



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS



**EL HUESO UROHIAL EN LA FAMILIA
GERREIDAE (TELEOSTEI: PERCIFORMES):
ANÁLISIS TAXONÓMICO Y FILOGENÉTICO**

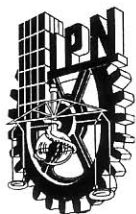
TESIS

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

PRESENTA

JORGE GUILLERMO CHOLLET VILLALPANDO

LA PAZ, B.C.S., Abril de 2012



INSTITUTO POLITÉCNICO NACIONAL
SECRETARIA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISIÓN DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 17 del mes de Mayo del 2012 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 titulada:

**"EL HUESO UROHIAL EN LA FAMILIA GERREIDAE (TELEOSTEI: PERCIFORMES):
ANÁLISIS TAXONÓMICO Y FILOGENÉTICO"**

Presentada por el alumno:

CHOLLET

Apellido paterno

VILLALPANDO

materno

JORGE GUILLERMO

nombre(s)

Con registro:

A	1	0	0	0	7	1
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante de:

MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

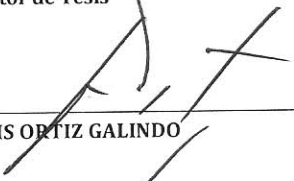
Directores de Tesis



DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO
Director de Tesis




DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ
2º Director de Tesis



DR. JOSÉ LUIS ORTIZ GALINDO

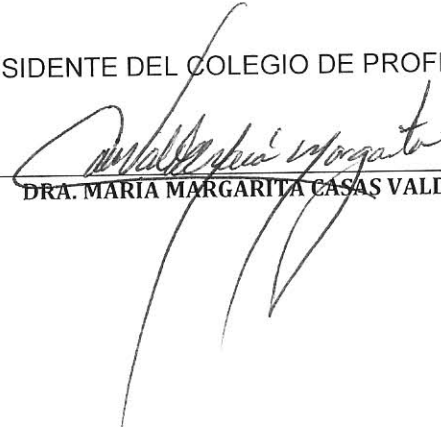


MC. FELIPE VIRI-MELO BARRERA



MC. JOSÉ JULIÁN TAVERA VARGAS

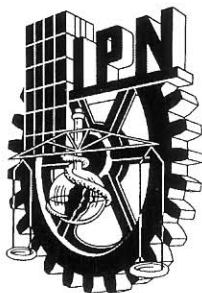
PRESIDENTE DEL COLEGIO DE PROFESORES



DRA. MARÍA MARGARITA CASAS VALDEZ



**IPN
CICIMAR
DIRECCION**



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

CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 22 del mes Mayo del año 2012
el (la) que suscribe BM. JORGE GUILLERMO CHOLLET VILLALPANDO alumno(a) del
Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS
con número de registro A100071 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS
manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de:
DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO y DR. FRANCISCO JAVIER GARCÍA RODRÍGUEZ
y cede los derechos del trabajo titulado:

"EL HUESO UROHIAL EN LA FAMILIA GERREIDAE (TELEOSTEI: PERCIFORMES):

ANÁLISIS TAXONÓMICO Y FILOGENÉTICO"

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

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

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

BM. JORGE GUILLERMO CHOLLET VILLALPANDO

nombre y firma

DEDICATORIA

A mis abuelos: †José Gertrudis Villalpando Picazo y †María Sotera Lupercio Ávila. †Francisco Chollet Cota (Franky) y †Guadalupe Silva Pérez, por su aliento a la vida, su amor fraternal y consistencia abrigadora.

A mis padres: Jorge Guillermo Chollet Silva y Enedina Villalpando Lupercio que me dieron la vida y han estado conmigo en todo momento, gracias por todo su amor y su apoyo incondicional. Aunque hemos vivido momentos difíciles, siempre he contado con su apoyo, les agradezco con todo mi corazón que estén a mi lado, los amo con toda mi alma y este trabajo fruto de su sacrificio y fe en mi es para ustedes. He aquí solo una parte de todo lo que me han brindado.

A mis hermanos: Erick Christofer Chollet Villalpando y Sandra Roció Chollet Villalpando, gracias por estar conmigo y apoyarme siempre, los quiero mucho. Recuerdo bellos momentos de nuestra infancia cuando hacíamos travesuras juntos y nos divertíamos.

A todas mis Tías, Tíos, Sobrinos y Sobrinas: quisiera nombrarlos a cada uno de ustedes pero son demasiados, lo cual no significa que no me acuerde de cada uno, a todos los quiero mucho y los guardo en mi corazón.

A todos mis amigos por todo este tiempo de conocernos en los cuales hemos compartido tantas cosas, muchas gracias por estar conmigo en todo este tiempo, en los cuales he vivido momentos felices y tristes, gracias por ser mis amigos, siempre los llevare en mi corazón.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del Instituto Politécnico Nacional, por permitir la realización de este trabajo en sus instalaciones.

A la colección ictiológica del CICIMAR-IPN y sus integrantes, por su apoyo durante la realización de la presente.

Al la Secretaria de Investigación y Posgrado del Instituto Politécnico Nacional (SIP-IPN) por el apoyo suministrado a través de los proyectos "Actualización del sistema informático de ictiodiversidad de la Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN" (clave 20101127) "Estatus taxonómico de especies fraternas de la familia Gerreidae con distribución anfiamericana" (clave 20110654) y por el otorgamiento de la beca Institucional del Posgrado modalidad beca tesis.

A la comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) por el apoyo a través de los proyectos "Registros ictiofaunísticos de localidades selectas de 10 regiones marinas prioritarias del Pacífico Mexicano" (ECO13) "Detección de reclutas de la dorada *Sparus aurata* como medida del nivel de establecimiento en la Bahía de La Paz, B.C.S." (GN030)

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada durante el desarrollo de la presente.

A la Comisión de Operación y Fomento de Actividades Académicas del Instituto Politécnico Nacional (COFFA-IPN) por los estímulos económicos.

Al Programa Institucional de Formación de Investigadores del Instituto Politécnico Nacional (PIFI-IPN) por el apoyo económico otorgado.

A mis directores de tesis: Dr. José De La Cruz Agüero y Al Dr. Francisco Javier García Rodríguez por su asesoramiento científico y estímulo para seguir creciendo intelectualmente.

Al comité revisor: Dr. José De La Cruz Agüero, Dr. Francisco Javier García Rodríguez, M. C. Felipe Neri Melo Barrera, M.C. José Julián Tavera, Dr. José Luis Ortiz Galindo y al M. C. Ricardo Javier Saldierna Martínez, por sus observaciones y aportaciones al presente.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE GENERAL	i
LISTA DE FIGURAS	iii
LISTA DE TABLAS	v
GLOSARIO	vi
RESUMEN	x
ABSTRACT	xi
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	4
JUSTIFICACIÓN	5
OBJETIVOS	6
OBJETIVO GENERAL.....	6
OBJETIVOS PARTICULARES	6
MATERIAL Y MÉTODOS	6
OBTENCIÓN DE LAS MUESTRAS	6
DIGITALIZACIÓN Y PROCESAMIENTO DE LAS MUESTRAS.....	9
MEDICIONES Y ATRIBUTOS MORFOMÉTRICOS	9
<i>PARÁMETROS DE TAMAÑO</i>	9
<i>PARÁMETROS DE LA FORMA</i>	12
<i>PARÁMETROS DEL CONTORNO (DEF)</i>	14
PROCESAMIENTO DE DATOS	16
<i>EVALUACIÓN TAXONÓMICA DEL UROHIAL</i>	16
<i>EVALUACIÓN FILOGENÉTICA DEL UROHIAL</i>	18
RESULTADOS	21
EXPLORACIÓN Y TRATAMIENTO DE LOS DATOS.....	21
EVALUACIÓN TAXONÓMICA DEL UROHIAL	23
PARÁMETROS DE TAMAÑO Y FORMA: EVALUACIÓN INTERESPECÍFICA.....	23
PARAMETROS DE TAMAÑO Y FORMA: EVALUACIÓN INTERGENÉRICA	28
<i>PARÁMETROS DEL CONTORNO: EVALUACIÓN INTERESPECÍFICA</i>	31
PARAMETROS DEL CONTORNO: EVALUACIÓN INTERGENÉRICA.....	35
EVALUACIÓN FILOGENÉTICA DEL HUESO UROHIAL.....	38
<i>EVALUACIÓN DE LA ROBUSTEZ</i>	38

EVALUACIÓN DE LA SEÑAL FILOGENÉTICA PARA LAS VARIABLES DE TAMAÑO Y FORMA DEL HUESO UROHIAL	51
DISCUSIÓN	53
EXPLORACION Y TRATAMIENTO DE LOS DATOS.....	54
EVALUACIÓN TAXONÓMICA DEL UROHIAL	56
PARÁMETROS DE TAMAÑO Y FORMA Y CONTORNO: ANÁLISIS INTERESPECÍFICO	56
EVALUACIÓN TAXONOMICA DEL HUESO UROHIAL.....	61
PARÁMETROS DE TAMAÑO Y FORMA Y CONTORNO: ANÁLISIS INTERGENÉRICO	61
EVALUACIÓN FILOGENÉTICA DEL UROHIAL	63
EVALUACIÓN DE LA SEÑAL FILOGENÉTICA DE LAS PROPIEDADES MORFOLÓGICAS DEL HUESO UROHIAL A PARTIR DE LA ROBUSTEZ DE LAS PROPUESTAS FILOGENÉTICAS	63
EVALUACIÓN DE LA SEÑAL FILOGENÉTICA PARA LAS VARIABLES DE TAMAÑO Y FORMA DEL HUESO UROHIAL	64
CONCLUSIONES	67
RECOMENDACIONES	68
BIBLIOGRAFÍA	69
ANEXOS	79
ANEXO I. MATRIZ DE CORRELACIÓN DE LAS VARIABLES ANALIZADAS.....	79
ANEXO II. MORFOLOGÍA DEL HUESO UROHIAL Y CORPORAL PARA LAS ESPECIES DE GERREIDAE ANALIZADAS.....	80

