



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DE LOS PECES
DEL GÉNERO *Diapterus* RANZANI, 1842 (PERCOIDEI:
GERREIDAE).**

TESIS

Que para obtener el grado de
DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS

Presenta:

M. en C. Nicolás Alvarez Pliego

Directores de Tesis:

Dr. José Luis Castro Aguirre

Dr. Adrian Felipe González Acosta

La Paz, Baja California Sur, junio de 2009



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL

SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 10 del mes de Junio del 2009 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

**“ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DE LOS PECES
DEL GÉNERO *Diapterus* RANZANI, 1842 (PERCOIDEI: GERREIDAE)”**

Presentada por el alumno:

ÁLVAREZ
Apellido paterno

PLIEGO
materno

NICOLÁS
nombre(s)

Con registro:

B	0	4	1	2	0	8
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS


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

LA COMISION REVISORA

Director de tesis
PRIMER VOCAL


DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE

PRESIDENTE


DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO

SECRETARIO


DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA
2º. DIRECTOR

SEGUNDO VOCAL


DRA. ROSA ISABEL OCHOA BÁEZ

TERCER VOCAL

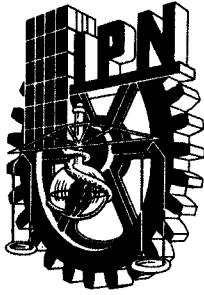

DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



IPN
CICIMAR
DIRECCION



**INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 12 del mes Junio del año 2009, el (la) que suscribe MC. NICOLÁS ÁLVAREZ PLIEGO alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro B041208 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo al dirección de: DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE y DR. ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA y cede los derechos del trabajo titulado: "ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DE LOS PECES DEL GÉNERO *Diapterus* RANZANI, 1842 (Percoidei: Gerreidae)" 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. Este puede ser obtenido escribiendo a la siguiente dirección: npliego@ipn.mx jlcastro@ipn.mx aacosta@ipn.mx Si el permiso se otorga, el usuario deberá dar el agradecimiento correspondiente y citar la fuente del mismo.

MC. NICOLÁS ÁLVAREZ PLIEGO

nombre y firma

ÍNDICE

GLOSARIO.....	ii
LISTA DE TABLAS.....	v
LISTA DE FIGURAS.....	v
LISTA DE LÁMINAS.....	vi
RESUMEN.....	ix
ABSTRACT.....	x
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	4
2. 1. Reseña de la familia Gerreidae.....	4
2. 2. Reseña del género <i>Diapterus</i>	6
2.3. Estudios filogenéticos.....	9
2.4. Osteología.....	9
3. OBJETIVO GENERAL.....	11
3.1 Objetivos particulares.....	11
4. MATERIAL Y MÉTODOS.....	12
4.1 Revisión y procesamiento de ejemplares.....	12
4.2 Análisis filogenético.....	15
4.3. Análisis Biogeográfico.....	17
5. RESULTADOS.....	19
5.1 Taxonomía.....	19
5.2 Descripción de caracteres óseos.....	36
5.3 Análisis filogenético.....	70
5.4 Análisis biogeográfico.....	76
6. DISCUSIÓN.....	80
7. CONCLUSIONES.....	92
8. RECOMENDACIONES.....	93
9. LITERATURA CITADA.....	94
ÁPENDICE 1: Lista de material biológico revisado.....	102
ÁPENDICE 2: Ejemplares tipo de las especies nominales de <i>Diapterus</i>	105
ÁPENDICE 3: Lista de caracteres codificados.....	107
ÁPENDICE 4: Regiones y provincias zoogeográficas de Briggs (1974).....	111
APENDICE 5. Descripción del árbol: lista de las series de transformación.....	112

GLOSARIO

Apomorfía: Es una característica evolutivamente derivada que surge a partir de una característica ancestral (carácter plesiomórfico).

Autopomorfía: Estado de carácter apomórfico o novedad evolutiva que se presenta en un único taxón.

Biogeografía: Disciplina que se encarga de estudiar la distribución de los seres vivos en el espacio y a través del tiempo.

Carácter: Cualquier atributo o rasgo observable en un taxón que permite distinguirlo de otro.

Cladismo: La cladística (del griego *klados* = rama) o sistemática filogenética es un rama de la biología que estudia las relaciones evolutivas entre los organismos con base en las sinapomorfías y la clasificación de las especies debe estar fundamentada en los grupos monofiléticos. Fue Willi Hennig el encargado de fundar esta escuela.

Clado: Un grupo monofilético.

Cladograma: Diagrama representativo de la clasificación biológica de los organismos donde se muestra las relaciones entre las especies de acuerdo a las sinapomorfías, resultado de un análisis cladístico.

Convergencia: Carácter compartido que surgió independientemente en dos o más organismos que no están cercanamente relacionados.

Cráneo: Sistema esquelético de la cabeza o región cefálica.

Datos merísticos: Traducción de la palabra “meristics” la cual se refiere a un área que se encarga del escrutinio cuantitativo de las características de las especies, como por ejemplo en los peces: el número de elementos de las aletas o número de escamas ó branquiespinas.

Dientes faríngeos: Dientes dispuestos a manera de parches (placas faringobranquiales), en posición opuesta a los elementos superiores e inferiores del quinto par de los arcos branquiales.

Especie: Es la unidad básica de la clasificación biológica. Para el cladismo, una especie es la muestra menor de organismos que se autopropaguan y que están definidos por uno o más caracteres apomórficos.

Especies nominales: Comprende las combinaciones originales, las nuevas combinaciones y los sinónimos de los nombres de especies de un taxón superior dado con sus estado de validez actual.

Esqueleto apendicular: Parte del esqueleto que incluye los soportes de todos los apéndices del cuerpo relacionadas con la locomoción y el control de la dirección.

Esqueleto axial: Estructuras óseas relacionadas con la columna vertebral, algunos autores incluyen a la aleta caudal dentro de esta división.

Estados de carácter: Diferentes alternativas de un carácter taxonómico.

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

Género: Unidad sistemática para la clasificación de los organismos. Su categoría taxonómica se ubica entre la familia y la especie.

Grupo hermano: Grupos o especies más estrechamente relacionados genealógicamente.

Hipótesis: Concepto o idea cuya autenticidad es provisionalmente asumida como solución para un problema dado. Su veracidad dependerá de los resultados que apoyen a tal información y que se pueda ser confirmada o refutada mediante otros métodos científicos.

Homología: Carácter similar compartido por ancestría.

Homoplasia: Carácter similar pero no compartido por ancestría.

Hueso: Es un órgano firme, duro y resistente que forma parte del endoesqueleto de los vertebrados. Esta compuesto principalmente de tejido óseo, un tipo especializado de tejido conectivo constituido por células y componentes extracelulares calcificados. Los huesos también poseen cubiertas de tejido conectivo y cartílago, vasos, nervios y algunos contienen tejido hematopoyético y adiposo.

Linaje. Línea continua de descendientes.

Monofilético: Grupo de organismos en los cuales se incluye el ancestro y todos sus descendientes.

Neurocráneo: Región del cráneo formado por las estructuras óseas y/o cartilaginosas que delimitan y dan protección al cerebro y órganos de los sentidos.

Nodo: Puntos de ramificación de un cladograma, donde están conectados dos o más nodos y/o taxones terminales. El nodo basal o raíz, es aquel punto de partida del cladograma.

Plesiomorfia: Es el estado ancestral o primitivo de un carácter, o al menos se infiere que se encontraba en el ancestro del grupo.

Osteología: Es una rama de la anatomía descriptiva que trata del estudio científico del sistema óseo en general y de los huesos que lo conforman.

Tripsina: Es una enzima peptidasa, que rompe los enlaces de las proteínas mediante hidrólisis para formar péptidos o aminoácidos de menor tamaño. La tripsina es producida en el páncreas y secretada en el duodeno (parte del intestino), donde es esencial para la digestión.

Aserrado: Que tiene dientes semejantes a los de la sierra.

Simplesiomorfía: Es el estado de carácter plesiomórfico cuando esta presente en dos o mas taxones.

Simplicidad (parsimony): Principio usado en la sistemática filogenética para referirse a la resolución más sencilla o al menor número de pasos evolutivos en un cladograma para la explicación de un análisis filogenético.

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.

Taxonomía: Es la disciplina de la biología que se encarga de describir, nombrar y clasificar a las especies.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Especies nominales del género <i>Diapterus</i> , descripción original y nombre valido.....	7
Tabla 2. Número ejemplares por especie de guerreidos, procesados con las técnicas de alclaración y tinción (Pottoff, 1985) y descarnación (Burns y Everly, 2000), para el presente estudio.	14
Tabla 3. Datos merísticos de las especies del género <i>Diapterus</i>	19
Tabla 4. Comparaciones merísticas de ejemplares tipo de <i>G. olisthostoma</i> y <i>D. evermanni</i> con ejemplares revisados de <i>D. auratus</i>	25
Tabla 5. Variaciones morfológicas observadas entre “ <i>D.</i> ” <i>aureolus</i> y <i>Diapterus</i> spp.	34
Tabla 6. Matriz de datos. 52 caracteres morfológicos (37 binarios y 15 multiestado) revisados en: A) <i>D.auratus</i> ; B) <i>D. brevirostri</i> ; C) <i>D. rhombeus</i> ; D) “ <i>D.</i> ” <i>aureolus</i> ; E) <i>E. lineatus</i> ; F) <i>E. plumieri</i> ; G) <i>E. currani</i> ; H) <i>E. dowii</i> ; I) <i>G. cinereus</i> ; J) ancestro hipotético.	73
Tabla 7. Matriz de datos: presencia o ausencia de las especies en las provincias propuestas por Briggs, 1974; A) <i>D. auratus</i> , B) <i>D. brevirostris</i> , C) <i>D. rhombeus</i> , D) <i>D. aureolus</i>	77

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las especies de <i>Diapterus</i> en las costas de América. A) <i>D. brevirostris</i> , B) <i>D. aureoles</i> , C) <i>D. auratus</i> y D) <i>D. rhombeus</i>	2
Figura 2. A) Margen del preopérculo aserrado en <i>Diapterus</i> ; B) Ilustración de <i>D. brevirostris</i> ...	3
Figura 3. <i>Diapterus auratus</i> , Boca del Río, Veracruz (198.0 mm LP s/n).	23
Figura 4. Distribución de <i>D. auratus</i> , en el Atlántico occidental	25
Figura 5. <i>Diapterus rhombeus</i> , Costa Rica;	26
Figura 6. Distribución de <i>D. rhombeus</i> , en el Atlántico occidental.....	27
Figura 7. <i>Diapterus brevirostris</i> , Bahía de La Paz, Baja California Sur, México	29
Figura 8. Distribución de <i>D. brevirostris</i> , en el Pacífico oriental.....	30
Figura 9. Conformación de la vejiga natatoria en los guerreidos	31
Figura 10. “ <i>Diapterus</i> ” <i>aureolus</i> ; Mazatlán, Sinaloa	32
Figura 11. Distribución de “ <i>D.</i> ” <i>auratus</i> , en el Pacífico oriental	33

Figura 12. Variaciones en la longitud de la segunda espina dorsal con respecto a la longitud patrón en las especies de <i>Diapterus</i> y <i>D. aureolus</i>	35
Figura 13. Cladograma obtenido del análisis de los 52 caracteres morfológicos en nueve taxones y un “ancestro hipotético”	74
Figura 14. Pruebas de remuestreo siguiendo la metodología de bootstrap y jackknife.	75
Figura 15. Registros de distribución de A) <i>D. brevirostris</i> ; B) <i>D. auratus</i> ; C) " <i>D.</i> " <i>aureolus</i> y D) <i>D. rhombeus</i> obtenidos de los datos de recolecta de museos y colecciones científicas, así como de la literatura.....	76
Figura 16. Árbol de menor longitud (5) obtenido del análisis de una matriz de datos de ocho provincias zoogeográficas propuestas por Briggs. (1974) y Castro-Aguirre (1983).	78
Figura 17. Sustitución de los resultados obtenidos en el análisis biogeográfico al cladograma de las especies de <i>Diapterus</i>	79
Figura 18. Cladograma de las especies de <i>Diapterus</i>	89

LISTA DE LÁMINAS

Lámina I. Neurocráneo organización y abreviaciones. Figura 1) vista lateral; 2) vista dorsal; 3) vista ventral; 4) vista frontal y 5) vista occipital. Boc – basioccipital; Bsf – basisfenoides; Csoc – cresta supraoccipital; E – etmoides; El – etmoides lateral; Eo – exoccipital; Ep – epioccipital; Esf – esfenótico; F – frontal; N – nasal; P – parietal; Pro – proótico; Psf – paraesfenoides; Pto – pterótico; Soc –supraoccipital; V – vómer.	40
Lámina II. Branquiocráneo e infraorbitales, abreviaciones. Figura 1) infraorbitales, mandíbulas, suspensorio y serie opercular: Aa –angular; Ar –retroarticular; De –dentario; Ec –ectopterigoides; Hy –hiomandibular; I1 –infraorbital 1 (lacrimal); I2-I6 –infraorbitales 1 al 6; Io -interopérculo; Ma -maxilar; Mes –mesopterigoides; Met -metapterigoides; Op –opérculo; Pl –palatino; Pm –premaxilar; Po -preopérculo; Q –cuadrado; Sy –simpléctico; 2) arcos branquiales: Bb – basibranquial; Bh –basihial; Cb –ceratobranquial; Eb –epibranquial; Hb hipobranquial. 3) Arco hioideo: C –ceratohial; Eh –epihial; Hhd –hipohial dorsal; Hhv –hipohial ventral; RB radios branquiostegos; U –urohial.	41
Lámina III. Figura Esqueleto axial y apendicular: 1) cc- cartílagos caudales; Cep –costillas epipleurales; Cp –costillas pleurales; Ih –hueso interhemal; Pdor –predorsale. 2) An –arco neural;	

Cp centrospreurales; Ep –epurales; Hi -hipurales; Ph –parahipural; Un –uroneurales; Ur urostilo.

3) Es –escápula; Pcl poscleitrum; Ptt –posttemporal; ra radiales. 4) Basipterigium..... 42

Lámina IVa. Vista lateral del neurocráneo. AF: Apófisis faríngea; Fcr-i: cresta media del frontal, se muestra su origen (↓); Vcr: crestas o procesos dorsales del vómer; PA: proceso aductor del arco palatino; Pcr: cresta interna del paraesfenoides. 43

Lámina IVb. Vista lateral del neurocráneo. AF: Apófisis faríngea; Fcr-i: cresta interna del frontal, se muestra su origen (↓); Vcr: crestas o procesos dorsales del vómer; PA: proceso aductor del arco palatino; Pcr: cresta interna del Paraesfenoides. 44

Lámina IVc. Vista lateral del neurocráneo. AF: Apófisis faríngea; Fcr-i: cresta interna del frontal, se muestra su origen (↓); Vcr: crestas o procesos dorsales del vómer; PA: proceso aductor del arco palatino; Pcr: cresta interna del Paraesfenoides. 45

Lámina V. Vista dorsal del hueso frontal, se muestra la presencia (↓) o ausencia (↑) de una proyección o rama hacia su parte anterior, así como el origen de la cresta lateral (O-CFL). 46

Lámina VI. Vista parcial de la parte dorsal-lateral del neurocráneo. Cf –cresta frontal; Cp-f – cresta frontal-parietal; Cp –cresta parietal; Ep –epioccipital. 47

Lámina VII. Hueso Lacrimal (infraorbital 1). ma-margen anterior; mv –margen ventral; pr-c – proceso caudal. 48

Lámina VIII. Hueso pterótico, se muestra las disposición y forma de sus cuatro forámenes (f1-f4). 49

Lámina IX. Base del hueso paraesfenoides, se muestra la apófisis faríngea (AF). Puede observarse el canal ventral (c). 50

Lámina X. Mandíbulas: papmx –proceso ascendente del premaxilar; pca – proceso coronoides del angular; pcd –proceso coronoides del dentario. pv –proceso ventral. 55

Lámina XI. Hiomandibular. mprop- margen del proceso posterior; proo –proceso opercularis. 56

Lámina XII. Serie opercular. mp –margen posterior del opercular; pso –proceso subopercular. 57

Lámina XIII. Barra hioidea. La línea punteada indica la disposición del perfil dorsal de la estructura. 58

Lámina XIV. Hueso urohial. md –margen dorsal; part –proceso articular. 59

Lámina XVI. Placas faríngeas inferiores, se muestra tipo de dentición presente en algunas de las especies revisadas (figura 4 sin escala). 60

Lámina XVII. Centro preural 3 y 4 donde se muestra la disposición de la postzigoapófisis (ptza) y la zigoapófisis (za).	61
Lámina XVII. Centro preural 3 y 4 donde se muestra la disposición de la postzigoapófisis (ptza) y la zigoapófisis (za).	62
Lámina XVIII. Complejo caudal de algunas de las especies revisadas, haciendo énfasis de la morfología del hueso epural 1 (Ep).	63
Lámina XIX. Soportes de las aletas 1) dorsal y 2) anal, se muestran las medidas consideradas para su comparación.	65
Lámina XX. Morfología del primer pterigióforo de la aleta dorsal.	66
Lámina XXI. Morfología del hueso inter hemal (primer pterigióforo de la aleta anal).	67
Lámina XXII. Morfología del hueso basipterigio se muestra la incisión donde se une la espina pélvica. Incisión del basipterigio (Ins-bsp).	68
Lámina XXIII. Morfología del posttemporal. Proceso inferior (PI), proceso superior (PS). La fecha (↓) indica la escotadura del margen dorsal del hueso.	69

RESUMEN

Los peces del género *Diapterus* (familia Gerreidae) se distribuyen en los mares tropicales y subtropicales de América. Se distinguen de otros gerreidos por tener aserraciones en el preopérculo, lacrimal sin aserraciones, placas faríngeas con dentición caniniforme, cuerpo romboidal y segunda espina de las aletas dorsal y anal gruesas. El género está conformado por cuatro especies: *D. auratus* y *D. rhombeus*, en las costas del Atlántico occidental y *D. brevirostris* y *D. aureolus* en las costas del Pacífico oriental. A pesar de haber sido objeto de diversos estudios taxonómicos y biológicos, su filogenia y biogeografía no habían sido estudiadas. El objetivo del presente trabajo fue el de establecer las relaciones filogenéticas con base en caracteres morfológicos y comprobar la hipótesis sobre la monofilia del grupo, asimismo explicar sus patrones de distribución. Se hizo una revisión de los ejemplares tipo de las especies de *Diapterus* así como otros ejemplares obtenidos de colecciones científicas nacionales y extranjeras. Para la obtención de caracteres fue examinada la merística, la morfología externa y la osteología de las especies. Se incluyeron como grupo comparativo a las especies *Eugerres lineatus*, *E. plumieri*, *Eucinostomus currani*, *E. dowii* y *Gerres cinereus*. Se evaluaron 52 caracteres de los cuales 37 fueron binarios (0,1) y 15 multiestado (0, 1, 2 y 3); para la polarización de los caracteres se utilizaron los criterios del “grupo externo” y el ontogénico. Los datos fueron analizados con el programa PAUP 4.0b bajo el principio de “simplicidad”, utilizando el algoritmo de búsqueda heurística y para la optimización la transformación acelerada ACCTRAN. Se obtuvo un cladograma de menor longitud (L= 97) con un índice de consistencia IC = 0.7. Se estableció la monofilia de *Diapterus* a partir de ocho sinapomorfías, se observó la formación de dos clados, uno agrupa a tres especies (*[D. auratus+D. brevirostris]+D. rhombeus*), el segundo está conformado por “*D.*” *aureolus*. *D. auratus* y *D. brevirostris* se determinan como especies hermanas. Se confirma al género *Eugerres* como grupo hermano de *Diapterus*. Para el estudio biogeográfico se aplicó el método de Análisis de Simplicidad de Endemismos a los registros obtenidos de ejemplares de colecciones científicas y de la literatura. Para la designación de áreas de endemismo se utilizaron las regiones y provincias marinas propuestas por Briggs. Se obtuvo un cladograma con una L= 5 y un CI= 1.0 Con estos resultados se evidencia las relaciones Atlántico-Pacífico de las áreas de distribución de las especies del género *Diapterus* y se plantea una hipótesis fundamentada en procesos vicariantes para la distribución actual de sus especies.

ABSTRACT

The fishes of genus *Diapterus* (family Gerreidae) are distributed in the tropical and subtropical coastal seas of America. Species characterized by serrations on the preopercule, lachrymal entire, pharyngeal arch with slender piniform teeth, rhomboidal body and second spine dorsal and anal fins robust. The genus contains four species are recognized on the western Atlantic *D. auratus* and *D. rhombeus*, and the eastern Pacific recognized *D. brevirostris* and *D. aureolus*. The many biological and taxonomic studies was made but the phylogenetic relations of this species have to date not been made. The purpose of the present work is found the phylogenetic relationships with the morphological characters, the monophyly of *Diapterus* to check and biogeography to explain. The meristic, morphology and osteology species of *Diapterus* was evaluated and included for comparison to *Eugerres lineatus*, *E. plumieri*, *Eucinostomus currani*, *E. dowii* and *Gerres cinereus*. The 52 characters were examined, 37 were binary (0,1) and 15 multistate (0, 1, 2 and 3); for the polarization of characters the criteria of the “external group” and “ontogenic” were used. The data was analyzed with program PAUP 4.0b under the principle of “parsimony”, and the optimization with ACCTRAN. Was obtained tree with longitude (L) = 97 and consistency index (CI) = 0.7. The monophyly of the *Diapterus* was supported by eighth sinapomorphies, two clades are formed, the first to group three species (*[D. auratus+D. brevirostris]+D. rhombeus*) and second with “*D. aureolus*”, this species to exhibit differences with other species of *Diapterus* and the taxonomy status to be uncertain. The genus *Eugerres* and *Diapterus* are sister groups. Biogeography study was made by means of the Parsimony Analysis of Endemism. The registries of the scientific collections and literature were using. For the designation of endemism areas the propose regions and marine provinces by Briggs were used. Cladogram of with a L= 5 was obtained; and with a IC: 1.0. The results demonstrate the Atlantic-Pacific relations of the areas of distribution of the species of the *Diapterus* sort and a hypothesis based on vicariantes processes.

1. INTRODUCCIÓN

En la clasificación de los peces, uno de los subordenes más diversos y por lo tanto complejo, es Percoidei (Orden Perciformes). Debido a la enorme variabilidad que presentan las especies que lo componen y la falta de estudios sobre su filogenia que aun no está del todo definida y por lo tanto, su clasificación todavía es objeto de discusión (Johnson, 1984).

Definido por la ausencia de “características especiales” que puedan distinguirlo de otros subórdenes (Regan, 1913), el suborden percoidei se compone por cerca de 79 familias (Nelson, 2006), algunas de las mas relevantes por la gran diversidad de especies que tienen son: Serranidae, Apogonidae, Sciaenidae, Percidae, Haemulidae, Carangidae, Chaetodontidae, Pseudochromidae, Sparidae y Lutjanidae. En el caso de la familia Gerreidae, los estudios sobre su sistemática han sido, en la mayoría de los casos dirigidos hacia el esclarecimiento de su taxonomía alfa y sobre su filogenia (De La Cruz-Aguero, 2001; González-Acosta, 2005; González-Acosta *et al.*, 2007a).

Los guerreidos o mojarras como se les conoce, son un grupo de peces que en su mayoría forman parte importante del componente íctico de los sistemas estuarino-lagunares y limnéticos de las regiones tropicales y subtropicales del mundo (Deckert y Greenfield, 1987; Castro-Aguirre *et al.*, 1999). Se distinguen por tener un hocico en extremo protractil; cabeza con escamas y superficie dorsal lisa; con una vaina escamosa a lo largo de la base de las aletas dorsal y anal; aleta dorsal con nueve a diez espinas y de nueve a diecisiete radios; con escamas cicloideas en la cabeza y ctenoideas en el resto del cuerpo; aleta dorsal furcada y veinticuatro vértebras (Nelson, 2006). Son peces de tamaño relativamente pequeño, el registro más grande es un ejemplar de *Gerres cinereus* cuya longitud total fue de 475 mm (Rodríguez-Romero *et al.*, 2008).

A pesar de no tener un dato oficial sobre su captura, estos peces son un recurso importante de la pesca artesanal para el consumo humano (Bussing, 1995; Gilmore y Greenfield., 2002) y también son utilizados como carnada para la captura de otras especies.

Se reconocen alrededor de 44 especies incluidas en ocho géneros (Nelson, 2006). Aunque a lo largo de su historia taxonómica, se han descrito cerca de 102 especies nominales y 19 géneros a nivel mundial (Froese y Pauly, 2009).

Algunas de las principales razones por las que la sistemática de este grupo presenta una problemática de índole taxonómico y nomenclatorial son: 1) el enorme traslape de características entre sus especies e incluso entre sus géneros; 2) las descripciones originales que en la mayoría de los casos son muy breves y limitadas en su información; 3) la ausencia o destrucción de los tipos de las especies; 4) la falta de divulgación de las investigaciones realizadas; 5) la carencia de estudios detallados, así como la aplicación de nuevas herramientas de clasificación.

El presente trabajo se dirige al género *Diapterus* Ranzani (1842) que es exclusivo de América y cuatro especies son las que lo componen (fig. 1). En la vertiente del Atlántico *D. auratus* Ranzani 1842 y *D. rhombeus* (Cuvier, 1829) y en el lado del Pacífico *D. aureolus* (Jordan y Gilbert, 1882) y *D. brevirostris* (Sauvage 1879) (Deckert y Greenfield, 1987; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Nelson *et al.*, 2004; González-Acosta *et al.*, 2007b).

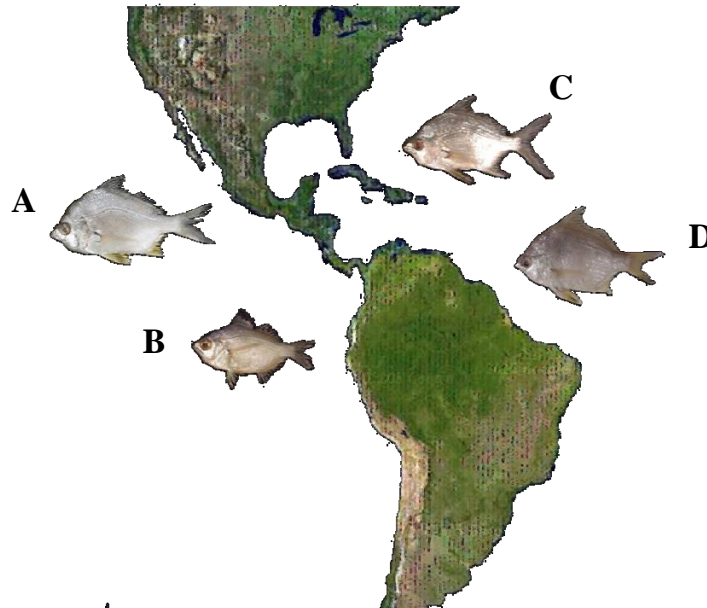


Figura 1. Distribución de las especies de *Diapterus* en las costas de América. A) *D. brevirostris*, B) *D. aureolus*, C) *D. auratus* y D) *D. rhombeus*.

Las características que se utilizan para distinguir a las especies de *Diapterus* de aquellas pertenecientes a otros géneros son: la presencia de un margen posterior e inferior del preopérculo con aserraciones; el borde inferior del hueso lacrimal (= preorbital) liso (sin aserraciones) y la dentición en la placas faríngeas de tipo caniniforme (Deckert y Greenfield, 1987; (Fig. 2).

Otras características que son distintivas en las especies de este género, son la forma del cuerpo romboidal y la longitud y grosor de las espinas de las aletas dorsal y anal, que por lo general son largas y robustas.

Estas especies presentan un talla pequeña, los mayores registros reportados son de *Diapterus auratus* (34.0 cm LT) y *D. rhombeus*, con una longitud máxima registrada de 40 cm LT. (Froese y Pauly, 2009).

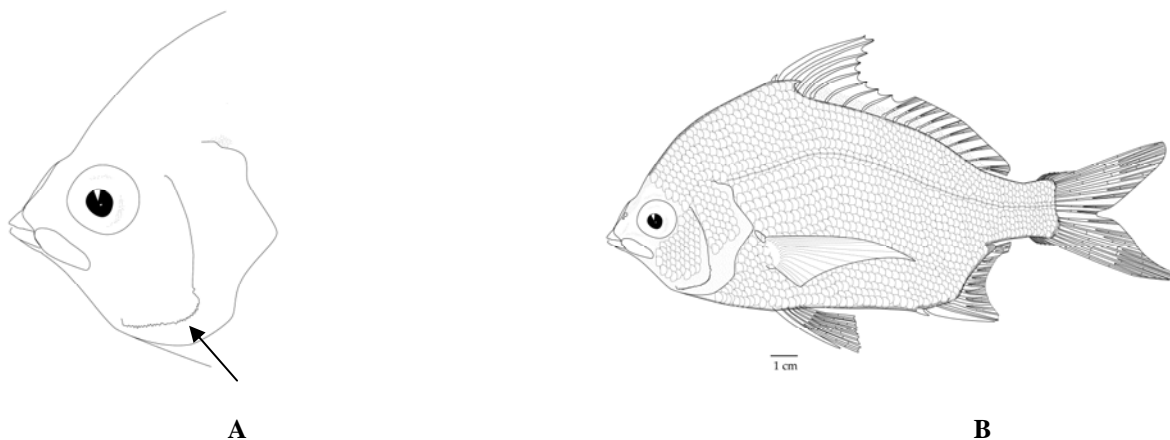


Figura 2. A) Margen del preopérculo aserrado en *Diapterus*; B) Ilustración de *D. brevirostris* (origen de los esquemas: Álvarez-Pliego, 2004).

En la actualidad, no existe una hipótesis sobre la filogenia de *Diapterus*, ni sobre sus patrones de distribución (biogeografía). Aunque en algunos estudios se han incluido algunas de sus especies y se ha destacado la relación que existe con otros géneros de guerreidos (De la Cruz-Agüero, 2001; González-Acosta, 2005). Por lo tanto, el propósito de la presente investigación es establecer la filogenia de *Diapterus*, comprobar su monofilia y estudiar sus patrones de distribución. Para esto se hará uso de los caracteres morfológicos, los cuales han sido señalados como útiles para establecer este tipo de relaciones (Johnson, 1980).

2. ANTECEDENTES

2. 1. Reseña de la familia Gerreidae.

De manera histórica, la clasificación de lo que hoy se conoce como familia Gerreidae, ha variado conforme ha aumentado el grado de conocimiento que se tiene de este grupo. Los primeros arreglos pueden ser observados en las obras de Cuvier (1829) y Cuvier y Valenciennes (1830), quienes incluyen a las primeras especies de guerreidos, descritas en el grupo *Ménides*. En estas obras fue donde se comenzó a utilizar el nombre *Gerres*, para nombrar al binomio de dichas especies.

En otras clasificaciones de esa época, Müller *et al.* (1848) mencionan a *Gerres rhombeus* Cuvier, dentro de la familia Maenoidei junto con *Acharnes speciosus* (= *Cichla ocellaris* Bloch y Schneider), en el grupo de los “Acanthopteri”. Bleeker (1859) por su parte, les confiere la categoría de subfamilia (Gerreiformes) e incluye a dos especies *Gerres equula* (= *G. equulus* Temminck y Schlegel) y *G. japonicus* Bleeker.

Günther (1859) en su obra *Catalogue of the Acanthopterygian Fishes in the Collection of the British Museum*, incluye a las especies de guerreidos y otras especies más, dentro de la familia Pristipomatidae. Tres años después, el mismo autor les otorga el estatus de familia y la nombra Gerridae (Günther, 1862). Sin embargo, esta designación tuvo el inconveniente de ser un homónimo de una familia de insectos hemípteros (chinchas sub-acuáticas) que fue propuesta años antes por Leach (1815) con base a la descripción del género *Gerris* de Fabricius (1794).

Cantor (1850) percibiendo la problemática de esta homonimia, propuso al género *Catochaenum* para remplazar al de *Gerres*. Sin embargo, esto fue considerado en su momento como algo innecesario, así que se continuó utilizando la nomenclatura original. La designación final de la familia fue establecida con base en el “principio de prioridad” establecido en el Código de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999), la familia de hemípteros mantienen este nombre y el de las mojarra se modificó a Gerreidae (Bailey y Moore, 1963).

Una de las primeras clasificaciones propuesta para los guerreidos de América, fue establecida por Evermann y Meek (1883 y 1886), quienes emplearon los patrones de serración de los huesos

preopércular y lacrimal para ordenar a las especies de *Gerres*, de acuerdo con los siguientes criterios: 1) preopérculo y lacrimal aserrados; 2) preopérculo y lacrimal no aserrados y 3) preopérculo aserrado y preorbital no aserrado. Con base en estas diferencias Jordan y Evermann (1898) establecieron la distinción de tres géneros para aquellas especies que tuvieran preopérculo y lacrimal liso (*Eucinostomus*, *Ulaema* y *Xystaema*), mientras que las especies que tuvieran preopérculo aserrado se incluyeron en el género *Gerres*; este último fue dividido en tres subgéneros: *Moharra* (lacrimal no aserrado y aleta anal con dos espinas y nueve radios); *Diapterus* (lacrimal no aserrado y aleta anal con tres espinas y ocho radios) y *Gerres* (lacrimal aserrado y aleta anal con tres espinas y siete u ocho radios).

Regan (1906), no considero la clasificación de Jordan y Evermann (1898) y enterado de la similitud nomenclatorial (en ese entonces aún no resuelta) entre los guerreidos y la familia de hemípteros, propuso agrupar a las mojarra de América dentro de la familia Liognathidae (= Leiognathidae), junto con *Liognathus*, *Pentaprion* y *Gazza*. Estos géneros estaban agrupados por que compartían la presencia de una boca protractil, sin embargo, esta propuesta se refuto, debido a que la característica del hocico en estos dos grupos, fue considerada como una evolución convergente (Starks, 1911). Además, los leiognátidos presentan algunas características que no son observadas en los guerreidos, tales como: crestas óseas predorsales, espina nugal, escamas pequeñas en el cuerpo y las membranas branquiales unidas al istmo (Munro, 1955).

La clasificación propuesta por Jordan y Evermann (1898), volvió a ser modificada nuevamente después de la investigación realizada por el mismo Jordan (1917), quien seleccionó a una especie de mojarra que carece de aserraciones en el preopérculo y lacrimal: *Gerres vaigensis* [= *G. oyena* (Forsskål), 1775], para la denominación del ejemplar tipo del género *Gerres*. Esta designación se hizo, con base en lo establecido en el manuscrito original de Quoy y Gaimard (1824).

Siguiendo el esquema antes mencionado, Meek y Hildebrand (1925) propusieron la separación de las especies del género *Gerres* de aquéllas que presentaban aserración en el preopérculo y que fueron agrupadas en *Diapterus*; por consiguiente, el género *Moharra* pasó a ser considerado como un sinónimo junior de este.

Sin embargo, esta clasificación siguió sin convencer a otros autores de la época, pues como se puede observar en el estudio de Jordan y Evermann (1927), éstos emplearon la descripción original de *G. plumieri* de Cuvier, para la descripción del nuevo género *Eugerres*. Esto permitió distinguir a los guerreidos que presentan aserraciones en el preorbital 1, con las especies que no lo presentaban (*Diapterus*). No obstante, algunos autores continuaron empleando el nombre genérico de *Diapterus* para las especies de *Eugerres* (e.g. Miller, 1966; Alvarez del Villar, 1970,; Andreata 1979, 1988a, 1988b; Robins *et al.*, 1980; Miller *et al.*, 2005) aunque ya en algunos trabajos se validaba esta distinción (e.g. Castro-Aguirre, 1978).

Fue a partir de los estudios de Deckert (1973) y Deckert y Greenfield (1987), que fue confirmada la distinción entre ambos géneros (*Diapterus* y *Eugerres*). En dichos estudios se determinaron las características morfológicas que los distinguen, tales como la presencia o ausencia de aserraciones en los huesos de la serie orbital, en particular en el margen inferior del lacrimal, el tipo de dentición de las placas faríngeas y los patrones de coloración.

Posterior a estos estudios, solo se conoce la revisión taxonómica que realizó Andreata (1988a) sobre el género *Diapterus*, Sin embargo, en esta revisión se establece el género *Eugerres* como sinónimo de *Diapterus*. Además, se reconoce a *D. richii* y relega a *D. auratus* como sinónimo de la primera. No obstante, la validez *D. richii* (= *Gerres richii*) es cuestionada ya que la localidad de su holotipo es incierta (Iwatsuki *et al.* 1999; González-Acosta *et al.*, 2007b).

2. 2. Reseña del género *Diapterus*

El género *Diapterus* fue propuesto por Camili Ranzani (1842), en su obra *Novis Speciebus Piscium* y con base en la descripción de unos peces provenientes de los mares de Brasil, a los cuales nombro como *D. auratus*. Años atrás ya se había descrito *Gerres rhombeus* (Cuvier, 1829) y *G. peruvianus* (Cuvier, 1830) ambas consideradas en su oportunidad como especies nominales de *Diapterus*.

A continuación se enlistan en orden cronológico las especies nominales que corresponden al género *Diapterus*, descritas hasta la fecha y se incluye su nombre valido.

Tabla 1. Especies nominales del género *Diapterus*, descripción original y nombre válido.

Nombre original	Nombre válido
<i>Gerres rhombeus</i> Cuvier, 1829	<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)
<i>Gerres peruvianus</i> Cuvier, 1830	<i>Gerres peruvianus</i> Cuvier, 1830 (<i>insertae sedis</i>)
<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842	<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842
<i>Gerres brevirostris</i> Sauvage (1879)	<i>Diapterus brevirostris</i> (Sauvage, 1879)
<i>Gerres olisthostoma</i> Goode y Bean, 1882	<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842
<i>Gerres aureolus</i> Jordan y Gilbert, 1882	<i>Diapterus aureolus</i> (Jordan y Gilbert, 1882)
<i>Diapterus evermanni</i> Meek y Hildebrand, 1925	<i>Diapterus auratus</i> Ranzani, 1842
<i>Diapterus limnaeus</i> Schultz, 1949	<i>Diapterus rhombeus</i> (Cuvier, 1829)

El nombre de *Diapterus*, resulta de la combinación de la palabra griega *διά* que significa separación y *πτερόν* que significa aleta, nombre que hace referencia según el autor, a la división que él observó entre la porción de espinas y la de radios blandos de la aleta dorsal. Aunque en realidad, lo que se llega a apreciar es una pequeña escotadura entre ambas porciones, pero sin llegar a la base.

La distinción de *Diapterus*, de acuerdo a la descripción original de Ranzani, se basa en la presencia de una cabeza reducida y de forma triangular, con la parte frontal casi cóncava y un rostro atenuado; cuerpo elevado y lateralmente comprimido; preopérculo aserrado y el hueso lacrimal sin aserración, entre otras características.

