

INTER - AMERICAN TROPICAL TUNA COMMISSION
COMISION INTERAMERICANA DEL ATUN TROPICAL

Bulletin — Boletín
Vol. VII, No. 2

**GILLRAKER ANALYSIS AND SPECIATION IN THE
THREAD HERRING GENUS *OPISTHONEMA***

**ANALISIS DE LAS BRANQUISPINAS Y DENOMINACION DE
LAS ESPECIES DEL ARENQUE DE HEBRA *OPISTHONEMA***

by — por
Frederick H. Berry and/e Izadore Barrett

La Jolla, California
1963

CONTENTS — INDICE

ENGLISH VERSION — VERSION EN INGLES

	Page
SUMMARY.....	113
ACKNOWLEDGEMENTS.....	113
INTRODUCTION.....	114
TAXONOMY.....	115
<i>Opisthonema</i> Gill	115
<i>Opisthonema medirastre</i> new species	118
<i>Opisthonema berlangai</i> new species	119
<i>Opisthonema libertate</i> (Günther)	120
<i>Opisthonema bulleri</i> (Regan)	122
<i>Opisthonema oglinum</i> (LeSueur)	123
<i>Opisthonema palosverdensis</i> fossil species	126
COMPARISON OF SPECIES.....	127
Standard length measurement.....	128
Gillraker morphology and counts.....	128
Gillraker ontogeny.....	129
Ceratobranchial gillraker analysis.....	129
Key to the species.....	133
Other studies on clupeoid gillrakers.....	133
Alimentary canal and food.....	134
Species collected together.....	134
Specimens examined.....	134
DISCUSSION.....	135
FIGURES — FIGURAS.....	137
TABLES — TABLAS.....	150

SPANISH VERSION — VERSION EN ESPAÑOL

	Página
RESUMEN.....	154
AGRADECIMIENTO.....	154
INTRODUCCION.....	155
TAXONOMIA.....	156
<i>Opisthonema</i> Gill	156
<i>Opisthonema medirastre</i> especie nueva	160
<i>Opisthonema berlangai</i> especie nueva	161
<i>Opisthonema libertate</i> (Günther)	163
<i>Opisthonema bulleri</i> (Regan)	165
<i>Opisthonema oglinum</i> (LeSueur)	166
<i>Opisthonema palosverdensis</i> especie fósil	169
COMPARACION DE ESPECIES.....	170
La medida de la longitud estándar.....	171
Morfología y cuenta de las branquispinas.....	171
Ontogenia de las branquispinas.....	172
Análisis de las branquispinas ceratobranquiales.....	173
Clave para las especies.....	177
Otros estudios sobre las branquispinas de los clupeidos.....	178
Canal alimentario y alimento.....	178
Especies que fueron recolectadas juntas.....	178
Especímenes examinados.....	179
DISCUSION.....	179
LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA.....	181

GILLRAKER ANALYSIS AND SPECIATION IN THE THREAD HERRING GENUS *OPISTHONEMA*

by

Frederick H. Berry¹ and Izadore Barrett

SUMMARY

The thread herrings, genus *Opisthonema*, family Clupeidae, are marine fishes that occur only in tropical and subtropical waters off both coasts of the American continent. The genus is composed of one Atlantic species and four Pacific species. *Opisthonema oglinum* (LeSueur), the single species in the western Atlantic Ocean, occurs from Brazil to Massachusetts, at Bermuda, and throughout the West Indies. *Opisthonema libertate* (Günther), *Opisthonema bulleri* (Regan), and *Opisthonema medirastre*, new species, are Pacific coastal species which occur together from Peru to Mexico (with at least one occasionally in California). *Opisthonema berlangai*, new species, is confined to the vicinity of the Galapagos Islands.

The five species show only slight differences in most morphological characters. Practical separation of the species is based on a combination of two considerations: (1) geographical area of occurrence and (2) the pattern of increase in the numbers of gillrakers in relation to standard length.

The numbers of gillrakers on the three segments of the first gill arch increase with the growth of the fish to about 120 mm S.L. in *O. oglinum*, to increasingly larger sizes in *O. bulleri*, *O. medirastre*, and *O. berlangai*, and apparently throughout life in *O. libertate*. Counts and comparisons of the numbers of gillrakers on the ceratobranchial segment of the first gill arch are the most convenient method for separating the five species. Specimens from colder waters tend to have fewer gillrakers than those from warmer waters.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to the following for the loan or gift of specimens and for information on specimens: Franklin G. Alverson, William H. Bayliff, Edward F. Klima, Antonio Landa, Clifford L. Peterson, and Hernán Sobrado, Inter-American Tropical Tuna Commission (IATTC); William W. Anderson and Jack W. Gehringer, U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, Brunswick, Georgia (BLBG); John C. Briggs and E. D. Lane, University of British Columbia, Institute of Fisheries (UBC); Harvey R. Bullis, Jr. and Johnny A. Butler, U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, Pascagoula, Mississippi; Daniel M. Cohen, U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Ichthyological Laboratory, Washington, D. C.; Ronald W. Crawford and John A. Bollinger, San Diego State College (SDSC); Alfred W. Ebeling, Bingham

¹—U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, La Jolla, California.

Oceanographic Collection (BOC); John E. Fitch and John Radovich, California Department of Fish and Game; W. I. Follett and Lillian Dempster, California Academy of Science (CAS); John P. Harville, San Jose State College; Carl L. Hubbs and Richard H. Rosenblatt, Scripps Institution of Oceanography (SIO); Giles W. Mead, Harvard University Museum of Comparative Zoology (MCZ); George S. Myers and Hugh DeWitt, Stanford University Natural History Museum (SU); Leonard P. Schultz, U. S. National Museum (USNM); and Boyd W. Walker and Wayne J. Baldwin, University of California at Los Angeles (UCLA). We are indebted to Clifford L. Peterson (IATTC) for the data on which Fig. 11B is based. We are especially grateful to G. Palmer, British Museum (Natural History) for information on the type specimens of *Opisthonema libertate* and *O. bulleri*. Technical suggestions or comments on the manuscript that were of great value in analyzing and comprehending the data and in preparing this publication were made by Elbert H. Ahlstrom, Franklin G. Alverson, W. I. Follett, Jack W. Gehringer, Carl L. Hubbs, David Kramer, John S. MacGregor, Romeo Mansueti, Charles P. O'Connell, Clifford L. Peterson, Richard H. Rosenblatt, Milner B. Schaefer, and Stewart Springer. We thank Enrique L. Díaz for the translation into Spanish of this study.

INTRODUCTION

The thread herrings are marine fishes of the clupeid genus *Opisthonema* which occur only in the western Atlantic and Eastern Pacific Oceans, mainly in tropical and subtropical waters. They are characterized by a filamentous elongation of the last ray of the dorsal fin, a row of scutes along the ventral midline, scale rows crossing the back between the head and the dorsal fin, and an elliptical, thin-walled gizzard. The latter two characters distinguish the thread herrings from the gizzard shads (genus *Dorosoma*), which inhabit fresh waters of North and Central America and occasionally enter marine or estuarine coastal waters.

In the Pacific, before the abrupt change from the use of live-bait to purse-seining techniques in the tuna fishery (Schaefer, 1961), thread herring were important as a secondary bait fish (Schaefer, 1954). They were captured for this purpose from San Diego Bay, California, south to Peru and at the Galapagos Islands, where in certain areas and seasons the thread herring contributed substantially as a source of bait (Alverson and Shimada, 1957). In the Atlantic, thread herring are regarded as a potential supplemental source of fish for industrial uses. Experimental fishing for thread herring in the Gulf of Mexico and the prospects for the development of a commercial fishery were discussed by Butler (1961). Prior to the present study only two species were recognized: *Opisthonema oglinum* (LeSueur 1818) in the Atlantic and *Opisthonema libertate* (Günther 1866) in the Pacific. We have determined that a single species does occur in the Atlantic, but that four species exist in the Pacific.

Although a number of morphological characters were investigated, the separation of these species is essentially based upon differences in

complements of gillrakers. Because of the importance of gillrakers in the taxonomy of this genus and the possibility of similar importance in other groups, we have analyzed the ontogenetic and geographic variation in this structure and have presented a practical method for evaluating differences between species on the basis of this character.

TAXONOMY

Opisthonema Gill, 1861

Opisthonema Gill, 1861:37 (type species *Opisthonema thrissa* Gill, 1861 (*non* Linnaeus; = *Megalops oglina* LeSueur, 1818), by original designation).

Filialosa Fowler, 1944:207 (type species *Meletta libertatis* Günther, 1866, by original designation).

Characters.—Body laterally compressed, narrowing ventrad to a row of ventral scutes; ventral body profile more curved than dorsal; greatest depth usually between origins of dorsal and pelvic fins.

Head slightly rugose on top. Dendritic network of lateral line system on opercular bones and suborbital (also on scales just posterior to occiput and upper end of cleithrum). Snout moderately pointed; lower jaw slightly projecting (jaws nearly subequal). No distinct notch at premaxillary symphysis. Adipose eyelid present, dense and apical anteriorly. Premaxillaries short, maxillaries making up most of gape; no supplementary bone between end of premaxillary and maxillary; two supramaxillaries, the anterior one smaller; posterior margin of upper jaw formed by ends of maxillary and posterodorsal supramaxillary, rounded, extending to below anterior part of pupil, greatest depth of margin usually larger than diameter of pupil. Jaws toothless in juveniles and adults (below about 30 mm S.L. symphyseal teeth present on dentaries and marginal teeth on maxillaries); a few thin recurved canines on floor of mouth just anterior to esophageal opening, but none on palate.

Operculum and preoperculum relatively elongated dorsoventrally and narrow anteroposteriorly. No marked bony striations on operculum. Branchiostegals 6, the last blunt, expanded distally, forming nearly a 90° angle with ventral margin of subopercle.

A weak bilobed dermal fold on anterior vertical margin of cleithrum, and a larger, anteriorly directed fold on dorsal side of anterior end of cleithrum, with a furrow between fold and isthmus. Gill membranes united and overlapping isthmus anteriorly, left membrane overlapping that on right side. Pseudobranchia relatively large.

Gillrakers relatively long and slender, the number on the first arch increasing with growth (to about 120 mm S.L. in one species, to larger sizes or throughout life in others) by addition at the anterior ends of the upper and lower limbs; the greatest number of gillrakers on the first arch (up to 353), the numbers of gillrakers progressively decreasing on the second, third, and fourth arches; third and fourth arches with rows of

gillrakers on both lateral and medial sides; the rakers on the lower limb near the angle not lying over those of upper limb, but lying lateral to them on larger specimens of species with a high number of gillrakers; most rakers of normal lanceolate shape, but some, especially on upper limb of large specimens, expanded laterally.

Ventral body midline formed of hardened scutes with posteriorly directed spines, extending from throat to vent (17 to 19 prepelvic, 14 to 17 postpelvic; 32 to 35 total).

Scales cycloid with small scallops on posterior margin, covering body and extending onto caudal fin, absent on head; a low elevated row of scales along insertions of dorsal and anal fins; an elongated axillary scale extending about $\frac{2}{3}$ length of pelvic fin along its dorsal margin, no pectoral axillary scale; deciduous scales covering bases of pectoral and pelvic fins; scale rows extending from ventral scutes, up side and across ridge on back in front of dorsal fin and across back posterior to dorsal fin; about 42 to 53 transverse rows of scales from occiput to caudal base.

Dorsal fin inserted about midway between tip of snout and caudal base (its origin nearer tip of snout); all rays segmented; first 5 rays unbranched, the remainder branched, the last ray branched to its base but its branches secondarily fused in larger specimens (17-22 dorsal rays). The dorsal fin with an anterior lobe produced by the 5th, 6th, and 7th rays (the lobe about 13-21% S. L.); the dorsal rays increasing in length from the minute first ray (missing in some specimens) through the 6th ray and decreasing in length from the 6th ray to the next to the last ray; next to the last ray about twice as long as ray preceding it, last ray thickened at base and produced as a long tapering filament that extends about to caudal base (filament length about 31-47% S. L.).

Anal fin long, low, and inserted well back on body; 1st ray usually unsegmented (and occasionally the 2nd), the remainder segmented (19-25 anal rays); 1st ray frequently minute, 2nd ray short, usually 3rd through 5th increasing and 6th through 10th decreasing in length, remaining rays equal or slightly increasing in length to about the last 3 rays, with these of increasing length and the last ray the longest in the fin; next to last ray only slightly thicker than preceding rays; last ray about twice as thick as next to last ray and branched to its base. The numbers of dorsal and anal rays appear to be positively correlated—specimens with higher numbers of dorsal rays tend to have higher numbers of anal rays—and there are usually two more anal rays than dorsal rays.

Caudal fin deeply forked with subequal pointed lobes (10+9 principal rays).

Pectoral fins pointed, 3rd and 4th rays the longest (about 15-22% S. L.); inserted low on side below posterior margin of operculum; all rays segmented; 1st ray unbranched, all others branched; 1st ray flattened and closely adpressed to 2nd ray (16-19 pectoral rays); a fleshy ridge and ventral indentation for reception of dorsal part of fin against body.

Pelvic fins pointed, the 2nd and 3rd rays the longest (7-12% S. L.); inserted just above ventral scutes, below about middle of dorsal fin insertion; all rays segmented; 1st ray flattened and closely adpressed to 2nd ray; 1st ray unbranched, remainder branched; usually 9 rays, rarely 8 rays on one or both sides.

Vertebrae 44-49.

Alimentary canal with esophagus opening into 2 bilateral, anterodorsally projecting pharyngeal pockets, stomach extending posteriad (for about 20% S. L.), curving back on itself, and ending in a elliptical and relatively thin-walled gizzard; intestine extending posteriad (for about 30% S. L.), doubling back on itself to about end of gizzard, then recurving again and extending straight to vent. A small group of pyloric caeca at the front of the intestine enlarging into a mass of numerous caeca lying dextral to the intestinal folds. A pneumatic duct connecting gas bladder with posterodorsal part of stomach.

Pigmentation intraspecifically variable in preserved specimens. The following features occur in all species, but the presence of the last four on a single specimen is rare: 1) Dorsal surface dark about one-third to one-half way down the sides grading into silvery sides and ventral margin. 2) Dorsal fin with dark margin and filament, grading to a dusky or clear basal portion; caudal fin dusky with a dark stripe in each lobe extending from base to tip; pectoral fins with a dusky dorsal margin; anal and pelvic fins clear. 3) A fairly large opercular spot, rounded or usually vertically elongated, usually larger than pupil diameter. 4) One to several irregular rows of a variable number of smaller spots on the dorsolateral body surface, these beginning just posterior to the opercular spot and usually extending to below or beyond the position of the dorsal fin insertion. 5) A pair of dorsal spots, one on each side of and just posterior to the origin of the dorsal fin. 6) Two to six stripes on the dorsolateral body surface extending nearly to the peduncle.

Generic synonymy.—The genus *Filialosa*, proposed by Fowler in 1944, has been ignored by subsequent authors and is a synonym of *Opisthonema*. None of the characters Fowler proposed to distinguish *Filialosa* in the Eastern Pacific from *Opisthonema*, which he restricted to the western Atlantic, is of generic status; rather, the characters reflect interspecific differences and intraspecific variation. Fowler stated that the Pacific form had a less arched ventral profile, slightly longer head, smaller eye, maxillary less inclined, gill opening extending farther forward, dorsal fin origin farther posteriad, fewer dorsal and anal rays, longer last dorsal ray, and longer pectoral fins than the Atlantic form, and rows of dark spots on the sides of the body.

In creating the genus *Opisthonema*, Gill (1861:37) gave the following:

- 1) *Clupanodon* Lacépède, in part [as a synonym of *Opisthonema*].
- 2) *Opisthonema thrissa* Gill [as the type of *Opisthonema*].
- 3) *Clupanodon thrissa* Lacépède [as a synonym of *Opisthonema thrissa*].

Because Gill's apparent intent was to restrict *Opisthonema* to the western Atlantic, as opposed to Lacépède's and earlier authors' reference to a combination of Chinese and Atlantic forms, the type species must stand as *Opisthonema thrissa* Gill (*non* Linnaeus, 1758 = *Megalops oglina* LeSueur, 1818). This is essentially how Jordan (1919:303) recorded the type species.

Opisthonema medirastre new species (Fig. 1A)

Clupea (*Opisthonema*) *Bulleri* (*non* Regan), Regan, 1904:255 (in part; the 110-mm S. L. larger specimen collected with lectotype of *O. bulleri*).

Opisthonema libertate (*non* Günther), Radovich, 1961:27 (listed as "Pacific thread herring"; in part, only the specimen from Los Angeles Harbor, California, 21 Dec. 1958).

Diagnosis.—Ceratobranchial gillrakers increasing in number with increase in body length up to about 170 to 200 mm S. L.; ceratobranchial gillrakers at 200 mm S. L., 50 to 69 (increase in numbers of ceratobranchial gillrakers with standard length shown in Table 3 and Figs. 7, 8, and 9, and geographic variation shown in Fig. 10B). Range, in coastal, inshore waters of the Eastern Pacific from Peru to Los Angeles, California (Fig. 2A).

Description of the holotype [measurements in mm (% S. L. in parentheses)].—Standard length 175. Fork length 187 (106.9). Total length 219 (125.1). Head length, to cleithrum 41.1 (23.5), to distal margin of operculum 43.8 (25.0). Upper jaw length 17.4 (9.9). Maxillary depth 6.6 (3.8). Interorbital width 10.4 (5.9). Eye diameter 11.8 (6.7). Snout length 12.0 (6.9). Postorbital head length, horizontal 18.1 (10.3), maximum 23.7 (13.5). Body depth, vertical from dorsal fin origin 55.5 (31.7), origin of dorsal fin to origin of pelvic fin 56.5 (32.3), vertical of anal fin origin 37.9 (21.7). Peduncle depth least 15.1 (8.6). Body width, at postcleithrum 23.3 (13.3), at dorsal fin origin 27.9 (15.9). Peduncle width at least depth 5.7 (3.3). Snout to dorsal fin origin 77.5 (44.3). Snout to pectoral fin origin 43.7 (25.0). Snout to pelvic fin origin 91 (52.0). Snout to anal fin origin 136 (77.7). Pectoral fin origin to pelvic fin origin 48 (27.4). Pelvic fin origin to anal fin origin 48 (27.4). Dorsal fin lobe length 27.7 (15.8). Last dorsal ray length 69.5 (39.7). Dorsal base length 27.6 (15.8). Anal base length 27.6 (15.8). Pectoral fin length 32.3 (18.5). Pelvic fin length 17.0 (9.7). Dorsal rays 20. Anal rays 21. Pectoral rays 18 right, 17 left. Pelvic rays 9 left, 8 right. Scale rows, lateral about 49 left and 50 right, head to dorsal fin origin about 26, end of dorsal fin to caudal base on back about 26, dorsal fin origin to ventral midline about 16. Scutes 18+16. Ceratobranchial gillrakers 59.

Description of the species.—Represented in the following accounts, tables, and figures.

Holotype.—USNM 196804. Collected at Chorrera Bay, Gulf of Panama, 21-25 Aug. 1960, purse seine, by Inter-American Tropical Tuna Commission.

Paratypes.—Many specimens in the collections of many institutions.

Range and distribution.—From Sechura Bay, Peru, to Los Angeles Harbor, California (Fig. 2A). In Peru this may be the most abundant of the three Pacific coastal species, but elsewhere it is second to *libertate*. The only specimen from California available for examination was a 192-mm S. L. *medirastre*, although a number of specimens of *Opisthonema* apparently have been reported from California waters (Barnhart, 1936; Radovich, 1960).

Size.—Smallest and largest specimens examined, 30.0 and 220 mm S.L.

Synonymy.—Because the existence of this species has not been recognized previously, any unsubstantiated record of *libertate* from coastal waters of the Eastern Pacific may apply to it.

Derivation of the name.—From the Latin *medius*, middle or midst; and *rastrum*, a toothed hoe or rake; because this species has a number of gillrakers intermediate to those of the other two Pacific coastal species.

Common name.—Middling thread herring (new name).

Opisthonema berlangai new species (Fig. 1B)

Opisthonema libertate (*non* Günther), Gilbert, 1891:449 (in part; specimens from Indefatigable (Santa Cruz) and Chatham (San Cristobal) Islands, Galapagos, only: "This seems to be the species listed by Jordan and Bollman as '*Clupea* sp. (very young)' "). Herre, 1936:32 (small specimens from Eden Island, Galapagos). Fowler, 1938:20 and 249 (in part; Galapagos specimens only). Hildebrand, 1946:81 (in part; Galapagos reference only). Peterson, 1956:173 (in part; Galapagos reference only).

Clupanodon libertatis (*non* Günther), Snodgrass and Heller, 1905:348 (in part; specimens from Seymour (Baltra) Island and Wreck Bay of Chatham (San Cristóbal) Island, Galapagos, only).

Opisthonema libertatis (*non* Günther), Regan, 1917b:386 (in part; Galapagos reference only). Fowler, 1932:3 (specimens from Conway Bay, Indefatigable (Santa Cruz) Island, Galapagos).

Filialosa libertate (*non* Günther), Fowler, 1944:209 and 482, fig. 31 (in part; descr.; reference to Galapagos only).

Diagnosis.—Ceratobranchial gillrakers increasing in number with increase in body length up to about 260 mm S. L.; ceratobranchial gillrakers at 200 mm S. L., 63 to 84, increasing to about 68-87 at 260 mm S. L. (increase in number of ceratobranchial gillrakers with standard length shown in Table 3 and Fig. 12). Range, confined to vicinity of Galapagos Islands (Fig. 2A).

Description of the holotype [measurements in mm (% S. L. in parentheses)].—Standard length 173. Fork length 183 (105.8). Total length 210 (121.4). Head length, to cleithrum 41.9 (24.2), to distal margin of operculum 44.8 (25.9). Upper jaw length 17.7 (10.2). Maxillary depth 6.8 (3.9). Interorbital width 10.4 (6.0). Eye diameter 10.7 (6.2). Snout length

13.2 (7.6). Postorbital head length, horizontal 20.3 (11.7), maximum 25.5 (14.7). Body depth, vertical from dorsal fin origin 50.5 (29.2), origin of dorsal fin to origin of pelvic fin 51.7 (29.9), vertical of anal fin origin 35.7 (20.6). Peduncle depth least 15.2 (8.8), body width at postcleithrum 22.1 (12.8), at dorsal fin origin 22.0 (12.7). Peduncle width at least depth 6.3 (3.6). Snout to dorsal fin origin 75 (43.4). Snout to pectoral fin origin 43.3 (25.0). Snout to pelvic fin origin 83.5 (48.3). Snout to anal fin origin 129 (74.6). Pectoral fin origin to pelvic fin origin 43.6 (25.2). Pelvic fin origin to anal fin origin 47.2 (27.3). Dorsal fin lobe length 29.3 (16.9). Last dorsal ray length 69.5 (40.2). Dorsal base length 28.6 (16.5). Anal base length 27.0 (15.6). Pectoral fin length 30.2 (17.5). Pelvic fin length 15.9 (9.2). Dorsal rays 20. Anal rays 21. Pectoral rays 17 each fin. Pelvic rays 9 left, 8 right. Scale rows, lateral about 50 both sides, head to dorsal fin origin about 21, end of dorsal fin to caudal base on back about 28, dorsal fin origin to ventral midline about 15. Scutes 18 + 17. Ceratobranchial gillrakers 61.

Description of the species.—Represented in the following accounts, tables, and figures.

Holotype.—USNM 196807 (originally UCLA W55-314). Collected at east end of bay on northeast corner of Barrington (Santa Fe) Island, Galapagos Islands, 26 November 1955, rotenone poisoning by A. W. Ebeling and party.

Paratypes.—Many specimens in the collections of many institutions.

Range and distribution.—Restricted to the vicinity of Galapagos Islands, and the only species of *Opisthonema* known to occur at the Galapagos. Definite records are known from nine of the Islands (Fig. 2A). The most distant record is a specimen from about 70 miles northeast of the Galapagos. We examined specimens obtained from the Galapagos Islands as early as 1872 obviating the theory of their establishment there after being released as bait from tuna fishing boats (as has been suggested for some of the "bait" species).

Size.—Smallest and largest specimens examined, 23.0 and 260 mm S. L. The largest specimen of *Opisthonema* examined, 281 mm S. L., 80 ceratobranchial gillrakers, CAS, obtained from Steinhart Aquarium, collection locality unknown, is probably this species.

Synonymy.—Because this species is confined to the Galapagos and apparently is the only *Opisthonema* occurring there, it is presumed that all previous records of *libertate* from the Galapagos apply to *berlangai*.

Derivation of the name.—Patronymic for Fray Tomás de Berlanga, who is credited with the discovery of the Galapagos Islands in May 1535 (Slevin, 1959:13).

Common name.—Galapagos thread herring (new name).

Opisthonema libertate (Günther, 1866) (Fig. 1C)

Meletta libertatis Günther, 1866:603 (type locality La Libertad, El

Salvador; holotype in British Museum (Natural History), no. 1864.1.26.181).

Clupea libertatis, Günther, 1868a:487 (listed; "closely allied to *C. thrissa*"). Günther, 1868b:433 (original descr. repeated).

Opisthonema libertate, Jordan and Gilbert, 1883b:622 (Pacific Panama specimens). Jordan, 1885:366 (listed from Mazatlan, Mexico, and Pacific Panama). Jordan, 1887b:825 (listed in tropical fauna of the Pacific coast). Gilbert, 1891:449 (in part; excluding specimens from Galapagos). Jordan, *et. al.*, 1895:408 (Sinaloa, Mexico, specimens). Jordan and Evermann, 1896:433 (descr.; range). Gilbert and Starks, 1904:40 (descr.; Panama specimens; *O. oglinum* mentioned). Osburn and Nichols, 1916:149 (Ballenas Bay and Carmen Island, Mexico, specimens). Meek and Hildebrand, 1923:188 (descr.; Chame Point, Taboga Island, and Panama Market, Pacific Panama). Jordan, Evermann, and Clark, 1930:44 (in check list). Breder, 1936:53 (specimens from Pedro Gonzales Island, Perlas Islands). Barnhart, 1936:15, fig. 46 ("seldom seen in San Diego"). Fowler, 1938:20 and 249 (in part; excluding Galapagos reference). Chapman, 1944:6, figs. 5, 10, 12, 15, and 18 (osteology). Nichols and Murphy, 1944:233 (small specimens from La Plata Island, Ecuador, and Gorgona Island, Colombia). Hildebrand, 1946:81 (in part; descr.; La Plata Island, Ecuador, and Sechura Bay, Peru; excluding Galapagos reference). Villagomez, 1948:51 (specimens from Manta, Manabi, Ecuador). Fitch, 1948:134, fig. 51 (specimen from San Pedro, California; abundant in Gulf of California; possible dispersal by tuna bait boats). Clothier, 1950:37, pl. II (osteology; San Pedro and Seal Beach, California). McHugh and Fitch, 1951:493 (range; San Pedro, California; Ballenas Bay, San Juanico Bay, Santa Maria Bay, and Magdalena Bay, Baja California, Mexico). Bini and Tortonesi, 1955:159 (specimens from Chimbote and Mancora, Peru). Peterson, 1956:178 (in part; descr.; Gulf of Nicoya, Costa Rica, excluding Galapagos reference). Berdegué A., 1956:153, fig. 133 (descr.; listed for Pacific Mexico). Morrow, 1957:14 (specimens from Cabo Blanco and Talara, Peru). Harder, 1958a:370, fig. 5a, and 1958b:18, fig. 27 (digestive tract and pneumatic duct). Radovich, 1960:163 (off Belmont Pier, south of Long Beach, California). Fausto, 1961:1, fig. 1 (digestive tract after Harder 1958a:370). Radovich, 1961:18 (listed), p. 27 (as Pacific thread herring; in part; specimen from Belmont Pier, Long Beach, California, 29 May 1958; excluding Los Angeles Harbor specimen which is *O. medirastre*), p. 31 (as Pacific thread herring; specimen from Redondo Beach, California, 9 Nov. 1959).

Opisthonema libertatis, Evermann and Jenkins, 1891:127 and 134 (Guaymas, Sonora, Mexico; *O. oglinum* mentioned). Regan, 1917b:386 (in part; descr.; excluding *C. (O.) bulleri* from synonymy and Galapagos reference). Hildebrand, 1925:283 (specimens from El Triunfo, El Salvador).

Clupanodon libertatis, Snodgrass and Heller, 1905:348 (in part; excluding Galapagos specimens).

