



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Diapterus*
RANZANI, 1842 (PERCIFORMES:
GERREIDAE): ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS Y
MOLECULARES**

TESIS

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS**

PRESENTA:

FRANCISCO JAVIER VERGARA SOLANA

LA PAZ, B.C.S., JUNIO DE 2012

AGRADECIMIENTOS

Antes que nada quisiera agradecerle a ti, lector, por consultar este documento, espero que sea de tu agrado.

Es importante mencionar que esta tesis no hubiera sido realizada sin el constante apoyo de la Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN y de sus integrantes.

Quisiera agradecerles explícitamente a mis directores Dr. Francisco Javier García Rodríguez y al Dr. José De La Cruz Agüero por enseñarme tantas cosas, antes que mis directores los considero buenos amigos.

A mi comité Asesor, al ahora Dr. José Julián Tavera Vargas por haberme enseñado el uso de varios de los programas y métodos presentados en este documento. Al Dr. Efraín De Luna por haberme invitado a su laboratorio y por sus ejemplos tan buenos (e.g. espacio plano de tres dimensiones = tortilla), aprendí mucho en esa semana. A Dr. José Luis Ortiz Galindo le quisiera agradecer su disposición y en especial por haber detectado un error importante en la discusión, no me hubiera gustado darme cuenta después.

Al Dr. José Trinidad Nieto Navarro por haber donado los especímenes “frescos” de *D. aureolus* [s.l.] (nota: para saber que es [s.l.] leer TODA la tesis), quiero puntualizar que fue muy difícil encontrarlos.

Así como por las becas otorgadas por parte del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) y la beca PIFI y la beca Tesis por parte del Instituto Politécnico Nacional, también a esta última institución se le agradece el apoyo otorgado para la asistencia a congresos (COFAA) y a PADI Foundation por el apoyo recibido para comprar equipo para mantener las muestras y reactivos.

También quisiera agradecerle a mi familia el constante apoyo y comprensión, así como a la familia Zermeño por haberme hecho espacio en su familia. Especialmente quiero darle gracias a Lina por haberme acompañado, alegrado y apoyado a lo largo de toda la maestría.



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 29 del mes Mayo del año 2012
el (la) que suscribe BM. FRANCISCO JAVIER VERGARA SOLANA alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A100111 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ y DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO
y cede los derechos del trabajo titulado:

"SISTEMÁTICA DEL GÉNERO *Diapterus* RANZANI, 1842

(PERCIFORMES: GERREIDAE): ANÁLISIS MORFOMÉTRICOS Y MOLECULARES"

al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

Los usuarios de la información no deben reproducir el contenido textual, gráficas o datos del trabajo sin el permiso expreso del autor y/o director del trabajo. Éste, puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: vs_fj@yahoo.com - jcruz@ipn.mx - ffgarcia@ipn.mx

Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.


BM. FRANCISCO JAVIER VERGARA SOLANA

nombre y firma

INDICE

LISTA DE FIGURAS	iv
LISTA DE TABLAS	vi
GLOSARIO	vii
RESUMEN	1
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	3
La familia Gerreidae y el género <i>Diapterus</i>	3
La aplicación de la morfometría geométrica en la sistemática	6
Los nucleótidos como caracteres útiles en la Sistemática	9
ANTECEDENTES	11
JUSTIFICACION	14
OBJETIVOS	15
General	15
Particulares	15
MATERIAL Y MÉTODOS	15
Obtención de datos morfométricos	15
Obtención de datos moleculares	17
Correspondencia taxonómica	19
Variabilidad morfológica	19
Patrones de crecimiento	19
Comparación de la forma	20
Filogenia	21
Morfométrica	21
Molecular	23
Optimización de la forma sobre el árbol molecular	23
Biogeografía histórica	24
RESULTADOS	25

Correspondencia taxonómica	25
Variabilidad morfológica.....	26
Patrones de crecimiento.....	26
Comparación de la forma	30
Filogenia	34
Morfométrica	34
Molecular.....	36
Optimización de la forma sobre el árbol molecular	40
Biogeografía histórica	40
DISCUSIÓN	42
Correspondencia taxonómica	42
Variabilidad morfológica.....	43
Filogenia	47
Implicaciones taxonómicas	49
Optimización de la forma sobre el árbol molecular	52
Biogeografía histórica	54
CONCLUSIONES	57
RECOMENDACIONES	58
LITERATURA CITADA	59
ANEXO 1. Matrices para la inferencia de filogenias.....	79
Matriz de los cuatro marcadores moleculares para generar el árbol en el programa TNT (Máxima Parsimonia).....	80
Matrices con las deformaciones relativas de las cuatro estructuras para generar el árbol en el programa TNT (Máxima Parsimonia)	94
Matriz combinada con las deformaciones relativas de las cuatro estructuras para generar el árbol en el paquete PHYLIP (Máxima Verosimilitud).....	96
ANEXO 2. Descripción de las secuencias del género <i>Diapterus</i>	98
ANEXO 3. Claves de identificación, descripciones y diagnóstico	102
Clave de identificación para los géneros incluidos en el presente trabajo	103
Clave de identificación para <i>Diapterus</i> spp. (<i>sensu</i> Deckert, 1973).....	104

Descripción y diagnóstico de <i>D. aureolus</i> [s.l.]	105
ANEXO 4. Historia de la Tierra	107
ANEXO 5. Trabajos derivados del presente trabajo.....	109
Artículo publicado	110
Artículos sometidos.....	111

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 Intervalo de distribución de las cuatro especies pertenecientes al género <i>Diapterus</i>	5
Figura 2 Configuración generada a partir de 16 marcas. Las marcas negras son marcas naturales y las grises se consideran semimarcas.....	17
Figura 3 Marcas utilizadas para representar la forma de la aleta.	22
Figura 4 Dendrogramas generados utilizando el algoritmo de agrupación del vecino más cercano y utilizando las diferencias nucleotídicas como medida de distancia	25
Figura 5 Trayectorias de crecimiento generadas a partir de una medida de deformación y el incremento de tallas	28
Figura 6 Curvas de crecimiento linearizadas por medio de la aplicación del logaritmo natural del tamaño del centroide.....	29
Figura 7 Dendrograma generado mediante el algoritmo UPGMA empleando la matriz de la comparación pareada entre los ángulos de las trayectorias	29
Figura 8 Selección de datos considerados como libres del efecto de la alometría, utilizados para las comparaciones morfológicas posteriores.....	30
Figura 9 Análisis de variables canónicas (AVC). Dispersión de los especímenes por especie de <i>Diapterus</i> spp.....	32
Figura 10. Dendrograma generado con el algoritmo UPGMA utilizando las distancias cuadráticas de Mahalanobis por especie.	33

Figura 11 Árbol de máxima parsimonia generado utilizando el criterio de búsqueda exhaustiva con las deformaciones relativas generadas con el análisis morfométrico geométrico.....	35
Figura 12 Árbol filogenético encontrado por medio del algoritmo de máxima verosimilitud. Los datos utilizados fueron las deformaciones relativas generadas con el análisis morfométrico.....	35
Figura 13. Árboles generados a partir del criterio de máxima parsimonia con el algoritmo de búsqueda exhaustiva: utilizando independientemente la información de los fragmentos del ADNmt y el marcador nuclear RAG1 así como aquel generado con la información concatenada.....	38
Figura 14 Representación gráfica de las hipótesis filogenéticas generadas con los datos moleculares usando el método Bayesiano.	39
Figura 15 Reconstrucción de la forma corporal a través del árbol filogenético generada por medio del método Bayesiano y los datos moleculares.....	41
Figura 16 Calibración del árbol en el tiempo. Los valores (eje x) representan millones de años. Las barras grises muestran el 95% de la distribución de las posiciones de los nodos con respecto al tiempo.	42

LISTA DE TABLAS

Tabla I Números de acceso de las secuencias resguardadas en el GenBank	17
Tabla II Parámetros de las tres variables canónicas generadas.....	31
Tabla III Matriz de clasificación correcta generada a partir del análisis de variables canónicas.....	32
Tabla IV Modelo de sustitución sugerido por el programa JModelTest para cada fragmento	37

GLOSARIO

A

ADNmt: Abreviatura de ADN mitocondrial

Árbol filogenético: La representación gráfica de las relaciones genealógicas.

B

Biogeografía histórica: Rama de la biogeografía que encarga de estudiar las causas pasadas que conformaron la distribución de la biota actual.

C

Caracteres: Cualquier rasgo o atributo de una especie que puede ser observado o cuantificado.

Centroide: Punto ubicado en la posición de la media geométrica de un objeto.

Clado: También conocido como grupo monofilético o natural, que incluye a los descendientes de un ancestro común.

Cladogénesis: Bifurcación de un linaje evolutivo.

COI: abreviatura para el gen que codifica la síntesis de la Citocromo Oxidasa I.

D

Deformación parcial: son eigenvectores provenientes de la matriz de energía de deformación, estos describen la deformación local neta a lo largo del sistema de coordenadas.

Deformaciones relativas: Son los valores producidos a partir de un análisis de componentes principales de la forma en el espacio tangente.

Dendrograma: Es una representación gráfica de las agrupaciones derivadas de la aplicación de un algoritmo de agrupación.

Distancia procrustes: Es la métrica en el espacio Procrustes, se calcula por medio de la raíz cuadrada de las diferencias de las posiciones de los "landmarks" de dos configuraciones sobrepuestas en sus centroides.

Distancias de mahalanobis: Medida de distancia entre dos variables multidimensionales.

Distribución anfiamericana: Término que hace referencia a un patrón de distribución en el cual los integrantes de una categoría taxonómica (e.g. Especie) se encuentran en ambas costas de América.

F

Filogenia: La expresión de las relaciones evolutivas entre los miembros de un grupo a partir de un ancestro común y el cambio observado en los caracteres heredados.

G

Gradillas finas de deformación: Es una aproximación para solucionar la interpolación de superficie, lo que es útil para la representación gráfica de las deformaciones entre dos configuraciones.

H

Heterotopía: Cambio evolutivo en los patrones espaciales del desarrollo.

Holotipo: Es el ejemplar que sirve de patrón comparativo y descriptivo de una especie.

Homoplasia: Constituye un carácter que se desarrolla de forma independiente, a partir de ancestros diferentes.

I

ICZN: Abreviatura del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica el cual depende de la Comisión Internacional de la Nomenclatura Zoológica.

Iniciador: es una pequeña cadena de nucleótidos que sirve para marcar la zona de inicio de la replicación, también se les conoce como primers o cebadores. 24

Intra-específico: Término que hace referencia a individuos de una misma especie.

L

Locus: Es el lugar dentro de las secuencias o cromosomas donde se encuentra un gen, una variante de la secuencia dentro de un locus se llama alelo.

LogNormal: Es una distribución de probabilidades continua donde una variable aleatoria presenta un logaritmo distribuido normalmente, esta distribución se conoce también como distribución de Galton.

M

Máxima parsimonia: Es un método para generar hipótesis filogenéticas el cual se basa en encontrar la solución con el menor número de pasos es decir que entre varias teorías filogenéticas aquella con menor número de cambios es la más probable.

Máxima verosimilitud: A diferencia del método de máxima parsimonia este método busca el árbol que tenga la mayor probabilidad de explicar los datos observados utilizando como criterio un modelo de cambio.

Método bayesiano: Es una aproximación estadística que además se utiliza para la

inferencia de filogenias en la cual a partir de observaciones se calcula la probabilidad de que una hipótesis sea verdadera, o para modificar la probabilidad calculada previamente.

Mixohalino: medio acuático caracterizado por una concentración de sal cambiante.

Monofilia: Un grupo de *taxa* que incluye solo a los descendientes de un solo ancestro.

Morfometría geométrica: Es una colección de métodos útiles para el análisis multivariado de las formas a partir de coordenadas en un plano cartesiano.

Movimiento browniano: Modelo matemático que explica el movimiento azaroso, originalmente utilizado para describir el movimiento de una partícula en un medio líquido.

O

Ontogenia: Serie de cambios morfofisiológicos y etológicos que se suceden durante el desarrollo de un organismo.

P

PCR: Acronimo anglosajon que hace referencia a la reacción en cadena de la polimerasa.

Polifilia: Un clado que contiene *taxa* proveniente de diferentes ancestros.

R

Rag1: Uno de los dos genes activadores de recombinación conocidos por sus siglas en inglés de recombination activating gene (RAG). Codifican enzimas que llevan a cabo un importante papel en la reordenación y recombinación de los genes de la inmunoglobulina y el receptor de linfocitos T.

Relojes moleculares: Es la calibración de un árbol filogenético en el tiempo bajo la premisa de que el cambio mutacional se acumula bajo una tasa dada a lo largo del tiempo.

S

Sinapomorfía: Es el estado de carácter apomórfico cuando se presenta en dos o mas taxones.

Sistemática: En biología, es el estudio de la clasificación de las especies de acuerdo a su historia evolutiva o filogenia.

Sobreimposición: métodos utilizados en morfometría para remover el efecto de la escala, posición y rotación.

T

Taxonomía: La teoría y práctica de la descripción y ordenamiento de la biodiversidad en un esquema jerárquico, de acuerdo con sus relaciones filogenéticas.

Transístmico: Que presenta un patrón de distribución en ambas cuencas de un itsmo.

U

Ultramétrico: Es un dendrograma o árbol filogenético en el cual los nodos terminales se encuentran a la misma distancia de la raíz o el origen del mismo.

RESUMEN

El género *Diapterus* presenta una problemática referente a su filogenia y por lo tanto a su taxonomía. En este género se reconoce la validez de cuatro especies, las cuales habitan exclusivamente las costas del continente americano: *D. auratus* Ranzani, 1842 y *D. rhombeus* (Cuvier, 1829) en el Océano Atlántico y *D. brevirostris* (Sauvage, 1879) y *D. aureolus* (Jordan & Gilbert, 1882) en el Océano Pacífico. La problemática reside principalmente en el reconocimiento de la monofilia del grupo, particularmente por la inclusión de la especie *Diapterus aureolus*. Para aportar información para la resolución de esta problemática se realizaron análisis utilizando datos morfométricos y moleculares (12s, 16s, COI, Rag1), enfocados en analizar su forma y los patrones de crecimiento así como para generar hipótesis filogenéticas (métodos de Máxima Parsimonia, Máxima verosimilitud y Bayesiano). En cuanto a forma y crecimiento se refiere se sugiere que *D. aureolus* es la especie menos afín con respecto a sus congéneres. Las hipótesis filogenéticas generadas a partir de los datos moleculares así como de los morfométricos (Deformaciones relativas) revelan que *Diapterus* tal cual lo concebimos actualmente es un grupo polifilético, debido a la inclusión de especies del género *Eugerres*: (*Gerres cinereus*, *Eucinostomus* sp, (*D. aureolus* (*Eugerres* sp (*D. auratus*, (*D. brevirostris*, *D. rhombeus*))))). Por lo consiguiente para obtener la monofilia del grupo se justifica un arreglo taxonómico, se sugiere remover a *D. aureolus* del género *Diapterus*. Se optimizó la “forma” sobre el árbol filogenético derivado de los cuatro marcadores moleculares con el método Bayesiano y se proponen los eventos geológicos que pudieron generar el arreglo actual usando como guía un árbol calibrado en el tiempo relativo. Los cambios en la forma en el nodo que separa a *D. aureolus* con respecto a [*Diapterus*+*Eugerres*] consisten principalmente con la elevación relativa del cuerpo y una proyección del inicio de la aleta anal. Estos cambios pudieran asociarse con la diferencias en el hábitat ocupado por *D. aureolus* con respecto a *Diapterus-Eugerres*.

Palabras clave: Morfometría geométrica, filogenia, Gerreidae, relojes moleculares, *Diapterus*, taxonomía.

ABSTRACT

Diapterus spp. has uncertainty concerning its phylogeny and taxonomy. Within this genus the validity of four species are recognized, which inhabit exclusively the coasts of America: *D. auratus* Ranzani, 1842 and *D. rhombeus* (Cuvier, 1829) in the Atlantic Ocean and *D. brevirostris* (Sauvage, 1879), *D. aureolus* (Jordan & Gilbert, 1882) in the Pacific. The problem lies primarily in the recognition of the genus as a monophyletic group, particularly by the inclusion of *Diapterus aureolus*. To solve this problem morphometric and molecular (12S, 16S, COI, RAG1) analyzes were performed, these were focused on the quantification and comparison of shapes and growth patterns, also it was envisaged the generation of phylogenetic hypotheses using Maximum Parsimony and a probabilistic criteria (Maximum Likelihood and Bayesian methods). These analyzes suggest that *D. aureolus* is the less related specie concerning form and growth. The phylogenetic hypotheses generated with molecular data and also those with morfometric data (Relative Warps) proposes that *Diapterus* as we currently conceive it is a polyphyletic group, due to the inclusion of *Eugerres*: (*Gerres cinereus*, *Eucinostomus* sp, (*D. aureolus* (*Eugerres* sp (*D. auratus*, (*D. brevirostris*, *D. rhombeus*))))), so therefore to have a monophyletic group it is justified a taxonomic arrangement, removing *D. aureolus* from *Diapterus* is suggested. Subsequently, the character "shape" was optimized on the phylogenetic tree after that the different geological events that could led to the current phylogenetic arrangement are proposed using as a guide a tree calibrated in a relative time. Changes in shape in the node that separates *D. aureolus* with respect of [*Diapterus*+*Eugerres*] suggests that they are mainly related to a relative elevation of the body and a projection in the start of the anal fin. These changes could be explained by the differences in the habitat occupied by *D. aureolus* regarding [*Diapterus*-*Eugerres*].

Keywords: Geometric morphometrics, phylogeny, Gerreidae, molecular clocks, *Diapterus*, taxonomy.

INTRODUCCIÓN

La familia Gerreidae y el género *Diapterus*

Los peces de la familia Gerreidae son conocidos comúnmente como mojarras, se clasifican dentro de la clas Actinopterygii y se encuentran incluidos en el orden más diversificado de los vertebrados: los Perciformes (Nelson, 2006). Las mojarras se caracterizan por presentar una boca sumamente protráctil, vainas escamosas en las aletas impares, una aleta dorsal con IX-X espinas y 9-17 radios, una aleta caudal profundamente horquillada y radios branquióstegos libres del istmo (Nelson, 2006). Son peces de tallas relativamente reducidas, comúnmente alrededor de 20 cm de longitud estándar (LS). La longitud total (LT) máxima registrada para la familia es de 47.5 cm, para la especie *Gerres cinereus* (Rodríguez-Romero *et al.*, 2009).

Nominalmente dentro de la familia Gerreidae se reconocen cerca de 100 especies agrupadas en ocho géneros (*Parequula*, *Pentaprion*, *Eugerres*, *Diapterus*, *Eucinostomus*, *Gerres*, *Ulaema* y *Xystaema* (Curran 1942; De La Cruz-Agüero, 2001; Eschmeyer & Fricke, 2012). Sin embargo, debido a que el estatus taxonómico de más de 50 especies nominales no ha sido revisado, dicha composición nominal podría variar de manera significativa (De La Cruz-Agüero, 2001).

Los integrantes de esta familia tienen una distribución circumglobal dentro de las zonas tropicales y subtropicales, habitando comúnmente en las áreas costeras de fondos blandos (Deckert & Greenfield, 1987; Castro-Aguirre *et al.*, 1999). Son especies marinas, sin embargo se les encuentra comúnmente en zonas con agua salobres y en el caso exclusivo de *Eugerres mexicanus* son parte del componente íctico dulceacuícola (González-Acosta, 2005).

Estos organismos son importantes desde el punto de vista ecológico debido a su abundancia, que en ocasiones contribuye con más del 90% de la abundancia íctica total en las zonas estuarinas (Teixeira & Helmer, 1997; Ayala-Pérez *et al.*,

2003). Además representan parte importante de la dieta de una gran diversidad de organismos, algunos de ellos de importancia comercial (Guevara *et al.*, 2007).

Su alta abundancia es aprovechada por la pesca comercial, (FAO, 2005). Aunque en México no son explotadas a gran escala, las mojarra representan un recurso pesquero artesanal importante (Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986). Asimismo, son uno de los componentes dominantes de la fauna acompañante asociada a la pesquería de arrastre de camarón (Alverson *et al.*, 1994; Duarte *et al.*, 2006).

A pesar de ser especies relativamente comunes, las mojarra presentan diversos problemas taxonómicos, tanto de reconocimiento de especies válidas como de nomenclatura. Los problemas se deben en parte al alto grado de similitud morfológica entre las especies, además del solapamiento o traslape de los caracteres tradicionalmente usados para su identificación. Adicionalmente, la mayoría de las revisiones taxonómicas realizadas no han sido formalmente publicadas (*e.g.* Curran, 1942; Zahuranec, 1967; Deckert, 1973; De La Cruz-Agüero, 2001; Burnes-Romo, 2009; Álvarez-Pliego, 2010), lo cual ha propiciado la confusión acerca del estatus taxonómico de varias especies del grupo, ya que de acuerdo con el código de nomenclatura zoológica las revisiones deben ser publicadas para poder ser formalmente consideradas (ICZN, 1999).

Dentro de la familia Gerreidae, el género *Diapterus*, Ranzani, 1842 es uno de los géneros con incertidumbre taxonómica y filogenética (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987; Álvarez-Pliego, 2010). Las especies incluidas en *Diapterus* se distinguen por presentar el borde inferior del preopérculo notablemente aserrado, el hueso lacrimal liso y las placas faríngeas con dentición caniniforme y la ausencia de un divertículo en la segunda espina interhemal (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987).

Considerando la última revisión taxonómica y filogenética del género (Álvarez-Pliego, 2010), *Diapterus* esta compuesto por cuatro especies que habitan exclusivamente las costas del continente americano (Fig. 1): *D. auratus*, Ranzani,

1842 y *D. rhombeus* (Cuvier, 1829) distribuidas en el Océano Atlántico, y *D. brevirostris* (Sauvage, 1879) y *D. aureolus* (Jordan & Gilbert, 1882) en el Océano Pacífico.



Figura 1 Area de distribución de las cuatro especies pertenecientes al género *Diapterus*.

La problemática dentro de este género reside principalmente en el reconocimiento de la monofilia del grupo (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987; Álvarez-Pliego, 2010), particularmente por la inclusión de la especie *Diapterus aureolus* (ver. Deckert, 1973).

En el presente trabajo se plantea la revisión del género *Diapterus* con la intención de determinar si los análisis morfológicos y filogenéticos con datos morfométricos y moleculares concuerdan con la taxonomía intra-genérica actualmente aceptada para este género. Las técnicas implementadas en el presente estudio son una alternativa, tanto para la exploración de sus relaciones filogenéticas como para la determinación de las entidades taxonómicas. Estas técnicas cada vez más aplicadas (debido al desarrollo de las ciencias computacionales, de la biología molecular y de la estadística multifactorial) han derivado hipótesis taxonómicas y filogenéticas más robustas.

La aplicación de la morfometría geométrica en la sistemática

El uso de la morfometría para el estudio de los peces tiene sus bases desde finales del siglo XIX cuando la cuantificación de las variaciones de la forma se empezó a utilizar para discernir entre grupos de organismos por medio de la comparación de tallas (Cadrin, 2000). Esto significó un avance, pero sus alcances fueron limitados debido a que la aproximación se basaba en una comparación univariada (King, 1985). Lo anterior imponía una limitante al análisis corporal debido a que la morfología de los individuos es multidimensional y su variación es un fenómeno multivariado por naturaleza (Zelditch *et al.*, 2004).

La morfometría geométrica es una de las técnicas empleadas para medir la variación en la forma que ha sido aplicada a la resolución de problemas de índole taxonómico (Zelditch *et al.*, 2004). Esta técnica se basa en la detección y registro de marcas corporales homologas (e.g. hitos o cotas corporales) a través del empleo de sus coordenadas (X, Y) para representar numéricamente la forma del cuerpo. Con estos datos es posible cuantificar la diferencia entre unidades biológicas en términos de la intensidad y dirección de deformación de una forma a

otra. Esta técnica permite además una representación gráfica de las diferencias, por medio de las gradillas finas de deformación (Bookstein, 1989).

La morfometría geométrica es útil para abordar problemas taxonómicos debido a que es una herramienta poderosa para cuantificar diferencias morfológicas que pueden ser empleadas para inferir la cercanía filogenética y/o ecológica (Ridley, 2003; Cadrin *et al.*, 2005). La aplicación más común de esta herramienta en los trabajos taxonómicos es para discriminar grupos y cuantificar las diferencias entre estos (*e.g.* Rholf, 1998; Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004).

La morfometría geométrica también ha sido utilizada para analizar los patrones de crecimiento de las especies, lo que puede aportar información para apoyar la resolución de problemas taxonómicos (Loy *et al.*, 1998; Zelditch *et al.*, 2003; Zelditch *et al.*, 2004). De igual forma, es una técnica ideal para analizar los patrones alométricos debido a que los modelos conceptuales relacionados con este fenómeno fueron formulados en términos geométricos (Gould, 1977; Alberch *et al.*, 1979). En el sentido más amplio, el término alometría se utiliza para hacer referencia al cambio en las proporciones corporales respecto al cambio de magnitud del organismo (Gould, 1966). Con esta herramienta también es posible cuantificar la dirección del cambio (Zelditch *et al.*, 2000, Zelditch *et al.*, 2003; Zelditch *et al.*, 2004).

El análisis de la alometría puede jugar un papel importante en los estudios taxonómicos debido a que se han descrito nominalmente especies diferentes cuando éstas son biológicamente las mismas pero que probablemente corresponden a diferentes estadios de desarrollo (Johnson *et al.*, 2009; Silvia-Segundo *et al.*, 2010). Además es importante tomar en cuenta las trayectorias del desarrollo como fuente de caracteres pertinentes para la taxonomía en lugar de solo obtenerlos a partir de la configuración adulta (Gould, 1966). Con base en lo anterior, el análisis de la dinámica del cambio morfológico debería ser un requisito en los estudios que empleen variables relacionadas con la forma ya que éstas por lo general se encuentran relacionadas con la talla (Strauss, 1985). Por esta razón

antes de realizar alguna comparación morfológica se sugiere revisar dichos cambios a lo largo del intervalo de tallas de los especímenes (Strauss, 1985).

Otra aplicación de la morfometría es la inferencia de relaciones filogenéticas. Entre las aplicaciones descritas ésta es la que tiene un origen más reciente, y aún es causa de controversia, particularmente en la consideración y análisis de los datos (Rohlf, 1998; Monteiro, 2000; Wiens, 2000; MacLeod & Forey, 2002, Zelditch *et al.*, 2004; Goloboff *et al.*, 2006; Goloboff & Catalano, 2011; Catalano *et al.*, 2010; Wiley & Lieberman, 2011).

Si bien la utilización de datos morfométricos para proponer hipótesis evolutivas es aún materia de debate y controversia, por lo general se acepta la utilidad de dichos datos para este propósito. La discusión reside en parte en cómo usar dichos datos debido a su naturaleza continua (Humphries, 2002; Goloboff *et al.*, 2006). Una aproximación para solventar esto ha sido usar la morfometría geométrica para la búsqueda de caracteres discretos con potencial de ser utilizados en análisis tradicionales (MacLeod, 2002). Otra tendencia es usar directamente alguna de las variables morfométricas (Rohlf, 2002; Goloboff *et al.*, 2006), sin que aun exista un consenso sobre cual de las variables generadas se deban utilizar (e.g. Deformaciones Parciales, Deformaciones Relativas, Deformaciones Singulares; ver MacLeod & Forey, 2002; Zelditch *et al.*, 2004). Para el análisis se pueden utilizar paquetes computacionales diseñados para datos continuos, como lo es TNT (Trees with new Technology) (Goloboff *et al.*, 2008) que emplea el método de Máxima Parsimonia o el programa PHYLIP (Felsenstein, 1989) el cual utiliza el método de máxima verosimilitud utilizando el algoritmo para datos continuos como lo propone Felsenstein (1981). Otra alternativa es mediante el uso directo de las coordenadas, mediante un algoritmo implementado en el paquete TNT (Goloboff *et al.*, 2008; Catalano *et al.*, 2010; Goloboff & Catalano, 2011). Por estas razones la aplicación directa de los datos morfométricos para realizar inferencias filogenéticas aún no ha sido ampliamente difundida, en el grupo de los peces los primeros trabajos de los cuales se tiene conocimiento fueron publicados en el año de 2005 con el método de máxima

verosimilitud (Acero *et al.*, 2005) y en el 2011 con el método de máxima parsimonia (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011).

Una de las ventajas de utilizar los datos morfométricos para inferir la filogenia se basa en la facilidad y economía para analizar a los especímenes ya que se pueden utilizar organismos provenientes de museos y colecciones de referencia a un costo moderado. Otra ventaja de los datos morfométricos es que los cambios en la forma reflejan el cambio en varios genes. Por esta razón es posible que dichos cambios se encuentren codificados por la expresión de un grupo de genes. También se tiene que tener presente que por lo general las descripciones y las determinaciones de los organismos se basan en la morfología de los especímenes (Hills & Weins, 2000). Pero al igual que los marcadores moleculares, no todas las estructuras morfológicas contienen señal filogenética por lo que los datos morfométricos deberán derivar de caracteres con potencial de aportar resolución filogenética para la colección de terminales estudiadas.

Los nucleótidos como caracteres útiles en la Sistemática

El uso de la información dentro de los genes para resolver problemas filogenéticos fueron utilizados por primera vez hace más de 30 años, cuando se emplearon sondas para marcar RNA ribosomal para identificar e inferir filogenia de eubacterias y arqueobacterias (Fox *et al.*, 1980). A partir de entonces su uso se ha difundido de manera exponencial hasta el punto que recientemente se han hecho esfuerzos para generar grandes bases que tienen la intención de resguardar y difundir la información genética de la biodiversidad global (Hebert *et al.*, 2003; Tautz *et al.*, 2003).

De manera general se aceptan tres enfoques para la utilización del ADN en la sistemática (Vogler & Monaghan, 2006). Un enfoque del uso del ADN para auxiliar a la taxonomía es la generación de los llamados códigos de barra (barcodes, por su denominación en inglés). Los códigos de barras se fundamentan en la secuenciación de un gen dado de algún espécimen claramente identificado, así posteriormente esta secuencia servirá de referencia para comparar la información de especímenes colectados y así poder identificarlos de una manera sencilla y

con un escaso margen de error (Vogler & Monaghan, 2006). Si bien esta idea no es nueva ha sido extendida por la iniciativa de Hebert *et al.* (2003), la cual implica la estandarización de un fragmento del gen Citocromo Oxidasa I (COI). Cabe resaltar que los códigos de barras no son un sistema taxonómico por si mismo, mas bien es un sistema de identificación (Vogler & Monaghan, 2006).

Otro de los enfoques moleculares de la taxonomía es la utilización de unidades moleculares taxonómicas operacionales (MOTU, por sus siglas en ingles). Esta aproximación se implementó por vez primera por Floyd *et al.* (2003) para trabajar con nematodos. Una MOTU se define como un grupo de secuencias que difieren con respecto a otras por un número determinado de cambios en sus bases. La forma práctica de trabajar con las MOTUs es la secuenciación completa de los organismos dentro de las muestras y se utiliza el supuesto de que cada MOTU (clado de secuencias) es una especie diferente (Vogler & Monaghan, 2006). Esta metodología es especialmente útil para trabajos ecológicos y se utiliza comúnmente para caracterizar comunidades bacterianas, micológicas, meiofauna criptica, entre otras.

Otra estrategia para utilizar los datos moleculares en aplicaciones taxonómicas es lo que se conoce como taxonomía del ADN o taxonomía molecular. Esta perspectiva fomenta la adquisición de la mayor cantidad de *locus*, así como el muestreo intensivo a lo largo del intervalo de distribución de las especies de interés. Lo anterior para poder representar la variabilidad de las especies, y así poder distinguir los linajes que representan a una especie lo que es útil como un criterio objetivo para la delimitación de las especies (Tautz *et al.*, 2003; Blaxter, 2004; Vogler & Monaghan, 2006).

El análisis de las secuencias de los genes es una de las áreas más activas dentro de los usos de los datos moleculares en la sistemática. Esta estrategia ha sido ampliamente utilizada para inferir filogenias (Nei & Kumar, 2000; Wiley & Lieberman, 2011) y tienen la ventaja de emplear una gran cantidad de caracteres (Hills & Weins, 2000). También, a partir del análisis molecular es posible comparar linajes no emparentados cercanamente, los cuales por la ausencia de de diversos

caracteres morfológicos compartidos, la sistemática basada en expresiones fenotípicas resutaría complicada (Hills & Weins, 2000).

Si bien los datos moleculares presentan algunas ventajas sobre los datos tradicionalmente usados en taxonomía tampoco puede ser aceptados que éstos sean considerados como la única fuente de información requerida. Por ejemplo, el análisis de secuencias puede no soportar diferencias entre individuos aun existiéndolas, cuando el proceso de especiación se deba a cambios en el número de cromosomas (e.g. poliploidias) (Moriz & Cicero, 2004). También, existen especies que son difíciles de distinguir molecularmente cuando el tiempo que han tenido para divergir, después del aislamiento, no ha sido suficiente. De esta manera, información de naturaleza distinta debe ser incluida para justificar el estatus taxonómico conveniente. Por ejemplo, en algunos grupos de aves es necesario usar patrones de canto, así como datos ecológicos para discriminarlas (American Ornithologists' Union, 1998; Moriz & Cicero, 2004). Quizá lo más importante que debe resaltarse es que las secuencias de los genes por lo general no aportan tanta información para el conocimiento de la biología de la especie, como podría ser aquel inferido y sportado por análisis conductuales, fisiológicos o anatómicos (e.g. arquitectura del aparato mandibular). Considerando lo anterior, el uso de distintas estrategias puede llevar a una mejor comprensión y descripción del elenco taxonómico con el que contamos.

Particularmente, para resolver el problema abordado en este trabajo las técnicas utilizadas no han sido implementadas anteriormente y se espera que en conjunto con la información existente de las descripciones morfológicas y osteológicas (e.g. Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987; Álvarez-Pliego, 2010), se reconozca con más elementos las relaciones entre las especies del género *Diapterus*.

ANTECEDENTES

El estatus taxonómico de la familia Gerreidae ha sido ampliamente debatido, ya que ha experimentado desde cambios de nomenclatura (e.g. antes Gerridae,

nombre asignado por prioridad a un insecto hemíptero; Bailey & Moore, 1963) hasta de categoría taxonómica (e.g. previamente ubicada en la familia Leiognathidae; Gosline, 1971).

Los estudios sobre el desarrollo ontogenético han sido importantes para el conocimiento de las especies incluidas en la familia Gerreidae. Ortiz-Galindo (1991) describió la ontogenia inicial de *Eugerres axillaris* (= *E. lineatus*); Jiménez-Rosenberg (1994; 1998) estudió el desarrollo de tres especies de *Eucinostomus*, y Jiménez-Rosenberg *et al.* (2003) el desarrollo larval, prejuvenil y juvenil de *Diapterus peruvianus* (= *D. brevirostris*). Álvarez-Pliego (2004) describió el desarrollo osteológico de *Diapterus peruvianus* (= *D. brevirostris*) desde su ontogenia inicial, complementando los trabajos sobre esta especie de Kobelkowsky & Alemán-Rivero (2000) y de Kobelkowsky (2003).