La aplicación taxonómica de este género no fue aceptada de forma inmediata, pues casi la totalidad de las especies fueron consideradas como pertenecientes a *Gerres* o en su defecto, no se empleaba correctamente esta nueva combinación nomenclatorial (e.g. *Diapterus gracilis* Gill, 1862 y *Diapterus californiensis* Gill, 1862 [= *Eucinostomus gracilis*]; *Diapterus dovii* Gill, 1863 [= *Eucinostomus dowii*]; *Diapterus decacanthus* Bleeker, 1864 [= *Gerres decacanthus*]).

Incluso Poey (1875) en su obra *Piscium Cubensium*, propuso un nuevo género con base en la descripción de *G. rhombeus* Cuvier (= *D. rhombeus*) al cual nombra *Moharra*. Para distinguir al nuevo género utilizó la característica del preopérculo (aserrado) y la falta de aserración en el preorbital 1 (= lacrimal), así como el número de los elementos de la aleta anal (II, 9).

Sauvage (1879), describió a *Gerres brevirostris* con base en el material de peces recolectados en el Río Guayas, Ecuador. La especie fue considerada por mucho tiempo como un sinónimo de *G. peruvianus* Cuvier (*D. peruvianus*), hecho que quedó establecido en el libro de Los Peces de Sinaloa de Jordan (1895). La designación de *G. peruvianus*, como nombre válido para el morfotipo de la especie registrada en las costas del Pacífico americano, fue reconocida por diversos autores (Jordan y Gilbert, 1882; Evermann y Meek, 1883, 1886), hasta nuestros días (Allen y Robertson, 1994; Bussing, 1995; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Miller *et al.*, 2005).

Goode y Bean (1882) describieron a la especie *Gerres olisthostoma* a partir de ejemplares recolectados en las costas de Florida. Esta especie es considerada en la actualidad como un sinónimo de *D. auratus* (Deckert y Greenfield, 1987).

Jordan y Gilbert (1882) reconocieron a una nueva especie: *Gerres aureolus* (= *D. aureolus*), por medio de ejemplares recolectados en la Bahía de Panamá. Esta es la otra especie reconocida en el género que se distribuye en las costas del Pacífico oriental tropical y subtropical.

La primera vez que es utilizado el nombre genérico de *Diapterus*, para una clasificación de guerreidos fue en el trabajo de Jordan y Evermann (1896) quienes lo propusieron como subgénero dentro de *Gerres*. Es en la obra *The Marine Fishes of Panama* de Meek y Hildebrand (1925) que ya le fue asignado como género. En este mismo trabajo, los autores describen a la especie *Diapterus evermanni*, el cual es sinónimo en la actualidad de *D. auratus* (*sensu* Deckert y Greenfield, 1987).

La última especie descrita dentro del género *Diapterus* fue *D. limnaeus* Schultz (1949), a partir de ejemplares recolectados en el Lago de Maracaibo en Venezuela, de ahí el significado de su nombre (*limnaeus*). Sin embargo, esta especie fue considerada con sinónimo de *D. rhombeus* (*sensu* Deckert y Greenfield, 1987).

González-Acosta *et al.* (2007b), realizaron la exanimación del material tipo con el que se describió a estas especies y al contrastar la morfología de estas dos, se reconoció la validez

taxonómica de la especie *D. brevirostris*, mientras tanto *G. peruvianus* fue establecida como una especie “*insertae sedis*” debido a que su estatus taxonómico actual es desconocido.

2.3. Estudios filogenéticos

No se conoce algún estudio donde se determine la monofilia del género *Diapterus*; no obstante, algunas de sus especies se han establecido como grupos hermanos de otros grupos de gerreidos. De La Cruz-Agüero (2001) revisó a las especies del género *Eucinostomus* y utilizó en el análisis filogenético como grupos externos a *D. peruvianus* (= *D. brevirostris sensu* González-Acosta *et al.*, 2007b) y *D. auratus*, como parte de sus resultados concluye que los géneros *Diapterus* y *Eugerres* son grupos hermanos. Por otra parte, González-Acosta (2005) en su revisión sobre el género *Eugerres* e incluyó a *D. peruvianus* como grupo comparativo.

Por su parte, Ruiz-Carus y Uribe-Alcocer (2003) realizan un aproximación filogenética con base en el análisis de alozimas y ADN mitocondrial de tres especies (*E. gula*, *E. plumieri* y *D. auratus*), para evaluar el grado de similitud entre ellas y corroboran lo establecido para *Diapterus-Eugerres*, en el estudio de De La Cruz-Agüero (2001). Bajo el mismo esquema, Benítez-Cortés (2005) aplicando métodos moleculares en *E. lineatus*, *D. brevirostris*, *G. cinereus*) y *E. dowii*, obtuvo conclusiones similares.

2.4. Osteología

La mayor parte de estudios sobre el sistema esquelético en especies de la familia Gerreidae y en particular del género *Diapterus*, son descriptivos y se basan en especímenes de talla adulta, Gregory (1933) en su libro *Skull of Fishes*, ilustró la morfología del cráneo de *Gerres lineatus* (= *E. lineatus*) y destacó la característica protractil del hocico, así como las modificaciones de los huesos del cráneo.

Picciolo (1960) describió la formación y el desarrollo del cono interhemal en *E. argenteus* con base en el análisis de ejemplares con un intervalo de talla entre los 15 y 145 mm de LP, por otro lado y Kusaka (1974) describió la morfología del hueso urohial en *Gerres macrosoma* Bleeker y *G. filamentosus* Bleeker.

Andreata (1979) hizo una descripción del complejo caudal de *D. brasilianus* (= *E. brasilianus*), *D. rhombeus*, *D. olisthostomus* (= *D. auratus*) y *Eucinostomus harengulus*. Estableció comparaciones entre estas especies, con base en la forma de los epurales y fusión de los hipurales, sin embargo debido a la actual reubicación taxonómica de las especies, sus conclusiones pueden representar diferencias más bien genéricas. Tiempo después, Andreata y Barbiéri (1981) contribuyeron con la descripción osteológica del cráneo de *Diapterus brasilianus* (= *E. brasilianus*) mientras que Andreata (1988b), aportó información relevante sobre la osteología craneal de las especies *D. richii* (= *D. auratus*) y *D. rhombeus*.

Por su parte, Barceló-Márquez (1998) describió la osteología de *D. rhombeus*, para esto utilizó ejemplares con tallas de 42 a 237 mm de longitud total (LT). Destaca que la especie presenta una cresta supraoccipital muy desarrollada y es considerada por la autora como una especie evolutivamente avanzada dentro de la familia Gerreidae.

Kobelkowsky y Alemán-Rivero (2000) describieron el branquiocráneo de *D. auratus*. Tiempo después, Kobelkowsky (2003) realizó un estudio comparativo con cuatro especies de gerreidos (*D. auratus*, *E. plumieri*, *G. cinereus* y *E. argenteus*) en donde asimismo señala 16 características óseas que varían entre estas especies y que permiten diferenciarlas. De manera posterior, Kobelkowsky (2004) publicó la descripción de el sistema esquelético en *D. auratus*.

En cuanto al desarrollo osteológico de estas especies, Álvarez-Pliego (2004) en su disertación de maestría, describió el desarrollo osteológico de *D. peruvianus* (= *D. brevirostris*) mediante una serie de desarrollo con larvas de 2.7 mm de longitud notocordal (LN) a ejemplares de 187 mm LP. Por su parte Ortiz-Galindo *et al.*, (2008) abordan el desarrollo morfológico, merístico, de pigmentación y osteológico de *Eugerres lineatus* durante su ontogenia inicial, para distinguir a esta especie y reconocer características que puedan ser usadas en estudios sistemáticos.

3. OBJETIVO GENERAL

Establecer las relaciones filogenéticas de las especies del género *Diapterus* con base en la comparación de caracteres morfológicos y analizar los patrones de distribución actual de las especies y su relación con la evolución de las cuencas donde se distribuyen.

3.1 Objetivos particulares

Describir la morfología del sistema esquelético de las especies con el fin de obtener caracteres que sirvan al análisis filogenético y su diagnosis.

Establecer la monofilia del género *Diapterus* y las posibles relaciones con grupos hermanos.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

La sistemática filogenética o cladística (Henning, 1950; 1968), es la disciplina encargada de estudiar la clasificación de las especies con base en las relaciones genealógicas y del establecimiento de grupos naturales o monofiléticos, a partir de la determinación de características derivadas compartidas (sinapomorfías).

En la actualidad el análisis cladista forma la base de la mayoría de los sistemas modernos de clasificación biológica, que buscan agrupar a los organismos por sus relaciones evolutivas. Como resultado final del análisis se obtiene un cladograma que muestra las distintas hipótesis sobre las relaciones ancestro descendencia entre los organismos. El análisis puede fundamentarse en tanta información como el investigador seleccione: datos moleculares, bioquímicos y morfológicos (Morrone, 2001).

4.1 Revisión y procesamiento de ejemplares.

Para llevar a cabo la revisión morfológica se utilizaron 216 ejemplares de guerreidos, pertenecientes a cuatro géneros y ocho especies. Del género *Diapterus* son incluidas cuatro especies validas (*sensu* Deckert y Greenfield, 1987; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; González-Acosta *et al.* 2007b) y especies de otros géneros son utilizadas como grupos comparativos en la descripción osteológica y análisis de caracteres. En seguida se enlistan las especies comentadas:

Suborden: Percoidei

Familia: Gerreidae

Diapterus auratus Ranzani 1842.

Diapterus aureolus (Jordan y Gilbert, 1882).

Diapterus brevirostris (Sauvage, 1879).

Diapterus rhombeus (Cuvier, 1829).

Eugerres lineatus (Humboldt, 1821).

Eugerres plumieri (Cuvier 1830).

Eucinostomus dowii (Gill, 1863).

Eucinostomus currani Zahuranec in Yáñez-Arancibia, 1980.

Gerres cinereus (Walbaum, 1792).

La mayoría del material se obtuvo por préstamo o donación de diferentes instituciones nacionales y del extranjero. Otra parte mediante recolectas y/o de las capturas de pescadores y en mercados (ver Apéndice 1), material que se encuentra depositado en la Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN, lugar donde se realizó el presente trabajo.

También se revisó el material tipo de algunas de las especies nominales de *Diapterus* o en su defecto, se analizó la imagen del espécimen, con el fin de corroborar las características utilizadas para su descripción y su anatomía ósea, en ambos casos se obtuvieron radiografías para la revisión del esqueleto (ver Apéndice 2).

Los ejemplares se revisaron y se comprobó o corrigió su identidad taxonómica, mediante el uso de literatura especializada (Deckert y Greenfield, 1987; Allen y Robertson, 1994; Bussing, 1995; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Gilmore y Greenfield, 2002), en todos los casos y se tomaron los datos morfológicos y merísticos de acuerdo con Hubbs y Lagler (1947): longitud patrón (LP); altura máxima (AM); longitud cefálica (LC); longitud del hocico (LH); diámetro del ojo (DO); longitud de la segunda espina dorsal (EspD); longitud de la segunda espina anal (EspA); fórmula de la aleta dorsal; fórmula de la aleta anal; fórmula de las aletas pectorales; número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial (Br); escamas de la línea lateral (EL). También se consideraron los patrones de coloración.

Para el estudio osteológico se seleccionaron algunos ejemplares que fueron procesados con dos técnicas de análisis:

- 1) Mediante el procedimiento modificado por Pottoff (1985), para transparentar el tejido muscular usando tripsina. Esta es una enzima que digiere el contenido celular, el cual es sustituido de manera posterior por glicerina. A la par el esqueleto es teñido con los colorantes: azul de alcian y rojo de alizarina para cartílago y hueso, respectivamente. Para este caso, se seleccionaron 14 ejemplares seleccionados de acuerdo a su registro de recolecta, para tratar representar su intervalo de distribución (Tabla 1).

2) Mediante el protocolo de Burns y Everly (2000), a partir del cual los ejemplares recolectados en campo o de pescaderías fueron procesados. Tales especímenes fueron sometidos a cocción en un horno de microondas comercial entre 3 a 6 min dependiendo de la talla, posteriormente se descarnaron y se separaron las estructuras óseas. En total se prepararon 38 esqueletos por medio de este método (Tabla 1).

Tabla 2. Número ejemplares por especie de guerreidos, procesados con las técnicas de aclaración y tinción (Pottoff, 1985) y descarnación (Burns y Everly, 2000), para el presente estudio.

	Aclaración y Tinción	Descarnación	n
<i>D. auratus</i>	2	3	5
<i>D. brevirostris</i>	2	10	12
<i>D. rhombeus</i>	2	3	5
<i>D. aureolus</i>	3	3	6
<i>E. lineatus</i>	1	3	4
<i>E. plumieri</i>	1	1	2
<i>G. cinereus</i>	1	8	9
<i>E. dowii</i>	1	2	3
<i>E. currani</i>	1	2	3
Total	14	35	49

Para su revisión, el esqueleto fue clasificado de la siguiente manera:

1) CRÁNEO:

NEUROCRÁNEO

Basioccipital, basisfenoides, etmoides, etmoides lateral, exoccipital, epioccipital, esfenótico, frontal, infraorbitales, nasal, parietal, proótico, paraesfenoides, pterótico, supraoccipital y vómer

BRANQUIOCRÁNEO

Mandibulas: Angular, dentario, maxilar, premaxilar, retroarticular.

Suspensorio: Cuadrado, ectopterigoides, hiomandibular, mesopterigoides; metapterigoides, palatino y simplético.

Serie opercular: Interopérculo, opérculo, preopérculo, subopérculo.

Arcos branquiales: Basihial, basibranchial, ceratobranchial, epibranchial, hipobranchial y faringobranchiales.

Arcos hiodeo: Ceratohial, epihial, hipohial y urohial

2) ESQUELETO AXIAL

COLUMNA VERTEBRAL

Columna vertebral: Costillas epipleurales, costillas pleurales y vertebras.

Complejo caudal: Arco neural, epural, hipural, parahipural, uroneural y urostilo.

3) ESQUELETO APENDICULAR

Aleta dorsal: Predorsales, pterigióforos.

Aleta anal: Estructura interhemal, pterigióforos.

Aleta pélvica: Basipterigium.

Aleta pectoral: Coracoides, escápula, extraescapular, poscleitro, posttemporal, radiales, supraescapular y supracleitro.

Una vez procesados los ejemplares e identificadas las estructuras, se procedió a describir y comparar cada una y/o en conjunto; para esto se utilizaron como referencias los trabajos de: Johnson (1980), Deckert (1973), Deckert y Greenfield (1987), Rosen y Patterson (1990), De la Cruz-Agüero (2001), Carpenter y Johnson (2002), Kobelkowsky (2003), Álvarez-Pliego (2004), González-Acosta (2005) y Ortiz-Galindo *et al.* (2008).

Para su esquematización, se captaron imágenes digitales de las piezas, con una cámara digital de marca comercial acoplada a un estereoscopio marca ZEISS. Con base en las imágenes obtenidas y con el uso del programa de computo Adobe Illustrator CS4, se elaboraron los dibujos de las estructuras esqueléticas.

4.2 Análisis filogenético

Los datos morfológicos y óseos obtenidos se analizaron de acuerdo con el método de la sistemática filogenética, el cual considera que las relaciones entre las especies son con base en el reconocimiento de sinapomorfías (caracteres derivados compartidos) y expresados en un cladograma. Un carácter es cualquier atributo (para este caso los morfológicos) observable en un taxón y que permite distinguirlo de otro, las diferentes alternativas de este carácter se denominan estados (Morrone, 2001).

Se reconocieron 52 caracteres de las nueve especies analizadas y se incluyó un “ancestro hipotético”; los caracteres se codificaron de acuerdo a su estado, 37 fueron caracteres binarios (con dos estados: 0,1) y 15 polimórficos (más de dos estados en su serie de transformación: 0, 1, 2 y 3), (ver apéndice 3 y tabla 6).

La polarización de los caracteres se determinó con base en el criterio del “grupo externo” (Wiley, 1981), así como en el criterio “ontogénico” (Nelson, 1978). En el primero, se asume que los estados plesiomórficos se encuentra en algunos de los integrantes del grupo bajo estudio (grupo interno) y el grupo externo, mientras que los apomórficos solo se hallan dentro del grupo interno. En el caso de la ontogenia, se asume que el estado plesiomórfico de un carácter aparece en las etapas iniciales de vida de un organismo; mientras que el carácter apomórfico aparece en etapas más avanzadas (Morrone 2001).

La polarización de los caracteres se hizo tomando como referencia los trabajos de De La Cruz-Agüero (2001) y González-Acosta (2005), como criterio ontogénico se utilizaron los trabajos de Álvarez-Pliego (2004) y Ortiz-Galindo *et al.* (2008). La lista de los 52 caracteres codificados se resume en el Apéndice 3. La designación de los grupos fue de la siguiente manera:

Grupo Interno: *D. auratus*, *D. aureolus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus*, *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. dowii*, *E. currani* y *Gerres cinereus*.

Grupo Externo: Ancestro hipotético.

La decisión de incluir a *Diapterus* spp y a las otras especies de los otros géneros en el grupo interno fue para no establecer *a priori* las relaciones entre los géneros y especies.

Con la información generada, se elaboro una matriz de datos mediante el uso del programa MacClade (Madisson y Madisson, 1997). Los datos fueron analizados con el programa de computo PAUP 4.0b10 (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, Swofford, 2000) bajo el principio de “simplicidad” (donde se asume que la solución más sencilla o con menos pasos

evolutivos es probablemente la más correcta), con el algoritmo de búsqueda heurística que nos permite la evaluación de todos los cladogramas que se formen en el análisis.

El tipo de optimización utilizado fue el de ACCTRAN (Swofford y Maddison 1987), el cual favorece a las reversiones (retorno de un estado de carácter plesiomórfico) sobre los paralelismos (caracteres adquiridos de manera independiente en taxas diferentes), además de que estos últimos beneficia la aparición de homoplasias. Los caracteres se analizaron en forma desordenada, es decir, que se desconoce el orden de cambio del carácter.

El árbol fue enraizado utilizando el grupo externo, y fueron obtenidos los siguientes valores: Longitud del árbol (L): número de pasos evolutivos que explican la topología del cladograma, índice de consistencia (CI), que indica la cantidad de sinapomorfias y grado de homoplasias definidas por el número mínimo posible de pasos en que un carácter puede estar representado en un árbol dividido, con un número real de pasos que el carácter se presenta en el árbol. Valores igual a 1 indican ausencia de homoplasia (Kluge y Farris, 1969). Índice de homoplasias (IH): es 1 – el índice de consistencia. Índice de retención (IR): Cuantifica las homoplasias observadas en el carácter en función de la homoplasia posible.

Para revisar la topología del árbol y evaluar el soporte a través del número de veces o porcentaje que aparece cada clado o componente, se utilizaron los métodos de remuestreo de Bootstrap y Jackknife. En teoría se asume que entre mayor sea el porcentaje, el clado o rama está apoyada por una buena cantidad de apomorfías.

4.3. Análisis Biogeográfico

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en el espacio y a través del tiempo, sus objetivos principales son describir y comprender los patrones de distribución geográfica de las especies (Morrone, 2001).

Los patrones de distribución de las especies del género *Diapterus*, fueron analizados con el método cuantitativo para identificar áreas de endemismo: Análisis de Parsimonia (Simplicidad) de Endemismos (PAE por sus siglas en inglés). Por medio de este procedimiento, un área de

endemismo se define a partir de la superposición de las áreas de distribución de dos o más taxones diferentes (Morrone, 2001), para lo cual se procede de la siguiente forma:

Primero se delimita el área de distribución (o área geográfica que ocupa el taxón), con base en los registros de recolectas, para esto se utilizó: 1) la información anotada en las etiquetas de los ejemplares revisados; 2) los registros de las bases de datos de las colecciones ictiológicas y 3) los datos puntuales de la literatura donde se encontraban mencionadas las especies. Los registros dudosos no se incluyeron en el análisis.

Una vez identificada el área de distribución (para este caso la región tropical y subtropical en las costas de América) se georreferenciaron los registros de las especies de *Diapterus* con la ayuda del programa Global Mapper

Se procedió a determinar las áreas de endemismo, para lo cual se empleó el esquema de regiones zoogeográficas marinas propuesto por Briggs (1974). Para el caso del área de distribución que se estudia, las regiones que corresponden se presentan en el apéndice 4.

Con las áreas se elaboró una matriz de datos de ausencia (0) y presencia (1) de las especies en estas áreas, más la adición de un área ancestral hipotética; en la cual se asume la ausencia de todas las especies y se utiliza como grupo externo para enraizar el árbol.

La matriz de datos fue analizada con el programa PAUP 4.0b, bajo el principio de “simplicidad” y con el algoritmo de búsqueda heurística y optimización de ACCTRAN.

Una vez obtenido el cladograma se procedió a designar las áreas de endemismo de las especies con base a las relaciones representadas en el árbol. De manera posterior esta información fue sustituida en el cladograma filogenético obtenidos del análisis de las especies y se procedió a analizar e interpretar los resultados del análisis biogeográfico.

5. RESULTADOS

5.1 Taxonomía

Se revisó la morfología, méristica y osteológica de cuatro especies clasificadas en el género *Diapterus*. Dos de ellas distribuidas en el Atlántico americano (*D. auratus* y *D. rhombeus*) y dos en el Pacífico oriental (*D. brevirostris* y “*D.*” *aureolus*). Sin embargo existen evidencias (que se discuten más adelante) para considerar la hipótesis de que “*D.*” *aureolus* no pertenece a este género *Diapterus* (*sensu stricto*). En la tabla 3 se muestran los datos merísticos para cada una de las especies revisadas.

Tabla 3. Datos merísticos de las especies del género *Diapterus*

	Elementos de la Aleta Dorsal			
	VIII,10		IX,10	
<i>D. auratus</i>				39
<i>D. brevirostris</i>				31
<i>D. rhombeus</i>				44
“ <i>D.</i> ” <i>aureolus</i>	1			31

	Elementos de la Aleta Anal			
	III,7	II,i,8	III,8	II,9
<i>D. auratus</i>	1	10	28	
<i>D. brevirostris</i>			31	
<i>D. rhombeus</i>				45
“ <i>D.</i> ” <i>aureolus</i>			31	

	Escamas en la línea lateral								
	34	35	36	37	38	39	40	41	42
<i>D. auratus</i>	1	2	5	8	10	4	4	3	1
<i>D. brevirostris</i>		2	2	10	6	6	4		
<i>D. rhombeus</i>	4	2	14	4	8	4	2		
“ <i>D.</i> ” <i>aureolus</i>						15			

	Número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial										
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>D. auratus</i>	1	13	20	1							
<i>D. brevirostris</i>			1	5	23	1					
<i>D. rhombeus</i>					5	11	19	1	5	2	1
“ <i>D.</i> ” <i>aureolus</i>			1	1	18	4	2				

La posición sistemática del género de acuerdo a Nelson (2006) es la siguiente:

Phylum: Chordata

Subphylum: Craniata

Superclase: Gnathostomata

Grado: Teleostomi

Clase: Actinopterygii

Subclase: Neopterygii

División: Teleostei

Subdivisión: Euteleostei

Superorden: Acanthopterygii

Serie: Percomorpha

Orden: Perciformes

Suborden: Percoidei

Familia: Gerreidae Günther 1859

Genero: *Diapterus* Ranzani, 1842

Diapterus Ranzani

Diapterus Ranzani, 1842:340. Masc. (Tipo por designación original *Diapterus auratus* Ranzani).

Moharra Poey, 1875:50. Fem. (Tipo por designación original *Gerres rhombeus* Cuvier).

Diagnosis: Cuerpo alto de forma romboidal; borde inferior y posterior del preóperculo aserrado; borde inferior del preorbital 1 (lacrimal) sin aserración; segunda espina de la aleta anal robusta; tercera espina de la aleta dorsal un poco más alta que la segunda; la quinta espina reduce su longitud de manera abrupta; perfil de la aleta dorsal y anal cóncavo; hueso frontal con una proyección en su parte interna; cresta frontal-parietal ausente; placas faríngeas con dentición de tipo caniniforme; basihiel engrosado; urohial alto con proceso articular alargado; perfil dorsal de la barra hioidea convexo.

Descripción: Cuerpo comprimido, alto y de forma romboidal; perfil dorsal de la cabeza empinado: desciende de manera abrupta desde del origen de la dorsal, hacia el hocico; perfil

dorsal del pedúnculo caudal empinado; boca pequeña y terminal; diámetro del ojo por lo general mayor a la longitud del hocico, menos en ejemplares adultos; margen superior de la aleta dorsal cóncavo; últimas espinas de la aleta dorsal de menor longitud que los primeros radios; contorno de la aleta anal y pedúnculo caudal cóncavo; línea lateral por arriba de la línea media del cuerpo en forma de arco

Fórmula de la aleta dorsal: IX, 10; primera espina corta, casi rudimentaria; segunda espina de mayor grosor que la tercera aunque ésta última es más alta; fórmula de la aleta anal III,8 o II, 9; primera espina anal reducida; segunda espina anal de mayor grosor que la tercera, ésta última de mayor longitud que segunda; espinas y radios de ambas aletas unidos por membranas; aleta caudal bifurcada, ambos lóbulos de igual longitud.

Coloración del cuerpo gris plata, en el dorso su coloración es negruzca; sin bandas longitudinales ni verticales en el cuerpo; aletas dorsal, anal y pélvicas de color amarillo, en los adultos este amarillo puede ser muy intenso; con pequeños pigmentos a lo largo de la base de la dorsal y entre las espinas y radios.

Osteología: Neurocráneo con una amplia y elevada cresta del hueso supraoccipital, unida al hueso frontal mediante una bifurcación a manera de proyecciones elevadas y bastante amplias, lo que proporciona una mayor altura a la cresta. En la región del branquiocráneo las placas faríngeas están provistas de dientes caniniformes; los huesos frontales presentan un proceso que se extiende hacia la región nasal del neurocráneo; sin cresta frontal-parietal; apófisis faríngea del paraesfenoides pronunciada (excepto en "*D.*" *aureolus*). Basihial (glosohial) ensanchado, hueso urohial alto y con un proceso articular extendido. Hueso interhemal en forma de flecha, adelgazado hacia el dorso y sin llegar a formar un cono.

Biología: La mayoría de ellas son muy comunes y abundantes en los sistemas estuarino-lagunares de tipo mixohalino, habitan áreas asociadas a manglares donde por lo general se encuentran los juveniles, mientras los adultos están sobre sustratos suaves en aguas más profundas con vegetación sumergida (Bussing, 1995; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Gilmore y Greenfield, 2002).

Se alimentan de organismos bénticos (esponjas y poliquetos), así como de organismos pláncnicos (copépodos y ostrácodos), además de restos vegetales (Cháves y Hammann, 1989; Varela-Romero, 1990; Gilmore y Greenfield, 2002). En apariencia no existe dimorfismo sexual, son desovadores pelágicos y sus huevos son pláncnicos, su ciclo de vida es del tipo indirecto, lo que significa que presenta un periodo de larva pelágica, antes de convertirse en juvenil.

Clave para la identificación de las especies del género *Diapterus*.

1. Aleta dorsal con una amplia escotadura muy cerca de la base; longitud de la segunda espina dorsal más de 5 veces en su LP; porción espinosa de la aleta con tres bandas bien definidas, la primera cercana a la base de color gris, la intermedia blanca y la distal negruzca; forma del cuerpo oval; frontal sin rama o proceso en su parte interna. Especie exclusiva del Pacífico oriental”*Diapterus*” *aureolus*
 - Aleta dorsal con una leve escotadura, pero sin llegar a la base; longitud de la segunda espina, menos de 5 veces en su LP; porción espinosa de la aleta sin tres bandas, pigmentación uniforme; forma del cuerpo romboidal; frontal con una rama o proceso en su parte interna, especies distribuidas en las costas del océano Atlántico y Pacífico americano.....**2**
2. Aleta anal II, 9; de 14 a 20 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial; vómer con crestas en su perfil dorsal. Especie del Atlántico occidental..... *Diapterus rhombeus*
 - Aleta anal II,i,8 ó III, 8; 14 o menos branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial; vómer sin crestas en su perfil dorsal **3**
3. Vejiga natatoria con un divertículo que se extiende hacia la parte posterior, rebasa al hueso interhemal (fig. 9a); este último presenta en su base un pequeño conducto o canal; de 12 a 15 (lo común 13-14) branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Especie del Pacífico oriental*Diapterus brevirostris*
 - Vejiga natatoria sin divertículo que se extienda en la parte posterior del cuerpo (fig. 9b); hueso interhemal sin ningún tipo de canal o conducto en su base; de 10-13 (lo común: 11-12) branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Especie del Atlántico occidental.....*Diapterus auratus*

Taxonomía de de las especies de *Diapterus*

Diapterus auratus Ranzani, 1842

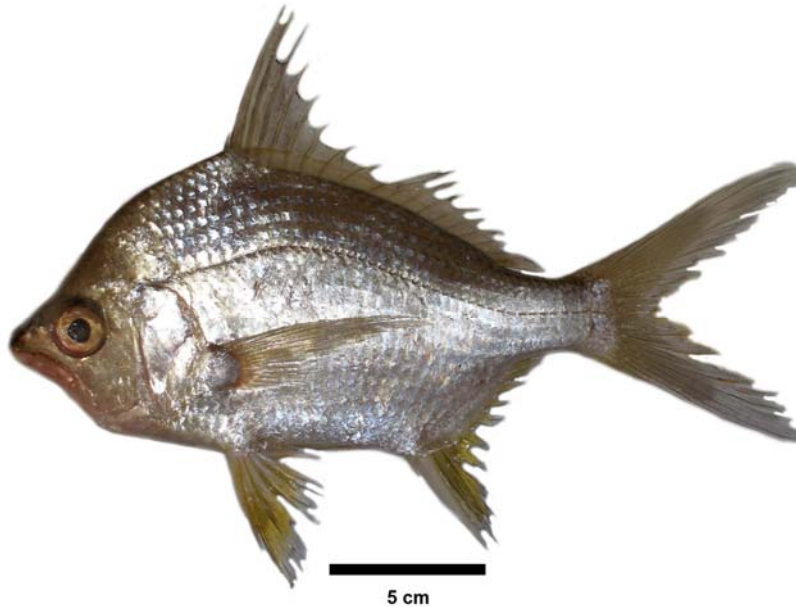


Figura 3. *Diapterus auratus*, Boca del Río, Veracruz (198.0 mm LP s/n).

Diapterus auratus Ranzani, 1842: 4 (descr. Original; localidad típica: Brasil).

Gerres olisthostoma Goode y Bean, 1882: 423 (descr. Original; localidad típica: Florida).

Diapterus evermanni Meek y Hildebrand, 1925: 594 (descr. original; localidad típica: Río Mindi, zona de canal, Panamá).

(?) *Diapterus richii* Cuvier. Andreato, 1988: 84 (costas del Atlántico de América) [non] *Gerres richii* Cuvier, 1830.

Diagnosis: Número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial de 10 a 13; segundas espinas dorsal y anal gruesas y largas; surco premaxilar con escamas.

Descripción: Cuerpo romboidal; altura máxima de 1.9 a 2.9 veces en la longitud cefálica (LC) de 2.5 a 4.9 (promedio 3.0) veces en su longitud patrón (LP); longitud del hocico (LH) 6.3 a 17.0 (10.9), diámetro del ojo (DO) 1.3 a 4.9 veces (promedio 3.0) en su LC. Segunda espina dorsal de 3.4 a 5 veces (promedio 3.8) en la LP y segunda espina anal de 3.7 a 7.2 veces (promedio 6.0) en la LP. Aleta dorsal: IX, 10; aleta anal con II, i, 8 ó III, 8; aleta pectoral con 15 a 16 radios;

número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial de 10 a 13 (lo común 11-12); número de escamas en la línea lateral de 34 a 42. Los especímenes revisados presentaron entre 20.8 a 176.6 mm LP.

Coloración: Cuerpo gris plata, parte dorsal negruzca; aletas dorsal y caudal grisácea; aletas pélvicas y anal de color amarillo; aletas pectorales translucidas. Los juveniles pueden presentar bandas verticales (no tan marcadas como en *G. cinereus*) en los lados del cuerpo. Los ejemplares preservados son de color pardo en el dorso y amarillo en el vientre.

Biología: Habita aguas costeras poco profundas, sobre todo en sistemas estuarinos, asociados a vegetación de manglar y sobre fondos arenosos con vegetación; también, se le ha registrado en ambientes limnéticos. Se alimenta de invertebrados bénticos: nematodos, copépodos y ostrácodos (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Gilmore y Greenfield, 2002).

Importancia pesquera: Son de escaso valor comercial, aunque su consumo es local donde se captura. Su talla máxima registrada es de 34 cm de longitud total (LT) y peso máximo de 680 gramos (Froese y Pauly, 2009).

Distribución geográfica: Desde Carolina del Norte (incluso Florida), EUA, hasta Sao Paulo, Brasil, inclusive el Golfo de México, Mar Caribe, y las Antillas (fig.4).

Comentarios: Según los registros de la literatura, el holotipo (MZUB 978) de esta especie, se encuentra depositado en el Museo de Zoología de la Universidad de Bolonia, Italia. Sin embargo, no fue posible revisar el ejemplar, ni tampoco confirmar su ubicación.



Figura 4. Distribución de *D. auratus* (área en gris), en el Atlántico occidental.

Los tipos de las especies nominales de *G. olisthostomus* (USNM25118) y *D. evermanni* (USNM81322 y USNM81738), fueron examinados a través de imágenes digitales, radiografías y conteos merísticos que fueron solicitados al curador del Museo Smithsonian de Historia Natural (Smithsonian), contando con el apoyo de Sandra J. Raredon (Division of Fishes), técnico de dicha institución. De acuerdo con las características morfológicas mencionadas en las descripciones originales de estas especies, las evidencias observadas en las imágenes y radiografías: forma y altura del cuerpo; número de elementos de las aletas dorsal y anal; conteos de branquiespinas; forma del hueso interhemal y del epural 1, se corrobora la sinonimia existente con *D. auratus* (ver apéndice 2D y tabla 4).

Tabla 4. Comparaciones merísticas de ejemplares tipo de *Gerres olisthostoma* y *Diapterus evermanni*, con ejemplares revisados de *D. auratus*

	Aleta dorsal	Aleta anal	Branquiespinas
<i>Gerres olisthostoma</i> USNM25118	IX,10	III,8	12
<i>Diapterus evermanni</i> USNM81322	IX,10	III,8	12
<i>Diapterus evermanni</i> USNM81738	IX,11	III,8	13
<i>Diapterus auratus</i> ejemplares revisados	IX,10	II,i,8 - III,8	10 a 13

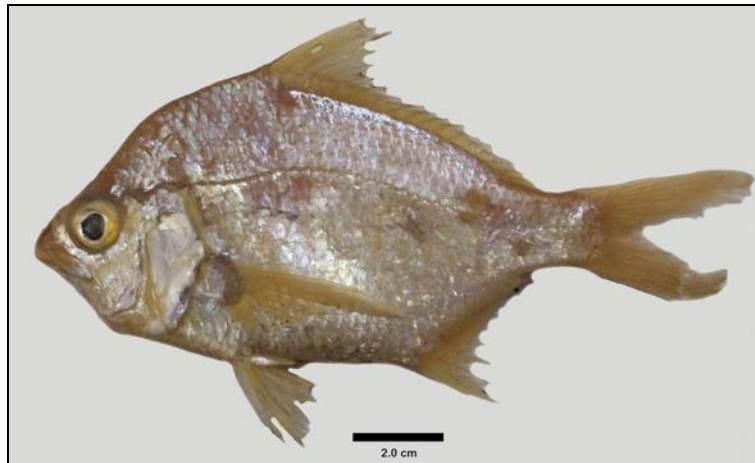
***Diapterus rhombeus* (Cuvier, 1829)**

Figura 5. *Diapterus rhombeus*, Costa Rica; Museo de Zoología, Universidad de Costa Rica (UCR253).

Gerres rhombeus Cuvier, 1829:189 (descr. original, localidad típica: Jamaica).

Diapterus limnaeus Schultz, 1949:142 (descr. original, localidad típica: Lago de Maracaibo Venezuela).

Diagnosis: Aleta anal con dos espinas y nueve radios; número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial de 14 a 20 (lo común 15 a 16); cuerpo romboidal alto; segundas espinas dorsal y anal gruesas pero no tan largas como en *D. auratus* y *D. brevirostris*; vómer con crestas dorsales; apófisis faríngea muy desarrollada.

Descripción: Cuerpo romboidal, altura máxima comprendida entre 1.7 a 2.7 veces la LP (promedio 2.05); LC entre 2.2 a 7.5 veces la LP (promedio 3.1); LH de 6.3 a 16.8 la LC (promedio 10.0); DO entre 1.3 a 4.9 la LC (promedio 3.0); longitud de la segunda espina dorsal de 3.9 a 4.6 la LP (promedio 4.1); segunda espina anal entre 4.8 a 8.0 veces en la LP (promedio 6.7). Fórmula de la aleta dorsal IX,10; aleta anal con II,9; aletas pectorales con 15 a 16 radios. Número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial de 14 a 20 (lo común 15 a 16); 34 a 40 escamas en la línea lateral. Los especímenes revisados tienen tallas entre 39.0 a 162.0 mm LP.

Coloración: Cuerpo plateado, parte dorsal más negra con reflejos azules; borde de la porción espinosa de la aleta dorsal con pigmentos negruzcos; aletas pectorales transparentes; aletas pélvicas y anal amarillas (Gilmore y Greenfield, 2002).

Biología: Es abundante en áreas de manglar de lagunas costeras, también puede estar en áreas con fondos lodosos o arenosos, asimismo se le ha observado en condiciones limnéticas. Poco común en lagunas hipersalinas y aguas salobres. Se alimenta de pequeños invertebrados bentónicos como crustáceos, pelecípodos y poliquetos (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Froese y Pauly, 2009).

Importancia pesquera: Son de escaso valor comercial, por lo general se venden en fresco y su consumo es local, la talla máxima registrada es de 40 cm de LT (Froese y Pauly, 2009).

Distribución geográfica: Se distribuye en el Golfo de México desde la laguna Madre, Tamaulipas, hasta la de Términos Campeche, México y en el Mar Caribe hasta Santa Catarina, Brasil (fig. 6).



Figura 6. Distribución de *D. rhombeus* (área en gris), en el Atlántico occidental.

Comentarios: Se revisó el neotipo de *Gerres rhombeus* (MNHN 9451) y el holotipo de *Diapterus limnaeus* (USNM 121726) este último por medio de una imagen digital y radiografía que fueron solicitados y realizados en el Museo Smithsonian de Historia Natural (Smithsonian) con el apoyo de Sandra J. Raredon (Division of Fishes) (apéndice 2C y G).

La descripción de *D. limnaeus* Schultz (1949) se realizó con un solo ejemplar de 68 mm de LP; cuyas características utilizadas para su diagnosis fueron el número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial: 18 y el número de elementos de la aleta anal: III, 8. De acuerdo con esto se estableció la diferencia entre *D. auratus* (con 12-14 branquiespinas y III, 8 de fórmula anal) y *D. rhombeus* (con 16-18 branquiespinas y II, 9 de fórmula anal).