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Vista lateral y ventral de un urohial en <i>Diapterus brevirostris</i> (modificado de Kusaka, 1974).	2
Figura 2. Posición del hueso urohial durante el cierre y apertura de la cavidad bucal en <i>Eugerres lineatus</i>	2
Figura 3. Descomposición del contorno del urohial por medio de los descriptores elípticos de Fourier.....	15
Figura 4. Diagrama de Box-Whisker por especie en función del Feret Máximo de los datos en crudo.....	22
Figura 5. Centroides por especie en relación a las funciones 1 y 2 respecto a las variables de forma y tamaño.	26
Figura 6. Observaciones por especie con su respectivo centroide en relación a las funciones 1 y 2 en relación a las variables de forma y tamaño.	27
Figura 7. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis para las especies analizadas en relación con las variables de tamaño y forma	27
Figura 8. Centroides de los cuatro géneros analizados en relación con las dos primeras funciones discriminantes y en las variables de forma y tamaño.....	30
Figura 9. Representación global de los cuatro géneros analizados con sus respectivas muestras en relación con las variables de tamaño y forma.....	30
Figura 10. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis en relación con los cuatro géneros analizados y las variables de tamaño y forma.	31
Figura 11. Centroides por especie en relación con las funciones 1 y 2 respecto a los DEF.....	33
Figura 12. Observaciones por especie en relación con las funciones 1 y 2 respecto a los DEF.....	34
Figura 13. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis para las especies analizadas respecto a los DEF.....	35

Figura 14. Centroides de los cuatro géneros analizados en relación con las dos primeras funciones discriminantes con respecto a los DEF.....	37
Figura 15. Representación global de los cuatro géneros analizados con sus respectivas muestras en relación con las dos primeras funciones discriminantes con respecto a los DEF.....	37
Figura 16. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis en relación con las dos primeras funciones discriminantes con respecto a los DEF.....	38
Figura 17. Evaluación filogenética del género <i>Eucinostomus</i> ..	42
Figura 18. Evaluación filogenética del género <i>Diapterus</i>	43
Figura 19. Evaluación filogenética del género <i>Eugerres</i> ..	44
Figura 20. Árbol hipotético de relación filogenética para la familia Gerreidae utilizando los caracteres morfológicos y merísticos de acuerdo a De La Cruz-Agüero (2001), González-Acosta (2005) y Álvarez-Pliego (2009).....	51
Figura 21. Árbol filogenético de parsimonia con las variables de tamaño y forma y contorno.	66

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Especies de guerreidos analizadas con su respectiva localidad, número de muestra e intervalo de talla.	7
Tabla II. Análisis de varianza interespecífica de las variables transformadas de forma y tamaño	24
Tabla III. Correlaciones canónicas interespecíficas de las variables de forma y tamaño	24
Tabla IV. Matriz de asignación correcta interespecífica en relación con las variables de forma y tamaño.	25
Tabla V. Distancias de Mahalanobis interespecíficas entre grupos y valor de P de la prueba de F en relación con las variables de forma y tamaño.	25
Tabla VI. Correlaciones canónicas intergenéricas con las variables de forma y tamaño	28
Tabla VII. Matriz de clasificación intergenérica en relación a las variables de forma y tamaño.	29
Tabla VIII. Distancias de Mahalanobis intergenéricas entre grupos y valor de P de la prueba de F en relación con las variables de forma y tamaño.	29
Tabla IX. Matriz de clasificación interespecífica en relación con la descomposición del contorno (DEF).....	32
Tabla X. Distancias de Mahalanobis interespecíficas entre grupos y valor de P de la prueba de F en relación a los DEF.....	33
Tabla XI. Matriz de asignación intergenérica en relación con los DEF.....	36
Tabla XII. Distancias de Mahalanobis intergenéricas entre grupos y valor de P de la prueba de F obtenidos de los DEF	38
Tabla XIII. Señal filogenética de las variables de tamaño y forma para todas las observaciones de todas las especies analizadas.....	52

GLOSARIO

Análisis Discriminante: es una técnica estadística multivariante cuya finalidad es describir las diferencias entre n grupos de objetos sobre los que se observan p variables (variables discriminantes). Más concretamente, se comparan y describen las medias de las p variables clasificadoras a través de los n grupos.

Análisis de grupos: cualquier procedimiento que progresivamente une las entidades (especies - especímenes) con base en sus atributos (e.g. la similitud global). Normalmente sólo usado para referirse a las técnicas fenéticas mas que en los análisis cladísticos.

Análisis de componentes principales: es una técnica utilizada para reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos. Intuitivamente la técnica sirve para hallar las causas de la variabilidad de un conjunto de datos y ordenarlas por importancia.

Árbol de consenso: un arreglo que despliega como resultado sólo aquellas características comunes en todos (o en algunos casos, en la mayoría) los árboles filogenéticos derivados para el grupo de taxa.

Biodiversidad: un término ampliamente usado para referirse a la diversidad (el número) de taxa y/o su variación genética combinada, o más generalmente para englobar casi todos los aspectos de biología.

Búsqueda exhaustiva: el proceso de encontrar el o los árboles más parsimoniosos considerando todos los posibles árboles.

Carácter: cualquier estructura física (macroscópica, microscópica o molecular) o sistema conductual que puede tener más de una forma (estado del carácter), la variación que potencialmente proporciona información taxonómica y filogenética.

Carácter Apomórfico: es un rasgo evolutivamente novedoso, es decir, derivado de otro rasgo perteneciente a un taxa ancestral filogenéticamente próximo.

Carácter merístico: un carácter cuyo estado es determinado por el número de veces que tal estructura componente se repite, por ejemplo el número de espinas dorsales de un pez.

Centroide: el punto en un espacio multidimensional donde cada eje representa una variable o carácter, el cual es definido por el valor promedio de cada carácter para un grupo de taxa.

Clado: cualquier grupo monofilético en una hipótesis filogenética.

Cladista: practicante del cladismo y sus principios, relativo a la práctica de la corriente o escuela de pensamiento filogenético.

Cladística o Cladismo: en general, es el proceso de definir las relaciones evolutivas entre los taxa usando la evidencia de los taxones vivientes.

Cladograma: un dendrograma (diagrama de árbol) que representa una hipótesis filogenética específica basada en sinapomorfías. Un cladograma generalmente sólo indica el modelo de la bifurcación de la historia evolutiva.

Clase: una categoría de clasificación biológica entre el Phylum y el Orden.

Clasificación: área de la taxonomía biológica relativa al arreglo de los taxa en una jerarquía u orden preestablecido (e.g. clasificación Lineana).

Clave dicotómica: es una herramienta que permite identificar a los organismos. Se basa en definiciones de los caracteres morfológicos macroscópicos o microscópicos; de la cual parten dos soluciones posibles en función de si tienen o no determinado carácter, repitiéndose el proceso de definiciones de características hasta llegar al organismo en cuestión.

Codificación: asignación de valores normalmente numéricos a los diferentes estados del carácter de tal forma que puedan ser objeto de manipulaciones matemáticas.

Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, por sus siglas en inglés): regula la aplicación de nombres a los organismos a través de sus reglas y que adicionalmente proporciona recomendaciones y principios.

Congruencia: el grado de similitud entre dos sistemas filogenéticos o clasificatorios; dos clasificaciones idénticas se dice que muestran perfecta congruencia (100%). A menudo aplicado a las comparaciones de árboles derivadas de diferentes conjuntos de datos.

Descripción original: generalmente la primer publicación que nombra a un nuevo taxón y que pretende caracterizarlo de tal manera que pueda distinguirse de otro taxa existente.

Distancia Euclideana: la raíz cuadrada de la suma de los cuadrados de las diferencias de los caracteres codificados entre pares de taxa.

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

Especie biológica: grupo de organismos capaces de entrecruzarse, producir descendencia fértil y además se encuentran reproductivamente aislados de otros grupos similares. La definición de especie biológica no incluye a organismos cuyo modo de reproducción es asexual.

Estado del carácter: cualquiera de las posibles y distintas condiciones que un carácter puede presentar, a veces también referido abreviadamente como carácter.

Familia: un grupo taxonómico clasificatorio formal entre el orden y género.

Fenograma: cualquier diagrama ramificado con taxa terminales cuya estructura representa la similitud fenotípica entre los taxa sin implicar necesariamente una relación evolutiva.

Filogenia: la historia evolutiva de un grupo de taxa.

Género: un grupo taxonómico clasificatorio formal que comprende una o más especies que se consideran cercanamente emparentadas.

Grupo Fraternal o Hermano ("sister group"): un par de taxa o grupos cuyo ancestro común más cercano no es compartido por ningún otro grupo.

Matriz de distancia: una matriz de distancias taxón-por-taxón o medidas de disimilitud

Monotípico: un taxón que se compone de un sólo miembro de un taxón subordinado; por ejemplo, un género que contiene sólo una especie o un orden que contiene sólo una familia.

Nombre científico: para las especies, su binomio (es decir su género y el nombre de la especie), para una subespecie, su trinomio (es decir su género, especie y nombre de la subespecie).

Nomenclatura: subdisciplina de la taxonomía que se ocupa de asignar los nombres de los taxa de acuerdo con los códigos pertinentes.

Normalización: un procedimiento matemático que convierte un conjunto de caracteres continuos a un conjunto con una media de cero y una desviación estándar de 1.0.

Orden: categoría taxonómica sobre la familia y debajo de la clase.

Parsimonia: en referencia al principio cladístico extensamente empleado que establece que la explicación filogenética más probable debe ser aquella que requiere el menor número de pasos evolutivos (es decir la explicación más parsimoniosa).

Prioridad: principio fundamental de los sistemas nomenclaturales que establecen que el nombre válido de un taxón, si más de uno se ha asignado, es aquel que se haya publicado primero. Este principio puede ser sobreseído por causa de la estabilidad.

Similitud: una medida del parecido entre dos taxa o especímenes.

Sinapomorfia: carácter apomórfico compartidos por dos o más taxa que tiene un origen común para los miembros de este grupo.

Sinónimo: cada uno del conjunto de nombres genéricos o específicos diferentes que normalmente pueden aplicarse a un solo taxón como resultado de que este taxón ha sido descrito en más de una ocasión (normalmente pero no siempre por autores diferentes).

Sistemática: algunas veces tratada como sinónimo de taxonomía, entendida aquí como una rama de la biología que estudia la clasificación y origen de los organismos en sus aspectos nomenclaturales, filogenéticos, evolutivos y biogeográficos.

Taxón: cualquier unidad taxonómica definible, por ejemplo la subespecie, la especie, el género, etc. Plural: taxa.

Taxonomía: división de la sistemática que trata la clasificación, nomenclatura y otros aspectos de la definición, nombre e identificación de los taxa.

UPGMA: (por sus siglas en ingles, unweighted pair-group method using arithmetic averages= método del grupo-par no ponderado usando promedios aritméticos). Algoritmo de agrupamiento empleado ampliamente en la taxonomía numérica.