Las relaciones filogenéticas de especies selectas de la familia Gerreidae han sido abordadas previamente mediante análisis moleculares (Espinosa *et al.*, 1993; Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer (2003a; 2003b); Chen, *et al.* 2007). Los resultados reportados indican un mayor parentesco entre los géneros *Diapterus* y *Eugerres* con respecto al resto de los géneros integrantes de la familia. Estos resultados concuerdan con la propuesta de similitud entre *Diapterus-Eugerres* así como entre *Eucinostomus-Gerres* basada en caracteres morfológicos (Deckert, 1973; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; De La Cruz-Agüero, 2001; Ortiz-Galindo, 2009). Sin embargo, un mayor número de ejemplares y especies debe ser revisado para una mejor comprensión de las relaciones al interior de la familia.

En los últimos 70 años se han llevado a cabo revisiones taxonómicas en diferentes grupos dentro de la familia Gerreidae en América, entre los cuales destacan las revisiones del género *Eucinostomus* llevadas a cabo por Curran (1942), Zahuranec (1967), Matheson (1983), Matheson & McEachran (1984), De La Cruz-Agüero & Galván-Magaña (1992) y más recientemente por De La Cruz-Agüero (2001), quien reconoce la validez de ocho especies en este género.

En cuanto el género *Eugerres* González-Acosta (2005) y González-Acosta *et al.* (2005) realizaron una revisión del género aclarando la translocación nomenclatural entre *E. axillaris* y *E. lineatus*; aportando así las evidencias para el reconocimiento de *E. awlae* como una especie válida y la sinonimia de *E. periche* con *E. brevimanus*.

A nivel mundial el género *Gerres* es el más estudiado. Sin embargo, la mayoría de los trabajos han sido enfocados en la región del Océano Índico y el Pacífico occidental debido a que la mayor diversidad de especies de este género se encuentra en dicha zona (e.g. Iwatsuki & Kimirua, 1997; Iwatsuki *et al.*, 2002; Chakraborty *et al.*, 2006; Iwatsuki & Heemstra, 2007). Este esfuerzo ha llevado a la descripción de varias nuevas especies en los últimos años. En América solo se encuentra una especie reconocida, *Gerres cinereus*, distribuida en las dos costas (Atlántico occidental, Pacífico oriental) lo cual ha causado polémica, ya que se han encontrado diferencias entre los organismos provenientes de ambas cuencas. Si bien este problema ya ha sido revisado, aun existe incertidumbre en cuanto al reconocimiento de una o dos especies (Regan 1906-1908; Meek & Hildebrand, 1925; Humann & DeLoach, 2004; Burnes-Romo, 2009).

Por su parte, el género *Diapterus* presenta aun incertidumbre acerca de su taxonomía y sus relaciones filogenéticas. Dentro de este género han existido problemas nomenclaturales con la especie *D. brevirostris*. Originalmente esta especie fue descrita como *Gerres peruvianus* (Cuvier, 1830). Revisiones posteriores revelaron que esta entidad taxonómica genérica, *Gerres*, no debería de agrupar a todas las especies conocidas de Gerreidae clasificándola como *Diapterus peruvianus* (Jordan & Evermann, 1896; Meek & Hildebrand 1925). Posteriormente la revisión de los especímenes descritos como *Gerres brevirostris* por Sauvage, 1879, demostró que correspondían a *D. peruvianus*, por lo tanto se demostró que el sinónimo válido es *Diapterus brevirostris* (Sauvage, 1879) (González-Acosta *et al.*, 2007).

Otra problemática taxonómica dentro del género *Diapterus*, implica a la especie *D. aureolus*. Esta especie a pesar de que presenta caracteres compartidos con las

especies del género *Diapterus* (Álvarez-Pliego, 2010), posee una morfología corporal y características afines al género *Eucinostomus* (e.g. pigmentación de la aleta dorsal con tres bandas y la espina anal de menor longitud que el hueso interhemal). También, presenta diferencias claras con respecto al resto de las especies de la familia tales como presencia de una aleta dorsal separada, espinas anales degadas y la línea lateral curva. Estos caracteres llevaron a Deckert (1973) a proponer en sus tesis de maestría una nueva entidad genérica monoespecífica, sin embargo esta propuesta nunca fue formalmente considerada, ya que no fue publicada. Aunque en una publicación posterior mencionan esta problemática y sugieren que es pertinente que se aborde (ver Deckert & Greenfield, 1987).

Posteriormente en la tesis doctoral de Álvarez-Pliego (2010) se propone que el género *Diapterus* es un grupo monofilético que comprende las cuatro especies y considera que los caracteres autapomórficos de *D. aureolus* (hueso paraesfenoides sin quilla y proceso coronoides del hueso angular sin presentar forma de gancho) son suficientes para la creación de un subgénero, (*Deckertia*).

JUSTIFICACION

La importancia de este trabajo puede ser desglosada en lo siguientes puntos:

Se aborda un problema sobre la sistemática de un género que ha mostrado conflictos taxonómicos y filogenéticos. Esto deriva en consideraciones relevantes que tienen que ver con el soporte al conocimiento de la biodiversidad de nuestro país. También deriva en una mejor comprensión de los procesos históricos ocurridos que han propiciado los patrones disyuntos de distribución anfiamericana de las especies actuales.

Asociado a lo anterior, la estrategia de análisis utilizada en el presente estudio podría auxiliar, como base metodológica, a los análisis relacionados con problemas taxonómicos en otros grupos, ya que estos muchas veces solo se soportan en enfoques netamente descriptivos. Finalmente debido a que en esta propuesta se emplean herramientas morformétricas para generar hipótesis

filogenéticas, será otro antecedente del empleo de los datos morfométricos en estudios sobre sistemática.

OBJETIVOS

General

- Revisar la Sistemática del género *Diapterus* empleando datos morfométricos y moleculares.

Particulares

- Revisar la variación morfológica al interior de las especies de *Diapterus* mediante técnicas de morfometría geométrica.
- Explorar las relaciones filogenéticas utilizando datos de secuencias de genes, así como con datos provenientes de la morfometría geométrica.
- Proponer una taxonomía acorde a la historia evolutiva del grupo.
- Sugerir eventos de especiación que pudieron dar lugar al arreglo filogenético propuesto mediante el uso de relojes moleculares.

MATERIAL Y MÉTODOS

Obtención de datos morfométricos

Para los análisis morfométricos se revisó un total de 287 especímenes del género *Diapterus* cuyo intervalo de tallas fluctuó entre los 19 y 220 mm de longitud patrón o estándar (LS). Las muestras comprenden las cuatro especies reconocidas como validas dentro del género: la mojarra guacha *D. auratus* Ranzani, 1842 ($n= 65$), mojarra palometa *D. aureolus* (Jordan & Gilbert, 1882) ($n= 76$), mojarra de aleta amarilla *D. brevirostris* (Sauvage, 1879) ($n= 87$) y la mojarra de estero o caitipia *D.*

rhombus (Cuvier, 1829) ($n= 59$). Se utilizó una especie de cada uno de tres géneros de la familia Gerreidae (*Eugerres lineatus* $n=20$; *Gerres cinereus* $n=20$ y *Eucinostomus entomelas* $n=20$) como grupos externos en los análisis filogenéticos.

Las muestras provienen de recoletas *in situ* (Mazatlán, Nayarit y Veracruz) así como de préstamos de colecciones científicas nacionales y extranjeras (CICIMAR-CI Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN; FLMNH: Museum of Natural History, University of Florida; CNPE: Colección Nacional de Peces; Instituto de Biología, U.N.A.M.; AMNH American Museum of Natural History; UCR Universidad de Costa Rica y EMCI: Colección Ictiológica; Ciencias de Mar y Limnología, Estación Mazatlán, I CMyL-U.N.A.M.). Todo el material revisado en el presente trabajo se encuentra bajo resguardo de la Colección Ictiológica (CI) del CICIMAR-IPN (<http://coleccion.cicimar.ipn.mx>). Debido a lo anterior se tienen muestras provenientes de varias localidades del intervalo de distribución de las especies, por lo tanto se asume que el presente trabajo incluye una parte importante de la variabilidad que puede existir al interior de cada especie.

Todos los organismos fueron fotografiados mediante una cámara digital montada sobre una base y con una escala métrica. En todos los casos se capturó el lado izquierdo del espécimen. Las imágenes en formato digital se almacenaron en una computadora personal para su posterior caracterización morfométrica, la cual fue realizada mediante la digitalización de marcas (término conocido en la literatura anglosajona como “landmarks”), representadas mediante coordenadas X,Y. Todas las digitalizaciones fueron realizadas empleando el programa TpsDig 1.4 (Rohlf, 2004). En el presente trabajo se empleó una constelación de 16 marcas (Fig. 2) que en conjunto describen de una manera completa la forma corporal de los organismos. Las coordenadas obtenidas fueron ajustadas utilizando el procedimiento de superposición de Procrustes Generalizado (ver. Rohlf & Slice, 1990) en el programa CoordGen6fn (Sheets, 2004).

Obtención de datos moleculares

Para el análisis molecular se obtuvieron 19 muestras de músculo de las cuatro especies; *D. auratus* ($n= 5$), *D. aureolus* ($n= 7$), *D. brevirostris* ($n= 5$), y *D. rhombeus* ($n= 2$), las cuales fueron almacenadas en viales conteniendo etanol al 95%. En el laboratorio, el ADN total se obtuvo mediante un kit de extracción Qiagen, siguiendo el protocolo recomendado por el fabricante. Una vez obtenido el ADN total, se amplificaron tres fragmentos de genes mitocondriales (12S, 16S y COI) y un fragmento nuclear (RAG1). Además se obtuvo una secuencia de cada fragmento para cada grupo externo del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>) (Tabla I):

Tabla I Números de acceso de las secuencias resguardadas en el GenBank.

Especie	12S	16S	COI	RAG1
<i>Gerres cinereus</i>	EF095601.1	EF095573.1	EF095666.1	GU225291.1
<i>Eucinostomus gula</i>	EF095598.1	EF095570.1	EF095663.1	GU225236.1
<i>Eugerres plumieri</i>	EF095600.1	EF095572.1	EF095665.1	GU225258.1

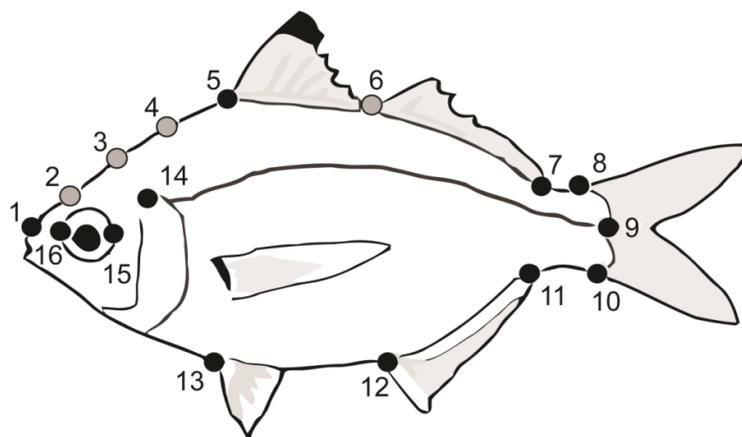


Figura 2 Configuración generada a partir de 16 marcas. Las marcas negras son marcas naturales y las grises se consideran semimarcas debido a que son fijadas utilizando una plantilla creada a partir de las marcas naturales.

La amplificación se realizó mediante una reacción en cadena de la polimerasa (PCR, por sus siglas en inglés), utilizando los siguientes iniciadores (e.g. primers o cebadores) para cada fragmento: El gen 12S se amplificó empleando los iniciadores L1091 y H1478 (Kocher *et al.*, 1989); el 16S con los iniciadores 16Sar-L y 16Sbr-H (Palumbi, 1996) y el COI con los iniciadores FishF1 Y FishR1 diseñados por Ward *et al.* (2005). Estos iniciadores ya han sido empleados en especies de la familia Gerreidae (Chackraborty *et al.*, 2006; Sparks *et al.*, 2005; Chen *et al.*, 2007). Para el caso del RAG1 se emplearon iniciadores diseñados para el presente trabajo usando el programa Primer3 (Rozen & Skaletsky, 2000). Se diseñaron dos pares (DauraRAG1F1-DauraRAG1R1 y DauraRAG1F1-DauraRAG1F2) para obtener una secuencia de aproximadamente 1400 pb. Los iniciadores diseñados para amplificar un fragmento del gen RAG1 se reportan a continuación:

- DauraRAG1F1 (ATCTCTGGATGGGCTTCCTC)
- DauraRAG1R1 (AAAAGGGGTTGGTTCTCCAT)
- DauraRAG1F2 (GATGAGAAGATGGTGCGTGA)
- DauraRAG1R2 (CCAGGGTCTTGTGCAGGTAA)

Cada reacción fue realizada empleando un volumen de 35 µl conteniendo: Buffer de PCR 1X (Invitrogene), 0.2 mM de dNTP mix, 0.48 µM de cada primer, 4.0 mM de MgCl₂, y 2.5 U de Taq ADN polymerase (Invitrogene). Las condiciones de termociclador fueron: 2 min a 94°C, seguido de 35 ciclos, cada uno de los cuales consistió de 3 pasos: 1) 1 min a 94°C; 2) 1 min a 58°C para el 12s y el 16s, 1 min a 66.5°C para el RAG1 y 30 segundos a 54°C para el COI; 3) 2 min a 72°C. Se realizó una extensión final compuesta de 4 min a 72°. El éxito de la amplificación fue confirmado con una electroforesis en gel de agarosa al 1%.

Todas las amplificaciones fueron secuenciadas (MacroGen, Corea) en ambos sentidos empleando para cada fragmento los mismos iniciadores utilizados en sus amplificaciones. Las secuencias fueron editadas y arregladas manualmente empleando el programa Sequencher Ver 4.5 (GeneCode, Inc.). El alineamiento se

llevo a cabo empleando el algoritmo de ClustalW implementado en el programa MEGA Ver. 5 (Tamura *et al.*, 2011).

Correspondencia taxonómica

Para probar la concordancia entre las unidades biológicas del género *Diapterus* y las secuencias se realizó un dendrograma empleando el algoritmo del vecino más cercano y el número de diferencias nucleotídicas como medida de distancia. Posteriormente se describió la variabilidad de cada marcador comparando el porcentaje de sitios variables con respecto a sitios conservados. Esto se realizó mediante el programa MEGA Ver. 5 (Tamura *et al.*, 2011).

Variabilidad morfológica

Patrones de crecimiento.

Una vez comprobada la correspondencia entre los datos moleculares y las especies aceptadas para el género se llevó a cabo la exploración de los patrones de crecimiento de cada especie empleando la longitud estándar (LS) como medida de talla y la distancia Procrustes como una medida de la variación morfológica. La talla fue determinada como la distancia entre dos marcas (1-9, Fig. 2) a partir de coordenadas obtenidas de la digitalización de cada organismo utilizando el programa Tmorphgen6 (Sheets, 2004). Para obtener la variación morfológica, primero se estimó una forma promedio para cada especie a partir de los tres organismos más pequeños y posteriormente todos los especímenes (por especie) fueron comparados con su correspondiente forma promedio, para obtener así la Distancia Procrustes. Estos datos permiten relacionar la variación morfológica con la talla y visualizar los cambios morfológicos en cada especie durante el crecimiento a través de gradillas finas de deformación. Este proceso se realizó utilizando el software Regress6 (Sheets, 2004).

Para comparar la tasa del cambio morfológico ocurrido durante el incremento en talla entre las especies, las trayectorias (relación variación morfológica-tamaño del centroide) fueron linealizadas aplicando logaritmo natural al tamaño del centroide. Cabe aclarar que solo para las comparaciones entre trayectorias se utilizó el

tamaño del centroide en vez de la LS como estimador de la talla, ya que esta medida (el centroide) es la que presenta mayor independencia con respecto a la forma (Bookstein, 1991). Seguido de la linearización se realizó una prueba de homogeneidad de pendientes y un análisis de covarianza usando el programa de computo Statistica v.8 (www.Statsoft.com).

Para comparar las direcciones de los cambios morfológicos durante el crecimiento se realizó una comparación pareada entre los ángulos de los vectores. Dichos vectores fueron producto de la sumatoria de los vectores de cada deformación parcial con respecto al tamaño del centroide (ver. Zelditch *et al.*, 2000; Zelditch *et al.*, 2004). Se probó que cada ángulo así como que cada comparación pareada no fuera producto del azar creando un intervalo de confianza a partir de 900 permutaciones. El análisis previo fue realizado en el programa VecCompare6 (Sheet, 2004). La matriz resultante de este análisis se utilizó para construir un dendrograma utilizando el algoritmo UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean, por sus siglas en inglés) en el módulo Neighbor del programa PHYLIP v. 3.69 (Felsenstein, 1989).

Comparación de la forma

Previo a la comparación morfológica, los datos fueron revisados para restringir el análisis a aquellos individuos cuya variación morfológica no fuera consecuencia del efecto de la alometría. Esto se realizó excluyendo arbitrariamente los organismos que se encontraban en el intervalo de tallas en donde existe efecto sobre la forma debido al crecimiento. Para esto se utilizó el criterio de eliminar del análisis los datos que se encontraran en el intervalo de tallas donde un incremento en la talla implicaba un incremento significativo en la distancia Procrustes, considerando los resultados de los análisis previos. Debido a lo anterior se redujo el tamaño de muestra para la comparación de la forma: *D. auratus* ($n= 20$), *D. aureolus* ($n= 73$), *D. brevirostris* ($n= 38$), *D. rhombeus* ($n= 40$).

Con los individuos seleccionados se realizó un Análisis de Variables Canónicas (AVC) el cual permite estimar el grado de diferenciación morfométrica. Por medio de un análisis múltiple de varianza (MANOVA) se probó la robustez estadística de

la diferenciación entre las formas de las especies. Estos análisis se realizaron utilizando el programa CVA Gen6 (Sheets, 2004). El cálculo de las distancias cuadráticas de Mahalanobis entre los grupos del AVC se utilizó para construir un dendrograma por medio del algoritmo de agrupación UPGMA, con el fin de visualizar las afinidades entre las formas de las diferentes especies. Estos últimos dos análisis se realizaron por medio de los programas de cómputo Statistica v.8 (www. Statsoft.com) y el módulo Neighbor del programa de cómputo PHYLIP v. 3.69 (Felsenstein, 1989), respectivamente.

Filogenia

Para inferir las relaciones filogenéticas, los datos morfométricos y moleculares se analizaron de manera separada. Los datos morfométricos empleados fueron las deformaciones relativas con los algoritmos de Parsimonia y de Máxima Verosimilitud mientras que para los datos moleculares (genes: 12s, 16s, COI y RAG1) se empleó de igual manera el método de Parsimonia además del método Bayesiano. Es pertinente resaltar que para estos análisis se incluyó la información de especies de géneros de la familia, *Gerres*, *Eucinostomus* y *Eugerres*.

Morfométrica

Se ha sugerido que para que los datos de forma puedan ser utilizados de mejor manera en inferencias filogenéticas es necesario analizar una estructura compleja o bien dividir o fraccionar la forma de interés, analizando de este modo varios caracteres de manera independiente (Rohlf, 2002; Macleod, 2002). Por esta razón la forma corporal se dividió en tres secciones: región cefálica (Marcas: 1,2,3,4,5,13,14,15,16); región torácica (Marcas: 5,6,7,11,12,13) y el pedúnculo caudal (Marcas: 7,8,9,10,11) (Fig. 2). Además se incluyó la aleta dorsal como un carácter extra, sobre la cual se consideraron 12 marcas adicionales (Fig. 3).

Para obtener los datos para el análisis filogenético se ajustaron las configuraciones de cada una de las estructuras por separado con el método Procrustes generalizado. Posteriormente se extrajeron los valores de los ejes de las deformaciones relativas (Relative Warps) de cada estructura a partir de un

análisis de componentes principales PCAgen6 (Sheets, 2004), y posteriormente los valores se promediaron por estructura y por especie. Una vez obtenidas las matrices, éstas se combinaron (ANEXO 1).

La matriz de deformaciones relativas, conformada por los valores promedio de las deformaciones relativas por especie, se utilizó para los análisis de Máxima Parsimonia y de Máxima Verosimilitud. La generación de la hipótesis filogenética bajo el método de Máxima Parsimonia se realizó utilizando el programa de cómputo TNT (Goloboff, *et al.*, 2008). El criterio para generar los árboles fue búsqueda exhaustiva. Para generar los árboles con Máxima Verosimilitud empleando datos continuos se usó el modulo ContML del paquete PHYLIP v3.2 (Felsenstein, 1973; Felsenstein, 1989) sin considerar un arreglo global e incorporando las especies de la siguiente manera (*D. auratus*, *D.aureolus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus*, *Eucinostomus entomelas*, *Eugerres lineatus* y *Gerres cinereus* como grupo externo).

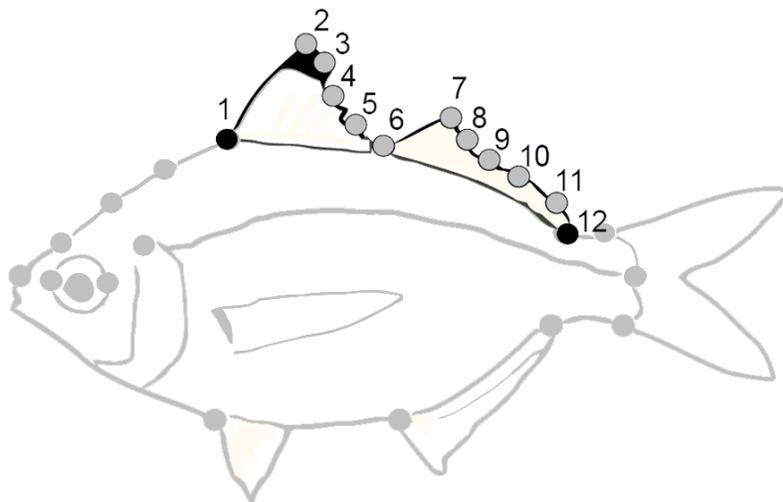


Figura 3 Marcas utilizadas para representar la forma de la aleta. Las marcas naturales fueron 1 y 12. El resto de marcas se colocó creando una plantilla a partir de marcas naturales.

Molecular

En este caso solo se empleó una secuencia por espécimen y se analizó por separado cada gen, tanto los mitocondriales (12s, 16s y COI) como el nuclear (RAG1). También, se concatenaron las matrices para buscar un árbol incluyendo toda la información disponible (ANEXO 1).

Se utilizó el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) para generar los árboles de Máxima Parsimonia con los datos moleculares mediante el criterio de búsqueda exhaustiva. También, con los datos moleculares se contruyó un árbol empleando la máxima probabilidad posterior (método Bayesiano), para lo cual fue necesario seleccionar previamente el modelo de sustitución nucleotídica que mas se ajustara a los datos. Para esto se utilizó el programa JmodelTest (Posada, 2008). El modelo de sustitución se selecciono arbitrariamente para cada gen tomando en consideración los parámetros del criterio de información Bayesiana (BIC, por sus siglas en inglés) y del criterio de información de AKAIKE (AIC, por sus siglas en inglés).

Una vez seleccionado el modelo, se buscaron los árboles óptimos con el método Bayesiano implementado en el programa Mr. Bayes v. 3.1.2 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). La búsqueda de los árboles se hizo con dos cadenas de 2'000,000 generaciones con una frecuencia de muestreo de cada 100. Para reconocer el punto de convergencia de las cadenas durante el proceso de búsqueda se utilizó el programa Tracer v. 1.5 (Rambaut & Drummond, 2007). Una vez concluido el procedimiento, se eliminó el primer cuarto de los muestreos (parámetros y árboles), con la intención de solo retener los árboles con valores de probabilidades posteriores estables. El proceso inicia con valores de verosimilitud bajos y van estabilizandose conforme aumentan los muestreos.

Optimización de la forma sobre el árbol molecular

A partir del árbol filogenético generado con el análisis bayesiano de los cuatro marcadores moleculares se optimizó el carácter "forma" (Fig. 2) con la intención de visualizar el cambio a lo largo de la topología. Para esto se utilizaron los datos

de las configuraciones Procrustes promedio de cada especie. El método de optimización para calcular las formas hipotéticas en los nodos internos del árbol, consistió en utilizar la medida de cambio de "parsimonia cuadrada" conocida por su definición en inglés como "Squared-Change Parsimony", tal como lo propuso Rohlf (2002) basado en las propuestas de Huey & Bennett (1987) y Maddison (1991). El programa utilizado para este fin fue TpsTREE v 1.12 (Rohlf, 2000).

Biogeografía histórica

Con la intención de realizar inferencias acerca de la biogeografía actual así como de la historia del grupo se construyó un árbol filogenético calibrado en un tiempo relativo. Para esto el primer paso fue probar si los marcadores utilizados presentaban una tasa de sustitución constante a lo largo del tiempo mediante una prueba de relojes moleculares. Ésta emplea el estadístico X^2 y los valores de máxima verosimilitud obtenidos a partir de un árbol generado con el método bayesiano. Los valores de máxima verosimilitud se obtuvieron con base en dos supuestos: 1) considerando que el marcador se comporta como reloj molecular estricto y 2) que el marcador presenta tasas de sustitución diferencial a lo largo del árbol. Esto se realizó independientemente para cada uno de los fragmentos, de acuerdo con el método propuesto por Kimura en 1980, con los programas Mega v.5 (Tamura *et al.*, 2011) y Mr. Bayes (Huelsenbeck & Ronquist, 2001). Una vez probada la hipótesis del reloj molecular (de los cuatro genes) el árbol Bayesiano se ultrametrizó con el algoritmo NPRS (Non Parametric Rate Smoothing) empleando el programa TreeEdit v1.0a10 (Rambaut, 2007).

Posteriormente este árbol (ultramétrico) se calibró en el tiempo relativo empleando un valor arbitrario (100 +/-10) como fecha de especiación del nodo ancestral. La calibración del árbol se realizó con el programa de computo BEAST v. 1.4 (Drummond & Rambaut, 2007). Una vez con esta información se generaron 2 cadenas de Markov con 2'000,000 de generaciones esto para obtener un intervalo de confianza (95%) de la posición relativa de los nodos del árbol. Mientras que los parámetros de ajuste se revisaron utilizando el programa Tracer v. 1.5 (Rambaut & Drummond, 2007).

RESULTADOS

Correspondencia taxonómica

La longitud de los fragmentos (número de pares de bases) que se analizaron fueron: 355, 415, 652 y 1141 para el 12S, 16S, COI y el RAG1 respectivamente. El fragmento con un mayor número de sitios variables entre las especies fue el COI (27% de su longitud), seguido por el 16S (12.5%), el 12S (11.3%) y finalmente el RAG1 (4.9%). La descripción de las variaciones inter-específicas se presenta con mayor detalle en el ANEXO 2. Los dendrogramas generados soportan cuatro grupos claramente distinguibles entre sí (Fig. 4), cada uno de estos corresponde a cada una de las especies validas del género *Diapterus*.

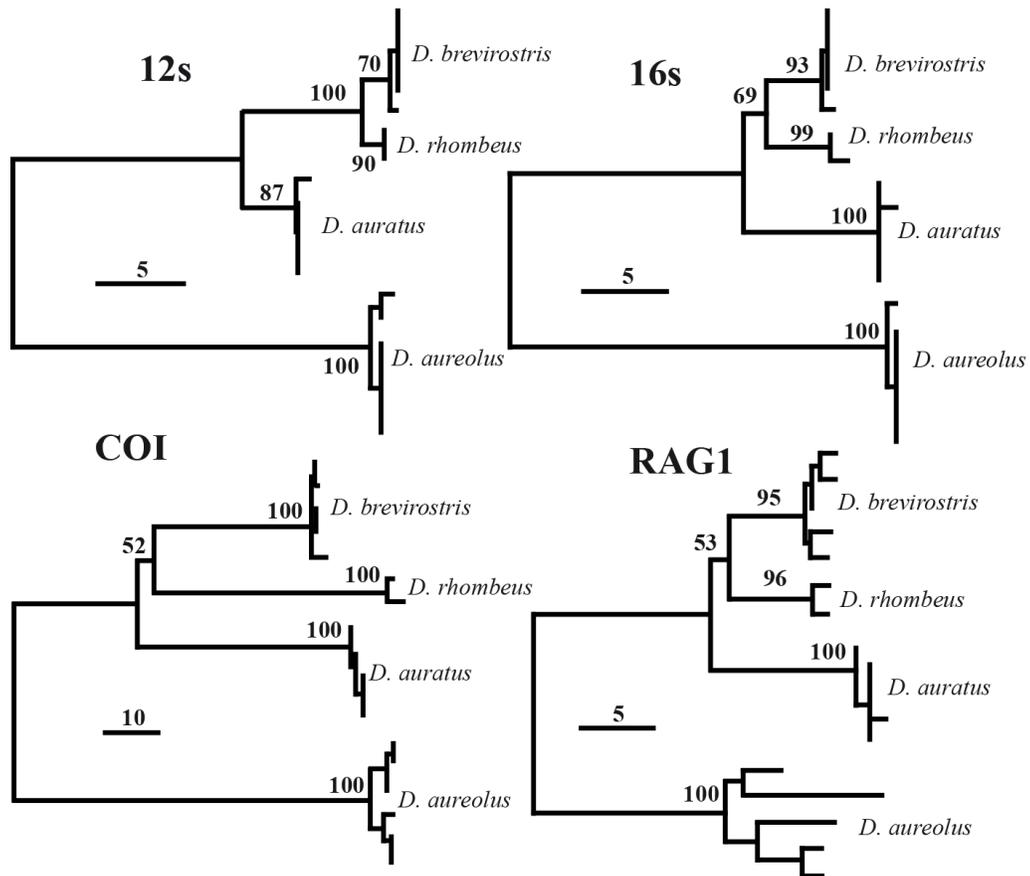


Figura 4 Dendrogramas generados utilizando el algoritmo de agrupación del vecino más cercano y las diferencias nucleotídicas como medida de distancia no corregida (ver escala), con cada uno de los cuatro fragmentos analizados (12S, 16S, COI y RAG1). Los números dentro de los árboles indican el soporte de los nodos el cual fue generado por medio de una prueba de remuestreo (*bootstrap*) con 1000 permutaciones.

Variabilidad morfológica

Patrones de crecimiento.

Las trayectorias de deformación que presentaron las especies conforme al incremento en talla mostraron una tendencia similar al de las curvas de crecimiento individual (Fig. 5). En tallas iniciales los cambios morfológicos presentan una tasa elevada pero conforme los organismos incrementan su tamaño la tasa disminuye de tal manera que tienden a tener un comportamiento asintótico.

Las gradillas de deformación (Fig. 5) sugieren que los cambios morfológicos que suceden en relación con el crecimiento están asociados con una elevación de la zona dorsal del cuerpo así como una proyección de la zona ventral, que dan como resultado un individuo que se puede describir como de mayor altura. Además se presentó una alometría negativa en la zona del rostro y en el pedúnculo caudal, acentuando la altura corporal que caracteriza a los organismos adultos (Fig. 5).

Diapterus aureolus fue la especie que presentó cambios morfológicos singulares dentro del género, como la elevación de la parte dorsal donde todas las marcas tienden a desplazarse hacia arriba, mientras que en las otras especies del género, los últimos puntos de la parte dorsal se desplazan en diagonal hacia arriba y a la derecha lo que da como resultado una forma más romboidal (Fig. 5). Adicionalmente *D. aureolus* no registró una reducción relativa del pedúnculo caudal, presentando diferencias en los desplazamiento de los puntos localizados en la zona ventral ya que no todas las marcas se proyectaron hacia abajo (Fig. 5).

En todas las especies los datos linearizados se ajustaron significativamente a un modelo lineal (Fig. 6), con pendientes relativamente similares. La especie con la tasa menor de deformación fue *D. auratus* mientras que *D. aureolus* y *D. brevirostris* presentaron una tasa muy similar (Fig. 6). Esta interpretación se tiene que tomar con cautela para *Diapterus aureolus* ya que presentó gran variabilidad fuera del ajuste del modelo ($R^2 = 0.23$) (Fig. 6), presumiblemente debido a que la muestra no incluye especímenes de tallas reducidas. Debido a lo anterior se

excluyó a *D. aureolus* del subsecuente análisis de covarianza (ANCOVA). No se rechazó la hipótesis de homogeneidad de pendientes sin embargo el valor de la probabilidad fue marginal ($p=0.053$) y el ANCOVA indicó diferencias significativas entre las trayectorias ($p=0.013$).

Cada especie del género *Diapterus*, tiene una dirección de cambio morfológico específica, ya que los ángulos de los vectores generados fueron significativamente diferentes ($p<0.001$). En este sentido, *D. aureolus* fue la especie que presentó el vector más divergente (Fig. 7). Además el dendrograma (Fig. 7) sugiere que *D. auratus* y *D. brevirostris* son las especies que presentan mayor semejanza en sus patrones de crecimiento.

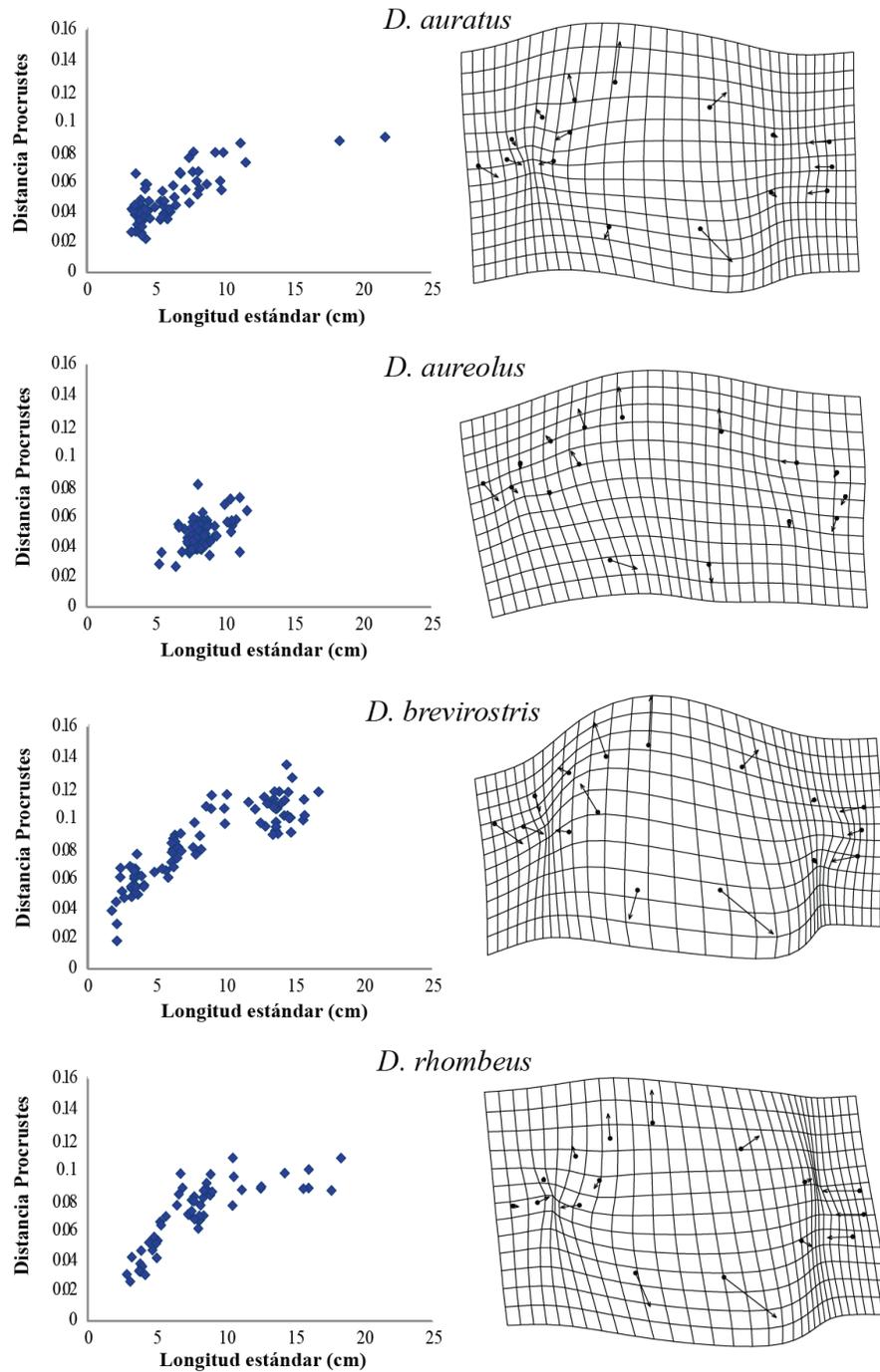


Figura 5 Trayectorias de crecimiento generadas a partir de una medida de deformación (distancia Procrustes) y la talla (longitud estándar). En el lado derecho de cada grafica se presentan las gradillas finas de deformación, las cuales expresan la dirección de cambio morfológico conforme el crecimiento, teniendo como referencia el promedio de los tres especímenes de talla menor, por especie. Las gradillas se presentan aumentadas en 2X.