Debido a que no existen más ejemplares de esta especie, se establece que el espécimen tipo de *D. limnaeus* corresponde a un ejemplar anormal de *D. rhombeus* tal como lo señalaron Deckert y Greenfield (1987). Ante la falta una revisión detallada del holotipo, se establece que el ejemplar de *D. limnaeus* corresponde a un sinónimo de *D. rhombeus*.

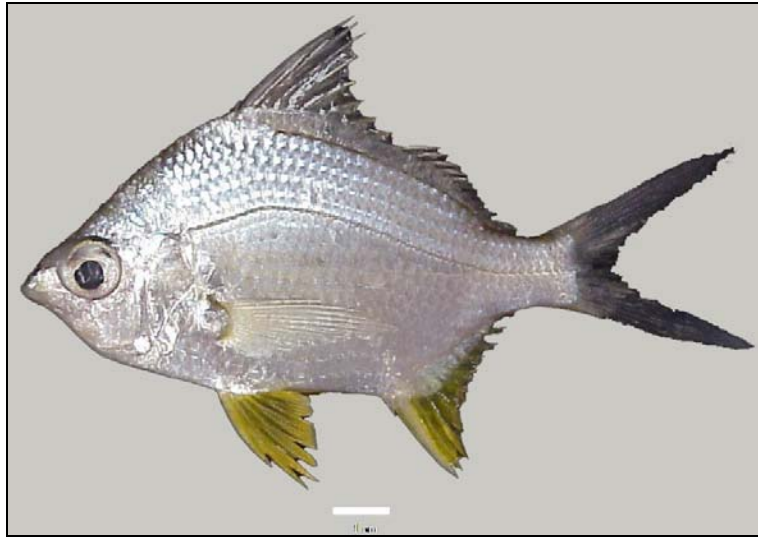
***Diapterus brevirostris* (Sauvage, 1879)**

Figura 7. *Diapterus brevirostris*, Bahía de La Paz, Baja California Sur, México (98 mm LP s/n).

Gerres brevirostris Sauvage, 1879: 5; (descr. original, localidad típica: Río Guayas, Ecuador).

Gerres peruvianus Cuvier, 1830: 467 (descr. original, localidad típica: Paita, Perú) [*inserta saedis*] cf. González-Acosta *et al.*, 2007b

Diagnosis: Vejiga natatoria con un divertículo que se extiende hacia la parte posterior del cuerpo (fig. 9a); número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial 12 a 15; hueso interhemal con un canal angosto en su base.

Descripción: Cuerpo romboidal, altura máxima comprendida entre 1.8 a 2.4 veces en la LP (promedio 2.05); su LC abarca 2.6 a 3.3 veces en la LP (promedio 2.9); LH comprendida 10.2 veces en la LC; DO entre 2.7 a 4.0 en la LC (promedio 3.2). Longitud de la segunda espina de la aleta dorsal comprendida entre 3.3 a 4.1 veces la LP (promedio 3.8); segunda espina anal comprende 3.8 a 7.2 veces a la LP (promedio 5.3). Aleta dorsal con IX, 10; aleta anal con III, 8; aleta pectoral 16 radios; número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial de 12 a 15 (lo común 13 o 14); 35 a 40 escamas en la línea lateral. Los especímenes revisados tienen tallas entre 74.1 a 149.1 mm LP.

Coloración: Cuerpo color plata, y el dorso parduzco, aletas dorsal y caudal grisáceas; aletas pélvicas y anal de color amarillo (intenso en adultos) con pigmentos parduzcos; aletas pectorales

casi transparentes. Los ejemplares preservados son de color pardo en el dorso y amarillo en el vientre, las aletas pierden su coloración.

Biología: Se trata de una especie común y abundante en bahías, sistemas estuarino-lagunares y ambientes insulares, habita sobre sustratos blandos o arenosos asociados a vegetación. Es omnívora y aprovecha los recursos alimenticios disponibles, por lo que se le asigna un comportamiento oportunista; su alimentación consiste de organismos bénticos (foraminíferos, esponjas y poliquetos) y plantónicos (copépodos y ostrácodos), así como de restos de vegetales y materia orgánica (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; González-Acosta *et al.*, 2007b).

Importancia pesquera: Son un recurso de interés en la pesca ribereña y su consumo es local, su talla máxima es de 38 cm LT (González-Acosta *et al.*, 2007b).

Distribución geográfica: Se distribuye en el Pacífico oriental, desde Bahía Magdalena, Baja California Sur, hasta Puerto Pizarro, Perú, incluso el Golfo de California e Islas Galápagos (fig. 8).

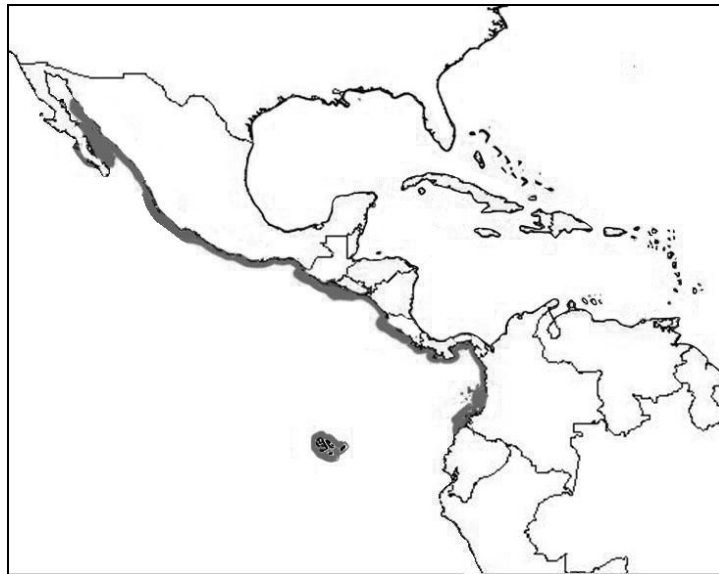


Figura 8. Distribución de *D. brevirostris* (área en gris), en el Pacífico oriental.

Comentarios: Se revisó el holotipo de *G. peruvianus* (MNHN-9466) y el lectotipo de *G. brevirostris* (MNHN-A-0874) ambos depositados en el Museo Nacional de Historia Natural de París, Francia (apéndice 2 A y B). Por medio del examen de estos ejemplares, se encontraron

características morfológicas y merísticas que permitieron definir su estatus con respecto al morfotipo del Pacífico conocido hasta entonces como *D. peruvianus*, los resultados de esta investigación se ofrecen en (González-Acosta *et al.*, 2007b).

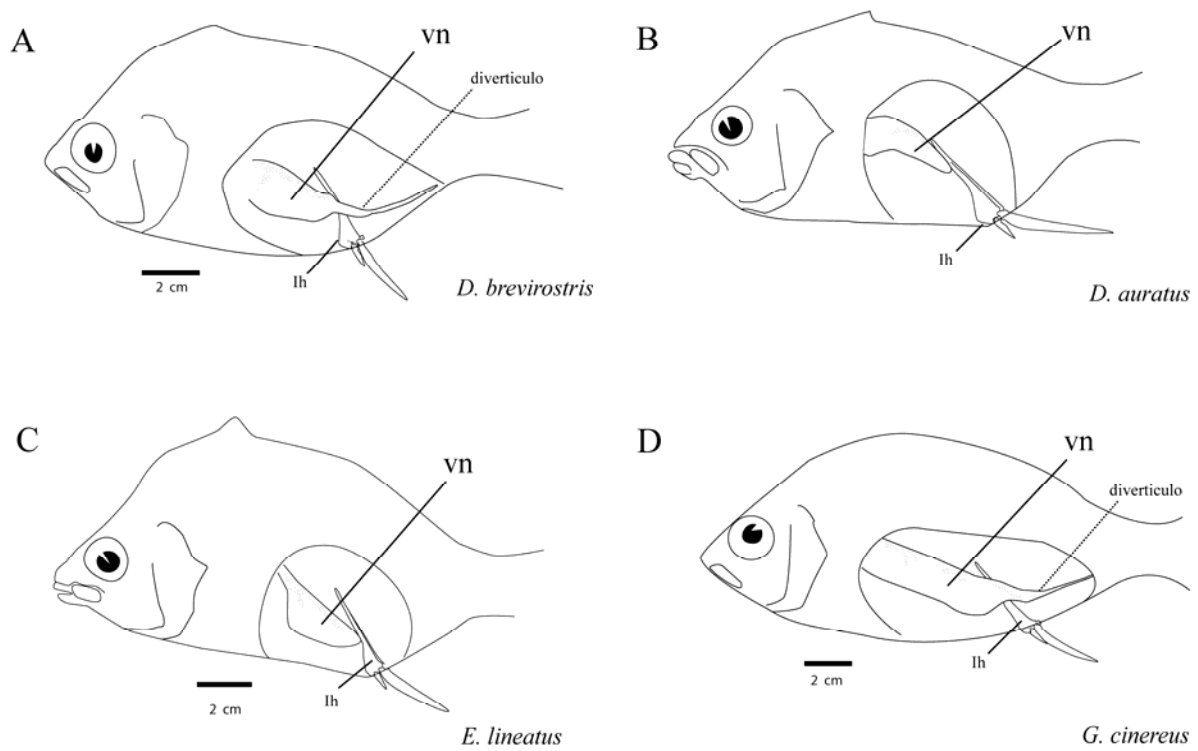


Figura 9. Conformación de la vejiga natatoria en los guerreidos. Hueso interhemal – lh; vejiga natatoria – vn.

“*Diapterus*” *aureolus* (Jordan y Gilbert, 1882)

Figura 10. “*Diapterus*” *aureolus*; Mazatlán, Sinaloa (CI-E004).

Gerres aureolus Jordan y Gilbert, 1882: (descr. original, localidad típica: Bahía de Panamá).

Diapterus aureolus (Jordan y Gilbert) Meek y Hildebrand, 1925: 594 (Panamá).

Diagnosis: Aleta dorsal con una amplia escotadura que casi llega a la base; porción espinosa de la aleta dorsal coloreada en tres bandas; cuerpo oval; segunda espina de las aleta dorsal y anal delgadas y cortas; frontal sin proceso; base del neurocráneo con apófisis faríngea y proceso aductor poco desarrollados; proceso coronoides del angular sin formar un gancho.

Descripción: Cuerpo oval, altura máxima comprendida 2.1 a 2.8 veces en la LP (promedio 2.3); altura máxima del cuerpo de 2.1 a 2.8 veces en la LP (promedio 2.4); LC de 2.6 a 3.2 en la LP; LH de 7.1 a 15.9 veces la LC (promedio 12.1); DO de 2.7 a 4.0 veces en la LC. Longitud de la segunda espina dorsal de 4.7 a 6.6 en la LP; longitud de la segunda espina de la aleta anal de 7.1 a 9.2 veces en la LP, aleta dorsal VIII, 10 o IX, 10 (lo común IX, 10); aleta anal III, 8; aletas pectorales con 15 o 16 radios; 12 a 16 (lo común 14) branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial; 39 escamas en la línea lateral. Los especímenes revisados tienen una talla entre 51.3 a 104.8 mm LP.

Coloración: Cuerpo gris plata, región dorsal más grisácea; porción espinosa de la aleta dorsal con un patrón de tres bandas, la primera con la base gris, la intermedia blanquecina y la porción

distal de color negro; el resto de las aletas por lo general es de color grisáceo aunque se puede observar un color amarillo claro en la anal y pélvicas, en ejemplares preservados se tornan de color amarillo.

Biología: Se desconoce todo acerca de su biología, de acuerdo con los registros de su distribución, al parecer no penetra en sistemas mixohalinos, parece ser más común en sistemas hipersalinos y marinos.

Importancia pesquera: Se captura en aguas someras con redes de arrastre y debido a su pequeña talla (LT máxima registrada: 15.0 cm) y poca abundancia, no es de gran valor comercial.

Distribución geográfica: En los mares del Pacífico oriental, registrada en Bahía Almejas, Baja California Sur. En las costas del Golfo de California desde Guaymas, Sonora y Bahía Santa Inés, B.C.S. hasta Puerto Pizarro, Perú (fig. 11).

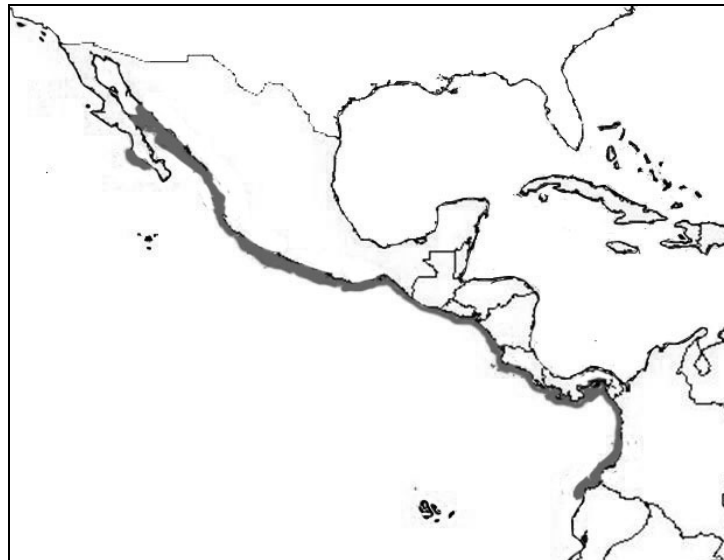


Figura 11. Distribución de "*D.*" *auratus* (área en gris), en el Pacífico oriental.

Comentarios: De acuerdo a un inventario realizado en 1980, por el personal del Museo Smithsonian de Historia Natural, (USNM), se determino que el holotipo de esta especie (USNM 00029487) se encuentra extraviado, por lo cual fue imposible revisar el espécimen en cuestión.

(<http://collections.nmnh.si.edu/vzfishes/pages/nmnh/vz/DisplayFishes.php?irn=5004604&QueryPage=%2Fvzfishes%2Fpages%2Fnmnh%2Fvz%2FDtlQueryFishes.php>)

Su situación taxonómica es muy particular, no obstante que comparte muchas características con las otras especies de *Diapterus* (preopérculo aserrado, lacrimal liso, fórmula de la aleta anal con III, 8, dentición de las placas faríngeas de tipo caniniforme), presenta otros atributos que la separan del grupo (ver Tabla 5).

La diferencia más relevante de esta especie con respecto a otras del género *Diapterus* (incluso de otros guerreidos), es que tiene una aleta dorsal con una amplia escotadura que divide a la porción de espinas con la de radios. Otra diferencia está en la forma del cuerpo, oval en “*D.*” *aureolus*, y romboidal en *Diapterus* spp (*sensu stricto*). Por su parte, el grosor de la segunda espina anal es igual que la tercera y en *Diapterus* spp el grosor es mayor para la segunda espina que para la tercera; la longitud de la segunda espina dorsal (en “*D.*” *aureolus*) es menor y equivale a más de cinco veces la LP, en comparación con los *Diapterus* spp en los cuales esta espina es larga y equivale a menos de cinco veces en LP (Fig. 12).

Tabla 5. Variaciones morfológicas observadas entre “*Diapterus*” *aureolus* y *Diapterus* spp.

Características	<i>Diapterus</i> spp	“ <i>Diapterus</i> ” <i>aureolus</i>
Aleta dorsal	Continua o poco escotada	Escotadura casi llega a la base
Forma del cuerpo	Romboidal	Oval
Longitud de la 2 ^a espina dorsal con relación a su LP	Menos de 5 veces	Más de 5 veces
Coloración de la aleta dorsal	Uniforme	Tres bandas
Grosor de la 2 ^a espina de la aleta anal con respecto a la 3 ^a	Mayor	Igual
Preorbital 1	Sin proceso caudal	Con proceso caudal
Frontales	Con un proceso	Sin proceso
Apófisis faríngea	Desarrollada	No desarrollada
Proceso coronoides del angular	En forma de gancho	Sin forma de gancho
Proceso ventral del dentario	Alargado	No alargado
Urohial	Alto	No alto
Barra hioidea, perfil	Convexo	Cóncavo

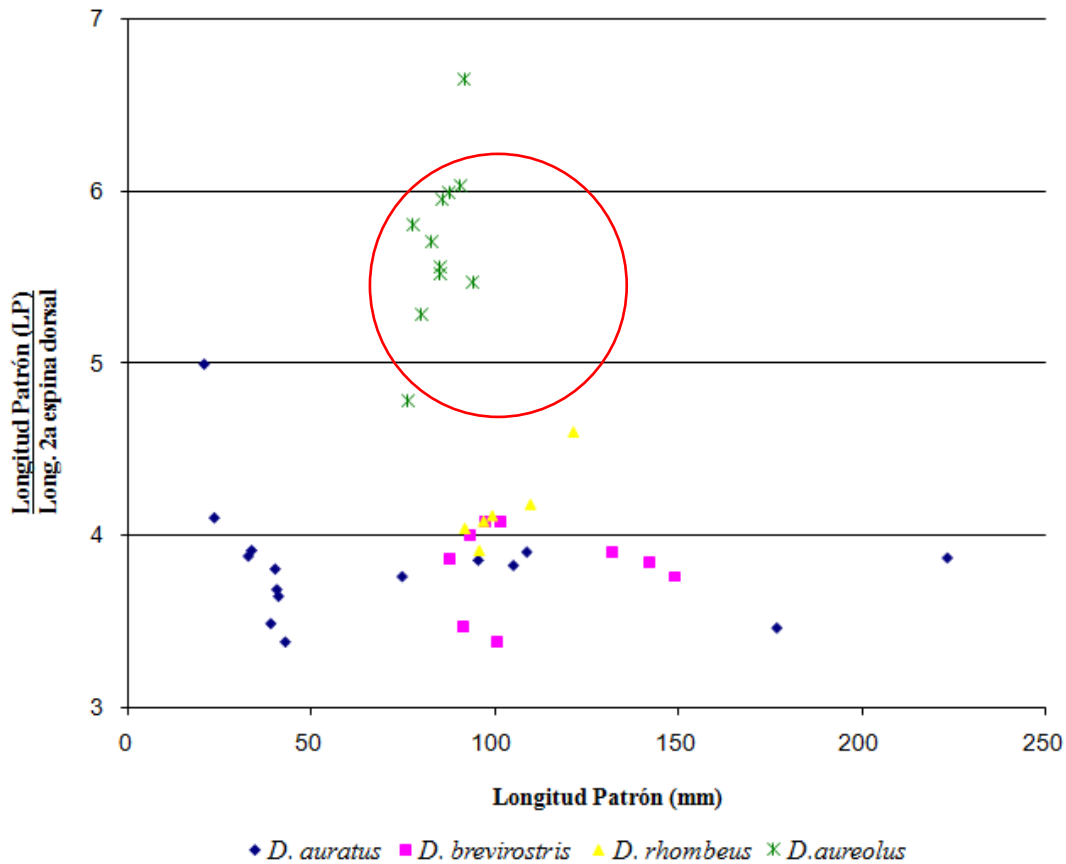


Figura 12. Variaciones en la longitud de la segunda espina dorsal con respecto a la longitud patrón, en las especies de *Diapterus*. En círculo rojo, los datos de “*D.*” *aureolus*.

Con respecto a la morfología de los huesos, las diferencias más conspicuas observadas en “*D.*” *aureolus*, son que el hueso frontal carece una proyección en la parte anterior; el preorbital 1 presenta un proceso caudal; la apófisis faríngea del paraesfenoides no está desarrollada; el proceso coronoides del angular es liso; el proceso ventral del dentario no rebasa la longitud del proceso coronoides; el urohial no es alto y el perfil de la barra hioidea es cóncavo.

Por otro lado, existen algunas coincidencias con otras especies de la familia como *E. currani* o *E. melanopterus*, las cuales presentan un patrón de coloración de la aleta dorsal similar, es decir en bandas y de tres colores.

5.2 Descripción de caracteres óseos

Para su revisión, el esqueleto fue clasificado de la siguiente manera: **A) Cráneo:** Neurocráneo y branquiocráneo (este último dividido en: mandíbulas, suspensorio, serie opercular, arcos branquiales y arcos hioideos). **B) Esqueleto axial:** Vértebras y esqueleto caudal. **C) Esqueleto apendicular:** Aletas dorsal y anal con sus soportes; cintura pectoral y cintura pélvica

A) Cráneo: neurocráneo: Se organiza por regiones; desde la parte frontal a la occipital se denomina *región etmoidal*, en donde se observa el vómer sin dientes; un complejo etmoidal osificado y los nasales; la *región orbital* compuesta por el etmoides lateral, frontales (con una proyección que los une con el supraoccipital), el basiesfenoides, el pteroesfenoides y los infraorbitales; la *región ótica*, formado por los huesos pares: el esfenótico, el parietal con una cresta que lo une con el epiótico (también proyectado), el pterótico (donde se observan cuatro forámenes en proyección lateral) y el proótico. La *región basicraneal* donde se observa el supraoccipital que tiene una cresta amplia y conspicua y los huesos pares que rodean a la fosa magna, exoccipitales, basioccipitales y por último, el paraesfenoides que es impar y se extiende desde los basioccipitales a través del neurocráneo hasta su fusión con el vómer (lámina I-1,2,3; Lámina II-1).

El **vómer** constituye la parte anterior del neurocráneo; en *D. rhombeus*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus*, (Lámina IVa-3, IVb-3 y 4; IVc), presenta, en su parte dorsal, los bordes laterales elevados a manera de cresta. En *D. auratus*, *D. brevirostris*, "*D.*" *aureolus*, *E. lineatus* y *E. plumieri* no se observa dicha elevación (Lámina IVa-1, 2 y 4; IVb-1, 2).

En el hueso **frontal**, que forma parte del techo craneal, se presenta en su porción anterior con una discreta proyección o rama en *E. lineatus*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina V-5, 7, 8 y 9). En *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus*, la rama está más extendida (Lámina V-1, 2 y 3); "*D.*" *aureolus* y *E. plumieri* no la presentan (Lámina V-4 y 6). En este mismo hueso se observa la presencia de un par de proyecciones o crestas, que en este trabajo se denominan "media" y "lateral" debido a su posición (Lámina I-4).

Las **crestas medias del frontal** se asocian a una serie de canales sensoriales cefálicos que se sitúan en la parte sagital-dorsal del neurocráneo. En su parte posterior se unen a la cresta supraoccipital. Su origen varía desde el borde anterior del frontal, tal como se observa en *Diapterus* spp. y *G. cinereus* (Lámina IVa-1, 2, 3 y 4; IVc), o atrás del borde anterior del hueso frontal, como en *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani* y *E. dowii* (Lámina IVb-1, 2, 3 y 4).

La **cresta lateral** se origina cerca del borde lateral como en *G. cinereus* (Lámina V-9); en las especies de *Diapterus* (incluso "*D.*" *aureolus*), *E. currani* y *E. dowii* en la parte central del hueso (Lámina V-1, 2, 3, 4, 7 y 8); o desde la parte anterior del hueso, en el mismo punto donde se origina la cresta interna, tal como se observa en *E. lineatus* y *E. plumieri* (Lámina V-5 y 6).

La parte posterior de la cresta lateral, se une a otra cresta que se origina del hueso parietal; a esta unión se le denomina **cresta frontal-parietal** y se presenta en *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina VI-7,8 y 9). En *E. lineatus* y *E. plumieri* esta estructura tiene una escotadura (Lámina VI-5 y 6). En contraste, en ninguna especie de *Diapterus* se presenta dicha escotadura.

Una serie de canales nerviosos se asocian a la **cresta lateral del frontal**; en *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus*, estas estructuras se incluyen en la cresta (Lámina VI-7, 8 y 9). En *Diapterus* spp incluso "*D.*" *aureolus*, pueden estar unidos aunque sin estar confinados a ella (Lámina VI-1,2,3 y 4). En *E. lineatus* y *E. plumieri*, los canales están separados (Lámina VI-5 y 6).

La cresta que se presenta en el hueso **parietal**, se une hacia su parte posterior con el hueso **epioccipital**, aunque puede haber una escotadura entre ambos. Se observa que la altura de estos huesos es muy similar en *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina VI-7, 8 y 9) aunque en *Diapterus* spp. *E. lineatus* y *E. plumieri*, la cresta del parietal se eleva en forma de cúspide y rebasa la altura del epioccipital (Lámina VI-1 al 5).

Los guerreidos presentan seis huesos infraorbitales (Lámina II-1). El infraorbital 1 o hueso **lacrimal** es el de mayor tamaño de esta serie y tiene forma trapezoidal. En *Diapterus* spp su borde anterior es cóncavo y no presenta aserraciones (Lámina VII-1,2,3 y 4). En el resto de las especies estudiadas el borde anterior es poco convexo; en *E. lineatus* y *E. plumieri* presentan

aserraciones (Lámina VII-5 y 6). Por otro lado, se observa un proceso caudal alargado, en forma de punta en “*D.*” *aureolus*, *E. currani* y *E. dowii* (Lámina VII-4,5 y 6). En las otras especies de *Diapterus*, el proceso es algo alargado aunque sin formar punta, en *E. lineatus*, *E. plumieri* y *G. cinereus* es corto (Lámina VII-5, 6 y 9).

En la parte lateral del neurocráneo se observa el hueso **pterótico** que presenta una serie de cuatro forámenes relacionados con el sistema nervioso. En *G. cinereus* el foramen 1 (el más anterior) se encuentra lejano del foramen 2 (Lámina VIII-9); aunque también pueden ser adyacentes como en el resto de las especies revisadas.

El foramen 4 (del pterótico), se comunica con el canal posttemporal a través del extraescapular lateral, puede presentar una pequeña abertura, casi igual que los otros tres; esta misma disposición la presentan “*D.*” *aureolus*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina VIII-4, 7, 8 y 9). Por su parte en *D. auratus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus*, *E. lineatus*, *E. plumieri*, la abertura del foramen 4 es amplia y mayor que la de las otras tres especies (Lámina VIII-1, 2, 3, 5 y 6).

La base del neurocráneo está formada por el paraesfenoides y el basioccipital. En la parte posterior del paraesfenoides se aprecia una proyección conocida como **proceso aductor (PA)**. Este puede estar algo proyectado como en *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina IV-7,8; IVc), o puede estar muy proyectado y llegar a formar un margen cóncavo entre éste y la apófisis faríngea, como el observado en *Diapterus* spp., *E. lineatus* y *E. plumieri* (Lámina IVa y IVb-1 y 2).

La **apófisis faríngea (AF)**, puede no ser muy evidente como en *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus*. (Lámina IV-7, 8; IVc). En *D. auratus*, *D. brevirostris*, “*D.*” *aureolus*, *E. lineatus* y *E. plumieri*, a veces se proyecta; aunque apenas alcanza la mitad de la altura media del PA (Lámina IVa-1, 2 y 4; IVb-1 y 2). En *D. rhombeus* se proyecta de manera considerable, alcanza la altura de la PA (Lámina IVa-3)

Las especies de *Diapterus* presentan en la **base de la AF** (en vista ventral) una concavidad en forma de “V” invertida y profunda (Lámina IX-1, 2, 3 y 4). En *E. currani* y *E. dowii* se observa

algo similar, aunque esta concavidad no es profunda (Lámina IX-7 y 8). En *E. lineatus*, *E. plumieri* y *G. cinereus* existe un canal en forma de “I” (Lámina IX-5, 6 y 9).

El hueso **paraesfenoides** en vista lateral, presenta una quilla que se observa en la región orbital; ésta puede ser muy pronunciada en *D. auratus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus*, *E. lineatus*, *E. plumieri* y *G. cinereus* (Lámina IVa-1,2 y 3; IVb-1 y 2; IVc). También puede estar algo pronunciada como en *E. currani* y *E. dowii* (Lámina IVb-3 y 4), o puede no observarse como en “*D.*” *aureolus* (Lámina IVa-4).

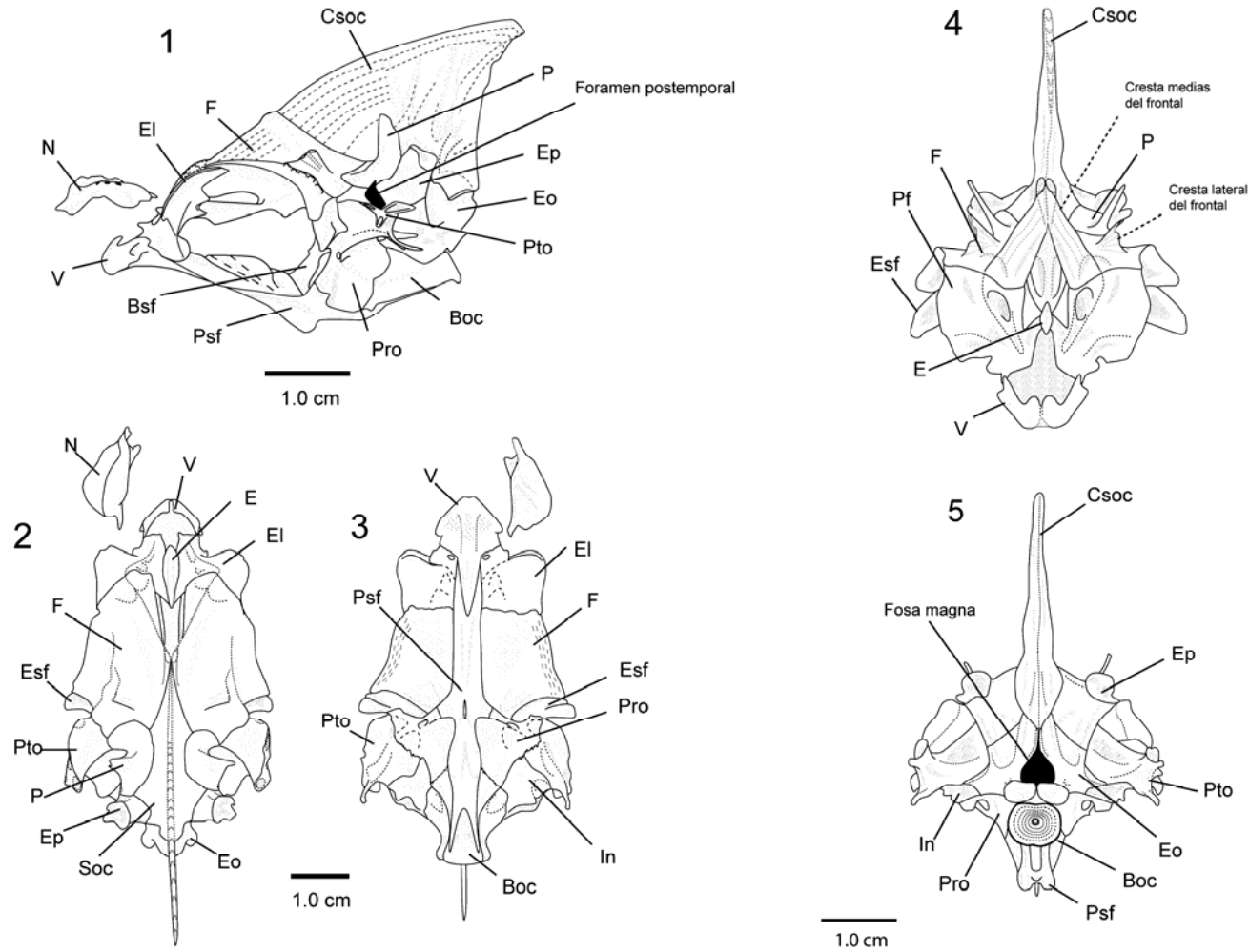


Lámina I. Neurocráneo organización y abreviaciones. Figura 1) vista lateral; 2) vista dorsal; 3) vista ventral; 4) vista frontal y 5) vista occipital. Boc – basioccipital; Bsf – basisfenoides; Csoc – cresta supraoccipital; E – etmoides; El – etmoides lateral; Eo – exoccipital; Ep – epioccipital; Esf – esfenótico; F – frontal; N – nasal; P – parietal; Pro – proótico; Psf – paraesfenoides; Pto – pterótico; Soc – supraoccipital; V – vómer.

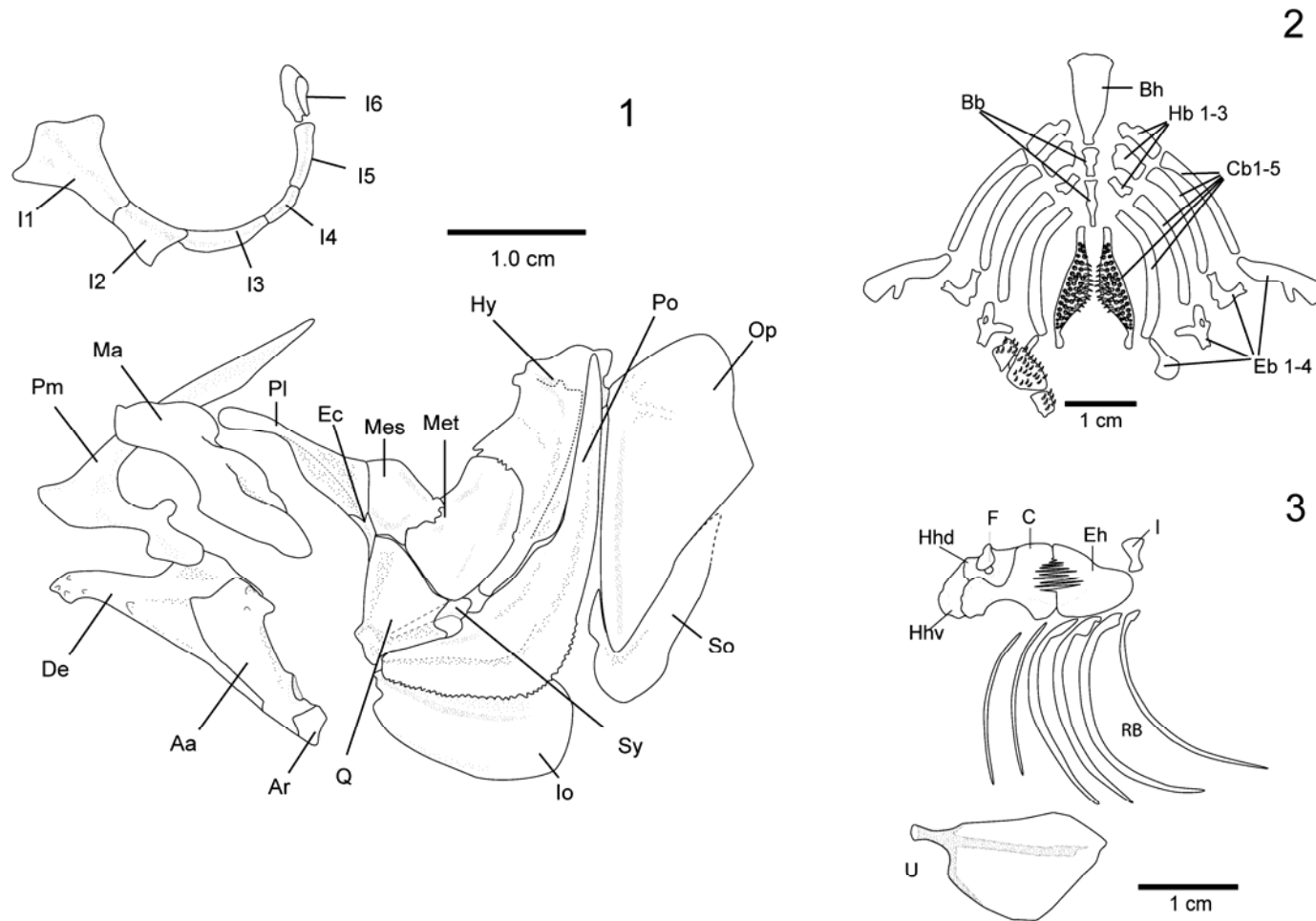


Lámina II. Branquiocráneo e infraorbitales, abreviaciones. Figura 1) infraorbitales, mandíbulas, suspensorio y serie opercular: Aa – angular; Ar –retroarticular; De –dentario; Ec –ectopterigoides; Hy –hiomandibular; I1 –infraorbital 1 (lacrimal); I2-I6 –infraorbitales 1 al 6; Io -interopérculo; Ma -maxilar; Mes –mesopterigoides; Met -metapterigoides; Op –opérculo; Pl –palatino; Pm –premaxilar; Po -preopérculo; Q –cuadrado; Sy –simpléctico; 2) arcos branquiales: Bb –basibranquial; Bh –basihial; Cb –ceratobranquial; Eb –epibranquial; Hb hipobranquial. 3) Arco hioideo: C –ceratohial; Eh –epihial; Hhd –hipohial dorsal; Hhv –hipohial ventral; RB radios branquiostegos; U –urohial.

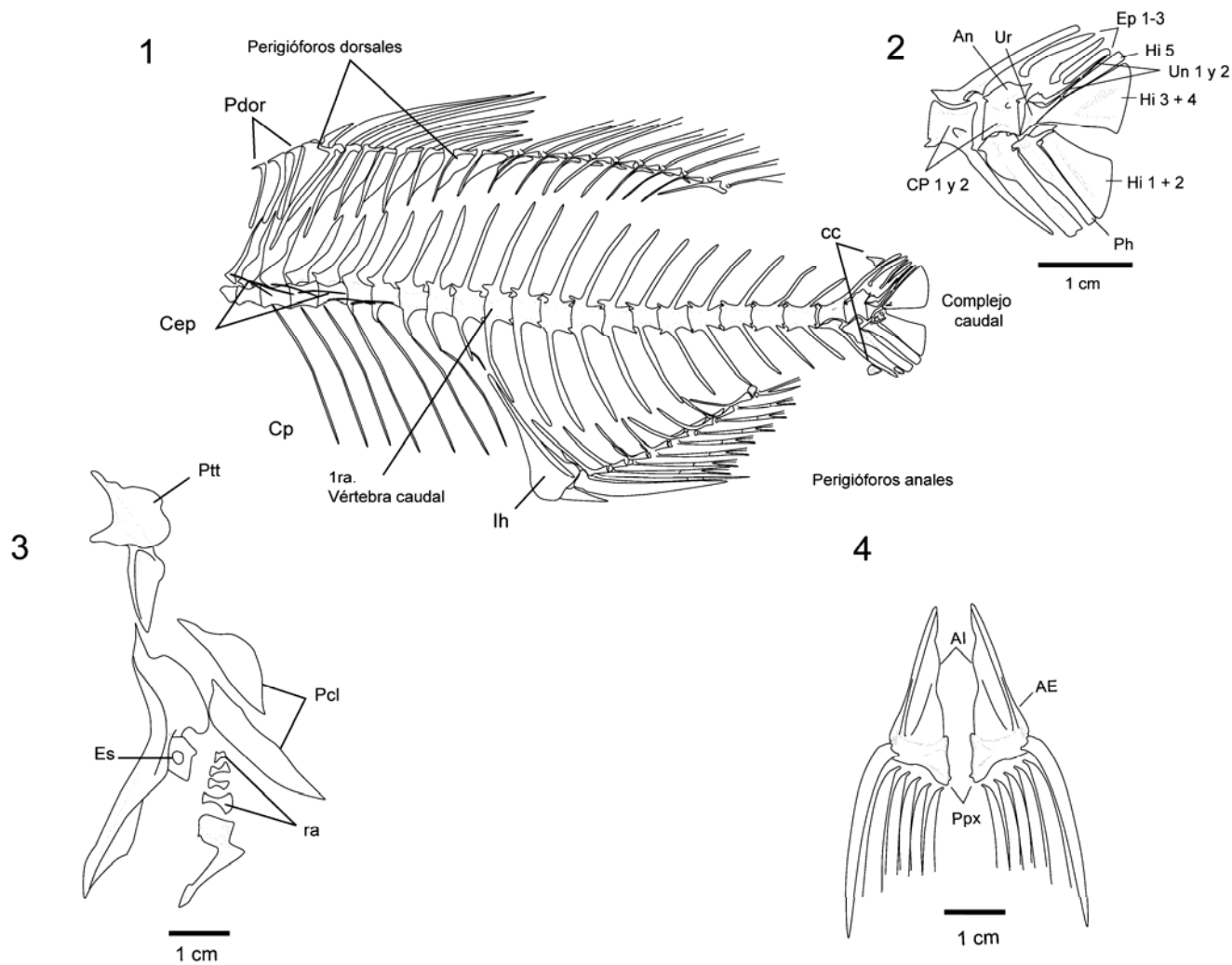


Lámina III. Figura Esqueleto axial y apendicular: 1) cc- cartílagos caudales; Cep –costillas epipleurales; Cp –costillas pleurales; Ih – hueso interhemal; Pdor –predorsale. 2) An –arco neural; Cp centrospreurales; Ep –epurales; Hi -hipurales; Ph –parahipural; Un – uroneurales; Ur urostilo. 3) Es –escápula; Pcl poscleitrum; Ptt –posttemporal; ra radiales. 4) Basipterigium.