RESUMEN

Los peces de la familia Gerreidae conocidos comúnmente como mojarras, poseen una gran importancia ecológica y económica en los sistemas estuarinos dada su persistencia en las zonas tropicales y subtropicales a nivel mundial. No obstante los esfuerzos enfocados a la resolución de su problemática taxonómica-nomenclatural se han incrementado apenas en fechas recientes. El hueso urohial, relacionado con el mecanismo de apertura-cierre de la boca de los teleósteos, ha sido postulado como una estructura con valor taxonómico y filogenético, sin embargo esta propuesta prácticamente no ha sido evaluada en los teleósteos. El objetivo del presente estudio es describir y analizar las propiedades morfológicas del hueso urohial bajo la perspectiva del análisis de su valor diagnóstico taxonómico y su posible aplicación en los estudios filogenéticos de la familia. Se analizaron 11 especies de los cuatro géneros anfiamericanos: *Eucinostomus* ($n=255$), *Diapterus* ($n=197$), *Gerres* ($n=42$) y *Eugerres* ($n=80$). Se calcularon 15 descriptores morfológicos y morfométricos de los urohiales digitalizados y 41 variables del contorno de los urohiales mediante los descriptores elípticos de Fourier (DEF). El análisis discriminante de dichas variables produjo un 89-96% y un 92-95% de asignación correcta promedio a nivel especie y género respectivamente. Las variables de forma, tamaño y los DEF se introdujeron como caracteres en las matrices de hipótesis filogenéticas existentes (e.g. *Diapterus*, *Eucinostomus* y *Eugerres*), sometiéndolas a un análisis filogenético de máxima parsimonia con el programa TNT ("Tree analysis using New Technology") y se evaluó la señal filogenética en las variables de tamaño y forma mediante el ambiente de programación R y las librerías *Ape* y *Picante*. Los árboles obtenidos de la inclusión de las variables de tamaño y forma y los DEF's no modificaron la topología de las propuestas de relación filogenética, así como la inclusión de las variables con señal filogenética (e.g. relación de aspecto, diámetro mínimo y elipticidad) presentó una topológica similar. Los resultados de los análisis morfológicos, morfométricos y de parsimonia, sugieren que el hueso urohial en las especies de Gerreidae consideradas, representa una estructura diagnóstica con valor taxonómico y filogenético.

ABSTRACT

The fishes of the Gerreidae family commonly called mojarras have a great ecological and economic importance in estuarine systems due to their persistence in tropical and subtropical areas worldwide. However the studies focused in resolving their taxonomic-nomenclatural problems have increased just recently. The urohyal bone, related to the opening-closing mechanism of the mouth of teleosts has been proposed as a structure with taxonomic and phylogenetic value, however this proposal has not been evaluated in the teleosts. The objective of this study is to describe and analyze the morphological properties of urohyal bone in the perspective of analysis of its value as a diagnostic value taxonomic character and its possible application in phylogenetic studies. We analyzed 11 species of four anfiamerican genera: *Eucinostomus* (n = 255), *Diapterus* (n = 197) *Gerres* (n = 42) and *Eugerres* (n = 80). 15 morphological and morphometric descriptors were calculated by morphological and morphometric digitizing urohyals plus 41 variables of the contour of the urohyals by elliptical Fourier descriptors. The discriminant analysis (DA) of these variables produced an 89-96% and 92-95% average correct assignment at the species and genus level respectively. The variables of shape, size and DEF were introduced as characters in phylogenetic hypothesis matrices (e.g. *Diapterus*, *Eucinostomus* and *Eugerres*), subjecting them to a maximum parsimony phylogenetic analysis with the program TNT ("Tree analysis using New Technology") and the evaluation of the phylogenetic signal in the shape and size variables by R programming environment and libraries Ape and Picante. The obtained trees of the size, shape and DEF's didn't modify the topology of the phylogenetic proposal, and the addition of variables with filogenetic signal (e.g. aspect, diameter minimum and ellipticidad) ended with a similar topology. The results of morphological analyzes, morphometric and parsimony suggest that the urohyal bone considered in Gerreidae species, represents a diagnostic structure with taxonomic and phylogenetic value.

INTRODUCCIÓN

La identificación de los objetos y su denominación posterior es una actividad fundamental del ser humano, la cual tratándose de entidades biológicas usualmente se describen y nombran de acuerdo con un estándar (e.g. el Código de Nomenclatura Zoológica; ICZN, 1999). Esto permite la determinación posterior de los especímenes biológicos, asignándolos a una especie en particular. En sí, la esencia de un taxónomo es comprender y tratar de explicar las características que poseen los organismos e identificar tales características compartidas entre los mismos (Pankhurst, 1991).

La osteología en los peces teleósteos ha demostrado su utilidad tanto a un nivel taxonómico como sistemático, dado que aporta información para establecer posibles relaciones filogenéticas entre los diversos grupos (Dunn, 1983). Por otra parte en la clasificación, el sistema óseo constituye uno de los principales fundamentos sobre los que se sustenta la definición de las categorías taxonómicas superiores (Álvarez-Pliego, 2010), así como para la discusión de las afinidades y diferencias entre los peces (Cervigón, 1980).

El hueso urohial, elemento del brancreocráneo, se forma en los teleósteos como resultado de una osificación dérmica del tendón impar del músculo esternohioideo. Se encuentra conectado generalmente en su parte anterior con los huesos hipohiales, en su porción antero-dorsal se une con el primer basibranquial y en su parte posterior con la cintura pectoral a través de una serie de músculos alargados (Fig. 1). Ocasionalmente esta estructura se desarrolla de manera bifurcada para permitir la conexión de un par de ligamentos al hipohial ventral (Kusaka, 1974).

Esta estructura ubicada en la parte central del esqueleto mandibular, actúa a manera de pivote durante la apertura y cierre de la boca (Fig. 2). Esta acción coordinada con los músculos que lo conectan a la cintura pectoral y al arco hiodeo permiten el movimiento del piso de la boca hacia abajo y hacia atrás, dando como resultado la apertura y posterior expansión de la cavidad oral (Gosline, 1971; Kusaka, 1974).

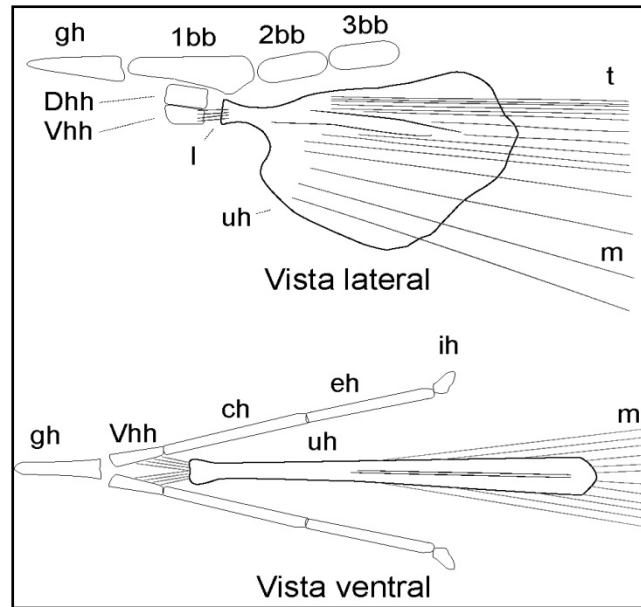


Figura 1. Vista lateral y ventral de un urochord en *Diapterus brevirostris*. Dhh= Hipohiales dorsales, Vhh= Hipohiales ventrales, bb= Basibranchiales, uh= Urochord, t=Tendón que conecta con la clavícula, m= Músculos que conectan a la cintura pectoral, gh= Gloschial, ch= Ceratohial, eh= Epihial, ih= Interhial, l= Ligamentos (modificado de Kusaka, 1974).

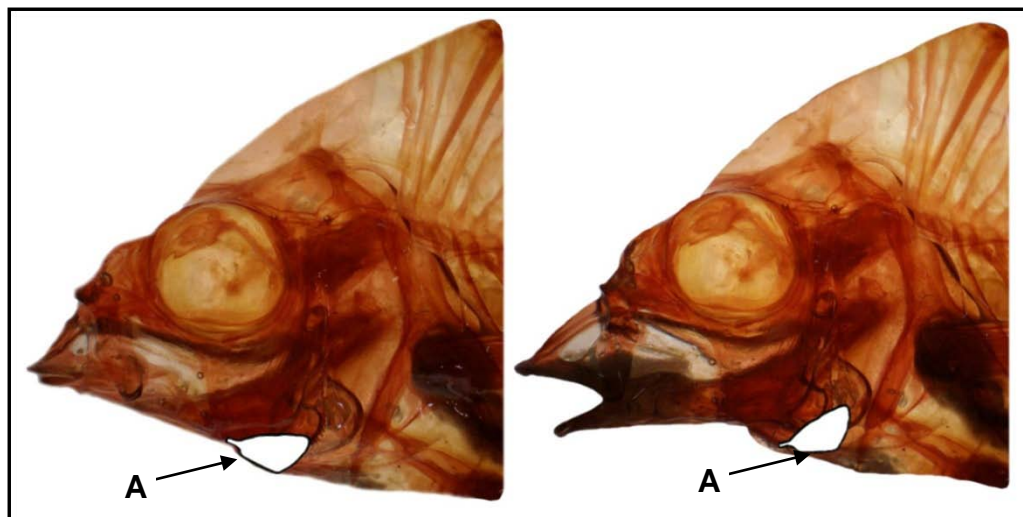


Figura 2. Posición del hueso urochord (A) durante el cierre y apertura de la cavidad bucal en *Eugerres lineatus*.

Arratia & Schultze (1990) consideran que el hueso urohial tiene importancia taxonómica y filogenética en los peces debido a que solo se presenta en los miembros de la división Teleostei. De ahí que la morfología de esta estructura en los teleósteos pueda ser considerada de utilidad en la determinación de familias, géneros e incluso en algunos casos, a nivel específico (Arratia & Schultze, 1990; Chollet-Villalpando, 2009). Sin embargo, en la actualidad no existen muchos trabajos publicados sobre la morfología comparada del hueso urohial bajo la perspectiva de su aplicación taxonómica y su eventual consideración en análisis filogenéticos.

Los peces de la familia Gerreidae, conocidos comúnmente como mojarras, se caracterizan por presentar una aleta caudal furcada; una sola aleta dorsal (excepto en *Diapterus aureolus*); aleta anal con una vaina escamosa basal; membranas branquióstegas separadas del istmo y una coloración que varía de azul-plateado a amarillenta hacia la parte proximal de las aletas pares en algunas especies (e.g. *Diapterus brevirostris*) (Bussing *et al.*, 1995).

Las mojarras constituyen uno de los grupos más representativos de los sistemas acuáticos de las zonas tropicales y subtropicales del mundo, lo cual los ha hecho objeto de múltiples estudios principalmente de índole ecológica (e.g. Austin, 1971; Cyrus & Blaber, 1983; Arenas & Acero, 1992; Rivas *et al.*, 1999). Debido a lo anterior, la taxonomía de la familia Gerreidae ha experimentado una gran dinámica y controversia (De La Cruz-Agüero, 2001) con cambios a nivel taxonómico y nomenclatural, incluso en el número de especies consideradas como válidas a partir de un total de 17 géneros y cerca de 100 especies nominalmente descritas (Eschmeyer, 1998). Estos cambios se han sustentado en las sutiles diferencias interespecíficas, el traslape de caracteres diagnósticos y en los propios límites intergenéricos dentro de la familia.