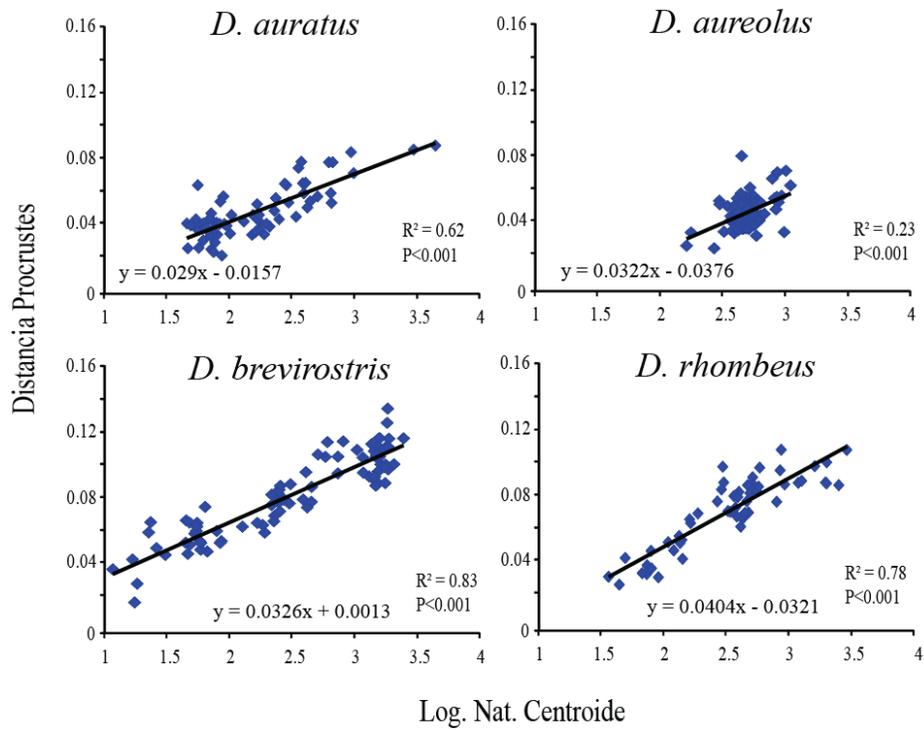


Figura 6 Curvas de crecimiento linealizadas por medio de la aplicación del logaritmo natural del tamaño del centroide. Se muestran los estadísticos referentes al ajuste de los datos a un modelo lineal.

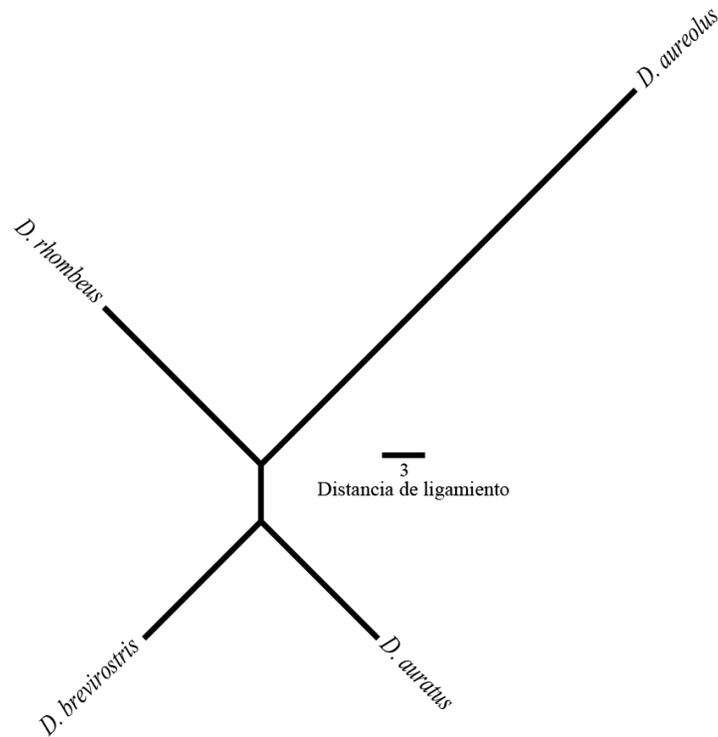


Figura 7 Dendrograma generado mediante el método de grupos de pares no ponderado con media aritmética (UPGMA, por sus siglas en inglés) empleando la matriz de la comparación pareada entre los ángulos de las trayectorias de crecimiento.

Comparación de la forma

De manera general se considero que los especímenes con tallas mayores a los 6 cm de longitud estándar (LS) presentan una forma promedio representativa para *D. auratus*, *D. aureolus* y *D. rhombeus* mientras que para *D. brevirostris* se seleccionaron los especímenes con tallas mayores a los 9 cm (LS) (Fig. 8). Este procedimiento permite aproximarse a un análisis de la variación morfológica no afectado por la forma de los individuos de tallas reducidas y a considerar las variaciones como causa natural del polimorfismo intra-específico.

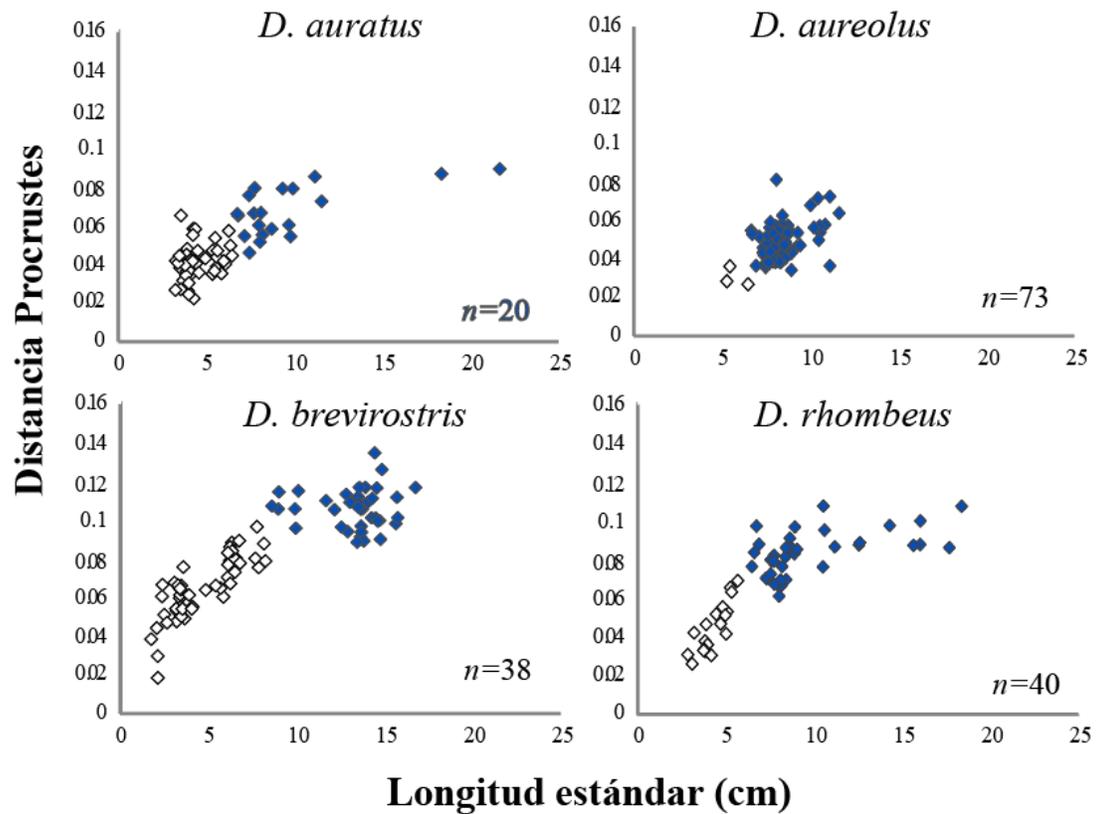


Figura 8 Selección de datos considerados como libres del efecto de la alometría. En color gris los datos removidos y en color negro los datos utilizados en las comparaciones posteriores. Se muestra el tamaño de la muestra (n) que será incluida en análisis posteriores.

El análisis comparativo de la morfología de las cuatro especies del género *Diapterus*, fue realizado por medio de la aplicación de un Análisis de Variables Canónicas (AVC). Este análisis generó 3 variables canónicas estadísticamente significativas (Tabla II).

Tabla II Parámetros de las tres variables canónicas generadas.

Variable	Lambda	Ji-cuadrada	g.l.	Probabilidad
VC1	0.0108	697.9	84	p<0.001
VC2	0.1496	292.6	54	p<0.001
VC3	0.5169	101.6	26	p<0.001

La gráfica generada a partir de los valores de las primeras dos variables canónicas representaron en conjunto el 94% del poder de discriminación del análisis (VC1 = 79 %; VC2 = 15 %). La disposición espacial de los valores sugiere que las formas de *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus* presentan una apariencia corporal más afín entre ellas (Fig. 9). La forma de *D. aureolus* se encuentra principalmente separada de las restantes especies por la primera variable canónica. La segunda variable canónica separa a *D. rhombeus* del grupo formado por *D. brevirostris* y *D. auratus*, mientras que la variable canónica 3 (VC3 = 5.7%) separa a este último (Fig. 9).

Los anteriores análisis soportan la hipótesis que las formas de las cuatro especies reconocidas del género *Diapterus* son estadísticamente diferentes. Considerando las distancias de Mahalanobis, el 93% de las muestras fueron clasificadas correctamente (Tabla III). Cabe resaltar que las especies que obtuvieron 100% de clasificación correcta fueron *D. aureolus* y *D. rhombeus*.

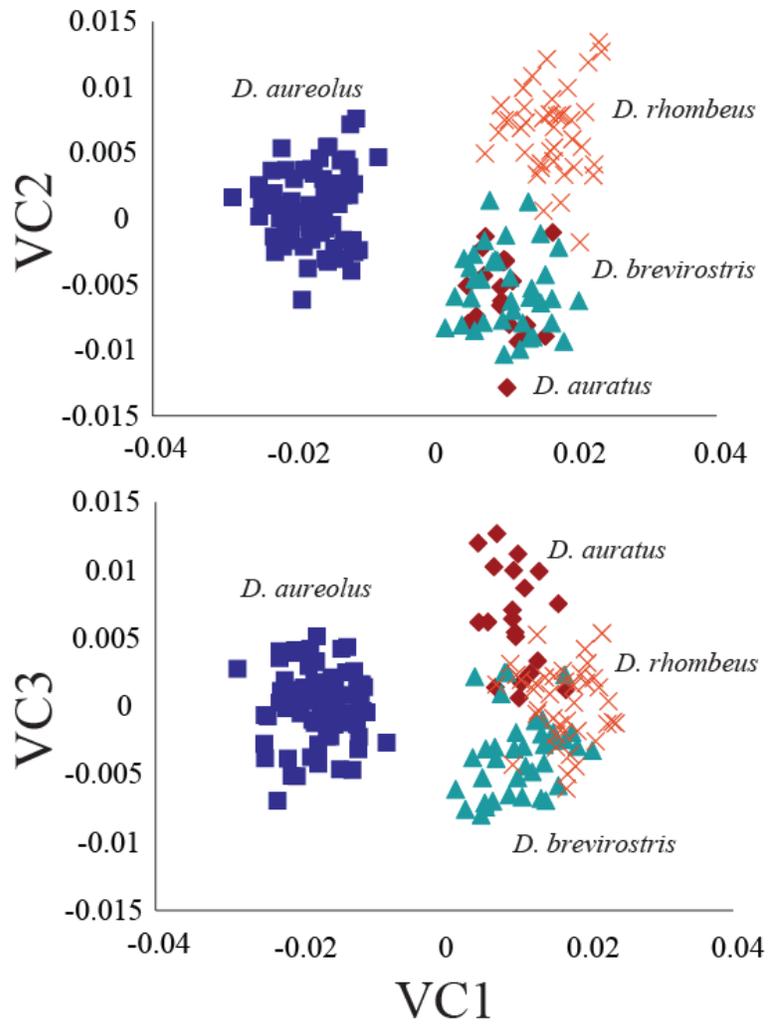


Figura 9 Análisis de variables canónicas (AVC). Dispersión de los especímenes por especie de *Diapterus* spp.

Tabla III Matriz de clasificación correcta generada a partir del análisis de variables canónicas

	<i>D. auratus</i>	<i>D. aureolus</i>	<i>D. brevirostris</i>	<i>D. rhombeus</i>	
<i>D. auratus</i>	17	0	2	1	85%
<i>D. aureolus</i>	0	73	0	0	100%
<i>D. brevirostris</i>	4	0	33	1	97%
<i>D. rhombeus</i>	0	0	0	40	100%

El dendrograma generado (Fig. 10) utilizando las distancias cuadráticas de Mahalanobis, sugiere una mayor similitud entre las formas de *D. auratus*, *D. brevisrostris* y *D. rhombeus*. *Diapterus aureolus* es la especie que presenta la forma menos afín dentro del género.

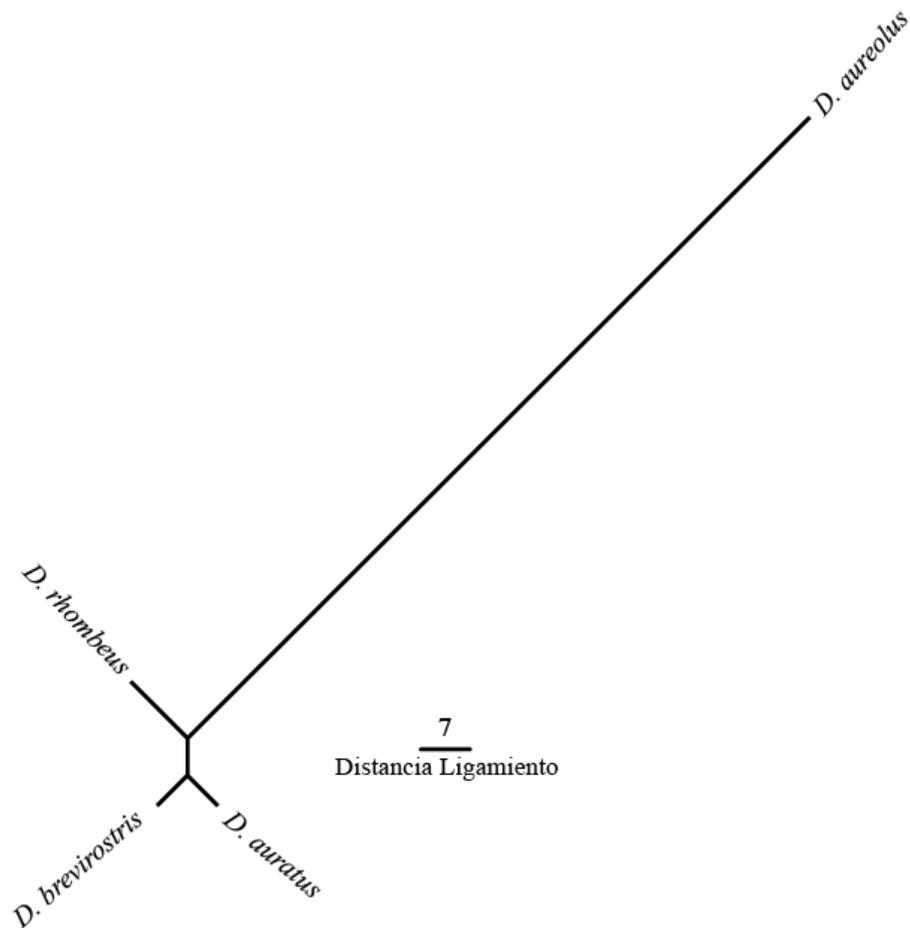


Figura 10. Dendrograma generado con el algoritmo del método de grupos de pares no ponderado con media aritmética (UPGMA, por sus siglas en inglés) utilizando las distancias cuadráticas de Mahalanobis por especie.

Filogenia

Morfométrica

El análisis utilizando el método de Máxima Parsimonia con los caracteres generados a partir de la morfometría geométrica (deformaciones relativas de la zona cefálica, tronco, pedúnculo caudal y aleta dorsal; ver métodos), recuperó un solo árbol con 1.698 pasos (Fig. 11). El número de pasos del presente análisis, es producto de un algoritmo de optimización del programa de cómputo utilizado (TNT), para datos continuos, ya que para tratar con este tipo de caracteres el programa los discretiza entre 0 y 65 estados, con una resolución de tres decimales. La monofilia del género *Diapterus* es reconocida de acuerdo con este criterio. El árbol sugiere que las especies hermanas son *D. rhombeus* y *D. breviostris*.

El árbol encontrado con las deformaciones relativas por medio del método de Máxima Verosimilitud sugiere de igual manera a *D. rhombeus* y *D. breviostris* como grupos hermanos, pero en contraste revela que el género *Diapterus* no es un grupo monofilético, ya que recupera a la especie *Eugerres lineatus* anidada al interior y deja afuera a *D. aureolus* del clado formado por *D. rhombeus*, *D. breviostris* y *D. auratus* (Fig. 12).

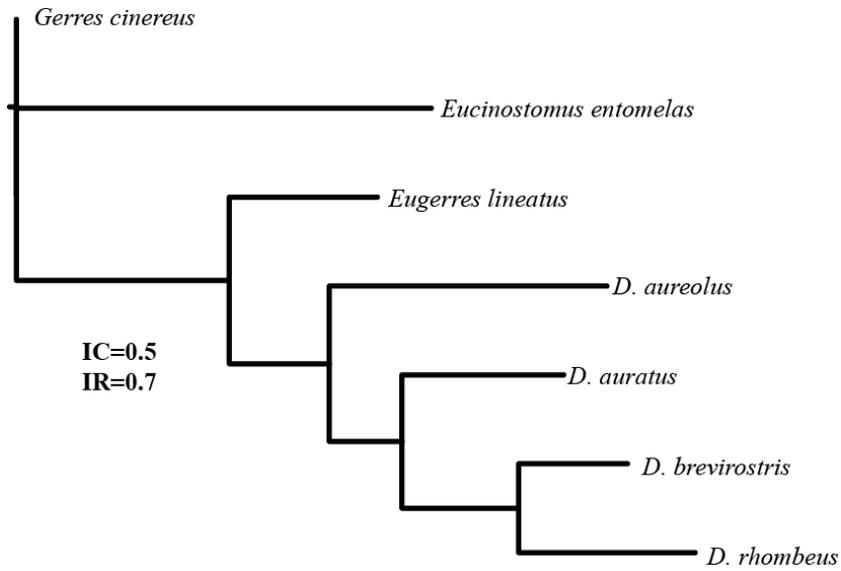


Figura 11 Árbol de Máxima Parsimonia generado a partir de las deformaciones relativas obtenidas del análisis morfométrico. Su longitud es 1.968 pasos. Se muestran los índices de consistencia y de retención. Los tamaños de las ramas son relativos al número de pasos.

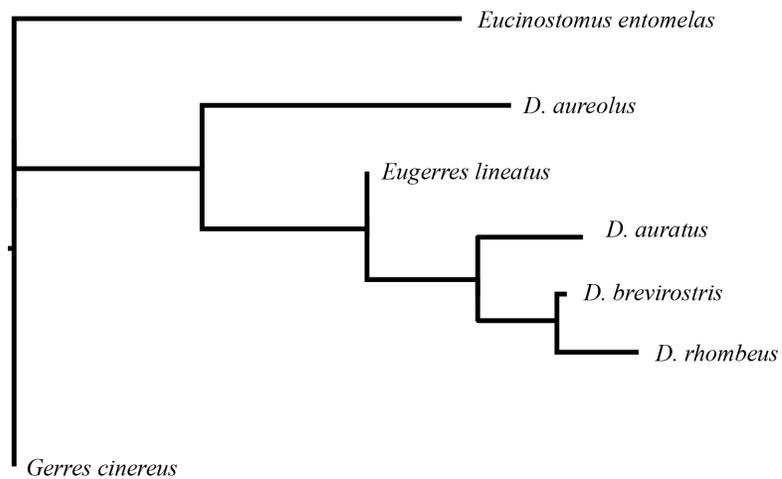


Figura 12 Árbol filogenético seleccionado por Máxima Verosimilitud. Los datos utilizados fueron las deformaciones relativas generadas con el análisis morfométrico.

Molecular

Se generaron tres árboles filogenéticos a partir del criterio de Máxima Parsimonia mediante el algoritmo de búsqueda exhaustiva. El primer árbol se generó combinando las matrices de los fragmentos mitocondriales (12S, 16S y COI con un total de 1,421 pb). El segundo árbol se generó con el fragmento del gen nuclear (Rag1 con 1,141 pb) y finalmente el tercer árbol es aquel generado con la matriz combinada (Fig. 13).

Los tres árboles sugieren a *D. rhombeus* y *D. brevisrostris* como especies hermanas. También, soportan la polifilia del género *Diapterus* debido a la inclusión de *Eugerres lineatus* y la exclusión de *D. aureolus*. El árbol generado con la información contenida en el RAG1 presenta diferencias topológicas específicas en la parte final del árbol ya que el clado del componente restante de *Diapterus* no se encuentra claramente resuelto (Fig. 13). Los árboles generados con la información del ADNmt son idénticos al árbol generado con las matrices combinadas (Fig. 13). Solo variaron los índices de consistencia y de retención (Fig. 13).

En la Tabla IV se describen los modelos de sustitución empleados para la inferencia bayesiana. De igual manera se presentan tres árboles resultantes de los análisis bayesianos (Fig. 14) el primero con los datos de los genes mitocondriales, el segundo con la información del marcador nuclear y finalmente el tercero que incluye la información de los cuatro marcadores (Fig. 14).

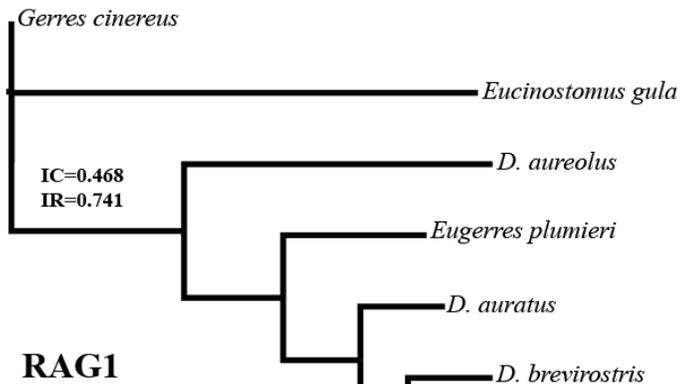
Tabla IV Modelos de sustitución sugeridos por el programa JModelTest para cada fragmento.

Marcador	Modelo
12S	Tpm3+I+G
16S	Tpm2+I+G
COI	HKY+G
RAG1	TrN+G

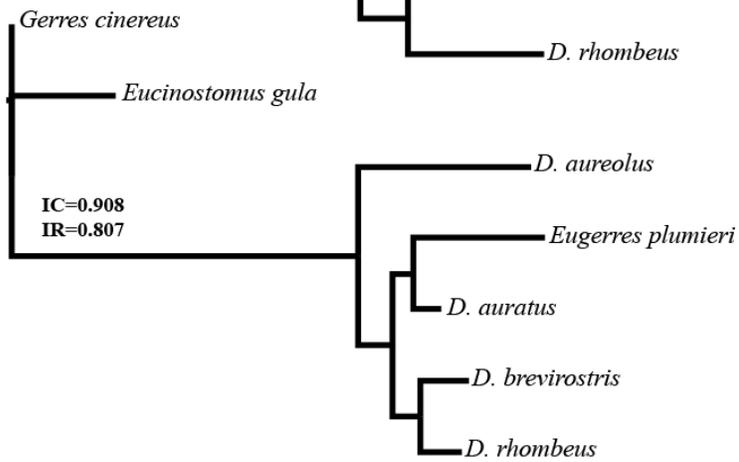
Los árboles encontrados por el método Bayesiano sugieren una interpretación similar a los árboles generados con el método de Máxima Parsimonia. Los tres árboles (fragmentos mitocondriales, RAG1 y el de la matriz combinada) soportan que el género *Diapterus* no es un grupo monofilético debido a que *Diapterus aureolus* es excluido del clado formado por las otras tres especies del género (Fig. 14). De igual manera en el árbol del gen nuclear las ramas finales no se encuentran del todo resueltas (Fig 14).

Los tres árboles sugieren como especies hermanas a *Diapterus rhombeus* y *D. brevirostris*. Si bien el árbol encontrado con la información de los fragmentos mitocondriales así como con el de la matriz combinada presenta la misma topología difieren en las probabilidades posteriores. Cabe resaltar que el árbol generado con la matriz combinada es robusto ya que presenta todos sus nodos presentan una probabilidad posterior del 100 por ciento (Fig. 14).

12s + 16s + COI



RAG1



12s + 16s + COI + RAG1

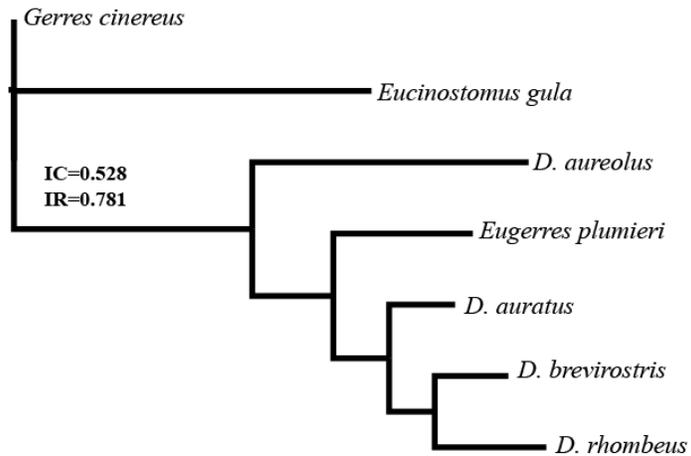


Figura 13. Árboles primarios generados a partir del criterio de Máxima Parsimonia utilizando independientemente la información de los tres fragmentos del ADNmt, el fragmento del gen nuclear y el de la matriz combinada con los cuatro fragmentos moleculares.

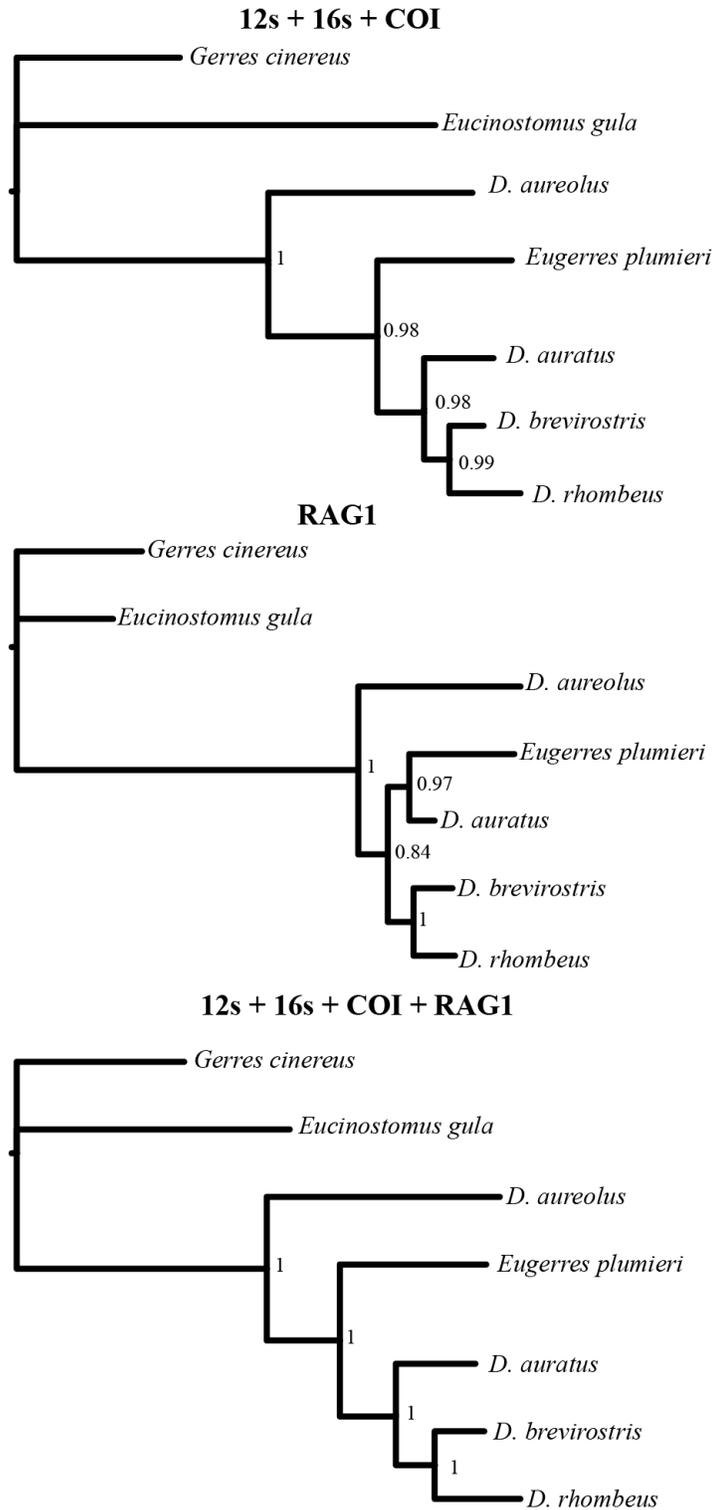


Figura 14 Árboles primarios generados a partir el método Bayesiano, incluyendo los valores de la probabilidad posterior de los nodos utilizando independientemente la información de los tres fragmentos del ADNmt, el fragmento del gen nuclear y el de la matriz combinada con los cuatro fragmentos moleculares.

Optimización de la forma sobre el árbol molecular

De acuerdo con la optimización de las coordenadas Procrustes sobre el árbol encontrado por el método Bayesiano generado a partir de la información molecular combinada, se puede apreciar una tendencia general a la elevación de cuerpo con respecto a una forma ancestral hipotética (Fig. 2; Fig. 15). La forma ancestral hipotética pudo presentar el pedúnculo caudal más alargado así como una zona rostral tendiendo a fusiforme, semejando el cuerpo de algunas especies del género *Eucinostomus*.

Una zona de cambio morfológico importante, en el contexto evolutivo, dentro del grupo *Diapterus* es el área que abarca la aleta anal (Fig. 15), ya que hay una tendencia a una proyección de esta causada por el engrosamiento y crecimiento de las espinas anales. Lo cual es un carácter propio del género *Diapterus* con excepción de *D. aureolus*.

La forma de las especies del género *Diapterus* con excepción de *D. aureolus* presentan una forma más romboidal con respecto a la forma de referencia. Esta forma se acentúa por la elevación de la zona anterior a la aleta dorsal así como por la reducción relativa del pedúnculo caudal (Fig. 15).

Biogeografía histórica

En cuanto la prueba de los relojes moleculares solo la información procedente del 12s ($P > 0.37$) y del COI ($P > 0.08$) se comportaron de acuerdo con un modelo de reloj molecular a diferencia de los datos obtenidos del 16s ($P < 0.001$) y del RAG1 ($P < 0.01$) que no presentaron una tasa de mutación constante a lo largo del árbol. Para la utilización de la información contenida en el 16s y el RAG1 en la calibración del árbol en el tiempo, se utilizó un modelo de reloj relajado con un comportamiento LogNormal, la cual supone que la tasa de sustitución del marcador sigue una distribución LogNormal (ver Kishino *et al.*, 2001; Lepage *et al.*, 2007).

De acuerdo con el árbol calibrado en el tiempo relativo (Fig. 16) se sugiere que el linaje de *D. aureolus* es antiguo ya que se encontraba separado mucho tiempo antes de que divergiera el clado *Eugerres spp.* + *Diapterus spp.*, en contraste con el resto del componente de *Diapterus* ya que su especiación fue aparentemente rápida. Lo anterior se infiere debido a que los nodos se encuentran cercanos al final del árbol y las barras de error son pequeñas y se traslapan (Fig 16).

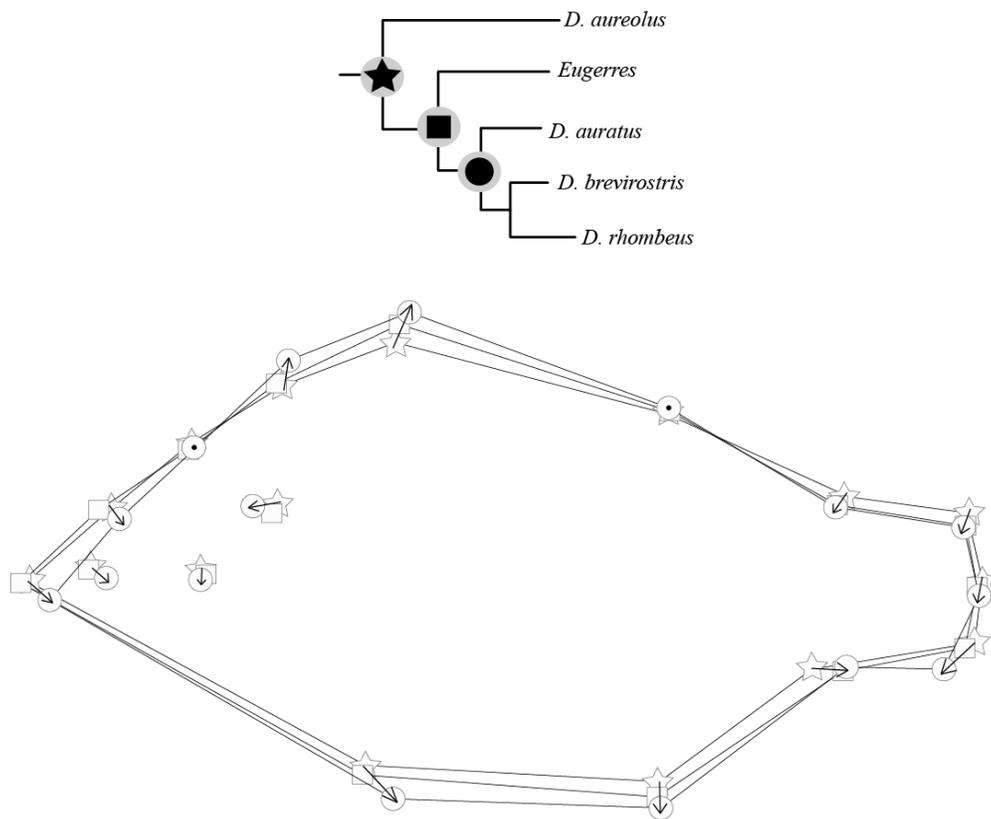


Figura 15 Reconstrucción de la forma corporal de acuerdo con la estimación de Parsimonia Cuadrada sobre el árbol filogenético Bayesiano de los datos moleculares. La configuración de estrellas es la forma del nodo que separa a *D. aureolus* mientras que el cuadrado a *Eugerres*, finalmente la configuración de círculos es la forma calculada para el nodo que une al resto de los *Diapterus*. Exageración = 2X.