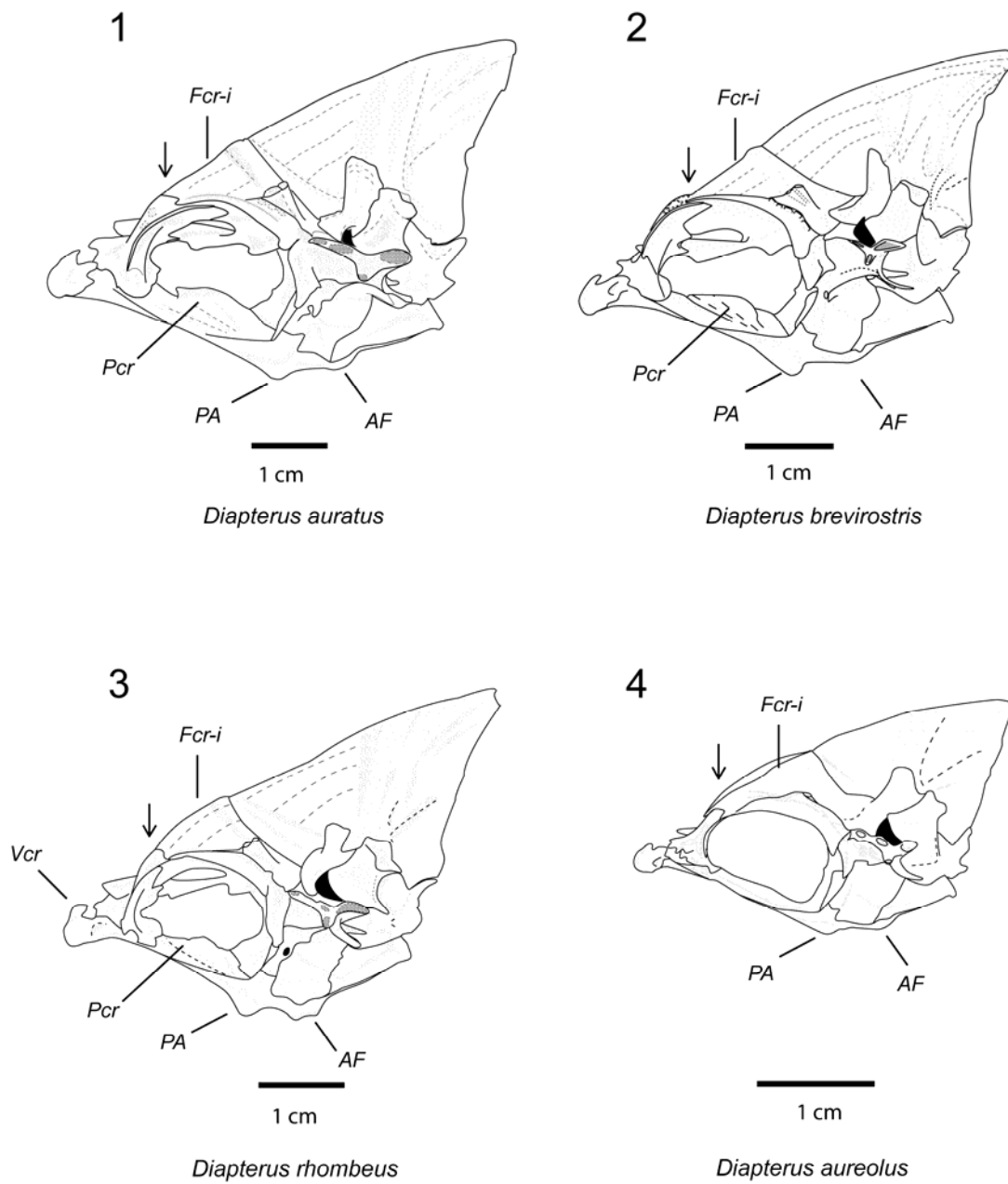


Lámina IVa. Vista lateral del neurocráneo. AF: Apófisis faríngea; Fcr-i: cresta media del frontal, se muestra el origen de esta última (↓); Vcr: crestas o procesos dorsales del vómer; PA: proceso aductor del arco palatino; Pcr: cresta interna del paraesfenoides.

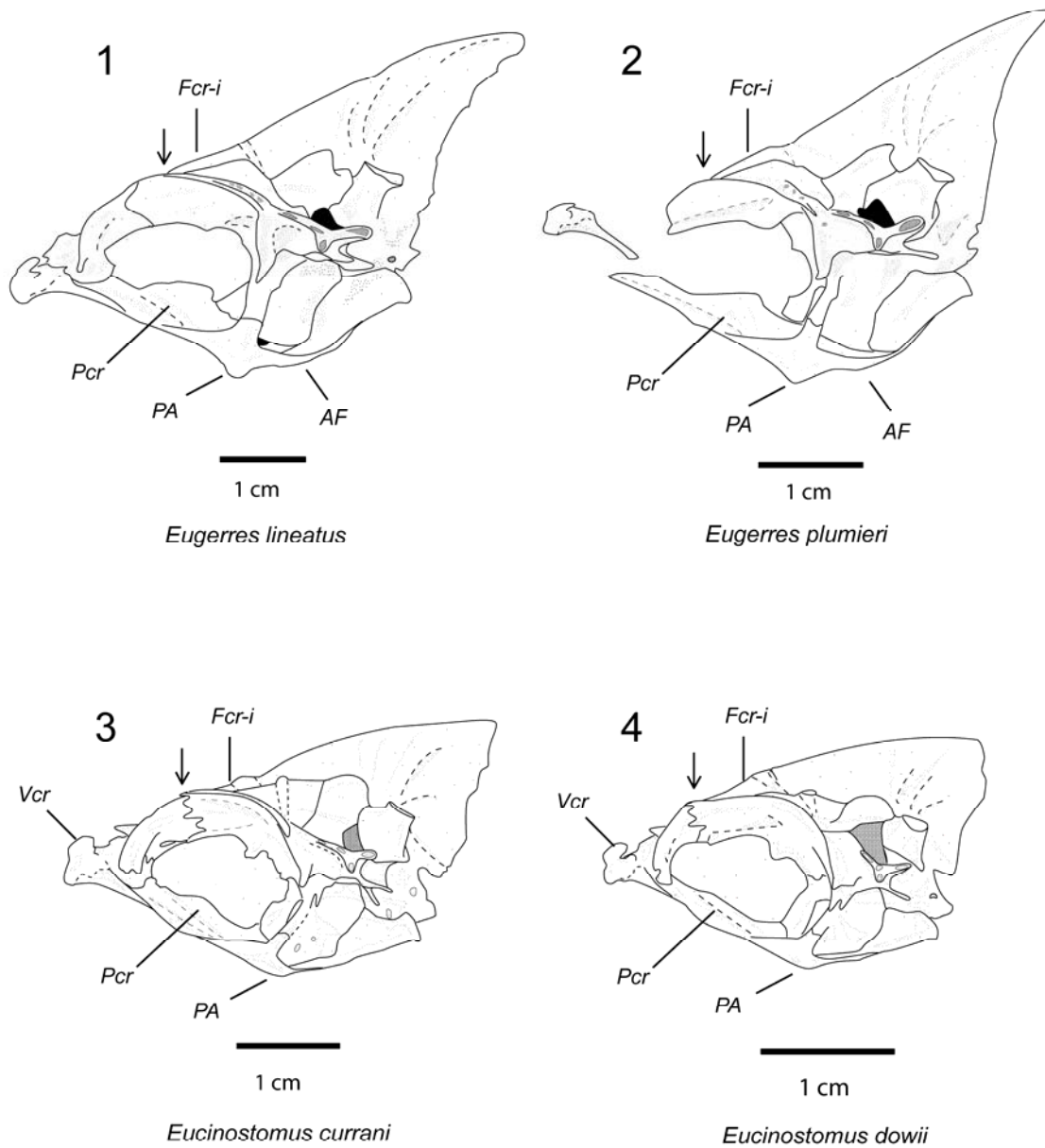


Lámina IVb. Vista lateral del neurocráneo. AF: Apófisis faríngea; Fcr-i: cresta interna del frontal, se muestra el origen de esta última (↓); Vcr: crestas o procesos dorsales del vómer; PA: proceso aductor del arco palatino; Pcr: cresta interna del Paraesfenoides.

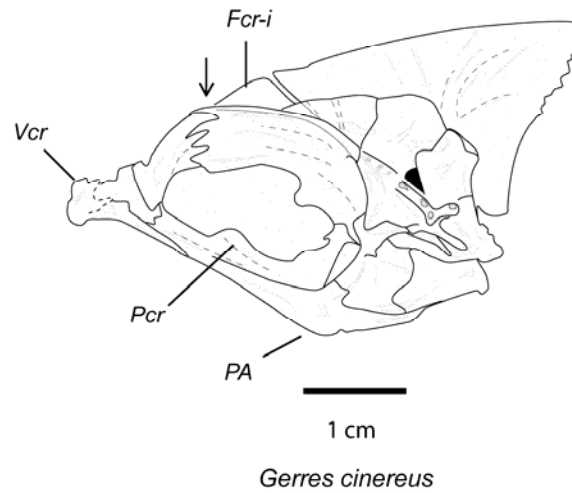


Lámina IVc. Vista lateral del neurocráneo. AF: Apófisis faríngea; Fcr-i: cresta interna del frontal, se muestra el origen de esta última (↓); Vcr: crestas o procesos dorsales del vómer; PA: proceso aductor del arco palatino; Pcr: cresta interna del Paraesfenoides.

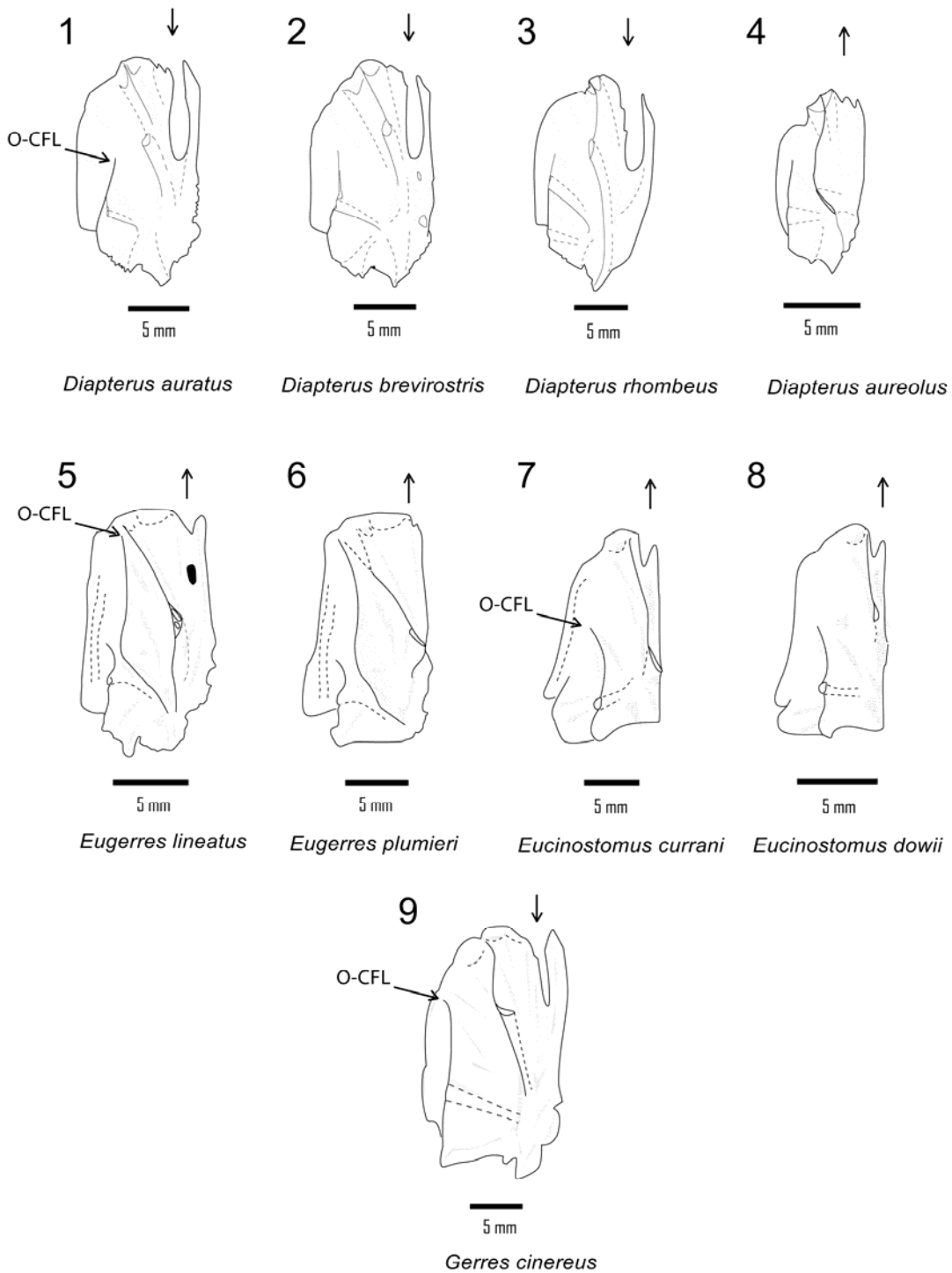


Lámina V. Vista dorsal del hueso frontal, se muestra la presencia (↓) o ausencia (↑) de una proyección o rama hacia su parte anterior, así como el origen de la cresta lateral (O-CFL).

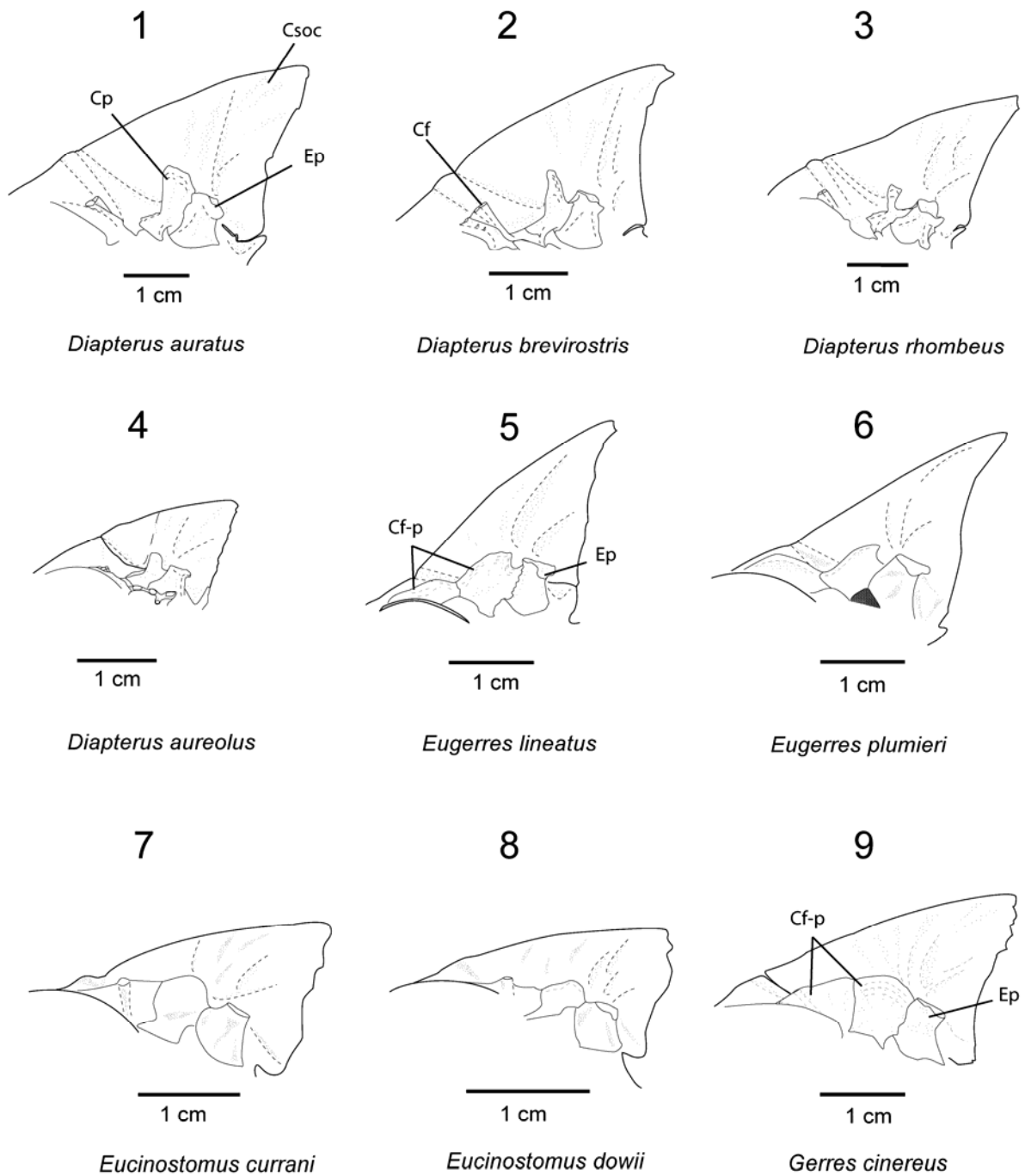


Lámina VI. Vista parcial de la parte dorsal-lateral del neurocráneo. Cf—cresta frontal; Cp-f—cresta frontal-parietal; Cp—cresta parietal; Ep—epioccipital.

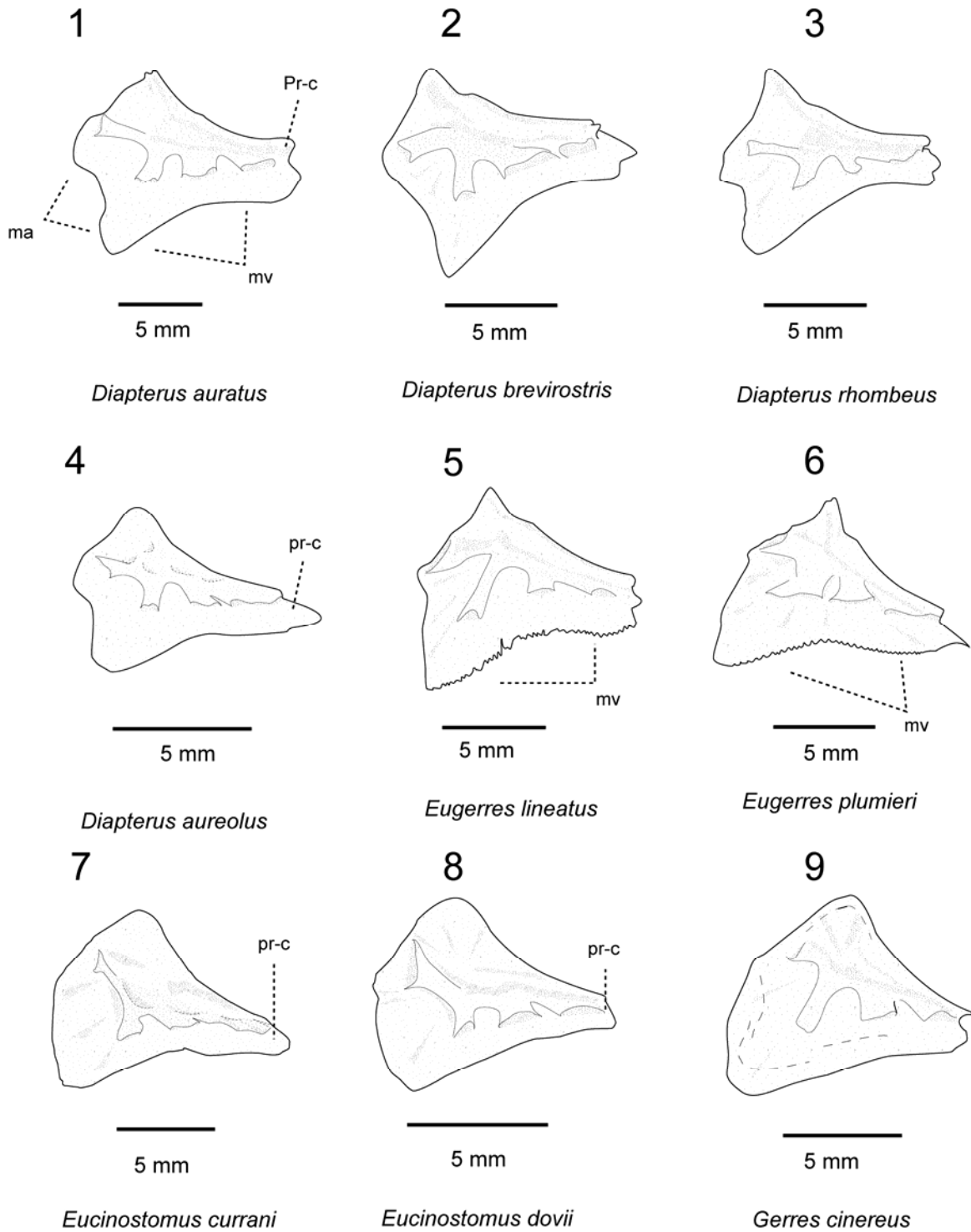


Lámina VII. Hueso Lacrimal (infraorbital 1). ma-margen anterior; mv –margen ventral; pr-c – proceso caudal.

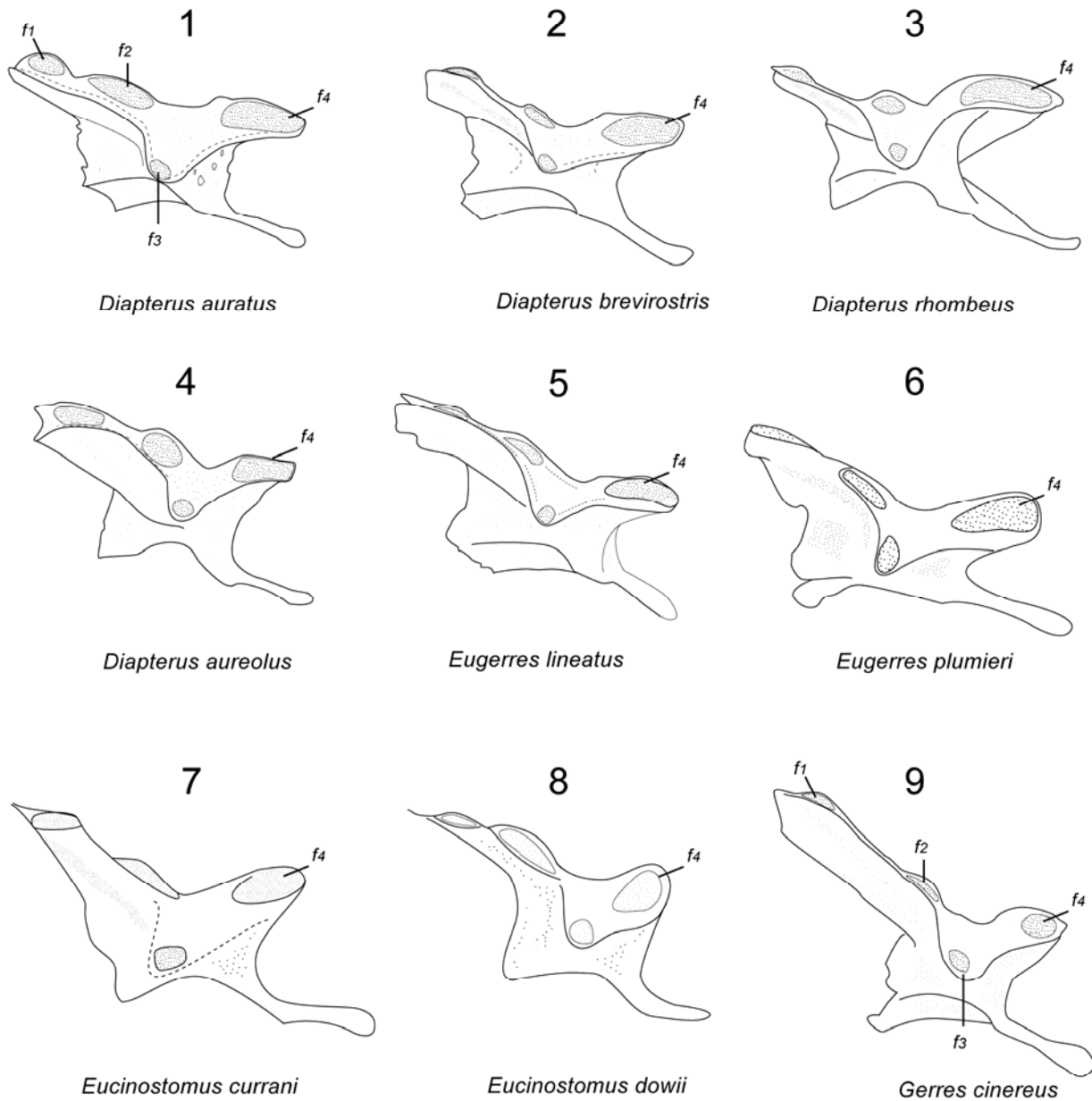


Lámina VIII. Hueso pterótico, se muestra las disposición y forma de sus cuatro forámenes (f1-f4).

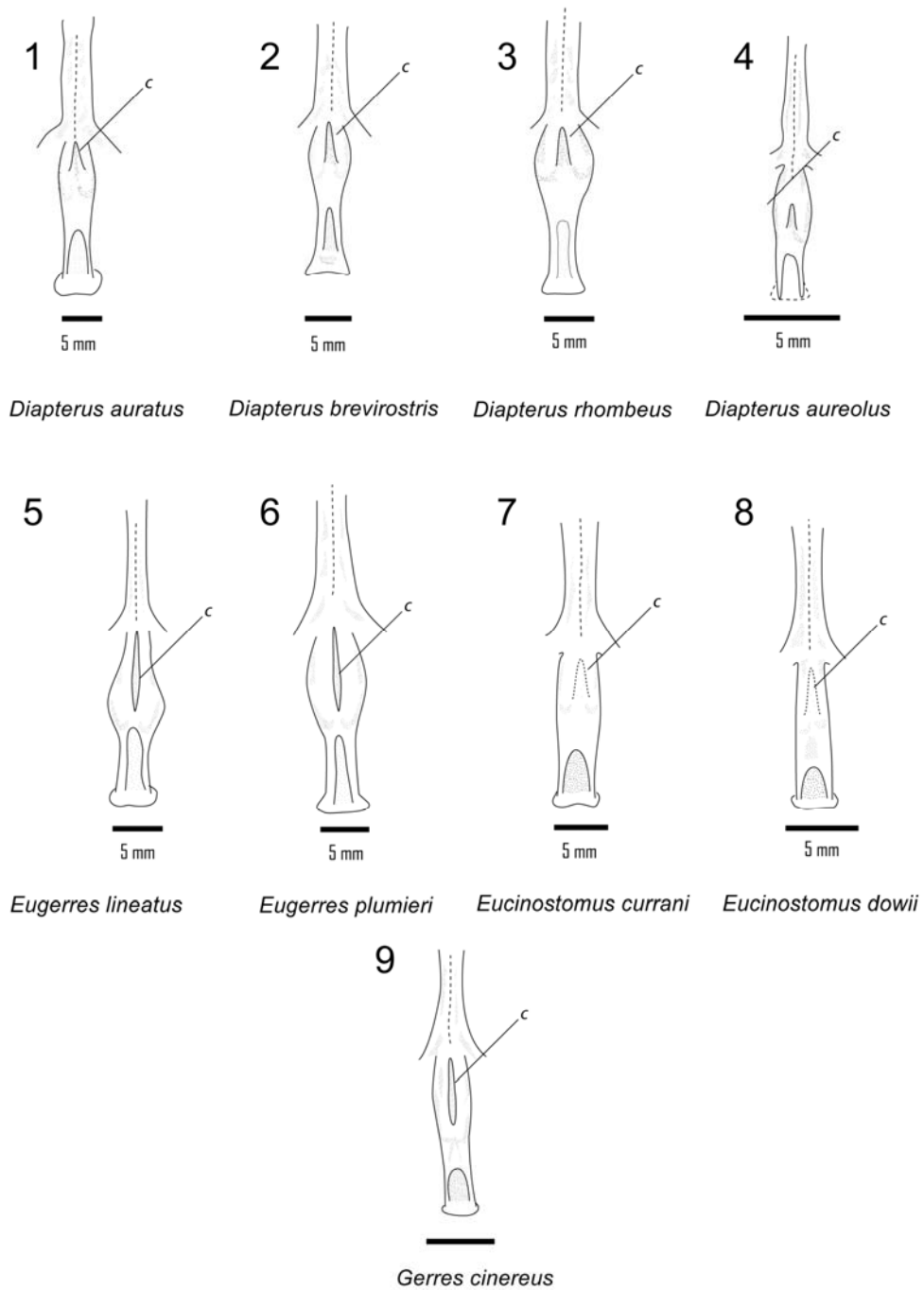


Lámina IX. Base del hueso paraesfenoides, se muestra la apófisis faríngea (AF). Puede observarse el canal ventral (c).

A) Cráneo: branquiocráneo: Mandíbulas: Los huesos (pares) de esta serie se caracterizan por presentar un premaxilar con un proceso ascendente muy desarrollado. Esta característica le permite tener la boca protractil en extremo y es una característica distintiva de este grupo. La mandíbula superior se compone de los huesos maxilar y premaxilar y en la parte inferior por el dentario, el angular y el retroarticular (Lámina II-1).

El **proceso ascendente** del premaxilar en *D. auratus*, *D. brevirostris*, *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina X-1, 2, 5, 6, 7, 8 y 9) es recto y su perfil presenta una pendiente de igual forma. En *D. rhombeus* y "*D.*" *aureolus*, la pendiente es curva (Lámina X-3 y 4)

El hueso **dentario** presenta un proceso ventral que en *D. auratus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus*, se extiende y rebasa la longitud del proceso coronoides del mismo hueso (Lámina X-1, 2, 3, 5, 6 y 9). En "*D.*" *aureolus*, *E. lineatus*, *E. plumieri*, este proceso no rebasa la longitud del proceso coronoides (Lámina X-4,5 y 6).

El hueso **angular**, presenta un proceso coronoides que se proyecta en forma de gancho en *D. auratus*, *D. rhombeus*, *D. brevirostris*, *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina X). En "*D.*" *aureolus* tal proceso está muy poco desarrollado y no tiene la forma de gancho (Lámina X-4).

Suspensorio: Los huesos que conforman esta serie son palatino, ectopterigoides, mesopterigoides, metapterigoides, cuadrado, simplético e hiomandibular (Lámina II-1).

El hiomandibular tiene un proceso (*opercularis*) que lo une al hueso opercular. Este proceso, en *D. auratus*, *D. brevirostris*, *E. plumieri* y *G. cinereus*, se sitúa por debajo del margen del proceso posterior del hiomandibular (Lámina XI-1, 2, 6 y 9); o como en *D. rhombeus*, "*D.*" *aureolus*, *E. lineatus*, *E. currani* y *E. dowii*, el proceso puede estar por encima del margen del proceso posterior (Lámina XI-3, 4, 5, 7 y 8).

Serie opercular: Se forma por cuatro huesos pares: opérculo, preopérculo, interopérculo y subopérculo (Lámina I-1). El **opercular** es el hueso de mayor tamaño, de forma romboidal; en su margen posterior se observan dos lados: uno superior y otro inferior, este último es cóncavo en las especies de *Diapterus*, *E. currani* y *E. dowii*, aunque en *E. lineatus*, *E. plumieri* y *G. cinereus* es recto (Lámina XII).

El **preopercular**, es un hueso con apariencia de “L” invertida (en vista lateral izquierda), presenta aserraciones en su borde inferior sobre todo en las especies de *Diapterus* y *Eugerres* (Lámina XII-1, 2, 3, 4, 5 y 6). *Gerres cinereus* y *Eucinostomus* spp. no tiene dichas aserraciones.

El hueso **subopercular** situado abajo del opercular, tiene un proceso en su margen dorsal en forma de gancho; este proceso puede ser muy alto y su altura llega a rebasar la longitud media del mismo hueso, tal y se observa en *G. cinereus*, *E. currani* y *E. dowii* (Lámina XII-7,8 y 9). En *Diapterus* spp., *E. lineatus* y *E. plumieri* es menos alto, ya que su altura no rebasa la longitud media del hueso (Lámina XII-1, 2, 3, 4, 5 y 6).

El **interopercular**: se encuentra por debajo del preopercular y puede presentar aserraciones (*D. auratus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus*, “*D.*” *aureolus*, *E. lineatus*: Lámina XII-1, 2, 3, 4 y 5) o carecer de ellas (*E. plumieri*, *E. currani*, *E. dowii*, *G. cinereus*: Lámina XII-6, 7, 8 y 9). La altura de este hueso (interopercular) es variable, es decir, puede ser tan alto como el que se observa en las especies de *Diapterus* o no alto como en *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina XII).

Arcos hioideos: Los huesos que componen a este complejo son: los hipohiales (dorsal y ventral), el ceratohial, el epihial, intercalar y el urohial que es impar. A su vez estos sostienen a seis radios branquiostegos (Lámina I-3).

El perfil dorsal de la **barra hioidea** (ceratohial+epihial) en “*D.*” *aureolus*, *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. dowii*, *E. currani* y *G. cinereus* varía de poco cóncavo a recto (Lámina XIII), mientras que en *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus*, es convexo (Lámina XIII.-1, 2 y3).

El **urohial**, es un hueso impar situado entre los arcos hioideos y en la región media del istmo. En los guerreidos es una placa vertical con un proceso articular. Su altura varía de acuerdo al género y la especie. Se considera que no es alto, si su altura está comprendida dos veces o más en su longitud: como en “*D.*” *aureolus*, *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus*. (Lámina XIV-4, 5, 6, 7, 8, y 9). Si es menos de dos veces en su longitud, se considera alto y así lo tienen *D. auratus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus* (Lámina XIV-1, 2 y 3).

El urohial presenta un proceso articular con el que se une a los arcos branquiales en su parte anterior. Este proceso puede estar poco prolongado, como se observa en *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina XIV-5, 6, 7, 8, y 9). Este proceso puede estar también más prolongado, como sucede en las especies de *Diapterus* (Lámina XIV-1, 2, 3 y 4).

Otra característica del urohial (que es variable), es el perfil dorsal del hueso, su origen y elevación o pendiente. En “*D.*” *aureolus*, *E. lineatus*, *E. plumieri* y *G. cinereus*, se origina desde la parte anterior, en donde se inicia el proceso articular y su elevación es gradual (Lámina XIV-4, 5, 6 y 9). En *E. currani* y *E. dowii* (Lámina XIV-7 y 8), el origen de su pendiente se sitúa en la parte media de la placa y es mas o menos gradual. En *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus*, el origen es igual que en los primeros, aunque su elevación es más abrupta (Lámina XIV-1, 2 y 3).

Arcos branquiales: Están constituidos por el basihial y cuatro basibranchiales (el último es cartilaginoso). Sostienen a tres pares de hipobranchiales y éstos a los cinco ceratobranchiales, aunque el último par se une con el tercer basibranchial. En la parte posterior, en el quinto par de ceratobranchiales, se localizan las placas de dientes faringobranchiales (Lámina II-2).

En los ejemplares revisados se observó la siguiente disposición: El hueso **basihial** (en vista dorsal), es estrecho, como en el caso de *G. cinereus* (Lámina XV-9). También puede ensancharse de manera gradual como en *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani* y *E. dowii* (Lámina XV-5, 6, 7 y 8) o puede ser ensanchado como en *D. auratus*, *D. brevirostris*, *D. rhombeus* y “*D.*” *aureolus* (Lámina XV-1,2,3 y 4).

En los faringobranquiales, sobre todo, en las placas faríngeas inferiores, la dentición de las especies de *Diapterus* (incluso "*D.*" *aureolus*), es del tipo caniniforme (Lámina XVI-1). Molariformes en el caso de *Gerres cinereus* (Lámina XVI-4) y un arreglo de molariformes en el centro y papiliformes alrededor en *E. lineatus*, *E. plumieri*, *E. currani* y *E. dowii* (Lámina XVI-2,3).

