



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL



Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas

ESTUDIO SISTEMÁTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO
Eugerres (PERCIFORMES: GERREIDAE)



TESIS

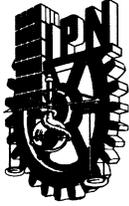
Que como requisito para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Marinas

Presenta:

M. en C. Adrián Felipe González Acosta

Director de Tesis: Dr. José Luis Castro Aguirre

La Paz, Baja California Sur, Marzo de 2005



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 14:00 horas del día 25 del mes de Noviembre del 2004 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:

“ESTUDIO SISTEMÁTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *Eugerres* (PERCIFORMES: GERREIDAE)”

Presentada por el alumno:

GONZÁLEZ
Apellido paterno

ACOSTA
materno

ADRIÁN FELIPE
nombre(s)

Con registro:

A	0	0	0	0	1	0
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

DOCTOR 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

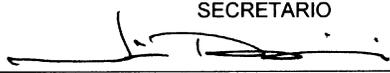
Director de tesis
PRIMER VOCAL


DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE

PRESIDENTE


DR. JUAN FELIX ELORDUY GARAY

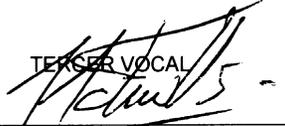
SECRETARIO


DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO

SEGUNDO VOCAL


DR. GORGONIO RUIZ CAMPOS

TERCER VOCAL


DR. JUAN JACOBO SCHMITTER SOTO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



L. P. N.
CICIMAR
DIRECCION



**INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
COORDINACION GENERAL DE POSGRADO E INVESTIGACION**

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 13 del mes Diciembre del año 2004, el (la) que suscribe ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA alumno(a) del Programa de DOCTORADO EN CIENCIAS MARINAS con número de registro A000010 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE y cede los derechos del trabajo titulado: "ESTUDIO SISTEMÁTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *Eugerres* (PERCIFORMES: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: aacosta@ipn.mx

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


ADRIÁN FELIPE GONZÁLEZ ACOSTA

nombre y firma

DEDICATORIA

“..... SI PUEDO VER MÁS ALLÁ DEL HORIZONTE,
ES PORQUE ESTOY SOBRE LOS HOMBROS
DE QUIENES ME PRECEDIERON”

Isacc Newton

En memoria de mi madre: *Amalia Acosta García* (q.p.d) . . .

- Porque fuiste, eres y serás por siempre la luz que guía mi camino, donde quiera que te encuentres te doy gracias por lo que soy.

- A *Panchito* (mi padre), porque con tu esfuerzo de muchos años y el amor que siempre me das, pude alcanzar uno de mis mayores logros y satisfacciones en esta vida ... Gracias, Papá

-A mis queridos hermanos *Paco* (Ramón) y *Graciela*, por su amor en toda esta vida juntos, ojalá les sirva de estímulo para seguir siempre adelante

- A mi familia política: Los Montes Chacón (Doña Chepa y todos los Federicos)

- A *Luis Arturo Gutiérrez Barrera* por ser siempre mi amigo, mi hermano y ahora mi compadre, esta dedicatoria incluye por supuesto a *Nelly* (mi comadre), *Santiago* (mi ahijado) y toda la gran familia Gutiérrez Barrera

- Con cariño a mis grandes amigas: *Claudia Hernández*, *Paty Cortés*, *Marú Escalona* y *Araceli González*

- Con profundo respeto, a todos los que han sido mis Maestros (y sus apreciables familias), alumnos y colegas

- Pero principalmente a ti **BEATRIZ** (mi querida esposa), tú que eres el motivo e inspiración principal en mi vida desde hace cuatro años, a ti mi amor más grande

- A todos ustedes y los que olvide mencionar, pero saben que están en mi corazón, les dedico este trabajo con my mayor respeto y admiración . . .

AFGA, Marzo 2005

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio se pudo realizar gracias a los apoyos recibidos por parte del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR) del Instituto Politécnico Nacional, a través de mi participación como estudiante dentro del Programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI-IPN) y como profesor en los proyectos de investigación CGPI: **200014** “*Sistemática y biogeografía de las mojaras de la Familia Gerreidae en México*”, **20010315** “*Análisis filogenético y taxonómico de las mojaras de la familia Gerreidae en México*”, **20020327** “*Estudio sistemático y biogeográfico de las especies de la Familia Gerreidae en México*”, **20031168** “*Estudio sistemático y biogeográfico de las mojaras de la Familia Gerreidae en México*” y **20041099** “*Estudio taxonómico de las especies del género Diapterus (Pisces: Gerreidae) del Pacífico mexicano*”.

Al Instituto Politécnico Nacional por la oportunidad de formarme y crecer bajo la guía de verdaderos profesores y personajes de la ictiología nacional que en sus aulas realizan una de las funciones más destacables de un profesor, la enseñanza desinteresada, ética y responsable en sus alumnos ... Gracias Maestros

También por la confianza y oportunidad laboral para formar parte de la planta docente y de investigación del CICIMAR, lo que contribuyó de manera importante en la culminación de esta tesis. Buena parte de esto fueron responsables mis maestros Gustavo y Pepe De la Cruz, José Luis Castro Aguirre y Paco Arreguin.

Se agradece al **Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología** las becas otorgadas para la realización de mis estudios de doctorado y por medio de la distinción de la que fui objeto por parte del **Sistema Nacional de Investigadores** (SNI-CONACyT), que me permitieron culminar este estudio.

Muchas personas e instituciones de investigación, contribuyeron de manera importante en el desarrollo de este trabajo, principalmente el Dr. José De la Cruz-Agüero, Curador de la **Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN**, quien no sólo fue una guía y anduvo el camino en los estudios taxonómicos y sistemáticos de las mojaras (Gerreidae), sino también con su concurso posibilitó la obtención de los prestamos de material con colecciones naturales del ámbito nacional y mundial. Así de esta manera, vaya mi reconocimiento a la CI, siempre soslayada a pesar de su importancia en la ictiología y conocimiento de los recursos bióticos nacionales, que fungió como institución depositaria de ejemplares históricos (incluyendo los holotipos de algunas especies) de los museos participantes.

En el ámbito nacional se agradece a el apoyo de los Maestros: Héctor Espinosa Pérez y Leticia Huidobro Campos (*Colección Nacional de Peces del IBUNAM*); Biól. Edmundo Teniente Nivón (*Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*); Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto y Biól. Erika Pimentel (*El Colegio de la Frontera Sur*, unidad Chetumal, Q. Roo) y Dra. Rocío Rodiles Hernández (ECOSUR unidad San Cristóbal de Las Casas, Chiapas); y al Dr. Gorgonio Ruiz Campos (*Universidad Autónoma de Baja California en Ensenada*).

En el plano internacional se reconoce la participación y apoyo de los Doctores: William N. Eschmeyer, David Catania y Sr. Jon Fong (*Academia de Ciencias de California*); Dr. James Maclaine y Sr. Patrick

Campbell (*Museo Británico de Historia Natural*); Dr. Phil Hastings (*Institución Oceanográfica SCRIPPS*); Dres. Susan Jewett, Jeffrey Williams y Srta. Susan Rarendon (*Instituto Smithsonian de Historia Natural*); Doctores Barbara Brown, Scott Schaeffer y Srta. Damaris Rodriguez (*Museo Americano de Historia Natural*); Dr. Douglas W. Nelson (*Museo de Zoología de la Universidad de Michigan*); Dr. Helmut Wellendorf (*Museo de Historia Natural de Viena*) y Dr. William A. Bussing (*Universidad de Costa Rica*).

Se agradece al Dr. José V. Andreatta de la *Universidade Santa Úrsula* (Brasil) por la información proporcionada mediante la donación de reimpresos de sus trabajos pioneros en el grupo de los guerreidos. A Christ Myroth (*Biblioteca de la Universidad del Norte de Illinois, Chicago, E.U.A.*) quien me facilitó obtener el original de la tesis de Gary Deckert. De manera particular agradezco a mis compañeros de la *Biblioteca Reuben Lasker* del CICIMAR-IPN (Lic. Tere Barriga, Laura Manzano, Martina Verdugo y Juan), por el apoyo en la consecución de literatura utilizada en este trabajo.

Doy las gracias a los integrantes de mi Comité Revisor de Tesis, cuyos comentarios y sugerencias enriquecieron sustantivamente su contenido:

Al **Dr. José Luis Castro Aguirre**, por la dirección, interés y disposición para la realización de este estudio, pero principalmente por la confianza y la amistad con la que desde siempre me ha distinguido. Recuerdo un anécdota que me confió acerca del Dr. Carl L. Hubbs y que vale la pena recordar para esta ocasión:

“Cuando fui discípulo del Dr. Carl L. Hubbs, este estrecho mi mano, el cual a su vez fue alumno y estrecho la mano de David S. Jordan, quien estrecho la de su Profesor Louis Agassiz que tuvo la oportunidad de estrechar la mano de George Cuvier.” Por consiguiente, gracias Maestro Castro Aguirre por permitirme estrechar su mano...

Al **Dr. José De la Cruz Agüero**, por su dedicación y disposición para este trabajo, por andar el camino en el estudio de los guerreidos en México, el apoyo y confianza otorgado no solo a mi persona sino a mi familia entera. A tu gran familia (Marbella, Pepe y Marbellita) por ser mis amigos y mucho más que eso. Gracias Pepe por tu contribución a esta Tesis y en mi formación académica, disculpa que no haya tenido la entereza para lograr que estuvieras presente en el examen, pero me demostraste que un verdadero maestro no le pone obstáculos a sus alumnos sino por el contrario los estimula a seguir adelante.

Al **Dr. Gorgonio Ruiz Campos** (y su gran familia), quien siempre estuvo pendiente del desarrollo de esta Tesis, el interés mostrado y las atinadas sugerencias realizadas para mejorar su contenido. Gracias Goño por ser un verdadero amigo y maestro.

Al **Dr. Juan Félix Elorduy Garay** por las atinadas sugerencias al contenido de la Tesis y el profesionalismo mostrado en todas sus participaciones como miembro de este Comité. Asimismo por la confianza y amistad demostrada.

Al **Dr. Juan Jacobo Schmitter Soto**, cuyo concurso en la realización y revisión de esta Tesis permitió alcanzar los propósitos establecidos en sus objetivos, mejorandola sustantivamente con los acertados

comentarios y sugerencias realizados. Gracias doctor por tu disposición e interés en mi trabajo.

A los Doctores **David Auriolés Gamboa** y **Federico García Domínguez**, por su apoyo y participación como sinodales en el examen.

A *Gustavo De la Cruz Agüero*, mi amigo y maestro, por todo el apoyo que me has dado para alcanzar muchas metas. A tu gran y apreciable familia gracia mil.

Gracias también al Maestro *José Luis Ortiz Galindo*, por tu labor y compromiso como docente en la formación de tus alumnos, por los consejos y recomendaciones para mi trabajo, por toda la ayuda y apoyo recibidos de ti y tu familia (María Elena y María José).

También quiero agradecer de la manera mas sincera y comprometida a *Emanuel Méndez Guillermo* y su apreciable familia. Porque además de distinguirme con su amistad, me ayudaron a conocer más de la riqueza que encierra la cuenca del río Usumacinta en Tabasco. Me apena no haber tenido los recursos para apoyarte en la intención que tienes de involucrarte en el estudio de los guerreidos de tu localidad, pero te aseguro que algo haremos en lo futuro.

Agradezco los comentarios y sugerencias del Maestro *Francisco De Lachica Bonilla*, así como por haber compartido su literatura y notas sobre los guerreidos dulceacuícolas.

Finalmente, a ti mi querida **Beatriz** por tu paciencia y por inyectarme la fuerza para seguir siempre adelante en este camino contigo siempre a mi lado. TQM

LISTA DE TABLAS

TABLA	Página
I. Áreas de distribución de las especies nominales de <i>Eugerres</i> en América	2
II. Resumen de préstamo por institución	10
III. Frecuencias de los conteos merísticos de siete especies de <i>Eugerres</i>	36
IV. Resumen de la función del AVC, para 21 variables morfométricas o “box truss” en <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. plumieri</i> y <i>Eugerres</i> sp.	81
V. Coeficientes estandarizados derivados del ACV aplicado a <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. plumieri</i> y <i>Eugerres</i> sp., por medio de 21 medidas “box truss”	82
VI. Resumen del AVC de 21 medidas “box truss” evaluadas en <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. plumieri</i> y <i>Eugerres</i> sp. Prueba de Chi-cuadrada (X^2)	83
VII. Matriz de clasificación del complejo <i>E. brasiliensis</i> - <i>E. plumieri</i> - <i>Eugerres</i> sp	84
VIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis obtenidas de las distancias entre centroides (promedio de las medias) de 21 variables morfométricas o “box truss” cuantificadas en <i>E. brasiliensis</i> , <i>E. plumieri</i> y <i>Eugerres</i>	85
IX. Resumen de la función del AVC para 21 variables morfométricas o “box truss” en el complejo <i>E. axillaris</i> - <i>E. brevismanus</i> - <i>E. lineatus</i>	88
X. Coeficientes estandarizados derivados del ACV aplicado a <i>E. axillaris</i> , <i>E. brevismanus</i> y <i>E. lineatus</i> , por medio de 21 medidas “box truss”	89
XI. Resumen del AVC de 21 medidas “box truss” evaluadas en <i>E. axillaris</i> , <i>E. brevismanus</i> y <i>E. lineatus</i> . Prueba de Chi-cuadrada (X^2)	90
XII. Matriz de clasificación del complejo <i>E. axillaris</i> - <i>E. brevismanus</i> - <i>E. lineatus</i>	91
XIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis obtenidas de las distancias entre los centroides (promedio de las medias) de 21 variables morfométricas o “box truss” cuantificadas en <i>E. axillaris</i> , <i>E. brevismanus</i> y <i>E. lineatus</i>	92
XIV. Resumen de la función del AVC, para 21 variables morfométricas o “box truss” en el complejo <i>E. mexicanus</i>	97
XV. Coeficientes estandarizados derivados del ACV aplicado al complejo <i>E. mexicanus</i> , por medio de 21 medidas “box truss”	98
XVI. Resumen del AVC de 21 medidas “box truss” evaluadas en <i>E. mexicanus</i> (EM1, EM2, EM3 y EM4). Prueba de Chi-cuadrada (X^2)	99

XVII. Matriz de clasificación del complejo <i>E. mexicanus</i> (EM1, EM2, EM3 y EM4)	100
XVIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis obtenidas de las distancias entre los centroides (promedio de las medias) de 21 variables morfométricas o “box truss” cuantificadas en el complejo <i>E. mexicanus</i> (EM1, EM2, EM3 y EM4)	100
XIX. Resumen de la función del AVC para 21 variables morfométricas o “box truss” en <i>Eugerres</i> spp.	102
XX. Coeficientes estandarizados derivados del ACV aplicado a las especies de <i>Eugerres</i> por medio de 21 medidas “box truss”	103
XXI. Resumen del AVC de 21 medidas “box truss” evaluadas en <i>Eugerres</i> spp. Prueba de Chi-cuadrada (X^2)	104
XXII. Matriz de clasificación de las especies de <i>Eugerres</i>	106
XXIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis obtenidas de las distancias entre los centroides (promedio de las medias) de 21 variables morfométricas o “box truss” cuantificadas en <i>Eugerres</i> spp.	106
XXIV. Número de branquiespinas presentes en los huesos que componen el arco branquial de <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	118
XXV. Número de branquiespinas totales por cada arco branquial de <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	119
XXVI. Número de radios principales caudales (dorsales y ventrales) de <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	123
XXVII. Arreglo estructural de los pterigióforos anales de <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	125
XXVIII. Arreglo de los huesos predorsales, pterigióforos y vértebras asociadas de <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	128

LISTA DE FIGURAS

FIGURA	Página
1. Esquema de distancias morfométricas convencionales utilizadas en el análisis biométrico-comparativo de <i>Eugerres</i> spp.	13
2. Cotas anatómicas y medidas geométricas generadas mediante el protocolo de "box truss"	15
3. <i>Eugerres axillaris</i> (lectotipo) BMNH 1864.1.26.245-247, 159.7 mm LP	37
4. <i>Eugerres brasilianus</i> CAS 161843, 174.3 mm LP	43
5. <i>Eugerres brevimanus</i> BMNH 1864.1.26.254, 186.6 mm LP	50
6. <i>Eugerres mexicanus</i> CICIMAR-CI 5847, 138.7 mm LP	54
7. <i>Eugerres lineatus</i> UABC 185, 90.3 mm LP	62
8. <i>Eugerres plumieri</i> CIENCB 6456-A, 108.3 mm LP	67
9. <i>Eugerres</i> sp. ECOCH-P 1291, 117.0 mm LP	75
10. Proyección de las funciones canónicas de los grupos: <i>E. brasilianus</i> , <i>E. plumieri</i> y <i>Eugerres</i> sp.	84
11. Clasificación de <i>Eugerres</i> spp. en la vertiente costera del Atlántico occidental basada en las distancias de Mahalanobis y la unión UPGMA	85
12. Proyección de las funciones canónicas de los grupos: <i>E. axillaris</i> , <i>E. brevimanus</i> y <i>E. lineatus</i>	91
13. Clasificación de <i>Eugerres</i> spp. en la vertiente costera del Pacífico tropical de América basada en las distancias de Mahalanobis y la unión UPGMA	92
14. Áreas de distribución del complejo <i>E. mexicanus</i>	94
15. Proyección de las funciones canónicas de los grupos: EM1, EM2, EM3 y EM4	99
16. Clasificación de los grupos de <i>E. mexicanus</i> basada en las distancias de Mahalanobis y la unión UPGMA	100
17. Proyección de las funciones canónicas de <i>Eugerres</i> spp.	105
18. Clasificación de <i>Eugerres</i> spp. con base en las distancias de Mahalanobis y la unión UPGMA	107
19. Cresta supraoccipital en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	109
20. Infraorbital 1 (lacrimal) en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	109

Estudio sistemático y biogeográfico de *Eugerres* ...

21. Hueso premaxilar en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	110
22. Hueso maxilar en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	111
23. Hueso dentario en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	112
24. Hueso articular <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	112
25. Hueso urohial en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	113
26. Hueso opercular en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	114
27. Hueso preopercular en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	115
28. Subopérculo en <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	116
29. Hueso interopercular <i>Eugerres</i> spp. y <i>D. peruvianus</i>	117
30. Esqueleto axial de las especies del género <i>Eugerres</i>	120
31. Plano estructural del esqueleto caudal de las especies del género <i>Eugerres</i>	122
32. Arreglo estructural de los soportes de la aleta anal en el género <i>Eugerres</i>	126
33. Segunda espina anal en el género <i>Eugerres</i>	126
34. Soportes de la aleta dorsal en especies del género <i>Eugerres</i>	127
35. Espinas dorsales en el género <i>Eugerres</i>	129
36. Cladograma generado por el análisis de parsimonia	137
37. Cladograma de consenso derivado del índice de bootstrap	143
38. Distribución geográfica actual de las especies del género <i>Eugerres</i> en la vertiente costera del Pacífico oriental tropical	145
39. Distribución geográfica actual de las especies del género <i>Eugerres</i> en la vertiente costera del Atlántico occidental	146
40. Distribución geográfica actual de <i>E. mexicanus</i>	147
41. Distribución geográfica actual de <i>D. peruvianus</i> y <i>D. auratus</i>	148
42. Cladograma general de áreas de distribución de las especies del género <i>Eugerres</i>	149
43. Cladograma general de áreas generado por el método de bootstrap	152

RESUMEN

Se llevo a cabo un estudio sistemático y biogeográfico de las especies nominales del género *Eugerres* Jordan & Evermann, 1927, por medio de una serie de análisis merísticos, morfosistemáticos y osteológicos. La revisión crítica de su taxonomía fue sustentada en el examen de ejemplares tipo y otros procedentes de su ámbito de distribución conocida, además de la consulta de las diagnósis originales y evaluaciones morfométricas mediante técnicas de análisis de variables canónicas. Se comprobó la existencia de siete especies representativas del género: *E. brasilianus* (Cuvier, 1830), *E. plumieri* (Cuvier, 1830) y una nueva forma de *Eugerres* aquí descrita, todas distribuidas en la vertiente costera del Atlántico occidental; además de *E. lineatus* (Humboldt, 1821), *E. axillaris* (Günther, 1864) y *E. brevimanus* (Günther, 1864) con distribución en el Pacífico oriental. Este estudio aclara la confusión nomenclatorial debida al incorrecto número de branquiespinas [Be] asignado a *E. lineatus* y *E. axillaris*. De manera que *E. lineatus* tiene más de 15 Be y *E. axillaris* 12, no 15. La variabilidad morfológica observada en los ejemplares del complejo *E. mexicanus*, permitió establecer la probable existencia de una forma adicional en este grupo. El análisis filogenético, apoyado en 30 caracteres morfológicos, merísticos y osteológicos, generó un cladograma de máxima parsimonia (L= 46, IC = 78 e IR = 79) que sustenta la monofilia del género (con base en diez sinapomorfias estrictas), corrobora su estabilidad taxonómica y las relaciones genealógicas entre: [*E. mexicanus* - [[*E. plumieri* - *Eugerres* sp.] - [*E. axillaris* [*E. brasilianus* [*E. brevimanus* - *E. lineatus*]]]], y el reconocimiento de *D. auratus* - *D. peruvianus*, como grupo hermano. El análisis biogeográfico aplicado a una matriz de datos de presencia-ausencia, integrada por 9 taxones y 11 provincias zoogeográficas, produjo un cladograma de mayor parsimonia (L = 9, IC = 100 e IR = 100) el cual indica que dichas provincias representan unidades naturales, mismas que están agrupadas en un esquema regional Atlántico-Pacífico que es congruente con la filogenia del grupo y las áreas de distribución actual de sus especies. Se propone una hipótesis basada en el modelo vicariante, para explicar el proceso cladogenético en relación con eventos paleoceanográficos y geotectónicos asociados con la última emergencia del istmo Centroamericano.

ABSTRACT

A systematic and biogeographic study of seven nominal species of the genus *Eugerres* Jordan & Evermann, 1927 was performed by means of meristic, morphosystematic and osteological analyses. Group taxonomy was based on examination of type specimens and other specimens, and the respective diagnoses through their distributional ranges. Three species are recognized on the Western Atlantic: *E. brasiliensis* (Cuvier, 1830), *E. plumieri* (Cuvier, 1830), and *Eugerres* sp. as a new form described herein. On the tropical Eastern Pacific three species are recognized: *E. lineatus* (Humboldt, 1821), *E. axillaris* (Günther, 1864) and *E. brevimanus* (Günther, 1864). This study clarifies confusion in nomenclature due to an erroneous account in the number of gill rakers for *E. lineatus* and *E. axillaris*: *E. lineatus* has more than 15 gill rakers, not 11, and *E. axillaris* has 12 gill rakers, not 15. A new form related to *E. mexicanus* group is deduced, based on the morphological variability observed in this species group. A phylogenetic analysis based on 30 morphologic, meristic, and osteological characteristics provides a maximum parsimony cladogram (L = 46, CI = 78 and RI = 79) that supports the monophyly of *Eugerres* in ten strict synapomorphies, and corroborates its taxonomical stability, and the genealogical relationships among: [*E. mexicanus* - [[*E. plumieri* - *Eugerres* sp.] - [*E. axillaris* [*E. brasiliensis* [*E. brevimanus* - *E. lineatus*]]]], and the recognition of *D. auratus* - *D. peruvianus* as an allied group. Biogeographic analysis applied to a presence-absence matrix of nine taxa and 11 zoogeographical provinces, produced a strict consensus tree (L = 9, CI = 100 and RI = 100) indicating that these provinces represent natural areas consistent with phylogenetic relationships and current species distribution patterns. A preliminary hypothesis based on the vicariance model is proposed here to explain the cladogenetic process in relation to ancient oceanographic and geotectonic events connected to the rise of the Central American isthmus.

1. INTRODUCCIÓN

La familia Gerreidae es un grupo de peces característico de ambientes marino costeros, estuarino lagunares y limnéticos de las regiones tropicales y subtropicales de América (Deckert & Greenfield, 1987; Rooker & Denis, 1991; Santos-Martínez & Acero, 1991; Sheridan, 1992; González-Acosta, 1998); compuesto por cinco géneros (Eschmeyer, 1998) y alrededor de 22 especies reconocidas (*sensu* Deckert, 1973; Castro-Aguirre et al., 1999; De la Cruz-Agüero, 2001; Antuna-Mendiola et al., 2003).

Dentro de este conjunto destaca el género *Eugerres* Jordan & Evermann, 1927, por la presencia de aserraciones en el margen inferoposterior de sus huesos preopérculo y preorbital [=lacrimal] (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987). Estas características lo distinguen de los géneros con márgenes lisos o sin aserraciones (*Eucinostomus* Baird & Girard, en Baird, 1857; *Gerres* Quoy & Gaimard, 1824 y *Ulaema* Jordan & Evermann, 1895), ó de *Diapterus* Ranzani, 1840, debido a la combinación de preopérculo aserrado y preorbital liso.

Las especies nominales del género *Eugerres* (Tabla I) manifiestan un patrón de distribución simpátrico en los ambientes estuarinos y dulceacuícolas de los litorales y vertientes del Atlántico occidental y Pacífico oriental (Deckert & Greenfield, 1987). La notable condición eurihalina que manifiestan la mayoría de estas especies les ha permitido desarrollar hábitos predominantemente estuarinos, incursionando de manera ocasional en el medio dulceacuícola (Bussing, 1995; Castro-Aguirre et al., 1999). La “mojarra blanca” *E. mexicanus*, es la única especie perteneciente al componente vicario (e.g. Myers, 1940, 1951) que tiene una distribución confinada a los ambientes limnéticos (ríos y lagunas) del sureste de México y norte de Guatemala (Álvarez del Villar, 1950; Deckert, 1973; Castro-Aguirre, 1978; Deckert & Greenfield, 1987; Castro-Aguirre et al., 1999).

Tabla I. Áreas de distribución de las especies nominales de *Eugerres* en América (*sensu* Eschmeyer, 1998). *Distribución en México.

Área	ESPECIES
Vertiente del Océano Pacífico	<i>Eugerres axillaris</i> (Günther, 1864) *
	<i>Eugerres brevimanus</i> (Günther, 1864) *
	<i>Eugerres lineatus</i> (Humboldt, 1821) *
	<i>Eugerres periche</i> (Evermann & Radcliffe, 1917)
Vertiente del Océano Atlántico	<i>Eugerres brasilianus</i> (Cuvier, 1830)
	<i>Eugerres plumieri</i> (Cuvier, 1830) *
Ambientes limnéticos	<i>Eugerres mexicanus</i> (Steindachner, 1863) *

La presencia de la mayoría de las especies de *Eugerres* en los litorales mexicanos ha sido ampliamente documentada por Castro-Aguirre (1978) y Castro-Aguirre et al. (1999); con excepción de la “mojarra periche” *E. periche*, cuya distribución se conoce de Panamá a Perú (Meek & Hildebrand, 1925; Fowler, 1944; Hildebrand, 1946; Álvarez & Solano, 1983; Bussing, 1995; Chirichigno & Vélez, 1998).

Por otro lado, la taxonomía alfa de las especies que componen el género *Eugerres*, refleja una problemática de nivel alfa que es común entre los miembros de la familia Gerreidae (Castro-Aguirre, 1978; Matheson, 1983; Castro-Aguirre et al., 1999). Lo anterior es debido al traslape de las características merísticas y morfológicas de sus especies, lo que confunde y dificulta su identificación, particularmente en las etapas larvarias y juveniles (e.g. Randall & Vergara, 1977).

A pesar de que Jordan & Evermann (1927) basaron su propuesta del nuevo género *Eugerres*, en la presencia de preorbitales y preoperculares aserrados; todavía es posible encontrar estudios ictiológicos donde a sus respectivas especies se les incluye en *Diapterus* (e.g. Andreato, 1979; Andreato & Barbiéri, 1981; Lozano-Vilano & Contreras-Balderas, 1987; Andreato, 1988; Gaspar-Dillanes, 1996; Rodiles-Hernández et al., 1999). A partir de una revisión taxonómica de las especies representativas de estos géneros,

Deckert (1973) y Deckert & Greenfield (1987) establecieron en forma definitiva la distinción de los miembros de *Eugerres*, basados en el criterio establecido previamente por Jordan & Evermann (1927), adicionando a la diagnosis del grupo la presencia de un patrón de dentición faríngea molariforme. Esto contrasta con los preorbitales lisos (no aserrados) y los dientes faríngeos caniniformes que caracterizan a las especies de *Diapterus*. Asimismo, *Eugerres* se caracteriza por presentar estrías o líneas oscuras longitudinales en el cuerpo, lo que difiere de la coloración plateada uniforme distintiva de las especies de *Diapterus* (Deckert, 1973; Castro-Aguirre, 1978; Greenfield & Thomerson, 1997). Cabe mencionar que es posible observar líneas o estrías pálidas dorsales en algunos ejemplares de *Diapterus*; sin embargo, éstas no son comparables con las líneas pardo oscuro típicas de *Eugerres*.

La falta de estudios recientes sobre las especies de este género, originó a partir del trabajo de Meek & Hildebrand (1925), una confusión en la taxonomía y nomenclatura de *E. axillaris* y *E. lineatus*; misma que ha prevalecido en la literatura ictiológica contemporánea, en cierto modo, como consecuencia de la omisión de los trabajos de Regan (1903, 1906-08) y Deckert (1973). Por otra parte, la falta de información sobre las especies del Atlántico occidental ha dado lugar a imprecisiones en la identidad taxonómica y delimitación de las áreas de distribución de *E. brasilianus* y *E. plumieri* (e.g. Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió, 1983; Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado, 1993).

Por lo anterior, es necesario realizar estudios morfológicos y osteológicos comparativos que permitan estabilizar el estatus taxonómico y nomenclatorial de las especies de *Eugerres*, además del establecimiento de hipótesis acerca de su origen y relaciones filogenéticas. Por tal motivo, en esta investigación se abordan los análisis morfosistemáticos, filogenéticos y biogeográficos de las especies de este género.

2. ANTECEDENTES

La importancia de estos peces conocidos como mojarras se manifiesta en el papel que desempeñan en el sustento de los recursos pesqueros, así como en la estructura y función de los ecosistemas costeros de regiones tropicales y subtropicales del mundo. Estos peces, han sido objeto de diversos estudios relacionados con su: ecología y biología básica (Etchevers, 1978; Albaret & Desfossez, 1988; Santos-Martínez & Acero, 1991; Abou-Seedo, 1993; Teixeira & Helmer, 1997; Araujo & De Alcántara-Santos, 1999), ecología trófica (Prabhakara-Rao, 1968; Austin, 1971a; Cyrus & Blaber, 1983; González & Rodríguez, 1983; Kerschner et al., 1985; Arenas-Granados & Acero, 1992; Cunningham & Maciel, 1995; Rivas et al., 1999), taxonomía y distribución (Austin, 1973; Yáñez-Arancibia, 1980; Aguirre-León et al., 1982; Cyrus & Blaber, 1982a; Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986; Arenas-Granados & Acero, 1993; Matheson & Gilmore, 1995; Castro-Aguirre et al., 1999; Iwatsuki et al., 2001; Jiménez-Rosenberg et al., 2003) y pesquerías (Báez-Hidalgo & Álvarez-Lajonchere, 1980; Ramires & Barrella, 2003).

Otros estudios que pueden citarse son aquellos que trataron de esclarecer su problemática taxonómica y nomenclatorial, principalmente en relación con el género *Eucinostomus* y sus especies (e.g. Curran, 1942; Zahuranec, 1967; Matheson, 1983; Matheson & McEachran, 1984; De la Cruz-Agüero & Galván, 1993; De la Cruz-Agüero, 2001). Asimismo, algunos de estos se limitaron a la compilación de la información existente y la estructuración de claves de identificación, pero sin ningún estudio previo de su taxonomía (e.g. Tapia-García & Ayala-Pérez, 1996).

Estudios más específicos sobre guerreidos abordan aspectos de la morfología del cono interhemal (Picciolo, 1960) y de sus otolitos (Lemos et al., 1992), además están los relacionados con la osteología cefálica y del esqueleto caudal (Andreatta, 1979, 1988, 1989; Andreatta & Barbiéri, 1981; Barceló-Márquez, 1998; Kobelkowsky & Alemán-Rivero, 2000; Kobelkowsky, 2003, 2004; Álvarez-Pliego, 2004). Recientemente se han llevado a

cabo estudios filogenéticos de los géneros representativos de la familia, con base en análisis morfosistemáticos (De la Cruz-Agüero, 2001), ontogenéticos (Ortiz-Galindo com. pers.¹), moleculares (Espinosa et al., 1993; Ruiz-Carus, 1995; Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003; Benitez-Cortés, 2004) y otros que pretenden comprender su ubicación dentro del grupo de los perciformes con base en la morfología de sus estructuras bucofaríngeas (Rosen & Patterson, 1990) y de sus otolitos (Nolf, 1993).

De manera particular, la información que existe sobre las especies del género *Eugerres* se circunscribe a su mención en listas o catálogos ictiofaunísticos (e.g. Jordan et al., 1930; Duarte-Bello, 1959; Rodríguez, 1973; Reséndez-Medina, 1981a, b; Álvarez & Solano, 1983; van der Heiden & Findley, 1988; Reséndez-Medina & Kobelkowsky-Díaz, 1991; Balart et al., 1992; Bussing & López, 1993; Grove & Lavenberg, 1997); además de algunos estudios ecológicos, realizados en ambientes estuarino-lagunares donde estas especies se localizan (e.g. Amézcuca-Linares, 1977; Yáñez-Arancibia 1980; Aguirre-León et al., 1982; Álvarez-Rubio et al., 1986; Aguirre-León & Yáñez-Arancibia, 1986; Garzón-Ferreira, 1989; Arenas-Granados & Acero, 1992, 1993).

Otras investigaciones son de índole biológico-pesquero sobre *E. brasiliensis* (Báez-Hidalgo & Álvarez-Lajonchere, 1980; Ramires & Barrella, 2003), alimenticia (González & Rodríguez, 1983), biométrica (Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió, 1983), genética (Espinosa et al., 1993) y la morfología de sus branquiespinas (Eiras-Stofella & Charvet-Almeida, 2000). Por otra parte, existen estudios de alimentación (Varela, 1990) y desarrollo ontogenético (Ortiz-Galindo, 1991) en *E. axillaris* (*E. lineatus sensu stricto*); además de aquellos donde se analizan los aspectos reproductivos (Aguirre-León & Díaz-Ruiz, 2000) y filogenéticos con bases moleculares en *E. plumieri* (Ruiz-Carus, 1995; Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003a, b).

¹ José Luis Ortiz Galindo es Profesor Investigador del CICIMAR-IPN. Ave. Instituto Politécnico Nacional s/n Colonia Playa Palo de Santa Rita "El Conchalito", 23096. La Paz, B.C.S., México.

El estatus taxonómico de las formas ahora reconocidas dentro de *Eugerres* fue analizado por primera vez en la revisión del género *Gerres* (Regan, 1903). En este estudio se definen las características diagnósticas para la separación de las especies que se localizan en el Pacífico oriental (*E. axillaris*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*) de aquéllas del Atlántico occidental (*E. brasilianus*, *E. mexicanus* y *E. plumieri*). Regan (1903) utilizó el número de branquiespinas de la rama inferior del primer arco branquial para diferenciar a *E. lineatus* del complejo *E. axillaris* - *E. brevimanus*; además, estableció la distinción de *E. brevimanus* por sus aletas pectorales comparativamente más cortas.

El criterio establecido por Regan (1903) en la identificación de las especies de la vertiente del Pacífico oriental fue ratificado posteriormente por este mismo autor en su obra "*Biología Centrali-Americana*" (Regan, 1906-08). En la cual se confirma la separación del grupo de *Gerres* centroamericanos (actualmente incluidos en *Eugerres*) provistos de "preorbital finamente aserrado", de aquéllos caracterizados por la presencia de preorbital liso o "entero" [sic], como previamente lo habían establecido Evermann & Meek (1883, 1886). Infortunadamente, las aportaciones de Regan (1903, 1906-08) fueron soslayadas en las obras ictiológicas posteriores (e.g. Meek & Hildebrand, 1925; Randall & Vergara, 1977; Bussing, 1995; Chirichigno & Vélez, 1998).

La confusión que se generó a partir de la publicación del estudio "*The marine fishes of Panama*" (Meek & Hildebrand, 1925), donde se indica un mayor número de branquiespinas (14-15) en "*G. axillaris*" (*sensu lato*) con base en cinco ejemplares procedentes de Mazatlán, México [120-200 mm LP]; así como un menor número de branquiespinas en dos ejemplares de "*G. lineatus*" (*sensu lato*) [200-225 mm LP] de la localidad tipo "Lake Acapulco" [sic]. Esta situación ha prevalecido en la literatura ictiológica por más de 75 años (e.g. Amézcuca-Linares, 1977; Castro-Aguirre, 1978; Yáñez-Arancibia, 1980; Álvarez-Rubio et al., 1986; Balart et al., 1992; Bussing & López, 1993; Bussing, 1995; Tapia-García & Ayala-Pérez, 1996; Chirichigno & Vélez, 1998; Castro-Aguirre et al.,

1999).

Deckert (1973) realizó la revisión de las especies de los géneros *Diapterus* y *Eugerres*, y estableció una serie de criterios que permiten separar de manera consistente a los miembros de estos grupos. Los caracteres diagnósticos establecidos por este autor son: la presencia de aserraciones en preorbital y preopérculo, así como la presencia de un patrón de dentición faríngea molariforme en *Eugerres*, no presentes en el otro género. Sin embargo, sus conclusiones no fueron publicadas de manera formal, excepto las especies que existen en la vertiente del Atlántico (Deckert & Greenfield, 1987).

Con base en un estudio biométrico de *E. plumieri* Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado (1993) mencionaron la posible presencia de *E. brasilianus* en aguas mexicanas. Sin embargo, sus conclusiones confunden todavía más la identidad y los límites de distribución de este complejo de especies.

Debido a que el género *Eugerres* no ha sido revisado de manera formal es necesario realizar estudios que permitan la precisa definición de sus especies (mediante el establecimiento de diagnósis lo suficientemente completas); con base en el análisis de sus caracteres morfológicos: merísticos, morfométricos y osteológicos, cuya variabilidad podría generar algunas hipótesis sobre sus relaciones filogenéticas.

3. OBJETIVO GENERAL

Revisar la taxonomía del género *Eugerres* para corregir taxonómica y nomenclatorialmente a sus especies, la delimitación de sus patrones de distribución geográfica y establecer sus relaciones filogenéticas.

3.1 OBJETIVOS PARTICULARES

I. - Validar taxonómicamente las especies que componen el género *Eugerres*, con base en la revisión crítica de la literatura específica (diagnosis respectivas), evaluación de sus características morfológicas (merísticas y osteológicas) y la realización de un análisis morfosistemático.

II. - Determinar la filogenia del género por medio de la identificación de caracteres sinapomórficos que expresen las relaciones genealógicas existentes entre los taxones estudiados, mediante del empleo de la metodología cladista.

III. - Analizar la historia biogeográfica de las especies de *Eugerres* con base en la filogenia del grupo y su relación con las áreas de su distribución geográfica actual.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

El estudio sistemático y biogeográfico de las especies nominalmente reconocidas en el género *Eugerres* (*E. axillaris*, *E. brasiliensis*, *E. brevimanus*, *E. mexicanus*, *E. lineatus*, *E. plumieri* y una forma nueva) fue realizado a través de las siguientes etapas:

4.1 TRABAJO EN COLECCIONES ICTIOLÓGICAS INSTITUCIONALES

Durante esta fase de la investigación se examinaron un total de 456 ejemplares depositados y catalogados en 13 colecciones ictiológicas institucionales, con reconocimiento en el ámbito nacional e internacional (Tabla II). La obtención de estos especímenes “voucher” ó testigo (incluyendo ejemplares tipo) se logró por medio del establecimiento de convenios de préstamo, intercambio y donación con las colecciones mexicanas: Colección Nacional de Peces-Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México [CNP-IBUNAM]; Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional [CIENCB-IPN]; El Colegio de la Frontera Sur, unidades Chetumal, Quintana Roo [ECO-CH] y San Cristóbal de las Casas, Chiapas [ECO-SC]; Universidad Autónoma de Baja California [UABC] y Colección Ictiológica del CICIMAR-I.P.N. [CICIMAR-CI], donde esta última fungió como depositaria de dicho material durante los tiempos convenidos y el desarrollo de la presente investigación.

En el ámbito internacional, se establecieron convenios con la Academia de Ciencias de California [CAS], Institución Oceanográfica Scripps [SIO], Instituto Smithsonian de Historia Natural [USNM] y Museo de Zoología de la Universidad de Michigan [UMMZ] en Estados Unidos; Museo Británico de Historia Natural [BMNH] en Londres, Inglaterra; Museo de Historia Natural de Viena, en Austria [NMW]; y la Colección de Peces de la Universidad de Costa Rica [UCR] en Costa Rica.

Tabla II. Resumen de préstamos por institución. Ver acrónimos en el texto.

Institución	<i>Eugerres brasilianus</i>	<i>Eugerres plumieri</i>	<i>Eugerres mexicanus</i>	<i>Eugerres axillaris</i>	<i>Eugerres brevimanus</i>	<i>Eugerres lineatus</i>	Total
BMNH	-	-	-	3	1	-	4
CAS	33	-	-	6	2	8	49
CICIMAR-CI	-	8	-	-	-	59	67
CI-ENCB	-	2	1	18	1	-	22
ECO-CH	-	51	-	-	-	-	51
ECO-SC	-	-	80	-	-	-	80
CNP-IBUNAM	-	28	14	-	-	9	51
MNW	-	-	1	-	-	-	1
SIO	-	-	-	-	-	8	8
UABC	-	-	-	-	-	2	2
UCR	2	5	-	2	7	-	16
USNM	-	1	-	1	-	-	2
UMMZ	-	-	103	-	-	-	103
Total	35	95	199	30	11	86	456

Adicionalmente, se revisaron ejemplares recolectados en el campo y los obtenidos de la pesca comercial, los cuales fueron incluidos en los análisis morfométricos, merísticos y osteológicos correspondientes. La relación de ejemplares por especie se presenta en la sección de MATERIAL EXAMINADO, donde se incluyen: siglas de la institución (*sensu* Leviton et al., 1985), número de catálogo, número de individuos (entre paréntesis) y entre corchetes el intervalo de la longitud patrón (LP) expresado en milímetros (mm).

4.2 VALIDACIÓN TAXONÓMICA DE *Eugerres* spp.

La validación taxonómica y nomenclatorial de las diferentes especies que integran el género *Eugerres* se efectuó mediante la comparación de los atributos (morfológicos y merísticos) propios de cada especie, la verificación de las características descritas en las diagnosis originales (e.g. Günther, 1864; Jordan & Evermann, 1898; Jordan & Evermann,

1927) y las observadas en los ejemplares tipo y en aquéllos de las colecciones ictiológicas que corresponden al ámbito de distribución geográfica conocida del taxón. La identificación de los individuos examinados se realizó con base en los criterios de Regan (1903, 1906-08), Deckert (1973) y Deckert & Greenfield (1987); las diagnósis y descripciones se presentan en orden alfabético. La información bibliográfica como la lista de sinónimos de las especies siguen lo establecido en Schenk & McMasters (1936).

4.3 ANÁLISIS MORFOSISTEMÁTICO DE LAS ESPECIES DE *Eugerres*

4.3.1 Evaluación merística

La detección de caracteres diagnósticos entre las especies aquí estudiadas, se evaluó por algunos atributos merísticos comúnmente utilizados en estudios taxonómicos de peces (*cf.* Hubbs & Lagler, 1947; Cervigón, 1980; Cailliet et al., 1986).

De esta manera, se cuantificaron el *número de branquiespinas* (**Be**) de la rama inferior del primer arco branquial; el *número de elementos de las aletas dorsal y anal*, cuyo valor correspondiente se indica mediante la simbología convencional para *espinas* (números romanos) y *radios* (números arábigos). Debido a que con frecuencia los guerreidos con tallas menores de 20 mm LP presentan la tercera espina anal articulada o segmentada, se siguió la recomendación de Curran (1942) contándola como un elemento más de la aleta con espinas. También se contaron: el *número de escamas con poro sobre la línea lateral* y *de estrías longitudinales en el cuerpo*, en este último caso sólo se tomaron en cuenta las del flanco izquierdo de cada organismo.

4.3.2 Evaluación morfológica

Se evaluaron los rasgos más conspicuos de la morfología externa de las especies aquí tratadas (en orden alfabético estricto), para determinar aquéllos que permitieran su fácil identificación. Entre las características utilizadas para su evaluación morfológica comparativa están: la posición u origen de la aleta dorsal, longitudes de la segunda espina

dorsal y anal, altura del cuerpo, perfil de la cabeza, color del cuerpo y la presencia de escamas en el surco premaxilar. Algunas de ellas fueron también utilizadas en el análisis filogenético del género en cuestión.

4.3.3 Evaluación morfométrica

Considerando las confusiones analíticas que pueden generarse por el uso de datos biométricos bajo los esquemas tradicionales de medición (Bookstein et al., 1985; Corti et al., 1988; Cavalcanti & Duarte-Lopes, 1993); se decidió realizar por separado el análisis morfométrico basado en el protocolo tradicional (e.g. Hubbs & Lagler, 1947), de aquél de tipo factorial derivado del protocolo “box truss” de Strauss & Bookstein (1982).

En el primer caso (protocolo tradicional) se midió un total de 21 distancias morfométricas (Fig. 1), determinadas a partir de una serie de estructuras convencionales de la morfología externa del pez. Este conjunto de mediciones sigue el esquema propuesto por Hubbs & Lagler (1947), complementado con algunas otras medidas utilizadas para guerreidos (e.g. Zahuranec, 1967; Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió, 1983; Deckert & Greenfield, 1987; De la Cruz-Agüero & Galván, 1993; Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado, 1993). Cabe hacer notar que la mayoría de las medidas tradicionales cuantificadas son de uso común en las descripciones y claves de identificación de las especies bajo estudio y, además, permiten establecer posibles relaciones biométricas entre ellas.

Los datos morfométricos generados por el protocolo tradicional fueron utilizados para la elaboración de las descripciones o diagnosis de las especies estudiadas, así como para los análisis comparativos entre las proporciones corporales aquí estimadas y las mencionadas por otros autores (e.g. Deckert, 1973; Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió, 1983; Deckert & Greenfield, 1987; Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado, 1993).

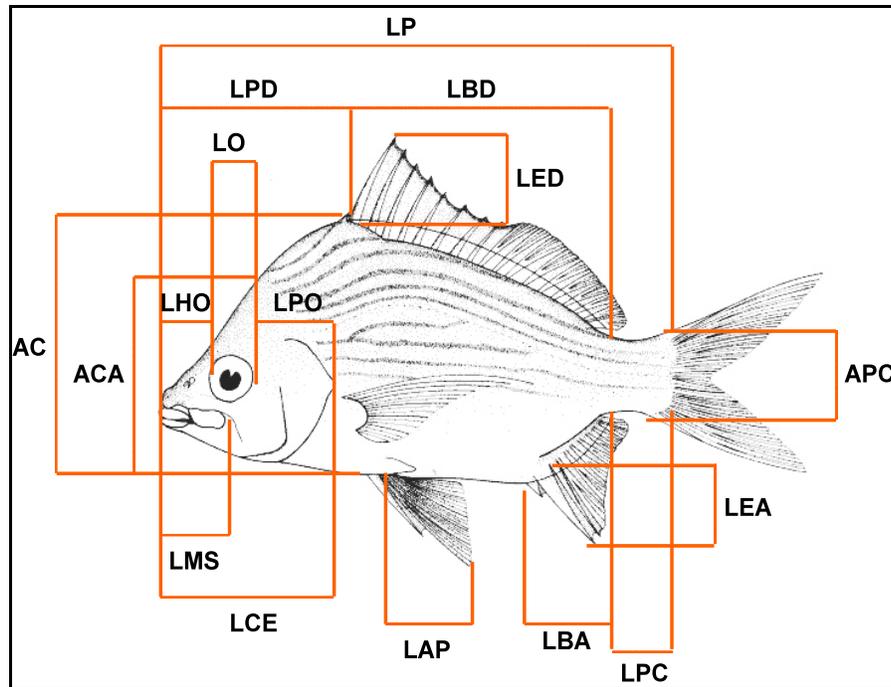


Figura 1. Esquema de distancias morfométricas generadas por métodos convencionales y utilizadas en el análisis biométrico-comparativo de *Eugerres* sp. (modificado de Bussing, 1995). **LP** (longitud patrón), **AC** (altura del cuerpo), **ACA** (altura de la cabeza), **LHO** (longitud del hocico), **LO** (diámetro de la órbita ocular), **LPO** (longitud postorbital), **LPD** (longitud predorsal), **DEDEA** (distancia entre los ápices de la segunda espina dorsal y anal), **LBD** (longitud base de la aleta dorsal), **L2ED** (longitud segunda espina dorsal), **L3ED** (longitud tercera espina dorsal), **APC** (altura pedúnculo caudal), **L2EA** (longitud segunda espina anal), **L3EA** (longitud tercera espina anal), **LPC** (longitud pedúnculo caudal), **LBA** (longitud base de la aleta anal), **LAP** (longitud aleta pélvica), **LAPE** (longitud aleta pectoral), **LCE** (longitud cefálica), **LMS** (longitud mandíbula superior) y **EIO** (longitud del espacio interorbitario).

Por otra parte, los datos biométricos utilizados en el análisis multivariado fueron generados mediante el establecimiento de 21 distancias corporales o puntos homólogos (Fig. 2) que derivan del establecimiento de 10 marcas o cotas anatómicas (= landmarks) que describen la forma del pez (Strauss & Bookstein, 1982) y permiten evaluar la variabilidad entre los caracteres cuantitativos estimados (Cavalcanti & Duarte-Lopes, 1993).

Se decidió utilizar el protocolo de cuadriláteros contiguos o “box truss” debido a la precisión y objetividad que proporciona en la descripción, interpretación y comparación de los patrones de variación de la forma entre los individuos de las especies bajo estudio (Strauss & Bookstein, 1982). Además, este protocolo permite explicar algunos de los procesos evolutivos responsables de dichos patrones y ofrece una mejor discriminación entre grupos (Bookstein, 1982; Reis, 1988; Cavalcanti & Duarte-Lopes, 1993). Por otra parte, su empleo permite inferir hipótesis sobre las relaciones biométricas entre las especies analizadas, por lo que representa uno de los métodos actuales más utilizados en estudios taxonómicos y sistemáticos de peces (e.g. Rauchenberger, 1988; Cavalcanti & Duarte-Lopes, 1991, 1993; De Azevedo-Benvenuti, 1997; Brinsmead & Fox, 2002; Dantas-Campello & De Azevedo-Benvenuti, 2002; De Azevedo-Benvenuti & Lameiro-Rodrigues, 2002).

En ambos casos, las medidas de las distancias ó variables morfométricas se tomaron al milímetro más cercano posible con un vernier electrónico Electronic Digital Caliper, conectado por medio de una interfase del programa de cómputo Software Wedge® a una computadora personal. Las bases de datos obtenidas por ambos protocolos de medición, fueron estructuradas mediante el empleo de hojas de cálculo del paquete Corel QuattroPro®.

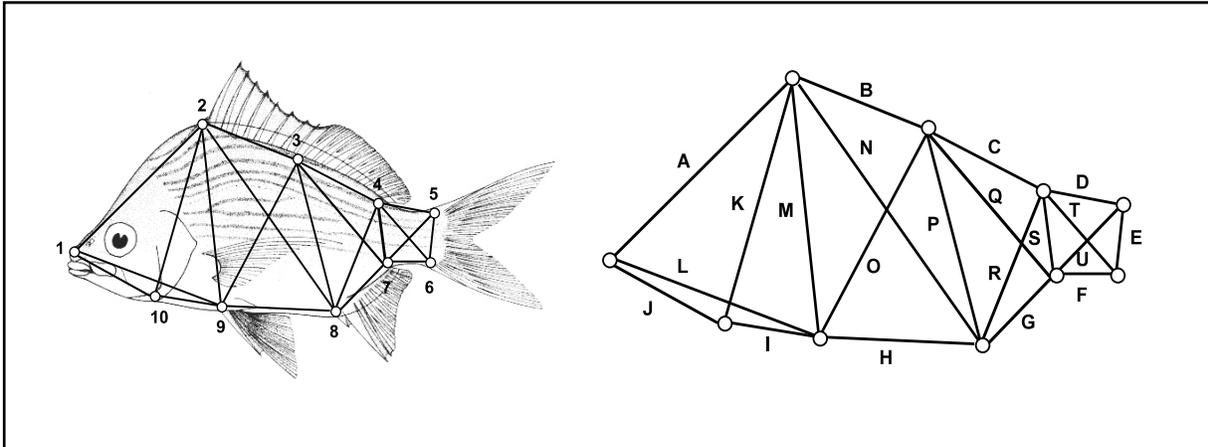


Figura 2. Cotas anatómicas o "landmarks"[1-10], delimitadas a partir de la morfología externa del pez (modificado de Bussing, 1995). Distancias geométricas del protocolo de "box truss" (Strauss & Bookstein, 1982): **A** [1-2] punta superior de la premaxila a base de la primera espina dorsal, **B** [2-3] base de la primera espina dorsal a base del primer radio dorsal, **C** [3-4] base del primer radio dorsal a base del último radio dorsal, **D** [4-5] base del último radio dorsal al borde posterior dorsal del pedúnculo caudal, **E** [5-6] borde posterior dorsal del pedúnculo caudal a su borde posterior ventral, **F** [6-7] borde posterior ventral del pedúnculo caudal a base del último radio anal, **G** [7-8] base del último radio de la aleta anal a base de la primera espina anal, **H** [8-9] base de la primera espina anal a base de la primera espina de la aleta pectoral, **I** [9-10] base de la primera espina de la aleta pectoral al margen anterior del istmo, **J** [10-1] margen anterior del istmo a la punta superior de la maxila, **K** [1-9] punta superior de la maxila a base de la espina de la aleta pectoral, **L** [2-10] base de la primera espina de la aleta dorsal al margen anterior del istmo, **M** [2-9] base de la primera espina dorsal a base de la espina de la aleta pectoral, **N** [2-8] base de la primera espina dorsal a base de la primera espina de la aleta anal, **O** [3-9] base del primer radio dorsal a base de la espina de la aleta pectoral, **P** [3-8] base del primer radio dorsal a base de la primera espina anal, **Q** [3-7] base del primer radio dorsal a base del último radio anal, **R** [4-8] base del último radio dorsal a base de la primera espina anal, **S** [4-7] base del último radio dorsal a base del último radio anal, **T** [4-6] base del último radio dorsal al borde posterior ventral del pedúnculo caudal y **U** [5-7] borde posterior dorsal del pedúnculo caudal a base del último radio anal.

4.3.4 Análisis estadísticos

Según lo recomendado por Bookstein et al. (1985), los datos biométricos fueron previamente transformados con la finalidad de normalizar su distribución y homogeneizar sus variancias, conservando de esta manera la alometría original de los mismos (Jolicoeur, 1963). Dicha transformación se realizó por medio del algoritmo de Elliot et al. (1995), que permitió eliminar el posible sesgo causado por la variabilidad de la LP de los organismos, de acuerdo con la función: $\mathbf{Ms} = \mathbf{Mo} (\mathbf{Ls} / \mathbf{Lo})^b$; donde **Ms** representa la medida o dato normalizado; **Mo**, el valor de la medida o variable original; **Ls**, la media aritmética total de la LP, para todos los peces en todas las muestras de cada análisis; y **Lo**, la LP del ejemplar. El parámetro **b** es el valor estimado de la pendiente de los datos observados, calculado por medio de la ecuación de crecimiento alométrico $M = aL^b$, donde **b** se obtiene de la regresión de \log_{10} de **Mo**, sobre el \log_{10} de **Lo**. Todas las variables morfométricas normalizadas fueron transformadas posteriormente en logaritmo natural (**ln**), con el fin de linearizar su relación con la covarianza (Brinsmead & Fox, 2002).

El estadístico “t” de Student ($p > 0.05$) fue aplicado a los datos morfométricos normalizados (tradicionales y “box truss”) para determinar (“par por par”) las diferencias ó similitudes entre las variables de los grupos de individuos analizados (Trabelsi et al., 2002). Los valores promedio, máximos y mínimos de cada variable (sin transformar) son presentados en los anexos 1 y 2.

Se utilizó la función discriminante de tipo estándar (Standard Stepwise) del Análisis de Variables Canónicas (AVC) o Análisis Discriminante Múltiple, provisto por el paquete de cómputo Statistica versión 5.0 (StatSoft, 1995), para obtener una mejor estimación de las relaciones biométricas entre los grupos de individuos bajo estudio, mediante el examen de la similitud relativa entre las especies en un número reducido de dimensiones o factores (Blackith & Reyment, 1971; Rohlf, 1971, 1990; Reis, 1988; Cavalcanti & Duarte-Lopes, 1991) y por medio de la proyección de los coeficientes individuales que determinan

la contribución de las variables originales a la discriminación de los grupos de especies en las funciones canónicas (Albretch, 1980; Campbell & Atchley, 1981; Cavalcanti & Duarte-Lopes, 1993). La significación estadística del AVC se determinó con base en el cálculo del estadístico Lambda de Wilks (λ), cuyos valores iguales o cercanos a 0.0 son indicativos de un buen modelo de discriminación, contrastando con valores de 1.0 que representan un modelo no predecible (Moran & Clements, 2002).

Se generó una matriz de clasificación, la cual indica el número de ejemplares asignados a un determinado taxón, en función de la combinación lineal de sus variables y la distancia mínima a cada variable canónica producida por grupo. El porcentaje de corrección o certidumbre estadística que es asignado por la matriz, representó una medida de afinidad morfométrica entre los taxa bajo estudio y un índice de la estructura taxonómica establecida *a priori* (De la Cruz-Agüero, 2001).

Los grupos de individuos fueron separados en el espacio canónico por medio del cálculo de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) y el estadístico F asociado. La determinación de las D^2 permitió determinar las diferencias entre los promedios de las medias observadas (centroides) y representar de manera gráfica (en los ejes de discriminación) a cada una de las especies en el espacio multidimensional de las variables estudiadas.

Por otra parte, las D^2 fueron utilizadas para el análisis de los patrones de similitud morfométrica entre los grupos examinados, mediante el establecimiento de las distancias fenéticas entre los centroides, por medio del cálculo del índice de Jaccard y la aplicación del algoritmo de unión media no ponderada, UPGMA (unweighted pair - group method using arithmetic average).

4.4 ANÁLISIS OSTEOLÓGICO

Por la comprobada utilidad de los caracteres osteológicos en estudios taxonómicos y sistemáticos de peces (e.g. Gosline, 1961; Fraser, 1968; Dunn, 1983; Fujita, 1989), se realizó un análisis comparativo de una serie de estructuras óseas del esqueleto cefálico, axial y caudal de las especies representativas del género *Eugerres*, incluyendo el género fraterno *Diapterus* (*sensu* De la Cruz-Agüero, 2001) representado por *D. auratus* y *D. peruvianus*. Dichas estructuras fueron seleccionadas de diversos trabajos realizados en guerreidos (e.g. Andreatta, 1979, 1988, 1989; Andreatta & Barbiéri, 1981; De la Cruz-Agüero, 2001) y otros grupos de percoideos (e.g. Johnson, 1981, 1984; Potthoff et al., 1988; Potthoff & Tellock, 1993; Faustino & Power, 1999). Este análisis permitió describir las estructuras óseas más conspicuas y explorar sus patrones de variabilidad morfológica, mismas que son indicadores potenciales de las relaciones filogenéticas entre las especies que integran este género.

Una parte de los ejemplares incluidos en este análisis fueron procesados mediante la técnica de aclaramiento (transparentación) y tinción diferencial de hueso (rojo de alizarina) y cartílago (azul alción), descrita por Taylor (1967) y modificada por Taylor & van Dike (1985). La otra parte del material óseo fue preparada con la técnica de Burns & Everly (2000). El número de ejemplares transparentados y desarticulados por especie fue de acuerdo con su disponibilidad en las colecciones visitadas y la donación para este propósito (n= 70 individuos).

Para la descripción morfológica de las estructuras seleccionadas se utilizó un microscopio estereoscópico Carl Zeiss Stemi 2000. Las imágenes de los elementos óseos fueron digitalizadas con una cámara digital SONY Mavica (estructuras macroscópicas) y una cámara de video SONY CCD-Iris/RGB® con aumentos 2 y 4x (estructuras microscópicas) conectada a una computadora personal con tarjeta digitalizadora MiróVideo DC30 Plus®.

Los dibujos de las estructuras seleccionadas fueron elaborados a partir de las fotografías digitalizadas y con ayuda de las herramientas del paquete de cómputo Adobe Illustrator 10.0, lo que hizo posible una mejor comparación e ilustración de éstos en la sección de resultados. El orden descriptivo de las estructuras óseas analizadas en *Eugerres* sigue la regionalización del esqueleto de los peces descrita en Cervigón (1980). La identificación de dichas estructuras se apegó a la terminología general establecida en Rojo (1991) y aquella más específica para perciformes (e.g. Smith & Bailey 1961; Johnson, 1981, 1984; Potthoff et al. 1984, 1988; Potthoff & Tellock, 1993; Watson & Walker, 1992; Kelley, 1995; Faustino & Power, 1999).

4.4.1 Esqueleto cefálico

Se examinaron algunos elementos óseos que forman parte del cráneo del género *Eugerres*, siendo constituido por las regiones del neurocráneo y el branquiocráneo.

En el **neurocráneo** se examinaron la altura y la amplitud basal de la cresta supraoccipital; además, se determinó la morfología y la presencia o no de aserraciones en el margen inferior de los infraorbitales 1 (lacrimal) y 2 (yugal). En el **branquiocráneo** o esqueleto visceral se analizó la morfología de algunas de las estructuras que componen la *región hiomandibular* y forman el **arco mandibular** (premaxilar, maxilar, dentario y articular). De la *región hipobranquial* se examinaron las estructuras que constituyen el **aparato o arco hioideo**; específicamente la morfología del urohial, en este caso particular se sigue la nomenclatura propuesta por Kusaka (1974). En la **serie opercular** el opérculo, preopérculo, subopérculo e interopérculo fueron examinados; del **aparato o arco branquial** se contaron los elementos o branquiespinas presentes en el ceratobranquial 1 (C1) y se describió la morfología de la dentición en las placas faríngeas (quinto par de arcos branquiales).

