clasificación preestablecida, mostrando una certidumbre estadística promedio de 62.45%. *G. luitpoldii* presentó el valor más alto con 89.74% de individuos correctamente identificados y *G. atripinnis* el porcentaje más bajo (58.58%), (Tabla 25).

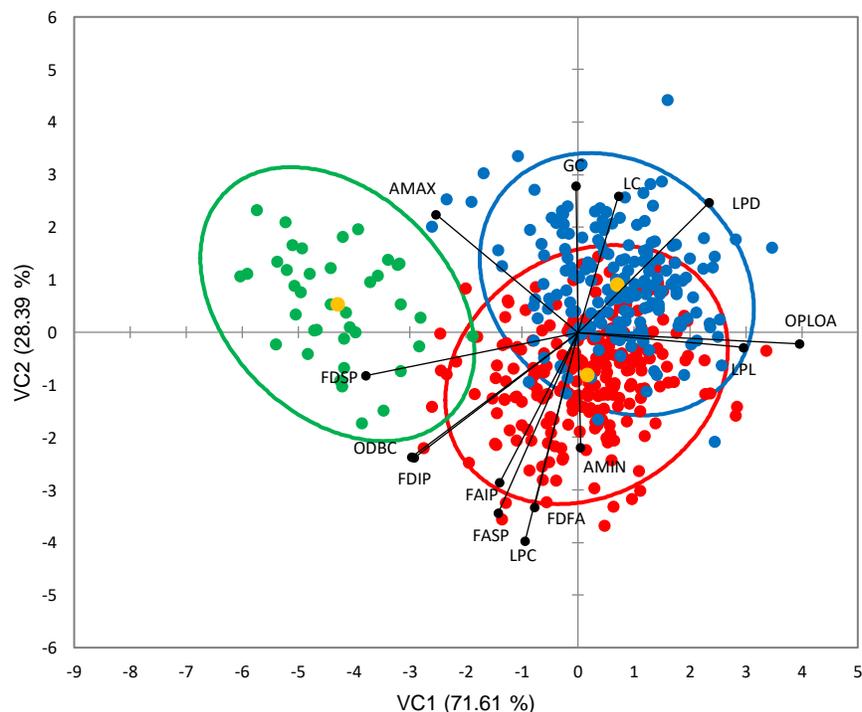
**Tabla 25.** Matriz de clasificación de las especies de *Goodea* obtenida a partir de los caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LC. Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación predicha por el modelo en columnas.

Especie	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. gracilis</i>	<i>G. luitpoldii</i>	Total	% correcto
<i>G. atripinnis</i>	140	74	25	239	58.58%
<i>G. gracilis</i>	58	116	14	188	61.70%
<i>G. luitpoldii</i>	1	3	35	39	89.74%
Total	199	193	74	466	62.45%

Las especies con mayor semejanza morfológica fueron *G. atripinnis* y *G. gracilis*, mostrando un valor para la distancia cuadrada de Mahalanobis de 0.766,  $p < 0.0001$ . La mayor distancia ocurre entre *G. atripinnis* y *G. luitpoldii* ( $D^2=4.883$ ,  $p < 0.0001$ ).

Tomando en cuenta que los caracteres ajustados como proporciones de la longitud de la cabeza no contribuyeron con la discriminación de las especies, al igual que en el Análisis de Componentes Principales, se realizó un ADC en el que sólo se incluyeron las variables morfométricas relacionadas con la región corporal.

En este análisis multivariante el estadístico Lambda de Wilks tuvo un valor de 0.213, con una  $p < 0.0001$ , lo que indica que el modelo obtenido es ligeramente significativo. La proyección de los individuos en el espacio de las dos primeras variables canónicas (VC1=71.61% y VC2=28.39%) se presenta en la Figura 17. Con una disposición similar a la observada en la Figura 15, se muestra una separación de *G. luitpoldii*, con un leve solapamiento entre su círculo de confianza y el obtenido para *G. atripinnis*.



**Figura 17.** Análisis Discriminante Canónico (ADC) para los caracteres morfométricos ajustados a LP, sin incluir aquellos relacionados con la región cefálica. Se observan las elipses de confianza y los centroides (amarillo) para cada especie. *G. atripinnis* (Rojo), *G. gracilis* (Azul) y *G. luitpoldii* (Verde). Se muestra la proyección de las variables más relevantes.

La primera dimensión canónica presentó una correlación positiva con la longitud predorsal, la longitud de la aleta pélvica y la distancia entre el origen de esta aleta y el origen de la aleta anal, así como una correlación negativa con la altura máxima del cuerpo, la distancia entre el origen de la aleta dorsal y la base de la aleta caudal, y la distancia entre el final de la aleta dorsal al extremo inferior y superior del pedúnculo caudal (Tabla 26).

**Tabla 26.** Matriz de estructura canónica que muestra las correlaciones entre las variables morfométricas relacionadas únicamente con la región corporal y las funciones discriminantes canónicas. Se resaltan en negritas los caracteres que más contribuyen a cada variable.

Carácter	VC1	VC2
LPD	<b>0.351</b>	<b>0.371</b>
GC	-0.005	<b>0.418</b>
AMAX	<b>-0.380</b>	<b>0.337</b>
AMIN	0.007	<b>-0.326</b>
ODBC	<b>-0.445</b>	<b>-0.354</b>
LBD	-0.159	0.183
LAD	0.228	0.169
LBA	0.162	0.126
LAA	0.110	0.144
LPA	0.071	0.194
LAP	-0.043	0.242
LPL	<b>0.442</b>	-0.041
LPPL	0.208	0.207
LPC	-0.142	<b>-0.593</b>
OPLOA	<b>0.593</b>	-0.032
OPLOD	0.081	-0.061
OPLFD	0.254	-0.079
ODOA	-0.041	-0.186
ODFA	-0.198	-0.284
OAFD	0.065	-0.224
FDFA	-0.117	<b>-0.497</b>
FDIP	<b>-0.438</b>	<b>-0.356</b>
FDSP	<b>-0.568</b>	-0.122
FAIP	-0.209	<b>-0.427</b>
FASP	-0.213	<b>-0.513</b>

Al examinar las correlaciones, se puede ver que la segunda variable está dominada por la longitud del pedúnculo caudal (LPC=-0.593), seguido por la distancia entre el final de la aleta anal y el extremo superior del pedúnculo (FASP=-0.513) y en menor medida por la distancia entre la inserción posterior de la aleta dorsal a la inserción posterior de la aleta anal (FDFA=-0.497) y el final de la aleta anal al extremo inferior del pedúnculo (FAIP=-0.427), (Tabla 26).

El porcentaje promedio de certidumbre estadística para la clasificación establecida por el modelo fue de 90.99%. Al igual que en el caso en que se incluyeron todas las variables morfométricas ajustadas a LP, *G. luitpoldii* presentó el 100% de corrección, seguida por un 90.38% establecido para *G. atripinnis* y un 89.89% mostrado por *G. gracilis* (Tabla 27).

**Tabla 27.** Matriz de clasificación de las especies de *Goodea* obtenida a partir de caracteres morfométricos ajustados como proporciones de LP, sin incluir aquellos relacionados con la región cefálica. Se muestra la clasificación observada en renglones y la clasificación establecida por el modelo en columnas.