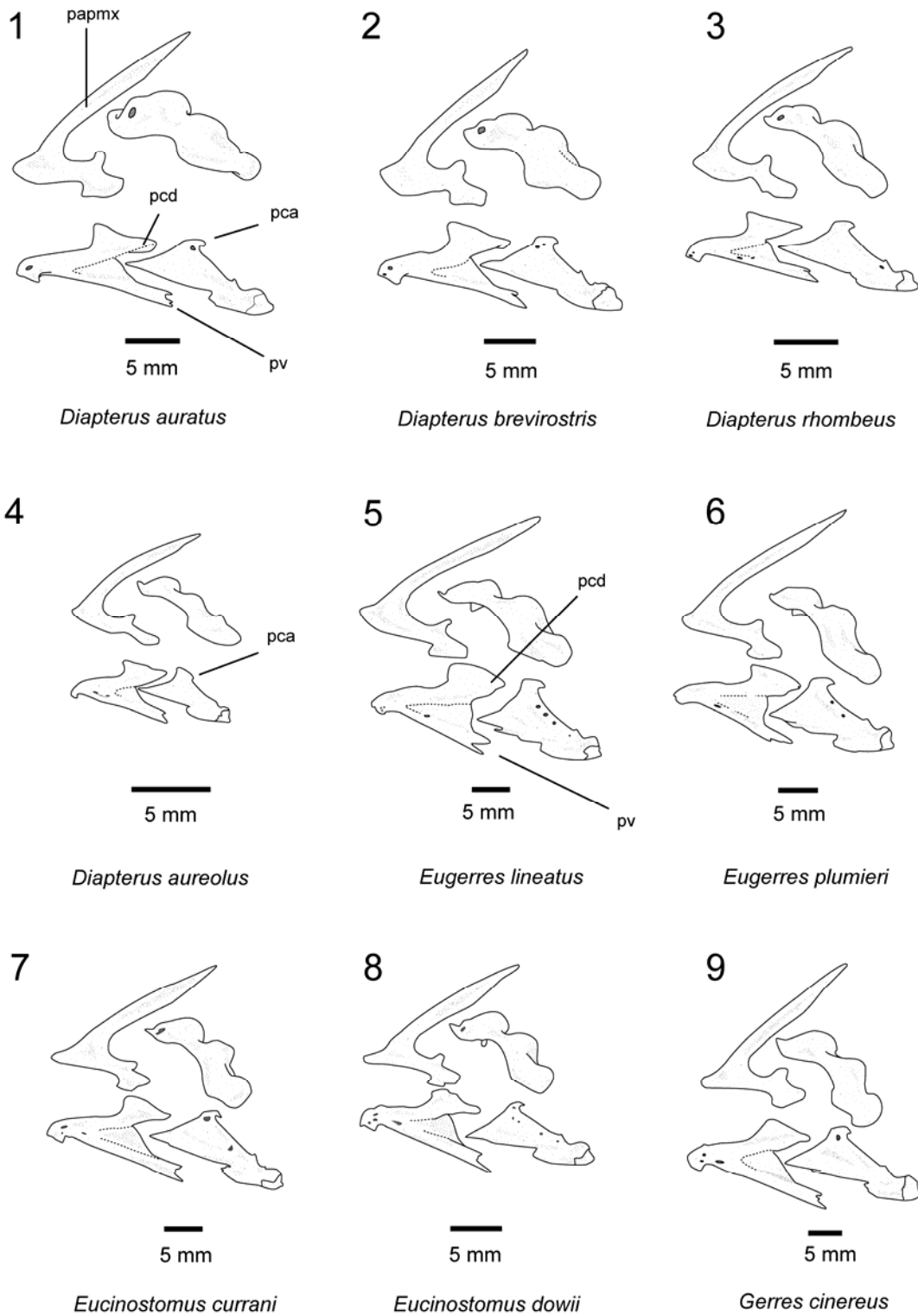


Lámina X. Mandíbulas.: papmx –proceso ascendente del premaxilar; pca – proceso coronoides del angular; pcd –proceso coronoides del dentario. pv –proceso ventral.

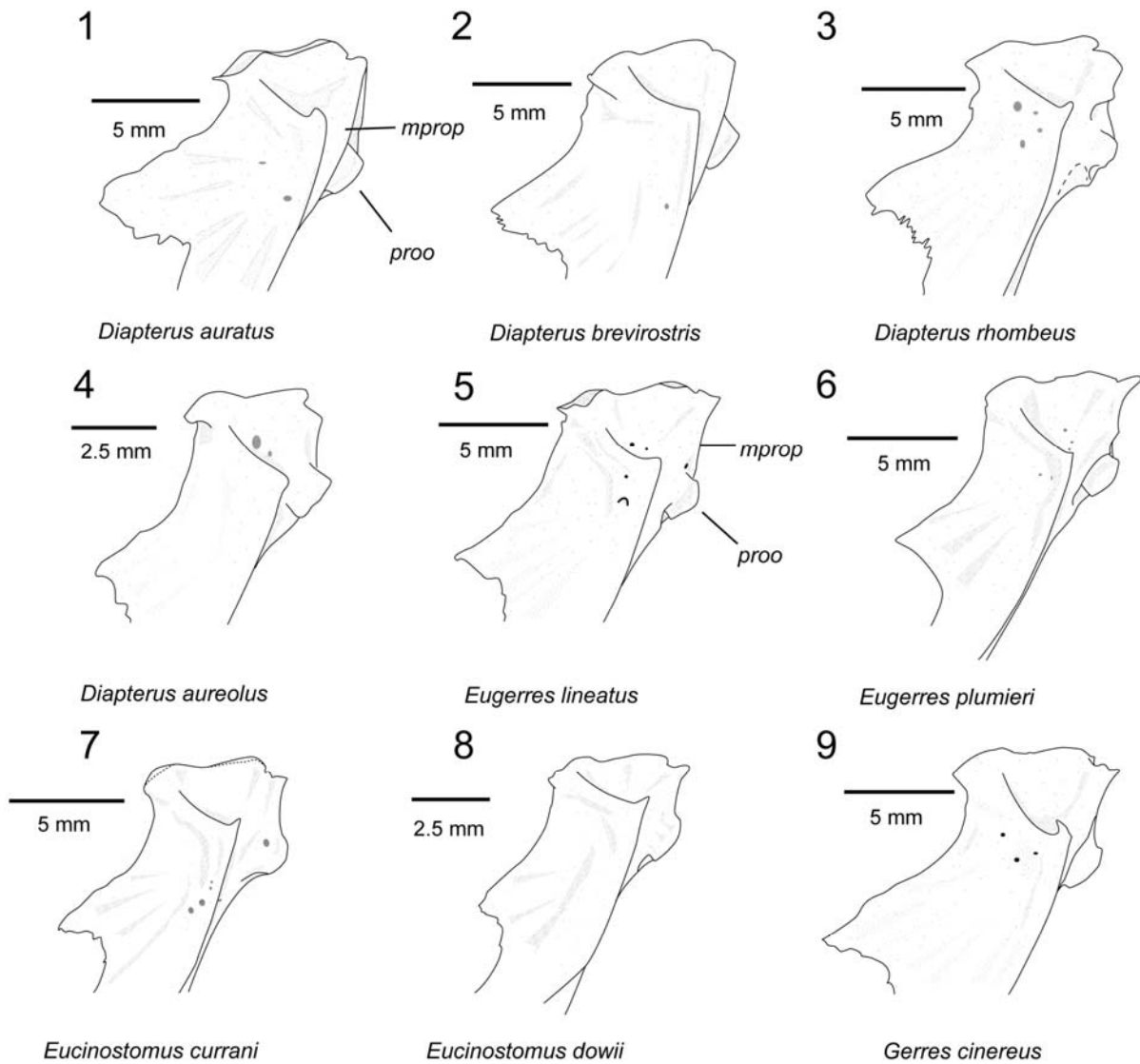


Lámina XI. Hiomandibular. mprop- margen del proceso posterior; proo –proceso opercularis.

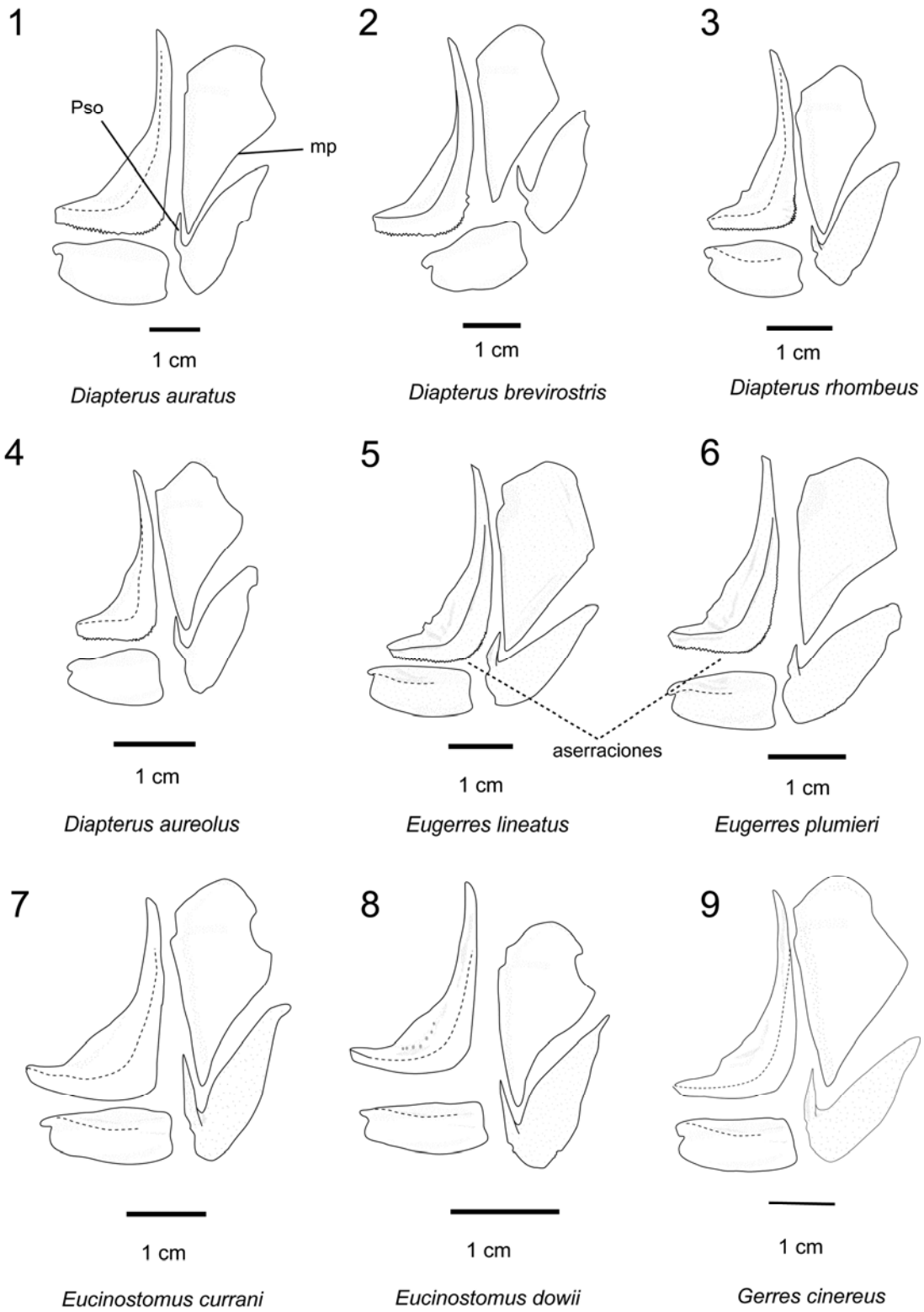


Lámina XII. Serie opercular. mp –margen posterior del opercular; pso –proceso subopercular.

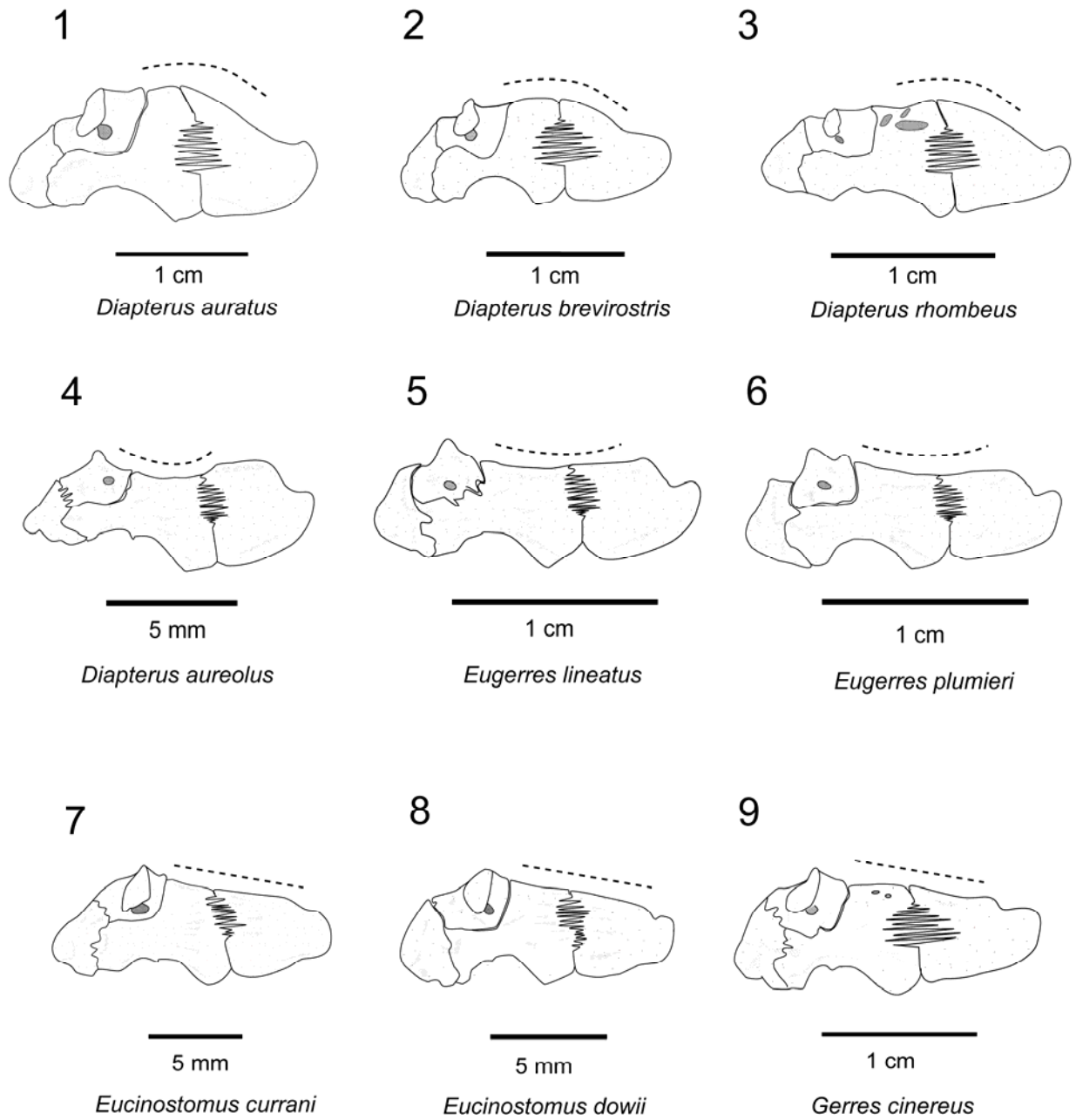


Lámina XIII. Barra hioidea. La línea punteada indica la disposición del perfil dorsal de la estructura.

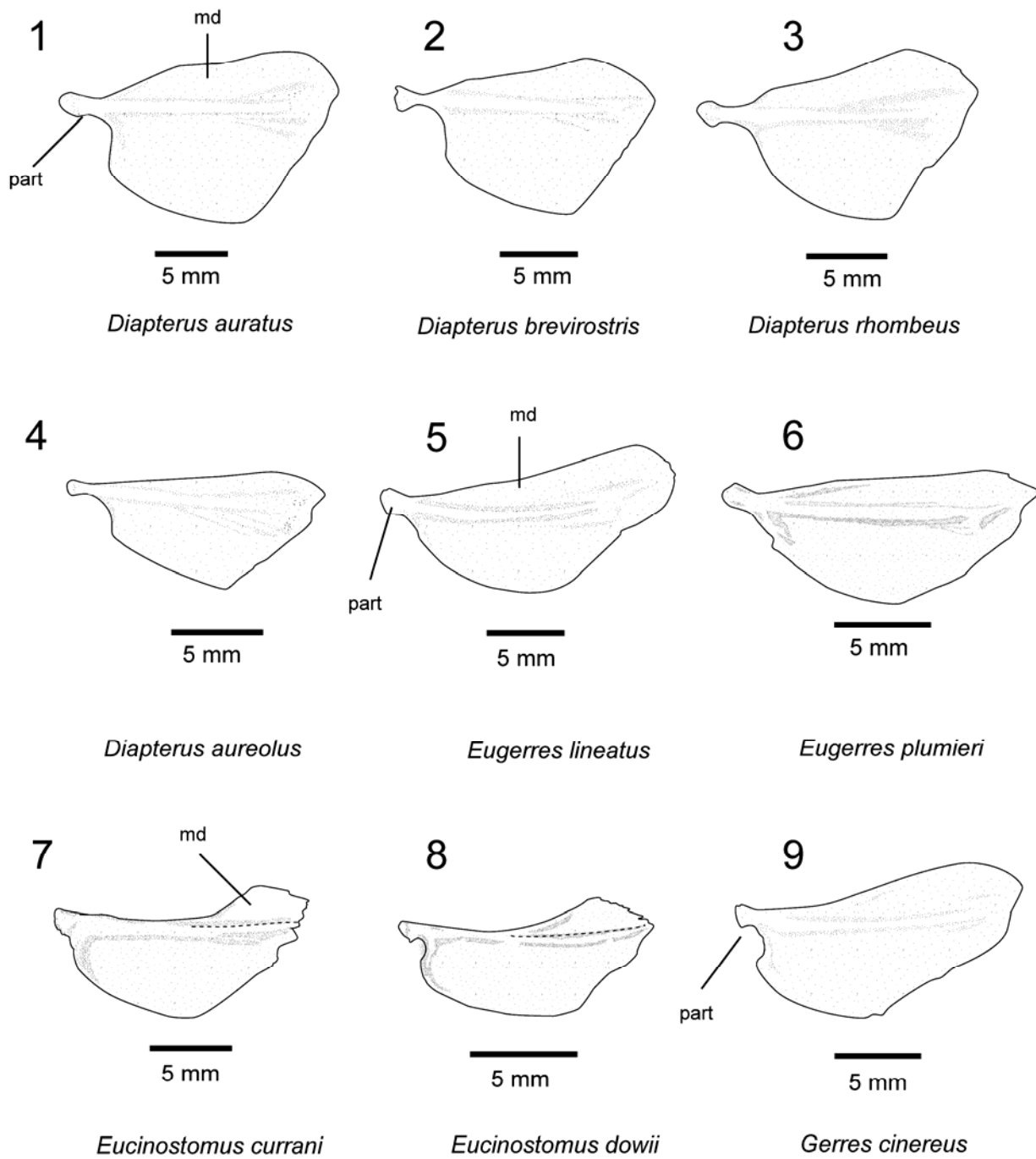


Lámina XIV. Hueso urohial. md –margen dorsal; part –proceso articular.

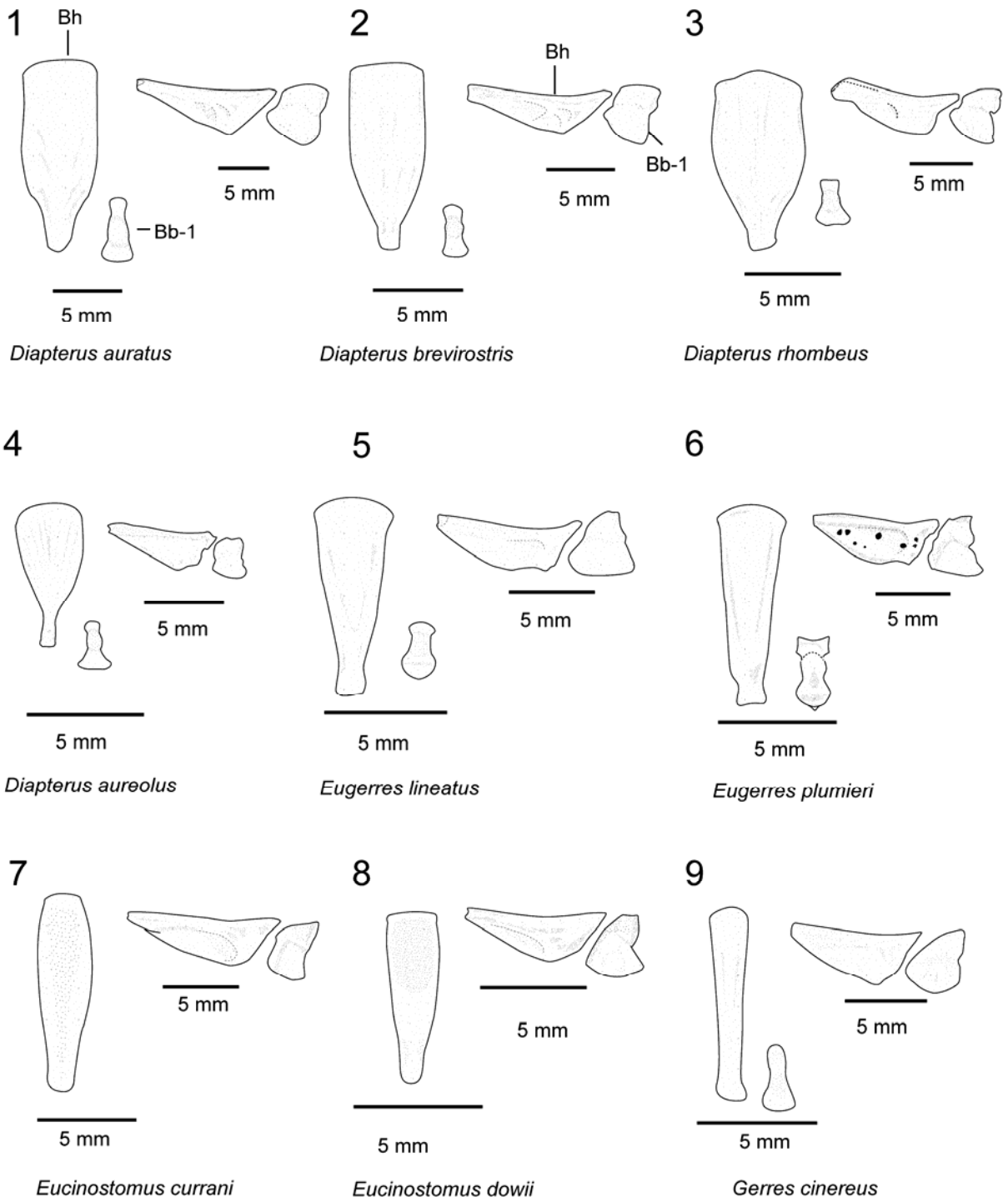
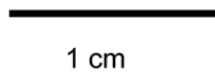
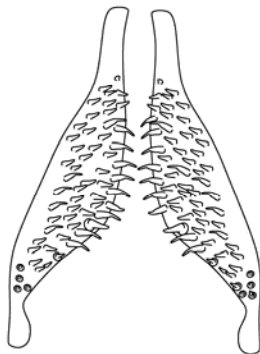


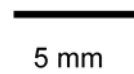
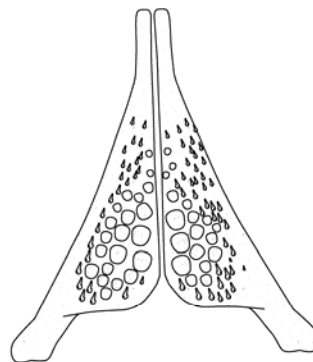
Lámina XV. Huesos de los arcos branquiales: Bh -basihial y Bb-1 -basibranchial 1.

1



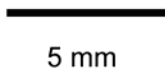
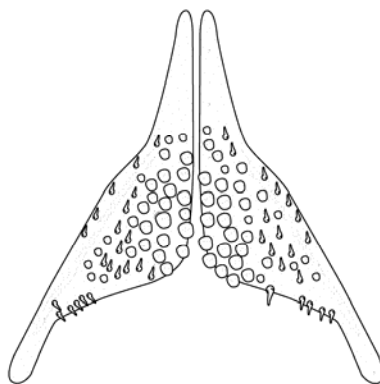
Diapterus brevirostris

2



Eugerres plumieri

3



Eucinostomus currani

4

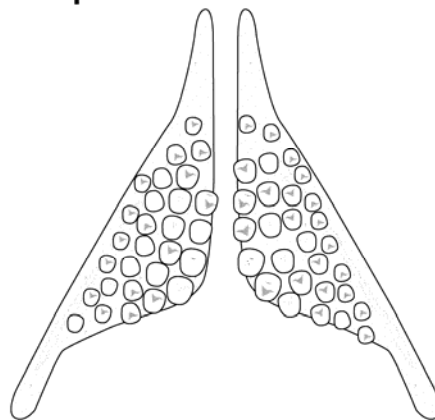


Lámina XVI. Placas faríngeas inferiores, se muestra el tipo de dentición presente en algunas de las especies revisadas (figura 4 sin escala).

B) Esqueleto axial: Columna vertebral y complejo caudal: Las especies de la familia Gerreidae, tienen 24 vértebras: 10 precaudales y 14 caudales, más el urostilo. Se observan ocho costillas pleurales insertas a partir de la tercera hasta la novena vértebra precaudal y seis costillas epipleurales insertas en el perfil dorsal desde la primera hacia la sexta vértebra precaudal (Lámina III-1).

Los radios caudales principales son 17 y su disposición es la típica del suborden Percoidei: nueve dorsales y ocho ventrales (9 + 8). Se sostienen por tres vértebras o centros preurales y dos urales que se fusionan y forman el urostilo. También se observan: un parahipural con una hipurapófisis o proceso parahipural bien desarrollado; cinco hipurales, 1-2 y 3-4 fusionados; dos pares de uroneurales; tres epurales. Además, se observa una cresta o arco neural especializado sobre el centro preural 2 y espinas hemales en los centros preurales 2 y 3 (Lámina III-2).

En el **centro preural 4**, la postzigoapófisis es evidente y en el **centro pleural 3**, la zigoapófisis es elevada pero solo en las especies de *Diapterus*, incluso “*D.*” *aureolus* y *E. lineatus* (Lámina XVII-1). Mientras que en *E. plumieri*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus*, la postzigoapófisis no es evidente y su zigoapófisis del **centro pleural 3**, no es elevada (Lámina XVII-2).

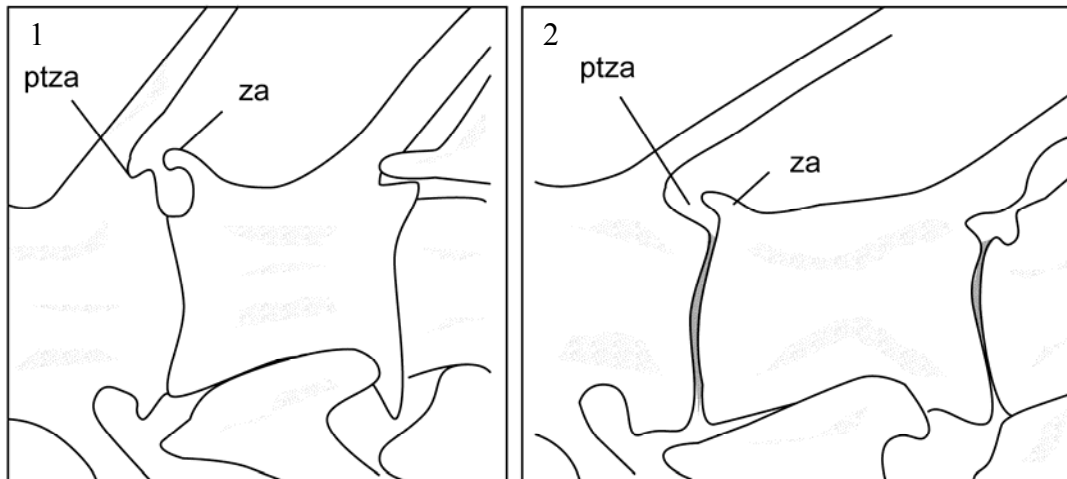


Lámina XVII. Centro preural 3 y 4 donde se muestra la disposición de la postzigoapófisis (ptza) y la zigoapófisis (za).

En la aleta caudal, el **hueso epural 1** presenta una forma variable entre las especies revisadas. Su base es ancha en *Eucinostomus* y *G. cinereus* (Lámina XVIII-4,5). Mientras que en las especies de *Diapterus* y *Eugerres* su base es estrecha (Lámina XVIII-1,2,3).

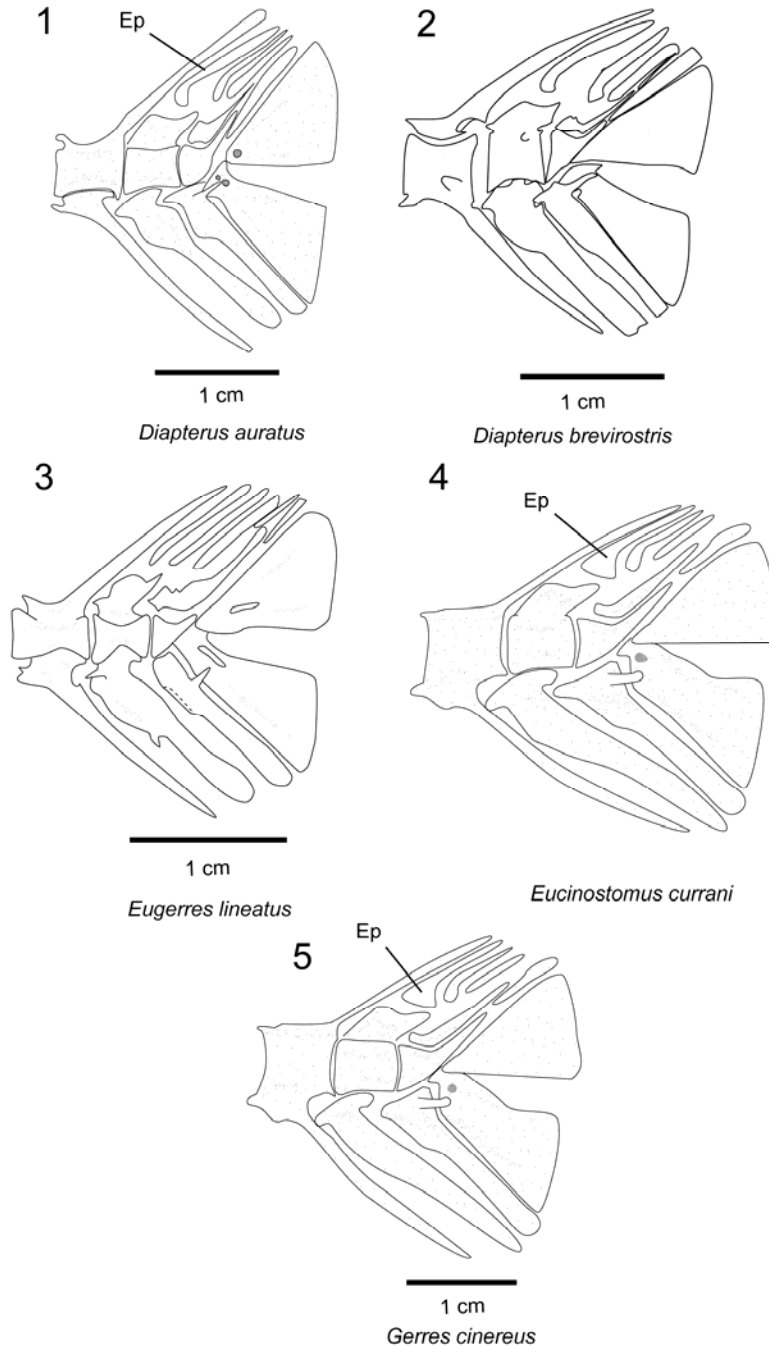


Lámina XVIII. Complejo caudal de algunas de las especies revisadas, se hace énfasis de la morfología del hueso epural 1 (Ep).

C) Esqueleto apendicular: Soportes de la aleta dorsal. En los guerreidos, el número de sus soportes es de 17; el primero es el de mayor tamaño y de forma triangular, sostiene a las dos primeras espinas dorsales. En su parte anterior se observan tres predorsales. La fórmula que se refiere a la disposición de los predorsales y pterigióforos es la siguiente: 0/0/0+2/1+1/. Esto significa que los dos primeros predorsales se encuentran en su espacio interneural, entre las espinas neurales y no sostienen a ningún elemento de la aleta dorsal. En el siguiente espacio se observa el predorsal 3 y el pterigióforo que soporta a las primeras dos espinas. A continuación están dos pterigióforos, los cuales soportan una espina. Los radiales proximales del pterigióforo desarrollan una quilla amplia que se reduce de modo gradual, de la parte anterior a la posterior. Los soportes de los radios, son más reducidos y sus quillas menos desarrolladas.

En *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* el **primer pterigióforo** es ancho (Lámina XIX-1), su grosor cabe menos de cuatro veces en su longitud (Lámina XX-7,8 y 9). Para las especies de *Diapterus*, *E. lineatus* y *E. plumieri* este hueso es angosto ya que su medida puede caber más de cuatro veces en su longitud (Lámina XX-1 al 6).

Soportes de la aleta anal: Los radios y espinas de esta aleta son soportados por ocho ó nueve pterigióforos, lo cual depende de la especie. El primero (hueso interhemal) tiene forma de lanza. La inserción de esta estructura se localiza por debajo de la décima vértebra precaudal. Los siguientes pterigióforos son menos desarrollados que el primero.

La base del **hueso interhemal** (Lámina XIX-2) sostiene a los tres primeros elementos de la aleta anal, la base puede ser muy ancha como en *Diapterus* spp (incluso "*D.*" *aureolus*). en la cual cabe de 3.7 a 4.3 veces su longitud; en tanto que en *E. lineatus*, *E. plumieri*, *G. cinereus* es de 4.5 a 5.2 veces. En las especies as de *Eucinostomus* representa es más de 6.2 veces la longitud del hueso (Lámina-XX).

Por otro lado, la altura de la base de este hueso (Lámina XIX-2) varía entre las especies. En *G. cinereus* es amplia y puede estar comprendida menos de dos veces en la longitud del mismo hueso (Lámina XXI-9). En *Diapterus* spp., *E. lineatus* y *E. plumieri* comprende mas de dos veces

en la longitud del hueso (Lámina XXI-1-6). En *E. currani* y *E. dowii*, presenta un receptáculo cónico (cono interhemal) (Lámina XXI-7,8).

En relación a la **segunda espina anal**, la longitud de ésta en relación a la longitud del hueso interhemal puede variar; puede ser casi de la misma extensión (de 1 a 1.3 veces su longitud) como en *D. auratus*, *D. brevisrostris*, *D. rhombeus*, *E. lineatus*, *E. plumieri* y *G. cinereus* ó también puede ser de mucho menor longitud del hueso (mayor a 1.5 veces) como en "*D.*" *aureolus*, *E. currani* y *E. dowii*. (Lámina XXI)

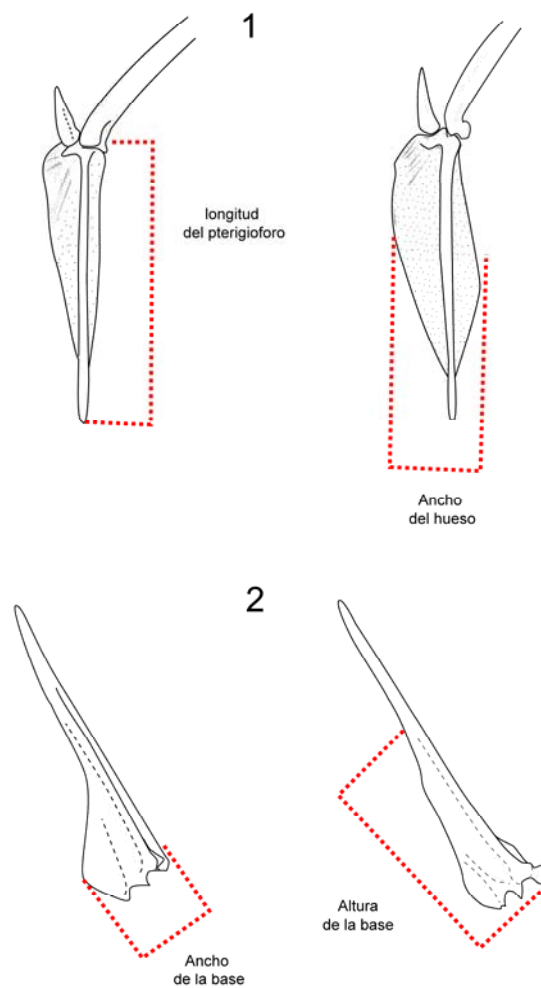


Lámina XIX. Soportes de las aletas 1) dorsal y 2) anal, se muestra las medidas consideradas para su comparación.

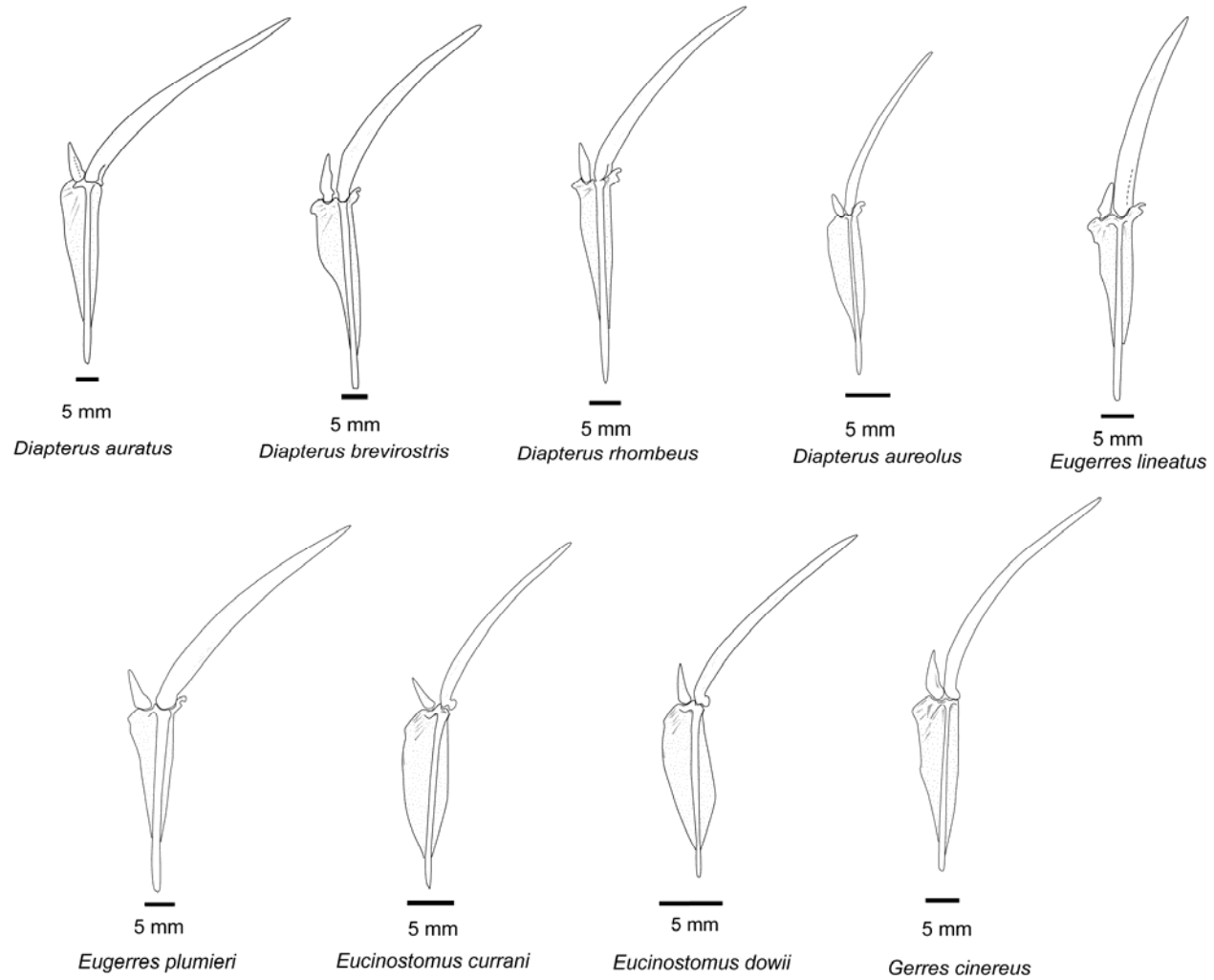


Lámina XX. Morfología del primer pterigióforo de la aleta dorsal.