4.4.2 Esqueleto axial

Se determinó el número de vértebras (precaudales o torácicas + caudales) que componen la columna vertebral o eje axial. De igual manera, se analizó la morfología de la vértebra ural o urostilo (vértebra 23) que sostiene los huesos hipurales (Dunn, 1993) y la vértebra pleural (vértebra 24) que soporta al parahipural (McDowall, 1999). En este caso, se denominó como centro pleural dos (CPII) al último centro vertebral y centro pleural uno (CPI) al urostilo (Potthoff, 1975), este último formado por la fusión de los centros urales CUI-CUII que es un carácter que prevalece entre los teleósteos (Schultze & Arratia, 1989) y basal entre los perciformes (Potthoff & Tellock, 1993).

Por otra parte, se estableció la fórmula de los huesos predorsales y la relación que guardan éstos con respecto a los espacios interneurales e interhemales de la columna vertebral. Los predorsales son elementos óseos que existen en número, forma y tamaño variable y sirven de sostén del plano sagital anterior de la aleta dorsal (Smith & Bailey, 1961).

En forma paralela se evaluó el arreglo o interdigitación que guardan los pterigióforos dorsales y anales, con respecto a sus correspondientes espinas neurales y hemales. El examen de la morfología de los pterigióforos o soportes de las espinas anales (1,2 y 3) se limitó al análisis de la forma de la espina interhemal asociada a la segunda espina anal.

4.4.3 Esqueleto caudal

El análisis comparativo del esqueleto caudal de *Eugerres* fue realizado para establecer posibles diferencias y/o similitudes cualitativas (su morfología) y cuantitativas (número de elementos) entre sus especies y *Diapterus* (grupo fraterno). La identificación y descripción de los elementos óseos de la aleta caudal fue basada en la terminología *ad hoc* (cf. Potthoff, 1975; Andreatta, 1979; Rojo, 1991; De la Cruz-Agüero, 2001).

4.5 ANÁLISIS FILOGENÉTICO O CLADISTA

La sistemática filogenética o cladista tiene como propósito la reconstrucción histórica de las relaciones genealógicas entre grupos de especies o taxa que son reflejadas en su clasificación natural (Wiley, 1981; Mayden & Wiley, 1992). Sober (1988) describió este procedimiento como un conjunto de objetos (taxa) que poseen una serie de características (morfológicas, fisiológicas, genéticas, etc.) cuyo propósito es la confirmación de las hipótesis acerca de las relaciones de descendencia entre los objetos o taxa bajo estudio. Dicho de otro modo, la cladística constituye el lenguaje que permite descubrir y describir patrones naturales históricos que exhiben descendencia con modificación (De Pinna, 1996; Morrone, 2001).

Las hipótesis sobre las relaciones de parentesco entre los taxa bajo estudio fueron analizadas con base en los principios de la sistemática filogenética o cladista y el criterio de parsimonia (Hennig, 1968), cuyo objetivo es minimizar las hipótesis de homoplasia, es decir, el número de caracteres no homólogos compartidos por dos taxa (Wiley et al., 1991). El análisis cladista permite el reconocimiento de sinapomorfias o estados apomórficos compartidos por dos o más organismos con un ancestro común que son importantes en la definición de grupos naturales o monofiléticos, también denominados clados (Morrone, 2001). Dichos grupos incluyen a todos los descendientes de un mismo ancestro, donde los miembros de cada grupo comparten un conjunto de relaciones ancestrales que no comparten con otras especies fuera del grupo (Mayden & Wiley, 1992).

La matriz de datos en el análisis filogenético o cladista (anexo 3) fue elaborada con base en la codificación de las características morfológicas, merísticas y osteológicas de los siete taxa del género *Eugerres* que conforman el grupo interno (GI), tres grupos externos (GE) representados por dos especies típicas del género *Diapterus*: *D. auratus* (se utilizó la información proporcionada por De la Cruz-Agüero, 2001) y *D. peruvianus* y un ancestro hipotético.

La importancia de los caracteres utilizados en el análisis cladista se determinó bajo la consideración de los diferentes estados que pueden manifestar los caracteres o atributos de un organismo (Wiley, 1981; Morrone, 2001); asumiendo que un carácter homólogo, presenta un estado plesiomórfico (ancestral) y un estado apomórfico (derivado). De acuerdo con esto, los caracteres fueron codificados como caracteres binarios (0=ausencia y 1=presencia) o multiestado (0,1,2 y “?=desconocido”), donde los estados plesiomórficos se designaron como “0” y los apomórficos como “1”, “2”, etc., porque en éstos son posibles más de dos estados de transformación.

Mediante el criterio de comparación con el grupo externo o ancestro hipotético, el árbol generado tuvo su raíz, suponiendo la presencia de los estados plesiomórficos en algunos de los integrantes del grupo analizado y del propio GE; en tanto que los estados apomórficos, sólo estarían presentes en algunos miembros del grupo bajo estudio (Nixon & Carpenter, 1993; Lipscomb, 1998). De esta manera, cuando un estado se presenta en ambos grupos (GI + GE), puede asumirse que pudo haber sido heredado de un antecesor más antiguo que el ancestro del grupo analizado; pero si su presencia se restringe al grupo en estudio, se asume que fue heredado recientemente de su ancestro inmediato (Morrone, 2001).

Las hipótesis filogenéticas fueron generadas mediante el análisis de la matriz de datos formada por 30 caracteres, de los cuales 25 fueron codificados como binarios (0, 1) y cinco como multiestado (0,1,2,...,?= desconocido), todos ellos considerados como no ordenados (=no aditivos). Se empleó la combinación de los paquetes de cómputo WinClada versión 1.00.08 (Nixon, 2002) y NONA (No Name) versión 2 (Goloboff, 1999), que utilizan el algoritmo de Wagner para la construcción de cladogramas o árboles (Kluge & Farris, 1969; Farris, 1970; Wiley, 1981). Para el análisis se estableció un número máximo de 1000 árboles (repeticiones) retenidos en memoria, con 100 árboles iniciales por repetición, 10 árboles seleccionados en cada repetición de rama y enlace (hold) y una

semilla aleatoria de "0", que sigue una estrategia estándar recomendada (Hardy et al., en prensa). En este proceso se utilizó el método iterativo de bisección y reconexión múltiple (Múltiple TBR+TBR) provisto por el paquete.

La búsqueda del árbol más parsimonioso se realizó mediante la opción de búsqueda heurística (Nixon, 2002) con el método de rama y enlace "branch and bound". Este método es uno de los más rápidos y utilizados en cladística, ya que su proceso de búsqueda no implica la evaluación de todos los árboles posibles, sino solamente aquéllos más cortos (Swofford et al., 1996). Se utilizó el árbol de consenso estricto para especificar la topología común de los árboles con igual longitud generados por el análisis. De acuerdo con Nixon & Carpenter (1996) y Morrone (2001) este árbol es el único que sólo incluye los componentes totalmente no ambiguos. También se calculó el índice de bootstrap con 1000 repeticiones para evaluar el soporte de las ramas o nodos del árbol a través del número de veces (porcentaje) que aparece cada componente (Felsenstein, 1985; Morrone, 2001).

La selección de la hipótesis más parsimoniosa se hizo mediante el criterio de optimización acelerada (FAST=ACCTRAN), que favorece la reversión sobre los paralelismos. Es decir, el retorno de un estado de carácter a un estado morfológico (parecido a uno de los precedentes o plesiomórfico), sobre los caracteres parecidos adquiridos de manera independiente en taxa diferentes (Swofford, 2000). Este tipo de optimización formalizado por Kluge & Farris (1969) y Farris (1970), constituye uno de los criterios más simples en relación con otras optimizaciones conocidas: Fitch, Dollo y Camin & Sokal (Morrone, 2001).

De acuerdo con lo anterior, De Haro (1997-99) y De la Cruz-Agüero (2001) mencionan que el árbol filogenético o cladograma resultante de este análisis representará la reconstrucción hipotética de las relaciones filogenéticas entre los taxa bajo estudio. Por

tanto, su topología puede utilizarse como una hipótesis del patrón de origen de las novedades evolutivas acontecidas en el grupo bajo estudio, las cuales reflejan su monofilia o ancestría común.

Siebert (1992) comentó la existencia de diferentes estadísticos que permiten cuantificar el grado de homoplasia en un cladograma, es decir, el ajuste entre los árboles generados y las matrices de los caracteres (Farris, 1970). Entre estos se encuentra la longitud del árbol o cladograma, el cual representa del número de pasos requeridos para sustentar las relaciones genealógicas de los taxa que lo componen (Camin & Sokal, 1965). De acuerdo con Morrone (2001) esto indica que cuando mejor es el ajuste de los caracteres al cladograma menor será el número de homoplasias y, en consecuencia, menor su longitud, por lo que será el más simple o parsimonioso. La longitud del cladograma se obtuvo como resultado de los análisis aplicados.

El índice de consistencia fue utilizado (**CI**) para medir la homoplasia relativa de los caracteres individuales o del árbol filogenético (Kluge & Farris, 1969) y que es definido como el recíproco del número de veces que el carácter aparece en el árbol (donde las sinapomorfias estrictas tienen un valor de ci igual a 1.0):

$$ci = m / s$$

m representa el número de estados menos uno del carácter y **s** el número de cambios de estado observados (De la Cruz-Agüero, 2001). Este índice para el árbol completo se calcula a través de la expresión:

$$CI = M / S$$

donde **M** es el número de estados de transición del carácter mostrados en el árbol y **S** el número observado de transiciones en dicho árbol.

De la Cruz-Agüero (2001) mencionó que CI tiene una correlación negativa con el número de caracteres y taxa incluidos, siendo sensible a los caracteres no informativos. Por otro

lado, Quicke (1996) determinó que cuando $CI = 1$ no hay homoplasias y que también puede haber una disminución en la resolución del árbol, a medida que disminuye el índice.

Por otra parte, se calculó el índice de retención (**RI**) que reduce el sesgo debido a la autapomorfia (Farris, 1989) y mide la cantidad de sinapomorfias esperadas de un conjunto de datos en un cladograma (Lipscomb, 1998). La fórmula para este índice es:

$$RI = (G - S) / (G - M)$$

en este caso **S** representa el número de cambios de estado observado en el árbol y **M** el número mínimo de cambios que se pueden producir, **G** constituye el número de pasos necesarios en el caso del peor camino evolutivo posible, es decir, una politomía que involucre a todos los taxa. Asimismo, **G** es el número de pasos para el carácter en un árbol filogenético sin resolver.

A diferencia de CI , este índice reduce el sesgo ocasionado por las autapomorfias (Farris, 1989), es más informativo y menos sensible a la presencia de caracteres no informativos (autapomorfias y sinapomorfias). De la Cruz-Agüero (2001) menciona que RI aumenta cuando los cambios de estado tienen lugar en los nodos internos del árbol y disminuye cuando estos cambios suceden en las ramas de los taxa terminales.

4.6 ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

La biogeografía estudia la distribución de los seres vivos en tiempo y espacio y sus procesos causales. De manera particular, la interpretación cladista de esta disciplina (biogeografía cladística) se encarga del estudio de las relaciones filogenéticas entre organismos y su distribución geográfica para la propuesta de hipótesis sobre relaciones entre sus áreas de endemismo (Llorente & Espinosa, 1991; Morrone 2001).

De acuerdo con lo anterior, con base en la información de las relaciones filogenéticas de las especies del género *Eugerres* y sus patrones de distribución geográfica, se

establecieron las hipótesis sobre las relaciones de sus áreas de endemismo (Llorente & Espinosa, 1991; Morrone & Crisci, 1995; Morrone, 1997). Para tal fin se aplicaron los principios metodológicos de la biogeografía de la vicarianza (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1999).

Los patrones de distribución de las especies de *Eugerres* se analizaron con el método de análisis de parsimonia de endemismos o PAE, por sus siglas en Inglés (Rosen, 1988; Morrone, 1994). Tal procedimiento permite agrupar las áreas (que son análogas a los taxa) de acuerdo con el número de taxa compartidos (análogo al número de caracteres en un análisis filogenético de especies), ya que es un procedimiento similar al que se sigue en el análisis cladista para la búsqueda del cladograma más parsimonioso (Morrone & Crisci, 1995; Luna-Vega et al., 1999).

Las áreas de distribución de cada especie fueron delimitadas bajo el esquema de regiones y provincias de Briggs (1974). De esta manera, en la cuenca del Pacífico americano quedaron representadas la región de California (RC), con sus provincias Sinuscaliforniana (PSC=Cortés) y San Diego (PSD); además de la región del Pacífico oriental, con sus provincias: Mexicana (PM), Panámica (PP) e islas Galápagos (PIG). Por otro lado, la cuenca del Atlántico americano quedó representada por las regiones de Carolina (sin provincias definidas debido a la distribución de *Eugerres*) y del Atlántico occidental, con sus provincias: Brasileña (PB), Caribeña (PC) y Antillana (PA). Se incluyó la región Neotropical y su provincia ictiogeográfica Usumacinta, definida por Miller (1966 y 1986) y Miller & Smith (1986) para la especie del componente vicario.

La matriz de datos fue construida a partir de las localidades o áreas de distribución (R = renglones) de los taxa bajo estudio (C = columnas), considerados como presencia (1) o ausencia (0). La información fue obtenida de la literatura o de aquella contenida en los ejemplares de museo examinados (que incluyen las localidades tipo) y aquellos

recolectados en su ámbito de distribución conocida. Se siguió el criterio de De la Cruz-Agüero (2001) al considerar la presencia de especies como un carácter apomórfico o derivado (1) y su ausencia como un carácter plesiomórfico o primitivo (0) para un área determinada. De acuerdo con esto, los cladogramas de área generados representaron las hipótesis sobre la relación histórica de las áreas (Rosen, 1988) y las reversiones de los estados de los caracteres se consideraron como un evento de extinción. En este contexto, los paralelismos y convergencias podrían ser tomados como eventos de dispersión (Craw, 1988).

Debido a que la construcción de los cladogramas incluye taxa con amplia distribución, los cladogramas de área debieron ser convertidos a cladogramas resueltos de áreas, aplicando los siguientes supuestos:

Supuesto **0** (Zandee & Roos, 1987): “Las áreas habitadas por un taxón ampliamente distribuido se consideran grupos monofiléticos en el cladograma.” De acuerdo con esto, el taxón es tratado como una sinapomorfia de las áreas (Morrone, 2001).

Supuesto **1** (Nelson & Platnick, 1981): “Lo que es verdadero para una de las concurrencias es también verdadero para la otra.” Dicho de otro modo, el taxón ampliamente distribuido no se considera una sinapomorfia, sino que es tratado como una simpleiomorfia, por lo que las áreas habitadas por él pueden constituir grupos mono o parafiléticos (Morrone, 2001).

Supuesto **2** (Nelson & Platnick, 1981): “Lo que es verdadero para una de las concurrencias podría no serlo para la otra.” Lo que indica que sólo una de ellas se considera evidencia, en tanto que la otra “flota” en diferentes posiciones del cladograma, por lo que constituye un grupo mono, para o polifilético (Morrone, 2001).

La matriz fue construida por once áreas y nueve caracteres o taxa (anexo 4), todos codificados como binarios (presencia= 1, ausencia= 0), y se utilizó un grupo hipotético para enraizar el cladograma con datos de (0) para todos los casos. Los datos fueron tratados como no ordenados (=no aditivos). Debido a que no fue posible comprobar la distribución simpátrica de *Eugerres* sp. con su especie hermana *E. plumieri*, se consideró su presencia como desconocida (?), lo que permite que el análisis considere su presencia con ambos estados de carácter.

Para el análisis de simplicidad o parsimonia (PAE) fue empleada la combinación de los programas WinClada ver. 1.00.08 (Nixon, 2002) y NONA ver. 2 (Goloboff, 1999), con un número de 100 repeticiones, 100 árboles iniciales por repetición, selección de 10 árboles (hold), una semilla aleatoria de "0" y el procedimiento iterativo de bisección y reconexión múltiple (Múltiple TBR + TBR), provistos por los mencionados programas. Se utilizó la opción de búsqueda heurística, el método de búsqueda "branch and bound" y la optimización FAST (ACCTRAN) bajo el mismo criterio que en el análisis filogenético. También se retuvo el árbol de consenso estricto de la serie de cladogramas generados por el análisis y se calculó el índice de "bootstrap" para estimar el soporte de las áreas de endemismos identificadas. Igual que en la búsqueda heurística, se determinó el árbol de consenso estricto, la longitud y los índices de consistencia y retención respectivos.

La relación histórica entre la evolución geológica de las áreas de distribución y su origen se determinó mediante el análisis de los patrones de vicarianza de las especies, así como por medio de la evaluación de los eventos geológicos relevantes y con base en la literatura. El mapa de distribución de las especies del género *Eugerres*, así como los cladogramas resultantes de los análisis cladista y biogeográfico, se presentan en la sección de resultados correspondiente.

5. RESULTADOS

La presencia y/o ausencia de márgenes aserrados en los huesos preorbitales y preoperculares en las especies de *Eugerres*, resultó un elemento útil para diferenciarlo de los otros géneros y establecer la existencia de tres complejos: *Eucinostomus-Gerres*, caracterizados por la ausencia de aserraciones en ambos huesos; ii) *Diapterus*, que se distingue por presentar la combinación de preopérculo aserrado y preorbital liso (no aserrado) y iii) *Eugerres*, con aserraciones en los márgenes inferiores del preorbital y preopérculo. A partir de lo anterior, se presenta una clave para su identificación:

5.1 CLAVE PARA IDENTIFICAR LOS GÉNEROS DE GUERREIDOS AMERICANOS

- 1 - Margen inferior del preopérculo y preorbital liso (no aserrado) 2
 - Margen inferior del preopérculo aserrado y del preorbital liso o aserrado 3
- 2 - Cuerpo moderadamente alto (2.5 a 3.5 veces en la LP); sin líneas de pigmento definidas en ambos lados del cuerpo; pterigióforo de la segunda espina anal de forma cónica (cono interhemal); urohial con forma de silla de montar *Eucinostomus*
 - Cuerpo alto (2.0 a 2.6 veces en la LP); con líneas verticales en ambos lados del cuerpo; pterigióforo de la segunda espina anal de forma lanceolada, no cónica; urohial alto y en forma de B oblícua *Gerres*
- 3 - Margen inferior del preorbital liso; cuerpo alto y comprimido; sin líneas o estrías en el cuerpo; pterigióforo de la segunda espina anal de forma lanceolada; urohial con forma de timón *Diapterus*
 - Margen inferior del preorbital aserrado; cuerpo alto y comprimido o medianamente alto y grueso; con líneas o estrías parduzcas en ambos lados del cuerpo; pterigióforo de la segunda espina anal de forma lanceolada; urohial con forma de la silueta de un ave o de un ala de ave extendida *Eugerres*

5.2 TAXONOMÍA DEL GÉNERO *Eugerres*

El análisis morfosistemático permitió determinar la validez taxonómica y nomenclatorial de siete especies, tres de las cuales habitan estuarios y lagunas costeras del Pacífico oriental (*E. axillaris*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*), tres más se encuentran en la vertiente del Atlántico occidental (*E. brasiliensis*, *E. plumieri* y una nueva forma denominada aquí *Eugerres* sp.), además de *E. mexicanus* restringida a los ambientes limnéticos del sureste mexicano y norte de Guatemala. La clasificación de este grupo de acuerdo con Nelson (1994) es:

PHYLUM Chordata

 SUBPHYLUM Vertebrata (Craniata)

 SUPERCLASE Gnathostomata

 GRADO Teleostomi

 CLASE Actinopterygii

 SUBCLASE Neopterygii

 DIVISIÓN Teleostei

 SUBDIVISIÓN Euteleostei

 SUPERORDEN Acanthopterygii

 SERIE Percomorpha

 ORDEN Perciformes

 FAMILIA Gerreidae Günther, 1862

 GÉNERO *Eugerres* Jordan & Evermann, 1927

Eugerres Jordan & Evermann, 1927: 506 (tipo por designación original: *Gerres plumieri* Cuvier *in*: Cuvier & Valenciennes, 1830).

Diagnosis.- Margen inferior del preopérculo y preorbital (lacrimal) notablemente aserrados; dentición faríngea de tipo molariforme; cuerpo corto, alto y lateralmente comprimido o largo y grueso en sección vertical; perfil predorsal convexo o suave; 10-13 estrías o líneas oscuras que recorren longitudinalmente ambos lados del cuerpo; segunda y tercera

espinas de las aletas dorsal y anal, largas y gruesas; D. IX,10; A. III,7 - III,8.

Descripción.- Los conteos merísticos de las especies reconocidas en *Eugerres* y la nueva forma son presentados en la tabla III. En términos generales los miembros de este género tiene cuerpo alto y comprimido o mediano y grueso (*E. mexicanus*); con vientre deprimido y el dorso estrecho o grueso (*E. mexicanus*); el perfil predorsal con frecuencia es convexo o recto (atenuado en *E. mexicanus*) que asciende rápidamente hasta llegar a la base de la primera espina dorsal y desciende gradualmente hacia el pedúnculo caudal, con perfil cóncavo o recto. Cabeza alta o moderada (*E. mexicanus*); surco o proceso premaxilar sin escamas o cubierto con pequeñas, caedizas o decíduas (*E. brasilianus*); con una concavidad o depresión central de forma elíptica, triangular, en forma de campana u oval; boca pequeña y muy protusible, terminal o subterminal; labios delgados o gruesos y dirigidos hacia atrás (*E. brevimanus* y *E. mexicanus*). Algunos elementos de la serie opercular (preopérculo, suborbital e interorbital) tienen su margen inferior finamente aserrado (ocasionalmente liso). Ojos grandes, pupila de forma regular o irregular (*E. mexicanus*), órbita rodeada por seis huesos infraorbitales, los dos primeros (infraorbital 1= lacrimal e infraorbital 2= yugal) finamente aserrados o pectinados. Región cefálica cubierta por escamas cicloideas y en el resto del cuerpo por ctenoideas; de tres a cuatro hileras de escamas entre la base de la aleta dorsal y la línea lateral. La línea lateral se extiende desde la parte superior de la abertura branquial hasta la base del pedúnculo caudal, con una ligera curvatura a la altura de las aletas pectorales o sin ella (*E. mexicanus*). Aleta dorsal IX, 10; espinas y radios unidos por una membrana pigmentada en su porción superior y entre los pliegues; una vaina escamosa cubre la base de la aleta dorsal; primera espina dorsal muy pequeña, la segunda más grande, gruesa y fuerte; perfil posterior de la primera dorsal recto ó cóncavo. Aleta anal III, 8 (excepto *E. brasilianus* con III, 7); con una vaina escamosa en su base que cubre la mitad de la longitud de los radios anales (excepto en *E. brasilianus*, donde los cubre casi totalmente); primera espina anal pequeña; la segunda robusta y más grande que la tercera. Aleta caudal bastante ahorquillada; los lóbulos con frecuencia de igual tamaño, pero de diferente

grosor (el inferior un poco más grueso). Aletas pectorales de forma lanceolada (iii, 12 o iii, 13), que extendidas suelen rebasar el orificio anal y alcanzan o rebasan el origen de la aleta anal, excepto en *E. brevimanus* donde apenas llegan al orificio anal. Aletas pélvicas con una espina y cinco radios (I, 5) y con una escama axilar larga y delgada en su base. Seis radios branquióstegos libres del istmo; cavidad branquial con una pseudobranquia y de 3.5 a 4 arcos branquiales; quinto par con placas de dientes faríngeos de tipo molariforme o granular, rodeados anterior y lateralmente por numerosos dientes setiformes; branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial cortas, su número y forma son variables; las de la rama superior más numerosas y delgadas. Esqueleto axial con 24 vértebras (10 precaudales + 14 caudales); fórmula predorsal 0/0/0+2; espina interhemal (segundo pterigióforo anal modificado) de forma lanceolada, dorsalmente adelgazada y engrosada en su base, sin estructuras acanaladas en su parte anterior ni divertículos posteriores. Al exterior se distinguen de 10 a 13 estrías o líneas oscuras longitudinales en ambos lados del cuerpo que son paralelas a la línea lateral; dorso pardo oscuro y con tonos amarillo-plateados; vientre plateado con tonos amarillos.

Comentarios.- Las especies de este género han sido objeto de diversos cambios en su estatus taxonómico y nomenclatorial. Evermann & Meek (1883, 1886) y Jordan & Evermann (1898) las incluyeron en la sección de los *Gerres* de América, que se caracterizan por la presencia de aserraciones en los huesos preoperculares y preorbitales. Posteriormente y tal vez por cuestiones relacionadas con la estabilidad nomenclatorial de la familia, fueron tratados como parte del género *Diapterus* (Meek & Hildebrand, 1925; Parr, 1930). Jordan & Evermann (1927) retomaron el criterio basado en la presencia de aserraciones en el preorbital y preopérculo para proponer a *Eugerres* como una nueva entidad genérica. Por su parte, Deckert (1973) y Deckert & Greenfield (1987) corroboraron su validez y adicionaron a su diagnosis la presencia de placas de dientes faríngeos de tipo molariforme, como carácter distintivo del mismo. No obstante, Andreatta (1988) lo consideró como un sinónimo de *Diapterus* y estableció a *D. lineatus* como especie tipo.

Distribución.- Las especies de este género son de distribución anfiamericana y representan uno de los géneros de la familia Gerreidae (además de *Diapterus* y *Ulaema*), endémicos de América.

A continuación se presenta una clave de identificación de las especies de este género, con fundamento en las características observadas en cada una de ellas:

5.3 CLAVE PARA IDENTIFICAR A LAS ESPECIES DEL GÉNERO *Eugerres*

- 1** - Labios gruesos y dirigidos ventralmente hacia atrás **2**
- Labios delgados y no dirigidos ventralmente hacia atrás **3**
- 2** - De 38 a 50 (moda 46) escamas con poro en la línea lateral; origen de la primera aleta dorsal posterior a la inserción de las pectorales y pélvicas; cuerpo alargado y grueso en sección vertical. Especie restringida a ambientes limnéticos del sureste mexicano y norte de Guatemala *Eugerres mexicanus*
- De 38 a 41 (moda 40) escamas con poro en la línea lateral; origen de la primera aleta dorsal casi al mismo nivel de la inserción de las pectorales y pélvicas; cuerpo corto y comprimido, no grueso en sección vertical. Especie marina y frecuente en sistemas mixohalinos *Eugerres brevimanus*
- 3** - Aleta anal con tres espinas y siete radios; surco o proceso premaxilar cubierto por pequeñas escamas caedizas o decíduas en su parte media anterior y cuando no existen en la depresión central son notorias en los márgenes del surco o proceso premaxilar; de 9 a 11 (moda 10) branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial; de 37 a 40 (moda 38) escamas con poro en la línea lateral *Eugerres brasilianus*
- Aleta anal con tres espinas y ocho radios; surco o proceso premaxilar sin escamas **4**
- 4** - Rama inferior del primer arco branquial con 11 a 14 (moda 13) branquiespinas. Especie del Pacífico oriental *Eugerres axillaris*

- Rama inferior del primer arco branquial con 14 o más branquiespinas. Especies del Atlántico occidental y Pacífico oriental **5**
- 5** - Longitud cefálica de 1.4 a 2.5 veces en la longitud de la segunda espina dorsal; rama inferior del primer arco branquial con 15 a 19 (moda 17) branquiespinas; la segunda espina anal cuando deprimida se extiende hasta la base del pedúnculo caudal; la aletas pélvicas alcanzan el origen de la anal. Especie del Pacífico oriental *Eugerres lineatus*
 - Longitud cefálica de 0.7 a 1.4 veces en la longitud de la segunda espina dorsal. Especies del Atlántico occidental **6**
- 6** - Segunda espina anal cuando deprimida se extiende más allá de la base del pedúnculo caudal; segunda espina dorsal cuando deprimida se extiende hasta la base del quinto o sexto radio dorsal; perfil predorsal recto *Eugerres plumieri*
 - Segunda espina anal cuando deprimida, casi alcanza (aunque a veces no) la base del pedúnculo caudal; segunda espina dorsal cuando deprimida se extiende con frecuencia hasta la base del cuarto radio dorsal; perfil predorsal convexo *Eugerres* sp.

5.4 EVALUACIÓN MERÍSTICA

En la tabla III se presentan los datos merísticos para cada una de las especies. De manera frecuente se observó en los miembros de este género, un total de 19 elementos en la aleta dorsal (nueve espinas y diez radios), los cuales no permiten su diferenciación a partir de este carácter. Con relación a la aleta anal, ésta presentó con frecuencia tres espinas y ocho radios, pero fue posible distinguir a *E. brasilianus* por su menor número de elementos.

A partir de los conteos de branquiespinas de la rama inferior del primer arco, dos grupos de especies fueron distinguidos: uno, representado por *E. axillaris*, *E. brasilianus*, *E. brevimanus* y *E. mexicanus*, con modas de 10 a 13; y otro con 14 a 17 en *E. lineatus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp. De acuerdo con lo anterior, este carácter podría no ser útil para separar las especies atlánticas de aquéllas de la vertiente del Pacífico. Sin embargo, sirve para diferenciar a las que comparten una misma cuenca de distribución (e.g. *E. axillaris* - *E. lineatus* y *E. brasilianus* - *E. plumieri*).

El número de escamas con poro sobre la línea lateral mostró una frecuente superposición entre la mayoría de las especies examinadas, con intervalos de 34 a 41, excepto en *E. mexicanus* cuyo intervalo es más amplio, al igual que su valor modal. Cabe añadir que en esta última especie, las escamas son comparativamente más pequeñas que en el resto del grupo.

Estudio sistemático y biogeográfico de *Eugerres* ...

Tabla III. Frecuencias de los conteos merísticos de siete especies de *Eugerres*. Las modas y número de ejemplares examinados se presentan en negritas.

Número de espinas (romanos) y radios dorsales (arábigos)											
<i>Eugerres</i>	VIII,10	IX, 9	VIII,11	IX,10	IX,11	X,10	X, 9				n
<i>axillaris</i>	-	-	-	29	-	1	-				30
<i>brasilianus</i>	-	-	-	35	-	-	-				35
<i>brevimanus</i>	-	-	-	9	-	-	1				10
<i>mexicanus</i>	-	-	-	121	-	-	-				121
<i>lineatus</i>	-	1	-	88	1	-	5				95
<i>plumieri</i>	1	1	-	31	-	-	-				33
sp.	-	1	-	60	-	-	-				61

Número de espinas (romanos) y radios (arábigos) anales											
<i>Eugerres</i>	III, 6	lii, 7	III, 7	lii, 8	III, 8	II, 9	III, 9				n
<i>axillaris</i>	-	-	-	-	29	-	1				30
<i>brasilianus</i>	-	-	33	-	2	-	-				35
<i>brevimanus</i>	-	-	-	-	10	-	-				10
<i>mexicanus</i>	-	-	-	-	111	-	10				121
<i>lineatus</i>	-	-	-	-	94	-	1				95
<i>plumieri</i>	-	-	-	-	32	-	1				33
sp.	-	-	-	-	59	-	2				61

Branquiespinas (rama inferior del primer arco branquial)												
<i>Eugerres</i>	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	n
<i>axillaris</i>	-	-	1	10	13	6	-	-	-	-	-	30
<i>brasilianus</i>	2	21	12	-	-	-	-	-	-	-	-	35
<i>brevimanus</i>	-	-	-	8	2	-	-	-	-	-	-	10
<i>mexicanus</i>	-	-	-	7	69	42	3	-	-	-	-	121
<i>lineatus</i>	-	-	-	-	-	-	1	31	51	9	3	95
<i>plumieri</i>	-	-	-	-	-	5	10	15	2	-	-	32
sp.	-	-	-	-	11	28	17	3	1	-	-	60

Escamas con poro en la línea lateral																		
<i>Eugerres</i>	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	n
<i>axillaris</i>	-	7	8	6	9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30
<i>brasilianus</i>	-	-	-	5	15	13	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	35
<i>brevimanus</i>	-	-	-	-	3	1	5	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10
<i>mexicanus</i>	-	-	-	-	2	6	3	4	4	11	17	14	23	18	13	4	1	120
<i>lineatus</i>	4	18	34	18	16	5	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	95
<i>plumieri</i>	-	2	9	10	7	2	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	33
sp.	-	2	12	18	17	11	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	61

5.5 TAXONOMÍA DE LAS ESPECIES DE *Eugerres*

a) *Eugerres axillaris* (Günther)



Figura 3. *Eugerres axillaris* (Günther, 1864). Lectotipo: BMNH 1864.1.26.245-247, 159.7 mm LP; Chiapán, Guatemala.

Sinónimos

Gerres axillaris Günther, 1864: 152 (descr. original; loc. típica: Chiapán, Guatemala).
Diapterus axillaris (Günther). Meek & Hildebrand, 1925: 592, 599-600 (nueva combinación).

Diapterus lineatus (Humboldt). Álvarez del Villar, 1970: 136 (claves). Andreatta, 1988: 66-67 (sinón) [*non*] *Smaris lineatus* Humboldt in: Humboldt & Valenciennes, 1821.

Eugerres axillaris (Günther). Jordan & Evermann, 1927: 506 (nueva combinación).

Diagnosis.- De 11 a 14 (moda 12 a 13 en la serie tipo) branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial; labios delgados, no gruesos ni deprimidos ventralmente; aletas pectorales largas, extendidas hasta la base de la tercera espina anal; segunda espina anal deprimida se extiende hasta la base del pedúnculo caudal.

Descripción.- Altura del cuerpo (AC) de 1.9 a 2.4 veces en la LP [media 2.11, n = 30] y de 1.1 a 2.2 en la L2ED [media 1.75, n = 29]; perfil predorsal convexo y asciende desde la punta del hocico hasta la base de la primera espina dorsal. Longitud cefálica (LCE) de 2.6 a 3.0 en la LP [media 2.8, n = 30] y de 0.8 a 1.6 en la L2ED [media 1.32, n = 29]; altura de la cabeza de 0.8 a 1.6 en la L2ED [media 1.2, n = 29]; surco o proceso premaxilar amplio y sin escamas, con una depresión central de forma elíptica (más delgada que en *E. lineatus*); espacio interorbitario (EIO) de 3.0 a 4.0 en la LCE [media 3.4, n = 30]. Ojos grandes, el diámetro de su órbita ocular de 2.3 a 3.5 en la LCE [media 3.0, n = 30]; hocico corto de 2.7 a 3.6 en la LCE [media 3.2, n = 30]; longitud de la maxila superior (LMS) de 2.4 a 3.6 en la LCE [media 2.75, n = 30]; extremo posterior de la maxila superior que llega más allá del punto medio de la pupila y alcanza su margen posterior. Aleta dorsal con IX,10 (a veces X, 10); segunda espina dorsal un poco más gruesa y casi de igual longitud que la tercera (menor cuando está deprimida) y se extiende hasta el punto medio entre la última espina y el primer radio dorsales; longitud de la segunda espina dorsal de 0.9 a 1.2 en la L3ED [media 1.1, n = 29], de 2.2 a 4.5 en la LP [media 3.7, n = 29] y de 1.1 a 2.2 en la AC [media 1.75, n = 29]; origen de la aleta dorsal situado en el margen de las aletas pectorales y pélvicas; aleta dorsal continua, los radios y espinas están unidos por una membrana pigmentada en su porción de espinas y con una vaina escamosa en su base. Aleta anal con III,8 (a veces III, 9); segunda espina anal más gruesa y larga que la tercera, deprimida se extiende más allá del último radio anal y llega a la base del pedúnculo caudal; longitud de la segunda espina anal de 1.0 a 1.3 en la L3EA [media 1.13, n = 29], de 1.1 a 2.4 en la LPC [media 1.73, n = 29], de 2.9 a 5.6 en la LP [media 4.03, n = 29], de 0.8 a 1.5 en la longitud de la base de la aleta anal (LBA) [media 1.2, n = 29] y de 0.9 a 1.5 en la L2ED [media 1.1, n = 28]. Distancia entre los ápices de la segunda espina dorsal y la segunda espina anal (DEDEA) de 0.7 a 1.6 en la LP [media 1.14, n = 29]; espinas y radios de la aleta anal unidos por una membrana y una vaina escamosa en su base que cubre parcialmente la longitud de los radios anales ramificados. Aletas pectorales (iii,11, ii; a veces iii,10, iii) largas y lanceoladas que se extienden más allá de

la base de la tercera espina anal. Aletas pélvicas (I, 5), cuando extendidas rebasan el ano pero no alcanzan el origen de la aleta anal (con excepción de juveniles, desde 97 mm LP); tienen en su base una escama accesoria de forma alargada. Aleta caudal muy ahorquillada y sus lóbulos son de igual longitud (el superior algo más esbelto). Línea lateral (LL) extendida desde la parte superior de la abertura branquial hasta la base de la aleta caudal, con una ligera curvatura sobre el margen de las pectorales; de 35 a 38 escamas con poro sobre la línea lateral [moda 38, n = 29]; de 3 a 4 hileras de escamas entre la base de la aleta dorsal y LL [moda 3, n = 29]; de 8 a 9 hileras de escamas entre LL y la base de la aleta anal [moda 8, n = 29]; con 5 escamas entre la primera espina dorsal y LL; con 3 escamas entre la vaina de la aleta dorsal y LL. Boca pequeña, terminal, muy protusible, labios delgados, dentición faríngea de tipo molariforme (5° arco branquial); 3.5 arcos branquiales; de 11 a 14 branquiespinas [moda 13, n = 30] cortas, trilobuladas y con pequeñas ornamentaciones (más altas que en *E. brevimanus*), en la rama inferior del primer arco branquial. Serie opercular con preopérculo aserrado; preorbital (lacrimal) y yugal (infraorbital 2) con frecuencia aserrados; subopercular e interorbital con finas aserraciones. Escamas cicloideas en la cabeza, el resto del cuerpo cubierto por escamas ctenoideas.

Color en alcohol.- Dorso amarillo-pardo, con reflejos plateados hacia los lados del cuerpo; vientre amarillo-plateado; de 7 a 11 estrías longitudinales de color pardo oscuro [moda 7, n = 23]; segunda y tercera estrías bajo la línea lateral interrumpidas; aletas dorsal y anal de color pardo o negruzco. Una mancha oscura se presenta con frecuencia en la axila de la aleta pectoral.

Comentarios.- El examen de la serie tipo de *E. axillaris* (BMNH1864.126.245.247), confirmó la presencia de 11 a 12 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial, tal como lo habían mencionado Regan (1903) y Deckert (1973). Por lo anterior se puede establecer que *E. axillaris* difiere de *E. lineatus* por la presencia de un menor

número de branquiespinas (11 a 14 vs 15 a 19, respectivamente); mientras que en relación con *E. brevimanus*, su diferencia se basa en las aletas pectorales, que son largas y presentan labios delgados (no engrosados y ventralmente deprímidos).

El 10 de junio de 1987, J.V. Andreatta (Universidade Santa Úrsula, Brasil) designó como lectotipo de *Diapterus lineatus*, a un ejemplar de la serie tipo (BMNH1864.126.245.247, 159.7 mm LP). Este "lectotipo" fue examinado en el presente estudio y se identificó como un ejemplar de *E. axillaris*, con base en la presencia de aserraciones en preopérculo y preorbital, dentición faríngea molariforme y la merística correspondiente a esta especie. Tales características difieren notablemente de las que existen en *Diapterus*, por lo que con el objeto de evitar mayores confusiones, este ejemplar se designa aquí como lectotipo de *E. axillaris*.

Basado en el examen del holotipo de *Gerres periche*, Deckert (1973) estableció su identidad con *E. axillaris*. Esa especie se describió con un ejemplar anómalo de *E. axillaris*, que tiene una amplia escotadura entre los radios dorsales 2 y 3. El análisis del holotipo (USNM077743, 200 mm LP), mediante la interpretación de una radiografía del ejemplar, no detectó signos de deformación en la aleta dorsal, como lo mencionó Deckert (1973); la aparente deformación de esta aleta, podría relacionarse con la posible destrucción de algunos radios dorsales a causa de su manipulación o por efecto del fijador. Esto concuerda con la observación realizada en los pterigióforos (soportes de la aleta dorsal), cuyo número es completo y corresponde al de los elementos dorsales que caracterizan a este grupo. Las características del holotipo son: D. IX, 10; A. III, 8; 13 branquiespinas en la rama inferior del primer arco; 36 escamas con poro sobre la línea lateral; aletas pectorales en forma de hoz y relativamente cortas (más que en *E. axillaris*), que no alcanzan el origen de la aleta anal y son iguales en longitud a las aletas pélvicas; el origen de la aleta dorsal es ligeramente posterior al margen de las pectorales, insertas cerca del origen de las aletas pélvicas; segunda espina anal más gruesa que la tercera,

pero de igual longitud (excepto cuando esta deprimida), se extiende hasta la base del último radio anal, pero no alcanza la base del pedúnculo caudal como en *E. axillaris*; cuerpo alto y comprimido, perfil predorsal convexo, boca muy protusible, labios superiores algo engrosados. Las características que se observan en este ejemplar, permiten considerarlo como un sinónimo de *E. brevimanus*, no de *E. axillaris* como había afirmado Deckert (1973).

Distribución.- De acuerdo con la etiqueta contenida en la serie tipo del BMNH, la localidad típica de *E. axillaris* es Chiapán, Guatemala (*sensu* Salvin), no “Chiapam” o “Chiapas, México”, como se estipula en la literatura (e.g. Regan, 1903; Meek & Hildebrand, 1925; Jordan et al., 1930; Fowler, 1944). Debido a la confusión con *E. lineatus* (Meek & Hildebrand, 1925), su distribución se mencionaba desde la costa occidental de Baja California Sur y Golfo de California hasta Perú (Bussing, 1995). Su distribución actual incluye desde la parte central del Golfo de California hasta Perú.

Notas biológicas.- Poca información existe sobre aspectos de la biología y ecología de *E. axillaris*; ya que varios autores (e.g. Amézcuca-Linares, 1977; Álvarez-Rubio et al., 1986) la confundieron con *E. lineatus* (*sensu stricto*). Es una especie eurihalina que penetra a los estuarios formando cardúmenes para propósitos de crianza y alimentación; alcanza tallas de 187 mm LT y su madurez sexual ocurre a los 145 mm LP (*sensu* Yáñez-Arancibia, 1980). Son organismos omnívoros que se alimentan de detritus vegetal: *Enteromorpha* y *Rhizoclinium*; invertebrados: bivalvos, crustáceos, nemátodos, poliquetos, foraminíferos e insectos; y pequeños peces: góbidos, eleótridos, engraúlidos, clupéidos, pecílidos y aterínidos (Yáñez-Arancibia, 1980; Varela, 1990). Las altas proporciones de detritus que se mencionan en su dieta no se relacionan con la dentición faríngea de tipo molariforme que caracteriza al género, por lo que podría tratarse de consumo incidental; por supuesto, esto requiere estudios de alimentación más detallados. Debido a su abundancia es de importancia comercial en las pesquerías artesanales que existen en las

lagunas costeras del Pacífico oriental.

MATERIAL EXAMINADO: BMNH 1864.1.26.245-247 (3) [151.58-166.73] serie tipo, Chiapán, Guatemala; CAS 17618 (6) [37.76-63.84], río Dagua, Colombia; CI-ENCB 7277-B (1) [97.33], CI-ENCB 5826-D (1) [173.59], “Baja California”, México; CI-ENCB 3914-D (2) [92.72-100.3], CI-ENCB 5968-A (2) [124.38-141.52], CI-ENCB 6148-B (1) [125.89], CI-ENCB 6522-A (1) [124.71], CI-ENCB 6522-B (5) [80.54-104.96], CI-ENCB 6532-A (1) [129.13], CI-ENCB 6652-C (1) [153.28]; CI-ENCB 6685-B (2) [139.15-159.65], laguna de Tres Palos, Guerrero, México; CI-ENCB s/n (2) [119.98-166.81], Oaxaca, México; UCR 2284-001 (2) [106.55-116.58], Puntarenas, Costa Rica. *Gerres periche*: USNM077743 (holotipo) [200 mm LP], localidad tipo: Tumbes, Perú (radiografía del holotipo tomada por Sandra Rarendon y examinado por el Dr. Jeffrey Williams del USNM).

b) *Eugerres brasilianus* (Cuvier)

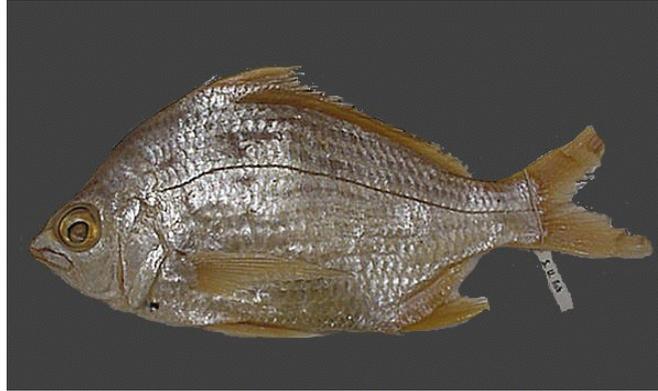


Figura 4. *Eugerres brasilianus* (Cuvier, 1830). CAS 161843, 174.3 mm LP; Pernambuco, Brasil.

Sinónimos

Gerres brasilianus Cuvier in: Cuvier & Valenciennes, 1830: 344, 458 (descr. original; loc. típica: Brasil).

Gerres brasiliensis [sic] Cuvier. Nichols, 1912: 190 (lista) [*lapsus calami*].

Gerres patao Poey, 1860:320 (desc. original; loc. típica: La Habana, Cuba).

Diapterus brasilianus (Cuvier). Meek & Hildebrand, 1925: 392, 600 (nueva combinación).

Diapterus lineatus (Humboldt) Andreato, 1988: 66-67 (sinón) [*non*] *Smaris lineatus* Humboldt in: Humboldt & Valenciennes, 1821.

Eugerres brasilianus (Cuvier). Jordan & Evermann, 1927: 506 (nueva combinación).

Diagnosis.- Aleta anal III, 7 (en ocasiones III, 8); segunda espina dorsal y anal moderadamente altas; surco o proceso premaxilar cubierto en su mitad anterior por pequeñas escamas decíduas o caedizas, algunas veces no existen en el centro de la depresión central pero son evidentes en los márgenes del surco.

Descripción.- Altura del cuerpo (AC) de 2.0 a 2.5 veces en la LP [media 2.2, n = 35] y de 1.4 a 2.9 en la longitud de la segunda espina dorsal (L2ED) [media 1.9, n = 35]; cabeza alta, su altura (ACA) de 0.5 a 1.0 veces en la L2ED [media 0.76, n = 35]; longitud cefálica (LCE) de 2.8 a 3.3 veces en la LP [media 3.1, n = 35] y de 0.5 a 0.9 veces en la L2ED [media 0.74, n = 35]; surco o proceso premaxilar amplio, con una depresión central de forma triangular, cubierta en su mitad anterior por escamas pequeñas decíduas o caedizas (algunas veces no existen en la depresión, pero son evidentes en sus márgenes); espacio interorbitario (EIO) amplio de 3.0 a 3.6 veces en la LCE [media 3.29, n = 35]; perfil predorsal convexo, asciende rápidamente hasta el origen de la aleta dorsal; longitud predorsal (LPD) de 0.6 a 0.8 veces en la LCE [media 0.71, n = 35]; perfil posterior de la aleta dorsal casi recto (no cóncavo como en *E. plumieri*). Ojos grandes, diámetro de la órbita ocular (LO) de 2.5 a 3.9 veces en la LCE [media 3.16, n = 35]; hocico pequeño, su longitud (LHO) de 2.8 a 3.8 veces en la LCE [media 3.26, n = 35]; longitud de la maxila superior (LMS) de 2.5 a 3.1 veces la LCE [media 2.71, n = 35], su extremo posterior se localiza previo al punto medio de la pupila. Aleta dorsal IX, 10; segunda espina dorsal más gruesa, pero casi de igual longitud que la tercera (L3ED), cuando se pliega llega al punto medio entre la octava y la novena espinas dorsales; longitud de la segunda espina dorsal de 0.9 a 1.2 veces en la L3ED [media 1.12, n = 35], de 3.2 a 6.3 veces en la LP [media 4.28, n = 35] y de 1.4 a 2.9 veces en la AC [media 1.93, n = 35]; origen de la aleta dorsal situado en el inicio de las aletas pectorales y adelante de las pélvicas; dorsal continua, con sus radios y espinas unidos por una membrana pigmentada en el margen superior de su porción espinosa; una vaina escamosa cubre su base. Aleta anal III, 7 (a veces III, 8); segunda espina anal más gruesa y casi de igual longitud o un poco más larga que la tercera espina dorsal, cuando se pliega llega a la mitad de la longitud del pedúnculo caudal (LPC) que es alto y corto; longitud de la segunda espina anal de 0.7 a 1.2 veces en la L3EA [media 1.1, n = 35], de 0.7 a 1.6 en la LPC [media 1.33, n = 35], de 3.5 a 6.1 en la LP [media 4.34, n = 35], de 0.9 a 1.6 la longitud de la base de la aleta anal (LBA) [media 1.24, n = 35] y de 0.8 a 1.5 en la L2ED [media 1.02, n = 35]; espinas y radios de

la aleta anal unidos por una membrana que tiene en su base una vaina escamosa que cubre casi la longitud total de los radios anales ramificados. Distancia entre los ápices de la segunda espina dorsal y segunda anal (DEDEA) de 0.6 a 0.9 veces en la LP [media 0.77, n = 33]. Aletas pectorales largas y en forma de hoz (iii, 13), extendidas rebasan al ano, aunque pocas veces alcanzan el origen de la aleta anal. Aletas pélvicas (I, 5) alcanzando el ano, pero no llegan al origen de la aleta anal; en su base se presenta una escama accesoria alargada. Aleta caudal ahorquillada con sus lóbulos gruesos (el superior algo más esbelto) e iguales en longitud. Línea lateral (LL) que se extiende desde poco después de la abertura branquial superior hasta la base del pedúnculo caudal y con curvatura suave a la altura de las aletas pélvicas. De 37 a 40 escamas con poro sobre LL [moda 38, n = 35]; 3 a 4 hileras de escamas entre la base de la aleta dorsal y LL [moda 3.5, n = 35]; 8 a 9 hileras de escamas entre LL y base de la aleta anal [moda 8, n = 35]. Boca pequeña, terminal y protusible; labios algo engrosados (más que *E. plumieri*, pero mucho menos que *E. mexicanus*); dentición faríngea (5° arco branquial) molariforme; 3.5 arcos branquiales; de 9 a 12 branquiespinas (Be) en la rama inferior del primer arco branquial [moda 10, n = 35], cortas, multilobuladas y con pequeñas ornamentaciones; Be en la rama superior, delgadas, cortas y numerosas. Serie opercular con el preopérculo aserrado en su margen inferior; subopercular e interorbital con frecuencia presentan sus márgenes lisos (no aserrados); márgenes del preorbital (lacrimal) e infraorbital 2 (yugal) finamente aserrados. Escamas cicloideas de gran tamaño en la cabeza, resto del cuerpo con escamas ctenoideas.

Color en alcohol.- Dorso de color amarillo pálido; vientre amarillo con tonos plateados; de 9 a 11 estrías longitudinales [moda 10, n = 30] y paralelas a la línea lateral, pardo claro u oscuras. Algunas veces el dorso es amarillo con tono parduzco y las estrías son de color pardo-oscuro; en el vientre son amarillo-plateados.

Comentarios.- *Eugerres brasilianus* se distingue de sus congéneres por tener III,7 elementos en la aleta anal, que es único dentro de la familia; además de que presenta pequeñas escamas caedizas en el surco o proceso premaxilar. *Eucinostomus gula* es otra forma que comparte la presencia de escamas en tal estructura, sin embargo, en esta última se observa como una hilera que constriñe o cruza el surco (Randall & Vergara, 1977; Matheson & McEachran, 1984; De la Cruz-Agüero, 2001; Gilmore & Greenfield, 2002). De modo adicional, *E. brasilianus* se diferencia de otras especies simpátricas (*E. plumieri* y *Eugerres* sp.) también por tener un número reducido de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial (9 a 12, moda 10 vs 13 a 17). Además de una menor longitud de la segunda espina anal (con respecto a la altura del cuerpo), menor número de Be y elementos en la aleta anal, así como una coloración gris-plata con 10 a 11 líneas o estrías longitudinales que se describieron en la diagnosis de *E. brasilianus*.

Regan (1903) observó la presencia de escamas en el surco premaxilar en *G. patao*, pero no fue considerada como una característica de valor diagnóstico debido a su inconsistencia en los individuos examinados. Tal situación se confirma en los estudios de Evermann & Meek (1886), Meek & Hildebrand (1925) y Guitart (1977), quienes indicaron la existencia de surcos premaxilares sin escamas. Sin embargo, los ejemplares examinados en el presente estudio permitieron corroborar lo establecido por Regan (op. cit.) en lo referente a la presencia de pequeñas escamas que cubren la mitad anterior de la depresión central del surco premaxilar. En este contexto, se determinó, en ejemplares provenientes de Cuba y Brasil, que cuando no existen estas escamas se pueden observar rastros de su presencia en los márgenes del surco premaxilar. Esto podría ayudar a determinar su utilidad para diferenciar a *E. brasilianus* de otras especies del género. Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió (1983) establecieron, por medio de un estudio biométrico, la utilidad de la menor proporción entre la longitud de la segunda espina dorsal (L2ED) y la longitud cefálica (LCE) como criterio para diferenciar a *E. brasilianus* de *E. plumieri*. El examen de los ejemplares de *E. brasilianus* permitió constatar una menor longitud de la

segunda espina dorsal (33.4 vs 36.0 mm en *E. plumieri*), así como una menor proporción entre L2ED-LCE (0.74 vs 1.02), que concuerdan con lo establecido por esos autores y contrasta con una mayor longitud cefálica (46.7 vs 34.9 mm en *E. plumieri*).

Por otra parte, la proporción que guardan L2ED y LP entre ambas especies (0.24 vs 0.36, respectivamente) también mostró diferencias debidas a una longitud menor de la segunda espina dorsal en *E. brasilianus*, por lo que cabe un mayor número de veces en la LP. No obstante, la similitud con algunas estimaciones derivadas del presente estudio, con aquéllas mencionadas por Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió (1983) se tomaron con las reservas del caso, dado que los organismos utilizados por ellos aparentemente corresponden a *E. plumieri*, puesto que la fórmula anal III,8 mencionada para sus ejemplares no corresponde con la fórmula III,7 verificada en los ejemplares aquí examinados.

Por otra parte, a partir de las diferencias biométricas encontradas en ejemplares de *E. plumieri* provenientes de diferentes localidades del Golfo de México, Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado (1993) citaron de manera errónea a *E. brasilianus* en esta zona. En realidad se trata de una nueva forma no descrita, cuyas características se describen en la sección correspondiente.

Distribución.- Aunque Evermann & Meek (1886) la citaron en Charleston, Carolina del Sur, E.U.A., dicho registro no ha sido reconocido en estudios ulteriores sobre este género (Deckert & Greenfield, 1987). Por otra parte, existe un registro en Tampico, Tamaulipas, México (Darnell, 1962: 318, 341), aunque no ha sido posible confirmarlo. De la misma forma, Castro-Aguirre (1978) y Castro-Aguirre et al. (1999) mencionaron su presencia en lagunas costeras de Veracruz (Alvarado y Tuxpan-Tampamachoco) y Campeche (Laguna de Términos). De modo definitivo, *E. brasilianus* se distribuye desde las Antillas, costas de Belice y Costa Rica, hasta el sur de Brasil. Con un importante hiato en su distribución,

localizado en las costas de Panamá, Colombia y Venezuela, donde no se conocen registros (Cervigón, 1993).

Notas biológicas.- Manifiestan hábitos predominantemente estuarinos, hacia donde se dirigen formando cardúmenes numerosos; su capacidad de osmorregulación les confiere la facultad de penetrar al agua dulce, un hecho confirmado a 0.8 km en Belice (Greenfield & Thomerson, 1997). Habitan sobre fondos de arena y roca, donde se alimentan de otros peces y crustáceos que viven sobre este tipo de sustrato. Furtado (1969) reportó una dieta consistente en poliquetos y copépodos. Teixeira & Helmer (1997) coinciden en el alto consumo de poliquetos (69.2%), seguido de una menor proporción de ostrácodos (33.3%), copépodos (26.7%), balanos y anfípodos (6.7%, respectivamente); además de larvas de insectos dípteros y odonatos (3.3% cada uno).

Este tipo de alimentación los ubica como consumidores de tercer orden, de acuerdo con las categorías ictiotróficas mencionadas por Yáñez-Arancibia (1980). Lo cual contrasta con la dieta reportada por González-Sansón & Rodríguez-Viñas (1983), basada en altas proporciones de materia orgánica y el consumo de invertebrados (poliquetos, ostrácodos, foraminíferos, copépodos, etc.) en menor medida. Sin embargo, el tipo de dentición molariforme característico de este grupo de peces se encuentra estrechamente relacionado con el consumo de presas con estructuras duras (e.g. crustáceos y moluscos), por lo que es posible suponer que el hábito detritófago reportado por González-Sansón & Rodríguez-Viñas (1983) haya sido influenciado por el avanzado grado de digestión del alimento encontrado en los estómagos. Estas situaciones requieren estudios específicos sobre sus preferencias alimentarias. Recientemente, Eiras-Stofella & Charvet-Almeida (2000) determinaron, por medio de un análisis con microscopio electrónico, que la ultraestructura de las branquiespinas de esta especie se relaciona con el consumo de pequeños organismos, pero no con un hábito filtrador.

Los individuos de *E. brasiliensis* alcanzan tallas máximas de 40 cm LT y son de importancia comercial y deportiva en Brasil (www.ecovirtual.com.br, 2002; Ramires & Barrella, 2003). En la región central de Cuba es de las más abundantes en la pesquería de mojarras, ya que representa 86% de la captura total en esta zona, con capturas superiores a las de *G. cinereus* (Báez-Hidalgo & Álvarez-Lajonchere 1980). En dicho país se han capturado más de mil toneladas anuales (Baisre 1985, en Espinosa et al., 1993).

MATERIAL EXAMINADO: CAS 122144 (4) [71.04-140.14], río Grande do Norte, Brasil; CAS 152251 (1) [147.9], río Bacanga, São Luis, Brasil; CAS 152253 (2) [45.4-46.12], CAS 161843 (2) [174.3-178.09], Pernambuco, Brasil; CAS 152260 (1) [79.09], CAS 15261 (1) [59.35], Fortaleza, Mucuripe, Brasil; CAS 161831 (6) [143.25-162.35], CAS 161834 (1) [212.52], bahía Salvador, Brasil; CAS 161835 (3) [145.6-157.5], CAS 161841 (2) [169.21-222.23], CAS 161842 (1) [258.38], Espirito Santo, Brasil; CAS 161836 (2) [187.92-215.6], Laguna de Conceição, Florianopolis, Brasil; CAS 161837 (2) [143.02-144.62], CAS 17620 (1) [125.48], Sao Paulo, Brasil; CAS 161840 (1) [122.89], Bahia, Brasil; CAS 19702 (1) [208.29], CAS 102704 (2) [99.45-175.8], La Habana, Cuba; UCR 1808.005 (2) [113.6-159.7], Limón, Parque Nacional Tortuguero, Costa Rica.

c) *Eugerres brevimanus* (Günther)



Figura 5. *Eugerres brevimanus* (Günther, 1864). Holotipo: BMNH 1864.1.26.254, 186.6 mm LP; Chiapán, Guatemala.

Sinónimos

Gerres brevimanus Günther, 1864: 152 (descr. original; loc. típica: Chiapán, Guatemala).
Gerres periche Evermann & Radcliffe, 1917: 93 (descr. original; loc. típica: Tumbés, Perú).
Diapterus brevimanus (Günther). Meek & Hildebrand, 1925: 592, 602-603 (nueva combinación).

Diapterus lineatus (Humboldt). Andreatta, 1988: 66 (sinón.) [*non*] *Smaris lineatus* Humboldt in: Humboldt & Valenciennes, 1821.

Eugerres brevimanus (Günther) Jordan & Evermann, 1927: 506 (nueva combinación).

Diagnosis.-Aletas pectorales cortas que por lo general alcanzan el ano, pero no el origen de la aleta anal; labios gruesos y ventralmente deprimidos; de 38 a 41 (moda 40) escamas con poro sobre la línea lateral; de 12 a 13 (moda 12) branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial; segunda espina anal deprimida alcanza la base del último radio anal o la mitad de la longitud del pedúnculo caudal.

Descripción.- Altura del cuerpo (AC) de 2.2 a 2.4 en la LP [media 2.34, n= 10] y de 1.2 a 2.1 en la L2ED [media 1.59, n= 10]; perfil predorsal convexo, asciende rápidamente hasta el margen de la abertura branquial y se hace casi horizontal cerca de la primera espina dorsal e incrementa bastante la altura de la cabeza. Longitud cefálica (LCE) de 2.9 a 3.4 en la LP [media 3.1, n= 10] y de 0.6 a 1.0 en la L2ED [media 0.8, n= 10]; altura de la cabeza (ACA) de 0.7 a 1.1 en la L2ED [media 0.92, n = 10]. Espacio interorbitario amplio (EIO) de 2.9 a 3.5 en la LCE [media 3.11, n = 10]; surco o proceso premaxilar sin escamas, con una depresión central en forma de campana. Ojos grandes; pupila de contorno regular, su diámetro de 2.5 a 3.8 en la LCE [media 3.0, n = 10]; hocico corto de 2.7 a 3.6 en la LCE [media 3.12, n = 10]; longitud de la maxila superior (LMS) de 2.3 a 3.1 en la LCE [media 2.7, n = 10], su extremo posterior alcanza el margen posterior de la mitad de la pupila. Aleta dorsal IX, 10 (a veces X, 9); segunda espina dorsal más fuerte y casi de igual longitud que la tercera, deprimida llega al espacio entre la última espina y el primer radio dorsales; L2ED de 1.0 a 1.2 en la L3ED [media 1.1, n = 10], de 3.0 a 4.8 en la LP [media 3.72, n = 10] y de 1.2 a 2.1 en la AC [media 1.6, n = 10]; origen de la aleta dorsal situado casi en el origen de las pectorales y un poco adelante del origen de las pélvicas; aleta dorsal continua, sus radios y espinas se unen por una membrana pigmentada en su porción espinosa y una vaina escamosa que cubre su base; el perfil posterior de la dorsal descende en forma leve. Aleta anal con III, 8; segunda espina anal más gruesa y ligeramente más larga que la tercera y deprimida casi alcanza el último radio anal o la mitad de la longitud del pedúnculo caudal (LPC); longitud de la segunda espina anal de 1.0 a 1.3 en la L3EA [media 1.2, n = 10], de 1.4 a 1.8 en la LPC [media 1.5, n = 10], de 3.6 a 6.4 en la LP [media 4.4, n = 10], de 0.8 a 1.2 en la longitud de la base de la aleta anal [media 1.11, n = 10] y de 1.1 a 1.3 en la L2ED [media 1.2, n = 10]. Distancia entre los ápices de la segunda espina dorsal y la segunda espina anal (DEDEA) de 1.1 a 1.7 en la LP [media 1.32, n = 10]; espinas y radios de la aleta anal unidos con una membrana poco pigmentada y una vaina escamosa en su base que cubre la mitad de la longitud de los radios anales ramificados. Aletas pectorales cortas y en forma de hoz

(iii, 12, i) que extendidas apenas alcanzan el ano y no llegan al origen de la aleta anal. Aletas pélvicas (I, 5) que comúnmente rebasan el ano y nunca llegan al origen de la aleta anal; estas aletas están provistas de una escama accesoria alargada en su base. Aleta caudal ahorquillada; lóbulos de igual longitud (más gruesos que en *E. axillaris*), el lóbulo inferior algo más grueso que el superior. Línea lateral (LL) que se extiende desde la parte superior de la abertura branquial hasta el punto medio de la base de la aleta caudal, formando una ligera curvatura a la altura del margen de las aletas pectorales. De 38 a 41 escamas con poro sobre la línea lateral [moda 40, n = 10]; de 3.5 a 4 hileras de escamas entre la base de la primera aleta dorsal y LL [moda 3.5, n = 10]; 8 a 9 hileras de escamas entre LL y la base de la aleta anal [moda 8, n = 10]. Boca pequeña, terminal y muy protusible; labios gruesos, ventralmente deprimidos; dentición faríngea de tipo molariforme (5° arco branquial), dientes no tan gruesos como en *E. axillaris* y *E. lineatus*, son más granulares y redondeados en su superficie; 3.5 arcos branquiales; de 12 a 13 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial [moda 12, n = 10], cortas, trilobuladas y con pequeñas ornamentaciones de forma cónica; Be de la rama superior numerosas y alargadas. Serie opercular con preopérculo aserrado; preorbital (lacrimal) y yugal (infraorbital 2) con frecuencia aserrados (a veces lisos); subopercular e interorbital con márgenes comúnmente lisos. Escamas cicloideas en la cabeza, ctenoideas y de gran tamaño en el cuerpo.