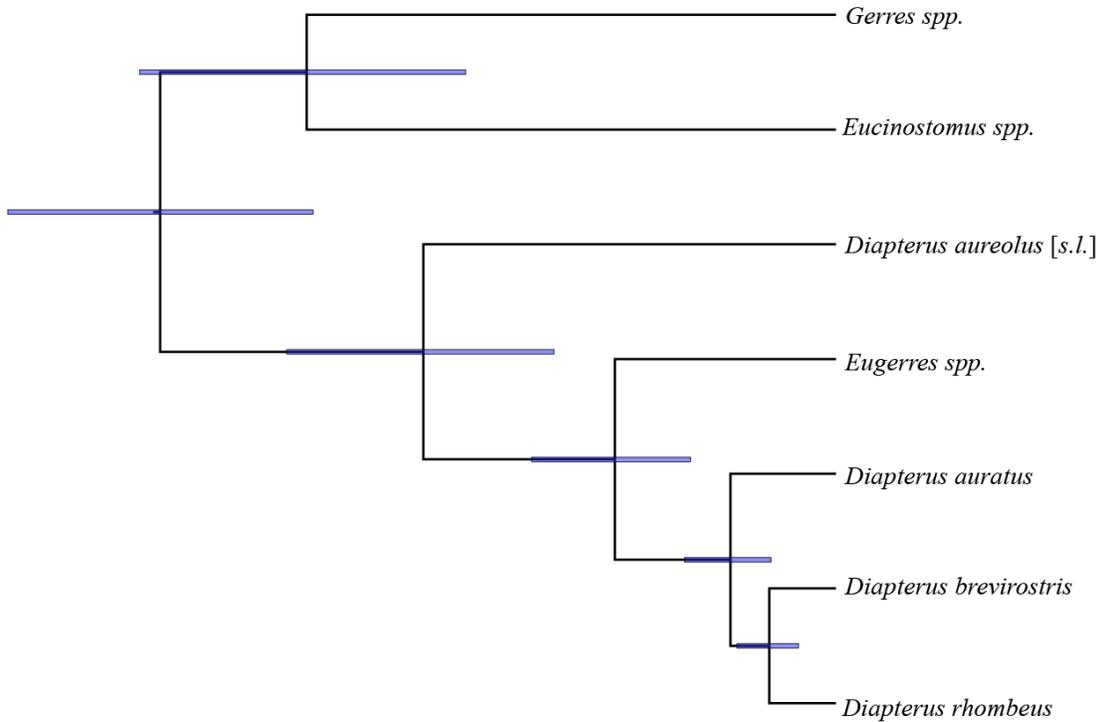


Figura 16 Calibración del árbol en el tiempo relativo. Las barras azules muestran el 95% de la distribución de las posiciones de los nodos.

DISCUSIÓN

Correspondencia taxonómica

Se corroboró la correspondencia de la información contenida dentro de los marcadores moleculares con la clasificación basada en caracteres morfológicos, la cual reconoce cuatro especies válidas agrupadas en el género *Diapterus*. Los resultados indican que estas dos aproximaciones son congruentes debido a que sugieren los mismos agrupamientos (Fig. 4) (Farris, 1971; Mickevich, 1978). Con ello, también se soporta el correcto reconocimiento taxonómico de los individuos empleados en el estudio, evitando la incorporación de individuos incorrectamente identificados.

Los grupos formados con los marcadores moleculares fueron compatibles con la clasificación actual basada en caracteres morfológicos, esto es lo esperado considerando la hipótesis de la “no especificidad de los caracteres” propuesta por

Sokal & Sneath (1963). Esta hipótesis hace referencia de manera general que a partir de un buen muestreo de caracteres fenotípicos es posible tener una muestra representativa del genotipo, ya que el fenotipo está codificado en varios genes.

Si bien la interpretación de los cuatro marcadores es la misma (12s, 16s, COI, RAG1) entre ellos se encontraron diferencias en los niveles de variabilidad nucleotídica. El RAG1 presentó el menor número de sitios polimórficos (4.9%) lo cual concuerda con lo que se ha reportado en relación con que este fragmento presenta una tasa de mutación mucho menor que los genes mitocondriales. Por esta razón el RAG1 ha sido propuesto para ser usado en la inferencia de filogenias “profundas” (Ericson & Johansson, 2003; San *et al.*, 2004). Por otro lado, el COI presentó la variabilidad más alta (27% de sus sitios), como ha sido reportado en otros estudios y por lo cual se sugiere que puede ser útil como marcador molecular para detectar especiaciones recientes e incluso identificar clados a nivel de poblaciones (Hebert *et al.*, 2003; Hammouti *et al.*, 2009). Considerando lo anterior, se puede mencionar que las propuestas filogenéticas encontradas en el presente trabajo se encuentran apoyadas por marcadores moleculares con diferentes tasas de mutación.

Variabilidad morfológica

El comportamiento de la trayectoria similar a una curva de crecimiento ya ha sido reportado para otras especies de peces pertenecientes a diversas familias (*e.g.* Loy *et al.*, 1998; Zelditch *et al.*, 2000; 2004). El patrón generalizado de crecimiento de las especies del género *Diapterus* implica una elevación relativa del cuerpo así como una alometría negativa en la zona del rostro y un desplazamiento hacia abajo del inicio de la aleta anal (Fig. 5), lo cual puede explicarse con la formación de la cresta supraoccipital en los juveniles así como el engrosamiento de la segunda espina anal (Álvarez-Pliego, 2004; Kobelkowsky, 2004).

La especie que presenta la trayectoria menos similar fue *D. aureolus*, probablemente como resultado de incluir en el análisis muestras que en su

mayoría fueron organismos adultos. Lo anterior puede suponerse ya que gran parte de los especímenes presentaron una talla cercana a la talla máxima registrada para esta especie (15cm LS, Bussing, 1995). De igual manera pudo ser por esta razón por la cual se obtuvo un valor pobre para el ajuste lineal. Sin embargo, las diferencias en la dirección del cambio, pueden ser informativas (Com. Pers. Zelditch 2010).

Diapterus aureolus presentó una dirección de cambio diferente al resto de sus congéneres. Estas diferencias pueden ser debidas a que los organismos adultos de *D. aureolus* se caracterizan por presentar una cresta occipital menos pronunciada así como espinas anales no engrosadas (Deckert, 1973; Álvarez-Pliego, 2010). De esta manera el cuerpo tiende a ser ovalado contra la forma romboidal característica del resto de las especies (Fig. 5,7).

Por otra parte la variación de los patrones alométricos con respecto al crecimiento ha sido considerada como una fuente importante de diversificación morfológica en el grupo de los peces (Sweet 1980; Weston 2003; Frederich *et al.*, 2008), basado en el supuesto de que peces filogenéticamente relacionados presentan una forma similar en etapas tempranas seguidas por modificaciones subsecuentes que resultan en la clara diferenciación en forma de los adultos de diferentes especies (Liem, 1991, Zelditch *et al.*, 2003).

De acuerdo con lo anterior se pudiera sugerir a *D. aureolus* como la especie con un crecimiento menos afín dentro del género. Las gradillas de deformación al igual que el análisis de los vectores reflejan el fuerte grado de diferenciación de esta especie dentro del grupo.

La comparación de las curvas linearizadas (relación deformación y talla) es una manera de explorar el efecto de la heterocronía debido a que se compararon las tasas de cambio. La exploración de las gradillas y la comparación de los vectores fue, por otra parte, una buena aproximación para cuantificar el efecto de la heterotopía, ya que se analizó el cambio morfológico en el morfoespacio con relación al cambio de la talla (Zelditch *et al.*, 2003). Se ha propuesto que los fenómenos de heterocronía representan un mecanismo que da como resultado

una relación entre cambio morfológico a lo largo del crecimiento y la filogenia (Gould, 1977). Este proceso hace referencia a diferencias en las tasas de crecimiento de las estructuras entre especies relacionadas (Alberch *et al.*, 1979). La heterocronía ya ha sido propuesta como una explicación para entender la diferenciación morfológica entre algunas especies de *Diapterus*. Al respecto se ha mencionado que posiblemente la variación en el engrosamiento de la segunda espina anal y el desarrollo anticipado de la cresta occipital en *D. brevirostris* con respecto a *Eugerres axillaris* sea un reflejo de este fenómeno (Álvarez-Pliego, 2004).

La heterotopía pocas veces es analizada debido a la dificultad que implica representar y cuantificar los cambios. Por tal motivo, la morfometría geométrica ha sido de gran utilidad debido a la utilización de las gradillas de deformación (Bookstein, 1989), lo cual ha permitido sugerir que juega un papel importante en la diversificación de los peces (Wray & McClay 1989; Zelditch & Fink 1995; Zelditch *et al.*, 2000). En el presente trabajo por medio del análisis de la dirección del cambio se encontró que es clara la diferenciación del patrón espacial del crecimiento entre las especies del género *Diapterus*. Debido a que existen diferencias en las trayectorias linealizadas de *D. auratus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus*, se propone el proceso de heterocronía como mecanismo operante en la especiación de este grupo, mientras que la heterotopía como el proceso operante para la diferenciación de *D. aureolus* debido a la diferencia entre los ángulos así como la dirección de cambio representada en las gradillas finas de deformación, a pesar de presentar una pendiente promedio, similar a la de *D. brevirostris*.

Los análisis de las trayectorias tienen una utilidad práctica ya que permiten determinar la talla a la cual los especímenes son comparables entre sí, respecto a su forma (Zelditch *et al.* 2004). No considerar esta situación puede tener implicaciones importantes en la interpretación de los análisis morfométricos ya que se ha reportado que dependiendo del intervalo de talla que se seleccione las distancias entre los grupos pueden variar de manera significativa (Zelditch *et al.* 2004). Un criterio útil que permite aproximarse a la comparación propia de la forma corporal de una especie sin considerar las variaciones impuestas por una

posible alometría, es utilizar individuos maduros. Desafortunadamente, en muchos casos no hay estudios de maduración para todas las especies de interés. A conocimiento del autor solo se tienen datos de esta naturaleza para *D. rhombeus* (Etchevers, 1978). Con el fin de resolver esta situación comúnmente se utilizan individuos que se encuentren en el mismo intervalo de tallas, sin embargo, esto es una medida arbitraria, ya que el tener las mismas tallas no garantiza la representación y comparabilidad de estadios de desarrollos similares entre las especies.

En este estudio se empleó la forma de la curva de la distancia morfométrica y la talla para la selección de datos para la comparación de la forma entre las especies. Se consideró el decremento de la deformación para ubicar el momento en el cual los cambios morfométricos ya no eran afectados propiamente por el incremento de la talla. De acuerdo con lo que sugieren las curvas de deformación, se puede considerar como una aproximación que en un intervalo de entre 6 a 9 cm (LS) las especies del género *Diapterus* tienden a dejar de deformarse con respecto al incremento en la talla, por lo tanto si solo se utilizan muestras de organismos con tallas superiores a dicho intervalo se habrá retirado gran parte del efecto de la alometría sobre la forma. Este es un criterio objetivo para la selección de muestras. Una aproximación alternativa ha sido el empleo de residuales (ver. Thorpe, 1975; Leonart *et al.*, 2000; Zelditch *et al.*, 2003); sin embargo esta estrategia tiene la desventaja de retirar parte de la variabilidad de las formas en aquellos casos que la variación no esté bien representada a lo largo de las curvas. El éxito de la remoción del efecto de la alometría de los análisis puede notarse si se revisa la dispersión de los valores de las variables canónicas ya que los grupos se encuentran muy compactos con poca variabilidad.

La interpretación extraída a partir de la comparación de las formas corporales de los organismos adultos sugiere que *D. aureolus* presenta la forma más disímil entre las especies del género concordando con lo mencionado por Deckert (1973) y Álvarez-Pliego (2010). Esta interpretación coincide con lo encontrado a partir del análisis de las trayectorias. Cabe resaltar que se ha reportado una pendiente menor en la relación peso longitud de *D. aureolus* con respecto a *D. auratus* y *D.*

brevirostris (De La Cruz-Agüero *et al.* 2011) lo que probablemente sea reflejo de la diferencias en la trayectoria y de la forma adulta de *D. aureolus* con respecto a sus congéneres.

Si bien se reconoce el grado de disimilitud morfológica de *D. aureolus* las comparaciones de la forma no son suficientes para reconocer si este grado de disimilitud amerita la definición de una nueva entidad taxonómica, ya que esto implica tener en cuenta las relaciones filogenéticas (Henning, 1966). Por tal motivo se hace necesario analizar la información bajo el contexto histórico evolutivo (Wiley & Lieberman, 2011).

Filogenia

A la fecha la única hipótesis filogenética propuesta para el género *Diapterus* es aquella de Álvarez-Pliego (2010). Aun cuando los árboles filogenéticos generados con datos morfométricos y moleculares en el presente trabajo muestran ciertas diferencias topológicas, todos sugieren una hipótesis filogenética diferente a la de Álvarez-Pliego (2010). La primera diferencia evidente es que los datos morfométricos y los moleculares postulan que *D. rhombeus* y *D. brevirostris* son las especies hermanas dentro del género *Diapterus* en contraste con la propuesta previa que sugería a *D. auratus* y *D. brevirostris*. Es probable que ésta diferencia sea debido a que Álvarez-Pliego (2010) encontró un conjunto reducido de caracteres diferenciales entre *D. brevirostris*, *D. auratus* y *D. rhombeus*, ya que su propuesta filogenética en ese nivel solo distingue a *D. rhombeus* de [*D. brevirostris* + *D. auratus*] por dos autapomorfias de *D. rhombeus*: fórmula de las espinas de la aleta anal y la apófisis faríngea muy prominente; sin que exista alguna que defina el clado *D. brevirostris* + *D. auratus*. De igual manera en esa propuesta filogenética no existe información para distinguir entre *D. brevirostris* y *D. auratus*. (ver Álvarez Pliego, 2010).

Aunado a lo anterior, uno de los dos caracteres autapomórficos reportados por Álvarez-Pliego (2010) para separar a *D. rhombeus* del clado *D. auratus* + *D. brevirostris* (la fórmula anal: II, 9), es un carácter poco conservado.

Específicamente en los guerreidos la fórmula de sus aletas tiene esa tendencia, ya que *Eugerres brasilianus* presenta usualmente un radio menos en su aleta anal (III, 7) que el resto de los integrantes del género, aunque con una variabilidad intraespecífica documentada (González-Acosta, *et al.*, 2005). Este patrón también se observa entre las especies del género *Eucinostomus* donde *E.* (= *Ulaema*) *lefroyi* se distingue del resto por la reducción del número de espinas anales, comparada con el resto de las especies (De La Cruz Agüero, 2001). O el caso extremo, donde *Pentaprion*, un miembro de la familia Gerreidae con distribución en el Pacífico sur-occidental (e.g. Oceanía), presenta una aleta anal compuesta de cinco a seis espinas (Woodland, 1984).

En cuanto la polifilia del género *Diapterus*, es una hipótesis soportada por todos los árboles generados, con excepción del encontrado a partir de los datos morfométricos empleando el algoritmo de Máxima Parsimonia. Es pertinente comentar que la razón por la cual dicho árbol difiere del resto se debe sólo a diferencias en las metodologías y no en la información contenida en los datos, ya que el algoritmo de Máxima Verosimilitud obtenido a partir de los mismos datos morfométricos, propone un arreglo igual a aquellos basados en los datos moleculares. Por esta razón se considera el arreglo descrito en las figuras 12, 13, 14 como la propuesta filogenética del presente trabajo.

Para que la clasificación sea coherente con la historia evolutiva es necesaria reconocer la monofilia de los clados; es decir, la existencia de grupos naturales (Henning, 1966). Para el caso particular del género *Diapterus* puede seguirse alguna de las dos siguientes alternativas taxonómicas: 1) incluir a las especies del género *Eugerres* dentro de *Diapterus* ó 2) excluir a *D. aureolus* del género *Diapterus*, definiendo un nuevo género monoespecífico dentro de la familia Gerreidae (e.g. *Pentaprion*, *Parequula*). En cuanto a la primera opción no hay elementos que sustenten la inclusión de *Eugerres* dentro de *Diapterus* debido a que se cuenta con suficiente información que indica la diferenciación de *Eugerres* con respecto a *Diapterus*. Esta postura se encuentra apoyada por información molecular (Espinosa *et al.*, 1993; Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003a; 2003b; Chen, *et al.* 2007; Calado *et al.*, 2012) y de índole morfológica y osteológica

(Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Ortiz Galindo, 2009; Álvarez-Pliego, 2010), por lo tanto de acuerdo con lo anterior y los resultados obtenidos en el presente trabajo así como los caracteres propuestos por Deckert (1973) se puede mencionar que se tienen elementos para soportar la segunda opción.

La hipótesis de Álvarez-Pliego (2010) no fue concordante con los resultados del presente trabajo, sin embargo, esto no significa que los caracteres utilizados por aquel autor no sean pertinentes, ya que todos los caracteres son potencialmente viables para descubrir las relaciones filogenéticas (Henning, 1966). Así, aceptando que solo existe un árbol que liga a todas las ramas componentes, las hipótesis que surgen solo reflejan un mayor esfuerzo para descubrir las relaciones, determinadas por los datos y los análisis empleados (Wiley & Lieberman, 2011).

Implicaciones taxonómicas

Además de los datos morfométricos y moleculares que soportan la polifilia de *Diapterus* existe información biológica documentada que también apoya esta conclusión. *Diapterus aureolus* es la única especie de los géneros *Diapterus* y *Eugerres* que no es común en sistemas mixohalinos (Deckert, 1973; Bianchi, 1991; López-Peralta & Arcila, 2002; Díaz-Ruiz *et al.*, 2006). Esto sugiere que *D. aureolus* es una especie con requerimientos ecológicos distintos al clado integrado por *D. breviostris*, *D. auratus* y *D. rhombeus*, consistente con el arreglo filogenético aquí propuesto.

Con base en los elementos morfométricos y moleculares obtenidos, el presente estudio muestra evidencias robustas para apoyar la remoción de *Diapterus aureolus* (Jordan & Gilbert, 1882) del género *Diapterus* y la definición de un nuevo género, el cual además sería soportado con información morfológica y ecológica generada de manera independiente (e.g. Deckert, 1973; Álvarez-Pliego, 2010). Se considera que los resultados encontrados en la presente investigación son suficientes para soportar esta definición genérica, tomando en cuenta

comparativamente diagnósis recientes basadas solo en descripciones morfológicas (e.g. Kottelat & Vidthayanon, 1993; Newman, 1995; Larsen, 2011; McCosker *et al.*, 2011). Finalmente y de mayor consideración, esta propuesta resolvería la polifilia detectada dentro del género *Diapterus*, estableciendo la monofilia del grupo y resolviendo el clado "atípico" resultante [*Eugerres sp* - *Diapterus spp*] de los análisis morfométricos y moleculares encontrados en el presente estudio. Esta decisión parece recomendable, ya que de otro modo se continuaría manteniendo una propuesta de arreglo artificial para *Diapterus (sensu lato)*.

Esta nueva propuesta de clasificación se considera un paso importante hacia un mejor conocimiento de la historia natural y en particular de la sistemática del grupo, con implicaciones taxonómicas y nomenclaturales de especial interés. En este tenor y con el propósito de cumplir con las recomendaciones del Código de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999) y para evitar eventuales confusiones taxonómicas en la familia Gerreidae, en el presente trabajo no se define ninguna nueva nomenclatura para esta categoría taxonómica (género). Este tipo de complicaciones taxonómicas-nomenclaturales ha ocurrido en el pasado dentro de componentes de la familia Gerreidae (e.g. Curran, 1942; Zahuranec, 1967; Deckert, 1973), por la omisión de la norma que establece la recomendación de publicar los hallazgos y propuestas de esta naturaleza en una revista científica preferentemente, especializada en taxonomía y sistemática. Esta directriz se basa específicamente en los criterios establecidos en los capítulos 3 y 9, y en el apéndice B de las recomendaciones generales del CNZ (ICZN, 1999). Por lo tanto, de aquí en adelante se hace referencia al taxón *Diapterus aureolus* (Jordan & Gilbert, 1882) como *Diapterus aureolus sensu lato* [s.l.]. En el ANEXO 3 se presenta la diagnósis del taxón referido, adicionalmente a una clave para la determinación de las especies analizadas en el presente trabajo.

Las razones por las cuales se generó la confusión acerca de la posición relativa de *D. aureolus* [s.l.] se debe en parte a la falta de publicación de los resultados de Deckert (1973) (ver Deckert & Greenfield, 1987), relativos a la nueva entidad taxonómica propuesta por el autor en su tesis de maestría en 1973 (género

Schizopterus). Este mismo caso ocurrió con las tesis no publicadas por Curran (1942) para el género *Xystaema* y para dos especies del género *Eucinostomus* por Zahuranec (1967), enmendadas estas últimas de manera inadecuada, de acuerdo a la *praxis* recomendada por el CNZ por Yáñez-Arancibia (1980) de acuerdo al análisis nomenclatural presentado en De La Cruz-Agüero (2001).

Una situación relevante que juega un papel importante en la confusión taxonómica de *D. aureolus* [s.l.] es la pérdida del ejemplar tipo (holotipo) complicada además porque no se definió una serie tipo (e.g. paratipos). Este ejemplar fue recolectado por Charles H. Gilbert en la bahía de Panamá en 1881. Este ejemplar se encontraba bajo el resguardo del museo Smithsonian de Historia Natural bajo el número de catálogo USNM 29487 (Eschmeyer & Fricke, 2012). No obstante la búsqueda infructuosa del presente autor, además de la propia de otros autores antecedentes al mismo (e.g. Deckert, 1973; Álvarez-Pliego, 2010), sugiere que el extravío del holotipo ocurrió hace al menos cuatro décadas. La posible explicación que Deckert (1973) da a la pérdida de este ejemplar, si bien anecdótica, se basa en lo mencionado por el Dr. David Starr Jordan (1922) en su autobiografía: “— A nuestro regreso de Suiza hacia Paris en Septiembre, fue de mi conocimiento y mi pesar, que “Owen Hall”, el viejo edificio de Ciencias de la Universidad de Indiana, fue alcanzado por un rayo y se quemó prácticamente todo junto con su contenido [en 1883, acotación del presente autor]; incluyendo mi valiosa biblioteca y mis colecciones, además de un manuscrito de un volumen considerable de Jordan y Gilbert de los peces de la costa occidental de México y Panamá. Junto con el libro también se perdieron las muestras en las cuales este estaba basado. La mayoría de estas muestras no fueron repuestas hasta que realicé personalmente una expedición a Mazatlán en 1895, y otra realizada por Gilbert y Starks a Panamá en 1903”. Posteriormente Deckert describe que el Dr. Carl L. Hubbs en 1964 mencionó que las colecciones de 1881 y de 1882 de Jordan, provenientes de Mazatlán y Panamá, formaban parte del material destruido en el incendio. Por lo tanto debido a que *Diapterus aureolus* s.l. (= *Gerres aureolus*) fue descrito en 1882 a partir de un espécimen recolectado en Panamá entre febrero y mayo de 1881 es probable que este se haya perdido en el incendio.

Debido a que el holotipo se encuentra perdido es recomendable designar un neotipo (ICZN, 1999), en aras de la estabilidad taxonómica así como un punto de partida y de comparación para trabajos posteriores. Es pertinente mencionar que Deckert (1973) al proponer la instauración del género *Schizopterus* a partir de la especie *D. aureolus* [s.] designó un neotipo a partir del espécimen con código SIO 65-304-41A depositado en la Colección del Instituto de Oceanografía de Scripps, en San Diego, California, USA. Esto de acuerdo a dicho autor, por presentar el espécimen referido, las características descritas por Jordan & Gilbert en la descripción original de la especie. Sin embargo, como se mencionó anteriormente la propuesta de Deckert (1973) no fue considerada debido a que sus conclusiones no fueron publicadas formalmente (ver Deckert & Greenfield, 1987).

Optimización de la forma sobre el árbol molecular

Una vez que se tiene una propuesta filogenética es posible realizar varias inferencias referentes a la historia de los grupos con un grado de certidumbre aceptable (Rohlf, 2002). Una de estas inferencias es el cálculo e interpretación de la variación de la forma del grupo en un contexto histórico evolutivo. Para hacer estas inferencias es necesario calcular la forma de las unidades taxonómicas hipotéticas (UTH's) (nodos de los árboles) (Fig. 15). Es importante mencionar que si bien el método propuesto por Rohlf (2002) es un método matemáticamente bien soportado (Huey & Bennett, 1987; Maddison, 1991), es probable que las formas reales de dichos ancestros no se comporten de la manera predicha, ya que el método supone un cambio en la forma a una tasa constante a lo largo del árbol, debido a que las formas de los UTH's se calcula haciendo un promedio ponderado, al tamaño de las ramas, de las formas adyacentes. Sin embargo, la inferencia es importante para ver las tendencias generalizadas del cambio en la forma del grupo.

Como se puede apreciar en la figura 15, la tendencia de la forma a lo largo del árbol es la reducción relativa de la zona del rostro, así como una proyección del

inicio de la aleta dorsal y de la aleta anal. Los cambios morfológicos que se calcularon a lo largo del árbol guardan una similitud con los cambios visualizados conforme el crecimiento de las especies del genero *Diapterus* (sin *D. aureolus* [s.l.]) (Fig. 5). Esto puede deberse a la idea que se tiene de que la alometría es un mecanismo importante para la diversificación de las formas de las especies (Gould, 1977; Alberch *et al.*, 1979; Sweet 1980; Wray & McClay 1989; Liem, 1991; Zelditch & Fink, 1995; Zelditch, *et al.*, 2000; Weston 2003; Zelditch *et al.*, 2003; Frederich *et al.*, 2008).

Una zona de variación corporal importante a lo largo de la hipótesis filogenética es la elevación del cuerpo después del nodo donde se separa *D. aureolus* [s.l.] del resto de las especies analizadas. Esto sugiere una tendencia al crecimiento de la cresta occipital conforme mas derivada sea la especie. Lo anterior puede estar relacionado con la diferenciación de habitats que tienen estas especies, ya que como se mencionó anteriormente *D. aureolus* [s.l.] es la única especie que no se asocia a los sistemas mixohalinos en comparación con el resto del componente de *Diapterus* y *Eugerres*. (Deckert, 1973). Los elementos que se tienen para apoyar lo anterior, en el contexto de la forma, es que los cuerpos altos, comprimidos lateralmente, son cinéticamente eficientes en zonas con mucha corriente (Wardle *et al.*, 1995), aunado a que un cuerpo alto permite una buena maniobrabilidad (Helfman *et al.*, 2009), en parte debido a que en estos casos el mismo cuerpo puede funcionar como elemento de propulsión (Wardle *et al.*, 1995). Estas características comúnmente se encuentran en peces asociados a esteros y lagunas, probablemente debido a que en estas zonas se ven más afectadas por el cambio de las mareas aunado a la heterogeneidad del habitat por la presencia de ramas y raíces (Levinton, 2009).

La otra zona de variación corporal es el inicio de la aleta anal. Esto se adjudica al engrosamiento de las espinas de las aletas anales características de *Diapterus* (sin considerar a *D. aureolus* [s.l.]) y de *Eugerres*. Esta característica también es observada en peces estuarinolagunares, como por ejemplo los peces de la familia Centropomidae y algunos integrantes de la familia Haemulidae (e.g. género *Pomadasys*) (Nelson, 2006). La presencia de este engrosamiento soporta la idea

de que la diferenciación de los habitats pudo haber sido de importancia para la divergencia del clado *Diapterus-Eugerres* con respecto a *D. aureolus* [s.l.].

Una hipótesis para explicar la posible relación entre la presencia de una espina anal engrosada (en conjunto con el hueso interhemal) y el tipo de hábitas tiene que ver con su función acústica (Green, 1971; Parmentier *et al.*, 2011). De acuerdo con esta idea, los peces que habitan en los sistemas estuariolagunares (e.g. Gerreidae) tienden a aumentar la eficiencia de los sistemas de producción y recepción de sonido, debido a que en estas zonas el sonido producido por los organismos puede verse alterado por la reverberación y el propio sonido ambiental (Kasumyan, 2008). En los peces, la producción de sonido mediante la espinal anal se logra por fricción (estrídulación) (Tellechea *et al.*, 2011), y posteriormente el sonido puede ser amplificado por medio de la vejiga gaseosa (Tavolga, 1977). Dentro de los gerreidos se ha propuesto que la espina anal y el hueso interhemal pueden utilizarse para la recepción de sonidos ya que la espina anal y su hueso interhemal pueden capturar sonidos y llevarlos a la vejiga gaseosa la cual a su vez se encuentra en una estrecha asociación con el oído interno (Parmentier *et al.*, 2011). *Diapterus aureolus* [s.l.] no solo tiene la espina anal más delgada sino que presenta además el hueso interhemal más estrecho en relación con el resto del componente específico de *Diapterus* y el género *Eugerres* (Álvarez-Pliego, 2010). Esto puede ser un reflejo de la diferenciación ecológica y filogenética de *D. aureolus* [s.l.]

Biogeografía histórica

La calibración del árbol se realizó en el tiempo relativo, ya que no se tiene certidumbre de las posibles fechas de especiación de cuando menos uno de los nodos. Una aproximación pudiera ser emplear la fecha promedio reportada para el último cierre del istmo de Panamá (Keigwin, 1978; Coates *et al.*, 1992; Coates *et al.*, 2004; Jackson *et al.*, 1996; Bartoli *et al.*, 2005) como fecha aproximada para la divergencia del par de especies anfiamericanas más derivadas (*D. brevirostris* y *D. rhombeus*) (Fig. 16). Esto bajo el supuesto de que no pudo existir un evento de especiación que implicara una translocación de cuencas entre las especies posterior al último cierre del canal centroamericano (Marko, 2002). Pero aun así

existe la posibilidad latente de que las especies de la familia que no fueron consideradas sean más recientes (Knowlton & Weigt, 1998; Marko, 2002) por lo tanto para realizar un árbol calibrado en el tiempo con un buen grado de certidumbre se sugiere que se realice incluyendo de preferencia a todos o gran parte de los integrantes de la familia Gerreidae.

A pesar de lo anterior es posible hacer inferencias en cuanto la biogeografía histórica utilizando el árbol calibrado en el tiempo relativo usando como apoyo eventos geológicos bien documentados en conjunto con trabajos que expliquen los patrones de distribución actual de otros organismos. Existe una propuesta previa para explicar los eventos que propiciaron la distribución actual para algunas especies de guerreidos distribuidas en América (De La Cruz Agüero, 2001). Se ha propuesto que la historia de los guerreidos comenzó en el Indopacífico ya que se considera el centro de origen de los guerreidos, debido a su alta diversidad (De La Cruz Agüero, 2001). Se piensa que el ancestro de los guerreidos americanos se encontraba ampliamente distribuido en el mar circumglobal de Tethys el cual al cerrarse hace alrededor de 60-65 millones de años (ANEXO 4) separó los linajes del viejo mundo e Indopacífico con respecto al Pacífico y Atlántico americano (Rosen, 1975; Berggren, 1978; Vrielynck *et al.*, 1997). Este proceso se ha utilizado para explicar los patrones de distribución de varias especies de diversas familias, Belonidae, Batrachoididae, Scombridae, Atherinopsidae, Serranidae, Labrisomidae (Cressey & Collette, 1970; Collette & Russo, 1981; White, 1986; Stepien *et al.*, 1997; Passos, 1999), ya que el patrón de distribución de las especies de estas familias incluyen integrantes en la costa occidental de África así como en América.

Si aceptamos lo anterior es probable que seguido del primer surgimiento del istmo en el Oligoceno (58-37m.a.) el protogerreido o el ancestro común divergió en dos poblaciones que a su vez pudieron dar lugar a los dos linajes de guerreidos, uno con el preopérculo sin aserraciones [*Gerres* + *Eucinostomus*] y otro con el preopérculo aserrado [*D. aureolus* [s.l.] + *Eugerres* + *Diapterus*] (Fig. 16). Este evento también ha sido sugerido para explicar los patrones de distribución actual de los peces de la Familia Atherinopsidae (White, 1986). Subsecuente al primer

surgimiento del istmo hubo una inundación del protoistmo promoviendo el intercambio faunístico en ambas cuencas (37 -24 m.a.) lo que pudo abrir la posibilidad de dispersión hacia nuevas áreas. Este canal volvió a cerrarse hace alrededor de 24 millones de años (Coates *et al.*, 2004) lo cual pudo suscitar la especiación posterior de *Gerres* y *Eucinostomus* por una parte y por otra de *D. aureolus* [s.l.] y [*Eugerres* + *Diapterus*] (Fig. 16).

Antes del último cierre del istmo (≈ 3.1 m.a.) hubo varios eventos de inundación y de cierres previos, provocados por cambios en el nivel del mar. El inicio de esta sucesión de pasos marinos empezó a mediados del mioceno (11- 16.5 m.a.) (Jackson *et al.*, 1993; Coates & Obando, 1996; Collins, 1996; Beu, 2001; Roopnarine, 2001; Vermeij, 2001; Marshall *et al.*, 1979; Marshall, 1985; Webb, 1985; Duque-Caro, 1990). Se sugiere que estos eventos originaron “pulsaciones” de generación de *taxa* (Marko, 2002).

Uno de los cierres posteriores del protoistmo (Duque-Caro, 1990) pudiera explicar la separación de *Eugerres* con respecto a *Diapterus spp.* (Fig. 16) este evento coincide con los primeros registros de invasión norte-sur de mamíferos terrestres (8-9.3m.a) (Marshall *et al.*, 1979; Marshall, 1985; Webb, 1985; Duque-Caro, 1990).

Terminando el Mioceno (≈ 5 m.a.) hubo un aumento del nivel del mar mayor al actual (Quinn, 1991), el cual pudo promover la primera especiación dentro de *Diapterus*: *D. auratus* de [*D. brevirostris* + *D. rhombeus*] (Fig. 16), debido a una inundación somera del istmo, que pudo propiciar un paso efímero, el cual se menciona solo afectó a especies costeras y estuarinas (Knowlton & Weight, 1998; Marko, 2002); siendo éste el hábitat preferencial de las especies del género *Diapterus* (sin *D. aureolus* [s.l.]). Seguido de este evento es probable que la última clausura del istmo de Panamá haya promovido la especiación de *D. rhombeus* y *D. brevirostris* hace ≈ 3.1 m.a ya que este evento se considera como el mas importante para explicar los patrones anfiamericanos de varias especies, en especial para organismos costeros de aguas someras debido a que previo al último cierre estuvo interrumpido por un sistema de canales someros que

podieron haber restringido con anterioridad el flujo de algunas especies oceánicas (Knowlton & Weigt, 1998; Bartoli *et al.*, 2005; Heads 2005). Cabe resaltar que *D. rhombeus* y *D. brevirostris* son especies características de ambientes someros (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987; Pontes-Franco *et al.*, 2011).