Especie	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. gracilis</i>	<i>G. luitpoldii</i>	Total	% correcto
<i>G. atripinnis</i>	216	23	0	239	90.38%
<i>G. gracilis</i>	19	169	0	188	89.89%
<i>G. luitpoldii</i>	0	0	39	39	100.00%
Total	235	192	39	466	90.99%

A partir de las distancias de Mahalanobis obtenidas en este análisis se confirmaron los resultados mostrados por las pruebas anteriores, determinando a *G. gracilis* y *G. atripinnis* como las especies más similares ( $D^2=3.253$ ,  $p < 0.0001$ ), en tanto que *G. gracilis* y *G. luitpoldii* fueron las más distantes con una  $D^2=25.058$  y un valor de  $p < 0.0001$ . El valor de las medias indica que la variable canónica 1 (VC1) discrimina a *G. luitpoldii*, mientras que la segunda variable canónica (VC2) no contribuye a la discriminación de ninguna de las tres especies (Tabla 28).

**Tabla 28.** Distancias cuadradas de Mahalanobis ( $D^2$ ) y coordenadas centroides para los caracteres morfométricos no relacionados con LC. VC1=Primera variable canónica; VC2=Segunda variable canónica.

	Distancias de Mahalanobis			Centroides	
	<i>G. atripinnis</i>	<i>G. gracilis</i>	<i>G. luitpoldii</i>	VC1	VC2
<i>G. atripinnis</i>	0	3.253	21.614	0.155	-0.806
<i>G. gracilis</i>	3.253	0	25.058	0.695	0.914
<i>G. luitpoldii</i>	21.614	25.058	0	-4.297	0.535

### Análisis estadísticos: Resumen

A partir del análisis univariado aplicado a los caracteres merísticos se reconocieron diez variables relevantes para la identificación de *G. luitpoldii*, entre las que se encuentran el número de radios en aleta dorsal (RAD), en aleta anal (RAA) y en aleta pectoral (RAP), el número de escamas en línea transversal (ELT), en línea longitudinal (ELL), en la altura mínima (EAM), en la circunferencia del pedúnculo (ECP) y en la circunferencia de cuerpo (ECC), al igual que el número de poros preoperculares (PPO) y el número de branquiespinas en el primer arco branquial (BAB).

Tanto el Análisis de Componentes Principales como el Análisis Discriminante Canónico corroboraron la relevancia de los siguientes caracteres: RAD, ELT, EAM, ECP, ECC y BAB.

*G. luitpoldii* se caracteriza por presentar de 12 a 15 radios en la aleta dorsal, usualmente 14. El número de escamas en línea transversal suele ser mayor al presentado por *G. atripinnis* y *G. gracilis*, con un intervalo que va de 16 a 23 escamas. En esta especie se enumeran de 11 a 13 escamas en altura mínima, de 24 a 28 escamas alrededor del pedúnculo caudal y de 35 a 42 escamas en la circunferencia del cuerpo, con una moda de 12, 26 y 39 escamas, respectivamente. Por su parte, el número de branquiespinas en el primer arco branquial va de 31 a 48.

La longitud de la aleta pélvica, y la distancia entre el origen de esta aleta al origen de la aleta anal y al final de la aleta dorsal son caracteres que contribuyen a la segregación de *G. luitpoldii*, según los resultados obtenidos del análisis de varianza realizado para los caracteres morfométricos ajustados a LP. Adicionalmente, el ADC mostró que la longitud postorbital (LPOS), la longitud predorsal (LPD), la altura máxima del cuerpo (AMAX), la distancia entre el origen de la aleta dorsal a la base de la caudal (ODBC), y la distancia entre el final de la aleta dorsal al extremo inferior (FDIP) y superior del pedúnculo caudal (FDSP) representan variables importantes en la diferenciación de esta especie.

Entre las variables morfométricas ajustadas a la longitud cefálica (LC), el diámetro orbital (DO), la longitud postorbital (LPOS) y el ancho de la boca (AB) son relevantes para *G. luitpoldii*.

Para la diferenciación de las hembras y de los machos de *G. luitpoldii* en los ACP, el número de escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal (ECP) y en la circunferencia del cuerpo (ECC), además del número de branquiespinas (BAB), resultaron ser los caracteres merísticos más importantes. En relación con las variables morfométricas, la distancia entre el origen de la aleta dorsal a la base de la caudal (ODBC), la distancia entre el final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo (FDIP) y al extremo superior del pedúnculo caudal (FDSP), la altura máxima del cuerpo (AMAX) y la distancia entre el origen de la aleta pélvica al origen de la anal (OPLOA) son los caracteres más significativos, sin embargo, su aplicación es relevante sólo para las hembras.

La prueba estadística de Kruskal-Wallis mostró que el número de escamas en la circunferencia del pedúnculo (ECP) y el número de escamas en la circunferencia del cuerpo (ECC) también llegan a ser relevantes para diferenciar a *G. atripinnis* y *G. gracilis*. Mientras que *G. atripinnis* por lo común presenta 23 escamas alrededor del pedúnculo caudal y 33 en la circunferencia del cuerpo, en *G. gracilis* la moda del número de escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal es de 24, y de 34 en la circunferencia del cuerpo. Ambos caracteres muestran un elevado solapamiento en sus intervalos. Una tercera variable, cuya importancia fue reconocida a partir del

análisis univariado y el Análisis Discriminante, fue la posición del origen de la aleta dorsal con respecto a la aleta anal (DRA). En este caso, para *G. atripinnis* se observa que el origen de la aleta dorsal es anterior al origen de la aleta anal, en tanto que en *G. gracilis* el origen de ambas aletas se da al mismo nivel.

El ANOVA llevado a cabo para las variables morfométricas ajustadas a LP arrojó que el grosor del cuerpo (GC), la distancia entre el origen de la aleta anal y el final de la dorsal (OAFD), la altura cefálica (ALC) y el ancho de la cabeza (AC) son significativos para diferenciar a *G. atripinnis*. Además, la distancia entre el final de la aleta dorsal al final de la aleta anal (FDFA) y al extremo inferior del pedúnculo (FAIP), así como la distancia entre el final de la aleta anal al extremo inferior y superior del pedúnculo caudal (FAIP y FASP, respectivamente) fueron las variables más importantes para la separación de *G. atripinnis* dentro del espacio multivariado en los Análisis de Componentes Principales, específicamente con respecto a los individuos de *G. gracilis*.

Para esta última especie (*G. gracilis*), la longitud prepélvica (LPPL), la longitud del pedúnculo caudal (LPC), la longitud cefálica (LC), la distancia entre el origen de la aleta dorsal al final de la anal (ODFA), entre el final de la aleta dorsal y el final de la anal (FDFA), la distancia entre el final de la aleta anal al extremo inferior del pedúnculo (FAIP) y al extremo superior del pedúnculo caudal (FASP) fueron los caracteres de mayor relevancia, según el análisis de varianza aplicado a las variables morfométricas. Con base en el Análisis Discriminante Canónico se establece el ancho de la cabeza (AC) como un carácter significativo, además de confirmarse la importancia de LPC y FASP.

La altura cefálica (ALC), la distancia interorbital (LI) y la altura mínima del cuerpo (AMIN) son los caracteres morfométricos ajustados a la longitud de la cabeza (LC) más relevantes para la separación de *G. atripinnis* y *G. gracilis*.

Por su parte, para segregar a las hembras de ambas especies, el grosor del cuerpo (GC) y el ancho de la cabeza (AC) fueron las variables más importantes, para las cuales *G. gracilis* muestra los valores más altos. En el caso de los machos, la altura de la cabeza (ALC) representa el carácter con mayor poder discriminante.

## Taxonomía de las especies del género *Goodea*

### ***Goodea atripinnis* Jordan, 1880**

**Diagnosis:** Origen de la aleta dorsal adelantado con respecto a la aleta anal. Se distingue de *G. gracilis* y *G. luitpoldii* al presentar un cuerpo menos alto y moderadamente grueso. Pedúnculo caudal más alto (0.50 a 0.76 veces en LC). Menor altura cefálica, con 0.63 a 0.84 (0.72) en LC. Boca menos ancha, con 0.27 a 0.40 (media 0.33) en LC y mayor distancia interorbital (de 0.44 a 0.63 en LC).