Filialosa libertate, Fowler, 1944:209 and 482 (in part; descr.; Playa Muerto, Panama; excluding references to Galapagos material).

Diagnosis.—Ceratobranchial gillrakers increasing in number with increase in body length to sizes larger than 200 mm S. L.; ceratobranchial gillrakers at 200 mm S. L., 79 to 110 (increase in the numbers of ceratobranchial gillrakers with standard length shown in Table 3 and Figs. 7, 8, and 9, and geographic variation shown in Fig. 10A). Range, in coastal inshore waters of the Eastern Pacific from Peru to Mexico (Fig. 2A).

Description of the holotype [measurements in mm (% S. L. in parentheses)].—Standard length 54.4. Head length to distal margin of operculum 13.8 (25.4). Body depth vertical through dorsal fin origin 14.5 (26.7). Last dorsal ray length 18 (33.1). Pectoral fin length 8.3 (15.3). Pelvic fin length 5.5 (10.1). Gillrakers, epibranchial 41, ceratobranchial 34, hypobranchial 36, all on right side.

Description of the species.—Represented in the following accounts, tables, and figures.

Holotype.—BMNH 1864.1.26.181. Collected at La Libertad, El Salvador, by Salvin and Dow.

Range and distribution.—From between Pta. Sal and Pta. Picos, Peru, to Santa Rosalita Bay, Pacific coast of Baja California, Mexico (Fig. 2A). This is the most abundant of the three Pacific coastal species of *Opisthonema*, and numerous records have been obtained for Panama Bay, the Gulf of Nicoya, and Magdalena Bay.

Size.—Smallest and largest specimens examined, 21.0 and 215 mm. S. L.

Synonymy.—Except for specific references to the type specimen, all references to *libertate* must be questioned because they might apply to any of the three Pacific coastal species, unless the specimens referred to have been re-examined with knowledge of the three species.

Derivation of the name.—Named for La Libertad, port of El Salvador, the type locality.

Common name.—Deepbodied thread herring (changed from Pacific thread herring).

Opisthonema bulleri (Regan, 1904) (Fig. 1D)

Clupea (Opisthonema) Bulleri Regan, 1904:255 (in part; type locality Las Peñas (Puerto Vallarta), Jalisco, Mexico; lectotype 77 mm S.L. in British Museum (Natural History) no. 1892.9.5.131; not including a prior cotype 110 mm S. L., which is *O. medirastre*).

Opisthonema libertatis (non Günther), Regan, 1917b:386 (in part; synonymy reference to *bulleri* only.)

Lectotype designation.—Of the two specimens, 77 and 110 mm S. L., originally labeled as cotypes of *bulleri* by Regan, the smaller specimen,

77 mm, is herein designated as the lectotype of *bulleri*. The larger specimen, 110 mm, is *Opisthonema medirastre* (with 40 ceratobranchial gillrakers).

Diagnosis.—Ceratobranchial gillrakers increasing in number with increase in body length up to about 140 to 170 mm S. L.; ceratobranchial gillrakers from 170 to 200 mm S. L., 26 to 36 (increase in numbers of ceratobranchial gillrakers with standard length shown in Table 3 and Figs. 7, 8, and 9, and the slight indication of geographic variation shown in Fig. 10C). Range, in coastal, inshore waters of the Eastern Pacific from Peru into Mexico (Fig. 2A).

Description of the lectotype.—Standard length 77 mm. Ceratobranchial gillrakers 25.

Description of the species.—Represented in the following accounts, tables, and figures.

Lectotype.—BMNH 1892.9.5.131. Collected at Las Peñas (Puerto Vallarta), Jalisco, Mexico, by Dr. Buller.

Range and distribution.—From between Pta. Sal and Pta. Picos, Peru, to Mazatlan, Sinaloa, Mexico (Fig. 2A). Apparently the least abundant of the three Pacific coastal species; our largest collections are from Panama Bay and the Gulf of Tehuantepec.

Size.—Smallest and largest specimens examined, 54.5 and 196 mm S.L.

Synonymy.—When describing *bulleri*, Regan (1904:355) apparently overlooked the then well-known *libertate* of Günther, for he did not compare *bulleri* with that species, but did give a terse (and inaccurate) comparison of *bulleri* with the Atlantic species *Clupea thrissa* [= *O. oglinum*]. Regan's original description of *bulleri*, as "*Clupea (Opisthonema) Bulleri*", has been overlooked in subsequent ichthyological faunal lists and synonymies, with one exception. It appears listed as a synonym of *Opisthonema libertatis* (*sic*), without any explanation, in one of Regan's later clupeid revisions (1917b:386).

Derivation of the name.—Patronymic for the collector, Dr. Buller.

Common name.—Slender thread herring (new name).

Opisthonema oglinum (LeSueur, 1818)

Clupea thrissa (*non* Linnaeus), Linnaeus, 1758:318 (in part; reference to Browne only). Broussonet, 1782: ? (in part; reference to Atlantic material only). Günther, 1868:432 (in part; excluding synonymy citations to Osbeck and Agassiz; descr.; specimens listed from Barbados, Dominica, Puerto Cabello, Trinidad, Granada, Santo Domingo, Cuba, Jamaica).

Megalops oglina LeSueur, 1818:359 (descr.; type locality Newport, Rhode Island; type specimen apparently not saved; *Clupea thrissa* of Bloch mentioned).

Megalops notata LeSueur, 1818:361 (descr.; type locality Pigeon, Guadalupe Island; type specimen not saved; *C. thrissa* of Bloch men-

tioned; characters of currently known intraspecific variation used to distinguish this specimen from that of *oglina* on p. 359 of same publication).

Chatoessus signifer DeKay, 1842:264, pl. 41, fig. 132 (type locality New York; type specimen, if originally preserved, would have subsequently been destroyed; *C. thrissa* of Bloch and *Megalops oglina* of LeSueur mentioned; common name given as "spotted thread herring"). Baird, 1855:349 (Great Egg Harbor Bay, New Jersey).

Meletta thrissa Valenciennes in Cuvier and Valenciennes, 1847:380 (descr.; type localities New York, Santo Domingo, Guadalupe, Martinique, and Brazil; related species names discussed). Bertin, 1940:277 (14 specimens in Paris Museum listed as paratypes and as synonym of *Opisthonema oglinum*).

?*Alausa striata* Valenciennes in Cuvier and Valenciennes, 1847:429 (descr.; type localities Guadalupe Island and Bahia, Brazil; said perhaps to be the same species as *Clupea arcuata* Jenyns). Storey, 1938:51 (Guadalupe types have apparently disappeared from Paris Museum, types from Bahia examined by Dr. Chabanaud, these are not in the genus *Harengula* as classed by Jordan and Evermann, 1896:431). Bertin, 1940:289 (2 specimens, 190 and 220 mm, from Bahia, listed as paratypes and synonymized with *Opisthonema oglinum*). Bertin, 1941:24 (elongated last ray of dorsal broken in the two type specimens).

Chatoessus eumorphus Gosse, 1851:290 (descr.; type locality Jamaica; type specimen apparently not saved).

Opisthonema thrissa (*non* Linnaeus), Gill, 1861:37 (designation of "*Opisthonema thrissa* Gill" as type species of new genus *Opisthonema*). Gill, 1873:33 (range and common names). Goode, 1877:293 (listed from Bermuda). Jordan and Gilbert, 1879:385 (specimens from Beaufort Harbor, North Carolina). Goode, 1879:119 (listed from east Florida). Bean, 1880:108 (specimen from eastern shore of Virginia). Goode and Bean, 1882:239 (listed from Gulf of Mexico). Jordan and Gilbert, 1882a:247 (specimens from Pensacola, Florida). Jordan and Gilbert, 1882b:268 (descr.; "the flesh said to be sometimes poisonous"). Jordan and Gilbert, 1883a:574 (note that *thrissa* had been referred to *Clupanodon* by Lacépède in 1803).

? *Opisthonema thrissa* (*non* Linnaeus), Goode and Bean, 1879:151 (a specimen 5½ inches long from Pensacola, Florida, USNM 21462, with D. 12 and A. 28; either counts or identity probably incorrect).

Opisthonemus thrissa (*non* Linnaeus), Poey, 1881:343 (Porto Rico; *vide* Evermann and Marsh, 1902:86).

Opisthonema oglina, Bean and Dresel, 1884:169 (specimens from Jamaica). Goode and Bean, 1885:195 and 206 (recognition of the Atlantic species of *Opisthonema*; restriction of *Clupea thrissa* Linnaeus to an Indo-Pacific species).

Opisthonema oglinum, Jordan 1886a:26 (listed from Beaufort, North Carolina). Jordan, 1886b:33 (collected at Havana, Cuba). Jordan,

1887a:561 (listed from West Indies). Jordan, 1887b:824 (listed for shore fauna of south Atlantic and Gulf states and the West Indies; note on restriction of *Clupea thrissa* Linnaeus). Jordan, 1890:645 (specimen from Port Castries, St. Lucia). Bean, 1891:93 (specimens from Cape Charles City, Virginia). Jordan, 1891:314 (specimens from Bahia, Brazil). Jordan and Evermann, 1896:432 (descr.; range). Evermann and Marsh, 1902:86 (descr.; San Juan Market, Palo Seco, Mayaguez; Guanica, Hucares, Isabel Segunda, Fajardo and San Geronimo, Porto Rico). Fowler, 1911a; (listed from Maryland and New Jersey). Fowler, 1911b: (specimens from New Jersey, Santo Domingo, Jamaica, Puerto Rico, Santa Cruz Is., and Brazil). Nichols, 1912:182 ("common in the Havana market," Cuba). Regan, 1917a:308 (reference). Regan, 1917b:385 (descr.; range). Nichols, 1921:22 (listed, Turk Islands, Bahamas). Meek and Hildebrand, 1923:187 (descr.; Mindi Cut, Colon Market, Fox Bay, and Porto Bello, Atlantic Panama). Hildebrand and Schroeder, 1928:101 (descr.; food, utilization; York River, Buckroe Beach, and Lynnhaven Roads, Virginia). Jordan, Evermann, and Clark, 1930:44 (in check list). MacCoy, 1931:21 (specimen from Chatham, Massachusetts). Breder, 1938:28 (listed, New York Harbor). Storey, 1938:12, fig. 5 (photograph of cleared and stained specimen from Sanibel, Florida). Fowler, 1941:134 (references from Brazil). Campos, 1942:191, pl. III, figs. 7, 8 (descr.; specimens from São Paulo, Ilha S. Sebastião, Rio de Janeiro, and Santos, Brazil). Fowler, 1944:434 and 457 (listed from Bahama Islands and Atlantic Panama). Fowler, 1945:164 and 266 (listing of specimens from South Carolina and Florida; synonymy containing several errors). Bigelow and Schroeder, 1953:112, fig. 49 (descr.; occurrence in the Gulf of Maine). Springer, 1957:169 (aggregation behavior; Content Key, Florida). Harder, 1958b:18, fig. 28 (digestive tract and pneumatic duct). Fausto, 1961:3, figs. 2-4 (digestive tract and pneumatic duct). Tabb and Manning, 1961:607 (records from northern Florida Bay, Florida).

Clupanodon oglinum, Fowler, 1906:102 (descr.; New Jersey).

Diagnosis.—Ceratobranchial gillrakers increasing in number with increase in body length up to about 120 mm S. L.; ceratobranchial gillrakers from 120 to 230 mm S. L., 29 to 47 (increase in numbers of ceratobranchial gillrakers with standard length shown in Table 3, this and geographic variation shown in Fig. 13). Range, throughout the western Atlantic from Brazil to the Gulf of Maine, in the West Indies and at Bermuda (Fig. 2B).

Description of the holotype.—The original description of LeSueur (1818:359).

Description of the species.—Represented in the following accounts, tables, and figures.

Holotype.—Collected at Newport, Rhode Island. Possibility of original preservation or subsequent deposition of the holotype unknown to us.

Range and distribution.—Known from the Gulf of Maine (MacCoy, 1931:21), at Bermuda, and throughout the West Indies, to Florianopolis, Ilho de Argentina, Santa Catarina, Brazil (southward extension of previously published range, Fig. 2B). The northernmost specimen examined is from Hampton Roads, Virginia.

Size.—Smallest and largest specimen examined, 41.6 and 233 mm S. L.

Synonymy.—The early use of the name *Clupea thrissa* Linnaeus for the Atlantic species of *Opisthonema* was promulgated by Linnaeus' reference to this name in a Jamaica record (1758:318) and to two specimens from Carolina (1766:524). Goode and Bean (1885:195 and 206) examined the Linnaean collection in London, stated the errors in Linnaeus' accounts, detailed the necessity for restricting the name *thrissa* to an Asian species, and recognized the *Megalops oglina* of LeSueur as the proper name for the Atlantic *Opisthonema*. Jordan (1887b:824) condensed and further clarified the issue. *Clupea thrissa* Linnaeus is now regarded as the type species of genus *Clupanodon* Lacépède 1803, a dorosomatid genus inhabiting coasts and rivers of China and Japan (Regan, 1917a:308).

Derivation of the name.—"Name unexplained, unless from the word *ogle*, in allusion of the large eyes" (Jordan and Evermann, 1896:432).

Common name.—Atlantic thread herring.

Opisthonema palosverdensis David, 1943 (fossil species)

Opisthonema palosverdensis was described as a new species by David (1943:84, fig. 14) from a specimen from a Miocene formation in the Palos Verdes Hills, Los Angeles County, California. The specimen (150+35=185 mm in length, No. 10101 Calif. Inst. Technol. Coll. Vert. Paleont.) can be associated with the Clupeidae primarily because of the scutes on the ventral midline. David's interpretation of the dorsal fin was used to associate the specimen with the genus *Opisthonema*: "last ray evidently produced to a long filament, visible in those regions where stone particles have not been broken off; ray pushed out of place and leans backwards, its base extending under base of preceding rays." If this interpretation is not correct, the fossil can hardly be identified with *Opisthonema*. If it is correct, the generic association with *Dorosoma* Rafinesque must also be considered. The long head and the long caudal fin of the line drawing of the specimen are unlike any recent species of either *Dorosoma* or *Opisthonema*. The posterior insertion of the pelvic fin (under posterior end of dorsal fin) and the large jaw structure depicted are more like *Opisthonema* than *Dorosoma*. Comparable meristic characters are:

	Fossil specimen	<i>Opisthonema</i>	<i>Dorosoma</i>
Dorsal rays	17	17-22	9-14
Anal rays	at least 25	19-25	22-38
Ventral scutes	17+12 to 14	17-19+14-17	15-20+9-14
Vertebrae	41 or 42	44-49	43-51

COMPARISON OF SPECIES

A combination of two features is used to separate the five species: 1) geographic distribution and 2) gillraker number in relation to fish length. Four species occur in the Eastern Pacific, with *berlangai* confined to the Galapagos Islands, and *libertate*, *medirastre*, and *bulleri* occurring sympatrically in coastal waters from Peru to Mexico (Fig. 2A); *oglinum* occurs in the western Atlantic (Fig. 2B). The species, listed in order of increasing gillraker complements, are *bulleri*, *oglinum*, *medirastre*, *berlangai*, and *libertate*. The three sympatric Pacific species can be separated from each other by this character. The gillraker complements of the geographically isolated *oglinum* and *berlangai* overlap those of the other species.

A large number of other characters was examined. Although some of these show mean or modal differences among species, all have some degree of intraspecific variation. In addition, the ranges of these characters for each species overlap (usually appreciably) the ranges of all other species. Because they are of limited value in separating the species, a thorough analysis of these characters is not presented. The range and mean values of eight meristic characters are given in Table 1 and the range of six morphometric characters is given in Table 2. Inspection of these tables will indicate the extent of overlap in values between species and the slight differences that occur in the mean values of meristic characters.

Before dismissing these characters, three observations should be noted. 1) Sexual dimorphism was apparent in three characters—some females tended to have slightly deeper bodies and shorter pectoral and pelvic fins than males from the same collection. 2) Geographic variation was negligible in meristic characters (with the exception of gillrakers), but was pronounced in two morphometric characters—specimens of *libertate* and *medirastre* from Mexico have shorter heads and less deep bodies than those from Costa Rica and Panama. Morphometric trends of this nature were summarized by Barlow (1961). 3) The relation of the number of gillrakers is the converse of what might be expected, in view of the generalization that the number of meristic elements is progressively greater from warmer to colder waters (discussed by Barlow, 1961). In *libertate* and *medirastre*, there are fewer gillrakers in the colder, northern areas than in the warmer, southern areas. We theorize for these species that while head length is dependent upon environmental conditions, the number of gillrakers is not; but rather that gillraker numbers are dependent upon head length—the shorter the head, the fewer the gillrakers. McHugh (1954:147) alluded to a similar relation in the Pacific herring.

Before discussing the relation of gillraker numbers to fish size, it is necessary to define the standard length measurement and to describe briefly the gillraker morphology.

Standard length measurement

Standard length is measured from tip of snout to end of medial hypural bones (caudal base). On smaller specimens (below 80 mm S. L.), the caudal base can be seen more readily with transmitted light. On larger specimens, the caudal base is obscured by muscle and connective tissue, and by scales extending onto the caudal fin. The frequently used technique of recording the location of the caudal base—the vertical line of flexion that occurs when the caudal fin is bent to one side—does not apply to *Opisthonema*. The flexion line occurs anterior to the caudal base in this genus (by about 1.5% S. L.), especially on larger fish. This probably occurs because the median caudal rays of both the dorsal and ventral lobes develop enlarged and elongated bases which overlie the median hypurals on each side and extend anterior almost to the urostyle; the bases of the more dorsal and ventral principal rays also extend over the hypural bones. These extended ray bases give a rigidity to the tail that is reflected in a flexion line more anterior than in many other fishes.

Gillraker morphology and counts

The first gill arch of a large specimen is illustrated in Fig. 3A; the ossified portions of the first gill arch in a small specimen are illustrated in Fig. 3B.

Epibranchial gillrakers and ceratobranchial gillrakers are easily differentiated at the angle between the upper and lower limbs in smaller specimens (to about 120 mm S. L.) because of the configuration of the bases of the rakers located at the junction (Fig. 3B). On larger specimens the junction is distended dorsolaterally with a consequent distortion of the bases of the rakers in this area, making the distinction more difficult.

A raker at the junction of the ceratobranchial and the hypobranchial segments is arbitrary designated as *ceratobranchial* when the major portion of its base is posterior to the line of junction and as *hypobranchial* when anterior to this line of junction. This line of junction is marked by a slightly oblique, distinct pigmented line in the middle of a narrow, relatively translucent area of tissue. The oblique line is variously colored cream, yellow, or orange, and appears to be composed of fatty tissue. The translucent tissue on either side of the line is composed of cartilage from the anterior end of the ceratobranchial and the posterior end of the hypobranchial bones (Fig. 4). This line can be seen readily on most preserved specimens, but on others, because of pigmentation or opaqueness, a portion of skin in the vicinity of the junction must be removed to reveal the line.

The relative sizes of different gillrakers and their relative positions on the gill arch are shown in Fig. 5. With continued growth of the fish some rakers form lateral expansions that may make gillraker counting difficult. These enlarged rakers are most numerous on the epibranchial segment, are more numerous in larger than in smaller specimens, and are more numerous in *libertate* than in the other species.

Bilateral variation is insignificant and may be disregarded.

Gillraker ontogeny

The number of gillrakers increases with increase in body length. This increase in number continues to an estimated 120 mm S. L. in *oglinum*, to between 140 and 170 mm S. L. in *bulleri*, and to over 200 mm S. L. in the other three species. After the initial formation of rakers on the three segments at about 20 mm S. L., rakers continue to form at, and only at, the anterior ends of the epibranchial and the hypobranchial segments, thus accounting for the increase in the number of rakers on these segments. However, the number of gillrakers also increases on the ceratobranchial segment. This occurs because the rakers are inserted not into the bones but loosely into the connective tissue overlying the bones. As the anterior end of the ceratobranchial bone grows anteriorly, it pushes the hypobranchial bone forward in front of it, with the result that the anterior end of the ceratobranchial bone comes to lie under gillrakers that previously were over the posterior end of the hypobranchial bone.

The total numbers of gillrakers on the first arch in relation to standard length are shown in Fig. 6. The three Pacific coastal species can be separated by this character. For specimens larger than 150 mm S. L., *libertate* has the highest total number of gillrakers (about 290 to 353), *medirastre* has an intermediate number (about 180 to 256), and *bulleri* has the lowest number (about 103 to 128); *berlangai* (about 215 to 284 rakers) overlaps the range of *medirastre* and at small sizes overlaps the range of *libertate*; *oglinum* (about 125 to 157 rakers) is intermediate between *medirastre* and *bulleri*.

The number of gillrakers on each of the three segments of the gill arch have the same interspecific relation to standard length as do the total number of gillrakers. The following approximate ranges of epibranchial, ceratobranchial, and hypobranchial gillrakers apply to specimens larger than 150 mm S. L.:

	epibranchial	ceratobranchial	hypobranchial
<i>libertate</i>	110-149	71-107	90-117
<i>medirastre</i>	70-99	50-68	60-88
<i>bulleri</i>	35-47	28-35	37-48
<i>berlangai</i>	75-117	58-80	75-91
<i>oglinum</i>	43-60	30-46	42-61

Ceratobranchial gillraker analysis

The numbers of ceratobranchial gillrakers completely separate the three sympatric Pacific coastal species and are the preferable criterion of interspecific differentiation for three reasons: 1) they are relatively few, a maximum of 107 ceratobranchial compared to the maximum of 359 total gillrakers; 2) the anterior rakers on the epibranchial and hypobranchial segments are small and somewhat indistinct; 3) the entire ceratobranchial portion is made visible simply by raising the operculum.

Adequate assessment of gillraker variation requires for each species: a large number of specimens (to account for intraspecific variation), a

complete size series of specimens (for ontogenetic variation), and specimens from the throughout the entire area of occurrence (for geographic variation). The collections available to us have approached these requirements.

We have determined for the four widespread species (*libertate*, *medirastre*, *bulleri*, and *oglinum*) that geographic variation occurs in the relation between the number of gillrakers and the standard length.

The first concern in distinguishing the species is the separation of the three that co-exist in Eastern Pacific coastal waters. The other two species, geographically isolated from these and from each other, can then be compared.

The relations between the number of ceratobranchial gillrakers and the standard length are plotted in Fig. 7 for all specimens of *libertate*, *medirastre*, and *bulleri* from Peru, Panama, and Costa Rica (including one specimen of *libertate* from Colombia and three from El Salvador). All specimens of *bulleri*, with the low number of gillrakers, can be easily distinguished, as can the larger specimens of *libertate* and *medirastre* (greater than about 90 mm S. L.). The overlap in the profiles (see page 132) for the small specimens of *libertate* and *medirastre* results from the inclusion in this one figure of specimens from different areas. Small specimens (less than 60 mm S. L.) of *medirastre*, and possibly of *libertate*, from Peru tend to have more ceratobranchial gillrakers, on the average, than do small specimens of these species from Panama. Small specimens of *medirastre* and *libertate* from Costa Rica have, on the average, fewer ceratobranchial gillrakers than do those from Panama. Consequently, in regard to these small specimens, *medirastre* from Peru has gillraker complements similar to those of *libertate* from Costa Rica.

In all five species the number of gillrakers increases with increase in body length, up to maximum values that are interspecifically different, as previously noted. Each species has a different and distinctive pattern of increase in the number of gillrakers with increase in standard length. The increase in the number of gillrakers could be expressed as a curvilinear regression of number on size, but this line would not be as pertinent as the variation about it. The latter permits one to know what ranges in numbers of gillrakers may be expected at different lengths in the five species.

Calculation of confidence limits for the regressions would be difficult, because 1) the relation is curvilinear and 2) the variation in the number of ceratobranchial gillrakers increases with increasing length. The most practical technique is to plot the number of ceratobranchial gillrakers against the standard length and to enclose these points with a continuous line about their perimeter. This perimetric line is termed, for the purposes of the present study, the ceratobranchial gillraker *profile* and represents the pattern of increase in the number of ceratobranchial gillrakers with increasing standard length. The profiles are characteristic for each species,

although, as noted later, the separations between species are not complete for smaller sizes.

The number of ceratobranchial gillrakers is plotted against standard length in Fig. 8 for all specimens of *libertate*, *medirastre*, and *bulleri* from southern Mexico (Chiapas to Nayarit) and southeastern Baja California (Cape San Lucas to Concepción Bay).

The number of ceratobranchial gillrakers is plotted against standard length in Fig. 9 for all specimens of *libertate*, *medirastre*, and *bulleri* from the northern mainland of Mexico (Sinaloa and Sonora), northeastern Baja California (San Luis Gonzaga Bay to San Felipe), and western Baja California (from Almejas Bay northward, including a single specimen of *medirastre* from Los Angeles, California).

For convenience, the geographical areas considered in Fig. 8 will be referred to in the text and in the figures as southern Mexico and those in Fig. 9 as northern Mexico. The separation of these two areas is not intended to suggest a strict zoogeographical discontinuity between them or an environmental similarity within each. However, the relations between the number of ceratobranchial gillrakers and standard length are generally similar within the areas, and geographical variation is evident between the areas. Adequate numbers of specimens of all sizes of all species from all areas of Mexico would probably reveal a cline in decreasing numbers of gillrakers from South to North, with the specimens from southeastern Baja California having, on the average, a slightly greater number of gillrakers than specimens from their latitudinal equivalent on the mainland (Sonora).

The overlap in ranges of gillraker counts of small specimens of *bulleri* and *medirastre* in Fig. 8 occurs because small specimens of *bulleri* from the Gulf of Tehuantepec were plotted with small *medirastre* from Banderas Bay to the north. Intraspecifically the more southerly Tehuantepec specimens have, on the average, slightly higher numbers of gillrakers than those from Banderas Bay. Plotting small specimens from more restricted geographic areas tends to eliminate this overlap, as will be shown later.

The geographical variation in the numbers of gillrakers is illustrated separately for each species in Fig. 10 (A, B, and C) by superimposing the profiles for each area.

For *libertate* (Fig. 10A), the lower limits for the range from each area show a cline of South to North decrease in the number of gillrakers. There is less consistency in the upper limits of the profiles for larger sizes in that the upper limit of the group from northern Mexico is higher than that of the southern Mexico group. This is probably an artifact caused by the unequal sample size of these two groups. The profile for the southern Mexico group was estimated from only ten specimens larger than 140 mm S. L., and probably does not represent the true extent of variation at the larger sizes. The profile for the northern Mexico group is based on a greater number of the larger specimens with relatively great variation.

This included one collection of 93 specimens, 167 to 200 mm S. L., from the northern Gulf of California. In two of these specimens the number of ceratobranchial gillrakers was 82 at 197 mm and 106 at 200 mm.

For *medirastre* (Fig. 10B), the cline in South to North decrease is readily apparent. The profile for the Peru-Panama-Costa Rica group becomes asymptotic at the larger sizes, indicating no further increase in the numbers of ceratobranchial gillrakers after about 180 mm S. L. In the two groups from Mexico, the number of ceratobranchial rakers apparently continues to increase beyond a standard length of 180 mm.

For *bulleri* (Fig. 10C), a species with a relatively low complement of gillrakers, a geographical cline in numbers of rakers is not apparent. However, the profile for the larger specimens from Mexico is based on only five specimens, and such a cline may exist.

The profiles for each species from all areas were combined and are presented as a single profile for each species in Fig. 10D. These profiles include the maximum and minimum value for each species. They show, of course, more overlapping (especially at smaller sizes) between the species than do the geographically differentiated profiles. The distinctive profile for each species represents the specific pattern of increase in the numbers of ceratobranchial gillrakers for that species. This pattern characterizes that species.

Fig. 11A is an illustration of the intraspecific variation and the yet discrete interspecific separation of small specimens from the same area. It is based on a single collection from Sonora, Mexico (UCLA, W50-40) that contained 196 specimens of *Opisthonema* representing two species:

medirastre, 109 specimens, range 45.0-70.5 mm, mean 59.9 mm.

libertate, 87 specimens, range 45.0-64.0 mm, mean 53.8 mm.

At these smaller sizes the total intraspecific variation is less than at larger sizes, but the extent of separation between species is also less.

A situation similar to that for the Sonora collection is presented in Fig. 11B for 537 specimens from 19 collections made in the Gulf of Nicoya, Costa Rica, from 1952-1960, representing three species:

libertate, 412 specimens, range 21.0-85.0 mm.

medirastre, 142 specimens, range 30.0-65.0 mm.

bulleri, 3 specimens, range 30.0-86.0 mm.