Para tener una perspectiva más amplia para explicar los eventos de especiación de la familia Gerreidae es necesario incluir un mayor número de especies e información de otra naturaleza, ya que como lo señala De La Cruz Agüero, (2001) solo con “la revisión, bajo cualquier protocolo: morfométrico, osteológico, genético o molecular, de otras especies de gerréidos de América (*e.g.* *Gerres cinereus* y *Eucinostomus melanopterus* en sus poblaciones de América y África) y la inclusión de las especies de *Ulaema* y *Xystaema* (= *Lepidochir sensu* Curran, 1942), es como se podrán perfeccionar los esquemas taxonómicos, filogenéticos y bio- geográficos de la familia Gerreidae en América”.

CONCLUSIONES

- Las secuencias de los fragmentos y los datos morfométricos indicaron que las especies reconocidas a la fecha dentro del género *Diapterus* son cuatro entidades taxonómicas claramente distinguibles entre sí.
- *D. aureolus* [s.l.] presentó el patrón de crecimiento y la forma corporal menos similar con respecto a las otras especies del género *Diapterus*
- Los análisis filogenéticos basados en datos morfométricos y moleculares, sugieren que el género *Diapterus*, como tradicionalmente se concibe, no es un grupo monofilético, debido a que *Eugerres spp.* esta mas emparentado que *D. aureolus* [s.l.] con respecto al componente restante de *Diapterus* (*D. rhombeus*, *D. auratus* y *D. brevirostris*).

- La divergencia de *D. aureolus* [s. l.] con respecto de [*Eugerres* + *Diapterus*] pudo estar relacionada con la especialización de estos últimos a ambientes estuario-lagunares.
- La especiación del componente restante de *Diapterus* (dejando afuera *D. aureolus* [s. l.]) pudo deberse a las pulsaciones de cierre e inundación del istmo del Panamá, surgiendo primero *D. auratus* y culminando con la separación de *D. brevirostris* y *D. rhombeus* en el último cierre del Istmo de Panamá.

RECOMENDACIONES

- Para tener una hipótesis filogenética para el género *Diapterus* más robusta y con un panorama global se recomienda realizar un estudio incluyendo todos los géneros de guerreidos con la mayor parte de sus integrantes.
- Se sugiere calibrar el árbol filogenético en el tiempo incluyendo varios pares transísmicos de la familia así como individuos de las especies distribuidas en África. De esta manera se tendría información para calibrar nodos en diferentes partes del árbol.
- Para la inferencia de filogenias a partir de datos morfométricos se sugiere utilizar la información contenida en las formas de estructuras seleccionadas por su reconocido valor taxonómico (e.g. urohial, otolito).
- Finalmente, se recomienda que, derivado de este estudio, se lleve a cabo el protocolo para la designación formal de un género nuevo, integrado por *D. aureolus* [s.l.]; abordando aspectos de su nomenclatura y taxonomía.

LITERATURA CITADA

Acero, A., J.J. Tavera & J. Reyes. 2005. Systematics of the genus *Bagre* (Siluriformes: Ariidae): A morphometric approach. Cybium, 29(2):127-133.

Adams, D., F. Rohlf & D. Slice. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. Italian Journal of Zoology, 71(1): 5-16.

Aguilar-Medrano, R., B. Frédérick, E. De Luna & E. Balart. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes: Pomacentridae) of the Eastern Pacific. Biological Journal of the Linnean Society, 102: 593–613.

Aguirre-León, A. & A. Yáñez-Arancibia. 1986. Las mojaras de la Laguna de Términos: taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces: Gerreidae). Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, 13(1):369-444.

Alberch, P., S.J. Gould, G. F. Oster & D. B. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. Paleobiology, 5(3):296-317.

Álvarez-Pliego, N. 2004. Desarrollo Osteológico de *Diapterus peruvianus* (Cuvier, 1830) (Percoidei: Gerreidae). Tesis de Maestría en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos. CICIMAR-IPN. México. 80 p.

Álvarez-Pliego, N. 2010. Análisis filogenético y biogeográfico de los peces del género *Diapterus* RANZANI, 1842 (PERCOIDEI: GERREIDAE). Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas. CICIMAR-IPN. México. 129 p

Alverson, D.L., Freeberg, M.H., J.G. Pope & S.A. Murawski 1994. A global assessment of fisheries bycatch and discards. Fisheries technical paper 339, 233 p.

American Ornithologists' Union. 1998. Check-list of North American Birds, 7th ed. Lawrence (Kansas): Allen Press. 829 p.

Ayala-Pérez, L. A., J. Ramos-Miranda & D. Flores-Hernández. 2003. La comunidad de peces de la Laguna de Términos: estructura actual comparada. Revista de Biología Tropical, 51(3):783-794.

Bailey, R. M. & T.E. Moore, 1963. Request that the International Commission rule to correct homonymy in names of the family-group based on *Gerris* and *Gerres*. Bull. Zool. Nomencl. 20 (4): 307-308.

Bartoli G., M. Sarnthein, M. Weinelt, H. Erlenkeuser, D. Garbe-Schonberg & D. W. Lea. 2005. Final closure of Panama and the onset of Northern Hemisphere glaciation. Earth Planet. Sci. Lett., 237:33-44.

Berggren, W.A. 1978. Recent advances in Cenozoic planktonic foraminiferal biostratigraphy, biochronology, and biogeography: Atlantic Ocean. Micropaleontology. 24:337–370.

Beu, A. G. 2001. Gradual Miocene to Pleistocene uplift of the Central American Isthmus: evidence from tropical American tonnoidean gastropods. Journal of Paleontology, 75:706–720.

Bianchi, G. 1991. Demersal assemblages of the continental shelf and slope edge between the Gulf of Tehuantepec (Mexico) and the Gulf of Papagayo (Costa Rica). Marine Ecology Progress Series. 73:121-140.

Blaxter. M. L. 2004. The promise of a ADN taxonomy. Phil. Trans. R. Soc. Lond. B., 359: 669-679.

Bookstein, F. L. 1989. Principal Warps: Thin-Plate Splines and the Decomposition of Deformations. IEEE transactions on pattern analysis and machine intelligence. 2(6): 567-585.

Bookstein FL. 1991. Morphometric tools for landmark data. Cambridge: Cambridge University Press.

Burnes, L. 2009. Estatus taxonómico de *Gerres cinereus* (Waldbaum, 1792), (Teleostei: Gerreidae). Tesis de Maestría en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos. CICIMAR-IPN. México. 83 p.

Bussing, W.A. 1995 Gerreidae: Mojarras, En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem (Eds.). Guía FAO para la identificación de especies para los fines de pesca. Pacífico centro-oriental. Roma, FAO. II. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación, Roma, Italia. 1114-1128 p.

Cadrin, S.X. 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks. Reviews in Fish Biology and Fisheries. 10: 91–112.

Cadrin, S.X. 2005. Morfometric Landmarks. En: S.X. Cadrin, K.D. Friedland and J.R. Waldman (Eds.). Stock Methods identifications: Application in Fisheries Science. 153-172 p.

Calado, L.L., L.A.C. Bertollo, G.W.W.F.d. Costa & W.F. Molina. 2012. Cytogenetic studies of Atlantic mojarras (Perciformes – Gerreidae): chromosomal mapping of 5S and 18S ribosomal genes using double FISH. Aquaculture Research. doi: 10.1111/j.1365-2109.2012.03089 (en prensa).

Castro-Aguirre, J. L., H.S. Espinosa-Pérez & J.J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Ed. Limusa-Noriega, México. 711 p.

Catalano, S.A., Goloboff, P.A., & Giannini, N.P. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. Cladistics, 26(5):539–549.

Chakraborty, A., M.N. Venugopal, K. Hidaka & Y. Iwatsuki. 2006. Genetic differentiation between two color morphs of *Gerres erythrourus* (Perciformes: Gerreidae) from the Indo-Pacific region. Ichthyological Research, 53:185-188.

Chen, W.J., R.R. Ruiz-Carus & G. Orfí. 2007. Relationships among four genera of mojarras (Teleostei: Perciformes: Gerreidae) from the western Atlantic and their tentative placement among percomorph fishes. Journal of Fish Biology, 70 (Supplemento B): 202–218.

Coates, A.G. & J.A. Obando. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus. En: Jackson, J.B.C. & A.F. Budd (Eds.). Evolution and Environment in Tropical America. University Chicago Press, Chicago, IL. 21–56 p.

Coates, A. G., J. B. C. Jackson, L. S. Collins, T. M. Cronin, H. J. Dowsett, L. M. Bybell, P. Jung & J. A. Obando. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: The near-shore marine record of Costa Rica and western Panama. Geological Society of America Bulletin, 104: 813–829.

Coates, A. G. Collins, L.S. Aubry, M. Berggren & A. William. 2004. The Geology of the Darien, Panama, and the late Miocene-Pliocene collision of the Panama arc with northwestern South America. GSA Bulletin, 116 (11/12):1327–1344.

Collette, B.B & J.L. Russo. 1981: A revision of the scaly toadfishes, genus *Batrachoides*, with descriptions of two new species from the eastern Pacific. Bulletin of Marine Sciences. 31: 197-233.

Collins, T. 1996 Molecular comparisons of transisthmian species pairs: rates and patterns of evolution. En: Jackson, J.B.C., A.F. Budd & A.G. Coates (Eds.). Evolution and environment in tropical America. University of Chicago Press. 303-334 p.

Cressey, R.F. & B. B. Collette. 1970. Copepods and needlefishes: a study in host-parasite relationships. Fish. Bull., U.S., 63: 347–432.

Curran, H.W. 1942. A systematic revision of the gerreid fishes referred to the genus *Eucinostomus*, with a discussion of their distribution and speciation. Tesis de doctorado. University of Michigan. 183 p.

De La Cruz-Aguero, J. 2001. Sistemática y biogeografía de las especies de género *Eucinostomus* (Teleostei: Gerreidae). Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas. CICIMAR-IPN. México. 181 p.

De La Cruz-Agüero, J. & F. Galván-Magaña, 1992. Morphological discrimination of *Eucinostomus* spp. from the Pacific coast of México. Bull. of Mar. Sci. 52:819-824.

De La Cruz Agüero, J., F.J. García Rodríguez, V.C. Cota Gómez, J.G. Chollet Villalpando & F.J. Vergara Solana. 2011. Length-weight relations of selected species of the family Gerreidae (Actinopterygii: Perciformes) from the Mexican coast. Acta Ichthyologica Et Piscatoria, 41(1): 67-69 p.

Deckert, G.D. & D.W. Greenfield. 1987. A review of the western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). Copeia, 1987:182-194 p.

Deckert, G. D. 1973. A systematic revision of the genera *Diapterus* and *Eugerres*: with the description of a new genus *Schizopterus* (Pisces: Gerreidae). Tesis de Maestría, Northern Illinois University, Dekalb, Illinois. 74 p.

Díaz-Ruiz, S. A. Aguirre-León & E. Cano-Quiroga. 2003. Evaluación ecológica de las comunidades de peces en dos sistemas lagunares estuarinos del sur de Chiapas, México. Hidrobiológica, 16 (2): 197-210

Drummond, A.J., A. Rambaut. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. BMC Evolutionary Biology, 7:214.

Duarte, L. O., P. Gómez-Canchong, L. M. Manjarrés, C. B. García, F. D. Escobar, J. Altamar, J. E. Viaña, K. Tejada, J. Sánchez & F. Cuello. 2006. Variabilidad circadiana de la tasa de captura y la estructura de tallas en camarones e ictiofauna acompañante en la pesquería de arrastre del Mar Caribe de Colombia. Invest. Mar., Valparaíso, 34(1): 23-42.

Duque-Caro, H. 1990. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiology in northwest South America and the evolution of the Panama Seaway. Palaeogeography, Palaeoclimatology and Palaeoecology, 77: 203–234.

Ericson, P. & U. Johansson. 2004. Phylogeny of Passerida (Aves: Passeriformes) based on nuclear and mitochondrial sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution, 29: 126–138.

Eschmeyer, W.N. & R. Fricke. 2012. Catalog of Fishes.
<http://research.calacademy.org/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>

Espinosa G, E. Gutierrez & M. Baez-Hidalgo. 1993. Relaciones entre cuatro especies de peces de la familia Gerreidae sobre la base de 9 loci electroforeticos. Revista de Investigaciones Marinas, 14: 132-137.

Etchevers, S.L. 1978. Contribution to the biology of *Diapterus rhombeus* (Cuvier) (Pisces: Gerridae), south of Margarita Island, Venezuela. Bull. Mar. Sci. 28(2):385-389.

FAO. 2005. Fishery statistics. <http://www.fao.org/fi/statist/statist.asp>.

Farris, J.S. 1971. The hypothesis of nonspecificity and taxonomic congruence. Ann. Rev. Ecol. Syst. 2: 277-302.

Felsenstein, J. 1973. Maximum-likelihood estimation of evolutionary trees from continuous characters. Amer. J. Human Genetics. 25: 471-492.

Felsenstein, J. 1981. Evolutionary trees from gene frequencies and quantitative characters: Finding maximum -likelihood estimates. Evolution, 35:1229-1242

Felsenstein, J. 1989. PHYLIP - Phylogeny Inference Package (Version 3.2). Cladistics. 5:164

Floyd R, E. Abebe, A. Papert & M. Blaxter. 2002. Molecular barcodes for soil nematode identification. Mol Ecol. 11:839–850.

Fox, G. E., E. Stackebrandt, R. B. Hespell, J. Gibson, J. Maniloff, T. A. Dyer, R. S. Wolfe, W. E. Balch, R. S. Tanner, L. J. Magrum, L. B. Zablen, R. Blakemore, R. Gupta, L. Bonen, B. J. Lewis, D. A. Stahl, K. R. Luehrsen, K. N. Chen & C. R. Woese. 1980. The phylogeny of prokaryotes. Science. 209:457–463.

Frederich, B., D. Adriaens & P. Vandewalle. 2008. Ontogenetic shape changes in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes) and their relationships with feeding strategies: a geometric morphometric approach. Biological Journal of the Linnean Society, 92-105.

Goloboff P.A. & S.A. Catalano. 2011. Phylogenetic morphometrics (II): algorithms for landmark optimization. Cladistics, 26: 1-10.

Goloboff P.A., C.I. Mattoni & A.S. Quinteros. 2006. Continuous characters analyzed as such. Cladistics. 22: 1-13.

Goloboff, P.A., J.S. Farris & K.C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistics, 24: 774–786. doi: 10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x

González-Acosta, A. F. 2005. Estudio sistemático y biogeográfico del género *Eugerres* (Perciformes. Gerreidae). Tesis de doctorado en Ciencias Marinas. CICIMAR-IPN. México. 206 p.

González-Acosta, A.F., J. De La Cruz-Aguero & J.L. Castro-Aguirre. 2005. A Review of Eastern Pacific species of the genus *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). Bull. Mar. Scie. 76(3): 661-673.

González-Acosta, A.F., P. Bearez, N. Álvarez-Pliego & J. De La Cruz Agüero. 2007. On the taxonomic status of *Diapterus peruvianus* (Cuvier, 1830) and

reinstatement of *Diapterus brevirostris* (Sauvage, 1879) (Teleostei: Gerreidae). Cybium. 31(3):369-377.

Gosline, W. A. 1961. The perciform caudal skeleton. Copeia. 1961:265-270

Gosline, W. A. 1971. Functional Morphology and Classification of Teleostean Fishes. Honolulu: University Press of Hawaii.

Gould, S. J. 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny. Biol. Rev. 41:587-640.

Gould, S. J. 1977. Ontogeny and phylogeny. Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.

Green, John M. 1971. Studies on the Swim Bladders of *Eucinostomus Gula* and *E. argenteus* (Pisces: Gerridae). Bulletin of Marine Science. 21(2): 567-590.

Guevara, E., H. Álvarez, M. Mascaró, C. Rosas & A. Sánchez. 2007. Hábitos alimenticios y ecología trófica del pez *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) asociado a la vegetación sumergida en la Laguna de Términos, Campeche, México. Rev. biol. trop 55:3-4.

Hammouti, N., T. Schmitt, A. Seitz, J. Kosuch & M. Veith. 2010. Combining mitochondrial and nuclear evidences: a refined *evolutionary history of Erebia medusa* (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) in Central Europe based on the COI gene. Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research. 48(2):115–125.

Heads, M. 2005. Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. Cladistics. 21:62–78.

Hebert, P. D. N., A. Cywinska, S. L. Ball & J. R. de Waard. 2003. Biological identifications through ADN barcodes. Proc R Soc Lond B Biol Sci. 270: 313–321.

Helfman, G., B. Bruce, B. Collette, D. E. Facey & B. W. Bowen. 2009. The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology, 2nd Edition. Wiley-Blackwell E. U. A. 736 p.

Hennig, W. 1966. Phylogenetic Systematics. University of Illinois Press, Urbana.

Hills, D. M. & J. Weins. 2000. Molecules versus morphology in systematics: conflicts, artifacts and misconceptions. En Wiens, J. Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian institution press. Washington y Londres. 1 – 19 p.

Hubbs, C. L., 1964. History of ichthyology in the United States after 1850. Copeia. 2: 42-60.

Huelsenbeck, J. & F. Ronquist. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. Bioinformatics. 17:754-755.

Huey, R. B. & A. F. Bennett. 1987. Phylogenetic studies of coadaptations: preferred temperature versus optimal performance temperature of lizards. Evolution. 41: 1098–1115.

Humann, P. & N. Deloach. 2004. Marine Fish Identification: Baja to Panama. New World Publications. E.U.A. 364 p.

Humphries, C. J. 2002. Homology, characters and continuous variables. En MacLeod, N. & P. L. Forey. (Eds). Systematics Association Special Volume Series 64. Morphology, Shape and Phylogeny, CRS Press. Londres. 8 – 26 p.

ICZN, 1999. International Code of Zoological Nomenclature. 4th edit., 306 p.

Iwatsuki, Y. & P.C. Heemstra. 2007. A New Gerreid Fish Species and Redescription of *Gerres maldivensis* Regan, 1902 from the Indian Ocean (Perciformes: Gerreidae). Copeia. 1: 85-92

Iwatsuki, Y. & S. Kimura. 1997. *Gerres methueni* Regan, 1920, a senior synonym of *G. rappi* (Barnard, 1927) (Perciformes: Gerreidae). Ichthyological Research 44(1): 1-7.

Iwatsuki, Y., S. Kimura & T. Yoshino. 2002. A new species: *Gerres microphthalmus* (Perciformes: Gerreidae) from Japan with notes on limited distribution, included in the “*G. filamentosus* complex”. Ichthyological Research. 49: 133-139.

Jackson, J. B. C., P. Jung, A. G. Coates & L. S. Collins. 1993. Diversity and extinction of tropical American mollusks and emergence of the Isthmus of Panama. Science. 260:1624-1626.

Jackson, J. B. C., Jung, P. & Fortunato, H. 1996 *Paciphillia* revisited: transisthmian evolution of the *Strombina* group (Gastropoda: Columbellidae). En Jackson, J. B. C., A. F. Budd & A. G. Coates (Eds). Evolution and environment in tropical America University of Chicago Press. 234-270 p.

Jiménez-Rosenberg, S.P.A. 1994. Desarrollo larvario de *Eucinostomus currani* Yáñez-Arancibia. 1978 (Pisces: Gerreidae). Tesis de licenciatura. Depto. de Biol. Mar. UABCS. 65 p

Jiménez-Rosenberg, S.P.A. 1998. Descripción del desarrollo larvario de *Eucinostomus gracilis* y larvario y juvenil de *Eucinostomus dowii* y *Diapterus peruvianus*. Tesis maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. La Paz, B.C.S. 107 p.

Jiménez-Rosenberg, S.P.A., E. González-Navarro & R.J. Saldierna Martínez. 2003. Larval, pre-juvenile and juvenil development of *Diapterus peruvianus* (Perciformes: Gerreidae). Revista de Biología Tropical. 51(2): 479-488.

Johnson, G.D., J.R. Paxton, T.T. Sutton, T.P. Satoh, T. Sado, M. Nishida & M. Miya. 2009. Deep-sea mystery solved: astonishing larval transformations and

extreme sexual dimorphism unite three fish families. *Biology Letters*, 5(2): 235-239.

Jordan, D. S. 1922. The days of a man. World Book Co., New York, Vol (1). 710p.

Kasumyan, A. O. 2008. Sounds and Sound Production in Fishes. Journal of Ichthyology, 48(11): 981–1030.

Keigwin LD, 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama based on biostratigraphic evidence from near-by Pacific Ocean and Caribbean Sea cores. Geology. 6: 630–634.

Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. Journal of Molecular Evolution. 16:111-120.

King, D.P.F. 1985. Morphological and meristic differences between spawning aggregations of northeast Atlantic herring, *Clupea harengus*. L. J. Fish Biol. 26:591–607.

Kishino,H., J.L. Thorne & W.J. Bruno .2001. Performance of a divergence time estimation method under a probabilistic model of rate evolution. Mol. Biol. Evol. 18:352–361.

Knowlton, N. & L. A. Weigt. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. Proc. R. Soc. London Ser. B. 265:2257–63.

Kobelkowsky, A. & Alemán-Rivero. 2000. Branquiocraneo de la mojarra de mar *Diapterus peruvianus* Ranzai (Pisces: gerreidae). Universidad y Ciencia. 16(2): 19-26

Kobelkowsky, A. 2003. Comparative osteology of the mojarras (Pisces: Gerreidae). Presencia de la Arqueoictiología en México. Libro de memorias de la 12° reunión del grupo de trabajo en restos de peces del Consejo Internacional para Arqueozoología. CONACULTURA-INAH. 77-80 p.

Kocher, T.D., W.K. Thomas, A. Meyer, S.V Edwards, S, Pääbo, F.X. Villablanca & A.C. Wilson. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: Amplification and sequencing with conserved primers. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. 86:6196–6200.

Kottelat M. & C. Vidthayanon. 1993. Boraras micros, a new genus and species of minute freshwater fish from Thailand (Teleostei: Cyprinidae). Ichthyological Exploration of Freshwaters. 4:161:173

Lepage T, D. Bryant, H.Philippe & N. Lartillot. 2007. A general comparison of relaxed molecular clock models. Mol. Biol. Evol. 24:2669-2680.

Levinton, J. S. 2009. Marine Biology Function, Biodiversity, Ecology, Third Edition Oxford University Press. E. U. A. 560p.

Liem KF. 1991. A functional approach to the development of the head of teleosts: implications on constructional morphology and constraints. En: Schmidt-Kittler N., & K. Vogel, (Eds). Constructional morphology and evolution. Berlin: Springer-verlag, 231–249.

Lleonart, J., J. Salat & G.J. Torres. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. J. Theor. Biol. 205:85–93.

López-Peraltaand, R.H. & Arcila, C.A.T. 2002. Diet Composition of Fish Species from the Southern Continental Shelf of Colombia. Naga, WorldFish Center Quarterly. 25(3-4):23 -29.

Loy, A., L. Mariani, M. Berttellety & L. Tunesi. 1998. Visualizing Allometry: Geometric Morphometrics in the Study of Shape Changes in the Early Stages of the Two-Banded Sea Bream, *Diplodus vulgaris* (Perciformes, Sparidae).Journal of Morphology. 233: 137–146 pp.

MacLeod, N., &P. L. Forey (eds). 2002. Morphology, Shape and Phylogeny Systematics Association Special Volume Series 64., CRS Press. Londres. 308 p.

MacLeod, N. 2002. Phylogenetic signals in morphometric data. Capítulo 7 En: MacLeod, N., P. L. Forey. (eds). Systematics Association Special Volume Series 64. Morphology, Shape and Phylogeny, CRS Press. Londres. 100 – 138.

Maddison, W. P. 1991. Squared-change parsimony reconstructions of ancestral states for continuous characters on a phylogenetic tree. Systematic Zoology. 40: 304 – 314.

Marko, P.B. 2002. Fossil calibration of molecular clocks and the divergence times of geminate species pairs separated by the Isthmus of Panamá. Molecular Biology and Evolution. 19: 2005– 2021.

Marshall, L.G., R.F. Buttler, R.E. Drake, G.H. Curtis & R.H. Telford. 1979, Calibration of the Great American Interchange, Science. 204, p. 272–279.

Marshall, L.G. 1985. Geochronology and land-mammal bio-chronology of the transamerican faunal interchange, En Stehli, F.G., & S. D. Webb. Eds., The Great American Biotic Interchange: New York, Plenum Press, 49–85 p.

Matheson, R.E. & J.D. McEachran. 1984. Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae): preliminary studies of external morphology. Copeia, 893-902.

Matheson, R. E. 1983. Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae). Phd. Thesis. Texas A y M. University, 196 p.

McCosker, E., K. Hatooka, O. Nobuhiro & E. Hiromatsu. 2011. Redescription and designation of a neotype for *Aphthalmichthys kuro* Kuroda 1947, and its placement in *Callechelys* (Anguilliformes: Ophichthidae). Ichthyological Research. 58 (3):272-277.

Meek, S. E. & S. F. Hildebrand. 1925. The Marine fishes of Panama. Part II. Field Museum of Natural History. Publication No. 226. Zool. Ser. 15:331-707

Mickevich, M. F. 1978. Taxonomic Congruence. Syst. Zool, 27:143-158.

Monteiro. L.R. 2000. Why morphometrics is special. The problem with using partial warps as characters for phylogenetic inference. syst. biol. 49(4):796-800.

Miller, K.G., M. A. Kominz, J. V. Browning, J.D. Wright, G.S. Mountain, M.E. Katz, P. J. Sugarman, B. S. Cramer, N. Christie-Blick & S. F. Pekar. 2005. The Phanerozoic record of global sea-level change. Science. 310: 1293–1298.

Moriz, C. & C. Cicero. 2004. ADN Barcoding: Promise and Pitfalls. Plos biology. 2 (10): 1529-1531.

Nei, M. & S. Kumar. 2000. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press. E. U. A. 339 p.

Nelson, J.S. 2006. Fishes of the world, John Wiley & Sons. 601 p.

Newman, M. F. 1995. *Distichochlamys*, a new genus from Vietnam. Edinburgh Journal of Botany. 52:65-69

Ortiz-Galindo, J.L. 1991. Ontogenia de la mojarra rayada *Eugerres axiliaris* (Gunther, 1864). Tesis de Maestría en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos. CICIMAR-IPN. México, 36 p.

Ortiz-Galindo, J.L. 2009. Ontogenia y sistemática filogenética de la familia Gerreidae (Teleostei: Percoidei). Tesis de Doctorado en Ciencias. Facultad de Ciencias, UNAM. 139 México D.F. 138 p.

Palumbi, S. R. 1996. Nucleic acids II: the polymerase chain reaction. En Millis, D. M., C. Mortiz, C. & B.K. Mable (Eds). Molecular Systematics. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 205–247 p.

Parmentier, E., K. Mann & D. Mann. 2011. Hearing and morphological specializations of the mojarra (*Eucinostomus argenteus*). J Exp Biol., 214: 2697-2701.

Passos, R.Z.G. 1999. Revision and comments on biogeography of soapfishes of the genus *Rypticus* (Teleostei: Serranidae). Bull. Mar. Sci. 65(2): 337-339.

Pontes-Franco, T., L. Mitrano-Neves, T. Pires Teixeira & F. Gerson-Araújo. 2011. Patterns of spatial distribution of five species of mojarras (Actinopterygii: Gerreidae) in a small tropical estuary in south-eastern Brazil. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 1-9.

Posada D. 2008. jModelTest: Phylogenetic Model Averaging. Molecular Biology and Evolution. 25 (7): 1253-1256.

Quinn, T. M .1991. The History of Post-Miocene Sea Level Change: Inferences From Stratigraphic Modeling of Enewetak Atoll. Journal of Geophysical Research, 96(B4):6713-6725.

Rambaut , A.& A.J. Drummond. 2007. Tracer v1.4, <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>

Rambaut, A. 2007. TreeEdit v1.0a10 <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/treededit/>

Regan, C. T. 1906-1908. Biologia Centrali-Americana. Pisces. - pp. i-xxxii [= 1-32], [1], 1-203 p. Londrés.

Rohlf, F.J. & D. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the Optimal Superimposition of Landmarks. Systematic Zoology, 39, (1): 40-59

Rohlf, F.J. 1998. On Applications of Geometric Morphometrics to Studies of Ontogeny and Phylogeny. Syst. Biol. 47(1):147-158.

Rohlf, F.J. 2000. tpsTREE: fitting shapes to trees. Version 1.12. Department of ecology and evolution, State University of New York at Stony Brook.

Rohlf, F.J. 2002. Geometric morphometrics and phylogeny. En: MacLeod, N., P. L. Forey. (Eds). Systematics Association Special Volume Series 64. Morphology, Shape and Phylogeny. CRS Press. Londres. 175–193 p.

Rohlf, F.J. 2004. TpsDIG. Version 1.40. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New-York

Ridley, M. 2003. Evolution. Wiley-Blackwell E.U.A. 792p.

Rodríguez-Romero, J., D.S. Palacios-Salgado. & E.E. De La Vega-Meza. 2009. Record size of yellowfin mojarra *Gerres cinereus* (Percoidae: Gerreidae) off the west coast of the Baja California Peninsula. Marine Biodiversity Records. 2:1-2.

Roopnarine, P. D. 2001. A history of diversification, extinction, and invasion in tropical America as derived from species-level phylogenies of *Chionine* genera (Family Veneridae). J. Paleontol. 75:644–657.

Rosen, D.E., 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. Syst. Zool. 24, 431–464.

Rozen, S. & H. J. Skaletsky. 2000. Primer3 on the WWW for general users and for biologist programmers. In: Krawetz S, Misener S (eds) Bioinformatics Methods and Protocols: Methods in Molecular Biology. Humana Press, Totowa, NJ, pp 365-386

Ruiz-Carus, R. & M. Uribe-Alcocer. 2003. Karyotype analysis of *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, and *Eugerres plumieri* (Perciformes; Gerreidae) from Florida and Puerto Rico. Env. Biol. Fish., 67 (3): 269-273.

Ruiz-Carus, R. & M. Uribe-Alcocer. 2003. Phylogenetic Assessment of *Eucinostomus gula*, *Eugerres plumieri*, and *Diapterus auratus* (Pisces: Gerreidae) based on Allozyme and mtADN Analyses. Caribbean Journal of Science, 39 (1): 109-115.

San, D.,D. Gower, O. V. Oommen, M. Wilkinson & R. Zardoya. 2004. Phylogeny of caecilian amphibians (Gymnophiona) based on complete mitochondrial genomes and nuclear RAG1. Molecular Phylogenetics and Evolution, 33:413–427.

Sequencher Ver 4.5 GeneCode, Inc. <http://genecodes.com/>

Sauvage, H.E., 1879. Description de quelques poissons d'espèces nouvelles de la collection du Muséum d'histoire naturelle. Bull. Soc. Philom. Paris, sér. 7(3): 204-209.

Sheets, H. D. 2004. IMP: Integrated Morphometrics Package. Canisius College. N.Y. <http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>.

Silva-Segundo, C.A., M. Brito-Chavarria, E.F. Balart, I. Barriga-Sosa, R. Rojas-Esquivel, M. Inés Roldán, G. Murugan & F.J. García-De León. 2010. Clarifying the taxonomic status of *Merluccius* spp. in the northeastern Pacific: a combined morphological and molecular approach. Reviews in fish biology and fisheries. 21(2):259-282.

Sokal, R. R. & P. H. A. Sneath. 1963. Principles of numerical taxonomy. Feeman. San Francisco, Ca. E.U.A. 359p.

Soto-Vivas, A., J. Liria & E. De Luna. 2011. Morfometría geométrica y filogenia en *Rhodniini* (Hemiptera, Reduviidae) de Venezuela. Acta Zoologica Mexicana. 27(1):87-102.

Sparks, J.S., Dunlap, P.V. Dunlap & W. L. Smith. 2005. Evolution and diversification of a sexually dimorphic luminescent system in ponyfishes (Teleostei: Leiognathidae), including diagnoses for two new genera. Cladistics, 21: 305–327.

StatSoft, Inc. 2007. STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. www.statsoft.com.

Stepien, C.A., A.K. Dillon, M.J. Brooks., K.L. Chase & A.N. Hubbers, 1997. The evolution of Blennioid Fishes based on the analysis of mitochondrial 12S ADN. En: Kocher, T.D. & C.A. Stepien (Eds.). Molecular systematics of Fishes. Academic Press. San Diego. 245 – 270 p.

Strauss, R. E. 1985. Evolutionary Allometry and Variation in Body form in the South American Catfish Genus *Corydoras* (Callichthyidae). Systematic Zoology, 34(4): 381-396.

Sweet, S. S. 1980. Allometric Inference in Morphology. American Zoologist. 20 (4): 643-652

Tamura K., D. Peterson, N. Peterson, G. Stecher., M. Nei & S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular Evolutionary Genetics Analysis using Maximum Likelihood, Evolutionary Distance, and Maximum Parsimony Methods. Molecular Biology and Evolution. 28(10): 2731-2739.

Tautz, D., P. Arctander, A. Minelli, R. H. Thomas & A. P. Vogler. 2003. A plea for ADN taxonomy. Trends Ecol. Evol. 18:70–74.

Tavolga, W.N. 1977, "Sound Production in Fishes." Benchmark Papers in Animal Behavior V.9. Dowden, Hutchinson & Ross, Inc. 10-29 p.

Teixeira, R.L. & J.L. Helmer. 1997. Ecology of young mojarras (Pisces: Gerreidae) occupying the shallow waters of a tropical estuary. Revista Brasileira de Biologia. 57(4): 637-646.

Tellechea, J. S. F. Mello, F. Teixeira, I. Gonzalez-Bergonzoni & N. Vidal. 2011 Sound production and pectoral spine locking in a Neotropical catfish (*Iheringichthys labrosus*, Pimelodidae). Neotrop. Ichthyol. 9(4).

Thorpe, R.S. 1975. Quantitative handling of characters useful in snake systematics with particular reference to intraspecific variation in the ringed snake *Natrix natrix* (L.). Biological Journal of the Linnean Society. 4(2):161-176.

Vermeji. G. J. 2001. Distribution, history, and taxonomy of the Thais clade (Gastropoda: Muricidae) in the Neogene of tropical America. J. Paleontol. 75:697–705.

Vogler, A.P. & M.T. Monaghan. 2006. Recent advances in DNA taxonomy. J Zool Syst Evol Res. 45(1):1-10.

Vrielynck, B., G. S. Odin & J. Dercourt. 1997. Miocene palaeogeography of the Tethys Ocean; potential global correlations in the Mediterranean. En: Montanari, A., G. Odin & R. Coccioni (Eds.), Miocene Stratigraphy: An Integrated Approach. Elsevier Science, Amsterdam, 157–165 p.

Wardle, C.S., J.J. Videler & J.D. Altringham. 1995. Tuning in to fish swimming waves: body form, swimming mode and muscle function. J. Exp. Biol. 198:1629–1636.

Webb, S.D., 1985, Late Cenozoic mammal dispersals between the Americas, En Stehli, F.G., and Webb, S.D., Eds., The Great American Biotic Interchange: New York, Plenum Press, 357–386 p.

Weston E. M. 2003. Evolution of ontogeny in the hippopotamus skull: using allometry to dissect developmental change. Biological Journal of the Linnean Society 80: 625– 638.

