



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

TAXONOMÍA DE CALAMARES DE LA FAMILIA
LOLIGINIDAE EN EL PACÍFICO MEXICANO

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Biología Marina)

Presenta

Jasmín Granados Amores

La Paz, Baja California Sur, Junio de 2013

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 12:00 horas del día 13 del Mes de junio del 2013, se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"TAXONOMÍA DE CALAMARES DE LA FAMILIA LOLIGINIDAE EN EL PACÍFICO MEXICANO"

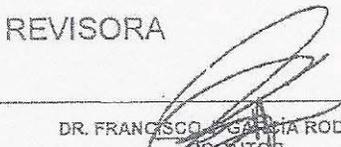
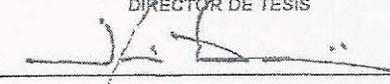
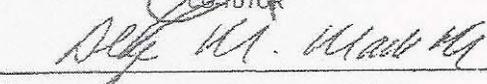
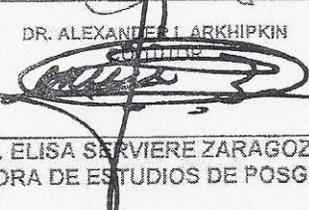
Presentada por el alumno:

JASMÍN GRANADOS AMORES

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN BIOLOGÍA MARINA

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

LA COMISION REVISORA

 _____ DR. CÉSAR A. SAVINAS ZAVALA DIRECTOR DE TESIS	 _____ DR. FRANCISCO J. GARCÍA RODRÍGUEZ CO-TUTOR
 _____ DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO CO-TUTOR	 _____ DR. ALEJANDRO M. MAEDA MARTÍNEZ CO-TUTOR
 _____ DR. ALEXANDER I. ARKHIPKIN CO-TUTOR	
 _____ DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA, DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO	

COMITÉ TUTORIAL

Dr. César A. Salinas Zavala

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
DIRECTOR DE TESIS

Dr. Francisco J. García Rodríguez

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN
CO-TUTOR

Dr. Alejandro M. Maeda Martínez

Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste
CO-TUTOR

Dr. José de la Cruz Agüero

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN
CO-TUTOR

Dr. Alexander I. Arkhipkin

Fisheries Department Falkland
CO-TUTOR

COMITÉ REVISOR DE TESIS

Dr. César A. Salinas Zavala
Dr. Francisco J. García Rodríguez
Dr. Alejandro M. Maeda Martínez
Dr. José de la Cruz Agüero
Dr. Dr. Alexander I. Arkhipkin

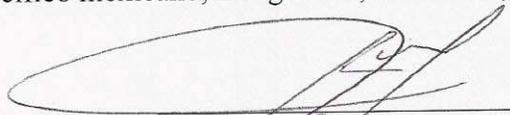
JURADO DE EXÁMEN DE GRADO

Dr. César A. Salinas Zavala
Dr. Francisco J. García Rodríguez
Dr. Alejandro M. Maeda Martínez
Dr. José de la Cruz Agüero
Dr. Salvador E. Lluch Cota
Dr. Daniel B. Lluch Cota (suplente)

Resumen

La familia Loliginidae, comprende alrededor de 47 especies a nivel mundial. Esta familia a pesar de no ser muy diversa presenta fuertes problemas sistemáticos; que incluyen falta de estabilización taxonómica a niveles superiores y problemas a nivel especie. En la costa del Pacífico Mexicano la problemática es similar, el número de especies de loliginidos que tienen distribución en la región es incierto, y la identificación de las especies compleja, con alto traslape en caracteres. Los loliginidos son capturados en la pesca de arrastre y no existen registros pesqueros por especie, problema que dificulta un manejo adecuado del recurso con alto potencial pesquero para el País. Por lo cual una revisión que garantice la correcta identificación de las especies era necesaria. En este estudio se realizó una revisión morfológica, morfométrica (morfometría tradicional y morfometría geométrica) y análisis molecular de las especies de la familia Loliginidae distribuidas en la costa del Pacífico mexicano. Se examinaron un total de 602 organismos, 476 fueron capturados en la pesquería de arrastre camaronera en la costa del Pacífico mexicano y 126 organismos de la colección del Museo de Historia Natural de Santa Bárbara (estos no se incluyeron el morfometría geométrica y análisis genético). La descripción morfológica se realizó analizando principalmente la forma del órgano del sifón y hectocótilo en machos. Para la morfometría tradicional se tomaron 16 medidas corporales de 530 organismos y se evaluaron a través de un análisis de discriminante. Se extrajeron 179 estatolitos izquierdos, estos fueron analizados mediante morfometría geométrica, a través del procedimiento de Procrustes y los valores se analizaron con estadística multivariada. Finalmente se realizó un análisis genético de 173 organismos utilizando un fragmento del gen mitocondrial Subunidad I del Citocromo Oxidasa (COI). Mediante el análisis morfológico se identificaron seis formas diferentes del órgano del sifón, las cuales correspondían a *Lolliguncula panamensis*, *L. argus*, *L. diomedae*, *Doryteuthis opalescens* y dos formas denominadas *Lolliguncula* sp. 1 y *Lolliguncula* sp. 2. Con el análisis morfométrico basado en medidas corporales sólo se discriminaron cinco especies, *Lolliguncula* sp. 1 presentó alto traslape con *L. diomedae*. El análisis de morfometría geométrica separó las cuatro especies con un 100% de clasificación correcta, evidenciando la eficiencia de los estatolitos en la discriminación de estas especies. De acuerdo con los análisis filogenéticos desarrollados en este estudio, *Lolliguncula argus* presentó una mayor afinidad con *Doryteuthis opalescens*. Por lo que en este trabajo se propone que la especie *L. argus*, sea incorporada al género *Doryteuthis*. Finalmente se confirmó la presencia de cuatro especies de loliginidos reportadas *Lolliguncula panamensis*, *L. diomedae*, *Doryteuthis opalescens* y *D. argus*, y una especie aun no descrita en las costas del Pacífico mexicano.

Palabras claves: Pacífico mexicano, Loliginidae, estatolitos, COI, Morfometría Geométrica



Vd. Bo.
Dr. César A. Salinas Zavala

Abstract

The family Loliginidae comprises about 47 species worldwide. Despite not being very diverse, there are problems with this family's systematics, including a lack of taxonomic stabilization at higher levels and problems at species level. This type of problem with its systematics is found off the Pacific Mexican coast, where the number of loliginid species present in the region is uncertain, and species identification is complex with high character overlap. Loliginids are caught in trawl nets and there are no fishery records by species, complicating the adequate management of this resource, which has high fisheries potential for the country. A revision guaranteeing the correct species identification was therefore necessary. In this study we carried out morphologic and morphometric (traditional and geometric) reviews, and molecular analyses of the species from the Loliginidae family found off the Mexican Pacific coast. A total of 602 organisms were examined; 476 were caught in the shrimp trawl fishery off the Mexican Pacific coast, and 126 organisms were obtained from the collection of the Natural History Museum in Santa Barbara (these last specimens were not included in the geometric morphometrics and genetic analyses). The morphological description was done by analyzing the siphon and hectocotylus shape in males. For traditional morphometrics, 16 body measurements of 530 organisms were taken; these measurements were evaluated through discriminant analysis. A total of 179 left statoliths were extracted and analyzed by geometric morphometrics, using the Procrustes procedure. Values were analyzed with multivariate statistics. Genetic analyses on 173 organisms were carried out using a mitochondrial gene fragment of the cytochrome c oxidase Subunit 1 (COI). Through morphological analyses six different shapes of the siphon were identified, corresponding to *Lolliguncula panamensis*, *L. argus*, *L. diomedea*, *Doryteuthis opalescens*, and to two forms designated as *Lolliguncula* sp. 1 and *Lolliguncula* sp. 2. Only five species were discriminated using the morphometrics analysis based on body measurements. *Lolliguncula* sp. strongly overlapped with *L. diomedea*. The geometric morphometrics analysis separated the four species with 100% correct classification, which makes the efficiency of statoliths in the discrimination of these species evident. According to the phylogenetic analyses carried out in this study, *Lolliguncula argus* had a higher affinity with *Doryteuthis opalescens*. We therefore propose that *L. argus* species be incorporated into the *Doryteuthis* genus. Finally, we confirmed the presence of four loliginid species previously reported for the area: *Lolliguncula panamensis*, *L. diomedea*, *Doryteuthis opalescens*, and *D. argus*, besides one species not yet described for the Mexican Pacific coast.

Keywords: Mexican Pacific, Loliginidae, statoliths, COI, Geometric Morphometrics

Dedicatoria

A mis padres

Andrés Granados Salazar y Adelina Amores Godínez

Si escribiera todo lo que tengo que agradecerles pues no terminaría nunca, gracias por darme la vida, por toda la lucha y entrega que siempre han tenido para sacar adelante a sus hijos. Sé que no fue nada fácil pero lo lograron.

Gracias viejos por siempre estar cuando los necesito, por celebrar conmigo mis triunfos, por ayudarme a superar mis fracasos, por reír conmigo, por secar mis lagrimas cuando hay necesidad, por sus palabras de ánimo, pero también por las regañadas.

Siempre me enseñaron que las cosas en esta vida no son fáciles, que para superarse y lograr lo que se quiere, se necesita lucha, dedicación y perseverancia. "Si te caes, levántate, quítate la tierra y sigue caminando" me dice mi madre.

A mis hermanos

Esperanza y Andrés Granados Amores

Mis compañeros de vida, insisto que sin ustedes mi vida hubiese sido aburrida, porque si no a quien le hubiera administrado el dinero de sus recreos, a quienes mandaría a comprar las cosas que necesitaba y a quienes le echaría la culpa cuando hacia alguna travesura jajaja. Lancha y flaco ustedes son parte fundamental de mi vida gracias por apoyarme siempre, por su cariño incondicional y por ser además de mis hermanos mis amigos. Los quiero mucho

A mi abuela que se que donde quiera que este, aun sigue cuidando de nosotros. Se te extraña abuela.

A mi tío Leonardo Chávez nunca olvidare las tantas veces que recurrí a ti para pedirte ayuda para comprar cuadernos, libros o mochila para la escuela y siempre me ayudaste. Creo que estarás complacido de que aproveche lo poco o mucho que me diste para continuar estudiando. Te quiero tío.

A mi hija del corazón Jaseli gracias mi niña por tu amor incondicional, por llenar mis días de alegría. Nuestro amor va más allá de los lazos de sangre, nuestro amor es simple y sencillamente por convicción. Te amo mi negrita.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (Registro 174165) por el apoyo económico recibido para la realización del doctorado.

Al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por la oportunidad brindada de formar parte del Programa de Estudios de Doctorado en Ciencias en el Uso, Manejo y Preservación de Recursos Naturales, con orientación en Biología Marina.

Al Departamento de Posgrado, por los trámites realizados derivados de las actividades como estudiante mostrando siempre disposición y buen trato. Gracias por las gestiones para que se me otorgara el apoyo económico de estos últimos dos meses, permitiéndome concluir satisfactoriamente mis estudios.

Al laboratorio de cefalópodos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por las instalaciones prestadas para la realización de este trabajo.

Al Museo de Invertebrados de Santa Bárbara, California por el apoyo económico para alimentación y hospedaje. Y por las instalaciones prestadas durante la estancia de investigación.

A la colección Ictiológica del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas CICIMAR-IPN, por las instalaciones y material prestado para la toma de las fotografías de los estatolitos.

Este trabajo se realizó gracias a los proyectos SAGARPA-CONACYT 2009-126769 "Gestión de Recursos Pesqueros Potenciales en México. Nuevas áreas y tecnologías de captura para desarrollo del sector" y al proyecto FOMIX-TAMAULIPAS "Transferencia de conocimiento y aplicación de tecnología de vanguardia para la evaluación de las existencias de calamares comerciales en el litoral tamaulipeco. Una alternativa productiva para el sector pesquero del Estado de Tamaulipas".

Al programa de Ecología Pesquera del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C. por el apoyo económico a través del proyecto fiscal EP0.18.

A mi comité tutorial César A. Salinas Zavala, Francisco Javier García Rodríguez, José de La Cruz, Alejandro Maeda, Alexander Arkhipkin y Salvador Lluch Cota por su asesoría, comentarios y sugerencias en la elaboración de la tesis.

Quiero hacer un agradecimiento especial al Dr. Francisco J. Rodríguez García por su asesoramiento en la parte de Morfometría Geométrica y Análisis genéticos y por estar siempre pendiente de los avances de la tesis.

Al Dr. Deivis Samuel Palacios Salgado por su apoyo en las correcciones y aportaciones a este trabajo.

Al Dr. Frederic G. Hochberg gracias por confiar en mí, por su ayuda, por sus consejos.

A la maestra Diana Dorantes por la edición del resumen en inglés.

A Beatriz Díaz-Santana Iturríos, Veronica Hirales y Lucina Mendivil por su ayuda en todos los tramites administrativos, que se me presentaron a lo largo de la tesis.

Al técnico Marcos Acevedo Beltrán por su ayuda en la impresión de la tesis.

A los compañeros del laboratorio de cefalópodos Susana, Gastón, Jorge, Laura, Mariana, Viridiana, Minda y Sergio

A todos los integrantes de la colección Ictiológica Víctor Cota, Víctor Tapia, Armando, Chollet, Adriana y Paco.

A la M.C. Roxana de Silva Dávila gracias por revisar del manuscrito del predoctoral, por enseñarme muchas cosas de las que se sobre calamares, pero sobre todo gracias por siempre estar pendiente de mi y apoyarme no solo en lo académico sino también en la parte personal.

Al Dr. Orso Angulo por la toma y edición de las fotos de los hectocótilos.

Al M.C. Andrés Granados Amores por la elaboración de los dibujos que se presentan en el trabajo.

A mis tías Bertha, Guadalupe, Minerva, Teresa, Julia, Ángela, Rosario y Olga.

Deivis recuerdas cuantas veces estando aún en la licenciatura soñábamos en ser doctores, se veía tan lejano y un tanto imposible, pero lo logramos. Quiero que sepas que te admiro y que has sido mi amigo incondicional, mi maestro, mi apoyo y mi compañero por mucho tiempo. Te quiero mucho feo.

Iveth mi amiga más leal siempre pendiente de mi. Rodrigo, Ulises, Omar, Esmeralda, Alfredo, Salma. Con cada uno de ellos tengo una anécdota que contar pero no acabaría nunca éramos tremendos jajaja. Amigos los llevo en mi corazón

Jhocelys te convertiste en una persona especial para mí, gracias por tu amistad. A distancia me diste ánimos de seguir adelante cuando estaba ya a punto de mandar todo al demonio. Te quiero chaparrita.

Beatriz Pérez Cruz, la mujer más noble y de buen corazón (siempre trae monedas para los que cantan, para los payasos etc etc etc jajaja). Mi amiga, la que siempre está ahí para escucharme y para animarme. Monstri te quiero mucho y nunca me olvido de ti.

Ma. del Carmen Peñaloza Mayorazgo gorda fuiste parte fundamental para que yo me quedara a estudiar acá, recuerdas como llore todo el camino cuando tuvimos que venimos a quedar a La Paz por tiempo indefinido, tú fuiste mi apoyo, por ti es que no me raje. Eres una gran mujer, siempre luchona, esa que no le teme al trabajo, que lucha por salir adelante siempre. Te quiero gorda.

Elizabeth Murga Gutiérrez, gracias por tu amistad, por venir a acompañarme, por cuidarme y soportarme, pero sobre todo gracias por dejarme ser parte de la vida de Jaseli.

Mariana Díaz Santana Iturríos. Ekipin gracias por ayudarme en la chamba de laboratorio, por los buenos ratos echando relajo, por esa tan famosa ida a Guerrero Negro ¿pensabas que no iba a parecer aquí ese dato?, pues no morra como olvidarla si fue nuestra gran aventura (¿y donde les paso eso? pues en Guerrero Negro jajaja). y también gracias por no agüitarte porque la Mariposa me quiere más a mí que a ti jajajajaja. Pero sobre todo gracias por tu amistad ekipin.

Viridiana Zepeda Benítez. Miji ya te la sabes morra gracias por tu amistad, aunque eres chilanga eres buena onda jajajaja. Gracias miji por los buenos ratos de cotorreo y por mis flanes, aunque eres una gallina que le tiene miedo a la duna del Mogote jajaja.

China Angels (Mariana y Viridiana) Las quiero morras!!! "EL HUEVO YA ESTA EN EL NIDO DEL ÁGUILA"

A la banda Bea, Lucy, Kari, Caro y Sonia gracias por los buenos ratos morritas, sin esas saliditas a la playa, a comer, al cine, al karaoke, sin esas tardes de nails party, sin esas reuniones de vodka y vino, nada hubiese sido lo mismo (porque habría terminado antes la tesis pinche bola de quita tiempo jajajaja).

A la familia Díaz-Santana Iturríos. Cuando tuve que partir de mi casa fue muy triste, pues extrañaba esos momentos en familia de risas y peleas. Pero el tiempo me tenía preparada una sorpresa, encontré a la familia con la que volvería a compartir esos momentos, haciendo mucho más agradable mi estancia en La Paz. No tengo palabras para agradecerles el haberme recibido en su casa tantas y tantas veces (y las que faltan), muchas gracias por su cariño, por las regañadas, por dejarme gaveotear mas de una vez y por todos esos momentos agradables que he pasado en su casa. Con ustedes encontré a otra familia. Mi familia paceña. Los llevo en mi corazón.

CONTENIDO	Pág.
Resumen.....	i
Abstract.....	ii
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Contenido.....	vii
Lista de figuras.....	ix
Lista de tablas.....	xii
Glosario.....	xiii
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	3
3. OBJETIVOS.....	7
3.1 GENERAL.....	7
3.2 PARTICULARES.....	7
4. HIPÓTESIS.....	8
5.- MATERIAL Y METODOS.....	9
5.1.- ÁREA DE ESTUDIO.....	9
5.2.- RECOLECTA DE CALAMARES.....	11
5.3.- ANÁLISIS MORFOMÉTRICO.....	13
5.4.- ANÁLISIS GENÉTICO.....	18
5.5.-ANÁLISIS MORFOLÓGICO.....	20
5.6.-PRESENTACIÓN DE RESULTADOS.....	21
6.-RESULTADOS.....	22
6.1.- ANÁLISIS MORFOMÉTRICO.....	22
6.2.- ANÁLISIS GENÉTICO.....	31
6.3.- SISTEMÁTICA.....	35
7. DISCUSIÓN.....	55
8. CONCLUSIONES.....	72
9. LITERATURA CITADA.....	73
Anexo 1. C Características diagnosticas que separan los géneros, subgéneros y especies de la familia Loliginidae de la costa del Pacífico mexicano (basadas en Roper <i>et al.</i> , 1984; Roper <i>et al.</i> , 1995; Jereb <i>et al.</i> , 2010). Abreviaturas: LA= Longitud de aletas; LM= Longitud de manto; VMB= Ventosas en membrana bucal; HVB= Hilera de ventosas en brazos; HVCT= Hilera en club tentacular.....	85
Anexo 2. Publicaciones.....	87

LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
1	Diagrama compuesto que muestra las características morfológicas básicas de un calamar.....	xv
2	Esquemas del estatolito derecho mostrando las orientaciones y términos. (a) Vista anterior (tomado de Clarke 1978); (b) planos de orientación (tomado de Lipinski <i>et al.</i> , 1991). D:dorsal; V: ventral; L: lateral; A: anterior; M: medial; s: sagital; f: frontal (tomado de Flores y Garland 2002).....	xvi
3	Área de estudio y localidades de muestreo. ●) Colección de Cefalópodos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Laboratorio de Cefalópodos), La Paz, Baja California Sur, México. y ○) Museo de Historia Natural de Santa Bárbara, California, EUA.....	10
4	Diagrama de caracteres morfométricos analizados: longitud del manto (LM), ancho del manto (AM), longitud de aleta derecha (LAD), longitud de aleta izquierda (LAI), longitud intermedia del manto (LIM), ancho de las aletas (AA), longitud de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AC), diámetro del ojo (DO), longitud del brazo I (LBI), longitud del brazo II (LBII), longitud del brazo III (LBIII), longitud del hectocótilo (LH), longitud del tentáculo (LT), longitud del club tentacular (LCT), ancho del sifón (AS) y longitud del sifón (LS).....	14
5	Cotas naturales (izquierda) usadas para representar la morfología de los estatolitos y puntos digitalizados sobre la referencia construida (derecha).....	18
6	Distribución de frecuencias anotadas obtenidas de AVC en seis grupos. ○ <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , □ <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> , ◇ <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae</i> , ▲ <i>Lolliguncula</i> sp. 1, ● <i>Lolliguncula</i> sp. 2 y ■ <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i>	23
7	Clasificación de <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> , <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae</i> , <i>Lolliguncula</i> sp. 1, <i>Lolliguncula</i> sp. 2, <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> en las costas Pacífico de México y el Golfo de California sobre la base de las distancias D2 de Mahalanobis UPGMA.....	26
8	Distribución de los valores de deformaciones parciales obtenidos a partir de el AVC en cuatro especies mediante Morfometria Geometrica de los estatolitos. ○ <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , ● <i>L. (Lolliguncula) argus</i> , ◇ <i>L. (Loliolopsis) diomedae</i> , y ■ <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i>	28

Cont.... LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
9	Gradillas de deformación expresando los cambios morfológicos en las especies de loliginidos, teniendo como referencia el promedio de cada una de las especies. a) <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , b) <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea</i> , c) <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> y d) <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i>	29
10	Clasificación de <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , <i>L. (Lolliguncula) argus</i> , <i>L. (Loliolopsis) diomedea</i> , y <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> en las costas Pacífico de México y el Golfo de California sobre la base de las distancias D2 de mahalanobis y la unión de UPGMA.....	30
11	Árbol filogenético construido a partir del método de Neighbor-Joining reconstruido de secuencias obtenidas a partir de en un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI (<i>Lolliguncula panamensis</i> , <i>L. argus</i> , <i>L. diomedea</i> y <i>Doryteuthis opalescens</i>) y como grupo externo la secuencia tomada de GenBank (<i>Sepioteuthis lessoniana</i>). La altura de los triángulos representa el n de la muestra y el ancho la diversidad dentro de la especie.....	32
12	Árbol filogenético a partir del método de Máxima Parsimonia reconstruido de los haplotipos más frecuente de cada especie basados en un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI (<i>Lolliguncula panamensis</i> , <i>L. argus</i> , <i>L. diomedea</i> y <i>Doryteuthis opalescens</i>) y secuencias tomadas de GenBank (<i>Lolliguncula brevis</i> , <i>Doryteuthis gahi</i> , <i>Doryteuthis pealeii</i> y <i>Sepioteuthis lessoniana</i>).....	34
13	Árbol filogenético de Máxima Verosimilitud reconstruido a partir de los haplotipos más frecuente de cada especie basados en un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI (<i>Lolliguncula panamensis</i> , <i>L. argus</i> , <i>L. diomedea</i> y <i>Doryteuthis opalescens</i>) y secuencias tomadas de GenBank (<i>Lolliguncula brevis</i> , <i>Doryteuthis gahi</i> , <i>Doryteuthis pealeii</i> y <i>Sepioteuthis lessoniana</i>).....	34
14	<i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> (Macho 75.3 mm LM CEFA-CIB11): a) vista dorsal; b) vista ventral; c) hectocótilo y d) esquema de hectocótilo (tomado de Brakonieccki, 1986) (Hembra 74.8mm LM CEFA-CIB12): e) estatolito; f) vista dorsal y g) vista ventral (note la diferencia de tamaño en las aletas). Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.....	39
15	<i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea</i> (Macho 47.61 mm LM CEFACIB-14): a) vista dorsal; b) vista ventral; c) hectocótilo y d) esquema de hectocótilo (tomado de Brakonieccki, 1986) (Hembra 66.71 mm LM CEFA-CIB15): e) estatolito; f) vista dorsal y g) vista ventral. Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.....	43

Cont.... LISTA DE FIGURAS

Figura		Pág.
16	<i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> (Macho 98.36 mm LM CEFA-CIB16): a) vista dorsal; b) vista ventral y c) hectocótilo (Hembra 109.78 mm LM CEFA-CIB17): d) estatolito; e) vista dorsal y f) vista ventral. Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.....	49
17	<i>Doryteuthis argus</i> (Macho 30.09 mm LM CEFA-CIB10): a) vista dorsal; b) vista ventral; c) hectocótilo y d) esquema de hectocótilo (tomado de Brakoniecki, 1986) (Hembra 41.09 mm LM CEFA-CIB13): e) estatolito; f) vista dorsal y g) vista ventral. Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.....	52
18	Mapas de sitios de recolectas: a) <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , b) <i>Doryteuthis argus</i> , c) <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea</i> y d) <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> . Línea roja límite de distribución reportada (Jereb <i>et al.</i> , 2010) ● Localidades positivas en este trabajo.....	53
19	Diagrama de diferencias en el órgano del sifón: a) <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , b) <i>Doryteuthis argus</i> (SBMNH-60043 hembra LM 61 mm), c) <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea</i> (SBMNH-60093 hembra LM 70.5 mm), d) <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> , e) <i>Lolliguncula</i> sp. 1 (SBMNH-64383 hembra LM 80.7 mm), y f) <i>Lolliguncula</i> sp. 2 (SBMNH-60083 hembra LM 44.3 mm). Ver nomenclatura en Fig. 1.....	54

LISTA DE TABLAS

Tabla		Pág.
I	Relación de cruceros realizados en la costa del Pacífico mexicano y Golfo de California: localidad, número de especímenes, crucero, fijador y preservador utilizados, número de especímenes por especie. Abreviaturas: CIBNOR = Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste; UAENIP = Unidad Académica Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera; CUCSUR = Centro Universitario de la Costa Sur; SBMNH = Museo de Historia Natural de Santa Bárbara California. Lp = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> ; La = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> ; Ld = <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae</i> ; Do = <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> ; Lsp1 = <i>Lolliguncula</i> sp.1; Lsp2 = <i>Lolliguncula</i> sp 2.....	12
II	Secuencias parciales del gen COI de loliginidos obtenidas del GenBank....	20
III	Parámetros de las tres variables canónicas.....	22
IV	Matriz de clasificación de las especies de la familia Loliginidae. Lp = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> ; La = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> ; Ld = <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae</i> ; Lsp1 = <i>Lolliguncula</i> sp.1; Lsp2 = <i>Lolliguncula</i> sp 2; Do = <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i>	24
V	Correlación de variables con las VC's de calamares en la familia Loliginidae de las costas del Pacífico de México. Las tres primeras variables con mayor contribución son resaltadas.....	25
VI	Distancias de Mahalanobis <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> , <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> , <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae</i> , <i>Lolliguncula</i> sp. 1, <i>Lolliguncula</i> sp. 2, <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> en las costas Pacífico de México y el Golfo de California.....	25
VII	Matriz de clasificación de las especies de la familia Loliginidae de acuerdo al análisis de Morfometría Geométrica del estatolito. Do = <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> ; La = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> ; Lp = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> ; Ld = <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae</i>	28
VIII	Distancias de Mahalanobis de acuerdo al análisis de Morfometría Geométrica. Do = <i>Doryteuthis (Amerigo) opalescens</i> ; La = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) argus</i> ; Lp = <i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i> ; Ld = <i>Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae</i>	30
IX	Valores de diversidad y distancia genética. Abreviaturas: N = número de secuencias, H = número de haplotipos, h = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica, y DG= Distancia dentro de cada grupos (valores de DG expresados en porcentaje).....	31
X	Distancia neta entre los grupos Kimura 2 parámetros (valores expresados en porcentaje).....	33

GLOSARIO

Aletas: el par de lóbulos musculares que se originan de la superficie dorsolateral del manto.

Son usadas para la locomoción, conducción y estabilidad (Roper *et al.*, 1984), presentes en la mayoría de los cefalópodos.

Brazos: apéndices alrededor de la boca en cefalópodos Coleoideos. Los brazos se cuentan de derecha a izquierda del 1 al 4 de lado dorsal al ventral.

Broche: estructura cartilaginosa pareada de diferentes formas, que une al manto con la cabeza de los calamares. Situado en la región ventro-lateral del manto y superior del embudo (Guerra, 1992).

Carpus: la zona proximal de la mano, puede estar provista de (pequeñas) ventosas (Roper *et al.*, 1995).

Club tentacular: porción terminal del tentáculo, generalmente expandida, que se divide en tres partes: carpus, manus y dactilus y puede estar provista de ventosas y/o ganchos, entre otras estructuras (Guerra, 1992).

Costilla bucal: porciones de tejido conectivo en forma de aleta subtriangular, formadas por las puntas de los soportes de la membrana bucal y la membrana bucal contigua; puede presentar ventosas (Sweeney *et al.*, 1992).