Esta problemática se ha incrementado debido en algunos casos a la pérdida de los materiales tipo, al mal estado de conservación de los mismos y al hecho de que la mayoría de las revisiones de las especies del grupo nunca han sido publicadas (e.g. Curran, 1942; Zahuranec, 1967; Deckert, 1973 (parcialmente); Matheson, 1983 (parcialmente); De La Cruz-Agüero, 2001; Álvarez-Pliego, 2010).

En el presente trabajo se describen las características morfológicas y morfométricas del urohial de especies selectas de la familia Gerreidae, determinando coeficientes de forma y proporciones morfométricas, bajo la perspectiva de la realización de un análisis taxonómico comparativo de las propiedades de esta estructura ósea. Se propone de esta forma determinar la utilidad del hueso urohial esta estructura para la diferenciación intergenérica e interespecífica, valorando al mismo tiempo, su aplicación en los análisis filogenéticos del grupo.

ANTECEDENTES

Actualmente, el único trabajo publicado en referencia exclusiva al hueso urohial de los teleósteos fue realizado por Kusaka (1974), el cual incluye 700 especies principalmente del Pacífico suroccidental y los mares del Japón. En este trabajo se realiza una caracterización de esta estructura, así como la implementación de la terminología básica de las partes del urohial, presentando ilustraciones de las vistas dorsal, ventral, lateral, anterior y posterior.

Burnes-Romo (2006), realizó un catálogo del hueso urohial de peces recolectados en aguas del noroeste de México. Su trabajo incluye 154 especies con medidas e ilustraciones para cada una de ellas, así como una breve descripción de las características de dicha estructura. No obstante al valor diagnóstico del urohial para la división Teleostei postulado por Arratia & Schultze (1990), los pocos trabajos publicados en relación con esta estructura se limitan a su descripción cualitativa (e.g. Aprieto, 1974; Sato *et al.*, 1988; Díaz de Astarloa, 2005), determinación de edad y la relación longitud del cuerpo-longitud del urohial (e.g. Johdal *et al.*, 2000; 2001), validación de especies y subespecies (e.g. Lloris & Matallanas, 2003; Díaz de Astarloa *et al.*, 2011) y al tratamiento en catálogos o colecciones científicas (CICIMAR) como los mencionados anteriormente.

Cabe mencionar el trabajo realizado en relación con la identificación de restos ictioarqueológicos de la familia *Mugilidae* por medio de la utilización de atributos morfológicos cualitativos del hueso urohial (Patón-Domínguez *et al.*, 1991) y la

aplicación de las propiedades morfológicas en la taxonomía de algunas especies de peces de agua dulce de Irán (Esmaeili & Teymouri, 2006).

Específicamente para la familia Gerreidae, Kobelkowsky (2003) llevó a cabo una comparación entre el urohial y otras estructuras óseas de algunas especies presentes en aguas mexicanas, registrando gráficamente la morfología de las mismas. Chollet-Villapando (2009) realizó una evaluación preliminar del urohial en seis especies de la familia Gerreidae, con el fin de evaluar dicha estructura ósea, como un carácter diagnóstico útil en la discriminación de especies de Gerreidae.

JUSTIFICACIÓN

El hueso urohial ha sido estudiado tanto en el ámbito paleontológico para la identificación de restos fósiles, en estudios de edad y crecimiento, como en el de los estudios de identificación de presas en los hábitos alimentarios. Este hueso presenta una variada morfología entre los diferentes géneros de peces óseos e incluso a nivel específico, lo cual pudiera conferirle la característica de ser una “herramienta” para la determinación de grupos taxonómicos y eventualmente aportar junto con otros caracteres a inferir sus relaciones filogenéticas.

Actualmente persiste una problemática taxonómica y nomenclatural en algunos géneros y especies de familia Gerreidae (e.g. *Ulaema lefroyi*, *Diapterus aureolus*, *Eugerres periche*, *Eucinostomus havana*), como ya se mencionó debido a la incorrecta descripción de los materiales originales y su conservación, así como la ausencia de caracteres diagnósticos rotundos.

El hueso urohial ha sido postulado como una estructura con valor taxonómico y con implicaciones filogenéticas dada su presencia exclusiva en los miembros de la división Teleostei, sin embargo los trabajos publicados en donde se involucra al hueso urohial, lo consideran como un elemento osteológico más entre los analizados, sin analizar sus propiedades de tamaño y forma.

En este sentido, es importante dirigir esfuerzos en detectar y profundizar en la revisión de distintas estructuras anatómicas que permitan robustecer los esquemas

taxonómicos y filogenéticos. El urohial es un componente óseo poco explorado por lo cual debe evaluarse de manera comparada y cuantitativa, para determinar si puede ser utilizado como un elemento de información práctica y objetiva en la resolución de la problemática taxonómica y filogenética de la familia Gerreidae.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

- I. Describir y cuantificar la morfología del hueso urohial de especies selectas de la familia Gerreidae, desde una perspectiva taxonómica y filogenética.

OBJETIVOS PARTICULARES

- II. Determinar la utilidad taxonómica de la variación morfológica del hueso urohial en las especies de *Gerreidae* analizadas.
- III. Determinar la utilidad filogenética de la morfología del hueso urohial.

MATERIAL Y MÉTODOS

OBTENCIÓN DE LAS MUESTRAS

El material óseo para la realización de la presente tesis se obtuvo de 574 individuos recolectados en las costas de México (Pacífico y Atlántico), actualmente depositados en la Colección Ictiológica (CI) del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) (Tabla I).

Muestras adicionales a las depositadas dentro de la CI-CICIMAR (incluidas en el total) se obtuvieron de compras en el mercado local y de recolectas de ocasión realizados en la Bahía de La Paz, B.C.S. con el fin de aumentar el número de muestra para las especies analizadas. Los especímenes fueron identificados a nivel de especie empleando claves taxonómicas especializadas (e.g. Bussing, 1995).

Tabla I. Especies de Gerreidae analizadas con su respectiva localidad, número de muestra e intervalo de talla.

Especie	n	Localidad	Intervalo de Talla
<i>Diapterus auratus</i> *	32	Boca de Río, Veracruz	7.9 - 18.5
<i>Diapterus aureolus</i> **	24	Laguna de Términos, Campeche	8.5 - 11.5
<i>Diapterus brevirostris</i> **	6	Matanche, Nayarit	
<i>Diapterus brevirostris</i> **	29	Mazatlán, Sinaloa	
<i>Diapterus brevirostris</i> **	63	Bahía de La Paz, B.C.S	7.2 - 16.5
<i>Diapterus brevirostris</i> **	22	Acapulco, Guerrero	
<i>Diapterus brevirostris</i> **	21	Guaymas, Sonora	
<i>Eucinostomus currani</i> **	21	Acapulco, Guerrero	
<i>Eucinostomus currani</i> **	9	Bahía de La Paz, B.C.S.	5.2 - 7.7
<i>Eucinostomus currani</i> **	3	Matanche, Nayarit	
<i>Eucinostomus currani</i> **	4	Mazatlán, Sinaloa	
<i>Eucinostomus dowii</i> **	43	Acapulco, Guerrero	
<i>Eucinostomus dowii</i> **	40	Bahía de La Paz, B.C.S.	
<i>Eucinostomus dowii</i> **	1	Bahía Concepción, B.C.S.	6.8 - 12.3
<i>Eucinostomus dowii</i> **	5	Bahía Magdalena, B.C.S.	
<i>Eucinostomus dowii</i> **	16	Mazatlán, Sinaloa	
<i>Eucinostomus entomelas</i> **	8	Mazatlán, Sinaloa	
<i>Eucinostomus entomelas</i> **	7	Guaymas, Sonora	
<i>Eucinostomus entomelas</i> **	4	El Pardito, B.C.S	7.8 - 19.5
<i>Eucinostomus entomelas</i> **	1	Matanche, Nayarit	
<i>Eucinostomus entomelas</i> **	9	Bahía de La Paz, B.C.S	
<i>Eucinostomus entomelas</i> **	3	Bahía Concepción, B.C.S	
<i>Eucinostomus gracilis</i> **	17	Bahía de La Paz, B.C.S	6.3 - 10.5
<i>Eucinostomus gracilis</i> **	10	Mazatlán, Sinaloa	
<i>Eucinostomus melanopterus</i> *	54	Boca de Río, Veracruz	8 - 26.8
<i>Eugerres lineatus</i> **	4	Guaymas, Sonora	
<i>Eugerres lineatus</i> **	14	Bahía Magdalena, B.C.S	13.3 - 20.5
<i>Eugerres lineatus</i> **	5	Mazatlán, Sinaloa	
<i>Eugerres lineatus</i> **	30	Bahía de la Paz, B.C.S	
<i>Eugerres plumieri</i> *	27	Boca de Río, Veracruz	8.2 - 22.5
<i>Gerres cinereus</i> **	23	Mazatlán, Sinaloa	16.1 - 20.8
<i>Gerres cinereus</i> **	19	Bahía de la Paz, B.C.S	

* Atlántico, ** Pacífico, n= Número de muestra por localidad y especie.

La selección de especies se enfocó a obtener representantes de los cuatro géneros presentes en las costas del Atlántico y Pacífico (*Diapterus*, *Eucinostomus*, *Gerres* y *Eugerres*). Así como obtener muestras de especies con problemáticas taxonómicas principalmente entre aquellas en las cuales los caracteres diagnósticos son muy sutiles (e.g. *Eucinostomus dowii* - *Eucinostomus entomelas*) y grupos fraternos (e.g. *Diapterus* - *Eugerres*, *Gerres* - *Eucinostomus*).

La extracción del urohial se llevó a cabo por medio de una serie de incisiones en la parte ventral del espécimen, separando las membranas branquióstegas hasta la altura del istmo y desprendiendo los ligamentos anteriores que lo unen con los basibranquiales (modificado de Burns & Everly, 2000; Bemis *et al.*, 2004). Después de la obtención de la estructura, se llevó a cabo la limpieza sumergiendo individualmente los urohiales dentro de un recipiente de plástico con agua corriente y sometiéndolos posteriormente a un proceso de cocción en un horno de microondas durante un periodo de dos minutos a una temperatura aproximada de 60°C. De esta manera se facilitó la separación de residuos de tejido y músculo. Finalmente, se retiró por completo cualquier tipo de residuo empleando una aguja de disección y un bisturí.