**Descripción:** Escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal (ECP) de 19 a 26 (moda 23); escamas en la circunferencia del cuerpo (ECC) de 29 a 36 (33). Rama superior del primer arco branquial con 38 a 53 (39) branquiespinas. Altura máxima del cuerpo (AMAX) de 0.25 a 0.37 (media 0.30) en LP y altura mínima (AMIN) de 0.13 a 0.19 (0.15) en LP. Grosor del cuerpo (GC) de 0.14 a 0.22 (0.18) en LP. Origen de la aleta dorsal anterior al origen de la aleta anal. Longitud predorsal (LPD) de 0.56 a 0.73 (0.66) en LP y longitud preanal de 0.50 a 0.78 (0.68) en LP, Longitud de la aleta dorsal (LAD) de 0.17 a 0.31 (0.22) en LP. Altura cefálica (ALC) de 0.15 a 0.22 (0.19) en LP y de 0.63 a 0.84 (0.72) en LC. Ancho de la cabeza (AC) 0.13 a 0.20 (0.17) en LP. Diámetro orbital de 0.05 a 0.08 (0.06) en LP; Longitud interorbital (LI) de 0.44 a 0.63 (0.50) en LC, longitud preorbital (LPRE) de 0.05 a 0.09 (0.07) en LP y longitud postorbital (LPOS) de 0.10 a 0.16 (0.12) en LP. Ancho de la boca de 0.06 a 0.12 (0.08) en LP.

**Material examinado:** MÉXICO: **ENCB-IPN-P** P2072 (n=29: H=17, M=12) [Laguna de Yuriria, Gto.]; P4233 (n=30: H=15, M=15) [Laguna de Yuriria, Gto.]; P4279 (n=30: H=13, M=17) [Río Turbio, Gto.]; P4596 (n=30: H=30) [Río Turbio, Gto.]; P4578 (n=30: H=22, M=8) [Río Xoconostle, Gto.]; P5249 (n=30: H=14, M=16) [Presa San Ignacio Allende, Gto.]; P6687 (n=30: H=14, M=16) [Presa San Ignacio Allende, Gto.]; P4242 (n=30: H=16, M=14) [San Agustín del Pulque, Cuitzeo, Mich.].

***Goodea luitpoldii*** (Steindachner, 1894)

**Diagnosis:** Escamas en línea transversal de 16 a 23. De 35 a 42 escamas en la circunferencia del cuerpo y 31 a 48 branquiespinas en el primer arco branquial. Cuerpo alto. Se diferencia del resto de las especies de *Goodea* al mostrar una boca más ancha, de 0.32 a 0.40 (0.36) en LC y menor longitud postorbital, con 0.40 a 0.49 (0.43) en LC.

**Descripción:** Aleta dorsal con 12 a 15 (moda 14) radios, y una longitud de 0.18 a 0.32 (media 0.21) en LP. De 14 a 15 (15) radios en aleta anal, donde el primer radio no está ramificado. Aleta pectoral (RAP) con 15 a 16 radios. Escamas en línea transversal (ELT) de 16 a 23 (18) y de 38 a 42 (41) escamas en línea longitudinal. Se enumeran de 11 a 13 (12) escamas en altura mínima. De 7 a 11 poros preoperculares (PPO), usualmente 9. Altura máxima del cuerpo (AMAX) de 0.31 a 0.37 (0.33) en LP. Longitud predorsal (LPD) de 0.63 a 0.68 (0.65). Origen de la aleta dorsal a la base de la aleta caudal (ODBC) de 0.36 a 0.40 (0.38) en LP. Final de la aleta dorsal al extremo inferior del pedúnculo (FDIP) de 0.23 a 0.27 (0.25) en LP, y de 0.15 a 0.21 (0.19) en LP al extremo superior del pedúnculo caudal (FDSP). Longitud de la aleta pélvica (LPL) de 0.10 a 0.15 (0.11) en LP: Origen de la aleta pélvica al origen de la aleta anal (OPLOA) de 0.12 a 0.20 (0.17) en LP y al final de la aleta dorsal (OPLFD) de 0.35 a 0.43 (0.38) en LP. Diámetro ocular (DO) de 0.05 a 0.08 (0.07) en LP y de 0.22 a 0.32 (0.28) en LC: Longitud postorbital (LPOS) de 0.10 a 0.12 (0.11) en LP y de 0.40 a 0.49 (0.43) en LC. Ancho de la boca (AB) de 0.08 a 0.10 (0.09) en LP y de 0.32 a 0.40 (0.36) en LC.

**Material examinado:** MÉXICO: **ENCB-IPN-P** P1753 (n=3: H=1, M=2) [Lago de Pátzcuaro, Mich.]; P2419 (n=30: H=17, M=13) [Lago de Pátzcuaro, Mich.]; P2420 (n=6: H=6) [Lago de Pátzcuaro, Mich.].

***Goodea gracilis*** Hubbs y Turner, 1939

**Diagnosis:** Origen de la aleta dorsal justo sobre el origen de la aleta anal. En comparación con *G. atripinnis* y *G. luitpoldii* presenta un cuerpo moderadamente alto. Pedúnculo caudal alargado y con menor altura. Mayor longitud predorsal, con 0.62 a 0.72 (0.67) en LP y prepélvica, con 0.47 a 0.72 (0.51) en LP.

**Descripción:** Escamas en circunferencia del pedúnculo (ECP) de 19 a 26 (moda 24) y de 29 a 36 (34) escamas en circunferencia del cuerpo (ECC). Branquiespinas en el primer arco branquial de 36 a 52 (39). Altura máxima del cuerpo (AMAX) de 0.25 a 0.38 (0.31) en LP; Altura mínima (AMIN) de 0.13 a 0.17 (0.15) en LP y de 0.46 a 0.66 (0.56) en LC. Longitud del pedúnculo caudal (LPC) de 0.19 a 0.34 (0.22) en LP. Origen de la aleta dorsal al origen de la aleta anal (ODOA) de 0.21 a 0.33 (0.26) en LP. Longitud preanal (LPA) de 0.30 a 0.75 (0.69) en LP y longitud predorsal (LPD) de 0.62 a 0.72 (0.67) en LP. La longitud de la aleta dorsal (LAD) va de 0.17 a 0.33 (0.23) en LP. Longitud prepélvica (LPPL) de 0.47 a 0.72 (0.51) en LP. La longitud cefálica (LC) de 0.23 a 0.30 (0.27) en LP. Diámetro del ojo (DO) de 0.04 a 0.08 (0.06) en LP: Longitud preorbital (LPRE) de 0.06 a 0.09 (0.07) en LP y longitud postorbital (LPOS) de 0.10 a 0.15 (0.13) en LP. Distancia interorbital (LI) de 0.42 a 0.56 (0.49) en LC. Ancho de la boca de 0.07 a 0.11 (0.09) en LP.

**Material examinado:** MÉXICO: **ENCB-IPN-P** P5929 (n=30: H=15, M=15) [Arroyo en puente Taxhe, Edo. Méx.]; P4611 (n=24: H=6, M=18) [Río Tula, Hgo.]; P4615 (n=19: H=19) [Río San Juan, Hgo.]; P5913 (n=8: M=8) [Río Tasquillo, Hgo.]; P5915 (n=30: H=15, M=15) [Canal al O de San José Capula, Hgo.]; P6748 (n=30: H=15, M=15) [Afluente de Presa Metepec, Hgo.]; P3768 (n=17: H=12, M=5) [Río San Lorenzo, Qro.]; P5055 (n=30: H=14, M=16) [Río Santa María, SLP].