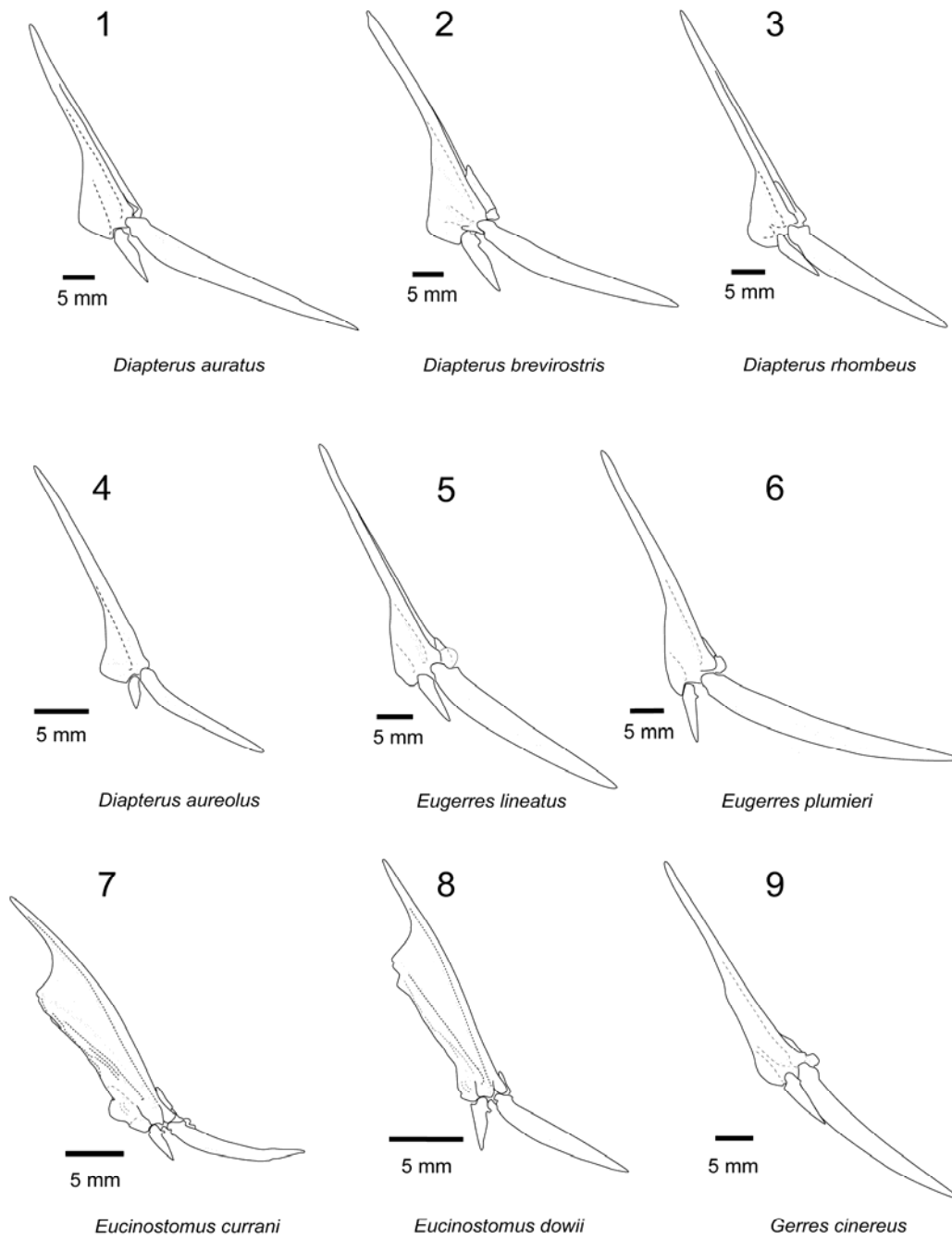


Lámina XXI. Morfología del hueso interhemal (primer pterigióforo de la aleta anal).

Cintura pélvica: Formada por un solo hueso, el **basipterigio** con una proceso xifoideo conspicuo. Este hueso presenta una incisión con la cual se une a la espina pélvica. Esta muesca puede ser poco evidente en *G.cinereus*, *E. currani*, *E. dowii* (Lámina XXII-2) o muy pronunciada como en *Diapterus* spp (“*D.*” *aureolus*). y las especies de *Eugerres* que se revisaron (Lámina XXII-1).

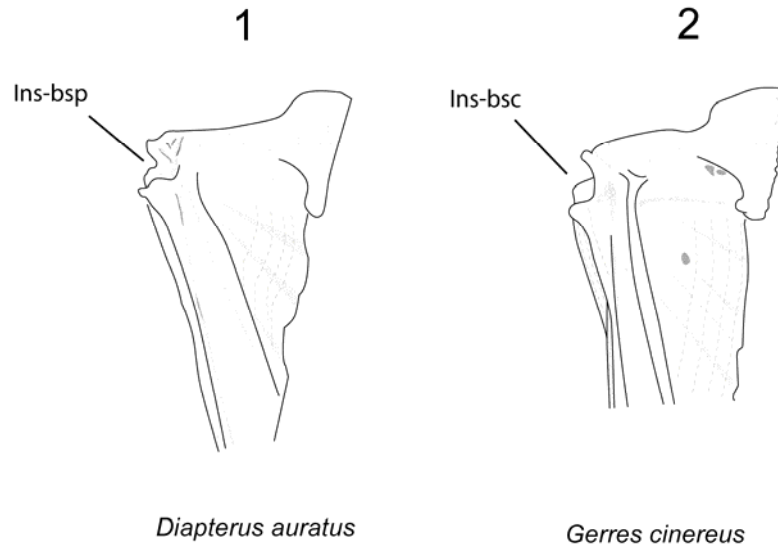


Lámina XXII. Morfología del hueso basipterigio, se muestra la incisión donde se une la espina pélvica. Incisión del basipterigio (Ins-bsp).

Cintura pectoral: La cintura se forma por huesos pares de origen dérmico y cartilaginoso. Los huesos que la componen son el posttemporal que junto con el supratemporal se encuentran unidos a la región ótica del neurocráneo. El resto de los huesos son el supracleitro, el cleitro, dos postcleitros, la escápula y el coracoides. Estos dos últimos sostienen a los radiales y a su vez son los soportes de los radios pectorales (Lámina III-3).

El hueso **posttemporal** presenta dos procesos o ramas, una superior y otra inferior. En *E. plumieri*, *E. lineatus*, *E. currani*, *E. dowii* y *G. cinereus* (Lámina XXIII-5 a 9), el superior es más largo que el ventral, mientras que en las especies de *Diapterus*, ambos son de la misma longitud (Lámina XXIII-1 a 4).

Además, en el posttemporal, el margen dorsal localizado entre el proceso superior y la cresta mesial puede estar escotado como en *G.cinereus*, aunque puede no presentar tal escotadura y tener un perfil bajo como en *E. currani* y *E. dowii* o puede ser alto con una escotadura como en *E.lineatus*, *E. plumieri* y de perfil alto sin esta escotadura como en las especies de *Diapterus* (incluso *D. auratus*, Lámina XXIII).

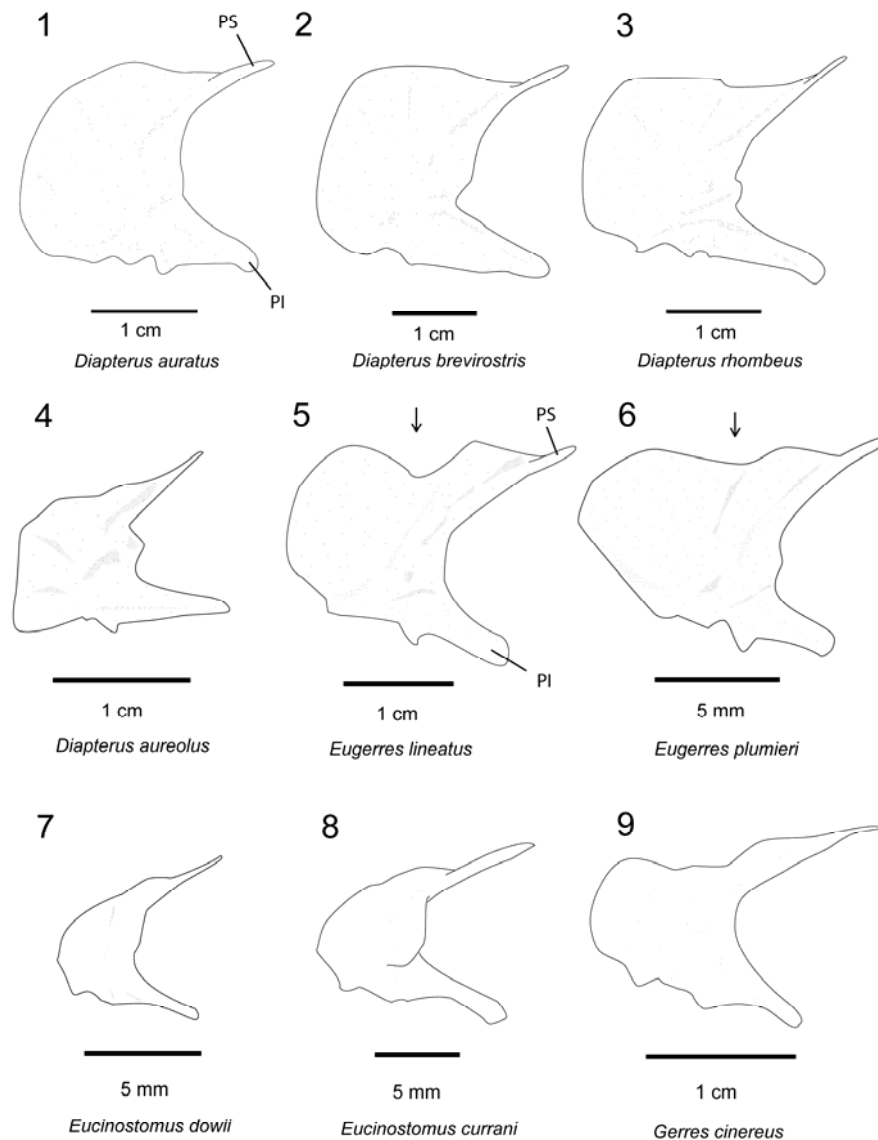


Lámina XXIII. Morfología del posttemporal. Proceso inferior (PI), proceso superior (PS). La fecha (↓) indica la escotadura del margen dorsal del hueso.

5.3 Análisis filogenético

La descripción del árbol, la lista de las series de transformación, así como la lista de apomorfias se resumen en el apéndice 5.

Análisis de caracteres

Como resultado del análisis de los 52 caracteres (tabla 6), se generó un solo árbol con el menor número de pasos, cuya longitud (L) fue de 97; un índice de consistencia (IC) de 0.701; índice de homoplasias (IH) de 0.299 e índice de retención (RI) de 0.797 (Fig. 13). Nueve nodos conforman la topología del árbol. En el nodo G agrupa a las especies de *Diapterus*, mientras que en el nodo E, se incluyen las especies del grupo hermano (*Eugerres*).

Descripción del cladograma (los números en paréntesis indican el número de carácter)

NODO A: Se constituye por dos ramas: la del ancestro hipotético y la que agrupa a todas las especies revisadas.

NODO B: De este nodo se generan dos ramas principales: la primera con *G. cinereus*, definida por una sinapomorfia estricta: (20) frontal con un proceso poco desarrollado; además una homoplasia: (11) vejiga natatoria con un divertículo delgado y alargado, que se extiende y rebasa al hueso interhemal. La segunda rama forma el nodo C, el cual contiene a las especies de *Eucinostomus* + [*Eugerres*- *Diapterus*].

NODO C: Formado por los nodos D y E. Este nodo se define por cinco sinapomorfias estrictas: (10) cuerpo sin franjas y de color plateado uniforme; (15) cresta parietal-epioccipital discontinua; (17) origen de la cresta lateral-frontal casi a la mitad de la superficie del hueso frontal; (22) foramen 1 del canal sensorial del pterótico adyacente al foramen 2; (41) basihial en vista dorsal ensanchado de manera gradual. También se incluye una homoplasia: (31) proceso *opercularis* del hiomandibular encima del margen del proceso posterior.

NODO D (*Eucinostomus*): Formado por las especies del género *Eucinostomus*, definido por tres sinapomorfias estrictas y un carácter con un IC menor a 1.0 (0.667): (26) AF (vista ventral) y el canal abierto en forma de “V” invertida sin estar socavado; (39) borde dorsal del urohial elevado, mucho después del proceso articular; (46) anchura de la base del hueso interhemal mas de 6.2

veces en la longitud del hueso. El carácter con IC menor a 1 (0.667) es (11) vejiga natatoria inserta en el cono interhemal.

Cada una de las especies de *Eucinostomus* se definen por una homoplasia: *E. currani* (4) pigmentación de la aleta dorsal a manera de tres bandas; *E. dowii* (21) crestas medias de los frontales que se unen con la cresta supraoccipital y que se inician en la parte media del hueso.

NODO E (*Diapterus-Eugerres*): Conformado por las especies de *Diapterus* incluso “*D.*” *aureolus* y su grupo hermano *Eugerres*. El G agrupa a los “diapteriformes” y el F que incluye las dos especies de *Eugerres*. El nodo se determina por seis sinapomorfias estrictas: (7) ocho a nueve radios en la aleta anal; (24) proceso aductor del arco palatino en el paraesfenoides que es bastante prominente; (25) AF sobresaliente, aunque apenas alcanza la mitad de la altura media del PA. (34) proceso dorsal del subopérculo en forma de gancho poco pronunciado; (43) primer pterigióforo de la aleta dorsal angosto, es más de cuatro veces en su longitud; (52) basipterigio con una incisión pronunciada. También se presenta una homoplasia (19) vómer sin cresta.

NODO F (*Eugerres*): Establecido a partir de tres sinapomorfias estrictas: (10) con franjas longitudinales en el cuerpo; (13) lacrimal aserrado (17) origen de la cresta lateral frontal en la parte anterior del hueso, además unida a la cresta media de mismo hueso y una homoplasia (21): crestas medias de los frontales que se inician en la parte media del este. El nodo lo conforman dos ramas terminales: *E. lineatus* y *E. plumieri*.

NODO G (*Diapterus*+ “*D.*” *aureolus*): Rama que permite sustentar la monofilia de los “diapteriformes”, se define por ocho sinapomorfias estrictas (CI:1.0): (12) margen anterior del lacrimal convexo; (16) cresta parietal y cresta lateral del frontal separadas; (26) AF en el paraesfenoides, con un canal en forma de “V” invertida y socavado; (36) interopérculo alto; (40) proceso articular del urohial, alargado; (41) basihial ensanchado; (46) base del hueso interhemal ensanchada; (51) proceso dorsal del posttemporal más largo que el ventral.

Al interior de este nodo se presentan dos ramificaciones, una de ellas que agrupa a una sola especie: “*D.*” *aureolus*. Esta rama se define por tres homoplasias: (4) pigmentación de la aleta

dorsal a manera de tres bandas; (27) paraesfenoides sin cresta; (28); proceso coronoides del hueso angular sin proyecciones y la otra rama la forma el nodo H con el resto de las especies de este género.

NODO H (*Diapterus sensu stricto*): Se define por cinco sinapomorfias estrictas: (5) tercera espina de la aleta dorsal de mayor longitud que la segunda; (20) con un proceso desarrollado su longitud rebasa la longitud media del hueso; (37) perfil dorsal de la barra hioidea convexo; (38) urohial alto; (39) borde dorsal de urohial elevado de manera abrupta. Se conforma por el nodo I (*D. auratus*-*D. brevirostris*) con dos especies y la rama de *D. rhombeus*. Esta última se define por una sinapomorfia estricta: (25) AF prominente, alcanza la altura del PA y dos homoplasias: (6) con dos espinas en la aleta anal; (19) vómer con crestas.

NODO I: Formado por dos especies *D. auratus* y *D. brevirostris*, definido por una homoplasia: (31) proceso opercularis abajo del margen del proceso posterior del hiomandibular. A su vez, la rama que corresponde a *D. brevirostris* se define por una homoplasia: (11) vejiga natatoria con un divertículo delgado y alargado que se extiende y rebasa al hueso interhemal.

Se confirmó la topología del árbol con pruebas de remuestreo Bootstrap y Jackknife (Fig. 14) cada uno con 100 replicas, el valor mostrado indica el porcentaje, de apoyo en cada rama, entre más cercano el valor a 100 es mayor la estabilidad de cada clado.

Tabla 6. Matriz de datos. 52 caracteres morfológicos (37 binarios y 15 multiestado) revisados en: A) *D. auratus*; B) *D. brevirostri*; C) *D. rhombeus*; D) “*D.*” *aureolus*; E) *E. lineatus*; F) *E. plumieri*; G) *E. currani*; H) *E. dowii*; I) *G. cinereus*; J) Ancestro hipotético.

	1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 2 2 2 2 2 2 2 2 2 2 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 3 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 4 5 5 5																																																						
Sp.	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2			
A	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	0	1	1	3	1	1		
B	1	1	1	0	1	1	1	1	0	2	1	1	0	1	1	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	0	1	1	3	1	1			
C	1	1	1	0	1	0	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	0	2	0	1	1	1	2	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	0	1	2	1	1	0	1	1	3	1	1		
D	0	0	0	1	0	1	1	0	0	2	0	1	0	2	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	0	0	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	2	0	1	2	0	1	0	1	1	3	1	1			
E	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	2	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	1	0	0	1	1	2	0	1	
F	1	1	2	0	0	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	0	2	2	1	0	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	1	2	1	0	0	0	0	2	0	1
G	0	0	1	1	0	1	0	0	1	2	2	0	0	2	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0	
H	0	0	1	0	0	1	0	0	1	2	2	0	0	2	1	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	2	0	1	0	2	1	0	0	1	0	0		
I	0	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
J	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

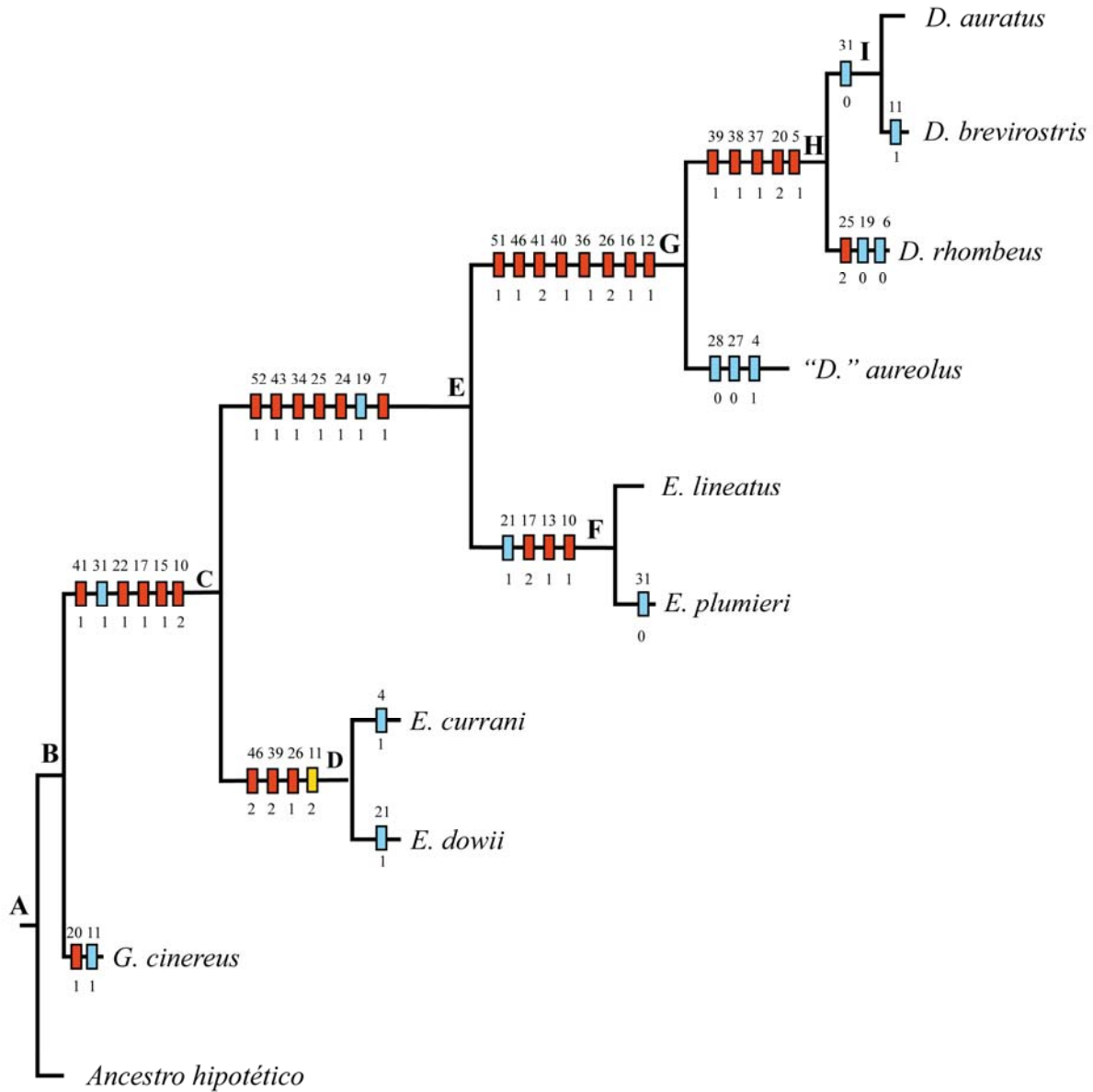


Figura 13. Cladograma obtenido del análisis de los 52 caracteres morfológicos en nueve taxones y un “ancestro hipotético”. Las especies de *Diapterus* se observan agrupadas en el nodo G. L: 97 pasos; CI: 0.701; IH: 0.299; RI: 0.797. Los cuadros de color rojo indican las sinapormorfias (CI= 1.0), en azul las homoplasias y caracteres con un IC menor a 1.0. Los números superiores indican el carácter y los inferiores el estado del mismo.

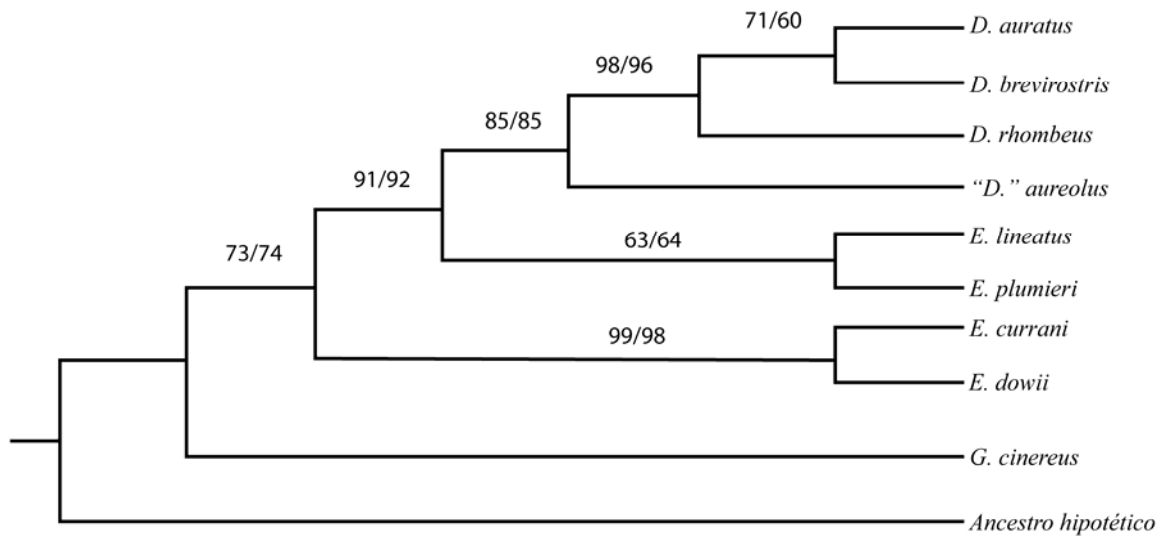


Figura 14. Pruebas de remuestreo de acuerdo a la metodología de bootstrap y jackknife, los valores en diagonal significan los porcentajes obtenidos (> 50%) de cada prueba de manera respectiva, para comprobar la topología del árbol obtenido, el valor entre los nodos indican como está apoyada cada rama con la presencia de sinapomorfías.

5.4 Análisis biogeográfico

El género *Diapterus* es anfiamericano. La distribución de sus especies comprende en el Pacífico, desde Bahía Magdalena, B.C.S. y parte central del Golfo de California hasta el norte del Perú incluso las islas Galápagos. En el Atlántico, sus registros se extienden desde Carolina del Norte hasta el sur de Brasil. En ambos casos las especies de este género se distribuyen en las regiones y provincias propuestas por Briggs (1974).

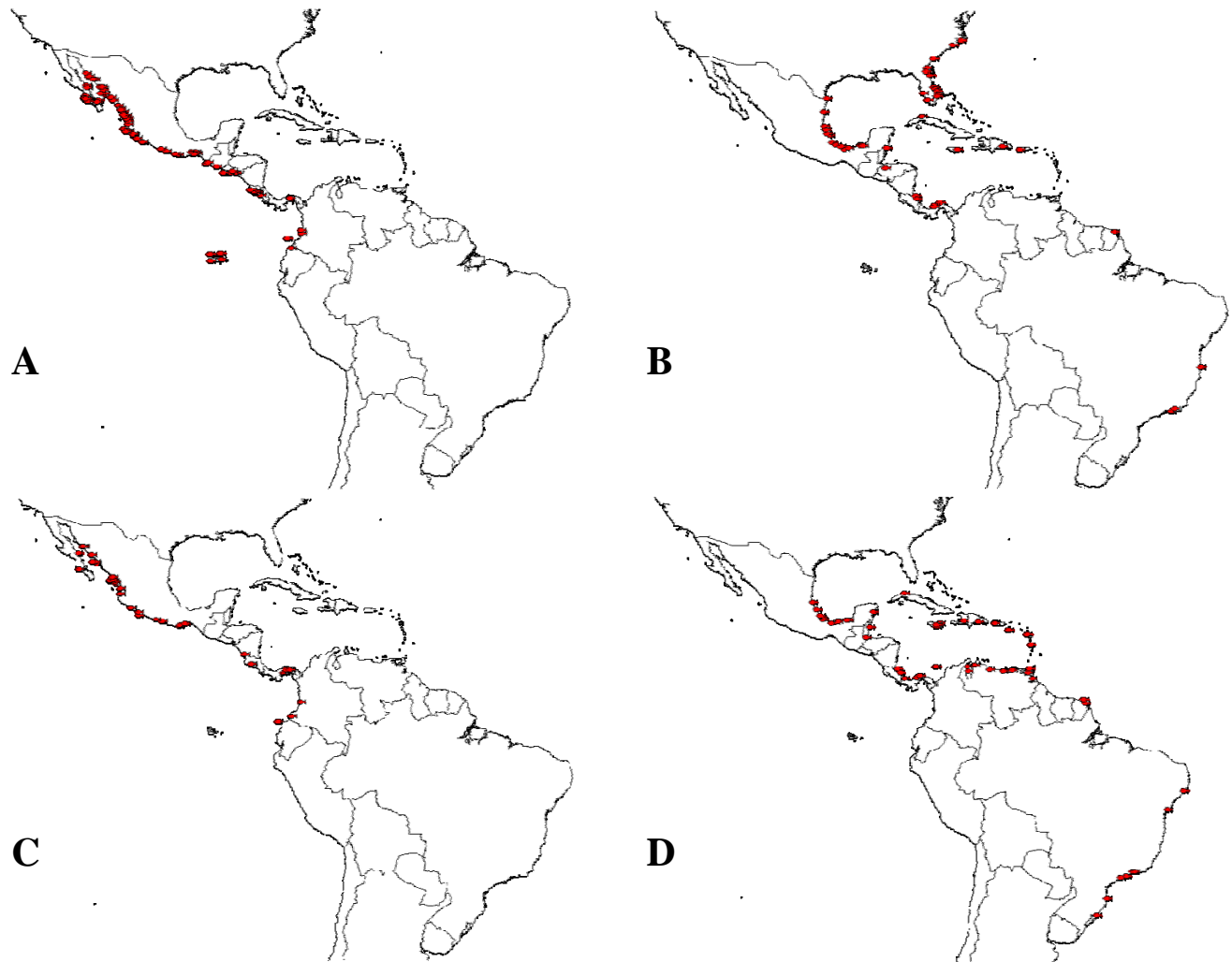


Figura 15. Registros de distribución de A) *D. brevirostris*; B) *D. auratus*; C) "*D.*" *aureolus* y D) *D. rhombeus*, a partir de la información obtenida de los datos de recolecta de museos y colecciones científicas, así como de la literatura.

A las dos especies del Pacífico, se les ha registrado en las mismas provincias con excepción de la provincia de Galápagos donde solo se conoce a *D. brevisrostris*. En la vertiente del Atlántico *D. auratus* tiene una distribución más nórdica, la cual abarca la región de Carolina *D. rhombeus* se restringe hacia el sur en la parte tropical, hasta la región oriental de de Sudamérica (Fig. 15).

Con base en la información obtenida de estos registros, se utiliza el esquema de las regiones y se elaboró una matriz de datos donde se marca la ausencia y presencia de las especies en tales áreas (Tabla 7).

Tabla 7. Matriz de datos: presencia o ausencia de las especies en las provincias propuestas por Briggs (1974) y Castro-Aguirre (1983): A) *D. auratus*, B) *D. brevisrostris*, C) *D. rhombeus* y D) “*D.*” *aureolus*.

Regiones zoogeográficas	Provincias	A	B	C	D
Región de California	Cortés (Sinuscaliforniana Castro Aguirre, 1983)	0	1	0	0
Región del Pacífico Oriental	Mexicana	0	1	0	1
	Panámica	0	1	0	1
	Galápagos	1	1	0	0
Región del Atlántico Occidental	Caribeña	1	0	1	0
	Antillana	1	0	1	0
	Brasileña	1	0	1	0
Región de Carolina	Región de Carolina	1	0	1	0
Región de Sudamérica	Oriente de Sudamérica	1	0	1	0
Área ancestral hipotética		0	0	0	0

La matriz fue analizada y resultó un solo árbol de menor longitud (L = 4 pasos) con un CI: 1.0; HI: 0.0; RI: 1.6; RC: 1.0.

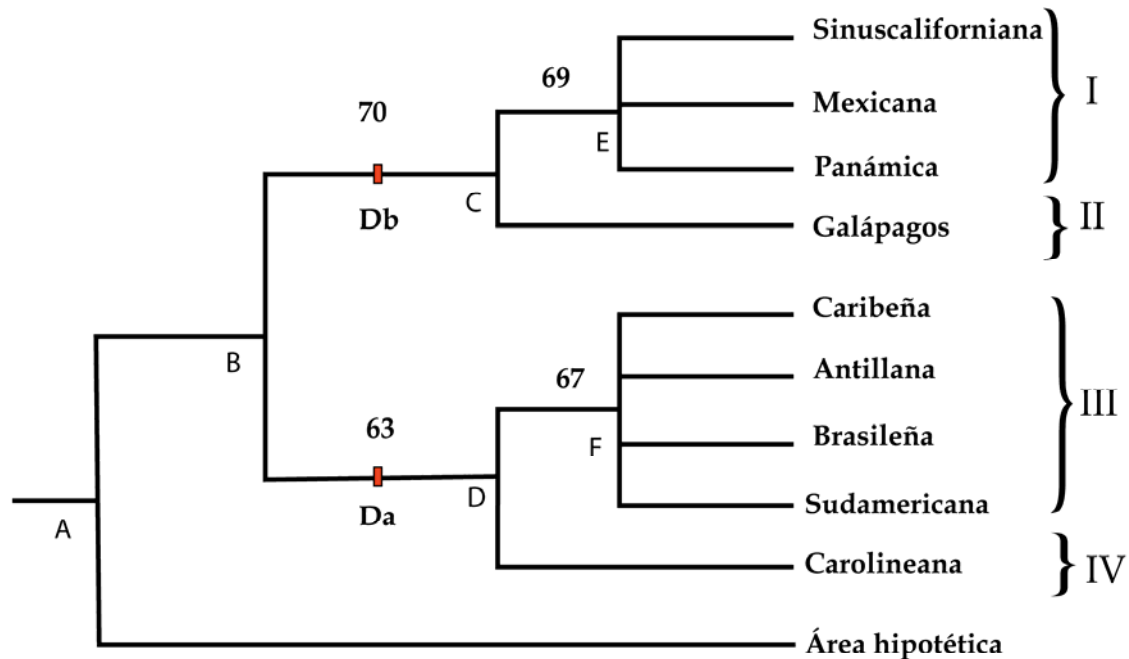


Figura 16. Árbol de menor longitud (4) obtenido del análisis de una matriz de datos de ocho provincias zoogeográficas propuestas por Briggs (1974) y Castro-Aguirre (1983): I) Región de California [RC] + Región del Pacífico Oriental [RPO]; II) Provincia de Galápagos [RPO]; III) Región del Atlántico Occidental [RAO] + Región de Sudamérica [RSA]; IV) Región de Carolina [RCA]. Los cuadros en rojo indican la presencia de las especies, *D. auratus* (Da), *D. brevis* (Db). Los valores que se muestra sobre los clados indican el porcentaje obtenido con la prueba de bootstrap, para verificar la topología de un árbol.

Descripción del cladograma:

NODO A: Incluye la rama del Área hipotética y el clado B que agrupa a todas las regiones.

NODO B: Constituido por el nodo C (regiones y provincias del Pacífico: Sinuscaliforniana, Mexicana, Panámica y Galápagos) y nodo D (regiones y provincias del Atlántico: Carolina, Caribeña, Antillana, Brasileña, y Sudamericana)

NODO C (provincias del Pacífico): este nodo se define por la presencia de *D. brevis*, y lo compone el nodo E (donde se incluyen las provincias de Sinuscaliforniana, Mexicana, Panámica) y una rama terminal que separa a la provincia de Galápagos.

NODO D (provincias del Atlántico): El nodo se define por la presencia de *D. auratus* y formada por el nodo F (Caribeña, Antillana, Brasileña y Sudamericana) y la rama terminal que delimita a la región de Carolina.

NODO E: Se Conforman por la tricotomía de las provincias sinuscaliforniana [SC], Mexicana y Panámica [RPO].

NODO F: Politomía que involucra a las provincias Caribeña, la Antillana, Brasileña [RAO] y la región sudamericana.

Se procedió a reemplazar estos resultados en el cladograma de especies que resultó del análisis filogenético (Fig. 17).

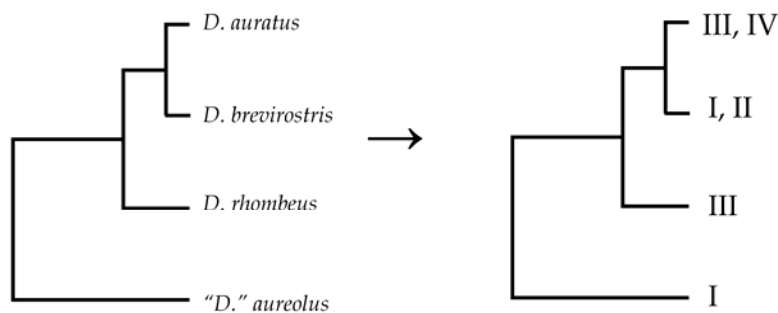


Figura 17. Sustitución de los resultados obtenidos en el análisis biogeográfico, al cladograma de las especies de *Diapterus*.

Con estos resultados, se observa una clara correlación entre las provincias que integran la vertiente del Pacífico como las del Atlántico, como resultado de la comunicación que tenían ambas cuencas antes de la última emergencia del istmo de Panamá durante el plioceno (3.1 - 3.5 ma.), lo cual pudo haber originado un evento vicariante en diversas especies marinas.

6. DISCUSIÓN

Taxonomía de *Diapterus*.

El género *Diapterus* está formado por siete especies nominales, de las cuales solo cuatro nombres son válidos y tres son sinónimos. De acuerdo con esto *D. auratus* (con dos sinónimos: *G. olisthostoma* y *D. evermanni*) y *D. rhombus* (con un sinónimo: *D. limnaeus*) son consideradas como especies válidas para el Atlántico occidental; mientras que en el Pacífico oriental se presentan "*D.*" *aureolus* y *D. brevirostris* (Deckert y Greenfield, 1987; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; González-Acosta *et al.*, 2007b). No obstante, debido a las diferencias que exhibe "*D.*" *aureolus* con referencia a la diagnosis de *Diapterus*, se pone en duda el estatus de esta especie y su inclusión dentro del género, sin embargo para propósitos del presente estudio se mantuvo el estatus nomenclatural de esta especie. Más adelante se discuten algunos aspectos referentes a la taxonomía de la misma.

El binomio *Gerres peruvianus* se considera como dudoso, debido a que el espécimen utilizado para describir a esta especie no coincide con las características ya establecidas para las especies del género *Diapterus*. Deckert (1973) mencionó un parecido morfológico entre esta especie y *Gerres abbreviatus* (= *G. erythrourus*, *sensu* Iwatsuki *et al.*, 1998). Por su parte González-Acosta *et al.* (2007b) comentó algunas similitudes entre *G. peruvianus* y *G. cinereus*, incluso en la presencia de aserraciones en el preopérculo, sin embargo estos autores concluyeron sobre la necesidad de llevar a cabo un estudio más detallado para clarificar el estatus taxonómico de *G. peruvianus*, en tanto se propone mantener el estatus de esta especie como *insertae sedis* (González-Acosta *et al.*, 2007b)

Gerres aureolus fue asignado al género *Diapterus* por Jordan y Evermann (1896), el cual tomó en cuenta la presencia de una aserración en el preopérculo y de un preorbital sin aserraciones. Sin embargo, esta clasificación fue puesta en duda a partir del estudio realizado por Deckert (1973), quien a partir de una exhaustiva revisión del género *Diapterus* y sus especies, estableció una serie de criterios para asignar a "*D.*" *aureolus* dentro de un nuevo género al cual dio el nombre de *Schizopterus*, que hace referencia a la separación (a manera de una notable escotadura) que se presenta entre las porciones de espinas y radios de su aleta dorsal. Además, el autor menciona seis características adicionales para establecer la diagnosis de este género (*e.g.*

cuerpo ovalado, número de escamas en la línea lateral, longitud de la segunda espina en la aleta anal, etc.). No obstante, sus resultados no se dieron a conocer mediante su publicación, así que esta designación nunca se realizó de manera formal (Deckert y Greenfield, 1987). En el presente estudio se pudo constatar que además de las características de “*D.*” *aureolus* comentadas por Deckert (1973); existen una serie de caracteres morfológicos (en particular aquellos de tipo osteológico), que difieren con las características diagnósticas que definen al género *Diapterus*, como la presencia de un proceso en el hueso frontal o un urohial alto (Tabla 5).