Color en alcohol.- Dorso amarillo-pardo; el vientre de color amarillo-plateado; de 9 a 10 estrías longitudinales [moda 10, n = 10] pardo oscuro o pálidas; las líneas 1 y 2 que se sitúan bajo la línea lateral son continuas, las demás están interrumpidas. Sin una mancha en la axila de las aletas pectorales.

Comentarios.- *E. brevimanus* es una especie frecuentemente incluida en la literatura ictiológica del Pacífico oriental (e.g. Jordan & Evermann, 1898; Meek & Hildebrand, 1925; Castro-Aguirre, 1978; Allen & Robertson, 1994; Bussing, 1995; Castro-Aguirre et al.,

1999). Sin embargo, es menos abundante que sus congéneres; probablemente por este motivo se encuentra mal o poco representada en las colecciones ictiológicas. La validez taxonómica de los diez ejemplares examinados en el presente estudio se corroboró con base en la descripción original de esta especie (Günther, 1864) y los criterios taxonómicos establecidos por Regan (1903) y Deckert (1973). Por otra parte, Meek & Hildebrand (1925) mencionaron por primera vez la presencia de labios gruesos y determinaron que es un carácter de valor taxonómico para su diferenciación con otros *guerreidos* americanos, con excepción de *E. mexicanus*, con el cual comparte este atributo. La presencia de labios gruesos es particularmente notable en ejemplares con tallas grandes; sin embargo, en individuos juveniles de Puntarenas, Costa Rica (UCR 165-002, 56 mm LP) también son notorios, así como las aletas pectorales cortas (más cortas que *E. axillaris* y *E. lineatus*) y un número reducido de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Allen & Robertson (1994) determinaron tales características como distintivas para *E. brevimanus*. Con respecto a la sinonimia que se establece entre *G. periche* y *E. brevimanus*, véase la discusión en la sección de comentarios de *E. axillaris*.

Distribución.-Regan (1903) mencionó a Chiapas, costa oriental de México “eastern coast of Mexico” [sic], como la localidad típica de *E. brevimanus*. Sin embargo, el holotipo examinado (BMNH 1864.1.6.254) contiene una etiqueta que indica como localidad típica Chiapán, Guatemala [sensu Salvin] y por tanto, es la que debe utilizarse para estos propósitos. *Eugerres brevimanus* se distribuye desde el estuario del río Balsas, Michoacán, México hasta el sur de Panamá

Notas biológicas.- *Eugerres brevimanus* habita estuarios y lagunas costeras con fondos lodosos y fango-arenosos, en profundidades menores de 30 m. Debido a su notable condición eurihalina penetra hacia los ambientes dulceacuícolas de México y Centroamérica (Miller, 1966). Allen & Robertson (1994) indican una talla máxima de 280 mm LP. No se conocen hasta ahora estudios que aborden los aspectos biológicos y

ecológicos más relevantes de esta especie (ver Castro-Aguirre et al. 1999, para datos de preferencia de salinidad).

MATERIAL EXAMINADO: BMNH 1864.1.26.254 (holotipo) [186.6], Chiapán, Guatemala; CAS 112827 (1) [232.51], CAS 112828 (1) [215.94], Panamá; UCR 69-008 (4) [75.59-81.45], UCR 165-002 (3) [56.38-121.23], Puntarenas, Costa Rica.

d) *Eugerres mexicanus* (Steindachner)



Figura 6. *Eugerres mexicanus* (Steindachner, 1863). CICIMAR-CI 5847, 138.7 mm LP: bajo río Usumacinta, Tenosique, Tabasco (México).

Sinónimos

Gerres mexicanus Steindachner, 1863: 383 (descr. original; loc. típica: río Teapa, México).

Diapterus mexicanus (Steindachner). Meek & Hildebrand, 1925: 592, 599 (nueva combinación).

Diapterus lineatus (Humboldt). Andreatta, 1988: 67 (sinón.) [non] *Smaris lineatus* Humboldt in: Humboldt & Valenciennes, 1821.

Eugerres mexicanus (Steindachner). Jordan & Evermann, 1927: 506 (nueva combinación).

Diagnosis.- Cuerpo largo y grueso en sección transversal; pedúnculo caudal menos alto, más largo y grueso; origen de la aleta dorsal (base de la primera espina dorsal) posterior al origen de las aletas pectorales y un poco detrás del margen de las pélvicas; perfil posterior de la aleta dorsal sumamente cóncavo (dando la presencia de una escotadura, entre la última espina y el primer radio dorsal); segunda espina anal alcanza la mitad de la longitud de la base de la aleta anal o la base del último radio, a veces se extiende hasta la mitad de la longitud del pedúnculo caudal, pero sin llegar a su base. Labios gruesos y ventralmente deprimidos, llegan al margen anterior de la órbita ocular o más allá de la mitad anterior de la pupila, que es irregular; dentición faríngea de tipo granular (dientes más redondeados y no deprimidos en su superficie) o molariforme; línea lateral continua y casi recta; de 38 a 50 (moda 46) escamas con poro en la línea lateral.

Descripción.- Cuerpo medianamente alto, su altura (AC) de 2.3 a 3.2 veces en la LP [media 2.67, n = 119] y de 0.8 a 1.6 en la L2ED [media 1.12, n = 119]; perfil predorsal convexo, medianamente alto, asciende suave o rápidamente hasta el origen de la primera espina dorsal; perfil posterior de la aleta dorsal cóncavo. Longitud cefálica (LCE) de 2.6 a 3.5 en la LP [media 3.11, n = 119] y de 0.7 a 1.4 en la L2ED [media 1.05, n = 119]; altura de la cabeza (AC) de 0.8 a 1.7 en la L2ED [media 1.3, n = 119]. Espacio interorbitario amplio (EIO) de 2.9 a 4.1 en la LCE [media 3.43, n = 119]; surco o proceso premaxilar sin escamas, con una depresión central de forma oval. Ojos grandes, su órbita es irregular (más o menos oval); diámetro ocular (LO) de 2.1 a 4.2 en la LCE [media 3.13, n = 11]; hocico relativamente grande, su longitud (LHO) de 2.0 a 3.8 en la LCE [media 2.95, n = 119]; longitud de la maxila superior (LMS) de 2.1 a 3.7 en la LCE [media 2.56, n = 119], su extremo posterior alcanza la mitad o llega más allá del margen posterior de la pupila. Aleta dorsal con IX, 10; segunda espina dorsal más gruesa y larga que la tercera, deprimida alcanza la base de los radios dorsales 4 y 5, aunque algunas veces llega a la base de los radios 7 y 8; longitud de la segunda espina dorsal de 0.9 a 1.2 en la L3ED [media 1.08, n = 119], de 2.3 a 4.3 en la LP [media 3.0, n = 119] y de 0.8 a 1.6 en la AC

[media 1.12, n = 119]. Origen de la aleta dorsal situado posterior al origen de las aletas pectorales y detrás del origen de las pélvicas; aleta dorsal continua, con una membrana que une sus radios y espinas, la cual casi llega a la base entre la última espina y el primer radio dorsal; manchas oscuras en su porción superior, con una vaina escamosa que cubre la base de la aleta dorsal. Aleta anal con III, 8 (algunas veces III, 9); segunda espina anal más gruesa y casi de igual longitud que la tercera, pero no llega a la base del pedúnculo caudal (LPD); longitud de la segunda espina anal de 0.9 a 1.4 veces en la LCE [media 1.08, n = 119], de 0.5 a 1.5 en la LPC [media 1.11, n = 119], de 3.3 a 9.0 en la LP [media 4.97, n = 119], de 0.6 a 1.6 en la longitud de la base de la aleta anal [media 1.14, n = 119] y de 1.2 a 2.7 en la L2ED [media 1.64, n = 119]. Distancia entre los ápices de la segunda espina dorsal y la segunda espina anal (DEDEA) de 0.5 a 1.0 en la LP [media 0.76, n = 117]; espinas y radios de la aleta anal unidos por una membrana y una vaina escamosa en su base que cubre de modo parcial la longitud de los radios anales ramificados. Aletas pectorales de forma lanceolada o de hoz (ii, 12, 1 o ii, 13, i), extendidas rebasan al ano, pero no alcanzan o apenas llegan al origen de la aleta anal (excepto en individuos juveniles, cuyas aletas son más largas). Aletas pélvicas (I, 5) que cuando se extienden apenas rebasan al ano, pero no llegan al origen de la aleta anal; tienen una escama accesoria alargada en su base. Aleta caudal ahorquillada, sus lóbulos son muy gruesos (el superior algo menos grueso) y de igual longitud. Línea lateral (LL) casi recta, ya que no se aprecia ninguna curvatura en su parte anterior, como en los otros miembros del género; se extiende desde la parte superior de la abertura branquial hasta la base de la aleta caudal. De 38 a 50 escamas con poro sobre la línea lateral [moda 46, n = 120]; de 3 a 3.5 hileras de escamas entre la base de la primera aleta dorsal y LL [moda 3.5, n = 121]; de 8 a 9 hileras de escamas entre LL y la base de la aleta anal [moda 8, n = 51]. Boca relativamente grande, terminal o subterminal, muy protusible; labios gruesos y ventralmente deprimidos, se extienden hasta el margen anterior de la órbita ocular o más allá de la mitad anterior de la pupila; dentición faríngea de tipo granular o molariforme (5° arco branquial); 3.5 arcos branquiales; de 12 a 15

branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial [moda 13, n = 121], muy gruesas, cortas y multilobuladas; Be de la rama superior, delgadas y cortas. Serie opercular con preopérculo aserrado; subopérculo e interorbital con frecuencia lisos (algunas veces aserrados); preorbital (lacrimal) con aserraciones muy gruesas (como dientes o pectinado); infraorbital 2 (yugal) finamente aserrado. Escamas pequeñas (comparativamente con otras especies del género), de tipo cicloideo en la cabeza y ctenoideas en el resto del cuerpo.

Color en alcohol.- Dorso plateado con tonos pardo-oscuros o pálidos, a veces con tonos grises o violetas; vientre plateado con tonos amarillos o dorados; de 8 a 13 estrías longitudinales [moda 11, n = 46] gruesas y paralelas a la línea lateral; las estrías debajo de la línea lateral son gris pálido y poco evidentes, están interrumpidas. Aletas amarillo-naranja, con gran cantidad de pigmento entre sus membranas y en la parte superior de la primera aleta dorsal.

Comentarios.- *Eugerres mexicanus* se distingue de otras especies de la familia Gerreidae por tener una distribución exclusiva en los ambientes dulceacuícolas (ríos y lagunas) de la región sureste de México y norte de Guatemala. Debido a esta característica representa una forma vicaria única dentro de este grupo con ancestría marina. Constituye un complejo específico cuya morfología externa manifiesta características muy variables, sobre todo en relación con su cuerpo menos alto y alargado (no tan alto, corto y comprimido como en los otros miembros del género); el origen de su aleta dorsal que es posterior al origen de las aletas pectorales y un poco detrás del origen de las pélvicas (carácter que la distingue del resto de especies y géneros de la familia); pedúnculo caudal largo y grueso (no corto y comprimido como en otras especies de *Eugerres*); labios gruesos y deprimidos hacia el vientre (carácter compartido sólo con *E. brevimanus*); así como un patrón de dientes faríngeos de tipo granular, más redondos y no deprimidos en su superficie (diferente del tipo molariforme característico de *Eugerres*), aunque en

algunos individuos se puede observar una dentición similar a la molariforme.

Destacan varios caracteres en este grupo, como la segunda espina dorsal alta y recta (no curva como en otros *Eugerres*); segunda espina anal tan corta que no se extiende más allá del último radio, aunque en algunas formas llega a la mitad de la longitud del pedúnculo caudal (excepto en individuos juveniles, donde llega a rebasar la base del pedúnculo caudal); la pupila de forma irregular (no circular); labios deprimidos hacia el vientre, que en la forma típica de *E. mexicanus* no rebasa el margen anterior de la pupila, mientras que en otro morfo los pliegues se extienden hasta la mitad posterior de la pupila.

Deckert (1973) y Deckert & Greenfield (1987) mencionaron que aparentemente no existen diferencias morfológicas significativas entre las poblaciones de México y Guatemala. Sin embargo, en el presente estudio se detectaron variaciones morfométricas sustantivas entre las poblaciones de esta especie y sus principales áreas de distribución en los ríos Grijalva y Usumacinta, cuyo análisis permitió identificar la existencia de una gran variabilidad morfológica entre estos individuos y detectar la presencia de un morfo no descrito de *Eugerres* sp. aff. *mexicanus*.

Distribución: *Eugerres mexicanus* tiene una distribución limitada a los ambientes fluviales y lacustres que existen a lo largo de la cuenca de los ríos Grijalva y Usumacinta en la región sureste de México y norte de Guatemala. Además de la localidad típica (río Teapa, Tabasco, México) se conoce su presencia en la cuenca del río Coatzacoalcos, Veracruz, México (²Francisco De Lachica-Bonilla, com. pers. y notas de campo; Castro-Aguirre, 1978; Castro-Aguirre et al., 1999). Biogeográficamente pertenece a la región Neotropical y la provincia del Usumacinta (Miller, 1966, 1986; Miller & Smith 1986). Un aspecto notable en su distribución es que la mayoría de sus registros se sitúan en altitudes de 100 a 300

² Profesor, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas - IPN, A.P. 592, La Paz, B.C.S., México, 23000

msnm (Castro-Aguirre et al., 1999). Las localidades de los ejemplares analizados en el presente trabajo permiten establecer su presencia tanto en el altiplano Chiapas-Guatemala (parte alta del Usumacinta), como en las proximidades de la planicie costera del Golfo de México, cerca de la desembocadura de los ríos Grijalva y Usumacinta, pero en ambientes estrictamente limnéticos.

Su presencia en la cuenca del río Grijalva ha sido registrada en las siguientes localidades: río Mezcalapa, Raudales de Malpaso, La Venta-Malpaso, Monte Alegre y Presa Malpaso (Tabasco, México). Mientras que las localidades correspondientes al río Usumacinta pueden dividirse en tres grandes zonas: I) Parte alta: ríos Lacanjá, Negro y Tzendales [selva Lacandona]; II) Parte media: ríos Lacantún y arroyo Caribe (Chiapas); III) Parte baja: ríos Chacamax, arroyo El Raizal, lagunas Saquila, Catazajá y Ciudad Pemex (Tabasco). En Guatemala, *E. mexicanus* se distribuye en los tributarios del río Usumacinta, parte alta del río Lacantún y los ríos Bravo, Chixoy, Salinas, San Pedro y La Pasión (Chajmaic).

Notas biológicas.- Los aspectos biológicos básicos de esta especie son prácticamente desconocidos, excepto por su mención como parte del espectro trófico de *Batrachoides goldmani* (Collette & Russo, 1981), que comparte su área de distribución. Asimismo, existen solamente listas sistemáticas o estudios monográficos que mencionan las localidades de su distribución (e.g. Álvarez del Villar, 1950, 1970; Miller, 1966; Castro-Aguirre, 1978; Gaspar-Dillanes, 1996; Castro-Aguirre et al., 1999; Rodiles-Hernández et al., 1999). *Eugerres mexicanus* es una especie de agua dulce perteneciente al componente vicario de Myers (1940, 1951, 1963) que habita en ambientes limnéticos (ríos y lagunas) con vegetación circundante acuática, sobre fondos de arena fina y piedra, en profundidades de 0.2 a 2 m y temperatura de 27 a 30 °C (Francisco De Lachica-Bonilla com. pers. y notas de campo 1996). De acuerdo con observaciones personales realizadas durante febrero de 2003, en el área de Tenosique, Tabasco, México (parte baja del

Usumacinta: 17° 31' N - 92° 34' W) se alimenta de insectos, plantas acuáticas y crustáceos y alcanza la madurez sexual en tallas menores a los 160 mm LP. De igual manera, se constató su importancia como recurso comercial y de subsistencia para los asentamientos localizados en las márgenes del río Usumacinta, así como su inminente sobreexplotación en la zona; esta situación obliga a realizar los estudios sobre su biología básica, para generar un mejor conocimiento de este recurso y en consecuencia un aprovechamiento adecuado del mismo. Alcanzan una talla máxima de 238 mm LP. Es probable que pueda ser considerada como una especie con buenas perspectivas de cultivo.

MATERIAL EXAMINADO: Cuenca del río Grijalva (Tabasco, México): CI-ENCB 2523 (1) [121.64], Raudales de Mal Paso; IBUNAM-P s/n (3) [43.73-146.24], río Mezcalapa; ECO-SC 47 (3) [182.52-185.31], ECO-SC 48 (2) [175.01-185.77], ECO-SC 303 (1) [190.78], La Venta-Mal Paso - Monte Alegre. Cuenca del río Usumacinta: parte baja del río Usumacinta (Tabasco, México): ECO-SC 2394 (3) [146.08-154.66], ECO-SC 2535 (3) [140.44-157.12], ECO-SC 2850 (2) [54.4-68.3], arroyo El Raizal - Paraiso; ECO-SC 3622 (1) [125.65], laguna Catazajá - arroyo El Raizal; ECO-SC 3493 (1) [145.65], río Chacamax - La Libertad; ECO-SC 3643 (1) [129.57], laguna Saquila - río Chacamax; ECO-SC 2302 (2) [93.33-105.49], ECO-SC 2310 (1) [151.47], arroyo Caribe - río Lacantún; ECO-SC s/n (1) [167.35], río Chico - boca Usumacinta; CICIMAR-CI 5847 (26) [132.6-168.68], Tenosique; parte media del río Usumacinta: (Tabasco - Chiapas, México): ECO-SC 110 (2) [188.32-219.53], río Lacantún - Reforma Agraria; ECO-SC 689 (2) [143.48-193.69], ECO-SC 1085 (1) [124.71], arroyo El Bravo - río Lacantún; ECO-SC 2541 (1) [128.43], arroyo Las Palmas - río Lacantún; ECOCH-P 1291 (1) [184.54], arroyo El Salado - río Lacantún; ECO-SC 750 (3) [184.51-201.89], ECO-SC 755 (1) [221.66], ECO-SC 775 (6) [184.29-228.49], ECO-SC 1658 (1) [204.24], ECO-SC 1687 (2) [215.85-227.36], ECO-SC 1840 (2) [199.12-222.92], ECO-SC 1904 (1) [95.65], ECO-SC 2503 (1) [215.03], río Lacantún - Márquez de Comillas; ECO-SC 1659 (1) [65.5], ECO-SC 1749 (1) [203.36], ECO-SC 1853 (2) [131.49-148.53], ECO-SC 1860 (1) [82.6], ECO-SC 2606 (2) [167.04-195.13], ECO-SC 2170 (1) [181.79],

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

ECO-SC 2177 (3) [46.25-111.59], río Lacantún - boca del; ECO-SC 2629 (1) [107.36], arroyo San Lorenzo - boca Lacantún; ECO-SC 2545 (2) [120.81-133.34], arroyo Miranda - río Lacantún; IB/CML-P (9) [44.45-66.85], río Lacantún - Pico de Oro; ECO-SC 704 (3) [141.63-237.43], ECO-SC 2612 (1) [153.6], río Lacanjá - selva Lacandona; parte alta del río Usumacinta (Chiapas, México): ECO-SC-P 398 (6) [140.39-154.36], ECO-SC 431 (1) [107.89], ECO-SC 694 (1) [199.71], ECO-SC 1272 (1) [179.25], ECO-SC 1490 (1) [139.19], ECO-SC-P 380 (1) [140.66], ECO-SC-P 1848 (2) [214.76-223.96], río Lacanjá - selva Lacandona; ECO-SC 587 (1) [180.5], río Tzendales - selva Lacandona; ECO-SC 1848 (3) [192.88-223.96], río Tzendales - boca; ECO-SC 2306 (2) [193.06-195], arroyo Jimbal - río Tzendales. Cuenca del río Coatzacoalcos (Veracruz, México): UMMZ 187699 (28) [16-35], UMMZ 187724 (4) [42-76], río Chiquito. Norte de Guatemala: UMMZ 143689 (39) [97-149], río San Pedro (El Petén); UMMZ 143690 (2) [181-187], río de la Pasión (= río Chajmaic, Alta Verapaz); UMMZ 143691 (40) [20-64], río de La Pasión (El Petén); UMMZ 189974 (23) [60-208], arroyo Cantabal, boca del río Chixoy.

e) *Eugerres lineatus* (Humboldt)



Figura 7. *Eugerres lineatus* (Humboldt, 1821). UABC 185, 90.3 mm LP; río Mulegé (1 km de la boca), B.C.S., México.

Sinónimos

Smaris lineatus Humboldt *in*: Humboldt & Valenciennes, 1821:185 (descr. original; loc. típica: "Lake" Acapulco, México [*sic*]).

Gerres lineatus (Humboldt). Evermann & Meek, 1883: 118, 123 (clave; distr.).

Gerres axillaris Günther. Evermann & Meek, 1883: 124 (sinón.) [*non*] *Gerres axillaris* Günther, 1864.

Diapterus axillaris (Humboldt). Meek & Hildebrand, 1925: 592, 599 (nueva combinación).

Diapterus lineatus (Humboldt). Andreato, 1988: 66-67 (sinón.).

Eugerres lineatus (Humboldt & Valenciennes). Jordan & Evermann, 1927: 506 (nueva combinación).

Diagnosis.- Longitud cefálica de 1.4 a 2.5 (media 1.7) veces en la longitud de la segunda espina dorsal; de 15 a 19 (moda 17) branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial; labios delgados (no gruesos); las aletas pélvicas alcanzan el origen de la aleta anal; la segunda espina anal deprimida alcanza la base del pedúnculo caudal.

Descripción.- Altura del cuerpo (AC) de 1.0 a 2.5 en la LP [media 2.2, n = 95] y de 1.4 a

2.5 en la L2ED [media 1.75, n = 95]; perfil predorsal algo convexo, asciende en dirección a la primera espina dorsal y luego desciende en perfil recto hasta la última espina dorsal. Longitud cefálica (LCE) de 1.4 a 3.2 veces en la LP [media 2.9, n = 95] y de 1.4 a 2.5 en la L2DS [media 1.7, n = 95]; altura de la cabeza (ACA) de 0.9 a 1.7 en la L2ED [media 1.2, n = 95]. Espacio interorbitario amplio (EIO) de 3.0 a 4.1 en la LCE [media 3.5, n = 95]; surco o proceso premaxilar sin escamas, con una depresión central de forma elíptica (más redondeada que en *E. axillaris*); longitud predorsal (LPD) de 0.6 a 0.9 en la LCE [media 0.72, n = 95]. Ojos grandes, su diámetro de 2.4 a 3.5 veces en la LCE [media 2.92, n = 95]; hocico corto de 2.4 a 4.0 en la LCE [media 3.33, n = 95]; longitud de la maxila superior (LMS) de 2.5 a 3.3 en la LCE [media 2.8, n = 95], su extremo posterior superior llega atrás del margen de la pupila. Aleta dorsal con IX,10 (a veces IX, 9, IX, 11 o X, 9); segunda espina dorsal más gruesa y un poco más larga que la tercera; longitud de la segunda espina dorsal de 0.9 a 1.2 en la L3ED [media 1.13, n = 95], de 1.6 a 5.2 en la LP [media 3.8, n = 95] y de 1.4 a 2.5 en la AC [media 1.75, n = 95]; origen de la aleta dorsal situado sobre el origen de las aletas pectorales y ligeramente adelante de las aletas pélvicas; aleta dorsal continua, radios y espinas unidos por una membrana de color oscuro en su porción espinosa y con una vaina escamosa que cubre su base. Aleta anal con III, 8 (a veces III, 9); segunda espina anal un poco más larga que la tercera, la cual deprimida con frecuencia rebasa el último radio anal y casi alcanza la base del pedúnculo caudal (LPC); longitud de la segunda espina anal de 0.9 a 1.4 veces en la L3EA [media 1.16, n = 93], de 1.1 a 2.0 en la LPC [media 1.5, n = 95], de 1.8 a 5.4 en la LP [media 4.4, n = 95], de 0.9 a 1.4 en la longitud de la base de la aleta anal [media 1.11, n = 95] y de 1.0 a 1.4 en la L2ED [media 1.2, n = 95]; espinas y radios de la aleta anal unidos con una membrana oscura y una vaina escamosa en su base que cubre de modo parcial a los radios anales ramificados. Distancia entre los ápices de la segunda espina dorsal y la segunda espina anal (DEDEA) de 0.5 a 1.7 en la LP [media 1.2, n = 95]. Aletas pectorales largas y en forma de hoz (iii,12, i), que extendidas alcanzan la base del primer radio anal. Aletas pélvicas I,5 con frecuencia llegan al origen de la aleta anal; y una escama accesoria

alargada en su base. Aleta caudal ahorquillada, sus lóbulos de igual longitud y grosor. Línea lateral (LL) extendida desde la parte superior de la abertura branquial hasta la base de la aleta caudal, con una ligera curvatura en el margen de las aletas pectorales. De 34 a 39 escamas con poro sobre la línea lateral [moda 36, n = 95]; de 3.5 a 4 hileras de escamas entre la base de la aleta dorsal y LL [moda 3.5, n = 83]; de 8 a 9 hileras de escamas entre LL y la base de la aleta anal [moda 8, n = 83]. Boca pequeña, terminal, muy protusible; labios delgados; dentición faríngea de tipo molariforme (5° arco branquial); 3.5 arcos branquiales; de 15 a 19 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial [moda 17, n = 95], cortas, multilobuladas y granuladas; branquiespinas de la rama superior, largas, delgadas y numerosas. Serie opercular con preopérculo aserrado en su margen inferior, subopercular e interorbital ocasionalmente con finas aserraciones en sus márgenes; preorbital (lacrimal) aserrado; infraorbital 2 (yugal) finamente aserrado. Escamas cefálicas cicloideas; ctenoideas y grandes en el resto del cuerpo.

Color en alcohol: Dorso pardo-naranja; vientre amarillo-plata; de 8 a 14 estrías longitudinales [moda 8, n = 77] oscuras o parduzcas en los costados del cuerpo; estrías 1 y 2 bajo la línea lateral interrumpidas. A veces se presenta una mancha oscura en la axila de la aleta pectoral.

Comentarios.- No fue posible examinar el holotipo de *Smaris lineatus*, debido a que éste se encuentra extraviado (³Patrick Campbell, BMNH, com. pers.). *Eugerres lineatus* fue considerado como el primer sinónimo de *E. axillaris*, dada la gran similitud morfológica entre ambas (e.g. Evermann & Meek, 1883, 1886; Jordan & Evermann, 1898). Sin embargo, Regan (1903) las diferenció con base en la presencia de 15 branquiespinas en la rama inferior (vs 11 de *E. axillaris*), basado en un paratipo de *E. lineatus* proveniente de Mazatlán (México) [sic] y depositado en el BMNH. Mediante la revisión de estas especies, Deckert (1973) confirmó que la diagnosis de *E. lineatus* incluye como carácter

³ Curador de la Colección de Peces del Museo Británico de Historia Natural (BMNH).

principal un mayor número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Infortunadamente, las conclusiones de Deckert (1973) no se publicaron y consecuentemente no fueron consideradas en estudios taxonómicos ulteriores (e.g. Hildebrand, 1946; Castro-Aguirre, 1978; Bussing & López, 1993; Bussing, 1995; Castro-Aguirre et al., 1999). Cabe hacer notar que todos los ejemplares aquí examinados fueron consistentes con las descripciones establecidas por Regan (1903, 1906-08) y Deckert (1973).

Distribución.- De acuerdo con la descripción original (Humboldt *in* Humboldt & Valenciennes, 1821), la localidad típica de esta especie es “Acapulco” [*sic*], que podría corresponder a la laguna de Coyuca, Guerrero, México. Por tanto, *E. lineatus* se distribuye desde bahía Magdalena, B.C.S. hasta Panamá, incluyendo el Golfo de California.

Notas biológicas: *Eugerres lineatus* habita estuarios y lagunas costeras, donde se reproduce y alimenta (Amézcuca-Linares, 1977; Yáñez-Arancibia, 1980; Álvarez-Rubio et al., 1986). Debido a que es eurihalina, también puede penetrar en aguas continentales, según sus registros en el río Mulegá, B.C.S. (UABC -149, UABC -185, ca. 900 m y 1.2 km de la desembocadura, respectivamente). De acuerdo con los estudios de Yáñez-Arancibia (1980) y Varela (1990), *E. lineatus* (*sensu stricto*) es un consumidor primario de tipo omnívoro que se alimenta de invertebrados bénticos (foraminíferos, kinorincos, nemátodos, pelecípodos, gasterópodos, oligoquetos, poliquetos, ostrácodos, copépodos, cumáceos, anfípodos e isópodos, briozoarios, ofiúridos), insectos y pastos marinos (*Enteromorpha* y *Rhizoclonium*), así como de peces, aunque en menor proporción (Bussing, 1995).

Las altas proporciones de materia orgánica vegetal que se mencionan en la dieta de esta especie (Varela, 1990) podrían no corresponder con el tipo de dentición molariforme que caracteriza a las especies de este género. Se considera que este patrón de dentición y su

anatomía bucal podrían relacionarse en mayor medida con el consumo de organismos del meio bentos con estructuras duras (e.g. micromoluscos y crustáceos). Por tanto, es posible que las grandes cantidades de materia orgánica en sus contenidos gástricos sean producto del grado de digestión de las presas consumidas, además del consumo incidental de material vegetal. Esto podría corroborarse con estudios alimentarios más detallados.

Alcanzan una longitud máxima de 190 mm LP (Bussing, 1995) y debido a su abundancia, es de importancia en las pesquerías artesanales de la costa y lagunas costeras del Pacífico oriental. Ortiz-Galindo (1991) ofrece amplia información sobre el desarrollo ontogenético de *E. lineatus* (*sensu stricto*).

MATERIAL EXAMINADO: UABC 149 (1) [96.87], UABC 185 (1) [90.38], río Mulegé, Baja California Sur, México; CICIMAR-CI 3252 (1) [113.37], playa Santispac, bahía Concepción, BCS, México; CICIMAR-CI 582 (1) [160.31], laguna Palmer, bahía Magdalena, BCS, México; CICIMAR-CI 2815 (1) [196.41], SIO 64-81-41C (8) [59.62-123.91], arroyo La Soledad, bahía Magdalena, BCS, México; CICIMAR-CI 2922 (14) [60.55-102.98], CICIMAR-CI 3091 (1) [131.17], Puerto San Carlos, BCS, México; CICIMAR-CI 572 (1) [71.78], CICIMAR-CI 574 (1) [66.34], CICIMAR-CI 584 (1) [102.6], CICIMAR-CI 586 (2) [61.54-68.78], CICIMAR-CI 597 (1) [65.72], CICIMAR-CI 602 (2) [63.7-71.32], CICIMAR-CI 627 (1) [150.32], CICIMAR-CI 628 (15) [56.21-67.43], CICIMAR-CI 682 (4) [67.91-90.79], CICIMAR-CI 820 (3) [59.44-65.04], CICIMAR-CI 4996 (1) [55.77], CICIMAR-CI 5116 (1) [182.21], CICIMAR-CI 5134 (2) [102.53-109.95], CAS 103010 (3) [98.27-118.28], CAS 128641 (3) [164.05-180.34], CICIMAR-CI s/n (6) [93.82-115.84], laguna y bahía de La Paz, BCS, México; CAS 17617 (1) [105.29], Guaymas, Sonora, México; CNP-IB/CML 141 (4) [62.52-92.35], Agiabampo, Sonora, México; CNP-IB/CML 1652 (5) [41.2-88.27], Topolobampo, Sinaloa, México; CICIMAR-CI s/n (9) [139.92-189.95], Mazatlán, Sinaloa, México; CAS 102738 (1) [154.03], Panamá.

f) *Eugerres plumieri* (Cuvier)



Figura 8. *Eugerres plumieri* (Cuvier, 1830). CI-ENCB 6456-A, 108.3 mm LP; laguna Tampamachoco, Veracruz, México.

Sinónimos

Gerres plumieri Cuvier in: Cuvier & Valenciennes, 1830: 340, 452, pl. 467 (descr. original; loc. típica: Antillas, Puerto Rico).

Gerres embryx Jordan & Starks, 1898: 1379 (descr. original; loc. típica: Charleston, Carolina del Sur, E.U.A) (sinón).

Diapterus plumieri (Cuvier). Meek & Hildebrand, 1925: 592, 598 (nueva combinación).

Eugerres plumieri (Cuvier). Jordan & Evermann, 1927: 506 (nueva combinación).

Diapterus lineatus (Humboldt) Andreata, 1988: 67 (sinón.) [*non*] *Smaris lineatus* Humboldt in: Humboldt & Valenciennes, 1821.

Eugerres awlae Shultz, 1949: 146 (Descr. original; loc. típica: Lago Maracaibo, Venezuela).

Diagnosis.- Cuerpo muy alto; cabeza con perfil anterior agudo; perfil predorsal elevado y recto; surco premaxilar sin escamas; segundas espinas dorsal y anal largas y gruesas; perfil posterior de la primera aleta dorsal cóncavo; la segunda espina dorsal cuando deprimida alcanza la base de los radios 5 y 6; la segunda espina anal deprimida se

extiende más allá de la base del pedúnculo caudal; aletas pectorales largas, se extienden más allá del origen de la aleta anal.

Descripción.- Altura del cuerpo (AC) de 1.8 a 2.5 veces en la LP [media 2.11, n = 33] y de 1.1 a 1.6 en la L2ED [media 1.32, n = 33]; cabeza alta, su altura (ACA) de 0.8 a 1.4 en la L2ED [media 1.11, n = 33]; longitud cefálica (LCE) de 2.5 a 3.0 en la LP [media 2.83, n = 33] y de 0.8 a 1.4 en la L2ED [media 0.99, n = 33]; surco o proceso premaxilar con una depresión central oval y sin escamas; espacio interorbital (EIO) de 3.3 a 4.0 en la LCE [media 3.60, n = 33]; perfil predorsal elevado y recto, su longitud (LPD) de 0.7 a 0.8 en la LCE [media 0.72, n = 33]; perfil posterior de la aleta dorsal cóncavo (no recto como en *E. brasiliensis* y *Eugerres* sp.). Ojos grandes, ovales (no tan circulares como *Eugerres* sp.), diámetro de la órbita ocular (LO) de 2.4 a 3.3 en la LCE [media 2.88, n = 33]; hocico relativamente corto, su longitud (LHO) de 2.9 a 3.9 en la LCE [media 3.37, n = 33]; el extremo posterior de la maxila superior alcanza el margen anterior de la pupila; longitud de la maxila superior (LMS) de 2.5 a 3.2 en la LCE [media 2.73, n = 33]. Aleta dorsal con IX, 10 (a veces VII, 10 o IX, 9); segunda espina dorsal más gruesa y alta que la tercera y deprimida alcanza la base de los radios 5 y 6; longitud de la segunda espina dorsal (L2ED) de 1.0 a 1.3 veces en la L3ED [media 1.14, n = 33], de 2.2 a 3.7 en la LP [media 2.79, n = 33] y de 1.1 a 1.6 en la AC [media 1.33, n = 33]; aleta dorsal inserta sobre el origen de las pectorales (en línea vertical) y ligeramente por delante de las pélvicas; dorsal continua, radios y espinas unidos por una membrana con poco pigmento en la parte de espinas y con una línea oscura en la parte superior; una vaina escamosa cubre su base. Aleta anal con III, 8 (a veces III, 9); segunda espina anal más gruesa y larga que la tercera, deprimida rebasa la base del pedúnculo caudal; longitud de la segunda espina anal de 1.0 a 1.4 veces en la L3EA [media 1.14, n = 35], de 1.5 a 2.6 la longitud del pedúnculo caudal [media 1.95, n = 33], de 2.7 a 4.1 en la LP [media 3.41, n = 33], de 1.2 a 1.7 en la LBA [media 1.42, n = 33] y de 1.0 a 1.5 en la L2ED [media 1.23, n = 33]; distancia entre los ápices de la segunda espina dorsal y la segunda espina anal (DEDEA) de 0.7 a 1.9 veces

en la LP [media 0.95, n = 33]; espinas y radios anales unidos por una membrana, con una vaina escamosa en su base que cubre de modo parcial la longitud de los radios anales ramificados. Aletas pectorales largas, lanceoladas ó en forma de hoz (iii, 13, i), extendidas frecuentemente pasan el orificio anal y alcanzan ó rebasan el origen de la anal. Aletas pélvicas (I, 5) con una escama accesoria (de forma alargada) en su base; extendidas rebasan el ano y llegan al origen de la anal. Aleta caudal ahorquillada, lóbulos de igual longitud y grosor (el superior algo más delgado). Línea lateral (LL) extendida desde la abertura branquial superior, hasta la base del pedúnculo caudal, con una suave curvatura situada un poco posterior al margen de las aletas pectorales; de 35 a 41 escamas con poro sobre la línea lateral [moda 37, n = 33]; 3-3.5 hileras de escamas entre la base de la aleta dorsal y LL [moda 3.5, n = 33]; 8 a 9 hileras de escamas entre la LL y base de la aleta anal [moda 8, n = 33]. Boca pequeña, terminal, muy protusible; labios delgados; dentición faríngea de tipo molariforme (5° arco branquial); 3.5 arcos branquiales; de 14 a 17 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial [moda 16, n = 32], cortas y trilobuladas; Be en la rama superior, delgadas y cortas en su longitud. Serie opercular con preopérculo aserrado en su margen inferior; subopercular e interorbital frecuentemente con márgenes lisos (a veces aserrados); preorbital (lacrimal) e infraorbital 2 (yugal) aserrados. Escamas de gran tamaño, cicloideas en la cabeza y ctenoideas en el resto del cuerpo.

Color en alcohol.- Dorso color plateado con tonalidades pardo-amarillo; vientre plateado con tonos amarillos. De 9 a 13 estrías longitudinales [moda 11, n = 33] de color gris cenizo o pardo oscuro en los lados del cuerpo. Aletas de color amarillo, con manchas oscuras difusas entre las membranas de las aletas dorsal y anal.

Comentarios.- La aleta anal constituida por tres espinas y ocho radios, un mayor número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial, mayor grosor y longitud de sus segundas espinas dorsal y anal y sin escamas en el surco premaxilar, constituyen

el conjunto de características que la diferencian de *E. brasilianus* (hasta ahora considerada como la especie más cercana). Por otra parte, se distingue de la mojarra de agua dulce (*E. mexicanus*) debido a que ésta tiene su distribución exclusiva en ambientes limnéticos (ríos y lagos), labios gruesos y deprimidos hacia la región ventral y el origen de su aleta dorsal, posterior a la inserción de las aletas pectorales y pélvicas.

Las claves para identificar a los peces de la familia Gerreidae del Atlántico (Deckert, 1973; Randall & Vergara, 1977; Deckert & Greenfield, 1987; Gilmore & Greenfield, 2002), invariablemente llevan a la determinación de los ejemplares como parte del complejo *E. plumieri* o a *E. brasilianus*, debido a que hasta ahora sólo se reconocían a estas dos especies, además de la dulceacuícola antes mencionada. Sin embargo, por medio del examen realizado en los ejemplares del complejo "*E. plumieri*", se determinaron varias características que permiten distinguir una forma no descrita (*cf.* clave para su identificación). *Eugerres plumieri* es diferente de la nueva forma porque tiene un perfil anterior de la cabeza agudo; su perfil predorsal es recto; el perfil posterior de la aleta dorsal cóncavo; las aletas pectorales rebasan el origen de la aleta anal; aleta anal (deprimida) se extiende más allá de la base del pedúnculo caudal.

Con la revisión de la literatura específica de *E. plumieri* se determinaron las variaciones en el número de elementos de su aleta anal. En la descripción original se mencionó que esta aleta se forma por tres espinas y nueve radios (III,9), que contrasta con la de II, 7 según Guitart (1977); así como II-III, 7-9 que observaron Aguirre-León et al. (1982), quienes determinaron la gran similitud entre las especies de la vertiente costera del Atlántico (*E. plumieri*, *E. brasilianus* y *E. mexicanus*) e indicaron la posibilidad de confundirlas "si no se les conoce bien" [*sic*]. No obstante, la mayoría de los estudios ictiológicos relacionados con esta especie (e.g. Cervigón, 1966; Deckert, 1973; Randall & Vergara, 1977; Castro-Aguirre, 1978; Deckert & Greenfield, 1987; Cervigón, 1993; Castro-Aguirre et al., 1999) coinciden con el criterio establecido por Cuvier & Valenciennes

(1830). Los ejemplares aquí examinados confirman el patrón III, 8, en el número de elementos de la aleta anal (Tabla I). Algunas de las diferencias encontradas entre el número de los radios de la aleta anal mencionadas en la descripción original, con las comentadas en la literatura y las especies aquí tratadas, se deben quizá al posible conteo de las ramificaciones del último radio anal, como elementos independientes. Para evitar esto, se ubicó la base de cada radio según la recomendación de Hubbs & Lagler (1947).

A pesar de que existen estudios taxonómicos sobre *E. plumieri* (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987) todavía es posible encontrar algunas confusiones en su identidad con *E. brasiliensis*. Tal es el caso de los estudios biométricos realizados por Baéz-Hidalgo & Guevara-Carrió (1983) y Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado (1993). Estos dos mencionaron que debido al “considerable traslape” [sic] en las características de estas especies, los ejemplares que ellos encontraron diferentes a *E. plumieri* podrían ser considerados como *E. brasiliensis*. Sin embargo, de acuerdo con los resultados obtenidos en el presente trabajo, ambas especies difieren bastante en el número de branquiespinas, elementos de la aleta anal y en la presencia de escamas en el surco premaxilar de la especie de Brasil. De esta manera el morfo diferencial detectado por Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado (1993) podría corresponder a la nueva especie no descrita y que se designa para estos propósitos como *Eugerres* sp.

El escaso conocimiento sobre la variabilidad morfológica de *E. plumieri* llevó a su confusión con *E. awlae* (Schultz, 1949), una especie descrita con base en individuos juveniles de esta misma (56.0-73.8 mm en LP, A. II, 8-9) y provenientes del Lago Maracaibo, Venezuela (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987). Se examinó este holotipo (USNM121721, 75.5 mm LP), mediante una fotografía y una radiografía proporcionadas por el Museo Americano de Historia Natural (USNM). El análisis de la radiografía permitió constatar la presencia de nueve espinas y diez radios en la aleta dorsal (D. IX, 10), la anal compuesta por dos espinas + una tercera espina anal dividida

en su margen superior y ocho radios (A. III, 8), 15 branquiespinas + un rudimento (15 i) en la rama inferior del primer arco y 36 escamas con poro sobre la línea lateral (*vide* ⁴Dr. Jeffrey Williams del USNM). El número de elementos de la aleta anal del holotipo, confirman las conclusiones de Deckert (1973) y Deckert & Greenfield (1987).

De acuerdo con las características diagnósticas antes referidas, existe muy poca probabilidad de confundir a *E. plumieri* con alguno de sus congéneres del Atlántico. Por tanto, cualquier problema en la identidad de estas especies es el resultado de la carencia de análisis detallados.

Distribución.- Según los registros documentados en este trabajo, *E. plumieri* se distribuye a lo largo de la vertiente costera del Atlántico occidental, desde Carolina del Sur y sur de Florida, E.U.A., las Antillas, Golfo de México, Centroamérica (Belice, Costa Rica, Guatemala y Panamá), Colombia y Venezuela, hasta el sur de Brasil.

Notas biológicas.- *Eugerres plumieri* es una especie marina-eurihalina con capacidad de incursión en ambientes dulceacuícolas (Hildebrand, 1939; Lee et al., 1980; Gilbert & Kelso, 1971; Dahl, 1971; Matheson & Gilmore, 1995; Schmitter-Soto & Gamboa-Pérez, 1996), aunque por lo general manifiesta hábitos estuarinos. Habitan en lagunas costeras bordeadas por manglar sobre fondos fango-arenosos (Cervigón, 1966, 1993). Se menciona como una especie periférica (Castro-Aguirre, 1978), la cual penetra en los ambientes continentales de la península de Yucatán, donde se le puede encontrar en salinidades de 4-25 ‰ (Schmitter-Soto, 1998). Por otra parte, Reséndez (1970) la mencionó en la Laguna de Tamiahua, Veracruz, con concentraciones de oxígeno de 2.7 a 6.6 ml/l. De acuerdo con Cervigón (1966, 1993) los individuos de esta especie entran a los ambientes estuarino-lagunares con propósitos de crianza y alimentación, en estos sitios alcanzan talla de 256 mm LP y peso de 275 g. Son considerados como un recurso

⁴ Curador de la Colección Ictiológica del Museo Smithsoniano de Historia Natural (USNM).

de cierta importancia económica en lagunas costeras de la vertiente del Golfo de México y Mar Caribe (Reséndez, 1970, 1973; Aguirre-León et al., 1982, 1986) debido a su abundante presencia en estas zonas. La madurez sexual se presenta a los 180 mm LP y alcanza su mayor desarrollo gonádico durante la época de estiaje en una proporción machos - hembras de 1: 1.1 (Aguirre-León et al., 1986). Al respecto, Schmitter-Soto (1998) la menciona como una especie que se reproduce todo el año, con desoves promedio de 70, 000 óvulos/hembra. Aguirre-León & Díaz-Ruiz (2000) reportan un factor de crecimiento de $b = 2.72-3.34$ y un factor de condición de $0.393-1.097$, con una alta proporción de hembras maduras.

Estudios sobre la alimentación de esta especie, la ubican como omnívora o eurífaga (Arenas-Granados & Acero, 1992) o como un consumidor de primer orden (Amézcu-Linares & Yáñez-Arancibia, 1980; Vargas-Maldonado et al., 1981; Aguirre-León & Díaz-Ruiz, 2000). Su dieta se basa en poliquetos, ostrácodos, misidáceos, copépodos (calanoideos, ciclopoideos y harpacticoideos), cladóceros, anfípodos, isópodos, cumáceos, gasterópodos, bivalvos, larvas de quironómidos, braquiuros y materia orgánica vegetal (Springer & Woodburn, 1960; Austin, 1971b; Austin & Austin, 1971a,b; Odum & Heald, 1972; Odum et al., 1982; Aguirre-León et al., 1982; Cyrus & Blaber, 1983; Arenas-Granados & Acero, 1992). También se ha descrito su patrón de variación ontogenética alimenticia y se indica que los individuos con tallas menores a 80 mm LP se alimentan principalmente de copépodos; esto contrasta con los de tallas de 200 mm LP, quienes consumen crustáceos, moluscos y ostrácodos, mientras que en la etapa adulta se caracterizan por una alimentación carnívora (Aguirre-León et al., 1986).

Se ha observado también alto consumo de materia orgánica en su dieta, así el consumo de organismos del meiobentos es de importancia secundaria (Aguirre-León et al., 1986). Sin embargo, su dentición molariforme, así como la anatomía del aparato bucal, sugieren carnivoría y sobre todo el consumo de organismos bénticos con estructuras duras. La presencia de material digerido o materia orgánica en altas proporciones podría ser

consecuencia del elevado grado de digestión, más que un hábito detritófago. Algunos autores la mencionan como una especie abundante en lagunas costeras, pero escasamente explotada (*e.g.*, Reséndez, 1970, 1973; Aguirre-León et al., 1982, 1986). No obstante, en Colombia se le considera como una especie cuyo estatus es vulnerable debido a sus altos niveles de explotación (Mejía & Acero, 2002).

MATERIAL EXAMINADO: CI-ENCB 6456-A (1) [108.38], CICIMAR-CI s/n-A (1) [142.5], CICIMAR-CI s/n-B (4) [135.15-141.96], CNP-IB/CML 256 (6) [81.24-125.06], CNP-IB/CML 2476 (9) [79.07-115.21], CNP-IBUNAM 486 (1) [114.05], Veracruz, México; CNP-IB/CML 555 (4) [81.3-114.63], Campeche, México; CNP-IB/CML 975 (1) [123.19], Tabasco, México; ECO-CH 1422 (4) [70.12-84.55], ECO-CH 1731 (5) [67.66-74.15], ECO-CH 1940 (1) [73.4], ECO-CH 1979 (4) [46.7-59.39], ECO-CH 1999 (5) [73.41-90.17], ECO-CH 3030 (2) [63.69-66.97], ECO-CH 4608 (1) [74.73], Chetumal, México; UCR 1418.003 (3) [68.91-77.82], río Plátano, Honduras; UCR 1808.005 (2) [69.79-129.4], Limón, Costa Rica.

g) *Eugerres* sp.



Figura 9. *Eugerres* sp. ECO-CH 1291, 117.08 mm LP; bahía de Chetumal, Quintana Roo, México.

Sinónimos

Eugerres plumieri (Cuvier, 1830). Reséndez Medina, 1970: 119 (notas; fig.; laguna de Tamiahua, Veracruz). Reséndez Medina, 1973: 233 (notas; fig.; laguna de Alvarado, Veracruz). Schmitter-Soto, 1998: 143-145 (catálogo; notas; distr.; bahía de Chetumal, Quintana Roo) [*in part et non*] *Gerres plumieri* Cuvier *in*: Cuvier & Valenciennes, 1830.

Diagnosis.- Este nueva forma de *Eugerres* se distingue por el perfil anterior de la cabeza romo u obtuso; un perfil predorsal recto; surco premaxilar sin escamas; ojos relativamente grandes, órbita ocular circular; origen de la aleta dorsal opuesto a las pélvicas y ligeramente posterior al origen de las pectorales; perfil posterior de la primera aleta dorsal casi recto; segunda espina dorsal ligeramente más larga que la tercera dorsal, deprimida alcanza la base de los radios dorsales 1 a 4; segunda espina anal gruesa y ligeramente más larga que la tercera anal; esta segunda espina cuando deprimida rebasa la base del último radio anal y llega más allá de la mitad de la longitud del pedúnculo caudal, pero no alcanza su base; las aletas pectorales y pélvicas se extienden más allá del ano y no alcanzan el origen de la aleta anal; de 13 a 17 (moda 14) branquiespinas en la rama

inferior del primer arco branquial.

Descripción.- Altura del cuerpo (AC) de 1.9 a 2.6 veces en la LP [media 2.24, n = 61] y de 1.2 a 1.9 en la L2ED [media 1.52, n = 61]; cabeza alta, su altura (ACA) de 0.7 a 1.1 en la L2ED [media 0.93, n = 61]; longitud cefálica (LCE) de 2.6 a 3.1 en la LP [media 2.93, n = 61] y de 0.7 a 1.0 en la L2ED [media 0.86, n = 61]; surco o proceso premaxilar amplio, con una depresión central en forma de campana y sin escamas; espacio interorbitario (EIO) de 1.3 a 3.9 en la LCE [media 3.48, n = 61]; perfil predorsal convexo que se eleva suavemente hasta el origen de la aleta dorsal, donde se forma una notable concavidad con respecto a la segunda espina dorsal extendida; longitud predorsal (LPD) de 0.7 a 0.8 en la LCE [media 0.72, n = 61]; perfil posterior de la aleta dorsal casi recto (no cóncavo como en *E. plumieri*). Ojos relativamente grandes, órbita ocular de forma redonda (no oval como en *E. plumieri*), su diámetro (LO) de 2.4 a 3.2 veces en la LCE [media 2.81, n = 61]; hocico relativamente corto, su longitud (LHO) de 2.6 a 3.8 veces en la LCE [media 3.33, n = 61]; extremo posterior de la maxila superior situado en el margen medio anterior de la pupila; longitud de la maxila superior (LMS) de 2.5 a 3.0 en la LCE [media 2.73, n = 61]. Espinas de las aletas dorsal y anal largas y gruesas (algo menos que en *E. plumieri*). Aleta dorsal con IX, 10 (a veces IX, 9); segunda espina dorsal más gruesa y poco más larga que la tercera, deprimida alcanza la base de los radios 1 a 4; longitud de la segunda espina dorsal de 1.0 a 1.3 en la L3ED [media 1.18, n = 61], de 2.7 a 3.9 en la LP [media 3.4, n = 61] y de 1.2 a 1.9 en la AC [media 1.52, n = 61]; origen de la dorsal inserto sobre el margen de las pélvicas y ligeramente por detrás del origen de las pectorales; aleta dorsal continua: los radios y sus espinas se unen por una membrana con poco pigmento en su porción espinosa, con una muy notable línea oscura en su margen superior y una vaina escamosa que cubre su base. Aleta anal con III, 8 (a veces III, 9); segunda espina anal más gruesa y ligeramente más larga que la tercera; longitud de la segunda espina anal de 0.6 a 1.4 veces en la L3EA [media 1.13, n = 61], deprimida rebasa la base del último radio anal y se extiende más allá de la mitad de la longitud del pedúnculo caudal, pero no

alcanza su base; longitud de la aleta anal de 0.7 a 2.3 en la LPC [media 1.54, n = 61], de 3.1 a 5.8 en la LP [media 4.03, n = 61], de 0.8 a 1.6 en la LBA [media 1.24, n = 61] y de 1.0 a 2.0 en la L2ED [media 1.18, n = 61]; distancia entre los ápices puntas de la segunda espina dorsal y segunda espina anal (DEDEA) de 0.7 a 1.0 en la LP [media 0.86, n = 61]; espinas y radios de la aleta anal unidos por una membrana y con una vaina escamosa que cubre la mitad de la longitud de los radios anales ramificados. Aletas pectorales (ii, 13, i) largas y en forma de hoz (un poco más gruesas que en *E. plumieri*) se extienden y pasan al ano, pero no llegan al origen de la aleta anal. Aletas pélvicas (I, 5) con una escama accesoria en su base, su longitud rebasa al orificio anal, pero no llega al origen de la aleta anal. Aleta caudal ahorquillada con sus lóbulos gruesos (algo más que *E. plumieri*) y de igual longitud. Línea lateral (LL) que se extiende desde la parte superior de la abertura branquial hasta la base del pedúnculo caudal y con una curvatura ligeramente posterior al origen de las pélvicas y poco detrás del margen de las pectorales; de 35 a 40 escamas con poro sobre la línea lateral [modas 37 y 38, n = 61]; de 3 a 3.5 hileras de escamas entre la base de la primera aleta dorsal y LL [moda 3.5, n = 61]; de 8 a 9 hileras de escamas entre LL y la base de la aleta anal [moda 8, n = 61]. Boca relativamente pequeña, subterminal, muy protusible; labios delgados (algo más gruesos que en *E. plumieri*); dentición faríngea de tipo molariforme (5° arco branquial); 3.5 arcos branquiales; de 13 a 17 branquiespinas en la rama inferior del primer arco [moda 14, n = 60], cortas y trilobuladas; Be de la rama superior, delgadas y cortas. Serie opercular con preopérculo aserrado en su margen inferior; subopercular e interorbital frecuentemente con márgenes lisos; preorbital (lacrimal) e infraorbital 2 (yugal) finamente aserrados en sus márgenes. Escamas de gran tamaño, cicloideas en la cabeza y ctenoideas en el resto del cuerpo.

Color en alcohol.- Dorso amarillo-plateado, con tonalidades azules; vientre plateado con tonalidades amarillas; de 9 a 14 estrías [moda 12, n = 61] grisáceas o parduzcas longitudinales. Con menor frecuencia, la coloración corporal es con dorso amarillo-pardo; vientre plateado-amarillo y flancos con estrías de color pardo.

Comentarios.- Esta es una nueva forma de *Eugerres* del Atlántico de América, que se describe con base en las características observadas en 61 ejemplares examinados, de los cuales un ejemplar proveniente de la localidad “canal Raudales” [laguna Guerrero], Quintana Roo (México) [ECO-CH-P 1291, 117.08 mm LP] será designado como el holotipo y otro de la localidad Tamalcab, bahía de Chetumal, Q. Roo., (México) [CNP-IBUNAM 2393, 115.96 mm LP] como el paratipo. La presencia de esta forma había pasado desapercibida en la literatura ictiológica, que refieren a las especies de *Eugerres* en el Atlántico occidental, debido a la gran similitud morfológica y merística con *E. plumieri* [e.g., número de espinas y radios en las aletas dorsal y anal, número de branquiespinas y de escamas con poro] (Jordan & Evermann, 1898; Meek & Hildebrand, 1925; Deckert, 1973; Randall & Vergara, 1977; Castro-Aguirre, 1978; Deckert & Greenfield, 1987; Cervigón, 1993; Castro-Aguirre et al., 1999; Gilmore & Greenfield, 2002). El empleo de las breves claves de identificación existentes, ubicaban a este morfo en *E. plumieri* y difícilmente podría corresponder a *E. brasiliensis* por su distribución más sureña.

La ilustración de “*E. plumieri*” proporcionada por Reséndez-Medina (1970, 1973) de Tamiahua y Alvarado, Veracruz (México), muestra los rasgos distintivos de esta nueva forma. Las observaciones que se realizaron en ejemplares de la Laguna de Tamiahua (CNP-IB/CML-P 256) son las que se presentan; mientras que aquéllos de la laguna de Alvarado (CNP-IB/CML 369) no se examinaron. Cabe destacar que algunos ejemplares de otros catálogos (CNP-IB/CML 2393, 2922, ambos de la bahía de Chetumal, Q. Roo) se examinaron e identificaron como pertenecientes al nuevo morfo, lo que permite suponer que el dibujo pudiera corresponder a uno de los que están depositados en dicha institución.

Distribución.- *Eugerres* sp. se distribuye en aguas costeras del Golfo de México (Veracruz, Campeche y Tabasco), Caribe Mexicano (bahía de Chetumal y aguas continentales de Quintana Roo). Probablemente esta especie tenga una distribución

simpátrida con *E. plumieri* en las Antillas y hasta Brasil; aunque esto podrá ser corroborado en estudios ulteriores.

Notas biológicas.- Dada la gran similitud entre *Eugerres* sp. y *E. plumieri*, se podría suponer una dieta similar entre las dos, basada en el consumo de poliquetos, crustáceos y moluscos. Sin embargo, es necesario profundizar en estos aspectos particulares, sobre todo para establecer alguna posibilidad de coexistencia o segregación entre estas dos especies en sus áreas de distribución. En lo particular *Eugerres* sp. es una especie con hábitos predominantemente estuarinos, que habita en fondos fango-arenosos.

MATERIAL EXAMINADO: ECO-CH 1291 (2) [103.17-117.08], ECO-CH 1294 (3) [61.51-74.12], canal Raudales [laguna Guerrero], Chetumal, Quintana Roo, México; ECO-CH 1302 (2) [63.04-83.01], laguna Xcalak, Quintana Roo, México; ECO-CH 1303 (3) [79.8-114.27], río Huach, Quintana Roo, México; ECO-CH 1709 (2) [69.41-94.95], laguna Ubero, Quintana Roo, México; ECO-CH 3032 (2) [64.87-64.24], La Aguada, Quintana Roo, México; ECO-CH 3761 (10) [96.11-121.33], isla Tamalcab, Chetumal, Quintana Roo, México; ECO-CH 3784 (2) [84.42-87.26], Punta Catalán, Chetumal, Quintana Roo, México; ECO-CH 3798 (2) [122.3-123.31], Punta Calentura, Chetumal, Quintana Roo, México; ECO-CH 4553 (1) [80.22], Cayo Venado, Chetumal, Quintana Roo, México; IB/CML 2393 (5) [93.26-122.27], isla Tamalkab [sic], Chetumal, Quintana Roo, México; IB/CML 2922 (2) [124.24-127.34], bahía Chetumal, Quintana Roo, México; CICIMAR-CI s/n-C (3) [131.21-145.23], Veracruz, México; CI-ENCB 4900 (1) [162], Veracruz, México.

5.6. ANÁLISIS MORFOSISTEMÁTICO DE *Eugerres* spp.

En esta sección se presentan los resultados obtenidos de la evaluación morfométrica del complejo de seis especies y un morfo adicional, los cuales siguen el esquema de análisis por cuenca de distribución, como también desde una perspectiva global.

5.6.1 Especies de la costa del Atlántico occidental

Este grupo de especies incluye a *E. brasilianus* [EBR], *E. plumieri* [EP] y una forma adicional, referida aquí como *Eugerres* sp. [ESP]. No se incluyó en este grupo al complejo *E. mexicanus* por sus características y su ámbito de distribución dulceacuícola (aunque los ríos y lagos donde existe drenan hacia el Golfo de México); este taxón se analiza en una sección aparte (componente vicario) y en el análisis global del género en cuestión.