Con base en los conteos merísticos y las variables morfométricas más relevantes para la discriminación de las especies del género *Goodea* se realizó la siguiente clave dicotómica:

**1a.** De 11 a 14 radios en aleta dorsal (moda 12). Escamas en línea transversal de 13 a 18 (15-16). Con 19 a 26 (23-24) escamas en circunferencia del pedúnculo y 29-36 (33-34) escamas en circunferencia del cuerpo. Escamas en altura mínima de 9 a 12 (11). De 36 a 53 (39) branquiespinas en el primer arco branquial. De 13 a 16 (14) radios en aleta anal y de 14 a 17 (15) radios en aleta pectoral. Longitud postorbital 0.39 a 0.58 (0.47) en LC .....2

**1b.** Radios en aleta dorsal de 12 a 15 (14). De 16 a 23 escamas en línea transversal, usualmente 18. Circunferencia del pedúnculo con 24 a 28 (26) escamas y de 35 a 42 (39) escamas en circunferencia del cuerpo. De 11 a 13 (12) escamas en altura mínima. Primer arco branquial con 31-48 (36) branquiespinas. Usualmente 15 radios en aleta anal y 16 en aleta pectoral. Longitud postorbital 0.40 a 0.49 (0.43) en LC.....*G. luitpoldii*

**2a.** Posición de la aleta dorsal adelantada con respecto al origen de la aleta anal. Altura mínima 0.50-0.76 (0.59) en LC y longitud interorbital 0.44 a 0.63 (0.50) en LC. Longitud entre el final de la aleta anal al extremo superior del pedúnculo caudal 0.21 a 0.28 (0.25) en LP.....*G. atripinnis*

**2b.** Usualmente el origen de la aleta dorsal se localiza justo sobre el origen de la aleta anal. Altura mínima comprende 0.46-0.66 (0.56) en LC y longitud interorbital 0.42 a 0.56 (0.49) en LC. Longitud comprendida entre el final de la aleta anal y el extremo superior del pedúnculo 0.15-0.27 (0.24) en LP.....*G. gracilis*

## DISCUSIÓN

Dentro de la subfamilia Goodeinae, el género *Goodea* es uno de los grupos que presenta mayor dificultad para el reconocimiento de las especies que lo conforman (Álvarez, 1970; Uyeno *et al.*, 1983; Miller, 2009), a partir de lo cual se deriva la importancia de elaborar estudios taxonómicos que aporten información actualizada y útil para resolver este tipo de problemáticas.

El presente estudio, a diferencia de trabajos anteriores, incluye ejemplares de las tres especies propuestas hasta ahora para el género *Goodea*, así como muestras recolectadas en distintas localidades ubicadas dentro del área de distribución reportada para cada una de las especies.

A partir de la evaluación merística aplicada a las especies de *Goodea*, se encontró que los atributos merísticos son específicamente relevantes para la identificación de *G. luitpoldii*. Un carácter de importancia fue el número de radios en la aleta dorsal. En este estudio, *G. luitpoldii* se caracterizó por presentar de 12 a 15 radios dorsales, con una moda de 14 radios. Este intervalo coincide con lo reportado por Hubbs y Turner (1939). Para *G. atripinnis* y *G. gracilis* se cuantificaron de 11 a 14 radios en la aleta dorsal, usualmente 12, por lo que se establece que las diferencias se limitan básicamente a las modas observadas. A pesar de presentarse en un número limitado de individuos, es importante resaltar la condición de 11 radios dorsales, la cual no había sido reportada previamente, considerándose hasta ahora 12 como el menor número de radios en la aleta dorsal (Jordan, 1880; Hubbs y Turner, 1939; Álvarez, 1970; López-Eslava, 1988; Miller, 2009).

Meek (1904) y Hubbs y Turner (1939) establecieron el número de escamas en línea longitudinal como un carácter significativo en la discriminación de *G. luitpoldii*. En ambos estudios se reportan un mayor número de escamas para dicha especie, mostrando un intervalo que va de las 38 a 44 escamas en línea longitudinal, en tanto que el resto de las especies muestran de 34 a 39 escamas. De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, esta variable merística no representa un carácter de gran utilidad para la diferenciación de las especies de *Goodea*, al

observarse una mayor superposición entre los intervalos aquí reconocidos, con una ligera diferenciación para la moda por parte de *G. luitpoldii*, que presenta de 38 a 42 escamas y una moda de 41, a diferencia de *G. atripinnis* y *G. gracilis*, cuyo intervalo va de 35 a 42 escamas, con una moda de 38.

El número de escamas en línea transversal se establece como un atributo relevante para diferenciar a *G. luitpoldii*, caracterizándose por presentar un intervalo más amplio, que va de 16 a 23 escamas (moda 18). Una situación similar se presentó con el número de escamas en la circunferencia del pedúnculo caudal, enumerándose para *G. luitpoldii* de 24 a 28 escamas, y en menor medida con el número de escamas en la altura mínima, sin embargo, aquí la superposición de los intervalos es más notoria. Los datos obtenidos para *G. atripinnis* y *G. gracilis* en cuanto al número de escamas en línea transversal y en altura mínima corresponden con lo reportado por López-Eslava (1988), considerándolos como caracteres no relevantes para la segregación de estas especies. Un atributo merístico aquí propuesto para la identificación de las especies de *Goodea* y que resultó ser significativo fue el número de escamas en la circunferencia del cuerpo. *G. luitpoldii* mostró de 35 a 42 escamas, en tanto que para el resto de las especies se registraron de 29 escamas a un valor máximo de 36, representando uno de los caracteres con menor solapamiento. Este carácter puede ser aplicado para diferenciar hembras y machos de *G. luitpoldii* de los ejemplares de *G. atripinnis* y *G. gracilis*.

Un carácter que también resultó ser de importancia fue el número de branquiespinas en el primer arco branquial. Según Hubbs y Turner (1939) los integrantes del género *Goodea* se caracterizan por presentar de 40 a 45 branquiespinas. No obstante, los resultados obtenidos en este estudio difieren considerablemente con lo ya reportado. De nueva cuenta se contabilizaron intervalos muy similares para *G. atripinnis* y *G. gracilis*, determinando para ambas especies una moda de 39 branquiespinas, con un intervalo que se amplía de las 36 a las 53 branquiespinas. En contraste, *G. luitpoldii* mostró los valores más bajos, con una moda de 36 y un intervalo que fue de las 31 a las 48 branquiespinas.

Tanto a nivel individual como poblacional, el número de branquiespinas puede estar correlacionado con el nicho ecológico que ocupa cada especie y el tamaño de la presa ingerida por filtración (Kahilainen *et al.*, 2010). A pesar de que *G. luitpoldii* suele presentar un menor número de branquiespinas, los intervalos de las tres especies continúan mostrando un solapamiento, lo cual puede deberse a que todas ellas basan su alimentación en recursos similares (López-Eslava, 1988; Miller, 2009).

La posición de la aleta dorsal con respecto al origen de la aleta anal fue un carácter determinante para separar a *G. atripinnis* y *G. gracilis*. Para la primera especie se observó que el origen de la aleta dorsal se encuentra ligeramente adelantado con respecto al origen de la aleta anal. Meek (1904) reportó una condición opuesta (origen de la aleta dorsal por detrás de la anal), a pesar de ello, los resultados aquí obtenidos coinciden con lo reportado por Jordan (1880), autor que incluye este carácter en la descripción original de la especie. Mientras tanto, para *G. gracilis* se encontró que la inserción de la aleta dorsal se da al mismo nivel que el de la aleta anal, lo cual corresponde con lo establecido por Hubbs y Turner (1939), al menos para machos maduros. En el caso de las hembras y machos jóvenes, Hubbs y Turner (1939) reportan que el origen de la aleta dorsal es posterior al origen de la aleta anal.