Hasta el momento la situación taxonómica de “*D.*” *aureolus* no estaba bien definida, a pesar de que existen las evidencias morfológicas suficientes para afirmar lo que en su momento propuso Deckert (1973), por lo tanto, es necesario llevar a cabo un estudio que clarifique el estatus taxonómico de esta especie. En el presente, se proporcionan y discuten algunos resultados a este respecto.

Caracteres merísticos y morfológicos

Al hacer referencia a las características merísticas de estas especies, se encontró que en la mayoría de los conteos se presenta un traslape entre las mismas (tabla 3). La fórmula de la aleta dorsal es IX, 10, lo que es común en todas las especies de guerreidos en América. Por su parte, la aleta anal en *Diapterus* se presenta con III, 8, excepto en *D. rhombeus* cuya fórmula es II, 9, otra especie que presenta el mismo número de espinas anales, es *Ulaema lefroyi* (II, 8) y *E. brasiliensis* presenta III, 7 un radio menos comparado con las otras especies de *Eugerres* que presentan III, 8. Al parecer solo *Gerres* y *Eucinostomus* parecen tener una fórmula definida en la aleta anal: III, 7.

El número de escamas de la línea lateral no aportó información relevante para la distinción de las especies. En contraste, el número de de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial fue el carácter merístico que permitió la discriminación de especies: *D. rhombeus* presenta de 14 a 20 branquiespinas; “*D.*” *aureolus* 12 a 16 y *D. brevirostris* 12 a 15; en tanto que *D. auratus* presentó de 10 a 13 (tabla 3). Se ha reportado que en las especies del género *Eugerres*, el número de branquiespinas permite diferenciar a las especies del Pacífico oriental: *E. lineatus* y *E. axilaris* (15-20 vs 11-14 *sensu* González-Acosta *et al.*, 2005), las cuales habían tenido una

serie de confusiones por la incorrecta asignación en los conteos de las mismas (e.g. Meek y Hildebrand, 1925).

Los rasgos observados en la morfología externa, permiten distinguir a dos conjuntos de especies: 1) con cuerpo romboidal; segunda espina de las aletas dorsal y anal, engrosadas; aleta dorsal sin una escotadura que llegue a la base (e.g., *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus*), 2) con cuerpo oval; segunda espina de las aletas dorsal y anal, no engrosadas; con una notable escotadura en la aleta dorsal que llega hasta su base ("*D.*" *aureolus*). El primer conjunto de caracteres es compartido con las especies de *Eugerres*, sin embargo, la segunda composición resulta exclusiva para *D. aureolus*.

Otro dato que también se valoró durante la evaluación de las especies, fue la longitud de las espinas dorsales, se encontró que la tercera espina es un poco más larga que la segunda; que la cuarta en muchos casos es casi de la misma longitud que la segunda y que a partir de la quinta espina, la longitud se reduce de manera abrupta. Por otra parte, se determinó que "*D.*" *aureolus* presenta una segunda espina anal más corta, en comparación con la de las otras tres especies del género (fig. 13), cuya espina es más larga.

Una característica de la morfología interna de *D. brevirostris*, que fue reportada por Deckert (1973), se refiere a la presencia de un divertículo en la vejiga natatoria; dicha estructura se extiende hacia la parte posterior y rebasa la posición del hueso interhemal. Esta característica no existe en las demás especies del género *Diapterus*, pero si se pudo determinar que la comparte con *G. cinereus* (fig. 9).

Caracteres osteológicos

Los estudios referentes al sistema esquelético de los peces son indispensables, ya que de esa forma se pueden entender muchas de las funciones realizadas por estos, como su locomoción, alimentación, reproducción, depredación etc. El estudio de algunas estructuras óseas permite conocer, la edad, el sexo o el origen geográfico del pez; así como su morfología o merística, ayudan a la identificación o incluso clasificación de los peces (Rojo, 1991). Por otro lado, durante

la ontogenia, la aparición y desarrollo de algunas de estas estructuras puede dar indicios de la evolución de las especies (Rojo, 1991).

Bajo este contexto, la osteología contribuye en forma importante al análisis taxonómico y al establecimiento de las relaciones filogenéticas de los peces (Kong-Urbina y Valdés-Saavedra, 1994), por lo que a pesar de la incorporación de datos moleculares en los análisis de tipo filogenético, los caracteres morfológicos siguen siendo valiosos para establecer este tipo relaciones en los peces (Johnson, 1980).

Como ya se mencionó en el apartado de los antecedentes, existen algunos trabajos que abordan la osteología de la familia Gerreidae, los cuales en su mayoría son referidos a la descripción de sus principales estructuras esqueléticas (e.g., Gregory, 1933; Picciolo, 1960; Kusaka, 1974; Andreata y Barbiéri, 1981; Barceló-Márquez, 1998; Kobelkowsky y Alemán-Rivero, 2000; Kobelkowsky, 2004) y en algunos casos, abordan aspectos comparativos entre taxones (Andreata, 1979, 1988; Kobelkowsky, 2003)

En el presente estudio, se determinó que las especies examinadas presentan una morfología ósea muy similar entre ellas y que las variaciones estructurales son muy particulares (crestas neurocráneas, vómer, urohial, complejo hioideo, basihial etc.). Los guerreidos tienen un hocico protractil, donde el hueso premaxilar presenta un proceso ascendente muy desarrollado, cuyo mecanismo facilita la proyección del hocico para alcanzar su alimento (Cyrus y Blaber, 1982). Dentro de esta característica intervienen una serie de estructuras que involucran a los huesos de la mandíbula, suspensorio, arcos branquiales, arcos hioideos, serie opercular, e incluso en los suborbitales. Las diferencias más conspicuas se localizan en la región de la cabeza y corresponden a la forma de los huesos lacrimal (con margen anterior convexo o cóncavo), urohial (la altura y forma varían según el género), basihial (ensanchado o no ensachado) y la barra hioidea (con perfil convexo o cóncavo). También el tipo de dentición de las placas faríngeas fue relevante para la distinción de géneros (caniniforme o molariformes), al igual que la aserración o no aserración del preopércular.

La presencia de una cresta supraoccipital muy desarrollada es una característica distintiva de los guerreidos (excepto *E. mexicanus sensu* González-Acosta, 2005). La altura es mayor en las especies de *Eugerres* y *Diapterus* (Andreato, 1989; González-Acosta, 2005); sin embargo, el ancho de esta estructura es superior en el género *Diapterus*, ya que la modificación de los huesos frontales, en particular sus crestas y la presencia de un proceso en la parte medial del frontal, le proporcionan un mayor tamaño.

Asimismo, el neurocráneo presenta una serie de crestas en la superficie dorsal, las cuales pueden estar asociadas a los canales nerviosos en este grupo de peces. Se observó la presencia de dos crestas ubicadas sobre la superficie del parietal y del frontal, las cuales llegaban a fusionarse en algunos guerreidos, dicha unión recibe el nombre de cresta frontal-parietal o cresta parietal *sensu* Kobelkowsky (2003). Esta fusión no está presente en las especies de *Diapterus*, ya que cada cresta es independiente, por lo que se considera que su ausencia es una derivación del género con respecto a otros guerreidos. En el caso de *Eugerres*, Kobelkowsky (2003) menciona la misma disposición que en *Diapterus*, sin embargo, se pudo observar que en *E. plumieri* y *E. lineatus* si se presenta, interrumpida a través de una escotadura, pero la unión se mantiene.

También se encontraron diferencias en la base del neurocráneo, a través del desarrollo de una quilla o cresta del paraesfenoides, la cual forma parte de la región orbital y puede ser algo variable entre los géneros de la familia Gerreidae. En la base de neurocráneo, se presenta un proceso aductor del arco palatino y la apófisis faríngea, ambas características son observadas en especies de lábridos, spáridos y hemúlidos *sensu* Rosen y Paterson (1990). En los guerreidos estas estructuras son más conspicuas en las especies de *Eugerres* y *Diapterus*, excepto en "*D.*" *aureolus* donde se observan poco desarrolladas.

La presencia de crestas en el vómer de *D. rhombeus*, difiere de lo establecido por Kobelkowsky (2003) quien sugirió que esta disposición puede ser utilizada para distinguir a los complejos genéricos *Gerres-Eucinostomus* "con crestas en el vómer" y *Diapterus-Eugerres* "sin crestas en el vómer". Esta característica no se menciona en el trabajo de Andreato (1988), aunque si fue comentada por Barceló-Márquez (1998) quien no lo señala como una característica de carácter diagnóstico.

Por lo que respecta a la morfología que caracteriza al hueso urohial, ha sido demostrada su utilidad como carácter diagnóstico para la diferenciación entre especies (e.g., Kusaka, 1974; Arratia y Schultze, 1990; Burnes-Romo, 2006) y de modo particular, para los géneros y especies de la familia Gerreidae (Kobelkowsky, 2003; González-Acosta et al., 2005). En las especies del género *Diapterus*, el urohial es alto y su margen dorsal es elevado (forma de timón, *sensu* González-Acosta *et al.*, 2007), en comparación con la morfología que se presenta en otros gerreidos, incluso de aquella presente en “*D.*” *aureolus*.

La disposición del esqueleto caudal en los gerreidos, así como el número elementos que lo componen, corresponden a los que presenta un percoideo basal (*sensu* Johnson, 1984). La forma de los epurales es una característica que permite discriminar a los géneros de este grupo de peces. De acuerdo con lo que señaló De la Cruz-Agüero (2001), la base del epural 1 en el complejo genérico de *Eucinostomus*–*Gerres* esta ensanchado; mientras que en el complejo *Diapterus*–*Eugerres*, la base es angosta.

Filogenia

Uno de los objetivos principales del cladismo, es la reconstrucción de la genealogía de las especies, con base en la presencia de características derivadas compartidas (= sinapomorfias), para la determinación de grupos monofiléticos o naturales. De modo que a partir del establecimiento de hipótesis filogenéticas sea posible la propuesta de un sistema de clasificación que este lo más apegado posible a la biología y evolución de la especie bajo estudio (Mayden y Wiley, 1992; Morrone, 2001).

En la presente investigación, se establece por primera vez una posible hipótesis sobre la filogenia del género *Diapterus*, basada en la inclusión y análisis de caracteres morfológicos (anatomía externa, coloración y osteológicos). De acuerdo con los resultados obtenidos, se determina la monofilia del grupo a partir del establecimiento de ocho sinapomorfías que apoyan al clado que agrupa a los “diapteriformes”. Tales resultados coinciden con las conclusiones que presentó De la Cruz-Agüero (2001), respecto a la afinidad filogenética que se presenta entre *Eugerres*–*Diapterus* y *Eucinostomus*–*Gerres*; una conclusión similar fue establecida por Ruiz-

Carus y Uribe-Alcocer (2003) y Benítez-Cortés (2005). En dichos estudios se determinó que *G. cinereus* se presenta como la especie menos derivada dentro del clado de los Gerreidae.

El clado de los diapteriformes, se conforma de dos ramas, una lo forma "*D.*" *aureolus* y la otra rama agrupa a las especies de *Diapterus* (*sensu stricto*). Las sinapomorfias que definen la monofilia, en su mayoría son observadas en estructuras relacionadas con la región del neurocráneo y banquiocráneo, de entre estas características sinapomórficas destaca la ausencia de una cresta frontal-parietal.

El clado representado por *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus*, está definido por cinco sinapomorfias de las cuales, la presencia de un proceso o rama en el hueso frontal debe considerarse como relevante, ya que ningún otro guerreido presenta esta disposición y quizás se trate de una novedad morfológica, debido a que ningún trabajo de tipo osteológico realizado en otros géneros de guerreidos lo han mencionado. Las especies que se observan más emparentadas son *D. auratus* y *D. brevirostris*, por lo que son consideradas en este estudio como especies hermanas. En una rama aparte se encuentra *D. rhombeus*, definida por una autopomorfia la cual se refiere al amplio desarrollo de la apófisis faríngea situada en la base del neurocráneo, tal disposición no se observó en ninguna otra especie examinada.

La rama terminal donde se ubica la especie "*D.*" *aureolus* se encuentra definida por tres homoplasias, una de ellas es resultado de una convergencia con *E. currani* al compartir el patrón de pigmentación en la aleta dorsal (en tres bandas); mientras que las otras dos homoplasias que se refieren a la presencia de un paraesfenoides sin quilla y proceso coronoides del angular sin forma de gancho, quizás podrían considerarse como una reversión ya que de acuerdo a la evidencia ontogénica (Álvarez-Pliego, 2004; Ortiz-Galindo *et al.*, 2008) esta disposición ha sido observada en estados iniciales del desarrollo de algunos guerreidos.

En resumen, ante la evidencia de los resultados filogenéticos y la comparación de los caracteres morfológicos de manera estricta, se debe considerar al género *Diapterus* como una agrupación de tres especies: *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus*, asimismo que la especie "*D.*" *aureolus* comparte algunas características propias de los "diapteriformes" que la determinan como un

grupo hermano de *Diapterus*. Sin embargo, es necesario realizar un estudio que permita clarificar el estatus taxonómico de esta última. Por otro lado, el género *Eugerres* es el que presentó una mayor afinidad filogenética con las especies de *Diapterus*.

Biogeografía.

Los gerreidos tienen una distribución en áreas tropicales y subtropicales, por lo general se les encuentra en bahías, lagunas costeras y estuarios con fondos suaves y arenosos (Grove y Lavenberg, 1997); aunque algunas especies tienen tendencia marcada a la invasión periódica, estacional o cíclica hacia aguas continentales (lagunas costeras), aunque también puede estar restringida a ambientes fluviales como es el caso de *E. mexicanus* (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; González-Acosta *et al.*, 2007a). *Pentaprion* y *Parequula* están restringidos al Indopacífico en ambientes marinos costeros con fondos arenosos y fangosos (Woodland, 2001), en esta región también se encuentra representada la mayoría de las especies del género *Gerres*. En tanto que en América los géneros endémicos de esta área son *Eugerres*, *Diapterus* y *Eucinostomus* (con excepción de *E. melanopterus* que presenta una distribución anfiatlántica). Por su parte, el género *Gerres* está representado con una sola especie anfiamericana.

Dos de las cuatro especies de *Diapterus*, se distribuyen en el Pacífico oriental tropical: “*D.*” *aureolus* y *D. brevirostris*, esta última registrada en las Islas Galápagos. Las otras dos especies (*D. auratus* y *D. rhombeus*) se distribuyen en el Atlántico occidental. La mayoría son de ambientes marinos eurihalinos (entre 0 a 45 o/oo), excepto “*D.*” *aureolus* que se podría vincular a ambientes estenohalinos (28 – 36.5 o/oo) (Castro-Aguirre *et al.*, 1999).

El registro más sureño en las costas del Atlántico occidental lo presenta *D. rhombeus* en Santa Catarina, Brasil (27°30'S, 48°W; Floeter *et al.*, 2003) y hacia el norte, *D. auratus* en Carolina del Norte, E.U.A. Aunque existe el registro de un espécimen de *D. rhombeus* al este de Hampton, Nueva York (Austin, 1973), sin embargo este dato se considera como dudoso mientras no se conozca más a detalle su origen ya que esta especie habita ambientes tropicales e incluso solo está registrada su presencia a partir de las Antillas (Deckert y Greenfiel, 1987).

Por su parte, en el Pacífico oriental el registro mas norteño corresponde a “*D.*” *aureolus* y *D. brevirostris*, ambas especies se distribuyen desde la bahía de Guaymas, dentro del Golfo de California y en la costa occidental de la Península de B.C.S. en Bahía Magdalena, México; por otro lado, el registro mas sureño de estas especies corresponde a *D. brevirostris* en Puerto Pizarro, Perú (Chirichigno, 1998).

De acuerdo a los resultados obtenidos en el análisis biogeográfico, es incuestionable que existe una relación en la actual distribución de las especies de *Diapterus* con respecto a la antigua unión que existía entre las cuencas oceánicas de América. La presencia de especies “anfiamericanas” como *G. cinereus* o de especies “gemelas” como *E. currani* – *E. melanopterus* (De la Cruz-Agüero, 2001), así como muchos otros organismos reportados bajo este esquema, hace más evidente dicha relación (Briggs, 1974).

La separación del Pacífico oriental tropical y del Mar Caribe, es reciente, durante el Cretácico superior la unión de estos océanos era parcial, luego aumento el intercambio de aguas y por lo tanto la comunicación entre ambas cuencas. En el Oligoceno, se mantiene una separación parcial y en el mioceno superior, ya existe una conexión de aguas profundas entre ambos océanos pero sigue siendo somera hasta el plioceno. La emersión total de del istmo centroamericano fue hace unos 3 m.a. y separó al Pacífico y el Atlántico, como se observa la actualidad (Rich y Rich, 1983). Este evento geológico asociado a diversos cambios físicos que se presentaron a causa del cierre del estrecho panamico, interrumpió el intercambio de fauna y causaron la extinción de algunas especies, la supervivencia de otras y evolución de nuevas formas.

Bajo este contexto, las especies del género *Diapterus* deben de haber pasado por un proceso de vicarianza debido a estos eventos, lo que restringió la distribución de éstas como en la actualidad se conoce. No obstante, de acuerdo a los pocos registros fósiles que se tienen de los guerreidos y en particular de *D. rhombeus*, que datan de finales del Mioceno (Nolf y Stringer, 1992), se puede establecer que el proceso de especiación en el grupo *Diapterus* pudo haberse iniciado antes de la última emersión del istmo centroamericano, lo que podría ser una explicación de la posición de *D. rhombeus* en el cladograma de *Diapterus* (fig. 17). Asimismo, es probable que el proceso de especiación continuó después de la separación de las cuencas oceánicas, lo que explicaría la

relación entre *D. auratus* y *D. brevirostris*. Con respecto a “*D.*” *aureolus* su posición no es muy clara, quizás se trate de una forma de diapteriforme ancestral que tenía una distribución amplia y que debido a estos cambios en el ambiente, se dio un proceso de vicarianza que la dejó aislada a los mares del Pacífico oriental.

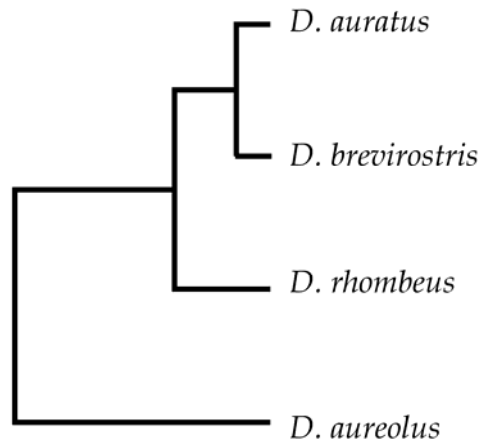


Figura 18. Cladograma de las especies de *Diapterus*.

Deckert y Greenfield (1987) y González-Acosta (2005) mencionaron que el patrón de distribución anfiamericano es similar entre las especies de *Diapterus* y *Eugerres*. Este patrón también ha sido comentado y corroborado en otras especies de guerreidos como las de *Eucinostomus* (De la Cruz-Agüero (2001) y en otros grupos de peces percoideos como los hemúlidos del género *Anisotremus* (Tavera-Vargas, 2006).

En el Pacífico oriental, *D. brevirostris* y “*D.*” *aureolus*, presentan un patrón de distribución muy parecido, ambas especies se presentan en las provincias Mexicana y Panámica localizadas en áreas tropicales y subtropicales; más al norte también se distribuyen en la provincia de Cortés (Sinuscaliforniana de Castro-Aguirre, 1983) la cual es de ambiente templado-cálido a subtropical. Castro-Aguirre *et al.* (1999), mencionó que “*D.*” *aureolus* en algunas zonas de esta provincia parece ser más abundante que *D. brevirostris*, lo que podría estar indicándonos que estas áreas presentan características que favorecen a la biología y por lo tanto la distribución de la especie.

Una característica que podría indicar una barrera para la distribución de ambas especies y a su vez, una de las posibles causas de especiación, tiene que ver con el intervalo de tolerancia a la salinidad, ya que debido a la condición eurihalina de *D. brevirostris* (similar que en las otras dos especies de *Diapterus* del Atlántico) y la de tipo estenohalina de "*D.*" *aureolus*, la primera puede hacer incursiones en aguas continentales como los sistemas estuarino-lagunares de condiciones mixohalinas, mientras la segunda especie está restringida a sistemas marinos o hipersalinos (Deckert, 1973), lo cual quizás no sea favorable (si consideramos que esta especie es poco abundante), ya que se sabe que estos son lugares donde los guerreidos encuentran refugio, alimentación y crianza (González-Acosta, 1998).

La presencia de *D. brevirostris* en la provincia de Galápagos (Grove y Lavenberg, 1997), así como *E. currani* y *E. dowii* (De la Cruz-Agüero, 2001) o de cualquier otro tipo de organismo en islas oceánicas, siempre es tema de debate para tratar de entender su incursión en esa zona, la cual nunca ha estado en contacto directo con el continente. Bajo el marco del dispersalismo, se han generado una serie de hipótesis para explicar la distribución de especies. La incursión puede ser dada a través del agua (hidrocoria), a través del aire (anemocoria) sobre otros organismos (zoocoria) o introducidos por el hombre (antropocoria) (Lanteri, 2003). En el caso de *D. brevirostris* y las otras especies señaladas, su presencia en la provincia de Galápagos (Grove y Lavenberg, 1997), podría explicarse con un evento de hidrocoria, por el desplazamiento de sus larvas a través de corrientes marinas. Sin embargo se requiere de mayor información ecológica de las especies para afirmar esto.

La amplia distribución que presentan *D. auratus* en las provincias del Atlántico occidental, coincide con la distribución de *E. plumieri* (González-Acosta, 2005), con excepción de la provincia oriental de Sudamérica donde solo se encuentran registradas las especies de *Diapterus*. Deckert y Greenfield (1987) tomaron como referencia la clasificación de Robins (1971), quien dividió a la ictiofauna continental del Atlántico occidental en ictiofauna norteña (Florida, Golfo de México y Caribe) e ictiofauna sureña (Guyanas, Venezuela hasta Brasil), estos autores señalaron que las especies de *Eugerres* muestran una distribución discontinua: *E. plumieri* es considerada como una especie del norte mientras que *E. brasilianus* forma parte del componente sureño, por su parte, las especies de *Diapterus* son componentes de ambas regiones. Sin embargo,

esto no es del todo exacto, ya que en *D. auratus* tiene presencia en las costas de Florida pero no así *D. rhombeus*, aunque como se señaló antes, existe un registro norteño de esta última especie (Austin, 1973) que debe ser considerado con reserva.

Se desconoce el origen del grupo de los “diapteriformes” ya que no se cuenta con muchos registros fósiles; salvo los descritos por Nolf y Stringer (1992) de *D. rhombeus* en el Mioceno (2.3 a 5 m.a.) y que corresponden a una localidad en República Dominicana. Por su parte, Ruiz-Carus y Uribe Alcocer (2003) establecieron la posibilidad de un origen reciente para este grupo, a partir de diferencias moleculares encontradas entre algunas especies.

De la Cruz-Agüero (2001) y González-Acosta (2005) sugirieron que el origen de los guerreidos americanos pudo haberse dado durante la formación y presencia del corredor marino del Mar de Tethys en el Cámbrico, cuya extensión abarcaba desde el Pacífico oriental, centro del Atlántico, Mediterráneo, Océano Índico y Pacífico occidental (Ekman, 1953). Es probable que muchos de los guerreidos ancestrales se distribuían a lo largo de todo este sistema marino y de manera posterior, debido al movimiento de placas continentales a finales del cretácico y a la formación del Atlántico se comenzaron dar procesos de aislamiento y extinción (Brown y Lomolino, 1998; De la Cruz-Agüero, 2001), lo que ocasionó, que algunos grupos quedaron restringidos al continente americano y estos a su vez dieron origen, por diversos procesos de especiación, a los grupos endémicos en esta región (*Diapterus* y *Eugerres*).

7. CONCLUSIONES

- Las especies del género *Diapterus* forman un grupo monofilético.
- El grupo está formado por dos clados o linajes:
 - 1) Agrupa a las especies de *Diapterus* (*sensu stricto*): *D. auratus*, *D. brevirostris* y *D. rhombeus*
 - 2) Conformado por “*D.*” *aureolus*, cuyo estatus taxonómico dentro del género *Diapterus* es cuestionable.
- *D. auratus* y *D. brevirostris* son consideradas como especies hermanas
- El “grupo hermano” del género *Diapterus* es *Eugerres*.
- La actual distribución geográfica de las especies de *Diapterus* son consecuencia de eventos de vicarianza y de dispersión.
- Al parecer los procesos de cladogénesis en el género *Diapterus* se iniciaron antes de la emersión final del istmo centroamericano.

8. RECOMENDACIONES

La aplicación de la osteología para la obtención de datos en los análisis de tipo filogenético son de gran importancia, por eso se recomienda hacer uso de esta herramienta sobre todo de la región del neurocráneo y branquiocráneo.

Para la revisión del sistema esquelético de los peces, resulto de gran ayuda la utilización de dos técnicas: la de transparentación y tinción diferencial (Pottoff, 1984) y el protocolo de extracción de esqueletos (Burns y Everly, 2001), ya que nos permite conocer más a detalle la morfología de las estructuras óseas, por lo que se sugiere el uso combinado en futuros estudios.

La aplicación de otro tipo de caracteres como los del sistema muscular, nervioso o moleculares, son muy importantes para complementar este tipo de estudios.

Se hace necesario una revisión taxonómica de la especie "*D.*" *aureolus* para definir su estatus taxonómico.

9. LITERATURA CITADA

- Allen, G.R. y D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the tropical Eastern Pacific*. Univ. Hawaii Press. Honolulu. 332 pp.
- Álvarez del Villar, J. 1970. Peces mexicanos (claves). Inst. Nal. Inv. Biol. Pesq. Méx. *Ser. Invest. Pesq.*, pp 1-166.
- 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. La Paz, Baja California Sur, México. 90 p.
- Andreatta, J.V. 1979. Osteologia da nadadeira caudal de *Diapterus Ranzani* e *Eucinostomus Baird* e Girard (Perciformes, Percoidei, Gerridae). *Rev. Brasil. Biol.* 39 (1): 237-258.
- 1988^a. Revisão taxonômica do gênero *Diapterus* Ranzani, 1840 (Pisces, Perciformes, Gerreidae). *Acta Biol. Leopold.* 10 (1): 59-103.
- 1988^b. Considerações sobre a osteologia cefálica do gênero *Diapterus* Ranzani, 1840 (Pisces, Perciformes, Gerreidae). *Acta Biol. Leopold.* 10 (2): 183-222.
- Andreatta, J.V. y L.R.R. Barbieri. 1981. Osteologia cefálica do cranio de *Diapterus brasiliensis* Cuvier, 1830 (Perciformes, Percoidei, Gerreidae). *Rev. Brasil. Biol.* 41 (3): 565-574.
- Arratia, G. y H.P. Schultze. 1990. The urohial: development and homology within osteichthyans. *J. Morph.* 203: 247-282.
- Austin, H.A. 1971. Some aspects of the biology of the rhomboid mojarra *Diapterus rhombeus* in Puerto Rico. *Bull. Mar. Sci.* 21 (4): 886-903.
- 1973 Northern range extension of the rhomboid mojarra, *Diapterus rhombeus* Cuvier and Valenciennes (Gerreidae). *Chesapeake Sci.* 14 (3): 222
- Ayala Pérez, L.A., B.A. Gómez Montes, J. Ramos Miranda. 2001. Distribution, abundance and population parameters of *Diapterus rhombeus* (Pisces: Gerridae) in the Terminos Lagoon, Campeche, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 49 (2): 635-6342
- Barceló-Márquez, A. C. 1998. Osteología de *Diapterus rhombeus* (Valenciennes, 1830) (Pisces: Gerreidae). Tesis de Licenciatura en Biología Marina, Universidad de Oriente, Boca del Río, Venezuela. 99 p.
- Bailey, R.M. y T.E. Moore. 1963. Request that the international commission rule to correct homonymy in the names of the family- group based on *Gerris* and *Gerres*. *Bull. Zool. Nomencl.* Vol. 20 (4) 307-308- (opinión No. 962 [caso 1556]).

- Benítez-Cortés, O. 2005 Contribución al estudio de la filogenia molecular de los peces de la familia Gerreidae en México. Tesis de Maestría en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos, CICIMAR-IPN. La Paz, Baja California Sur, México. 55 p.
- Briggs, J.C. 1974 *Marine zoogeography*. New York. McGraw-Hill. 475 p.
- Burnes-Romo, L.A. 2006. Urohiales de especies selectas de peces del Pacífico Oriental. Tesis Licenciatura, Universidad Autónoma de Baja California Sur. La Paz, B.C.S. 88 p.
- Burns, P. y A. Everly. 2000. Preliminary Protocol for Preparing fish Skeletons. Ichthyology Department, Museum of Comparative Zoology. Harvard University. <http://www.mcz.harvard.edu/fish/skeltechnique.htm>. [acceso 23 de junio 2005]
- Bussing, W.A. 1995. Gerreidae: Mojarras, p. 1114-1128. In W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y 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.
- Cabrera-Peña, J., Y. Solano López y M. Mora Hernández. 1996. Growth of *Diapterus peruvianus* (Pisces: Gerreidae) in the Damas and Palo Seco estuarios, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 44 (2-B): 935-937.
- Cantor, T. E. 1850. Catalogue of Malayan Fishes. *Jour. Roy. Asiat. Soc. Bengal.* 18, 1849 (1850): 983-1042
- Carpenter, K.E. y G. D. Jonson. 2002. A phylogeny of sparoid fishes (Perciformes, Percoidae) based on morphology. *Ichthyol. Res.* (2002) 49: 114-127.
- Castro Aguirre, J.L. 1978. *Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos*. Depto. de Pesca, Méx., Ser. Científ. 19: 298 p.
1983. Aspectos zoogeográficos de los elasmobranchios mexicanos. *An. Esc. Nac. Biol., Méx.* 27: 77-94.
- Castro-Aguirre, J.L., H. Espinosa-Pérez, y J.J. Schmitter-Soto. 1999 *Ictiofauna Estuarino-Lagunar y Vicaria de México*. Limusa e IPN, México. 711 p.
- Cuvier, G. 1829 *Le Règne Animal, distribué d'après son organisation, pour servir de base à l'histoire naturelle des animaux et d'introduction à l'anatomie comparée*. Edition 2. Règne Animal (ed. 2) v. 2: i-xv + 1-406 p.
- Cuvier, G.E. y A. Valenciennes. 1828-1849. *Histoire naturelle des poissons*. París: Strasbourg, 22 vols.
- Cyrus, D.P. y S.J.M. Blaber. 1982. Mouthpart structure and function and the feeding mechanism of *Gerres* (Teleostei). *S.-Afr. Tydskr. Dierk.* 17:117-121.

- Chaves, P., G. Otto. 1998. Biological aspects of *Diapterus rhombeus* (Cuvier) (Teleostei: Gerreidae) at Guaratuba Bay, Parana, Brazil. *Rev. Bras. Zool.* 15 (2): 289-295.
- Chávez, C. J.C., G. Hammann. 1989. Diet of the mojarra, *Gerres cinereus* and *Diapterus peruvianus* (Pisces: Gerreidae) in Cuyutlan Lagoon, Colima, Mexico, during summer. *Cienc. Mar.* 15 (3): 71-80.
- Chirichigno, F. N. y J. Vélez. 1998. *Claves para identificar los peces marinos del Perú*. Instituto del Mar de Perú. Callao, Perú.
- Deckert, G.D. 1973. A systematic revision of the genera *Diapterus* and *Eugerres*: with the description of a new genus *Schizopterus* (Pisces: Gerreidae). Thesis of Master of Science. Northern Illinois University 74 p.
- Deckert, G.D. y D.W. Greenfield. 1987. A review of the western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia* 1987 (1): 182-194.
- De la Cruz-Agüero, J. 2001. Sistemática y biogeografía de las especies del género *Eucinostomus* (Teleostei: Gerreidae) Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN, La Paz. 181 p.
- Ekman, S. 1953. *Zoogeography of the sea*. Londres: Sidwick and Jackson, 417 p.
- Etchevers, S.L. 1978. Contribution to the biology of *Diapterus rhombeus* (Cuvier) (Pisces: Gerreidae), south of Margarita Island, Venezuela. *Bull. Mar. Sci.* 28 (2): 385-389.
- Evermann, B.W. y S.E. Meek. 1883. A review of the species of *Gerres* found in American waters. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 116-124.
- 1886 A revision of the American species of the genus *Gerres*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* :256-272.
- Floeter, S.R., J.L. Gasparini, L.A. Rocha, C.E.L. Ferreira, C.A. Rangel y B.M. Feitoza. 2003. Brazilian reef fish fauna: checklist and remarks. Brazilian Reef Fish Project: www.brazilianreeffish.cjb.net.
- Forsskål, P. 1775 *Descriptionis animalium avium, amphiborum, piscium, insectorum, vermium; quae in itinere orientalis observavit*. Carsten Niebuhr, Havniae, 164 p.
- Froese, R. y D. Pauly. Editores. 2009. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (02/2009).
- Gilmore, R.G., Jr. y D.W. Greenfield. 2002. Gerreidae: Mojarra, p 1506-1521. In K. E. Carpenter (ed.). *The living marine resources of the Western Central Atlantic. Volume 3: Bony fishes part 2 (Opistognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals*. FAO

- Species Identification Guide for Fishery Purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5. Roma. 2002. p. 1375-2127.
- González-Acosta, A.F. 1998. Ecología de la comunidad de Peces, asociadas al manglar del estero El Conchalito, Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México. Tesis Maestría en Ciencias. CICIMAR-IPN, México.
2005. Estudio sistemático y biogeográfico del género *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas. CICIMAR-IPN, La Paz, Baja California Sur, México. 206 p.
- González-Acosta, A.F., J. De La Cruz-Agüero y J.L. Castro-Aguirre. 2005. A review of Eastern Pacific species of the genus *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). *Bull. Mar. Sci.* 76 (3): 661-673.
- González-Acosta, J. De La Cruz-Agüero y J.L. Castro-Aguirre. 2007a. A review of the marine Western Atlantic species of the genus *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). *Bull. Mar. Sci.* 80 (1): 109-124.
- González-Acosta, A.F., P. Béarez, N. Álvarez-Pliego, J. De La Cruz-Agüero y J.L. Castro-Aguirre. 2007b. On the taxonomic status of *Diapterus peruvianus* (Cuvier, 1830) and reinstatement of *Diapterus brevirostris* (Sauvage, 1879) (Teleostei: Gerreidae). *Cybiu* 31(3):369-377.
- Goode, G.B. y T.H. Bean. 1882. Description of twenty five new species of fishes from the Southern United States, and three new genera, *Letharchus*, *Ioglossus* and *Chriodorus*. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 1882: 412-437.
- Gregory, W.K. 1933. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms. *Trans. Am. Philos. Soc. Ser.* 23: 75-481.
- Grove, J.S. y R.J. Lavenberg. 1997. The fishes of the Galapagos islands. Stanford University Press. Stanford, Calif., EUA. 863 pp.
- Gunther, A. 1859. Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the collection of the British museum. V. 1 1.524. Londres, Taylor and Francis.
- 1862 Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the British museum. V. 4 1.534. Londres, Taylor and Francis.
- 1866 The fishes of the status of Central America fishes, founded upon specimens collected in the fresh and marine waters of various parts of that country by Messrs. Salvin and Goldman and Capt. J.M. Dow. *Proc. Zool. Soc. London*, 39: 600-604.
- Hennig, W. 1968. Elementos de una sistemática filogenética. Manuales EUDBA, Buenos Aires. Argentina, 353 pp.

- Hubbs, C.L. y K.F. Lagler. 1947. Fishes of the Great Lakes Region. Cranbrook Institute of Science, Bulletin 26.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura y T. Yoshino. 1999. Redescriptions of *Gerres baconensis* (Evermann & Seale, 1907), *G. equulus* Temminck & Schlegel, 1844 and *G. oyena* (Forsskål, 1775), included in the “*G. oyenacomplex*”, with notes on other related species (Perciformes: Gerreidae) *Ichthyol. Res.*, 46(4): 377-395.
- Jiménez Rosenberg, S.P.A, E. González Navarro y R.J. Saldierna Martínez. 2003. Larval, pre-juvenile and juvenile development of *Diapterus peruvianus* (Perciformes: Gerreidae). *Rev. Biol. Trop.* 51 (1): 1-10.
- Johnson, G.D. 1980. The limits and relationships of the Lutjanidae and associated families. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 24: 1-114.
- 1984 Percoidei: Development and relationships. 464-498. In H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr., S.L. Richardson (eds.) *Ontogeny and systematic of fishes*. Spe. Publ. No. 1 Amer. Soc. Ichthyol and Herp. 760 pp.
- Jordan, D.S. 1895. The fishes of Sinaloa. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 2 (5): 377-514.
- 1917 The genera of fishes, from Linnaeus to Cuvier 1758-1833, seventy five years, with the accepted type of each. A contribution to the stability of scientific nomenclature. Ireland Stanford Jr. Univ. Publ., Univ. Ser. No. 27: 1-161.
- Jordan, D.S. y B.W. Evermann. 1896-1900. The fishes of North and Middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 47 (1) 1240 p.
- 1927 New genera and species of north American fishes. *Proc. Calif. Acad. Sci.*, 4a. ser., 16 (15): 501-507.
- Jordan, D. S. y C. H. Gilbert. 1882 Descriptions of nineteen new species of fishes from the Bay of Panama. *Bull. U. S. Fish Comm.* v. 1 [1881]: 306-335.
- Kobelkowsky, A. 2003. Comparative osteology of the mojarra (Pisces: Gerreidae) p. 77-80. In A. F. Guzmán, O. J. Polaco y F.J. Aguilar (ed.) *Presence of the archaeoichthyology in Mexico*. Proceedings of the 12th meeting of the fish remains working group of the internacional council for archaeozoology, Guadalajara, Jalisco México 4-12 septiembre 2003. CONACULTA-INAH.
- 2004 Osteología de la mojarra de mar, *Diapterus auratus* Ranzani (Teleostei, Gerreidae). *Hidrobiológica* 14(1): 1-10.
- Kobelkowsky, A. y M. Aleman-Rivero. 2000. Branquiocráneo de la mojarra de mar, *Diapterus auratus* Ranzani (Pisces: Gerreidae). *Universidad y Ciencia.* 16 (32):19-26.