Una prueba de comparación de medias (prueba “t” de student) fue aplicada a cada carácter morfométrico (generado por los métodos tradicional y geométrico), para determinar la significancia ($p < 0.0000$) de las diferencias entre los grupos de especies establecidos *a priori* (EBR - EP, EBR - ESP y EP - ESP). Tales resultados se contrastaron mediante un análisis de variables canónicas (análisis de función discriminante) y el cálculo del estadístico Lambda de Wilks (λ), con el fin de probar las diferencias entre los grupos. De acuerdo con el modelo (Tabla IV), las distancias morfométricas que contribuyeron en forma principal para clasificar a los grupos de *Eugerres* del Atlántico occidental, fueron ($p < 0.0000$): margen anterior del istmo - punta superior de la premaxila (J), base del último radio dorsal - base de la primera espina anal (R) y base del último radio dorsal - base del último radio anal (S).

Posteriormente, se determinaron dos variables o funciones canónicas (VC), que en conjunto representaron 100% de la variancia entre las especies. La VC1 representó el 74% de la variación, cuyos coeficientes relativos más altos, fueron para las medidas: A, C, G y K (Fig. 10). Por otra parte, la VC2 explicó el 26% de dicha variación, con sus

mayores coeficientes para: A, L, M y N (Tabla V).

Tabla IV. Resumen de la función del AVC, para 21 variables evaluadas en el complejo *E. brasiliensis* - *E. plumieri* - *Eugerres* sp. Lambda de Wilks (λ) = 0.00001 aprox., F (42, 212) = 2070.5; $p < 0.0000$. La simbología de los "box truss" se explica en la figura 2. Se resaltan las distancias con mayor contribución en la clasificación.

variable	Lambda de	Lambda	F-remove		1-tolerancia	
	Wilks	parcial	-2106	p-level	Tolerancia	(R ²)
A (1-2)	0.00000642	0.921012	4.5454	0.012766	0.0111	0.9788
B (2-3)	0.00000607	0.974041	1.4125	0.248079	0.2545	0.7454
C (3-4)	0.00000674	0.87786	7.3741	0.001004	0.0599	0.9400
D (4-5)	0.00000652	0.906751	5.4504	0.005583	0.1821	0.8178
E (5-6)	0.00000612	0.96573	1.8880	0.157526	0.1011	0.8988
F (6-7)	0.00000602	0.981936	0.9750	0.380537	0.1270	0.8729
G (7-8)	0.00000673	0.878703	7.3161	0.001056	0.0705	0.9294
H (8-9)	0.00000675	0.882093	7.0843	0.001295	0.0795	0.9204
I (9-10)	0.00000675	0.8758	7.5123	0.000889	0.2172	0.7827
J (10-1)	0.00000718	0.824165	11.3075	0.0000354	0.1587	0.8412
K (1-9)	0.00000603	0.9804	1.0567	0.351227	0.0135	0.9864
L (2-10)	0.0000066	0.896785	6.0999	0.003108	0.0346	0.9653
M (2-9)	0.0000064	0.924468	4.3302	0.01557	0.0088	0.9911
N (2-8)	0.0000064	0.924589	4.3227	0.015678	0.0100	0.9899
O (3-9)	0.00000679	0.871372	7.8236	0.000677	0.0082	0.9917
P (3-8)	0.00000688	0.859514	8.6627	0.000328	0.0102	0.9897
Q (3-7)	0.0000065	0.909682	5.2621	0.006624	0.0098	0.9901
R (4-8)	0.00000704	0.84037	10.0674	0.0000993	0.0145	0.9854
S (4-7)	0.00000723	0.818254	11.7720	0.0000242	0.0400	0.9599
T (4-6)	0.0000064	0.924511	4.3275	0.015608	0.0437	0.9562
U (5-7)	0.00000601	0.984105	0.8560	0.427747	0.0541	0.9458

Estudio sistemático y biogeográfico de *Eugerres* ...

Tabla V. Coeficientes estandarizados que se derivan del AVC aplicado a *E. brasiliensis*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp., por medio de 21 medidas "box truss". Se resaltan los caracteres con mayor contribución; su simbología se describe en la figura 2.

variable	raíz 1 (VC1)	raíz 2 (VC2)
A (1-2)	1.645028	-1.02197
B (2-3)	-0.31321	0.063536
C (3-4)	-1.1482	0.850714
D (4-5)	0.677079	-0.23292
E (5-6)	-0.10658	0.573336
F (6-7)	0.150181	-0.34663
G (7-8)	-1.31154	-0.04595
H (8-9)	-0.82188	0.900414
I (9-10)	0.326565	0.683297
J (10-1)	0.70772	0.781135
K (1-9)	1.192532	-0.13816
L (2-10)	-1.35357	-1.07616
M (2-9)	-1.21212	2.661701
N (2-8)	-0.92431	-2.58037
O (3-9)	0.526443	-3.9167
P (3-8)	-3.36788	1.547982
Q (3-7)	2.949235	-0.72391
R (4-8)	3.31138	-0.09908
S (4-7)	-1.64809	1.354834
T (4-6)	1.128114	0.676722
U (5-7)	-0.54064	-0.03935
eigenvalor	688.0133	244.3952
% acumulado	0.737888 (73.78%)	1 (100%)

Por medio del estadístico (X^2) asociado al cálculo de las funciones discriminantes se determinaron los valores significativos de la correlación canónica que indican la alta proporción de la variancia compartida entre las especies y las variables morfométricas, con las funciones discriminantes estimadas (Tabla VI).

Tabla VI. Resumen del AVC de 21 medidas “box truss” evaluadas en *E. brasiliensis*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp. Prueba de Chi-cuadrada (X^2) con remoción sucesiva de raíces: VC (variable canónica); g.l. (grados de libertad); R (correlación canónica); λ (Lambda de Wilks); p-level (nivel de significancia).

VC	Eigenvalor	R	λ	X^2	g.l.	p-level
0	688.0133	0.9992	0.0000059	1396.423	42	0.00
1	244.3952	0.9979	0.004075	638.3329	20	0.00

En la figura 10 se proyecta claramente la separación en el espacio multifactorial de las especies de *Eugerres* en el Atlántico occidental. En la VC1, *E. plumieri* se segrega notablemente de *E. brasiliensis*; mientras que en la VC2, *Eugerres* sp. se aparta de *E. plumieri*, con la que hasta ahora había sido confundida.

Los individuos se clasificaron con 100% de confiabilidad estadística (Tabla VII), en donde cada individuo correspondió a la especie a la que había sido asignado *a priori*. La separación de los grupos de especies del Atlántico se observa claramente en la figura 11, donde se muestra la clasificación generada a partir de las distancias fenotípicas (cuadráticas de Mahalanobis D^2 , Tabla VIII), por medio del método de unión de promedios no ponderados (UPGMA por sus siglas en Inglés) y distancias euclidianas. Aquí se observa la clara separación de *E. plumieri* con relación al grupo formado por *E. brasiliensis* y *Eugerres* sp.

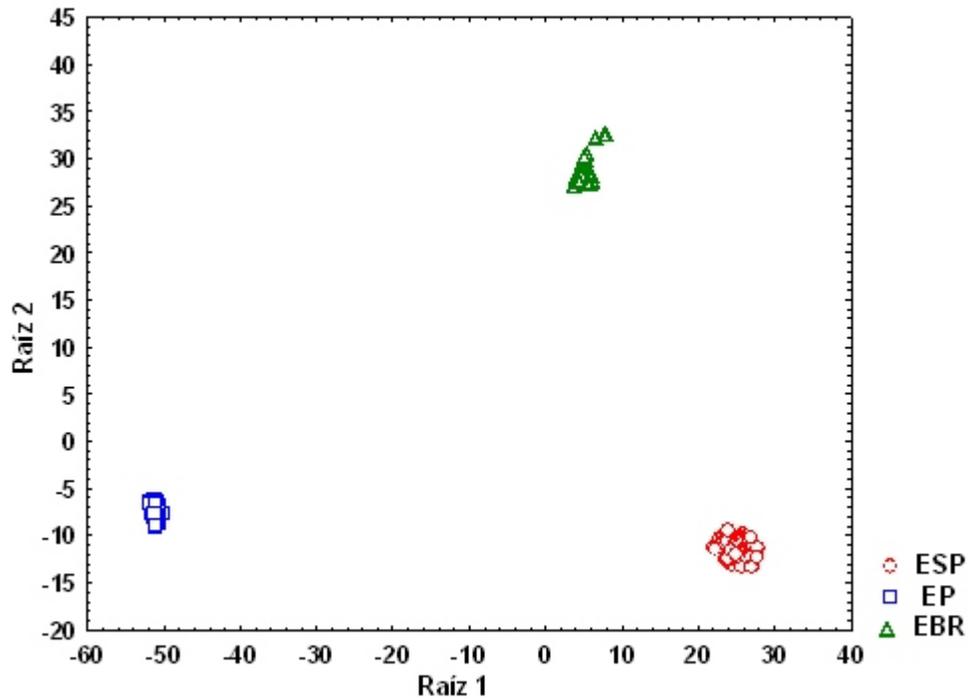


Figura 10. Proyección en el plano de las funciones canónicas, de las especies analizadas: *E. brasilianus* (EBR), *E. plumieri* (EP) y *Eugerres* sp. (ESP). La raíz 1 (VC1) representó el 74% de la variancia, mientras que la raíz 2 (VC2) el 26%.

Tabla VII. Matriz de clasificación del complejo *E. brasilianus* - *E. plumieri* - *Eugerres* sp.: columnas (clasificación observada); renglones (clasificación precedida por el AVC).

Grupo	% de corrección	<i>E. brasilianus</i>	<i>E. plumieri</i>	<i>Eugerres</i> sp.
		p = 0.4728	p = 0.2558	p = 0.2713
<i>E. brasilianus</i>	100	35	0	0
<i>E. plumieri</i>	100	0	33	0
<i>Eugerres</i> sp.	100	0	0	61
Total	100	35	33	61

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tabla VIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis obtenidas de las distancias entre centroides (promedio de las medias) de 21 variables morfométricas “box truss”, cuantificadas en *E. brasilianus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp. En todos los casos $p < 0.000000$.

Grupo	<i>E. brasilianus</i>	<i>E. plumieri</i>	<i>Eugerres</i> sp.
<i>E. brasilianus</i>	0.000	4008.578	1425.655
<i>E. plumieri</i>		0.000	3895.943
<i>Eugerres</i> sp.			0.000

Con base en estos resultados, se confirmó la consistencia taxonómica de dos de las especies reconocidas en la vertiente del Atlántico occidental, cuya morfometría coincide con las descripciones de las claves de identificación, sobre todo en *E. plumieri* y *E. brasilianus*. Asimismo, evidencia la existencia de otra forma, la cual durante mucho tiempo fue incluida dentro del complejo *E. plumieri*.

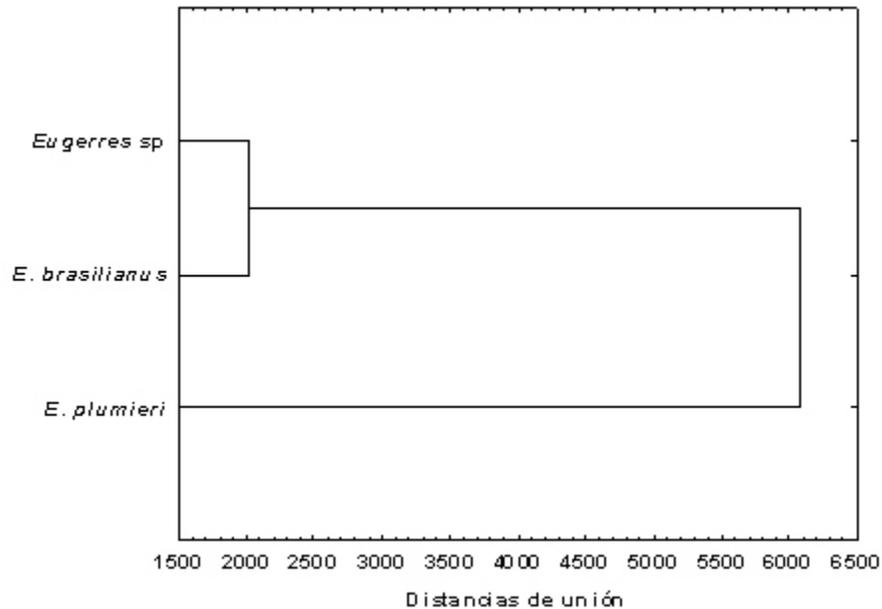


Figura 11. Clasificación de *Eugerres* spp. En la vertiente costera del Atlántico occidental, con base en las distancias fenotípicas (D^2 de Mahalanobis) y la unión UPGMA (distancias euclidianas).

El método que se utilizó fue consistente en cuanto a la diferenciación morfométrica de las especies distribuidas en el Atlántico de América y coincidió con la separación definida *a priori*, establecida con base en las características merísticas y morfológicas que se observaron en los ejemplares analizados. De igual manera permitió constatar, en términos de su morfometría, la identidad taxonómica de *Eugerres* sp., como una forma nueva de *Eugerres* y su diferencia con *E. plumieri* y *E. brasilianus*. Es importante señalar que la posibilidad de encontrar diferencias por dimorfismo sexual o alometría asociada con la talla o edad de los individuos queda completamente descartada, ya que se cotejaron ejemplares de la misma talla y que presentaban caracteres distintivos de su respectivo grupo.

Asimismo, el AVC realizado con datos derivados del método tradicional proporcionó resultados similares a los obtenidos mediante la utilización de las medidas geométricas. Con base en el estadístico Lambda de Wilks ($p < 0.0000$), las medidas tradicionales que mayormente contribuyeron a la clasificación de los grupos del Atlántico fueron: la longitud de la segunda espina dorsal (L2ED, $p = 0.00000275$), la longitud cefálica (LCE, $p = 0.00000$) y la longitud de la maxila superior (LMS, $p = 0.00000076$). Se destaca la contribución de L2ED y LCE a la discriminación entre *E. brasilianus* y *E. plumieri*, ya que representan las características más utilizadas para diferenciarlas.

5.6.2 Especies de la costa del Pacífico oriental tropical

La prueba de comparación de medias (prueba “t” de student) aplicada al grupo de especies de la vertiente del Pacífico oriental, resultó en diferencias estadísticas significativas ($p < 0.00000$) para la mayoría de las dimensiones corporales evaluadas entre *E. axillaris* [EA] y *E. brevimanus* [EB], con excepción de la distancia entre las puntas de las espinas de la segunda espina dorsal y segunda espina anal (DEDEA, $p = 0.423916$), la longitud de la tercera espina anal (L3EA, $p = 0.237046$) y margen anterior del istmo - punta superior de la premaxila (J, $p = 0.195682$). La comparación entre EA y *E. lineatus*

[EL], también mostró diferencias significativas ($p < 0.00000$) en casi todas las dimensiones evaluadas, excepto entre: base de la primera espina dorsal - base del primer radio de la aleta dorsal (B, $p = 0.853004$) y base de la espina de la aleta pectoral - margen anterior del istmo (I, $p = 0.70144$). Por otro lado, la morfología externa entre EL y EB resultó comparativamente diferente en casi todas las variables ($p < 0.00000$), excepto en relación con la longitud de la segunda espina anal (L2EA, $p = 0.448187$) y la longitud de la aleta pectoral (LAPE, $p = 0.3224312$).

Mediante el cálculo de Lambda de Wilks ($p < 0.0000$) se determinó que la distancia base del primer radio dorsal - base de la primera espina anal (P, $p = 0.000007$) fue la que más contribuyó a la separación de los grupos de especies del Pacífico (Tabla IX). Los resultados del estadístico λ ($p < 0.0000$), con base en las variables tradicionales, indican que las medidas más útiles para discriminar ($p = 0.000000$) a este grupo de especies son: longitud predorsal (LPD, $p = 0.000024$), longitud de la base de la aleta dorsal (LBD) y longitud de la aleta pectoral (LAPE). Mediante el AVC se generaron dos variables canónicas, la VC1 explicó 75% de la variación y la VC2 25%, ambas representaron el 100% de la variancia total. Los coeficientes relativos más altos en la VC1 se obtuvieron para las siguientes distancias: base de la primera espina dorsal - base de la espina de la aleta pectoral (M), base del primer radio dorsal - base de la espina de la aleta pectoral (O) y base del primer radio dorsal - base de la primera espina anal (P); para la VC2, estas medidas correspondieron a: base de la primera espina dorsal - base de la primera espina de la aleta anal (N), base del primer radio dorsal - base de la primera espina anal (P) y base del último radio dorsal - base de la primera espina anal (R) (Tabla X).

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tabla IX. Resumen de la función del AVC para 21 variables evaluadas en el complejo *E. axillaris* - *E. brevimanus* - *E. lineatus*. Lambda de Wilks (λ) =0.10946 aprox., F (42, 216) =10.731; $p < 0.0000$. La simbología de los “box truss” se explica en la figura 2. Se resaltan las distancias con mayor contribución en la clasificación.

variable	Lambda de	Lambda	F-remove		1-tolerancia	
	Wilks	parcial	2108	p-level	Tolerancia	(R ²)
A (1-2)	0.114208	0.91902	4.758	0.0105	0.1036	0.8963
B (2-3)	0.113777	0.92251	4.536	0.0128	0.2954	0.7045
C (3-4)	0.115741	0.90685	5.547	0.005	0.2105	0.7894
D (4-5)	0.109957	0.95456	2.571	0.0812	0.6207	0.3792
E (5-6)	0.110808	0.94722	3.009	0.0535	0.3142	0.6857
F (6-7)	0.118693	0.96566	1.921	0.1515	0.5307	0.4992
G (7-8)	0.112726	0.93111	3.995	0.0212	0.37	0.6299
H (8-9)	0.110926	0.94622	3.069	0.0505	0.2284	0.7715
I (9-10)	0.105941	0.99074	0.505	0.60517	0.6516	0.3483
J (10-1)	0.106389	0.98657	0.735	0.48182	0.5157	0.4842
K (1-9)	0.10563	0.99366	0.345	0.70929	0.0541	0.9458
L (2-10)	0.105374	0.99608	0.212	0.80868	0.2007	0.7992
M (2-9)	0.11333	0.92615	4.306	0.0159	0.035	0.9649
N (2-8)	0.1141	0.9199	4.702	0.11015	0.0534	0.9465
O (3-9)	0.109412	0.95931	2.291	0.10611	0.0295	0.9704
P (3-8)	0.130717	0.80296	13.25	0	0.0313	0.9686
Q (3-7)	0.108754	0.96512	1.952	0.14701	0.4016	0.5983
R (4-8)	0.114048	0.92032	4.675	0.0113	0.0852	0.9147
S (4-7)	0.107294	0.97825	1.201	0.30498	0.2459	0.754
T (4-6)	0.107207	0.97904	1.156	0.31852	0.3197	0.6802
U (5-7)	0.105474	0.99513	0.264	0.76829	0.3087	0.6912

Tabla X. Coeficientes estandarizados derivados del AVC aplicado a 21 variables medidas

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

“box truss” del complejo *E. axillaris* - *E. brevimanus* - *E. lineatus*. Se resaltan los caracteres con mayor contribución; su simbología se describe en la figura 2.

variable	raíz 1	raíz 2
A (1-2)	0.72587	0.83438
B (2-3)	0.10899	-0.68697
C (3-4)	-0.05247	-0.90601
D (4-5)	-0.30703	-0.02214
E (5-6)	-0.40923	-0.26756
F (6-7)	-0.22434	-0.21922
G (7-8)	-0.48437	-0.09295
H (8-9)	0.2225	-0.60636
I (9-10)	0.07014	0.13927
J (10-1)	-0.01978	0.21909
K (1-9)	-0.32901	-0.24897
L (2-10)	-0.1479	-0.07001
M (2-9)	1.54635	-0.69348
N (2-8)	-0.6331	1.48959
O (3-9)	1.10053	-0.90734
P (3-8)	-1.3247	3.03321
Q (3-7)	-0.16361	-0.3512
R (4-8)	0.67988	-1.03756
S (4-7)	0.25492	-0.26677
T (4-6)	-0.17376	0.28057
U (5-7)	-0.05984	-0.1557
eigenvalor	3.41844	1.15629
% acumulado	0.74724	1
	(74.72%)	(100%)

La prueba de X^2 asociada al cálculo de las funciones discriminantes permitió establecer la significancia de la correlación canónica par las dos funciones aquí examinadas, misma que indica una alta proporción de la variancia compartida entre las especies del Pacífico con respecto a sus caracteres morfométricos (Tabla XI).

Tabla XI. Resumen del AVC de 21 medidas “box truss” en *E. axillaris*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*. Prueba de Chi-cuadrada (X^2) con remoción sucesiva de raíces: VC (variable canónica); g.l. (grados de libertad); R (correlación canónica); λ (Lambda de Wilks); p-level (nivel de significancia).

VC	Eigenvalor	R	λ	X^2	g.l.	p-level
0	688.0133	0.999	0	1396.42	42	0
1	244.3952	0.998	0.0041	638.333	20	0

La proyección en el espacio canónico de los ejemplares de la vertiente del Pacífico, muestra en la VC1 la clara separación del grupo *E. brevimanus* con respecto al complejo *E. axillaris* - *E. lineatus* (Fig. 12); por otra parte, en la VC2, *E. axillaris* se separa de *E. lineatus*; aunque con algunos de sus ejemplares mezclados, lo que podría asociarse a la gran similitud que muestran ambas especies. Los ejemplares fueron clasificados con un 96.4% de confiabilidad estadística (Tabla XII) y con dos individuos de *E. lineatus* clasificados como *E. axillaris* y *E. brevimanus*, respectivamente; dos ejemplares de *E. axillaris* clasificados como *E. lineatus* y los correspondientes a *E. brevimanus* por igual con 100% de certidumbre.

La discriminación de los grupos de especies que se obtuvo por medio de los centroides (D^2) refleja una mayor distancia entre *E. lineatus* y *E. brevimanus*, y contrasta con la menor distancia de *E. brevimanus* con *E. axillaris*, la cual a su vez se localiza a una mayor distancia de *E. lineatus* (Tabla XIII).

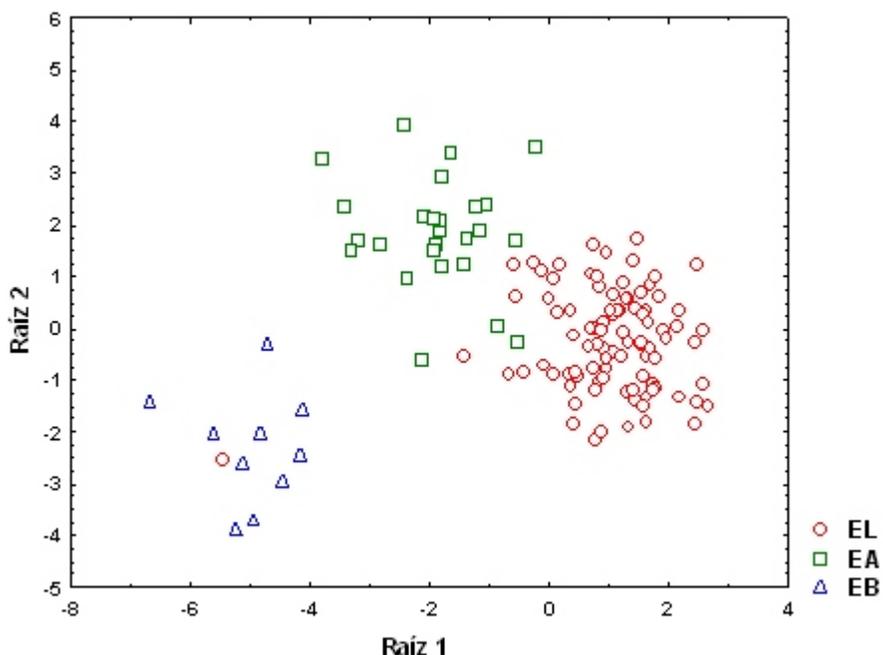


Figura 12. Proyección en el plano de las funciones canónicas, de las especies analizadas: *E. axillaris* (EA), *E. brevipanus* (EB) y *E. lineatus* (EL). La raíz 1 (VC1) representó el 75% de la variancia y la raíz 2 (VC2) el 25%.

Tabla XII. Matriz de clasificación del complejo *E. axillaris* - *E. brevipanus* - *E. lineatus*: columnas (clasificación observada); renglones (clasificación predecida por el AVC).

Grupo	% de corrección	<i>E. axillaris</i>	<i>E. brevipanus</i>	<i>E. lineatus</i>
		p = 0.7251	p = 0.1984	p = 0.0764
<i>E. axillaris</i>	92.3	24	0	2
<i>E. brevipanus</i>	100	0	10	0
<i>E. lineatus</i>	97.8	1	1	93
Total	96.9	25	11	95

Tabla XIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis que se obtuvieron de las distancias entre los centroides o valores promedio de las medias de las 21 variables morfométricas (medidas geométricas) cuantificadas en *E. axillaris*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*. En todos los casos $p < 0.000000$.

Grupo	<i>E. axillaris</i>	<i>E. brevimanus</i>	<i>E. lineatus</i>
<i>E. axillaris</i>	0	27.50963	13.07995
<i>E. brevimanus</i>		0	41.10204
<i>E. lineatus</i>			0

Las distancias fenotípicas basadas en las distancias cuadráticas de Mahalanobis, muestran una asociación entre ejemplares de *E. axillaris* - *E. lineatus*, los cuales están apartados de aquellos de *E. brevimanus* (Fig. 13). Dicho esquema es resultante de las diferencias morfológicas (e.g. longitud de las aletas pectorales) que manifiesta *E. brevimanus* en relación con *E. axillaris* y *E. lineatus*, estas últimas representan especies similares en su morfología, aunque distinguibles en términos del número de branquiespinas de la rama inferior de su primer arco branquial.

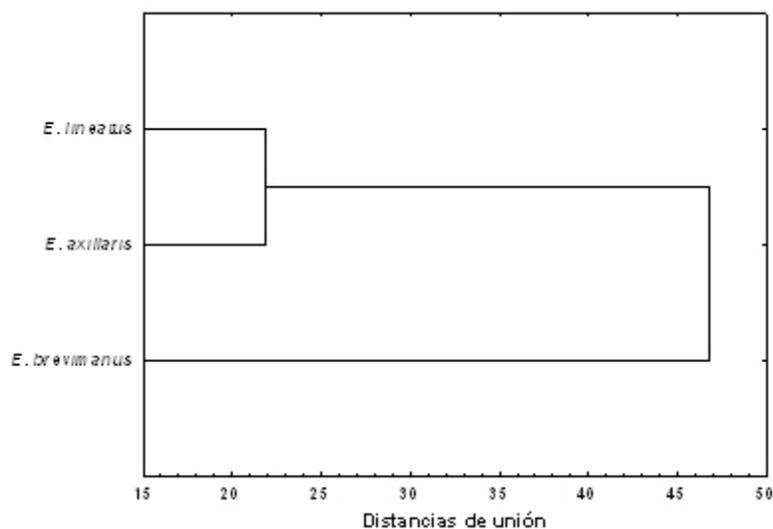


Figura 13. Clasificación de *Eugerres* spp., de la vertiente costera del Pacífico oriental, basada en las distancias fenotípicas (D^2 de Mahalanobis) y la unión UPGMA (distancias euclidianas).

5.6.3 Especies del componente vicario

Dada la clara diferencia morfológica y merística observada entre los especímenes del complejo *E. mexicanus*, se decidió analizar por separado a este grupo. Asimismo, se consideró *a priori* la posibilidad de que pudiese existir en el complejo “*mexicanus*”, al menos una forma adicional a la ya conocida de *E. mexicanus* (Steindachner). De acuerdo con ello, se realizó una exploración y se asumió una posible influencia de la distribución latitudinal en la variabilidad morfológica de este complejo. Inicialmente se establecieron cuatro zonas principales de distribución a lo largo de la cuenca de los ríos Grijalva - Usumacinta. La primera [EM1] corresponde al río Grijalva y sus tributarios: río Mezcalapa, Presa Malpaso, Raudales de Malpaso; la segunda [EM2] a la parte baja del río Usumacinta: Tenosique, lagunas de Catazajá y Saquilá, arroyo El Raizal y río Chacamax; la tercera [EM3] se ubicó en la parte media de la cuenca del río Usumacinta: arroyo Caribe, río Lacantún (en su parte baja); y una cuarta [EM4] en la parte alta del río Usumacinta: río Lacantún (parte alta), ríos Lacanjá y Tzendales y arroyo Negro (Fig. 14).

Mediante una prueba de comparación de medias se comprobó que existen diferencias estadísticas significativas entre los grupos EM1 y EM2 ($p < 0.0000$) y en nueve de las 20 variables morfométricas tradicionales: AC, ACA, LO, LBD, APC, LPC, LBA, LAP y EIO (ver anexo 1 para simbología); mientras que doce de las 21 medidas geométricas (B, C, D, E, G, H, I, K, R, S, T y U) no mostraron diferencias significativas. En los grupos EM1 y EM3, las variables tradicionales presentaron diferencias significativas en nueve variables, con excepción de: AC, LHO, LPD, L2ED, L3ED, APC, L3EA, LPC, LBA, LAP, LMS y EIO; mientras que las variables geométricas, no presentan diferencias significativas con excepción entre el borde posterior ventral del pedúnculo caudal-base del último radio anal (F) y la base de la espina de la aleta pectoral - margen anterior del istmo (I).

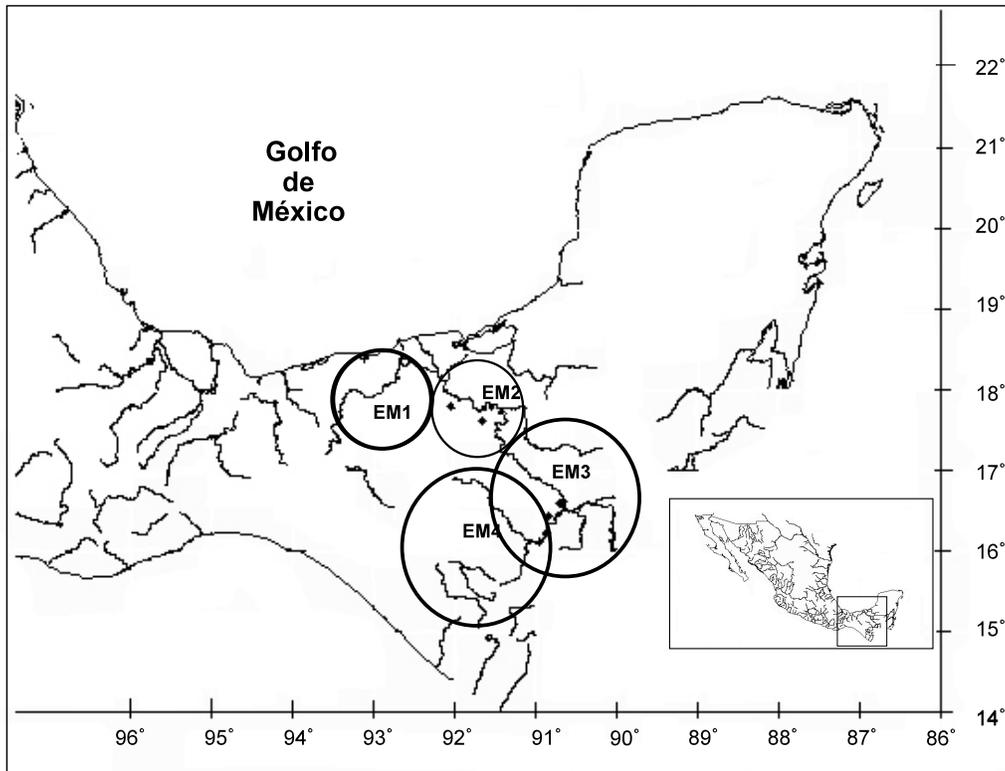


Figura 14. Áreas de distribución del complejo *E. mexicanus*. Cuenca del río Grijalva [EM1]; cuenca del río Usumacinta: EM2 (parte baja), EM3 (parte media) y EM4 (parte alta).

Los grupos EM1 y EM4 mostraron diferencias significativas en 13 de las 20 variables tradicionales, excepto en: ACA, LHO, LO, L2ED, L2EA y L3EA; de las variables geométricas, solamente I, J y Q, no mostraron diferencias. Entre los grupos EM2 y EM3, cinco de las medidas tradicionales no fueron diferentes estadísticamente (ACA, LPO, APC, LPC y LBA), mientras que doce de las medidas geométricas en este grupo tampoco mostraron diferencias significativas (A, B, D, E, F, G, H, I, L, S, T, U). Entre EM2 y EM4 la mayoría de las medidas tradicionales mostraron diferencias estadísticas, excepto: LO, L3ED y L3EA; las medidas geométricas también fueron diferentes en su mayoría para este grupo, excepto P y Q. Finalmente, los grupos EM3 y EM4 fueron estadísticamente diferentes en todas sus variables obtenidas por el método tradicional y la gran mayoría de

las generadas por el método geométrico, excepto las medidas J y L.

Con base en el esquema de variables tradicionales no estadísticamente diferentes, se determinó el siguiente orden de similitud entre las poblaciones de *E. mexicanus* (número de variables entre paréntesis):

EM1-EM3 (12) > EM1-EM2 (9) > EM1-EM4 (6) > EM2-EM3 (5) > EM2-EM4 (3) EM3-EM4 (0)

Con el uso de las medidas geométricas o “box truss” tal esquema varió en menor escala, aunque se mantuvo la estructura en cuanto a su similitud entre los grupos analizados:

EM1-EM3 (19) > EM1-EM2 (12) > EM2-EM3 (12) > EM1-EM4 (3) > EM2-EM4 (2) > EM3-EM4 (2)

En general se observó que existe una mayor similitud biométrica entre los grupos Grijalva-Usumacinta (parte baja) y entre los que corresponden a la parte media - alta de la cuenca del río Usumacinta. Es probable que esta situación se deba a que se trata de áreas geográficamente contiguas (lo que podría favorecer una gran similitud morfológica entre las poblaciones de las cuencas hidrológicas más cercanas). No obstante, bajo este esquema no ha sido posible determinar si las diferencias observadas son consecuencia de un gradiente latitudinal o de la existencia de una forma adicional, aún no descrita en este complejo de especies. Por otra parte, se descarta el dimorfismo sexual como un factor de influencia en la variabilidad morfológica, ya que los ejemplares que fueron examinados no tuvieron consistencia en sus características, independientemente de su talla y sexo.

Por medio del AVC, se evaluó la consistencia de las agrupaciones referidas anteriormente. Mediante el cálculo de Lambda de Wilks (Tabla XIV) se determinó un modelo de predicción perfecta ($p < 0.0000$), donde sólo la distancia punta superior del premaxilar - base de la primera espina dorsal (A, $p = 0.0000202$) fue la más significativa y, por lo tanto, la que más contribuyó a la clasificación de los grupos de *E. mexicanus*. El análisis realizado con las variables morfométricas tradicionales no permitió detectar la contribución de sus variables,

ya que ninguna fue significativa.

Tabla XIV. Resumen de la función del AVC, para 21 variables evaluadas en *E. mexicanus*. Lambda de Wilks (λ) = 0.05173 aprox., $F(63, 284) = 7.6623$; $p < 0.0000$. La simbología de los "box truss" se explica en la figura 2. Se resaltan las distancias con mayor contribución en la clasificación.

variable	Lambda de	Lambda	F- remove		1-tolerancia	
	Wilks	parcial	3, 95	p-level	Tolerancia	(R ²)
A (1-2)	0.06681	0.7742	9.236	0	0.5353	0.4646
B (2-3)	0.05566	0.92935	2.407	0.072	0.6609	0.339
C (3-4)	0.05251	0.98498	0.483	0.694972	0.5384	0.4615
D (4-5)	0.0525	0.98524	0.474	0.700816	0.5095	0.4904
E (5-6)	0.05807	0.89077	3.883	0.01148	0.5915	0.4084
F (6-7)	0.05938	0.87115	4.684	0.0043	0.6091	0.3908
G (7-8)	0.05668	0.9126	3.032	0.03309	0.6182	0.3817
H (8-9)	0.05965	0.8671	4.854	0.0035	0.4957	0.5042
I (9-10)	0.05663	0.91339	3.003	0.0343	0.7728	0.2271
J (10-1)	0.06346	0.81514	7.181	0	0.664	0.3359
K (1-9)	0.05608	0.92231	2.668	0.05209	0.384	0.6159
L (2-10)	0.05319	0.97254	0.894	0.44719	0.8161	0.1838
M (2-9)	0.05437	0.9513	1.621	0.189608	0.1595	0.8404
N (2-8)	0.05247	0.98584	0.455	0.714416	0.2362	0.7637
O (3-9)	0.05477	0.94437	1.865	0.140683	0.347	0.6529
P (3-8)	0.05779	0.89504	3.714	0.01417	0.1676	0.8324
Q (3-7)	0.05393	0.95908	1.351	0.262529	0.5606	0.4393
R (4-8)	0.05197	0.99525	0.151	0.928641	0.2897	0.7102
S (4-7)	0.06401	0.80811	7.519	0	0.4208	0.5791
T (4-6)	0.05499	0.94059	2	0.119187	0.4995	0.5004
U (5-7)	0.05271	0.98127	0.605	0.613643	0.5693	0.4306

Se determinaron tres variables canónicas, la primera (VC1) que representó 78% de la variancia total, seguida por la VC2 con 17% y la VC3 con 5%. Los coeficientes relativos

más altos en la VC1 fueron: distancia entre la punta superior del premaxilar - base de la primera espina dorsal (A) y base del primer radio dorsal - base de la primera espina anal (P); en la VC2, la punta superior del premaxilar - base de la espina de la aleta pectoral (K) y en VC3: base del último radio dorsal - base del último radio anal (S) y borde posterior ventral del pedúnculo caudal - base del último radio anal (F) (Tabla XV). Las correlaciones canónicas derivadas de la prueba de X^2 indican, en el caso de la VC1, que una gran proporción de la variancia compartida se da entre las especies y sus caracteres morfométricos con las funciones discriminantes (Tabla XVI); las VC 2 y 3 también fueron importantes pero no son tan significativas como la VC1 en la estructura de los grupos analizados.

La proyección de los individuos del complejo *E. mexicanus* (Fig. 15), muestra que en la VC1 claramente se separa el grupo EM4 del conjunto EM1-EM2-EM3. Estos grupos fueron clasificados con 89.9% de confiabilidad estadística. Dos ejemplares determinados como parte del grupo EM1 se clasificaron como individuos EM3; cuatro del grupo EM2, como EM1 y EM3, respectivamente (2 ejemplares en cada caso); en EM3 solo uno de ellos, se clasificó como EM1 y cinco como EM2; los individuos del grupo EM4 fueron clasificados, bajo el 100% de certidumbre (Tabla XVII).

Las distancias entre los centroides (D^2), indicaron las mayores distancias de Mahalanobis entre los grupos EM2 y EM4, así como las menores distancias entre EM1 y EM3 (Tabla XVIII). En la clasificación que se basa en las distancias fenotípicas de Mahalanobis, el grupo EM4 se separa notoriamente de las agrupaciones formadas por EM1-EM3 y EM2, respectivamente (Fig. 16).

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tabla XV. Coeficientes estandarizados que se derivan del AVC aplicado al complejo *E. mexicanus*, por medio de 21 medidas “box truss”. Se resaltan los caracteres con mayor contribución; su simbología se describe en la figura 2.

variable	raíz 1	raíz 2	raíz 3
A (1-2)	-0.66921	-0.254	0.1748
B (2-3)	-0.33196	0	-0.227
C (3-4)	-0.12253	0.1347	0.1413
D (4-5)	-0.0856	-0.152	0.1952
E (5-6)	-0.26545	-0.269	-0.567
F (6-7)	-0.32796	0.2521	0.568
G (7-8)	-0.3872	0.081	-0.204
H (8-9)	-0.55194	-0.06	0.1785
I (9-10)	0.06896	0.3186	-0.445
J (10-1)	-0.43304	-0.183	-0.618
K (1-9)	-0.19173	0.5246	0.2821
L (2-10)	-0.16456	-0.137	0.045
M (2-9)	0.5029	0.3847	0.2015
N (2-8)	-0.18261	-0.153	0.2667
O (3-9)	0.10737	0.477	-0.315
P (3-8)	0.61914	0.3874	-0.91
Q (3-7)	0.24708	-0.06	0.2706
R (4-8)	-0.13619	-0.02	0.041
S (4-7)	-0.23191	-0.642	0.8349
T (4-6)	-0.32186	-0.02	-0.342
U (5-7)	-0.18978	-0.07	0.015
eigenvalor	5.4475	1.1993	0.3633
% acumulado	0.77708 (77.78%)	0.9482 (94.82%)	1 100%

Tabla XVI. Resumen del AVC de 21 medidas “boxtruss” en *E. mexicanus* (EM1, EM2, EM3 y EM4). Prueba de Chi-cuadrada (X^2) con remoción sucesiva de raíces: VC (variable canónica); g.l. (grados de libertad); R (correlación canónica); λ (Lambda de Wilks); p-level (nivel de significación).

VC	Eigenvalor	R	λ	X^2	g.l.	p-level
0	5.4475	0.919	0.05173	312.47	63	0.000000
1	1.1993	0.738	0.333506	115.849	40	0
2	0.3633	0.516	0.73349	32.6988	19	0.0261

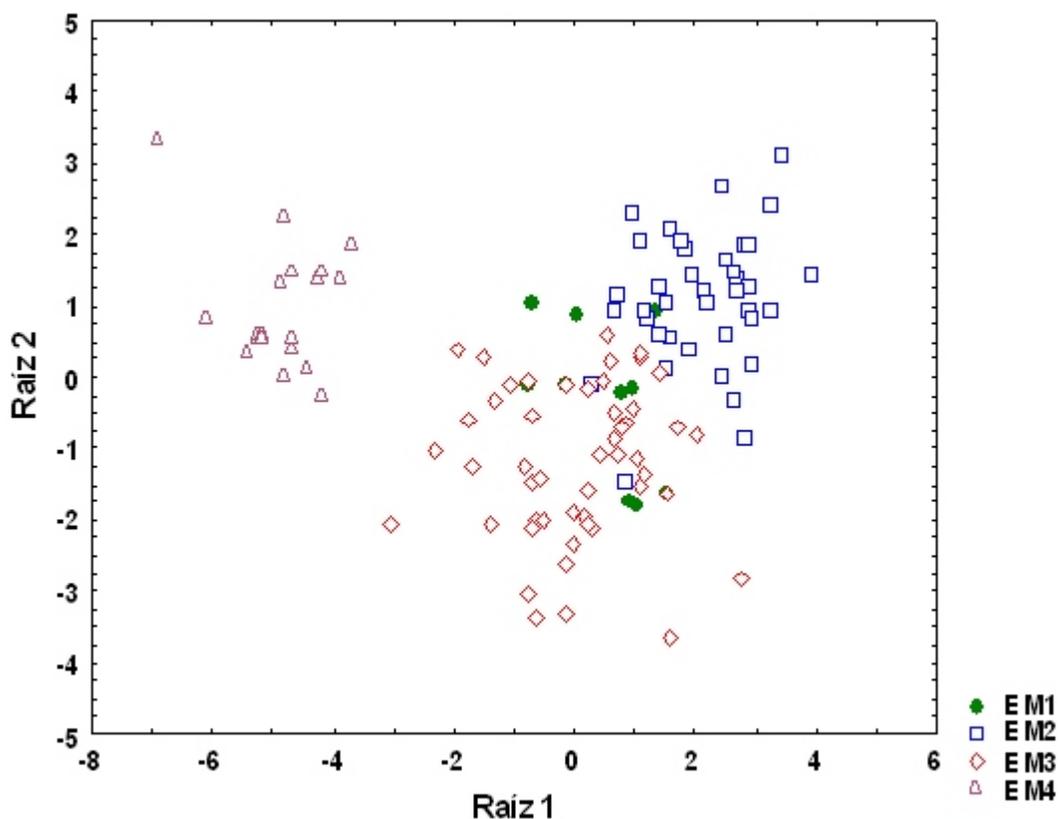


Figura 15. Proyección en el plano de las funciones canónicas de los individuos de *E. mexicanus*: río Grijalva (EM1); río Usumacinta: EM2 (parte baja), EM3 (parte media) y EM4 (parte alta). La raíz 1 (VC1) representó el 78% de la variancia y la raíz 2 (VC2) el 17%.

Tabla XVII. Matriz de clasificación del complejo *E. mexicanus* (EM1, EM2, EM3 y EM4): columnas (clasificación observada); renglones (clasificación predecida por el AVC).

Grupo	% de corrección	EM1 p = 0.0840	EM2 p = 0.3361	EM3 p = 0.4201	EM4 p = 0.1596
EM1	80	8	0	2	0
EM2	90	2	36	2	0
EM3	88	1	5	44	0
EM4	100	0	0	0	19
Total	89.9	11	41	48	19

Tabla XVIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis obtenidas de las distancias entre los centroides (valores promedio de las medias) de las 21 medidas "box truss", cuantificadas en el complejo *E. mexicanus* (EM1, EM2, EM3 y EM4). En todos los casos $p < 0.000000$.

Grupo	EM1	EM2	EM3	EM4
EM1	0	9.2957	5.9976	35.3766
EM2		0	9.9347	50.0724
EM3			0	29.3812
EM4				0

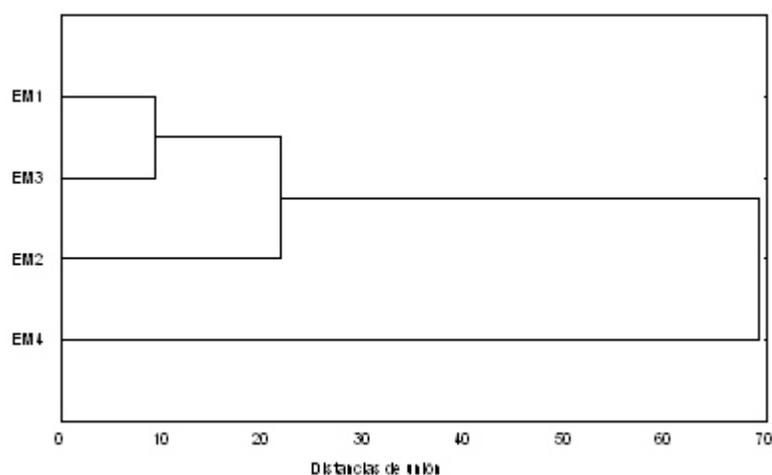


Figura 16. Clasificación de los grupos de *E. mexicanus*: río Grijalva (EM1); río Usumacinta: EM2 (parte baja), EM3 (parte media) y EM4 (parte alta), basada en las distancias fenotípicas (D^2 de Mahalanobis) y la unión UPGMA (distancias euclidianas).

5.6.4 Evaluación morfométrica global de *Eugerres* spp.

El análisis aplicado a las siete especies de *Eugerres* (considerando al complejo *E. mexicanus*, como una sola especie) permitió la determinación de las variables morfométricas que contribuyeron de manera significativa a la discriminación de estos grupos. Mediante el cálculo del estadístico Lambda de Wilks (Tabla XIX) se determinó un modelo de predicción perfecta, donde las variables morfométricas (derivadas del “box truss”) que mejor contribuyen a la clasificación (ver anexo 1 y Fig. 1) son: A (1-2), B (2-3), C (3-4), D (4-5), E (5-6), F (6-7), G (7-8), H (8-9), N (9-3), O (8-2), P (8-3), R (7-3), S (7-4), T (7-5) y U (6-4). El modelo de predicción basado en las medidas tradicionales, permite determinar a casi todas ellas como variables importantes para la discriminación de las especies bajo estudio, con excepción de las siguientes distancias: punta de la segunda espina dorsal - punta segunda espina anal (DEDEA), longitud de la base de la aleta anal (LBA) y longitud cefálica (LCE).

Se determinaron seis variables canónicas que en conjunto representaron 100% de la variancia total. Las VC1 (54%) y VC2 (41%) representan entre ambas el 95% de la variancia total. Los coeficientes relativos más altos (Tabla XX), fueron en VC1 (O, P y R); VC2 (N y O); VC3 (O, H y N); VC4 (P, A, R y M); VC5 (P, T y U) y VC6 (M, R, y O).

Las altas correlaciones canónicas que se obtuvieron mediante la prueba de X^2 para las tres primeras funciones discriminantes, muestran una asociación significativa entre ellas y sus variables morfométricas, las cuales comparten una gran proporción de la variancia con las funciones estimadas. Como contraste, las funciones 3, 4 y 5, aunque también fueron estadísticamente significativas, su aporte no fue tan importante para la estructura de las agrupaciones y con relación a las funciones discriminantes derivadas (Tabla XXI).

Estudio sistemático y biogeográfico de *Eugerres* ...

Tabla XIX. Resumen de la función del AVC por medio de 21 variables evaluadas en *Eugerres* spp. Lambda de Wilks (λ) =0.00000 aprox., $F_{(126, 2048)} = 139.75$; $p < 0.0000$. La simbología de los “box truss” se explica en la figura 2. Se resaltan las distancias con mayor contribución a la clasificación.

variable	Lambda de	Lambda	F- remove		1-tolerancia	
	Wilks	parcial	-6352	p-level	Tolerancia	(R ²)
A (1-2)	0	0.8399	11.183	0	0.1077	0.8922
B (2-3)	0	0.87371	8.4799	0	0.408	0.5919
C (3-4)	0	0.77027	17.497	0	0.2056	0.7943
D (4-5)	0	0.86797	8.9243	0	0.4905	0.5094
E (5-6)	0	0.82469	12.471	0	0.2725	0.7274
F (6-7)	0	0.88578	7.5653	0	0.4349	0.565
G (7-8)	0	0.82049	12.836	0	0.3037	0.6962
H (8-9)	0	0.7367	20.967	0	0.2091	0.7908
I (9-10)	0	0.98081	1.1476	0.33418	0.5918	0.4081
J (10-1)	0	0.95779	2.5851	0.018295	0.6591	0.3408
K (1-9)	0	0.94466	3.4366	0.002602	0.0555	0.9444
L (2-10)	0	0.99268	0.4326	0.856967	0.719	0.2809
M (2-9)	0	0.93715	3.9344	0.0008	0.0392	0.9607
N (2-8)	0	0.84853	10.472	0	0.0518	0.9481
O (3-9)	0	0.73327	21.341	0	0.0723	0.9272
P (3-8)	0	0.73045	21.649	0	0.0422	0.9577
Q (3-7)	0	0.96353	2.2204	0.04701	0.3129	0.687
R (4-8)	0	0.81215	13.57	0	0.0783	0.9216
S (4-7)	0	0.91177	5.6769	0	0.2318	0.7681
T (4-6)	0	0.89266	7.0542	0	0.2112	0.7887
U (5-7)	0	0.84578	10.697	0	0.2442	0.7557

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tabla XX. Coeficientes estandarizados derivados del AVC aplicado a las especies de *Eugerres*, por medio de 21 medidas “box truss”. Se resaltan los caracteres con mayor contribución; su simbología se describe en la figura 2.

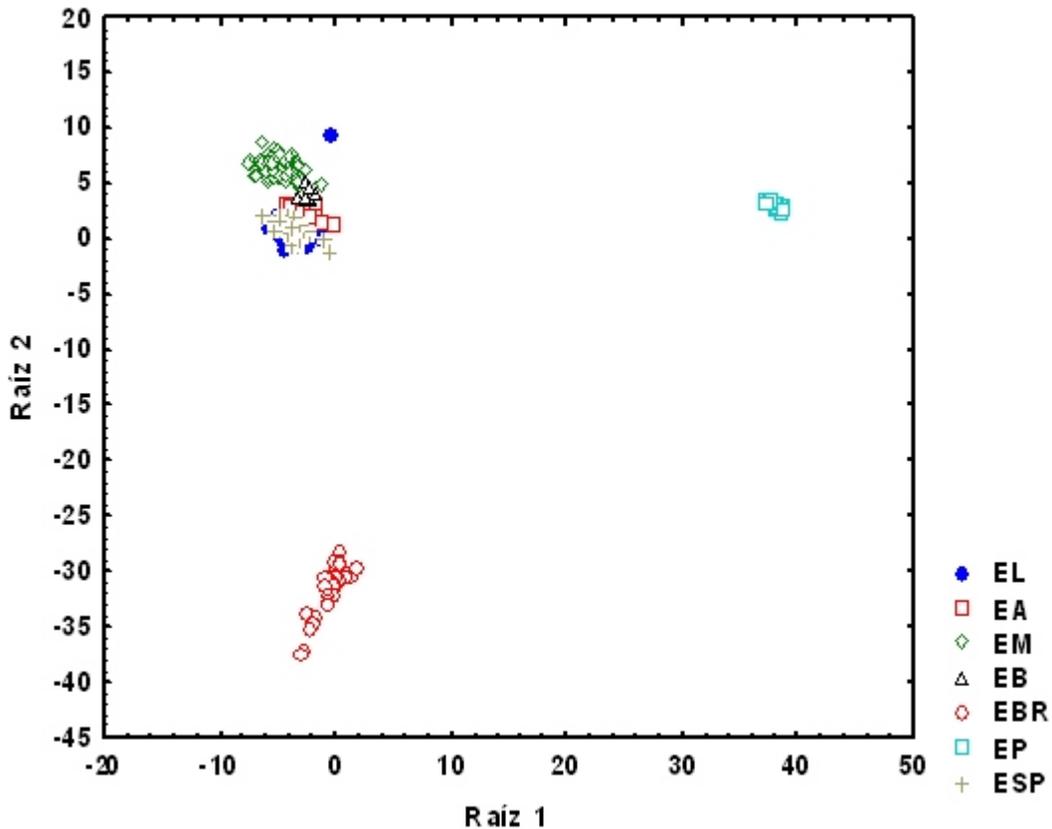
variable	raíz 1	raíz 2	raíz 3	raíz 4	raíz 5	raíz 6
A (1-2)	-0.6719	0.576	-0.385	-1.274	0.2172	0.058
B (2-3)	0.2964	-0.276	0.01	0.5596	-0.3807	0
C (3-4)	0.3666	-0.367	-0.814	0.3166	-0.812	-0.508
D (4-5)	-0.2566	0.079	-0.213	-0.4345	-0.5173	-0.441
E (5-6)	0.3326	-0.453	-0.236	-0.5842	-0.7266	0.4451
F (6-7)	-0.116	0.097	-0.467	0.0294	-0.2023	0.5217
G (7-8)	0.7087	0.1377	-0.06	-0.4187	0.0372	0.2998
H (8-9)	0.7187	-0.379	-0.749	0.4518	-0.1269	-0.306
I (9-10)	0.0244	-0.151	0.081	0.004	-0.1071	-0.03
J (10-1)	-0.101	-0.03	0.08	-0.31	-0.031	-0.377
K (1-9)	-0.7312	0.4668	0.1817	0.7157	-0.3969	0.024
L (2-10)	0.2255	0.05	-0.06	0.1018	-0.02	0.029
M (2-9)	0.5527	-0.778	-0.29	1.0968	-0.4511	-1.256
N (2-8)	-0.3634	1.4065	0.742	-0.6431	0.6667	-0.771
O (3-9)	-1.2449	0.7335	1.1707	0.8006	-0.096	1.0259
P (3-8)	1.8669	-0.377	0.3609	-2.527	1.2861	-0.327
Q (3-7)	-0.1459	0.1672	0.014	-0.042	-0.2804	0.6897
R (4-8)	-1.1549	0.02	0.4968	1.2443	-0.8846	1.0299
S (4-7)	0.3229	-0.457	0.06	0.3263	0.2431	-0.388
T (4-6)	-0.3241	0.1516	-0.23	-0.019	1.0984	-0.297
U (5-7)	0.4738	0.12	-0.154	0.4682	1.0122	0.4773
eigenvalor	141.6816	108.86	12.694	0.5254	0.3661	0.1065
% acumulado	0.536194	0.9481	0.9962	0.9982	0.9995	1
	(53.61%)	(94.81%)	(99.62%)	(99.82%)	(99.95%)	(100%)

Tabla XXI. Resumen del AVC de 21 medidas “box truss” en *Eugerres* spp. Prueba de Chi-cuadrada (χ^2) con remoción sucesiva de raíces: VC (variable canónica); g.l. (grados de libertad); R (correlación canónica); λ (Lambda de Wilks); p-level (nivel de significancia).

VC	Eigenvalor	R	λ	χ^2	g.l.	p-level
0	141.6816	0.995	0.0000	4772.88	126	0
1	108.8617	0.995	0.0003	2967.22	100	0
2	12.6943	0.963	0.0317	1256.7	76	0
3	0.5254	0.587	0.4337	304.117	54	0
4	0.3661	0.518	0.6616	150.394	34	0
5	0.1065	0.31	0.9038	36.8377	16	0.002

La proyección en el espacio canónico de los individuos de *Eugerres* spp. (Fig. 17) muestra en la VC1 la separación de los grupos *E. brasilianus* y *E. plumieri* del conglomerado formado por *E. axillaris* - *E. brevimanus* - *E. lineatus* - *E. mexicanus*, los cuales se distinguen claramente en la VC2

Las diferentes especies del género *Eugerres* se clasificaron con 93.4% de certidumbre estadística. Pero, individualmente, los grupos de especies como: *E. brasilianus*, *E. brevimanus*, *E. mexicanus* y *E. plumieri* se clasificaron con un 100% de corrección. Por otra parte, dentro del grupo *E. lineatus*, un ejemplar fue clasificado como *E. brevimanus* y 11 como *Eugerres* sp.; en tanto que tres organismos de *E. axillaris*, quedaron clasificados como *E. lineatus* y uno como *Eugerres* sp. Del mismo modo, ocho especímenes de *Eugerres* sp. se clasificaron como *E. lineatus* y uno como *E. axillaris* (Tabla XXII).



El cálculo de las distancias entre centroides (D^2) permitió determinar la mayor distancia entre *E. plumieri* y *E. brasilianus*; mientras que la mínima distancia fue entre los grupos de *E. lineatus* y *Eugerres* sp. (Tabla XXII). Los casos donde se presentan las distancias más cercanas entre grupos se explican por la gran similitud morfológica observada entre los individuos de estas especies; sin embargo, no se debe descuidar el aspecto de la diferencia entre sus áreas de distribución.

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tabla XXII. Matriz de clasificación de las especies de *Eugerres*: columnas (clasificación observada); renglones (clasificación precedida por el AVC). *E. lineatus* [EL], *E. axillaris* [EA], *E. brevimanus* [EB], *Eugerres* sp. [ESP], *E. plumieri* [EP] y *E. brasiliensis* [EBR].

Grupo	% de corrección	EL	EA	EM	EB	ESP	EP	EBR
		p=0.2506	p= 0.0686	p= 0.3139	p= 0.0263	p= 0.1609	p= 0.0870	p= 0.092
EL	87.36	83	0	0	1	11	0	0
EA	84.61	3	22	0	0	1	0	0
EM	100	0	0	119	0	0	0	0
EB	100	0	0	0	10	0	0	0
ESP	85.24	8	1	0	0	52	0	0
EP	100	0	0	0	0	0	33	0
EBR	100	0	0	0	0	0	0	35
Total	93.4	94	23	119	11	64	33	35

Tabla XXIII. Distancias cuadráticas de Mahalanobis obtenidas de las distancias entre los centroides (valores promedio de las medias) de 21 medidas "box truss", cuantificadas en *Eugerres* spp: [EL] *E. lineatus*, [EA] *E. axillaris*, [EB] *E. brevimanus*, [ESP] *Eugerres* sp., [EP] *E. plumieri* y [EBR] *E. brasiliensis*, ($p < 0.000000$).

Grupo	EL	EA	EM	EB	ESP	EP	EBR
EL	0	12.26	104.94	32.45	5.51	1789.3	1119.81
EA		0	95.99	24.03	12.77	1719.5	1216.3
EM			0	43.65	81.02	1894.3	1492.6
EB				0	27.69	1669.7	1309
ESP					0	1779.1	1110.7
EP						0	2738
EBR							0

En el gráfico de la clasificación de las especies de *Eugerres* (Fig. 18), el cual está basado en las distancias fenotípicas de Mahalanobis (D^2), se aprecia la conformación de grupos específicos en función de la similitud de sus características morfométricas. Aquí se observa una clara separación de *E. brasilianus* y *E. plumieri* de las demás especies del género. De la misma forma, en el último grupo es notable la similitud fenotípica que muestra la asociación *E. axillaris* - *E. lineatus* - *Eugerres* sp., donde las dos primeras especies (ambas con distribución en el Pacífico oriental) se pueden separar con base en el número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial y la tercera especie por tener su área de distribución en el Atlántico occidental.

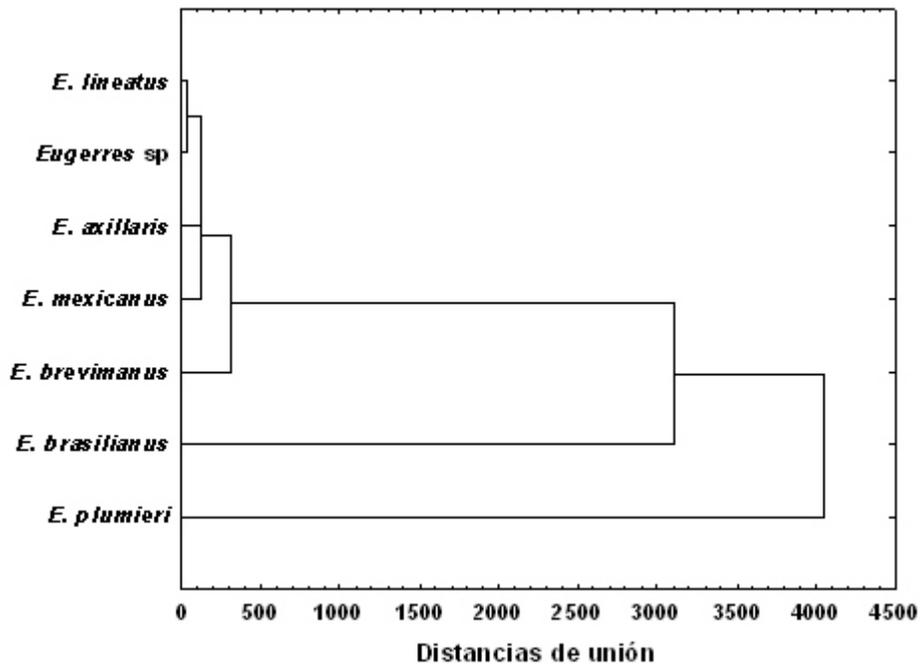


Figura 18. Clasificación de *Eugerres* spp., con base en las distancias fenotípicas (D^2 de Mahalanobis) y la unión UPGMA (distancias euclidianas).