Dactilus: porción distal (terminal) de la mano (Roper *et al.*, 1995).

Dorsal: lado superior de un cefalópodo, opuesto al lado “ventral” donde se localiza el embudo (Roper *et al.*, 1984).

Fórmula de los brazos: longitud comparativa de los brazos, expresada numéricamente en orden decreciente. Ejemplo III, IV, II, I ó III, II, IV, I (Roper *et al.*, 1995).

Hectocótilo: uno o más brazos del macho modificados para efectuar la transferencia de espermátóforos a la hembra (Roper *et al.*, 1995).

Mandíbula (pico): está compuesto por el maxilar superior y el maxilar inferior, su utilidad es para desgarrar más fácilmente la carne de los animales de los que se alimentan.

Manto: superficie corporal externa o saco muscular que forma el cuerpo de los cefalópodos, cuya forma es muy variable (Roper *et al.*, 1995).

Manus: porción central de la mano, que puede estar provista de ventosas y/o ganchos (Guerra, 1992).

Membrana bucal: tejido membranoso que encierra a la boca, reforzado por 6 a 8 soportes bucales, conocidos como costillas bucales (Roper *et al.*, 1984).

Membrana corneal: piel muy delgada y transparente que cubre los ojos de los cefalópodos miópsidos.

Órgano del sifón: estructura glandular fusionada con la superficie interna del embudo.

Pluma o gladio: concha interna no calcificada de algunos cefalópodos Sepioideos y de la mayoría de los Teuthoideos (Guerra, 1992).

Región anterior: parte del cuerpo localizado hacia la cabeza o hacia los extremos de los brazos de los cefalópodos (Roper *et al.*, 1995).

Región posterior: parte del cuerpo de los cefalópodos que se encuentra hacia la cola o hacia las aletas (Roper *et al.*, 1984).

Sifón: tubo subcónico a través del cual el agua es expulsada de la cavidad del manto durante la locomoción y respiración (Roper *et al.*, 1995).

Tentáculos: prolongaciones musculares en jibias y calamares usados para el ataque-captura de las presas y por los machos en la reproducción; presentan grupos de ventosas y/o ganchos o son lisos. Son retráctiles en la cabeza de las jibias y contráctiles en calamares. Junto con los 8 brazos restantes, conforman la corona tentacular (Roper *et al.*, 1984).

Ventosas: estructuras musculares succionadoras, localizadas sobre los brazos y tentáculos (raramente en la membrana bucal) de los cefalópodos. Algunas son pedunculadas, con bastoncillos musculares que se contraen. Estas son contadas en renglones longitudinales o transversales (Roper *et al.*, 1995).

Ventral: se refiere a la parte inferior o superficie del cuerpo de los cefalópodos en la que el embudo está localizado; es el lado opuesto de la superficie dorsal (Roper *et al.*, 1984).

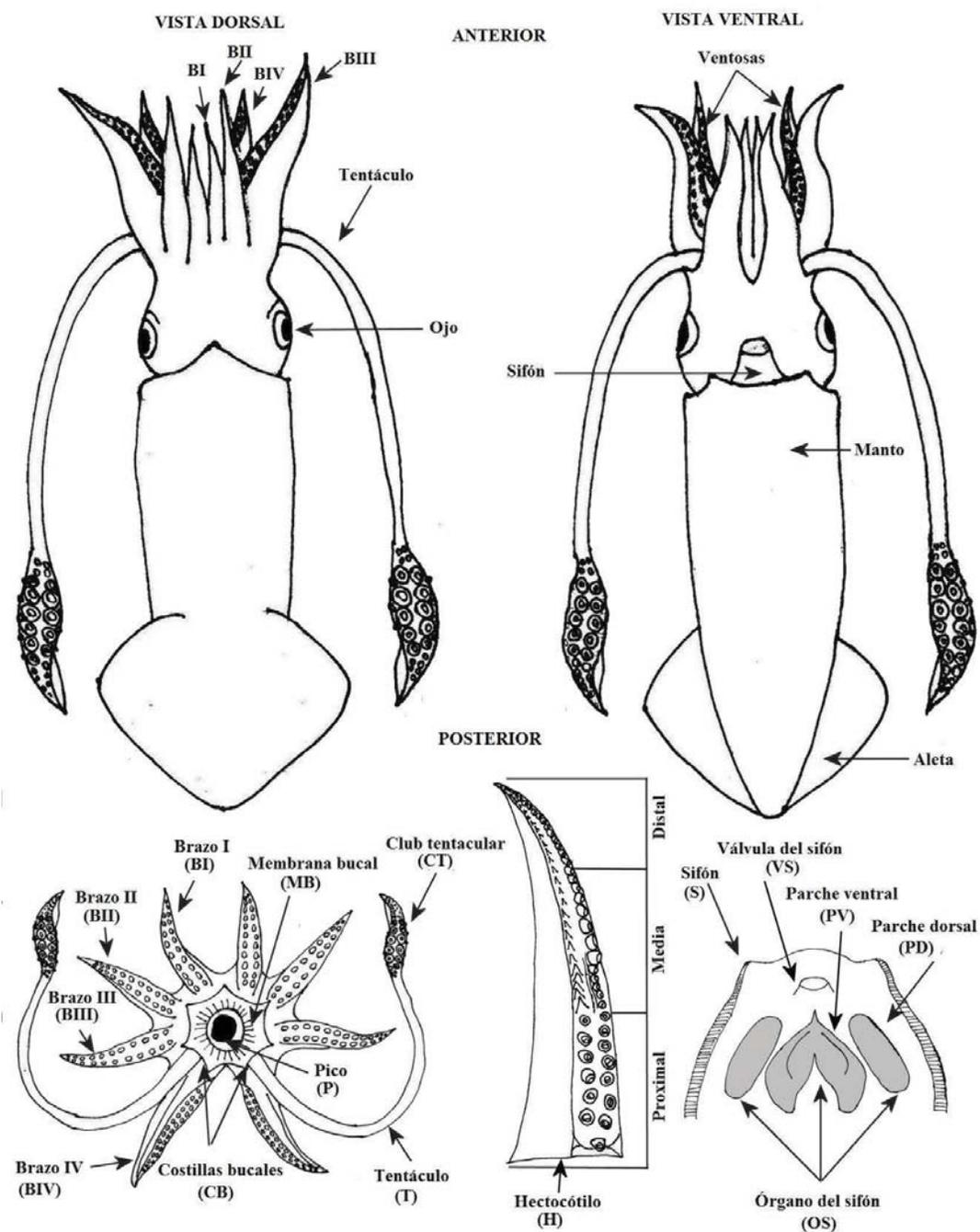


Figura 1. Diagrama compuesto que muestra las características morfológicas básicas de un calamar.

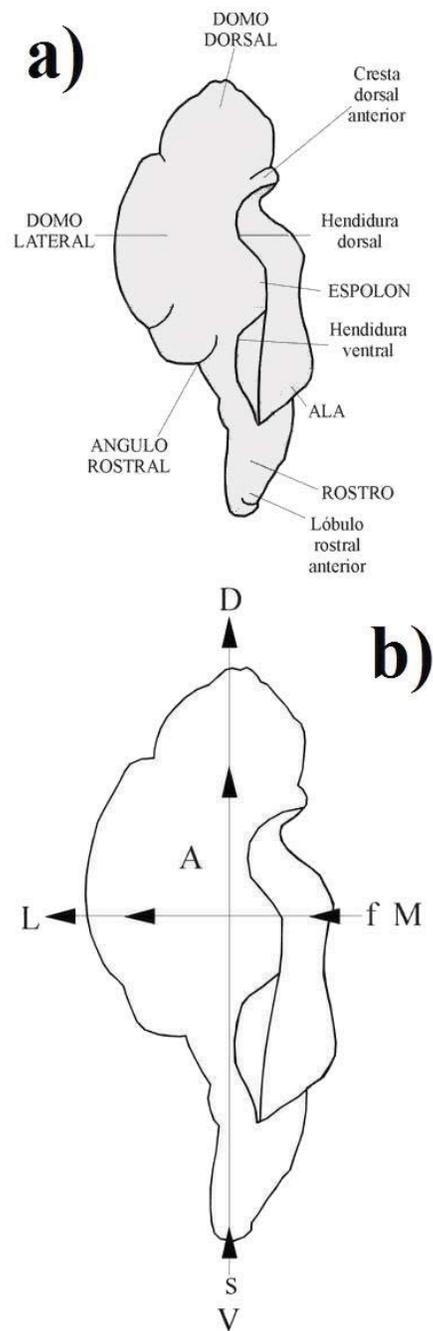


Figura 2. Esquemas del estatolito derecho mostrando las orientaciones y términos. (a) Vista anterior (tomado de Clarke 1978); (b) planos de orientación (tomado de Lipinski *et al.*, 1991). D:dorsal; V: ventral; L: lateral; A: anterior; M: medial; s: sagittal; f: frontal (tomado de Flores y Garland 2002).

1. INTRODUCCIÓN

Los calamares de la familia Loliginidae (Suborden: Myopsida), están representados por alrededor de 47 especies agrupadas en diez géneros y nueve subgéneros (Brakoniecki, 1986; Nesis, 1987; Vecchione *et al.*, 2005; Jereb *et al.*, 2010), distribuidas en las zonas neríticas de los mares tropicales, subtropicales, y templados del mundo (Young, 1972; Okutani, 1980; Roper *et al.*, 1984). Son abundantes e importantes en la red trófica del ecosistema, como depredadores de peces pequeños e invertebrados, y como presa de peces y mamíferos marinos (Fields, 1965; Recksiek y Frey, 1978; Pauly *et al.*, 1998; Markaida y Hochberg, 2005; Galván-Magaña *et al.*, 2007).

En la costa del Océano Pacífico mexicano se reconocen cinco especies de loliginidos: *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis* Berry, 1911, *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki y Roper, 1985, *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae* (Hoyle, 1904), *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* Berry, 1911, y *Pickforditeuthis vossi* Brakoniecki 1996. (Okutani y McGowan, 1969; Okutani, 1995; Roper *et al.*, 1995; Alejo-Plata *et al.*, 2001; Alejo-Plata, 2002; Sánchez, 2003; Markaida y Hochberg, 2005). Sin embargo, aún existe incertidumbre en la validez de algunas especies.

A pesar de que los estudios taxonómicos de los loliginidos se iniciaron en 1798 (Brakoniecki, 1986), a nivel mundial la taxonomía de la familia Loliginidae sigue considerándose incompleta (Voss *et al.*, 1998b; Anderson, 2000a, 2000b; Vecchione *et al.*, 2005; Jereb *et al.*, 2010). Esta familia a pesar de no ser muy diversa (Jereb *et al.*, 2010), presenta varios problemas sistemáticos, los cuales incluyen falta de estabilidad taxonómica en niveles superiores (subfamilia, género y subgénero) y problemas a nivel de especie, debido a la semejanza en la talla y forma de las diferentes especies, incluyendo además la posibilidad de la existencia de especies crípticas y de hibridación natural entre especies vecinas (relacionadas-cercanas) (Brakoniecki, 1986; Vecchione *et al.*, 2005).

La falta de descripciones detalladas que garanticen la correcta identificación de las especies dificulta la gestión de estos recursos. Los loliginidos suelen pescarse de forma artesanal y también se capturan de manera incidental en las pesquerías de arrastre de camarón en la costa del Pacífico mexicano y el Golfo de México (Roper *et al.*, 1984; Cardozo y Valdivieso, 1988; Roper *et al.*, 1995; Barrientos y García Cubas, 1997; Alejo-Plata *et al.*, 2001; Alejo-Plata, 2002; Sánchez, 2003). La comercialización se realiza durante todo el año y la demanda sigue aumentando; por lo cual existe la necesidad de definir el estatus taxonómico del grupo a través de la exploración de análisis alternativos a los utilizados hasta la fecha.

Dada la falta de estudios taxonómicos, existe una considerable confusión en la identificación de especies y se desconoce el número total de especies válidas en la región del Pacífico mexicano. Por lo tanto, la discriminación adecuada y veraz de las especies permitirá comenzar con los estudios de biología necesarios para la implementación de planes de manejo precisos, basados en un enfoque individual y sustentable de la pesca en nuestro país.

2. ANTECEDENTES

El conocimiento científico de los calamares loliginidos lo inició Jean-Baptiste Lamarck en 1798 con la descripción del primer género y especie *Loligo vulgaris*. En 1817 William-Elford Leach enlistó a los géneros *Sepia* y *Loligo* en la familia *Sepiidae*. Posteriormente Lesueur (1821) expuso argumentos contundentes para diferenciar al género *Loligo* del género *Sepia* y creó su propia familia, la familia *Loligoidae*, que incluía los géneros *Loligo*, *Leachia* y *Onykia*.

Más tarde Blainville (1824) agregó un nuevo género *Sepioteuthis* (*Sepioteuthis sepioidea*) a la familia *Loligoidae*. En 1841 Alcide d'Orbigny usó la ortografía *Loligidae* para la familia e incluyó los géneros *Sepioteuthis*, *Loligo*, *Teudopsis*, *Lepidoteuthis* y *Beloteuthis*. Más de una década después Steenstrup (1856) describió un nuevo género para esta familia *Loliolus* con la especie *L. typus*, actualmente aceptada como *Loligo hardwickei* Gray, 1849.

En 1881, Johannes-Japetus Steenstrup describió el género *Lolliguncula* que incluía a la especie *L. brevis* (Blainville, 1823) y separó el grupo Sepio-Loliginei en dos divisiones, la división *Sepia* incluyendo los géneros *Sepia*, *Sepiella*, *Hemisepius*, *Sepiadarium*, *Sepioloidea*, *Idiosepius* y *Spirula*, y la división *Loligo* (=Loliginei) con *Loligo*, *Sepioteuthis* y *Loliolus*. Steenstrup (1881) fue el primer investigador en manejar el concepto moderno de la familia *Loliginidae*. Por tal razón Jatta (1896) y Naef (1921 y 1923) atribuyeron *Loliginidae* a Steenstrup (1861). Aunque el trabajo de Steenstrup es fundamental en el entendimiento de la familia, por el principio de Prioridad, Lesueur (1821) debería ser acreditado con la descripción de esta familia. El hecho de que *Loliginidae* recibiera considerable revisión entre el tiempo de Lesueur (1821) y Steenstrup (1861, 1881) no invalida la descripción de la familia hecha por Lesueur.

En 1912 Adolf Naef revisó los géneros de loliginidos y creó el género *Doryteuthis* (*Doryteuthis plei* (Blainville, 1823)). Ocho años después Wülker (1920) describió el género *Alloteuthis* (*Alloteuthis media* (Linnaeus, 1758)). Posteriormente Berry (1929) creó el

género monotípico *Loliolopsis* (*Loliolopsis chiroctes*). Sin embargo, tiempo después Voss (1971) encontró que *L. chiroctes* era un sinónimo subalterno de *Loligo diomedae* Hoyle, 1904, resultando en la combinación *Loliolopsis diomedae*. Varias décadas después Adam (1939) revisó el género *Sepioteuthis* a detalle considerable y en 1945, Alfred Rehder propuso el género monotípico *Uroteuthis* con la especie *U. bartschi*.

Los estudios enfocados a esclarecer los problemas taxonómicos de la familia Loliginidae iniciaron a finales del siglo pasado, basados principalmente en caracteres morfológicos (Natsukari, 1983; Brakoniecki, 1986; Vecchione *et al.*, 1998).

No obstante el enorme esfuerzo realizado, la base taxonómica de la familia Loliginidae aún es incompleta y compleja, especialmente en lo que respecta a la división genérica y de especies. Al respecto varias autoridades han coincidido en la necesidad de realizar una revisión taxonómica urgente en este grupo (Voss, 1977; Roper *et al.*, 1983a; Guerra, 1992; Voss *et al.*, 1998a, 1998b; Anderson, 2000a).

Tradicionalmente, los caracteres morfológicos y morfométricos han sido utilizados en estudios taxonómicos, para establecer clasificaciones sistemáticas y relaciones filogenéticas en cefalópodos (Young y Vecchione, 1996). Recientemente la aplicación de técnicas moleculares como herramienta complementaria ha proporcionado resultados satisfactorios en estudios de especiación y en separación de formas de especímenes no identificados mediante características morfológicas muy similares (Anderson, 2000a y 2000b; Vecchione *et al.*, 2005 y Anderson *et al.*, 2008).

Por otra parte Anderson (1996) realizó un análisis cladístico preliminar usando 48 caracteres morfológicos. Sin embargo debido a la complejidad del grupo sus resultados no fueron concluyentes. Las técnicas moleculares también han sido utilizadas para investigar relaciones filogenéticas entre loliginidos y discriminar especies (Brierley y Thorpe, 1994; Brierley *et al.*, 1996). En este estudio Anderson (2000a) recopiló secuencias de dos genes mitocondriales (el gen ribosomal de ARN 16S y el gen Subunidad I del Citocromo Oxidasa

(COI) de 19 especies de loliginidos, encontrando resultados consistentes para la filogenia de esta familia. Sin embargo, concluye que es necesario realizar estudios moleculares, morfológicos, de comportamiento y de desarrollo ontogénico para aclarar relaciones entre las especies de loliginidos y entre estos y otros taxa de calamares. Vecchione *et al.* (2005) mencionan que los problemas de la sistemática de los loliginidos se pueden dividir en dos categorías generales: 1) problemas a nivel especie, incluyendo la determinación de especies crípticas y la posibilidad de hibridación natural entre especies estrechamente vinculadas. 2) problemas sistemáticos en niveles superiores, tales como caracteres morfológicos homólogos y la estabilización taxonómica a niveles superiores a la especie (subgénero, género y subfamilia).

Los estudios sobre loliginidos en México incluyendo adultos y paralarvas, se remiten a descripciones básicas y mapas de distribución de las especies (Okutani y McGowan, 1969; Young, 1972; Okutani, 1980; Roper *et al.*, 1984; Barrientos y García-Cubas, 1997; Alejo-Plata, 2002; Sánchez, 2003; Arizmendi-Rodríguez *et al.*, 2011). En general se reconoce la existencia de diez especies de loliginidos con distribución en aguas mexicanas, cinco en el Golfo de México y Caribe mexicano: *Doryteuthis (Doryteuthis) plei* (Blainville, 1823), *D. (Doryteuthis) roperi* (Co hen, 1976), *D. (Amerigo) pealeii* (Le sueur, 1821), *D. (Doryteuthis) Lolliguncula (Lolliguncula) brevis* (Blainville, 1823) y *Sepioteuthis sepiodea* (Blainville, 1823) (Barrientos y García-Cubas, 1997; Jereb *et al.*, 2010); y cinco especies para las costas del Océano Pacífico mexicano: *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, *L. (Lolliguncula) argus*, *L. (Loliolopsis) diomedae*, *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* y *Pickfordiateuthis vossi* (Roper *et al.*, 1984; Roper *et al.*, 1995; Okutani, 1995).

Adicionalmente, en esta región varios autores (Cardozo y Valdivieso, 1988; Alejo-Plata *et al.*, 2001) mencionan haber encontrados ejemplares que se ajustan a la descripción de *Lolliguncula tydeus* Brakoniecki (1980). Esta especie fue descrita por Brakoniecki (1980), con base en organismos identificados y catalogados originalmente como *Loliolopsis diomedae* Hoyle (1904). El material examinado para la descripción incluyó tanto a machos como hembras, teniendo una buena representación de tallas (26-53 mm de LM).

Brakoniecki, realizó una descripción morfológica detallada de estructuras externas e internas y separó a la especie basándose principalmente en las diferencias en la forma del hectocótilo. Sin embargo, seis años después el mismo Brakoniecki (1986) sinonimizó a *Lolliguncula tydeus* con *L. panamensis*, argumentando que los especímenes utilizados en la descripción original correspondían a especímenes juveniles de *L. panamensis*. En la revisión más actual de cefalópodos del mundo Jereb *et al.* (2010) sólo reconocen cinco especies válidas para el Pacífico Mexicano, incluyendo a *L. tydeus* como sinónimo de *L. panamensis*.

Debido a la importancia económica que representan los cefalópodos para el país y ecológica para el ecosistema, en este estudio se planteó realizar una revisión taxonómica basada en información morfológica, morfométrica y molecular de las especies de la familia Lolliginidae distribuidas en las costas del Océano Pacífico mexicano, el cual contribuirá a esclarecer el número de especies que habitan realmente en las costas del Pacífico mexicano.

3. OBJETIVOS

3.1 GENERAL:

Realizar una revisión de las especies de loliginidos presentes en las costas del Pacífico mexicano.

3.2 PARTICULARES:

- 1.- Realizar una recolecta de loliginidos de las costas del Pacífico mexicano.
- 2.- Determinar taxonómicamente los ejemplares recolectados y los ejemplares depositados en la colección de invertebrados del Museo de Historia Natural de Santa Bárbara, California, E.U.A.
- 3.- Realizar un estudio de morfometría geométrica de los estatolitos.
- 4.- Estudiar la identidad haplotípica de las especies.

4. HIPÓTESIS

En las costas del Pacífico mexicano se reconocen cinco especies de calamares de la familia Loliginidae.

5.- MATERIAL Y METODOS

5.1.- ÁREA DE ESTUDIO

El Océano Pacífico mexicano comprende desde Cabo Corrientes en el norte de la costa occidental de Baja California hasta la frontera con Guatemala en el sur de Chiapas. La línea costera tiene una longitud de aproximadamente 7147 km y se caracteriza por numerosas zonas estuarinas que cubren 892 800 ha (De la Lanza Espino, 1991; Contreras-Espinosa, 1993; Tamayo, 2004). Al igual que todo el Pacífico oriental tropical, la línea costera de México tiene una orientación longitudinal y continua, con pocas islas oceánicas (Víctor *et al.*, 2001), exceptuando el Golfo de California, donde existen aproximadamente 900 islas (SEDESOL, 1994) (Fig. 3). La costa occidental de la península incluye la porción más sureña del sistema de la Corriente de California. El sistema de corrientes frente a la costa occidental de la península de Baja California se encuentra bajo la influencia del patrón de circulación del océano Pacífico oriental, el cual es dominado por la Corriente de California (CC) y la Corriente Norecuatorial (CNE) (Wyrcki, 1966). La CC es una rama del giro anticiclónico del Pacífico Norte y fluye superficialmente hacia el ecuador, extendiéndose hasta 1000 km de distancia de la costa y con una profundidad que varía entre 100 y 300 m. A lo largo de la costa por dentro de la CC, una estrecha contracorriente costera denominada Corriente de Davidson fluye normalmente hacia el norte durante otoño e invierno (Simpson, 1987).

La zona del Alto Golfo de California se caracteriza por una plataforma continental amplia (125 a 150 km), y somera (< 50 m de profundidad), (Álvarez y Gaitán, 1994). En el interior del Golfo de California la costa occidental es dominada por zonas rocosas, con escasos arrecifes coralinos, manglares y playas arenosas, sin aportes de ríos, muchos cañones escarpados y una plataforma continental estrecha, aproximadamente 5 km de ancho en promedio, teniendo un máximo de amplitud en el área de Bahía Concepción y Bahía de La Paz (Contreras-Espinosa, 1993; Álvarez y Gaitán, 1994). La costa oriental del Golfo tiene una plataforma continental amplia, importantes sistemas lagunares, bahías lodosas y estuarios con amplias extensiones de manglares (71 225 ha en Sinaloa; 66 977 ha en Nayarit; CONABIO, 2008). La plataforma continental del Pacífico central mexicano es

muy estrecha (5 a 25 km de amplitud) y escarpada (Contreras-Espinosa, 1993; Álvarez & Gaitán, 1994). La zona costera de Jalisco y Colima es dominada por fondos rocosos, pero posee zonas con fondos limo-arenosos aptos para la pesca tipo camaronera. Las principales descargas fluviales son aportadas por los ríos Cuitzmala en el extremo norte y Marabasco en la porción central (Gallegos *et al.*, 2006). Contiguo a la costa de Jalisco ha sido caracterizada una surgencia intensa de febrero a mayo. En la costa de Colima también existe una surgencia de menor intensidad y extensión geográfica simultáneamente, en los mismos meses frente a Michoacán hay una surgencia débil (Gallegos *et al.*, 2006). En Michoacán la costa es escarpada y existen pocos sistemas lagunares (Coahuayana, Ostula, Coalcomán, Nexpa, Balsas). La zona costera del estado de Guerrero se caracteriza por abundantes lagunas costeras (aproximadamente 189.5 km²) y ríos (Yáñez-Arancibia, 1978), además de pequeñas zonas rocosas y coralinas. La plataforma continental del Golfo de Tehuantepec, tiene una amplitud de 100 km en promedio, desde Salinas del Marqués, Oaxaca, al Río Suchiate, Chiapas, con predominancia de fondos blandos (CONABIO, 2008).

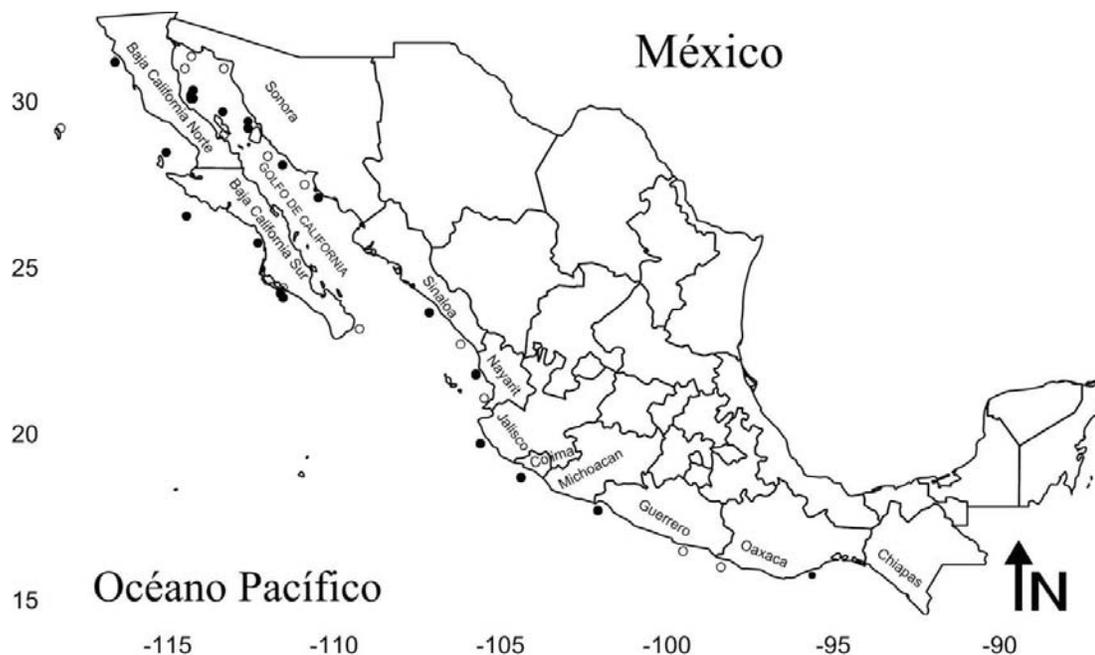


Figura 3. Área de estudio y localidades de muestreo. ●) Colección de Cefalópodos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Laboratorio de Cefalópodos), La Paz, Baja California Sur, México. y ○) Museo de Historia Natural de Santa Bárbara, California, EUA.

5.2.- RECOLECTA DE CALAMARES

Las muestras utilizadas en este estudio fueron recolectadas por medio de arrastres tipo camaronero y muestreos de oportunidad en la costa del Pacífico mexicano (Fig. 3). Se obtuvieron aproximadamente entre 20 a 50 organismos por localidad, incluyendo la costa oriental y occidental de Baja California (San Felipe y Ensenada), costa occidental de Baja California Sur, Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca. Adicionalmente se analizaron 126 organismos de la colección del Museo de Historia Natural de Santa Bárbara, California, E.U.A. (SBMNH), totalizando 602 especímenes. Todos los especímenes se preservaron en alcohol al 70%, pero tuvieron diferente tratamiento durante la fijación (Tabla I).

Tabla I. Relación de cruceros realizados en la costa del Pacífico mexicano y Golfo de California: localidad, número de especímenes, crucero, fijador y preservador utilizados, número de especímenes por especie. Abreviaturas: CIBNOR = Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste; UAENIP = Unidad Académica Escuela Nacional de Ingeniería Pesquera; CUCSUR = Centro Universitario de la Costa Sur; SBMNH = Museo de Historia Natural de Santa Bárbara California. Lp = *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*; La = *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*; Ld = *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea*; Do = *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*; Lsp1 = *Lolliguncula* sp.1; Lsp2 = *Lolliguncula* sp.2.