Balart (1995) menciona que la migración de las aletas dorsales, anales y pélvicas se presenta como un cambio de posición en su inserción en relación con los miómeros o vértebras a medida que avanza el desarrollo, sin embargo, establece que su significado funcional es desconocido. Al respecto, Quijano-Quiñones (2011), en su evaluación taxonómica de las especies del género *Lile* (Clupeidae), menciona que la posición de la aleta dorsal, en este caso con respecto al origen de las aletas pélvicas, puede influir en los cambios bruscos de velocidad, una condición determinante ante la necesidad de escapar de los depredadores. Para las especies de *Goodea*, la posición de la aleta dorsal con relación a la inserción de la aleta anal presenta diferencias, no obstante, debe de considerarse que en ocasiones éstas

son muy ligeras o no son notorias a simple vista. Este carácter, hasta ahora, no había sido incluido en una clave dicotómica del género.

El patrón de pigmentación ha sido un carácter utilizado comúnmente para la descripción e identificación de las especies de la familia Goodeidae (Miller, 2009; Domínguez-Domínguez, 2016), sin embargo, su uso es poco recomendable debido a que la coloración de los especímenes preservados varía con respecto al fijador y el tiempo desde la fijación, además de que éste puede variar dependiendo de la edad y etapa reproductiva de los ejemplares (Domínguez-Domínguez, 2016). Con base en lo anterior, este carácter ha sido excluido de esta revisión, considerando que dentro del marco taxonómico podría conducir a resultados erróneos.

Dos caracteres propuestos en el presente estudio para la identificación de las especies del género *Goodea* fueron el número de poros preorbitales y preoperculares, sin embargo, estas dos variables merísticas no aportaron información relevante para la distinción de las especies.

Al realizar los análisis morfométricos, con la intención de obtener la mayor información posible, se evaluó un amplio intervalo de tallas, estandarizando los datos morfométricos como proporciones de la longitud patrón o la longitud cefálica para remover el efecto inherente de la diferencia de tallas de los ejemplares sobre los análisis (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2016). Leonart y colaboradores (2000) sugieren que este método sólo es útil cuando se trata de un grupo que presenta crecimiento isométrico. Al respecto, se ha reportado una tendencia a la isometría por parte de especies de la subfamilia Goodeinae (López-Eslava, 1988; Montesino-González, 2013).

Los resultados obtenidos a partir de la evaluación morfométrica mostraron una mayor superposición en comparación con los datos reportados previamente (Hubbs y Turner, 1939; López-Eslava, 1988).

La importancia de la altura máxima del cuerpo con relación a la longitud patrón como un carácter relevante para la identificación de las especies de *Goodea* fue reportada inicialmente por Hubbs y Turner (1939). En el presente estudio, las diferencias son

mínimas, no obstante, representa un carácter relativamente útil para la discriminación de *G. luitpoldii*, al establecerse como la especie con mayor altura. Este resultado difiere con lo reportado por Hubbs y Turner (1939), quienes encuentran en *G. atripinnis* a la especie con mayor altura del cuerpo, en tanto que aquí se muestra como la especie con el cuerpo menos alto.

El ancho de la boca (AB), el diámetro orbital (DO) y la longitud postorbital (LPOS) también fueron variables morfométricas relevantes para la diferenciación de *G. luitpoldii*. Para el ancho de la boca con relación a la longitud cefálica, Hubbs y Turner (1939) mencionan que *G. luitpoldii* presenta una condición intermedia entre *G. gracilis* y *G. atripinnis*, mientras que en este trabajo se encontró que *G. luitpoldii* es la especie que muestra la boca más ancha. Por el contrario, los resultados indican que la longitud postorbital es menor en *G. luitpoldii*.

Para el caso del diámetro del ojo, cuya proporción es mayor para *G. luitpoldii*, es necesario mencionar que dentro de la clave de identificación y diagnóstico aquí propuestas se excluyó como carácter de importancia taxonómica para la discriminación de esta especie, considerando que la proporción del diámetro ocular varía de acuerdo con el aumento de la talla, presentándose mayores diámetros orbitales en juveniles (Gosline, 1961; Quijano-Quiñones, 2011). En la presente revisión taxonómica, para *G. luitpoldii*, a diferencia del resto de las especies, se analizaron ejemplares de tallas pequeñas, principalmente, fluctuando la mayoría de ellos entre los 33 y 40 mm en LP.

La altura mínima del cuerpo con relación a la longitud cefálica fue un carácter que permitió separar a *G. atripinnis* de *G. gracilis*. Su importancia había sido reportada previamente por Hubbs y Turner (1939) y López-Eslava (1988), confirmándose su relevancia en el presente estudio. Las diferencias, aunque mínimas, permiten establecer que *G. gracilis* se caracteriza por presentar valores más bajos para la altura mínima del cuerpo, incluso en comparación a *G. luitpoldii*. La altura del pedúnculo caudal está relacionada con la capacidad y tipo de nado de los peces. Un pedúnculo menos alto indica una mayor maniobrabilidad (Winemiller, 1991; Saraiva y Pompeu, 2014), así como una mayor capacidad para mantener una

velocidad elevada por periodos de tiempo más largos. En contraste, un pedúnculo caudal alto es característico de peces aceleradores, los cuales pueden sostener una velocidad solo por lapsos cortos, usualmente al momento de emboscar a sus presas (Webb, 1994; Fisher y Hogan, 2007).

En su estudio sobre los peces del orden Cyprinodontes, Hubbs y Turner (1939) describen por primera vez a *G. gracilis*, cuyo nombre científico hace referencia a una de sus características principales: Cuerpo delgado. Esta condición la discrimina directamente de *G. atripinnis*, que se reporta como una especie con un cuerpo moderadamente robusto. A pesar de ello, los resultados obtenidos en este análisis difieren con lo establecido por estos autores. *G. gracilis*, en promedio, presentó un grosor del cuerpo mayor que las dos especies restantes. Esto podría deberse principalmente al periodo en el que se llevaron a cabo las recolectas de los ejemplares. Para el caso de *G. gracilis* los muestreos fueron realizados en su mayoría entre el mes de abril y junio, periodo que coincide con la época de reproducción de esta especie, según lo reportado por Miller (2009). Durante este periodo las hembras tienden a aumentar en anchura y grosor (López-Eslava, 1988). Además, estos meses corresponden con la época de estiaje, lapso en el que la disminución en los caudales provoca una disminución de la capacidad de dilución, lo que implica el posible incremento en la concentración de nutrientes, y por lo tanto una mayor disponibilidad de alimento, favoreciendo a mejorar el estado de los organismos (López-Eslava, 1988; Bates *et al.*, 2008; Montes *et al.*, 2013). Lo anterior puede explicar porque incluso los machos de *G. gracilis* presentaron un mayor grosor del cuerpo.

El Análisis Discriminante Canónico, al igual que el Análisis de Componentes Principales, permitió diferenciar especialmente a *G. luitpoldii*, en tanto que *G. atripinnis* y *G. gracilis* mostraron un constante solapamiento. El porcentaje promedio de certidumbre estadística para la clasificación establecida por el modelo obtenido a partir de los caracteres merísticos fue del 79.61%, en tanto que las clasificaciones de los modelos presentados tras el análisis de las variables morfométricas ajustadas a LP tuvieron promedios que variaron entre el 90.99% y el

94.85%. De esta forma, la clasificación obtenida en este trabajo coincide con aquella propuesta por Hubbs y Turner (1939), lo cual permite afirmar que *Goodea* es un género conformado por tres especies válidas: *G. atripinnis*, *G. luitpoldii* y *G. gracilis*.