Positive separation of *libertate* and *medirastre* may be made down to about 35 mm S. L.; below this, separation is less definite. The specimens of *bulleri* are readily separable.

For *berlangai*, the isolated Galapagos species, the numbers of ceratobranchial gillrakers are plotted against the standard length in Fig. 12; the profiles for the three Pacific coastal species (taken from Fig. 10D) are also indicated. The profile for *berlangai* is quite different from those of the other three species; at smaller sizes there is more of an overlap with *libertate*, at intermediate sizes the major overlap is with *medirastre*, and at the larger sizes it fills the gap between these two species.

For *oglinum*, the widely distributed western Atlantic species, the numbers of ceratobranchial gillrakers are plotted against standard length in Fig. 13; profiles of the three Pacific coastal species (taken from Fig. 10D) are also indicated. The profile for *oglinum* is markedly different from the other three species. It overlaps that for *libertate* for sizes up to about 100 mm S. L., that for *medirastre* up to about 170 mm, and that for *bulleri* after about 60 mm; it also fills the gap between *medirastre* and *bulleri*. The most striking characteristic of the profile of *oglinum* is the relatively small body size at which it becomes asymptotic. Some geographic variation exists in *oglinum*, and four different geographical groups are distinguished in Fig. 13. Specimens of *oglinum* from coastal waters of the United States, Mexico, British Guiana and Surinam, and Brazil, with generally similar ranges in numbers of gillrakers, are plotted together; this group has, on the average, the lowest numbers of gillrakers. The specimens of *oglinum* from the Atlantic coast of Panama are generally similar to specimens from insular waters (around Bermuda and the West Indies), and both these groups have, on the average, a higher number of ceratobranchial gillrakers than do specimens from the other areas. Despite gaps in the distributional representation of our samples of *oglinum*, the data are sufficient to show (in this and all other characters examined) that we are dealing with a single Atlantic species and that the speciation that has occurred in the Pacific has no counterpart in the Atlantic.

The distinctive profiles of the five species are compared in Fig. 14.

Key to the species

Three features are used in identifying specimens: location of capture, standard length, and number of ceratobranchial gillrakers. Because the gillraker-standard length relation is ontogenetically variable, a simple dichotomous key cannot be used. Table 3 serves as a key to species identification. For example, if a specimen from Panama has 35 ceratobranchial gillrakers and a standard length of 75 mm, it is *medirastre*. A specimen from northern Mexico with 29 ceratobranchial gillrakers at 120 mm S. L. is *bulleri*. Specimens from the Galapagos and from the Atlantic are presumed to be *berlangai* and *oglinum*, respectively.

There are overlaps of ranges of standard length at certain low numbers of ceratobranchial gillrakers—especially for *libertate* and *medirastre* from the southern areas. A specimen that fits in the zone of overlap must be identified by the comparison of a series of the two species in question from that particular locality. For examples of this positive identification of smaller specimens see Fig. 11.

Other studies on clupeoid gillrakers

A number of references deal with increase in gillraker number with increase in body length in clupeoid fishes. While none of these was directly pertinent to our study, they may be relevant to studies on other clupeoid species. Such studies include Bardán, Navarro, and Rodríguez (1949) on *Sardinia pilchardus*; Andreu (1953) on *Sardinia pilchardus*;

McHugh (1954) on *Clupea pallasii*; Montiero (1960) on *Sardinella eba*; Scofield (1934) on *Sardinops caerulea*; Sako (1938) on *Sardinops melanosticta*; Andreu (1955) on *Engraulis encrasicolus*; McHugh (1951) on *Engraulis mordax mordax*; de Plaza and Boschi (1958) on *Engraulis anchoita*; Howard (1954) on *Cetengraulis mysticetus*; and Peterson (1956) on *Anchovia macrolepidota* and *Anchoa starksi*.

Alimentary canal and food

There are no apparent differences in the external features of the alimentary canal among the four Pacific species. In these, all parts of the digestive tract have a similar diameter except for a wider, bulbous, muscular thickening of the distal portion of the stomach. In *oglinum* the diameters of the esophagus and stomach are greater than in the rest of the tract, and the distal portion of the stomach is bulbous and muscular as in the Pacific species. Brief descriptions of the alimentary canals by Harder (1958a and b) and Fausto (1961) are partially misleading.

Food and feeding habits will be investigated in detail in future studies of the biology of these species, because the appreciable interspecific differences in numbers of gillrakers suggest that some differences in food selection occur. Our examinations of stomach contents have been limited. In the specimens examined, there was little material in the stomach, and this was predominantly amorphous in appearance. In larger specimens of *bulleri* and *medirastre*, stomachs frequently contained numbers of crustaceans and pteropods, while in larger *libertate* the stomachs contained relatively smaller numbers and sizes of these organisms. In smaller specimens (100-120 mm S.L.), stomach contents of all three species were similar and mainly amorphous.

Species collected together

All three Pacific coastal species occurred together in six collections; *medirastre* and *bulleri* occurred together in three collections; *libertate* and *bulleri* in six collections; and *libertate* and *medirastre* in 22 collections. In 34 of these 37 multiple-species collections the sizes or size ranges of the species were nearly equal or overlapping. This does not necessarily imply that the different species were schooling together, as the collection methods could have sampled different schools in the same area. However, in a collection of *libertate* and *medirastre* from Banderas Bay, 21 Aug. 1961, both species were probably schooling together in the very small area enclosed by the seine.

Specimens examined

Our examinations were based on the following numbers of collections and specimens:

<i>oglinum</i>	63 collections	202 specimens
<i>berlangai</i>	34 collections	345 specimens
<i>libertate</i>	150 collections	1914 specimens
<i>medirastre</i>	63 collections	579 specimens
<i>bulleri</i>	22 collections	172 specimens

Specimens that were examined are in the collections of the institutions mentioned in the section on acknowledgements and at the U. S. Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, La Jolla, California.

DISCUSSION

Prior to this study, the taxonomic status of *Opisthonema libertate* and *O. oglinum* was similar to that of the majority of the American geminate species (or species pairs or cognate species). It was recognized that similar pairs with disjunct distributions occurred in the western Atlantic and the Eastern Pacific, but no critical evaluation of these forms had been made, and they were designated somewhat randomly as distinct species, the same species, or (less frequently) subspecies.

Since the 1860's all writers have recorded *oglinum* and *libertate* as separate species. Usually three characters have been listed to separate the species: *libertate* with different pigmentation, a longer head, and more gillrakers than *oglinum*. Some writers have objected to one or more of the suggested distinctions (as Gilbert and Starks, 1904:40). No one has reported on detailed evaluations of these differences. It is generally recognized that the number of gillrakers increases with the increase in body length in certain species of clupeoids.

We have documented the differences in gillraker complements and disproved the discreteness of other reported differences between *oglinum* and *libertate* (*sensu stricto*). It is obvious that earlier writers who declared that the Pacific form had more gillrakers were probably basing their separations on only larger specimens of *libertate* (*sensu stricto*). We know now that there are four different forms in the Eastern Pacific, and that this complex is the previously recognized *libertate* (*sensu lato*).

There are possible relationships among these five forms of *Opisthonema* other than the necessarily subjective one we have used in designating them as five separate species. They might have been designated as subspecies or as polymorphic forms of one or more species. However, in consideration of a number of associated factors we believe that our view of the relationships is the most feasible.

Three distinct forms co-exist over a great latitudinal distance in coastal, inshore waters of the Eastern Pacific. Each of these is presumed to consist of a continuous population over its entire geographic range. To designate them as sympatric subspecies would be excessively speculative without detailed knowledge of ecological or microhabitat differences. To regard them as elements of a trimorphic race is without parallel in known species divergence of fishes in marine environments, and, although this is a possible explanation of the differences, it is not justifiable in the present system of morphological taxonomy based on the study of preserved specimens. It is unlikely that *medirastre*, with the intermediate number of gillrakers, is a hybrid, because mature specimens of all five forms have been examined, and mature specimens of the three sympatric species have been found in completely segregated collections of each form

as well as together. Based on our present knowledge, the three sympatric forms are best regarded as distinct species.

The single form of *Opisthonema* in the Atlantic has a distinctive gillraker profile discrete from those of the three Pacific coastal species, although it overlaps the profiles of these three species at different sizes. Because of its long-term isolation from these Pacific forms and because of the impossibility of assigning it definitely to a subspecific relationship with any one of these, the Atlantic form is logically considered to be a distinct species.

The single form of *Opisthonema* that occurs at the Galapagos Islands is classified as a distinct species. It is not considered as a subspecies of one of the Pacific coastal species, even though the gillraker profile overlaps those of *libertate* and *medirastre*. The greatest amount of such overlap is with *medirastre* from the Peru-Costa Rica area at sizes of about 120 to 160 mm S. L. and with *libertate* from the northern Mexico area at sizes of about 30 to 110 mm S. L.; it also has an appreciable amount of overlap with specimens of *oglinum* from the West Indies at about 50 to 80 mm S. L. If this overlap were indicative of a very close, *i.e.* subspecific, relationship, it should be at a maximum with smaller and less environmentally influenced sizes (less than about 80 to 100 mm S. L.), and with specimens from the area (Peru, Ecuador, and Panama) that would contribute recruitment to the Galapagos on the basis of oceanographic conditions. Such a combined condition does not exist. This reasoning and five other factors warrant the recognition of *berlangai* as a distinct species. 1) It has a gillraker profile that is distinct from all the other species. 2) It is the only species of *Opisthonema* that occurs at the Galapagos, while three species occur on the continental coast adjacent to the Islands. 3) It apparently is isolated from the coastal species over 500 miles away, for our data indicate that thread herrings in the Pacific do not range very far from their in-shore habitats. 4) It is evidently a self-sustaining population (mature adults and very small juveniles have been examined). 5) The single form in the Atlantic, *oglinum*, is classified as a distinct species on the basis of similar reasoning (its geographic isolation and distinctive gillraker profile).

Speculation on the phylogenetic relationships of the five species of *Opisthonema* may vacillate in a number of directions. If a single species existed before the separation of the Atlantic and the Pacific by the emergence of the Isthmus of Panama the progenitor was probably either the *bulleri* type with a low number of gillrakers or a more variable and possibly more adaptable *oglinum* type. *O. medirastre* might have evolved from *bulleri* and *libertate* from *medirastre*, with *berlangai* developing from either of the latter.

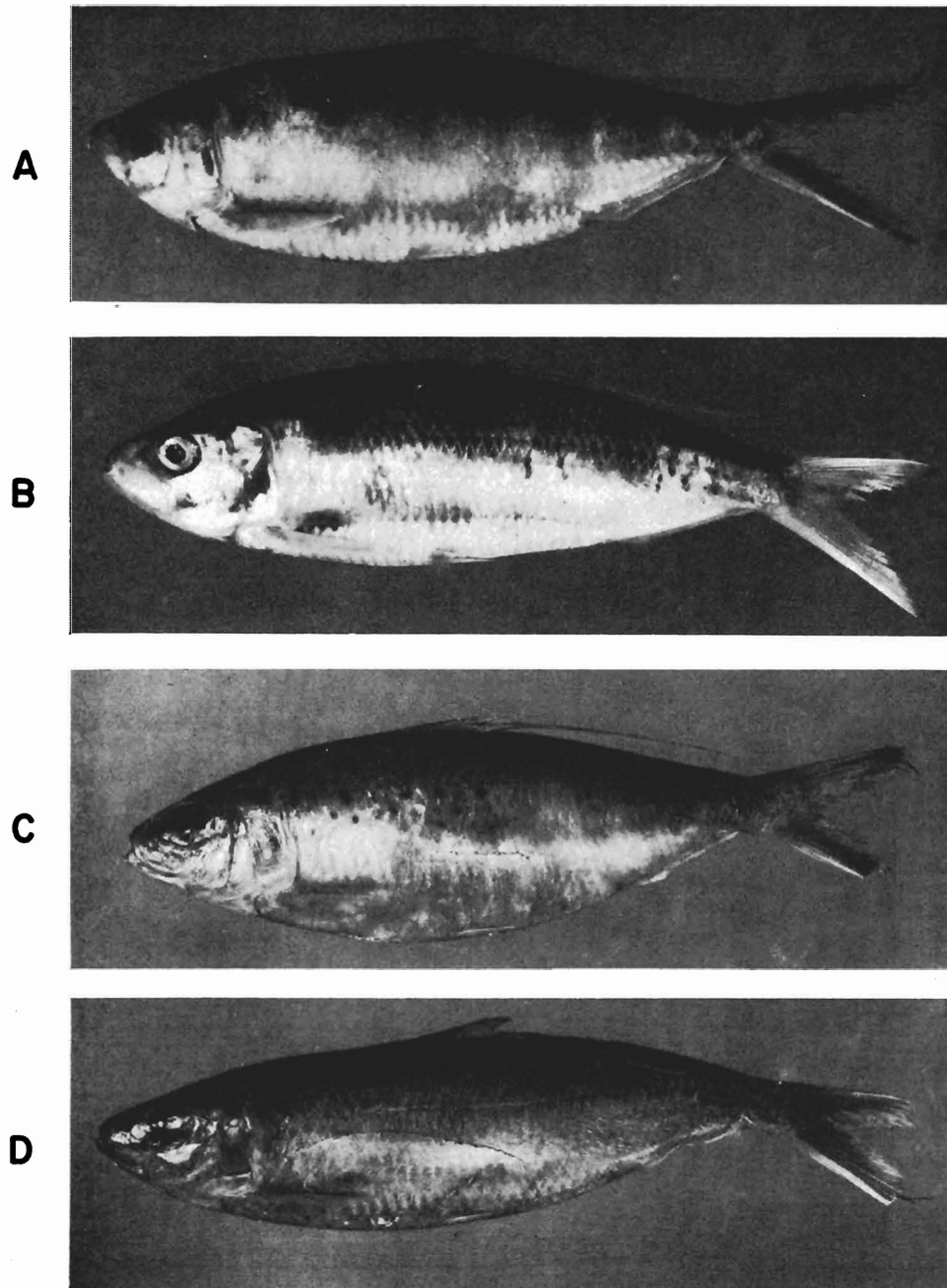


FIGURE 1. A) *Opisthonema medirastre*, holotype, Chorrera Bay, Panamá, 175 mm S. L. B) *Opisthonema berlangai*, holotype, Barrington Island (Santa Fe), Galapagos Islands, 173 mm S. L. C) *Opisthonema libertate*, Isla Verde, Panamá, 162 mm S. L. D) *Opisthonema bulleri*, Isla Chepillo, Panamá, 174 mm S. L.

FIGURA 1. A) *Opisthonema medirastre*, holotipo, Bahía Chorrera, Panamá, 175 mm de L. E. B) *Opisthonema berlangai*, holotipo, Isla Barrington (Santa Fe), Islas Galápagos, 173 mm de L. E. C) *Opisthonema libertate*, Isla Verde, Panamá, 162 mm de L. E. D) *Opisthonema bulleri*, Isla Chepillo, Panamá, 174 mm de L. E.

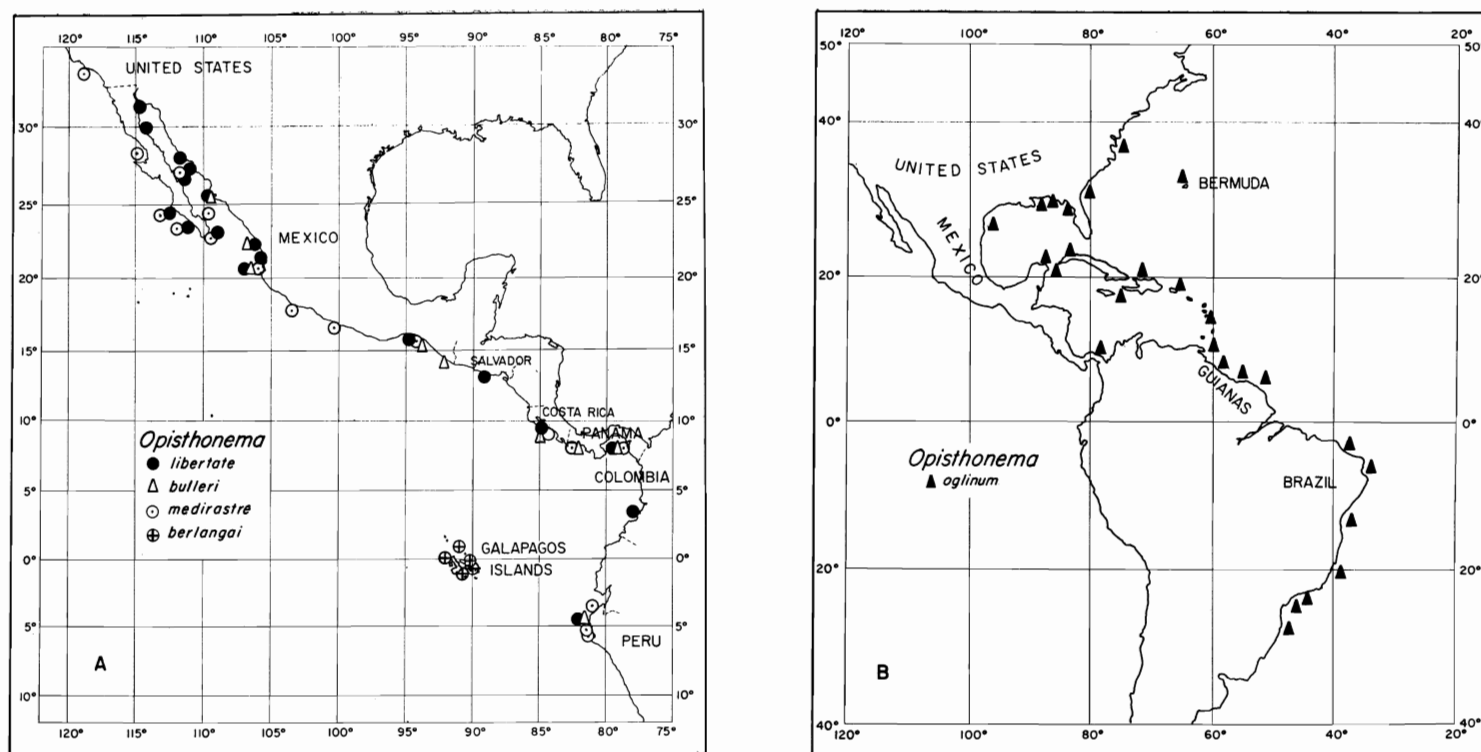


FIGURE 2. Areas from which collections were examined. A) *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, *O. bulleri*, and *O. berlangai*. B) *Opisthonema oglinum*. All collections are not shown when several occurred in the same general area.

FIGURA 2. Area de donde provinieron las recolecciones examinadas. A) *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, *O. bulleri* y *O. berlangai*. B) *Opisthonema oglinum*. La totalidad de las recolecciones no aparecen cuando se tomaron varias en la misma área general.

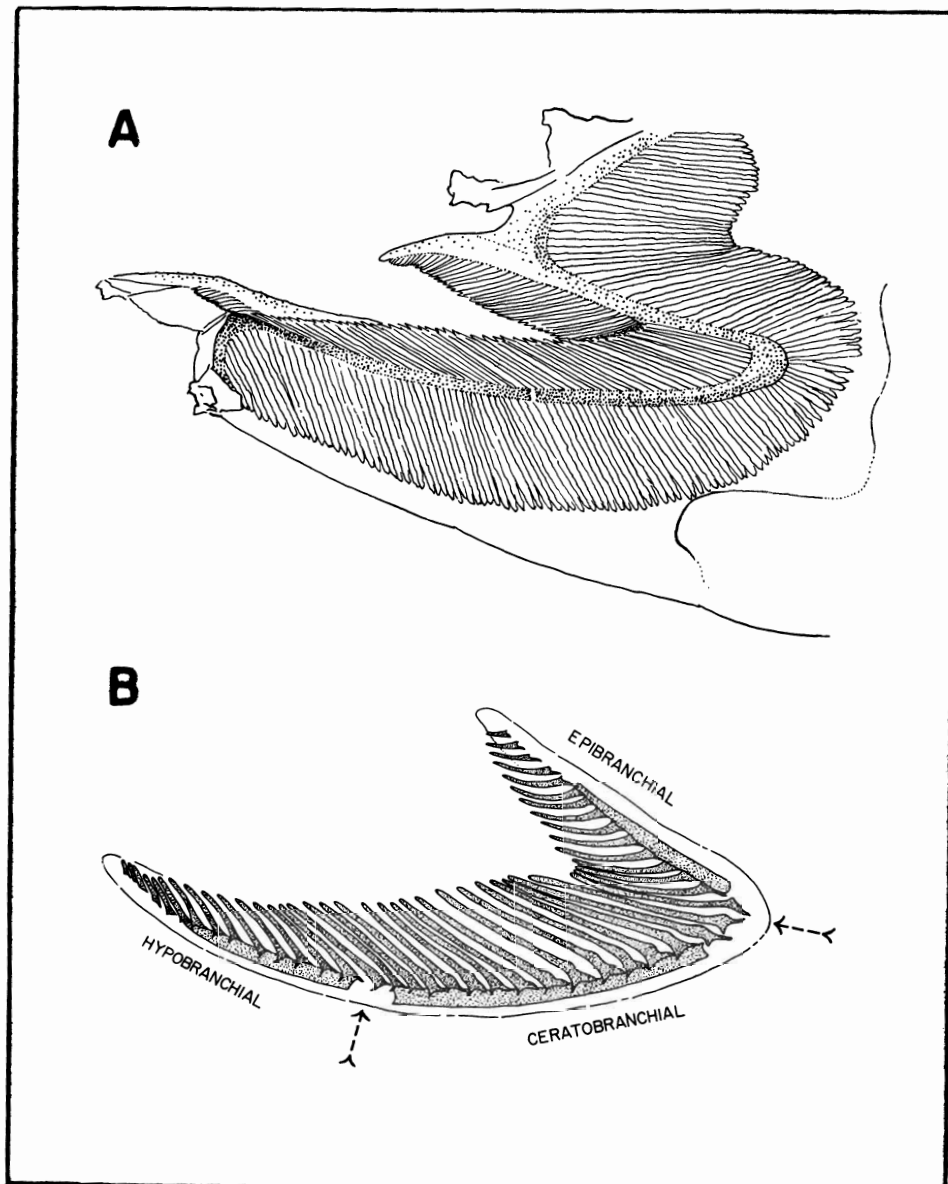


FIGURE 3. A) First gill arch of a 155 mm specimen of *Opisthonema libertate*. B) First gill arch (with gill filaments removed) of a 28.5 mm S. L. specimen of *Opisthonema berlangai*, cleared and stained to show ossification (stippled); the three branchial bones are ossified further anterior and posterior on larger specimens. Arrows indicate the cartilaginous junctions of the three bones.

FIGURA 3 A) Primer arco branquial de un espécimen de 155 mm de *Opisthonema libertate*. B) Primer arco branquial (se han removido los filamentos branquiales) de un espécimen de 28.5 mm de L. E. de *Opisthonema berlangai*, aclarado y teñido para mostrar la osificación (punteado); los tres huesos branquiales se osifican más anteriormente y posteriormente en ejemplares grandes; las flechas indican las uniones cartilaginosas de los tres huesos.

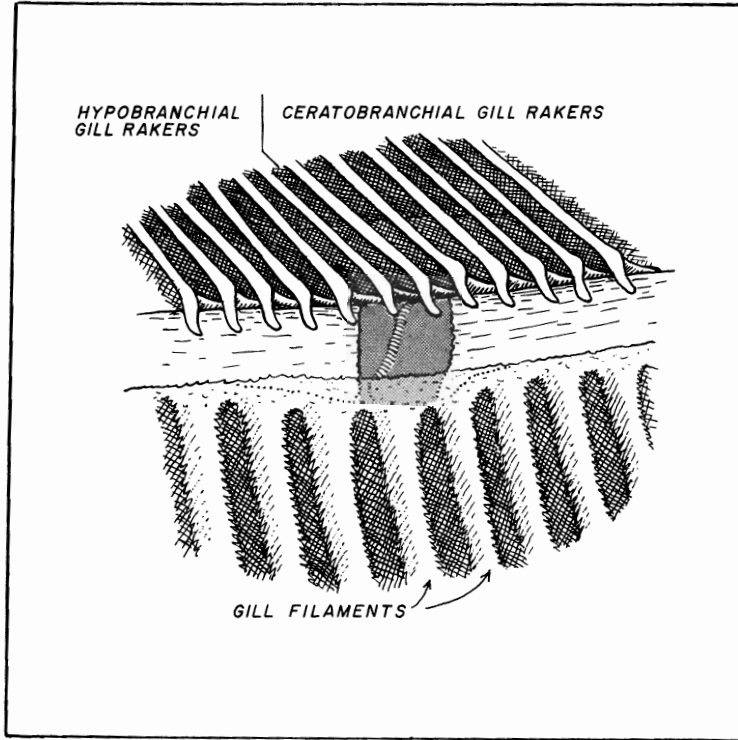


FIGURE 4. Enlargement of a portion of the lower limb of the first gill arch of a 135 mm S.L. specimen of *Opisthonema berlangai*, showing the junction of the hypobranchial and ceratobranchial segments.

FIGURA 4. Porción agrandada del miembro inferior del primer arco branquial de un espécimen de 135 mm de L. E. de *Opisthonema berlangai*, en la que se muestra la unión de los segmentos hipobranquial y ceratobranquial.

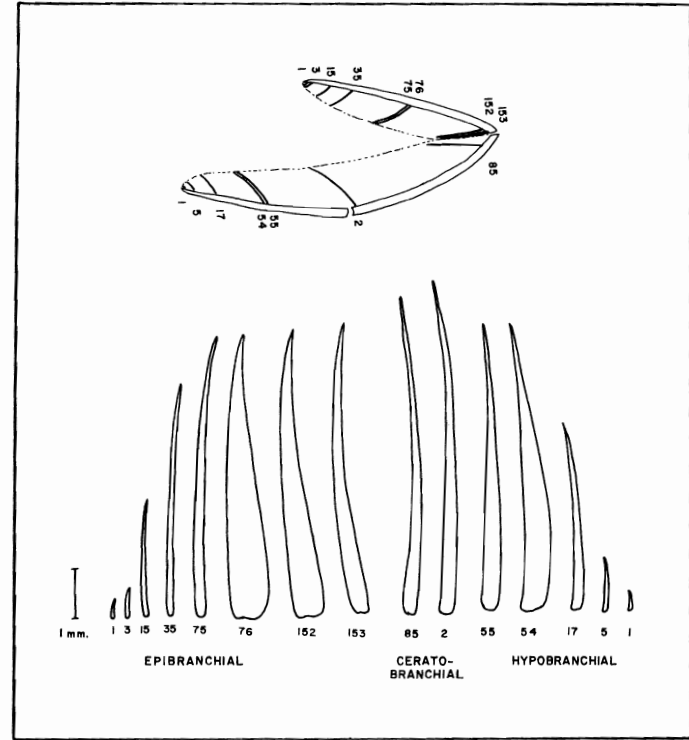


FIGURE 5. Frontal outlines of various gillrakers from the first gill arch of a 163 mm S.L. specimen of *Opisthonema libertate* with 153 epibranchial, 90 ceratobranchial, and 110 hypobranchial gillrakers. The rakers are drawn to scale; three rakers with lateral expansions are shown.

FIGURA 5. Contornos frontales de varias branquispinas del primer arco branquial de un espécimen de 163 mm de L. E. de *Opisthonema libertate* con 153 branquispinas epibranquiales, 90 ceratobranquiales, y 110 hipobranquiales. Las branquispinas fueron dibujadas a escala; se muestran tres branquispinas con expansiones laterales.