Localidad	Crucero	Fijador y preservador	No. de especímenes	Especies					
				Lp	La	Ld	Do	Lsp1	Lsp2
Baja California (Costa del Pacífico)	CIBNOR-2011	96% Alcohol	29			1	28		
Baja California Sur (Costa del Pacífico)	CIBNOR-2010	96% Alcohol	53	1	5	38	9		
Baja California (Golfo de California)	CIBNOR-2008	10% Formol; 70% Alcohol (50) 96% Alcohol (65)	114	90	2	22			
Sonora	CIBNOR-2008	10% Formol; 70% Alcohol	50	48		2			
Sinaloa	UAENIP-2009	96% Alcohol	50				50		
Nayarit	UAENIP-2009	96% Alcohol	50	49		1			
Jalisco	CUCSUR-2009	96% Alcohol	26				26		
Colima	CUCSUR-2009	96% Alcohol	24				24		
Guerrero	CIBNOR-2009	96% Alcohol	50				50		
Oaxaca	CIBNOR-2011	96% Alcohol	30				30		
SBMNH		10% Formol; 70% Alcohol	126	33	5	16	12	6	54
Total			602	221	12	260	49	6	54

5.3.-ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

El análisis morfológico se realizó mediante morfometría tradicional y morfometría geométrica. En el primer análisis se tomaron medidas corporales del calamar, se realizó de esta forma debido a que la forma cilíndrica y la corona de brazos y tentáculos dificultan obtener fotografías de la misma posición de los organismos. Mientras que el análisis de morfometría geométrica se aplicó en los estatolitos. Los cuales son estructuras calcáreas compuestas de aragonita y calcita, asociado con epitelios sensoriales y localizados dentro de dos cavidades adyacentes denominados estatocistos (Clarke, 1978; Arkhipkin y Bizikov, 2000).

Para el análisis de morfometría tradicional a cada individuo se le tomaron 17 mediciones corporales con un vernier de 0.1 mm de exactitud (Roper y Voss, 1983). Las medidas incluyeron: la longitud del manto (LM), ancho del manto (AM), longitud de aleta derecha (LAD), ancho de las aletas (AA), longitud de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AC), diámetro del ojo (DO), longitud del brazo I (LBI), longitud del brazo II (LBII), longitud del brazo III (LBIII), longitud del hectocótilo (H), longitud del tentáculo (LT), longitud del club tentacular (LCT), ancho del sifón (AE), y longitud del sifón (LE). En este trabajo se agregaron la longitud de aleta izquierda (LAI) y la longitud intermedia del manto (LIM) (Fig. 4). Estas dos mediciones fueron incluidas porque un alto porcentaje de los organismos de *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis* presentaron una aleta más grande que la otra (Fig. 14).

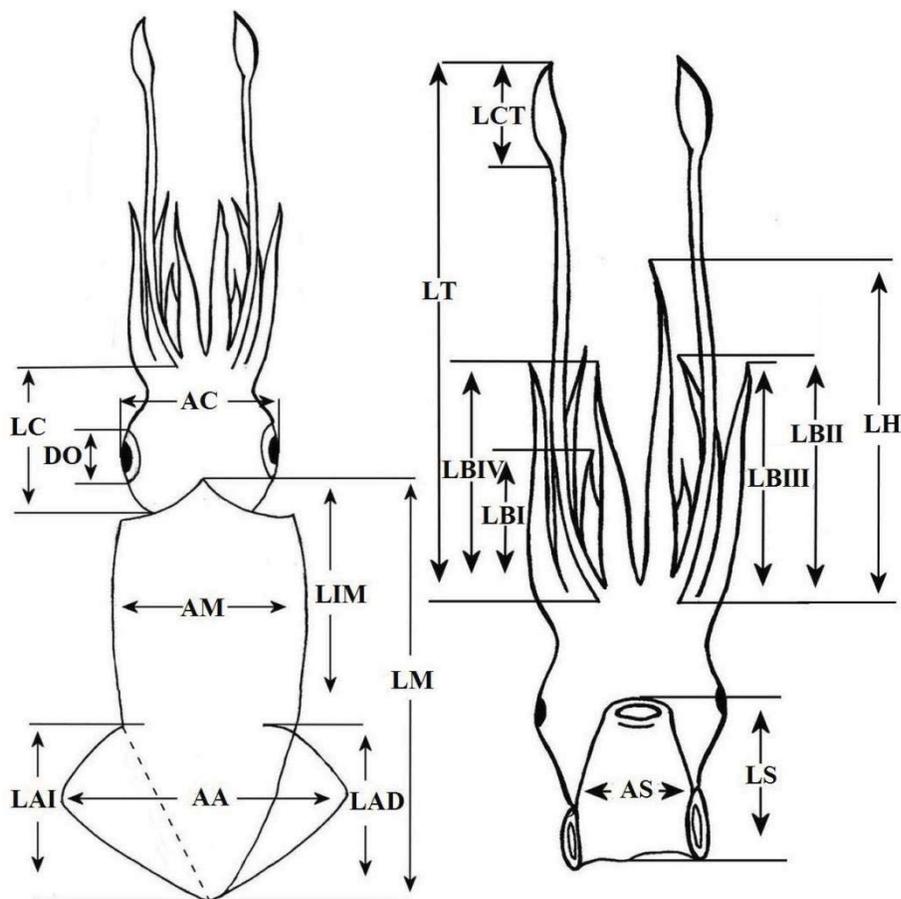


Figura 4. Diagrama de caracteres morfométricos analizados: longitud del manto (LM), ancho del manto (AM), longitud de aleta derecha (LAD), longitud de aleta izquierda (LAI), longitud intermedia del manto (LIM), ancho de las aletas (AA), longitud de la cabeza (LC), ancho de la cabeza (AC), diámetro del ojo (DO), longitud del brazo I (LBI), longitud del brazo II (LBII), longitud del brazo III (LBIII), longitud del hectocótilo (LH), longitud del tentáculo (LT), longitud del club tentacular (LCT), ancho del sifón (AS) y longitud del sifón (LS).

Las mediciones fueron expresadas como proporción en función de la longitud del manto (LM), empleando el índice de la proporción del manto propuesto por Roper y Voss (1983). Se considera la LM debido a que es una de las pocas estructuras que permanece estable, independientemente de la condición del material, la causa de muerte o el tratamiento posterior (Field, 1965). Adicionalmente se realizó la transformación angular o arcoseno ($x+0.01$), la cual estabiliza la varianza del promedio durante el estudio de proporciones, a la vez que aproxima la variable a una distribución normal (Sokal y Rohlf, 1985). Para comprobar la normalidad de los datos se realizó una prueba de normalidad de Kolmogórov-Smirnov. Esta matriz fue utilizada para los análisis multifactoriales. En este

análisis no se separaron los organismos por sexo, ya que el número de organismos para cinco de las seis especies examinadas fue relativamente pequeño; sin embargo, en el análisis no fue considerada la medida del hectocótilo para evitar la influencia de este en el análisis.

Se realizó un análisis de variables canónicas usando 530 organismos y 16 variables (excluyendo la longitud del manto). La significancia estadística de las diferencias entre los grupos fue probada por la Lambda de Willks (λ) cuyos valores cercanos o igual a cero son indicativos de un buen modelo de discriminación, contrario a los valores de uno que representan un modelo no predecible (Tabachnick y Fidell, 1996). Se obtuvo una matriz de clasificación con base a las funciones de clasificación y finalmente con la matriz de las distancias cuadráticas de Mahalanobis se realizó un análisis de grupos por medio del algoritmo de unión media no ponderada (UPGMA), mediante distancia euclidiana. Los análisis fueron realizados usando el programa Statistica versión 8.0.

Para el análisis de morfometría geométrica se extrajeron los estatolitos de cada espécimen, estos fueron limpiados del exceso de tejido con solución jabonosa. Posteriormente fueron mantenidos en tubos ependorff en alcohol etílico al 70%.

Se obtuvo de cada uno de los estatolitos izquierdos recuperados (n=179) un registro fotográfico de la vista anterior para conformar la colección fotográfica. Las fotografías fueron tomadas con un microscopio digital MIC-D Olympus con una interface conectada a una computadora. Las imágenes fueron catalogadas de acuerdo con la especie, las cuales habían sido identificadas previamente como *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis* (n=45), *L. (Lolliguncula) argus* (n=4), *L. (Loliolopsis) diomedae* (n=113) y *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* (n=17). Las formas *Lolliguncula* sp. 1 y *Lolliguncula* sp. 2. no se incluyeron en este análisis debido a que estos especímenes antes de ser incorporados la colección del Museo de Santa Bárbara, California, pasaron por un proceso de fijación en formaldehído, lo cual provoco que los estatolitos se desintegraran.

En cada fotografía se digitalizaron las cotas anatómicas (*landmarks*), es decir, puntos definidos de manera natural en el estatolito. El criterio para la selección de las marcas consistió en elegir aquellas que pudieran reconocerse en todos los estatolitos, de acuerdo con esto se asignaron tres "marcas naturales" (Fig. 5). Las marcas naturales fueron colocadas en la parte media del domo dorsal, en el ángulo rostral y en la punta del lóbulo rostral anterior (Fig. 2 y Fig. 5).

Para tener una representación de la forma, se utilizaron estas tres marcas para ubicar otras cotas (semimarcas ó *semilandmarks*). mediante dos sistemas de referencias, una a partir de líneas radiales y otra con líneas paralelas. Con base en estas, se pudo asignar y ubicar cada marca a partir de la intersección de cada línea radial o paralela con el entorno del estatolito (Fig. 5).

El Análisis Generalizado de Procrustes fue utilizado para eliminar los efectos ajenos a la variación propia de la forma como son la posición, escala y orientación de las configuraciones de los puntos que definen el contorno del estatolito. El efecto de la posición y escala se eliminó poniendo todas las configuraciones sobre un mismo origen y escalándolas a un mismo tamaño de centroide. La técnica de rotación hace ajustes rotacionales superponiendo una configuración de puntos sobre otra, para lo cual emplea el criterio de mínimos cuadrados que rota, los objetos para minimizar la sumatoria de las desviaciones cuadráticas, de las distancias entre los puntos. La finalidad del mismo es remover la información referente al tamaño, la orientación y la posición de los estatolitos, con el propósito de que la única variable a analizar sea la forma (Rohlf y Slice, 1990; Rohlf, 1999a). Las coordenadas obtenidas mediante el método de Procrustes Generalizado fueron transformadas mediante un eigenanálisis que consiste en ajustar una función de interpolación a las coordenadas X, Y de los puntos homólogos para cada estatolito en una muestra.

Se realizó un análisis de componentes principales (ACP) y un análisis de variables canónicas (AVC). Estos análisis producen un nuevo juego de variables que son la

combinación lineal de las variables originales, pero la diferencia más importante entre ambos es que ACP construye variables que son utilizadas para examinar la variación entre individuos dentro de una muestra, mientras que AVC construye variables para describir la posición relativa de grupos en la muestra (Zelditch *et al.*, 2004).

En este sentido los valores de las deformaciones parciales fueron obtenidos mediante un análisis de componentes principales (ACP). Las deformaciones parciales son vectores de componentes principales en el morfoespacio y son usados para describir las mayores tendencias de la variación de la forma entre los estatolitos a manera de deformación (Rohlf, 1999b).

A partir de los valores de deformaciones parciales se llevó a cabo un Análisis de Variables Canónicas (AVC), además de describir la variación entre grupos. El AVC produce un nuevo juego de variables que son las combinaciones lineales de las variables originales que cuantificaron mejor las diferencias entre los grupos. Estas diferencias en los grupos se observaron al graficar los valores de deformación parcial producidos del AVC. El análisis de variables canónicas entre sus bondades realiza un análisis discriminante y aporta un resultado a través de un valor de Lamda de Wilks (λ) el objetivo de hacer la comparación de los grupos formados y evaluar la correlación entre los mismos. Valores cercanos a cero de λ significan que existe una discriminación perfecta, mientras que valores cercanos a 1 significan que no existe discriminación entre los grupos y se interpreta que son el mismo grupo (Tabachnick y Fidell, 1996; Zelditch *et al.*, 2004)

Se obtuvieron las distancias morfométricas entre las especies con el propósito de determinar su grado de afinidad morfológica. Fueron utilizadas las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2). Esta asignación se basa en la distancia existente de individuo y la media del grupo más cercano. A partir de estas distancias se generó un dendograma, que permitió agrupar a las especies con base en su similitud morfológica. Finalmente, se obtuvieron las gradillas de deformación morfométrica, para obtener la variación morfológica, la cual se

obtuvo estimando una forma promedio para cada especie, y posteriormente todos los organismos fueron comparados, con su forma promedio correspondiente.

Los análisis morfométricos se llevaron a cabo en los paquetes: TPS diseñados por F. J. Rohlf (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) e IMP creado por H. D. Sheets (<http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>); los análisis multifactoriales (ACP, CVA) se llevaron a cabo en los paquetes estadísticos: Xlstat Pro 7.5, y Statistica versión 8.0 (<http://www.StartSoft.com>).

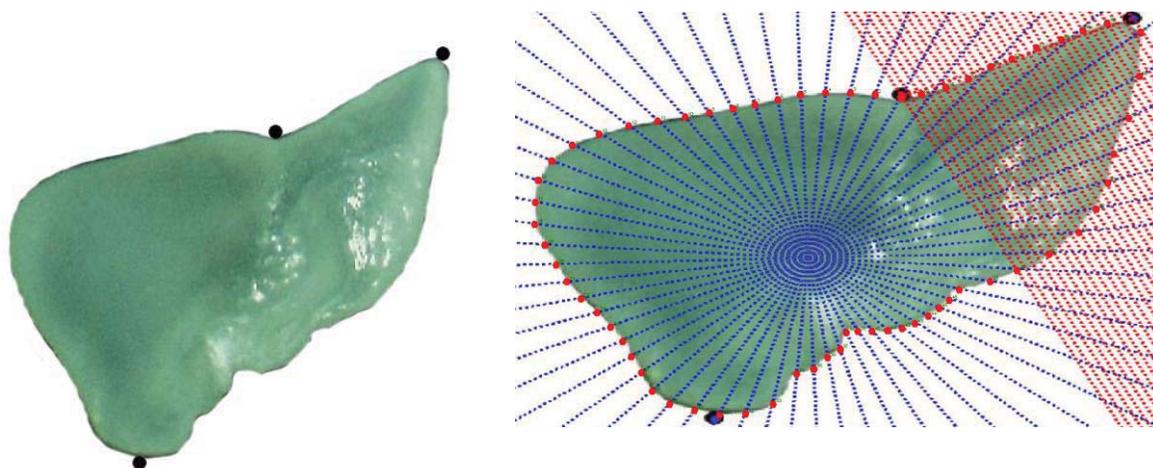


Figura 5 Cotas naturales (izquierda) usadas para representar la morfología de los estatolitos y puntos digitalizados sobre la referencia construida (derecha).

5.4.- ANÁLISIS GENÉTICO

El ADN total se obtuvo de tejido de aproximadamente 1 cm de cada brazo III, y se conservó en alcohol etílico al 96% hasta su análisis. El ADN se purificó empleando un Kit de extracción (Kit Qiagen) para tales propósitos.

Se amplificó un fragmento de la Subunidad I del Citocromo Oxidasa (COI) vía PCR empleando los iniciadores LCO1490 y HC02198 desarrollados por Folmer *et al.* (1994). Para cada individuo se realizó un reacción de 35 μ l, constituidas de la siguiente manera: 1.0 μ l de ADN genómico (~40ng); 3.5 μ l PCR Buffer Taq (10x); 0.7 μ l dNTP's (10mM);

2.8µl MgCl (50mM), 1.68µl Primer Forward (10mM); 1.68µl Primer Reverse (10mM); 23.29µl H₂O Molecular y 0.35 U de Taq DNA polimerasa (Invitrogen), para lo cual se empleó un termociclador *BioSystem* utilizando el siguiente protocolo: una desnaturalización a 94°C por 4 minutos, seguido de 35 ciclos cada uno de los cuales integrado por de desnaturalización a 94°C durante 30 segundos, una alineación a 48°C durante 30 segundos, y una extensión a 72°C por 60 segundos. Se realizó una extensión final de 72°C durante 5 minutos. Los productos de PCR fueron evaluados por electroforesis en geles de agarosa al 1% .

Fueron seleccionados 209 individuos que presentaron amplificación, el DNA amplificado fue transferido a un microtubo de 1,5 ml. Este tubo fue rotulado y sellado. El producto de PCR fue enviado a la compañía MACROGEN KOREA. Las secuencias viables para los análisis fueron 173.

Una vez obtenidas las secuencias, éstas fueron alineadas, editadas y recortadas al tamaño de la secuencia más corta (521 pb) para mantener homogeneidad empleando los programas Sequencher Ver. 4.1.4 (GeneCode, Inc.) y ChromasPro Ver 1.33.

Posteriormente, se realizó la caracterización de los haplotipos con el programa DnaSP v5.10.01 (Rozas *et al.*, 2009). La diversidad haplotípica y nucleotídica fueron calculadas con el programa Arlequin 3.1 (Excoffier *et al.*, 2006). Para fines comparativos con otros estudios, la distancia genética fue estimada empleando el modelo de Kimura 2 parámetros. Para detectar las entidades taxonómicas se construyó un árbol a partir del método de Neighbor-Joining, empleando el modelo de Kimura 2 parámetros. Por medio del programa Mega 5.0 (Tamura *et al.*, 2011).

Se realizó una construcción de las relaciones filogenéticas a partir de un árbol de Máxima Verosimilitud. Previo a su construcción, se buscó el mejor modelo de sustitución nucleotídica en el programa Mega 5.0 (Tamura *et al.*, 2011). Para la selección del modelo se empleó el criterio de Akaike corregido (AICc). También se construyó un árbol a partir del método de Máxima Parsimonia. El soporte fue evaluado mediante 1000 réplicas de *bootstrap*, para determinar la confiabilidad de las ramas de los árboles.

En la construcción del árbol se emplearon secuencias genéticas de otras especies de la familia Loliginidae (Tabla II) como grupo externo, las cuales fueron obtenidas de GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>).

Tabla II. Secuencias parciales del gen COI de loliginidos obtenidas del GenBank.

Especie	No. De acceso
<i>Lolliguncula brevis</i>	AF075396
<i>Doryteuthis gahi</i>	AF075399.1
<i>Doryteuthis pealeii</i>	HQ978731
<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	HQ529542.1

5.5.- ANÁLISIS MORFOLÓGICO

Los especímenes se revisaron de manera individual utilizando un microscopio estereoscópico Zeiss Stemi DV4. Los criterios seguidos para su identificación fueron los propuestos por Hoyle (1904), Berry (1911), Brakoniecki (1980, 1985 y 1986), Roper *et al.* (1984), Okutani (1995), Roper *et al.* (1995), y Jereb *et al.* (2010) que se basan en la forma del manto, forma de las aletas, la proporción de la longitud y ancho de las aletas (no se tomo en cuenta para este estudio debido a que *L. panamensis* presenta aletas desiguales en un alto porcentaje del numero de especímenes), longitud de tentáculos, longitud de brazos, longitud de club tentacular, número de ventosas en las costillas de la membrana bucal y en los machos se utilizo principalmente la forma del hectocótilo. Los especímenes menores a 40 mm de LM que no pudieron ser identificados con las características anteriores, fueron identificados posteriormente de acuerdo a la forma del órgano del sifón, el cual es un carácter encontrado en este trabajo como discriminatorio entre las especies de loliginidos del Pacífico mexicano. Los organismos fueron disectados y teñidos con azul de metileno, a fin de lograr una mejor observación de las estructuras morfológicas internas y externas para su identificación. Las diferencias morfológicas en el órgano del sifón fue el carácter utilizado para discriminar a las especies *a priori* a la realización de los análisis morfométricos. El órgano del sifón está formado por un par de parches ovales en forma de “V” invertida, localizado en la parte ventral y dos parches laterales en la parte dorsal del

sifón. La válvula del sifón es una abertura fija a la pared antero-dorsal del tubo del sifón (Fig. 1).

De cada especie identificada se eligió una hembra y un macho, que fueron fotografiados con una cámara digital de la parte ventral y dorsal, así como del hectocótilo en los machos y el estatolito, presentadas en las láminas de descripción morfológica. No se obtuvieron fotografías de los especímenes denominados *Lolliguncula* sp. 1 y *Lolliguncula* sp. 2, debido a que no estaban disponibles para ser fotografiados.

De los especímenes identificados se depositaron ejemplares de referencia en la colección de Cefalópodos del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Laboratorio de Cefalópodos), situado en La Paz, Baja California Sur, México.

5.6.-PRESENTACIÓN DE RESULTADOS

Se presentan los resultados de los análisis morfométricos (tradicional y morfometría geométrica), seguido de los análisis genéticos y finalmente el análisis morfológico (sistemática).

En el apartado de sistemática se presenta la clasificación del grupo. La diagnosis de la familia, género y subgénero. Las características taxonómicas de las especies, las cuales presentan el nombre, autoridad taxonómica y sinónimos, seguida de la diagnosis de la especie tomada de Jereb *et al.* (2010). Así como las características morfológicas del órgano del sifón, estatolito, hectocótilo, identidad haplotípica, localidad tipo, distribución geográfica, material examinado, lámina con fotografías y figura del hectocótilo. Mapas de distribución y finalmente lamina de las figuras del órgano del sifón de las especies.

De acuerdo con las evidencias mostradas en el análisis filogenético basado en un fragmento del gen mitocondrial COI, se tomo la decisión de proponer que *Lolliguncula*

argus sea incluida en el género *Doryteuthis*. Por lo que en su descripción es nombrada como *Doryteuthis argus*.

Para una mejor comprensión de las descripciones, en la figura 1 y 2, se muestran las características morfológicas básicas utilizadas para la identificación de calamares y partes de los estatolitos.

6.-RESULTADOS

6.1- ANÁLISIS MORFOMÉTRICO

Con base en la forma del órgano del sifón se identificaron y agruparon los 530 organismos en seis entidades (cuatro especies y dos formas) (Fig. 19). Los resultados encontrados de los análisis morfométricos basados en las medidas corporales soportan la existencia de fuertes diferencias entre algunos de los grupos examinados. De acuerdo con el análisis de variables canónicas soportó la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre los grupos de loligínidos (Tabla III). Las primeras tres variables explicaron el 95.4% de la variabilidad entre grupos. Los porcentajes de varianza explicados por VC1, VC2 y VC3 fueron de 61.9%, 19.5% y 13.9% (Fig. 6) respectivamente. Las funciones de la clasificación correcta obtenidas para los seis grupos produjeron una matriz con el 77.6 % de promedio de asignación correcta. El grupo *Lolliguncula* sp. 1 presentó un porcentaje de asignación correcta muy bajo (33.3%) dada la confusión que presentó con *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea*. Otros dos grupos con porcentaje de clasificación relativamente bajo fueron *L. argus* y *D. opalescens*. El porcentaje de asignación más alto fue para *L. (Lolliguncula) panamensis* con 97.1% (Tabla IV).

Tabla III. Parámetros de las tres variables canónicas.

Variable	Lambda	Ji-cuadrada	gl	Probabilidad
VC1	0.0236	1940.40	75	P<0.0000
VC2	0.1383	1025.52	56	P<0.0000
VC3	0.3492	545.41	39	P<0.0000

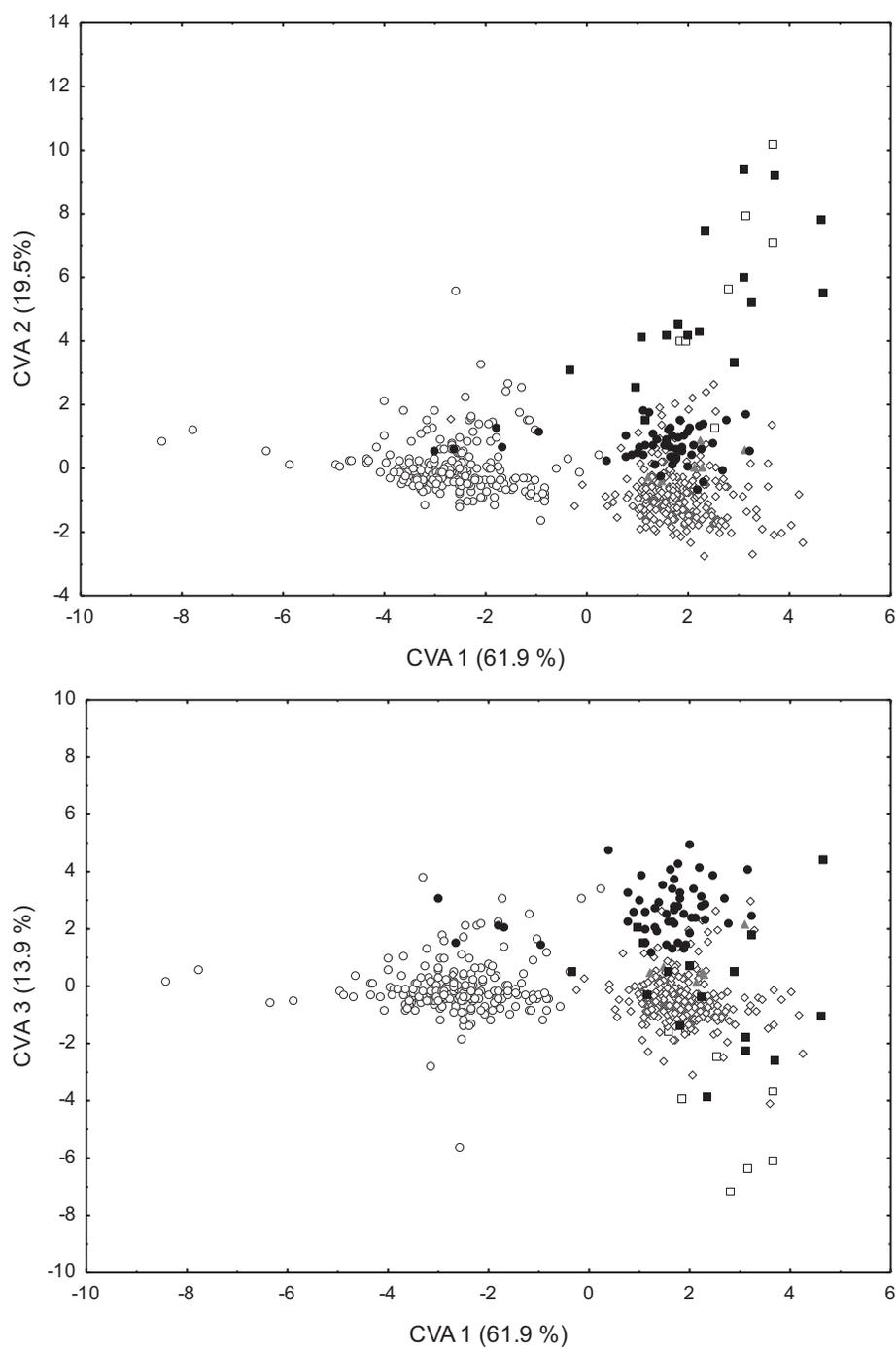


Figura 6. Distribución de frecuencias anotadas obtenidas de AVC en seis grupos. ○ *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, □ *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*, ◇ *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea*, ▲ *Lolliguncula* sp. 1, ● *Lolliguncula* sp. 2 y ■ *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*.

Tabla IV. Matriz de clasificación de las especies de la familia Loliginidae. Lp = *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*; La = *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*; Ld = *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae*; Lsp1 = *Lolliguncula sp.1*; Lsp2 = *Lolliguncula sp 2*; Do = *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*.

Especies	% Correcto	No. de especímenes clasificados						Total
		Lp	La	Ld	Lsp1	Lsp2	Do	
Lp	97.19	208	1	1	1	3	0	214
La	75.00	0	6	2	0	0	0	8
Ld	94.39	1	0	219	1	11	0	232
Lsp1	33.33	0	0	4	2	0	0	6
Lsp2	90.74	5	0	0	0	49	0	54
Do	75.00	1	2	1	0	0	12	16

De acuerdo con la correlación de las variables con respecto a las VC's, las tres variables con mayor correlación fueron para la VC1 (61.9%): longitud de la aleta izquierda, longitud de la aleta derecha y longitud intermedia del manto. Mientras que para la VC2 (19.5%) los caracteres mas informativos fueron: longitud del tentáculo, longitud del club tentacular y ancho de la cabeza y finalmente para la VC3 (13.9%) fueron: ancho del sifón, ancho de la cabeza y longitud de la cabeza (Tabla V).