Para eliminar residuos de tejido y músculo a los urohiales extraídos previamente a la realización del presente trabajo y que se encuentran catalogados en seco dentro de la CI del CICIMAR-IPN, las piezas fueron colocadas individualmente en recipientes de plástico con una mezcla de tripsina-borato de sodio durante un periodo de 24 h, siguiendo la metodología propuesta por Taylor (1967). Posteriormente se lavaron con agua corriente y se trataron con alcohol etílico al 50% eliminando por completo cualquier residuo.

Cada muestra se catalogó con su respectiva clave, la cual consta de dos letras que simbolizan el género y la especie, seguidas de la fecha de recolecta y el número de muestra (e.g. *Eucinostomus melanopterus*, recolectada el día 22 de octubre de 2010; ejemplar No.1: Em-22102010-1).

DIGITALIZACIÓN Y PROCESAMIENTO DE LAS MUESTRAS

El proceso de digitalización de los urohiales se llevó a cabo en vista lateral izquierda sin considerar el sexo, ya que en los Gerreidae no se ha documentado la existencia de un dimorfismo sexual (e.g. Zahuranec, 1967), utilizando un estereomicroscopio Olympus® SZ61 equipado con un adaptador para cámara Olympus® SP-320 (zoom óptico 3X) y una fuente de luz Olympus® SZ2-LGBST para resaltar los bordes.

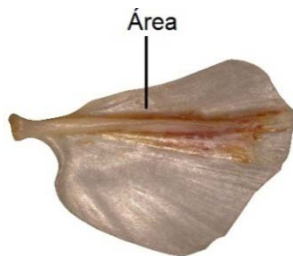
A cada imagen se le agregó una escala estandarizada y incluyendo su respectiva clave de catalogación. Para eliminar errores en la digitalización de las muestras, así como imperfecciones o cualquier sesgo respecto a la calidad de la imagen que pudiera afectar o distorsionar la obtención de los resultados, las imágenes fueron procesadas en el programa Adobe Photoshop versión 8.0, corrigiendo balance, nitidez y color.

MEDICIONES Y ATRIBUTOS MORFOMÉTRICOS

La medición de las variables descriptivas de tamaño y forma se llevó a cabo por medio del programa Image-Pro Plus® 6.0 y están basadas en las definiciones de Tuset *et al.*, (2000) y Pertusa (2003).

PARÁMETROS DE TAMAÑO

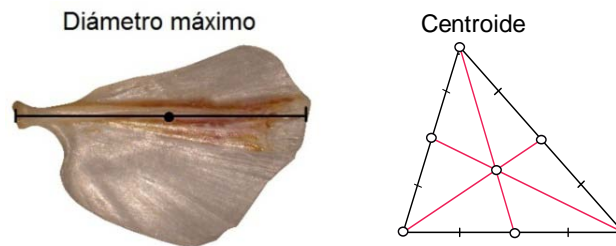
Área. Es la extensión o superficie comprendida dentro de una figura (de dos dimensiones), expresada en unidades de medida de superficie. En el presente trabajo se consideró el área del objeto (urohial) expresada en mm^2 y donde no se incluyen orificios o imperfecciones encontradas en el mismo.



Relación de aspecto. Proporción de aspecto o razón de aspecto (traducciones literales de la expresión en inglés: *aspect ratio*) es el cociente entre el eje mayor y menor de la elipse, equivalente al objeto.



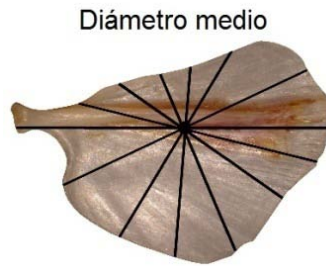
Diámetro máximo. Longitud de la línea máxima entre dos puntos del objeto pasando por el centroide. En geometría, el centroide o baricentro de un objeto X perteneciente a un espacio n -dimensional, es la intersección de todos los hiperplanos que dividen a X en dos o más partes de igual n -volumen con respecto al hiperplano.



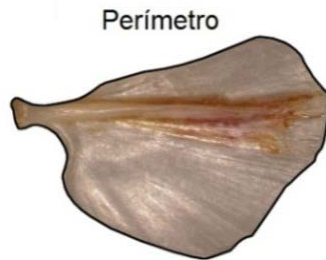
Diámetro mínimo. El diámetro es el segmento que pasa por el centro del objeto uniendo sus extremos. En el presente trabajo es la longitud de la línea mínima entre dos puntos pasando por el centroide hasta los bordes del objeto.



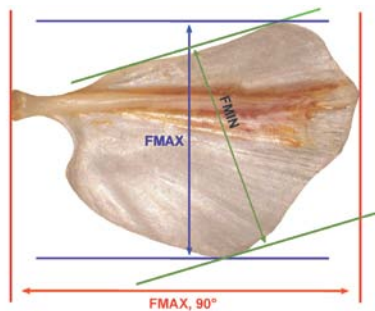
Diámetro medio. Longitud promedio de los diámetros generados en intervalos de 2 grados, pasando por el centroide del objeto.



Perímetro. El perímetro es la suma de todos los lados de una figura. En el presente trabajo es la longitud de la cuerda trazada alrededor del contorno del urohial.



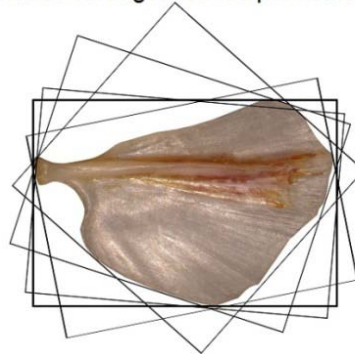
Diámetro Feret. En microscopia y análisis de imágenes, es la distancia medida entre líneas paralelas teóricas que son dibujadas de manera tangente al perfil del objeto o partícula y perpendiculares a la escala del ocular a un ángulo arbitrario determinado (en la práctica, se utiliza 90°) FMAX, 90°: Feret máximo a 90°.



Feret máximo. Distancia máxima obtenida de las proyecciones de la imagen rotadas a x número de ángulos sobre su centroide (FMAX). El Feret máximo es equivalente a la longitud máxima de esta distancia tangente (rectángulos) proyectada sobre el perfil de los urohiales.

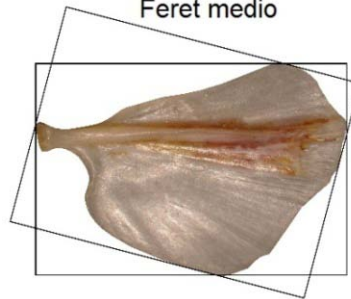
Feret mínimo. Distancia mínima obtenida de las proyecciones de la imagen rotadas a x número de ángulos sobre su centroide (FMIN). El Feret mínimo es equivalente a la longitud mínima de esta distancia tangente (rectángulos) proyectada sobre el perfil de los urohiales.

Diámetros feret generados por rotación



Feret medio. Distancia promedio obtenida de las proyecciones de la imagen rotadas a x número de ángulos sobre su centroide. El Feret medio es equivalente a la longitud promedio de esta distancia tangente (rectángulos) proyectada sobre el perfil de los urohiales.

Feret medio



PARÁMETROS DE LA FORMA

Redondez y Circularidad. Proporcionan información sobre la proximidad morfológica de una figura a un círculo, tomando respectivamente un valor mínimo de 1π (3.1416) y 4π (12.57) cuando es un círculo perfecto. Pueden calcularse mediante las fórmulas:

$$\text{Redondez} = (\sqrt{P}) (\pi * A), \quad \text{Circularidad} = P^2 / A$$

En donde:

P= Perímetro.

A= Área.

Factor de forma. Indica la irregularidad de un objeto, el cual tiende a 1 cuando es un círculo perfecto. Se calcula mediante la fórmula:

$$\text{Factor de forma} = 4(\pi * A) / P^2,$$

En donde:

P= Perímetro.

A= Área.

Rectangularidad. Representa las variaciones existentes de la anchura y la longitud respecto al área de una figura, tomando el valor de 1 para un cuadrado perfecto. Se calcula mediante la fórmula:

$$\text{Rectangularidad} = (A / FL) (FW),$$

En donde:

A= Área.

FL= Feret máximo.

FW= Feret mínimo.

Elipticidad. La forma elíptica indica si los cambios en los ejes son proporcionales o no. Se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$\text{Elipticidad} = (FL - FW) / (FL + FW),$$

En donde:

FL= Valor máximo del diámetro Feret.

FW= Valor mínimo del diámetro Feret.

PARÁMETROS DEL CONTORNO (DEF)

Para obtener los parámetros descriptores del contorno del hueso urohial se realizó un análisis de Fourier, el cual consistió en descomponer la forma irregular de los urohiales digitalizados en una serie de componentes ortogonales denominados descriptores elípticos de Fourier (DEF) o armónicas de Fourier. El contorno para cada urohial digitalizado por especie fue obtenido como "código de cadena", el cual extrae y almacena la información pertinente del contorno para cada urohial analizado (Crampton, 1995; Fig. 3)

Cada armónica está caracterizada por cuatro coeficientes (e.g. A, B, C y D), resultados de la proyección de cada punto del contorno de los ejes (x) y (y). Entre mayor sea el número de armónicas, mayor será la precisión en la descripción del contorno (Kuhl & Giardina, 1982).

Para determinar el número mínimo de armónicas requeridas para una mejor reconstrucción del contorno de los urohiales se estimó el "espectro de potencia" promedio de Fourier (o varianza), así como el porcentaje del poder acumulado. En donde el poder de Fourier de una armónica es proporcional a su amplitud y brinda una medida de la cantidad de información de la forma descrita por esa armónica (Crampton, 1995).

De tal manera que para la n^{th} armónica, el poder de Fourier esta dado por la expresión:

$$PF_n = \frac{A_n^2 + B_n^2 + C_n^2 + D_n^2}{2}$$

En donde:

A_n, B_n, C_n y D_n son los coeficientes de Fourier de las n^{th} armónicas.

El porcentaje del poder acumulado PF_c puede ser definido por:

$$PF_c = \sum_1^n PF_n$$

Para este propósito se utilizaron los 574 urohiales para las 11 especies analizadas, en donde el umbral al 99.99% de la media acumulada del poder de Fourier fue elegido para definir el número adecuado de armónicas para ser consideradas en los análisis.

En el presente trabajo, las primeras 11 armónicas representaron el 99.99% de la varianza acumulada. El análisis de Fourier indicó entonces que la forma del urohial para las especies analizadas se puede resumir en las primeras 11 armónicas (e.g. 44 coeficientes).

Los coeficientes A, B y C de la primer armónica no fueron considerados, debido a que la reconstrucción del contorno de los urohiales con estos coeficientes resulta en una elipse, siendo esta misma la constante para todos, derivando en un poder de Fourier máximo. Estos coeficientes pueden entonces enmascarar la información derivada del resto de las armónicas (Crampton, 1995).