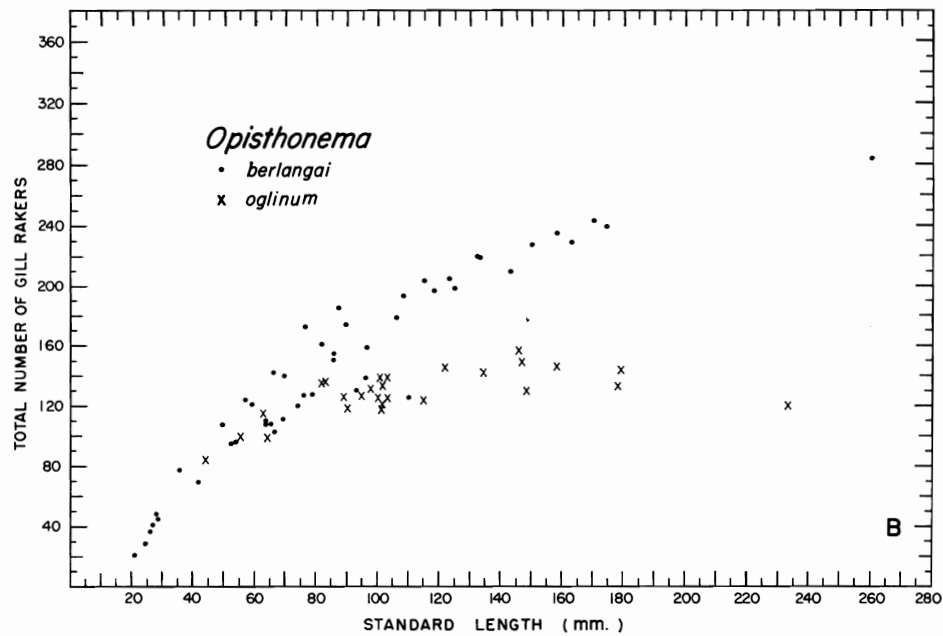
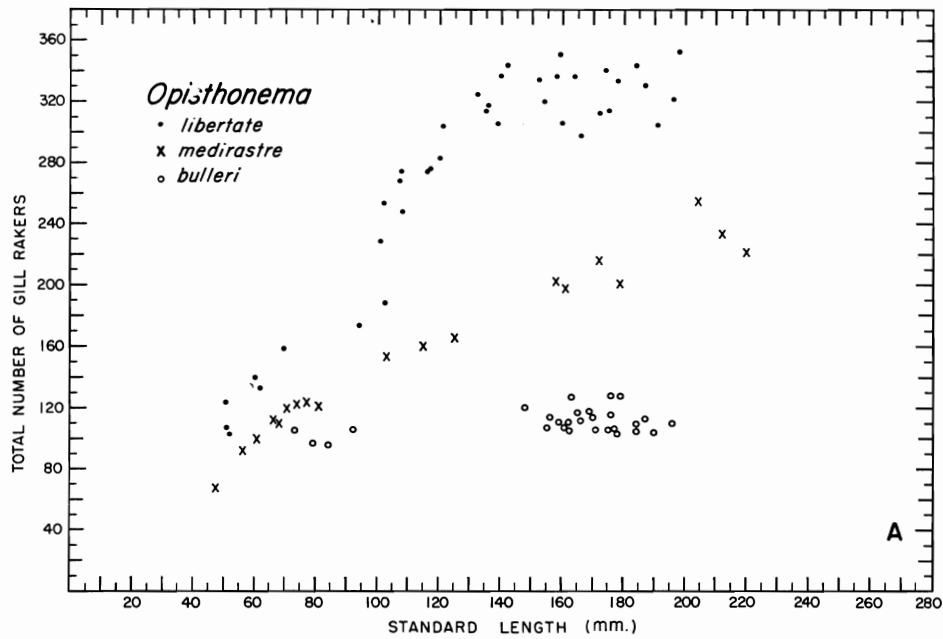


FIGURE 6. Relation of total number of gillrakers to standard length. A) *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, and *O. bulleri*. B) *Opisthonema berlangai* and *O. oglinum*.

FIGURA 6. Relación entre el número total de branquias y la longitud estándar. A) *Opisthonema libertate*, *O. medirastre* y *O. bulleri*. B) *Opisthonema berlangai* y *O. oglinum*.

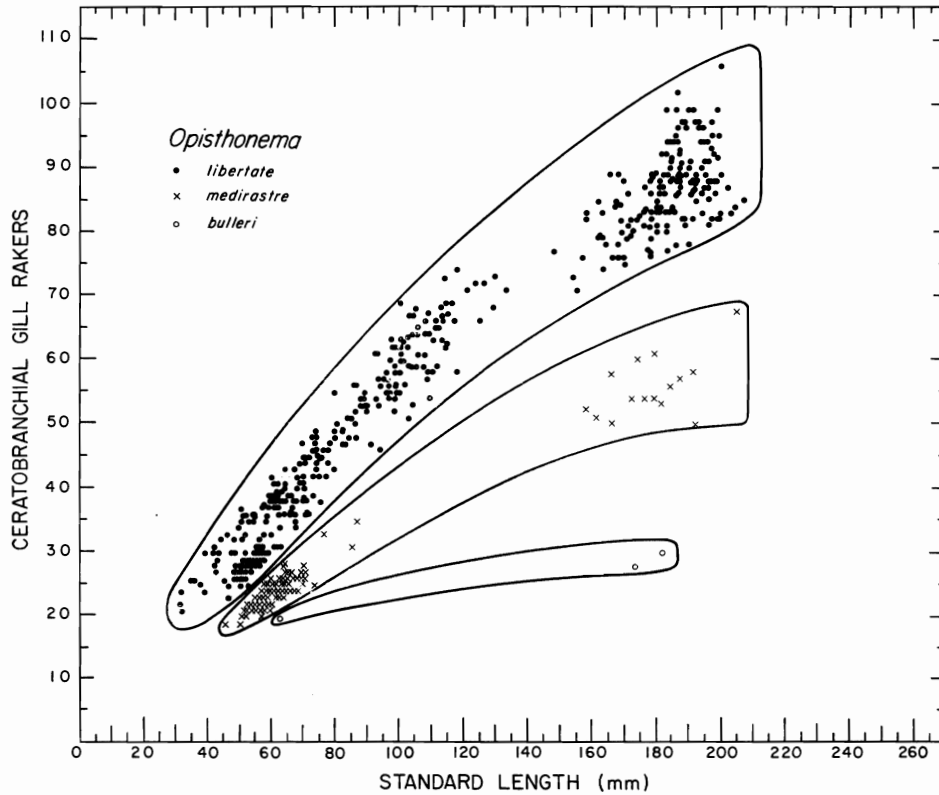


FIGURE 7. Relation of the number of ceratobranchial gillrakers to standard length for the three Pacific coastal species, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, and *O. bulleri*, from Peru, Panama, and Costa Rica. Three specimens from El Salvador (including the holotype of *O. libertate*) and the only specimen examined from Colombia are included. In this figure and in similar subsequent figures, perimeters have been drawn around the values to represent the gillraker profiles.

FIGURA 7. Relación entre el número de branquispinas ceratobranquiales y la longitud estándar de las tres especies costaneras del Pacífico, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, y *O. bulleri*, del Perú, Panamá y Costa Rica. Se incluyen tres especímenes de El Salvador (incluyendo el holotipo de *O. libertate*) y el único espécimen de Colombia que ha sido examinado. En esta figura y en las figuras similares subsiguientes, líneas perimétricas han sido dibujadas encerrando los valores para representar los perfiles de las branquispinas.

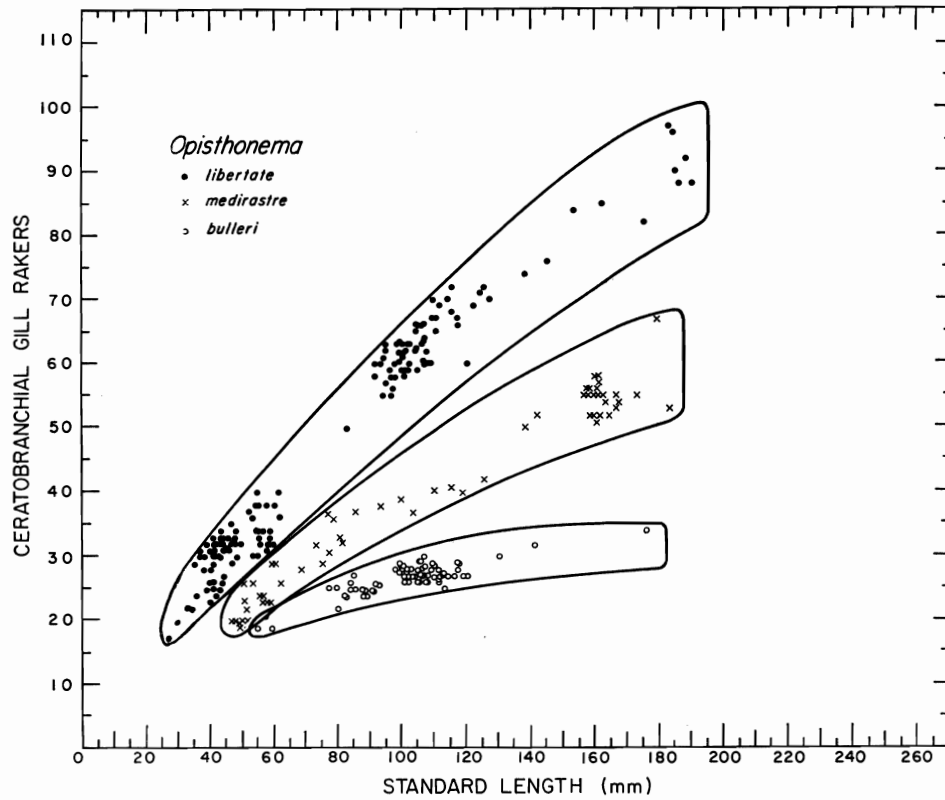


FIGURE 8. Relation of the number of ceratobranchial gillrakers to standard length for the three Pacific coastal species, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, and *O. bulleri*, from southern Mexico (geographical limits defined in text).

FIGURA 8. Relación entre el número de branquispinas ceratobranchiales y la longitud estándar para las tres especies costaneras del Pacífico, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, y *O. bulleri*, del sur de México (los límites geográficos se definen en el texto).

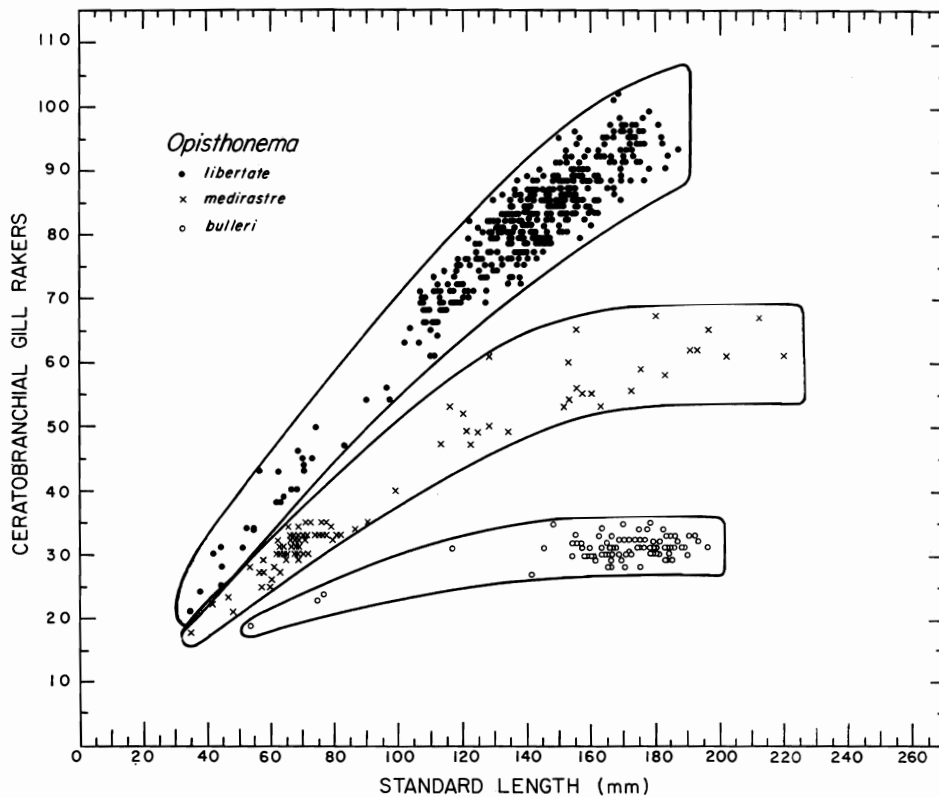


FIGURE 9. Relation of the number of ceratobranchial gillrakers to standard length for the three Pacific coastal species, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, and *O. bulleri*, from northern Mexico (geographical limits defined in text). The only specimen examined from California (*O. medirastre*) is included).

FIGURA 9. Relación entre el número de branquiaspinas ceratobranquiales y la longitud estándar para las tres especies costaneras del Pacífico *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, y *O. bulleri*, del norte de México (los límites geográficos se definen en el texto). Se incluye el único espécimen de California que ha sido examinado (*O. medirastre*).

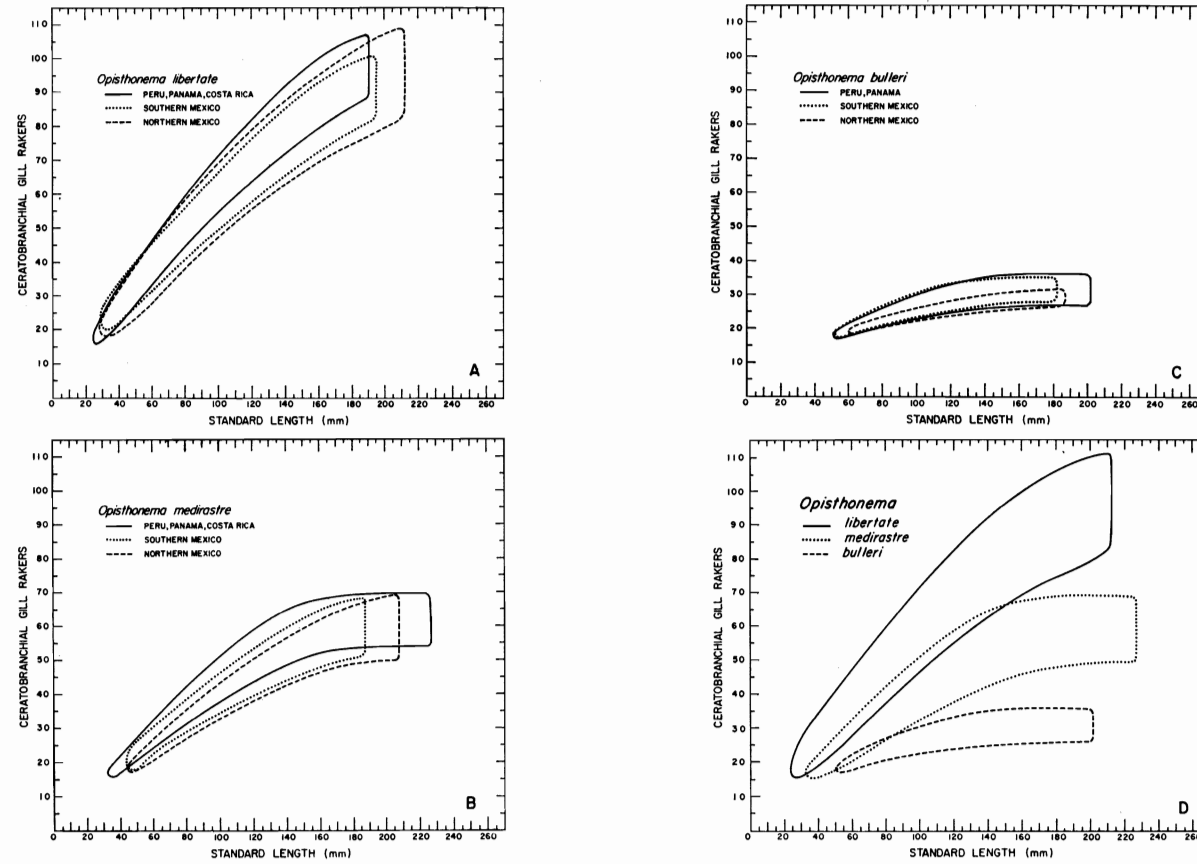


FIGURE 10. Ceratobranchial gillraker profiles from Figs. 7, 8, and 9. A) *Opisthonema libertate*. B) *O. medirastre*. C) *O. bulleri*. D) The three Pacific coastal species, with geographical areas combined.

FIGURA 10. Perfiles de branquiaspinas ceratobranquiales de las Figs. 7, 8, y 9. A) *Opisthonema libertate*. B) *O. medirastre*. C) *O. bulleri*. D) Las tres especies costaneras del Pacifico con áreas geográficas combinadas.

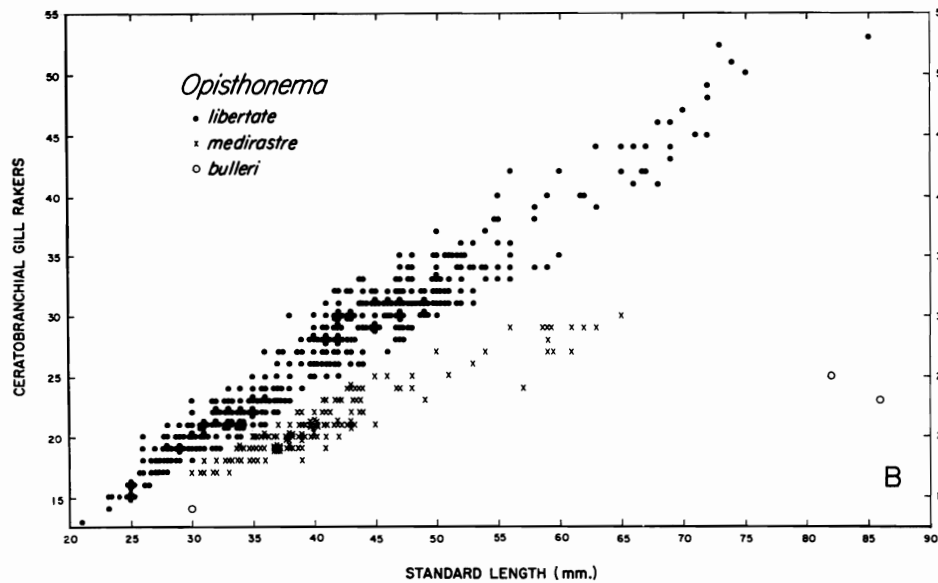
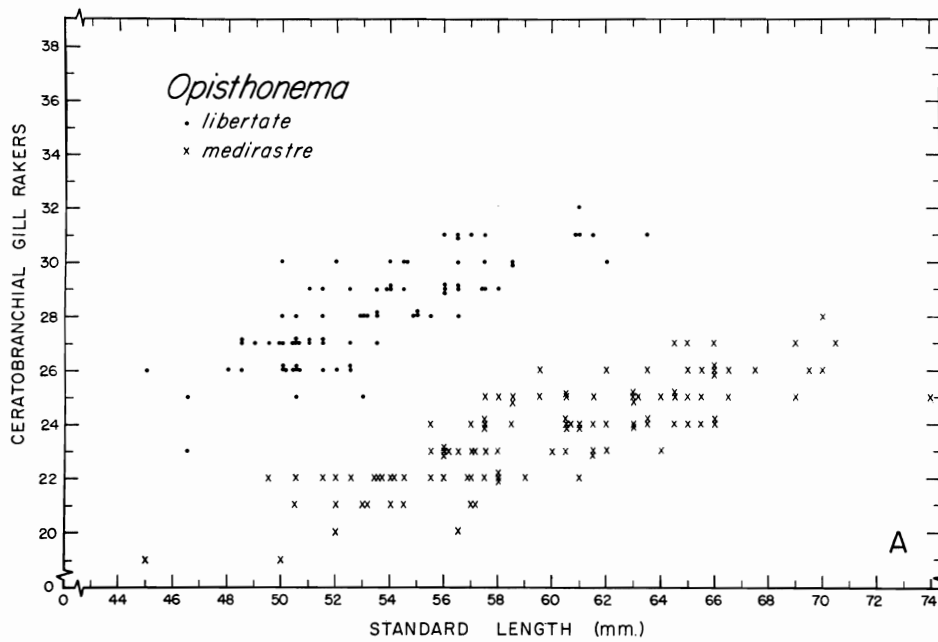


FIGURE 11. Relation of the number of ceratobranchial gillrakers to standard length for specimens from the same locality. A) *Opisthonema libertate* and *O. medirastre* of a single collection from Sonora, Mexico. B) *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, and *O. bulleri* of 19 collections from the Gulf of Nicoya, Costa Rica.

FIGURA 11. Relación entre el número de branquiaspinas ceratobranquiales y la longitud estándar para ejemplares pequeños de la misma localidad. A) *Opisthonema libertate* y *O. medirastre* de una sola recolección de Sonora, México. B) *Opisthonema libertate*, *O. medirastre* y *O. bulleri* de 19 recolecciones del Golfo de Nicoya, Costa Rica.

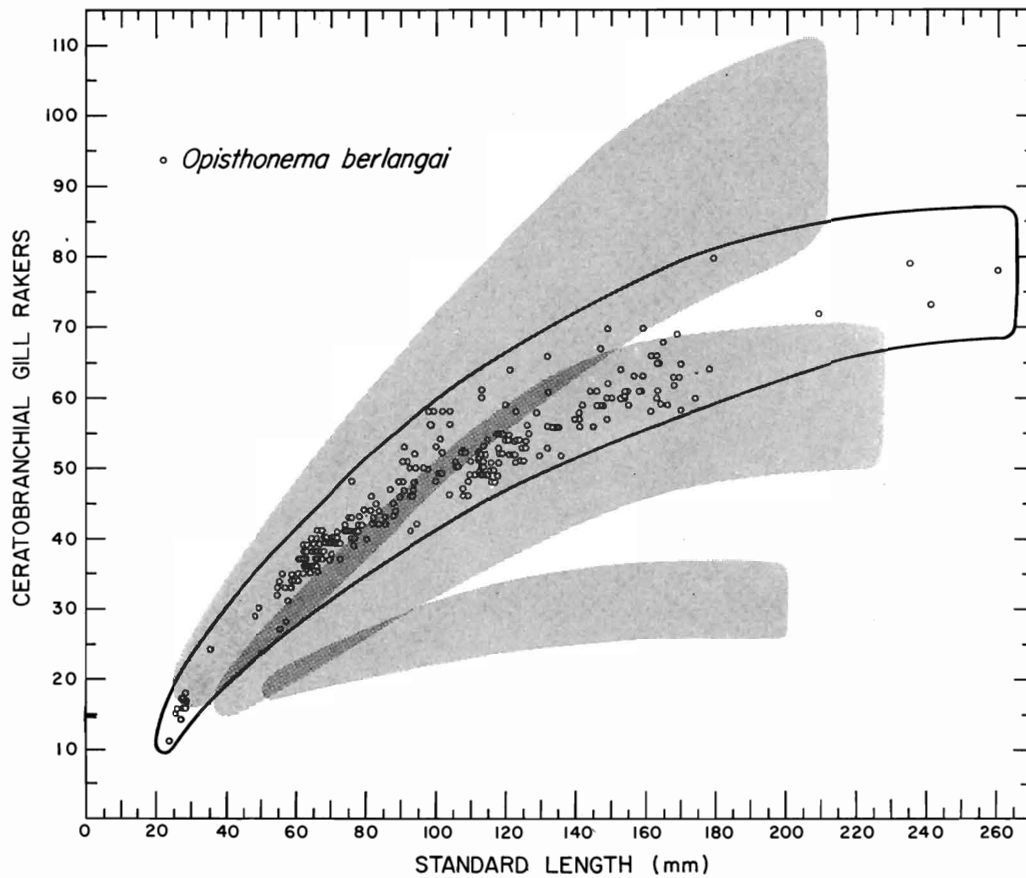


FIGURE 12. Relation of the number of ceratobranchial gillrakers to standard length for *Opisthonema berlangai*. The ceratobranchial gillraker profiles for the three Pacific coastal species, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, and *O. bulleri*, are shown for comparison.

FIGURA 12. Relación entre el número de branquiaspinas ceratobranquiales y la longitud estándar para *Opisthonema berlangai*. Los perfiles de branquiaspinas ceratobranquiales para las tres especies costeras del Pacífico, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, y *O. bulleri*, se muestran con fines comparativos.

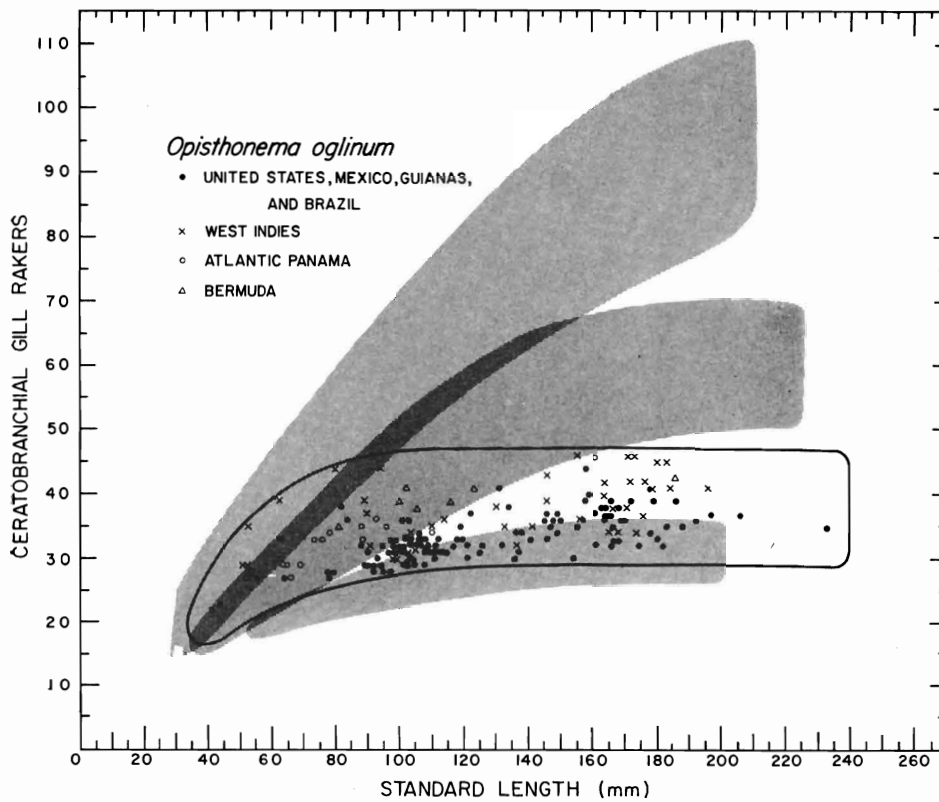


FIGURE 13. Relation of the number of ceratobranchial gillrakers to standard length for *Opisthonema oglinum* from four general geographical areas. The ceratobranchial gillraker profiles for the three Pacific coastal species, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, and *O. bulleri*, are shown for comparison.

FIGURA 13. Relación entre el número de branquiaspinas ceratobranchiales y la longitud estándar para *Opisthonema oglinum* de cuatro áreas geográficas generales. Los perfiles de las branquiaspinas ceratobranchiales de las tres especies costaneras del Pacífico, *Opisthonema libertate*, *O. medirastre*, y *O. bulleri*, se muestran con fines comparativos.

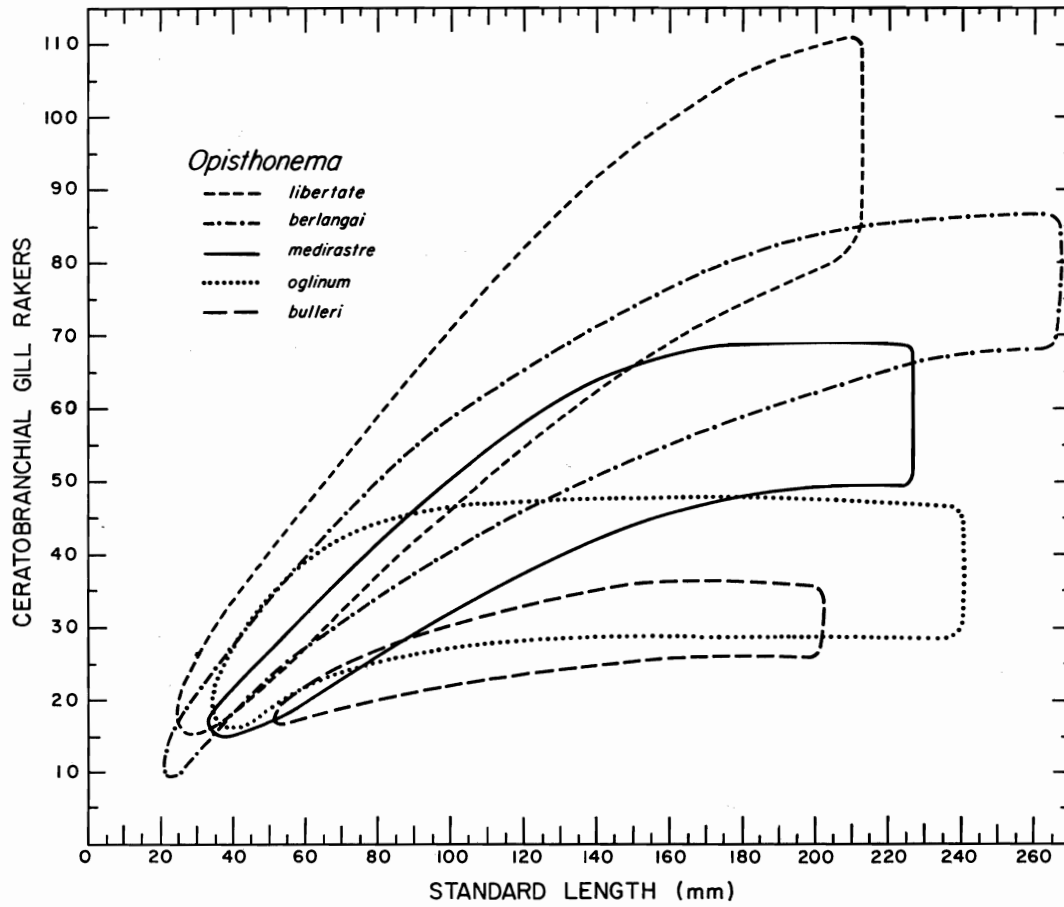


FIGURE 14. Ceratobranchial gillraker profiles for the five species of *Opisthonema*.