Por otro lado en el VC1 se proyecta la separación de *L. panamensis* del resto de las especies (*L. diomedae*, *L. argus*, *D. opalescens*, *Lolliguncula sp. 1* y *Lolliguncula sp. 2*). Aunque hay una sobreposición de formas en VC2 y VC3 es posible observar aglomeraciones asociadas a cada especie. De esta manera, sin considerar a *L. panamensis*, de la VC2 es posible distinguir a *L. diomedae*, *D. opalescens* y *Lolliguncula sp. 2* del resto de las especies. Los resultados obtenidos del VC3 muestran la separación de *L. argus* de *D. opalescens*, *L. diomedae*, *Lolliguncula sp. 1* y *Lolliguncula sp. 2* (Fig. 6).

Tabla V. Correlación de variables con las VC's de calamares en la familia Loliginidae de las costas del Pacífico de México. Las tres primeras variables con mayor contribución son resaltadas.

Medidas	CV1 (61.9%)	CV2 (19.5%)	CV3 (13.9%)
Ancho de manto	0.171480	0.385246	0.241742
Longitud de aleta I	0.465680	-0.235947	-0.040737
Longitud de aleta D	0.386146	-0.201109	-0.067915
Longitud intermedia del manto	-0.769860	0.263458	-0.044251
Ancho de la aleta	0.246934	-0.092860	0.000141
Longitud del sifón	0.133937	0.171190	0.080246
Ancho del sifón	0.129915	-0.311112	-0.392916
Longitud de la cabeza	0.171110	0.137354	0.277466
Ancho de la cabeza	0.252350	0.490012	0.454467
Diámetro del ojo	0.159098	0.022863	-0.145151
Longitud de brazos I	0.073490	0.111758	0.183470
Longitud de brazos II	0.045018	0.088165	0.025650
Longitud de brazos III	0.123661	0.381721	0.037506
Longitud del tentáculo	0.111437	0.794937	-0.224416
Longitud del club tentacular	0.273415	0.547080	-0.215554

El patrón de similitud morfológica obtenido de las distancias de Mahalanobis entre los centroides de cada grupo permitió observar que *L. argus* fue la especie más divergente morfométricamente, mientras que *Lolliguncula* sp. 1 y *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae* fueron los grupos más similares entre ellas (Fig. 7) (Tabla VI). La gran similitud entre estos dos grupos fue también notada en las dos funciones de clasificación, las cuales confundieron a la mitad de los individuos del grupo *Lolliguncula* sp. 1 con *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae* (Tabla IV).

Tabla VI. Distancias de Mahalanobis *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*, *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae*, *Lolliguncula* sp. 1, *Lolliguncula* sp. 2, *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* en las costas Pacífico de México y el Golfo de California.

	Lp	La	Ld	Lsp. 1	Lsp. 2	Do
Lp	0	79	21	27	25	55
La	79	0	59	65	73	42
Ld	1	59	0	6	12	39
Lsp. 1	27	65	6	0	10	32
Lsp. 2	25	73	12	10	0	35
Do	55	42	39	32	35	0

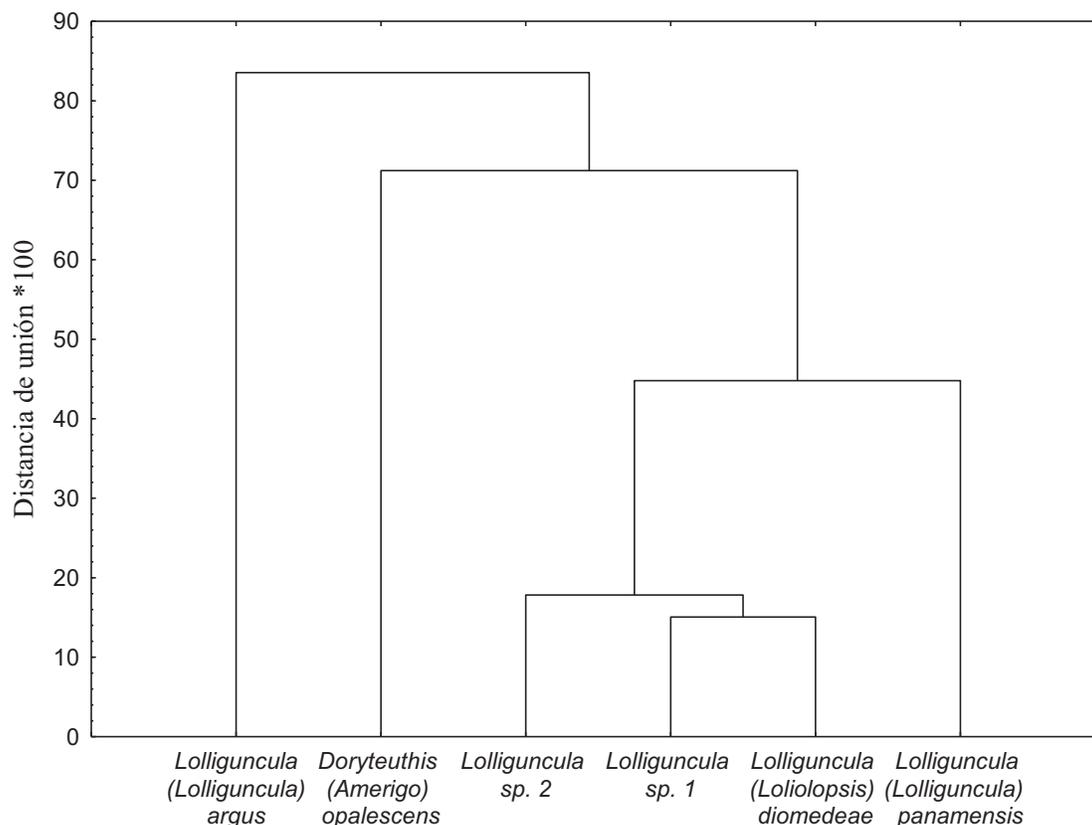


Figura 7. Clasificación de *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*, *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae*, *Lolliguncula sp. 1*, *Lolliguncula sp. 2*, *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* en las costas Pacífico de México y el Golfo de California sobre la base de las distancias D2 de Mahalanobis UPGMA.

Por otro lado se revisó un total de 179 estatolitos de cuatro especies identificadas principalmente mediante la forma del órgano del sifón (Fig. 19). Los resultados encontrados mediante el análisis de variables canónicas indican marcadas diferencia en los estatolitos de las cuatro especies analizadas. Las primeras dos variables explicaron el 91.3% de la variabilidad entre grupos. Los porcentajes de varianza explicados por VC1 y VC2 fueron de 61.13% y 30.21%, respectivamente (Fig. 8). Análisis de variables canónicas soportó la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las especies de loliginidos (Wilk's lambda = 0.008; F=7.64; P<0.0001). La matriz de asignación correcta

obtenidas para los cuatro grupos indicó un 100% de asignación correcta, que soporta en términos generales la alta integridad taxonómica de los grupos (Tabla VII).

Los valores de la distribución del AVC muestra la discriminación de los cuatro grupos, principalmente explicados por VC1, el cual muestra diferencias de *D. opalescens* con respecto a *L. panamensis*, *L. diomedae*, *L. argus* y. Mientras que el CV2 separa a *L. panamensis* del resto de las especies (Fig. 8). La variabilidad morfológica que mostraron la forma de los estatolitos de acuerdo con las gradillas de deformación para *L. panamensis* estuvieron dadas por el lóbulo inferior del domo lateral, rostro y ala (Fig. 9a). Mientras que las diferencias en *L. diomedae* se presentan en el lóbulo rostral lateral y en el domo dorsal (Fig. 9b). Por otro lado *L. argus* presentó diferencias en la cresta dorsal anterior, ala, rostro y lóbulo rostral anterior (Fig. 9c) y finalmente *D. opalescens* mostró diferencias en el domo lateral y cresta dorsal anterior (Fig. 9d). Las cuatro especies tuvieron diferencias en el ángulo rostral (Fig. 9a, b, c, d)

Con base en las distancias de Mahalanobis, *D. opalescens* fue la especie con mayores diferencias morfológicas en su estatolito respecto al resto de las especies, mientras que *Lolliguncula argus*, *L. diomedae* y *L. panamensis* fueron las especies más similares entre ellas (Fig. 10) (Tabla VIII).

Tabla VII. Matriz de clasificación de las especies de la familia Loliginidae de acuerdo al análisis de Morfometría Geométrica del estatolito. Do = *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*; La = *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*; Lp = *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*; Ld = *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedeeae*.

Especies	% Correcto	No. de especímenes clasificados				
		Do	La	Ld	Lp	Total
Do	100	17	0	0	0	17
La	100	0	4	0	0	4
Ld	100	0	0	113	0	113
Lp	100	0	0	0	45	45

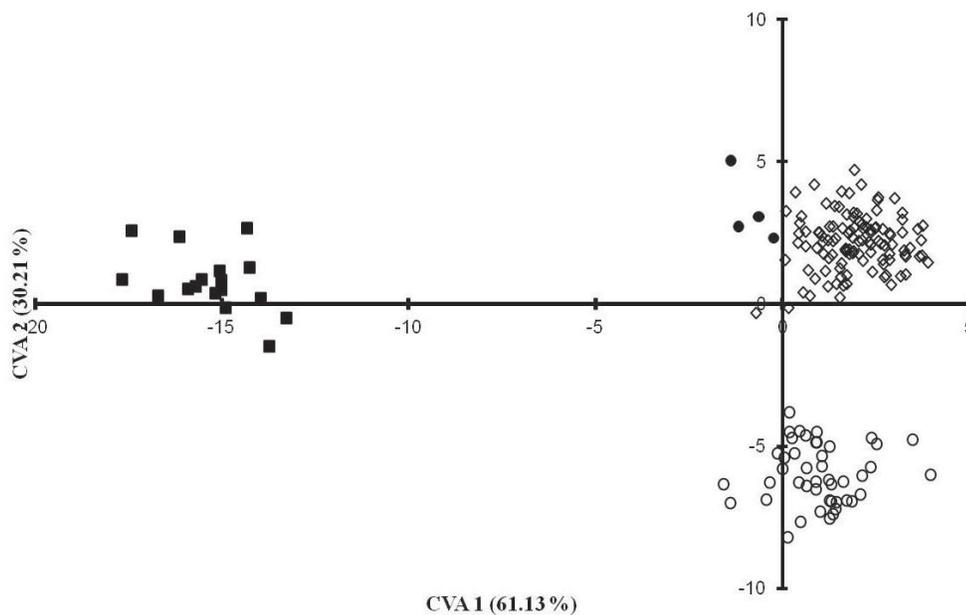


Figura 8. Distribución de los valores de deformaciones parciales obtenidos a partir de el AVC en cuatro especies mediante Morfometria Geometrica de los estatolitos. ○ *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, ● *L. (Lolliguncula) argus*, ◇ *L. (Loliolopsis) diomedeeae*, y ■ *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*.

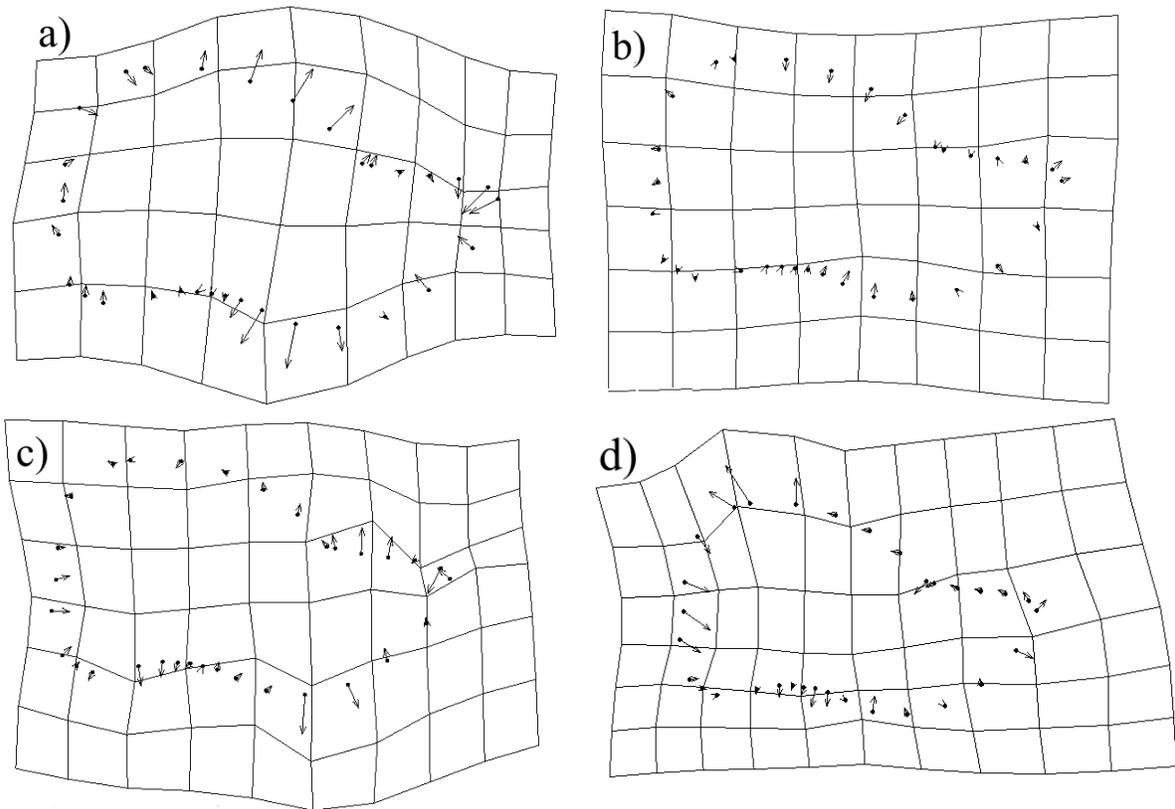


Figura 9. Gradillas de deformación expresando los cambios morfológicos en las especies de loliginidos, teniendo como referencia el promedio de cada una de las especies. a) *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, b) *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae*, c) *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* y d) *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*.

Tabla VIII. Distancias de Mahalanobis de acuerdo al análisis de Morfometría Geométrica. Do = *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*; La = *Lolliguncula (Lolliguncula) argus*; Lp = *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*; Ld = *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea*.

Especie	Do	La	Ld	Lp
Do	0	98	74	106
La	98	0	64	70
Ld	74	64	0	34
Lp	106	70	34	0

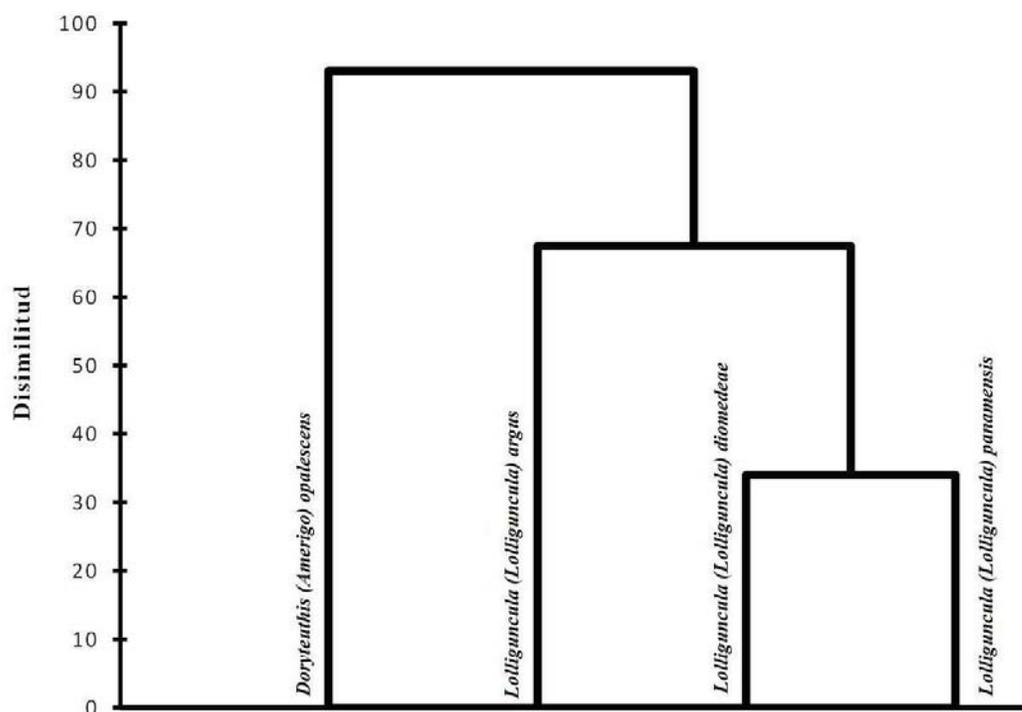


Figura 10. Clasificación de *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, *L. (Lolliguncula) argus*, *L. (Loliolopsis) diomedea*, y *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* en las costas Pacífico de México y el Golfo de California sobre la base de las distancias D2 de mahalanobis y la unión de UPGMA.

6.2.-ANÁLISIS GENÉTICO

Se obtuvieron 173 secuencias con un tamaño de 521 pb. Los sitios conservados fueron 344 y los sitios variables 177, de los cuales 139 (26.67%) fueron parsimoniosamente informativos. La comparación entre secuencias indicó un total de 60 haplotipos. A partir de este análisis se reconocieron claramente cuatro entidades asociadas a las especies identificadas como *Lolliguncula panamensis* (38 secuencias, 14 haplotipos), *Lolliguncula diomedea* (114 secuencias, 35 haplotipos), *Lolliguncula argus* (cuatro secuencias, tres haplotipos) y *Doryteuthis opalescens* (17 secuencias, ocho haplotipos). La diversidad haplotípica (h) en general fue parecida, a excepción de *L. diomedea* que obtuvo el valor más bajo con un 0.7552, mientras que la especie con una mayor h fue *L. argus*. Con lo que respecta a la diversidad nucleotídica (π) *D. opalescens* y *L. diomedea* presentaron el mismo valor de 0.003, por otro lado *L. panamensis* presentó el valor más alto (0.004) y *L. argus* el valor más bajo (0.002). Finalmente la distancia dentro de cada grupo fue de 0.3% para *L. diomedea*, *L. argus* y *D. opalescens* y de 0.5% para *L. panamensis* (Tabla IX).

Tabla IX. Valores de diversidad y distancia genética. Abreviaturas: N = número de secuencias, H = número de haplotipos, h = diversidad haplotípica, π = diversidad nucleotídica, y DG= Distancia dentro de cada grupos (valores de DG expresados en porcentaje).

	N	H	h	π	DG
<i>Doryteuthis opalescens</i>	17	8	0.8162	0.003	0.3
<i>Lolliguncula argus</i>	4	3	0.8333	0.002	0.3
<i>Lolliguncula panamensis</i>	38	14	0.8193	0.004	0.5
<i>Lolliguncula diomedea</i>	114	35	0.7552	0.003	0.3

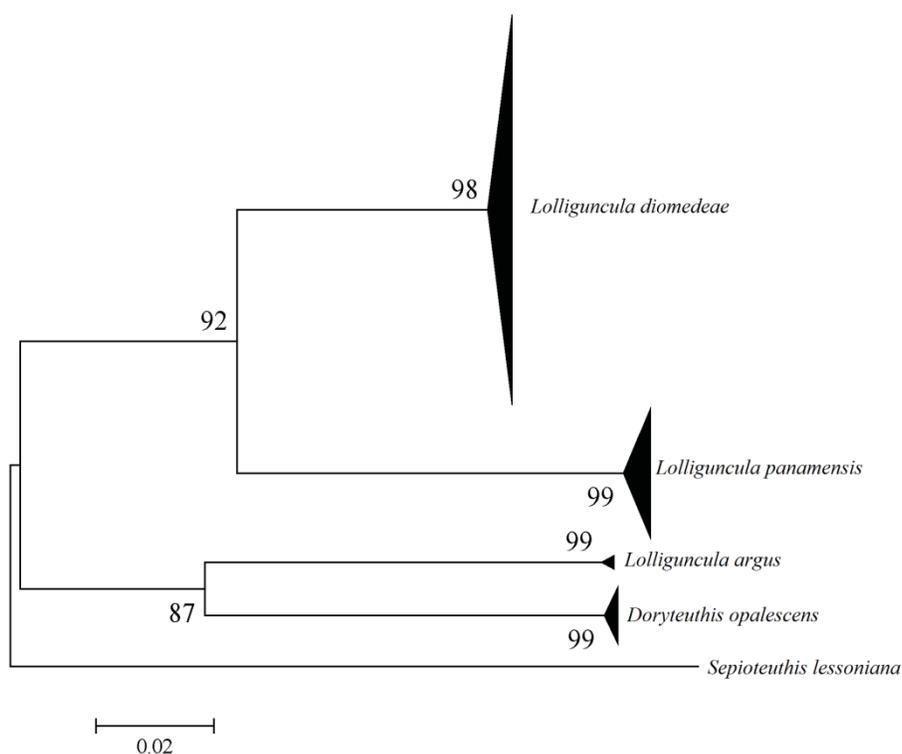


Figura 11. Árbol filogenético construido a partir del método de Neighbor-Joining reconstruido de secuencias obtenidas a partir de un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI (*Lolliguncula panamensis*, *L. argus*, *L. diomedea* y *Doryteuthis opalescens*) y como grupo externo la secuencia tomada de GenBank (*Sepioteuthis lessoniana*). La altura de los triángulos representa el n de la muestra y el ancho la diversidad dentro de la especie.

El árbol construido con el método de Neighbor-Joining y estimado con el modelo de Kimura 2 parámetros, ordenó las especies en dos ramas que corresponden a los géneros *Lolliguncula* y *Doryteuthis*. *Lolliguncula* fue soportado con un 92% de similitud y estuvo conformado por *L. panamensis* y *L. diomedea*; la rama del género *Doryteuthis* incluyó a *L. argus* y *D. opalescens* con un porcentaje ligeramente menor (87%) de soporte en sus ramas. Por otro lado, *Lolliguncula panamensis*, *L. argus* y *Doryteuthis opalescens* obtuvieron un porcentaje de similitud intraespecífico del 99%, mientras que *Lolliguncula diomedea* un 98% (Fig. 11). El análisis de distancias genéticas entre grupos estimadas con el modelo de Kimura 2 parámetros, indicó una distancia para el grupo conformado por *Lolliguncula diomedea* y *Lolliguncula panamensis* de 11.1%, mientras que para el grupo de *Lolliguncula argus* y *Doryteuthis opalescens* de 13.5%. Finalmente las especies que

presentaron mayor distancia fueron *Doryteuthis opalescens* y *Lolliguncula panamensis* (Tabla X).

Tabla X. Distancia neta entre los grupos Kimura 2 parámetros (valores expresados en porcentaje).

Especies	<i>Sepioteuthis lessoniana</i>	<i>Doryteuthis opalescens</i>	<i>Lolliguncula argus</i>	<i>Lolliguncula diomedae</i>	<i>Lolliguncula panamensis</i>
<i>Sepioteuthis lessoniana</i>					
<i>Doryteuthis opalescens</i>	20.4				
<i>Lolliguncula argus</i>	22.1	13.5			
<i>Lolliguncula diomedae</i>	19	17.2	17.6		
<i>Lolliguncula panamensis</i>	18.7	19.9	18.8	11.1	

El árbol de Máxima Parsimonia mantuvo las dos ramas de los géneros *Lolliguncula* y *Doryteuthis* con un 87% y 88 % respectivamente y confirmó la similitud entre *D. opalescens* y *L. argus* con un 59% de soporte (Fig. 12 y 13).

El mejor modelo seleccionado fue el General Time Reversible+Gamma (**GTR+G**), los valores obtenidos fueron de: 521 sitios, el valor de $-\ln L = -2054.505$, donde: $\text{frecA} = 0.274$, $\text{frecC} = 0.211$, $\text{frecG} = 0.145$, $\text{frecT} = 0.37$, $R(a) [AC] = 0,002$ $R(b)$, $[AG] = 0.033$, $R(c) [AT] = 0.09$, $R(d) [CG] = 0.01$, $R(e) [CT] = 0.428$, $R(f) [GT] = 0.034$; $\text{gamma} = 0.19$.

Una vez seleccionado el modelo, éste fue empleado para la reconstrucción filogenética con Máxima Verosimilitud. Los resultados del análisis filogenético sugieren que la familia Loliginidae en las costas mexicanas se divide en dos ramas, con dos géneros (*Lolliguncula* y *Doryteuthis*). El género *Lolliguncula* fue soportado con un 97% de similitud y está conformado por *L. diomedae*, *L. panamensis* y *L. brevis*. Mientras que la rama del género *Doryteuthis* obtuvo un valor más bajo con un 76%, agrupando a *D. gahi*, *D. pealeii*, *D. opalescens* y *L. argus*. El género *Doryteuthis* se divide en dos grupos, los cuales muestran a *D. opalescens* y *L. argus* con un 40% de soporte, mientras que para *D. pealeii* y *D. gahi* presentan un 33%.

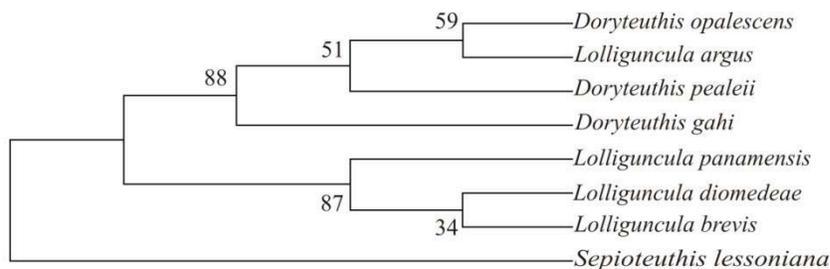


Figura 12. Árbol filogenético a partir del método de Máxima Parsimonia reconstruido de los haplotipos más frecuente de cada especie basados en un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI (*Lolliguncula panamensis*, *L. argus*, *L. diomedea* y *Doryteuthis opalescens*) y secuencias tomadas de GenBank (*Lolliguncula brevis*, *Doryteuthis gahi*, *Doryteuthis pealeii* y *Sepioteuthis lessoniana*).

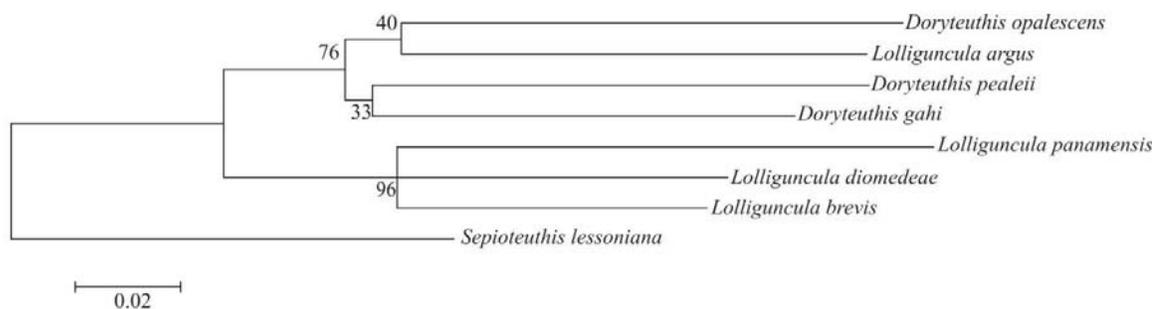


Figura 13. Árbol filogenético de Máxima Verosimilitud reconstruido a partir de los haplotipos más frecuente de cada especie basados en un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI (*Lolliguncula panamensis*, *L. argus*, *L. diomedea* y *Doryteuthis opalescens*) y secuencias tomadas de GenBank (*Lolliguncula brevis*, *Doryteuthis gahi*, *Doryteuthis pealeii* y *Sepioteuthis lessoniana*).

6.3.- SISTEMÁTICA

Phylum:	Mollusca
Clase:	Cephalopoda Cuvier, 1797
Subclase:	Coleoidea Bather, 1888
Orden:	Teuthoidea
Suborden:	Myopsida
Familia:	Loliginidae Lesueur, 1821

Diagnosis: La forma de las especies es muy variable, de corta y ancha a larga y estrecha; las aletas pueden ocupar toda la longitud del manto o solo su parte terminal, pero siempre se une al extremo posterior; el broche cartilaginoso es sencillo y recto. Los ojos están cubiertos por una membrana transparente (córnea); Los conectivos bucales se unen ventralmente al IV par de brazos; tienen siete pliegues bucales provistos de pequeñas ventosas de muchas especies, ocho brazos y dos tentáculos circumorales, dos hileras de ventosas en los brazos y en el club tentacular y no presentan ganchos. Generalmente, el brazo hectocotilizado en los machos (utilizado para la transferencia de espermátóforos del macho a la hembra) es el izquierdo del IV par de brazos (ventral); la estructura de la zona modificada (hectocótilo) de este brazo es un carácter de importancia sistemática (frecuentemente las ventosas del hectocótilo disminuyen de tamaño y número, se transforman en papilas carnosas o laminillas, o desaparecen por completo). Las hembras con un único oviducto y con glándulas nidamentales accesorias. Color: generalmente pardo-rojizo, con el dorso más oscuro, pero es muy variable dependiendo del comportamiento del animal (Roper *et al.*, 1995; Jereb *et al.*, 2010).