- Kong-Urbina, I. y J. Valdés-Saavedra. 1994. Análisis comparativo del aparato mandibular en ocho especies de esciénidos de la costa de Chile. *Estud. Oceanol.* 13: 33-44.
- Kluge, A.G. y J.S. Farris. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- Kusaka, T. 1974. *The urohyal of fishes*. Univ. Tokyo Press. 320 p.
- Lanteri A. A. 2003. Biogeografía de las islas Galápagos: principales aportes de los estudios filogenéticos. Pp. 141-152. In J.L. Bousquets y J.J. Morrone (eds.). *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos y aplicaciones*. Fac. de Ciencias, UNAM, México, D.F. 277 p.
- Maddison, W.P., M.J. Donoghue, M.J. y D.R. Maddison. 1997. MacClade 4.08. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Mayden, E. L. y E.O. Wiley. 1992. The fundamentals of phylogenetic systematics. Pp. 114-185. In: Mayden R. L. (ed.). *Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes*. Stanford University Press. California. 969 p.
- Meek, S.E. y S.F. Hildebrand. 1925. The marine fishes of Panama. *Publ. Field Mus. Nat. Hist., zool. ser* 15 (2): 331-707.
- Miller, R.R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia*, 1966 (4): 773-802.
- Miller, R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press. 490 pp.
- Morrone, J.J. 2001. *Sistemática, biogeografía, evolución, los patrones de la biodiversidad en tiempo-espacio*. Las prensas de ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D.F. 124 p.
- Munro, I.S.R. 1955. *The marine and fresh water fishes of Ceylon*. Halstead Press. Sydney.
- Nelson, G.J. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Syst. Zool.* 27: 324-345.
- Nelson, J.S. y E.J. Crossman, H. Espinosa-Pérez, L.T. Findley, C.R. Gilbert, R.N. Lea y J.D. Williams. 2004. *Common and scientific names of fishes from the United States, Canada, and México*. Amer. Fish. Soc., Spec. Public. 29, Bethesda, Maryland. 386 p.
- Nelson, J.S. 2006, *Fishes of the world*. 4th ed., John Wiley & Sons, Inc. Hoboken, New Jersey, USA. 601 p.
- Nolf, D. y G.L. Stringer. 1992. Neogene paleontology in the northern Dominican Republic: 14 Otoliths of teleostean fishes. *Bull. Am. Paleontology* 102 (340): 46-81

- Ortíz-Galindo, J.L., J.L. Castro-Aguirre, E.F. Balart y N. Álvarez-Pliego. 2008 Description of ontogeny and osteological development of the streaked mojarra *Eugerres lineatus*. *Zootaxa* 1911: 1-30.
- Picciolo A. 1960. The development of the anterior interhemal cone of *Eucinostomus argenteus* Baird and Girard. *Copeia* 1960 (1): 70-71.
- Poey, L.F. 1875. Poissons de l'Île de Cuba. Espèces nouvelles décrites. *Ann. Lyc. Nat. Hist. New York*, 11: 58-70.
- Pottoff, T. 1984. Clearing and staining techniques, pp. 35-37. In H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, jr. y S.L. Richardson (eds.) *Ontogeny and systematics of fishes*. Am. Assoc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub. 1.
- Quoy, J.R.C y P. Gaimard. 1824-1825. Descriptions des poissons. Chapitre IX. In: L. de Freycinete (ed.) *Voyage autour du monde.. exécuté sur les corvettes de S.M. "L'Uranie" et "La physcenne"* pendant les années 1817-1820. Paris, p. 192.401.
- Regan, C.T. 1906-1908 Pisces. In F.D. Godman y O. Salvin (eds.), *Biologia Centrali Americana*, vol. 8: 201 p.
- 1913 A synopsis of the silurid fishes of the genus *Liocassis*, with description of new species. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 11(8):547-554.
- Ranzani, C. 1842. De novis speciebus piscium. Dissertationes Quatuor. *Novi Comment. Acad. Sci. Inst. Bonon.*, 1842: 339-366.
- Rich P. U. y T. H. Rich. 1983 The Central American Dispersal Route: Biotic History and Paleogeography 12-34 p. In D. H. Janzen (Ed.) *Costa Rican Natural History*. The University of Chicago Press..
- Robins, C.R. 1971. Distributional patterns of fishes from coastal and shelf waters of the tropical western Atlantic. Symposium on investigations and resource of the Caribbean Sea and adjacent regions. *Papers on Fishery Resources*. FAO, Rome, 249-255.
- Robins, C.R., R.M. Bailey, C.E. Bond, J.R. Brooker, E.A. Lachner, R.N. Lea, y W.B. Scott. 1980. *Common and scientific names of fishes from the United States and Canada*. Am. Fish. Soc. Spec. Public. 12, 4th ed. 174 p.
- Rodríguez-Romero, J., D.S. Palacios-Salgado y E.E. De la Vega-Meza. 2008. Record size of yellowfin mojarra *Gerres cinereus* (Percoidei: Gerreidae) off the west coast of the Baja California Peninsula. *JMBA2 - Biodiversity Records*
- Rojo, A.L. 1991 *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press Inc. EUA. 273 pp.

- Rosen, D.R. y C. Patterson. 1990. On Müller's and Cuvier's concepts of Pharyngognath and Labyrinth fishes and the classification of Percomorph fishes, with an Atlas of Percomorph dorsal gill arches. *Am. Mus. Novitates* (2983) 57 pp.
- Ruiz-Carus, R. y M. Uribe-Alcocer. 2003. Phylogenetic assessment of *Eucinostomus gula*, *Eugerres plumieri*, and *Diapterus auratus* (Pisces: Gerreidae). Based on allozyme and mtDNA analyses. *Caribb. J. Sci.*, 39 (1): 109-115.
- Sauvage, H. E. 1879. Description de quelques poissons d'espèces nouvelles de la collection du Muséum d'histoire naturelle. *Bull. Soc. Philomath.* Paris (Ser. 7) v. 3: 204-209.
- Shultz, L.P. 1949. A further contribution to the ichthyology of Venezuela. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 99 (3235): 1.211.
- Starks, E.C. 1911. The osteology and relationship of *Leiognathus*, a genus of scombroid fishes. Stanford Univ. Press 5: 5-15.
- Swofford, D.L. 1999. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0 and other methods*. Sinauer Associates, Sunderland. MA.
- Swofford, D.L. W.P. Maddison. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathemat. Bioscien.* 87, 199-229.
- Tapia-García, M., M.C. García-Abad, G. González Medina, M.C. Macuitl, M. Guevara y G.C.Ladrón de Guevara. 1994 Composition, distribution and abundance of the demersal fish community in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Trop. Ecol.* 35 (2): 229-252.
- Tavera-Vargas, J.J. 2006. Análisis filogenético y biogeográfico del género *Anisotremus* Gill, 1861 (Perciformes: Haemulidae). Tesis de Maestría en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos, CICIMAR-IPN. La Paz, Baja California Sur, México. 96 p.
- Varela-Romero, A. 1990 Aspectos tróficos de las mojarra (Pisces: Gerreidae) en tres sistemas costeros de Sonora. Tesis de Licenciatura en Biología Marina. UABCS, La Paz 66 p.
- Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematic*. J. Wiley & Sons, Nueva York, 439 p.
- Woodland, D.J. 2001. Gerreidae In Carpenter, K.E.; Niem, V.H. (eds.). *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Volume 5. Bony fishes part 3 (Menidae to Pomacentridae)*. Rome, FAO. 2001. pp. 2791-3380.
- Zahuranec, B.J. 1967. The gerreid fishes of genus *Eucinostomus* in the Eastern Pacific. M. Sc. Thesis, San Diego, Univ. Calif. 106 pp.

ÁPENDICE 1: Lista de material biológico revisado.

El número en paréntesis () significa el número de ejemplares; el número en corchetes [] la longitud patrón en milímetros; el * significa que fue seleccionado un ejemplar para ser procesado con la técnica de transparentación y tinción diferencial (Pottoff, 1984).

Colecciones científicas y sus abreviaturas:

CICIMAR-CI Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN

CICIMAR CI-E Acervo Osteológico, CICIMAR-CI

EMU-P Colección Ictiológica, Ciencias de Mar y Limnología, Estación Mazatlan, U.N.A.M.

IBUNAM-P Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología, U.N.A.M.

UCR Universidad de Costa Rica.

MNHN Museum National d´ Histoire Naturelle, París, Francia.

AMNH American Museum of Natural History

SIO SCRIPPS Institution of Oceanography, Marine Vertebrate Collection

UF Museum of Natural History, University of Florida.

US California Academy of Sciences, Departament of Ichthyology

USNM Smithsonian National Museum of Natural History, Division of fishes

Material examinado

***Diapterus auratus*: ANTILLAS** Cayenne, Guyana Francesa MNHN 0889 (1) [243]. Martinica MNHN A – 5436 (1) [197]. **BRASIL:** Bahia MNHN-A – 0507 (1) [127]; costas del Atlántico MNHN 9449 (2) [72-74]; Brasil SU61814 (1) [108.5*]; Brasil SU52257 (1) [74.7]. **COSTA RICA:** UCR 1850 (2) [95.4-104.9*]. **EUA, Texas:** Bragos Santiago: MNHN 0308 (2) [57-63]. **Florida:** Indian River: UF89792 (10) [20.8-42.9]; AMNH56041 (2) [47-57]; Golfo de México UF74616 (1) [176.6]; Martin AMNH21823 (3) [22-61]. **Carolina del Norte** Pamlico River: UF25550 (1) [223.0]. **MÉXICO, Tamaulipas:** Laguna Madre IBUNAM-P 10797 (2) [48.2-51]; IBUNAM-P 10966 (1) [82]; **Veracruz:** Laguna de Alvarado, IBUNAM-P366 (3) [91.9-113.6]; Laguna de Sontecomapan, IBUNAM-P494 (1) [97.8]; IBUNAM-P1232 (2) [75.9-81.0]; Laguna de Tamiahua, IBUNAM-P244 (2) [82.6-93.4]; IBUNAM-P2117 (3) [41.05-69.3]; Laguna de Tampamachoco, Tuxpán, IBUNAM-P4808 (3) [62.1-89.9]; IBUNAM-P4854 (2) [66.5-99.4]; **Tabasco:** Laguna del Carmen IBUNAM-P640 (1) [125].

***Diapterus aureolus*. COLOMBIA:** Buenaventura CICIMAR-CI (s/n) (7*) [82.6-93.8]. **COSTA RICA:** Puntarenas, Golfo de Nicoya UCR 2363 (3) [76.23-87.4*]. **MÉXICO, BCS:** Bahía Santa Inés SIO 65-304 (4) [99.1-110.2]; Bahía Almejas IBUNAM-P5798 (1) [78.1]; Punta Willardi, EMU-PI0350 (3) [84.7-92.5]. **Sonora:** Guaymas IBUNAM-P1469 (4) [85.0-91.7*]; IBUNAM-P1486 (1) [100.5]; **Sinaloa:** Mazatlán, EMU-PI351 (2) [101.8-104.8]; **Oaxaca:** San Mateo del Mar EMU-PI358 (2) [51.3-53.8]. Plataforma del Pacífico Mexicano. IBUNAM-P2724 (1) [63.1].

***Diapterus rhombeus*. ANTILLAS:** República Dominicana AMNH15080 (2) [53-54]; Haití, Antillas AMNH224760 (5) [87-88]; AMNH37125 (3) [22-61]; Cuba MNHN 0060 (1) [72]; SU1964 (1) [85.4]; Guadalupe: MNHN 0759 (1) [69]; MNHN 1055 (1) [61]; MNHN 9450 (2) [90-97]; Jamaica SU4811 (1) [91.8*]; Cayenne, Guyana Francesa MNHN 2312 (1) [122]. **BRASIL:** rio Grande do Norte AMNH3852 (3) [81-85]; Río de Janeiro MNHN 0177 (2) [96-114]; costas del Atlántico (Brasil): MNHN 0178(2) [110-162]; Costas de Brasil SU22091 (1) [96.9*]; SU68145 (1) [95.7]. **COLOMBIA** Costas Atlántico MNHN 0057 (1) [129]; MNHN 9448 (1) [97]. **COSTA RICA** Panamá-Costa Rica UCR253 (3) [99.7-121.4]. **GUATEMALA** AMNH35189 (4) [40-44]. **MÉXICO, Veracruz:** Laguna de Alvarado IBUNAM-P367 (5) [79.0-86.3]; Laguna de Tampamachoco, Tuxpán IBUNAM-P4808 (3 Identificado como *D. auratus*) [39]; Laguna de Tamiahua IBUNAM-P235 (4) [64.8-91.3]; IBUNAM-P244 (1 Identificado como *D. auratus*) [102]; Plataforma de Veracruz IBUNAM-P2025 (3) [14.4-101.7]; **Tabasco:** Laguna del Carmen IBUNAM-P640 (1 Identificado como *D. auratus*) [106.5]. IBUNAM-P992 (2) [60.4-68.9]. **Campeche:** Laguna de Términos IBUNAM-P559 (6) [61.3-69.6]; **QRoo:** Laguna de Paila IBUNAM-P2863 (2) [47.8-56.7]; Golfo de México MNHN 0468 (1) [98]. **URUGUAY** Montevideo MNHN 9454 (1) [66];

***Diapterus brevirostris*. COSTA RICA** UCR463 (3) [131.8-149.1]. **EI SALVADOR** MNHN 0874 (1) [124]; La Unión MNHN 0786 (1) [110]; MNHN 0787 (1) [84]. **MÉXICO, BCS:** Ensenada de la Paz CICIMAR-CI828 (4) [104-109]; CICIMAR-CI2090 (1) [117]; Bahía Concepción CICIMAR-CI2707 (1) [150]; Bahía Magdalena CICIMAR-CI1673 (1) [117]; **Sinaloa** Huizache IBUNAM-P111 (4) [87.3-101.3*]; Topolobampo IBUNAM-P1178 (2) [95.5-99.8]; Mazatlán IBUNAM-P364 (2) [109.4-124.6]; Estero Tostiota EMU-PI363 (1) [121.4]; **Nayarit** Laguna Agua Brava IBUNAM-P888 (1) [87.0]; **Jalisco** Bahía de Chamela IBUNAM-

P2995 (4) [75.0-92.5]; **Oaxaca** Laguna Superior IBUNAM-P1004 (5) [68.8-104.9] **Chiapas** Mar Muerto IBUNAM-P1951 (3) [88.7-97.6].

Gerres peruvianus: Paita, Perú **Holotipo**. MNHN 9466 (1) [118].

Gerres brevirostris Guayas, Ecuador **Lectotipo**. MNHN 0662 (1) [131].

Gerres rhombeus Martinica, Antillas **Neotipo** MNHN 9451 (1) [141].

Gerres olisthostoma Florida, USA **Tipo**. USNM 25118 (1).

Diapterus evermanni Caribe, Panamá **Tipo** USNM 81322 (1).

Diapterus evermanni Centro América, Panamá **Tipo** USNM 81738 (1).

Diapterus limnaeus Caribe, Venezuela, **Holotipo** USNM 121726 (1).

Material procesado de acuerdo a la técnica de Burns y Everly (2001)

Diapterus auratus: Veracruz (Conseguido en el mercado "La Nueva Viga" México, D.F.). CI-E001 (1); CI-E002 (1); CI-E003 (1).

Diapterus aureolus: Mazatlán, Sin. CI-E004, (1) []; CI-E005, (1) []; CI-E006, (1) []

Diapterus brevirostris: Bahía de La Paz, B.C.S. CI-E007 (1); CI-E008 (1); CI-E009 (1); CI-E010 (1); CI-E0011 (1); Bahía Almejas, B.C.S. CI-E0013 (1); CI-E0014 (1); Mercado de Pochutla, Huatulco, Oax. CI-E0012 (1); Mazatlán, Sin. CI-E0015 (1); CI-E0016 (1).

Diapterus rhombeus: Veracruz (Conseguido en el mercado "La Nueva Viga" México, D.F.). CI-E017 (1); CI-E018 (1); CI-E019 (1).

Eugerres lineatus: Bahía de La Paz, B.C.S. CI-E021 (1); CI-E022 (1); CI-E023 (1).

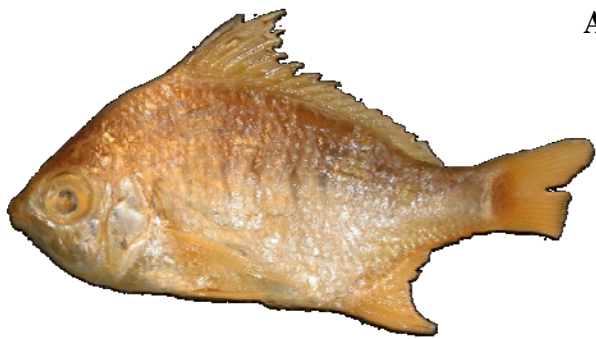
Eugerres plumieri: Golfo de México CI-E124 (1).

Eucinostomus currani: Mercado Revolución, La Paz, B.C.S. CI-E043 (1); CI-E044 (1).

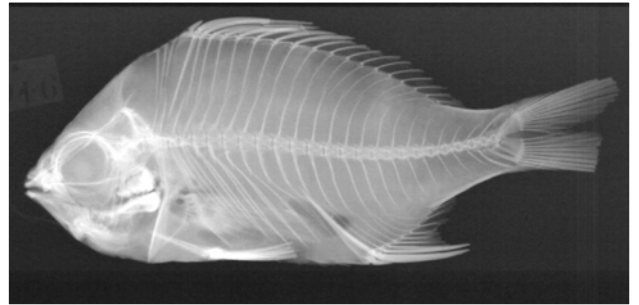
Eucinostomus dowii: Bahía de La Paz, B.C.S. CI-E038 (1); CI-E039 (1).

Gerres cinereus: Bahía de La Paz, B.C.S. CI-E024 (1); CI-E025 (1); CI-E026 (1); Bahía Almejas, B.C.S. CI-E027 (1); Mercado de Pochutla, Huatulco, Oax. CI-E028 (1); Mazatlán, Sin. CI-E029 (1); CI-E030 (1); CI-E031 (1).

ÁPENDICE 2: Ejemplares tipo de las especies nominales de *Diapterus*



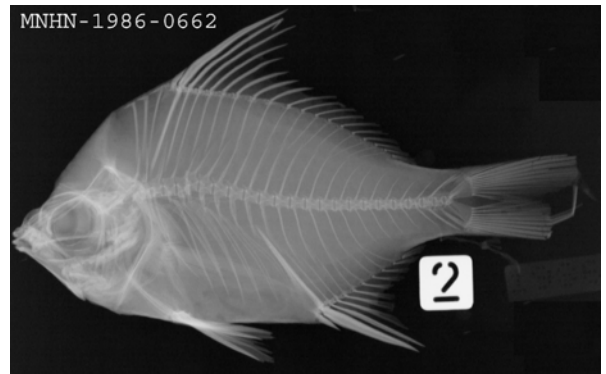
A



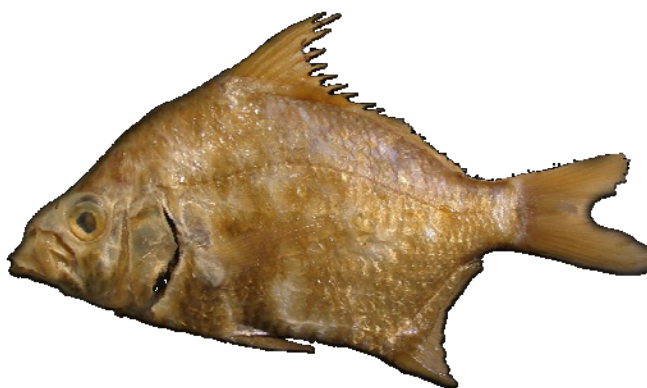
1) *Gerres peruvianus* MNHN 9466 (Holotipo).



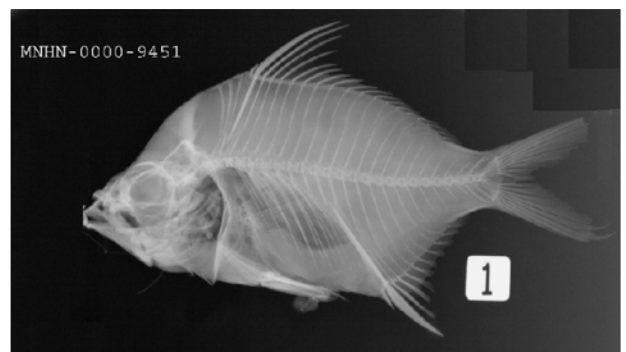
B



2) *Gerres brevirostris* MNHN A-0874 (Lectotipo).

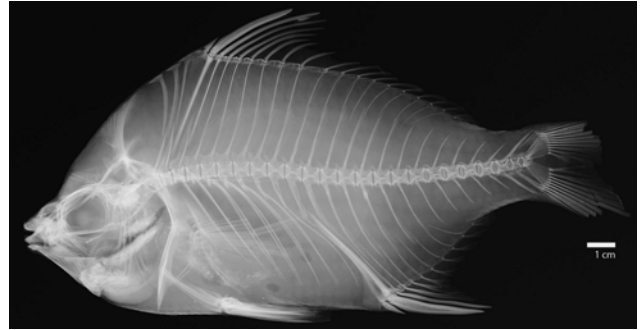


C



3) *Gerres rhombeus* MNHN 9451 (Neotipo).

D



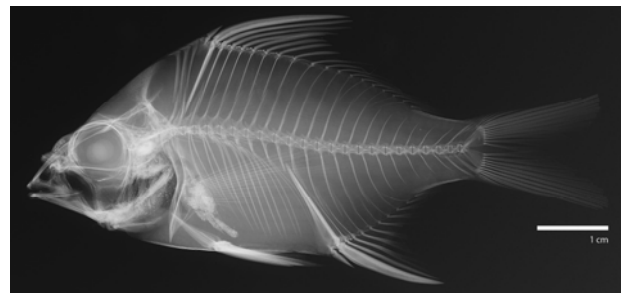
4) *Gerres olisthostomus* USNM 25118 (Lectotipo).

F



5) *Diapterus evermanni* USNM 81738 (Holotipo).

G



6) *Diapterus limnaeus* USNM 121726 (Holotipo).

ÁPENDICE 3: Lista de caracteres codificados

La polarización de los caracteres fue con base en el criterio del “grupo externo”, tomando como referencia los trabajos de De La Cruz-Agüero (2001) y González-Acosta (2005); para el criterio ontogénico se utilizaron los trabajos de Álvarez-Pliego (2004) y Ortiz-Galindo *et al.* (2008).

1. Forma del cuerpo: (0) forma oval; (1) romboidal
2. Perfil dorsal de la cabeza: (0) desciende de forma gradual del origen de la aleta dorsal hacia el hocico; (1) desciende de forma abrupta.
3. Aleta dorsal: (0) con una amplia escotadura que casi llega a la base, la altura de la última espina es menor a la longitud media de el primer radio; (1) con una escotadura a causa de que la altura de la última espina dorsal es menor al de los primeros radios sin rebasar la longitud media de estos; (2) perfil de la dorsal es mas o menos continuo, la altura de las últimas espinas con relación a los primeros radios es mas o menos similar.
4. Pigmentación de la aleta dorsal: (0) uniforme; (1) con tres bandas.
5. Tercera espina de la aleta dorsal: (0) altura igual o menor que la segunda espina a partir de la cuarta se reducen de manera gradual; (1) tercera espinas mas larga que la segunda y a partir de la quinta espina se reducen de manera abrupta.
6. Número de espinas en la aleta anal: (0) dos; (1) tres.
7. Número de radios en la aleta anal: (0) 7; (1) de 8 a 9.
8. Segunda espina de la aleta anal: (0) casi del mismo grosor que la tercera; (1) más gruesa que la tercera.
9. Segunda espina de la aleta anal: (0) no más larga que la tercera; (1) mas larga que la tercera.
10. Patrón de coloración del cuerpo: (0) con franjas verticales; (1) con franjas longitudinales; (2) sin franjas en el cuerpo, cuerpo plateado-uniforme.
11. Vejiga natatoria: (0) es extendida en su parte posterior sin rebasar el hueso; (1) con un divertículo delgado y alargado, que se extiende y rebasa lateralmente al hueso interhemal; (2) insertada en un cono interhemal.
12. Margen anterior del lacrimal: (0) cóncavo; (1) convexo.

13. Lacrimal: (0) no aserrado; (1) aserrado.
14. Proyección caudal del hueso lacrimal: (0) corta; (1) alargada; (2) proyección caudal a manera de punta.
15. Cresta Parietal y Epioccipital: (0) presente; (1) presente, pero con una escotadura;
16. Cresta Parietal y cresta lateral del Frontal: (0) unidas; (1) separadas.
17. Origen de la cresta lateral frontal: (0) cerca del borde lateral del mismo hueso frontal; (1) casi a la mitad de la superficie del hueso frontal; (2) en la parte anterior del hueso y esta unida a la cresta media del frontal.
18. Canal nervioso de la cresta Frontal lateral: (0) recluido a la cresta; (1) pegado a la cresta pero no recluido; (2) independiente de la cresta.
19. Vómer: (0) con crestas; (1) sin crestas.
20. Frontales: (0) sin proceso o rama; (1) con proceso poco desarrollado; (2) con un proceso muy desarrollado.
21. Cresta medias de los frontales y que se unen con la cresta supraoccipital: (0) se originan en la parte anterior del hueso frontal; (1) se inician en la parte media del hueso frontal.
22. Foramen 1 del canal sensorial del pterótico: (0) distanciado del foramen 2; (1) adyacente al foramen 2.
23. Foramen (4) posterodorsal de pterotico: (0) su apertura reducida, casi igual que los otros tres forámenes; (1) apertura amplia, mayor que los otros tres forámenes.
24. Proceso aductor en el paraesfenoides (PA): (0) poco prominente, sin llegar a formar un margen convexo entre este y la apófisis faríngea del arco palatino (AF); (1) muy prominente, llega a formar un margen convexo entre este y la apófisis faríngea.
25. AF: (0) no prominente; (1) prominente, pero apenas alcanza la mitad de la altura media de la PA; (2) muy prominente, alcanza la altura de la PA.
26. AF (vista ventral): (0) se observa la formación de un canal angosto en forma “I”; (1) el canal abierto en forma de “V” invertida; (2) el canal abierto en forma de “V” invertida y socavado.

27. Paraesfenoides: (0) sin cresta; (1) cresta dorsal poco pronunciada; (2) cresta dorsal muy pronunciada.
28. Proceso coronoides del hueso Angular: (0) liso sin proyecciones; (1) proyectado en forma de gancho.
29. Perfil del proceso ascendente: (0) recto; (1) curvo.
30. Proceso ventral del dentario: (0) no se extiende por delante del proceso coronoides; (1) se extiende por delante del proceso coronoides.
31. Proceso opercularis del Hiomandibular: (0) debajo del margen del proceso posterior del Hiomandibular; (1) por encima del margen del proceso posterior.
32. Preopérculo: (0) borde inferior y posterior aserrado; (1) con bordes no aserrados.
33. Margen posterior-ventral del opérculo: (0) recto; (1) concavo.
34. Proceso dorsal del Subopérculo: (0) en forma de gancho, muy pronunciado; (1) en forma de gancho, poco pronunciado.
35. Interoperculo: (0) no aserrado; (1) aserrado.
36. Interoperculo: (0) no alto; (1) alto.
37. Perfil dorsal de la barra hioidea (ceratohial+epihial): (0) levemente cóncavo a recto; (1) convexo.
38. Urohial: (0) no alto, su altura comprendida dos veces o mas en su longitud total; (1) alto, su altura comprendida menos de dos veces a su longitud total.
39. Borde dorsal del urohial: (0) se eleva gradualmente a partir del proceso articular; (1) se eleva abruptamente a partir del proceso articular; (2) se eleva mucho después del proceso articular.
40. Proceso articular del urohial: (0) corto; (1) alargado.
41. Basihial en vista dorsal: (0) estrecho; (1) gradualmente ensanchando; (2) totalmente ensanchado.
42. Tipo de dentición en las placas faringeas: (0) papiliformes y/o caniniforme; (1) totalmente molariformes; (2) molariformes en la parte mesial y papiliformes en las partes marginales.

43. Primer pterigioforo de la aleta dorsal: (0) ancho, su medida cabe menos de 4 veces en su longitud; (1) angosto, su medida cabe más de 4 veces en la longitud del primer pterigioforo.
44. Base del hueso interhemal: (0) elevada, su altura comprendida en menos de dos veces a la longitud del hueso; (1) elevada, su altura comprendida menos de dos veces y formando un receptáculo cónico; (2) no alta, su altura comprendida mas de dos veces.
45. Longitud de la segunda espina anal: (0) de menor longitud que el hueso interhemal mas de 1.5 veces en su longitud; (1) casi la longitud del hueso interhemal de 1 a 1.3 veces en su longitud.
46. Ancho de la base del hueso interhemal: (0) de 4.5 a 5.2 veces en la longitud del hueso; (1) de 3.7 a 4.3 veces en la longitud del hueso; (2) mas de 6.2 veces en la longitud del hueso.
47. Base del Epural 1: (0) estrecha; (1) ensanchada.
48. Zygoapófisis del CP3: (0) bajo; (1) alto.
49. Poszygoapófisis en el CP4: (0) no evidente; (1) evidente.
50. Posttemporal, el margen entre su proceso superior y la cresta mesial: (0) Con una escotadura; (1) sin escotadura con perfil bajo (2) sin escotadura y perfil ligeramente alto. (3) perfil alto.
51. Procesos del posttemporal: (0) el dorsal más largo que el ventral; (1) dorsal y ventral casi de la misma longitud.
52. Basipterigio: (0) con una incisión poco evidente; (1) con una incisión pronunciada.

ÁPENDICE 4: Regiones y provincias zoogeográficas de Briggs (1974) y Castro-Aguirre (1983)



APENDICE 5. Descripción del árbol: lista de las series de transformación.

Descripción del árbol:

Criterio de optimización: “simplicidad”

Árbol enraizado usando el método de grupo externo

Estatus de los caracteres:

52 caracteres

Todos los caracteres fueron del tipo “desordenado”

Todos los caracteres tuvieron el mismo peso.

Todos los caracteres fueron informativos

Los caracteres fueron optimizados usando: Transformación acelerada (ACCTRAN)

Longitud del árbol = 97

Índice de Consistencia(CI) = 0.7010

Índice de homoplasias (HI)= 0.2990

Índice de Retencion (RI)= 0.7972

Índice de Consistencia Rescalada (RC)= 0.5589

Lista de cambios:

Caracter	CI	Pasos	Cambios
1	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_13 1 --> 0 D. aureolus
2	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_13 1 --> 0 D. aureolus
3	0.500	1	node_18 0 --> 1 node_17
		1	node_13 1 --> 0 D. aureolus
		1	node_15 1 --> 2 node_14
		1	node_18 0 --> 2 G. cinereus
4	0.500	1	node_13 0 ==> 1 D. aureolus
		1	node_16 0 ==> 1 E. currani
5	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_12
6	0.500	1	node_12 1 ==> 0 D. rhombus
		1	node_18 1 ==> 0 A. hipotético
7	1.000	1	node_17 0 ==> 1 node_15
8	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_13 1 --> 0 D. aureolus
9	0.500	1	node_18 0 --> 1 node_17
		1	node_15 1 --> 0 node_13
10	1.000	1	node_18 0 ==> 2 node_17
		1	node_15 2 ==> 1 node_14
11	0.667	1	node_11 0 ==> 1 D. brevirostris
		1	node_17 0 ==> 2 node_16
		1	node_18 0 ==> 1 G. cinereus
12	1.00	1	node_15 0 ==> 1 node_13
13	1.00	1	node_15 0 ==> 2 node_14
14	0.667	1	node_18 0 --> 2 node_17
		1	node_13 2 --> 1 node_12
		1	node_15 2 --> 0 node_14
15	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
16	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_13
17	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17

		1	node_15 1 ==> 2 node_14
18	1.000	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_15 1 --> 2 node_14
19	0.500	1	node_17 0 ==> 1 node_15
		1	node_12 1 ==> 0 D. rhombeus
20	1.000	1	node_13 0 ==> 2 node_12
		1	node_18 0 ==> 1 G. cinereus
21	0.500	1	node_15 0 ==> 1 node_14
		1	node_16 0 ==> 1 E. dowii
22	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
23	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_13 1 --> 0 D. aureolus
24	1.000	1	node_17 0 ==> 1 node_15
25	1.000	1	node_17 0 ==> 1 node_15
		1	node_12 1 ==> 2 D. rhombeus
26	1.000	1	node_15 0 ==> 2 node_13
		1	node_17 0 ==> 1 node_16
27	0.500	1	node_13 1 ==> 0 D. aureolus
		1	node_18 1 ==> 0 A. hipotético
28	0.500	1	node_13 1 ==> 0 D. aureolus
		1	node_18 1 --> 0 A. hipotético
29	0.500	1	node_15 0 --> 1 node_13
		1	node_12 1 --> 0 node_11
30	0.333	1	node_13 0 --> 1 node_12
		1	node_17 0 --> 1 node_16
		1	node_18 0 --> 1 G. cinereus
31	0.333	1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_12 1 ==> 0 node_11
		1	node_14 1 ==> 0 E. plumieri
32	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_16
		1	node_18 0 --> 1 G. cinereus
33	0.500	1	node_18 0 --> 1 node_17
		1	node_15 1 --> 0 node_14
34	1.000	1	node_17 0 ==> 1 node_15
35	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_14 1 --> 0 E. plumieri
36	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_13
37	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_12
38	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_12
39	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_12
		1	node_17 0 ==> 2 node_16
40	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_13
41	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_15 1 ==> 2 node_13
42	0.667	1	node_18 0 --> 2 node_17
		1	node_15 2 --> 0 node_13
		1	node_18 0 --> 1 G. cinereus
43	1.000	1	node_17 0 ==> 1 node_15
44	1.000	1	node_18 0 --> 1 node_17
		1	node_17 1 --> 2 node_15
45	0.333	1	node_17 0 --> 1 node_15

		1	node_13 1 --> 0 D. aureolus
		1	node_18 0 --> 1 G. cinereus
46	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_13
		1	node_17 0 ==> 2 node_16
47	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_16
		1	node_18 0 --> 1 G. cinereus
48	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_14 1 --> 0 E. plumieri
49	0.500	1	node_17 0 --> 1 node_15
		1	node_14 1 --> 0 E. plumieri
50	1.000	1	node_18 0 --> 1 node_17
		1	node_17 1 --> 2 node_15
		1	node_15 2 --> 3 node_13
51	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_13
52	1.000	1	node_17 0 ==> 1 node_15

Lista de apomorfias:

Rama	Caracter	Pasos	CI	Cambio
node_19 --> node_18	3	1	0.500	0 --> 1
	6	1	0.500	0 --> 1
	27	1	0.500	0 --> 1
	28	1	0.500	0 --> 1
	30	1	0.333	0 --> 1
	32	1	0.500	0 --> 1
	42	1	0.667	0 --> 1
	45	1	0.333	0 --> 1
node_18 --> node_17	47	1	0.500	0 --> 1
	9	1	0.500	0 --> 1
	10	1	1.000	0 ==> 2
	14	1	0.667	0 --> 2
	15	1	1.000	0 ==> 1
	17	1	1.000	0 ==> 1
	22	1	1.000	0 ==> 1
	31	1	0.333	0 ==> 1
	33	1	0.500	0 --> 1
	41	1	1.000	0 ==> 1
	42	1	0.667	1 --> 2
node_17 --> node_15	44	1	1.000	0 --> 1
	50	1	1.000	0 --> 1
	1	1	0.500	0 --> 1
	2	1	0.500	0 --> 1
	7	1	1.000	0 ==> 1
	8	1	0.500	0 --> 1
	18	1	1.000	0 --> 1
	19	1	0.500	0 ==> 1
	23	1	0.500	0 --> 1
	24	1	1.000	0 ==> 1
	25	1	1.000	0 ==> 1
	30	1	0.333	1 --> 0
	32	1	0.500	1 --> 0
	34	1	1.000	0 ==> 1
	35	1	0.500	0 --> 1
node_15 --> node_13	43	1	1.000	0 ==> 1
	44	1	1.000	1 --> 2
	47	1	0.500	1 --> 0
	48	1	0.500	0 --> 1
	49	1	0.500	0 --> 1
	50	1	1.000	1 --> 2
	52	1	1.000	0 ==> 1
	9	1	0.500	1 --> 0
	12	1	1.000	0 ==> 1
	16	1	1.000	0 ==> 1
26	1	1.000	0 ==> 2	
29	1	0.500	0 --> 1	
36	1	1.000	0 ==> 1	

	40	1	1.000	0 ==> 1
	41	1	1.000	1 ==> 2
	42	1	0.667	2 --> 0'
	46	1	1.000	0 ==> 1
	50	1	1.000	2 --> 3
	51	1	1.000	0 ==> 1
node_13 --> node_12	5	1	1.000	0 ==> 1
	14	1	0.667	2 --> 1
	20	1	1.000	0 ==> 1
	30	1	0.333	0 --> 1
	37	1	1.000	0 ==> 1
	38	1	1.000	0 ==> 1
	39	1	1.000	0 ==> 1
node_12 --> node_11	29	1	0.500	1 --> 0
	31	1	0.333	1 ==> 0
node_11 --> D. brevisrostris	11	1	0.667	0 ==> 1
node_12 --> D. rhombeus	6	1	0.500	1 ==> 2
	19	1	0.500	1 ==> 0
	25	1	1.000	1 ==> 2
node_13 --> D. aureolus	1	1	0.500	1 --> 0
	2	1	0.500	1 --> 0
	3	1	0.500	1 --> 0
	4	1	0.500	0 ==> 1
	8	1	0.500	1 --> 0
	23	1	0.500	1 --> 0
	27	1	0.500	1 ==> 0
	28	1	0.500	1 ==> 0
	45	1	0.333	1 --> 0
node_15 --> node_14	3	1	0.500	1 --> 2
	10	1	1.000	2 ==> 1
	13	1	1.000	0 ==> 1
	14	1	0.667	2 --> 0
	17	1	1.000	1 ==> 2
	18	1	1.000	1 --> 2
	21	1	0.500	0 ==> 1
	33	1	0.500	1 --> 0
node_14 --> E. plumier	31	1	0.333	1 ==> 0
	35	1	0.500	1 --> 0
	48	1	0.500	1 --> 0
	49	1	0.500	1 --> 0
node_17 --> node_16	11	1	0.667	0 ==> 2
	26	1	1.000	0 ==> 1
	39	1	1.000	0 ==> 2
	45	1	0.333	1 --> 0
	46	1	1.000	0 ==> 2
node_16 --> E. currani	4	1	0.500	0 ==> 1
node_16 --> E. dowii	21	1	0.500	0 ==> 1
node_18 --> G. cinereus	3	1	0.500	1 --> 2
	11	1	0.667	0 ==> 1
	20	1	1.000	0 ==> 1