FIGURA 14. Perfiles de las branquias ceratobranchiales para las cinco especies de *Opisthonema*.

TABLE 1. Fin rays, scale rows, scutes, and vertebrae in the five species of *Opisthonema*—ranges of counts with the mean value in parentheses below each range.

TABLA 1. Radios de las aletas, hileras de escamas, escudetes y vértebras de las cinco especies de *Opisthonema*—figuran los límites de las cuentas, apareciendo el valor medio en parentesis debajo de cada límite.

Species	Dorsal rays	Anal rays	Pectoral rays	Pelvic rays	Scale rows	Prepelvic scutes	Postpelvic scutes	Vertebrae
Especies	Radios dorsales	Radios anales	Radios pectorales	Radios pélvicos	Hileras de escamas	Escudetes prepélvicos	Escudetes postpélvicos	Vértebras
<i>libertate</i>	17-20 (18.6)	19-22 (20.8)	17-18 (17.4)	8-9 (8.95)	43-50 (46.3)	17-19 (17.9)	14-16 (15.2)	44-48 (46.0)
<i>berlangai</i>	19-20 (19.4)	19-22 (20.7)	17-19 (17.4)	8-9 (8.90)	47-50 (48.7)	17-18 (17.9)	15-17 (16.1)	45-47 (46.0)
<i>medirastre</i>	17-20 (19.2)	19-23 (21.0)	16-19 (17.9)	8-9 (8.88)	45-52 (49.3)	18-19 (18.2)	15-17 (16.2)	46-48 (47.1)
<i>bulleri</i>	18-21 (19.6)	20-23 (21.4)	17-19 (17.8)	8-9 (8.90)	48-53 (50.8)	17-19 (18.0)	16 (16.0)	46-48 (47.0)
<i>oglinum</i>	18-22 (20.0)	22-25 (23.5)	16-19 (17.4)	8-9 (8.60)	42-49 (45.5)	18-19 (18.2)	15-16 (15.6)	45-49 (46.3)

TABLE 2. Body proportions of larger specimens of the five species of *Opisthonema*, in ranges of percent of standard length.TABLA 2. Proporciones corporales de los especímenes grandes de las cinco especies de *Opisthonema*; los límites representan el porcentaje de la longitud estándar.

Species	Body depth	Head length	Dorsal fin lobe length	Last dorsal ray length	Pectoral fin length	Pelvic fin length
Especies	Profundidad corporal	Longitud de la cabeza	Longitud del lóbulo de la aleta dorsal	Longitud del último radio dorsal	Longitud de la aleta pectoral	Longitud de la aleta pélvica
<i>libertate</i>	27.8-37.5	21.5-27.2	14.0-19.7	34.7-46.5	17.2-21.8	8.6-11.5
<i>berlangai</i>	29.2-33.3	21.6-25.5	15.9-20.3	34.5-40.2	17.2-20.2	9.2-12.0
<i>medirastre</i>	27.1-37.0	20.8-24.6	14.4-18.2	32.8-42.7	16.7-20.7	8.5-10.5
<i>bulleri</i>	25.0-33.3	21.4-24.4	12.8-16.2	31.6-39.3	15.8-19.7	7.9-10.8
<i>oglinum</i>	30.7-39.6	19.0-24.4	15.1-20.8	33.3-40.3	17.2-20.7	8.6-11.5

TABLE 3. Numbers of ceratobranchial gillrakers and size ranges in millimeters of standard length at which they occur in the five species of *Opisthonema*. This table serves as a key to species identification.

TABLA 3. Número de branquispinas ceratobranquiales y límites de tamaños en milímetros de la longitud estándar a los que aparecen en las cinco especies de *Opisthonema*. Esta tabla sirve de clave para la identificación de las especies.

Ceratobranchial Gillrakers Branquispinas Ceratobranquiales	SIZE RANGE (in mm S. L.) — LÍMITES DE TAMAÑOS (en mm de L. E.)										GALAPAGOS GALAPAGOS	ALTANTIC ATLANTICO	Ceratobranchial Gillrakers Branquispinas Ceratobranquiales	
	PACIFIC COASTAL SPECIES — ESPECIES COSTANERAS DEL PACIFICO													
	Peru, Panama, Costa Rica Perú, Panamá, Costa Rica			Southern Mexico Sur de México			Northern Mexico Norte de México			berlangai				oglinum
	bulleri	medirastre	libertate	bulleri	medirastre	libertate	bulleri	medirastre	libertate					
14											21-31		14	
15											22-33		15	
16											23-35		16	
17			23-31								24-37		17	
18		32-44	24-33					40-52			25-39		18	
19	49-68	33-46	24-35	49-68	39-53			42-55			26-40		19	
20	51-74	35-48	25-37	52-74	40-55		58-74	44-59	25-42		27-42		20	
21	55-82	36-51	26-39	55-81	41-57	25-37	61-84	46-62	26-45		29-45	34-58	21	
22	58-93	38-54	27-41	58-90	42-60	26-40	66-95	47-65	27-48		30-47	34-62	22	
23	63-103	40-57	28-43	62-99	44-63	26-42	72-107	50-69	28-50		32-49	35-67	23	
24	67-114	43-60	29-45	66-113	45-65	27-44	78-125	52-72	29-52		33-52	36-74	24	
25	72-120	45-63	30-46	70-125	47-68	28-46	85-144	54-75	30-55		35-54	37-81	25	
26	76-150	47-66	31-48	74-125	48-72	29-48	94+	57-79	31-57		36-57	38-88	26	
27	81+	49-69	33-50	78-150	50-75	30-50	101+	59-83	33-59		38-60	39-99	27	
28	86+	51-72	34-52	83+	52-78	31-52	110+	61-86	34-60		39-62	40-114	28	
29	91+	53-74	35-53	88+	54-81	32-55	118+	63-89	35-62		41-65	41+	29	
30	96+	55-78	36-56	93+	57-85	33-57	131+	65-92	36-65		42-67	43+	30	
31	102+	56-81	37-57	99+	59-88	35-59	145+	67-95	38-67		44-70	44+	31	
32	108+	58-84	38-58	104+	62-91	36-61	165+	70-99	39-69		45-73	45+	32	
33	114+	60-87	40-60	113+	64-95	38-63		72-103	40-71		47-76	46+	33	
34	121+	63-91	41-62	123+	67-99	39-66		75-106	42-73		48-79	48+	34	
35	132+	65-93	42-64	138+	69-103	41-68		77-111	43-75		50-82	50+	35	
36	143+	67-96	44-65		72-108	43-70		79-115	44-77		51-85	52+	36	
37		68-99	45-67		74-112	44-73		82-118	46-79		53-88	54+	37	
38		70-103	47-69		77-116	46-75		84-122	47-81		55-91	56+	38	
39		73-106	48-70		79-120	47-77		87-126	49-83		57-95	58+	39	
40		75-109	50-72		82-124	49-79		89-130	50-85		58-98	61+	40	
41		77-112	51-74		85-129	51-81		92-134	52-87		60-102	64+	41	
42		79-116	53-76		87-133	53-84		95-139	53-90		62-105	67+	42	
43		81-120	54-78		90-138	55-86		97-144	54-92		63-108	70+	43	
44		83-123	56-80		92-142	56-88		100-149	56-94		65-112	75+	44	
45		85-127	57-82		95-147	58-91		103-154	57-97		67-116	79+	45	
46		87-131	59-84		98-153	60-93		106-160	59-99		69-120	87+	46	
47		90-136	61-85		100-159	61-95		109-167	60-101		71-124	95+	47	
48		92-140	62-87		103-165	63-97		112-177	61-103		73-129		48	
49		95-144	64-89		106-172	65-100		115-197	63-105		75-133		49	
50		97-149	65-91		109-180	67-102		118+	65-107		77-137		50	
51		99-157	67-93		112+	69-105		121+	67-109		79-142		51	
52		102-166	68-95		115+	71-107		124+	68-111		81-146		52	
53		104+	70-97		118+	73-109		127+	70-114		83-151		53	
54		107+	72-99		122+	75-112		130+	71-116		86-156		54	
55		109+	73-101		125+	77-114		134+	73-119		88-161		55	

56	112+	75-103	129+	78-117	137+	75-122	91-166	56
57	114+	77-105	132+	80-120	140+	77-124	93-171	57
58	116+	78-107	136+	82-122	144+	78-127	95-176	58
59	122+	80-110	139+	84-125	148+	80-130	98-181	59
60	124+	81-112	143+	86-128	151+	82-133	100-187	60
61	125+	83-114	147+	88-130	156+	84-136	103-192	61
62	127+	85-117	150+	90-133	160+	85-139	106-198	62
63	131+	87-119	154+	92-136	164+	86-142	110-205	63
64	135+	88-121	157+	94-139	169+	89-145	113-210	64
65	139+	90-124	162+	96-142	173+	91-148	116-217	65
66	144+	91-126	166+	98-144	178+	92-151	119-225	66
67	149+	93-128	171+	100-147	183+	94-154	122-236	67
68	159+	95-131	177+	102-150	190+	96-158	126+	68
69	168+	97-133		104-153	198+	98-161	129+	69
70		99-136		106-156		100-164	132+	70
71		101-139		108-158		102-168	136+	71
72		102-141		110-161		104-171	139+	72
73		104-144		112-164		106-175	142+	73
74		105-147		114-167		109-180	145+	74
75		107-149		117-170		110-184	150+	75
76		109-152		119-173		112-188	154+	76
77		111-155		121-177		114-192	158+	77
78		113-158		123-180		117-196	162+	78
79		114-161		125-184		119-200	166+	79
80		116-164		127-188		121-205	171+	80
81		118-167		130-192		123+	176+	81
82		120-170		132+		125+	181+	82
83		121-173		134+		128+	190+	83
84		123-176		136+		130+	197+	84
85		125-180		139+		132+	206+	85
86		127-183		141+		135+	220+	86
87		129-187		143+		137+		87
88		131-190		146+		140+		88
89		133+		148+		143+		89
90		135+		151+		145+		90
91		137+		153+		148+		91
92		139+		156+		150+		92
93		141+		159+		153+		93
94		143+		162+		156+		94
95		146+		165+		158+		95
96		148+		169+		161+		96
97		151+		172+		164+		97
98		153+		176+		167+		98
99		156+		180+		170+		99
100		159+		185+		173+		100
101		162+				176+		101
102		165+				180+		102
103		168+				183+		103
104		172+				186+		104
105		177+				190+		105
106		182+				194+		106
107						198+		107
108						202+		108
109						206+		109

ANALISIS DE LAS BRANQUISPINAS Y DENOMINACION DE LAS ESPECIES DEL ARENQUE DE HEBRA GENERO *OPISTHONEMA*

por

Frederick H. Berry¹ e Izadore Barrett

RESUMEN

Los arenques de hebra, género *Opisthonema*, familia Clupeidae, son peces marinos que se encuentran sólo en aguas tropicales y subtropicales cerca a ambas costas del continente americano. El género está compuesto de una especie en el Atlántico y de cuatro en el Pacífico. *Opisthonema oglinum* (LeSueur), única especie que medra el Océano Atlántico occidental, se encuentra del Brasil a Massachusetts, en Bermuda, y las Indias Occidentales. *Opisthonema libertate* (Günther), *Opisthonema bulleri* (Regan), y *Opisthonema medirastrae*, especie nueva, son especies costaneras del Pacífico que aparecen entremezcladas del Perú a México (ocasionalmente por lo menos una de ellas en California). *Opisthonema berlangai*, especie nueva, está confinada a la vecindad de las Islas Galápagos.

Sólo pequeñas diferencias morfológicas existen entre las cinco especies. La diferenciación práctica de las especies se basa en la combinación de dos consideraciones: (1) el área geográfica de aparición y (2) la forma en que el número de branquiaspinas aumenta en relación con la longitud estándar.*

El número de branquiaspinas en los tres segmentos del primer arco branquial aumenta, con el crecimiento del pez, hasta aproximadamente 120 mm L. E. en *O. oglinum*, hasta mayor tamaño en *O. bulleri*, *O. medirastrae*, y *O. berlangai*, y aparentemente durante toda la vida en *O. libertate*. La cuenta y comparación del número de branquiaspinas en el segmento ceratobranquial del primer arco branquial es el método más conveniente para diferenciar las cinco especies. Los especímenes de aguas frías tienden a tener menor número de branquiaspinas que aquellos de aguas templadas.

AGRADECIMIENTO

Estamos agradecidos a las siguientes personas por información, préstamo u obsequio de especímenes: Franklin G. Alverson, William H. Bayliff, Edward F. Klima, Antonio Landa, Clifford L. Peterson, y Hernán Sobrado, Comisión Interamericana del Atún Tropical (IATTC); William W. Anderson y Jack W. Gehringer, U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, Brunswick, Georgia (BLBG); John C. Briggs y E. D. Lane, University of British Columbia, Institute of Fisheries (UBC); Harvey R. Bullis, Jr. y Johnny A. Butler, U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, Pascagoula, Mississippi; Daniel M. Cohen, U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Ichthyological Laboratory, Washington, D. C.; Ronald W. Crawford y John A. Bollinger, San Diego State College (SDSC); Alfred W. Ebeling, Bingham Ocea-

1.—U. S. Fish and Wildlife Service, Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, La Jolla, California.

* longitud estándar se abreviará a través de este escrito así: L. E.

nographic Collection (BOC); John E. Fitch y John Radovich, California Department of Fish and Game; W. I. Follett y Lillian Dempster, California Academy of Sciences (CAS); John P. Harville, San José State College; Carl L. Hubbs y Richard H. Rosenblatt, Scripps Institution of Oceanography (SIO); Giles W. Mead, Harvard University Museum of Comparative Zoology (MCZ); George S. Myers y Hugh DeWitt, Stanford University Natural History Museum (SU); Leonard P. Schultz, U. S. National Museum (USNM); y Boyd W. Walker y Wayne J. Baldwin, University of California en Los Angeles (UCLA). Obligados estamos con Clifford L. Peterson (IATTC) por el suministro de los datos sobre los cuales se basa la Fig. 11B. Estamos especialmente agradecidos a G. Palmer, British Museum (Natural History), por la información sobre los especímenes tipo de *Opisthonema libertate* y *O. bulleri*. Sugerencias o comentarios técnicos de gran valor en el análisis y comprensión de los datos contenidos en el presente manuscrito y su preparación para publicación fueron hechos por Elbert H. Ahlstrom, Franklin G. Alverson, W. I. Follet, Jack W. Gehringer, Carl L. Hubbs, David Kramer, John S. MacGregor, Romeo Mansueti, Charles P. O'Connell, Clifford L. Peterson, Richard H. Rosenblatt, Milner B. Schaefer y Stewart Springer. También hacemos extensivos nuestros agradecimientos al Sr. Enrique L. Díaz por la traducción de este texto al español.

INTRODUCCION

Los arenques de hebra son peces marinos del género clupeido *Opisthonema* que se encuentra sólo en los océanos Atlántico occidental y Pacífico Oriental, principalmente en las aguas tropicales y subtropicales. Se caracterizan por una prolongación filamentososa del último radio de la aleta dorsal, una hilera de escudetes a lo largo de la línea media ventral, hileras de escamas que cruzan el dorso entre la cabeza y la aleta dorsal, y una molleja elíptica de paredes delgadas. Las dos últimas características diferencian a los arenques de hebra de las alosas de molleja (nombre inglés, "gizzard shad"; género *Dorsoma*), que habitan las aguas continentales de Norte y Centroamérica y entran ocasionalmente en aguas costeras marinas en los esteros.

En el Pacífico, antes del cambio abrupto en la técnica de carnada viva a la de barcos rederos para la pesca del atún (Schaefer, 1961), los arenques de hebra eran de importancia secundaria como peces de carnada viva (Schaefer, 1954). Han sido capturados con este fin en la Bahía de San Diego, California, al sur hasta el Perú, y en las Islas Galápagos, donde en determinado tiempo y áreas los arenques de hebra formaron parte substancial de la captura de peces de carnada viva (Alverson y Shimada, 1957). En el Atlántico, los arenques de hebra se consideran como una fuente potencial suplementaria de pescado para usos industriales. La pesca experimental de los arenques de hebra en el Golfo de México y la perspectiva para su desarrollo pesquero comercial ya han sido tratados por Butler (1961). Con anterioridad al presente estudio sólo dos especies han sido

reconocidas: *Opisthonema oglinum* (LeSueur, 1818) en el Atlántico y *Opisthonema libertate* (Günther, 1866) en el Pacífico. Hemos determinado que una sola especie sí se presenta en el Atlántico, pero también cuatro especies existen en el Pacífico.

Aún cuando se ha investigado un cierto número de caracteres morfológicos, la diferenciación de estas especies se basa esencialmente en diferencias con respecto al número de branquispinas. Por la importancia de las branquispinas en la taxonomía de este género y la posibilidad de que sean de igual importancia para otros grupos, hemos analizado la variación ontogénica y geográfica presente en esta estructura y presentamos un método práctico para evaluar las diferencias existentes entre estas especies con base en la mencionada característica.

TAXONOMIA

Opisthonema Gill, 1861

Opisthonema Gill, 1861:37 (Especie tipo, *Opisthonema thrissa* Gill, 1861 (non Linnaeus; = *Megalops oglina* LeSueur, 1818), por designación original).

Filialosa Fowler, 1944:207 (Especie tipo, *Meletta libertatis* Günther, 1866, por designación original).

Caracteres.—Cuerpo lateralmente comprimido, que se angosta ventralmente hasta terminar en una hilera de escudetes; perfil ventral del cuerpo más encorvado que el dorsal; profundidad máxima generalmente entre el origen de las aletas dorsal y pélvica.

Parte superior de la cabeza ligeramente rugosa. Arborizaciones dendríticas del sistema de la línea lateral en los huesos opercular y suborbitario (también en las escamas inmediatamente posteriores al occipital y en el borde superior de la clavícula). Hocico moderadamente puntiagudo; mandíbula inferior levemente proyectada (mandíbulas aproximadamente iguales). Ninguna escotadura aparente en la sínfisis premaxilar. Párpado adiposo presente, denso y anteriormente apical. Premaxilares cortos, maxilares ocupando la mayor distancia transversal de la abertura bucal; no existe ningún hueso suplementario entre la terminación del premaxilar y el maxilar; dos supramaxilares, el anterior más pequeño; margen posterior de la mandíbula superior formado por las terminaciones del maxilar y la parte posterior dorsal del supramaxilar, redondeado, extendiéndose más abajo de la parte anterior de la pupila, la mayor profundidad de su margen generalmente mayor que el diámetro de la pupila. Mandíbula sin dientes en los estados juveniles y adultos (en ejemplares de 30 mm de L. E. existen dientes sinfiseos en los dentarios y dientes marginales en los maxilares); contados caninos, encorvados y delgados en el suelo de la boca inmediatamente anteriores a la abertura esofágica, pero ausentes en el paladar.

Opérculo y preopérculo relativamente alargados dorsoventralmente y angostos anteriormente. No existen notorias estriaciones óseas en el opérculo. Seis radios branquiostegos, el último obtuso, expandido distal-

mente y formando, con el margen ventral del subopérculo, un ángulo de 90° aproximadamente.

Un pliegue dérmico bilobulado y débil en el margen vertical anterior de la clavícula, y otro pliegue mayor dirigido anteriormente en el lado dorsal del margen anterior de la clavícula, con un surco entre el pliegue y el istmo. Membranas branquiales unidas y superpuestas al istmo anteriormente, la membrana de la izquierda superpuesta a la del lado derecho. Pseudobranquias relativamente grandes.

Branquispinas relativamente largas y delgadas, cuyo número en el primer arco aumenta con el crecimiento (hasta cerca de 120 mm de L. E. en una especie, y hasta mayor tamaño o durante el transcurso vital en otras) por adición en los bordes anteriores de las ramas superiores e inferiores; el mayor número de branquispinas se encuentra en el primer arco (hasta 353), decreciendo progresivamente en el segundo, tercero, y cuarto arcos; el tercer y cuarto arcos poseen hileras de branquispinas en ambos lados, el medial y el lateral; las branquispinas de la rama inferior cerca al ángulo con la rama superior, no se superponen con la de ésta última, sino que se disponen lateralmente a ellas en los especímenes más grandes de las especies que poseen un elevado número de branquispinas; la mayoría de las branquispinas tienen forma lanceolada normal, pero algunas, especialmente en la rama superior de los especímenes grandes, se expanden lateralmente.

Línea media ventral del cuerpo formada por escudetes endurecidos con espinas dirigidas posteriormente, que se extiende de la garganta a la abertura anal (17 a 19 prepélvicas, 14 a 17 postpélvicas; 32 a 35 en total).

Escamas cicloideas con pequeños festones semicirculares en el margen posterior, que cubren el cuerpo y se extienden sobre la aleta caudal, estando ausentes en la cabeza; una hilera de escamas de baja elevación a lo largo de la inserción de las aletas dorsal y anal; una escama axilar alargada extendida hasta cerca de las 2/3 partes de la longitud de la aleta pélvica a lo largo de su margen dorsal; escama axilar de la aleta pectoral ausente; escamas decíduas que cubren las bases de las aletas pectoral y pélvica; hileras de escamas que se extienden de los escudetes ventrales, hacia arriba y a través de la convexidad dorsal al frente de la aleta dorsal, y a través del dorso posteriormente a la aleta dorsal; cerca de 42 a 53 hileras transversas de escamas del occipital a la base de la aleta caudal.

La aleta dorsal está insertada aproximadamente a la distancia media entre la punta del hocico y la base de la aleta caudal (su origen más cercano a la parte terminal del hocico); todos los radios son segmentados; los primeros 5 radios no ramificados, el resto ramificados, el último radio ramificado hasta su base pero sus ramas están secundariamente fusionadas en los ejemplares grandes (17-22 radios dorsales). La aleta dorsal posee un lóbulo anterior integrado por el 5^{to}, 6^{to} y 7^{mo} radios (el lóbulo cerca del 13-21% de la L. E.); los radios dorsales crecen en longitud desde el minúsculo primer radio (del cual carecen algunos especímenes) hasta

el 6^{to} radio y decrecen en longitud desde el 6^{to} radio hasta el penúltimo radio; el penúltimo radio cerca del doble de la longitud del radio que le precede, el último radio es grueso en su base, a manera de un filamento cónico, alargado, cuyo diámetro decrece progresivamente hasta terminar en punta, extendiéndose hasta cerca de la base de la aleta caudal (longitud del filamento cerca del 31-47% de la L. E.).

Aleta anal larga, baja, e insertada muy posteriormente en el cuerpo; el primer radio generalmente no segmentado (y ocasionalmente el 2^{do}), el resto segmentado (19-25 radios anales); el primer radio frecuentemente minúsculo el segundo corto, del 3^{ro} al 5^{to} generalmente aumentado en longitud y del 6^{to} al 10^{mo} decreciendo longitudinalmente; el resto de los radios iguales o incrementando longitudinalmente hasta cerca de los últimos 3 radios; en estos 3 últimos radios la longitud aumenta y el último radio es el más largo en esta aleta; el penúltimo radio es ligeramente más grueso que los que le preceden; el último radio es aproximadamente dos veces más grueso que el penúltimo radio y se ramifica en su base. Aparentemente existe una correlación positiva entre el número de radios de las aletas dorsal y anal—especímenes con un mayor número de radios dorsales vienen a tener un mayor número de radios anales—habiendo generalmente dos o más radios anales que radios dorsales.

Aleta caudal profundamente horquillada con lóbulos puntiagudos aproximadamente iguales (10 + 9 radios principales).

Aletas pectorales puntiagudas, el 3^{ro} y 4^{to} radios son los más largos (cerca de 15-22% de la L. E.); están insertas inferiormente en el flanco, debajo del margen posterior del opérculo; todos los radios son segmentados; el primer radio no ramificado, el resto ramificados; el primer radio es aplanado y muy junto al 2^{do} radio (16-19 radios pectorales); una convexidad carnosa y una zona dentada ventral que tiene por objeto la recepción de la parte dorsal de la aleta contra el cuerpo.

Aletas pélvicas puntiagudas, el 2^{do} y 3^{ro} radios son los más largos (7 a 12% de la L. E.); insertas un poco arriba de los escudetes ventrales, en un lugar debajo del punto de la inserción de la aleta dorsal; todos los radios son segmentados; el primer radio es aplanado y muy junto al segundo radio; el primer radio no ramificado, el resto ramificado; generalmente 9 radios, raramente 8 radios en uno o ambos lados.

Vértebra 44-49.

Canal alimentario con esófago que se abre en 2 hendiduras faríngeas protuberantes, anterodorsales y bilaterales; el estómago se extiende posteriormente (hasta cerca del 20% de la L. E.), se encorva anteriormente y termina en una molleja de forma elíptica y de paredes relativamente delgadas; el intestino se extiende posteriormente (hasta cerca del 30% de la L. E.), se encorva anteriormente hasta cerca de la terminación de la molleja, para luego encorvarse de nuevo y extenderse en línea recta hasta la abertura anal. Un pequeño grupo de cecas pilóricas al frente del intestino que se agrandan formando una masa de apéndices cecales a la dere-

cha de los pliegues intestinales. Un conducto neumático que une la vejiga de aire con la parte posterodorsal del estómago.

Pigmentación intraespecíficamente variable en especímenes preservados. Los siguientes caracteres ocurren en todas las especies, pero la presencia de los cuatro últimos en un solo espécimen es rara: 1) La superficie dorsal es negruzca de un tercio a un medio hacia abajo, para luego continuar cambiando poco a poco hasta que toma un color plateado en la parte lateral inferior y en el margen ventral. 2) Aleta dorsal con margen negruzco y el filamento, cambiando paulatinamente de color hasta obtener una porción basal oscura o clara; aleta caudal oscura con una raya negruzca en cada lóbulo extendida desde su base hasta su terminación; aletas pectorales con un margen dorsal oscuro; aletas anal y pélvica claras. 3) Una mancha opercular relativamente grande, redondeada, generalmente alargada verticalmente y usualmente de mayor diámetro que la pupila. 4) De una a varias filas irregulares compuestas de un número variable de manchas más pequeñas situadas en la parte dorsolateral de la superficie del cuerpo, que empiezan inmediatamente posterior a la mancha opercular y que comúnmente se extienden debajo o atrás de la inserción de la aleta dorsal. 5) Un par de manchas dorsales, una a cada lado inmediatamente posterior al origen de la aleta dorsal. 6) Dos a seis rayas situadas en la parte dorsolateral de la superficie del cuerpo, que se extienden hasta el pedúnculo aproximadamente.

Sinonimia de los géneros.—El género *Filialosa*, propuesto por Fowler en 1944, ha sido ignorado por autores subsecuentes y es un sinónimo de *Opisthonema*. Ninguno de los caracteres propuestos por Fowler para distinguir el género *Filialosa*, del Pacífico Oriental, del género *Opisthonema*, que fué restringido por él al Atlántico occidental, tiene categoría genérica; más bien, los caracteres reflejan diferencias interespecíficas y variación intraespecífica. Fowler asevera que la forma del Pacífico tiene un perfil ventral menos arqueado, cabeza de longitud ligeramente mayor, ojo más pequeño, maxilar menos inclinado, la abertura branquial extendida más hacia adelante, el origen de la aleta dorsal más hacia atrás, menor número de radios dorsales y anales, el último radio dorsal más largo, y las aletas pectorales más largas que la forma del Atlántico; además bandas de manchas negruzcas a los lados del cuerpo.