Género: *Lolliguncula* Steenstrup, 1881

Diagnosis: Club tentacular expandidos, con ventosas en cuatro hileras. Anillos de las ventosas de los brazos cuadrados, los dientes del margen completamente redondeados. Hectocótilo sin cresta; con ventosas reducidas y ventosas alargadas o papilas formando hileras en la parte dorsal o en ambos dorsal y ventral. Manto sin elongación en la parte

posterior en forma de cola. Aletas ampliamente redondeada, aletas más anchas que largas en los adultos. Fotóforos ausentes (Jereb *et al.*, 2010).

Subgénero: *Lolliguncula* Steenstrup, 1881

Diagnosis: Modificado solo una porción del hectocótilo, la parte proximal no modificada (Jereb *et al.*, 2010).

***Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis* Berry, 1911**

Sinonimia: *Lolliguncula tydeus* Brakoniecki, 1980.

Diagnosis: Manto robusto usualmente ancho >30% de la longitud del manto (LM), terminado en punta roma. Aletas anchas, redondeadas, su anchura 50 a 90% de la LM, la longitud generalmente mayor al 30%, de la LM. Tentáculos largos y robustos; club tentacular grandes y engrosadas, con ventosas engrandecidas en el manus, especialmente aquellas de las hileras medias cuyos anillos poseen de 23 a 27 dientes pequeños, triangulares y agudos, y mucho más pequeños en la región proximal; ventosas de los brazos con 11 a 15 dientes cortos, anchos, prominentes distalmente y poco evidentes en la zona proximal (Jereb *et al.*, 2010).

Órgano del sifón: Los parches dorso laterales son estrechos y alargados con una cresta en la parte superior. Los parches ventrales son alargados y anchos, delgados en los límites inferiores y con una protuberancia pronunciada en la parte medio. La parte superior termina en forma triangular y la inferior con puntas redondeadas. Muestra un pliegue en la parte interna que cubre el 80% de su tamaño. La válvula del sifón es ancha con un pliegue superior del mismo tamaño (Fig. 19a).

Estatolito: El domo lateral es redondeado y ancho de mucho mayor tamaño que el domo dorsal, el cual presenta un ligero pico en la punta. La separación de los domos presenta una ligera curvatura hacia arriba. El rostro es pequeño, alargado dorso-ventralmente, terminando en punta redondeada. El ala es ancha y se observan en ella: la hendidura dorsal,

la hendidura ventral y el espolón. La hendidura dorsal presenta una cresta anterior en su zona dorsal. La hendidura ventral es profunda. El espolón es amplio y su parte ventral es redondeada (Fig. 14d).

Hectocótilo: Brazo derecho ventral hectocotilizado en la porción distal; aproximadamente cerca de 28 hileras de ventosas normales, a menudo juntas pareciendo que forman una hilera; cerca de la hilera 29, las ventosas de la hilera dorsal rápidamente se reducen en tamaño, los pedúnculos se transforman a papilas largas y carnosas; después de las primeras dos o tres papilas las ventosas se pierden; las ventosas de la hilera ventral no se modifican; el brazo derecho ventral más largo que su brazo compañero no modificado (Brakoniecki, 1986) (Fig. 14c).

Identidad haplotípica de *Lolliguncula panamensis* de un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI:

```
TGATGACCGACTATATAACGTATTAATAACTGCACACGGTTTTATTATAATTTT
CTTCATGGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGAACTGACTTGTACCTAT
AATACTAGGTGCACCAGATATAGCCTTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTG
ATTATTACCTCCCTCATTAACTTTTACTCGCTTCATCAGCAGTTGAAAGAGG
AGCCGGAAGTGGCTGAACAGTATATCCTCCTTTATCAAGAAATCTATCTCACGC
TGGTCCTTCCGTAGATTTAGCTATTTTCTCCCTCCATTTAGCCGGTATTTCTTCT
ATTTTAGGAGCTATTAATTTTATTACAACAATTATAAACATACGATGAGAAGGT
CTTCTAATAGAACGATTATCTTTATTCGTATGATCTGTATTTATTACCGCTATTC
TTCTCCTTTTATCCCTGCCTGTTTTAGCGGGTGCAATTACAATATTACTTACCGA
TCGTAATTTTAAACTACTTTCTTTGATCCTA
```

Localidad tipo: Panamá (Berry, 1911)

Distribución geográfica: Océano Pacífico Oriental: costa occidental de Baja California y Golfo de California hasta el norte de Perú (Jereb *et al.*, 2010).

Material examinado: 221 (CIBNOR=188 y SBMNH=33) los organismos analizados van de los 28 a 105 mm LM, fueron recolectados (Fig. 14a, b, e y f) cerca de Bahía Magdalena, B.C.S., incluyendo el Golfo de California, Nayarit y Oaxaca (Fig.18a).

1 hembra 100 mm LM; México, Baja California Sur, Bahía Magdalena, Puerto San Carlos; col. J. Arvizu-M., fecha desconocida; SBMNH 60045.

2 hembras 58 y 60 mm LM; en las afueras de Costa Rica, profundidad desconocida; col. desconocida, estación 8-YCG, fecha desconocida; SBMNH 000000.

3 machos 68-71 mm + 4 hembras 82-83 mm LM; México, Golfo de California, Baja California, aproximadamente 10 min. al Norte de San Felipe, [9.14 m]; col. D.G. Lindquist, estación 72-31, red de arrastre, 31 de mayo de 1972; SBMNH 60113 .

2 hembras 35 y 52 mm LM; México, Golfo de California, Sonora, Puerto Peñasco, 2 min. fuera de las costas de “Las Conchas”, [21.6]; col. D.G. Lindquist, estación no indicada, red de arrastre, 7 de julio de 1972; SBMNH 60105.

3 hembras 61-92 mm LM; México, Golfo de California, Sonora, Puerto Peñasco; col. C.E. Lehner y class, estación 2, red de arrastre, 20 de febrero de 1971; SBMNH 60111.

1 macho 36 mm + 1 hembra 50 mm LM; México, Golfo de California, Sonora, Noroeste de Guaymas, Bahía San Carlos, profundidad no indicada; col. desconocida, estación 74-60, red de arrastre, 9 de noviembre de 1974; SBMNH 60101.

1 macho 55 mm + 3 hembras 28-54 mm LM; México, en las afueras de Tartar Shoals, [18-25.2]; col. C.E. Lehner, R/V *Te Vega*, estación 68-135, 22 de mayo de 1968; SBMNH 60104.

1 macho 40 mm + 3 hembras 41-45 mm LM; México, Nayarit, 1-3 min. al Norte de Ensenada Chacala, profundidad no indicada; col. Rosenblatt y Baldwin, 22 de enero de 1958; SBMNH 60083.

6 machos 52-73 mm + 2 hembras 57 & 80 mm LM; México, Golfo de California, Sonora, El Golfo de Santa Clara, col. J.D. Sheffield, estación no indicada, red de arrastre, 22 de marzo de 1969; SBMNH 60115.

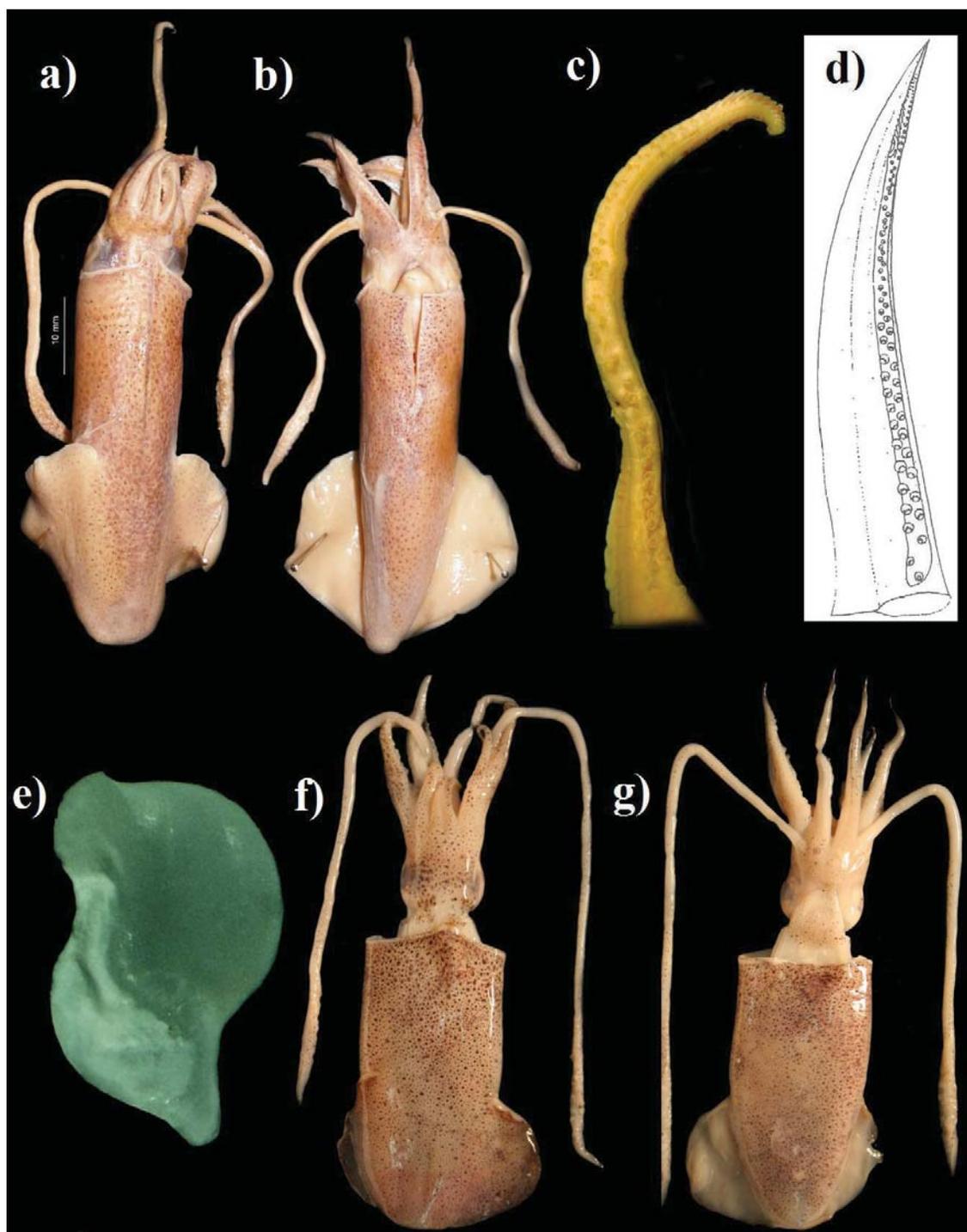


Figura 14. *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis* (Macho 75.3 mm LM CEFA-CIB11): a) vista dorsal; b) vista ventral; c) hectocótilo y d) esquema de hectocótilo (tomado de Brakonieccki, 1986) (Hembra 74.8mm LM CEFA-CIB12): e) estatolito; f) vista dorsal y g) vista ventral (note la diferencia de tamaño en las aletas). Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.

Subgénero: *Loliolopsis* Berry, 1929

Diagnosis: Hectocótilo modificado a lo largo de todo el brazo (Jereb *et al.*, 2010).

***Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae* (Hoyle, 1904)**

Sinonimia: *Loliolopsis chiroctes* Berry, 1929

Diagnosis: Manto alargado, estrecho, usualmente <30% de la longitud del manto (LM), terminado en punta roma. Aletas cortas, longitud <50% de la LM (usualmente 30 a 40%). Dimorfismo sexual: hembras con el cuerpo más grandes, brazos relativamente cortos y aletas más grandes que el macho (Jereb *et al.*, 2010).

Órgano del sifón: Los parches dorso laterales son alargados, anchos en la parte superior y delgados en la inferior. Los parches ventrales son delgados y alargados, ligeramente más anchos en la parte media. La parte superior termina en forma triangular y los límites inferiores son redondeados. Presenta un pliegue en la parte interna que cubre aproximadamente el 70% del tamaño de los parches. La válvula del sifón es ancha con un pliegue del mismo tamaño en la parte inferior y otro en la parte superior que se extiende a través del ancho del sifón (Fig. 19c).

Estatolito: El domo dorsal y lateral son redondeados ante-posteriormente y de textura lisa. Se presenta una ligera depresión entre el domo lateral y el domo dorsal. El domo lateral es de mayor tamaño. El rostro es pequeño, alargado dorso-ventralmente, terminando en punta redondeada. En el ala se observan: la hendidura dorsal, la hendidura ventral y el espolón. La hendidura dorsal no presenta cresta. La hendidura ventral es profunda. El espolón es amplio y su parte ventral es redondeada (Fig. 15d).

Hectocótilo: Brazo derecho ventral hectocotilizado; cerca de seis hileras de ventosas normales en la porción proximal del brazo; seguido de ventosas modificadas en la parte media y en la parte distal presenta ventosas normales. El brazo se estrecha

aproximadamente desde la parte media hasta la porción distal, desarrolla un surco en el lado ventral del brazo, el surco es profundo, estrecho y se hace más superficial y ancho distalmente. La porción distal del brazo generalmente carece de ventosas pero hay diminutas huellas de ventosas vestigiales (vistas solo en organismos bien preservados); la hilera dorsal en la parte distal del brazo presenta aproximadamente 40 pedúnculos largos, carnosos sin ventosas; brazo izquierdo ventral más largo que su brazo su par (Brakoniecki, 1986) (Fig. 15c).

Identidad haplotípica de *Lolliguncula diomedea* de un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI:

```
TGATGACCAACTATATAACGTAGTAGTAAGTGCACATGGTTTTATTATAATTTT
CTTCATAGTTATAACCTATTATAATTGGAGGGTTTGGTAATTGGTTAGTTCCCTATA
ATATTAGGTGCACCAGATATAGCCTTTCCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
TACTCCCACCTTCATTAACACTTCTACTTGCCTCGTCAGCAGTTGAAAGAGGA
GCCGGAACAGGTTGAACAGTGTATCCTCCATTATCAAGGAATTTATCTCACGCC
GGTCCTTCAGTAGATTTAGCCATTTTCTCCCTTCATTTAGCTGGTATCTCCTCTA
TTTTAGGAGCCATTAACCTTTATTACAACAATTATAAATATACGATGAGAAGGTC
TTTTAATGGAACGACTATCTTTATTTGTATGATCTGTATTTATTACCGCTATTCT
TCTTCTACTATCTTTACCTGTTTTAGCAGGTGCAATTACAATATTACTTACCGAC
CGTAACTTCAACACCACCTTCTTTGACCCCA
```

Localidad tipo: Acapulco, Guerrero, México 16°47'30''N 99°59'30''W (Hoyle, 1904).

Distribución geográfica: Océano Pacífico Oriental: costa occidental de Baja California y Golfo de California a Perú (Jereb *et al.*, 2010).

Material examinado: 260 (CIBNOR=244 y SBMNH=16) los organismos analizados miden de 21 a 91 mm LM, fueron recolectados (Fig. 15a, b, e y f) desde el norte del Golfo de California a Oaxaca, incluyendo Bahía Magdalena, Baja California Sur, México (Fig. 18c).

1 hembra 68 mm LM; Panamá, Bahía Honda, col. R/V *Velero III*, estación 5-33, 10 de enero de 1933; SBMNH 60099.

5 machos 26-39 mm + 5 hembras 39-70 mm LM; México, Golfo de California, Baja California, en las afueras de Roca Consag, aproximadamente [45.72 m] fuera de costa, col. L.T. Findley y Party, R/V *Adventyr*, red de cuchara, 8 de julio de 1973; SBMNH 60093.

5 hembras 67-95 mm LM; México, Golfo de California, Sonora, Puerto Peñasco, profundidad no indicada; col. C.E. Lehner y Class, estación 1, 20 de febrero de 1971; SBMNH 60086.

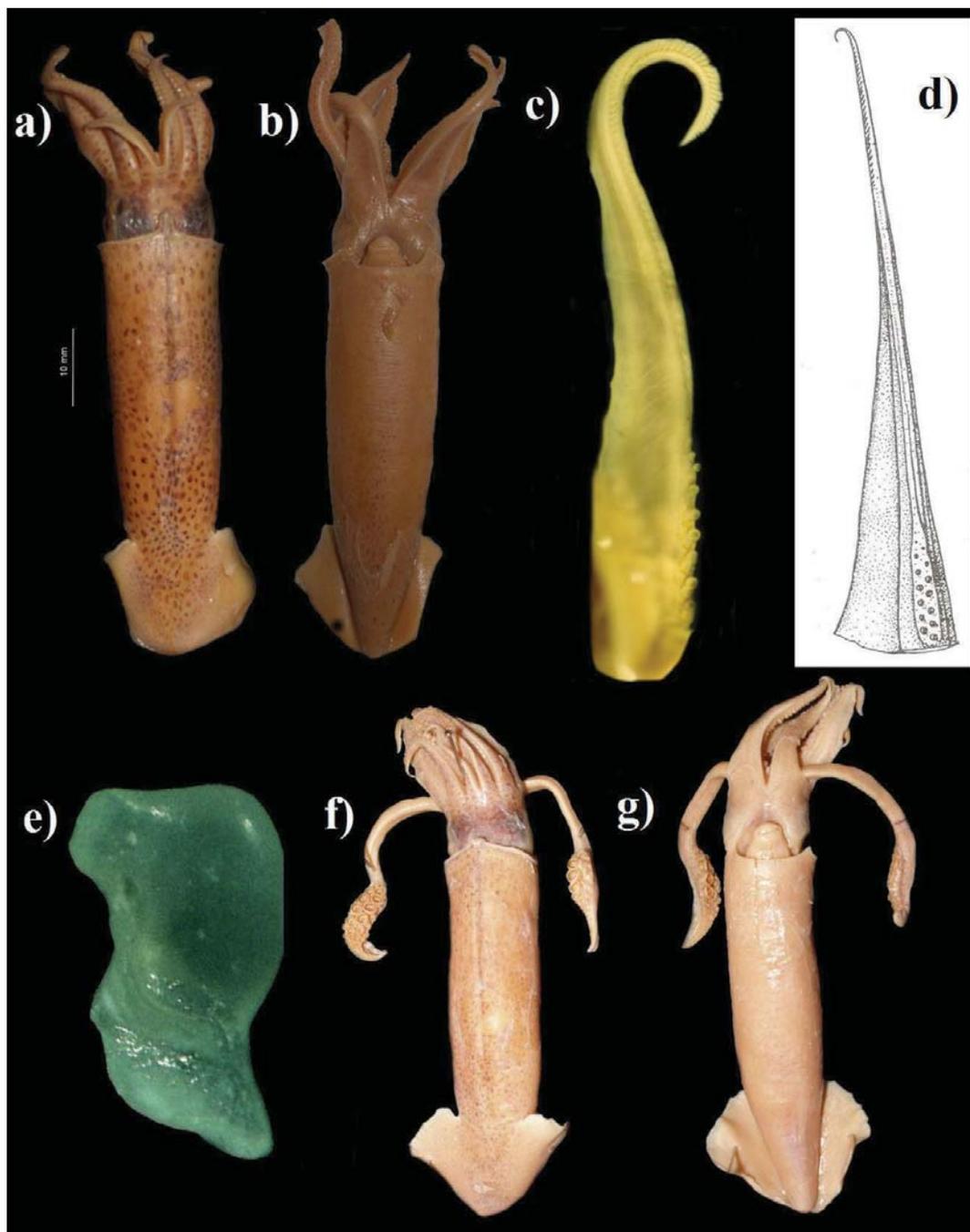


Figura 15. *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea* (Macho 47.61 mm LM CEFACIB-14): a) vista dorsal; b) vista ventral; c) hectocótilo y d) esquema de hectocótilo (tomado de Brakoniecki, 1986) (Hembra 66.71 mm LM CEFA-CIB15): e) estatolito; f) vista dorsal y g) vista ventral. Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.

Lolliguncula sp. 1

Órgano del sifón: Los parches dorso laterales son anchos y redondeados en la parte superior y puntiagudos y curvos en los límites inferiores. Los parches ventrales son anchos en la parte superior y unidos en forma de “U”, con límites inferiores son delgados y notoriamente separados. No muestran pliegues en la parte media. La válvula del sifón es amplia y delgada, sin pliegues. (Fig. 19e).

Material examinado: 6 organismos de 35 a 81 mm LM fueron analizados, recolectados fuera de las costas de Sinaloa y Colima, México y Panamá.

2 hembras 50 y 51 mm ML; en las afueras de Panamá, profundidad no indicada; col. R.L. Pitman, 9 de noviembre de 1987; SBMNH 64383.

1 macho 46 mm LM; en las afueras de Panamá, profundidad no indicada; col. R.L. Pitman, 2 de octubre de 1987; SBMNH 64384.

1 hembra 71 mm LM; en las afueras de Panamá, profundidad no indicada; col. R.L. Pitman, 2 de octubre de 1987; SBMNH 64382.

1 hembra 81 mm LM; México, Sinaloa, entre Mazatlán y Teacapan, profundidad no indicada; col. barco camaronero, 3 de febrero de 1979; SBMNH 60096.

1 macho 35 mm LM; México, Jalisco, Bahía de Navidad, col. Spano Giacalone, F/V *Southern Queen*, enero de 1972; SBMNH 60089.

Lolliguncula sp. 2

Órgano del sifón: Los parches dorso laterales son semicirculares, ligeramente más anchos en la parte superior. Los parches ventrales son alargados y anchos con forma irregular. Son más amplios en la parte superior y con un pequeño adelgazamiento en la parte media que se va ampliando y termina en punta. La parte superior es angosta y puntiaguda. Muestra un pliegue delgado en la parte interna que cubre aproximadamente el 80% de su tamaño. La válvula del sifón es angosta y sin pliegues (Fig. 19f).

Material examinado: Cincuenta y cuatro organismos de 18 a 64 mm LM fueron analizados, recolectados en el Golfo de California en las afueras de Isla Tiburón, en Bahía de Los Ángeles, y en Acapulco, México.

3 machos 18-44 mm + 11 hembras 21-61 mm LM; México, Golfo de California, Isla Tiburón, col. D.A. Thomson y J.W. Nybakken, R/V *Te Vega*, estación 16-98+99, red de arrastre, 17 de octubre de 1967; SBMNH 60092.

1 macho 46 mm + 4 hembras 37-52 mm LM; México, Acapulco, col. E. Ball, R/V *Te Vega*, estación 18-21, red de arrastre, 22 de mayo 1968; SBMNH 60090.

19 machos 28-45 mm + 16 hembras 27-43 mm LM; Golfo de California, Bahía de Los Ángeles, [36-54 m]; col. D.A. Thomson, R/V *Te Vega*, estación 16-79, red de arrastre, 11 de octubre de 1967, SBMNH 60087.

Género: *Doryteuthis* Naef, 1912

Diagnosis: Clubes tentaculares expandidos, con ventosas en cuatro hileras. El brazo izquierdo IV ventral hectocotilizado, con vetosas no modificadas en la parte proximal; cresta ventral ausente; ventosas de tamaño reducido y ventosas alargadas en hileras en la parte dorsal o en ambos dorsal y ventral. Aletas posteriores. Fotóforos ausentes (Jereb *et al.*, 2010).

Subgénero: *Amerigo* Brakoniecki, 1986

Diagnosis: Porción modificada del brazo hectocotilizado no se extiende hasta la punta del brazo, bordes de la vane del gladios no engrosada (Jereb *et al.*, 2010).

***Doryteuthis (Amerigo) opalescens* Berry, 1911**

Sinonimia: *Loligo stearnsi* Hemphill, 1892

Diagnosis: Manto delgado, ancho de 20 a 33% de la longitud del manto (LM). Longitud de la aleta y anchura aproximadamente igual, 38 a 52% de la LM. Club tentaculares estrecho, no expandido; anillos de las ventosas con unos 30 dientes romos. brazos cortos; anillos de las ventosas con 9-12 dientes romos (Jereb *et al.*, 2010).

Órgano del sifón: Los parches dorso laterales son alargados, en forma subtriangular y con las puntas redondeadas. Los parches ventrales son alargados y divididos, más anchos en la parte media. Los límites superior e inferior son redondeados. Tiene un pliegue ancho en la parte interna que cubre aproximadamente el 70% del tamaño del parche sin extenderse hasta los límites. La válvula del sifón es ancha con un pliegue en la parte superior que termina al nivel de los parches dorsales. (Fig. 19d).

Estatolito: El domo dorsal es aplanado de la parte frontal, mientras que el domo lateral es redondeado ante-posteriormente ambos con textura lisa. Se presenta una ligera depresión entre el domo lateral y el domo dorsal. El rostro es grande, alargado dorso-ventralmente, terminando en punta picuda. El ala es irregular en su perímetro, dentro de ella se presenta la

hendidura dorsal, la hendidura ventral y el espolón. La hendidura dorsal no presenta cresta definida. La hendidura ventral es profunda. El espolón es angosto y su parte ventral es irregular (Fig. 16d).

Hectocótilo: Brazo derecho ventral hectocotilizado en 1/3 distal; en la parte proximal presenta aproximadamente 19 pares de ventosas normales; cerca de la hilera 20, las ventosas de ambas hileras están ligeramente reducidas en tamaño, sus pedúnculos son alargados con bases triangulares; los pedúnculos y las ventosas decrecen en tamaño distalmente (Brakoniecki, 1986) (Fig. 16c).

Identidad haplotípica de *Doryteuthis opalescens* de un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI:

```
TGATGATCAATTATACAATGTAGTAGTACTGCACATGGTTTCATTATAATTTTT
TTTATAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGTAATTGACTAGTACCTTTAA
TATTAGGTGCTCCAGACATAGCCTTTCCTCGAATAAACATAAGATTTTGAC
TATTACCACCTTCACTCACTCTTCTTTTAGCATCCTCGGCTGTTGAAAGCGGAGC
CGGAACAGGTTGAACAGTCTACCCACCCCTATCTAGAAATCTCTCTCATGCTGG
TCCTTCAGTAGACCTCGCCATTTTCTCACTTCACTTAGCAGGTATCTCCTCTATT
TTAGGGGCTATTAACCTTATCACA ACTATTATAAATATACGATGAGAAGGTCTA
TTAATAGAACGACTCTCTTTATTTATCTGATCAGTATTTATTACTGCTATCCTAT
TACTACTATCCCTTCCAGTTCTAGCAGGTGCTATTACAATACTTTTAACTGACCG
AAATTTTAATACTACTTTCTTTGACCCTA
```

Localidad tipo: Estrecho de Puget, Washington U.S.A (Berry, 1911).

Distribución geográfica: Endémica de la región de la Corriente de California. Rango de distribución del sudeste de Alaska (58 ° N) hasta la punta sur de Baja California, México (22 ° N) (Jereb *et al.*, 2010).

Material examinado: 49 (CIBNOR=37 y SBMNH=12) los organismos analizados miden 21 a 123 mm ML, fueron recolectados (Fig. 16a, b, e y f) cerca de la Isla Guadalupe, Ensenada, B.C. y Bahía Magdalena B.C.S., México (Fig. 18d).

1 macho 123 mm + 1 hembra 122 mm LM; Canal de Santa Bárbara, afuera de Eagle Reef; col. R. Ibarra, fecha desconocida; SBMNH 60067.

4 juveniles 46-48 mm LM; México, Baja California, Isla Guadalupe; col. desconocida, 18 de junio de 1967; SBMNH 360703.

5 hembras 33-103 mm LM; col. desconocida, 02 de septiembre de 1989; SBMNH 63500.

1 macho 100 mm LM; California, Punta Mugu; col. G.E. MacGinitie, 13 de junio de 1964; SBMNH 45843.