Las distancias cuadradas de Mahalanobis determinaron que en general las especies con mayor similitud son *G. gracilis* y *G. atripinnis*, en tanto que las especies con mayor diferencia son *G. gracilis* y *G. luitpoldii*. Esta condición podría estar relacionada con la distribución geográfica de las especies. Mientras *G. gracilis* se distribuye ampliamente en las cuencas de la vertiente del Atlántico, *G. luitpoldii* es endémica del sistema Lerma-Santiago, limitando su distribución a la cuenca del lago de Pátzcuaro, como había sido reportado por Hubbs (1924) y Miranda *et al.* (2010). Para el caso de *G. atripinnis*, esta especie se distribuye en la vertiente del Pacífico, sin embargo, se ha reportado su presencia en localidades del río Metztitlán, estado de Hidalgo (Miranda *et al.*, 2010), lo cual sugiere que podría llegar a haber un solapamiento entre su distribución y la de *G. gracilis*.

En el presente estudio se analizaron caracteres merísticos y morfométricos que complementan los trabajos previos sobre el género *Goodea*, corroborando el estatus taxonómico de las especies que lo conforman. Se resalta la importancia de realizar en trabajos posteriores análisis sobre morfometría geométrica, cuya importancia para el estudio de los integrantes de la familia Goodeidae ha sido confirmada (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2016; Pérez-Guerra, 2017), así como un estudio filogenético en el que se incluyan todas las especies del género.

## CONCLUSIONES

- A partir del análisis discriminante canónico y el análisis de componentes principales se determinó la separación de *G. luitpoldii* con respecto a las especies *G. atripinnis* y *G. gracilis*, las cuales conforman un grupo donde ambas se encuentran sobrepuestas.
- Los caracteres merísticos y morfométricos que resultaron ser informativos para la identificación de *G. luitpoldii* son: El número de escamas en línea transversal, en la circunferencia de la altura máxima corporal, el número de branquiespinas en el primer arco branquial, la altura máxima del cuerpo con relación a la longitud patrón y el ancho de la boca con respecto a la longitud de la cabeza. *G. luitpoldii* se caracteriza por presentar un mayor número de escamas y un menor número de branquiespinas, así como un cuerpo más alto y una boca más ancha en comparación con el resto de las especies.
- La altura del pedúnculo caudal con relación a la longitud cefálica y la posición del origen de la aleta dorsal con respecto al origen de la aleta anal son reconocidos como caracteres relevantes para diferenciar a *G. atripinnis*, caracterizándose por presentar la aleta dorsal adelantada con respecto al origen de la aleta anal, así como un pedúnculo caudal más alto, lo cual corresponde con la descripción original de la especie.
- Para *G. gracilis* la inserción de la aleta dorsal usualmente se da al mismo nivel que el de la aleta anal, además de caracterizarse por presentar un pedúnculo caudal menos alto, coincidiendo con lo reportado en la descripción original de la especie.

## REFERENCIAS

Álvarez, J. 1950. Claves para la determinación de especies de los peces de aguas continentales mexicanas. Dirección General de la Pesca. 144 pp.

Álvarez, J. 1970. Peces Mexicanos (Claves). Dirección General de Pesca e Industrias Anexas. México. 166 pp.

Arroyo-Zúñiga, K.I. 2015. Descripción taxonómica y genotipificación de la ictiofauna nativa del estado de Aguascalientes. Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Aguascalientes.

Balart, E.F. 1995. Development of the vertebral column, fins and fin supports in the Japanese anchovy, *Engraulis japonicus* (Clupeiformes: Engraulidae). *Bulletin of Marine Science*, 56 (2): 495-522.

Bates, B.C., Z.W. Kundzewicz, S. Wu y J.P. Palutikof (Eds). 2008. Climate Change and Water. Technical Paper of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva: IPCC Secretariat. 210 pp.

Burnes-Romo, L.A. 2009. Estatus taxonómico de *Gerres cinereus* (Walbaum, 1792), (Teleostei: Gerreidae). Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. México.

Colón, C., F. Méndez-Sánchez, G. Ceballos. 2008. Peces dulceacuícolas. En: G. Ceballos, R. List, G. Garduño, R. López Cano, M.J. Muñozcano Quintanar, E. Collado y J.E. San Román (Eds.). La Diversidad Biológica del Estado de México. Estudio de Estado (pp. 119-124). UNAM-Instituto de Ecología, FES Iztacala - Conabio - Gobierno del Estado de México, Toluca, Estado de México.

Contreras-Balderas, S. y P. Almada-Villela. 1996. *Goodea gracilis*. The IUCN Red List of Threatened Species 1996. < <http://www.iucnredlist.org/>>. Fecha de consulta: 6 de junio de 2018.

Corona-Dorantes, M. 2015. Identificación de helmintos parásitos en el pez *Goodea atripinnis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) de la laguna de los Reyes Aztecas, Tláhuac, Distrito Federal, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, UNAM. D.F., México.

Crisci, J.V. y M.F. López-Armengol. 1983. Introducción a la Teoría y Práctica de la taxonomía numérica. Washington, D.C.: Organización de Estados Americanos. 132 pp.

Cruz-Castillo, J.G., S. Ganeshanandam, B.R. Mackay, G.S. Lawes, C.R.O. Lawoko y D.J. Woolley. 1994. Applications of Canonical Discriminant Analysis in Horticultural Research. *Hortscience*, 29 (10): 1115-1119.

Cruz-Gómez, A., A. del C., Rodríguez y H. Vázquez-López. 2010. Madurez sexual y reproducción de *Girardinichthys multiradiatus* (Meek, 1904) en un embalse del poblado de San Martín, Querétaro, México. *BIOCYT* 3 (9): 94-106.

De Buen, F. 1947. Ictiogeografía continental mexicana. I, II, III. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 7 (1-4): 87-138.

De la Vega-Salazar, M.Y. 2006. Estado de conservación de los peces de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes) en la mesa central de México. *Revista de Biología Tropical*, 54 (1): 163-177.

Díaz-Pardo, E. y D. Ortiz-Jiménez. 1986. Reproducción y ontogenia de *Girardinichtys viviparus* (Pisces: Goodeidae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 30: 45-66.

Doadrio, I. y O. Domínguez-Domínguez. 2004. Phylogenetic relationships within the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31 (2): 416-430.

Domínguez-Domínguez, O., D.M. Bernal-Zúñiga y K.R. Piller. 2016. Two new species of the genus *Xenotoca* Hubbs and Turner, 1939 (Teleostei, Goodeidae) from central-western Mexico. *Zootaxa*, 4189 (1): 81-98.

Domínguez-Domínguez, O., I. Doadrio y G. Pérez-Ponce de León. 2006. Historical biogeography of some river basins in central Mexico evidenced by their goodeine freshwater fishes: a preliminary hypothesis using secondary Brooks parsimony analysis. *Journal of Biogeography*, 33 (8): 1437-1447.

Domínguez-Domínguez, O., N. Mercado-Silva y J. Lyons. 2005. Goodeid fishes photos. En: M.C. Uribe-Aranzábal y H. Grier (Eds.). Proceedings of the II International Symposium on Livebearing Fishes (pp 505-549). Florida: New Life, Homestead.