En la creación del género *Opisthonema*, Gill (1861:37) dió la siguiente sinonimia:

- 1) *Clupanodon* Lacépède, parcialmente [como sinónimo de *Opisthonema*].
- 2) *Opisthonema thrissa* Gill [como tipo de *Opisthonema*].
- 3) *Clupanodon thrissa* Lacépède [como sinónimo de *Opisthonema thrissa*].

Debido a que la intención aparente de Gill, fué la de restringir el género *Opisthonema* al Atlántico occidental, oponiéndose a los informes de Lacépède y autores previos en la cual combinan las formas de la China y del Atlántico, la especie tipo debe subsistir como *Opisthonema thrissa* Gill

(*non* Linnaeus, 1758 = *Megalops oglina* LeSueur, 1818). Esta es esencialmente la forma como Jordan (1919:303) inscribió la especie tipo.

Opisthonema medirastre especie nueva (Fig. 1A)

Clupea (Opisthonema) Bulleri (*non* Regan), 1904:255 (parcialmente; el espécimen más grande, de 110 mm L. E., el cual fué recolectado con el lectotipo de *O. bulleri*).

Opisthonema libertate (*non* Günther), Radovich, 1961:27 (designado como "Pacific thread herring"; parcialmente, sólo el espécimen del Puerto de Los Angeles, California, 21 Dic. 1958).

Diagnosis.—Branquiaspinas ceratobranquiales aumentando en número con el correspondiente incremento de la longitud corporal hasta cerca de 170 a 200 mm de L. E.; en especímenes de 200 mm de L. E. se encuentran de 50 a 69 branquiaspinas ceratobranquiales (el incremento numérico de las branquiaspinas ceratobranquiales con respecto a la L. E. aparece en la Tabla 3 y en las Figs. 7, 8, y 9; la variación geográfica se encuentra en la Fig. 10B). Su distribución geográfica comprende las aguas costaneras del Pacífico Oriental del Perú a Los Angeles, California (Fig. 2A).

Descripción del holotipo [medidas en mm (% de la L. E. en paréntesis)].—Longitud estándar 175. Longitud a la horquilla 187 (106.9). Longitud total 219 (125.1). Longitud de la cabeza a la clavícula 41.1 (23.5), al margen distal del opérculo 43.8 (25.0). Longitud de la mandíbula superior 17.4 (9.9). Profundidad del maxilar 6.6 (3.8). Anchura del interorbitario 10.4 (5.9). Diámetro del ojo 11.8 (6.7). Longitud del hocico 12.0 (6.9). Longitud postorbitaria de la cabeza, tomada en sentido horizontal 18.1 (10.3), longitud máxima 23.7 (13.5). Profundidad corporal, tomada verticalmente del origen de la aleta dorsal 55.5 (31.7); del origen de la aleta dorsal al origen de la aleta pélvica 56.5 (32.3), tomada en sentido vertical del origen de la aleta anal 37.9 (21.7). Mínima profundidad del pedúnculo 15.1 (8.6). Anchura corporal, tomada en la postclavícula 23.3 (13.3), en el origen de la aleta dorsal 27.9 (15.9). Anchura del pedúnculo en el punto de mínima profundidad 5.7 (3.3). Distancia del hocico al origen de la aleta dorsal 77.5 (44.3); al origen de la aleta pectoral 43.7 (25.0); al origen de la aleta pélvica 91 (52.0); al origen de la aleta anal 136 (77.7). Distancia del origen de la aleta pectoral al origen de la aleta pélvica 48 (27.4). Distancia del origen de la aleta pélvica al origen de la aleta anal 48 (27.4). Longitud del lóbulo de la aleta dorsal 27.7 (15.8). Longitud del último radio dorsal 69.5 (39.7). Longitud de la base de la aleta dorsal 27.6 (15.8). Longitud de la base de la aleta anal 27.6 (15.8). Longitud de la aleta pectoral 32.3 (18.5). Longitud de la aleta pélvica 17.0 (9.7). Número de radios dorsales 20, radios anales 21, radios pectorales 18 en la aleta derecha y 17 en la izquierda; radios pélvicos, 9 en la aleta derecha y 8 en la izquierda. Hileras de escamas, en el flanco izquierdo 49 y 50 en el derecho, de la cabeza al origen de la aleta dorsal cerca de 26 hileras, de la parte posterior de la aleta dorsal a la base dorsal cerca de 26, del origen de la aleta dorsal a la línea media ventral aproximadamente 16. Escudetes 18 + 16. Branquiaspinas ceratobranquiales 59.

Descripción de la especie.—Está representada en las siguientes consideraciones, tablas y figuras.

Holotipo.—USNM 196804. Recolectado en la Bahía Chorrera, Golfo de Panamá, 21-25 ag. de 1960, red de cerco, por la Comisión Interamericana del Atún Tropical.

Paratipos.—Varios especímenes que se encuentran en las colecciones de muchas instituciones.

Distribución geográfica.—De la Bahía de Sechura, Perú, al Puerto de Los Angeles, California (Fig. 2A). En el Perú puede ser la más abundante de las tres especies costaneras del Pacífico, pero en otras partes ocupa el segundo puesto después de *libertate*. El único espécimen de California disponible para examen fué uno de *mediraastre* de 192 mm de L. E., aunque un buen número de especímenes de *Opisthonema* aparentemente han sido hallados en aguas californianas (Barnhart, 1936; Radovich, 1960).

Tamaño.—El espécimen más pequeño y el más grande que fueron examinados, midieron 30.0 y 220 mm de L. E.

Simonimia.—Ya que la presencia de esta especie no ha sido reconocida previamente, cualquier informe no sustentado de *libertate* de las aguas costaneras del Pacífico Oriental puede referirse a él.

Derivación del nombre.—Viene del latín *medius*, que significa mitad o al medio; y *rastrum*, un azadón dentado o rastrillo, ya que esta especie posee un número intermedio de branquispinas con relación a aquellas de las otras dos especies costaneras del Pacífico.

Nombre común.—Arenque de hebra mediano (nombre nuevo).

Opisthonema berlangai especie nueva (Fig. 1B)

Opisthonema libertate (*non* Günther), Gilbert, 1891:449 (parcialmente; especímenes de las Islas Indefatigable (Santa Cruz) y Chatham (San Cristóbal), Islas Galápagos, solamente; “ésta parece ser la especie que figura en la lista de Jordan y Bollman como ‘*Clupea* sp. (muy joven)’ ”). Herre, 1936:32 (pequeños especímenes de la Isla Edén, Galápagos). Fowler, 1938:20 y 249 (parcialmente; especímenes de las Islas Galápagos solamente). Hildebrand, 1946:81 (parcialmente; referencia de las de las Islas Galápagos solamente). Peterson, 1956:178 (parcialmente; referencia de las de las Islas Galápagos solamente).

Clupanodon libertatis (*non* Günther), Snodgrass y Heller, 1905:348 (parcialmente; especímenes de la Isla Seymour (Baltra) y de la Bahía Wreck de la Isla Chatham (San Cristóbal), Galápagos solamente).

Opisthonema libertatis (*non* Günther), Regan, 1917b:386 (parcialmente; referencia de las de las Islas Galápagos solamente). Fowler, 1932:3 (especímenes de la Bahía Conway en la Isla Indefatigable (Santa Cruz), Galápagos).

Filialosa libertate (*non* Günther), Fowler, 1944:209 y 482, fig. 31 (parcialmente; descripción; referencia a las de las Islas Galápagos solamente).

Diagnosis.—Las branquispinas ceratobranquiales aumentan en número con el incremento de la longitud corporal hasta cerca de 260 mm de L. E.; en ejemplares de 200 mm de L. E. el número de branquispinas ceratobranquiales es de 63 a 84; este número varía entre 68 y 87 en especímenes de 260 mm de L. E. (el incremento numérico de las branquispinas ceratobranquiales con respecto a la longitud estándar aparece en la Tabla 3 y en la Fig. 12). Distribución geográfica confinada a la vecindad de las Islas Galápagos (Fig. 2A).

Descripción del holotipo [medidas en mm (% de la L. E. en paréntesis)].—Longitud estándar 173. Longitud a la horquilla 183 (105.8). Longitud total 210 (121.4). Longitud de la cabeza, a la clavícula 41.9 (24.2), al margen distal del opérculo 44.8 (25.9). Longitud de la mandíbula superior 17.7 (10.2). Profundidad del maxilar 6.8 (3.9). Anchura interorbitaria 10.4 (6.0). Diámetro del ojo 10.7 (6.2). Longitud del hocico 13.2 (7.6). Longitud postorbitaria de la cabeza, tomada en sentido horizontal 20.3 (11.7), longitud máxima 25.5 (14.7). Profundidad corporal, tomada verticalmente del origen de la aleta dorsal 50.5 (29.2), del origen de la aleta dorsal al origen de la aleta pélvica 51.7 (29.9), tomada en sentido vertical al origen de la aleta anal 35.7 (20.6). Profundidad mínima del pedúnculo 15.2 (8.8). Anchura corporal tomada en la postclavícula 22.1 (12.8), en el origen de la aleta dorsal 22.0 (12.7). Anchura del pedúnculo en el punto de mínima profundidad 6.3 (3.6). Distancia del hocico al origen de la aleta dorsal 75 (43.4); al origen de la aleta pectoral 43.3 (25.0); al origen de la aleta pélvica 83.5 (48.3); al origen de la aleta anal 129 (74.6). Distancia del origen de la aleta pectoral al origen de la aleta pélvica 43.6 (25.2). Distancia del origen de la aleta pélvica al origen de la aleta anal 47.2 (27.3). Longitud del lóbulo de la aleta dorsal 29.3 (16.9). Longitud del último radio dorsal 69.5 (40.2). Longitud de la base de la aleta dorsal 28.6 (16.5). Longitud de la base de la aleta anal 27.0 (15.6). Longitud de la aleta pectoral 30.2 (17.5). Longitud de la aleta pélvica 15.9 (9.2). Número de radios dorsales 20, radios anales 21, radios pectorales en cada aleta 17, radios pélvicos en la aleta izquierda 9, en la derecha 8. Hileras de escamas, en ambos flancos 50 aproximadamente, de la cabeza al origen de la aleta dorsal cerca de 21, de la parte posterior de la aleta dorsal a la base caudal dorsal aproximadamente 28, del origen de la aleta dorsal a la línea media ventral cerca de 15. Escudetes 18 + 17. Branquispinas ceratobranquiales 61.

Descripción de la especie.—Está representada en las siguientes consideraciones, tablas y figuras.

Holotipo.—USNM 196807 (originalmente UCLA W 55-314). Recolectado en el extremo oriente de la bahía situada en la esquina nororiental de la Isla Barrington (Santa Fe), Islas Galápagos, 26 de nov. 1955, envenenamiento con rotenona por A. W. Ebeling y colaboradores.

Paratipos.—Muchos especímenes en las colecciones de varias instituciones.

Distribución geográfica.—Está restringida a la vecindad de las Islas Galápagos y es la única especie de *Opisthonema* que se sabe aparece en las Islas Galápagos. Se conocen registros definitivos provenientes de nueve de estas Islas (Fig. 2A). El registro más distante pertenece a un espécimen capturado cerca de 70 millas al noreste de las Islas Galápagos. Examinamos especímenes capturados en las Islas Galápagos desde 1872 obviando la teoría de que su establecimiento allí se debe a los barcos atuneros al ser utilizados estos peces como carnada viva (esta teoría ha sido sugerida también con respecto a otras especies de “carnada viva”).

Tamaño.—El espécimen más pequeño y el más grande que fueron examinados, midieron 23.0 y 260 mm de L. E. respectivamente. El espécimen más grande de *Opisthonema* que haya sido examinado de 281 mm de L. E., 80 branquispinas ceratobranquiales, CAS, obtenido del Acuario Steinhart, cuya localidad de recolección se desconoce, es probablemente de esta especie.

Sinonimia.—Por el hecho de estar confinada esta especie a las Galápagos y aparentemente siendo el único *Opisthonema* que allí se encuentra, se presume que todos los registros previos de *libertate* de las Galápagos se refieren a *berlangai*.

Derivación del nombre.—Es el patronímico de Fray Tomás de Berlanga, a quien se le acredita el descubrimiento de las Islas Galápagos en mayo de 1535 (Slevin, 1959:13).

Nombre común.—Arenque de hebra de las Galápagos (nombre nuevo).

Opisthonema libertate (Günther, 1866) (Fig. 1C)

Meletta libertatis Günther, 1866:603 (localidad tipo, La Libertad, El Salvador; el holotipo se encuentra en el Museo Británico (Historia Natural), no. 1864.1.26.181).

Clupea libertatis, Günther, 1868a:487 (catalogado; “bien relacionado con *C. thrissa*”). Günther, 1868b:433 (descripción original repetida). *Opisthonema libertate*, Jordan y Gilbert, 1883b:622 (especímenes del Pacífico panameño). Jordan, 1885:366 (catalogado de Mazatlán, México, y del Pacífico panameño). Jordan, 1887b:825 (catalogado en la fauna tropical de la costa del Pacífico). Gilbert, 1891:449 (parcialmente, excluyendo los especímenes de las Galápagos). Jordan, *et. al.*, 1895:408 (especímenes de Sinaloa, México). Jordan y Evermann, 1896:433 (descripción; distribución geográfica). Gilbert y Starks, 1904:40 (descripción; especímenes de Panamá; se menciona a *O. oglinum*). Osborn y Nichols, 1916:149 (especímenes de la Bahía Ballenas a Isla Carmen, México). Meek y Hildebrand, 1923:188 (descripción; Punta Chame, Isla Taboga, y Plaza del Mercado de Panamá, en el Pacífico panameño). Jordan, Evermann, y Clark, 1930:44 (lista de especies). Breder, 1936:53 (especímenes de la Isla Pedro Gonzales de las Islas Perlas, Panamá). Barnhart, 1936:15, Fig. 46 (“se ve en San Diego no muy frecuentemente”). Fowler, 1938:20 y 249 (parcialmente; excluyendo la información de las Galápagos). Chapman, 1944:6,

Figs. 5, 10, 12, 15 y 18 (osteología). Nichols y Murphy, 1944:233 (especímenes pequeños de la Isla La Plata, Ecuador, e Isla Gorgona, Colombia). Hildebrand, 1946:81 (parcialmente; descripción; Isla La Plata, Ecuador, y Bahía de Sechura, Perú; excluyendo la información de las Galápagos). Villagómez, 1948:51 (especímenes de Manta, Manabí, Ecuador). Fitch, 1948:134, Fig. 51 (especímen capturado en San Pedro, California; abunda en el Golfo de California; posible dispersión por medio de barcos atuneros de carnada viva). Clothier, 1950:37, plancha II (osteología; San Pedro y Seal Beach, California). McHugh y Fitch, 1951:493 (distribución; San Pedro, California; Bahía Ballenas, Bahía San Juanico, Bahía Santa María y Bahía Magdalena, Baja California, México). Bini y Tortones, 1955:159 (especímenes de Chimbote y Mancora, Perú). Peterson, 1956:178 (parcialmente; descripción; Golfo de Nicoya, Costa Rica; excluyendo la información de las Galápagos). Berdegué A., 1956:153, Fig. 133 (descripción; catalogado para el Pacífico mexicano). Morrow, 1957:14 (especímenes de Cabo Blanco y Talara, Perú). Harder, 1958a:370, Fig. 5a, y 1958b:18, Fig. 27 (tracto digestivo y conducto neumático). Radovich, 1960:163 (frente al Muelle Belmont, al sur de Long Beach, California). Fausto, 1961:1, Fig. 1 (tracto digestivo de acuerdo a Harder 1958a:370). Radovich, 1961:18 (catalogado), p. 27 (figura como el arenque de hebra del Pacífico; parcialmente; espécimen del Muelle Belmont, Long Beach, California, 29 mayo 1958; excluyendo el espécimen del Puerto de Los Angeles que es *O. medirastre*), p. 31 (figura como el arenque de hebra del Pacífico; espécimen de Redondo Beach, California, 9 nov. 1959).

Opisthonema libertatis, Evermann y Jenkins, 1891:127 y 134 (Guaymas, Sonora, México; se menciona *O. oglinum*). Regan, 1917b:386 (parcialmente; descripción; excluyendo *C. (O.) bulleri* de la sinonimia y la información de las Galápagos). Hildebrand, 1925:283 (especímenes de El Triunfo, El Salvador).

Chupanodon libertatis, Snodgrass y Heller, 1905:348 (parcialmente; excluyendo los especímenes de las Galápagos).

Filialosa libertate, Fowler, 1944:209 y 482 (parcialmente; descripción; Playa Muerto, Panamá; excluyendo las referencias del material de las Galápagos).

Diagnosis.—Las branquiaspinas ceratobranquiales aumentan en número con el incremento correspondiente de la longitud corporal hasta tamaños de más de 200 mm de L. E.; 79 a 110 branquiaspinas ceratobranquiales en ejemplares de 200 mm de L. E. (el incremento en número de las branquiaspinas ceratobranquiales con respecto a la longitud estándar aparece en la Tabla 3 y en las Figs. 7, 8 y 9; y la variación geográfica aparece en la Fig. 10A).

Distribución geográfica.—En aguas costaneras del Pacífico Oriental, del Perú a México (Fig. 2A).

Descripción del holotipo [medidas en mm (% de la L. E. en parén-

tesis)].—Longitud estándar 54.4. Longitud de la cabeza al margen distal del opérculo 13.8 (25.4). Profundidad corporal, tomada verticalmente del origen de la aleta dorsal 14.5 (26.7). Longitud del último radio dorsal 18 (33.1). Longitud de la aleta pectoral 8.3 (15.3). Longitud de la aleta pélvica 5.5 (10.1). Número de branquias epibranchiales 41, ceratobranquiales 34, hipobranquiales 36, todas en el lado derecho.

Descripción de la especie.—Está representada en las siguientes consideraciones, tablas y figuras.

Holotipo.—BMNH 1864.1.26.181. Recolectado en La Libertad, El Salvador, por Salvin y Dow.

Distribución geográfica.—De Punta Sal y Punta Picos, Perú, a la Bahía Santa Rosalita, en la costa del Pacífico de Baja California, México (Fig. 2A). Es la más abundante de las tres especies de *Opisthonema* de la costa del Pacífico, habiéndose obtenido numerosos registros del Golfo de Panamá, el Golfo de Nicoya y la Bahía Magdalena.

Tamaño.—El espécimen más pequeño y el más grande que fueron examinados, midieron 21.0 y 215 mm de L. E. respectivamente.

Sinonimia.—Exceptuando cuestiones que se refieren específicamente al espécimen tipo, todas las que se refieran a *libertatis* son objeto de discusión ya que pueden aplicarse a cualquiera de las tres especies costaneras del Pacífico, a menos que los especímenes a los cuales se refieren hayan sido reexaminados con pleno conocimiento de la existencia de las tres especies.

Derivación del nombre.—Nombrada por La Libertad, puerto de El Salvador, localidad tipo.

Nombre común.—Arenque de hebra de cuerpo profundo (en vez de arenque de hebra del Pacífico).

Opisthonema bulleri (Regan, 1904) (Fig. 1D)

Clupea (Opisthonema) Bulleri Regan, 1904:255 (parcialmente; localidad tipo Las Peñas (Puerto Vallarta), Jalisco, México; lectotipo 77 mm de L. E. en el Museo Británico (Historia Natural) no. 1892.9.5. 131; no incluye un cotipo previo de 110 mm de L. E., que es *O. medirastre*).

Opisthonema libertatis (non Günther), Regan, 1917b:386 (parcialmente; información sinonímica a *bulleri* solamente).

Designación del lectotipo.—De los dos especímenes, de 77 y 110 mm de L. E. designados originalmente como cotipos de *bulleri* por Regan, el espécimen más pequeño, el de 77 mm, se designa desde aquí como el lectotipo de *bulleri*. El ejemplar más grande, el de 110 mm, es *Opisthonema medirastre* (posee 40 branquias ceratobranquiales).

Diagnosis.—Las branquias ceratobranquiales aumentan en número con el correspondiente incremento de la longitud corporal hasta cerca de 140 a 170 mm de L. E.; 26 a 36 branquias ceratobranquiales en

especímenes de 170 a 200 mm de L. E. (el incremento en el número de branquispinas ceratobranquiales con respecto a la longitud estándar aparece en la Tabla 3 y en las Figs. 7, 8 y 9; la muy pequeña indicación de variación geográfica se muestra en la Fig. 10C).

Distribución geográfica.—En aguas costaneras del Pacífico Oriental, del Perú a México (Fig. 2A).

Descripción del lectotipo.—Longitud estándar 77 mm. Branquispinas ceratobranquiales 25.

Descripción de la especie.—Está representada en las siguientes consideraciones, tablas y figuras.

Lectotipo.—BMNH 1892.9.5.131. Recolectado en Las Peñas (Puerto Vallarta), Jalisco, México, por el Dr. Buller.

Distribución geográfica.—Desde Punta Sal y Punta Picos, Peru, hasta Mazatlán, Sinaloa, México (Fig. 2A). Aparentemente es la menos abundante de las tres especies costaneras del Pacífico; nuestras recolecciones más numerosas provienen del Golfo de Panamá y del Golfo de Tehuantepec.

Sinonimia.—Cuando describió a *bulleri*, Regan (1904:355) aparentemente pasó por alto la entonces bien conocida *libertate* de Günther, ya que no comparó a *bulleri* con aquella especie, pero comparó sucintamente (e incorrectamente) *bulleri* con la especie del Atlántico *Clupea thrissa* [= *O. oglinum*]. La descripción original de *bulleri* hecha por Regan, como "*Clupea (Opisthonema) Bulleri*", ha sido pasada por alto en listas y sinonimias ictiológicas subsiguientes, con una excepción. Aparece catalogada como sinónimo de *Opisthonema libertatis* (*sic*), sin explicación alguna, en una de las últimas revisiones de Regan sobre peces clupeidos (1917b:386).

Derivación del nombre.—Es el patronímico del Dr. Buller quien hizo las recolecciones.

Nombre común.—Arenque de hebra sutil (nombre nuevo).

Opisthonema oglinum (LeSueur, 1818)

Clupea thrissa (*non* Linnaeus), Linnaeus, 1758:318 (parcialmente; referencia a Browne solamente). Broussonet, 1782: ? (parcialmente; referencia al material del Atlántico solamente). Günther, 1868:432 (parcialmente; excluyendo de las citaciones sinonímicas las de Osbeck y Agassiz; descripción; especímenes catalogados de Barbados, Dominica, Puerto Cabello, Trinidad, Granada, Santo Domingo, Cuba, Jamaica).

Megalops oglina LeSueur, 1818:359 (descripción; localidad tipo Newport, Rhode Island; aparentemente el espécimen tipo no se conservó; se menciona *Clupea thrissa* de Bloch).

Megalops notata LeSueur, 1818:361 (descripción; localidad tipo Pigeon, Isla Guadalupe; no se conservó el espécimen tipo; se menciona *C. thrissa* de Bloch; se usaron los caracteres de variación intraespecíficos entonces conocidos para distinguir a este espécimen de *oglina* en la p. 359 de la misma publicación).

Chatoessus signifer DeKay, 1842:264, plancha 41, Fig. 132 (localidad tipo New York; el espécimen tipo si acaso fué preservado originalmente, es probable que haya sido destruído subsecuentemente; se menciona *C. thrissa* de Bloch y *Megalops oglina* de LeSueur; nombre común que se le dió, "arenque de hebra manchado"). Baird, 1855:349 (Great Egg Harbor Bay, New Jersey).

Meletta thrissa Valenciennes en Cuvier y Valenciennes, 1847:380 (descripción; localidades tipos New York, Santo Domingo, Guadalupe, Martinica y Brasil; los nombres de las especies relacionadas se discuten). Bertin, 1940:277 (14 especímenes en el Museo de París se catalogan como paratipos y como sinónimo de *Opisthonema oglinum*). ? *Alausa striata* Valenciennes en Cuvier y Valenciennes, 1847:429 (descripción; localidades tipo, Islas Guadalupe y Bahía, Brasil; se dice que probablemente es la misma especie que *Clupea arcuata* Jenyns). Storey, 1938:51 (los tipos de Guadalupe han desaparecido aparentemente del Museo de París; los tipos de Bahía fueron examinados por el Dr. Chabanaud; éstos no están comprendidos en el género *Harengula* como fueron clasificados por Jordan y Evermann, 1896:431). Bertin, 1940:289 (2 especímenes, de 190 y 220 mm de Bahía, catalogados como paratipos y sinonimizados con *Opisthonema oglinum*). Bertin, 1941:24 (en los dos especímenes tipo el último radio dorsal prolongado está roto).

Chaetoessus eumorphus Gosse, 1851:290 (descripción; localidad tipo, Jamaica; aparentemente el espécimen tipo no se conservó).

Opisthonema thrissa (*non* Linnaeus), Gill, 1861:37 (designa a "*Opisthonema thrissa* Gill" como especie tipo del nuevo género *Opisthonema*). Gill, 1873:33 (distribución geográfica y nombres comunes). Goode, 1877:293 (catalogada de Bermuda). Jordan y Gilbert, 1879:385 (especímenes de Beaufort Harbor, North Carolina). Goode, 1879:119 (catalogada del oriente de Florida). Bean, 1880:108 (especimen de la costa oriental de Virginia). Goode y Bean, 1882:239 (catalogada del Golfo de México). Jordan y Gilbert, 1882:247 (especímenes de Pensacola, Florida). Jordan y Gilbert, 1882b:268 (descripción; "se dice que la carne es a veces venenosa"). Jordan y Gilbert, 1883a:574 (nótese que *thrissa* ha sido referida como *Chupanodon* por Lacépède en 1803). ? *Opisthonema thrissa* (*non* Linnaeus), Goode y Bean, 1879:151 (un espécimen de 5½ pulgadas de longitud de Pensacola, Florida, USNM 21462, con D.12 y A.28; cuentas merísticas o identidad probablemente incorrectas).

Opisthonemus thrissa (*non* Linnaeus), Poey, 1881:343 (Porto Rico; *fide* Evermann y Marsh, 1902-86).

Opisthonema oglina, Bean y Dressel, 1884:169 (especímenes de Jamaica). Goode y Bean, 1885:195 y 206 (reconocimiento de la especie Atlántica de *Opisthonema*; restricción de *Clupea thrissa* Linnaeus a especie del Indo-Pacífico).

Opisthonema oglinum, Jordan, 1886a:26 (catalogada de Beaufort, North Carolina). Jordan, 1886b:33 (recolectada en Habana, Cuba).

Jordan, 1887a:561 (catalogada de las Indias Occidentales). Jordan, 1887b:824 (catalogada para la fauna costera de los estados del sur de los Estados Unidos, que bordean el Atlántico y los del Golfo de México y las Indias Occidentales; nota sobre la restricción de *Clupea thrissa* Linnaeus). Jordan, 1890:645 (especimen de Port Castries, Santa Lucía). Bean, 1891:93 (especímenes de Cape Charles City, Virginia). Jordan, 1891:314 (especímenes de Bahía, Brasil). Jordan y Evermann, 1896:432 (descripción; distribución geográfica). Evermann y Marsh, 1902:86 (descripción; Mercado de San Juan, Palo Seco, Mayaguez; Guanica, Hucars, Isabel Segunda, Fajardo y San Gerónimo, Porto Rico). Fowler, 1911a: (catalogada de Maryland y New Jersey). Fowler, 1911b: (especímenes de New Jersey, Santo Domingo, Jamaica, Puerto Rico, Isla Santa Cruz y Brasil. Nichols, 1912:182 ("común en el mercado de La Habana", Cuba). Regan, 1917a:308 (referencia). Regan, 1917b:385 (descripción; distribución geográfica). Nichols, 1921:22 (catalogada, Turk Islands, Bahamas). Meek y Hildebrand, 1923:187 (descripción; Mindi Cut, Mercado de Colón, Fox Bay, y Porto Bello, Atlántico panameño). Hildebrand y Schroeder, 1928:101 (descripción; alimento, utilización; York River, Buckroe Beach, y Lynnhaven Roads, Virginia). Jordan, Evermann y Clark, 1930:44 (en la lista de especies). MacCoy, 1931:21 (especimen de Chatham, Massachusetts). Breder, 1938:28 (catalogada, Puerto de New York). Storey, 1938:12, Fig. 5 (fotografía de un espécimen hecho transparente y teñido, de Sanibel, Florida). Fowler, 1941:134 (referencias del Brasil). Campos, 1942:191, plancha III, Figs. 7 y 8 (descripción; especímenes de São Paulo, Ilha S. Sebastião, Río de Janeiro, y Santos, Brasil). Fowler, 1944:434 y 457 (catalogada de las Islas Bahamas y del Atlántico panameño). Fowler, 1945:164 y 266 (lista de especímenes de South Carolina y Florida; la sinonimia contiene varios errores). Bigelow y Schroeder, 1953:112, Fig. 49 (descripción; su existencia en el Golfo de Maine). Springer, 1957:169 (comportamiento de agregación; Content Key, Florida). Harder, 1958b:18, Fig. 28 (tracto digestivo y conducto neumático). Fausto, 1961:3, Figs. 2-4 (tracto digestivo y conducto neumático). Tabb y Manning, 1961:607 (registrados del norte de Florida Bay, Florida).