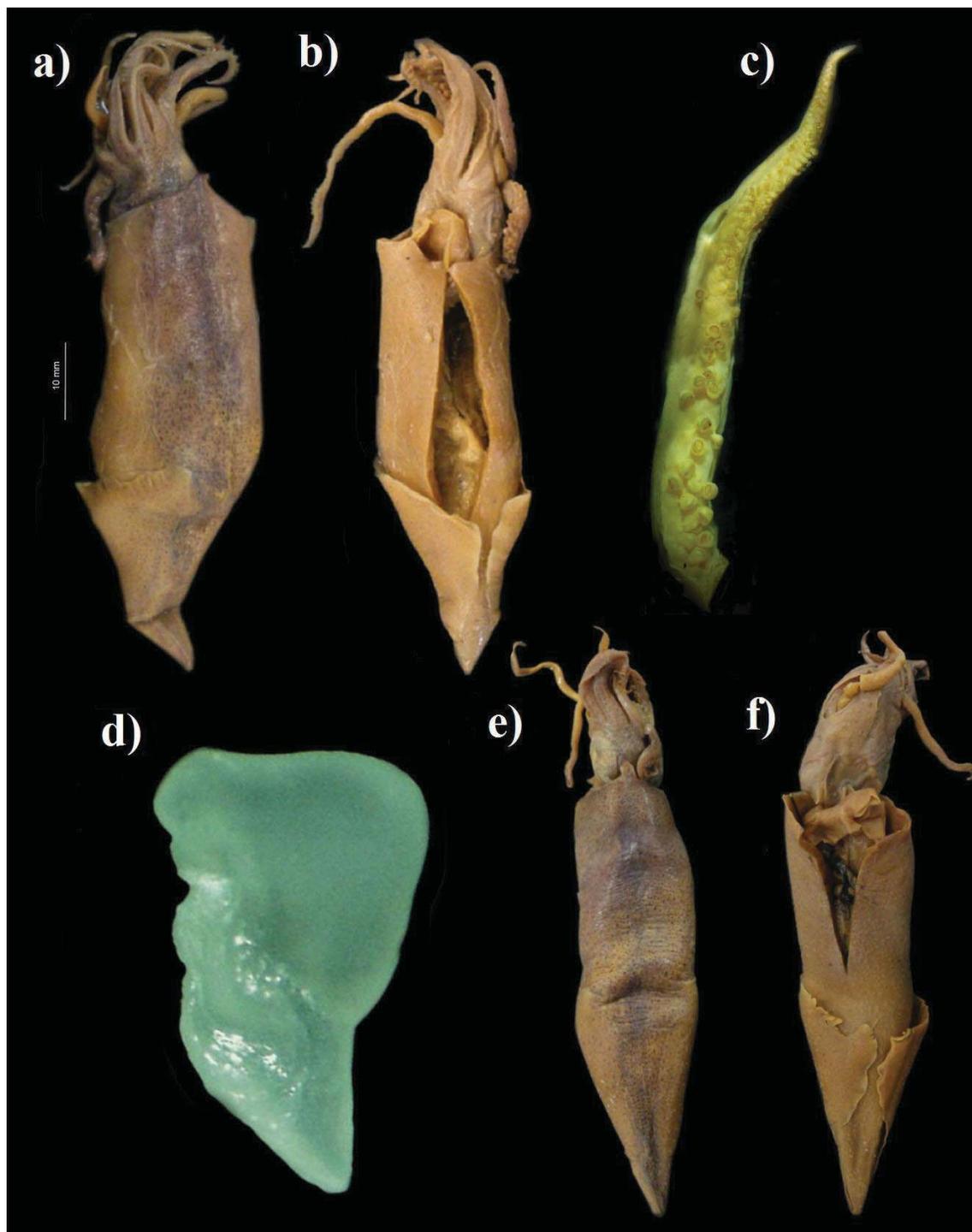


Figura 16. *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* (Macho 98.36 mm LM CEFA-CIB16): a) vista dorsal; b) vista ventral y c) hectocótilo (Hembra 109.78 mm LM CEFA-CIB17): d) estatolito; e) vista dorsal y f) vista ventral. Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.

***Doryteuthis argus* (Brakoniecki y Roper, 1985)**

Sinonimia: *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki y Roper, 1985

Diagnosis: Manto corto, grueso, el ancho generalmente > 30% de la longitud del manto (LM), punta roma, aletas pequeñas, pero amplias, longitud <38% de la LM, ancho > 1.5% de la LM; tentáculos cortos, comprimido; club tentacular con agrandamiento de ventosas en el manus, las ventosas marginales aproximadamente la mitad del diámetro de las medianas; ventosas de los brazos con cinco dientes romos en el margen distal y los dientes de la parte proximal son lisos. ventosas ausentes en las costillas de la membrana bucal.

Órgano del sifón: Los parches dorso laterales son alargados, más anchos en la parte superior. Los parches ventrales son alargados y estrechos, la parte superior es notoriamente puntiaguda y los límites inferiores son redondeados. Muestra un pliegue en la parte interna que cubre 40% de su tamaño. La válvula del sifón es angosta con un par de pliegues en sus partes laterales que terminan al nivel del parche (Fig. 19b).

Estatolito: El domo dorsal y lateral, son redondeados ante-posteriormente y de textura lisa. No se presenta separación entre el domo lateral y el domo dorsal. El rostro es pequeño, ancho y termina en forma redondeada en su lado ventral. La hendidura dorsal en el ala presentan una cresta dorsal anterior; sin embargo, la hendidura ventral presenta una excavación marcada. Por su parte el espolón es amplio y su parte ventral es redondeada (Fig. 17d).

Hectocótilo: Brazo izquierdo ventral hectocotilizado aproximadamente 2/3 de su longitud; presenta alrededor de 7 a 9 pares de ventosas normales; a partir de la hilera 8 las ventosas dorsales son muy pequeñas y están pegadas de pequeños pedúnculos triangulares estrechos; sólo las dos o tres primeras ventosas presentan anillos quitinosos; las ventosas dorsales desaparecen aproximadamente desde la hilera 18 o 19, sus pedúnculos rápidamente se hacen largos y gruesos hasta la hilera 21 o 22, después gradualmente se hacen más pequeños hacia la punta del brazo; la única modificación en la hilera ventral es un ligero

incremento en la longitud y grosor de los apéndices en las últimas 10-15 hileras; el brazo hectocotilizado más largo que su brazo compañero no modificado (Brakoniecki, 1986) (Fig. 17c).

Identidad haplotípica de *Doryteuthis argus* de un fragmento (521 pb) del gen mitocondrial COI:

```
CGATGATCAACTATATAATGTAGTAGTTACAGCACATGGTTTCATCATAATTTT
TTTTATAGTTATACCTATTATAATTGGAGGATTTGGTAATTGATTAGTGCCCTTA
ATACTAGGTGCTCCAGATATAGCTTTTCCTCGAATAAATAATATAAGATTTTGA
CTTTTACCTCCTTCACTAACTCTTCTACTAGCTTCTTCAGCTGTTGAAAGTGGAG
CAGGAACAGGTTGAACAGTATAACCCTCCCCTATCTAGAAATTTATCCCACGCTG
GGCCTTCGGTAGACCTAGCTATTTTCTCACTCCACTTAGCCGGTATTTCTTCCAT
TTTAGGGGCTATTAATTTTATTACAACCTATTATAAATATACGATGAGAAGGTTT
ATTAATAGAACGCCTTTCCTACTATTTGTCTGATCCGTATTTATTACAGCCATTCTT
TTATTACTATCTTTACCAGTACTAGCTGGTGCTATTACGATACTACTTACTGACC
GAAATTTTAATACTACCTTCTTTGACCCAA
```

Localidad tipo: Isla de la Plata, Ecuador 01°16'S 81°05'W (Brakoniecki y Roper, 1985).

Distribución geográfica: Boca del Golfo de California, México a Isla de la Plata, Ecuador Jereb *et al.*, 2010). Nuevos registros Alto Golfo de California y costa occidental de la península de Baja California, México (Granados-Amores *et al.*, 2013 en prensa).

Material examinado: 12 (CIBNOR=7 y SBMNH=5) organismos de 13-61 mm LM fueron analizados (Fig. 17a, b, e y f), recolectados frente de la Bahía de San Ignacio, en las afueras de Bahía Magdalena y Cabo San Lucas, B.C.S., y en la región de las grandes islas del Golfo de California, México (Fig. 18b).

1 macho 39 mm + 1 hembra 61 mm + 3 juveniles 13-23 mm LM; México, Baja California Sur, en las afueras de Cabo San Lucas; col. Expedición Orca, red de cuchara, 17 de marzo 1953; SBMNH 60043.

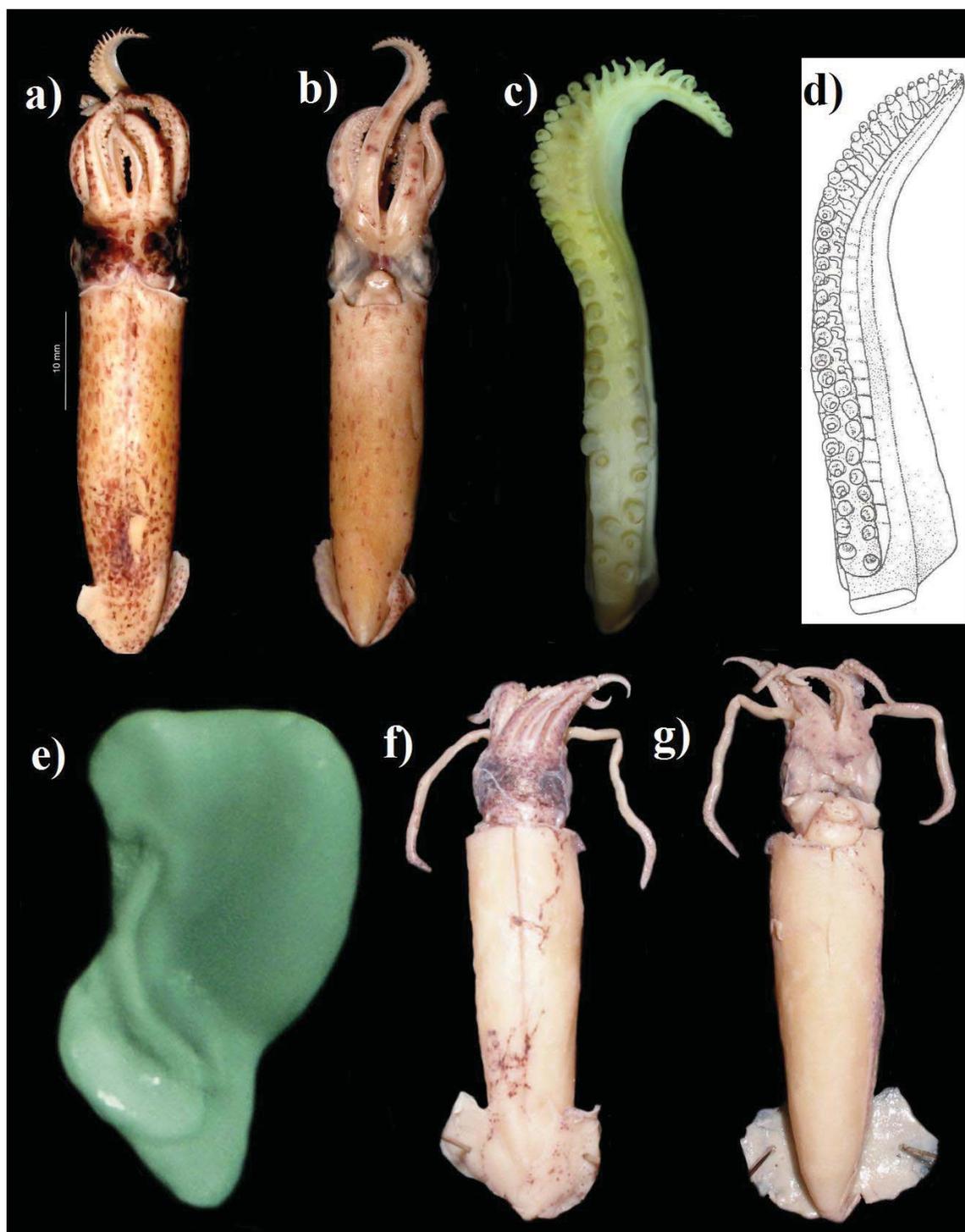


Figura 17. *Doryteuthis argus* (Macho 30.09 mm LM CEFA-CIB10): a) vista dorsal; b) vista ventral; c) hectocótilo y d) esquema de hectocótilo (tomado de Brakoniecki, 1986) (Hembra 41.09 mm LM CEFA-CIB13): e) estatolito; f) vista dorsal y g) vista ventral. Ver nomenclatura en Fig. 1 y Fig. 2.

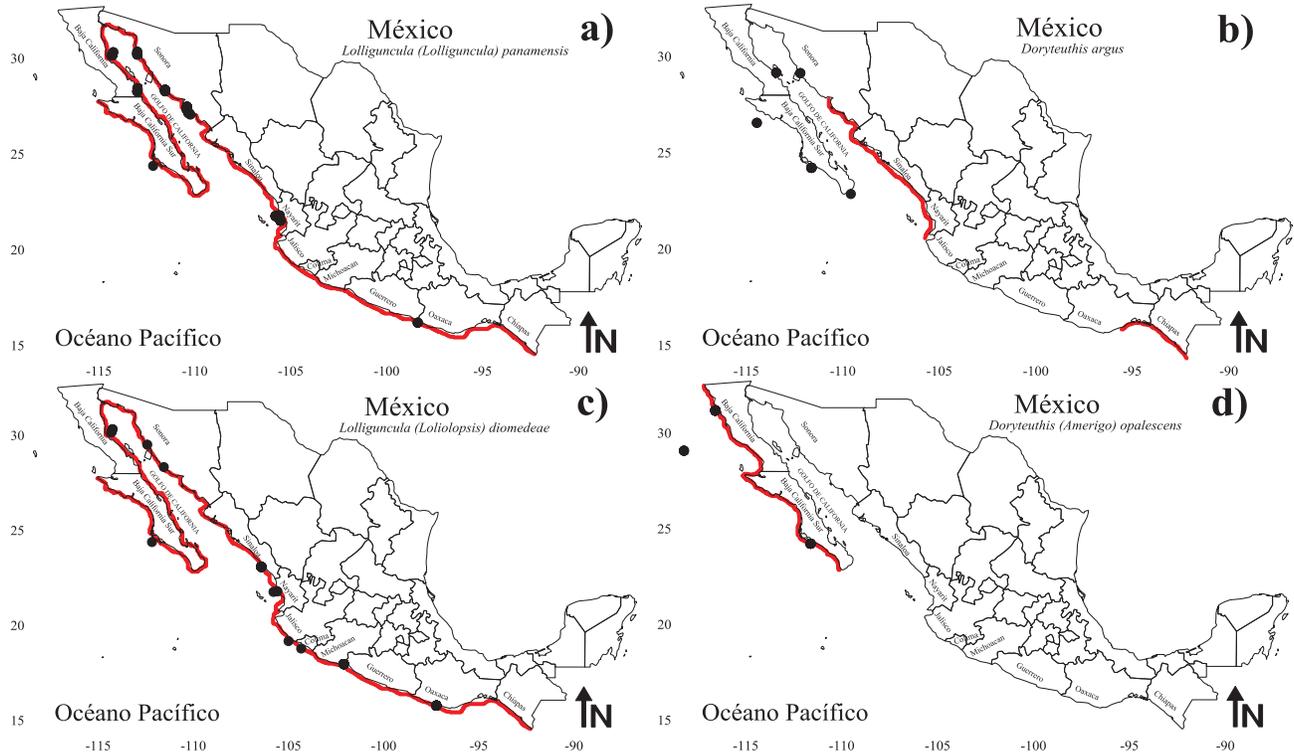


Figura 18. Mapas de sitios de recolectas: a) *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, b) *Doryteuthis argus*, c) *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea* y d) *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*. Línea roja límite de distribución reportada (Jereb *et al.*, 2010) ● Localidades positivas en este trabajo.

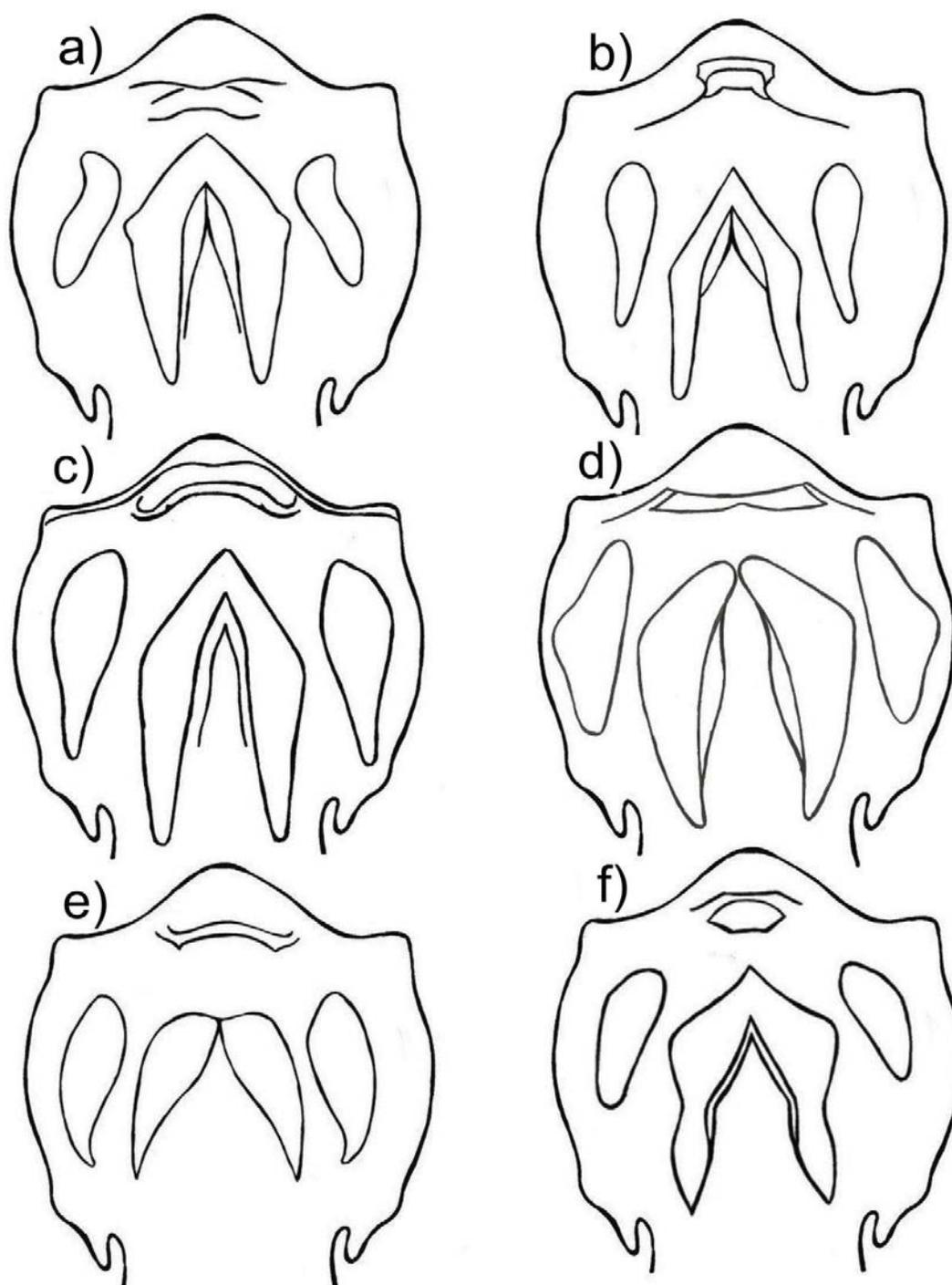


Figura 19. Diagrama de diferencias en el órgano del sifón: a) *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis*, b) *Doryteuthis argus* (SBMNH-60043 hembra LM 61 mm), c) *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea* (SBMNH-60093 hembra LM 70.5 mm), d) *Doryteuthis (Amerigo) opalescens*, e) *Lolliguncula* sp. 1 (SBMNH-64383 hembra LM 80.7 mm), y f) *Lolliguncula* sp. 2 (SBMNH-60083 hembra LM 44.3 mm). Ver nomenclatura en Fig. 1

7.- DISCUSIÓN

En esta investigación se evaluaron especímenes de la familia Loliginidae del Pacífico mexicano, bajo tres enfoques: 1. Análisis Morfológicos; 2. Análisis Morfométricos: medidas corporales y morfometría geométrica en estatolitos y 3. Análisis genéticos.

En la revisión morfológica que se realizó a 602 especímenes, se encontraron diferencias en el órgano del sifón, este no había sido empleado como una característica taxonómica importante, y sólo se menciona que tiene forma de “V” invertida (Brakoniecki, 1980; Barrientos-MacGregor, 1985; Brakoniecki y Roper, 1985; Cardozo y Valdivieso, 1988; Barrientos y García-Cubas, 1997; Alejo-Plata *et al.*, 2001; Alejo-Plata, 2002; Sánchez, 2003). Sin embargo, hasta el momento no se había documentado la importancia de este órgano en la discriminación entre especies. Este órgano está situado en la parte dorsal interna del sifón y tiene la ventaja de no presentar diferencias en cuanto a sexo. Las diferencias de este órgano entre las especies se observan en cuanto a tamaño, forma, y anchura de los parches ventrales y dorsales. Estas diferencias son fácilmente distinguibles en organismos conservados en formaldehído, mientras que en organismos frescos y en organismos conservados en alcohol las diferencias pueden ser en algunos casos poco perceptibles. En este caso, se recomienda el uso de azul de metileno ya que ayuda a visualizar las diferencias en esta estructura de las diferentes especies. En este estudio se pudieron identificar seis formas de órganos del sifón diferentes.

De las seis formas diferenciadas a partir del órgano del sifón, cuatro de ellas corresponden a las especies *L. panamensis*, *L. argus*, *L. diomedea*, y *D. opalescens* y dos formas fueron nombradas *Lolliguncula* sp. 1 y *Lolliguncula* sp. 2. Estas últimas formas fueron asignadas al género *Lolliguncula* de acuerdo a los criterios propuestos por Hoyle (1904), Berry (1911), Brakoniecki (1980 y 1986), y Brakoniecki y Roper (1985) con base en la forma del cuerpo, el tamaño y la forma de las aletas y en la membrana bucal.

En esta investigación, la especie *Pickforditeuthis vossi* no fue recolectada. Esta especie habita cerca de la costa y en zona muy someras (Jereb *et al.*, 2010). La recolecta fue

por medio de redes de arrastre tipo camaroneras, lo cual no favoreció su registro. Sin embargo, esta especie no presenta traslape ni problema de identificación y se puede reconocer fácilmente del resto de las especies por la presencia de tentáculos modificados, similar en apariencia a los pares de brazos IV, que no muestran club tentacular. Los lóbulos posteriores de las aletas se extienden más allá del extremo posterior del manto y no se unen posteriormente como en el resto de las especies de la región. Además, la membrana bucal no presenta ventosas y el órgano del sifón tiene forma de "U" invertida (Brakoniecki, 1996).

Por otro lado la morfometría tradicional permite el análisis de la forma de una manera sencilla y tiene una gran capacidad para examinar espacios multidimensionales y detectar información biológica, sin embargo también presenta algunas desventajas, entre ellas el considerar el error de medida (cuantas personas participan), muchas distancias son redundantes y esta redundancia trae como consecuencia que los análisis multivariados incorporen error; además los datos en muchas ocasiones no presentan una distribución normal como la mayoría de las variables biológicas (Atchley *et al.*, 1976; Zelditch *et al.*, 2004). En estos análisis el uso de proporciones está implícita en términos descriptivos (ejemplo cuando las hojas se describen como "estrecho" o "amplio"), los porcentajes también son utilizados para análisis filogenéticos donde son tratados como caracteres continuos (Baur y Leuenberger, 2011).

La morfometría tradicional es utilizada ampliamente y de manera rutinaria para estudios de cefalópodos (Natsukari *et al.*, 1991; Kassahn *et al.*, 2003). Tomando dimensiones lineales, perímetros, superficies o ángulos como datos brutos básicos (variables), y los comparará con los métodos estadísticos. Las variables suelen corresponder a distancias medidas en los organismos y el tratamiento de los datos puede variar (es decir, el cálculo de la proporción de un carácter dado a la longitud total de un organismo o una estructura anatómica dada) Neige (2006).

Algunos estudios en los cuales utilizan índices o proporciones para análisis morfométricos: mediciones corporales de los organismos, mediciones de caracteres reproductivos (lígula, calamus, pene y espermatóforos), mediciones en pico, etc. Mencionan que al usar proporciones o índices, estos datos deben transformarse antes de realizar cualquier análisis multivariados. Los datos en la mayoría de los trabajos de esta índole son transformados a Logaritmo natural o a Logaritmo base 10. Y realizan prueba de normalidad para comprobar la normalidad de los datos a menudo con prueba normalidad de Kolmogórov-Smirnov (Barón y Ré, 2002; Voight, 2002; Zaleski *et al.*, 2012). Ellos mencionan que de acuerdo a Bookstein *et al.* (1985), y Strauss (1985) la transformación logarítmica iguala los errores: error de medición, sesgo del investigador y que minimiza el efecto de valores atípicos. De lo contrario, las variables más grandes dominarán el análisis (Baur y Leuenberger, 2011)

En este trabajo las mediciones fueron expresadas como proporción en función de la longitud del manto (LM), empleando el índice de la proporción del manto propuesto por Roper y Voss (1983). Field (1965) considera la LM debido a que es una de las pocas estructuras que permanece estable, independientemente de la condición del material, la causa de muerte o el tratamiento posterior. Y se realizó la transformación angular o arcoseno ($x+0.01$), de acuerdo a Sokal y Rohlf (1985) la cual estabiliza la varianza del promedio durante el estudio de proporciones, a la vez que aproxima la variable a una distribución normal. Para comprobar la normalidad de los datos se realizó una prueba de normalidad de Kolmogórov-Smirnov.

En el análisis de morfometría basado en distancias corporales, se utilizaron 16 proporciones de 530 especímenes para alimentar un análisis estadístico de discriminantes. En este análisis las especies se clasificaron con un porcentaje promedio de asignación correcta de 77.6%. De acuerdo con nuestros análisis de variables canónicas, las variables con mayor correlación fueron: la longitud media del manto, longitud de la aleta izquierda, longitud de la aleta derecha, longitud de la cabeza, ancho de la cabeza, ancho del sifón, longitud del tentáculo y la longitud del club tentacular. Este tipo de análisis ha sido

empleado en otros grupos de cefalópodos, Martínez *et al.* (2002) evidenciaron la utilidad de estos análisis en la identificación de especies de la familia Ommastrephidae, obteniendo un 90% de clasificación, tomando solamente medidas de ocho caracteres y mencionan que ni la madurez, ni el sexo de las tres especies tuvieron influencia en la discriminación. Sin embargo, sugieren que es necesario realizar un análisis genético para corroborar la identidad de las especies. De igual forma, Pineda *et al.* (2002) realizaron un análisis multifactorial para examinar la variabilidad morfológica entre dos especies de calamares loliginidos, *Loligo gahi* y *Loligo sanpaulensis*, encontrando que los caracteres morfométricos resultaron más eficaces que los merísticos para discriminar entre ambas especies y que la proporción del ancho de las aletas y el ancho del gladius les permitió identificar a *L. gahi* con un 100% y a *L. sanpaulensis* con un 97% de probabilidad de asignación. Similar a como ocurrió en nuestro estudio con *L. panamensis* (97.1%), *L. diomedae* (94.3%), y *Lolliguncula* sp. 2 (90.7%).

En este sentido, el alto porcentaje de clasificación correcta en el análisis de discriminantes que obtuvo *Lolliguncula* sp. 2 sugiere que es diferente morfométricamente de *Lolliguncula panamensis* y de *L. diomedae*. Basado en estos argumentos, no se descarta la posibilidad de que los especímenes analizados en este trabajo y denominados como *Lolliguncula* sp. 2 correspondan probablemente a otra especie nueva aun no descrita. Lamentablemente debido a que los especímenes de *Lolliguncula* sp. 2 pertenecen a la colección del museo de Santa Bárbara, California, y fueron fijados inicialmente en formaldehído, no fue posible realizar análisis genético para corroborar su identidad como especie diferente a las reconocidas.

En el análisis discriminante algunas especies presentaron un bajo porcentaje de clasificación, tal es el caso de *Lolliguncula* sp. 1 (33.3%) que de acuerdo con la dispersión observada en la matriz de clasificación, esta especie fue más similar a *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae*. En tanto *L. argus* y *D. opalescens* ambas presentaron un porcentaje de clasificación de 75%. Para obtener mejores resultados habría que aumentar el tamaño de la muestra y aumentar el número de localidades, ya que el bajo porcentaje de

clasificación de estas especies pudo ser influenciado por el pequeño tamaño de la muestra. También el bajo porcentaje de asignación puede estar influenciado por la alta variabilidad morfológica intraespecífica y la alta superposición entre las especies de loliginidos ampliamente documentada (Anderson, 2000a, 2000b; Vecchione *et al.*, 2005).

Finalmente, si bien en las guías de identificación más recientes de las especies de loliginidos (Roper *et al.*, 1995; Jereb *et al.*, 2010) se utiliza el porcentaje de longitud de la aleta para discriminar entre especies, estos criterios no representaron una variable importante en esta investigación. Además, se observó que más del 50% de los ejemplares analizados presentaron una aleta de mayor tamaño que la otra, por lo tanto en el presente estudio se decidió medir las dos aletas de todos los organismos.