Por lo anterior se utilizaron 11 armónicas con sus cuatro coeficientes A, B, C y D (con excepción de los coeficientes A, B y C para la primer armónica) derivando en 41 variables utilizadas para describir la forma de cada urohial analizado.

El programa shape 1.3 (Iwata & Ukai, 2002) fue utilizado para obtener los DEF's para análisis taxonómicos y filogenéticos posteriores (Véase Evaluación filogenética del urohial).

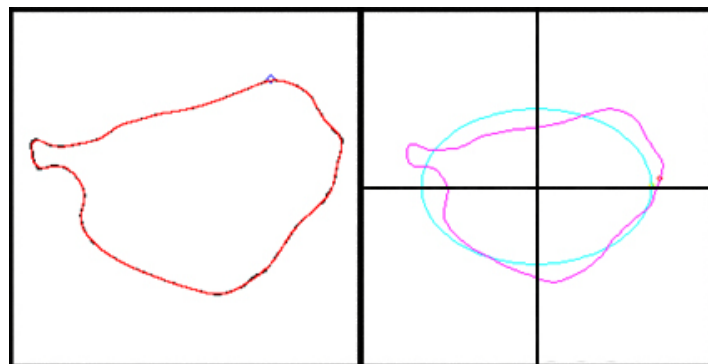


Figura 3. Descomposición del contorno del urohial por medio de los descriptores elípticos de Fourier.

PROCESAMIENTO DE DATOS

EVALUACIÓN TAXONÓMICA DEL UROHIAL

El análisis taxonómico fue basado en las variables de tamaño, forma y contorno (DEF). Específicamente para los datos de forma y tamaño se realizó una exploración previa de los datos crudos con el fin de comparar la distribución de tallas (empleando el Feret máximo como estimador de la talla), comprobar la normalidad de los datos e identificar datos extremos (“*outliers*”) que pudieran indicar errores de medición, aberraciones o urohiales dañados.

Debido a que se encontraron variaciones extremas en la distribución de las tallas (Feret máximo) entre las especies, visualizadas por medio de diagramas de Box-Whisker (Fig. 4), los datos fueron estandarizados mediante la fórmula utilizada por Elliot *et. al.*, (1995):

$$Ms = Mo \left(\frac{Ls}{Lo} \right)^b$$

En donde:

Ms= variable estandarizada.

Mo= variable observada.

Ls= Longitud media del estimador (Feret máximo) estimada a partir de todos los individuos de todas las especies.

Lo= Longitud del estimador de cada espécimen por especie.

b= pendiente de la regresión de $\log Mo - \log Lo$ estimada a partir de la relación de la talla con cada una de las variables analizadas, empleando la ecuación de crecimiento alométrico $M = aL^b$.

Esta estandarización minimiza la variabilidad resultante del crecimiento alométrico (Beacham, 1985; Reist, 1985) que podría existir como consecuencia de considerar diferentes intervalos de tallas en cada especie.

Una vez estandarizados los datos se aplicaron Análisis Discriminantes (AD) para determinar las relaciones morfométricas entre las especies con respecto a las variables cuantitativas determinadas (parámetros de forma, tamaño y contorno), con el propósito de presentar gráficamente en pocas dimensiones (idealmente en dos o tres) la separación entre las especies. Este método, también proporciona el aporte diferencial de cada variable a la discriminación de las especies en las funciones discriminantes, las cuales pueden ser utilizadas posteriormente para identificar o asignar nuevos especímenes (en este caso urohiales) a una u otra especie (e.g. De La Cruz-Agüero, 2001).

El porcentaje de asignación correcta de los ejemplares, calculado dentro de la matriz de clasificación, puede entonces ser utilizado como una medida de la afinidad morfométrica entre los taxa y como prueba de la estructura taxonómica establecida *a priori* (e.g. la identidad producida por las claves de identificación).

Las distancias de Mahalanobis y su aproximación al estadístico de prueba F, fueron también utilizadas para probar las diferencias significativas entre los centroides de las especies (promedio de las medias de todas las variables utilizadas). La significancia estadística del AD, fue determinada con base en el valor del estadístico de prueba de Lambda de Wilks (λ) indica un buen ajuste al modelo de discriminación y valores ≈ 1 indican un ajuste con poco poder de discriminación).

Finalmente, para visualizar la similitud morfológica, la matriz de las distancias de Mahalanobis por especie, fue utilizada para construir un fenograma por medio de un análisis de grupos empleando el algoritmo de agrupación UPGMA (*Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean*, por sus siglas en inglés) y el coeficiente de distancia Euclidiana.

Alternativamente se llevó a cabo un análisis basado en la descomposición del contorno a partir de los DEF, el cual se basó en un Análisis de Componentes Principales (ACP), derivando los coeficientes de los componentes y utilizandolos en el AD (como variables descriptoras), y su proyección en el plano de las primeras dos funciones discriminantes para determinar las afinidades y diferencias morfológicas

entre los urohiales. Con lo anterior se pretende evidenciar las relaciones entre la dispersión de los datos en el espacio multifactorial y así poder identificar grupos morfológicos afines entre las especies.

Todos los análisis de datos y modelos estadísticos fueron realizados por medio del programa de cómputo MS Excel[®] 2007 y los complementos (*plug-ins*) del mismo: XLSTAT[®] 2009.4.05 y Winstat[®] 2009.

EVALUACIÓN FILOGENÉTICA DEL UROHIAL

En la presente sección se describe el procedimiento para la corrección de la talla en los análisis filogenéticos realizados. Los análisis se enfocaron siguiendo el modelo de movimiento *Browniano* (MB) (Blomberg *et al.*, 2003) en donde la transformación de la longitud de las ramas puede ser utilizada para minimizar algunos procesos evolutivos (e.g. la talla).

Los datos fueron estandarizados con base en la variable Feret medio debido a que dicha medida es considerada como un estimado promedio evitando el sesgo de las medidas por ejemplar y por especie de acuerdo a la fórmula previamente descrita:

$$Ms = Mo \left(\frac{Ls}{Lo} \right)^b$$

Para este caso L_s (longitud media del estimador) fue considerada como el Feret medio) para todas las muestras de cada especie. Los demás parámetros del modelo son aquellos definidos previamente (ver página 17).

Se evaluó la señal filogenética de la variabilidad morfológica del hueso urohial para las especies analizadas, así como la robustez de las hipótesis filogenéticas de trabajos previos con relación a la adición de los atributos morfológicos del urohial (e.g. tamaño, forma y DEF's) para los géneros: *Eucinostomus*, *Eugerres* y *Diapterus* (e.g. De La Cruz-Agüero, 2001; González-Acosta, 2005; Álvarez-Pliego, 2010, respectivamente). En el presente ejercicio se entiende que una propuesta de relación filogenética será estable sino se modifica en forma drástica por la incorporación de

nueva información (e.g. caracteres); robusta sino es alterada por la incorporación de nuevas entidades (e.g. especies); predictiva en el sentido de que una propiedad o atributo conocido para las entidades de un grupo se podrá encontrar en aquellas entidades aún no examinadas del mismo (e.g. especies afines) y objetiva en la medida de que se obtenga el mismo resultado aplicando las mismas metodologías de análisis (Crisci & López-Armengol, 1983).

Los cladogramas para los géneros analizados (e.g. *Diapterus*, *Eucinostomus* y *Eugerres*) fueron generados a partir de un análisis de parsimonia considerando las matrices originales citadas (e.g. De La Cruz-Agüero, 2001; González-Acosta, 2005; Álvarez-Pliego, 2010). Posteriormente se incluyeron las variables de tamaño y forma para obtener un primer cladograma. Un segundo árbol filogenético se obtuvo con la inclusión del contorno y finalmente se generó un tercer cladograma, incluyendo todas las variables del urohial (tamaño, forma y contorno) en dichas matrices de relación ancestro-descendencia.

Los cladogramas resultantes de las combinaciones de variables (tamaño y forma y contorno) fueron comparados evaluando la robustez de las topologías del árbol resultante, en relación con las hipótesis existentes de relación filogenética para cada género analizado. Cabe destacar que la topología obtenida para el género *Eugerres* (Fig. 19) es diferente a la reportada por González-Acosta (2005: página 137) no obstante que se siguió la metodología aplicada por el autor y se verificó con él mismo los resultados aquí descritos (véase Discusión).

Debido a la ausencia de información acerca de los urohiales para algunas de las especies analizadas (e.g. *E. gula* y *E. argenteus* para el caso del género *Eucinostomus*), se codificaron los caracteres de dichas especies de acuerdo con los criterios contenidos para el propósito en el programa TNT ("*Tree analysis using New Technology*") (Goloboff *et al.*, 2008). Para el caso de las especies de los géneros *Diapterus* (*Diapterus rhombeus*) y *Eugerres* (*Eugerres brevimanus*, *E. axillaris*, *E. brasiliensis*, *E. awlae*), para las cuales tampoco se tiene información sobre la morfología del urohial, se siguió la misma metodología de codificación al momento de generar los árboles de parsimonia en el programa TNT.

Para el análisis de la robustez de los cladogramas generados con la inclusión de los parámetros de tamaño, forma y contorno, se compararon contra las topologías de hipótesis existentes citadas anteriormente por medio de un análisis de *intercambio del vecino más cercano* (NNI) (*nearest neighbor interchange*, por sus siglas en inglés). En este análisis de NNI, la medición se basa en el mínimo de pasos requeridos para cambiar la topología del árbol T_1 en T_2 (Page, 1996).

Por otra parte, se cotejaron las topologías de los arboles resultantes para determinar su grado de similitud y verificar su robustez de una manera visual. Primeramente con el árbol resultante de cada propuesta de relación por género (e.g. *Diapterus*, *Eucinostomus* y *Eugerres*), en comparación con el árbol resultante al incluir las variables de tamaño y forma en las matrices de relación filogenética para cada género analizado. La segunda comparación se realizó considerando solo las variables de contorno y finalmente se realizó una comparación al incluir las variables de tamaño, forma y contorno de los urohiales para cada especie analizada.

Existen varios trabajos que proponen métodos para analizar y medir la magnitud de señal filogenética en los conjuntos de datos o matrices de relación (Blomberg *et al.*, 2003). En el presente se evaluó la señal filogenética para las variables de tamaño y forma calculadas (área, relación de aspecto, diámetro máximo, diámetro mínimo, perímetro, redondez, Feret medio, rectangularidad, diámetro medio, factor de forma, circularidad, Elipticidad y Feret mínimo) con el programa R 2007 (ver. 2.13.1) y las librerías *Ape* (Paradis *et al.*, 2004) y *Picante* (Kembel *et al.*, 2010) del ambiente de programación R.