5.7. EVALUACIÓN OSTEOLÓGICA

5.7.1 Esqueleto cefálico

El análisis comparativo de la osteología cefálica de las especies del género *Eugerres*, sigue la nomenclatura general propuesta por Fraser (1968), Potthoff et al. (1988), Rojo (1991), Potthoff & Tellock (1993) y aquella es específica para el grupo de los guerreidos (Andreatta & Barbiéri, 1981; Andreatta, 1988, 1989).

5.7.1.1 Neurocráneo

El neurocráneo en la mayoría de las especies del género *Eugerres*, como también en *Diapterus auratus* y *D. peruvianus*, es una estructura de forma triangular debido al notable desarrollo de la **cresta supraoccipital**. El perfil del neurocráneo es elevado y varía de recto a cóncavo y ondulado (Fig. 19), mientras que la base es moderadamente amplia (sobre todo en *E. brasilianus* y *D. peruvianus*). El neurocráneo de *E. mexicanus* contrasta con otros congéneres por presentar una cresta con perfil convexo, menor altura y base amplia.

REGIÓN ORBITOTEMPORAL U ORBITAL

La región orbital de estos peces está compuesta por la cresta del paraesfenoides y parte del basiesfenoides, además de una serie de seis huesos infraorbitales. El **lacrimar** o infraorbital 1 se presenta en las especies de *Eugerres* como un hueso laminar de forma trapezoidal con margen inferior aserrado y una apófisis dorsal triangular o dactiliforme (Fig. 20). En *D. peruvianus* es irregular o poligonal, su margen inferior liso (sin aserraciones) y la apófisis dorsal poco evidente o reducida. Las aserraciones de este hueso varían de finas a gruesas, de acuerdo con la especie. La apófisis dorsal con frecuencia es triangular, aunque puede ser dactilar como en *E. plumieri*, *E. mexicanus* y *Eugerres* sp. En referencia a la forma del **yugal** (infraorbital 2) se observaron diversas formas y tamaños de dicha estructura, con márgenes inferiores aserrados en *Eugerres* spp. y sin aserraciones en *D. peruvianus*.

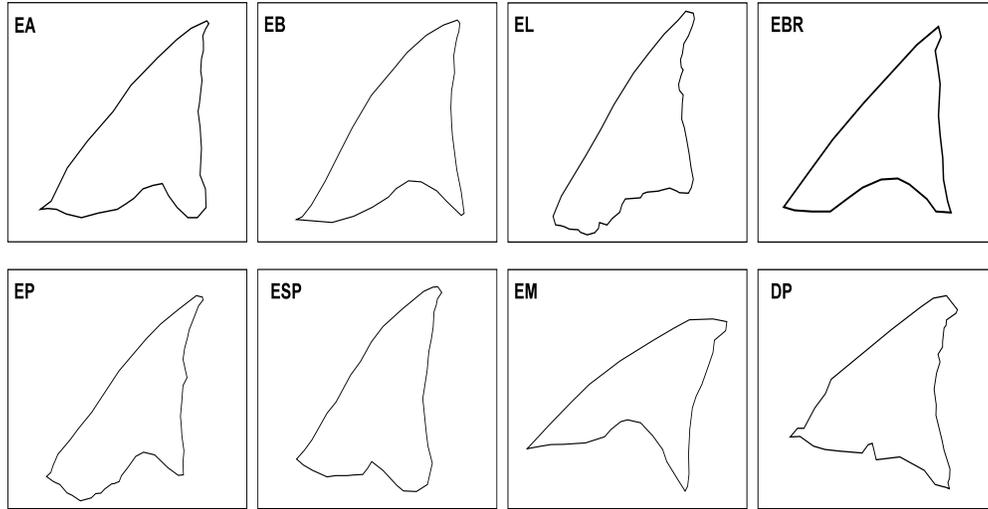


Figura 19. Cresta supraoccipital en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*).

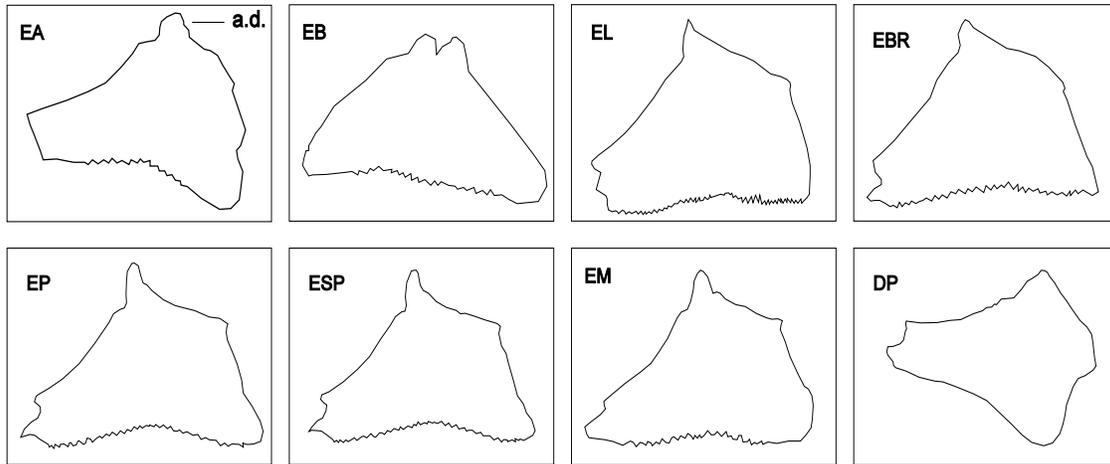


Figura 20. Infraorbital 1 (lacrimal) en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Apófisis dorsal (a.d.).

5.7.1.2 Branquiocráneo

REGIÓN HIOMANDIBULAR

A) Arco mandibular

La gran protusibilidad de la mandíbula superior constituye el carácter más notable del branquiocráneo entre los miembros de la familia Gerreidae, característica que se relaciona con la presencia de un gran proceso ascendente del premaxilar y que forma una “L” en el **premaxilar** de las especies de *Eugerres* y de *Diapterus*, con un ángulo de casi 45° con respecto al proceso horizontal (Fig. 21). Borde anterior del premaxilar con dientes de tipo setiforme por debajo del margen sinfisial; el proceso articular o postmaxilar tiene forma de campana, dactilar o triangular; los procesos caudal, maxilar y sinfisial tienen varias formas en las especies analizadas.

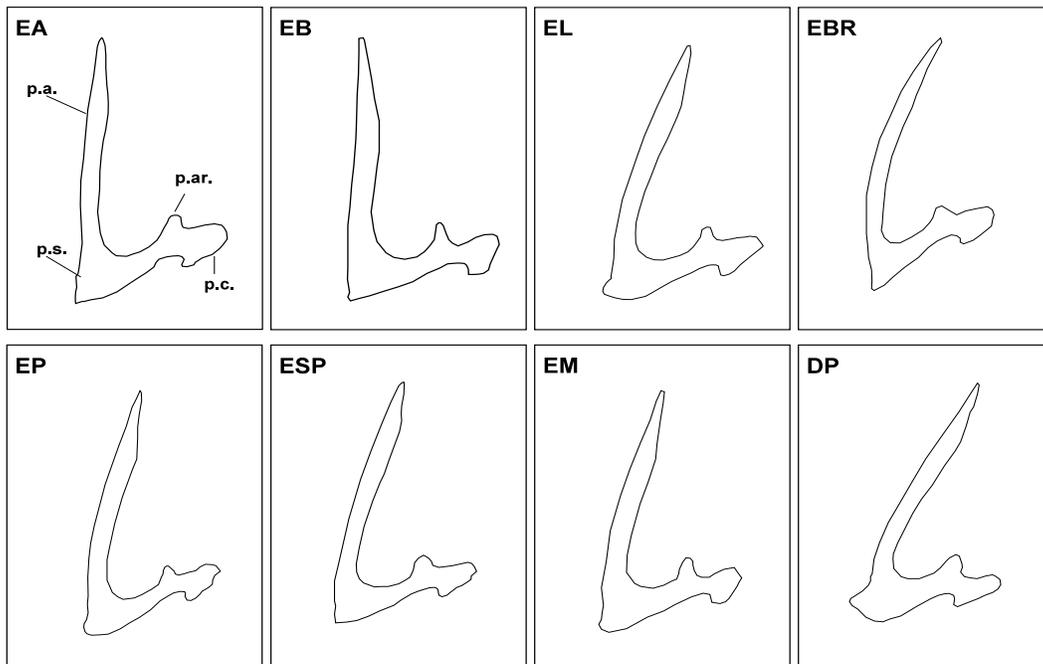


Figura 21. Hueso premaxilar en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Procesos ascendente (p.a.), articular (p.ar.), caudal (p.c.) y sinfisial (p.s.).

La **maxila** en *Eugerres* y *Diapterus* se aprecia como un hueso delgado con tres procesos: un interno de forma y tamaño variable, un proceso externo generalmente abultado o curvo, y otro maxilar que adopta una forma rectangular o redonda en su extremo posterior o caudal (Fig. 22).

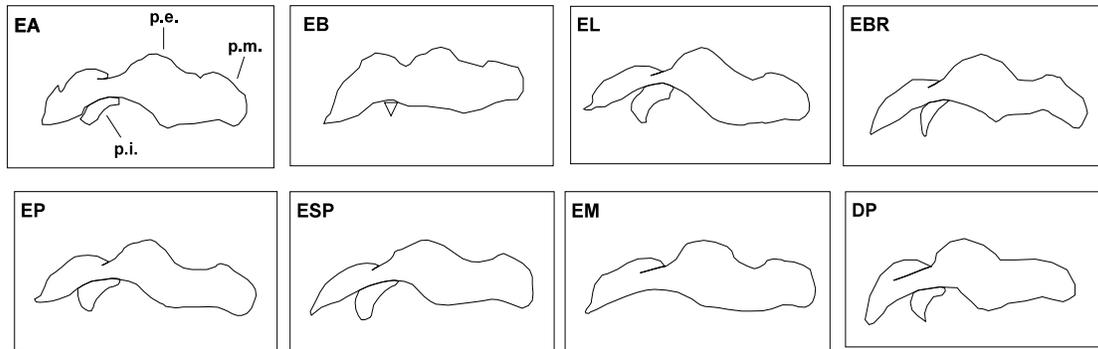


Figura 22. Hueso maxilar en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasiliensis*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Proceso externo (p.e.), proceso interno (p.i.), proceso maxilar (p.m.).

El **dentario** en la mayoría de *Eugerres* es un hueso de grosor medio (excepto en *E. mexicanus* donde es más grueso); en *Diapterus* esta estructura es notablemente más esbelta (Fig. 23). Ambos grupos taxonómicos poseen en este hueso pequeños dientes setiformes en su extremo anterior, además de un margen sinfisial con forma de gancho y dirigido hacia abajo y un proceso coronoide grueso y de forma variable; el perfil de la pared interior es recto o sinuoso y con frecuencia con cuatro forámenes.

El articular, que complementa el extremo posterior de la mandíbula, soporta el dentario y se articula con el cuadrado; su grosor es notable en las especies de *Eugerres* y comparativamente más esbelta en *Diapterus*. Tal estructura tiene un proceso coronoide en forma de gancho, cuyo grosor varía en cada una de las especies. Su margen inferior puede ser escalonado, redondeado o casi recto (Fig. 24).

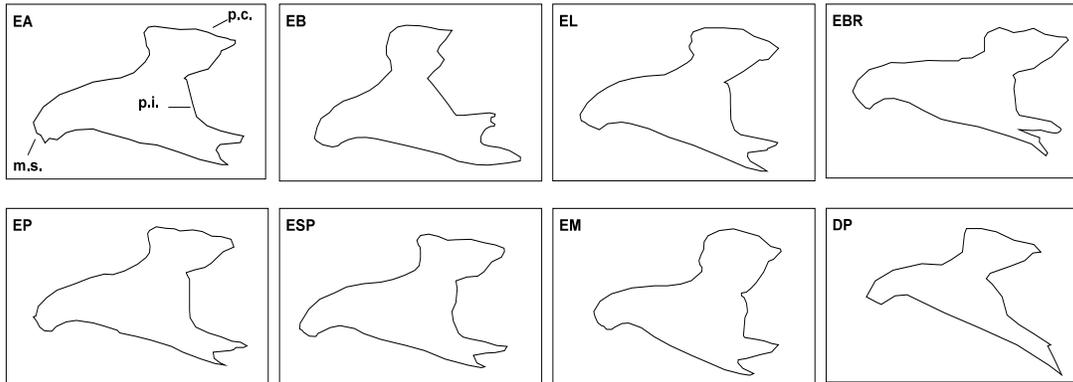


Figura 23. Hueso dentario en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Margen sinfisial (m.s.), pared interna (p.i.), proceso coronoide (p.c.).

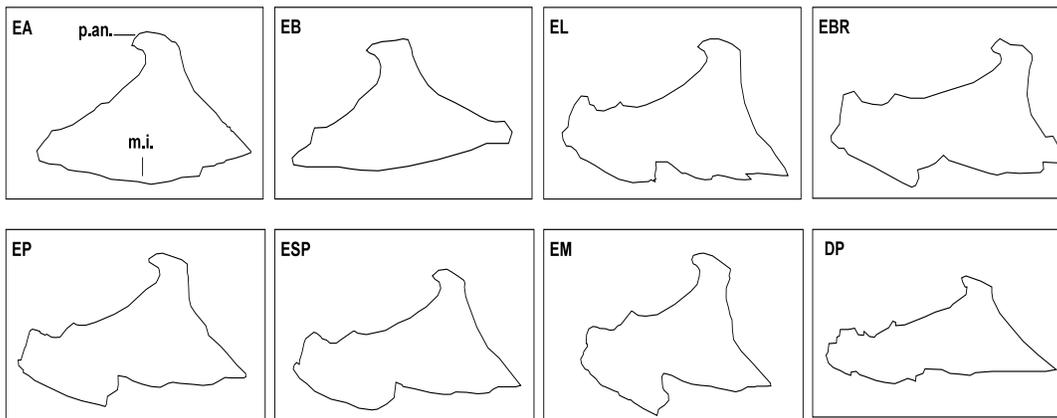


Figura 24. Hueso articular en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Proceso coronoide (p.c.), margen inferior (m.i.).

REGIÓN HIOBRANQUIAL

B) Aparato o arco hioideo

Seis huesos componen esta estructura: el interhial, epihial, ceratohial, hipohial, glosohial y el **urohial**. Este último es un hueso laminar e impar de origen dérmico localizado en el centro de la mandíbula inferior que representa el punto central para el funcionamiento del mecanismo de apertura bucal de los peces (Kusaka, 1974). En la mayoría de los *Eugerres*, su forma es parecida a la silueta de un ave (e.g. gorrión), excepto en *E. mexicanus*, donde es más delgado y con la forma de un ala extendida de un ave. En *Diapterus*, el urohial es más alto, poligonal y con forma de timón de una embarcación (Fig. 25). Las especies examinadas muestran claras diferencias en la morfología de la proyección anterior, correspondiente a las uniones hipohial y del basibranquial, así como en los márgenes posterior y ventral, cuya porción anterior presenta una concavidad, que es profunda en *Diapterus* y atenuada en *Eugerres*.

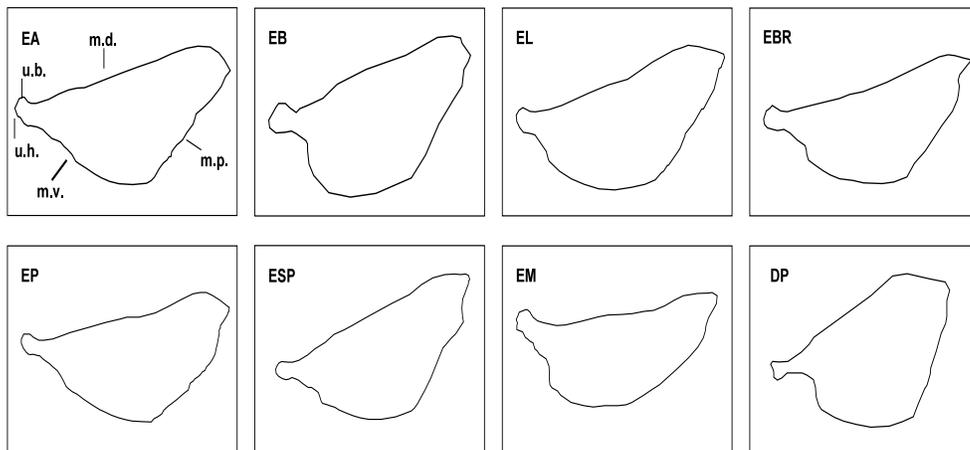


Figura 25. Hueso urohial en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Márgenes dorsal (m.d.), posterior (m.p.) y ventral (m.v.); uniones basibranquial (u.b.) e hipohial (u.h.).

C) Serie opercular

La serie opercular de los *Eugerres* y *Diapterus* se forma por cuatro huesos laminares, de los cuales el **opérculo**, es de forma cónica. Las diferencias observadas en esta estructura se aprecian principalmente a nivel del margen dorsal y la incisión posterior (Fig. 26).

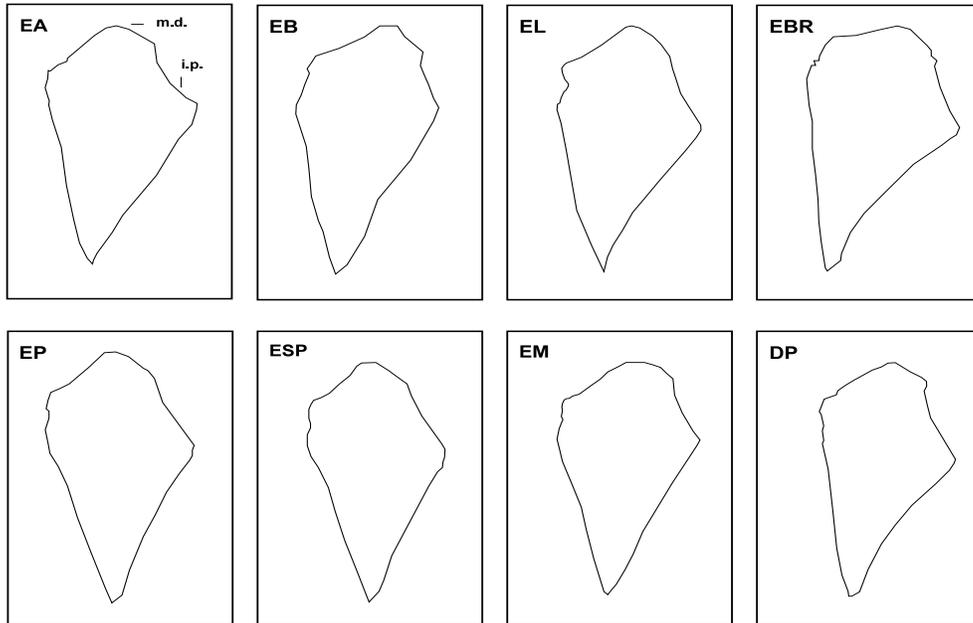


Figura 26. Hueso opérculo en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasiliensis*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Margen dorsal (m.d.) e incisión posterior (i.p.).

El **preopérculo** es un hueso largo en forma de “J” y su margen inferior es aserrado; el grosor de las aserraciones varía en ambos grupos de especies, de fino a muy aserrado (Fig. 27). En *Eugerres*, la aserración llega a la mitad anterior del ala posterior del preopérculo; en *Diapterus* sólo se manifiesta en el margen inferior.

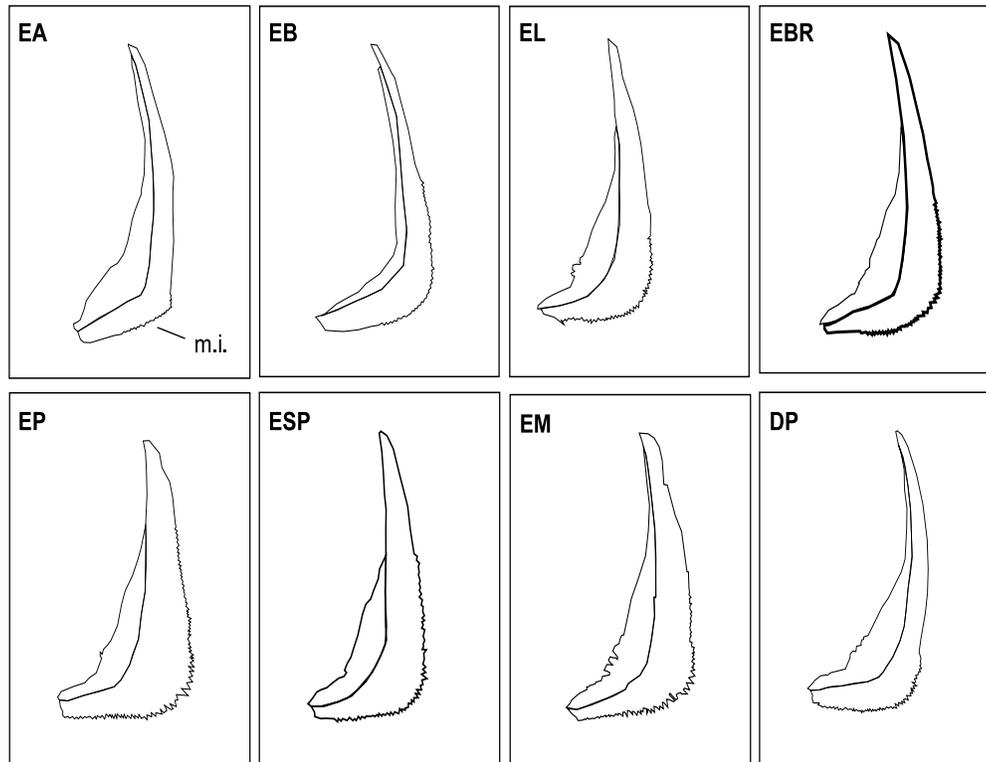


Figura 27. Hueso preopercular en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Margen inferior (m.i.).

El **subopercular** es una estructura laminar cuyo grosor y forma del margen dorsal varían en las especies analizadas. De manera particular, el proceso anterior del subopérculo es el elemento óseo que tiene más variación entre los miembros de *Eugerres* y es corto y grueso o delgado; este proceso es más largo, delgado y agudo en *Diapterus* (Fig. 28).

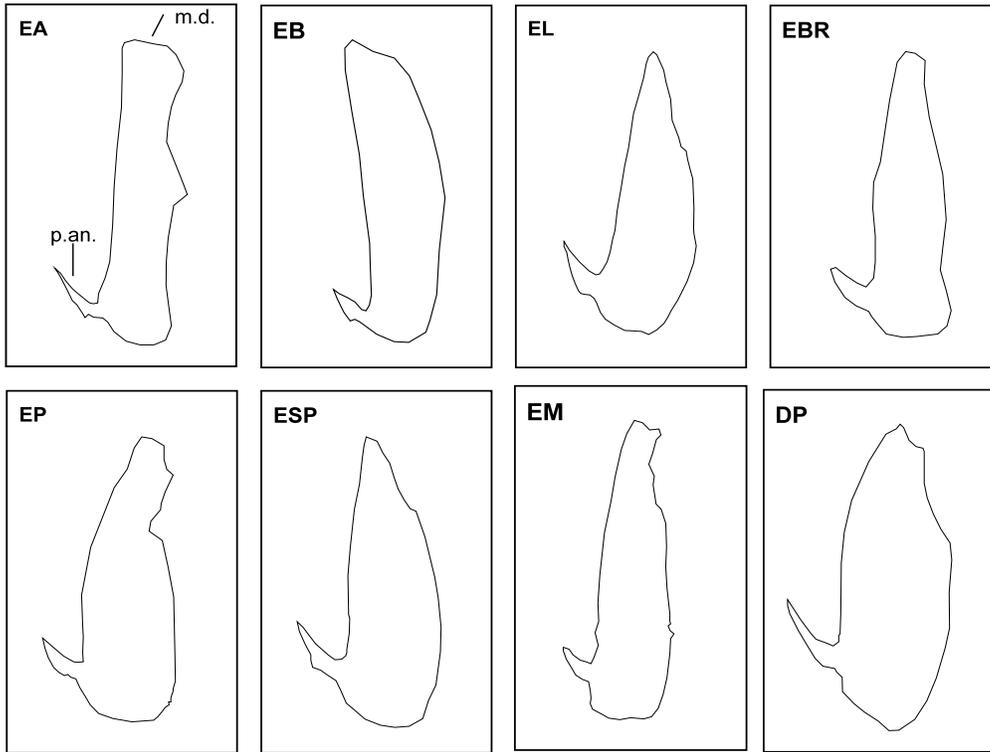


Figura 28. Subopérculo en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Proceso anterior (p.an.), margen dorsal (m.d.).

El **interopérculo** es un hueso laminar y de forma rectangular, aserrado en su margen ínfero-posterior. Es algo más delgado en *E. mexicanus* que en el resto de las especies de este género y en *Diapterus*. El rasgo más notable, que difiere entre los grupos examinados, es la forma y grosor del proceso anterior, así como el margen dorsal recto en *Eugerres* y ondulado en *Diapterus* (Fig. 29).

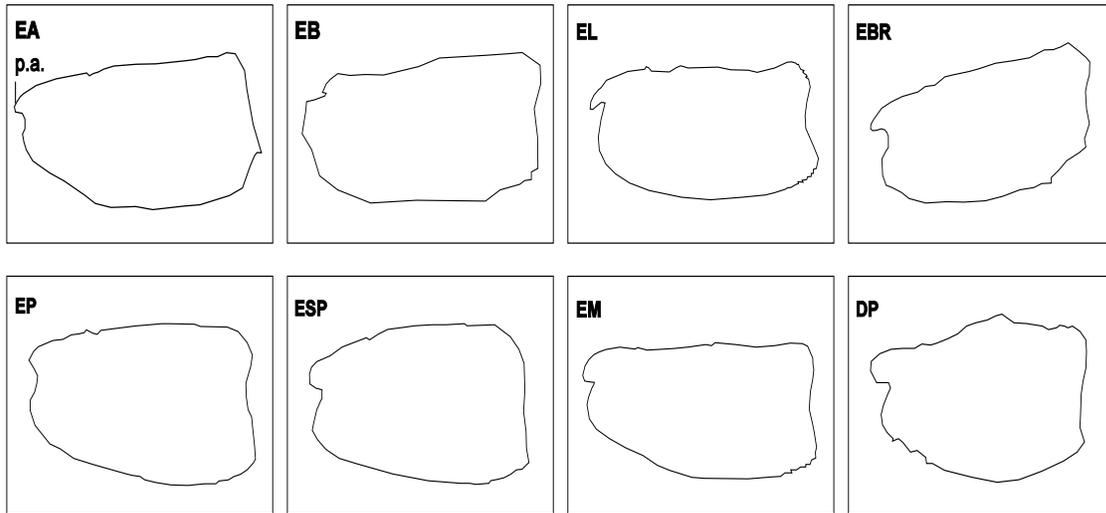


Figura 29. Hueso interopercular en: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasiliensis*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Proceso anterior (p.a.).

D) Aparato o arco branquial

Se compone de dos huesos basibranchiales que sirven de soporte a los hipobranchiales, donde se ubican las tres primeras branquiespinas (Be); enseguida se encuentran los ceratobranchiales, huesos largos y curvos que sostienen el mayor número de Be y se unen a los epibranchiales. Estos últimos están unidos a los faringobranchiales y placas dentarias ventrales del quinto par de arcos branquiales. Los números totales de branquiespinas por especie se presentan en la tabla XXIV.

Los **ceratobranchiales 1, 2, 3 y 4** sostienen en su parte interna dos hileras de branquiespinas; la morfología y número de las que se localizan en la hilera externa del ceratobranchial 1 (CB1) varían en función de la especie. En *Eugerres* las branquiespinas son por lo general de forma trapezoidal y están cubiertas por pequeños dientecillos cónicos u ornamentaciones, cuyo grosor y altura difiere entre las especies de este género. En lo respectivo a *Diapterus*, las branquiespinas del CB1 son de forma triangular y tamaño relativamente corto, con dos series de dientes delgados y pequeños (Kobelkowsky, 2004).
Tabla XXIV. Número de branquiespinas presentes en cada uno de los huesos que

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

componen el arco branquial de las especies del género *Eugerres* y *D. peruvianus*. HB (hipobranquiales), CB (ceratobranquiales) y EB (epibranquiales). ND (no determinado).

ESPECIE	HB1	HB2	HB3	HB4	CB1	CB2	CB3	CB4	EB1	EB2	EB3	EB4
<i>E. brasilianus</i>	0	ND	ND	4	9	ND	ND	ND	0	ND	ND	21
<i>E. mexicanus</i>	0	6	5	4	11-12	16	16	14	0	3	5	8
<i>E. plumieri</i>	0	6	6	5	12	18	16	11	0	5	6	20
<i>Eugerres</i> sp.	0	6	7	4	12	18	16	11	0	6	7	21
<i>E. axillaris</i>	0	6	7-8	4	10	19	17	10	0	3-4	7	20
<i>E. brevimanus</i>	0	2	8	4	8-9	16	14	ND	0	6	8	21
<i>E. lineatus</i>	0	6	7	4	13	21	19	13	0	6	9	22
<i>D. peruvianus</i>	0	3	4-5	4	9	12	10	9	0	5	5	17

Con base en el número de branquiespinas presentes en la rama inferior del primer arco branquial se determinaron dos grupos de taxa: el más numeroso con 15 a 19 (*E. lineatus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.), que contrasta con uno menos numeroso, con 9 a 13 (*E. axillaris*, *E. brasilianus*, *E. brevimanus* y *E. mexicanus*). En los casos de *D. auratus* y *D. peruvianus*, éstos se asocian con el primer grupo debido a la presencia de 11 a 12 Be en la rama inferior.

En ambos grupos las branquiespinas de la rama superior son delgadas, muy numerosas y algo más largas (más que aquéllas de la rama inferior). En relación con el número total de branquiespinas del primer arco branquial, se observaron dos patrones distintivos: uno menor de 35 y otro mayor de 35. *Diapterus peruvianus* se ubica dentro del primer grupo, debido a que su número no es mayor de 31 (Tabla XXV).

Tabla XXV. Número de branquiespinas totales por cada arco branquial (AB = rama inferior + rama superior). ND (no determinado).

ESPECIE	AB 1	AB 2	AB 3	AB 4
<i>E. brasilianus</i>	34	ND	ND	ND
<i>E. mexicanus</i>	34 - 35	22	25	22
<i>E. plumieri</i>	37	28	26	35 - 36
<i>Eugerres</i> sp.	36 - 37	30	28	36
<i>E. axillaris</i>	34	29	32	34
<i>E. brevimanus</i>	33	24	30	ND
<i>E. lineatus</i>	39 - 40	31	33 - 34	39
<i>D. peruvianus</i>	30-31	20	20 - 21	30

El **ceratobranquial 5** (quinto par de arcos branquiales), conocido también como placa faríngea, es un hueso de forma triangular caracterizado por la presencia de dientes robustos molariformes en su parte central y dientes cónicos o caniniformes en su periferia; la dentición faríngea de tipo molariforme, representa un carácter cuasi exclusivo del género *Eugerres* (aunque en *Gerres* los dientes son robustos y circulares en su superficie, muy parecidos a los molariformes). La principal diferencia se observa en el arreglo o disposición que muestra la dentición molariforme en la placa faríngea.

5.7.2 Esqueleto Axial

5.7.2.1 COLUMNA VERTEBRAL

El eje axial del cuerpo, como en la mayoría de los teleósteos, se compone de un total de 24 vértebras, 10 son precaudales y 14 caudales (Fig. 30). Este número, característico de los guerreidos americanos es una condición basal dentro del grupo de los Percoideos (Gosline, 1968, 1971; Johnson, 1984). Y por otro lado distingue a sus especies en etapas larvarias (como: *E. lineatus sensu stricto*) de aquéllas que pertenecen a la familia Haemulidae y que poseen mayor número de vértebras totales (26 - 27) según Ortiz-

Galindo (1991).

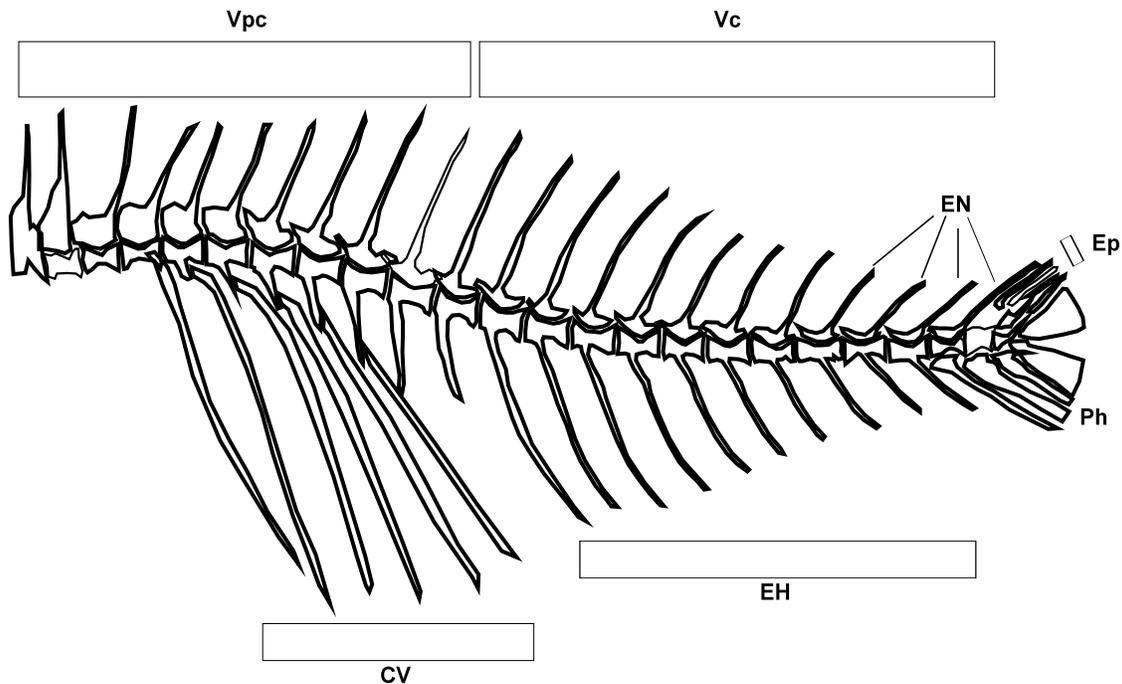


Figura 30. Esqueleto axial de las especies del género *Eugerres*. Vértebra precaudales (Vpc), vértebras caudales (Vc), costillas ventrales (CV), espinas hemales (EH), espinas neurales (EN), epurales (Ep) y parahipural (Ph).

Aquí se observa en *Eugerres* y *Diapterus peruvianus* que el primer arco y la primera espina neurales son estructuras autógenas, situación que se ha reportado para *D. auratus* (Kobelkowsky, 2004) y *D. rhombeus* (Barceló-Márquez, 1998). Lo anterior permite determinar su carácter distintivo para la mayoría de los Perciformes (Ford, 1938) y su presencia constante entre los miembros de la familia Gerreidae.

Las espinas hemales comienzan en la onceava vértebra, donde se inicia el conjunto de vértebras caudales, las cuales incluyen los centros pleurales y el urostilo. Las vértebras 22, 23 (centros pleurales 2 y 3, respectivamente) y 24 (urostilo) y presentan modificaciones a nivel de sus espinas y arcos neurales. Las espinas hemales se modifican como autógenas

y forman los parahipurales. Estas modificaciones son el soporte de los elementos que forman la aleta caudal (Barceló-Márquez, 1998).

5.7.2.2 COMPLEJO HIPURAL

Este complejo, que se localiza en la parte posterior de la columna vertebral de estos peces, representa una modificación de las cinco últimas vértebras que componen su esqueleto axial. Andreatta (1979) mencionó que el esqueleto caudal tiene un plano de organización estructural característico del suborden Percoidei, en los cuales por lo general se observa una tendencia hacia la completa fusión de los hipurales HI - HII y HIII - HIV, lo que podría derivar en la formación de estructuras más simples o placas óseas únicas en los percoideos más evolucionados (Gosline, 1961, 1968).

Andreatta (1979) estableció como de tipo “*Acentraux Stégoures*” el esquema de fusión que se presenta en los guerreidos, en el cual se observa la unión de los centros urales I y II en una sola placa, los que a su vez se unen al centro pleural 1 (CP1 + CUI + CUII) y forman el urostilo. El plano estructural del esqueleto caudal de *Eugerres* y *Diapterus*, corresponde a la organización general de los Percoidei y en forma específica a la familia Gerreidae, según Johnson (1984):

$$\frac{5 / 3 / 2 / 2}{I - II; III - IV}$$

Con base en esta fórmula, se establece que el complejo caudal de estas especies (Fig. 31) consiste de cinco hipurales (H), de los cuales HI - HII y HIII - HIV se fusionan; tres epurales (Ep); dos pares de uroneurales (UN) y dos espinas hemales autógenas (EH), asociadas a los centros pleurales CP2 y CP3. Adicionalmente, se presenta un parahipural (PH) con una hipuroapófisis (PHA) bien desarrollada, un urostilo (CP1+CUI-CUII), un CP2 con un arco neural bastante desarrollado y con un *dorsum* alto o cóncavo y con forma sigmoidea (poco variable entre las especies analizadas). Se presentan, además, diecisiete radios caudales principales, 9 dorsales (RPD) + 8 ventrales (RPV), y un número variable de radios

procurrentes dorsales (Rpd) y ventrales (Rpv), además de una espina neural (EN3) que se asocia al CP3 (Tabla XXVI) .

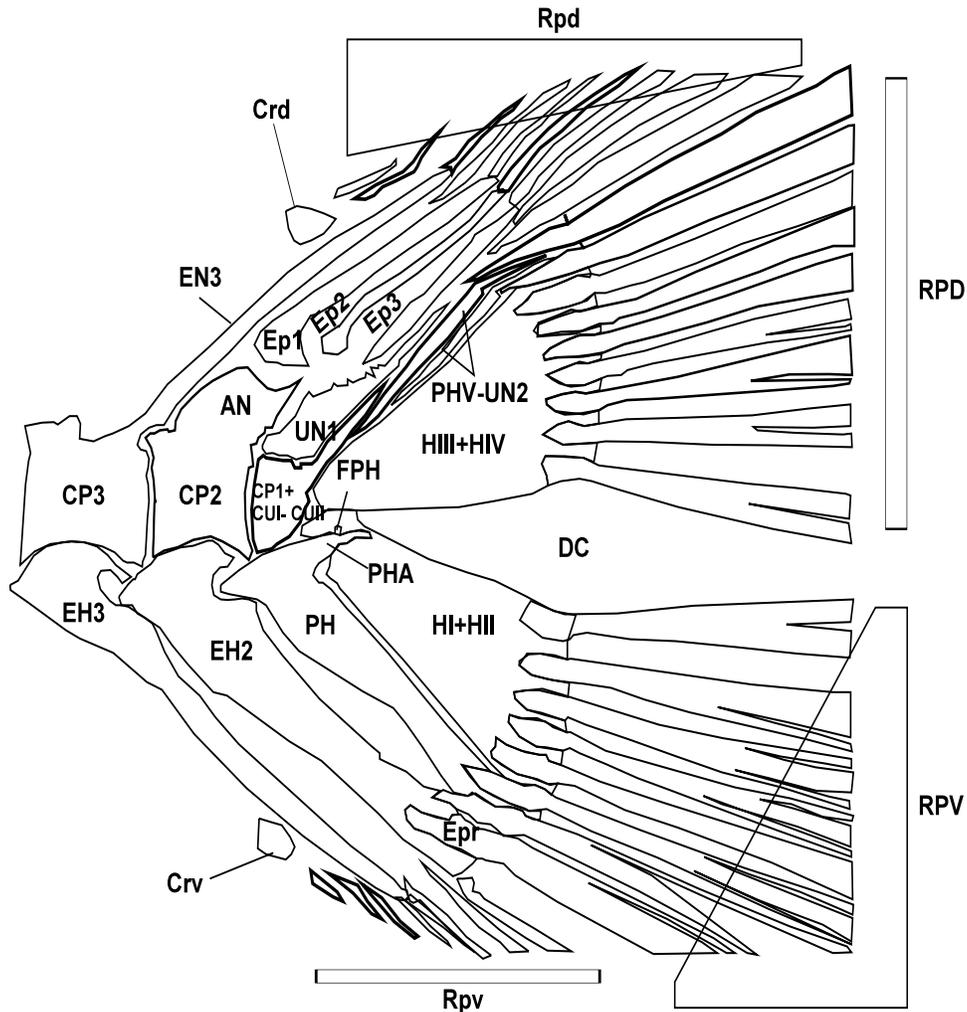


Figura 31. Plano estructural del esqueleto caudal de las especies del género *Eugerres*. Cartílagos radiales: dorsal (Crd) y ventral (Crv), centros pleurales (CP), centros urales (CU), diastema caudal (DC), espina neural (EN3), espina hemal (EH3), epurales (Ep), espuela procurrente (Epr), foramen parahipural (FPH), hipurales (H), parahipural (PH), apófisis del parahipural (PHA), radios principales caudales: dorsales (RPD) y ventrales (RPV) y radios procurrentes: dorsales (Rpd) y ventrales (Rpv) y urostilo (CP1+CUI-CUII).

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tabla XXVI. Número de radios principales caudales: dorsales (RPD) y ventrales (RPV); radios procurrentes: dorsales (Rpd) y ventrales (Rpv), moda entre paréntesis. Forma del epural1 (Ep1). Presencia de cartílagos radiales: dorsal (Crd) y ventral (Crv); espuela procurrente (Epr).

ESPECIE	RPD	RPV	Rpd	Rpv	EP1	Crd	Crv	Epr
<i>E. brasilianus</i>	9	8	7-8 (7)	7	gancho-delgado	si	si	si
<i>E. mexicanus</i>	9	8	9-11 (10)	8 - 10 (9)	gancho-grueso	si	si	si
<i>E. plumieri</i>	9	8	8-10 (9)	8 - 10 (8)	gancho-delgado	si	si	si
<i>Eugerres</i> sp.	9	8	9-11 (9 y 10)	8 - 10 (8 y 9)	gancho-delgado	si	si	si
<i>E. axillaris</i>	9	8	8	7 - 8 (8)	gancho-delgado	si	si	si
<i>E. brevimanus</i>	9	8	10-11 (11)	9 - 10 (9)	campana	si	si	si
<i>E. lineatus</i>	9	8	9-10 (9)	8 - 9 (8)	gancho-grueso	si	si	si
<i>D. peruvianus</i>	9	8	9-11 (11)	8 - 10 (10)	gancho-delgado	si	si	si

La fusión de los hipurales forma dos placas hipúricas: una dorsal (HIII + HIV) y una ventral (HI + HII), separadas por la diastema caudal (DC). La placa hipúrica ventral tiene un foramen parahipural (FPH) que indica una fusión parcial de los hipurales I-II. En relación con la posición de las terceras espinas neural (NEU3) y hemal (EH3), se presenta asociado un cartílago radial dorsal (Crd) y uno ventral (Crv), respectivamente; también es notable la presencia de una "espuela" procurrente (Epr). Contrasta con lo indicado por De la Cruz-Agüero (2001) ya que no se observó ningún grado de fusión entre el epural uno (Ep1) y el NU3 en las especies de *Eugerres* y *D. peruvianus*. Considerando el grado de ensanchamiento del Ep1, fue posible definir tres patrones diferenciales entre las especies: (1) forma de canino o gancho delgado (*E. axillaris*, *E. brasilianus*, *E. plumieri*, *Eugerres* sp. y *D. peruvianus*), (2) gancho de base gruesa (*E. lineatus* y *E. mexicanus*) y (3) base en forma de campana (*E. brevimanus*).

5.7.3 Esqueleto Apendicular

5.7.3.1 ALETA ANAL

La fórmula anal característica de la mayoría de las especies de *Eugerres* y *D. peruvianus*, consta de 11 elementos (tres espinas y 8 radios ramificados) con algunas variaciones y con excepción de *E. brasilianus*, cuya aleta anal se compone de 10 elementos (III espinas y 7 radios). Esto contrasta mucho con otras especies y además constituye una característica exclusiva para esta especie dentro de la familia Gerreidae.

Soportes de la Aleta Anal

Los primeros pterigióforos se presentan con una fórmula estructural 2/1/1/1+1/ que indica la presencia de un pterigióforo anal (entre las espinas hemales 10-11), que sostiene dos espinas supernumerarias; posteriormente se presentan dos pterigióforos individuales (entre los espacios interneurales 12 y 13) que dan soporte a la tercera espina y primer radio anal, respectivamente; más dos pterigióforos situados en el espacio interhemal 14. A partir del decimo quinto espacio se observan variaciones en la interdigitación de los pterigióforos (con relación a la posición de las espinas hemales); de acuerdo con esto fue posible determinar la existencia de tres tipos de arreglo estructural de los soportes de la aleta anal en estos grupos de peces (Tabla XXVII).

En los dos grupos se presentan nueve pterigióforos proximales (Ptp) y el estribo; de acuerdo con el esquema anterior, el primero sostiene a las tres primeras espinas anales, los siguientes ocho dan soporte a los primeros siete radios y el estribo a los dos últimos radios ramificados (Fig. 32).

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tabla XXVII. Arreglo estructural de los pterigióforos anales en relación con la posición de las espinas interhemales y vértebras asociadas. C (cráneo), B (espacio interhemal), Pt (pterigióforo).

Tipo I. Característico de *E. axillaris*. y *E. mexicanus*

C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	B					
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2		1	1	1+1	1+1	1+1	0	0	Pt					
Aleta anal																								

Tipo II. Característico de *D. peruvianus.*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*

C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	B					
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2		1	1	1+1	1	1+1	1	0	Pt					
Aleta anal																								

Tipo III. Característico de *E. brasilianus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.

C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	B					
	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2		1	1	1+1	1+1	1	1	0	Pt					
Aleta anal																								

La forma del primer Ptp es alargada o lanceolada y proporciona soporte a los divertículos posteriores de la vejiga gaseosa; su base (radial proximal) es ancha y disminuye gradualmente hacia su porción anterior (radial distal), donde termina en punta; la morfología del radial proximal puede ser redonda o rectangular, variando según la especie (Fig. 33).

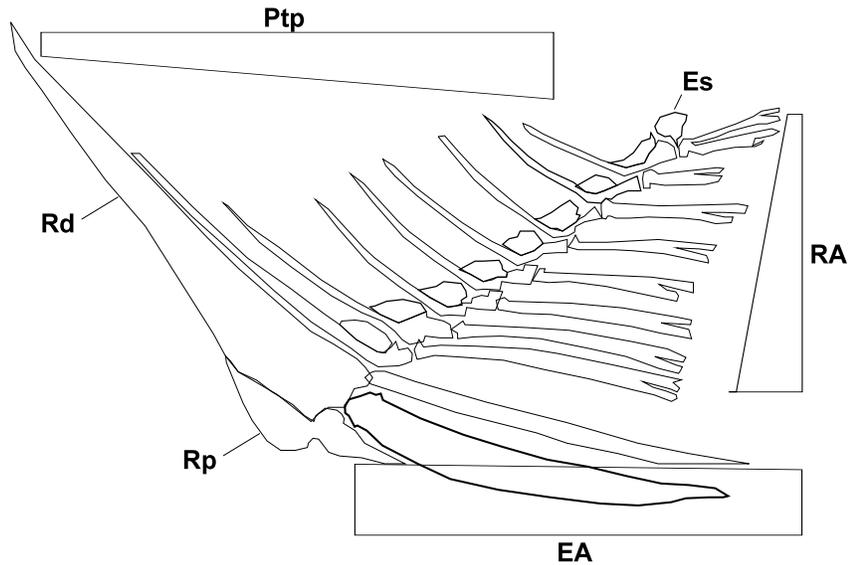


Figura 32. Arreglo estructural de los soportes de la aleta anal en *Eugerres*. EA (espinas anales), Es (estribo), Ptp (pterigióforo proximal), RA (radios anales), radial dorsal (Rd) y Rp (radial proximal).

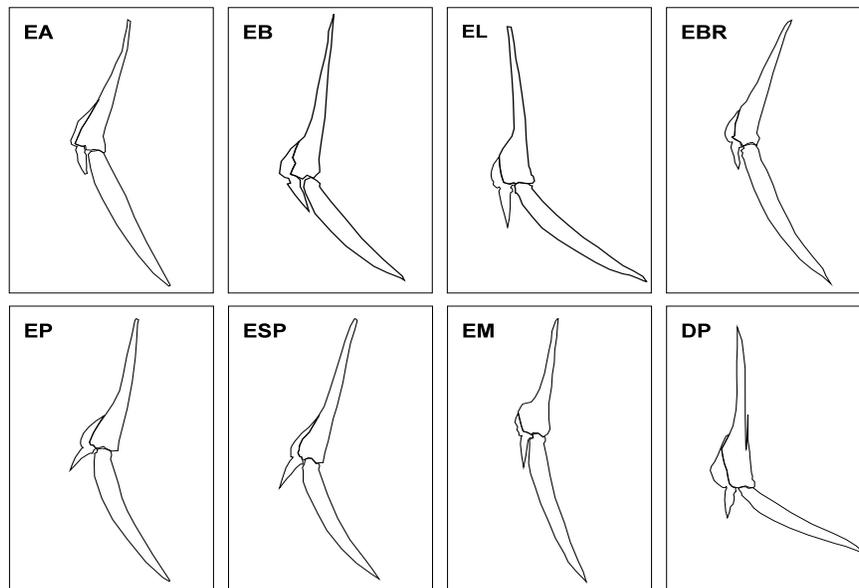


Figura 33. Segunda espina anal en *Eugerres*: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBR (*E. brasiliensis*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*).

5.7.3.2 ALETA DORSAL

La aleta dorsal en los guerreidos es continua y está frecuentemente formada por 19 elementos: 9 espinas y 10 radios. Tanto la continuidad como la reducción gradual de los radios posteriores son consideradas características constantes entre los percoideos (Johnson, 1984).

Huesos predorsales

Las fórmula predorsal 0/0/0+2/1+1, observada en las especies de *Eugerres* y *D. peruvianus*, indica la presencia de tres huesos predorsales en posición anterior a los pterigióforos o soportes de la aleta dorsal, cada uno de los cuales se inserta en los espacios interneurales 1 a 3 y no sostienen ninguna espina dorsal (Fig. 34). En el tercer espacio interneurales se presenta un pterigióforo que sostiene dos espinas supernumerarias más otros dos pterigióforos insertos en el espacio interhemal 4.

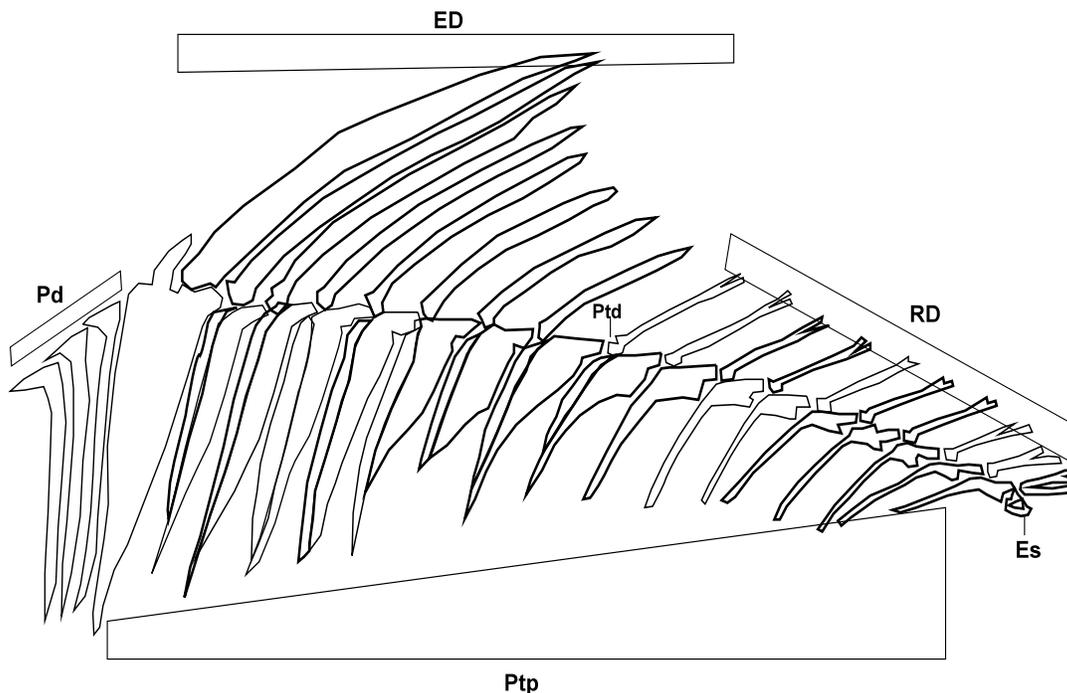


Figura 34. Soportes de la aleta dorsal en especies de *Eugerres*. ED (espinas dorsales), Es (estribo), Pd (huesos predorsales), Ptd (pterigióforo distal), Ptp (pterigióforo proximal) y RD (radios dorsales).

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

Tal número de predorsales se considera como una condición primitiva (Johnson, 1984) y definitiva del suborden Percoidei; de acuerdo con la fórmula 0/0/0+2, que fue definida por Ahlstrom et al. (1976), fue posible determinar tres diferentes patrones de interdigitación entre los pterigióforos dorsales y los espacios interneurales (Tabla XXVIII).

Tabla XXVIII. Arreglos de los huesos predorsales (Pd), pterigióforos (Pt) y vértebras asociadas. Interneurales (IN), cráneo (C).

Tipo I. Predorsales en *E. mexicanus*.

Predorsales			Primera aleta dorsal							Segunda aleta dorsal														
1	1	2	1+1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1+1	1	1	1	0	0	P-Pt					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	IN					
C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24

Tipo II. Predorsales en *E. brevimanus* y *E. lineatus*.

Predorsales			Primera aleta dorsal							Segunda aleta dorsal														
1	1	2	1+1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1+1	1	1	0	0	P-Pt					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	IN					
C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24

Tipo III. Predorsales en *D. peruvianus*, *E. axillaris*, *E. brasilianus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.

Predorsales			Primera aleta dorsal							Segunda aleta dorsal														
1	1	2	1+1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1+1	1	1+1	0	0	0	P-Pt					
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	IN					
C	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24

Soportes de la aleta dorsal

Se presentan un total de 17 pterigióforos dorsales proximales e igual número de dorsales distales, más el estribo. Las espinas dorsales están sostenidas por los primeros siete pterigióforos, la primera y segunda espina comparten un pterigióforo en común; los siguientes nueve pterigióforos soportan cada uno un radio dorsal y el estribo da soporte al último radio dorsal que está bifurcado en su base (Fig. 34).

En la mayoría de las especies de *Eugerres* y *Diapterus* la morfología de las espinas

dorsales y pterigióforos asociados se presenta con una primera espina pequeña o reducida, seguida de una segunda espina dorsal larga y gruesa, que con frecuencia tiene un perfil curvo. Una excepción a esta forma se presenta en *E. mexicanus*, cuya segunda espina dorsal es recta y gruesa, con un pterigióforo proximal más pequeño (Fig. 35).

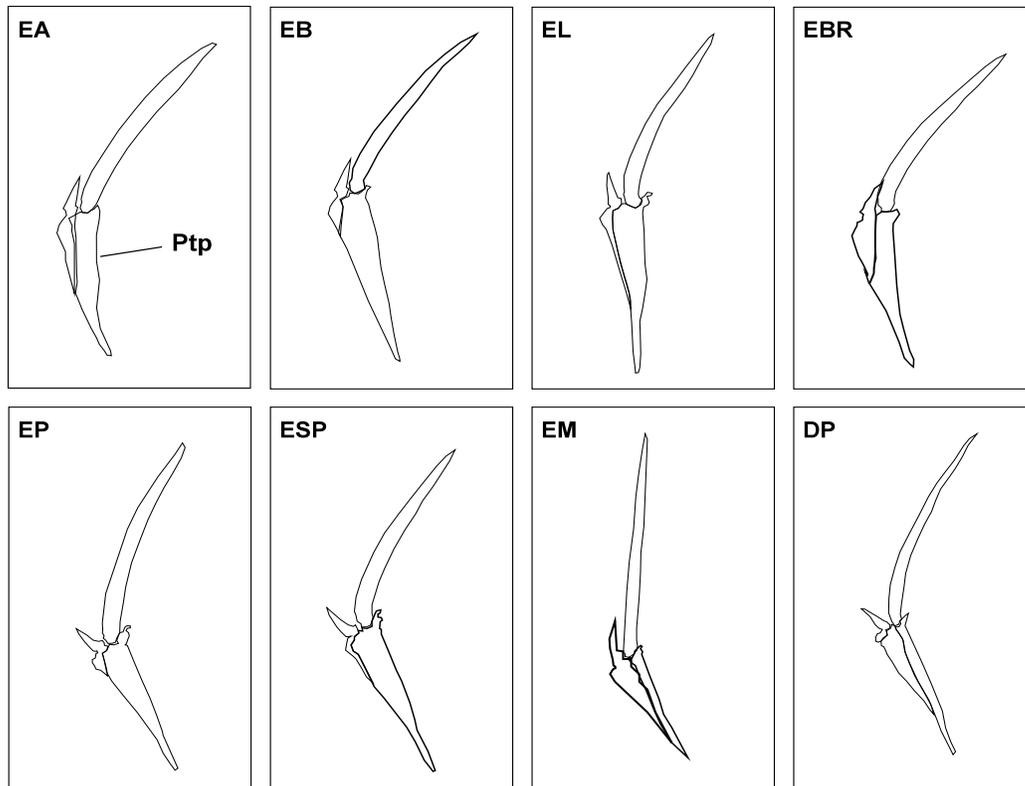


Figura 35. Espinas dorsales en *Eugerres*: EA (*E. axillaris*), EB (*E. brevimanus*), EL (*E. lineatus*), EBRA (*E. brasilianus*), EP (*E. plumieri*), ESP (*Eugerres* sp.), EM (*E. mexicanus*) y DP (*D. peruvianus*). Ptp (pterigióforo proximal).

5.8. ANÁLISIS DE CARACTERES

Los datos morfológicos (merísticos y osteológicos) se resumen en una matriz de datos (anexo 2), formada por 10 taxones (incluye un ancestro hipotético) y 30 caracteres (25 binarios + 5 multiestado). El orden de éstos sigue la regionalización anatómica de los peces, iniciando por la región cefálica hasta el esqueleto caudal. La determinación del estado plesiomórfico o ancestral de los caracteres se hizo con base en el criterio de comparación con el grupo externo (Lipscomb, 1998), que en este caso corresponde a las especies del género *Diapterus* y un ancestro hipotético.

5.8.1 Caracteres morfológicos y merísticos

8.1.1 REGIÓN CEFÁLICA

1. Labios delgados y no deprimidos ventralmente (0); o gruesos y ventralmente deprimidos (1). En estos peces los labios con frecuencia son delgados y no deprimidos ventralmente, excepto en *E. brevimanus* y *E. mexicanus*. La condición “labios delgados” se relaciona con la estructura del aparato bucal y tipo de alimentación que los caracteriza (Schaeffer & Rosen, 1961; Cyrus & Blaber, 1982b). Por lo tanto y con base en su presencia en los grupos externos, se consideró un carácter ancestral o plesiomórfico.

2. Surco premaxilar sin escamas en su parte anterior (0); o cubierto por escamas pequeñas y caedizas (1). En casi todos los guerreidos el surco o proceso premaxilar carece de escamas, con excepción de *Eucinostomus gula* donde una hilera de escamas lo constriñe o cruza (Randall & Vergara, 1977; Matheson & McEachran, 1984; De la Cruz-Agüero, 2001; Gilmore & Greenfield, 2002) y *E. brasiliensis* lo tiene cubierto por pequeñas escamas o éstas son visibles en sus márgenes. Lo anterior permitió determinar la ausencia de escamas como una característica ancestral en el grupo.

3. Menos de 15 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial (0); o más de 15 branquiespinas (1). Con base en el criterio del número de branquiespinas (utilizando

los valores modales) fue posible definir dos grupos dentro de *Eugerres*: I) *E. axillaris*, *E. brasiliensis*, *E. brevimanus*, *E. mexicanus* y *Eugerres* sp., con el carácter ancestral presente también en *D. auratus* y *D. peruvianus*, y II) *E. lineatus* y *E. plumieri*, con el carácter derivado o apomórfico.

5.8.1.2 REGIÓN POSTCEFÁLICA

4. Cuerpo alto y comprimido (0); o cuerpo mediano y grueso (1). Entre los miembros de *Eugerres*, se distingue una forma corporal elevada y comprimida, también presente en *Diapterus*. Sin embargo, destaca *E. mexicanus*, ya que su cuerpo es menos elevado, largo y grueso en sección transversal. Esta última podría considerarse un carácter autapomórfico dentro de la familia Gerreidae.

5. Origen de la aleta dorsal (primera espina dorsal), situado en el margen de las aletas pectorales y pélvicas (0); o posterior al margen de éstas (1). Destaca *E. mexicanus*, cuya aleta dorsal se origina detrás del origen de las aletas pectorales y pélvicas. El origen de la aleta dorsal opuesta al margen de estas últimas representa una característica común en la familia y por ende una condición ancestral. Esta condición derivada prevalece durante casi todas las etapas de su vida.

6. Ausencia de estrías longitudinales en el cuerpo (0); o presencia de estrías longitudinales (1). Una característica distintiva de los *Eugerres* es la presencia de estrías o líneas de color pardo - oscuro en ambos lados del cuerpo, que difiere de la coloración plateada uniforme característica de las especies del género *Diapterus*. En otros gerreidos, los patrones de pigmentación son muy diferentes, como en el caso de *G. cinereus* y *G. similimus* donde se presentan barras verticales y *Eucinostomus* con manchas en el cuerpo.

7. Aleta anal con tres espinas y ocho radios (0); o con tres espinas y siete radios (1). La condición más basal dentro de los Percoidei es la presencia de tres espinas en la aleta anal y el número de radios puede variar de 4 a 101 (Johnson, 1984). En la familia Gerreidae, con excepción de *Ulaema lefroyi* y *D. rhombeus* que sólo tienen dos espinas anales, en general se presenta un intervalo de 1 a 9 elementos en esta aleta (Randall & Vergara, 1977; Gilmore & Greenfield, 2002), que podría corresponder a una condición ancestral. Dentro del género en cuestión sólo *E. brasiliensis* presenta una fórmula anal diferente o derivada, con tres espinas y siete radios; tal condición es compartida con las especies del género *Gerres* (*G. cinereus* y *G. similimus*).