Por otro lado, las especies de cefalópodos se caracterizan por presentar un marcado dimorfismo sexual, lo que hace más compleja su identificación, ya que es necesario realizar las descripciones de las hembras y de los machos por separado. En este sentido las descripciones originales de varias especies de la familia Loliginidae fueron basadas sólo en la descripción de un organismo. Tal es el caso de algunas de las especies que se distribuyen en el Pacífico mexicano como *L. diomedae*, la cual fue descrita por Hoyle (1904) a partir de una hembra capturada en Acapulco, Guerrero, México en 1891. Esta descripción presenta varios huecos de información necesarios para la correcta y completa identificación de la especie, de acuerdo con los criterios actuales recomendados para la descripción de especies de cefalópodos (Roper y Voss, 1983). En la descripción original de *L. diomedae*, no se menciona la longitud de manto del espécimen. Esta medida es quizás la más importante en una descripción, dado que es un dato con el que se pueden realizar comparaciones con otros organismos y obtener las proporciones de las diferentes estructuras corporales en los especímenes. En relación a esta especie, Berry (1929) realizó una detallada descripción de especímenes que el reporta como un nuevo género y una nueva especie, a la cual nombró *Loliolopsis chiroctes*. Sin embargo, Voss (1971) la catalogó como una sinonimia de *Lolliguncula diomedae*, aunque respetaron el nombre del nuevo género propuesto por Berry (1929), cambiando así a *Loliolopsis diomedae*. Y

finalmente el género *Loliolopsis* paso a ser un subgénero de *Lolliguncula* quedando la especie como *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedae* (Jereb *et al.*, 2010)

La falta de datos básicos también se hizo evidente en la descripción de *Lolliguncula panamensis* (Berry, 1911). Este autor realizó la descripción de la especie basado únicamente en hembras (85, 101 y 105 mm de LM), y de individuos provenientes únicamente de una localidad de Panamá que actualmente se conservan en el museo de la Universidad de Stanford.

En lo que respecta a *Lolliguncula argus*, esta especie fue descrita por Brakoniecki y Roper (1985), la descripción fue detallada y basada tanto en hembras como machos. *L. argus* es una especie pequeña, el tamaño de longitud de manto reportado para especímenes maduros era de 30 mm para los machos y 39 mm para las hembras (Roper *et al.*, 1995). Como resultado de nuestra investigación, los nuevos registros de máxima longitud de manto son 38.8 mm para machos y 60.8 mm para las hembras. Los machos de *L. argus* se diferencian de otras especies del género fácilmente ya que a diferencia del resto, esta especie presenta el brazo izquierdo ventral hectocotilizado y no presenta ventosas en la membrana bucal. El hectocótilo en machos, es un carácter taxonómico valioso que puede ser utilizado para separar a las especies (Brakoniecki, 1986). Sin embargo, en la guía de identificación original existe un error del lugar del brazo hectocotilizado, Brakoniecki (1986) menciona que el brazo hectocotilizado es el derecho ventral, pero basados en los ejemplares analizados nosotros encontramos que en realidad corresponde al brazo izquierdo ventral.

Por otro lado, a diferencia de los machos en las hembras no hay órganos análogos externos que faciliten la identificación de las especies. Los machos de *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* comparten la forma del manto cilíndrico, y las aletas pequeñas y estrechas con *L. diomedae*, pero difieren de ella y del resto de las especies por la posición del brazo hectocotilizado (brazo IV izquierdo ventral). Los machos de *L. diomedae* y *L. panamensis* difieren entre sí en los brazos. *L. diomedae* tiene dos brazos modificados

ventrales, el de la izquierda es proporcionalmente más grande (76-107 ML%) que el de *L. panamensis* (42-69% ML). Además la relación de la longitud del manto con el ancho del manto de estas especies muestran diferencias claras: *L. diomedae* presenta el manto más delgado que *L. panamensis*, en otras palabras, su cuerpo tiene una forma fusiforme (Sánchez, 2003). Por último, *D. opalencens* presenta el manto cilíndrico con aletas grandes y triangulares.

Del total de especies identificadas, *Lolliguncula panamensis* y *L. diomedae* tienen amplia distribución en el Pacífico Oriental Tropical. *Doryteuthis opalescens* de afinidad templada se distribuye desde el sur de la costa occidental de la península de Baja California, México hasta el sudeste de Alaska y *Lolliguncula argus* está restringida al noroeste del Pacífico mexicano. En esta investigación se encontraron ejemplares de *L. argus*, fuera de su rango de distribución conocida, dicho hallazgo representó una expansión hacia el norte de más de 950 km. Las muestras analizadas incluyen a organismos adultos (machos y hembras) y juveniles. Esto puede indicar una población de las especies establecidas en la zona de la costa oeste de Baja California Sur y en el Golfo de California. Sin embargo, para confirmar esta idea se necesitan estudios más específicos sobre distribución y abundancia (Granados-Amores *et al.*, 2013 en prensa).

En los cefalópodos los estatolitos han demostrado ser una estructura confiable para la separación de especies en varias investigaciones (Dommergues *et al.*, 2000; Lombarte *et al.*, 2006; Lombarte *et al.*, 1997; Neige, 2006). La función de los estatolitos es el mantenimiento del equilibrio, control de la aceleración lineal, rotación y balanceo del cuerpo (Clarke y Maddock, 1988b).

Diferentes factores influyen en la forma de los estatolitos y los detalles en su forma están determinados por la evolución (Clarke y Maddock, 1988b; Buldelmann *et al.*, 1997; Clarke, 2003). En varias investigaciones han considerado la forma de los estatolitos por su valor taxonómico y filogenético, explorando esta posibilidad esencialmente mediante métodos morfométricos (Clarke, 2003). Aunque también en algunos estudios se han

centrado en el análisis de los estatolitos debido a su potencial para calcular el crecimiento (Bettencourt y Guerra, 2001).

En esta investigación se analizó la forma del estatolito mediante morfometría geométrica. Se utilizaron 179 estatolitos derechos proyectados de la vista anterior, ya que el lado anterior del estatolito tiene la ventaja de que muestra claramente particiones, lo que ayuda a localizar un mayor número de puntos homólogos (Neige y Dommergues, 2002). Al respecto Dommergues *et al.* (2000) sugirieron la utilización de 18 cotas anatómicas en los estatolitos, basándose en las homologías derivada de la nomenclatura establecida por Clarke (1978), quien reconoce que la forma básica de los estatolitos está formada por el domo dorsal, domo lateral, rostro, espolón y ala. También menciona que por la forma irregular de los estatolitos las dimensiones no son fáciles de medir en muchas especies.

En esta investigación se decidió utilizar sólo tres cotas anatómicas (parte media del domo dorsal, en el ángulo rostral y en la punta del lóbulo rostral anterior) y seleccionamos 28 semimarcas en el perímetro del estatolito, dado que las cotas anatómicas que sugieren Dommergues *et al.* (2000) no todas estuvieron presentes o no son visibles en todos los estatolitos de las diferentes especies identificadas. Aunque en un estudio realizado por Lombarte *et al.* (2006) sobre 14 especies de cefalópodos pertenecientes a cinco familias del Mar Mediterráneo (incluyendo a tres especies de la familia Loliginidae) emplearon todas las cotas anatómicas sugeridas por Dommergues *et al.* (2000). Ellos analizaron 193 estatolitos derechos de sudadultos y adultos, utilizando 18 cotas anatómicas (Seis puntos en el domo lateral, ocho en el ala, tres en el rostro ventral y uno en el domo dorsal) y su clasificación fue correcta en un 100%.

En este estudio utilizamos tres marcas naturales y 28 semimarcas. Los resultados encontrados mediante el análisis de variables canónicas indican marcada diferencia en los estatolitos de las cuatro especies analizadas (*Lolliguncula panamensis*, *L. argus*, *L. diomedae* y *Doryteuthis opalescens*). Las primeras dos variables explicaron el 91.3% de la variabilidad entre grupos. Los porcentajes de varianza explicados por VC1 y VC2 fueron

de 61.13% y 30.21%, respectivamente. Lombarte *et al.* (2006) mostraron diferencias significativas en la morfología de los estatolitos de la familia Loliginidae (*Loligo (Alloteuthis) subata*, *Loligo (Alloteuthis) media* y *Loligo (Loligo) vulgaris*), pero su valor explicado de la varianza fue menor (VC1= 20.64% y VC2=13.34%) al encontrado en este estudio.

Por otro lado el análisis de variables canónicas soportó la existencia de diferencias estadísticamente significativas entre las especies de loliginidos (Wilk's lambda = 0.008; F=7.64; P<0.0001). Las funciones de clasificación correcta obtenidas para los cuatro grupos mostraron una matriz con el 100% de promedio de asignación correcta para las cuatro especies. De igual forma Lombarte *et al.* (2006) a través de un MANOVA de las deformaciones parciales, encontraron diferencias significativas entre las especies estudiadas (Wilk's lambda = 0.001; F=6.360; P<0.0001), y su análisis discriminante clasificó correctamente a todos los individuos por lo que menciona que existe la probabilidad de la predicción correcta sea 100% en cada especie.

En cuanto a la variabilidad morfológica que mostró la forma de los estatolitos de acuerdo a las gradillas de deformación, para *L. panamensis* estuvieron dadas por el lóbulo inferior del domo lateral, rostro y ala. Mientras que las diferencias en *L. diomedae* se presentan en el lóbulo rostral lateral y en el domo dorsal. Por otro lado *L. argus* presentó diferencias en la cresta dorsal anterior, ala, rostro y lóbulo rostral anterior y finalmente *D. opalescens* mostró diferencias en el domo lateral y cresta dorsal anterior. En el trabajo de Lombarte *et al.* (2006) las diferencias en los estatolitos de las especies *Loligo (Alloteuthis) media*, *Loligo (Alloteuthis) subata* y *Loligo vulgaris*, estuvieron dadas en el ancho del estatolito, la extensión de la fisura del ala, la profundidad del espolón, la posición y protuberancia del domo dorsal y lateral. Esto se debe a que el número y la posición de las cotas anatómicas fueron diferentes para los dos estudios. Sin embargo, la posición y protuberancia de los domos dorsal y lateral, parecen ser puntos de mayor variación entre las especies. Aunque particularmente para las especies encontradas en este trabajo el ángulo rostral fue el que presento diferencias en las cuatro especies.

Lolliguncula panamensis fue la especie que presentó mayor variación en la forma de sus estatolitos, esta variación pudiera estar evidenciando la presencia de varias subpoblaciones, favorecido quizás por su amplia distribución. Los calamares son altamente sensitivos a cambios en las condiciones ambientales en escala espacial y temporal (Pierce *et al.*, 2008). Al respecto se ha documentado que los patrones de crecimiento variables son influenciados predominantemente por la heterogeneidad local y estacional en el ambiente (Arkhipkin y Pérez, 1998). Por ejemplo, la variabilidad fenotípica de *Doryteuthis opalescens*, cambia rápidamente en respuesta a variaciones en surgencias y productividad en la corriente de California como resultado de la influencia de El Niño o La Niña (Jackson y Domeier, 2003).

En este sentido Neige (2006) y Dommergues *et al.* (2000) mencionan que el campo de la morfometría mediante morfoespacio definido por el análisis de Procrustes, que se basa en métodos para la descripción y análisis estadísticos de variación de la forma entre los organismos o estructuras puede representar localidades geográficas, etapas de desarrollo, efectos genéticos, efectos ambientales, etc.

El potencial que presentan los estatolitos como un carácter taxonómico para separar especies ha sido comprobado tanto como para organismos modernos como para fósiles ya que se menciona que hay cierta variación intraespecífica en la forma de los estatolitos (Clarke y Fitch, 1979; Clarke *et al.*, 1980; Clarke y Maddock, 1988 a, b). En relación a esto Dommergues *et al.* (2000) mencionan que los árboles fenéticos derivados de la matriz de distancia proporciona una representación cuantitativa de las relaciones entre morfologías de los estatolitos en las especies estudiadas, y que esto reflejo muchas de las divisiones taxonómicas tradicionalmente aceptadas (Voss, 1977; Mangnold y Portmann, 1989; Sweeney *et al.*, 1992).

Se ha reconocido que el análisis de marcas (puntos homólogos) aplicado a estatolitos es una herramienta útil en la identificación de especies estrechamente

relacionadas, tanto en especímenes modernos como fósiles (Clarke, 1978; Clarke y Fitch, 1979). Esto resulta de gran importancia para este trabajo ya que el análisis de variables mostro que el VC1 separa claramente a las especies *L. panamensis*, *L. diomedae* y *L. argus* de *D. opalescens*. Se ha mencionado mucho que la posición taxonómica de la especie *L. argus* es incierta ya que no se contaba con suficiente número de organismos en las colecciones, además de que las pocas existentes están fijadas en formol, no presentan estatolitos y no es posible realizarles análisis genéticos. La utilidad de los estólitos para separar especies de esta familia ya ha sido comprobada anteriormente. Lombarte *et al.* (2006) realizaron la separación a nivel subgénero de *Alloteuthis* y *Loligo*. Mientras que Clarke y Maddock (1988b) mencionan que ciertas variaciones de la forma de los estatolitos se pueden utilizar para distinguir especies. Finalmente Clarke y Fitch (1979) en su estudio de estatolitos fósiles del Cenozoico de América del Norte describen a partir de los estatolitos la evolución de la familia Loliginidae de esa región. Neige (2006) por su parte, menciona que los estatolitos han sido utilizados también en análisis de la morfometría tradicional, la cual, demuestra que la forma de los estatolitos es útil no sólo en relación a los aspectos funcionales, sino que muestra mucho acerca de las relaciones entre los géneros y especies.

Los resultados de esta investigación sobre la variabilidad genética del gen mitocondrial COI confirmaron la identidad de cuatro especies (*Lolliguncula panamensis*, *Lolliguncula diomedae*, *Lolliguncula argus* y *Doryteuthis opalescens*) de la familia Loliginidae en el Pacífico mexicano, separadas anteriormente con base en el órgano del sifón y datos morfométricos. Estos resultados refuerzan la idea de que *Lolliguncula* sp. 2, puede representar una especie distinta no descrita, que varía en la forma del sifón y que morfométricamente se discrimina del resto de las especies. Lamentablemente los especímenes antes de ser incorporados a la colección del Museo de Santa Bárbara, California, pasaron por un proceso de fijación en formaldehído lo que imposibilita realizar análisis genético para corroborar si es una especie genuina.

En esta investigación se utilizaron 173 secuencias de 521 pb con el gen COI. El árbol construido con el método de Neighbor-Joining (JN) y estimado con el modelo de Kimura 2 parámetros, arrojó una clara separación de los géneros *Lolliguncula* y *Doryteuthis*. Con un soporte en sus ramas para *Lolliguncula* de 92% de similitud y para *Doryteuthis* de 87% (Fig. 11)

Estudios previos realizados utilizando el gen mitocondrial COI han evidenciado la fortaleza de este gen. Carlini y Graves (1999) analizaron secuencias de 657 pb de 48 especies de cefalópodos y mencionan que el gen COI exhibió un alto grado de variabilidad en la secuencia de nucleótidos, con variación en cerca de la mitad de los sitios en al menos un taxón. Ellos encuentran un alto porcentaje en el soporte de la separación de los géneros de diferentes familias (Loliginidae= *Loligo* 93%; Gonatidae= *Gonatus* 100%; Sepioidea= *Sepia* 51%, etc.). Por otro lado, Wakabayashi *et al.* (2006) utilizaron 850 pb con el gen COI para identificar paralarvas de los géneros *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Eucleoteuthis* y *Hyaloteuthis* (Ommastrephidae), con un 51%, de soporte. Asimismo Lindgren (2010), en un análisis de la filogenia del orden Oegopsida encontró un 100% de soporte en las ramas de los géneros *Lolliguncula*, *Doryteuthis*, *Uroteuthis*, y *Sepioteuthis* (Loliginidae), 99% en *Gonatus* y *Gonatopsis* (Gonatidae) y 100% entre *Ommastrephes*, *Sthenoteuthis*, *Eucleoteuthis* y *Dosidicus* (Ommastrephidae). Los trabajos anteriores demuestran que nuestros resultados son concordantes con los porcentajes comunes obtenidos para la separación de géneros.

En cuanto al porcentaje de soporte en el árbol de Neighbor-Joining, las especies *Lolliguncula panamensis*, *L. argus* y *Doryteuthis opalescens* obtuvieron un porcentaje de similitud intraespecífico del 99%, mientras que *Lolliguncula diomedea* un 98%. Estos porcentajes son cercanos al 100%, como los encontrados por Wakabayashi *et al.* (2006) en un análisis de paralarvas de cuatro especies de calamar (*Ommastrephes bartramii*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, *Eucleoteuthis luminosa* y *Hyaloteuthis pelagica*).

El análisis de distancias genéticas entre grupos estimadas con el modelo de Kimura 2 parámetros, indicó una distancia genética de 11.1% para las especies *Lolliguncula diomedea* y *Lolliguncula panamensis*; y 13.5% para *Lolliguncula argus* y *Doryteuthis opalescens*. Las distancias genéticas han sido empleadas frecuentemente en diferentes niveles taxonómicos. Por ejemplo, Carlini y Graves (1999) emplearon el gen mitocondrial COI en un análisis filogenético de cefalópodos coloides. Encontraron un promedio de divergencia de 17.74% para las especies del suborden Oegopsida y 19.72% entre los subgeneros *Oegopsida* y *Miopsida*.

Mientras que Herke y Foltz (2002), encontraron una divergencia entre *Doryteuthis pealeii* y *D. plei* de entre 13.7% a 15.0%. Para la familia Ommastrephidae, Wakabayashi *et al.* (2006) encontraron que la distancia genética entre especies basada en Kimura 2 parámetros fue de entre 13.3 a 21.7 para *Ommastrephes bartramii*, *Sthenoteuthis oualaniensis*, *Eucleoteuthis luminosa* y *Hyaloteuthis pelagica*. En genes mitocondriales (12S y 16S), Bonnaud *et al.* (2005) encontraron para *Idiosepius pygmaeus* y *I. notoides* una divergencia de 7% para 16S y 10% para 12S. Mientras que Xiangzhil *et al.* (2004) en un análisis de filogenia de cinco especies de sepias (*Sepia aculeata*, *S. esculenta*, *S. latimanus*, *S. pharaonis*, *S. robsoni*) utilizando el gen 16S reportan una distancia genética de entre 5.61% a 9.33%; y para especies de diferentes órdenes una distancia de 24.32% (*Octopus variabilis* y *Euprymna scolopes*).

Otras investigaciones han demostrado que el gen COI brinda buenos resultados en la diferenciación a nivel específico, pero es poco eficiente en la evaluación de relaciones a nivel genérico (Carlini *et al.*, 2001; Lindgren *et al.*, 2005). En este sentido Xiangzhil *et al.* (2004) sugieren que el 16S es una herramienta valiosa para analizar las relaciones taxonómicas a nivel género. Sin embargo, Lindgren *et al.* (2005) mencionan que la topología del gen 16S proporciona apoyo a los grupos a nivel de género, pero que los valores globales de ayuda a nodales son bajos, indicando también que en lo que respecta al gen 12S por sí sólo no proporciona suficiente información para resolver las relaciones a nivel de la familia.

Por otro lado la estrecha relación que presentan en el árbol de máxima parsimonia *L. diomedea* y *L. brevis* en este trabajo, son concordantes con los resultados encontrados por Anderson (2000b) en su análisis morfométrico y utilizando la máxima parsimonia. Esta estrecha relación puede estar vinculado con la semejanza que existe en cuanto al tipo de reproducción (Brakoniecki, 1986). Ya que los espermatóforos de *L. diomedea* son muy similares a las de *L. brevis*, y las dos especies depositan sus espermatóforos en la pared interior media del manto en la branquia izquierda. Aunque *L. diomedea*, deposita sus espermatóforos más profundas dentro de la hembra y esto puede explicar que su hectocótilo sea de mayor tamaño que el de *L. brevis*.

La relación entre *L. panamensis* y *L. brevis* no es clara, Anderson (2000b) utilizando el método de máxima verosimilitud con datos de ADN y morfológicos encontró una agrupación entre *L. panamensis* y *L. brevis*. Contrario a lo mostrado en ese mismo trabajo pero en el árbol de máxima parsimonia. La agrupación de estas dos especies puede estar siendo afectada por la semejanza morfológica que existe entre *L. panamensis* y *L. brevis*. En relación con esto LaRoe (1967) encontró que *L. panamensis* se encontraba dentro del rango de variación para la mayoría de los caracteres de *L. brevis*, y se declaró incapaz de separar las dos especies sobre la base de su anatomía. En este sentido se requiere del análisis de más genes para poder determinar de manera más precisa la relación filogenética entre estas especies.

Esta problemática se mantiene incluso en niveles taxonómicos superiores, estudios sobre la filogenia de Coloideos y en particular para la familia Loliginidae basados tanto en caracteres morfológicos, como con estudios de ADN concuerdan que esta familia es monofiletica (Berthold y Engeser, 1987; Carlini y Graves, 1999; Anderson, 2000a). Contrariamente, los análisis de Lingdren (2010) basados en los genes 18S, 28S, H3, 16S y COI sugiere que las familias Idiosepiidae, Spirulidae y Miopsidae son un grupo con politomía.

En esta investigación se logro obtener tejido de la especie *Lolliguncula argus*, esta especie mantuvo relación con *D. opalescens* y con el grupo del género *Doryteuthis* en el análisis de Neighbor-Joining, Máxima Verosimilitud y Máxima Parsimonia, demostrando una estrecha relación con estas especies. Hasta el momento la posición filogenética de la especie nominal *Lolliguncula argus* se desconocía, ya que es una especie biológicamente difícil de recolectar. La relación de esta especie con el género *Doryteuthis* demuestra lo contrario a lo que encontró Anderson (2000b) basado en datos morfológicos, donde indica que esta especie está estrechamente relacionada con las especies americanas del género *Lolliguncula*.

Actualmente la separación de los géneros americanos *Doryteuthis* y *Lolliguncula*, es compleja y confusa. Los caracteres mencionados como discriminantes en las claves y guías de identificación son subjetivos, con alto traslape y aplicables sólo a organismos adultos (Anexo 1). De acuerdo con nuestros resultados la especie nominal *Lolliguncula argus* presenta mayor afinidad al género *Doryteuthis*, por lo cual se propone su asignación a este género.

Anderson (2000b), en su investigación concluye que ni el conjunto de datos morfológicos, ni los datos de alozimas por sí solos son útiles para aclarar las relaciones entre las especies de loliginidos, y que esto puede deberse a los procesos de radiación del grupo. Al respecto Maley y Marshall (1998), indican que si los linajes principales de los loliginidos fueron sometidos a varias decenas de radiaciones rápidas, sus relaciones serán difíciles de descifrar, porque todos los métodos filogenéticos tienen dificultades con las filogenias que presentan ramas internas cortas y ramas largas que conducen a los taxones existentes.

Pruebas de hipótesis alternativas sugieren que la cladogénesis dentro de la familia Loliginidae está fuertemente correlacionado con importante eventos tectónicos marinos que abarcan decenas de millones de años, y se correlaciona con el apertura del Atlántico y el cierre del mar de Tethys, aunque la dispersión del Indo-Pacífico Occidental es una

explicación razonable para el origen del clado de Loliginidos del Pacífico (Brakoniecki, 1986; Anderson 2000a).

Siguiendo el esquema de clasificación de Anderson (2000b), que considera tres supragéneros para los loliginidos: *Lolligunculini*, *Alloteuthini* y *Loliolini*. Las especies de aguas americanas pertenecerían al supragénero *Lolligunculini*, incorporando el género *Doryteuthis* donde están incluidas *D. opalescens*, *D. gahi* y *D. pealeii*. Además del género *Lolliguncula* (*Lolliguncula brevis*, *L. diomedae* y *L. panamensis*, con la posible excepción de la especie nominal *L. argus*), y a su vez los dos subgéneros aceptados *Loliolopsis* (que consiste sólo de *L. diomedae*) y *Lolliguncula* (que incluye a todas las otras especies). Mientras que *Pickforditeuthis vossi* estaría incluida en el supragénero *Loliolini*. Sin embargo, esta clasificación no ha tenido una aceptación general.

Finalmente en este estudio las especies de la familia Loliginidae distribuidas en el Pacífico mexicano fueron identificadas con base a taxonomía tradicional, morfología de los estatolitos y molecularmente, lo que nos permite obtener resultados robustos de la separación de las especies mediante métodos diferentes. De acuerdo con el análisis morfológico se logró identificar que el órgano del sifón es un carácter de utilidad para discriminar a las especies *L. panamensis*, *L. diomedae*, la especie nominal *L. argus*, *D. opalescens* y una forma denominada *Lolliguncula* sp. 2. Corroborando su utilidad de discriminación mediante el análisis de morfometría tradicional, lamentablemente no pudo evaluarse por medio de la forma de los estatolitos ya que son muestras fijadas en formaldehído y esta sustancia los disuelve rápidamente (Clarke, 1978). Sólo se pudieron fortalecer los resultados de las primeras cuatro especies con el análisis de la forma de su estatolito y mediante análisis genético.

Por otro lado se obtuvieron resultados concordantes en la forma del estatolito mediante morfometría geométrica y genética en cuanto a la estrecha relación que presenta la especie nominal *L. argus* y *D. opalescens*, fortaleciendo la hipótesis de que la especie nominal *L. argus* tiene más afinidad al género *Doryteuthis*.

La variación que presentó *L. panamensis* en la forma de su estatolito y su alto porcentaje en cuanto a la divergencia intraespecífica (0.5%) en relación al 0.3% que presentaron la especie nominal *L. argus*, *L. diomedea* y *D. opalescens*, podría estar evidenciando la presencia de más de una población en el Pacífico mexicano, dando pie a la necesidad de comprobar esta hipótesis.

De acuerdo a los resultados de este estudio consideramos de gran importancia la recomendación de Dommergues *et al.* (2000) en cuanto a que la información filogenética puede ser robustecida mediante la integración de la comparación de la taxonomía tradicional, patrones moleculares y la morfología de los estatolitos ya que concluye que este enfoque debería permitirnos tener en cuenta dos aspectos evolutivos complementarios entre sí, a saber, la significación adaptativa versus fijación genética de la morfología estatolitos.

8.-CONCLUSIONES

- El órgano del sifón es identificado como un carácter diagnóstico relevante para la determinación taxonómica de las especies de loliginidos del Pacífico mexicano.
- Se encontró evidencia de la existencia de una especie más en el Pacífico mexicano.
- Se establece que, para las especies de loliginidos la variable del ancho de aleta, no es un carácter taxonómico relevante para discriminar a las especies de loliginidos para el Pacífico mexicano.
- El análisis de morfometría geométrica de la forma de los estatolitos, mostró que esta estructura separa eficientemente las especies de loliginidos del Pacífico mexicano.
- La evidencia molecular (COI) y el análisis de morfometría geométrica de los estatolitos, soportaron la existencia de las cuatro especies nominales de loliginidos encontrados en el Pacífico mexicano: *Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis* Berry, 1911, *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki y Roper, 1985, *Lolliguncula (Loliolopsis) diomedea* (Hoyle, 1904) y *Doryteuthis (Amerigo) opalescens* Berry, 1911.
- Basado en la evidencia de los análisis de topología de los árboles (Neighbor-Joining, Máxima Parsimonia y Máxima Verisimilitud) realizados con un fragmento del gen Mitocondrial COI y el porcentaje de distancia genética que presento la especie nominal *Lolliguncula argus* con *Doryteuthis opalescens*. Se propone que *Lolliguncula argus* sea incorporada al género *Doryteuthis*.

- En esta investigación se encontraron registros de *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* que representan ampliación en el rango de distribución de aproximadamente 950 km hacia el norte y un record de talla máxima de 41.09 mm de longitud de manto.