Domínguez-Domínguez, O., C. Pedraza-Lara, N. Gurrola-Sánchez, R. Pérez-Rodríguez, I. Israde-Alcántara, V.H. Garduño-Monroy, I. Doadrio, G. Pérez-Ponce de León y D.R. Brooks. 2010. Historical biogeography of the Goodeinae (Cyprinodontiforms). En: M.C. Uribe-Aranzábal y H. Grier (Eds.). Viviparous fishes II (pp. 33–74). Florida: New Life Publications.

Domínguez-Domínguez, O. y G. Pérez-Ponce de León. 2007. Los goodeidos, peces endémicos del centro de México. CONABIO. *Biodiversitas*, 75: 12-15.

Domínguez-Domínguez, O., R. Pérez-Rodríguez e I. Doadrio. 2008a. Morphological and genetic comparative analyses of populations of *Zoogoneticus quitzeoensis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) from Central Mexico, with description of a new species. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79 (2): 373-383.

Domínguez-Domínguez, O., L. Zambrano, L.H. Escalera-Vázquez, R. Pérez-Rodríguez y R. Pérez-Ponce de León. 2008b. Cambio en la distribución de goodeidos (Osteichthyes: Cyprinodontiformes: Goodeidae) en cuencas hidrológicas del centro de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 79 (2): 501-512.

Dzul-Caamal, R., L. Salazar-Coria, H.F. Olivares-Rubio, M.A. Rocha-Gómez, M.I. Girón-Pérez y A. Vega-López. 2016. Oxidative stress response in the skin mucus layer of *Goodea gracilis* (Hubbs and Turner, 1939) exposed to crude oil: A non-invasive approach. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part A*, 200: 9-20.

Eschmeyer, W.N., R. Fricke y R. van der Laan (Eds). 2018. Catalog of Fishes: Genera, Species. <<http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatsearch.html>>. Fecha de consulta: 15 de abril de 2018.

Espinosa Pérez, H., M.T. Gaspar Dillanes y P. Fuentes Mata. 1993. Listados faunísticos de México. III. Los peces dulceacuícolas mexicanos. Universidad Nacional Autónoma de México. 98 pp.

Fisher, R. y J.D. Hogan. 2007. Morphological predictors of swimming speed: a case study of pre-settlement juvenile coral reef fishes. *Journal of Experimental Biology*, 210 (14): 2436-2443.

Fitzsimons, J.M. 1972. A Revision of Two Genera of Goodeid Fishes (Cyprinodontiformes, Osteichthyes) from the Mexican Plateau. *Copeia*, 1972 (4): 728-756.

Froese, R. y D. Pauly (Eds.). 2018. FishBase. World Wide Web electronic publication. <<http://www.fishbase.org>> versión (02/2018). Fecha de consulta: 16 de marzo de 2018.

García-Alarcón, A. 2012. Análisis histológico de los órganos que intervienen en la nutrición embrionaria (saco vitelino, intestino y trofotenia) en el pez vivíparo *Goodea atripinnis* (Goodeidae). Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM. D.F., México.

García-Vásquez, A., I. Guzmán-Valdivieso, U. Razo-Mendivil y M. Rubio-Godoy. 2018. Three new species of *Gyrodactylus* von Nordmann, 1832 described from *Goodea atripinnis* (Pisces: Goodeidae), an endemic freshwater fish from the central highlands of Mexico. *Parasitology Research*, 117 (1): 139-150.

Gesundheit, P. y C. Macias-García. 2005. Biogeografía cladística de la familia Goodeidae (Cyprinodontiformes). En: J. Llorente-Bousquets y J. Morrone (Eds.). Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines. Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática (RIBES XII.I-CYTED) (pp. 319-338). México: Facultad de Ciencias, UNAM.

Girard, C. 1859. Ichthyological Notices, XLI–LIX. *Proceedings Academy of Natural Science Philadelphia*, 11; 113-122.

González-Díaz, 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 (1): 55-61.

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

Hleap, J.S., P.A. Mejía-Falla y H. Cárdenas. 2012. Relaciones morfométricas de la raya redonda *Urotrygon rogersi*: implicaciones cuantitativas bajo modelos lineales. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47 (1): 35-50.

Hubbs, C.L. 1924. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. V. Notes on species of *Goodea* and *Skiffia*. *Miscellanea Publications of Museum of Zoology, University of Michigan*, 148: 1-8.

Hubbs, C.L. y C.L. Turner. 1939. Studies of the fishes of the order Cyprinodontes. XVI. A revision of the Goodeidae. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology, University of Michigan*, 42: 1-80.

Jelks, H.L., S.J. Walsh, N.M. Burkhead, S. Contreras–Balderas, E. Díaz–Pardo, D.A. Hendrickson, J. Lyons, N.E. Mandrak, F. McCormick, J.S. Nelson, S.P. Platania, B.A. Porter, C.B. Renaud, J.J. Schmitter-Soto, E.B. Taylor y M.L. Warren, Jr. 2008. Conservation status of imperiled North American freshwater and diadromous fishes. *Fisheries*, 33 (8): 372-407.

Jordan, D.S. 1880. Notes on a Collection of fishes obtained in the streams of Guanajuato and in Chapala Lake, Mexico, by prof. A. Duoes. *Proceedings of the United States National Museum*, 2 (94): 298-301.

Jordan, D.S. y B.W. Evermann. 1896-1900. The fishes of North and Middle America: A descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama. *Bulletin of the United States National Museum*, 47: 1-3313.

Jordan, D.S. y J.O. Snyder. 1899. Notes on a Collection of fishes from the rivers of Mexico, with description of twenty new species. *Bulletin of the United States Fish Commission*, 19: 115-147.

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

Kobelkowsky, A. 2005. General anatomy and sexual dimorphism of *Goodea atripinnis* (Teleostei: Goodeidae). En: M. C. Uribe y H. J. Grier (Eds.) *Viviparous fishes* (pp. 483-498). Florida: New Life, Homestead.

Lleonart, J., J. Salat y G.J. Torres. 2000. Removing Allometric Effects of Body Size in Morphological Analysis. *Journal of Theoretical Biology*, 205 (1): 85-93.

López-Eslava, S. 1988. Ecología y Biología de *Goodea atripinnis* en el Rio Duero, Mich. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

Lorbes, J., Y. García-Orellana, M. Milla y L. Diaz. 2014. Análisis discriminante canónico con técnicas gráficas multivariadas aplicado a un diseño con dos factores. *AVANCES Investigación en Ingeniería*, 11 (2): 38-47.

Macías García, C. 2014. Mode of reproduction, mate choice and species richness in Goodeid fish. Chapter 10. En: R. Macedo y G. Machado (Eds.). *Sexual Selection - Perspectives and Models from the Neotropics* (pp. 253-288). Academic Press. Amsterdam (The Netherlands) and Boston (Massachusetts): *Elsevier*.

Martínez-Guevara, A. 2015. Taxonomía, filogenia y patrones de divergencia genética de la familia Gerreidae (Teleostei: Perciformes) en América. Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. La Paz, B.C.S, México.

Meek, S.E. 1904. The fresh-water fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. Field Columbian Museum. *Chicago Zoological Series*, 5: 1-252.

Miller, R.R. 1948. The cyprinodont fishes of the Death Valley System of Eastern California and Southwestern Nevada. Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan, 68. 155 pp.

Miller, R.R. 2009. Peces dulceacuícolas de México. México, D.F., México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Sociedad Ictiológica Mexicana A. C., El colegio de la Frontera Sur y Consejo de los Peces del Desierto México-Estados Unidos. 559 pp.

Miller, R.R. y J.M. Fitzsimons. 1971. *Ameca splendens*, a new genus and species of goodeid fish from western México with remarks on the classification of the Goodeinae. *Copeia*, 1971 (1): 1-13.