8. De 34 a 40 escamas con poro sobre la línea lateral (0); o de 40 a 51 escamas sobre la línea lateral (1). Las especies de *Eugerres*, en su mayoría, presentan escamas relativamente grandes y con un número inferior a 40; excepto *E. mexicanus* que se distingue por tener escamas pequeñas y más numerosas. El carácter plesiomórfico se presenta también en los grupos externos (*D. auratus* y *D. peruvianus*).

5.8.2 Caracteres osteológicos

5.8.2.1 REGIÓN CEFÁLICA

9. Perfil elevado de la cresta supraoccipital, con base medianamente amplia en sentido antero - posterior (0); o perfil de la cresta atenuado y base amplia (1). Casi todas las especies de *Eugerres* y *Diapterus* tienen una cresta bastante desarrollada la cual, de acuerdo con Andreatta & Barbiéri (1981) y Barceló-Márquez (1998), representa una condición derivada dentro del grupo de los guerreidos. En contraste, *E. mexicanus* es la única con una estructura menos desarrollada o atenuada y más amplia en su base, una característica compartida con *G. cinereus* y *Eucinostomus* spp. (Andreatta, 1989).

10. Proceso antero - dorsal del subopérculo largo, delgado y con forma de aguja (0); menos largo, algo grueso y con forma lanceolada (1); o proceso muy corto, algo grueso

y con forma de gancho (2). La presencia de un proceso desarrollado es un carácter que distingue a las especies de *Diapterus*, pues en casi todos los miembros de *Eugerres* dicha estructura tiene forma lanceolada, excepto en *E. brevimanus* y *E. mexicanus* donde es más corto y con forma de gancho.

11. Margen inferior del subopérculo aserrado (0); o margen inferior no aserrado (1). La presencia de aserraciones en la serie opercular es una condición común en los percoideos basales (Day, 2002) y constante en *D. auratus*, así como en todas las especies de *Eugerres*, pero ausente en *D. peruvianus*.

12. Apófisis dorsal del interopérculo con forma dactilar y obtusa (0); dactilar y aguda (1); o reducida y angular (2). Entre las especies de *Eugerres*, la apófisis manifiesta diversas formas y contrasta con el tipo dactilar grueso y obtuso de *Diapterus*. En percoideos basales, como *Lutjanus campechanus* (Potthoff et al., 1988) y *Centropomus undecimalis* (Potthoff & Tellock, 1993), la forma de la apófisis del interopérculo es reducida.

13. Margen inferior del interopérculo liso o sin aserraciones (0); o con margen aserrado (1). Se considera que la existencia de aserraciones en los márgenes de los huesos que forman la serie opercular es una característica basal dentro de los percoideos (Day, 2002). En todos los *Eugerres* se observan márgenes aserrados; este carácter no fue evidente en los miembros de *Diapterus*.

14. Margen inferior del lacrimal liso o sin aserraciones (0); o con margen aserrado (1). La aserración de este hueso es un carácter que distingue a *Eugerres* de otros géneros de la familia Gerreidae (Deckert & Greenfield, 1987).

15. Margen inferior del yugal liso o sin aserraciones (0); o con margen aserrado (1). De manera constante, el yugal en *Eugerres* es aserrado en su margen inferior y contrasta con

D. auratus y *D. peruvianus* que tienen márgenes lisos.

16. Proceso ascendente del premaxilar delgado (0); o grueso (1). Los guerreidos en general, se caracterizan por presentar un proceso ascendente de la premaxila muy desarrollado y en estrecha relación con su boca protusible (Gregory, 1933; Andreatta, 1988; Kobelkowsky & Alemán-Rivero, 2000). Esto representa un carácter especializado en los percoideos basales (Carpenter, 1990; Barceló-Márquez, 1998). Sólo *E. brevimanus* y *E. mexicanus* manifiestan una condición diferente a la forma delgada ancestral en este proceso.

17. Proceso maxilar del hueso premaxilar con forma dactilar (0); de campana (1); o triangular (2). Los guerreidos se distinguen de otros percoideos por la forma tan particular de su hueso premaxilar y estructuras anexas, de manera general se distinguen tres tipos de procesos maxilares: dactilar (*E. lineatus*, *E. mexicanus*, *D. auratus* y *D. peruvianus*), campaniforme (*E. axillaris*, *E. plumieri*, *Eugerres* sp. y *G. cinereus*) y triangular (*E. argenteus*, *E. brevimanus* y *E. brasilianus*).

18. Proceso caudal del premaxilar redondo (0); o rectangular (1). En las especies analizadas se observaron estos dos tipos de procesos caudales; la forma redonda fue la más constante, excepto en *E. mexicanus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp., que presentan la condición derivada.

19. Proceso caudal del maxilar romo (0); o recto (1). Dos formas distintivas fueron observadas en la forma de este proceso en los guerreidos examinados, destacando el perfil recto presente en *E. argenteus*, *E. brevimanus*, *E. mexicanus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.

20. Dentario esbelto (0); o grueso (1). En la mayoría de las especies de guerreidos se presenta un dentario grueso que contrasta con el hueso esbelto de *D. auratus* y *D. peruvianus*.

21. Articular delgado (0); o elevado (1). Con excepción de *D. auratus* y *D. peruvianus*, los guerreidos examinados presentan un hueso articular alto.

22. Urohial alto y con forma de timón (0); alto y con forma de la silueta de un ave(1); o delgado y con forma de ala extendida (2). El urohial es quizá la estructura que permite separar con mayor claridad a los géneros de esta familia; se puede clasificar como alto o delgado y formas adicionales.

23. Placas faríngeas y faringobranquiales (quinto par de arcos branquiales) con dientes cónicos o caniniformes en el centro y setiformes en los márgenes (0); o placas faríngeas con dientes de tipo molariforme en el centro y setiformes en sus márgenes (1). La diferencia en el tipo de dentición faríngea de los géneros *Diapterus* (caninos) y *Eugerres* (molares), constituye un carácter diagnóstico (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987).

24. Más de 10 branquiespinas en el ceratobranquial 1 (0); o menos de 10 branquiespinas (1). Con base en el número de branquiespinas presentes en esta estructura del arco branquial se distinguen dos patrones generales: uno mayor de 10 (*D. auratus*, *E. mexicanus*, *E. lineatus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.) y otro menor (*E. axillaris*, *E. brasilianus*, *E. brevimanus* y *D. peruvianus*).

5.8.2.2 REGIÓN POSTCEFÁLICA

25. Interdigitación (ver tabla XXVIII) de los soportes de la aleta dorsal (predorsales + pterigióforos) y espinas neurales de tipo III (0); de tipo II (1); o de tipo I (2). El tipo de interdigitación más frecuente fue el III, presente en: *D. auratus*, *D. peruvianus*, *E. axillaris*,

E. brasiliensis, *E. plumieri* y *Eugerres* sp. El tipo II solamente se observó en *E. brevimanus* y *E. lineatus*. El tipo I exclusivamente en *E. mexicanus*.

26. *Interdigitación* (ver tabla XXVII) *de los soportes de la aleta anal (espina interhemal + pterigióforos) de tipo II (0); de tipo III (1); o de tipo I (2)*. Los tres tipos de interdigitación de los pterigióforos anales se presentan en las especies: tipo I (*E. axillaris* y *E. mexicanus*), tipo II (*D. auratus*, *D. peruvianus*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*) y tipo III (*E. brasiliensis*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.).

27. *Fusión entre el uroneural 1 y arco neural especializado del centro pleural 2, mayor a la mitad de la longitud de la estructura formada por ambos elementos (0); o fusión menor a la mitad de esta longitud (1)*. Como un contraste con lo establecido por De la Cruz-Agüero (2001), en *Eugerres* se observó una fusión menor a la mitad de la longitud de la mencionada estructura; sin embargo, en *Diapterus* el nivel de fusión coincide con lo reportado por este autor.

28. *Fusión completa entre el epural 1 y la espina neural 3 del centro pleural 3 (0); o sin fusión entre ambas estructuras (1)*. Tanto *D. auratus* como *D. peruvianus* presentan la condición ancestral; mientras que en las especies de *Eugerres* no se muestra ningún grado de fusión.

29. *Cartílago opistural ausente (0); o presente (1)*. En todas las especies de *Eugerres* se observó dicha estructura. Por lo contrario, en *D. auratus* y *D. peruvianus* este carácter no se presenta.

30. *Más de 20 radios procurrentes (0); o menos de 20 (1)*. De acuerdo con De la Cruz-Agüero (2001), *D. peruvianus*, *E. lineatus* (*sensu stricto*) y *E. plumieri* presentan un reducido número. Sin embargo, con base en los resultados de este estudio, sólo *E.*

brasilianus, *E. brevimanus* y *E. lineatus* presentan esta condición derivada.

5.8.3 Análisis filogenético

El análisis de parsimonia, con base en el método de búsqueda heurística para 30 caracteres en siete especies del género *Eugerres*, generó cuatro árboles de mayor parsimonia con longitud (L) de 46 pasos, índice de consistencia (CI) = 78, índice de homoplasias (IH) = 21 e índice de retención (RI) = 79. El árbol de consenso estricto (Fig. 36), muestra una topología compuesta por nueve nodos y diversas ramificaciones, las cuales incluyen el grupo interno formado por el complejo del género *Eugerres* (nodo D) y los grupos externos formados por *Diapterus* (grupo hermano, nodo C) y un ancestro hipotético (nodo A).

Debido al interés del presente trabajo, se inicia con la descripción del cladograma que contiene al grupo interno y las ramificaciones (clados y taxones terminales) que de éste derivan. Asimismo, se enumeran los caracteres sinapomórficos, autapomórficos y homoplasias que definen cada uno de los clados.

NODO D

Este clado que demuestra la monofilia del género *Eugerres*, quedó definido por diez caracteres no homoplásicos o sinapomorfias estrictas:

- [carácter 6] presencia de estrías longitudinales en el cuerpo
- [carácter 13] margen inferior del interopérculo aserrado
- [carácter 14] lacrimal aserrado
- [carácter 15] yugal aserrado
- [carácter 20] dentario grueso
- [carácter 21] articular elevado
- [carácter 23] dentición faríngea molariforme
- [carácter 27] fusión entre uroneural 1 - arco neural, mayor a la mitad de la longitud de la

estructura formada por ambos elementos

- [carácter 28] fusión entre epural 1 - espina neural 3 presente
- [carácter 29] presencia de cartílago opistural

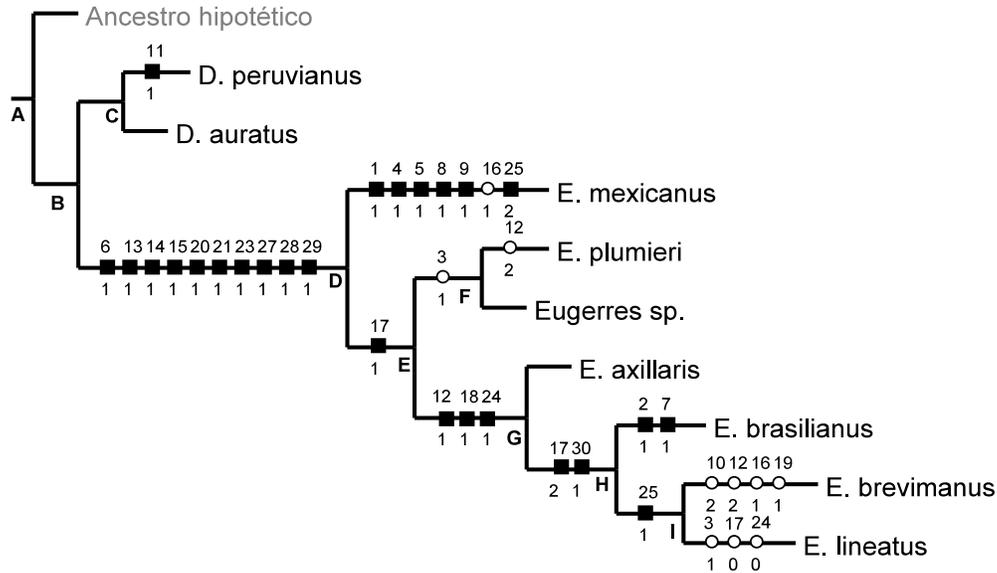


Figura 36. Cladograma generado por el análisis de parsimonia de los caracteres morfológicos y osteológicos observados en el grupo interno (nodo D) y grupos externos (nodos A y C). L = 46 pasos, IC = 78 e IR = 79. Cuadros en color negro indican caracteres no homoplásicos (sinapomorfias o autapomorfias) y círculos en blanco, aquéllos que son homoplásicos (paralelismos o reversiones). Números superiores señalan el carácter y el inferior su estado de carácter.

Las ramificaciones de este nodo contienen al grupo interno y separan a la especie dulceacuícola, representada en la rama D₁, del clado formado por las especies marinas del género (rama D₂, nodo E). De manera particular, la rama D₁ quedó definida por seis caracteres no homoplásicos (autapomórficos):

- [carácter 1] labios gruesos y ventralmente deprimidos

- [carácter 4] cuerpo mediano y grueso en sección transversal
- [carácter 5] origen de la aleta dorsal posterior al origen de las pélvicas y pectorales
- [carácter 8] de 41 a 50 escamas sobre la línea lateral
- [carácter 9] perfil atenuado de la cresta supraoccipital
- [carácter 25] interdigitación de los pterigióforos dorsales de tipo I y una homoplasia:
- [carácter 16] proceso ascendente del premaxilar grueso

NODO E:

Este nodo lo define una sinapomorfia estricta, representada por la presencia de un proceso maxilar del hueso maxilar en forma de campana [carácter 17]. Las ramificaciones que derivan de este nodo permiten distinguir dos grandes grupos: uno formado por *E. plumieri* y la forma nueva de *Eugerres*, con distribución en la vertiente del Atlántico (rama E₁, nodo F) y otro grupo compuesto por especies con distribución Atlántico-Pacífico (rama E₂, nodo G).

NODO F

De manera particular, el nodo F está definido por una homoplasia que es debida a la presencia de un número mayor de 15 branquiespinas en la rama inferior del primer arco (carácter 3), la cual representa un carácter convergente entre este clado y la especie del Pacífico *E. lineatus*. La rama F₁, que incluye al taxón terminal *E. plumieri*, se determina por una homoplasia representada por el carácter 12 (presencia de una apófisis del hueso interopercular reducida y con forma angular), que es una característica convergente con *E. brevimanus*, cuya distribución se restringe al Pacífico oriental tropical.

Por otro lado, la rama F₂ incluye a la nueva forma de *Eugerres* y se define por el conjunto de sinapomorfias que determinan la monofilia del género y aquéllas compartidas con su especie hermana *E. plumieri*:

- [carácter 3] presencia de un número mayor de 15 branquiespinas en la rama inferior del primer arco
- [carácter 17] proceso maxilar del hueso maxilar en forma de campana
- [carácter 19] proceso caudal del maxilar recto

NODO G

Este nodo se encuentra definido por tres caracteres no homoplásicos o sinapomorfias estrictas:

- [carácter 12] presencia de una apófisis del hueso interopercular reducida y con forma angular
- [carácter 18] proceso caudal del hueso premaxilar de forma recta
- [carácter 24] menos de 10 branquiespinas en el hueso ceratobranquial 1

La rama G_1 contiene a la especie *E. axillaris* y está definida por una autapomorfia representada por el carácter 26 (interdigitación de los pterigióforos de la aleta anal de tipo 1) que es convergente con *E. mexicanus*. Este clado también se define por todas aquellas sinapomorfias que distinguen al nodo G.

Por otra parte, la rama G_2 está compuesta por especies con distribución Atlántico-Pacífico (nodo H) y definida por dos sinapomorfias estrictas:

- [carácter 17] proceso maxilar del hueso maxilar en forma de campana
- [carácter 30] menos de 20 radios procurrentes en la aleta caudal

NODO H

Este nodo muestra dos ramas principales, la rama H_1 está determinada por dos autapomorfias que definen a la especie *E. brasilianus* como taxa terminal:

- [carácter 2] surco premaxilar cubierto por pequeñas escamas decíduas o caedizas
- [carácter 7] aleta anal con tres espinas y siete radios

La rama H₂ quedó definida por una sinapomorfia estricta (carácter 25: interdigitación de los pterigióforos dorsales de tipo II) que determina el clado formado por *E. brevimanus* y *E. lineatus*, ambas con distribución en el Pacífico oriental tropical.

NODO I

Este nodo tiene dos ramas terminales, definidas en ambos casos por caracteres homoplásicos. La primera (rama I₁) define a la especie *E. brevimanus* y está determinada por cuatro homoplasias:

- [carácter 10] proceso anterior del hueso premaxilar con forma de gancho grueso
- [carácter 12] apófisis del hueso interopercular reducido y con forma angular
- [carácter 16] proceso anterior del hueso premaxilar grueso
- [carácter 19] proceso caudal del hueso premaxilar con perfil recto

De manera particular, los caracteres 10 y 16 representan una convergencia entre *E. brevimanus* y *E. mexicanus*, de la misma forma el carácter 12 es convergente con respecto a *E. plumieri*. Por otro lado, el carácter 19 converge en los taxones terminales correspondientes a *E. brevimanus*, *E. mexicanus* y el clado formado por *E. plumieri* y *Eugerres* sp.

La rama I₂ de este nodo quedó definida por tres homoplasias que determinan a *E. lineatus* como taxón terminal:

- [carácter 3] presencia de un número mayor de 15 branquiespinas en la rama inferior del primer arco
- [carácter 17] proceso maxilar del hueso maxilar en forma dactilar
- [carácter 24] menos de 10 branquiespinas en el hueso ceratobranquial 1

El carácter 3 es compartido por *E. lineatus* con las especies que forman el clado *E. plumieri* - *Eugerres* sp., aparentemente como una convergencia entre ellas. Por otra parte,

el carácter 17 representa una reversión de una característica ancestral presente en los grupos externos (ancestro hipotético y *Diapterus* spp.) y *E. mexicanus*. Asimismo, el carácter 24 comprende una reversión del estado ancestral, compartido por *E. lineatus*, los grupos externos, *E. mexicanus* y el clado *E. plumieri* - *Eugerres* sp.

NODO A

Este nodo incluye al ancestro hipotético (rama A₁), además del clado que contiene al grupo interno (*Eugerres* sp.) y el grupo hermano formado por *D. peruvianus* y *D. auratus* (rama B₁).

NODO B

Dos ramas derivan de este nodo, una primera correspondiente al grupo hermano (nodo C) y la segunda que contiene al grupo interno (nodo D), previamente comentado.

NODO C

En este nodo se ubica el clado formado por representantes del género *Diapterus*, cuya posición en el cladograma los determina como grupo hermano de *Eugerres*. La rama C₁, correspondiente a *D. peruvianus*, se define por una autapomorfia del carácter 11 (margen inferior del hueso subopercular liso). Mientras que la rama C₂ que define a *D. auratus* como taxón terminal, se determina por las sinapomorfias con el ancestro hipotético, *D. peruvianus* y el grupo interno.

El árbol de consenso estricto obtenido a partir del índice de bootstrap, resultó en una topología similar a la que se obtuvo con el método heurístico, su longitud fue de 60 pasos, con un índice de consistencia = 60 y de retención = 50. De acuerdo con este índice de remuestreo, la rama que contiene al grupo interno tuvo un soporte del 100%, lo que indica que esta topología fue altamente consistente en su estructura (Fig. 37).

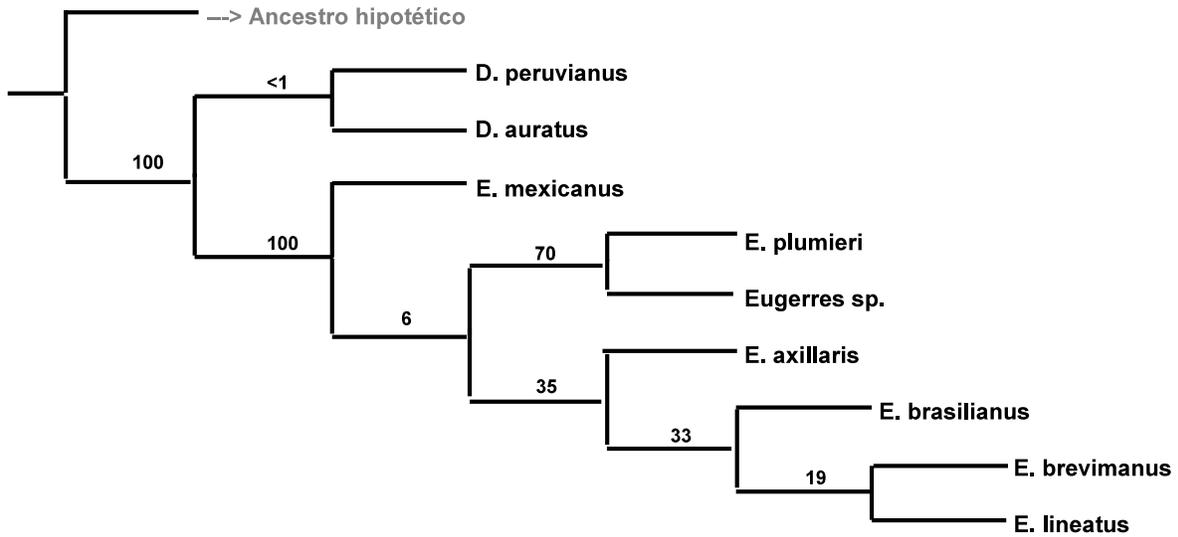


Figura 37. Cladograma de consenso derivado del índice de bootstrap, basado en 100 repeticiones de la misma base de datos utilizada para la figura 36. Los valores en las ramas son los índices de bootstrap que indican el porcentaje de soporte de rama, es decir, la estabilidad de los clados presentes en el cladograma más parsimonioso.

5.9. ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO

El género *Eugerres* está compuesto por un grupo de especies que manifiestan un patrón de distribución anfiamericano y exclusivo o endémico de América. Las cuales se distribuyen en gran parte de las regiones y provincias zoogeográficas marinas de la vertiente costera del Pacífico oriental y Atlántico occidental, así como en la región Neotropical (continental - dulceacuícola) localizada en la cuenca de los sistemas hidrológicos Grijalva y Usumacinta. En el anexo 4 se presenta la matriz de distribución: presencia (1) - ausencia (0), con nueve taxones (análogo a caracteres) distribuidos en once provincias o áreas geográficas (análogo a los taxones) que incluyen un área ancestral hipotética, cuyos límites se establecen con base en el criterio de Briggs (1974) para el ambiente marino y de Miller (1966) para el continental.

5.9.1 ICTIOGEOGRAFÍA DE LAS ESPECIES DE *Eugerres*

5.9.1.1 Vertiente del Pacífico de América

Eugerres axillaris se distribuye en estuarios y lagunas costeras localizadas desde la parte media del Golfo de California hasta Perú (Fig. 38a). Se encuentra representada en la región de California y su provincia Sinuscaliforniana o de Cortés. Debido a su patrón de distribución más sureño, también se localiza en la región del Pacífico oriental tropical y sus provincias Mexicana y Panámica.

Eugerres brevimanus, por su parte, manifiesta una distribución más restringida en el Pacífico central mexicano, desde el estuario del río Balsas en Michoacán (México) hasta el sur de Panamá (Fig. 38b). De acuerdo con este patrón, se podría considerar como una especie endémica de esta región y sus provincias Mexicana y Panámica.

Eugerres lineatus es la que tiene una mayor distribución en el Pacífico oriental, que abarca desde la costa occidental de la península de Baja California (en bahía Magdalena) hasta Panamá e incluye el Golfo de California (Fig. 38c). Con base en este patrón, se encuentra

a lo largo de la región de California, en sus provincias San Diego y Sinuscaliforniana; así como en la región del Pacífico oriental y sus provincias Mexicana, Panámica e islas Galápagos.

5.9.1.2 Vertiente del Atlántico de América

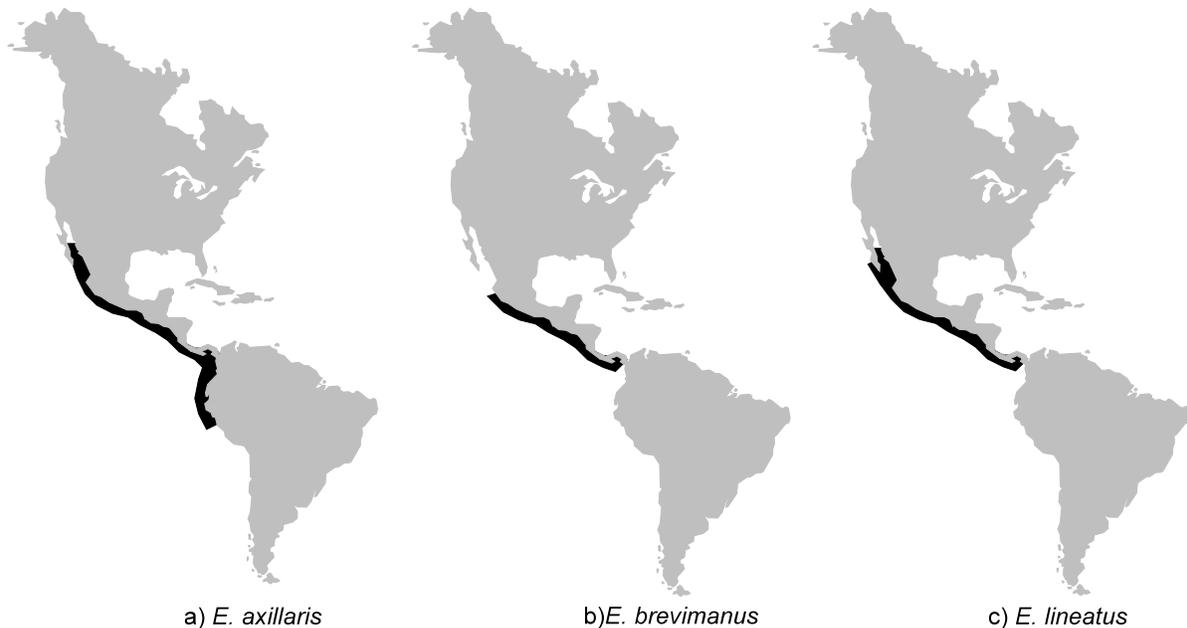


Figura 38. Distribución geográfica actual de las especies del género *Eugerres* en la vertiente costera del Pacífico oriental.

Eugerres brasiliensis se distribuye desde las Antillas hasta el sur de Brasil, incluso la parte sur del Golfo de México (Fig. 39a). Es endémica de la región del Atlántico occidental y sus provincias: Caribeña, Antillana y Brasileña.

Eugerres plumieri exhibe una amplia distribución en dos de las principales regiones de la vertiente del Atlántico americano (Fig. 39b). Se localiza desde Carolina del Sur (incluyendo el sur de Florida, Golfo de México y Antillas) hasta el sur de Brasil. Dicho patrón la ubica en la región de Carolina, así como en la del Atlántico occidental y sus provincias: Caribeña, Antillana y Brasileña.

Eugerres n.sp. representa una forma no descrita dentro de este género, cuyo patrón de distribución aparentemente es simpátrico con *E. plumieri*, especie con la cual ha sido confundida. Debido a la imposibilidad de confirmar su presencia en la región de Carolina, se determinó como desconocida (?) en la matriz de datos y para propósitos del análisis. Su distribución conocida incluye desde la parte central del Golfo de México, el Caribe mexicano, las Antillas y, probablemente, hasta el sur de Brasil (Fig. 39c). De esta manera, podría ser considerada como una especie endémica de la región del Atlántico occidental y sus provincias Caribeña, Antillana y Brasileña.

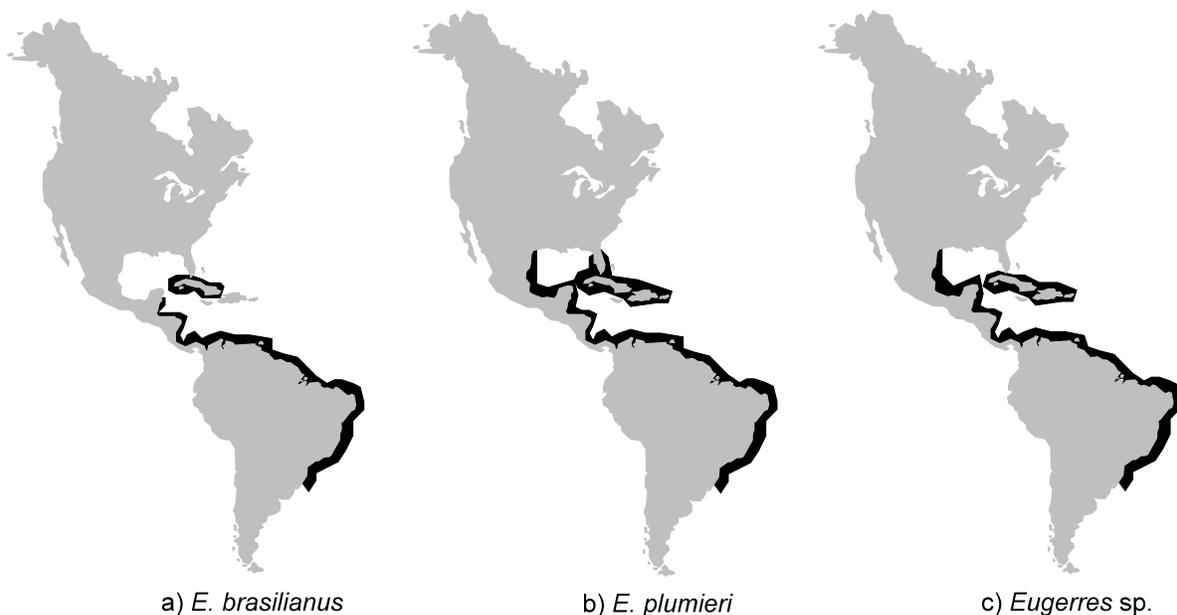


Figura 39. Distribución geográfica actual de las especies del género *Eugerres* en la vertiente costera del Atlántico occidental.

5.9.1.3 Componente vicario

Eugerres mexicanus manifiesta un patrón de distribución muy particular, que se restringe a los ambientes limnéticos del sureste de México (Chiapas, Tabasco y Veracruz) y norte de Guatemala (Fig. 40a). Esta situación la ubica dentro de la región Neotropical y la provincia ictiogeográfica Usumacinta, definida por Miller (1966 y 1986) y Miller & Smith (1986). Es endémica de esta zona, que se distribuye a lo largo de la cuenca de los sistemas hidrológicos Grijalva y Usumacinta y de manera más particular en las subprovincias Coatzacoalcos - Papaloapan y Grijalva - Usumacinta (Fig. 40b).

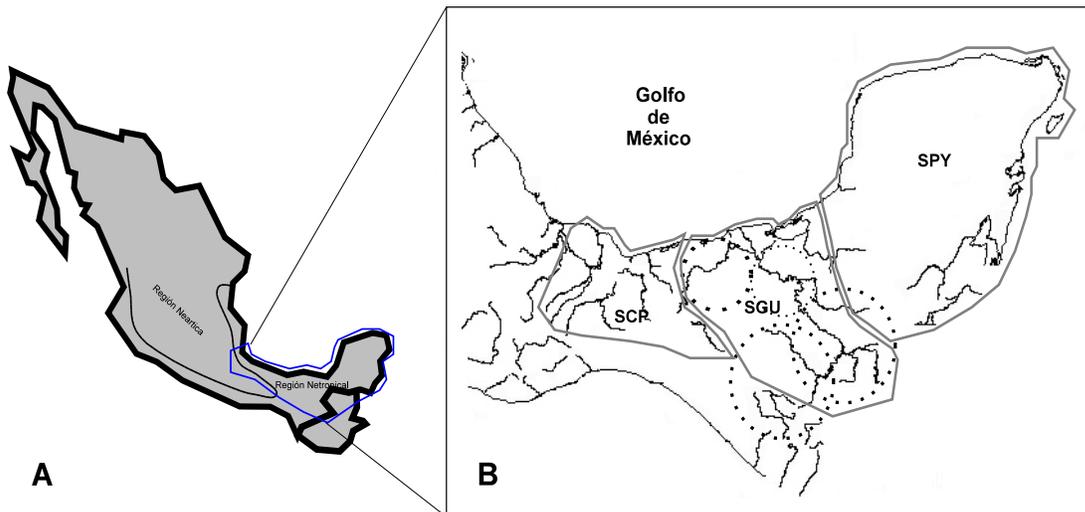


Figura 40. Distribución geográfica actual de *E. mexicanus*. **A)** Mapa general que indica los límites entre las regiones Neártica y Neotropical (línea punteada) y la ubicación de la Provincia Usumacinta (línea continua). **B)** Áreas específicas de distribución de la especie vicaria (líneas punteadas; subprovincias que definen a la Provincia Usumacinta (línea continua, **SPC** = Coatzacoalcos - Papaloapan; **SGU** = Grijalva - Usumacinta y **SPY** = península de Yucatán).

5.9.1.4 Distribución de las especies fraternas (grupos externos)

Diapterus peruvianus es una especie con amplia distribución en la vertiente del Pacífico americano (Fig. 41), tanto en la región de California y sus provincias, San Diego y Sinuscaliforniana, así como en el Pacífico oriental y provincias, Mexicana, Panámica e islas Galápagos.



Figura 41. Distribución geográfica actual de *D. peruvianus* (Pacífico oriental) y *D. auratus* (Atlántico occidental).

Diapterus auratus, por su parte, presenta un amplio patrón de distribución en la vertiente Atlántica (Fig. 41), a lo largo de la región de Carolina (sin provincias definidas con base

en la distribución de *Eugerres*) y del Atlántico occidental con sus provincias, Caribeña, Antillana y Brasileña.

5.9.2 Análisis biogeográfico

Por medio del método heurístico se generaron tres árboles con mayor parsimonia. El árbol de consenso estricto tuvo una longitud (L) de 9 pasos, índice de consistencia (CI) = 100, índice de retención (IR) = 100 y de homoplasia (IH) = 0.

El cladograma general de áreas que resultó del análisis cladista permitió distinguir tres áreas principales de distribución de las especies del género *Eugerres*, más un área hipotética ancestral (Fig. 42). Una de estas se compone de aquéllas provincias localizadas en la región del Atlántico occidental (nodo D, rama C₁), otra que incluye a las provincias de la región del Pacífico oriental (nodo E, rama C₂) y una que distingue a la provincia continental Usumacinta (nodo B, rama B₁) de la región Neotropical.

NODO A

Presenta dos ramas principales que incluyen el área ancestral (rama A₁) y la rama A₂ que integra las regiones y provincias zoogeográficas donde se distribuye el grupo interno (GI, *Eugerres*) y su grupo hermano o externo (GE, *Diapterus*).

NODO B

Este nodo muestra la rama B₁, definida como área terminal por la presencia de la especie dulceacuícola *E. mexicanus*, como carácter autapomórfico de la provincia Usumacinta. La rama B₂, contiene el clado (nodo C) formado por las provincias localizadas en la región del Atlántico occidental (rama C₁ y nodos D, H e I) y del Pacífico oriental (rama C₂ y nodos E, F, G y J).

NODO C

En este se ubican los clados que representan las principales regiones zoogeográficas marinas del continente Americano, por un lado la región del Atlántico occidental (rama C₁) y por otro la del Pacífico oriental (rama C₂). En la primera, se determina el clado (nodo D) formado por la región de Carolina y provincias: Antillana (rama H₁), Caribeña y Brasileña (estas últimas en el nodo I). Con dos sinapomorfias estrictas que la definen (presencia de *E. plumieri* [GI] y *D. auratus* [GE]).

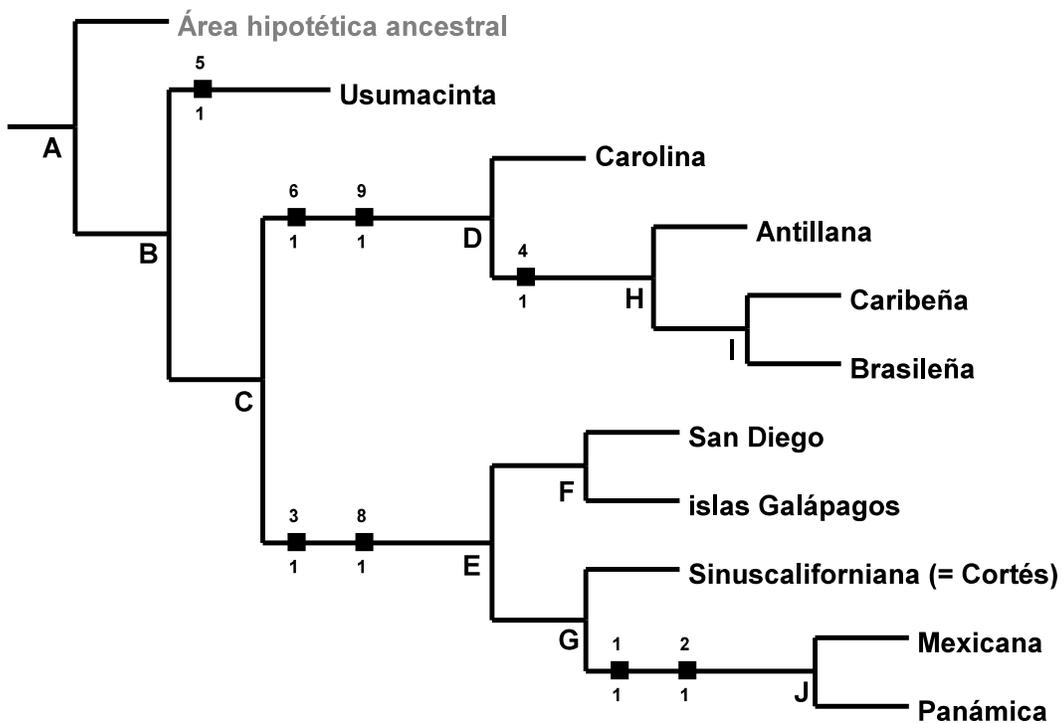


Figura 42. Cladograma general de áreas de distribución de las especies del género *Eugerres*. L = 9 pasos, IC = 100 e IR = 100. Los cuadros en negro indican caracteres no homoplásicos (sinapomorfias o autapomorfias).

Por otra parte, la segunda rama se define por dos sinapomorfias determinadas por la presencia de *E. lineatus* (GI) y *D. peruvianus* (GE). Se forma un clado (nodo E) que contiene a las provincias localizadas a lo largo del océano Pacífico oriental.

NODO D

Este nodo forma un clado dividido en dos ramas principales, la primera (D_1) determina a la región de California como área terminal y la segunda (rama D_2) integra al clado que forman las provincias Antillana, Caribeña y Brasileña, definidas por la presencia de *E. brasilianus*, como una sinapomorfia entre estas áreas.

A partir de aquí, se sigue un orden descriptivo bajo el esquema de regionalización zoogeográfico de Briggs (1974):

NODO H

Las dos ramas que integran este nodo muestran a la provincia Antillana por un lado (rama H_1) y por el otro al clado que forman las áreas o provincias terminales: Caribeña (rama I_1) y Brasileña (I_2).

NODO I

Las dos provincias que lo integran comparten la presencia de tres especies de *Eugerres* reconocidas en el Atlántico de América (*E. brasilianus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.), además de *D. auratus* (GE) con amplia distribución en esta vertiente.

NODO E

El clado formado por este nodo incluye a las provincias localizadas a lo largo de la región del Pacífico oriental. La rama E_1 constituye un clado (nodo F) integrado por las provincias de San Diego e islas Galápagos y la rama E_2 forma un clado (nodo G) que integra la provincia Sinuscaliforniana y aquél de las provincias Mexicana y Panámica (nodo J).

NODO F

En este se derivan las áreas terminales: provincia de San Diego (rama F_1) e islas Galápagos (F_2). Ambas comparten la presencia de *E. lineatus* (sinapomorfia) y la ausencia

de *E. axillaris* y *E. brevimanus*.

NODO G

La provincia Sinuscalifomiana forma la rama G_1 , definida por la presencia de *E. lineatus* (carácter autapomórfico para esta zona) y ausencia de *E. axillaris* y *E. brevimanus*. La rama G_2 , la integran las provincias Mexicana (G_1) y Panámica (G_2), forman un clado (nodo J) caracterizado por la presencia de tres especies de *Eugerres* reconocidas en la región del Pacífico oriental (*E. axillaris*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*).

NODO J

Este nodo está definido por la presencia de *E. axillaris* y *E. lineatus* como caracteres sinapomórficos de las áreas terminales: Mexicana y Panámica.

El método de bootstrap, generó cuatro árboles parsimoniosos con longitud (L) = 9 pasos, índice de consistencia (IC) = 100, índice de retención (IR) = 100 y de homoplasia (IH) = 0. El árbol de consenso (con igual longitud e índices) permitió confirmar la existencia de tres áreas dentro del cladograma (Fig. 43). Debido a la ausencia de homoplasias, el índice de bootstrap para todas las ramas fue del 100%, lo que indica que esta topología es la más consistente para explicar la distribución geográfica del género *Eugerres*.

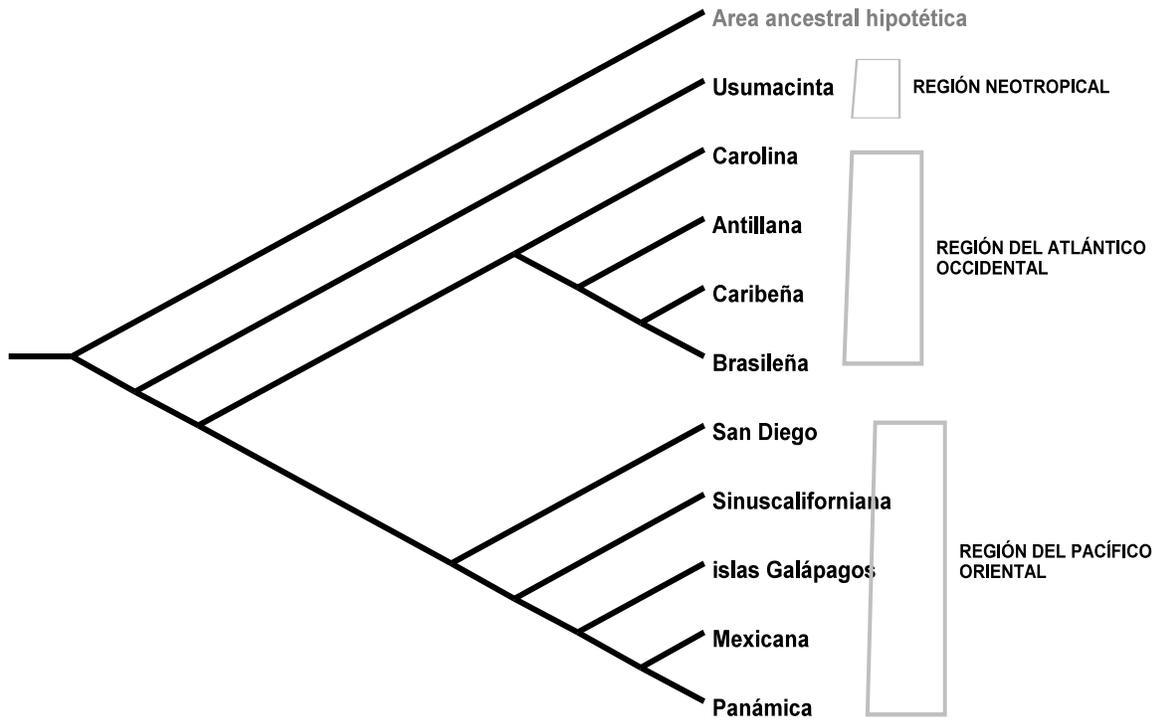


Figura 43. Cladograma de áreas generado por el método de bootstrap. L = 9 pasos, IC = 100, IR = 100 e IH = 0.

6. DISCUSIÓN

Los peces de la familia Gerreidae históricamente se han caracterizado por la complejidad en la taxonomía alfa de sus géneros y especies representativas (e.g. Curran, 1942; Deckert, 1973; Castro-Aguirre, 1978; Matheson, 1983; Castro-Aguirre et al., 1999). Lo que es debido, en buena parte, a la incorrecta determinación de los ejemplares originales, el carácter inédito de muchas de las revisiones actuales sobre el grupo y lo subjetivo de las descripciones de algunas de sus especies (De la Cruz-Agüero, 2001; Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003a, b). Una situación que se evidencia a través de la frecuente superposición de los caracteres utilizados para la identificación de sus especies y, en particular, en sus etapas larvarias y juveniles (e.g. Jiménez-Rosenberg et al., 2004).

Esta problemática ha trascendido en los diferentes cambios nomenclatoriales de los que ha sido objeto la familia (Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió, 1983), tal como lo demuestran su inclusión en la familias Pristipomatidae (Günther, 1859), Gerridae (Günther, 1862), Leiognathidae (e.g. Regan, 1906-08; Álvarez del Villar, 1950; Duarte-Bello, 1959; Gosline, 1971) y Xystaemidae (Jordan, 1923). El nombre que actualmente es aceptado para los Gerreidae fue propuesto por Bailey & Moore (1963), mediante la modificación del nombre de Gerridae planteado por Curran (1942).

El grupo de especies aquí reconocidas dentro del género *Eugerres* han pasado también por algunas modificaciones en su nombre y estatus taxonómico. Inicialmente se les llamó *Gerres*, al ser incluidos en este género por Evermann & Meek (1883, 1886), aunque después Jordan & Evermann (1927) las separaron en *Eugerres*. A pesar de esto, eventualmente han sido mencionados como *Diapterus* (e.g. Meek & Hildebrand, 1925; Mago, 1965; Andreatta, 1988; Andreatta & Barbiéri, 1981; Gaspar-Dillanes, 1996; Rodiles-Hernández et al., 1999).

La discriminación definitiva entre *Eugerres* y *Diapterus* fue establecida (pero no de manera formal en una publicación científica) por Decker (1973), quien mencionó algunas de las

características que permiten diferenciarlos y que han sido ya corroboradas en estudios ulteriores (e.g. Deckert & Greenfield, 1987; Ortiz-Galindo, 1991; Kobelkowsky, 2003; Álvarez-Pliego, 2004).

A pesar de que algunos autores como Tapia-García & Ayala-Pérez (1996) mencionan que *Eugerres* era hasta ese momento un género estable en la descripción, diagnóstico y nomenclatura de sus especies. En el presente estudio se identificaron y corrigieron algunas imprecisiones en la identidad de *E. brasilianus*, *E. plumieri* (e.g. Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió, 1983; Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado, 1996) y la nomenclatura de *E. axillaris* y *E. lineatus* del Pacífico oriental (e.g. Meek & Hildebrand, 1925; Bussing, 1995; Castro-Aguirre et al., 1999). Además, fue posible el reconocimiento de dos nuevas formas (una de ellas aquí descrita como nueva especie) que no habían sido reportadas en la literatura ictiológica (e.g. Randall & Vergara, 1977; Gilmore & Greenfield, 2002), como consecuencia de la omisión de los primeros estudios realizados en las especies del género (Regan, 1903; Deckert, 1973), en los que se tratan aspectos sobresalientes de ellas (e.g. revisión de las diagnósticos y descripciones originales).

El estatus taxonómico y nomenclatorial de las especies del género, y en particular el de aquellas de la vertiente del Pacífico oriental, había sido resuelto parcialmente por Deckert (1973). Sin embargo, la confusión generada por Meek & Hildebrand (1925) en la identidad de *E. axillaris* y *E. lineatus*, persistió en la literatura ictiológica del Pacífico americano (e.g. Bussing, 1995; Castro-Aguirre et al. 1999). Esto último quizá como consecuencia de que la tesis de Gary Deckert no fue publicada formalmente (excepto por la sección de especies de la vertiente atlántica) y la poca accesibilidad de este documento. Al respecto, González-Acosta et al. (en prensa) ofrecen información más detallada y clarifican la confusión nomenclatorial entre estas especies.

Evaluación morfológica y merística

A pesar de que en la mayoría de las ocasiones, los patrones de coloración de los peces (particularmente los preservados) no representan un criterio definitivo para su identificación (Cervigón, 1980), en los guerreidos es manifiesta una coloración plateada uniforme (Hoese & Moore, 1998), asociada con distintivos patrones de pigmentación. Las siete especies del género *Eugerres* aquí reconocidas exhiben de manera consistente una serie de estrías o líneas de color pardo-oscuro en ambos lados del cuerpo, que representan un carácter único en el grupo y con valor diagnóstico para su separación de los otros géneros de la familia, y de potencial utilidad para el establecimiento de relaciones genealógicas entre sus especies (como en el presente estudio). En la literatura ictiológica existen algunos estudios que mencionan el uso de la coloración de los peces para la discriminación de especies, como los realizados en el género *Aplodactylus* (Meléndez, 2002) y *Sebastes* (Gharrett et al., *manuscrito in prep.*)

La singular posición de la aleta dorsal, situada posterior al origen de las aletas pectorales y pélvicas, representó un carácter morfológico distintivo para la especie de agua dulce *E. mexicanus*, con relación al resto de especies del género en cuestión. Esta inserción anterior de las aletas pectorales (con relación a la posición de la dorsal como se observó en esta especie) podría ser resultado de una estrategia adaptativa en peces de ambientes fluviales, que les permite mantener su posición en la columna de agua y adquirir mayor maniobrabilidad (Webb, 1984).

Por otra parte, *E. mexicanus* también se caracterizó por tener un cuerpo menos alto y más grueso en sección transversal que el resto de las especies del género (con cuerpos elevados y comprimidos). Esta característica muy probablemente se relacione con su hábitat de distribución en ambientes lacustres y fluviales, ya que de acuerdo con Brinsmead & Fox (2002) la presión de selección ejercida por las condiciones hidrológicas dinámicas, como las que existen en las cuencas donde habitan los individuos de esta especie, favorecen la presencia de cuerpos largos y redondos en sección transversal y

les permite reducir el arrastre por las corrientes. Ambos atributos coinciden con la presencia de un cuerpo más largo, que según Ryder & Pesendorfer (1989) se relaciona con la reducción en la altura de los peces.

Por medio de las frecuencias modales del número de branquiespinas presentes en la rama inferior del primer arco fue posible distinguir dos conjuntos específicos: uno con menos de 14 elementos (*E. axillaris*, *E. brasilianus*, *E. brevimanus* y *E. mexicanus*) y otro con 14 o más branquiespinas (*E. lineatus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp). Dichas agrupaciones difieren de las mencionadas por Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado (1993), debido a la confusión en la identidad de las especies generada por las claves de identificación utilizadas, en las cuales se agrupan las especies de las vertientes Atlántico y Pacífico, con base en un número de branquiespinas mayor o menor de 15 (e.g. Tapia-García & Ayala-Pérez, 1996). Destacan en estos estudios los casos de *E. axillaris* y *E. lineatus* ya comentados.

De acuerdo con lo anterior, se corroboró la utilidad del número de branquiespinas para la determinación de especies dentro del género; además de que permite evitar las confusiones causadas en la identificación de guerreidos americanos debidas a la presencia de rudimentos en la rama superior (Zahuranec, 1967). La variación en el número y morfología de las branquiespinas, también ha sido utilizada para separar especies denominadas “sibling” o pares (Gharrett, et al., *manuscrito in prep.*). Su importancia adicional, está en la estrecha relación que guardan con los hábitos y estrategias alimentarias de los peces (Kiener & Spillman, 1969), los cuales sugieren la función ecológica que estos realizan y sus hábitats preferenciales.

Debido a la superposición en el número de elementos de la aleta dorsal (nueve espinas y 10 radios, propio de esta familia de peces), este no resultó un carácter diagnóstico para separar a las especies del género. Mientras que por medio del número de elementos que forman la aleta anal sí fue posible diferenciar a la especie *E. brasilianus*, cuya aleta está

frecuentemente compuesta por tres espinas y siete radios (III, 7) y contrasta con la fórmula anal III, 8 típica de la familia. De manera particular esta característica la distingue de las especies que comparten su área de distribución geográfica (*E. plumieri* y *Eugerres* sp.). Asimismo, difiere de la fórmula anal III, 8 reportada en el estudio merístico de *E. brasilianus* (que incluye la comparación con ejemplares de *E. plumieri*) realizado por Báez-Hidalgo-Guevara-Carrió (1983). Ellos mencionan que la fórmula III, 7, típica de esta especie, no coincide con los conteos en los ejemplares que examinaron y que a pesar de algunas diferencias en ciertos caracteres morfométricos (e.g. la longitud cefálica y la longitud de la segunda espina anal), no pueden concluir que se trate de dos especies “completamente diferentes” [sic]. Esto último no es del todo cierto, ya que en el presente estudio las diferencias en la fórmula anal de las especies del Atlántico occidental ratifican la existencia de dos grupos: *E. brasilianus* (III, 7) y *E. plumieri* - *Eugerres* sp. (III, 8).

El número de escamas con poro sobre la línea lateral tampoco fue un elemento contundente para separar claramente a la mayoría de las especies de *Eugerres*, debido a la constante superposición de sus números (tal como sucede en casi todas las especies de la familia). Únicamente en el caso de *E. mexicanus*, cuyo número mayor que 40, significó un carácter diagnóstico para su identificación. El valor de este atributo ha sido también comprobado en la determinación de stocks, como ha sido el caso de poblaciones del arenque *Strangomera bentincki* (Cortés et al., 1996) y esciénidos del género *Micropogonias* (Díaz de Astarloa & Ricci, 1998).

Evaluación morfométrica

La aplicación de la prueba de comparación de medias permitió determinar, en la mayoría de los casos, diferencias significativas entre los promedios de las variables morfométricas cuantificadas en los grupos de individuos examinados. Lo que proporcionó una evidencia preliminar para separar los grupos de especies de la vertiente costera del Atlántico occidental (*E. brasilianus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.) y Pacífico oriental (*E. axillaris*, *E.*

brevimanus y *E. lineatus*), en concordancia con el arreglo taxonómico establecido *a priori*.

Tales diferencias fueron corroboradas (siguiendo un esquema de análisis por cuenca de distribución) por medio de los análisis de variables canónicas (AVC). En cuanto al grupo de especies del Atlántico, el AVC produjo dos ejes canónicos estadísticamente significativos que claramente separan a los individuos de cada una de sus especies. Esto fue congruente con la matriz de clasificación cuyo porcentaje de corrección promedio (todos los grupos) e individual (por especie) fue del 100%, lo que permitió comprobar la correspondencia de cada individuo con la especie a la que fue asignado y que fue acorde con el arreglo taxonómico preestablecido. En este caso, sobresale una menor distancia fenética entre *Eugerres* sp. y *E. brasilianus*, que se refleja en la gran similitud morfológica entre ambas especies y que podría ser la causa de las confusiones de las que habían sido objeto por parte de Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió (1983) y Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado (1984), las cuales ya han sido aclaradas en párrafos anteriores (*e.g.* diferencias en la fórmula anal); de la misma forma resalta la separación de *E. plumieri* por su diferente biometría.

En los casos de *E. brasilianus* y *E. plumieri*, las relaciones biométricas y la merística diferencial de las especies del Atlántico, eliminan la posibilidad de llegar a “confundirlas en su identidad” [*sic*] como lo mencionaron Aguirre-León et al. (1982) y Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado (1993). Por otro lado, la separación obtenida por medio de la aplicación del AVC comprobó su utilidad para la discriminación entre las especies de un género y proporciona alguna idea de las relaciones biométricas entre ellas, es decir, qué tan diferentes o similares son entre sí (Pimentel, 1978).

Los resultados del AVC para el conjunto de especies con distribución en el Pacífico oriental (*E. axillaris*, *E. brevimanus* y *E. lineatus*), permiten establecer la clara separación de los grupos *E. axillaris* - *E. lineatus* y de *E. brevimanus*, esta última con una mayor distancia fenética. Esto fue congruente con el alto porcentaje de corrección (96%)

generado por la matriz de clasificación y con la propuesta de clasificación derivada del análisis de grupos (UPGMA), en donde se observa que *E. axillaris* y *E. lineatus* son morfológicamente muy similares, aunque fácilmente distinguibles por el diferente número de sus branquiespinas, como ya ha sido comentado. La confusión entre estas dos especies se debe en buena parte a su gran parecido morfológico y fue quizá la causa de que durante algún tiempo *E. axillaris* fuera considerada un sinónimo de *E. lineatus* (e.g. Evermann & Meek, 1883; Jordan & Evermann, 1989).

En cuanto a *E. mexicanus* se separó en cuatro grupos que atienden los patrones o áreas que reflejan los registros de sus recolectas en su zona de distribución (EM1, EM2, EM3 y EM4). La evaluación morfométrica bajo este esquema se realizó con la finalidad de explorar los patrones de variabilidad en esta especie. Fue notable que los grupos cercanamente distribuidos no fueran los más parecidos, debido quizá a la presencia de una forma adicional del grupo “mexicanus”, la cual no se describe en este trabajo, debido al reducido número de ejemplares obtenidos. Las diferencias observadas no estuvieron influenciadas por el sexo de los organismos, pues no se encontraron indicios de dimorfismo en este grupo, tal como sucede, aparentemente, en las otras especies del género.

Estudios que relatan la existencia de variaciones en la morfometría de sus organismos, como es el caso de *Aplotactylus punctatus* (Meléndez, 2002) refieren esta situación a la variabilidad natural intraespecífica resultante de una amplia distribución geográfica de la especie. Aunque en algunos casos, como el de *Salvelinus alpinus*, dicha variabilidad se atribuye a la existencia de morfotipos simpátricos como respuesta adaptativa a la geomorfología y condiciones hidrológicas de su hábitat (Doherty & McCarthy, 2004).

Por medio de la propuesta de clasificación resultante de la combinación entre estas distancias y la estrategia de unión UPGMA, se determinó que existe una mayor afinidad fenética entre los grupos EM1 - EM3 y estos a su vez con EM2, así como la clara

separación del grupo EM4. Este esquema podría atribuirse a un efecto latitudinal, por lo que las asociaciones observadas quizá sean el reflejo de una relación histórica entre sus cuencas de distribución. Una influencia de este tipo ya había sido reportada en el estudio de la variabilidad morfométrica de algunas especies de la familia Sparidae (Palma & Andrade, 2004); por tanto, este aspecto podrá ser abordado con mayor detalle en estudios ulteriores de *E. mexicanus*. De igual manera, no debe descartarse la posibilidad de que estos resultados se deban a la presencia de una forma adicional en este grupo y, en consecuencia, el esquema comentado sea el reflejo de un artificio en las agrupaciones establecidas *a priori*.

El análisis global de variables canónicas proporcionó seis variables canónicas en donde a partir de los dos primeros ejes se confirma la separación (y por ende una mayor afinidad fenética) de los grupos *E. brasilianus* y *E. plumieri* de aquella agrupación formada por las demás especies del género con distribución Atlántico-Pacífico. El porcentaje de corrección (93%) de la matriz de clasificación fue congruente con las relaciones biométricas ya comentadas y la propuesta de clasificación basada en la unión UPGMA, lo que confirma el arreglo taxonómico de las especies aquí tratadas.

La gran similitud morfológica que manifiestan las especies del grupo Atlántico-Pacífico, había sido mencionada muchos años atrás por Jordan & Evermann (1898) quienes comentaron que “no hay nada en las descripciones de algunas especies de gerreidos, que no fuera aplicable a *Gerres lineatus*” [*sic*]. Sin embargo, Regan (1903) determinó que sí existían diferencias en la merística de estas especies, las cuales son confirmadas en este trabajo.

Osteología de las especies del género *Eugerres*

Estudios osteológicos recientes para la familia Gerreidae (Andreato, 1979, 1988; Andreato & Barbiéri, 1981; Ortiz-Galindo, 1991; Barceló-Márquez, 1998; De la Cruz-Agüero, 2001) han demostrado su similitud con grupos basales del suborden Percoidei (Johnson, 1981,

1984; Rosen & Patterson, 1990). El análisis regionalizado (esqueleto cefálico, axial y caudal) de la estructura ósea en las especies del género *Eugerres* proporcionó información sustantiva para la identificación de caracteres osteológicos distintivos entre cada una de ellas, además de su potencial uso taxonómico y sistemático.

Los miembros de este género se caracterizan por tener una cresta supraoccipital muy desarrollada (excepto en *E. mexicanus*), que da forma a un perfil alto y determina el aspecto triangular del neurocráneo (Andreatta & Barbiéri, 1981; Andreatta, 1988). Esta característica, que es también compartida con *Diapterus* (Barceló-Márquez, 1998; Kobelkowsky, 2003), se considera una condición avanzada dentro de la familia (Andreatta & Barbiéri, 1980) y en algunos otros miembros del suborden Percoidei, como: *Mycteroperca* (Cervigón & Velázquez, 1966), *Diplodus* y *Calamus* (Day, 2002). También ha sido reportado como un carácter diagnóstico para la separación de los géneros *Eucinostomus* y *Gerres*, cuya cresta es de base amplia y altura moderada (Andreatta, 1989; Ortiz-Galindo, 1991; Barceló-Márquez, 1998; Kobelkowsky, 2003).

Andreatta (1988) determinó que el gran desarrollo de la cresta supraoccipital en los guerreidos influye en su morfología corporal, proporcionándoles una gran altura; lo que representa una condición distintiva de los peces de ambientes litorales y con hábitos demersales. Por su parte, Kobelkowsky (2004) estableció que existe una estrecha relación entre la gran altura de la cresta y una mayor inserción de músculos epiaxiales, lo que determina la gran movilidad de su cabeza.

La presencia de un hueso lacrimal con margen inferior aserrado, como el observado en la región orbital de los individuos de las especies estudiadas, había sido utilizado por Evermann & Meek (1883, 1886) como una característica para separar a los *Gerres* americanos que presentaban o carecían de este atributo. Pero fueron Deckert (1973) y Deckert & Greenfield (1987) quienes lo establecieron como carácter distintivo de los géneros *Eugerres* con lacrimal aserrado y *Diapterus* con lacrimal liso o “entero”.

El hueso yugal destaca por su margen inferior aserrado; sin embargo, su utilidad sólo resulta aplicable para discriminar los géneros *Eucinostomus* y *Gerres*, ambos carentes de aserraciones en sus márgenes. Aunque se ha reportado también esta aserración en *D. auratus* (Barceló-Márquez, 1998), tal parece que no es un carácter frecuente en el grupo, debido a que aparentemente no se presenta en *D. peruvianus* (e.g. Kobelkowsky, 2003).

Sobresale el aspecto del premaxilar, cuyo tamaño y forma en “L” es producto de la existencia de un largo proceso ascendente, el cual forma un ángulo de 45° con relación al proceso horizontal. Su notable tamaño constituye un carácter compartido con hemúlidos y lutjánidos (Johnson, 1981), así como con algunos espáridos (Day, 2002); y su presencia ha sido relacionada con la ausencia de un hueso supramaxilar, además de ser considerada una característica avanzada entre los perciformes (Vergara, 1972). El gran desarrollo de esta estructura genera la gran retractibilidad de la boca que caracteriza a la familia en general (Gregory, 1933; Andreatta & Barbiéri, 1981; Andreatta, 1988, 1989; Kobelkowsky & Alemán-Rivero, 2000; Kobelkowsky, 2003), proporcionándoles el mecanismo de alcance para las presas del componente béntico que conforman su alimento preferencial (Cyrus & Blaber, 1992b).