Esta aproximación permite comparaciones directas entre datos intraespecíficos e interespecíficos, sin confundir los análisis por utilizar diferentes técnicas (e.g. matrices vs árboles) (Blomberg *et al.*, 2003). Dado que las variables analizadas son caracteres continuos se determinó esta prueba de señal filogenética para este tipo de datos. Para cuantificar la señal filogenética en las variables antes mencionadas se calculó el valor métrico de K de acuerdo con Blomberg *et al.*, (2003).

Este parámetro K compara los niveles de señal filogenética observados y esperados, asumiendo que los caracteres evolucionan de acuerdo con un modelo concordante con el movimiento Browniano (MB). Si $K > 1$ entonces las relaciones de parentesco son más similares en sus valores y por tanto la señal filogenética de la variable analizada es mayor que lo esperado de acuerdo con el MB. Si $K < 1$ las relaciones son menos similares que lo esperado.

Para calcular el valor de K se creó una matriz utilizando los caracteres de las propuestas existentes de relación filogenética para los géneros *Diapterus*, *Eucinostomus* y *Eugerres* citadas anteriormente, generando un árbol hipotético de relación ancestro-descendencia de las 11 especies analizadas (Fig. 20). La topología fue almacenada en un archivo con formato *Nexus* con ayuda del programa de cómputo TNT. Por otra parte, se obtuvo el promedio de las variables de tamaño y forma para las 11 especies analizadas y finalmente se evaluó la señal filogenética de cada variable en el árbol hipotético de relación filogenética ancestro-descendencia calculando el valor de K para cada variable.

RESULTADOS

EXPLORACIÓN Y TRATAMIENTO DE LOS DATOS

En el presente estudio se analizaron 574 urohiales pertenecientes a 11 especies de la familia Gerreidae. Los resultados de las pruebas de normalidad de Kolmogorov-Smirnov, de los valores promedio del Feret máximo por especie, revelaron la significancia estadística de las variables en crudo ($P < 0.05$). Por lo cual se hizo necesaria la estandarización de los datos mediante la ecuación $M_s = M_o (L_s / L_o)^b$, la cual proporcionó ajustes estadísticamente significativos ($P > 0.05$) en todas las variables, excepto en la variable: perímetro ($P < 0.05$).

Aunque se aplicaron todos los modelos de transformación de variables disponibles en las herramientas estadísticas utilizadas (e.g. logarítmica, centrado, estandarizado, Box-Cox, arcoseno, re-escalamiento), no se logró normalizar la distribución de esta, por lo que dicha variable se trabajó con el valor de la transformación Box-Cox (e.g. el mejor ajuste).

Una vez realizada la transformación, la normalidad de los datos por especie, contrastada por medio de una prueba de Kolmogorov-Smirnov, fue aceptada ($P > 0.05$). Con base en el grado de correlación y en la determinación de la naturaleza común de las variables, algunas de éstas fueron consideradas como variables redundantes. Este fue el principal criterio a considerar para la depuración de variables correlacionadas (Anexo I). Con base en lo anterior las siguientes variables no fueron consideradas en los análisis taxonómicos y filogenéticos: diámetro medio, Feret mínimo, factor de forma, circularidad y elipticidad (e.g. $r \geq 0.90$, $P > 0.05$).

El Análisis de Covarianza (ANCOVA) del estimador de la talla (Feret máximo) corroboró la pertinencia estadística de los datos transformados: con el 98% de la variabilidad de la regresión del Feret máximo, explicada por las variables y las especies ($r^2 = 0.98$; $F = 4745.81$, $p < 0.0001$), sugiriendo que el efecto del crecimiento alométrico fue removido.

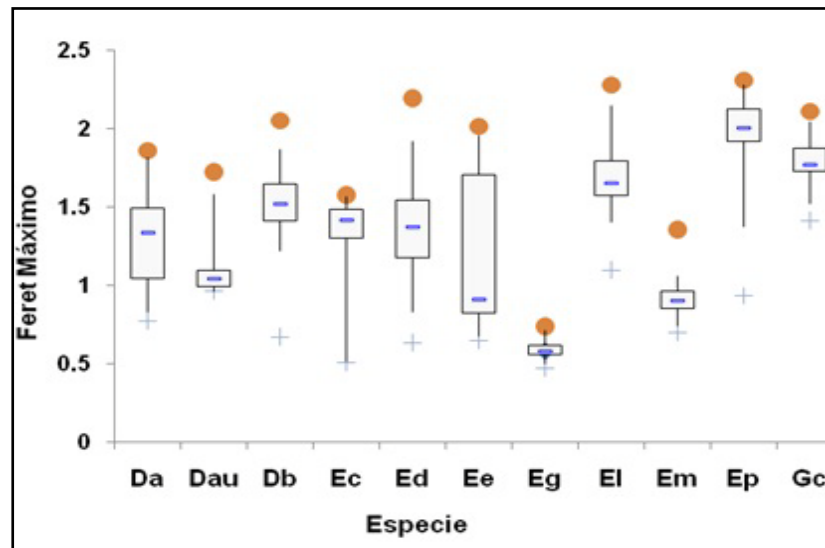


Figura 4. Diagrama de Box-Whisker donde se muestra la media (---) por especie en función del Feret Máximo de los datos en crudo, + indica el valor mínimo y • el valor máximo de las 11 especies de Guerreidos analizados. Las cajas indican los niveles del intercuartil al 95% de confianza: Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinoistomus gracilis*, Em: *Eucinoistomus melanopterus* Ee: *Eucinoistomus entomelas*, Ec: *Eucinoistomus currani*, El: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*.

EVALUACIÓN TAXONÓMICA DEL UROHIAL

PARÁMETROS DE TAMAÑO Y FORMA: Evaluación Interespecífica

La variabilidad morfológica del urohial obtenida a partir de las variables de forma y tamaño, fue contrastada entre todas las especies por medio de una generalización multifactorial del coeficiente de variación (C.V.p.). El resultado de este análisis indicó que los urohiales entre las especies son diferentes y por tanto comparables (Kruskal-Wallis, $h= 0.44$ $P>0.05$). Una vez hecho lo anterior se realizó un ANOVA el cual reveló diferencias estadísticamente significativas en todas las comparaciones (Tabla II).

A partir del AD se obtuvieron diez funciones con una varianza acumulada de alrededor del 87% en las dos primeras (74.6% en la F1 y 12.4% en F2: Tabla III). Las correlaciones canónicas de estas funciones indican una alta proporción de la varianza compartida entre las especies y las variables con las funciones discriminantes generadas, así como del poder discriminante de las funciones $F1=0.976$ y $F2=0.877$, cuanto más cerca de 1 sea el valor de la correlación, mayor es la potencia discriminante y una lambda de Wilks= 0.001. Las variables que poseen el mayor poder discriminante en el modelo para las dos primeras funciones discriminantes son: relación de aspecto y diámetro mínimo para la F1 y el área y el Feret medio para la F2 (Tabla III).

El porcentaje promedio de clasificación correcta fue del 89%. El máximo porcentaje fue para *Eucinostomus melanopterus* (100%) y el mínimo para *E. entomelas* (71.88%). Los resultados para todas las especies se presentan en la Tabla IV. Con base en las distancias cuadráticas de Mahalanobis se probó para cada par de especies la diferencia entre sus centroides. Los resultados encontrados de esta comparación indicaron diferencias significativas entre las especies ($p<0.0001$) (Tabla V).

En las figuras 5 y 6 se representan los centroides de cada una de las especies en relación con las dos primeras funciones discriminantes del modelo, así como las observaciones de la representación global de las afinidades morfológicas del urohial para todas las especies incluidas en este estudio y sus respectivas muestras. En

estas se observa una separación intergenérica e interespecífica entre los urohiales con base en las variables de forma y tamaño analizadas (Tabla II). De igual forma se observa una clara separación del género *Diapterus* y *Eugerres* en relación con la F1 y una mayor similitud morfológica entre los urohiales de las especies de los géneros *Eucinostomus* y *Gerres* con base en la F1 y F2 (Tabla VI).

Tabla II. Análisis de varianza interespecífica de las variables transformadas de forma y tamaño.

Variable	F	p-valor
Área	250.539	< 0.0001
Aspecto	773.863	< 0.0001
Diámetro máximo	116.006	< 0.0001
Diámetro mínimo	583.646	< 0.0001
Perímetro	112.628	< 0.0001
Redondez	133.007	< 0.0001
Feret medio	218.509	< 0.0001
Rectangularidad	58.157	< 0.0001

Tabla III. Correlaciones canónicas interespecíficas de las variables de forma y tamaño con las dos primeras funciones obtenidas del Análisis Discriminante, las negritas indican las variables con mayor poder en la F1 y F2.

Variabes/Factores	F1	F2
Área	-0.720	0.605
Relación de aspecto	0.953	-0.281
Diámetro máximo	0.593	0.496
Diámetro mínimo	-0.938	0.289
Perímetro	-0.231	-0.428
Redondez	0.692	-0.329
Feret medio	-0.583	0.732
Rectangularidad	0.315	0.459
Correlaciones canónicas	0.976	0.877
Porcentaje	74.58 %	12.35 %
Total acumulado		86.92 %

Tabla IV. Matriz de asignación correcta interespecífica en relación con las variables de forma y tamaño. Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinoistomus gracilis*, Em: *Eucinoistomus melanopterus* Ee: *Eucinoistomus entomelas*, Ec: *Eucinoistomus currani*, El: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*, las negritas indican el porcentaje máximo, mínimo y promedio de certidumbre.

de \ a	Da	Dau	Db	Ec	Ed	Ee	Eg	El	Em	Ep	Gc	Total	% correcto
Da	26	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	32	81.25
Dau	1	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	24	95.83
Db	7	0	134	0	0	0	0	0	0	0	0	141	95.04
Ec	0	0	0	33	2	2	0	0	0	0	0	37	89.19
Ed	0	0	0	3	84	3	1	1	0	0	13	105	80.00
Ee	0	0	0	2	2	23	1	0	1	0	3	32	71.88
Eg	0	0	0	0	0	1	26	0	0	0	0	27	96.30
El	1	1	0	0	0	0	0	48	0	3	0	53	90.57
Em	0	0	0	0	0	0	0	0	54	0	0	54	100.00
Ep	0	0	0	0	0	0	0	5	0	22	0	27	81.48
Gc	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	40	42	95.24
Promedio para todas las especies													89.37

Tabla V. Distancias de Mahalanobis interespecíficas entre grupos (arriba de la diagonal) y valor de P de la prueba de F (debajo de la diagonal) en relación con las variables de forma y tamaño.