Clupanodon oglinum, Fowler, 1906:102 (descripción; New Jersey).

Diagnosis.—Las branquispinas ceratobranquiales aumentan en número con el incremento en la longitud corporal hasta cerca de los 120 mm de L. E.; en especímenes de 120 a 230 mm de L. E.; de 29 a 47 branquispinas ceratobranquiales (el incremento en el número de branquispinas ceratobranquiales con respecto a la longitud estándar aparece en la Tabla 3; esta relación y la variación geográfica se muestra en la Fig. 13). Su alcance se extiende por todo el Atlántico occidental del Brasil al Golfo de Maine, en las Indias Occidentales y Bermuda (Fig. 2B).

Descripción del holotipo.—Véase la descripción original de LeSueur (1818:359).

Descripción de la especie.—Está representada en las siguientes consideraciones, tablas y figuras.

Holotipo.—Recolectado en Newport, Rhode Island. Desconocemos la posibilidad de que el holotipo haya sido preservado originalmente o su destino subsecuente.

Distribución geográfica.—Se conoce del Golfo de Maine (MacCoy, 1931:21), Bermuda, y por todas las Indias Occidentales a Florianópolis, Ilho de Argentina, Santa Catarina, Brasil (extensión sureña del alcance previamente publicado, Fig. 2B). El espécimen más noroeste que ha sido examinado es el de Hampton Roads, Virginia.

Tamaño.—El espécimen más pequeño y el más grande que fueron examinados midieron 41.6 y 233 mm de L. E. respectivamente.

Sinonimia.—Desde tiempo atrás el uso del nombre *Clupea thrissa* Linnaeus para designar la especie atlántica de *Opisthonema* fué promulgado por la referencia que Linnaeus hace a este nombre en un registro jamaicano (1758:318) y a dos especímenes de Carolina (1766:524). Goode y Bean (1885:195 y 206) examinaron la colección de Linnaeus en Londres, expusieron los errores encontrados en los informes de Linnaeus, detallaron la necesidad de restringir el nombre *thrissa* a una especie asiática, y reconocieron a *Megalops oolina* de LeSueur como nombre apropiado para el *Opisthonema* del Atlántico. Jordan (1887b:824) condensó y clarificó este problema. *Clupea thrissa* Linnaeus se considera ahora como la especie tipo del género *Clupanodon* Lacépède 1803, un género dorsomátido que habita las costas y ríos de la China y del Japón (Regan, 1917a:308).

Derivación del nombre.—“El nombre no tiene explicación con excepción de la palabra *ogle*, en alusión a los ojos grandes” (Jordan y Evermann, 1896:432).

Nombre común.—Arenque de hebra del Atlántico.

Opisthonema palosverdensis David 1943 (especie fósil)

Opisthonema palosverdensis fué descrita como especie nueva por David (1943:84, Fig. 14) de un espécimen hallado en una formación del Mioceno en Palos Verdes Hills, Los Angeles County, California. El espécimen (150 + 35 = 185 mm de longitud, No. 10101 Calif. Inst. Technol. Coll. Vert. Paleont.) puede asociarse con los clupeidos principalmente por los escudetes en la línea media ventral. La interpretación de la aleta dorsal hecha por David fué utilizada para asociar el espécimen con el género *Opisthonema*: “el último radio evidentemente alargado en forma de un filamento largo, visible en aquellas regiones en donde las partículas pétreas no han sido rotas; este radio está oprimido fuera de su sitio y se recarga hacia atrás, su base extendiéndose debajo de la base de los radios que le preceden”. Si esta interpretación no es correcta, este fósil mal podría identificarse como *Opisthonema*. Si es correcta, la asociación genérica con *Dorosoma* Rafinesque también debe entrar en consideración. La cabeza y la aleta caudal largas que aparecen en el dibujo de este espécimen, no se ase-

mejan a ninguna de las especies recientes de *Dorosoma* u *Opisthonema*. La inserción posterior de la aleta pélvica (debajo del extremo posterior de la aleta dorsal) y la estructura grande de la mandíbula se asemejan más a *Opisthonema* que a *Dorosoma*. Los caracteres merísticos semejantes son:

	Espécimen fósil	<i>Opisthonema</i>	<i>Dorosoma</i>
Radios dorsales	17	17-22	9-14
Radios anales	por lo menos 25	19-25	22-38
Escudetes ventrales	17+12 a 14	17-19+14-17	15-20+9-14
Vértebras	41 ó 42	44-49	43-51

COMPARACION DE ESPECIES

La combinación de dos características se usa para diferenciar las cinco especies: 1) la distribución geográfica y 2) el número de branquispinas con relación a la longitud del pez. Se encuentran cuatro especies en el Pacífico Oriental: *berlangai* confinada a las Islas Galápagos, y *libertate*, *medirastre* y *bulleri*, que ocurren simpátricamente en aguas costaneras desde el Perú hasta México (Fig. 2A); *oglinum* se presenta en el Atlántico occidental (Fig. 2B). Colocando las especies en orden del incremento en el complemento de branquispinas, tenemos: *bulleri*, *oglinum*, *medirastre*, *berlangai* y *libertate*. Las tres especies simpátricas del Pacífico pueden diferenciarse entre sí por medio de esta característica. Los complementos de branquispinas de las geográficamente aisladas *oglinum* y *berlangai* se sobrepone a aquellos de las otras especies.

También se examinó un número apreciable de otras características. Aunque algunas de éstas muestran diferencias promediales o modales interespecíficas, todas tienen algún grado de variación intraespecífica. Además el alcance de estas características para cada especie se sobrepone (generalmente en forma apreciable) al alcance para el resto de las especies. Por su valor limitado en la diferenciación de las especies, no se presenta un análisis profundo de estas características. Los límites y valores promedios de ocho caracteres merísticos se dan en la Tabla 1 y los límites de seis caracteres morfométricos aparecen en la Tabla 2. La inspección de estas tablas indicará el grado del traslapo de valores entre las especies como también las pequeñas diferencias que ocurren en los valores promediales de los caracteres merísticos.

Antes de pasar a otro tema, debemos hacer tres observaciones. 1) El dimorfismo sexual fué aparente en tres caracteres—algunas hembras tienden a tener cuerpos ligeramente más profundos y aletas pectorales y pélvicas más cortas que los machos de la misma recolección. 2) La variación geográfica fué insignificante en relación con los caracteres merísticos (con excepción de las branquispinas), pero se pronuncia en dos caracteres morfométricos—los especímenes de *libertate* y *medirastre* de México tienen la cabeza más corta y cuerpo menos profundo que aquellos de Costa Rica y Panamá. Las tendencias morfométricas de esta naturaleza fueron resumidas por Barlow (1961). 3) La relación del número de branquispinas es contraria a lo que se espera, en vista de la generalización de que el número

de elementos merísticos es progresivamente más grande de aguas templadas a aguas más frías (discutido por Barlow, 1961). Las especies *libertate* y *medirastre* poseen menor número de branquispinas en las aguas más frías de las regiones norteñas que de las aguas más templadas de regiones hacia el sur. Teorizamos diciendo que, para las especies anteriores, mientras la longitud de la cabeza depende de las condiciones del medio ambiente, no ocurre lo mismo con el número de branquispinas, ya que éste depende de la longitud de la cabeza—cuanto más corta sea la cabeza, menor será el número de branquispinas. McHugh (1954:147) aludió a una relación similar en el arenque del Pacífico.

Antes de discutir la relación entre el número de branquispinas y el tamaño del pez, es necesario definir la medida de la longitud estándar y describir brevemente la morfología de las branquispinas.

La medida de la longitud estándar

La longitud estándar se mide desde la punta del hocico hasta la parte terminal de los huesos hipúricos medios (base caudal). En especímenes más pequeños (de menos de 80 mm de L. E.), la base caudal puede verse más fácilmente al trasluz. En especímenes más grandes, la musculatura, el tejido conjuntivo y las escamas que se extienden hasta la aleta caudal, obscurecen la base caudal. La técnica frecuentemente usada de indicar la localización de la base caudal—la línea vertical de flexión que aparece cuando la aleta caudal es doblada hacia un lado—no puede aplicarse a *Opisthonema*. La línea de flexión en este género, aparece anteriormente (cerca de 1.5% de la L. E.) a la base caudal, especialmente en peces grandes. Esto ocurre probablemente porque los radios caudales medios de los lóbulos dorsal y ventral desarrollan bases engrosadas y alargadas que descansan en ambos lados de los hipúricos medios y se extienden anteriormente hasta casi el urostilo; las bases de los radios principales más dorsales y ventrales también se extienden sobre los huesos hipúricos. Estas bases radiales extendidas dan una rigidez a la cola que se refleja en una línea de flexión que aparece más anteriormente que en muchos otros peces.

Morfología y cuenta de las branquispinas

El primer arco branquial de un espécimen grande se ilustra en la Fig. 3A; las porciones osificadas del primer arco branquial en un espécimen pequeño son ilustradas en la Fig. 3B.

Las branquispinas tanto epibranciales como ceratobranciales se diferencian fácilmente en el ángulo que existe entre los miembros superiores e inferiores en especímenes pequeños (hasta cerca de 120 mm de L. E.) por medio de la configuración de las bases de las branquispinas localizadas en este punto de unión (Fig. 3B). En especímenes grandes este punto de unión se distiende dorsolateralmente con la distorsión consecuencial de las bases de las branquispinas en esta área, haciendo su distinción más difícil.

Una branquispina situada en el punto de unión de los segmentos ceratobranchial e hipobranchial; se designa arbitrariamente como *ceratobranchial*, cuando la mayor parte de su base está colocada posteriormente a la línea de unión, e *hipobranchial*, cuando su base se sitúa anteriormente a

esta línea. La mencionada línea de unión se reconoce por una línea escasamente oblicua, clara y pigmentada situada en el centro de un área de tejido angosto y relativamente traslúcida. La línea oblicua tiene diversos colores como crema, amarillo o anaranjado, y aparentemente está compuesta de tejido graso. El tejido traslúcido a ambos lados de la línea se compone de cartílago proveniente de la porción terminal anterior del hueso ceratobranquial y la porción terminal posterior del hueso hipobranquial (Fig. 4). Esta línea puede verse fácilmente en la mayoría de los especímenes preservados, pero en otros a causa de pigmentación u opacidad, una porción de piel situada en la vecindad de la unión debe ser removida para que la línea se destaque.

Los tamaños relativos de las diferentes branquispinas y su posición relativa en el arco branquial aparecen en la Fig. 5. Con el crecimiento continuo del pez, algunas branquispinas forman expansiones laterales que pueden dificultar la cuenta de las branquispinas. Estas branquispinas agrandadas son más numerosas en el segmento epibranquial, más numerosas en los ejemplares grandes que en los pequeños, siendo también más numerosas en *libertate* que en las otras especies.

La variación bilateral es insignificante y puede ser despreciada.

Ontogenia de las branquispinas

El número de branquispinas aumenta con el incremento en la longitud corporal. Este aumento en el número de branquispinas continúa hasta cerca de los 120 mm de L. E. en *oglinum*, entre 140 y 170 mm de L. E. en *bulleri*, y más de 200 mm de L. E. en las otras tres especies. Después de la formación inicial de las branquispinas en los tres segmentos, cosa que ocurre alrededor de los 200 mm de L. E., las branquispinas siguen formándose únicamente en la porción terminal anterior de los segmentos epibranquial e hipobranquial, justificando el incremento en el número de branquispinas en estos segmentos. Sin embargo, el número de branquispinas también aumenta en el segmento ceratobranquial. Esto ocurre porque las branquispinas se insertan no en los huesos sino flojamente en el tejido conjuntivo que los cubre. Como la porción terminal anterior del hueso ceratobranquial crece anteriormente, empuja al hueso hipobranquial hacia adelante, resultando en que la parte terminal anterior del hueso ceratobranquial viene a quedar debajo de las branquispinas que previamente se encontraban sobre la porción terminal posterior del hueso hipobranquial.

La relación que existe entre el número total de branquispinas en el primer arco y la longitud estándar aparece en la Fig. 6. Las tres especies costaneras del Pacífico pueden diferenciarse entre sí por esta característica. En especímenes de más de 150 mm de L. E. *libertate* tiene el número total de branquispinas más alto (cerca de 290 a 353), *medirastre* un número intermedio (aproximadamente 180 a 256), y *bulleri* el número más bajo (cerca de 103 a 128); *berlangai* (con cerca de 215 a 284 branquispinas) traslapa la región de alcance de *medirastre* y a tamaños más pequeños traslapa la región de alcance de *libertate*; *oglinum* (con aproximadamente

125 a 157 branquispinas) se sitúa en un punto intermedio entre *mediraastre* y *bulleri*.

El número de branquispinas en cada uno de los tres segmentos del arco branquial tiene la misma relación interespecífica con respecto a la longitud estándar así como también con el número total de branquispinas. Los siguientes límites numéricos aproximados de branquispinas epibranchiales, ceratobranchiales e hipobranchiales se refieren a especímenes de más de 150 mm de L. E.:

	Epibranchiales	Ceratobranchiales	Hipobranchiales
<i>libertate</i>	110-149	71-107	90-117
<i>mediraastre</i>	70-99	50-68	60-88
<i>bulleri</i>	35-47	28-35	37-48
<i>berlangai</i>	75-117	58-80	75-91
<i>oglinum</i>	43-60	30-46	42-61

Análisis de las branquispinas ceratobranchiales

El número de branquispinas ceratobranchiales separa completamente las tres especies simpátricas costaneras del Pacífico y es el criterio preferencial para la diferenciación interespecífica por las tres razones siguientes: 1) son relativamente pocas, con un máximo de 107 ceratobranchiales en comparación con un máximo total de 353 branquispinas; 2) las branquispinas anteriores de los segmentos epibranchial e hipobranchial son pequeñas y algo inaparentes; 3) la porción ceratobranchial se hace visible en su totalidad simplemente al levantar el opérculo.

La adecuada determinación de la variación de las branquispinas para cada especie requiere: un elevado número de especímenes (para dar razón de la variación intraespecífica), series completas del tamaño de los especímenes (para la variación ontogénica), y especímenes capturados en toda el área en que aparecen (para la variación geográfica). Las colecciones que nos han sido asequibles se han aproximado a estos requisitos.

Hemos determinado que para las cuatro especies más diseminadas (*libertate*, *mediraastre*, *bulleri* y *oglinum*) existe variación geográfica en la relación que hay entre el número de branquispinas y la longitud estándar.

Lo más importante en la distinción de las especies es separar las tres que coexisten en las aguas costeras del Pacífico Oriental. Las otras dos especies pueden entonces ser comparadas ya que están aisladas geográficamente de éstas y entre sí mismas.

Las relaciones que existen entre el número de las branquispinas ceratobranchiales y la longitud estándar están graficadas por medio de puntos en la Fig. 7, para todos los especímenes de *libertate*, *mediraastre*, y *bulleri* del Perú, Panamá y Costa Rica (incluyendo un espécimen de *libertate* de Colombia y tres de El Salvador). Por el hecho de poseer un número bajo de branquispinas, todos los especímenes de *bulleri* pueden distinguirse fácilmente, así como también los especímenes grandes de *libertate* y *mediraastre* (de más de 90 mm de L. E. aproximadamente). El traslape en los perfiles (ver página 176) para los especímenes pequeños de *libertate* y *mediraastre*

resulta de la inclusión en esta misma figura de especímenes de áreas diferentes. Los especímenes pequeños (de menos de 60 mm de L. E.), del Perú de *medirastre* y posiblemente de *libertate*, en promedio vienen a tener un mayor número de branquispinas ceratobranquiales que los especímenes pequeños de estas especies de Panamá. Los especímenes pequeños de *medirastre y libertate* de Costa Rica tienen, en promedio, menor número de branquispinas ceratobranquiales que aquellos de Panamá. Consecuentemente, con respecto a estos especímenes pequeños, *medirastre* del Perú tiene un complemento de branquispinas similar a aquél de *libertate* de Costa Rica.

En las cinco especies el número de branquispinas aumenta con el incremento en la longitud corporal hasta valores máximos que difieren interespecíficamente como ha sido anotado previamente. Cada especie tiene una forma diferente y distintiva de incremento en el número de branquispinas con el aumento en la longitud estándar. El incremento en el número de branquispinas podría expresarse como una regresión curvilínea de número a un tamaño dado, pero esta curva podría no ser tan pertinente como su variación. Esta última nos permitiría saber qué límites numéricos de branquispinas se esperarían obtener en las cinco especies a diferentes longitudes.

El cálculo de los límites de confianza para las regresiones podría ser dificultoso ya que 1) la relación es curvilínea y 2) la variación en el número de branquispinas ceratobranquiales aumenta con el incremento de la longitud. La técnica más práctica es graficar el número de branquispinas ceratobranquiales contra la longitud estándar y circunvalar estos puntos por medio de una línea continua a manera de perímetro. Esta línea perimétrica se denomina, para efectos del presente estudio, el *perfil* de las branquispinas ceratobranquiales y representa la forma en que el número de branquispinas ceratobranquiales aumenta con el incremento en la longitud estándar. Los perfiles caracterizan a cada especie, aunque, como se hace notar más adelante, las separaciones entre las especies no son muy claras para los tamaños menores.

El número de branquispinas ceratobranquiales se grafica contra la longitud estándar en la Fig. 8 para todos los especímenes de *libertate*, *medirastre* y *bulleri* del sur de México (Chiapas a Nayarit) y del sureste de Baja California (Cabo San Lucas a Bahía Concepción).

El número de branquispinas ceratobranquiales se grafica contra la longitud estándar en la Fig. 9 para todos los especímenes de *libertate*, *medirastre* y *bulleri* del norte continental de México (Sinaloa y Sonora), del noroeste de Baja California (Bahía de San Luis Gonzaga a San Felipe), y del occidente de Baja California (de la Bahía Almejas al norte, incluyendo un espécimen de *medirastre* de Los Angeles, California).

Por conveniencia, las áreas geográficas que se consideran en la Fig. 8 se referirán en el texto y en las figuras como del sur de México y aquellas de la Fig. 9 como del norte de México. En la separación de estas dos áreas

no fué nuestra intención el sugerir una estricta discontinuidad zoogeográfica entre ellas o una similitud ambiental en cada una de ellas. Sin embargo, las relaciones existentes entre el número de branquispinas ceratobranquiales y la longitud estándar generalmente son similares en cada una de las áreas, siendo evidente la variación geográfica entre ellas. Un número adecuado de especímenes de todos los tamaños y especies, y de todas las áreas de México, probablemente revelaría un clin (gradación de diferencias morfológicas dentro de una especie en un área geográfica determinada) en el que el número de branquispinas decrece de norte a sur, poseyendo los especímenes del sureste de Baja California, en promedio, un número ligeramente mayor de branquispinas que los especímenes de una latitud equivalente en el continente (Sonora).

El traslapo en los límites de las cuentas de branquispinas en especímenes pequeños de *bulleri* y *medirastre* en la Fig. 8 ocurre porque los especímenes pequeños de *bulleri* del Golfo de Tehuantepec fueron graficados junto con ejemplares pequeños de *medirastre* provenientes de la Bahía Banderas hacia el norte. Intraespecíficamente los especímenes sureños de Tehuantepec tienen, en promedio, un número de branquispinas ligeramente mayor que aquellos de la Bahía Banderas. Graficando especímenes pequeños de áreas geográficas más restringidas se tiende a eliminar este traslapo, como se mostrará después.

La variación geográfica en el número de branquispinas se ilustra separadamente para cada especie en la Fig. 10 (A, B y C) superponiendo los perfiles de cada área.

Para *libertate* (Fig. 10A), los límites inferiores de su región de alcance para cada área demuestran un clin en el número de branquispinas que decrece de sur a norte. Hay una consistencia menor en los límites superiores de los perfiles de especímenes grandes, siendo así que los límites superiores del grupo del norte de México están colocados más arriba que los del grupo del sur de México. Este es probablemente un artefacto causado por muestras de tamaño desiguales en estos dos grupos. El perfil del grupo del sur de México fué estimado de sólo diez especímenes de más de 140 mm de L. E., y probablemente no representa la variación verdadera en los grupos a tamaños mayores. El perfil del grupo del norte de México se basa en un número mayor de especímenes grandes y de variación relativamente grande. Este último incluía una recolección de 93 especímenes de 167 a 200 mm de L. E. del norte del Golfo de California. En dos de éstos, el número de branquispinas ceratobranquiales fué de 82 en el de 197 mm y 106 en el de 200 mm.

Para *medirastre* (Fig. 10B), es bien aparente que el clin decrece de sur a norte. El perfil del grupo Perú-Panamá-Costa Rica se vuelve asintótico a tamaños grandes, lo cual indica que no hay un incremento posterior en el número de branquispinas ceratobranquiales después de cerca de los 180 mm de L. E. En los dos grupos de México, el número de branquispinas

ceratobranquiales aparentemente continúa aumentando después de una longitud estándar de 180 mm.

Para *bulleri* (Fig. 10C), especie con un complemento de branquiaspinas relativamente bajo, el clin geográfico en el número de branquiaspinas no es aparente. Sin embargo, el perfil correspondiente a los ejemplares grandes de México se basa en sólo cinco especímenes, y entonces hay la posibilidad de que este clin exista.

Los perfiles de cada especie de todas las áreas fueron combinados y se presentan como un perfil individual para cada especie en la Fig. 10D. Estos perfiles incluyen los valores máximo y mínimo de cada especie. Demuestran, naturalmente, más traslapo (especialmente a tamaños pequeños) entre las especies que los perfiles geográficos diferenciados. El perfil característico de cada especie representa un modelo incremental específico en el número de branquiaspinas ceratobranquiales para esa especie. Este modelo caracteriza determinada especie.

La Fig. 11A es una ilustración de la variación intraespecífica y de la hasta ahora discreta separación interespecífica de los especímenes pequeños provenientes de la misma área. Se basa en una sola recolección de Sonora, México (UCLA, W50-40) que contenía 196 especímenes de *Opis-thonema* y que representa dos especies:

medirastre, 109 especímenes, límite 45.0-70.5 mm, media 59.9 mm.

libertate, 87 especímenes, límites 45.0-64.0 mm, media 53.8 mm.

A estos tamaños más pequeños la variación intraespecífica total es menor que a tamaños mayores, pero el grado de separación entre las especies también es menor.

Una situación similar a aquella de la recolección de Sonora se presenta en la Fig. 11B para 557 especímenes provenientes de 19 recolecciones hechas en el Golfo de Nicoya, Costa Rica, de 1952 a 1960, que representan tres especies:

libertate, 412 especímenes, límites 21.0-85.0 mm.

medirastre, 142 especímenes, límites 30.6-65.0 mm.

bulleri, 3 especímenes, límites 30.0-86.0 mm.

La separación positiva de *libertate* y *medirastre*, puede ser llevada a cabo hasta cerca de los 35 mm de L. E.; a longitudes inferiores a ésta la diferenciación es menos definida. Los especímenes de *bulleri* son fácilmente reconocibles.

Para *berlangai*, especie aislada de las Islas Galápagos, el número de branquiaspinas ceratobranquiales se grafica contra la longitud estándar en la Fig. 12; los perfiles correspondientes a las tres especies costaneras del Pacífico (tomadas de la Fig. 10D) también se indican. El perfil que corresponde a *berlangai* es bastante diferente de aquellos de las otras tres especies; a tamaños menores existe bastante traslapo con *libertate*, a tamaños intermedios el mayor traslapo es con *medirastre*, y a tamaños mayores llena el vacío entre estas dos especies.

· Para *oglinum*, especie ampliamente distribuida en el Atlántico occiden-

tal, el número de branquispinas ceratobranquiales se grafica contra la longitud estándar en la Fig. 13; los perfiles de las tres especies costaneras del Pacífico (tomadas de la Fig. 10D) también se indican. El perfil correspondiente a *oglinum* es marcadamente diferente del de las otras tres especies. Traslazo al de *libertate* para tamaños hasta cerca de 100 mm de L. E., al de *medirastre* hasta cerca de 170 mm, y al de *bulleri* a más de aproximadamente 60 mm; también llena el vacío existente entre *medirastre* y *bulleri*. La característica más marcada del perfil de *oglinum* es el tamaño corporal relativamente pequeño el cual llega a ser asintótico. Cierta variación geográfica existe en *oglinum*, y cuatro grupos geográficos diferentes pueden distinguirse en la Fig. 13. Especímenes de *oglinum* de las aguas costeras de los Estados Unidos, México, Guayana Británica y Surinam, y del Brasil, con límites en el número de branquispinas generalmente similares, se grafican conjuntamente; este grupo tiene, en promedio, el menor número de branquispinas. Los especímenes de *oglinum* de la costa atlántica de Panamá generalmente son similares a especímenes de aguas insulares (alrededores de Bermuda y las Indias Occidentales), y ambos grupos tienen, en promedio, un número más alto de branquispinas ceratobranquiales que los especímenes de otras áreas. Pese a los vacíos en la representación distribucional de nuestras muestras de *oglinum*, los datos son suficientes para mostrar (en éste y en todos los otros caracteres examinados) que nos estamos refiriendo a una sola especie atlántica y que la especiación que ha ocurrido en el Pacífico no se ha llevado a cabo en el Atlántico.

Los perfiles característicos de las cinco especies se comparan en la Fig. 14.

Clave para las especies

Tres aspectos se usan para la identificación de los especímenes: lugar de captura, longitud estándar, y número de branquispinas ceratobranquiales. Ya que la relación branquispinas-longitud estándar es ontogénicamente variable, una simple llave dicotómica no puede ser usada. La Tabla 3 sirve de clave para la identificación de las especies. Por ejemplo, si un espécimen de Panamá tiene 35 branquispinas ceratobranquiales y una longitud estándar de 75 mm, es *medirastre*. Un espécimen del norte de México con 29 branquispinas ceratobranquiales y 120 mm de L. E. es *bulleri*. Se presume que los especímenes de las Galápagos y del Atlántico sean *berlangai* y *oglinum* respectivamente.

Existen traslazos en los límites de la longitud estándar a cierto número bajo de branquispinas ceratobranquiales—especialmente en *libertate* y *medirastre* de las áreas sureñas. Como fué discutido previamente, éste es el resultado de combinar valores de extensas áreas geográficas. Un espécimen que justamente cae en la zona de traslazo debe ser identificado por la comparación de una serie de especímenes de las dos especies en cuestión de esa área en particular. Véase la Fig. 11 para ejemplo de esta última identificación positiva de especímenes de tamaños pequeños.

Otros estudios sobre las branquispinas de los clupeidos

Cierto número de referencias se refieren al incremento en el número de branquispinas en relación con el aumento en la longitud corporal de los peces clupeidos. Aunque ninguna de éstas son directamente pertinentes a nuestro estudio, pueden ser apropiadas para otros estudios sobre otras especies de clupeidos. Tales estudios incluyen a Bardán, Navarro, y Rodríguez (1949) sobre *Sardinia pilchardus*; Andreu (1953) sobre *Sardinia pilchardus*; McHugh (1954) sobre *Clupea pallasii*; Montiero (1960) sobre *Sardinella eba*; Scofield (1934) sobre *Sardinops caerulea*; Sako (1938) sobre *Sardinops melanosticta*; Andreu (1955) sobre *Engraulis encrasicolus*; McHugh (1951) sobre *Engraulis mordax mordax*; de Plaza y Boschi (1958) sobre *Engraulis anchoita*; Howard (1954) sobre *Cetengraulis mysticetus*; y Peterson (1956) sobre *Anchovia macrolepidota* y *Anchoa starksii*.