White, B.N., 1986. The isthmian link, antitropicality and American biogeography: distributional history of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). Syst. Zool. 35, 176–194.

Wiens, J. 2000. Phylogenetic analysis of morphological data. Smithsonian institution press. Washington y Londres. 220 p.

Wiley, E. O. & B. S. Lieberman. 2011. Phylogenetics: Theory and practice of phylogenetic systematics, second edition. Wiley-Blackwell. E.U.A., New Jersey. 427 p.

Woodland, D.J. 1984 Gerreidae. En: Fischer, W. & G. Bianchi (Eds.) FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Indian Ocean fishing area 51. Vol. 2. [pag. var.]. FAO, Rome.

Wray, G. A., & D. R. McClay. 1989. Molecular heterochronies and heterotopies in early echinoid development. Evolution 43: 803–813.

Yañez-Arancibia, A. 1980. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras y bocas efímeras del Pacífico mexicano. Publ. Esp. Centr. Cienc. Mar y Limnol. UNAM. 2:1-306.

Zahuranec, B. V. 1967. The gerreid fishes of the genus *Eucinostomus* in Easter Pacific. Tesis de Maestría en Ciencias. University of California. La Jolla, California, 164 p.

Zelditch, M.L. & W.L. Fink. 1995. Allometry and developmental integration of body growth in a piranha, *Pygocentrus nattereri* (Teleostei, Ostariophysi). J. Morphol. 223:341–355.

Zelditch, M.L., H.D. Sheets & W.L. Fink. 2000. Spatiotemporal reorganization of growth rates in the evolution of ontogeny. Evolution, 54(4), 1363–1371.

Zelditch, M.L., H.D. Sheets & W.L. Fink. 2003. The ontogenetic dynamics of shape disparity. Paleobiology. 29:139–156.

Zelditch, M.L., H.D. Sheets & W.L. Fink. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, 437 p.

ANEXO 1. Matrices para la inferencia de filogenias

Matriz de los cuatro marcadores moleculares para generar el árbol en el programa TNT (Máxima Parsimonia)

xread
'12s ; 16s; COI; Rag1; Respectivamente'

2562 7

&[dna]

Gerres

CTCTGTTTGCTGCTTACTACTAAATCCACCTTCAAACGCGTATTTTCAGTACGTTGTCCGTG-
TTCCCTA-TAATAGGGAATGTAGCCCATTTCTT-
GCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTCTTGGGCTGTGCCAATTAAGCTCACTACTGG
CCCCTCACGGGGTAAGCTTACGACGGCGGTATATAGGCGGGAAAA--
ACGAGGAAGGGTGAGGTTCAACGGGGATTATCGGTTCTAGAACAGGCTCCTCTAGATGGG-
TCTAAAGCCCCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGGCGGATAG---
AAAGGTGGTGTCTATCTATGTT

D_auratus

CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAGTACGTGTTTCAACGTAGTATTCGTA-
TTCCCTGGTGTAGGGAATGTAGCCCATTTGCTG-
CCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTGGGCTGTGCCGATTATGCTCACTATTAG
ACCTTACAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAGGCGGTAAAA--
ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTGGTTCTGGAACAGGCTCCTCTAGGGGGG
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGGCGAATAG---
ATAGGTAAGTTCTATTTATGTT

D_aureolus

CTCTACTTGCTGCTTACTGCTAAATCCACCTTCAATTACGTGTTTCAACGTAATATCCGTG-
TTCCCTG-
TACCAGGGAATGTAGCCCATTTCCGGCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTCTGG
GCTGTGCCGATTGAGCTTACTACGGTACCCTCAGAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAG
ACGGA AAAAAGAACTAGGAAGGGTGAGGTTGAACGGGTAGTGTGGTTCTGGAACAGGCTCCT
CTAGGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTTAAGCTGGTGTCTCGTAGTACCCGGGCGAATAG---
CAATGTAACGTGCTATTTATGTT

D_brevirostris

CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAGTACGTGTTGCAACGTATTATTCGTA-
TTCCCTGGTGTAGGGAATGTAGCCCATTTGCTG-
CCCCTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTGGGCTATGCCGATTATGCTCACTACAAG
ACCTTACAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAGGCGGTAAAA--
ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTGGTTCTGGAACAGGCTCCTCTAGGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGGCGAATAG---
TGGGGTGGGGTTCTATTTATGTT

D_rhombeus

CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAGTACGTGTTGCAACGTATTATTCGTA-
TTCCCTGGTGTAGGGAATGTAGCCCATTTGCTG-
CCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTGGGCTATGCCGATTATGCTCACTACAAG
ACCTTACAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAGGCGGTAAAA--
ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTGGTTCCGGAACAGGCTCCTCTAGGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGGCGAATAG---
TGGGGTGGGGTTCTATTTATGTT

Eucinostomus_gula

CTCTATTCTCTGCTTACTACTAAATCCAACCTTCAAATGTATATTTCAAGTCATCGTTTCGTG-
TGCCCTG-TATTAGGGAATGTAGCCCATCTCTT-
CCCCCCCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTAGGGTATGCCAATTGGGCTTACTGTAGC
TCCTTACAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAGGCGGATAGGGGACGAGGGGGGGTGA
GGTTAAACGGGGACCATCGGTTATAGGACAGGCTCCTCTAGACGGG-
TTTGAAGCNCCGCCAAGTCCTTTGGGTTTGAAGCTAGCGCTCGTAGTACCCGGGCGGATAAG
TCAAAGGTAAGACCTTATCTGTGTT

Eugerres_plumieri
CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAACACGTAATTTCAACGCGTTATCCGTAATT
CCCTGATTGCAGGGAATGTAGCCATTGCTG-
CCCCCTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTCTGGGCTGTGCCGATTCTGCTCACTATAAG
ACCTTCACAGGGTAAGCTTGCACGCGGTATATAGGCGGTAAA--
ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTGGTTCTGGAACAGGCTCCTCTAGGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGGCGAATAG---
TAAGGTGACATTCTATTTATGTT

&[dna]

Gerres

CAATCACTTGTCTTTTTAAATGAAGACCTGTATGAATGGCACGACGAGGGCTTGACTGTCTCCTT
TTTCCAGTCAGTAAAATTGATCCCCCGTGCAGAAGCGGGATTAAACATAAGACGAGAAGA
CCCTATGGAGCTTTAGACTCTTCGAGCAGACTATGTTAAACACTCTTT-
AACAAAAGACTAAACA-
GTATAGGCCCTACTCTAATGTCTTTGGTTGGGGCGACCCTGGGGAAAAACAAAACCCCATGA
AGACAGGAAGA-----ACTTT-----
CTCCACAACAAGAGCTACGGCTCTAGTTAACAGAACCTCTGACTT--ACAT-----
GATCCGGCC-

TACGCCGATCAACGGACCGAGTTACCCTAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTTAGAGCTCA

D_auratus

CAATCACTTGTCTTTTTAAATGGAGACCGGTATGAATGGCAAGACGAGGGCCTAACTGTCTCCT
TTTTCCAGTCAATGAAATTGATCTCCCCGTGCAGAAGCGGGATTAAACATAAGACGAGAAG
ACCCTGTGGAGCTTTAGACACCAAGA-CAGCTTATGTTACACAACCCTA-
TATAAAGACCCGAACG-
AAATAAACCCCTGCCAGATGTCTTTGGTTGGGGCGACCAGCGGGGAAACGAAAAACCCCGAG
TGGACAGGGAGA---ACAATATA-----

CTCCTACAAATAAGAGCCCCCGTCTAATTAACAGAACTCTGACTT--ACCA-----GATCCGGC--
CTAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTTCAGAGCTCA

D_aureolus

CAATCACTTGTCTTTTTAAATGGGGACCCGTATGAATGGCAAGACGAGGGCTTAACTGTCTCCT
TTTTCCAGTCAATGAAATTGATCCCCCGTGCAGAAGCGGGATTAGCACATAAGACGAGAAG
ACCCTGTGGAGCTTTAGATGCTAAGA-
CAGATGCTGTCAAACAACCCTAGTACAAAGGTCTGAACTCAAGCGAACCCCTGTCTAAATGTCT
TTGGTTGGGGCGACCACGGGGAAATGAAAAACCCCGCGCGGACTGGAAGACTCACAATTTA
ACCACCCCTTCTAGAAATAAGAGTGTCCGCTCTAGTTAACAGAACTTTGACCG--ACCA-----
GATCCGGCAATAAGCCGATTAACGAACCCAGTTACCCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTTC
AGAGCTCA

D_brevirostris

CAATCACTTGTCTTTTTAAATGGAGACCGGTATGAATGGCAAGACGAGGGCCTGACTGTCTCCT
TTTTCCAGTCAATGAAATTGATCCCCCGTGCAGAAGCGGGATTAGCACATAAGACGAGAAG
ACCCTGTGGAGCTTTAGACACCAAGA-CAGCTTATGTTACACAACCCTA-
TTTTAAAGGCCCGAACA-
AAATAAACCCCTGCCTAAATGTCTTTGGTTGGGGCGACCACGGGGAAACGAAAAACCCCGCG
TGGACAGGGAGA---ACTATAT-----

CTCCTACAGACAAGAGCCCCCGTCTAATTAACAGAACTCTGACTT--ACCA-----GATCCGGC-
-CTAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTTCAGAGCTCA

D_rhombeus

CAATCACTTGTCTTTTTAAATGGAGACCGGTATGAATGGCAAGACGAGGGCCTGACTGTCTCCT
TTTTCCAGTCAATGAAATTGATCCCCCGTGCAGAAGCGGGATTAGCACATAAGACGAGAAG
ACCCTGTGGAGCTTTAGACACCAAGA-CAGCTTATGTTACACAACCCTG-
TTTTAAAGACCCGAACA-
AAATAAACCCCTGCCTAAATGTCTTTGGTTGGGGCGACCACGGGGAAACGAAAAACCCCGCG
TGGACAGGGAGA---ACAATTC-----

CTCCTACAAATAAGAGCCCCCGTCTAATTAACAGAACTCTGACTT--GCCA-----GATCCGGC--
CTAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTTCAGAGTTCA

Eucinostomus_gula

CAATCACTTGTCTTTTTAATTAAGACCCGTATGAAAGGCTCGACGAGGGCTTAACTGTCTCCTT
TCTCCAGTCAATGAACTTGTCTCCCCGTGCAGAAGCGGGATTAGAACATAAGACGAGAAGA
CCCTGTGGAGCTTAAAGC-TAAAGG-CAGACTATGTTTAGCA-CTTTAAGATAATAA-CCAAACA-

--
ATATTTATTGCCCTCCCCTCTTCGGTTGGGGTGACCTCGGGGAATAACAAAACCCCCGTGAAG
AACGAGAAT----ACCTT-----
TTCTTGCAAATAAGACCCGCCAGTCTGATTAACAGAACACCTGACTTGAACAATGAATGATCC
GGCC-
CACGCCGATTAACGAACCAAGTTACCCCAGGGATAACAGCGCAATCCTTTTTTAGAGCCCC
Eugerres_plumieri
CAATCACTTGTCTTTTAAATGGAGACCGGTATGAATGGCAAGACGAGGGCCTGACTGTCTCCT
TTTTCCAGTCAATGAAATTGATCTCCCCGTGACAGAGCGGGGATTAACACATAAGACGAGAAG
ACCCTGTGGAGCTTTAGACACCAAGG-
CAGCCTGCGTTACACAACCCCTCATTAAGGGCCTAAACA-
AAGCAGACCCCTGCCATGTCTTTGGTTGGGGCAGCCACGGGAAACAAAAACCCCCGCG
TGGACAGGGAGA----ATTCTAA-----
CTCCTACAGACAAGAGCGCCCGCTCTAATTAACAGAACTCTGACCT--TCCA----GATCCGGC-
-CAAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTCAGAGCTCA

&[dna]

Gerres

CAGGTGTTGGTAAAGGATTGGGTCTCCCCCTCCTGCAGGGTCAAAGAAGGTGGTGT
AAGATTCCGATCTGTCAGCAGCATGGTAATACCAGCGGCTAGAACAGGAAGTGAGAGGAGAA
GAAGCACTGCCGTAATTAACACAGCTCAAACAAAGAGCGGGGTTTGGTATTGTGAGATAGCTG
GGGGTTTTATGTTAATAATTGTTGTGATAAAATTAATAGCACCTAGAATTGATAAATACCAGCT
AAATGAAGGGGAAAAGATAGTTAAGTCTACGGATGCCCCAGCGTGTGCTAAGTTTCCGGCTAGA
GGAGGGTAAACTGTTACCCCGTTCAGCTCCGGCCTCTACCCCTGAAGAAGCCAGGAGGAG
GAGGAAAGAGGGGGGAAGAAGTCAGAAGCTCATATTATTCATGCGAGGAAATGCCATGTCAG
GGGCGCCGATCATAAGGGGGATGAGTCAGTTTCAAACCCTCCGATCATGATTGGTACTACTA
TGAATAAAATTATTACAAATGCGTGAGCCGTAACAATAACATTGTAGATCTGGTCTCTCTAA
AAGAGAGCCAGGTTGGCTTAGTTAGCTCGGATGAGCAGGCTTAGGGCTGTACCTACTATAC
CAGCTCAAGCACCAAGACGAGGTAGAGG

D_auratus

GAGGTGCTGGTAAAGAATTGGGTCTCCCCCTCCTGCAGGGTCAAAGAAGGTGGTGT
CAGGTTCCGATCGGTTAGGAGCATAGTGATCCCGCGGCTAAAACAGGCAGAGATAGGAGAA
GAAGAAGCGGTAATGAGGACTGCTCAGACAAACAGGGGGGTTTGGTACTGAGTGATAGCG
GGAGGTTTCATATTGATGATGGTTGTAATAAAGTTAATTGCTCCGAGGATTGACGAGATCCCT
GCCAGGTGGAGGGAGAAAATGGTTAAATCGACGGAGGCCCTGCATGGGCCAGGTTGCCGG
CCAGCGGGGGTAGACCGTTCACCCTGTTCCGGCCCCCTGCCTCAACTCCAGAAGAAGCGAG
GAGCAGAAGGAATGAAGGGGGCAGAAGTCAGAAGCTCATATTATTCATTGAGGGAATGCTA
TGTCGGGGGCTCCAATCATTAGAGGGATAAGTCAGTTACCAAAGCCACCGATCATGATGGGC
ATAACTATGAAGAAGATTATGACGAAGGCATGGGCAGTAACCACTACATTATAAATTTGGTCAT
CCCCAAGTAAAGATCCGGGTTGGCTTAATTCGGCCCCGAATCAGCAGGCTGAGGGCTGTGCC
ACCATTCTGCTCAAGCACCGAAGACTATATACAGG

D_aureolus

TAAATGTTGGTAAAGGATTGGGTCTCCTCCTCCGGCGGGGTCGAAGAAGGTGGTATT
AAGGTTGCGATCTGTGAGAAGCATGGTGATTCCAGCGGCTAGGACAGGAAGCGACAAGAGAA
GGAGGACGGCAGTAATCAGAACTGCTCAAACAAATAATGGAGTTTGGTACTGAGTGATGGCA
GGGGGTTTTATTAATGATTGTTGTAATAAAATTTGATGGCCCCAGAAATCGACGAAATACCGG
CTAAATGAAGTGAAGAAGATTGTTAGGTCAACGGAGGCTCCTGCATGGGCTAAATTTCCAGCTA
GAGGGGGGTACTGTTTATCCTGTCCCAGCCCCTGCTTCTACGCCAGATGAGGCAAGAAGG
AGAAGAAATGAGGGAGGTAGAAGCCAGAAGCTCATGTTGTTTATTGAGGGAAAGCTATATCA
GGAGCTCCAATCATTAAAGGGAATTAATCAATGCCAAAGCCCCCAATTATGATAGGCATGACC
ATGAAAAAATTATTACGAAGGCGTGGGCTGTAACCTACCAGTTATAAATCTGATCGTCCCCG
AGAAGGACCCGGGTTGGCTCAGTTCCGGCTCGAATGAGTAGGCTAAGGGCTGTGCCTACCAT
CCCTGCTCATGCACCGAAGATTATGTATAGG

D_brevirostris

GAGGTGTTGGTAGAGGATTGGATCTCCTCCTCCTGCAGGGTCAAAGAAGGTGGTGT
TAGGTTTTCGATCGGTTAGGAGCATTGTGATCCCGGCAGCTAAGACAGGGAGAGACAAGAGAA
GAAGTACAGCAGTAATCAGAACTGCTCAAACAAACAGAGGGTCTGATACTGGGTAATAGCAG
GAGGTTTCATATTAATGATGGTTGTAATGAAGTTGATTGCCCAAGGATTGAGGAAATTCCTGC
CAGGTGGAGTGAGAAAATAGTTAAGTCAACGGAAGCTCCTGCATGGGCCAGGTTGCCGGCCA
ATGGGGGGTAGACTGTTTATCCGGTTCAGCCCCCTGCTTCAACTCCAGAAGAAGCGAGGAGA

AGTAGGAATGAGGGGGGTAGAAGTCAGAAGCTCATGTTATTCATTTCGAGGGAATGCCATGTC
GGGGGCTCCGATCATAAGAGGGATGAGTCAGTTACCAAAGCCACCAATCATAATTGGCATAAC
TATAAAGAAAATTATTACGAAGGCATGGGCAGTGACCACTACATTATAAATCTGGTCATCCCCA
AGTAAAGATCCGGGCTGGCTTAGCTCAGCTCGAATCAGCAGGCTGAGGGCTGTGCCACCAT
TCCTGCTCAAGCACCGAAGATTATATACAGG

D_rhombeus

GAGGTGTTGGTAGAGGATCGGATCCCCTCCTCCTGCAGGGTCCAAGAATGTGGTATT
TAGGTTTCGGTCGGTCAGGAGCATTGTAATCCCGGCGGCCAAGACGGGAAGAGACAAGAGAA
GAAGCACAGCAGTAATGAGAACTGCCATACAAATAGGGGAGTCTGATACTGAGTGATGGCA
GGGGGTTTCATATTAATGATGGTTGTGATAAAGTTAATTGCCCAAGGATTGAGGAGATCCCT
GCTAGGTGGAGGGAGAAAATGGTTAAGTCGACGGAAGCTCCGGCATGGGCCAGGTTGCCGG
CCAATGGGGGTAACCGTTCACCCTGTTCCCGCCCCGCTCAACTCCAGAGGAAGCGAG
GAGAAGAAGGAACGAAGGGGGGAAGGAGTCAGAAGCTCATGTTATTCATTTCGAGGGAACGCCA
TATCGGGGGCTCCGATCATAAGGGGAATGAGTCAGTTACCGAAGCCGCCAATCATGATTGGC
ATAACCATGAAGAAAATTATTACAAAGGCATGGGCGGTGACGATGACGTTATAAATCTGGTCA
TCTCCCAGTAAAGACCCAGGCTGACTTAATTACGCCGGATCAGCAGGCTGAGGGCCGTGCC
CACCATTCTGCTCAAGCACCGAAGACTATATACAGG

Eucinostomus_gula

GAGGTGCTGATAGAGGATAGGGTCTCCTCCTCCGGCAGGATCGAAAAATGTGGTGT
TAAGTTCCGATCTGTCAGAAGCATAGTAATACCAGCTGCTAGAACAGGGAGAGAGAGAAGTAG
CAGGACTGCTGTAATTAGGACAGCTCAAACGAACAGGGGTGTTTGGTACTGGGAGATGGCCG
GGGTTTTATGTTAATAATAGTTGTAATAAAATTGATTGCTCCTAGGATGGATGAGACACCAGC
AAGGTGAAGGAGAAGATAGTTAAGTCTACGGATGCCCTGCATGTGCTAGGTTGCCTGATA
GAGGAGGGTAAACTGTTTATCCCGTTCGCCCTGCTTCTACGCCTGAAGAAGCTAGAAGA
AGAATGAAAGAGGGGGGAAGAAGCCAGAAGCTTATAATTATTCATTTCGAGGGAATGCTATGTCA
GGAGCCCCAATTATTAGGGGGATTAGCCAGTTTCCGAAGCCTCCAATCATAATAGGCATAACC
ATAAAAAAATTATTACAAATGCATGGGCTGTGACGATAACATTGTAATCTGGTCACTCTCCTA
AGAGAGAGCCTGGTTGGCTTAGTTACGACCGGATAAGAAGGCTAAGGGCCGTTCTACTATC
CCAGCTCAGGCACCAAGATGAGGTAGAGG

Eugerres_plumieri

GAGGTGCTGGTAGAGAATTGGGTCTCCTCCTCCGGCAGGGTCAAAGAAGGTGGTGT
TAGGTTACGATCGTTAAGAGCATGGTGATACCGGCGGCCAGAACAGGAAGAGATAGAAGCA
GAAGCACAGCAGTAATAAGCACAGCTCAGACAAACAGTGGGGTTTGGTACTGAGTAATTGCTG
GAGGTTTCATGTTAATAATTGTTGTAATAAAGTTGATTGCTCCAAGGATGGAGGATCCCTGC
TAAGTGAAGGGAGAAGATGGTTAGGTCAACGGAAGCTCCGGCATGGGCTAGGTTGCCTGCCA
GAGGGGGATAGACGGTTCACCCTGTTCCGGCCCCGCTTCGACTCCTGAAGAGGCTAGRAG
AAGAAGGAATGAGGGAGGAAGGAGTCAGAAGCTCATGTTGTTTATTTCGAGGGAATGCCATGT
CAGGGGCCCGATCATTAGCGGGATCAGCCAGTTGCCGAAGCCACCGATCATAATTGGTATA
ACTATAAAGAAGATTATTACAAAGGCGTGGGCGGTGACGATCACATTATAAATTTGGTCGCTC
CGAGTAAGGATCCGGGCTGGCTTAGTTCCGCYCGGATCAGCAGGCTGAGGGCCGTTCCCTAC
TATACCTGCTCAAGCACCAAGATTATATAGAGG

&[dna]

Gerres

CCATCACTCGGAGGTTTTCGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGATTTGGA
GGAGGACATCATGGAGGGGCTGAGAGAGAGGGGGATGGAAGACAGTGCTTGCACCTCAGGC
TTCAGTGTCTTGATCAAAGAATCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGCGAGAAGCACGGTGG
AGGACCAGTTATTCCTGAAAAGGCTGTTCCGCTTCTCTTCACTGTTATGTCTGTCAGTGTGTG
GCAGAAGATGATGGGGAAGCGGTTACCATCTTACCAGCCAAAACCAAACCTCAGAACTGTC
CTGTAAGCCCCCTTTCCTGATGTTTGTGGATGAGTCAGATCACGAGACGCTCACAGGTGTCTT
GGGGCCTATAGTTGCAGAGCGTAATGCAATGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTTCCATGGGTG
GTCTTCTCGTTCCTCCGCTTCCACTCAGAGGCACGGGATATGATGAGAAGATGGTGCCTG
AGATGGAGGGCCTCGAGGCCTCAGGGTCTACATATATCTGCACTCTTTGTGATTCCAGTCCG
GCAGAGGCGTCTCAAAACATGGTGCTCCACTCCGTCAACCGCAGTCATGATGAGAACCTGGA
ACGTTACGAAATATGGCGAACCAACCCCTTCTCTGAGACTGTGGATGAGCTGCGAGACAGAG
TCAAAGGGGTCTCTGCAAAGCCCTCATGGAGACGCATCCCACGCTAGATGCATTACACTGTG
ACATCGGCAATGCCACTGAGTTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAA
AGGTCAATCCTAGCCGAGAGGAGCGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAG
GAAGAAGATGAAGCTTAAACCGTAATGAGGATGAATGGGAACCTATGCCCGCAGGCTAATGA
CCATGGAGGCTGCTGAGCTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCGGAGGAGAGGAGGGAGGCCCT

GAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTTCAGATGAAGCCTGTGTGGCGAGCCACCTGCCAGCCA
AGGAATGCCCTGACCAGCTGTGCCGCTATAGCTTTAACTCCCAACGCTTTGCTGACCTCCTCT
CCACCACCTTCAAGTATAGGTACAA

D_auratus

CCATCACTCGGCGTTTTCGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGACTTGGA
GGAGGACATCATGGAGGGGCTGAGAGAGAGTGGGCTGGAAGACAGTGCTTGCACCTCAGGC
TTCAGTGTGATGATCAAAGAGTCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCACGGCGG
AGGACCAGTTGTTCCCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTATGTCTGTCTCTCCG
GGTGGAGGACGAGGAGGAAGATGTTACCATCTTACCAGCCAAAGCCAAACTCAGAAGTGT
CCTGTAAGCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGATGAGTCAGATCATGAGACACTCACCGTGTCC
TGGGGCCCTATAGTTGCAGAGCGTGATGCAATGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTGGCCATAGGT
GGTCTCCCTCGTTCCCTCCGCTTCCACTTCAGAGCCAGGGATACGATGAGAAGATGGTGGC
TGAGATGGAGGGCCTCGAGGCCCTCGGGTCTACCTACGTCTGCACTCTTTGTGATTCCAGTC
GGGCCGAGGCGTCTCAAACATGGTGCTCCACTCCATCACCCGCAACCACGACGAGAACCTG
GAACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTAGATGAGCTGAGAGACAGA
GTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTCATGGAGACCCATCCTACACTTGATGCATTACACTGT
GACATTGGCAATGCCACTGAATTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAA
AAGGTCAACCCACCCGGGAGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGA
GGAAGAACATGAAGCTCAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAAGTATGCCCGCAAGCTAATG
ACCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGGAGGGAGGCC
TGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCCGTGTGGCGTGCCACCTCCCCAGCC
AAGGAATGCCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTCAACTCCCAGCGCTTTGCCGACGTCT
CTCCTACCTTCAAATATAGGTACAA

D_aureolus

CCATCACTCGGCGTTTTCGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGACTTGGA
GGAGGACATCATGGAGGGGCTGAGAGAGAGTGGGCTGGACGACAGTGCTTGCACCTCAGGC
TTCAGTGTGATGATCAAAGAGTCTTGTGACGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCACGGTGG
AGGGCCAGTTGTTCCCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTATGTCTGTCTCTCCG
GGTGGAGGACGACGACGAAGCCATCACCATCTTACCAGCCAAAGCCGAAGTCAAGATTGT
CCTGTAACCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGACGAGTCAGATCACGAGACGCTCACCGTGTCT
CTGGGGCCCATAGTTGCAGAGCGTGATGCAATGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTGTCCATAGG
GTGCTTTGCTCGTTCCCTCCGCTTCTACTTCAGAGCCAGGGATACGATGAGAAGATGGTGGC
GTGAGATGGAGGGCCTCGAGGCCCTCGGGTCAACCTACGTCTGCACTCTTTGTGATTCCAGT
CGGGCCGAGGCGTCTCAAACATGGTGCTCCACTCCATCACCCGCTGCCACGACGAGAATCT
GGAGCGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTCTCCGAGTCTGTAGACGAGCTGAGAGACA
GAGTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTTCATGGAGACCCATCCTACACTCGATGCATTACACT
GTGACATCGGCAACGCCACCGAATTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTAC
AAAAAGGTCAACCCAGCCGGGAGGAGCGGCCGAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGC
TGAGGAAGAAGATGAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAAGTATGCCCGCAAGCTA
ATGACCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGGAGGGAGG
CCCTGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCCGTGTGGCGTGCCACCTCCCCA
GCCAAGGAGTGCCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTCAACTCTCAGCGCTTTGCCGACGT
CCTCTCCTACCTTCAAATATCGATACAA

D_brevirostris

CCATCACTCGGCGTTTTCGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGACTTGGA
GGAGGACATCATGGAGGGGCTGAGAGAGAGTGGGCTGGAAGACAGCGCTTGCACCTCAGGC
TTCAGTGTGATGATCAAAGAGTCTTGTGACGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCACGGTGG
AGGACCAGTTGTTCCCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTATGTCTATCTCTCCGG
GTGGAGGACGAGGAGGAAGACATTACCATCTTACCAGCCAAAGCCAAACTCAGAAGTGTCT
CTGTAACCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGATGAGTCAGATCACGAGACACTCACCGTATCCT
GGGGCCCTTGTAGTTGCAGAGCGTGACGCAATGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTGTCCATAGGTG
GTCTCCCTCGTTCCCTCCGCTTCCACTTCAGAGCCAGGGATACGATGAGAAGATGGTGGC
GAGATGGAGGGCCTCGAGGCCCTCGGGTCTACCTACGTCTGCACTCTCTGTGATTCCAGTCG
GGCCGAGGCGTCTCAAACATGGTGCTCCACTCCATCACCCGCAACCACGACGAGAACCTGG
AACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTAGATGAGCTGAGAGACAGAG
TCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTTCATGGAGACCCATCCTACACTTGATGCATTACACTGTG
ACATTGGCAATGCCACTGAATTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAA
AGGTCAACCCACCCGGGAGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAG
GAAGAAGATGAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAAGTATGCCCGCAAGCTAATGAC
CATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGGAGGGAGGCCCTG

AGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCCGTGTGGCGTGCCACCTCCCCAGCCAA
GGAATGCCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGTTTCAACTCTCAGCGCTTTGCCGACGTCTCT
CCTCTACCTTCAAATATAGGTACAA

D_rhombeus

CCATCACTCGGCGTTTTCGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGACTTGGA
GGAGGACATCATGGAGGGGCTGAGAGAGAGTGGGCTGGAAGACAGCGCTTGCACCTCAGGC
TTCAGTGTCTATGATCAAAGAGTCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCACGGTGG
AGGACCAGTTGTTCCCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTATGTCTATCTCTCTCCGG
GTGGAGGATGAGGAGGAAGACATTACCGTCTTACCAGCCAAAGCCAAACTCAGAAGTGTCT
CTGTAAGCCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGATGAGTCAGATCACGAGACACTCACCGCTGTCT
GGGGCCGATAGTTGCAGAGCGTGACGCAATGAAAGAGAGCAGGCTCATCTGTCCATAGGTG
GTCTCCCTCGTTCTCCGCTTCCACTTCAGAGGCACGGGATACGATGAGAAGATGGTGCCTG
GAGATGGAGGGCTCGAGGCCTCGGGTCTACCTACGTCTGCACTCTCTGTGATTCCAGTCG
GGCTGAGGCGTCTCAAACATGGTGTCTCCACTCCGTCACCCGCAGCCACGACGAGAACCTG
GAACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTAGATGAGCTGAGAGACAGA
GTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTTCATGGAGACCCATCCTACACTCGATGCATTACACTGT
GACATTGGCAACGCCACTGAATTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAA
AAGGTCAACCCACCCGGGAGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGA
GGAAGAAGATGAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCGCAAGCTAATG
ACCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCTCAGAGGAGAGGAGGGAGGCC
TCAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCCGTGTGGCGTGCCACCTCCCCAGCC
AAGGAATGCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTCAACTCCCAGCGCTTTGCCGACGTCT
CTCTCTACCTTCAAATATAGGTACAA

Eucinostomus_gula

CCATCACTCGGCGTTTTCGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGTCGGCATTAAAGGATTTGGA
GGAGGACATCATGGAGGGGCTGAGAGAGAGGGGGATGGAAGACAGTGTGTTGCACCTCAGGC
TTCAGTGTCTTATGATCAAAGAATCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGCGAGAAGCACGGTGG
TGGACCAGTTATTCCTGAAAAGGCTGTTCCGCTTCTTTCACTATTATGTCTGTCTGTCAAG
GCAGAAGATGATGGGGAAGCGGTTACCATTTTTACcGAGCCAAAACCAAACCTCAGAAGTGTCC
TGTAAGCCCCTTTGCCTGATGTTTGTGGATGAGTCGGATCACGAGACGCTCACAGGTGTCTTG
GGGCTATAGTTGCAGAGCGTGATGCGATGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTTTCCATTGGTGG
ACTTCCCTCGTTCTCCGCTTCCACTTCAGAGGCACAGGATATGATGAGAAGATGGTGCCTGA
GATGGAGGGCCTCGAGGCCTCGGGTCCACATATATCTGCACTCTTTGTGATTCCAGTCGTG
CAGAGGCGTCTCAAACATGGTGTCTCCACTCCATCACCCGCAGTCATGATGAGAACCTGGAG
CGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTCTCTGAGACTGTAGATGAGCTGCGAGACAGAGTC
AAAGGGTCTCTGCCAAGCCCTTTCATGGAGACCCATCCCACGCTAGATGCATTGCACTGTGA
CATCGGCAATGCCACAGAGTTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAA
GGTCAATCCTAGCCGAGAAGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAGG
AAGAAGATGAAGCTTAAACCTGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCGCAGGCTAATGACC
ATGGAGGCTGCTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCTCAGAGGAGAGGAGGGAGGCCCTGA
GGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAGCCTGTGTGGCGCGCCTCCTGCCCTGCCAAG
GAATGCCCTGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTAACTCCCAGCGCTTTGCTGACCTCCTCTCC
TCTACCTTCAAATATAGGTACAA