Miller, R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. 2005. Freshwater Fishes of Mexico. Chicago: The University of Chicago Press. 652 pp.

Miller, R.R. y M.L. Smith. 1986. Origen and geography of the fishes of Central Mexico. En: C. H. Hocutt y E. O. Wiley (Eds.). The Zoogeography of North American Freshwater Fishes (pp. 487-517). New York: John Wiley & Sons.

Miranda, R., D. Galicia, S. Monks y G. Pulido-Flores. 2010. First record of *Goodea atripinnis* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) in the state of Hidalgo (Mexico) and some considerations about its taxonomic position. *Hidrobiológica*, 20 (2): 185-190.

Moncayo-Estrada, R. 1993. Aspectos taxonómicos y biológicos de *Hubbsina turneri* De Buen (1941) (Pisces: Goodeidae) en Michoacán. Tesis de Licenciatura. Escuela de Biología, UMSNH. Morelia, Michoacán, México.

Montes, R.T., I. Navarro, R. Domínguez y B. Jiménez. 2013. Modificación de la capacidad de autodepuración del río Magdalena ante el cambio climático. *Tecnología y Ciencias del Agua*, 4 (5): 71-83.

Montesino-González, L. 2013. Edad y crecimiento de *Girardinichthys viviparus* en el lago urbano de la Alameda Oriente, D.F. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM. D.F., México.

Navarrete-Salgado, N.A., B.E. Cedillo-Díaz, G. Contreras-Rivero y G. Elías-Fernández. 2007. Crecimiento, reproducción y supervivencia de *Girardinichthys multiradiatus* (Pisces, Goodeidae) en el embalse San Miguel Arco, Estado de México. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 13 (1): 15-21.

Nelson, J.S., E.J. Crossman, H. Espinosa Pérez, L.T. Findley, C.R. Gilbert, R.N. Lea y J.D. Williams. 2004. Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico. Sixth edition. *American Fisheries Society*, Special Publication 29. 386 pp.

Nelson, J.S., T. Grande, y M.V.H. Wilson. 2016. *Fishes of the World*. Fifth edition. Hoboken, New Jersey: John Wiley & Sons. 707 pp.

Olivares Rubio, H.F., M.L. Martínez-Torres, M. Nájera-Martínez, R. Dzul-Caamal, M.L. Domínguez-López, E. García-Latorre y A. Vega-López. 2015. Biomarkers involved in energy metabolism and oxidative stress response in the liver of *Goodea gracilis* Hubbs and Turner, 1939 exposed to the microcystin-producing *Microcystis aeruginosa* LB85 strain. *Environmental toxicology*, 30 (10): 1113-1124.

Osborne, J.W. 2010. Improving your data transformations: Applying the Box-Cox transformation. *Practical Assessment, Research & Evaluation*, 15 (12): 1-9.

Page, L.M., H. Espinosa-Pérez, L.D. Findley, C.R. Gilbert, R.N. Lea, N.E. Mandrak, R.L. Mayden y J.S. Nelson. 2013. Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and Mexico. Seventh Edition. *American Fisheries Society*, Special Publication 34. 384 pp.

Pérez-Guerra, D. 2017. Variación morfológica inducida por dos tipos de dieta en *Girardinichthys multiradiatus*; especie vulnerable del Alto Lerma, Estado de México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, UAEM. Toluca de Lerdo, Edo. de México.

Pérez-Pelea, L. 2018. ¿Cómo proceder ante el incumplimiento de las premisas de los métodos paramétricos? o ¿cómo trabajar con variables biológicas no normales?. *Revista del Jardín Botánico Nacional*, 39: 1-12.

Quijano-Quiñones, D. 2011. Evaluación taxonómica de las especies del género *Lile* Jordan y Evermann, 1896 (Teleostei: Clupeidae) en el Pacífico mexicano. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN. La Paz, B.C.S, México.

Ramírez-Herrejón, J.P., M. Medina-Nava, C.I. Salazar-Tinoco y T.L.E. Zubieta. 2007. Algunos aspectos reproductivos de *Zoogoneticus quitzeoensis* Hubbs y Turner (1939) (Osteichthyes-Goodeidae) en la represa La Mintzita, Morelia, Michoacán, México. *Biológicas*, 9 (1): 63-71.

Rauchenberger, M. 1988. A new species of *Allodontichthys* (Cyprinodontiformes; Goodeidae), with Comparative Morphometrics for the Genus. *Copeia*, 2: 433-441.

Regan, C. 1906-8. *Biologia Centrali-americana*. Pisces: XXXIII + 203 pp., 7 maps, 26 pls.

Reynoso Silva, M., A. Arévalo Hernández, A. Feria Velasco y C. Álvarez Moya. 2014. Genetic damage in *Goodea atripinnis* (Goodeidae) and persistent organic-compounds in both Chapala and Sayula Lakes, in Mexico. *Hidrobiológica*, 24 (3): 215-221.

Ritchie, M.G., R.M. Hamil, J.A. Graves, E. Magurran, S.A. Webb y C. Macías-García. 2007. Sex and differentiation: population genetic divergence and sexual dimorphism in Mexican goodeid fish. *Journal of Evolutionary Biology*, 20 (5): 2048-2055.

Rosales-Figueroa, E.F. 1996. Zoogeografía de peces de las lagunas de Sayula y Zapotlán Jalisco: estudio comparativo. Tesis de Licenciatura. División de Ciencias Biológicas y Ambientales, Universidad de Guadalajara. Jalisco, México.

Saraiva, S. y P.S. Pompeu. 2014. The effect of structural enrichment in hatchery tanks on the morphology of two neotropical fish species. *Neotropical Ichthyology*, 12 (4): 891-901.

Silva-Santos, J.R. 2016. Biología reproductiva de *Goodea atripinnis* (Jordan, 1880) y *Poeciliopsis infans* (Woolman, 1984), en condiciones de cautiverio. Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Universidad Autónoma de Aguascalientes. Centro de Ciencias Básicas.

Smith, M.L. y R.R., Miller. 1987. *Allotoca goslinei*. A new species of Goodeid fish from Jalisco, México. *Copeia*, 1987 (3): 610-616.

Strauss, R.E. y C.E. Bond. 1990. Taxonomic methods: Morphology. En: C.B. Scherck y P.B. Moyle (Eds.). *Methods for fish biology* (pp. 109-140). Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.

Torres-Orozco, R. B. 1991. Los Peces de México. México: AGT Editor, S. A. 235 pp.

Uyeno, T., R.R. Miller y J.M. Fitzsimons. 1983. Kariology of the Cyprinodontoid fishes of the mexican family Goodeidae. *Copeia*, 1983 (2): 497-510.

Webb, P.W. 1994. The biology of fish swimming. En: L. Maddock, Q. Bone y J.M.V. Rayner (Eds.) *Mechanics and Physiology of Animal Swimming* (pp. 45-62). Cambridge: Cambridge University Press.

Webb, S.A., J.A. Graves, C. Macías-García, A.E. Magurran, D.A. Foighil y M.G. Ritchie. 2004. Molecular phylogeny of the livebearing Goodeidae (Cyprinodontiformes). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 30 (3): 527-544.

White, M.M. y B.J. Turner. 1984. Microgeographic differentiation in a stream population of *Goodea atripinnis* (Goodeidae) from the Mexican Plateau. *Environmental Biology of Fishes*, 10 (1-2): 123-127.

Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs*, 61 (4): 343-365.

Zar, J.H. 2010. *Biostatistical Analysis*. Fifth edition. New Jersey, USA: Pearson Prentice Hall. 944 pp.