Canal alimentario y alimento

No existen diferencias aparentes en las características externas del canal alimentario entre las cuatro especies del Pacífico. En éstas, todas las partes del tracto digestivo tienen un diámetro similar, con excepción de un engrosamiento muscular, más ancho y bulboso, situado en la porción distal del estómago. En *oglinum*, el diámetro tanto del esófago como del estómago son mayores que en el resto del tracto, y la porción distal del estómago es bulbosa y muscular como en las especies del Pacífico. Parcialmente erróneas son las descripciones breves que Harder (1958 a y b) y Fausto (1961) han hecho sobre el canal alimentario.

El alimento y los hábitos alimentarios serán investigados detalladamente en estudios futuros sobre la biología de estas especies, ya que la apreciable diferencia numérica interespecífica de branquispinas sugiere que existen diferencias en la selección del alimento. Nuestros exámenes del contenido estomacal han sido limitados. En los especímenes que fueron examinados, encontramos muy poco material en el estómago y éste era predominantemente amorfo en apariencia. Los estómagos de especímenes grandes de *bulleri* y *medirastre* frecuentemente contenían un número de crustáceos y pterópodos, mientras que en los especímenes grandes de *libertate* sus estómagos contenían estos mismos organismos pero relativamente en menor número y de menor tamaño. El contenido estomacal de especímenes pequeños (100-120 mm de L. E.) de las tres especies era similar y predominantemente amorfo.

Especies que fueron recolectadas juntas

Todas las tres especies costaneras del Pacífico aparecieron juntas en seis recolecciones; *medirastre* y *bulleri* aparecieron juntas en tres recolecciones; *libertate* y *bulleri* en seis recolecciones; y *libertate* y *medirastre* en 22 recolecciones. En 34 de estas 37 recolecciones de especies múltiples, los tamaños o límites de tamaños de las especies fueron casi iguales o traslapantes. Este hecho no implica necesariamente que las diferentes especies formaban un cardumen en conjunto, ya que los métodos de recolección han podido obtener muestras de cardúmenes diferentes en la misma

área. Sin embargo, en una recolección de *libertate* y *medirastre* de la Bahía Banderas, el 21 de agosto de 1961, ambas especies probablemente integraban el mismo cardumen en la muy pequeña área comprendida por el área circundada por la red.

Especímenes examinados

Nuestros exámenes se basan en el número siguiente de recolecciones y especímenes:

<i>oglinum</i>	63 recolecciones	202 especímenes
<i>berlangai</i>	34 recolecciones	345 especímenes
<i>libertate</i>	150 recolecciones	1914 especímenes
<i>medirastre</i>	63 recolecciones	579 especímenes
<i>bulleri</i>	22 recolecciones	172 especímenes

Los especímenes que fueron examinados se hallan en las colecciones de las instituciones mencionadas en la sección sobre agradecimiento y en el U. S. Bureau of Commercial Fisheries, Biological Laboratory, La Jolla, California.

DISCUSION

Con anterioridad a este estudio, el estado taxonómico de *Opisthonema libertate* y *O. oglinum* era similar a aquel de la mayoría de las especies geminales americanas (o especies pares, o especies cognadas, afines). Se reconocía que pares similares con distribuciones dislocadas, aparecían en el Atlántico Occidental y en el Pacífico Oriental, pero no se ha llevado a cabo la evaluación crítica de estas formas, ya que han sido designadas, un tanto al azar, como especies distintas, como la misma especie, o (menos frecuentemente) como subespecies.

Desde alrededor de 1860 todos los autores han hecho registros de *oglinum* y *libertate* como especies distintas. Usualmente tres caracteres han sido determinados para la separación de las especies: *libertate* tiene pigmentación diferente, cabeza más larga, y mayor número de branquispinas que *oglinum*. Algunos autores han hecho objeciones a una o más de las distinciones sugeridas (como Gilbert y Starks, 1904:40). Ninguno ha informado o evaluado detalladamente estas diferencias. En general, se acepta que el número de branquispinas aumenta con el incremento en la longitud corporal en ciertas especies de clupeidos.

Hemos documentado las diferencias en el complemento de branquispinas y desaprobado la distinción individual de otras diferencias expuestas entre *oglinum* y *libertate* (*sensu stricto*). Es obvio que escritores anteriores quienes declararon que la forma del Pacífico tenía más branquispinas, basaron su diferenciación probablemente en sólo especímenes grandes de *libertate* (*sensu stricto*). Ahora sabemos que hay cuatro formas diferentes en el Pacífico Oriental y que este complejo fué el reconocido previamente como *libertate* (*sensu lato*).

Hay posibles relaciones entre estas cinco formas de *Opisthonema* fuera de la necesariamente subjetiva que hemos usado para designarlas

como cinco especies distintas. Han podido ser designadas como subespecies o como formas polimórficas de una o más especies. Sin embargo, considerando un cierto número de factores asociados, creemos que nuestro punto de vista en cuanto a las relaciones existentes es el más factible.

Tres formas distintas coexisten en una gran distancia latitudinal en aguas costaneras del Pacífico Oriental. Se presume que cada una de éstas consiste de una población continua a través de la totalidad de su campo geográfico. Designarlas como subespecies simpátricas sería excesivamente especulativo sin el conocimiento detallado de las diferencias ecológicas o del microhabitat. Referirnos a ellas como integrantes de una raza trimórfica, no tiene precedente en cuanto a las divergencias conocidas hasta hoy sobre peces del medio ambiente marino, y aunque ésto posiblemente explica las diferencias, no es justificable en el sistema presente de taxonomía morfológica basada en el estudio de especímenes preservados. No es probable que *medirastre*, poseyendo un número intermedio de branquiaspinas, sea un híbrido, ya que especímenes maduros de todas las cinco formas han sido examinados, y que los especímenes maduros de las tres especies simpátricas han sido hallados en recolecciones completamente segregadas de cada forma como también entremezcladas. Basados en nuestro conocimiento actual, las tres formas simpátricas óptimamente deben considerarse como especies distintas.

La única forma de *Opisthonema* presente en el Atlántico tiene un perfil de branquiaspinas distinto a aquel de las tres especies costaneras del Pacífico, aunque traslapa los perfiles de estas tres especies a diferentes tamaños. Por su muy prolongado aislamiento de las formas del Pacífico y por la imposibilidad de asignarla definitivamente a una relación subespecífica con cualquiera de éstas, la forma del Atlántico lógicamente se considera como una especie distinta.

La única forma de *Opisthonema* que aparece en las Islas Galápagos se clasifica como una especie distinta. No se considera como subespecie de una de las especies costaneras del Pacífico, aunque el perfil de branquiaspinas traslapa aquellos de *libertate* y *medirastre*. El mayor traslapo se presenta con *medirastre* del área del Perú a Costa Rica a tamaños de cerca de 120 a 160 mm de L. E., y con *libertate* del área al norte de México a tamaños de aproximadamente 30 a 110 mm de L. E.; también tiene un traslapo apreciable con los especímenes de *oglinum* de las Indias Occidentales a longitudes de cerca de 50 a 80 mm de L. E. Si este traslapo fuese indicativo de una estrecha relación, *i.e.* subespecífica, debería ser máximo con peces de tamaños pequeños menos influido por el medio ambiente (de menos de cerca de 80 a 100 mm de L. E.), y con los especímenes del área (Perú, Ecuador y Panamá), que contribuirían con reclutamientos a las Galápagos en base a las condiciones oceanográficas.

Tal condición combinada no existe. Este raciocinio y cinco factores más, justifican que se reconozca a *berlangai* como una especie distinta. 1) Posee un perfil de branquiaspinas que es distinto al de todas las otras espe-

cies. 2) Es la única especie de *Opisthonema* que ocurre en las Galápagos, mientras que tres especies aparecen en las costas continentales adyacentes a las Islas. 3) Está aparentemente aislada de las especies costaneras ya que las separa una distancia de más de 500 millas, pues nuestros datos indican que los arenques de hebra del Pacífico no se distribuyen más allá de su habitat costanero. 4) Es evidentemente una población autosustentada (adultos maduros y juveniles muy pequeños han sido examinados). 5) La única forma del Atlántico, *oglinum*, se clasifica como especie distinta en base a un razonamiento similar (por su aislamiento geográfico y perfil de branquispinas característico).

La especulación sobre las relaciones filogenéticas de las cinco especies de *Opisthonema* puede vacilar en un número de direcciones. Si una sola especie existió antes de la separación del Atlántico y del Pacífico por la emergencia del Istmo de Panamá, el progenitor probablemente fué el tipo *bulleri* con un número bajo de branquispinas, o el tipo *oglinum*, más variable y posiblemente más adaptable. *O. medirastre* pudo haber evolucionado de *bulleri* y *libertate* de *medirastre*; *berlangai* desarrollándose de cualquiera de estas últimas.

LITERATURE CITED — BIBLIOGRAFIA CITADA

Alverson, F. G. and B. M. Shimada

- 1957 A study of the Eastern Pacific fishery for tuna baitfishes, with particular reference to the anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*). Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 2, No. 2, pp. 21-61 (English), pp. 62-79 (Spanish).

Andreu, Buenaventura

- 1953 Sobre la relación entre el número de branquispinas y la talla en la sardina (*Sardina pilchardus* Walb.) español. Bol. Inst. Español Oceanogr., No. 62, pp. 1-28.
- 1955 The relation between the number of gill rakers and size in the Spanish anchovy from the Atlantic Coast. Rap. Procés-Verb. Réunion. Cons. Perm. Int. l'Explor. Mer, Vol. 137 (3, 9), pp. 29-30.

Baird, S. F.

- 1855 Fishes observed on the coasts of New Jersey and Long Island during the summer of 1854, by Spencer F. Baird, Assistant Secretary of the Smithsonian Institution. Smithsonian Inst. Ann. Rept. 1854, pp. 317-358.

Bardán, E., F. de P. Navarro, and O. Rodríguez

- 1949 Nuevos datos sobre la sardina del Mar de Alboran. Bol. Inst. Español Oceanogr., No. 17, pp. 1-11.

Barlow, G. W.

- 1961 Causes and significance of morphological variation in fishes. Syst. Zool., Vol. 10, No. 3, pp. 105-117.

Barnhart, P. S.

- 1936 Marine fishes of Southern California.
Univ. Calif. Press, Berkeley, 209 p.

Bean, B. A.

- 1891 Fishes collected by William P. Seal in Chesapeake Bay, at Cape Charles City, Virginia, September 16 to October 3, 1890.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 14, No. 843, pp. 83-94.

Bean, T. H.

- 1880 Check-list of duplicates of North American fishes distributed by the Smithsonian Institution on behalf of the United States National Museum, 1877-1880.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 3, No. 127, pp. 76-116.

Bean, T. H. and H. G. Dresel

- 1884 A catalogue of fishes received from the public museum of the Institute of Jamaica, with descriptions of *Pristipoma approximans* and *Tylosurus euryops*, two new species.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 7, No. 418, pp. 151-170.

Berdegué A., Julio

- 1956 Peces de importancia comercial en la costa nor-occidental de México.
Sec. Mar., Dir. Gen. Pesca Indust. Conexas, México, 345 p.
- 1958 Biometric comparison of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus* (Günther), from ten localities of the Eastern Tropical Pacific Ocean.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 3, No. 1, pp. 1-53 (English), pp. 54-76 (Spanish).

Bertin, Leon

- 1940 Catalogue des types de poissons du Muséum National d'Histoire Naturelle. 2e partie. Dipneustes, chondrostéens, holostéens, isospondyles.
Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 2 Ser., Vol. 12, No. 6, pp. 244-322.
- 1941 Mise au point sur quelques espèces de clupéidés.
Bull. Soc. Zool. France, Vol. 66, pp. 18-25.

Bigelow, H. B. and W. C. Schroeder

- 1953 Fishes of the Gulf of Maine.
U. S. Dept. Int., Fish and Wildlife Serv., Fish Bull. 74, Vol. 53, pp. 1-577.

Bini, G. and E. Tortonese

- 1955 Missione sperimentale di pesca nel Cile e nel Perú—pesci marini peruviani.
Boll. Pesca Piscicol. e Idrobiol., n.s., Vol. 9, No. 2, pp. 151-185.

Breder, C. M., Jr.

1936 Scientific results of the second oceanographic expedition of the "Pawnee" 1926. Heterosomata to Pediculati from Panama to Lower California.

Bull. Bingham oceanogr. Coll., Vol. 2, No. 3, pp. 1-56.

1938 The species of fish in New York Harbor.

Bull. N. Y. Zool. Soc., Vol. 41, No. 1, pp. 23-29.

Broussonet, P. M. A.

1782 Ichthyologia sistens piscium descriptiones et icones.

Petr. Elmsley, Londini, Vol. 1, 41 p.

Butler, J. A.

1961 Development of a thread-herring fishery in the Gulf of Mexico.

Comm. Fish. Rev., Vol. 23, No. 9, pp. 12-17.

Campos, A. A.

1942 Contribuição ao estudo dos clupeoides das aguas brasileiras.

Arq. Zool. Est. São Paulo, Vol. 3, No. 26, pp. 185-218.

Chapman, W. McL.

1944 The comparative osteology of the herring-like fishes (Clupeidae) of California.

Calif. Fish and Game, Vol. 30, No. 1, pp. 6-21.

Clothier, C. R.

1950 A key to some Southern California fishes based on vertebral characters.

Calif. Div. Fish and Game, Fish Bull., No. 79, 83 p.

Cuvier, G. and A. Valenciennes

1847 Histoire naturelle des poissons.

V. Levrault, Paris, Vol. 20, pp. xviii + 472.

David, L. R.

1943 Miocene fishes of southern California.

Geol. Soc. Amer., Spec. Pap. 43, 193 p.

DeKay, J. E.

1842 Zoology of New York, or the New York fauna . . . Part IV. Fishes. (Vol. 1 in Natural History of New York by the Geological Survey).

W. and A. White and J. Visscher, Albany, N. Y., 415 p. (sep. vol. pls.).

Evermann, B. W. and O. P. Jenkins

1891 Report upon a collection of fishes made at Guaymas, Sonora, Mexico, with descriptions of new species.

Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 14, No. 846, pp. 121-165.

Evermann, B. W. and M. C. Marsh

- 1902 The fishes of Porto Rico.
U. S. Fish Comm., Bull., Vol. 20, No. 1, pp. 49-350.

Fausto, José, Filho

- 1961 Sobre o tubo digestivo em *Opisthonema* Gill, 1861.
Bol. Est. Biol. Mar., Univ. Ceará, No. 2, pp. 1-3.

Fitch, J. E.

- 1948 Some new and unusual fishes from southern California.
Calif. Fish and Game, Vol. 34, No. 3, pp. 133-135.

Fowler, H. W.

- 1906 The fishes of New Jersey.
N. J. State Mus. Ann. Rep. 1905, No. 2, pp. 35-477.
- 1911a The fishes of Delaware.
Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 1-16.
- 1911b Notes on clupeoid fishes.
Ibid., pp. 204-221.
- 1932 The fishes obtained by the Pinchot South Seas Expedition of 1929, with descriptions of one new genus and three new species.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 80, Art. 6, No. 2906, pp. 1-16.
- 1938 The fishes of the George Vanderbilt South Pacific Expedition.
Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Vol. 2, 349 p.
- 1941 A list of the fishes known from the coast of Brazil.
Arq. Zool. Est. São Paulo, Vol. 3, No. 6, pp. 115-184.
- 1944 Results of the fifth George Vanderbilt Expedition (1941), (Bahamas, Caribbean Sea, Panama, Galapagos Archipelago and Mexican Pacific Islands). The fishes.
Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, No. 6, pp. 57-529.
- 1945 A study of the fishes of the southern Piedmont and coastal plain.
Ibid., No. 7, 408 p.

Gilbert, C. H.

- 1891 Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission steamer Albatross. No. XIX. A supplementary list of fishes collected at the Galapagos Islands and Panama, with descriptions of one new genus and three new species.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 13, No. 840, pp. 449-455.

Gilbert, C. H. and E. C. Starks

- 1904 The fishes of Panama Bay.
Mem. Calif. Acad. Sci., Vol. 4, No. 32, 304 p.

Gill, T. N.

- 1861 Synopsis of the subfamily Clupeinae, with descriptions of new genera.
Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, pp. 33-38.
- 1873 Catalogue of the fishes of the East coast of North America. U. S. Comm. Fish and Fish. Part I. Rep. Sea Fish. South coast New England 1871 and 1872, Appendix, pp. 779-882. Sep. Smithsonian Misc. Coll. No. 283, 50 p.

Goode, G. B.

- 1877 A preliminary catalogue of the reptiles, fishes and leptocardians of the Bermudas, with descriptions of four species of fishes believed to be new.
Amer. Jour. Sci. and Arts, Vol. 14, pp. 289-298.
- 1879 A preliminary catalogue of the fishes of the St. John's River and the East coast of Florida, with descriptions of a new genus and three new species.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 2, No. 73, pp. 108-121.

Goode, G. B. and T. H. Bean

- 1879 Catalogue of a collection of fishes sent from Pensacola, Florida, and vicinity, by Mr. Silas Stearns, with descriptions of six new species.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 2, No. 74, pp. 121-156.
- 1882 A list of the species of fishes recorded as occurring in the Gulf of Mexico.
Ibid., Vol. 5, No. 281, pp. 234-240.
- 1885 On the American fishes in the Linnaean collection.
Ibid., Vol. 8, No. 510, pp. 193-208.

Gosse, P. H.

- 1851 A naturalist's sojourn in Jamaica.
Longmans, Brown, Green and Longmans, London, xxiv + 508 p.

Günther, Albert

- 1866 The fishes of the states of Central America, founded upon specimens collected in the fresh and marine waters of various parts of that country by Messrs. Salvin and Godman and Capt. J. M. Dow. (Informal title).
Proc. Zool. Soc. London, No. 39, pp. 600-604.
- 1868a An account of the fishes of the states of Central America, based on collections made by Capt. J. M. Dow, F. Godman, Esq., and O. Salvin, Esq.
Trans. Zool. Soc. London, Vol. 6, Pt. 7, No. 14, pp. 377-494.
- 1958b Catalogue of the Physostomi . . . in the collection of the British Museum.
Taylor and Francis, London, 512 p.

Harder, Wilhelm

- 1958a The intestine as a diagnostic character in identifying certain clupeoids (Engraulididae, Clupeidae, Dussumieriidae) and as a morphometric character for comparing anchoveta (*Cetengraulis mysticetus*) populations.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 2, No. 8, pp. 365-380 (English), pp. 381-388 (Spanish).
- 1958b Zur Anatomie des Darmtraktes einiger Familien der Clupeioida: Clupeidae, Dorosomatidae, Dussumieriidae und Engraulididae (Clupeiformes, Pisces.).
Sond. Kurze Mitt. Inst. Fisch. Univ. Hamburg, No. 8, pp. 11-61.

Herre, A. W.

- 1936 Fishes of the Crane Pacific expedition.
Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., Vol. 21, No. 353, 472 p.

Hildebrand, S. F.

- 1925 Fishes of the republic of El Salvador, Central America.
U. S. Bur. Fish., Bull., Vol. 41, No. 985, pp. 237-287.
- 1946 A descriptive catalog of the shore fishes of Peru.
Bull. U. S. Nat. Mus., No. 189, 530 p.

Hildebrand, S. F. and W. C. Schroeder

- 1928 Fishes of Chesapeake Bay.
U. S. Bur. Fish., Bull., Vol. 43, No. 1, 366 p. (1927).

Howard, G. V.

- 1954 A study of populations of the anchoveta, *Cetengraulis mysticetus*, based on meristic characters.
Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 1, No. 1, pp. 1-24.

Jordan, D. S.

- 1885 A list of the fishes known from the Pacific coast of tropical America, from the Tropic of Cancer to Panama.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 8, No. 526, pp. 361-394.
- 1886a Notes on fishes collected at Beaufort, North Carolina, with a revised list of the species known from that locality.
Ibid., Vol. 9, No. 550, pp. 25-30.
- 1886b List of fishes collected at Havana, Cuba, in December, 1883, with notes and descriptions.
Ibid., Vol. 9, No. 551, pp. 31-55.
- 1887a A preliminary list of the fishes of the West Indies.
Ibid., Vol. 9, No. 595, pp. 554-608.
- 1887b A catalogue of the fishes known to inhabit the waters of North America, North of the Tropic of Cancer, with notes on the species discovered in 1883 and 1884.
U. S. Comm. Fish & Fish., Pt. 13, Rep. Comm. 1885, pp. 789-973.

- 1890 Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission Steamer Albatross. No. IX. Catalogue of fishes collected at Port Castries, St. Lucia, by the steamer Albatross, November, 1888. Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 12, No. 789, pp. 645-652.
- 1891 Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission steamer Albatross. No. XVIII. List of fishes obtained in the harbor of Bahia, Brazil, and in adjacent waters. *Ibid.*, Vol. 13, No. 829, pp. 313-336.
- 1919 The genera of fishes. Part III . . .
Leland Stanford Junior Univ., Pub. Univ. Ser., pp. 283-410 + i-xv.
- Jordan, D. S. and B. W. Evermann
- 1896 The fishes of North and Middle America.
U. S. Nat. Mus., Bull., No. 47(1), 1240 p.
- Jordan, D. S., B. W. Evermann, and H. W. Clark
- 1930 Check list of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America.
U. S. Comm. Fish. Rep. 1928, Appendix 10, 670 p.
- Jordan, D. S. and C. H. Gilbert
- 1879 Notes on the fishes of Beaufort Harbor, North Carolina.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 1, No. 55, pp. 365-388.
- 1882a Notes on fishes observed about Pensacola, Florida, and Galveston, Texas, with descriptions of new species.
Ibid., Vol. 5, No. 282, pp. 241-307.
- 1882b Synopsis of the fishes of North America.
U. S. Nat. Mus., Bull., No. 16, lv + 1018 p.
- 1883a On certain neglected generic names of La Cépède.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 5, No. 324, pp. 570-576.
- 1883b List of fishes now in the museum of Yale College, collected by Prof. Frank H. Bradley, at Panama, with descriptions of three new species.
Proc. U. S. Nat. Mus., Vol. 5, No. 329, pp. 620-632.
- Jordan, D. S., E. C. Starks, G. B. Culver, and T. M. Williams
- 1895 The fishes of Sinaloa.
Proc. Calif. Acad. Sci., 2 Ser., Vol. 5, pp. 377-514.
- LeSueur, C. A.
- 1818 Descriptions of several new species of North American fishes.
Jour. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, Vol. 1, No. 1, pp. 359-368.
- Linnaeus, Carolus
- 1758 Systema Naturae.
L. Salvii, Holmiae, Ed. 10, Vol. 1, 823 p.
- 1766 Systema Naturae.
Ibid., Ed. 12, Vol. 1, 531 pp.

MacCoy, C. V.

- 1931 Fishes. (Museum notes).
Bull. Boston Soc. Nat. Hist., No. 61, p. 21.

McHugh, J. L.

- 1950 Variations and populations in the clupeoid fishes of the North Pacific.
Unpub. thesis, Univ. Calif., Los Angeles, 116 p.
- 1951 Meristic variations and populations of northern anchovy (*Engraulis mordax mordax*).
Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Univ. Calif., Vol. 6, No. 3, pp. 123-160.
- 1954 Geographic variation in the Pacific herring.
Copeia, No. 2, pp. 139-151.

McHugh, J. L. and J. E. Fitch

- 1951 An annotated list of the clupeoid fishes of the Pacific coast, from Alaska to Cape San Lucas, Baja California.
Calif. Fish and Game, Vol. 37, No. 4, pp. 491-495.

Meek, S. E. and S. F. Hildebrand

- 1923 The marine fishes of Panama. Part I.
Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., Vol. 15, No. 215, 330 p.

Monteiro, Rui

- 1960 Contribuições para o estudo da biologia dos "Clupeidae" de Angola. 2.—Observações métricas e marísticas em *Sardinella eba* C. & V.
Notas Mimeogr., Centro Biolo. Piscat., Lisbon, No. 15, pp. 1-13.

Morrow, J. E.

- 1957 Shore and pelagic fishes from Peru, with new records and the description of a new species of *Sphoeroides*.
Bull. Bingham oceanogr. Coll., Vol. 16, Art. 2, No. 1, pp. 5-55.

Nichols, J. T.

- 1912 Notes on Cuban fishes.
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 31, No. 18, pp. 179-194.
- 1921 A list of Turk Island fishes, with a description of a new flatfish.
Ibid., Vol. 44, No. 3, pp. 21-24.

Nichols, J. T. and R. C. Murphy

- 1944 A collection of fishes from the Panama Bight, Pacific Ocean.
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 83, No. 4, pp. 219-260.

Osburn, R. C. and J. T. Nichols

- 1916 Shore fishes collected by the 'Albatross' Expedition in Lower California with descriptions of new species.
Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., Vol. 35, No. 16, pp. 139-181.

Peterson, C. L.

- 1956 Observations on the taxonomy, biology, and ecology of the engraulid and clupeid fishes in the Gulf of Nicoya, Costa Rica. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Bull., Vol. 1, No. 5, pp. 137-212 (English), pp. 213-280 (Spanish).

Plaza, M. L. F. de and E. E. Boschi

- 1958 Estudio biologico pesquero de la anchoita (*Engraulis anchoita*) del Mar del Plata. I. Analisis de los caracteres meristicos. Pub. Depart. Invest. Pesq., Sec. Agric. Ganadería Argentina, No. 7, pp. 1-49.

Poey, Felipe

- 1881 Peces. In Gundlach, J. Apuntes para la fauna puerto-riqueña. Anal. Soc. Español Hist. Nat., Madrid, Vol. 10, pp. 317-350 (*not seen*).

Radovich, John

- 1960 Redistribution of fishes in the eastern North Pacific Ocean in 1957 and 1958. Calif. Coop. Oceanic. Fish. Invest., Repts., Vol. 7, pp. 163-171.
- 1961 Relationships of some marine organisms of the northeast Pacific to water temperatures particularly during 1957 through 1959. Calif. Div. Fish and Game, Fish Bull., No. 112, 62 p.

Regan, C. T.

- 1904 Descriptions of new or little-known fishes from Mexico and British Honduras. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 7, Vol. 8, pp. 255-259.
- 1917a A revision of the clupeoid fishes of the genera *Pomolobus*, *Brevoortia* and *Dorosoma*, and their allies. *Ibid.*, Ser. 8, Vol. 19, pp. 297-316.
- 1917b A revision of the clupeid fishes of the genera *Sardinella*, *Harengula*, &c. *Ibid.*, Vol. 19, pp. 377-395.

Sako, Noboru

- 1938 On the gill-rakers of *Sardinia melanosticta* (Temminck & Schlegel). Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., Vol. 7, pp. 237-238.

Schaefer, M. B.

- 1954 Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1953. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm., Ann. Rep. 1953, pp. 18-50 (English), pp. 51-87 (Spanish).

- 1961 Report on the investigations of the Inter-American Tropical Tuna Commission for the year 1960.
Ibid., 1960, pp. 40-107 (English), pp. 108-183 (Spanish).
- Scofield, E. C.
- 1934 Early life history of the California sardine (*Sardina caerulea*), with special reference to the distribution of the eggs and larvae. Calif. Div. Fish and Game, Fish Bull., No. 41, 48 p.
- Slevin, J. R.
- 1959 The Galápagos Islands, a history of their exploration. Occ. Pap. Calif. Acad. Sci., No. 25, 150 p.
- Snodgrass, R. E. and E. Heller
- 1905 Papers from the Hopkins-Stanford Galapagos Expedition. XVIII. Shore fishes of the Revillagigedo, Clipperton, Cocos and Galapagos Islands. Proc. Wash. Acad. Sci., Vol. 6, pp. 333-427.
- Springer, Stewart
- 1957 Some observations on the behavior of schools of fishes in the Gulf of Mexico and adjacent waters. Ecology, Vol. 38, No. 1, pp. 166-171.
- Storey, Margaret
- 1938 West Indian clupeid fishes of the genus *Harengula* with notes on *H. thrissina* from the Pacific coast. Stanford Ichthyol. Bull., Vol. 1, No. 1, pp. 3-56.
- Tabb, D. C. and R. B. Manning
- 1961 A checklist of the flora and fauna of northern Florida Bay . . . Bull. Mar. Sci. Gulf and Carib., Vol. 11, No. 4, pp. 552-649.
- Villagomez, G. O.
- 1948 Notas sobre algunos peces Ecuatorianos. Bol. Inform. Cient. Nac., Vol. 11, No. 11-12, pp. 51-56.