Eugerres_plumieri

CCATCACTCGGCGTTTTCGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGACTTGGA
GGAGGACATCATGGAGGGGCTGAGAGAGCGTGGGCTGGAAGACAGTGTGTTGCACCTCAGGC
TTCAGTGTCTATGATCAAAGAGTCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGCGAGAAGCATGGCGG
AGGACCAGTTGTTCCCTGAAAAGGCCGTACGCTACTCCTTCACTGTTATGTCTGTCTCTCTCCG
GTTGGAGGACGAGCAGGAAGATGTTGCCATCTTACCAGCCAAAGCCAAACTCAGAGCTGT
CCTGTAAGCCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGATGAGTCAGACCATGAGACACTCACCGCTGTCC
TGGGGCCTATAGTTGCAGAGCGTGATGCCATGAAAGAGAGCAGGCTCATCTGTCCATAGGT
GGTCTCCCTCGTTCTCCGCTTCCACTTCAGAGGCACGGGATACGATGAGAAGATGGTGCCTG
TGAGATGGAGGGCCTCGAAGCCTCGGGTCTACCTAcGTCTGCACTCTTTGTGATTCCACTCG
AGCCGAGGCGTCTCAAACATGGTCTCCACTCCATCACCCGCAGCCACGACGAGAACCTGG
AACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTAGATGAGCTGAGAGACAGAG
TCAAAGGGTCTCTGCCAAGCCCTTTCATGGAGACCCATCCTACACTTGTGATTACACTGTG
ACATTGGCAACGCCACCGAATTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAA
AGGTCAACCCAGCCGGGAGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAACTGAG
GAAGAAGATGAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCGCAAGCTAATGAC
CATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCTCAGAGGAGAGGAGGGAGGCCCTG

```
AGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCGGTGTGGCGTGCCACCTCCCCAGCCAA
GGAATGCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTCAACTCCCAGCGCTTTGCCGACGTCCTCT
CCTCTACCTTCAAAATATAGGTACAA
```

```
;  
Matriz de los cuatro marcadores moleculares para generar el árbol en el programa Mr.  
Bayes (método Bayesiano)
```

```
#NEXUS
```

```
begin data;  
  dimensions ntax=7 nchar=2563;  
  format datatype=dna missing=? gap=-;  
  matrix
```

```
GERRES_CINEREUS
```

```
CTCTGTTTGCTGCTTACTACTAAATCCACCTTCAAACGCGTATTTTCAGTACGTT  
GTCCGTG-TTCCCTA-TAATAGGGAATGTAGCCATTTCTT-  
GCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTCTTGGGCTGTGCCAATTAAGCT  
CACTACTGGCCCCTCACGGGGTAAGCTTACGACGGCGGTATATAGGCGGGAAA  
A--  
ACGAGGAAGGGTGAGGTTCAACGGGGATTATCGGTTCTAGAACAGGCTCCTCT  
AGATGGG-  
TCTAAAGCCCCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGG  
CGGATAG---  
AAAGGTGGTGTTCTATCTATGTTTCAATCACTTGTCTTTTAAATGAAGACCTGT  
ATGAATGGCACGACGAGGGCTTGACTGTCTCCTTTTCCAGTCAGTGAAATTGA  
TCCCCCGTGCAGAAGCGGGGATTTAAACATAAGACGAGAAGACCCTATGGA  
GCTTTAGACTCTTCGAGCAGACTATGTTAAACACTCTTT-  
AACAAAAGACTAAACA-  
GTATAGGCCCTACTCTAATGTCTTTGGTTGGGGCGACCCTGGGGAAAAACAAA  
ACCCCATGAAGACAGGAAGA-----ACTTT-----  
CTCCACAAACAAGAGCTACGGCTCTAGTTAACAGAACCTCTGACTT--ACAT---  
--GATCCGGCC-  
TACGCCGATCAACGGACCGAGTTACCCTAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTT  
AGAGCTCACAGGTGTTGGTAAAGGATTGGGTCTCCCCCTCCTGCAGGGTCAAA  
GAAGGTGGTGTTAAGATTCCGATCTGTCAGCAGCATGGTAATACCAGCGGCTA  
GAACAGGAAGTGAGAGGAGAAGAAGCACTGCGGTAATTAACAGCTCAAAC  
AAAGAGCGGGGTTTGGTATTGTGAGATAGCTGGGGGTTTTATGTTAATAATTG  
TTGTGATAAAATTAATAGCACCTAGAATTGATGAAATACCAGCTAAATGAAGG  
GAAAAGATAGTTAAGTCTACGGATGCCCCAGCGTGTGCTAAGTTTCCGGCTAG  
AGGAGGGTAAACTGTTACCCCGTTCAGCTCCGGCCTCTACCCCTGAAGAAG  
CCAGGAGGAGGAGGAAAGAGGGGGGAAGAAGTCAGAAGCTCATATTATTCAT  
GCGAGGAAATGCCATGTCAGGGGCGCCGATCATAAGGGGGATGAGTCAGTTTC  
CAAACCCTCCGATCATGATTGGTATTACTATGAAAAAATTATTACAAATGCG  
TGAGCCGTAACAATAACATTGTAGATCTGGTCTCCTAAAAGAGAGCCAGG  
TTGGCTTAGTTTCCAGCTCGGATGAGCAGGCTTAGGGCTGTACCTACTATAACCAGC  
TCAAGCACAAAGACGAGGTAGAGGCCATCACTCGGAGGTTTCGTTATGATGT  
GGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGATTTGGAGGAGGACATCATGGAGGGGGCTGA  
GAGAGAGGGGGATGGAAGACAGTGCTTGCACCTCAGGCTTCAGTGTCTTGATC
```

AAAGAATCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGCGAGAAGCACGGTGGAGGAC
CAGTTATTCCTGAAAAGGCTGTTTCGCTTCTCTTTCCTGTTATGTCTGTCACTGT
TGTGGCAGAAGATGATGGGGAAGCGGTTACCATCTTTACCGAGCCAAAACCAA
ACTCAGAAGTGTCTGTAAGCCCCTTTGCCTGATGTTTGTGGATGAGTCAGATC
ACGAGACGCTCACAGGTGTCTTGGGGCCTATAGTTGCAGAGCGTAATGCAATG
AAAGAGAGCAGGCTCATCCTTTCCATGGGTGGTCTTCCTCGTTCCTTCCGCTTC
CACTTCAGAGGCACGGGATATGATGAGAAGATGGTGCCTGAGATGGAGGGCC
TCGAGGCCTCAGGGTCTACATATATCTGCACTCTTTGTGATTCCAGTCGGGCAG
AGGCGTCTCAAACATGGTGTCTCACTCCGTCACCCGCAGTCATGATGAGAAC
CTGGAACGTTACGAAATATGGCGAACCAACCCCTTCTCTGAGACTGTGGATGA
GCTGCGAGACAGAGTCAAAGGGGTCTCTGCAAAGCCCTTCATGGAGACGCATC
CCACGCTAGATGCATTACACTGTGACATCGGCAATGCCACTGAGTTCTACAAA
ATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAAAGGTCAATCCTAGCCGAGA
GGAGCGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAGGAAGAAGATG
AAGCTTAAACCGGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCGCAGGCTAATGAC
CATGGAGGCTGCTGAGCTGGTGTGTGAGCTGGTGCCTCGGAGGAGAGGAGG
GAGGCCCTGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTTCAGATGAAGCCTGTGTGGCG
AGCCACCTGCCAGCCAAGGAATGCCCTGACCAGCTGTGCCGCTATAGCTTTA
ACTCCAACGCTTTGCTGACCTCCTCTCCACCACCTTCAAGTATAGGTACAA
D_AURATUS
CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAGTACGTGTTTCAACGTAGT
ATTCGTA-TTCCCTGGTGTAGGGAATGTAGCCCATTGCTG-
CCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTGGGCTGTGCCGATTATGCT
CACTATTAGACCTTACAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAGGCGGTAAA
A--
ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTGCGTTCTGGAACAGGCTCCTCT
AGGGGGGGTCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTA
GTACCCGGGCGAATAG---
ATAGGTAAAGTTCTATTTATGTTTCAATCACTTGTCTTTTAAATGGAGACCGGT
ATGAATGGCAAGACGAGGGCCTAACTGTCTCCTTTTCCAGTCAATGAAATTG
ATCTCCCCGTGCAGAAGCGGGGATTAACACATAAGACGAGAAGACCCTGTGG
AGCTTTAGACACCAAGA-CAGCTTATGTTACACAACCCTA-
TATAAAGACCCGAACG-
AAATAAACCTGCCCAGATGTCTTTGGTTGGGGCGACCGCGGGGAAACGAAAA
ACCCCGAGTGGACAGGGAGA---ACAATATA-----
CTCCTACAAATAAGAGCCCCGCTCTAATTAACAGAACTCTGACCT--ACCA--
--GATCCGGC--
CTAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTC
AGAGCTCAGAGGTGCTGGTAAAGAATTGGGTCTCCCCCTCCTGCAGGGTCAAA
GAAGGTGGTGTTCAGGTTCCGATCGGTTAGGAGCATAGTGATCCCGGCGGCTA
AAACAGGCAGAGATAGGAGAAGAAGAACGGCGGTAATGAGGACTGCTCAGAC
AAACAGGGGGGTTTGGTACTGAGTGATAGCGGGAGGTTTCATATTGATGATGG
TTGTAATAAAGTTAATTGCTCCGAGGATTGACGAGATCCCTGCCAGGTGGAGG
GAGAAAATGGTTAAATCGACGGAGGCCCTGCATGGGCCAGGTTGCCGGCCA
GCGGGGGGTAGACCGTTCACCCTGTTCCGGCCCTGCCTCACTCCAGAAGAA
GCGAGGAGCAGAAGGAATGAAGGGGGCAGAAGTCAGAAGCTCATATTATCA
TTCGAGGGAATGCTATGTCGGGGGCTCCAATCATTAGAGGGATAAGTCAGTTA
CCAAAGCCACCGATCATGATGGGCATAACTATGAAGAAGATTATGACGAAGG
CATGGGCAGTAACCACTACATTATAAATTTGGTCATCCCCAAGTAAAGATCCG
GGTTGGCTTAATTCGGCCCGAATCAGCAGGCTGAGGGCTGTGCCACCATTCC

TGCTCAAGCACCGAAGACTATATACAGGCCATCACTCGGCGGTTTCGTTATGA
TGTGGCTCTGGTGTGTCAGCATTAAAGGACTTGGAGGAGGACATCATGGAGGGGC
TGAGAGAGAGTGGGCTGGAAGACAGTGCCTGCACCTCAGGCTTCAGTGTGTCATG
ATCAAAGAGTCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCACGGCGGAG
GACCAGTTGTTCCCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTATGTCTGTCT
CTCTCCGGGTGGAGGACGAGGAGGAAGATGTTACCATCTTCACCGAGCCAAAG
CCAAACTCAGAAGTGTCTGTAAGCCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGATGAGTCA
GATCATGAGACACTCACCGCTGTCTGGGGCCTATAGTTGCAGAGCGTGATGC
AATGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTGGCCATAGGTGGTCTCCCTCGTTCCTTCC
GCTTCCACTTCAGAGGCACGGGATACGATGAGAAGATGGTGCGTGAGATGGA
GGCCTCGAGGCCTCGGGGTCTACCTACGTCTGCACTCTTTGTGATTCCAGTCG
GGCCGAGGCGTCTCAAACATGGTGTCTCACTCCATCACCCGCAACCACGACG
AGAACCTGGAACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTA
GATGAGCTGAGAGACAGAGTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTCATGGAGAC
CCATCCTACACTTGATGCATTACACTGTGACATTGGCAATGCCACTGAATTCTA
CAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAAGGTCAACCCACCC
GGGAGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAGGAAGAA
CATGAAGCTCAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCAGCAAGCTAA
TGACCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGG
AGGGAGGCCCTGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCCGTGTG
GCGTGCCACCTCCCAGCCAAGGAATGCCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGCT
TCAACTCCCAGCGCTTTGCCGACGTCCTCTCCTCTACCTTCAAATATAGGTACA
A

D_AUREOLUS

CTCTACTTGCTGCTTACTGCTAAATCCACCTTCAATTACGTGTTTCAACGTAAT
ATCCGTG-TTCCCTG-
TACCAGGGAATGTAGCCCATTTCCGGCCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTG
ACGTTCTGGGCTGTGCCGATTGAGCTTACTACGGTACCCTCAGAGGGTAAGCTT
GCGACGGCGGTATATAGACGGAAAAAGAACTAGGAAGGGTGAGGTTGAACGG
GTAGTGTGCGTTCTGGAACAGGCTCCTCTAGGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTTAAGCTGGTGCTCGTAGTACCCGGG
CGAATAG---
CAATGTAACGTGCTATTTATGTTTCAATCACTTGTCTTTTAAATGGGGACCCGT
ATGAATGGCAAGACGAGGGCTTAACTGTCTCCTTTTTTCCAGTCAATGAAATTG
ATCCCCCGTGCAGAAGCGGGGATTAGCACATAAGACGAGAAGACCCTGTGG
AGCTTTAGATGCTAAGA-
CAGATGCTGTCAAACAACCCTAGTACAAAGGTCTGAACTCAAGCGAACCCCTGT
CTAAATGTCTTTGGTTGGGGCGACCACGGGAAATGAAAAACCCCGCGCGGA
CTGGAAGACTCACAATTTAACCACCCCTTCTAGAAATAAGAGTGTCCGCTCT
AGTTAACAGAACTTTGACCG--ACCA----
GATCCGGCAATAAGCCGATTAACGAACCCAGTTACCCAGGGATAACAGCGC
AATCCTCTTTCAGAGCTCATAAATGTTGGTAAAGGATTGGGTCTCCTCCTCCGG
CGGGGTGCAAGAAGGTGGTATTAAGGTTGCGATCTGTCAGAAGCATGGTGATT
CCAGCGGCTAGGACAGGAAGCGACAAGAGAAGGAGGACGGCAGTAATCAGA
ACTGCTCAAACAATAATGGAGTTTGGTACTGAGTGATGGCAGGGGGTTTTAT
ATTAATGATTGTTGTAATAAAATTGATGGCCCCAGAATCGACGAAATACCGG
CTAAATGAAGTGAAAAGATTGTTAGGTCAACGGAGGCTCCTGCATGGGCTAAA
TTTCCAGCTAGAGGGGGGTATACTGTTATCCTGTCCCAGCCCCTGCTTCTACG
CCAGATGAGGCAAGAAGGAGAAGAAATGAGGGAGGTAGAAGCCAGAAGCTC
ATGTTGTTTCATTCGAGGGAAAGCTATATCAGGAGCTCCAATCATTAAGGGAAT

TAATCAATTGCCAAAGCCCCAATTATGATAGGCATGACCATGAAAAAATTA
TTACGAAGGCGTGGGCTGTAACCTACCACGTTATAAATCTGATCGTCCCCGAGA
AGGGACCCGGGTTGGCTCAGTTCGGGCTCGAATGAGTAGGCTAAGGGCTGTGCC
TACCATCCCTGCTCATGCACCGAAGATTATGTATAGGCCATCACTCGGCGGTTT
CGTTATGATGTGGCTCTGGTGTGAGCATTAAAGGACTTGGAGGAGGACATCAT
GGAGGGGCTGAGAGAGAGTGGGCTGGACGACAGTGCTTGCACCTCAGGCTTC
AGTGTGATGATCAAAGAGTCTTGTGACGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCA
CGGTGGAGGGCCAGTTGTTCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTAT
GTCTGTCTCTCTCCGGGTGGAGGACGCAGACGAAGCCATCACCATCTTCACCG
AGCCAAAGCCGAACCTCAGAATTGTCCTGTAAACCCCTTTGCCTGACGTTTGTGG
ACGAGTCAGATCACGAGACGCTCACCGCTGTCCTGGGGCCCATAGTTGCAGAG
CGTGATGCAATGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTGTCCATAGGTGGTCTTGCTCG
TTCCTTCCGCTTCTACTTCAGAGGCACGGGATACGATGAGAAGATGGTGCCTG
AGATGGAGGGCCTCGAGGCCTCGGGGTCAACCTACGCTGCACTCTTTGTGAT
TCCAGTCGGGCCGAGGCGTCTCAAACATGGTGTCTCCACTCCATCACCCGCTG
CCACGACGAGAATCTGGAGCGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTCTCCG
AGTCTGTAGACGAGCTGAGAGACAGAGTCAAAGGGGTCTCTGCCAAACCTTTC
ATGGAGACCCATCCTACACTCGATGCATTACACTGTGACATCGGCAACGCCAC
CGAATTCTACAAAATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAAGGTCA
ACCCAGCCGGGAGGAGCGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCT
GAGGAAGAAGATGAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAACATAGCC
CGCAAGCTAATGACCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCTC
AGAGGAGAGGAGGGAGGCCCTGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATG
AAACCCGTGTGGCGTGCCACCTCCCCAGCCAAGGAGTGCCCCGACCAGCTGTG
CCGCTACAGCTTCAACTCTCAGCGCTTTGCCGACGTCTCTCTCTACCTCAA
ATATCGATACAA

D_BREVIROSTRIS

CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAGTACGTGTTGCAACGTATT
ATTCGTA-TTCCCTGGTGTAGGGAATGTAGCCATTGCTG-
CCCCCTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTGGGCTATGCCGATTATGCT
CACTACAAGACCTTACAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAGGCGGTAA
A--

ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTGCGGTTCTGGAACAGGCTCCTCT
AGGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGG
CGAATAG---

TGGGGTGGGGTTCTATTTATGTTTCAATCACTTGTCTTTTAAATGGAGACCGGT
ATGAATGGCAAGACGAGGGCCTGACTGTCTCCTTTTTCCAGTCAATGAAATTG
ATCCCCCGTGCAGAAGCGGGGATTAGCACATAAGACGAGAAGACCCTGTGG
AGCTTTAGACACCAAGA-CAGCTTATGTTACACAACCCTA-
TTTAAAGGCCCAACA-

AAATAAACCTGCCTAAATGTCTTTGGTTGGGGCGACCACGGGGAAACGAAAA
ACCCCGCGTGGACAGGGAGA---ACTATAT-----
CTCCTACAGACAAGAGCCCCGCTCTAATTAACAGAACTCTGACCT--ACCA---
--GATCCGGC--

CTAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTC
AGAGCTCAGAGGTGTTGGTAGAGGATTGGATCTCCTCCTCCTGCAGGGTCGAA
GAAAGTGGTGTTTAGGTTTCGATCGGTTAGGAGCATTGTGATCCCGGCAGCTA
AGACAGGGAGAGACAAGAGAAGAAGTACAGCAGTAATCAGAACTGCTCAAAC
AAACAGAGGGGTCTGATACTGGGTAATAGCAGGAGGTTTCATATTAATGATGG

TTGTAATGAAGTTGATTGCCCAAGGATTGAGGAAATTCCTGCCAGGTGGAGT
GAGAAAATAGTTAAGTCAACGGAAGCTCCTGCATGGGCCAGGTTGCCGGCCAA
TGGGGGGTAGACTGTTTCATCCGGTTCAGCCCCTGCTTCAACTCCAGAAGAAG
CGAGGAGAAGTAGGAATGAGGGGGGTAGAAGTCAGAAGCTCATGTTATTCAT
TCGAGGGAATGCCATGTCGGGGGCTCCGATCATAAGAGGGATGAGTCAGTTAC
CAAAGCCACCAATCATAATTGGCATAACTATAAAGAAAATTATTACGAAGGCA
TGGGCAGTGACCACTACATTATAAATCTGGTCATCCCCAAGTAAAGATCCGGG
CTGGCTTAGCTCAGCTCGAATCAGCAGGCTGAGGGCTGTGCCACCATTCTGT
CTCAAGCACCGAAGATTATATACAGGCCATCACTCGGCGGTTTCGTTATGATGT
GGCTCTGGTGTGACGATTAAGGACTTGGAGGAGGACATCATGGAGGGGCTGA
GAGAGAGTGGGCTGGAAGACAGCGCTTGCACCTCAGGCTTCAGTGTGATGATC
AAAGAGTCTTGTGACGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCACGGTGGAGGAC
CAGTTGTTCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTATGTCTATCTCT
CCGGGTGGAGGACGAGGAGGAAGACATTACCATCTTACCAGCCAAAGCCA
AACTCAGAACTGTCCTGTAAACCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGATGAGTCAGAT
CACGAGACACTCACCGCTATCCTGGGGCCTTTAGTTGCAGAGCGTGACGCAAT
GAAAGAGAGCAGGCTCATCCTGTCCATAGGTGGTCTCCCTCGTTCCTTCCGCTT
CCACTTCAGAGGCACGGGATACGATGAGAAGATGGTGCCTGAGATGGAGGGC
CTCGAGGCCTCGGGGTCTACCTACGCTGCACTCTCTGTGATTCCAGTCGGGCC
GAGGCGTCTCAAACATGGTGCTCCACTCCATCACCCGCAACCACGACGAGAA
CCTGGAACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTAGATG
AGCTGAGAGACAGAGTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTCATGGAGACCCAT
CCTACACTTGATGCATTACACTGTGACATTGGCAATGCCACTGAATTCTACAAA
ATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAAAGGTCAACCCACCCGGG
AGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAGGAAGAAGAT
GAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCAGCAAGCTAATGA
CCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGGAGG
GAGGCCCTGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCCGTGTGGCG
TGCCACCTCCCAGCCAAGGAATGCCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGTTTCA
ACTCTCAGCGCTTTGCCGACGTCCTCTCCTCTACCTTCAAATATAGGTACAA
D_RHOMBEUS
CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAGTACGTGTTGCAACGTATT
ATTGTA-TTCCCTGGTGTAGGGAAATGTAGCCCATTGCTG-
CCCCTTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTGGGCTATGCCGATTATGCT
CACTACAAGACCTTACAGGGTAAGCTTGCAGCGGCTATATAGGCGGTAAA
A--
ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTCGGTTCGGAAACAGGCTCCTCT
AGGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGG
CGAATAG---
TGGGGTGAGGTTCTATTTATGTTTCAATCACTTGTCTTTTAAATGGAGACCGGT
ATGAATGGCAAGACGAGGGCCTGACTGTCTCCTTTTCCAGTCAATGAAATTG
ATCCCCCGTGCAGAAGCGGGGATTAGCACATAAGACGAGAAGACCCTGTGG
AGCTTTAGACACCAAGA-CAGCTTATGTTACACAACCCTG-
TTTAAAGACCCGAACA-
AAATAAACCTGCCTAAATGTCTTTGGTTGGGGCGACCACGGGGAAACGAAAA
ACCCCGCGTGGACAGGGAGA---ACAATTC-----
CTCCTACAAATAAGAGCCCCGCTCTAATTAACAGAACTCTGACCT--GCCA--
--GATCCGGC--
CTAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTC

AGAGTTCAGAGGTGTTGGTAGAGGATCGGATCCCCTCCTCCTGCAGGGTCGAA
GAATGTGGTATTTAGGTTTCGGTTCGGTCAGGAGCATTGTAATCCCGGCCGCCA
AGACGGGAAGAGACAAGAGAAGAAGCACAGCAGTAATGAGAACTGCCCATAC
AAATAGGGGAGTCTGATACTGAGTGATGGCAGGGGGTTTCATATTAATGATGG
TTGTGATAAAGTTAATTGCCCAAGGATTGAGGAGATCCCTGCTAGGTGGAGG
GAGAAAATGGTTAAGTCGACGGAAGCTCCGGCATGGGCCAGGTTGCCGCCA
ATGGGGGGTAAACCGTTCACCCTGTTCCCGCCCCCGCCTCAACTCCAGAGGAA
GCGAGGAGAAGAAGGAACGAAGGGGGAAGGAGTCAGAAGCTCATGTTATTCA
TTCGAGGGAACGCCATATCGGGGGCTCCGATCATAAGGGGAATGAGTCAGTTA
CCGAAGCCGCCAATCATGATTGGCATAACCATGAAGAAAATTATTACAAAGGC
ATGGGCGGTGACGATGACGTTATAAATCTGGTCATCTCCAGTAAAGACCCAG
GCTGACTTAATTCAGCCCGGATCAGCAGGCTGAGGGCCGTGCCACCATTCT
GCTCAAGCACCGAAGACTATATACAGGCCATCACTCGGCGGTTTCGTTATGAT
GTGGCTCTGGTGTGACGATTAAGGACTTGGAGGAGGACATCATGGAGGGGCT
GAGAGAGAGTGGGCTGGAAGACAGCGCTTGCACCTCAGGCTTCAGTGTCATGA
TCAAAGAGTCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGTGAGAAGCACGGTGGAGG
ACCAGTTGTTCTGAAAAGGCTGTACGCTATTCCTTCACTGTTATGTCTATCTCT
CTCCGGGTGGAGGATGAGGAGGAAGACATTACCGTCTTCACCGAGCCAAAGCC
AAACTCAGAAGTGTCTGTAAGCCCCTTTCCTGACGTTTGTGGATGAGTCAGA
TCACGAGACACTCACCGCTGTCCTGGGGCCGATAGTTGCAGAGCGTGACGCAA
TGAAAGAGAGCAGGCTCATCCTGTCCATAGGTGGTCTCCCTCGTTCTTCCGCT
TCCACTTCAGAGGCACGGGATACGATGAGAAGATGGTGCGTGAGATGGAGGG
CCTCGAGGCCTCGGGGTCTACCTACGTCTGCACTCTCTGTGATTCCAGTCGGGC
TGAGGCGTCTCAAACATGGTGCTCCACTCCGTCACCCGCAGCCACGACGAGA
ACCTGGAACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTAGAT
GAGCTGAGAGACAGAGTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTCATGGAGACCCA
TCCTACACTCGATGCATTACACTGTGACATTGGCAACGCCACTGAATTCTACAA
AATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAAGGTCAACCCACCCGG
GAGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAGGAAGAAGA
TGAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCGCAAGCTAATG
ACCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGGAG
GGAGGCCCTCAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCCGTGTGGC
GTGCCACCTCCCAGCCAAGGAATGCCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTC
AACTCCCAGCGCTTGGCCGACGTCTCTCTCTACCTTCAAATATAGGTACAA
EUCINOSTOMUS_GULA
CTCTATTCTCTGCTTACTACTAAATCCAACCTCAAATGTATATTTCAAGTCATCG
TTCGTG-TGCCCTG-TATTAGGGAATGTAGCCCATCTCTT-
CCCCCCCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTTTAGGGTATGCCAATTGGGCT
TACTGTAGCTCCTTACAGGGTAAGCTTGCACGGCGGTATATAGGCGGATAG
GGGACGAGGGGGGGTGAAGTTAAACGGGGACCATCGGTTATAGGACAGGCTC
CTCTAGACGGG-
TTTGAAGCNCCGCCAAGTCCTTTGGGTTTGAAGCTAGCGCTCGTAGTACCCGG
GCGGATAAGTCAAAGGTAAGACCTTATCTGTGTTTCAATCACTTGTCTTTTAAAT
TAAAGACCCGTATGAAAGGCTCGACGAGGGCTTAACTGTCTCCTTTCTCCAGTC
AATGAACTTGATCTCCCCGTGCAGAAGCGGGGATTAGAACATAAGACGAGAA
GACCCTGTGGAGCTTAAAGACCTAAAGG-CAGACTATGTTTAGCA-
CTTTAAGATAATAA-CCAAACA---
ATATTTATTGCCCTCCCGTCTTCGGTTGGGGTGACCTCGGGGAATAACAAAACC
CCCGTGAAGAACGAGAAT-----ACCTT-----
TTCTTGCAAATAAGACCCGCCAGTCTGATTAACAGAACACCTGACTTGAACAA

TGAATGATCCGGCC-
CACGCCGATTAACGAACCAAGTTACCCAGGGATAACAGCGCAATCCTTTTTT
AGAGCCCCGAGGTGCTGATAGAGGATAGGGTCTCCTCCTCCGGCAGGATCGAA
AAATGTGGTGTTTAAGTTCCGATCTGTCAGAAGCATAGTAATACCAGCTGCTA
GAACAGGGAGAGAGAGAAGTAGCAGGACTGCTGTAATTAGGACAGCTCAAAC
GAACAGGGGTGTTTGGTACTGGGAGATGGCGGGGGTTTTATGTTAATAATAG
TTGTAATAAAATTGATTGCTCCTAGGATGGATGAGACACCAGCAAGGTGAAGA
GAGAAGATAGTTAAGTCTACGGATGCCCTGCATGTGCTAGGTTGCCTGATAG
AGGAGGGTAAACTGTTTCATCCCGTCCCGCCCCTGCTTCTACGCCTGAAGAAG
CTAGAAGAAGAATGAAAGAGGGGGGAAGAAGCCAGAAGCTTATATTATTCAT
TCGAGGGAATGCTATGTCAGGAGCCCCAATTATTAGGGGGATTAGCCAGTTTC
CGAAGCCTCCAATCATAATAGGCATAACCATAAAAAAAATTATTACAAATGCA
TGGGCTGTGACGATAACATTGTAATCTGGTCATCTCCTAAGAGAGAGCCTGG
TTGGCTTAGTTCAGCACGGATAAGAAGGCTAAGGGCCGTTTCTACTATCCCAG
CTCAGGCACCAAAGATGAGGTAGAGGCCATCACTCGGCGGTTTCGTTATGATG
TGGCTCTGGTGTCCGGCATTAAAGGATTTGGAGGAGGACATCATGGAGGGGCTG
AGAGAGAGGGGGATGGAAGACAGTGCTTGCACCTCAGGCTTCAGTGTCTTGAT
CAAAGAATCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGCGAGAAGCACGGTGGTGGGA
CCAGTTATTCCTGAAAAGGCTGTTTCGCTTCTCTTTCACTATTATGTCTGTCTCTG
TCAAGGCAGAAGATGATGGGGAAGCGGTTACCATTTTTTACCGAGCCAAAACCA
AACTCAGAACTGTCCTGTAAGCCCCTTTGCCTGATGTTTGTGGATGAGTCGGAT
CACGAGACGCTCACAGGTGTCTTGGGGCCTATAGTTGCAGAGCGTGATGCGAT
GAAAGAGAGCAGGCTCATCCTTTCCATTGGTGGACTTCCTCGTTCCTTCCGCTT
CCACTTCAGAGGCACAGGATATGATGAGAAGATGGTGCCTGAGATGGAGGGC
CTCGAGGCCTCTGGGTCCACATATATCTGCACTCTTTGTGATTCCAGTCGTGCA
GAGGCGTCTCAAACATGGTGCTCCACTCCATCACCCGCAGTCATGATGAGAA
CCTGGAGCGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTCTCTGAGACTGTAGATG
AGCTGCGAGACAGAGTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTCATGGAGACCCAT
CCCACGCTAGATGCATTGCACTGTGACATCGGCAATGCCACAGAGTTCTACAA
AATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAAGGTCAATCCTAGCCGAG
AAGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAACAGCTGAGGAAGAAGAT
GAAGCTTAAACCTGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCCGAGGCTAATGA
CCATGGAGGCTGCTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGGAGG
GAGGCCCTGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAGCCTGTGTGGCG
CGCCTCCTGCCCTGCCAAGGAATGCCCTGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTTA
ACTCCCAGCGCTTTGCTGACCTCCTCTCCTCTACCTCAAATATAGGTACAA
EUGERRES PLUMIERI
CTCTGCTTGCTGCTTACTGCTAAATCCTCCTTCAAACACGTATTTCAACGCGTT
ATCCGTAATTCCTGATTGCAGGGAATGTAGCCCATTTGCTG-
CCCCCTCCATAAGCTACACCTCGACCTGACGTTCTGGGCTGTGCCGATTCTGCT
CACTATAAGACCTTCACAGGGTAAGCTTGCAGCGGCTATATAGGCGGTTAA
A--
ACTAGGAAGGGTGAGGTTAAACGGGGAGTGTCGGTTCTGGAACAGGCTCCTCT
AGGGGG-
TCTGAAGCACCGCCAAGTCCTTTGGGTTTCAAGCTAATGCTCGTAGTACCCGGG
CGAATAG---
TAAGGTGACATTCTATTTATGTTTCAATCACTTGTCTTTTAAATGGAGACCGGT
ATGAATGGCAAGACGAGGGCCTGACTGTCTCCTTTTTCCAGTCAATGAAATTG
ATCTCCCCGTGCAGAAGCGGGGATTAACACATAAGACGAGAAGACCCTGTGG
AGCTTTAGACACCAAGG-

CAGCCTGCGTTACACAACCCCTCATTAAGGGCCTAAACA-
AAGCAGACCCTGCCTCCATGTCTTTGGTTGGGGCGACCACGGGGAAACAAAA
ACCCCGCGTGGACAGGGAGA-----ATTCTAA-----
CTCCTACAGACAAGAGCGCCCGCTCTAATTAACAGAACTCTGACCT--TCCA---
--GATCCGGC--
CAAGCCGATCAACGAACCGAGTTACCCAGGGATAACAGCGCAATCCTCTTTC
AGAGCTCAGAGGTGCTGGTAGAGAATTGGGTCTCCTCCTCCGGCAGGGTCAAA
GAAGGTGGTGTTTAGGTTACGATCGGTTAAGAGCATGGTGATAACGGCGGCCA
GAACAGGAAGAGATAGAAGCAGAAGCACAGCAGTAATAAGCACAGCTCAGAC
AAACAGTGGGGTTTGGTACTGAGTAATTGCTGGAGGTTTCATGTTAATAATTGT
TGTAATAAAGTTGATTGCTCCAAGGATGGAGGAGATCCCTGCTAAGTGAAGGG
AGAAGATGGTTAGGTCAACGGAAGCTCCGGCATGGGCTAGGTTGCCTGCCAGA
GGGGGATAGACGGTTCACCCTGTTCCGGCCCCCGCTTCGACTCCTGAAGAGGC
TAGRAGAAGAAGGAATGAGGGAGGAAGGAGTCAGAAGCTCATGTTGTTTATT
CGAGGGAATGCCATGTCAGGGGCCCCGATCATTAGCGGGATCAGCCAGTTGCC
GAAGCCACCGATCATAATTGGTATAACTATAAAGAAGATTATTACAAAGGCGT
GGGCGGTGACGATCACATTATAAATTTGGTCGTCTCCGAGTAAGGATCCGGGC
TGGCTTAGTTCCGCYCGGATCAGCAGGCTGAGGGCCGTCCCTACTATACCTGCT
CAAGCACCAAAGATTATATAGAGGCCATCACTCGGCGGTTTCGTTATGATGTG
GCTCTGGTGTGACATTAAAGGACTTGGAGGAGGACATCATGGAGGGGCTGAG
AGAGCGTGGGCTGGAAGACAGTGCTTGCACCTCAGGCTTCAGTGTCATGATCA
AAGAGTCTTGTGATGGCATGGGCGATGTCAGCGAGAAGCATGGCGGAGGACC
AGTTGTTCTGAAAAGGCCGTACGCTACTCCTTCACTGTTATGTCTGTCTCTCTC
CGGTTGGAGGACGAGCAGGAAGATGTTGCCATCTTCACCGAGCCAAAGCCAA
ACTCAGAGCTGTCTGTAAAGCCCCTTTGCCTGACGTTTGTGGATGAGTCAGACC
ATGAGACACTCACCGCTGTCTGGGGCCTATAGTTGCAGAGCGTGATGCGATG
AAAGAGAGCAGGCTCATCTGTCCATAGGTGGTCTCCCTCGCTCCTTCCGCTTC
CACTTCAGAGGCACGGGATACGATGAGAAGATGGTGCGTGAGATGGAGGGCC
TCGAAGCCTCGGGGTCTACCTACGTCTGCACTCTTTGTGATTCCACTCGAGCCG
AGGCGTCTCAAACATGGTCTTCCACTCCATCACCCGCAGCCACGACGAGAAC
CTGGAACGCTATGAAATATGGAGAACCAACCCCTTTTCTGAGTCTGTAGATGA
GCTGAGAGACAGAGTCAAAGGGGTCTCTGCCAAGCCCTTCATGGAGACCCATC
CTACACTTGATGCATTACACTGTGACATTGGCAACGCCACCGAATTCTACAAA
ATCTTCCAGGATGAGATCGGGGAGGTGTACAAAAAGGTCAACCCAGCCGGG
AGGAACGGCGCAGCTGGAGGGCAGCCCTAGATAAAACAAGTGAAGGAAGAAGAT
GAAGCTTAAACCCGTAATGAGGATGAATGGGAACTATGCCCGCAAGCTAATGA
CCATGGAGGCTGTTGAGTTGGTGTGTGAGCTGGTGCCCTCAGAGGAGAGGAGG
GAGGCCCTGAGGGAGCTTATGAGGCTCTACCTCCAGATGAAACCGGTGTGGCG
TGCCACCTCCCAGCCAAGGAATGCCCCGACCAGCTGTGCCGCTACAGCTTCA
ACTCCCAGCGCTTTGCCGACGTCCTCTCCTCTACCTTCAAATATAGGTACAA;

END;

Begin Mrbayes;
[The Following Block Illustrates How To Set Up Two Data Partitions
And Use Different Models For The Different Partitions.]
Charset 12s = 1-355;
Charset 16s = 356-770;

Charset Coi = 771-1422;
 Charset Rag1 = 1423-2563;
 Partition Gen = 4:12s,16s,Coi,Rag1;
 Set Partition = Gen;

End;