A pesar de que la maxila manifiesta cierta variabilidad en su forma y tamaño, no constituye un carácter con potencial discriminativo a nivel específico y genérico. En términos generales, su morfología ha sido considerada de las más simples entre los perciformes (Andreatta, 1988); sin embargo, sobresale su influencia en el mecanismo de proyección bucal durante la alimentación (Schaeffer & Rosen, 1961; Gosline, 1981; Motta, 1984).

Las diferencias en el grosor del dentario y articular, podrían ser de utilidad en la distinción de *Eugerres* y otros géneros de esta familia de peces. En el caso de *Diapterus*, se han descrito estructuras esbeltas (Kobelkowsky & Alemán-Rivero, 2000; Kobelkowsky, 2003), las cuales contrastan con el grosor observado en *Eugerres* (excepto en *E. mexicanus*). De acuerdo con estos autores, la morfología de este hueso se relaciona con la proyección y

retractibilidad de la mandíbula, asociada con la inserción del músculo aductor mandibular (Kobelkowsky, 2004). Un análisis más detallado de la morfología de estas estructuras aportará mayor información para separar a las especies y géneros representativos de esta familia.

La morfología del hueso urohial muestra marcadas diferencias que pueden ser utilizadas en la discriminación de sus especies, como en el caso de *E. mexicanus* (con forma extendida del ala de ave) y otras especies de *Eugerres* (con la forma de la silueta de un ave); así como también su potencialidad a nivel genérico. El valor diagnóstico del urohial entre los guerreidos había sido ya comentado por Andreatta (1989) y en estudios recientes se menciona su utilidad taxonómica para separar a los géneros americanos (Kobelkowsky & Alemán-Rivero, 2000; Kobelkowsky, 2003). Una importancia adicional del urohial es su potencial uso en estudios de edad y crecimiento en peces (González et al., 1998); así como en el desarrollo de investigaciones de la anatomía comparada, ontogenia y relaciones filogenéticas entre los teleósteos (Arratia & Schultze, 1990). Una mayor exploración de este hueso, basada en la nomenclatura propuesta por Kusaka (1974) y complementada con el empleo de técnicas de análisis multifactorial, permitirán ampliar las hipótesis sobre las relaciones genealógicas entre los guerreidos.

La peculiar morfología del hueso subopercular permitió determinar su posible uso para separar a sus especies y marcar sus diferencias con el género *Diapterus*. Las diferencias básicas se pueden distinguir en la forma, grosor y longitud del proceso anterior del subopérculo, el cual es más largo y agudo en este último grupo. Sin embargo, poca atención ha recibido el estudio de su forma, por lo que las investigaciones que se realicen a este respecto podrán ser de utilidad para separar a las especies del género *Eugerres* y establecer las relaciones de similitud con los otros géneros de la familia Gerreidae.

El hueso interopercular fue una estructura bastante conspicua, en particular la morfología de su proceso anterior que resultó un carácter distintivo entre las especies examinadas

y podría tener un uso diagnóstico en la separación de los géneros de esta familia. La presencia de márgenes aserrados en este hueso representó un argumento adicional para discriminar a *Eugerres* de los géneros *Eucinostomus* y *Gerres*; así como para establecer su similitud con *D. rhombeus*, especie en la cual había sido reportada esta característica (Barceló-Márquez, 1998).

Cabe hacer notar que la presencia de aserraciones en los elementos que forman la serie opercular, ubica a los guerreidos en general dentro de los grupos basales de los Percoidei, entre los cuales representa una característica común (Day, 2002).

En el presente estudio, se pudo determinar que el número de elementos en la rama superior del primer arco branquial, resulta poco informativo debido a su elevado número y frecuente superposición. Mientras que aquél de la rama inferior fue de mayor utilidad para distinguir dos grupos específicos con base en sus frecuencias modales: uno con más de 15 branquiespinas (*E. lineatus*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.) y otro conjunto con un número menor de 15 (*E. axillaris*, *E. brasilianus*, *E. brevimanus* y *E. mexicanus*). Por otro lado, a partir del número total de branquiespinas en el primer arco, se identificó un grupo con un número inferior a 35 y otro mayor que éste, los cuales son congruentes con los grupos de especies antes mencionados.

El menor número de branquiespinas, tal como aquel que fue observado en la mayoría de las especies estudiadas, podría relacionarse con el tipo de alimentación omnívora que los caracteriza (Wootton, 1990). Por otra parte, de acuerdo con Potthoff et al. (1988), la reducción en el número de branquiespinas representa un carácter basal en los perciformes y está en estrecha relación con la formación de placas dentadas, esto coincide con lo estipulado por estos autores en el desarrollo ontogenético de *Lutjanus campechanus*. Aunque en el presente estudio no se evaluó el tamaño y separación entre las estructuras branquiales, se ha reportado su importancia en la determinación del estatus trófico y su utilidad para diferenciar morfotipos simpátricos de peces (Doherty &

McCarthy, 2004).

De manera particular, se evaluó la forma del quinto par de arcos branquiales (ceratobranquial 5), en donde las placas faríngeas y faringobranquiales que lo forman, presentaron características tales como: la presencia de dientes molares en su porción central y cónicos en su periferia. Esta característica distingue a *Eugerres* de los géneros *Diapterus* y *Eucinostomus* (Deckert, 1973; Deckert & Greenfield, 1987), aunque en apariencia representa un carácter compartido con el género *Gerres*, cuya dentición manifiesta rasgos distinguibles, sobre todo en el arreglo de los dientes. Por otro lado, la dentición de tipo molariforme se considera un carácter común dentro del grupo de los perciformes (Cervigón, 1980) y en el caso de los guerreidos, compensa la ausencia de dientes en la serie palatino-pterigoide (Andreatta, 1988). De acuerdo con este último autor, la variabilidad morfológica de la dentición y su disposición en las placas tienen influencia en la diversidad de presas que consumen y corresponde con lo mencionado por Guinea & Fernández (1992), en relación a que la plasticidad de las estructuras faríngeas en los teleósteos los ha facultado para explotar diversos tipos de recursos alimenticios.

Es importante reconocer la influencia de las estructuras branquiales en los aspectos ecológicos y alimenticios del género *Eugerres*. Como ya se mencionó, el frecuente reporte de grandes proporciones de materia orgánica en la dieta de estos peces (e.g. Yáñez-Arancibia, 1980; Varela, 1990), es un aspecto que contrasta de manera importante por la singularidad en la morfología de su aparato bucal y el mecanismo de alimentación de los guerreidos (e.g. Prabhakara, 1968; Cyrus & Blaber, 1982b, 1983).

Con relación a la presencia de una dentición faríngea de tipo molariforme, Trapani (2003) menciona que representa una característica común en los peces con hábitos tróficos especializados, como resultado de su adaptación al consumo de presas con estructuras duras; situación que difiere de la dentición cónica, característica de las especies detritófagas, cuya dieta se compone de presas con estructuras suaves. De acuerdo con

esta idea, es posible descartar el hábito detritívoro como la principal estrategia alimentaria en las especies del género *Eugerres*, pues su dieta se encuentra más relacionada con el consumo de microcrustáceos (e.g. copépodos y ostrácodos) y micromoluscos (e.g. foraminíferos, bivalvos, etc.), asociados a los fondos blandos donde se alimentan los guerreidos. Por consiguiente, el consumo de detritus podría ser considerado incidental o accidental, como lo mencionan Chávez-Comparán & Hammann (1989) en su estudio sobre la alimentación de *D. peruvianus* y *G. cinereus*.

Un total de 24 vértebras son las que componen la columna vertebral de las especies del género *Eugerres*, número que resulta de la combinación de 10 vértebras precaudales o torácicas y 14 caudales (incluyendo el urostilo), lo que representa una característica de la familia Gerreidae (Johnson, 1984; Barceló-Márquez, 1998) y una condición en los Percoidei basales (Gosline, 1968 y 1971). Aunque este número no tuvo un valor diagnóstico para la separación a nivel específico y entre géneros, Ortiz-Galindo (1991) estableció su utilidad para distinguir las formas larvarias y juveniles de *E. lineatus* (*sensu stricto*), de aquéllas correspondientes al grupo de los hemúlidos con 26 a 27 vértebras.

Por otra parte, se observó que en las especies de este género, tanto el primer arco como la primera espina neural, son estructuras autógenas y, por tanto, representan un carácter compartido con otros guerreidos, pues así lo confirman estudios en *D. peruvianus* (Kobelkowsky, 2004) y *D. rhombeus* (Barceló-Márquez, 1998). Esta particularidad representa un carácter distintivo de los perciformes (Ford, 1938) y con base en lo observado en el presente trabajo, también se aplica para el grupo de los guerreidos.

La modificación en las últimas vértebras que forman los centros pleurales 2 y 3 (22 y 23) y el urostilo (24), además de las espinas hemales y la formación de los parahipurales, es considerada como una particularidad de los perciformes (Ford, 1938); condición que también ha sido reportada en *Eucinostomus* (De la Cruz-Agüero, 2001) y *D. rhombeus* (Barceló-Márquez, 1998), y observada aquí en el género bajo estudio.

El plano de organización del esqueleto caudal en las especies de *Eugerres*, correspondió al esquema típico de los Gerreidae (Johnson, 1984), que también está presente en *Diapterus* y *Eucinostomus* (e.g. Andreato, 1979; Barceló-Márquez, 1998; De la Cruz-Agüero, 2001). En general, se observó una tendencia a la fusión de los epurales HI -HII y HII - HIII, lo que determina la formación de estructuras más simples y representa una condición avanzada dentro de los Percoidei (Gosline, 1961, 1968).

El análisis sobre la configuración del esqueleto caudal representa una herramienta bastante informativa (Johnson, 1984) y ampliamente utilizada en estudios taxonómicos y sistemáticos de percoideos (e.g. Fritzsche & Johnson, 1980; Schultze & Arratia, 1989; Kelley, 1995). En este sentido, la valoración detallada de la morfología de sus componentes puede proporcionar información sobre sus estados de carácter (estados evolutivos) y es de utilidad para el establecimiento de algunas hipótesis sobre la relación ancestro-descendencia (McDowall, 1999). De manera específica, las características de la osteología caudal de los guerreidos permiten refrendar su posición dentro del suborden Percoidei y fueron de utilidad para confirmar el arreglo taxonómico, así como las diferencias entre sus especies.

Una de las estructuras que resultaron importantes en el esqueleto caudal de las especies de *Eugerres* fue el grosor del epural 1, que permitió identificar la existencia de tres formas distintivas: una forma de campana en *E. brevimanus*; otra con forma de gancho delgado en *E. axillaris*, *E. brasiliensis*, *E. plumieri* y *Eugerres* sp.; y una como gancho de base gruesa en *E. lineatus* y *E. mexicanus*. Hecho que contrastó con lo reportado por De la Cruz-Agüero (2001), quien no distinguió ningún grado de fusión entre este hueso y el arco neural especializado 3 (NU3). Este mismo autor estableció la importancia de la morfología del arco neural en la distinción de las especies del género *Eucinostomus* y en relación con los géneros *Diapterus* y *Eugerres*; aunque en este último grupo las observaciones en la morfología de dicha estructura no mostraron diferencias entre sus especies.

Eugerres brasilianus presentó una fórmula anal compuesta por tres espinas y siete radios, lo que la distingue de las otras especies del género y de la familia misma, que se caracterizan por presentar tres espinas y ocho radios. La fórmula III, 7 representó una condición compartida con especies del género *Gerres* (*G. similimus* y *G. cinereus*). Sin embargo, a pesar de su importancia como atributo distintivo de *E. brasilianus*, esta característica había sido soslayada en estudios comparativos relacionados con las especies de la vertiente Atlántica, donde se le ha llegado a confundir con *E. plumieri* (e.g. Báez-Hidalgo & Guevara-Carrió, 1983; Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado, 1993).

Otro aspecto relevante en el análisis de los soportes de la aleta anal fue la morfología de la segunda espina interhemal y su estructura de soporte o pterigióforo anal. De manera particular se distinguió la forma y grosor del radial proximal entre las especies examinadas, cuyo análisis proporcionó información para el establecimiento de hipótesis de relación entre ellas. Bajo el mismo argumento, el aspecto que muestra el radial dorsal también podría ser de utilidad para diferenciarlas, considerando que su valor diagnóstico ya ha sido probado en la distinción de las especies del género *Eucinostomus* (cuya forma característica es cónica) y en relación con otros guerreidos (Jordan & Evermann, 1898; Curran, 1942; Picciolo, 1960; Matheson, 1983).

La morfología de la segunda espina interhemal en *Eugerres* fue muy similar a la que se presenta en *Diapterus* y *Gerres*. De acuerdo con Parr (1927), la vejiga gaseosa, tanto en *Diapterus* como en *Eugerres*, termina en forma roma y disminuye su grosor hacia el margen superior del hueso interhemal (radial dorsal); asimismo, carece de divertículos (como en *Gerres*) y en consecuencia no se fija al interhemal.

Ortiz Galindo (1991) comentó que el análisis del origen y número de los elementos que componen la aleta anal (radios y espinas), podría ser de utilidad para establecer relaciones filogenéticas entre las especies de la familia Gerreidae. Así como también permitirá establecer su posición como grupo basal dentro de los Percoidei, con base en

el intervalo de tres a cinco espinas establecido por Johnson (1984) como carácter primitivo de este suborden.

Por otro lado, la interdigitación de los pterigióforos y su relación con la posición de las espinas hemales permitió distinguir tres patrones diferenciales entre las especies examinadas. No obstante que aún no han sido utilizados en estudios osteológicos de peces, su empleo podría ser de utilidad en la búsqueda de relaciones entre las especies de guerreidos (como fue en este caso). En general, el examen de los soportes anales ha sido utilizado en estudios descriptivos de peces y, en particular, para la descripción de su desarrollo ontogenético (Potthoff et al., 1988).

Con relación a los soportes de la aleta dorsal, se evaluó en primera instancia la fórmula predorsal de las especies del género bajo estudio, cuya composición quedó determinada por la presencia de tres huesos predorsales en posición anterior a los pterigióforos que soportan las espinas y radios dorsales. Se encontró que el arreglo predorsal 0/0/0+2/1+1 es el típico de la familia Gerreidae (Johnson, 1984) y representa una condición primitiva del suborden Percoidei (Ahlstrom et al., 1976). La importancia de estas estructuras se refleja en su uso potencial para estudios taxonómicos y sistemáticos de peces (e.g. Kendall, 1976; Fritzsche & Johnson, 1980; Potthoff et al., 1988; Mabee, 1988; Potthoff & Tellock, 1993; Kelley, 1995; Faustino & Power, 1999).

La evaluación del arreglo o interdigitación que mostraron los soportes de la aleta dorsal (pterigióforos dorsales), con respecto a la posición de las espinas neurales a lo largo del esqueleto axial, permitió distinguir tres patrones diferenciales entre las especies de *Eugerres*. Y no obstante que esta característica tampoco ha sido revisada, investigaciones más específicas aportarían información útil para el establecimiento de hipótesis de relación entre sus especies.

Las espinas y soportes dorsales no mostraron una variabilidad importante, excepto en el

caso de *E. mexicanus* en donde la segunda espina dorsal es más larga y recta (no curva). De manera general, el número de elementos de las aletas anal y dorsal representaron características de poca utilidad taxonómica, debido al notable traslape entre las especies estudiadas; tal apreciación ya había sido comentada por Ortiz-Galindo (1991), quien lo generaliza para los guerreidos de la costa noroccidental de México.

Análisis filogenético

El progreso actual en el conocimiento de las relaciones filogenéticas en peces es producto del surgimiento de metodologías como la cladista, y el incremento de estudios de tipo morfológico y ontogenético, los cuales han aportado un importante acúmulo de información sobre este grupo (Arratia, 2000). De manera particular, las investigaciones fundamentadas en análisis osteológicos confirman la inclusión de la familia Gerreidae en el suborden Percoidei (Andreatta, 1979; Johnson, 1984; Ortiz-Galindo, 1991; Nolf, 1993). La posición de los guerreidos en este suborden fue establecida por Johnson (1980) como parte de la superfamilia Haemuloidea y recientemente incluidos por Rosen & Paterson (1990) en los Pharyngognathi⁵, mediante la revisión de su anatomía bucofaringea (e.g. neurocráneo, mandíbulas, arco branquial, etc.); estableciendo su relación con los labroideos, esparoideos, haemuloideos, kifósidos y giréllidos.

A apoyado en una serie de análisis morfosistemáticos y osteológicos, De la Cruz-Agüero (2001) ofreció una primera hipótesis sobre las relaciones filogenéticas de los guerreidos, sustentada en la revisión del género *Eucinostomus*. Dicho autor reconoció la monofilia del grupo y la validez taxonómica de ocho especies, estableciendo además su afinidad con *Diapterus*, *Eugerres* y *Gerres*, como grupos hermanos de este género. Esta propuesta de relaciones genealógicas entre los géneros de la familia Gerreidae ha sido corroborada recientemente a partir de estudios realizados con métodos de análisis molecular (Ruiz-

⁵ Categoría definida por la presencia de un quinto ceratobranquial, largo, fuertemente dentado y unido por una línea media, para formar un hueso triangular simple y en posición opuesta a las placas de dientes fusionadas a los faringobranquiales (Rosen & Paterson, 1990).

Carus & Uribe-Alcocer, 2003a y b), confirmando lo establecido previamente con el empleo de estas herramientas en especies selectas de la familia (Espinosa et al., 1993; Ruiz-Carus, 1995). En estos estudios se corrobora el arreglo taxonómico basado en la taxonomía tradicional (e.g. Bussing, 1995; Castro-Aguirre et al., 1999; Gilmore & Greenfield, 2002) y la integración de los complejos genéricos: *Eucinostomus* - *Gerres* y *Diapterus* - *Eugerres*, debida a su escasa divergencia genética.

El conjunto de datos (merísticos y osteológicos), aunados a los análisis cladista y de remuestreo o “bootstrap”, proporcionaron cladogramas de consenso estricto y de máxima parsimonia, con altos valores en sus índices de consistencia (IC) y retención (IR), además de un reducido índice de homoplasias. A partir de esto se pudo inferir la existencia de relaciones filogenéticas entre las especies del género *Eugerres*, sustentando la monofilia de este grupo y el establecimiento de *Diapterus* como su grupo hermano. De acuerdo con Carpenter (1990) la combinación de altos índices de consistencia (cercano o iguales a 100) y con bajos valores de homoplasia, denotan una congruencia perfecta entre los datos utilizados y el cladograma resultante; por consiguiente, no fue requerida una gran cantidad de homoplasias para explicar los cambios de estado del carácter en el cladograma.

El clado que sustenta la monofilia de *Eugerres* quedó estructurado por dos subconjuntos específicos o clados que reflejan el patrón de distribución epicontinental y anfiamericano de este grupo: [*E. mexicanus* - [*E. plumieri* - *Eugerres* sp.] - [*E. axillaris* - [*E. brasiliensis* - [*E. brevipennis* - *E. lineatus*]]]]. El carácter monofilético del género lo define la presencia de diez sinapomorfias o caracteres derivados compartidos entre sus especies, de los cuales sobresalen: la presencia de estrías longitudinales a los lados del cuerpo, la presencia de márgenes aserrados en los huesos de la serie opercular (en particular el lacrimal y el yugal), así como la presencia de dientes faríngeos y faringobranquiales de tipo molariforme. Todos ellos, en su conjunto, representan características propias de este grupo y constituyen caracteres autapomórficos, con relación a su ancestro gerreiforme y grupo hermano (*Diapterus*).

Una de la ramas terminales en el clado D quedó representada por el complejo *E. mexicanus*. Este grupo, caracterizado por su distribución en ambientes limnéticos epicontinentales del sureste de México y norte de Guatemala, estuvo definido por seis autapomorfias, entre las que sobresalen: la presencia de labios gruesos y ventralmente deprimidos, cuerpos largos y gruesos en sección transversal, el origen posterior de su aleta dorsal y un número mayor de 41 escamas con poro sobre la línea lateral; conjunto de atributos que podrían constituir novedades evolutivas en el género y dentro de la familia misma. El hecho de presentar un patrón de distribución y características tan particulares, llegó a constituir el principal argumento para su propuesta como una entidad genérica diferente (Castro-Aguirre et al., 1999); sin embargo, a la luz de los resultados obtenidos en el análisis filogenético, se descarta esta posibilidad y se sustenta con base en la gran cantidad de sinapomorfias compartidas con otras especies que integran el género *Eugerres*.

Por otro lado, se presenta la rama integrada por el complejo de especies Atlántico-Pacífico (clado E), definida por una sola sinapomorfia; a partir de este grupo se separó el clado F que denota una estrecha relación filogenética entre dos de las especies con distribución exclusiva en la vertiente del Atlántico: *E. plumieri* y *Eugerres* sp. Estos taxa se encuentran unidos por un carácter homoplásico (número de branquiespinas superior a 15), que también converge con una especie del Pacífico oriental (*E. lineatus*). Las homoplasias, en este caso, podrían constituir falsas homologías resultantes de sus estrategias adaptativas y funcionales para sobrevivir en ambientes con condiciones similares (Wake, 1991), como es el caso de los estuarios y lagunas costeras del continente Americano, en donde habitan dichas especies.

Fue notable el contraste entre la relación *E. plumieri* - *Eugerres* sp. (basada en el método cladista) y la propuesta de clasificación *E. brasiliensis* y *Eugerres* sp., fundamentada en las distancias fenéticas de Mahalanobis. Sin embargo, en este caso se sigue el criterio de relaciones filogenéticas, debido a que las hipótesis derivadas de los métodos de similitud

fenética que representan las relaciones biométricas entre las especies, no siempre son evidencia de relaciones genealógicas estrechas (Wägele, 1996). Por lo anterior, fue más congruente la relación de parentesco entre *E. plumieri* y *Eugerres* sp., con el resultado de la evaluación taxonómica de estas especies; asimismo, con base en esta relación se sustenta la integridad taxonómica de esta última, establecida a partir de los análisis morfosistemáticos.

La estructura del clado G denota la relación que guardan las especies que lo conforman con procesos cladogenéticos asociados al evento vicariante promovido por la última emergencia del istmo centroamericano. La unión de este grupo de especies, con distribución Atlántico-Pacífico, quedó determinada por tres sinapomorfias representadas por los caracteres 12, 18 y 24. Dos de los cuales (12 y 24) fueron características convergentes en las especies del Pacífico (*E. brevimanus* y *E. lineatus*). La topología parcialmente resuelta del clado G, muestra la separación de *E. axillaris* (con distribución en el Pacífico oriental) como una entidad específica aparte, pero filogenéticamente relacionada con el grupo [*E. brasilianus* - [*E. brevimanus* - *E. lineatus*]]. Este arreglo es claro indicio de una relación transístmica entre sus especies, la cual se podría explicar a partir de eventos de tipo vicariante y de dispersión histórica, como los acontecidos durante el proceso cladogenético ocurrido en *Eucinostomus* (De la Cruz-Agüero, 2001), cuya influencia muy probablemente ha sido determinante en la historia evolutiva y biogeográfica actual de las especies del género *Eugerres*.

Eugerres brasilianus es una especie distribuida en el Atlántico occidental, que se distingue del grupo de especies del Pacífico debido a la presencia de escamas en el surco premaxilar y su fórmula anal de III, 7; atributos que representan caracteres autapomórficos en esta especie y diagnósticos para su identificación. El último clado en la monofilia de *Eugerres* lo representan dos especies que comparten sus áreas de distribución en el Pacífico oriental y que están unidas por un carácter apomórfico (carácter 25). Este grupo se divide en dos ramas terminales cuyas especies están estrechamente relacionadas; sin

embargo, se encuentran separadas por una serie de homoplasias que las definen taxonómicamente como *E. brevimanus* (caracteres 10, 12, 16 y 19) y *E. lineatus* (caracteres 3, 17 y 24).

El grupo *E. brevimanus* - *E. lineatus* generado por el análisis filogenético también fue diferente de aquel obtenido por medio del gráfico basado en las distancias fenéticas, en cuya clasificación *E. brevimanus* está claramente separado del grupo *E. axillaris* - *E. lineatus*, cuyas especies fenéticamente son más cercanas. Sin embargo, cada una de ellas fueron fácilmente diferenciables por medio del número de branquiespinas en la rama inferior del primer arco.

Análisis biogeográfico

Se ha establecido que las hipótesis sobre el origen y los patrones biogeográficos históricos de los peces deberán estar sustentadas en el conocimiento de las relaciones filogenéticas y de distribución de los taxones involucrados (Mayden et al., 1992). Para esto es requisito primordial contar con inventarios ictiofaunísticos lo suficientemente confiables que aporten información sobre las áreas de distribución actual de los taxa (Burr & Mayden, 1992). La aproximación vicariante, utilizada en el estudio biogeográfico del género *Eugerres*, permitió analizar los patrones de distribución de sus especies por medio del establecimiento de cladogramas de área que suponen relaciones entre los taxa y las áreas bajo estudio.

Los peces de la familia Gerreidae se consideran típicos representantes de ambientes estuarino-lagunares de regiones tropicales y subtropicales del mundo, cuya distribución está comprendida entre las latitudes 37°N y 35°S (De la Cruz-Agüero, 2001). El género *Eugerres*, como otros géneros americanos (*Diapterus*, *Eucinostomus* y *Gerres*), manifiesta un patrón de distribución anfiamericano que denota la existencia de una antigua conexión entre el Pacífico oriental y Atlántico occidental. Deckert & Greenfield (1987) determinaron un modelo de distribución en el Atlántico occidental de las especies de este género,

basado en el esquema de Robins (1971) que supone la existencia de componentes ictiofaunísticos “del norte” y “del sur.”

El esquema actual de distribución del género *Eugerres* lo determina como un grupo endémico del continente americano, en comparación con el patrón anfiatlántico de *Eucinostomus* y el anfiopacífico de *Gerres*. Esto representa un aspecto relevante para la ictiofauna del continente americano, si se considera el reducido porcentaje de géneros del nuevo mundo que manifiestan esta condición (Rosenblatt, 1967).

Los resultados del análisis biogeográfico, apoyados en la filogenia del género, sugieren de manera consistente una hipótesis vicariante para explicar su estructura taxonómica y la clasificación jerárquica de las provincias o áreas biogeográficas donde se distribuyen. Situación que demuestra la “naturalidad” (en términos filogenéticos) de cada una de estas áreas y permite determinar la existencia de tres áreas o regiones en la evolución de *Eugerres*: la región Neotropical, representada por la Provincia del Usumacinta; la región del Atlántico occidental, conformada por la región de Carolina y las provincias [[Antillana] + [Caribeña] + [Brasileña]] y la región del Pacífico oriental, con sus provincias [[Sandieguina] + [Sinuscaliforniana o de Cortés] + [islas Galápagos] + [Mexicana] + [Panámica]], cuyo arreglo es congruente con la regionalización establecida preliminarmente y con base en el criterio de Miller (1966) y Briggs (1974). Debido a la monofilia del grupo bajo estudio y a la simplicidad en la estructura del cladograma de áreas resultante, no fue necesaria la aplicación de los supuestos cero (Zandee & Roos, 1987) y uno y dos (Nelson & Platnick, 1981) para explicar los patrones de distribución de sus especies.

Por otro lado, la utilización de un grupo externo o “área ancestral hipotética” como criterio de asociación y bajo el principio de parsimonia, permitió clasificar los conjuntos de áreas previamente comentados y suponer la existencia de un área de origen de los guerreidos ancestrales, a partir del cual derivó el género *Eugerres*. De esta manera y con base en el

conocimiento de la distribución actual de algunas especies de guerreidos, como las pertenecientes al género *Gerres* (con distribución en las regiones tropicales del Atlántico, Pacífico e Indopacífico) y *Eucinostomus melanopterus* (con un patrón anfiatlántico), se sigue el criterio establecido por De la Cruz-Agüero (2001) de considerarlos como grupos relictos de una fauna de tipo “gerreiforme” ampliamente distribuida en el sistema circumtropical del corredor marino del mar de Tethys.

Durante el tiempo que duró la conexión del corredor de Tethys (desde el Cretácico hasta el Mioceno) fue posible el intercambio faunístico entre los océanos Índico - Atlántico, Atlántico - Pacífico y entre las porciones continentales de Norteamérica y Sudamérica (Rosenblatt, 1967); situación que pudo permitir el libre desplazamiento de la fauna gerreiforme ancestral a lo largo del océano mundial tropical. Sin embargo, este comportamiento pudo modificarse cuando la comunicación fue interrumpida por procesos geológicos asociados a la tectónica de placas y el surgimiento del istmo centroamericano; fenómenos que aparentemente tuvieron un efecto mayor en la divergencia de las faunas con distribución Atlántico-Pacífico, que en aquella con distribución anfipacífica (Rosenblatt & Waples, 1986), lo cual podría ser un reflejo de la distribución afiamericana que en la actualidad caracteriza a los guerreidos americanos.

En lo particular, la región Neotropical representada por la provincia ictiogeográfica⁶ del Usumacinta [PU en adelante], quedó definida como un área natural separada del clado formado por las regiones del Atlántico occidental y Pacífico oriental. La PU se caracteriza de manera especial porque en ella convergen dos de los sistemas hidrológicos más caudalosos de Centroamérica [el río Usumacinta y su tributario río Grijalva], cuyas descargas superan los cien millones de metros cúbicos y por estar considerada como una zona de alta diversidad y endemismos (Miller, 1966). Además, constituye el área de

⁶Definida como una región caracterizada por grupos de especies asociadas, las cuales comparten áreas de distribución geográfica y ecológica similares (Miller, 1966).

distribución exclusiva del complejo *E. mexicanus*, única especie dentro de la familia Gerreidae con distribución restringida al agua dulce; por lo que su presencia en la zona representa una autapomorfia y un elemento endémico de esta provincia.

Los registros actuales de esta especie vicariante permiten definir como sus principales áreas de distribución a dos de las mayores cuencas hidrológicas que integran la PU: la Grijalva-Usumacinta [GU] y Coatzacoalcos-Papaloapan [CP] (Miller, 1966). Coincidentemente, el patrón de distribución de *E. mexicanus* es compartido con otras especies también pertenecientes a familias de derivación marina y endémicas de la región Neotropical: *Potamarius nelsoni* (Ariidae), *Batrachoides goldmani* (Batrachoididae), *Strongylura hubbsi* (Belonidae) e *Hyporhamphus mexicanus* (Hemiramphidae).

Este conjunto de especies, que fue incluido como parte del componente vicario, de acuerdo con la clasificación ecológico-evolutiva de Myers (1940, 1951, 1963), permite inferir un origen asociado a fenómenos vicariantes recientes, promovidos por cambios geográficos históricos en la zona aunados a eventos de especiación alopátrica de tipo I, como responsables de la fragmentación de biotas ancestrales (Rosen, 1978; Nelson & Platnick, 1981). Este modelo vicariante, englobado dentro de la disciplina de la biogeografía de la vicarianza, asume que los patrones de distribución actual de las formas están determinados por la migración de un ancestro y en asociación con eventos geológicos y un proceso alopátrico de especiación (Wilson, 1991).

Diversos autores (e.g. Miller, 1966; Castro-Aguirre, 1978; Briggs, 1984; Miller, 1986; Miller & Smith, 1986), han tratado de explicar el origen de estas formas vicarias a través de hipótesis que en su mayoría redundan en una idea que involucra la invasión de peces marinos del componente periférico a los ambientes dulceacuícolas. Según estos autores, dichas incursiones se vieron favorecidas por su condición osmorreguladora y por la existencia de recursos no explotados, debido a la “pobreza” o ausencia de especies del componente primario y secundario (Myers, 1963; Miller, 1982). Asimismo, se ha propuesto

la hipótesis que atribuye a una serie de extinciones pleistocénicas el éxito de la colonización de estos hábitats por especies de derivación marina y el desplazamiento de especies dulceacuícolas estrictas provenientes de Sudamérica (Bussing, 1985).

Estos eventos de extinción se infieren por la influencia del gran dinamismo geotectónico que acompañó a la última emergencia del istmo Centroamericano (Rubinoff, 1968) y que provocó la fragmentación de ríos y lagos [=destrucción de hábitats]. Quizá también pudieron haber influido en el aislamiento geográfico y diversificación de las especies ancestrales, a partir de las cuales derivaron las especies vicarias.

Sin embargo, y ante la evidente sincronía en sus áreas de distribución, las cuales están ubicadas sobre la región del Atlántico occidental, sugiere que los procesos cladogenéticos que les dieron origen pudieron estar estrechamente relacionados con la evolución geomorfológica de esta vertiente costera, donde actualmente se ubica la provincia del Usumacinta (Miller, 1982). Bajo este contexto, es posible sugerir la existencia de un arquetipo de *E. mexicanus*, el cual presumiblemente realizaba migraciones entre los océanos Atlántico y Pacífico, cuando aún estas cuencas se mantenían en comunicación a la altura del istmo de Tehuantepec (Tamayo, 1988). De tal manera que cuando dicha conexión se interrumpió por elevación de la sierra Madre del Sur y el altiplano chiapaneco, se formó el parteaguas de los sistemas hidrológicos que actualmente drenan hacia las vertientes del Pacífico y Atlántico americanos (Ferrusquía-Villafranca, 1998) y propició el aislamiento del ancestro en los ambientes dulceacuícolas de las planicies o llanuras costeras del Atlántico. Esta idea es factible, si se considera que la evolución geológica de la llanura costera del Golfo de México estuvo asociada al desarrollo de llanuras aluviales y deposición fluvio-deltáica de los ríos Grijalva y Usumacinta, sobre las cuales se ubica la provincia Usumacinta e influenciadas por variaciones pleistocénicas en el nivel medio del mar (Gutiérrez-Estrada et al., 1982). Además, es posible bajo la consideración de que no es raro encontrar guerreidos en ambientes oligohalinos e incluso dulceacuícolas estrictos, habitando en ellos por largos periodos o quizá como parte de su ciclo vital. Tal situación

la confirman los registros de *E. melanopterus* en el río Apure en Venezuela (Curran, 1942) y en particular los relacionados con especies del género *Eugerres*, como *E. brasiliensis* que ha sido recolectada a 0.8 km de la desembocadura de ríos en Belice (Greenfield & Thomerson, 1997).

Otra hipótesis alternativa que también invoca al modelo vicariante y pudiera representar el complemento a la idea anteriormente expuesta, acerca del origen y establecimiento de *E. mexicanus* en los ambientes limnéticos de la provincia Usumacinta, involucra una serie de transiciones en el ciclo de vida del ancestro precursor de esta especie, entre el medio dulceacuícola y el marino, promovidas por cambios en la fisiografía de la zona y en asociación con el descenso del nivel medio del mar (durante la glaciación pleistocénica), así como por el incremento del volumen de los ríos debido al aumento de la intensidad de lluvias, las que adicionalmente pudieron contribuir con los patrones de distribución de esta especie. En esta propuesta se supone que el mencionado ancestro pudo poseer una condición eurihalina similar a la que se observa hoy en día en los miembros de la familia Gerreidae, la cual le permitió establecerse y diversificarse en estos ambientes.

Existen en la literatura ictiológica algunos estudios que coinciden en señalar procesos cladogenéticos similares a los que se hacen referencia en la explicación sobre el origen de *E. mexicanus*. Estos son los de Chernoff (1983 en Miller & Smith, 1986) y Barbour (1973) quienes de esta forma explican la formación del género *Chirostoma* y su gran diversificación en la parte central de México. Por otra parte, Stevens-Suárez (1975) también menciona el modelo vicariante en el origen de *Olgibia pearsei* y la influencia de una serie de invasiones periódicas realizadas por un brotúlido arrecifal caribeño, hacia los ambientes anquihalinos (cenotes y pozas) de la península de Yucatán.

De manera particular, existen estudios de géneros con representantes dulceacuícolas que comparten el área de distribución de *E. mexicanus*, los cuales también involucran los eventos previamente comentados. Entre estos se hallan los de Collette (1974) y Lovejoy

& Collette (2001) sobre el origen de *Strongylura hubbsi* (Atlántico) y *S. fluviatilis* (Pacífico). Así como el de Collette & Russo (1981) en donde se mencionan aspectos de la distribución y relaciones de *Batrachoides goldmani*. Estos últimos cabe mencionar que coinciden en señalar la influencia de eventos geotectónicos ocurridos durante el Pleistoceno, asociados con el aumento y descenso del nivel medio del mar, y la relación que guardan estos fenómenos con la historia geológica de la cuenca del Usumacinta.

La topología del cladograma que define las regiones del Atlántico occidental y Pacífico oriental es indicativa del proceso vicariante que determinó el patrón anfiamericano que caracteriza en la actualidad al género *Eugerres* y que es similar al que se manifiesta en otros grupos de guerreidos americanos como *Diapterus*, *Eucinostomus* y *Gerres*. Este modelo, como ya se ha comentado, se relaciona con eventos de aislamiento geográfico promovidos por cambios geomorfológicos y de especiación alopátrica relacionados con la última emersión del istmo de Panamá.

Por consiguiente, la reconstrucción del proceso cladogenético a partir del cual diversificó el género *Eugerres* podría asociarse con un evento de divergencia a partir de un ancestro anfiamericano y subsecuentes periodos de adaptación y especiación que dieron origen a las especies que actualmente se distribuyen simpátricamente, tanto en la costa atlántica como en la pacífica de América. Es probable que la forma ancestral que dio origen a las especies de *Eugerres* haya tenido en un principio un patrón de distribución homogéneo entre ambas cuencas y que este se interrumpió al cerrarse la conexión centroamericana, promoviendo la diversificación en sus actuales especies. El cierre de esta comunicación Atlántico-Pacífico también permitió la formación de una gran cantidad de especies pares en diversos grupos zoológicos, actualmente distribuidos en ambos lados de esta región ístmica (McCosker & Dawson, 1975; Knowlton et al. 1993; Bermingham et al., 1997; Knowlton & Weigt, 1998).

La evidencia de los eventos de especiación vicariante recientemente acontecidos en el grupo de los guerreidos queda de manifiesto en las mínimas distancias genéticas encontradas entre *E. plumieri* y *D. auratus* (Ruiz-Carus, 1995; Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003a, b). Estas distancias, de acuerdo con dichos autores, podrían ser indicio de una reciente separación entre las especies, la cual ocurrió durante el Pleistoceno y posiblemente haya sido anterior a la última emergencia del istmo de Panamá (hace 3.5 - 5 millones de años) Esta situación además de que permite corroborar la propuesta de *Diapterus* como grupo hermano de *Eugerres*, es congruente con la divergencia, estimada entre 3 y 9 millones de años, en grupos de especies transistmicas (Knowlton & Weigt, 1998).

De manera específica, el clado formado por las áreas región del Atlántico occidental, quedó definido por la presencia de *E. plumieri*, la cual manifiesta un amplio patrón de distribución en las regiones y provincias que la integran; con un notable hiato en Venezuela, en donde hasta ahora no ha sido reportada su presencia (e.g. Cervigón, 1993). Por consiguiente, su presencia en esta región constituye una sinapomorfia que relaciona biogeográficamente a todas y cada una de las áreas del grupo de regiones y provincias Atlánticas. En particular, la rama terminal correspondiente a la región de Carolina se caracteriza por la presencia única de *E. plumieri*. Este patrón de distribución “más norteño” de *E. plumieri* (Deckert & Greenfield, 1987), contrasta con aquél “más sureño” de *E. brasiliensis*, por lo que las confusiones en la identidad de estas especies invalidan su presencia en esta región (e.g. Jordan & Dickerson, 1882; Darnell, 1962; Báez-hidalgo & Guevara-Carrión, 1983; Pérez-Hernández & Zavala-Hurtado, 1984).

No es extraño encontrar registros extremos en la distribución de algunas especies de guerreidos, pues así lo demuestra el registro de *D. rhombeus* en aguas de Nueva York (Austin, 1973). Por lo que respecta al grupo de provincias Antillana, Caribeña y Brasileña (en orden de aparición en el cladograma de áreas), su definición está determinada por la presencia tanto de *E. plumieri*, como *E. brasiliensis* y *Eugerres* sp., cuyas distribuciones

en estas provincias representan caracteres compartidos o sinapomórficos entre ellas.

La región del Pacífico oriental (clado E), por otra parte, quedó integrada por provincias en las que se distribuyen ampliamente *E. lineatus* y *D. peruvianus* (grupo externo); por lo que ambas representan las sinapomorfias que definen a esta región. Sobresale la separación de las provincias de San Diego (región de California) e islas Galápagos (región del Pacífico oriental tropical), las cuales se caracterizan por la exclusiva presencia de *E. lineatus* y la notable ausencia de *E. axillaris* y *E. brevimanus*, cuya distribución se restringe de la provincia Sinuscaliforniana a la Panámica.

La presencia de *E. lineatus* en el sur de la provincia sandieguina podría explicarse a través de la evolución de la península de Baja California, la cual durante su origen estuvo unida a la parte central de México y que se separó por movimientos de las placas del Pacífico y Norteamérica (Grismer, 2000); de la misma forma, la serie de episodios de hundimiento y emergencia que caracterizaron su formación pudieron permitir el establecimiento de poblaciones de esta especie en ambas costas de la península. En tanto que, con base en el criterio de Rosenblatt (1967), su presencia en las islas Galápagos correspondería a una derivación de formas cálidas provenientes de las costas Peruanas.

La distribución de las especies de este género en el Pacífico oriental quizá no sea tan significativa para la regionalización biogeográfica de esta cuenca; sin embargo, permite la definición de sus principales provincias, sobre todo en el caso de *E. axillaris* y *E. brevimanus*, cuya afinidad tropical las relaciona con las provincias Mexicana y Panámica.

Esta situación ha sido probada en el estudio de las relaciones filogenéticas de otros grupos de peces, como los de la familia Chaenopsidae (Hastings, 2000). Finalmente, es posible establecer, de acuerdo con los resultados generados en el presente estudio, que la aproximación por métodos de análisis molecular complementados con estudios biogeográficos podrán confirmar, ampliar o refutar las hipótesis aquí vertidas.

7. CONCLUSIONES

1. La falta de conocimiento preciso sobre la taxonomía de las especies que componen al género *Eugerres*, no obstante la existencia de las importantes contribuciones realizadas por Deckert (1973) y Deckert & Greenfield (1987), inevitablemente ha repercutido en confusiones en su identidad y por ende en una incorrecta delimitación de sus áreas de distribución. Esta situación ha sido debida de manera primordial, a las breves descripciones y diagnosis de sus especies, que son abordadas, ampliadas y clarificadas en el presente estudio.

2. La revisión taxonómica de los miembros del género *Eugerres*, dictamina la existencia de siete especies: *E. brasilianus* (Cuvier, 1830), *E. plumieri* (Cuvier, 1830) y una nueva forma dentro del grupo denominada aquí de forma preliminar *Eugerres* sp., cuya distribución es en la región del Atlántico occidental; *E. axillaris* (Günther, 1864), *E. brevimanus* (Günther, 1864) y *E. lineatus* (Humboldt, 1821) de la región del Pacífico oriental; y *E. mexicanus* (Steindachner, 1863) restringida a los ambientes dulceacuícolas de la región Neotropical.

3. El examen detallado de los ejemplares tipo y otros de su ámbito de distribución conocida, basado en caracteres merísticos, la revisión de las diagnosis originales y de la literatura específica, aclaró una confusión nomenclatorial generada por la incorrecta designación de *E. axillaris* y *E. lineatus* por Meek & Hildebrand (1925), la cual se basó en el número de branquiespinas de la rama inferior del primer arco. La designación correcta de estos taxa establece que *Eugerres axillaris* tiene menos de 15 elementos branquiales y *E. lineatus* más de 15. También fue posible identificar un nueva forma dentro del complejo *E. plumieri* y diferente de *E. brasilianus*; y se aclara la confusión sobre la presencia de esta última en aguas del Golfo de México. Asimismo, se estableció la posibilidad de que exista dentro del complejo *E. mexicanus*, un morfo no descrito de *Eugerres* sp. aff. *mexicanus*.

4. Los análisis morfosistemáticos aplicados al estudio de este género, corroboran la estructura taxonómica de los grupos específicos y sustentan la validez de la nueva forma aquí propuesta. La clasificación derivada de estos análisis, proporcionó información sobre las relaciones basadas en la similitud fenética de las especies por cuenca de distribución: Atlántico occidental [*E. plumieri* - [*Eugerres* sp. - *E. brasilanus*]]; Pacífico oriental [*E. brevimanus* - [*E. axillaris* - *E. lineatus*]]; y región Neotropical [EM4 - [EM2- [EM3 - EM1]]].

5. La evaluación en la osteología de las especies de *Eugerres*, permitió identificar una serie de estructuras cuya peculiar morfología fue de utilidad en la estructuración del análisis filogenético-cladista. En lo particular, la presencia de aserraciones en los márgenes inferiores de los huesos lacrimal y yugal (en general de la serie opercular), así como la presencia de dientes molariformes en las placas faríngeas y faringobranquiales, representan características distintivas en este grupo.

6. El análisis filogenético apoyado por 30 caracteres (morfológicos, merísticos y osteológicos), dio soporte a la monofilia de *Eugerres* y al establecimiento de las relaciones entre sus especies, cuyo cladograma de máxima parsimonia es congruente con sus patrones de distribución. De acuerdo con esto, el género *Eugerres* constituye un grupo monofilético, definido a partir del establecimiento de 10 sinapomorfías; entre las cuales sobresalen: la presencia de estrías longitudinales en ambos lados del cuerpo y la presencia de aserraciones en el lacrimal y yugal. La estructura del clado permitió identificar las relaciones: [*E. mexicanus* - [[*E. plumieri* - *Eugerres* sp] - [*E. axillaris* - [*E. brasilianus* - [*E. brevimanus* - *E. lineatus*]]]]] y el reconocimiento de *D. auratus* - *D. peruvianus* como grupos hermanos.

7. Finalmente, el análisis biogeográfico basado en los criterios de la metodología cladista, proporcionó un cladograma de mayor parsimonia, el cual sustenta la naturalidad de las regiones y provincias establecidas, así como la definición de tres áreas biogeográficas principales en la evolución del género *Eugerres*: la región Neotropical, definida por la

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

provincia del Usumacinta y la presencia exclusiva de *E. mexicanus*; la región del Atlántico occidental, representada por la región de Carolina y provincias Antillana + Caribeña + Brasileña, y definida por la presencia de *E. plumieri* como sinapomorfia entre éstas; y la región del Pacífico oriental, definida por las provincias Sandieguina (región de California), Sinuscaliforniana, Mexicana y Panámica, unidas por la presencia de *E. lineatus* como carácter sinapomórfico entre ellas. Bajo este esquema, se propone una hipótesis basada en el modelo vicariante para explicar la cladogénesis del grupo, en relación con eventos paleoceanográficos y geotectónicos asociados con la última emergencia del istmo Centroamericano.

8. Bibliografía

- Abou-Seedo, F.S. (1993). An experimental study of the role of the caudal fin in the swimming performance of a tropical fish, *Eucinostomus lefroyi*. *Cybium*, 17(3): 181-185
- Aguirre-León, A., A. Yáñez-Arancibia & F. Amézcu-Linares (1982). Taxonomía, diversidad, distribución y abundancia de las mojaras de la Laguna de Términos, Campeche (Pisces: Gerridae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 9 (1): 213-250
- Aguirre-León, A. & A. Yáñez-Arancibia (1986). Las mojaras de la Laguna de Términos: taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces: Gerreidae). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 13(1): 369-444
- Aguirre-León, A. & S. Díaz-Ruiz (2000). Estructura poblacional, madurez gonádica y alimentación de *Eugerres plumieri* (Gerreidae) en el sistema fluvio-deltaico Pom-Atasta, México. *Ciencias Marinas*, 26(2): 253-273
- Ahlstrom, E.H., J.L. Butler & B.Y. Sumida (1996). Pelagic stromateoid fishes (Pisces: Perciformes) of the eastern Pacific kinds, distribution and early life histories and observations of five of these from the northwest Atlantic. *Bulletin of Marine Science*, 26: 285-402
- Albaret, J.J. & P. Desfossez (1988). Biologie et écologie des Gerreidae (Pisces, teleostei) en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, 21(1): 71-88
- Albretch, G.H (1980). Multivariate analysis and the study of the form, with special reference to canonical variate analysis. *American Zoologist*, 20: 679-693
- Allen, G.R. & D.R. Robertson (1994). *Fishes of the tropical eastern Pacific*. University of Hawaii Press, U.S.A., 327 p.
- Álvarez del Villar, J. (1950). *Claves para la determinación de especies en los peces de las aguas continentales mexicanas*. Secretaría de Marina, Dir. Gral. de Pesca e Industrias Conexas. p. 123-125
- Álvarez del Villar, J. (1970). *Peces mexicanos (claves)*. Inst. Nal. Inv. Biol. Pesq., México. Ser. inv. Pesq. pp. 1-166
- Álvarez, L.R. & O.B. Solano (1983). Ictiofauna acompañante del camarón de aguas someras en el Pacífico Colombiano. *Bol. Mus. del Mar*, 1: 19-99
- Álvarez-Pliego, N. 2004. *Osteología de Diapterus peruvianus (Cuvier, 1830) (Teleostei: Gerreidae)*. Tesis de Maestría en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-I.P.N., La Paz, BCS, 80 p.
- Álvarez-Rubio, M., F. Amézcu-Linares y A. Yáñez-Arancibia (1986). Ecología y estructura de las comunidades de peces en el sistema lagunar Teacapán-Agua Brava, Nayarit, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 13(1): 185-242

- Amézcuca-Linares, F (1977). Generalidades ictiológicas del sistema lagunar costero de Huizache-Caimanero, Sinaloa, México. *Anales del centro de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, México, 4(1): 1-26
- Andreata, J. V. (1979). Osteologia da nadadeira caudal de *Diapterus ranzani* e *Eucinostomus* Baird & Girard (Perciformes, Percoidae, Gerreidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 39(1): 237-258
- Andreata, J.V. (1988). Considerações sobre a osteologia cefálica do Género *Diapterus* Ranzani, 1840 (Pisces, Perciformes, Gerreidae). *Acta Biologica Leopoldensia*, 10(2): 183-222
- Andreata, J.V. (1989). Sobre a osteologia cefálica das espécies de *Gerres* Quoy & Gaimard, 1824 (Pisces, Perciformes, Gerreidae) que ocorrem em águas Brasileiras. *Acta Biologica Leopoldensia*, 11(2): 165-202
- Andreata, J.V. & L.R.R. Barbiéri (1981). Osteologia do crânio de *Diapterus brasiliensis* (Cuvier, 1830) (Perciformes, Percoidae, Gerreidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 41(3): 565-574
- Antuna-Mendiola, A., J.L. Castro-Aguirre, J. De la Cruz-Agüero and J.L. Ortiz-Galindo (2003). Taxonomic revision of the genus *Gerres* in America. *Abstracts of 2003 Joint Meeting of Ichthyologists and Herpetologists, June 26-July 1, Manaus, Brazil.*
- Araujo, F.G. & A.C. De Alcántara-Santos (1999). Distribution and recruitment of mojarras (Perciformes, Gerreidae) in the continental margin of Sepetiba Bay, Brazil. *Bulletin of Marine Science*, 65(2):431-440
- Arenas-Granados, A. & A. Acero P. (1992). Organización trófica de las mojarras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Caribe colombiano). *Revista de Biología Tropical*, 40(2):
- Arenas-Granados, A. & A. Acero P. (1993). Taxonomía y distribución de las mojarras (Pisces: Perciformes: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia). *Boletín Ecotrópica*, 26: 1-19
- Arratia, G. (2000). Phylogenetic relationships of Teleostei, part and present. *Estud. Oceanol.*, 19: 19-51
- Arratia, G. & H.P. Schultze (1990). The urohial: development and homology within Osteichthyans. *Journal of Morphology*, 203: 247-282
- Austin, H.B. (1971a). Some aspects of the biology of the rhomboid mojarra *Diapterus rhombeus* in Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*, 21(4): 886-903
- Austin, H.M. (1971b). A survey of the ichthyofauna of the mangroves of western Puerto Rico during December, 1967-August, 1968. *Caribbean Journal of Science*, 11(1-2): 27-39

- Austin, H.M. & S. Austin (1971b). The feeding habits of some juvenile marine fishes from the mangroves in western Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 11(3-4): 171-178
- Austin, H.M. (1973). Northern range extension of the rhomboid mojarra, *Diapterus rhombeus* Cuvier and Valenciennes (Gerreidae). *Chesapeake Science*, 14(3): 222
- Báez-Hidalgo, M. & L. Álvarez-Lajonchere (1980). La pesquería de gerridos (Pisces: Gerreidae) en Tunas de Zaza, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas, Cuba*, 1(2-3): 89-134
- Báez-Hidalgo, M. & E. Guevara-Carrió (1983). Estudio morfométrico y merístico de *Eugerres brasiliensis* (Cuvier in Cuvier & Valenciennes, 1830). *Revista de Investigaciones Marinas, Cuba*, 4(1): 63-90
- Bailey, R.M. & T.E. Moore (1963). Request that the International Commission rule to the correct homonymy in names of the family-group based on *Gerris* and *Gerres*. *Bull. Zool. Nomencl.* Vol. 20(4): 307-308 (opinión No. 962, caso 1556).
- Balart, E.F., J.L. Castro-Aguirre y R. Torres-Orozco (1992). Ictiofauna de las bahías Ohuira, Topolobampo y Santa María, Sinaloa, México. *Investigaciones Marinas, CICIMAR*, 7(2): 92-103
- Barbour, C.D. (1973). A biogeographical history of *Chirostoma* (Pisces: Atherinidae): a species flock from the Mexican Plateau. *Copeia*, 1973(3): 533-556
- Barceló-Márquez, M.C. (1998). Osteología de *Diapterus rhombeus* (Valenciennes, 1830) (Pisces: Gerreidae). *Tesis de grado en Biología Marina*, Universidad de Oriente, Núcleo Nueva Esparta, Escuela de Ciencias Aplicadas del Mar, 99 p.
- Benítez-Cortés, O. (2004). *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, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, Instituto Politécnico Nacional, La Paz, Baja California Sur, México, 55 p.
- Bergmingham, E., S.S. McCaffery & A.P. Martin (1997). Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamian isthmus. Chapter 8, pp. 113-128. In T.D. Kocher & C.A. Stepien (eds.). *Molecular systematics of fishes*. Academic Press, 314 p.
- Blackith, R.E. & R.A. Reyment (1971). *Multivariate morphometrics*. Academic Press, London, 412 p.
- Bookstein, F.L. (1982). Foundation of morphometrics. *An. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 451-470
- Bookstein, F.L., B. Chernoff, R. Elder, J. Humphries, G. Smith & R. Strauss (1985). Morphometrics in evolutionary biology. *Acad. Nat. Sci. Philad.*, 15: 1-

- Briggs, J.C. (1974). *Marine Zoogeography*. McGraw-Hill, Nueva York, 475 p.
- Briggs, J.C. (1984). Freshwater fishes and biogeography of Central America and the Antilles. *Systematic Zoology*, 33(4): 428-435
- Brinsmead, J. & M.G. Fox (2002). Morphological variation between lake - and stream - dwelling rock bass and pumpkinseed populations. *Journal of Fish Biology*, 61: 1619-1638
- Burns, P. & A. Everly (2000). Preliminary protocol for preparing fish skeletons. www.mcz.harvard.edu/Departments/Fish/skeltechnique.htm
- Burr, B.M. & R.L. Mayden (1992). Phylogenetics and North American freshwater fishes. Chapter 2, pp. 18-75. In R.L. Mayden (ed.). *Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, CA., 969 p.
- Bussing, W.A. (1985). Patterns of distribution of the Central American ichthyofauna, Chapter 7, pp. 453-473. In F.G. Stehli & S.D. Webb (eds.). *The great American biotic interchange*. Plenum Publishing Co.
- Bussing, W.A. & M. I. López (1993). *Peces demersales y pelágicos costeros del Pacífico de Centro América Meridional*. Guía ilustrada. Publicación Especial de la Revista de Biología Tropical,
- Bussing, W.A. (1995). Gerreidae: mojarras. p. 114-1128. En W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Capenter & V.H. Niem (comps.). *Guía para la identificación de especies para los fines de la pesca, Pacífico Centro-Oriental*. Vol. II, Vertebrados-Parte 1. FAO, Roma, Italia.
- Cailliet, G.M., M.S. Love & W. Ebeling (1986). *Fishes: a field and laboratory manual on their structure, identification and natural history*. Ed. Wodsworth Publishing Company, USA, 194 p.
- Camin, J.H. & R.R. Sokal (1965). A method for deducing branching sequences in phylogeny. *Evolution*, 19: 311-326
- Campbell, N.A. & W.R. Atchley (1981). The geometry of canonical variate analysis. *Systematic Zoology*, 30: 268-280
- Carpenter, K.E. (1990). A phylogenetic analysis of the Caesionidae (Perciformes: Lutjanidae). *Copeia*, 1990 (3): 692-717
- Castro-Aguirre, J.L. (1978). *Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos*. Dir. Gral. Inst. Nal. de la Pesca, Ser. Cient. No. 19, México. 298 p.
- Castro-Aguirre, J.L., H.S. Espinosa Pérez & J.J. Schmitter-Soto (1999). *Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México*. Ed. Limusa-Noriega-Instituto Politécnico

- Nacional, 711 p.
- (Pisces: Gerreidae) en la laguna de Cuyutlán, Colima, México, durante verano. *Ciencias Marinas*, 15(3): 71-80
- Cavalcanti, M.J. & P.R. Duarte-Lopes (1991). Morfometría comparada de *Ctenosciaenia gracilicirrhus*, *Paralonchurus brasiliensis* e *Micropogonias furnieri* (Teleostei: Scienidae) pela análise multivariada de redes treliças. *Revista Brasileira de Zoologia*, 7(4): 627-635
- Chirichigno F., N. & J. Vélez D. (1998). *Clave para identificar a los peces marinos del Perú*. 2a. ed. Publicación especial, Instituto del Mar del Perú, Callao, Perú, 496 p.
- Cavalcanti, M.J. & P.R. Duarte-Lopes (1993). Análise morfométrica multivariada de cinco espécies de Serranidae (Teleostei, Perciformes). *Acta Biologica Leopoldensia*, 15(1): 53-64
- Collete, B.B. (1974). *Strongylura hubbsi*, a new species of freshwater needlefish from the Usumacinta Province of Guatemala and México. *Copeia*, 1974(3): 611-619
- Collette, B.B. & J.L. Russo (1981). A revision of the scaly toadfishes, genus *Batrachoides*, with descriptions of two new species from the eastern Pacific. *Bulletin of Marine Science*, 31(2): 197-223
- Cervigón M., F. (1966). *Los peces marinos de Venezuela*. Tomo II, Monografía No. 12. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. pp. 449-451
- Cortés, N.A., C. Oyarzun & R. Galleguillos (1996). Diferenciación poblacional en sardina común, *Strangomera bentinckii* (Norman, 1936). II. Análisis multivariado de la morfometría y merística. *Revista de Biología Marina, Valparaíso*, 31(2): 91-105
- Cervigón, F. (1980). *Ictiología Marina*. Volumen I. Ed. Arte Caracas, Caracas-Venezuela. 358 p.
- Corti, M., R.S. Thorpe, L. Sola, V. Sbordini & S. Cataudela (1988). Multivariate morphometrics in aquaculture: a case study of six stocks of the common carp (*Cyprinus carpio*) from Italy. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 45(9): 1548-1154
- Cervigón, F. (1993). *Los peces marinos de Venezuela*. 2ª edición, Fundación Científica Los Roques, Caracas, Venezuela, Tomo II, 498 p.
- Craw, R.C. (1988). Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology
- Cervigón, F. & E. Velázquez (1966). Las especies del género *Mycteroperca* de las costas de Venezuela (Pisces: Serranidae). *Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales, La Salle*, 26(74): 77-143
- Chávez-Comparán, J.C. & M.G. Hamann (1989). Dieta de las mojarra, *Gerres cinereus* y *Diapterus peruvianus*

- as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Systematic Zoology*, 37(3): 291-310
- Cunningham, P.T.M. & N.A.L. Maciel. (1995). Dieta de *Eucinostomus melanopterus* (Perciformes-Gerreidae) na Lagoa da Conceição-Ilha de Santa Catarina-Florianópolis-SC. *Publicação esp. Inst. oceanogr., S Paulo*, (11): 171-178
- Curran, H.W. (1942). *A systematic revision of the gerreid fishes referred to the genus Eucinostomus, with a discussion of their distribution and speciation*. Ph. D. dissertation, University of Michigan, 183 p.
- Cuvier, G. & A. Valenciennes (1830). *Histoire naturelle des poissons*. F.G. Levrault, Paris.
- Cyrus, D.P. & S.J.M. Blaber (1982a). Species identification, distribution and abundance of Gerreidae (Teleostei) Bleeker, 1859, in estuaries of Natal. *South African Journal of Zoology*, 17:105-116
- Cyrus, D.P. & S.J.M. Blaber (1982b). Mouthpart structure and function and the feeding mechanisms of *Gerres* (Teleostei). *S. Afr. Tydskr. Dierk.*, 17: 117-121
- Cyrus, D.P. & S.J.M. Blaber (1983). The food and feeding ecology of Gerreidae, Bleeker, 1859, in estuaries of Natal. *Journal of Fish Biology*, 22: 373-394
- Dahl, G. (1971). *Los peces del norte de Colombia*. Bogotá: Instituto de Desarrollo de los Recursos.
- Dantas-Campello, F. & M. De Azevedo-Benvenuti (2002). Diferenciação morfométrica e osteológica entre *Ramnogaster arcuata* (Jenyns) e *Platanichthys platana* (Regan) (Teleostei, Clupeidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(3): 757-766
- Darnell, R.M. (1962). Fishes of the río Tamesí and related coastal lagoons en East-Central México. *Publications of the Institute of Marine Science*, 8: 300-365
- Day, J.J. (2002). Phylogenetic relationships of the Sparidae (Teleostei: Percoidei) and implications for convergent trophic evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 269-301
- Deckert, G.D. (1973). *A systematic revision of the genera Diapterus and Eugerres: with the description of a new genus, Schizopterus (Pisces: Gerreidae)*. M. Sci. Thesis, Northern Illinois University, Dekalb, Illinois, 74 p.
- Deckert, G.D. & D.W. Greenfield (1987). A review of the western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia*, 1987(1): 182-194
- De Azevedo-Benvenuti, M. (1997). Relações morfológicas e osteológicas entre *Odontesthes perugiae* e *O. mirinensis* (Teleostei: Atherinidae, Atherinopsidae). *Atlântica Rio Grande*,

- De Azevedo-Benvenuti, M.A. & F. Lameiro-Rodrigues (2002). Análise comparativa entre técnicas morfométricas aplicadas a *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes) e *Odontesthes humensis* De Buen (Osteichthyes, Atherinopsidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 19(3): 789-796
- De la Cruz-Agüero, J. and F. Galván M. (1993). Morphological discrimination of *Eucinostomus* spp. from the Pacific coast of Mexico. *Bulletin of Marine Science*, 52(2): 819-824
- De la Cruz-Agüero, J. (2001). *Sistemática y biogeografía de las especies del género Eucinostomus (Teleostei: Gerreidae)*. Tesis de Doctorado en Ciencias Marinas, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, 181 p. + Apéndice
- De Haro, J.J. (1997-1999). *Sistemática Filogenética y Cladismo*. <http://personal.redestb.es/jjdeharo/sistemica/sistfilog.htm>
- De Pinna, M. (1996). Comparative biology and systematics: some controversies in retrospective. *Journal of Comparative Biology*, 1: 3-16
- Díaz de Astarloa, J.M. & L. Ricci (1998). Meristic comparison of the whitemouth croaker, *Micropogonias furnieri* (Desmarest, 1823) (Pisces Sciaenidae) in southwestern Atlantic between 34° 30' and 39° 30' S. *Revista de Biología*
- Doherty, D. & T.K. McCarthy (2004). Morphometric and meristic characteristics analysis of two populations of arctic char, *Salvelinus alpinus* (L.). *Proceedings of the Royal Irish Academy*, 104B(1): 75-85
- Duarte-Bello, P.P. (1959). *Catálogo de peces cubanos*. Monografía 6, Universidad Católica de Santo Tomás de Villanueva. Marianao, Cuba, pp. 84-85
- Dunn, J.R. (1983). The utility of developmental osteology in taxonomic and systematic studies of teleost larvae: a review. *NOAA Technical Report, NMFS, Circular 450*: 1-19
- Eiras-Stofella, D.R & P. Charvet-Almeida (2000). Gill scanning images of seawater fish *Eugerres brasilianus* (Gerreidae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 43(4): 421-423
- Elliot, N.G., K. Haskard & J.A. Koslow (1995). Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. *Journal of Fish Biology*, 46: 202-220
- Eschmeyer, W.N. (1998). *Catalog of fishes*. California Academy of Sciences. San Francisco, Cal. USA, Vol. 1-3
- Espinosa, G., E. Gutiérrez & M. Báez-Hidalgo (1993). Relaciones entre cuatro especies de peces de la familia Gerreidae sobre la base de 9 loci electroforéticos. *Revista de*

- Investigaciones Marinas*, Cuba, 14(2): 132-137
- Etchevers, S.L. (1978). Contribution to the biology of *Diapterus rhombeus* (Cuvier) (Pisces-Gerreidae), south of Margarita Island, Venezuela. *Bulletin of Marine Science*, 28(2): 385-389
- Evermann, B.W. & S.E. Meek (1883). A review of the species of *Gerres* found in American waters. *Proceedings of Academy Natural Sciences of Philadelphia*, 116-124
- Evermann, B.W. & S.E. Meek (1886). A revision of the American species of the Genus *Gerres*. *Proceedings of Academy Natural Sciences of Philadelphia*, 256-272
- Faustino, M. & D.M. Power (1999). Development of the pectoral, pelvic, dorsal and anal fins in cultured sea bream. *Journal of Fish Biology*, 54: 1094-1110
- Farris, J.S. (1970). Methods for computing Wagner trees. *Systematic Zoology*, 19: 83-92
- Farris, J.S. (1989). The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5: 417-419
- Felsenstein, J. (1985). Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap. *Evolution*, 39: 783-791
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1998). Geología de México: una sinopsis. Capítulo 1, pp. 3-108. En T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa. *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. Instituto de Biología, UNAM, 792 p.
- Ford, E. (1938). Vertebral variation in Teleostean fishes. *Journal of the Marine Biological Association*, XXII, p. 1-59 + xvi figs.
- Fowler, H.W. (1944). *Los peces del Perú: Catálogo sistemático de los peces que habitan en aguas peruanas*. Museo de Historia Natural "Javier Prado." Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú. pp. 226-227
- Fraser, T.H. (1968). Comparative osteology of the Atlantic snooks (Pisces, *Centropomus*). *Copeia*, 1968(3): 433-460
- Fritzsche, R.A. & G.D. Johnson (1980). Early osteological development of white perch and striped bass with emphasis on identification of their larvae. *Transactions of the American Fisheries Society*, 109: 387-406
- Fujita, K. (1989). Nomenclature of cartilaginous elements in the caudal skeletons of teleostean fishes. *Japanese Journal of Ichthyology*, 36(1): 22-29
- Furtado, E. (1969). Alimentacao de peixes en aguas estuarinas do estado do Ceará. *Arq. Cienc. Mar.*, 9(2): 114-114
- Garzón-Ferreira, J. (1989). Contribución al conocimiento de la ictiofauna de bahía Portete, Departamento de la Guajira,

Estudio sistemático y biogeográfico de *Eugerres* ...