9.-LITERATURA CITADA

- Adam, W. 1939. Cephalopoda. Partie I. Le genre *Sepioteuthis* Blainville, 1824. Siboga expéd., Leiden. (55a):1-33.
- Alejo-Plata, M.C. 2002. Sistemática de los calamares de importancia comercial del Golfo de California y Pacífico Central Oriental. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología-Fac. de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 146p.
- Alejo-Plata, M.C., G. Cárdenas-Ladrón de Guevara, y J.E. Herrera-Galindo. 2001. Cefalópodos loliginidos en la fauna y acompañamiento del camarón. *Ciencia y Mar*. 14(5):41-46.
- Álvarez, A.D.A. y J.M. Gaitán. 1994. Lagunas costeras y el litoral mexicano: Geología. (13-74), En: De la Lanza-Espino, G. Cáceres-Martínez, C. (eds.) *Lagunas Costeras y el Litoral Mexicano*. Universidad Autónoma de Baja California Sur. México. 525p.
- Anderson, F.E. 1996. Preliminary cladistic analyses of relationships among loliginid squids (Cephalopoda: Myopsida) based on morphological data. *A Mal Bull*. 12: 113-128.
- Anderson, F.E. 2000a. Phylogeny and historical biogeography of the Loliginid Squids (Mollusca: Cephalopoda) based on mitochondrial DNA sequence data. *Mol Phyl Evol*. 15:191-214.
- Anderson, F.E. 2000b. Phylogenetic relationships among loliginid squids (Cephalopoda: Myopsida) based on analyses of multiple data sets. *Zool J Linn Soc*. 130:603-633.
- Anderson, F.E., A. Pilsits, S. Clutts, V. Laptikhovsky, G. Bello, E. Balguerías, M. Lipinski, C. Nigmatulin, J.M.F. Pereira, U. Piatkowski, J.P. Robin, A. Salman, y M.G. Tasende. 2008. Systematics of *Alloteuthis* (Cephalopoda: Loliginidae) based on molecular and morphometric data. *J Exp Mar Biol Ecol*. 364: 99-109.

- Arizmendi-Rodríguez, D.I., V.H. Cruz-Escalona, C. Quiñónez-Velázquez, y C.A. Salinas-Zavala. 2011. Feeding habits of the Panama brief squid *Lolliguncula panamensis* in the Gulf of California, Mexico. *J Fish Aquat Sci.* 6:194–201.
- Arkhipkin, A. y J.A.A. Pérez. 1998. Life history reconstruction. En: Rodhouse, P.G., Dawe, E.G., O’Dor, R.K. (eds) *Squid recruitment dynamics*. Food and Agriculture Organization, Rome. 157–180p.
- Arkhipkin, A.I. y V. Bizikov. 2000. Role of the statolith in functioning of the acceleration receptor system in squids and sepioids. *J Zool.* 250:31-55.
- Atchley, W.R., T.C. Gaskins, y D. Anderson. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. *Syst Zool.* 25:137–148.
- Barón, P.J. y M.E. Ré. 2002. Morphometry of the Northern Patagonian sympatric populations of *Loligo sanpaulensis* and *Loligo gahi*. *J. Mar Biol Assoc U.K.* 82:269-278.
- Barrientos, G. y A. García-Cubas. 1997. Distribución y abundancia de la familia *Loliginidae* (Mollusca:Cephalopoda) en aguas mexicanas del Golfo de México. *Rev Soc Mex Hist Nat.* 47:123-139.
- Barrientos-MacGregor, J.G. 1985. Contribución al estudio biológico del calamar, *Lolliguncula tydeus*, en el Golfo de California, México. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, México. 115p.
- Baur, H. y C. Leuenberger. 2011. Analysis of Ratios in Multivariate Morphometry. *Syst Biol.* 60(6):813–825.
- Berry, S.S. 1911. A note on the Genus *Lolliguncula*. *Proc Acad Nat Scien Philadelphia.* 63(1):100-105.
- Berry, S.S. 1929. *Loliolopsis chiroctes*, a new genus and species of squid from the Gulf of California. *Trans San Diego Soc Nat Hist.* 5(18):263-282.
- Berthold, T. y T. Engeser. 1987. Phylogenetic analysis and systematization of the Cephalopoda (Mollusca). *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg* 29, 187–220. *Cephalopods. Bull. Mar. Sci.* 64, 57–76.

- Bettencourt, V. y A. Guerra. 2001. Age studies based on daily growth increments in statoliths and growth lamellae in cuttlebone of cultured *Sepia officinalis*. *Mar Biol.* 139:327-334.
- Blainville, H.D. 1823. de, Mémoire sur les especes du genre calamar (*Loligo*, Lamarck). *J Phys Chim Hist Nat.* 96:116-35.
- Blainville, H.D. 1824. Dictionnaire des sciences naturelles. 27:146.
- Bonnaud, L., P. Delphine, y R. Boucher-Rodoni. 2005. Molecular approach of Decabrachia phylogeny: Is *Idiosepius* definitely not a Sepiolid. *Phuket Mar Biol Cent Res Bull.* 66:203–212.
- Bookstein, F.L., B. Chernoff, R. Elder, *et al.* 1985. Morphometrics in Evolutionary Biology. The Academy of Natural Sciences of Philadelphia.
- Brakoniecki, T.F. 1980. *Lolliguncula tydeus*, a new species of squid (Cephalopoda; Myopsida) from the Pacific coast of Central America. *Bull Mar Sci.* 30(2):424-430.
- Brakoniecki, T.F. 1985. *Lolliguncula argus*, a new species of loliginid squid (Cephalopoda: Myopsida) from the Tropical Eastern Pacific. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 98(1):47-53.
- Brakoniecki, T.F. 1986. A Generic Revision of the Family Loliginidae (Cephalopoda; Myopsida) based primarily on the comparative morphology of the hectocotylus. Ph. D. Dissertation, University of Miami, Miami, FL, USA. 163p.
- Brakoniecki, T.F. 1996. A revision of the genus *Pickfordiateuthis* Voss, 1953 (Cephalopoda: Myopsida). *Bull Mar Sci.* 58:9–28.
- Brierley, A.S. y J.P. Thorpe. 1994. Biochemical genetic evidence supporting the taxonomic separation of *Loligo gahi* from the genus *Loligo*. *Antarctic Science.* 6(2):143-148.
- Brierley, A.S., M.R. Clarke, y J.P. Thorpe. 1996. *Ctenopteryx sicula*, a bathypelagic loliginid squid? *Am Malacol Bull.* 12:137–144.
- Budelmann, B.U., R. Schipp, y Sv. Boletzky. 1997. Cephalopoda. En: Harrison, F.W., Kohn, A.J. (eds.) *Microscopy anatomy of invertebrates*, Vol 6A: Mollusca II. Wiley-Liss, New York. 119-414p.
- Cardozo, F. y V. Valdivieso. 1988. *Lolliguncula tydeus* Brakoniecki, 1980 (Mollusca: Cephalopoda) registrado en Perú. *Bol Inst Mar Perú-Callao.* Vol. Extraordinario. 303-306.

- Carlini, D.B. y J.E. Graves. 1999. Phylogenetic analysis of cytochrome c oxidase I sequences to determine higher-level relationships within the coleoid cephalopods. *Bull Mar Sci.* 64:57–76.
- Carlini, D.B., R.E. Young, y M. Vecchione. 2001. A molecular phylogeny of the octopoda (Mollusca:Cephalopoda) evaluated in light of morphological evidence. *Mol Phylogenet Evol.* 21: 388–397.
- Clarke, M. 1978. The cephalopod statolith-an introduction to its form. *J Mar Biol Assoc. U.K.* 58:701-712.
- Clarke, M.R. 2003. Potential of statoliths for interpreting coleoid evolution: a brief review. *Berliner Paläobiol Abh.* 3:37-47.
- Clarke, M.R., J.E. Fitch, T. Kristensen, T. Kubodera, y L. Maddock. 1980. Statoliths of one fossil and four living squids (Gonatidae: Cephalopoda). *J Mar Biol Ass U.K.* 60:329-347.
- Clarke, M.R. y J.E. Fitch. 1979. Statoliths of Cenozoic teuthoid cephalopods from North America. *Paleontology.* 22:479-511.
- Clarke, M.R. y L. Maddock. 1988a. Statoliths of fossil coleoid cephalopods. En: Clarke M.R., Truman, E.R. (eds) *Paleontology and Neontology of Cephalopods.* En: Wilbur, K.M. (ed.) *The Mollusca.* (12) Academic Press Inc London. 153-168p.
- Clarke, M.R. y L. Maddock. 1988b. Statoliths from living species of cephalopods and evolution. En: Clarke, M.R., Truman, E.R. (eds.) *Paleontology and Neontology of Cephalopods.* En: Wilbur, K.M. (ed.) *The Mollusca* (12) Academic Press Inc London. 169-184p.
- CONABIO. 2008. *Manglares de México.* Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Contreras-Espinosa, F. 1993. *Ecosistemas costeros mexicanos.* CONABIO–UAMI, México.
- De la Lanza-Espino, G. 1991. *Oceanografía de mares mexicanos: primera edición.* A.G.T. Editor S.A. México. 569p.

- Dommergues, J.L., P. Neige, y S.v. Boletzky. 2000. Exploration of morphospace using Procrustes analysis in statoliths of cuttlefish and squid (Cephalopoda: Decabrachia) – a discussion of evolutionary aspects of form disparity. *The Veliger*. 43(3):265-276.
- Excoffier, L., G. Laval, y S. Schneider. 2006. ARLEQUIN ver. 3.1: an integrated software package for population genetics data analysis. Computational and molecular population genetics lab (CMPG), Institute of Zoology, University of Berne, Switzerland.
- Fields, W.G. 1965. The structure, development, food relations, reproduction and life history of the squid *Loligo opalescens* Berry. *Calif Dep Fish Game Fish Bull*. 131: 1-108.
- Flores, L. y D. Garland. 2002. Descripción de los estatolitos y relaciones morfométricas y gravimétricas en el calamar patagónico (*Loligo gahi*) (Cephalopoda: Loliginidae). *Rev Biol Mar Oceanog*. 37(1):15-24.
- Folmer, O., M. Black, W. Hoeh, R. Lutz, y R. Vrijenhoek. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol*. 3:294–299.
- Gallegos, A., R. Rodríguez., E. Márquez., R. Lecuanda, y J. Zavala-Hidalgo. 2006. Una climatología de la temperatura de la superficie del mar de las aguas adyacentes a las costas de Jalisco, Colima y Michoacán, México: 1996-2003. En: Jiménez-Quiroz, M.C., E. Espino-Barr (eds.). *Los recursos pesqueros y acuícolas de Jalisco, Colima y Michoacán*. INP, SAGARPA. 526p.
- Galván-Magaña F., R.J. Olson, N. Bocanegra-Castillo, y V.G. Alatorre-Ramírez. 2007. Cephalopod prey of the apex predator guild in the epipelagic Eastern Pacific Ocean. 45-48p. En: Olson, R.J. Young, J.W. (eds.) 2007. *The role of squid in open ocean ecosystems*. Report of a GLOBEC-CLIOTOP/PFRP Workshop, 16-17 November 2006, Honolulu, Hawaii, USA. GLOBEC Report 24: vi. 94p.
- Granados-Amores, J., F. Hochberg, y C.A. Salinas-Zavala. 2013. New records of *Lolliguncula (Lolliguncula) argus* Brakoniecki & Roper, 1985 (Myopsida: Loliginidae) in northwestern Mexico. *Lat Am J Aquat Res*. 41(3):00-00 (En prensa).
- Gray, J.E. 1849. *Catalogue of the Mollusca in the collection of the British Museum*. Part 1. Cephalopoda Antepedia. London, British Museum (Natural History). 164p.

- Guerra, A. 1992. Mollusca, Cephalopoda. Fauna Ibérica. Vol. 1. Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Herke, S.W. y D.W. Foltz. 2002. Phylogeography of two squid (*Loligo pealeii* and *L. plei*) in the Gulf of Mexico and northwestern Atlantic Ocean. *Mar Biol.* 140: 103–115.
- Hoyle, W.E. 1904. Reports on the Cephalopoda. *Bull Museum Comp Zool. Harvard.* 43(1):1-72. 12 plates.
- Jackson, G.D. y M.L. Domeier. 2003. The effects of an extraordinary El Niño/La Niña event on the size and growth of the squid *Loligo opalescens* off southern California. *Mar Biol.* 142:925–935
- Jatta, G. 1896. I cefalopodi viventi nel Golfo di Napoli (Sistematica). *Fauna Flora Golf Neapel.* 23:268p.
- Jereb, P., M. Vecchione, y C.F.E. Roper. 2010. Family Loliginidae. En Jereb P., Roper C.F.E. (eds.) *Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species known to date. Vol. 2. Myopsid and oegopsid squids. FAO Species Catalog for Fishery Purposes. No. 4, Rome, FAO.* 38-117p.
- Kassahn, K.S., S.C. Donnellan, A.J. Fowler, K.C. Hall, M. Adams, y P.W. Shaw. 2003. Molecular and morphological analyses of the cuttlefish *Sepia apama* indicate a complex population structure. *Mar Biol.* 143:947-962.
- Kassahn, K.S., S.C. Donnellan, A.J. Fowler, K.C. Hall, M. Adams, y P.W. Shaw. 2003. Molecular and morphological analyses of the cuttlefish *Sepia apama* indicate a complex population structure. *Mar Biol.* 143:947-962.
- Lamarck, J.B. 1798. Extrait d'un mémoire sur le genre de la seiche, du calamar et du poulpe, vulgairement nommés, polypes de mer. *Bull Sci Soc Philomat.* 2(5):129-31.
- LaRoe, E.T. 1967. A Contribution to the Biology of the Loliginidae (Cephalopoda:Myopsida) of the Tropical Western Atlantic. Masters thesis, University of Miami, Coral Gables, Florida.
- Leach, W.E. 1817. Synopsis of the orders, families and genera of the class Cephalopoda. *Zool Misc.* 3(30):137-41.
- Lesueur, C.A. 1821. Descriptions of several new species of cuttlefish. *J Acad Nat Sci Philad.* 2(1):86-101.

- Lindgren, A.R. 2010. Molecular inference of phylogenetic relationships among Decapodiformes (Mollusca: Cephalopoda) with special focus on the squid Order Oegopsida. *Mol Phyl Evol.* 56:77–90.
- Lindgren, A.R., O.N. Katugin, E. Amezcua, y M.K. Nishiguchi. 2005. Evolutionary relationships among squids of the family Gonatidae (Mollusca: Cephalopoda) inferred from three mitochondrial loci. *Mol Phylogenetic Evol.* 36(1):101-11.
- Linnaeus, C. 1758. von, *Systema naturae*. Holmiae, 10th edition.
- Lipinski, M., E. Dawe, y Y. Natsukari. 1991. Introduction to practical procedures of squid statoliths. A laboratory manual. En: Jereb P., Ragonese. S., S.v. Bolerzky. (eds.) Squid age determination using statoliths, Italy Mazara del Vallo, NTRITPP. 77-82p.
- Lombarte, A., P. Sanchez, y B. Morales-Nin. 1997. Intraspecific shape variability in statoliths of three cephalopod species. *Vie Milieu.* 47:165-169.
- Lombarte, P., M.M. Rufino, y P. Sánchez. 2006. Statolith identification of Mediterranean Octopodidae, Sepiidae, Loliginidae, Ommastrephidae and Enoploteuthidae based on warp analyses. *Mar Biol Ass U.K.* 86:767-771.
- Maley, L.E. y C.R. Marshall. 1998. Evolution – the coming of age of molecular systematics. *Science.* 279:505–506.
- Mangold, K. y A. Portmann. 1989. Systématique. En: Grassé P.P. (ed.) *Traité de Zoologie Céphalopodes Tome V(4)* Mangold K. (ed.) Mason, Paris. 643-713p.
- Markaida, U. y F.G. Hochberg. 2005. Cephalopods in the diet of swordfish (*Xiphias gladius*) caught off the west coast of Baja California, México. *Pacific Science.* 59(1):25-41.
- Martínez, P., A. Sanjuan, y A. Guerra. 2002. Identification of *Illex coindetii*, *I. illecebrosus* and *I. argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) throughout the Atlantic Ocean; by body and beak characters. *Mar Biol.* 141(1):131-143.
- Naef, A. 1912. Teuthologische Notizen. no 4. Die gattungun der Loliginidae. *Zoologische Anzeiger.* 39(7):741-745.
- Naef, A. 1921. Die Cephalopoden. *Fauna Flora Golf Neapel.* 35(1)1:1-148.
- Naef, A. 1923. Die Cephalopoden: Systematik. *Fauna Flora Golf Neapel.* 35(1)2:149-863.

- Natsukari, Y. 1983. Taxonomical and morphological studies on the loliginid squids--III. *Nipponloligo*, a new subgenus of the genus *Loligo*. *Venus, The Japanese J Mal.* 42(4):313-318.
- Natsukari, Y., S. Hirata, y M. Washizaki. 1991. Growth and seasonal change of cuttlebone characters of *Sepia esculenta*. En: Boucaud-Camou, E. (ed.) *La seiche – The cuttlefish*. Centre Publ Univ Caen. 49-67.
- Neige, P. 2006. Morphometrics of hard structures in cuttlefish. *Vie et Milieu.* 56:121–127.
- Neige, P. y J.L. Dommergues. 2002. Disparity of beaks and statoliths of some coleoids: a morphometric approach to depict shape differentiation. *Abh Geol B-A.* 57:393-399.
- Nesis, K. N. 1987. *Cephalopods of the World*. New York, T. N. P. Publications. 351p.
- Okutani, T. 1980. Calamares de las aguas mexicanas. Breve descripción de los calamares existentes en aguas mexicanas. *PESCA. México.* 64p.
- Okutani, T. 1995. *Cuttlefish and squids of the world in colour*. National Cooperative Association of Squid Processors. Japón. 185p.
- Okutani, T. y J. McGowan. 1969. Systematic, distribution, and abundance of the epipelagic squid (Cephalopoda, Decapoda) larvae of the California Current, April, 1954- March, 1957. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif.*, 14:1-90.
- Orbigny, A.d'. 1841. Mollusques, vol 1. En *Histoire physique, politique et naturelle de L'île de Cuba* by Ramon de la Sagra. Paris. 1-224p.
- Pauly, D., V. Christensen, J. Dalsgaard, R. Froese, y Jr. F. Torres. 1998. Fishing down marine food webs. *Science (Wash.)* 279:860-863.
- Pierce, G.J., V.D. Valavanis, A. Guerra, P. Jereb, L. Orsi-Relini, J.M. Bellido, I. Katara, U. Piatkowski, J. Pereira, E. Balguerias, I. Sobrino, E. Lefkaditou, J. Wang, M. Santurtun, P.R. Boyle, L.C. Hastie, C.D. MacLeod, J.M. Smith, M. Viana, A.F. Gonzalez, y A.F. Zuur. 2008. A review of cephalopod–environment interactions in European Seas. *Hydrobiologia.* 612:49–70.
- Pineda, S.E., D.R. Hernández, N.E. Brunetti, y B. Jerez. 2002. Morphological identification of two Southwest Atlantic loliginid squids: *Loligo gahi* and *Loligo sanpaulensis*. *Rev Invest Desarr Pesq.* 15: 67-84

- Recksiek, C.W. y H.W. Frey. 1978. Background of market squid research program, basic life history, and the California fishery. 169:185p. En: Biological, oceanographic, and acoustic aspects of the market squid, *Loligo opalescens* Berry. Recksiek, C.W., Frey, H.W. (eds.) Calif Dep Fish Game Fish Bull. (169):185.
- Rehder, H.A. 1945. A new genus and species of squids from the Philippines. Proc Biol Soc Wash. 58:1-26.
- Rohlf, F.J. 1999a. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. J. Class.16:197-223.
- Rohlf, F.J. 1999b. TPS versión 1.18. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, EE. UU.
- Rohlf, F.J. y D.E. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Systematic Zool. 39:40-59.
- Roper, C.F.E., C.C. Lu, y F.G. Hochberg. 1983. Proceedings of the workshop on Biology and Resources Potential of Cephalopods. Mem Natl Mus Victoria. 44: 311p.
- Roper, C.F.E. y G.L. Voss. 1983. Guidelines for taxonomic descriptions of cephalopod species. Mem Natl Mus Victoria. 44:49-63.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney, y C.E. Nauen. 1984. Species catalogue. Vol. 3. Cephalopods of the world. An annotated and illustrated catalogue of species of interest fisheries. FAO Fish Synop. 125(3):1-277.
- Roper, C.F.E., M.J. Sweeney, y F.G. Hochberg. 1995. Cephalopodos, 305-355p. En: Fisher, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter, V.H. Niem. (eds.) Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Volumen I. Plantas e invertebrados. FAO. Roma. 646p.
- Rozas, J. 2009. DNA Sequence Polymorphism Analysis using DnaSP. 337-350p. En Posada, D. (ed.) Bioinformatics for DNA Sequence Analysis; Methods in Molecular Biology Series Vol. 537. Humana Press. NJ, USA.
- Sánchez, P. 2003. Cephalopods from off the Pacific coast of México: biological aspects of the most abundant species. Sci Mar. 67:81-90.
- SEDESOL. 1994. Informe de la situación general en materia de equilibrio ecológico y protección al ambiente 1993-1994. SEDESOL/ INE. México.

- Simpson, J.J. 1987. Transport processes affecting the survival of pelagic fish stocks in the California Current. *Amer Fish Soc Symp.* 2:39-60.
- Sokal, R.R. y F.J. Rohlf. 1985. *Biometría*. Glume. Barcelona.
- Steenstrup, J. 1856. Hectocotyldannelsen hos Octopodslægterne *Argonauta* og *Tremoctopus*, oplyst ved Iagttagelse af lignende Dannelser hos *Blaeksprutter* i Almindelighed. *K Dan Vidensk Selsk Skr.* 4(5):185-216
- Steenstrup, J. 1861. Overblik over y kjobenhavn museer opbevarede blaeksprutter fra det aabne Hav (1860-1861). *Overs. Danske Videnskabernes Selskabs Forh.* 1861:69-86.
- Steenstrup, J. 1881. *Sepiadarium* og *Idiosepius*, to nye slægter af *Sepiernes* familie. Med bemaerkninger om de to Leslaegtede *Sepioloidea*, d'orbigny of *Spirula* Lamk. *K. Dan Vidensk Selsk Skr. (Ser. 6).* 1(3):213-42.
- Strauss, R.E. y L.A. Fuiman. 1985. Quantitative comparisons of body form and allometry in larval and adult Pacific sculpins (*Teleostei: Cottidae*). *Can J Zool.* 63:1582-1589.
- Sweeney, M.J., C.F.E. Roper, K.M. Mangold, M.R. Clarke, y S.v. Boletzky. 1992. "Larval" and juvenile cephalopods: A manual for their identification. *Smith Contrib Zool.* Washington. 282p.
- Tabachnick, B.G. y L.S. Fidell. 1996. *Using multivariate statistics* (3rd ed.). Harper Collins: New York.
- Tamayo, J.L. 2004. *Geografía moderna de México*. Trillas, México.
- Tamura K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher., M. Nei, y S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol Biol Evol.* 28(10):2731-2739.
- Vecchione, M., E. Shea, S. Bussarawit, F. Anderson, D. Alexeyev, C.C. Lu, T. Okutani, M. Roeleveld, C. Chotiyaputta, C. Roper, E. Jorgensen, y N. Sukramongkol. 2005. Systematic of Indo-West Pacific loliginids. *Phuket Mar Biol Cent Res Bull.* 66:23-26.
- Vecchione, M., T.F. Brakoniecki, Y. Natsukari, y R.T. Hanlon. 1998. A Provisional Generic Classification of the Family *Loliginidae*. *Smithson Contr Zool.* 586:215-222.
- Victor, B.C., G.M. Wellington, D.R. Robertson, y B.I. Ruttenberg. 2001. The effect of the El Niño-Southern Oscillation event on the distribution of reef-associated labrid fishes in the Eastern Pacific Ocean. *Bull Mar Sci.* 69:279-288.

- Voight, J.R. 2002. Morphometric Analysis of male reproductive features of octopodids (Mollusca: Cephalopoda). *Biol Bull.* 202: 148–155.
- Voss, G.L. 1971. Cephalopods collected by the R/V John Elliott Pillsbury in the Gulf of Panama in 1967. *Bull Mar Sci.* 21(1):1-34
- Voss, G.L. 1977. Present status and new trends in cephalopods systematics. *Symp Zool Soc London.* 38:49-60.
- Voss, N.A., K.N. Nesis, y P.G. Rodhouse, 1998a. The Cephalopod Family Histioteuthidae (Oegopsida): Systematic, Biology and Biogeography. 293-372p. En: Voss, N.A., M. Vecchione, R.B. Toll, M.J. Sweeney (eds.) *Systematic and Biogeography of Cephalopods, Vol. II.* *Smithson Contr Zool.* 586p.
- Voss, N.A., M. Vecchione, R.B. Toll, y M.J. Sweeney, 1998b. *Systematic and Biogeography of Cephalopods, Vol. I y II.* *Smithson Contr Zool.* 586p.
- Wakabayashi, T., N. Suzuki, M. Sakai, T. Ichii, y S. Chow. 2006. Identification of ommastrephid squid paralarvae collected in northern Hawaiian waters and phylogenetic implications for the family Ommastrephidae using mtDNA analysis. *Fish Sci.* 72:494-502.
- Wulker, G. 1920. *Über cephalopoden des Roten Meeres.* *Senckemberg.* 2(1):48-58.
- Wyrtki, K. 1966. *Oceanography of the eastern equatorial Pacific Ocean.* *Ocean Int J Ann Rev.* 4:33-68.
- Xiangzhil, L., X. Zheng, S. Xiao, y R. Wang. 2004. Phylogeny of the cuttlefishes (Mollusca: Cephalopoda) based on mitochondrial COI and 16S rRNA gene sequence data. *Acta Oceanol Sin.* 23(4):699-707.
- Yáñez-Arancibia, A. 1978. *Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México.* *An Centro Cienc del Mar y Limnol. UNAM, Publ Esp.* 2:1-306.
- Young, R.E. 1972. *The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from the seas off southern California.* *Smith Contr Zool.* 97:1-159.
- Young, R.E. y M. Vecchione. 1996. *Analysis of morphology to determine primary sister-taxon relationships within coleoid cephalopods.* *Amer Mal Bull.* 12(1/2): 91-112.

- Zaleski, T., J.A. Angel-Perez, y A.L. Gandara-Martins. 2012. Morphological and morphometric variability of the squid *Lolliguncula brevis* (Mollusca: Cephalopoda) in brazilian waters: evidence for two species in the western atlantic? An Acad Bras Ciênc. 84(4):1015-1028.
- Zelditch, M. L., D.L. Swiderski., H. D. Sheets, y W.L. Fink. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists. Elsevier Academic Press: London. 443p.

Anexo 1. Características diagnosticas que separan los géneros, subgéneros y especies de la familia Loliginidae de la costa del Pacífico mexicano (basadas en Roper *et al.*, 1984; Roper *et al.*, 1995; Jereb *et al.*, 2010). Abreviaturas: LA= Longitud de aletas; LM= Longitud de manto; VMB= Ventosas en membrana bucal; HVB= Hilera de ventosas en brazos; HVCT= Hilera en club tentacular.

	Manto	Forma de aletas	Proporción LA vs LM	No. de VMB	No. HVB	No. HVCT	Brazo IV hectocotilizado ventral	Porción del hectocótilo modificado
Género								
<i>Lolliguncula</i>	Sin elongación en parte posterior en forma de cola	Ampliamente redondeadas				4		Ventosas modificadas en la parte dorsal o en ambos
<i>Doryteuthis</i>	Muy estrecho	Subtriangulares				4	Izquierdo	Ventosas modificadas en la parte dorsal o en ambos
Subgénero								
<i>Lolliguncula</i>								Modificada solo la porción media y distal
<i>Loliolopsis</i>								Modificado a lo largo de todo el brazo
<i>Amerigo</i>								No se extiende hasta la parte distal
Especie								
<i>Lolliguncula (Lolliguncula) panamensis</i>	Alto y ancho	Anchas y redondeadas	>30%	4-5	2	4	Derecho	Distal

Cont.... Anexo 1. Características diagnosticas que separan los géneros, subgéneros y especies de la familia Loliginidae de la costa del Pacífico mexicano (basadas en Roper *et al.*, 1984; Roper *et al.*, 1995; Jereb *et al.*, 2010). Abreviaturas: LA= Longitud de aletas; LM= Longitud de manto; VMB= Ventosas en membrana bucal; HVB= Hilera de ventosas en brazos; HVCT= Hilera en club tentacular.

	Manto	Forma de aletas	Proporción LA vs LM	No. de VMB	No. HVB	No. HVCT	Brazo IV hectocotilizado ventral	Porción del hectocótilo modificado
<i>Loliguncula</i> (<i>Loliguncula</i>) <i>argus</i>	Corto y alto	Casi elípticas	<38%	0	2	4	Izquierdo	Media a distal
<i>Loliguncula</i> (<i>Loliolopsis</i>) <i>diomedae</i>	Alargado y estrecho	Alargadas y redondeadas	<50%	4-5	2	4	Derecho	Media a distal
<i>Doryteuthis</i> (<i>Amerigo</i>) <i>opalescens</i>	Delgado y ancho	Subtriangulares	38 a 52%	16-20	2	4	Derecho	Media a distal