Matrices con las deformaciones relativas de las cuatro estructuras para generar el árbol en el programa TNT (Máxima Parsimonia)

nstates cont ;
 xread
 'Region cefálica; tronco; pedunculo caudal; aleta dorsal, Respectivamente'
 48 7

```
&[continuous]
D_auratus 0.999928608795 0.999720532290 0.999993094500 0.999666529975
          0.995767376000 1.003918642995 0.998840980000 1.002304666000
          0.996947228600 0.992416993050 0.985827878500 1.004702214500
          0.988806687900 1.031888463500
D_aureolus 0.999919153 1.000033449 0.999213089 0.99840092 1.000380147
          0.998071597 0.996624362 0.998913316 1.010716432 1.000931179
          1.014073625 1.011670918 1.006821458 0.986018729
D_brevirostris 1.000145804854320 0.999852950190909 1.000043443590910
          1.000625169363640 1.001167186822730 0.999915905977273
          0.998685332909091 0.990234533863636 0.996130905022727
          1.007776296863640 0.998027013136364 1.000248667954550
          0.986502688181818 1.047052807954550
D_rhombeus 1.000163268 1.000149285 0.999812789 0.999746134 1.000605554
          1.000430642 1.003707864 0.999125077 0.998248981 0.994214552
          0.991432792 0.971525277 1.004591558 1.073069366
Eucinostomus 0.999992181 1.000894281 1.000882018 1.00152766 0.998038686
          0.999404332 1.000482597 0.996979523 1.004947344 1.003438444
          0.977453609 1.009336936 1.000125833 0.853614065
Eugerres 0.999819395 0.999320133 1.003777909 1.003457524 1.000414565
          1.006096659 1.00359036 1.027092791 0.982508808 1.005545873
          1.006136028 1.012114882 1.012258811 0.997648381
Gerres 0.999962667 0.999882186 0.999087399 1.000874185 1.000635879
          0.996515583 1.005333508 1.000938978 0.987902686 0.98946909
          1.000883744 0.987318152 0.994815767 0.91740497
```

```
&[continuous]
D_auratus 0.999838147 1.000696716 0.999254835 0.999078308 0.999408094
          1.000631654 1.00063506 1.001576863 1.001137545 1.00081401
          0.996611744 1.002545913 1.0015652 1.000843608 0.994442075
          0.995220527 0.981048873 0.960017513 1.023070683 1.02629805
D_aureolus 0.999898035 1.000048105 0.999780149 1.000140243 0.999803156
          1.000418991 1.000344523 1.000633674 0.995363985 1.001176046
          0.999482158 0.999489976 1.004920692 1.002611455 0.994266059
          1.001495181 1.01434817 1.008651308 1.030612313 0.8854638
D_brevirostris 1.00002226 1.000029288 1.000851199 0.999938309 0.999907366
          1.000739237 1.000575067 0.999208168 0.998351219 1.002282136
          0.998148418 0.99714147 1.001599903 1.005681314 0.998328215
          1.01440679 1.004315291 1.002991548 1.002929043 1.042545983
```

D_rhombeus	0.999972219	0.999692841	0.999879108	1.000130462	1.000492996
	0.999360904	0.999679866	0.999113975	1.001701661	0.99838084
	1.001133199	0.997286956	1.000201202	0.999447779	1.005799846
	0.984301716	1.005235449	1.001458132	1.012008703	1.026963498
Eucinostomus	1.000264342	0.999746664	1.000431001	0.999910105	1.001268638
	1.000118412	1.000972649	1.001568276	0.996808728	0.998699354
	0.999493883	1.00564114	0.996449645	0.995828113	1.010190975
	1.006075325	0.988546188	0.980281425	0.961657935	0.955097125
Eugerres	0.999833022	1.000001862	0.999481873	1.000019863	0.99990155
	1.000551768	0.998629136	1.00046864	1.001070002	0.997988433
	1.004912053	1.00244479	0.996564229	0.995662619	0.990413093
	1.00728297	0.998502508	1.010957459	0.972001026	1.018140496
Gerres	1.000073195	1.000288391	0.999707577	1.000316407	0.998851012
	0.998797769	0.999628753	0.999614573	1.003875576	1.000994503
	0.998037849	1.004209004	0.99528007	0.995046246	1.00447062
	1.006291326	0.987321841	1.014593234	0.963428871	0.970945671

&[continuous]

D_auratus	0.988522983	0.97745164	1.012188578	0.994821496	0.943893959
	0.984519848				
D_aureolus	0.995889721	1.013376105	1.003438995	1.000958843	1.025793004
	0.990032767				
D_brevirostris	0.998313887	0.994424035	0.988233819	1.000857141	0.978599439
	1.072850496				
D_rhombeus	1.002063951	1.00211362	0.994663853	1.003920151	1.014514414
	1.048979758				
Eucinostomus	1.006263919	0.990404849	0.981972832	1.011483214	0.938691771
	0.84959929				
Eugerres	1.012264612	1.004719102	1.022331058	0.973401684	0.993381594
	1.01861117				
Gerres	1.007114451	0.986783553	1.006934302	1.007066856	1.047400122
	0.92532812				

&[continuous]

D_auratus	0.99961051	0.997825237	1.009714913	0.998363059	1.011548707
	0.997654215	0.99856294	1.023352564		
D_aureolus	0.999839239	1.000966636	0.998516009	0.996907976	0.995757674
	1.004741196	1.039424832	0.951820992		
D_brevirostris	1.000642381	1.001712584	1.000110644	0.997324777	1.011138692
	1.002188725	0.994985679	1.047553279		
D_rhombeus	0.999417523	0.998166334	1.004639234	1.004983301	0.989032387
	1.000251963	1.015643606	1.06867593		
Eucinostomus	0.999432543	0.998236303	1.002116167	1.008721849	1.005396608
	0.987705984	0.936821275	0.907272		
Eugerres	1.001462057	0.993102824	0.992097548	0.99980347	1.01413995
	1.005302929	0.963535833	1.006794224		
Gerres	0.999592907	1.006898792	0.991366969	1.000074574	0.982105199
	0.986940394	0.937210905	0.996089071		

;

Matriz combinada con las deformaciones relativas de las cuatro estructuras para generar el árbol en el paquete PHYLIP (Máxima Verosimilitud)

7 48

Gerres	0.999962667	0.999882186	0.999087399	1.000874185	1.000635879
	0.996515583	1.005333508	1.000938978	0.987902686	0.98946909
	1.000883744	0.987318152	0.994815767	0.91740497	1.000073195
	1.000288391	0.999707577	1.000316407	0.998851012	0.998797769
	0.999628753	0.999614573	1.003875576	1.000994503	0.998037849
	1.004209004	0.99528007	0.995046246	1.00447062	1.006291326
	0.987321841	1.014593234	0.963428871	0.970945671	1.007114451
	0.986783553	1.006934302	1.007066856	1.047400122	0.92532812
	0.999592907	1.006898792	0.991366969	1.000074574	0.982105199
	0.986940394	0.937210905	0.996089071		
D_auratus	0.999928609	0.999720532	0.999993095	0.99966653	0.995767376
	1.003918643	0.99884098	1.002304666	0.996947229	0.992416993
	0.985827879	1.004702215	0.988806688	1.031888464	0.999838147
	1.000696716	0.999254835	0.999078308	0.999408094	1.000631654
	1.00063506	1.001576863	1.001137545	1.00081401	0.996611744
	1.002545913	1.0015652	1.000843608	0.994442075	0.995220527
	0.981048873	0.960017513	1.023070683	1.02629805	0.988522983
	0.97745164	1.012188578	0.994821496	0.943893959	0.984519848
	0.99961051	0.997825237	1.009714913	0.998363059	1.011548707
	0.997654215	0.99856294	1.023352564		
D_aureolus	0.999919153	1.000033449	0.999213089	0.99840092	1.000380147
	0.998071597	0.996624362	0.998913316	1.010716432	1.000931179
	1.014073625	1.011670918	1.006821458	0.986018729	0.999898035
	1.000048105	0.999780149	1.000140243	0.999803156	1.000418991
	1.000344523	1.000633674	0.995363985	1.001176046	0.999482158
	0.999489976	1.004920692	1.002611455	0.994266059	1.001495181
	1.01434817	1.008651308	1.030612313	0.8854638	0.995889721
	1.013376105	1.003438995	1.000958843	1.025793004	0.990032767
	0.999839239	1.000966636	0.998516009	0.996907976	0.995757674
	1.004741196	1.039424832	0.951820992		
D_breviros	1.000145805	0.99985295	1.000043444	1.000625169	1.001167187
	0.999915906	0.998685333	0.990234534	0.996130905	1.007776297
	0.998027013	1.000248668	0.986502688	1.047052808	1.00002226
	1.000029288	1.000851199	0.999938309	0.999907366	1.000739237
	1.000575067	0.999208168	0.998351219	1.002282136	0.998148418
	0.99714147	1.001599903	1.005681314	0.998328215	1.01440679
	1.004315291	1.002991548	1.002929043	1.042545983	0.998313887
	0.994424035	0.988233819	1.000857141	0.978599439	1.072850496
	1.000642381	1.001712584	1.000110644	0.997324777	1.011138692
	1.002188725	0.994985679	1.047553279		
D_rhombeus	1.000163268	1.000149285	0.999812789	0.999746134	1.000605554
	1.000430642	1.003707864	0.999125077	0.998248981	0.994214552
	0.991432792	0.971525277	1.004591558	1.073069366	0.999972219
	0.999692841	0.999879108	1.000130462	1.000492996	0.999360904
	0.999679866	0.999113975	1.001701661	0.99838084	1.001133199
	0.997286956	1.000201202	0.999447779	1.005799846	0.984301716
	1.005235449	1.001458132	1.012008703	1.026963498	1.002063951
	1.00211362	0.994663853	1.003920151	1.014514414	1.048979758
	0.999417523	0.998166334	1.004639234	1.004983301	0.989032387
	1.000251963	1.015643606	1.06867593		
Eucynostom	0.99992181	1.000894281	1.000882018	1.00152766	0.998038686
	0.999404332	1.000482597	0.996979523	1.004947344	1.003438444
	0.977453609	1.009336936	1.000125833	0.853614065	1.000264342
	0.999746664	1.000431001	0.999910105	1.001268638	1.000118412
	1.000972649	1.001568276	0.996808728	0.998699354	0.999493883

	1.00564114	0.996449645	0.995828113	1.010190975	1.006075325
	0.988546188	0.980281425	0.961657935	0.955097125	1.006263919
	0.990404849	0.981972832	1.011483214	0.938691771	0.84959929
	0.999432543	0.998236303	1.002116167	1.008721849	1.005396608
	0.987705984	0.936821275	0.907272		
Eugerres	0.999819395	0.999320133	1.003777909	1.003457524	1.000414565
	1.006096659	1.00359036	1.027092791	0.982508808	1.005545873
	1.006136028	1.012114882	1.012258811	0.997648381	0.999833022
	1.000001862	0.999481873	1.000019863	0.99990155	1.000551768
	0.998629136	1.00046864	1.001070002	0.997988433	1.004912053
	1.00244479	0.996564229	0.995662619	0.990413093	1.00728297
	0.998502508	1.010957459	0.972001026	1.018140496	1.012264612
	1.004719102	1.022331058	0.973401684	0.993381594	1.01861117
	1.001462057	0.993102824	0.992097548	0.99980347	1.01413995
	1.005302929	0.963535833	1.006794224		

ANEXO 2. Descripción de las secuencias del género *Diapterus*

Tabla i.- Sitios variables entre las especies del género *Diapterus* del fragmento del gen mitocondrial 12s.

	111111111	1111122222	3333333333
	234556777	9903344555	5566902349 0033333344
	5865371234	2410767167	8937605247 342345890
<i>D. auratus</i>	GTGTGTAGTT	GTTTGATCTT	AGTCGTAGTC AATAGAAAT
<i>D. aureolus</i>	AAT.ACGACC	TC.C.GATCG	GTCGAAGT.T GCA.T..CG
<i>D. brevisrostris</i>	...GT.....	..C.A...CATGG.GGG.
<i>D. rhombeus</i>	...GT.....A...CAC. .TGG.G.G.

Tabla ii.- Sitios variables del gen 16s entre las especies del género *Diapterus* .

	11111	1111111111	1111222222	2222222222
	2255814445	5666777888	9999001345	5667778999
	3813705687	9046589457	2678680214	6143679357
<i>D. auratus</i>	AGCATAACACC	TATCAATACC	GATACCGGCA	TAGAATCCAT
<i>D. aureolus</i>	GCT.CGTGTA	GCCA..CGTT	TGCGTTAATC	CTA.T.TG..
<i>D. brevisrostris</i>	...GCG....T.G..	A....TAA.C	...T....GC
<i>D. rhombeus</i>	...GCG....GT....	A....TAA.CTC....
			3333333333	34
			0001233556	71
			3454736564	32
	<i>D. auratus</i>	CCCACTACTC	GC	
	<i>D. aureoles</i>	TGTGTG.TAT	C.	
	<i>D. brevisrostris</i>	
	<i>D. rhombeus</i>G...	.T	

Tabla iii.- Sitios variables en la secuencia del gen COI

				11 1111111111
	111222	3344556677	7888999900	0011222333
	1347369258	4739584703	6258147903	6924147069
<i>D. auratus</i>	GGGCAATGTC	TAAGGCCAGT	GAGCGGTAAA	CATGAAGGGG
<i>D. aureolus</i>	TAAT.G...T	GGG.AAG.TC	AG.TA..GG.	ACCAGG.ACA
<i>D. brevisrostris</i>	...TGG.A.T	..GA.TT...	.T...A..G.	G.CA.TAACCA
<i>D. rhombeus</i>	...TGGCACT	..GTATTG.C	.TA...C.GG	A.CA.CAA.A
	1111111111	1111122222	2222222222	2222222222
	4455566677	7889900111	2222333444	4555566777
	5846703625	8140628147	0369258147	9036925014
<i>D. auratus</i>	TGCGGGTGAG	AGACGGAAGA	TTGGTCGCTC	GGGGGAGAAG
<i>D. aureoles</i>	.ATATA....	GAGTAT..AG	GCCAC.AAGT	AAATAGTGGA
<i>D. brevisrostris</i>	.A..A.CAGA	.A..A..G.G	.CA..GAT..	...T..A.GA
<i>D. rhombeus</i>	CTT..ACA..	GAG.A.G...	.CA..G...TG.
	2222233333	3333333333	3333333333	3333444444
	8889990000	1122333444	5566677778	8899002233
	0365781479	0928147369	2814703692	5814694703
<i>D. auratus</i>	GCTCGGGGCG	CGCCTTGTC	TAAGGCAGTA	GCATAATTGG
<i>D. aureoles</i>	.T.TAATAT.	ATTT.CA.TT	GTGAAG.A.G	AT.CGGA.AA
<i>D. brevisrostris</i>	AT.....A	T.TTG.A.T.AT..G	.T..G..C..
<i>D. rhombeus</i>	ATG.....A	TA....CC..	.G...A..C.	.AG.G.CCA.
	4444444444	4444444445	5555555555	5555555555
	3445555566	6778889990	0112223333	4555566667
	6280147936	9581473692	5140692458	7036924581
<i>D. auratus</i>	GATGAGAGGA	AAGCGGATGG	GGGAAACCTA	TGACATAATG
<i>D. aureoles</i>	A..AGATAAG	.CAT.AGC.A	AT.GT.T.CG	CAG.GAGGC.
<i>D. brevisrostris</i>	.GA...G...	..A.AT..A.	AT...G....	C.....
<i>D. rhombeus</i>	.GA.GAG...	GGA..T.C..	ATA.GGGTGG	C..TC...CA
			5555555555	6666666666
			7788889999	01123444
			4702369258	40621269
<i>D. auratus</i>		TGTATGCACC	GTCTACAC	
<i>D. aureolus</i>		..CG..T.GT	A.TCTTGT	
<i>D. brevisrostris</i>		C..GCAT...T..	
<i>D. rhombeus</i>		CA...A.G..	.C.....	10

Tabla iv.- Variación genética entre las especies del género *Diapterus* expresada en los sitios variables del gen nuclear RAG1

	111122222	2222223333	3333344445	5556666666
	9047835556	6666790135	5677923352	4690012556
	8499544670	5679333480	6678537864	2010140035
<i>D. auratus</i>	ATTCAGCAGG	ATGTAACGTT	AGTATGCCCT	TCAAACATTT
<i>D. aureoles</i>	C.CTG..CAC	CCAC.GTACC	G.C..TTGTA	...TGTGCCC
<i>D. brevirostris</i>	.CCT.A....	.CA....A.C	.A.TCT....	C.....
<i>D. rhombeus</i>	.C.T.AT...	.CA.G....C	..G.CT....	CTG.G.....
				11111
			7777778888	900011
			0024562378	958933
			1489510054	285446
<i>D. auratus</i>		GCTTTTCACC	GACCAG	
<i>D. aureoles</i>		ATCCCCGGGT	.G.TCA	
<i>D. brevirostris</i>	GT	..TT..	
<i>D. rhombeus</i>		..C.C...GT	C.....	

ANEXO 3. Claves de identificación, descripciones y diagnosis

Clave de identificación para los géneros incluidos en el presente trabajo

(Basada en: Bussing, 1995)

1a. Borde ventral del preopérculo finamente aserrado; número total de elementos (espinas y radios) de la aleta anal 11 ----- **2.**

1b. Borde ventral del preopérculo liso; número total de elementos (espinas y radios) de la aleta anal 10 ----- **4.**

2a. Dos aletas dorsales separadas. Cuerpo moderadamente alto, comprendido 2.1 a 2.3 veces la longitud estándar; coloración de la aleta dorsal con patrón de bandas ----- ***Diapterus aureolus [s.l.]***

2b. Aleta dorsal continua sin separación. Cuerpo muy alto comprendido 1.9 a 2 veces la longitud estándar; coloración de aleta dorsal sin un patrón de bandas ----- **3.**

3a. Borde inferior del lacrimal aserrado; patrón de líneas horizontales ----- ***Eugerres.***

3b. Borde inferior del lacrimal liso; aletas pares y aleta anal con tendencia a la coloración amarilla, coloración del cuerpo sin líneas evidentes----- ***Diapterus.***

4a. Cuerpo con 7 u 8 franjas verticales ----- ***Gerres cinereus.***

4b. Cuerpo sin franjas oscuras verticales ----- ***Eucinostomus.***

Clave de identificación para *Diapterus* spp. (sensu Deckert, 1973)

Modificada de Bussing (1995) tomando en cuenta las observaciones de Álvarez-Pliego (2010)

1a. Presencia de 2 espinas anales ----- ***D. rhombeus***

1b. Presencia de 3 espinas anales ----- **2**

2a. Distribución en el Atlántico occidental; número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial de 10 a 13; altura máxima de 2.5 a 4.9 en su longitud patrón----- ***D. auratus***

2b. Distribución en el Pacífico oriental; número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial 12 a 15; altura máxima comprendida entre 1.8 a 2.4 veces en su longitud patrón ----- ***D. brevirostris***

Descripción y diagnóstico de *D. aureolus* [s.l.]

Basado en la de descripción de Jordan & Gilbert (1882) incluyendo observaciones de Deckert (1973) y Álvarez-Pliego (2010).

Diagnos: aleta dorsal dividida en dos porciones, la primera con el ápice de color negro, cuerpo relativamente alto, borde del preopérculo fina aserrado; espinas de las aletas dorsales y anal ligeramente engrosadas, hueso paraesfenoides sin quilla y proceso coronoides del hueso angular sin presentar forma de gancho

Descripción: cuerpo con una forma oval; altura del cuerpo comprendida de 2.1 a 2.3 en la longitud patrón; la aleta dorsal presenta un patrón de coloración en forma de bandas; color claro con una ligera tendencia al dorado la parte dorsal tiende al verde olivo; borde del preopérculo aserrado y borde inferior del lacrimal liso; aleta anal III, 8; aletas pectorales con 15 o 16 radios; rama inferior del primer arco branquial con 12 a 16 branquiespinas (comúnmente 14), línea lateral curveada.

Biología: No hay mucho conocimiento acerca de la biología esta especie, se sabe debido a su boca protráctil que se alimentan de organismos de fondos blandos. Se distribuyen en zonas costeras sin ser comunes en lagunas costeras ni en sistemas mixohalinos.

Importancia pesquera: no es de importancia pesquera aunque comúnmente forma parte de los descartes de los arrastres camaroneros.

Distribución geográfica: Pacífico oriental desde Bahía Magdalena y las costas del sur del Golfo de California hasta Puerto Pizarro, Perú (Fig. I).

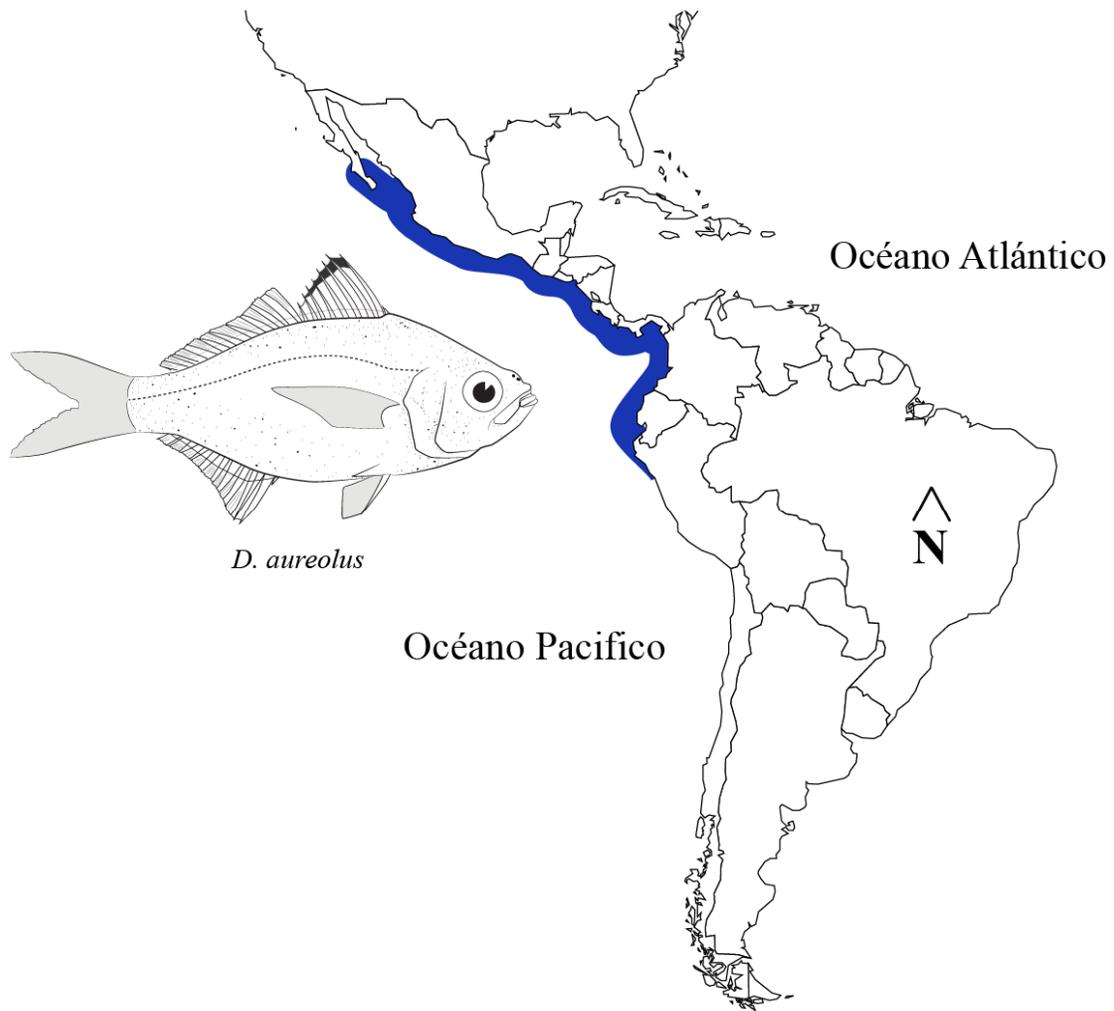


Figura I. Distribución geográfica de *D. aureolus* [s.l.]

Comentarios – Se recomienda designar un neotipo al formalizar la descripción de este taxón debido a que el espécimen tipo está perdido (USNM 29487: *Gerres aureolus*), (<http://collections.nmnh.si.edu/vzfishes/pages/nmnh/vz/DisplayFishes.php?irn=5004604&QueryPage=%2Fvzfishes%2Fpages%2Fnmnh%2Fvz%2FDtIQueryFishes.php>)

ANEXO 4. Historia de la Tierra

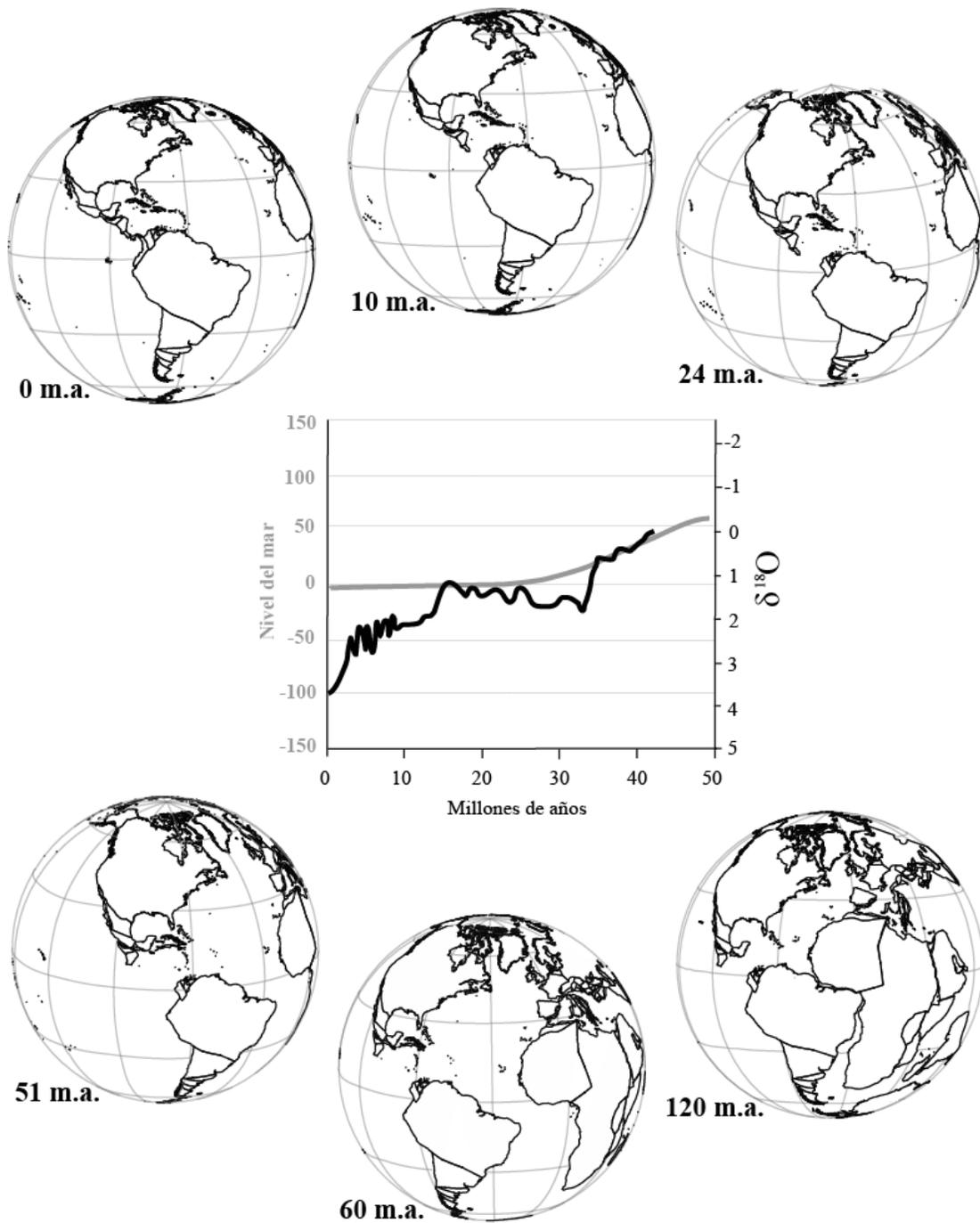


Figura II.- Reconstrucción de la posición de las placas realizada con el software Gplates v 1.1.1. , Estimación del nivel relativo del mar modificado de Miller *et al.*, 2005.

ANEXO 5. Trabajos derivados del presente trabajo

**LENGTH–WEIGHT RELATIONS OF SELECTED SPECIES OF THE FAMILY GERREIDAE
(ACTINOPTERYGII: PERCIFORMES) FROM THE MEXICAN COAST**

José DE LA CRUZ AGÜERO*, Francisco J. GARCÍA RODRÍGUEZ,
Víctor M. COTA GÓMEZ, Jorge G. CHOLLET VILLALPANDO,
and Francisco J. VERGARA SOLANA

*Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Colección Ictiológica, Apartado Postal 592, La Paz,
Baja California Sur, México 23000. <http://coleccion.cicimar.ipn.mx>*

De La Cruz Agüero J., García Rodríguez F.J., Cota Gómez V.M., Chollet Villalpando J.G., Vergara Solana F.J.
2011. Length–weight relations of selected species of the family Gerreidae (Actinopterygii:
Perciformes) from the Mexican coast. *Acta Ichthyol. Piscat.* 41 (1): 67–69.

Abstract. In this study, parameters of the length–weight relation (LWR) were estimated for fifteen species of Gerreidae (mojarras) caught from the Pacific- and Atlantic coast of Mexico, including the Gulf of California. The Pacific species were: *Diapterus aureolus*, *Diapterus brevirostris*, *Eucinostomus currani*, *Eucinostomus dowii*, *Eucinostomus entomelas*, *Eucinostomus gracilis*, *Eugerres axillaris*, *Eugerres lineatus*, and *Gerres cinereus*. The Atlantic species were: *Diapterus auratus*, *Eucinostomus argenteus*, *Eucinostomus gula*, *Eucinostomus jonesi*, *Eucinostomus melanopterus*, and *Eugerres plumieri*. The values of the exponent *b* of the length–weight relation ranged from 2.58 to 3.79. To the best of our knowledge, these are the first parameter estimates for nine species for the Mexican coast and for four on a worldwide scale.

Keywords: fish, length–weight relation, Gerreidae, Mexico

Fish of the family Gerreidae, commonly known as mojarras or silver biddies, are one of the most representative groups of fishes in the tropics and subtropics worldwide. The mojarras species live mainly in estuaries, lagoons, and sheltered bays, often showing a sympatric distribution (Matheson and McEachran 1984, De La Cruz-Agüero et al. 1994). However, it is known that most Gerreidae make frequent incursions into inland waters (Castro-Aguirre et al. 1999) and in some cases, such as the Mexican mojarras, *Eugerres mexicanus*, they are exclusive inhabitants of fresh waters (Deckert and Greenfield 1987). These species form large schools that are exploited by commercial fisheries especially in Southeast Asia, where catches constituted mainly by the genus *Gerres*, exceed 10 000 t per year (Anonymous 1995). In Mexico, although they are not exploited for human consumption on a large scale, they are valuable artisanal fishery resources (Yáñez Arancibia 1980).

In spite of the manifest abundance and ecological importance of Gerreidae species, there are few studies that address biological aspects relevant for fisheries management. In this context, the analyses that involve length–weight relations (LWR) have increased, because information on LWR is required to determine the conver-

sion of growth-in-length equations to growth-in-weight population parameters (Harrison 2001). This information is necessary for determining stock structure as well as for estimates of fish condition and other applications in fisheries resource planning and management (Mendes et al. 2004, Ismen et al. 2009).

Here we report the parameters of the LWR of fifteen species of Gerreidae caught in the Pacific and Atlantic coast of Mexico. To the best of our knowledge, there is no information on the LWR for four of these species (those without a code in Table 1), while for the others the studies are from restricted sites (Froese and Pauly 2010). Our aim is to make these data available for the purpose of estimating length and age structures, standing-crop biomass (number or biomass per unit area), and growth rates of gerreid species and so enhance understanding of their ecology.

Between 2006 and 2009, samples were collected from Mexico's Pacific coast (Gulf of California, Mazatlán, Nayarit, and Acapulco) and its Atlantic coast (Gulf of Mexico, Veracruz, and Yucatán), using different fishing gear, and were preserved in 10% formalin for transportation to the laboratory where they were identified. All specimens were quantified by the number of individuals and were deposited and catalogued in the fish collection

* Correspondence: Dr. José De La Cruz Agüero, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Colección Ictiológica, Apartado Postal 592, La Paz, Baja California Sur, México 23000, phone: (+612) 122-5366, fax: (+612) 122-5322, e-mail: jrcruz@ipn.mx.

Artículos sometidos

Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom



EFFECT OF PRESERVATION PROCEDURE ON THE BODY SHAPE OF *Diapterus aureolus* (TELEOSTEI: GERREIDAE) AND ITS REPERCUSSION IN A TAXONOMIC STUDY

Journal:	<i>Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom</i>
Manuscript ID:	JMBA-12-11-OA-0380
Manuscript Type:	Original Article
Date Submitted by the Author:	05-Dec-2011
Complete List of Authors:	Vergara, Francisco; Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional , Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Colección Ictiológica García-Rodríguez, Francisco; Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Colección Ictiológica De La Cruz-Agüero, José; Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-Instituto Politécnico Nacional, Departamento de Pesquerías y Biología Marina. Colección Ictiológica
Keywords:	Geometric Morphometrics , Ethanol, Preservation methods, Formaldehyde, Freezing, Taxonomic bias
Abstract:	The effect of the traditional preservation procedure on the body shape and size of <i>Diapterus aureolus</i> (Teleostei: Gerreidae) was evaluated using geometric morphometrics. An outgroup was added in the analysis in order to quantify if the deformation produced by the fixation procedure can be a potential artifact in a standard taxonomic analysis. Significant differences were found in the body shape, but these differences were not considered as bias in an inter-specific comparison. Vergara-Solana_Abstract.docx

SCHOLARONE™
Manuscripts

Environmental Biology of Fishes
INTERSPECIFIC COMPARISON OF GROWTH AND SHAPE WITHIN *Diapterus*
(GERREIDAE: PERCIFOMES); A GEOMETRIC MORPHOMETRIC APPROACH
 --Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Full Title:	INTERSPECIFIC COMPARISON OF GROWTH AND SHAPE WITHIN <i>Diapterus</i> (GERREIDAE: PERCIFOMES); A GEOMETRIC MORPHOMETRIC APPROACH
Article Type:	Full Paper
Keywords:	Allometry, geometric morphometrics, heterochrony, heterotrophy, growth, Gerreidae.
Corresponding Author:	Francisco Javier Vergara Solana, MS CICIMAR-IPN La Paz, Baja California Sur MEXICO
Corresponding Author Secondary Information:	
Corresponding Author's Institution:	CICIMAR-IPN
Corresponding Author's Secondary Institution:	
First Author:	Francisco Javier Vergara Solana, MS
First Author Secondary Information:	
Order of Authors:	Francisco Javier Vergara Solana, MS Francisco Javier García Rodríguez, Dr. José De La Cruz Agüero, Dr.
Order of Authors Secondary Information:	
Abstract:	Morphometric analyses can generate elements to solve taxonomic problems, whether doing a direct comparison of each species representative shape or by analyzing its growth patterns. The latter is rarely explored despite shape variables are closely related to size. Particularly, the genus <i>Diapterus</i> presents taxonomic uncertainty because of <i>D. aureolus</i> inclusion. In this study, utilizing geometric morphometrics, growth patterns of the four species that belong to the aforementioned genus were analyzed and compared; and using this information, a criteria to remove samples that can incorporate allometric effects on shape traditional comparisons (e.g. CVA) is proposed. Finally, once those samples were removed, representative shapes of the four species were compared. Results indicate that <i>D. aureolus</i> presents the most divergent growth trajectory and shape, given that this tends to be more oval than the characteristic shape of the rest of the species in the genus. These results, according to the supposition that there is a close relation between shape and biological and ecological relationships, may be used as important elements to solve such problematic.