- Colombia. *TRIANEA* (Act. Cient. y Técn., INDERENA), 3: 149-172
- Gaspar-Dillanes, M.T. (1996). Aportación al conocimiento de la ictiofauna de la Selva Lacandona, Chiapas. *Zoología Informa*, 33: 41-54
- Gharrett, A.J., C.W. Meckenburg, L.W. Seeb, Z. Li, A.P. Matala, A.K. Gray & J. Heifetz (*manuscrito in prep.*). Coloration and meristic and morphometric comparisons of genetically distinct rougheye rockfish sibling species. p. 27-41 (proporcionado por el autor), 2005.
- Gilbert, C.R. & D.P. Kelso (1971). Fishes of the Tortuguero area, Caribbean Costa Rica. *Bulletin of the Florida State Museum: Biological Sciences*, 16(1): 1-54
- Gilmore, R.G. & D.W. Greenfield (2002). Gerreidae. p. 1506-1521. In: K.E. Carpenter (ed.). *The living marine resources of Western Central Atlantic*. Vol. 3. FAO Species Identification Guide for fisheries purposes and American Society of Ichthyologist and Herpetologist. Special Publication, No. 5, Rome, 2002
- Goloboff, P. (1999). NONA (NO NAME) ver. 2. Published by the author, Tucumán, Argentina.
- González-Acosta, A.F. (1999). *Ecología de la comunidad de peces asociada al manglar del estero El Conchalito, Ensenada de La Paz, Baja California Sur, México*. Tesis de Maestría en Ciencias con Especialidad en Manejo de Recursos Marinos, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, IPN, 126 p.
- González-Acosta, A.F., J. De la Cruz-Agüero & J.L. Castro-Aguirre (En prensa). A review of the eastern Pacific species of the genus *Eugerres* (Perciformes : Gerreidae). *Bulletin of Marine Science*.
- González S., G. & L. Rodríguez V. (1983). Alimentación natural de *Eugerres brasiliensis* (Cuvier) y *Gerres cinereus* (Walbaum) (Pisces: Gerreidae) en las lagunas costeras de Tunas de Zaza, Cuba. *Revista de Investigaciones Marinas*, 17(1): 91-134
- González, L.W., N. Eslava & C. Silva (1998). Population parameters of *Lutjanus purpureus* Poey, 1867 (Pisces: Lutjanidae) in the region of Guianas. *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*. 27: 7-20
- Gosline, W.A. (1961). The perciform caudal skeleton. *Copeia*, 1961(3): 265-270
- Gosline, W.A. (1968). The suborders of perciform fishes. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 124(3647): 1-77, figs. 1-12
- Gosline, W.A. (1971). *Functional morphology and classification of teleostean fishes*. University of Hawaii Press, Honolulu, Hawaii, USA, 208 p.
- Gosline, W.A. (1981). The evolution of the premaxillary protusion system in some teleostean fish groups. *J. Zool., Lond.*,

- 193: 11-23
- Greenfield, D.W. & J. E. Thomerson (1997). *Fishes of the continental waters of Belize*. The University Press of Florida, U.S.A., 311 p.
- Gregory, W.K. (1933). *Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanisms*. Transactions of the American Philosophical Society. Vol. 23, Part II, 481 p.
- Grismer, L.L. (2000). Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: a synthesis of molecules and historical geology. *PNAS*, 97(26): 14017-14018
- Grove, J.S. & R.L. Lavenberg (1997). *The fishes of the Galápagos Islands*. Stanford University Press, Stanford, California, USA, pp. 394-399
- Guinea, J. & F. Fernández (1992). Morphological and biometric study of the gill rakers in four species of mullet. *Journal of Fish Biology*, 41(3): 381-397
- Guitart, D.J. (1977). *Sinopsis de los peces marinos de Cuba*. Tomo III, Academia de Ciencias de Cuba.
- Günther, A. (1859). Catalogue of fishes of the British Museum, Vol. 1, 1-524. Londres: Taylor and Francis.
- Günther, A. (1862). Catalogue of fishes of the British Museum, Vol. 2, 1-548. Londres: Taylor and Francis
- Günther, A. (1864). Catalogue of the fishes in the British Museum. Vol. 4, 1862: i-xx, 534 p.
- Gutiérrez-Estrada, M., V.M. Malpica-Cruz & J. Martínez-Reyes (1982). Geomorfología y sedimentos recientes del sistema lagunar Atasta-Pom, Campeche, México. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM*, 9(1): 89-100
- Hardy, C., D. Lipscomb, K. Nixon and H. Ochoterena (En prensa). WinClada ver. 1.00.08. A basic manual. (Updates 13 Aug. 2003).
- Hastings, P.A. (2000). Biogeography of the tropical eastern Pacific distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 128: 319-335
- Hennig, W. (1968). *Elementos de una sistemática filogenética*. Ed. Eudeba, Buenos Aires, Argentina, 353 p.
- Hildebrand, S. (1939). The Panama canal as a passageway for fishes. With list and remarks on the fishes and invertebrates observed. *Zoologica*, 24(1-5): 15-46
- Hildebrand, S.F. (1946). A descriptive catalog of the shore fishes of Peru. *Bull. U.S. Nat. Mus.*, 189: xi + 530 p.
- Hoese, H.D. & R.H. Moore (1998). *Fishes of the Gulf of Mexico, Texas, Louisiana, and adjacent waters*. Second edition, Texas A & M University Press, 422 p.

- Hubbs, C.L. & K.F. Lagler (1947). *Fishes of the Great Lakes Region*. Cranbrook Institute of Science, Bulletin No. 26, 186 p.
- Humphries, J.M. & L.R. Parenti (1999). *Cladistic biogeography: interpreting patterns of plant and animal distributions*. Second edition, Oxford University Press, Oxford.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura & T. Yoshino (2001). New species of *Gerres* from the Southern Malayan Peninsula. Belonging to the *Gerres setifer* Complex (Perciformes: Gerreidae). *Copeia*, 2001(1): 164-168
- Jiménez-Rosenberg, S.P.A., E. González-Navarro & R.J. Saldierna-Martínez (2003). Larval, pre-juvenile and juvenile development of *Diapterus peruvianus* (Perciformes: Gerreidae). *Revista de Biología Tropical*, 51(2): 479-488
- Jolicoeur, P. (1963). The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics*, 19: 497-499
- Johnson, G.D. (1981). The limits and relationships of the Lutjanidae and associated families. *Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography of the University of California*, 24: 1-114
- Johnson, G.D. (1984). Percoidei: development and relationships. p. 464-498. In H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. and S.L. Richardson (eds.). *Ontogeny and systematic of fishes*. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. No. 1
- Jordan, D.S. & M.C. Dickerson (1882). Notes on a collection of fishes from the Gulf of Mexico at Vera Cruz and Tampico. *Proceedings U.S. National Museum*, 34 (1592): 11-22 (243 p.)
- Jordan, D.S. & B.W. Evermann (1896-1900). *The fishes of North and Middle America*. Bull. U.S. Nat. Mus., 47(14): ix + 3313 + 329 lams.
- Jordan, D.S. & B.W. Evermann (1927). New genera and species of north American fishes. *Proceedings of the California Academy of Sciences*. Vol. XVI, No. 15: 501-507
- Jordan, D.S., B.W. Evermann & H.W. Clark (1930). Checklist of the fishes and fishlike vertebrates of North and Middle America, north of the northern boundary of Venezuela and Colombia. *Rept. U.S. Comm. Fish.* (1928), 2: 1-670
- Kelley, S. (1995). Pigmentation, squamation and the osteological development of larval and juvenile gray angelfish, *Pomacanthus arcuatus* (Pomacanthidae: Pisces). *Bulletin of Marine Science*, 56(3): 826-848
- Kendall, Jr., A.W. (1976). Predorsal and associated bones in serranid and grammistid fishes. *Bulletin of Marine Science*, 26(4): 585-592
- Kerschner, B.A., M.S. Peterson & R.G. Gilmore Jr. (1985). Ecotopic and ontogenetic variation in mojarras (Pisces:

- Gerreidae). *Estuaries*, 8(3): 311-322
- Kiener, A. & C.J. Spillmann (1969). Contributions a l'étude systematique et ecologique des Atherines des cotes francaises. *Memoires du Museum Nationalé d'Histoire Naturelle, Series A, Zoology*, 40: 33-74
- Kluge, A.G. & J.S. Farris (1969). Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Systematic Zoology*, 18: 1-32
- Knowlton, N. & L.A. Weigt (1998). New dates and rates for divergence across the isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society of London*, 265: 2257-2263
- Knowlton, N., L.A. Weigt, L.A. Solórzano, d.K. Mills & R.E. Bermingham (1993). Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the isthmus of Panama. *Science*, 260: 1629-1632
- Kobelkowsky, A. & M. Alemán-Rivero (2000). Branquiocráneo de la mojarra de mar, *Diapterus auratus* Ranzani (Pisces: Gerreidae). *Universidad y Ciencia*, 16(2): 19-26
- Kobelkowsky, A. (2003). Comparative osteology of the mojarra (Pisces: Gerreidae). En A.F. Guzmán, O. J. Polaco & F.J. Aguilar (eds.). pp. 77-80. *Presencia de la arqueoictiología en México*. Libro de memorias de la 12ª reunión del Grupo de Trabajo en Restos de Peces del Consejo Internacional para la Arqueozoología, CONACULTA-INAH, Guadalajara, Jalisco, México.
- Kobelkowsky, A. (2004). Osteología de la mojarra del mar, *Diapterus auratus* Ranzani (Teleostei: Gerreidae). *Hidrobiologia*, 14(1): 1-10
- Kusaka, T. (1974). *The urohyal of fishes*. University of Tokyo Press, 320 p.
- Lemos, P.E.B., M.F.M. Corrêa & V. Abilhóa (1992). Catálogo de otólitos de Gerreidae (Osteichthyes-Perciformes) do litoral do Estado do Paraná, Brasil. *Nerítica, Caritiba*, 7(1-2): 109-117
- Leviton, A.E., R.H. Gibbs, Jr., E. Heal & C.E. Dawson (1985). Standards in herpetology and ichthyology: part I. Stanford symbolic codes for institutional resource collections in Herpetology and Ichthyology. *Copeia*, 1985: 802-832
- Lipscomb, D. (1998). *Basics of cladistic analysis*. George Washington University, Washington, D.C., 75 p.
- Llorente-Bousquets, J. & D. Espinosa (1991). Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia*, 42: 295-312
- Lovejoy, N.R. & B.B. Collette (2001). Phylogenetic relationships of new world needlefishes (Teleostei: Belonidae) and the biogeography of transition between marine and freshwater habitats. *Copeia*, 2001(2): 324-338

- Lozano-Vilano, M.L. & S. Contreras-Balderas (1987). Lista zoogeográfica y ecológica de la ictiofauna continental de Chiapas, México. *The Southwestern Naturalist*, 32(2): 223-236
- Luna-Vega, I., A.O. Alcántara, D. Espinosa & J.J. Morrone (1999). Historical relationships of the Mexican cloud fores: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *Journal of Biogeography*, 26: 1299-1305
- Mabee, P.M. (1988). Supraneural and predorsal bones in fishes: development and homologies. *Copeia*, 1988(4): 827-838
- Mago, F. (1965). Contribución a la sistemática y ecología de los peces de la laguna Unare, Venezuela. *Bulletin of Marine Science*, 15(2): 274-330
- Matheson Jr, R.E. (1983). *Taxonomic studies of the Eucinostomus argenteus complex (Pisces: Gerreidae)*. Ph.D. Thesis, Texas A& M University, 196 p.
- Matheson, Jr. R.E. & J.D. McEachran (1984). Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae): preliminary studies of external morphology. *Copeia*, 1984(4): 893-902
- Matheson, Jr., R.E. & R.G. Gilmore (1995). Mojarras (Pisces: Gerreidae) of the Indian River Lagoon. *Bulletin of Marine Science*, 51(1): 281-282
- Mayden, R.L. & E.O. Wiley (1992). The fundamentals of Phylogenetic Systematics. pp. 115-185. In: R.L. Mayden (ed.). *Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, CA., 969 p.
- Mayden, R.L., B.M. Burr, L.M. Page & R.R. Miller (1992). The native freshwater fishes of North America. Chapter 29, pp. 827-863. In R.L. Mayden (ed.). *Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, CA., 969 p.
- McCosker, J.E. & C.E. Dawson (1975). Biotic passage through the Panama canal, with particular reference to fishes. *Marine Biology*, 30: 343-351
- McDowall, R.M. (1999). Caudal skeleton in *Galaxias* and allied genera (Teleostei: Galaxiidae). *Copeia*, 1999(4): 932-939
- Meek, S.E. & S.F. Hildebrand (1925). *The marine fishes of Panama*. Part II. Field Museum of Natural History, Pub. No. 226. Zoological Series, Vol. XV. pp. 581-604
- Mejia, L.S. & A. Acero (2002). *Libro rojo de los peces marinos de Colombia*. INVEMAR, Instituto de Ciencias Naturales-Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. La Serie de Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia, Bogotá, Colombia.

Estudio sistemático y biogeográfico de Eugerres ...

- Meléndez, R. (2002). Morfometría y merística de *Aplodactylus punctatus* Valenciennes 1832 (Pisces: Aplodactylidae) provenientes de la zona entre Iquique (20° 13' S) y Concepción (36° 47' S), Chile. *Gayana (Concep.)*, 66(22): 207-121
- Miller, R.R. (1966). Geographical distribution of Central America freshwater fishes. *Copeia*, 1966(4): 773-802
- Miller, R.R. (1982). Pisces. pp. 486-501. En S.H. Hulbert & A. Villalobos-Figueroa (eds.). *Aquatic biota of Mexico, Central America and West Indies*. San Diego State University, San Diego, CA.
- Miller, R.R. (1986). Composition and derivation of the freshwater fish fauna of México. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 30: 121-153
- Miller, R.R. & M.L. Smith (1986). Origin and geography of the fishes of the Central México. Chapter 14, p. 487-517. In Hocutt, H.C., and E.. Wiley (eds.). *The zoogeography of North American freshwater fishes*. John Wiley & Sons, 866 p.
- Moran, D. & K.D. Clements (2002). Diet and endogenous carbohydrases in the temperate marine herbivorous fish *Kyphosus sydneyanus*. *Journal of Fish Biology*, 60(5): 1190-1203
- Morrone, J.J. (1994). On identification of areas of endemism. *Systematic Biology*, 43: 438-441
- Morrone, J.J. (1997). Biogeografía cladística: conceptos básicos. *Arbor*, 158: 373-388
- Morrone, J.J. (2001). *El lenguaje de la cladística*. Universidad Nacional Autónoma de México. 109 p.
- Morrone, J.J. & J.V. Crisci (1995). Historical biogeography: introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401
- Motta, P.J. (1984). Mechanics and functions of jaw protusion in teleost fishes: a review. *Copeia*, 1984 (1):1-18
- Myers, G.S. (1940). Fresh-water fishes and West Indian zoogeography. *Annual Report of Smithsonian Institution*, 1937(1940): 339-364
- Myers, G.S. (1951). The freshwater fishes and East Indian zoogeography. *Stanford Ichthyological Bulletin*, 4(1): 11-21
- Myers, G.S. (1963). The freshwater fish fauna of North America. *Proceedings of XVI International Congress of Zoology*, 4: 15-20
- Nelson, G. & N.I. Platnick (1981). *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*, Columbia University Press, New York.
- Nelson, J. 1994. Fishes of the world. 3a edition. Ed. John Wiley & Sons Inc., 600 p.
- Nichols, J.T. (1912). Notes on Cuban fishes. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, Vol. XXXI, Article XVIII:

- 179-189
- Nixon, K.C. & J.M. Carpenter (1993). On outgroups. *Cladistics*, 9: 413-426
- Nixon, K.C. & J.M. Carpenter (1996). On consensus: collapsibility, and clade concordance. *Cladistics*, 12: 305-321
- Nixon, K.C. (2002). WinClada ver. 1.00.08. Published by the author, Ithaca, N.Y.
- Nolf, D. (1993). A survey of perciform otoliths and their interest for phylogenetic analysis, with an iconographic synopsis of the percoidei. *Bulletin of Marine Science*, 52 (1): 220-239
- Odum, W.E. & E.J. Heald (1972). Trophic analysis of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science*, 23(3): 671-378
- Odum, W.E., C.C. McIvor & T.J. Smith III (1982). *The ecology of the mangroves of South Florida: A community profile*. FWS/OBS-8 1/24. Washington, D.C.: U.S. Department of the Interior, U.S. Fish and Wildlife Service, Office of Biological Services.
- Ortiz-Galindo, J.L. (1991). *Ontogenia inicial de la mojarra rayada Eugerres axillaris Günther, 1864*. Tesis de Maestría en Ciencias Marinas. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, México, 36 p. + Tablas y Figuras.
- Palma, J. & J.P. Andrade (2004). Morphological study of *Pagrus pagrus*, *Pagellus bogaraveo* and *Dentex dentex* (Sparidae) in the eastern Atlantic and Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 84: 449-454
- Parr, A. E. (1927). Teleostean shore and shallow water fishes from the Bahamas and Turks island. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*. Peabody Museum of Natural History, Yale University, Vol. III, Art. 4, 63 p.
- Pérez-Hernández, M.A. & J.A. Zavala-Hurtado (1993). Biometry of the *Eugerres plumieri* - *Eugerres brasiliensis* (Pisces: Gerreidae) complex from the Gulf of Mexico. A multivariate approach. *Revista de Biología Tropical*, 41(1): 121-130.
- Picciolo, A. (1960). The development of the anterior interhemal cone of *Eucinostomus argenteus* Baird and Girard. *Copeia*, 1960(1): 70-71
- Pimentel, R.A. (1978). *Morphometrics: the multivariate analysis of biological data*. Kendall/Hunt Publishing Company, Iowa, E.U.A., 276 p.
- Potthoff, T. (1975). Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterigiophores in the blackfin tunna (*Tunnus atlanticus*, Pisces, Scombridae). *Bulletin of Marine Science*, 25: 205-231
- Potthoff, T. & J.A. Tellock (1993). Osteological development of the snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei:

- Centropomidae). *Bulletin of Marine Science*, 52(2): 669-716
- Potthoff, T., S. Kelley, M. Moe & F. Young (1984). Description of porkfish larvae (*Anisotremus virginicus*, Haemulidae) and their osteological development. *Bulletin of Marine Science*, 34: 21-59
- Potthoff, T., S. Kelley & L.A. Collins (1988). Osteological development of the red snapper *Lutjanus campechanus* (Lutjanidae). *Bulletin of Marine Science*, 43(1): 1-40
- Prabhakara-Rao, A.V. (1968). Observations on the food and feeding habits of *Gerres oyena* (Forskål) and *Gerres filamentosus* Cuvier from the Pulicat Lake with notes on the food of allied species. *J. Mar. biol. Ass. India*, 10(2): 332-346
- Quicke, D.L.J. (1996). *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Blackie Academic & Professional, Londres, 311 p.
- Ramires, M. & W. Barrella (2003). Ecologia da pesca artesanal em populações caiçaras da Estação Ecológica De Juréia-Itatins, São Paulo, Brasil. *Interciencia*, 28(4): 208-213
- Randall, J. E. & R. Vergara (1977). Gerreidae. En: W. Fischer (ed.). *FAO species identification sheets for fishery purposes*. Western central Atlantic (Fishing Area 31). Vol. 2, FAO, Rome
- Rauchemberger, M. (1988). A new species of *Allodonthichthys* (Cyprinodontiformes: Goodeidae), with comparative morphometrics for the genus. *Copeia*, 1988(2): 433-441
- Regan, C.T. (1903). On the genus *Gerres*. *Proc. Zol. Soc. London*, GERRIDAE, pp. 63-65
- Regan, C.T. (1906-1908). Pisces. En F.D. Goodman & O. Salvin (eds.). *Biologia Centrali-Americana*, Vol. 8, 201 p.
- Reis, S.F. (1988). Morfometria e estatística multivariada em biologia evolutiva. *Revista Brasileira de Zoologia*, 5(4): 571-580
- Reséndez-Medina, A. (1970). Estudio de los peces de la Laguna de Tamiahua, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología*, UNAM, 41(1): 79-146
- Reséndez-Medina, A. (1973). Estudio de los peces de la Laguna de Alvarado, Veracruz, México. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 34: 183-281
- Reséndez-Medina, A. (1981a). Estudio de los peces de la Laguna de Términos, Campeche, México. II. Última parte. *Biotica*, 6(4): 345-430
- Reséndez-Medina, A. (1981b). Peces colectados en el sistema lagunar El Carmen-Machona-Redonda, Tabasco, México. *Anales del Instituto de Biología*, UNAM, Serie Zoología, 51(1): 477-504

- Reséndez-Medina, A. & A. Kobelkowski-Díaz (1991). Ictiofauna de los sistemas lagunares costeros del Golfo de México, México. *Universidad y Ciencia*, 8(15): 91-110
- Rivas, A., E. Méndez, L. Ruiz, A. Torres & L. Martínez (1999). Hábitos alimenticios de *Eucinostomus gula* y *E. Argenteus* (Pisces: Gerreidae) en la bahía Mochima, Estado Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela*, Universidad de Oriente, 38(2): 91-98
- Robins, C.R. (1971). *Distributional patterns of fishes from coastal and shelf waters of the tropical Western Atlantic*. Symposium on investigations and resources of the Caribbean Sea and adjacent regions. Papers on Fisheries Resources. FAO, Rome, 249-255
- Rodiles-Hernández, R., E. Díaz-Pardo & J. Lyons (1999). Patterns in the species diversity and composition of the fish community of the Lacanja river, Chiapas, México. *Journal of Freshwater Ecology*, 14(4): 455-468
- Rodríguez, G. (1973). *El sistema de Maracaibo, biología y ambiente*. Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas (IVIC), 395 p.
- Rohlf, F.J. (1971). Perspectives on the application of multivariate statistics to taxonomy. *Taxon*, 20(1): 85-90
- Rooker, J.R. & G.D. Dennis (1991). Diel lunar and seasonal changes in a mangrove fish assemblage off Southwestern Puerto Rico. *Bulletin of Marine Science*, 49(3): 684-697
- Rojo, A.L. (1991). *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press Inc., Boca Raton, Florida, USA, 273 p
- Rosen, D.E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology*, 27: 159-188
- Rosen, D.E. & 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. *American Museum Novitates*, 2983, 57 pp., 50 figs., 1 table.
- Rosenblatt, R.H. (1967). The zoogeographic relationships of the marine shore fishes of tropical America. pp. 579-592. Proceedings of the International Conference on Tropical Oceanography, 1965, 17-24 Nov. *Studies in Tropical Oceanography*, No. 5, 847 p. University of Miami.
- Rosenblatt, R.H. & R.S. Waples (1986). A genetic comparison of allopatric populations of shore fishes from the Eastern and Central Pacific ocean: dispersal or vicariance? *Copeia*, 1986(2): 275-284
- Rubinoff, I. (1968). Central American sea-level canal: possible biological effects. *Science*, 161(3844): 857-861

- Ruiz-Carus, R. (1995). *Estudios citogenéticos, electroforéticos y de AND mitocondrial en la Familia Gerreidae (Pisces) del Atlántico tropical occidental*. Tesis de Doctorado, Facultad de Ciencias, UNAM, México, 91 p.
- Ruiz-Carus, R. & M. Uribe-Alcocer (2003a). Phylogenetic assessment of *Eucinostomus gula*, *Eugerres plumieri*, and *Diapterus auratus* (Pisces: Gerreidae). Based on allozyme and mtDNA analyses. *Caribbean Journal of Science*, 39(1):109-115
- Ruiz-Carus, R. & M. Uribe-Alcocer (2003b). Karyotype analysis of *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, and *E. plumieri* (Teleostei, Gerreidae) from Florida and Puerto Rico. *Environmental Biology of Fishes*, 67(3): 269-276
- Ryder, R.A. & J. Pesendorfer (1989). Large rivers are more than flowing lakes: a comparative review. En Proceedings of the international large river symposium. D.P. Dodge (ed.). *Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences*, 106: 65-85
- Santos-Martínez, A. & A. Acero P. (1991). Fish community of the Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia): composition and zoogeography. *Ichthyol Explor. Freshwaters*, 2(3): 247-263
- Schmitter-Soto, J.J. (1998). *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Guías Científicas ECOSUR, México, 239 p. y figuras
- Schmitter-Soto, J.J. & H.C. Gamboa-Pérez (1996). Composición y distribución de los peces continentales del sur de Quintana Roo, Península de Yucatán, México. *Revista de Biología Tropical*, 44(1): 199-212
- Schaeffer, B. & D.E. Rosen (1961). Major adaptative levels in the evolution of the Actinopterygian mechanism. *American Zoologist*, 1: 187-204
- Sheridan, P.F. (1992). Comparative habitat utilization by estuarine macrofauna within the mangrove ecosystem of Rookery Bay, Florida. *Bulletin of Marine Science*, 50(1): 21-39
- Schenk, E.T. & J.H. McMasters (1936). Procedure in Taxonomy. Rev. ed. by A.M. Keen and S.W. Müller (1948). Stanford: Stanford University Press, vii+90 p.
- Shultz, L.P. (1949). A further contribution to the ichthyology of Venezuela. *Proceedings of the U.S. National Museum*, 99: 1-211
- Schultze, H.P. & G. Arratia (1989). The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 97:189-231
- Siebert, D.J. (1992). Tree statistics: trees and "confidence"; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. pp. 72-82. In: P.L. Forey, C.J. Humphries, I.L. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert & D.M. Williams

- (eds.). *Cladistics: a practical course in Systematics*. The Systematic Association, Publication No. 10, Clarendon Press, Oxford.
- Smith, C.L. & R.M. Bailey (1961). Evolution of the dorsal supports of percoid fishes. *Papers of the Michigan Academy of Science, Arts, and Letters*. Vol. XLVI, p. 345-363
- Sober, E. (1988). The conceptual relationship of cladistic phylogenetics and vicariance biogeography. *Systematic Zoology*, 37(3): 245-253
- Springer, V.C. & K.D. Woodburn (1960). An ecological study of the fishes of Tampa Bay area. *Professional Papers Series*, No. 1. St. Petersburg: Florida State Board of Conservation, Marine Laboratory.
- StatSoft, Inc. (1995). *Statistica for Windows (Computer program Manual)*. StatSoft. Inc., Tulsa, Oklahoma
- Stevens-Suárez, S. (1975). The reproductive biology of *Ogilbia cayorum*, a viviparous brotulid fish. *Bulletin of Marine Science*, 25(2): 143-173
- Strauss, R.E. & F.L. Bookstein (1982). The Truss: body form reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology*, 31: 113-135
- Swofford, D.L., G.J. Olsen, P.J. Waddell & D.M. Hillis (1996). Phylogeny reconstruction. p. 407-514. In: D.M. Ellis, C. Moritz, and B.K. Mable (eds.). *Molecular systematics*. 2nd Ed., Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tamayo, J.L. (1988). *Geografía moderna de México*. 11va. edición. Ed. Trillas, México, 512 p.
- Tapia-García, M. & G. Ayala-Pérez (1996-1997). Clave para la determinación de las especies de mojarra de México (Pisces: Gerreidae). *Revista de Biología Tropical*, 44(3)/45(1): 519-526
- Taylor, W.R. (1967). An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proceedings of the U.S. Natural Museum*, 122: 1-17
- Taylor, W.R. & G.C. van Dike (1985). Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium*, 9(2): 107-119
- Teixeira, R.L. & J.L. Helmer (1997). Ecology of young mojarra (Pisces: Gerreidae) occupying the shallow waters of a tropical estuary. *Rev. Brasil. Biol.*, 57(4): 637-646
- Trabelsi, M., J.P. Quignard, J.A. Tomasini, M. Boussaid, B. Focant & F. Maamouri (2002). Discriminative value of the meristic characters of *Atherina boyeri*, lagoon populations. *Vie et Milieu*, 52 (2-3): 77-84
- Trapani, J. (2003). Morphological variability in the Cuatro Ciénegas cichlid, *Cichlasoma minckleyi*. *Journal of Fish*

- van der Heiden, A.M. & L.T. Findley (1988). Lista de los peces marinos del sur de Sinaloa, México. *Anales Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 15(2): 209-224
- Varela, R. A. (1990). *Aspectos tróficos de las mojarras (Pisces: Gerreidae) en tres sistemas costeros de Sonora*. Tesis profesional (Biólogo Marino), Universidad Autónoma de Baja California Sur, La Paz, B.C.S., 66 p.
- Vargas-Maldonado, I., A. Yáñez-Arancibia & F. Amézcuca-Linares (1981). Ecología y estructura de las comunidades de peces en áreas de *Rizophora mangle* y *Thalassia testudinum* de la Isla del Carmen, Laguna de Términos, sur del Golfo de México. *Anales Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, UNAM, 8(1): 241-266
- Vergara, R. (1972). *Análisis taxonómico y consideraciones filogenéticas sobre las especies cubanas del género Caranx (Teleostei, Perciformes, Carangidae)*. Contribución No. 4, Centro de Investigaciones Pesqueras, Cuba.
- Wägele, J.W. (1996). First principles of phylogenetic systematics, a basis for numerical method used for morphological and molecular characters. *Vie Milieu*, 46(2): 125-138
- Wake, D.B. (1991). Homoplasy: the result of natural selection, or evidence of design limitations? *The American Naturalist*,
- Watson, W. & H.J. Walker (1992). Larval development of sargo (*Anisotremus davidsonii*) and salema (*Xenistius californiensis*) (Pisces: Haemulidae) from the Southern California Bight. *Bulletin of Marine Science*, 51(3): 360-406
- Webb, P.W. (1984). Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist*, 24: 107-120
- Wiley, E.O. (1981). *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley. New York, 439 p.
- Wiley, E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks & V.A. Funk (1991). *The compleat cladist: a primer of phylogenetic procedures*. Ed. The University of Kansas, Museum of Natural History, Special Publication, No. 19, 158 p.
- Wilson, J.B. (1991). A comparison of biogeographic models: migration vicariance and panbiogeography. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 1: 84-87
- Wootton, R.J. (1990). *Ecology of teleost fishes*. Fish and Fisheries Series, Chapman & Hall, London, 404 p.
- Yáñez-Arancibia, A. (1978) [1980]. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. *Centro de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM, Publ.*

Esp., 2: 1-306

Zahuranec, B.V. (1967). *The gerreid fishes of the genus Eucinostomus in eastern Pacific*. M.Sci. Thesis, University of California, La Jolla, California, USA, 106 p.

Zandee, M. & .C. Roos (1987). Component compatibility in in historical biogeography. *Cladistics*, 3: 305-332

9. Glosario

Alometría: La tendencia en la variabilidad de las características morfológicas, para crecer y decrecer en función del aumento de la talla de un organismo. ⁽⁹⁾

Árbol de consenso (estricto): Es el cladograma o árbol único, que sólo incluye los componentes no ambiguos. ⁽⁷⁾

Árbol filogenético: La representación gráfica enraizada de las relaciones genealógicas hipotéticas entre los taxa. ⁽⁶⁾

Automorfia: Estado apomórfico presente en un único taxón. ⁽⁷⁾

Branquiespinas: Elementos óseos de origen dérmico, localizados en el lado interno de los arcos branquiales. El número de estos elementos en el primer arco branquial es utilizado comúnmente como un carácter diagnóstico en la diferenciación de muchas especies de peces teleósteos. ⁽²⁾

Carácter: Cualquier atributo de índole morfológica, etológica, ecológica y biogeográfica, etc., que puede ser observado en un organismo con diferentes manifestaciones o estados (de carácter). ⁽⁷⁾

Carácter binario o doble-estado: Aquel carácter representado únicamente por dos estados, el plesiomórfico designado usualmente con "0" y el apomórfico con "1", y cuando está ausente se desconoce o es inaplicable, se representa con "?" o "-". ⁽⁷⁾

Carácter multiestado aditivo (ordenado): Se presenta cuando la serie de estados de un carácter puede ser ordenada en una secuencia lógica, por convención el estado plesiomórfico se designa como

"0" y los estados apomórficos con "1", "2", etcétera. ⁽⁷⁾

Carácter multiestado no aditivo (desordenado): Se presenta cuando la serie de estados de un carácter multiestado no puede ordenarse de acuerdo con una secuencia lógica, aquí se utiliza la misma convención numérica 0,1,2 de los caracteres aditivos, sin que esto represente un orden de los estados apomórficos. ⁽⁷⁾

Caracteres merísticos: Ciertas estructuras externas numerable ó contables comunes en la mayoría de los peces, resultado de la adaptación a la vida acuática, por ejemplo: aletas (pares e impares), escamas, branquiespinas, etc. ⁽²⁾

Caracteres morfométricos: Refiere a las dimensiones relativas de ciertas partes del cuerpo, que también se utilizan como caracteres diagnósticos, cuyo uso es con carácter complementario o descriptivo. ⁽²⁾

Clasificación (biológica): El arreglo u organización de los taxones bajo estudio, bajo un sistema nomenclatorial jerárquico. ⁽⁷⁾

Cladística: constituye un lenguaje para descubrir y describir patrones naturales de tipo histórico que exhiben descendencia con modificación. ^(3, 7)

Clado: También conocido como grupo monofilético o natural, que incluye a todos los descendientes de un ancestro común. ⁽⁷⁾

Cladograma: Un dendrograma donde se manifiestan las relaciones genealógicas de los taxones terminales (= árbol filogenético). ^(4, 7)

Filogenia: La disciplina que se encarga de la teoría sobre la reconstrucción de la historia evolutiva de las especies. ⁽⁵⁾

Especiación: El conjunto de procesos que dan origen a nuevos linajes evolutivos a partir de especies ancestrales. ⁽⁷⁾

Especiación alopátrica: Se conoce también como especiación geográfica o por vicarianza, producto de la separación física de una población ancestral continua en dos poblaciones que evolucionan de manera independiente.

Especiación simpátrica: Aquella que da origen a una especie a partir de una o más especies ancestrales en ausencia de aislamiento geográfico. ⁽⁷⁾

Espina: Elemento óseo no segmentado que da soporte a las aletas, el cual se proyecta y termina en punta. ^(2, 12)

Estado (carácter) apomórfico: Aquel estado o carácter que se origina a partir de un estado plesiomórfico, como resultado de la transformación del carácter dentro del grupo de estudio. ⁽⁷⁾

Estado (carácter) plesiomórfico: Aquel estado o carácter que surge primero en el tiempo, del cual se infiere estaba presente en el ancestro del grupo en estudio. ⁽⁷⁾

Estados de carácter: Refiérese a las formas alternativas que puede manifestar un carácter. ⁽⁴⁾

Género tipo: El género sobre el cual se basa una familia. ⁽⁸⁾

Genotipo: La especie sobre la cual se basa un género. ⁽⁸⁾

Grupo monofilético: Es el que incluye a todos los descendientes de un ancestro común (incluido el ancestro), reconocido por compartir una o más sinapomorfias o por poseer una

combinación particular de caracteres. También se denomina clado o grupo. ⁽⁷⁾

Grupo externo: El utilizado en el análisis cladista que no incluye al grupo bajo estudio. Lo integra cualquier taxón que tuvo su origen antes o al mismo tiempo que el ancestro común del grupo interno. ⁽⁴⁾

Grupo hermano: El grupo o especie más estrechamente relacionado (genealógicamente) con el grupo interno. ⁽⁴⁾

Grupo interno: El grupo actual bajo estudio. ⁽⁴⁾

Holotipo: El espécimen tomado como “tipo” por el autor original de una especie. ⁽⁸⁾

Homoplasia: Constituye un carácter que se desarrolla de forma independiente, a partir de ancestros diferentes. Si provienen del mismo estado se consideran paralelismos, pero si proviene de diferentes estados son convergencias. ⁽⁷⁾

Landmarks: Puntos discretos que corresponden a una parte o región del organismo. ⁽¹⁾

Lectotipo: Un espécimen seleccionado de una serie *sintipo*, posteriormente a la descripción original, que servirá como holotipo. ⁽⁸⁾

Longitud (del cladograma): El número de pasos necesarios para sustentar las relaciones genealógicas de los taxones en un árbol. ^(4, 7)

Morfometría: Todo lo relativo a medidas o mediciones de la forma de un organismo; incluye proporciones del cuerpo o las relaciones en el tamaño de varias características morfológicas del animal. También se define como el empleo de métodos numéricos para el análisis de la forma corporal de un

- organismo, en relación con su tamaño.⁽¹²⁾
- Morfología:** Rama de la biología que estudia la forma física y estructura de los organismos como un todo.^(11, 12)
- Merística:** Referente al número de partes que posee un organismo, o bien la serie de elementos contables en que está dividido (e.g. número de radios y espinas en las aletas, miómeros, branquiespinas, etc.).⁽¹²⁾
- Nodos internos (componente):** También llamados componentes, son los puntos de ramificación del cladograma, conectados a más nodos o taxones terminales.⁽⁷⁾
- Paratipo:** Un espécimen o especímenes, suplementarios al holotipo, utilizado por el autor original como la base de una nueva especie.⁽⁸⁾
- Polaridad (polarización):** Indica el orden y dirección en la evolución de una serie de transformación de caracteres.⁽⁴⁾
- Radios:** Elementos óseos que dan soporte a las aletas, incluye espinas y radios suaves; los radios por lo general se encuentran segmentados, las espinas no. Sin embargo, el término radio denota exclusivamente a los radios suaves.^(2, 12)
- Radio suave:** Segmento de los radios de las aletas, compuesto de dos elementos laterales, estrechamente unidos. Por lo general siempre son flexibles y ramificados.^(2, 12)
- Raíz o nodo basal:** La base o punto de partida de un cladograma.⁽⁷⁾
- Ramas internas (internodos):** Segmentos que unen los nodos internos.⁽⁷⁾
- Ramas terminales:** Segmentos que unen los nodos internos con los taxones terminales.⁽⁷⁾
- Simplesiomorfia:** Estado plesiomórfico presente en dos o más taxones.⁽⁷⁾
- Sinapomorfia:** Estado apomórfico (derivado), compartido por dos o más taxones.⁽⁷⁾
- Sinónimo:** Nombre (s) diferente (s) para una y la misma especie.⁽⁸⁾
- Sintipo:** Uno de varios especímenes de igual rango sobre el cual se basa la especie.⁽⁸⁾
- Sistemática (biológica):** El estudio y ordenamiento de la diversidad orgánica.⁽⁵⁾
- Taxa:** Plural de taxón.
- Taxón (es):** Grupo (s) de organismos con un nombre dado.⁽⁴⁾
- Taxón natural:** Grupo de organismos que existen en la naturaleza como resultado de la evolución.⁽⁴⁾
- Taxón ancestral:** Una especie que dio origen al menos a una especie hermana durante su proceso de especiación, a través de cladogénesis o especiación reticular (hibridación).⁽⁴⁾
- Taxones terminales:** Son las unidades de estudio, o los taxones situados en los extremos de las ramas terminales, conectados con un solo nodo interno o con la raíz.⁽⁷⁾
- Taxonomía:** La teoría y práctica de la descripción de la diversidad de organismos y su ordenamiento, en un sistema basado en un código de nomenclatura biológica y ubicados de acuerdo con sus relaciones en un esquema jerárquico.⁽⁵⁾
- Voucher (especimen):** Organismos o "testigos" depositados en una colección biológica, obtenidos por métodos usuales de recolecta y de preservación.⁽¹⁰⁾

LITERATURA CONSULTADA:

- (¹) Bookstein, F.L. (1991). *Morphometric tools for landmarks data: Geometry and Biology*. Cambridge University Press, 435 p.
- (²) Cervigón, F. (1980). *Ictiología Marina*. Volumen I. Ed. Arte Caracas, Caracas-Venezuela. 358 p.
- (³) De Pinna, M. (1996). Comparative biology and systematics: some controversies in retrospective. *Journal of Comparative Biology*, 1: 3-16
- (⁴) Lipscomb, D. (1998). *Basic cladistic analysis*. George Washington University, Washington D.C.
- (⁵) Llorente-Bousquets, J. (1994). Conceptos en cladismo. Capítulo VII, p. 117-141. En J. Llorente-Bousquets & I. Luna-Vega (comps.). *Taxonomía biológica*. Ediciones Científicas Universitarias, UNAM, México.
- (⁶) Mayden, R.L. & E.O. Wiley (1992). The fundamentals of phylogenetic systematics. Chapter 4, pp. 114-185, en R.L. Mayden (ed.). *Systematics, historical ecology and North American freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, California.
- (⁷) Morrone, J.J. 2001. El lenguaje de la cladística. Universidad Nacional Autónoma de México. 109 p.
- (⁸) Schenk, E.T. & J.M. McMasters (1936). Procedure in taxonomy. Rev. ed. by A. M Keen and S.W. Müller (1948). Stanford: Stanford University Press, vii+90 p.
- (⁹) Soulé, M.E. (1982). Allometric variation. I. The theory and consequences. *The American Naturalist*, 120(6): 751-786
- (¹⁰) Wheeler, T.A. (2003). The role of voucher specimens in validating faunistic and ecological research. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods), Document series no. 9, p. 1-21
- (¹¹) Wiley, E.O. (1981). *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. John Wiley, New York.
- (¹²) www.fishbase.org

Anexo 1. Medidas cuantificadas en *Eugerres* spp. utilizando el método tradicional de Hubbs & Lagler (1947): intervalo de tallas, media entre corchetes y número de ejemplares entre paréntesis (n). La simbología se explica en la figura 1.

Medida (mm)	<i>Eugerres</i> del Pacífico oriental tropical				<i>Eugerres</i> del Atlántico occidental		
	<i>E. axillaris</i>	<i>E. brevimanus</i>	<i>E. lineatus</i>	<i>E. brasilianus</i>	<i>E. plumieri</i>	<i>Eugerres</i> sp.	<i>E. mexicanus</i>
LP	37.7-173.5 [110.7] (30)	56.3-251.9 [125.1] (10)	41.2-196.4 [95.2] (95)	45.54-258.3 [145.4] (35)	68.9-142.5 [99.1] (33)	46.7-162 [96.1] (61)	43.7-237.4 [146.9] (119)
AC	15.7-91.1 [53.2] (30)	23.4-108.1 [53.6] (10)	22.7-99.5 [45] (95)	18.2-119.4 [65.7] (35)	27.2-76 [47.7] (33)	17.6-82.1 [43.7] (61)	14.4-89.8 [55.5] (119)
ACA	10.6-60.3 [35.7] (30)	16.9-72.6 [36.7] (10)	15.8-64.3 [30.1] (95)	13-84.9 [46.1] (35)	18.2-50.4 [32.5] (33)	14.3-53.4 [30.5] (61)	9.7-62.5 [38.5] (119)
LHO	3.7-21.8 [12.5] (30)	5.23-28.9 [12.9] (10)	4.8-20 [9.7] (95)	4.1-28.6 [14.5] (35)	7.1-14 [10.3] (33)	4.9-16.9 [9.8] (61)	3.8-36 [16.6] (119)
LO	5.5-19.2 [12.8] (30)	7.5-21.6 [12.7] (10)	6.9-19.8 [10.9] (95)	6-23.1 [14.4] (35)	8.6-15.3 [12.1] (33)	6.4-17.9 [11.5] (61)	5-20.5 [14.7] (119)
LPO	5.63-26.9 [17.3] (30)	7.3-34.2 [16.8] (10)	7.5-29.4 [14.4] (95)	6.2-41.1 [21.1] (35)	9.2-21 [15.1] (33)	6.7-22.9 [13.9] (61)	5.3-33.2 [19.8] (119)
LPD	17.3-88.8 [54.7] (30)	26.6-120.9 [59.6] (10)	24.5-94.1 [45.3] (95)	20-122.4 [65.8] (35)	29.6-68.8 [48.3] (33)	20.9-77.1 [45.4] (61)	17.6-111.5 [70.6] (119)
DEDEA	23.4-151.8 [100.6] (29)	47-155.1 [93.9] (9)	41.6-182.1 [79.9] (95)	31.3-197.5 [112.8] (33)	52.3-128.2 [94.3] (33)	39.3-141.4 [83.7] (61)	32.5-149.6 [109.3] (117)
LBD	17.7-94.6 [56.5] (30)	27.3-125.8 [62.9] (10)	26.3-110.1 [50.4] (95)	22-139.3 [77.1] (35)	32.1-77.9 [51.5] (33)	21-87.7 [48.3] (61)	18.9-107.1 [68.1] (119)
L2ED	9.3-51 [29.4] (29)	15.9-52.7 [32] (10)	13.8-44 [24.9] (95)	11.5-46.3 [33.4] (35)	19-46.9 [36] (33)	13-49.9 [28.4] (61)	13.3-62.5 [48.5] (119)
L3ED	7.9-47 [27.3] (30)	14.6-52 [29.5] (10)	12.4-39.4 [22] (95)	10.4-44.4 [29.8] (35)	16.6-43.5 [31.6] (33)	10.5-44.4 [24.3] (61)	12-57.3 [44.7] (119)
APC	6.1-26.5 [16.3] (30)	8.3-33.9 [17.7] (10)	7.2-28 [13.5] (95)	6-39 [21.1] (35)	9.2-20.8 [14] (33)	6.8-23.9 [13.7] (61)	4.6-27.6 [17.8] (119)
L2EA	7.9-42.9 [28.9] (30)	14.7-40.3 [26.7] (10)	12.1-43 [21.5] (95)	10.3-49.3 [33.1] (35)	17.2-43 [29.2] (33)	11.8-43.3 [24.1] (61)	10.6-37.9 [29.1] (119)
L3EA	6.8-40.9 [25.8] (30)	11.2-37.9 [23.2] (10)	9.8-39.7 [18.7] (93)	9.3-46.3 [30.5] (35)	13.2-36.8 [25.6] (33)	8.5-38.5 [21.4] (61)	7.9-35.6 [27.1] (119)
LPC	5.7-25.1 [16.1] (30)	8.2-38.5 [19.5] (10)	8.3-31.4 [14.5] (95)	8.4-44.6 [25.5] (35)	10.6-21.3 [14.9] (33)	8.71-25 [15.6] (61)	7.2-46.4 [27.1] (119)
LBA	7.9-35.2 [23.4] (30)	11.7-50.2 [25.7] (10)	11.1-39.7 [19.6] (95)	8.6-42.8 [27.1] (35)	12.7-31.1 [20.6] (33)	9.1-36 [19.4] (61)	8.2-41.7 [26.1] (119)
LAP	9.3-49.9 [29.8] (30)	17.8-57.8 [33.8] (10)	13.6-55.2 [25.6] (95)	7.9-60.9 [36.3] (35)	16.7-41.8 [27.8] (33)	10.6-48.7 [25.1] (61)	11.5-55.4 [38.3] (119)
LAPE	9.8-67.8 [38.2] (30)	14.3-57.4 [29.8] (10)	15.8-69.6 [32.4] (95)	12.1-81 [46.5] (35)	20.4-54.3 [34.2] (33)	14.8-59.9 [31.5] (61)	11.5-67.2 [44] (119)
LCE	13.1-60.2 [39.4] (30)	18.9-78.2 [39.3] (10)	19.2-66.2 [32.3] (95)	15.5-87.3 [46.7] (35)	23.1-46.6 [34.9] (33)	16.9-53.4 [32.7] (61)	14.1-78.8 [47.3] (119)
LMS	4.3-24.4 [14.7] (30)	6.8-33.5 [15] (10)	6.8-23.9 [11.6] (95)	5-33.6 [17.4] (35)	8.2-18.3 [12.8] (33)	5.8-20.7 [12] (61)	4.2-38 [19.1] (119)
EIO	4.3-18 [11.4] (30)	6.1-26.2 [12.8] (10)	5.5-19.3 [9.3] (95)	4.8-27.1 [14.2] (35)	6.1-13.4 [9.7] (33)	5.2-15.6 [9.4] (61)	3.9-24.4 [13.8] (119)

Anexo 2. Medidas cuantificadas en *Eugerres* spp., utilizando el método de box truss (Strauss & Bookstein, 1982): intervalo de tallas, media entre corchetes y número de individuos entre paréntesis (n). La simbología se explica en la figura 2.

Medida (mm)	<i>Eugerres</i> del Pacífico oriental tropical				<i>Eugerres</i> del Atlántico occidental		
	<i>E. axillaris</i>	<i>E. brevimanus</i>	<i>E. lineatus</i>	<i>E. brasilianus</i>	<i>E. plumieri</i>	<i>Eugerres</i> A	<i>E. mexicanus</i>
A [1-2]	17.1-92.6 [56.8] (30)	27.1-122.4 [60.4] (10)	27-98.8 [46.9] (95)	20.7-129.1 [69] (35)	30.4-70.9 [49.8] (33)	21.4-81.5 [47] (61)	19.3-114.7 [72.1] (119)
B [2-3]	7.2-36.9 [23.2] (30)	12.4-49.6 [25.5] (10)	10.8-45.5 [21.5] (95)	8.9-59.5 [31.3] (35)	12.4-31.9 [21.6] (33)	9.3-35.5 [20.7] (61)	7.3-44.2 [27.9] (119)
C [3-4]	8.5-55.4 [32.6] (30)	15.6-72.8 [36.2] (10)	12.7-62.5 [28] (95)	11.5-82.2 [43.7] (35)	17.6-45.4 [29.2] (33)	12.1-53.3 [27.3] (61)	11.2-62.9 [40.1] (119)
D [4-5]	6.5-31.4 [17.5] (30)	9.8-35.8 [18.9] (10)	8-31.2 [14.9] (95)	7.6-45.7 [24.6] (35)	10.9-22.5 [15.4] (33)	8-23.5 [15.4] (61)	7.8-42.2 [25.4] (119)
E [5-6]	5.6-26.1 [16.3] (30)	8.6-34.8 [17.7] (10)	7-27.8 [13.5] (95)	6.1-36.3 [20] (35)	8.2-20.7 [13.9] (33)	6.14-24.1 [13.4] (61)	5.4-26.6 [17.5] (119)
F [6-7]	5.9-25.5 [15.8] (30)	9.9-39.8 [19.9] (10)	8.6-29.1 [13.9] (95)	7.4-43.2 [25.2] (35)	10.4-22.2 [15.1] (33)	9.2-24 [15.4] (61)	7.2-47.7 [27] (119)
G [7-8]	8.1-33 [22.3] (30)	11.3-47.7 [24.7] (10)	9.1-37.1 [18.6] (95)	7.5-38.9 [24.7] (35)	11.9-29.9 [20.2] (33)	8.7-33.2 [18.6] (61)	7.9-40.3 [25.1] (119)
H [8-9]	8.2-61.6 [36.7] (30)	17.5-85.1 [40.3] (10)	15.6-68.2 [31.8] (95)	12.2-88.2 [49.7] (35)	17.4-52.6 [32.3] (33)	12.7-54.1 [31.9] (61)	12.3-86.1 [49.3] (119)
I [9-10]	6.8-48.1 [26.8] (30)	13.1-59.7 [29] (10)	11.7-50.8 [23.3] (95)	10.4-54.3 [32.8] (35)	13.6-34.4 [22.8] (33)	9.6-61.8 [22.7] (61)	8.7-55.1 [30.2] (119)
J [10-1]	8.8-34.4 [21.8] (30)	9.5-38.1 [21.1] (10)	9.9-66.2 [17.8] (95)	7.5-48.8 [24.5] (35)	13-25.7 [19.1] (33)	10.7-27.6 [17.6] (61)	7.6-48.6 [25.6] (119)
K [10-2]	16.8-91.4 [54.6] (30)	24-115.4 [57.1] (10)	25.1-99.5 [46] (95)	18.8-122.2 [67.3] (35)	29.3-71.9 [48.5] (33)	19.8-79.5 [45.2] (61)	17.3-100.1 [64.5] (119)
L [9-1]	16.3-73.9 [46.3] (30)	22.4-98.9 [49.9] (10)	22.6-78.4 [39.1] (95)	17.8-97.4 [56.2] (35)	17-59.1 [40.1] (33)	20-65.9 [38.7] (61)	16.9-487.79 [58.1] (119)
M [9-2]	15.6-90.7 [52.5] (30)	22.6-105.8 [53.2] (10)	22-96.8 [45.1] (95)	18-118.1 [65.6] (35)	27.1-74.8 [47.7] (33)	18-83 [43.5] (61)	14.8-88.6 [56.2] (119)
N [9-3]	15.2-86.6 [52] (30)	23.5-106.4 [53.3] (10)	18.4-22.5 [44.3] (95)	18.5-117.3 [65] (35)	26.3-73.3 [46.3] (33)	17.7-79.9 [43.3] (61)	16.1-93.1 [57.9] (119)
O [8-2]	18.7-111.9 [66.3] (30)	28.4-135.7 [67.6] (10)	29.9-127.6 [57.1] (95)	23.1-154.4 [85.9] (35)	35.3-91.7 [60] (33)	22.5-103.7 [55.1] (61)	17.4-105.4 [69.7] (119)
P [8-3]	13.6-86.3 [51.7] (30)	21-100.9 [50.9] (10)	21.3-96.2 [42.8] (95)	16.4-114.7 [64.2] (35)	26.6-72.5 [45.6] (33)	16-80.3 [41.7] (61)	13-77.8 [50.9] (119)
Q [8-4]	11.7-87.9 [38.9] (30)	17.5-75.5 [40.5] (10)	17.3-64.9 [31.8] (95)	13.5-78.3 [46.5] (35)	20.4-51.1 [33.6] (33)	13.6-56.4 [31.5] (61)	11.2-63.2 [39.8] (119)
R [7-3]	12.5-75.5 [46.4] (30)	21-97.2 [48.7] (10)	17.1-86.4 [40] (95)	15.6-105.4 [59.5] (35)	25.6-64.3 [41.8] (33)	16.6-71.8 [38.9] (61)	14-76.9 [51.4] (119)
S [7-4]	5.7-32.5 [20.1] (30)	8.6-38 [19.9] (10)	8.7-34.4 [17.1] (95)	7.4-47.2 [26.3] (35)	10.8-26.9 [17.7] (33)	7.7-29.2 [17.2] (61)	5.3-34.3 [21.2] (119)
T [7-5]	7.1-37.7 [23.3] (30)	11.5-47.9 [25.3] (10)	11.3-40.9 [20] (95)	10.4-61.1 [34.6] (35)	13.6-30.5 [21.2] (33)	10-35.2 [21.3] (61)	9.9-50.8 [32.3] (119)
U [6-4]	7.9-40.3 [24.1] (30)	12.3-47.9 [25.7] (10)	12.3-42.1 [20.6] (95)	10.2-58.7 [32.6] (35)	14.3-30.2 [21.6] (33)	10.3-37.5 [21.7] (61)	9.7-50.6 [31.4] (119)

Anexo 3. Matriz de caracteres merísticos, morfológicos y osteológicos, utilizados en el análisis filogenético.

ESPECIES	CARACTERES																													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
<i>Eugerres brasilianus</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	1	0	2	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>Eugerres plumieri</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Eugerres mexicanus</i>	1	0	0	1	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	1	1	0	1	1	1	1	2	1	0	2	2	1	1	1	0
<i>Eugerres sp.</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	1	1
<i>Eugerres axillaris</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1	1
<i>Eugerres brevimanus</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	0	2	1	1	1	1	2	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	1
<i>Eugerres lineatus</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	0	1	1	1
<i>Diapterus peruvianus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Diapterus auratus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ancestro hipotético	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

Anexo 4. Matriz de caracteres utilizada en el análisis biogeográfico. Datos de presencia (1)-ausencia (0), mas un área ancestral hipotética. La regionalización marina sigue el esquema de regiones y provincias de Briggs (1974), la continental a Miller (1966, 1986) y Miller & Smith (1986).

Área zoogeográfica	ESPECIES								
	EA	EB	EL	EBR	EP	ESP	EM	DP	DA
<i>Área ancestral hipotética</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Región de California									
Provincia Sinuscaliforniana (de Cortés)	1	0	1	0	0	0	0	1	0
Provincia de San Diego	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Región del Pacífico oriental									
Provincia Mexicana	1	1	1	0	0	0	0	1	0
Provincia Panámica	1	1	1	0	0	0	0	1	0
Provincia islas Galápagos	0	0	1	0	0	0	0	1	0
Región de Carolina	0	0	0	0	1	?	0	0	1
Región del Atlántico occidental									
Provincia Caribeña	0	0	0	1	1	1	0	0	1
Provincia Brasileña	0	0	0	1	1	1	0	0	1
Provincia Antillana	0	0	0	1	1	1	0	0	1
Región Neotropical									
Provincia del usumacinta	0	0	0	0	0	0	1	0	0

ÍNDICE

Lista de tablas	I
Lista de figuras	III
Resumen	V
Abstract	VI
1.-Introducción	1
2.-Antecedentes	4
3.-Objetivos	8
4.- Material y métodos	9
5.- Resultados	29
5.1 Clave para identificar a los géneros americanos de la familia Gerreidae	29
5.2 Taxonomía del género <i>Eugerres</i>	30
5.3 Clave para la identificación de las especies del género <i>Eugerres</i>	33
5.4 Evaluación merística	35
5.5 Taxonomía de las especies del género <i>Eugerres</i>	37
5.6.- Análisis morfosistemático de las especies del género <i>Eugerres</i>	80
5.7.- Evaluación osteológica	108
5.8.- Análisis de caracteres	130
5.8.3 Análisis filogenético	137
5.9.- Análisis biogeográfico	144
5.9.2 Análisis biogeográfico	149
6.- Discusión	153
7.- Conclusiones	183
8.- Bibliografía	186
9.- Glosario	i
Anexos	v
Índice	ix