	Da	Dau	Db	Ec	Ed	Ee	Eg	El	Em	Ep	Gc
Da		23.367	8.754	75.658	103.245	66.751	118.819	46.971	34.545	95.813	80.956
Dau	<0.01		36.722	59.928	79.361	43.192	73.567	26.550	25.669	70.389	60.499
Db	<0.01	<0.001		96.025	131.943	84.440	156.340	60.045	58.278	105.456	102.285
Ec	<0.01	<0.001	<0.001		8.110	8.928	33.009	35.347	19.272	50.042	8.532
Ed	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001		9.902	22.664	45.463	32.030	47.118	11.857
Ee	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		24.160	27.363	19.473	35.322	15.311
Eg	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		48.391	40.745	53.049	47.123
El	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		35.635	14.247	30.665
Em	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		72.107	29.187
Ep	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		41.938
Gc	<0.01	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	

El fenograma (UPGMA – distancia Euclidiana, DE), obtenida a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis, indicó la presencia de tres grupos (nivel de corte DE= 40 e.g. entre el 50-75% de la magnitud de DE). Un grupo se encontró formado por *Diapterus auratus*, *Diapterus brevirostris* y *Diapterus aureolus* (Da-Db-Dau); otro por *Eucinostomus dowii*, *Eucinostomus currani*, *Gerres cinereus*, *Eucinostomus entomelas*, *Eucinostomus melanopterus* y *Eucinostomus gracilis* (Ed-Ec-Gc-Ee-Em-Eg) y finalmente una última agrupación estuvo integrada por *Eugerres plumieri* y *Eugerres lineatus* (Ep-EI). El grupo formado por las especies del género *Diapterus* fue el que presentó una mayor diferenciación morfológica (Fig. 7).

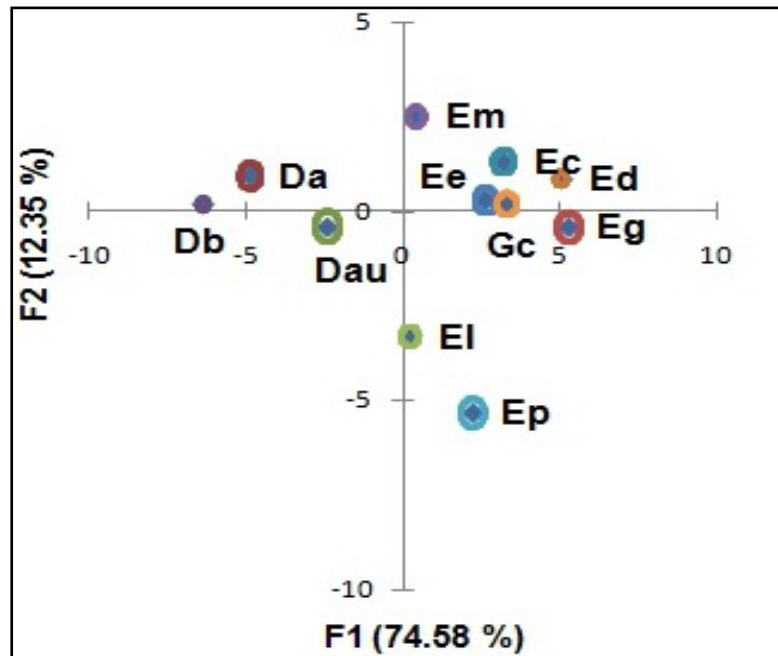


Figura 5. Centroides por especie en relación a las funciones 1 y 2 respecto a las variables de forma y tamaño. Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinostomus dowii*, Eg: *Eucinostomus gracilis*, Em: *Eucinostomus melanopterus* Ee: *Eucinostomus entomelas*, Ec: *Eucinostomus currani*, EI: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*.

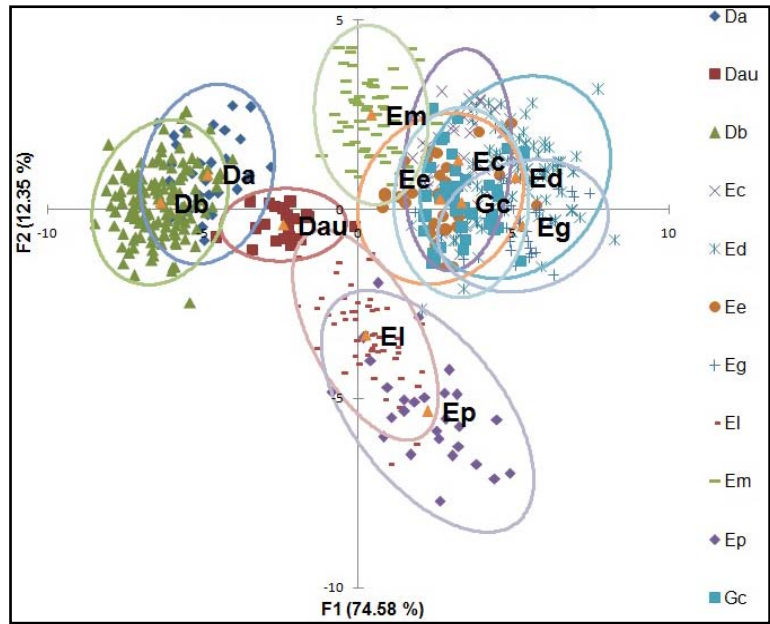


Figura 6. Observaciones por especie con su respectivo centroide en relación a las funciones 1 y 2 en relación a las variables de forma y tamaño, con un porcentaje mayor al 85%, nótese la formación de tres grupos, conformados por las especies; *Diapterus auratus* - *Diapterus brevisrostris* - *Diapterus aureolus* (Da- Db - Dau), *Eucinostomus dowii* - *Eucinostomus currani* - *Gerres cinereus* - *Eucinostomus entomelas* - *Eucinostomus melanopterus* - *Eucinostomus gracilis* (Ed - Ec - Gc - Ee - Em - Eg) y *Eugerres plumieri* - *Eugerres lineatus* (Ep-El).

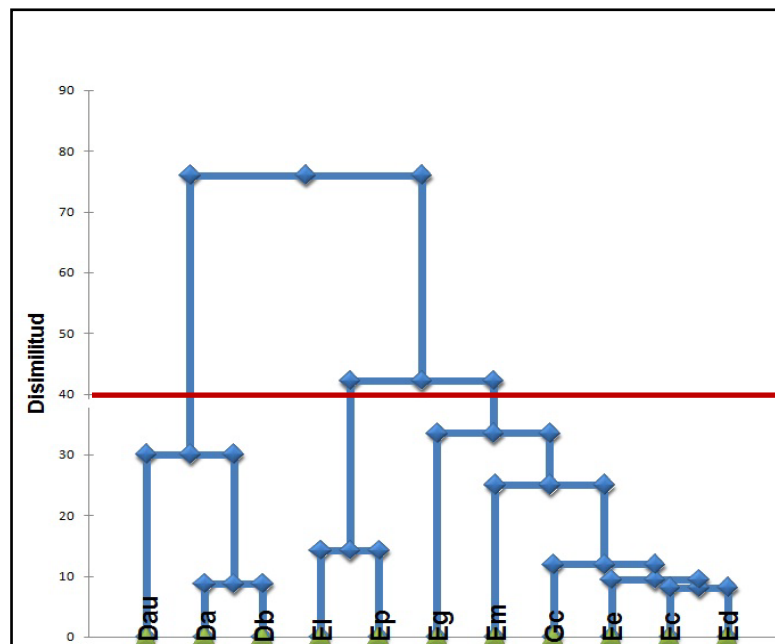


Figura 7. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis con base en las variables de tamaño y forma. Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevisrostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinostomus gracilis*, Em: *Eucinostomus melanopterus* Ee: *Eucinostomus entomelas*, Ec: *Eucinostomus currani*, El: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*.

PARAMETROS DE TAMAÑO Y FORMA: Evaluación Intergenérica

Derivado del Análisis Discriminante (AD) a nivel genérico se obtuvieron tres funciones con una varianza acumulada en las dos primeras de 95.6% (74.6 en la F1 y 21% en la F2). Las correlaciones canónicas de estas funciones indican una alta proporción de la varianza entre las especies y las variables con las funciones discriminantes generadas, así como su poder discriminante (F1=0.937 y F2=0.818) y una Lambda de Wilks= 0.028. Las variables que aportan el mayor poder discriminante al modelo en estas dos primeras funciones son: Relación de aspecto y diámetro mínimo para la F1, relación de aspecto y Feret medio para la F2 (Tabla VI).

El porcentaje promedio de clasificación correcta a partir de las funciones de clasificación fue del 96.52 %. *Diapterus* (100%) y *Gerres* (90.48%) representan los valores máximo y mínimo de porcentaje de clasificación correcta respectivamente (Tabla VII). Con base a las distancias cuadráticas de Mahalanobis se probó entre cada par de géneros la diferencia en la distancia de sus centroides. Los resultados encontrados de esta comparación indicaron diferencias significativas entre todos los pares de géneros ($p < 0.0001$) (Tabla VIII).

Tabla VI. Correlaciones canónicas intergenéricas de las variables de forma y tamaño con las dos primeras funciones obtenidas del análisis discriminante.

Variabes/Factores	F1	F2
Área	-0.484	0.679
Relación de aspecto	0.806	-0.537
Diámetro máximo	0.685	0.211
Diámetro mínimo	-0.798	0.519
Perímetro	-0.350	-0.427
Redondez	0.548	-0.341
Feret medio	-0.309	0.784
Rectangularidad	0.425	0.096
Correlaciones canónicas	0.937	0.818
Porcentaje	74.6 %	21.0 %
Total acumulado		95.6 %

Tabla VII. Matriz de clasificación correcta intergenérica en relación a las variables de forma y tamaño (Tabla VI). Los géneros en negritas representan los porcentajes de clasificación máximos y mínimos, las negritas indican el porcentaje máximo, mínimo y promedio de certidumbre.

de \ a	<i>Diapterus</i>	<i>Eucinostomus</i>	<i>Eugerres</i>	<i>Gerres</i>	Total	% correcto
<i>Diapterus</i>	197	0	0	0	197	100.00
<i>Eucinostomus</i>	0	240	1	14	255	94.12
<i>Eugerres</i>	1	0	79	0	80	98.75
<i>Gerres</i>	0	4	0	38	42	90.48
Total						96.52

Tabla VIII. Distancias de Mahalanobis intergenéricas entre grupos (arriba de la diagonal) y valor de P de la prueba de F (debajo de la diagonal) en relación con las variables de forma y tamaño.

	<i>Diapterus</i>	<i>Eucinostomus</i>	<i>Eugerres</i>	<i>Gerres</i>
<i>Diapterus</i>		34.393	22.213	36.497
<i>Eucinostomus</i>	< 0.0001		29.224	8.821
<i>Eugerres</i>	< 0.0001	< 0.0001		23.077
<i>Gerres</i>	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	

En las figuras 8 y 9 se representan los centroides de cada uno de los géneros en relación con las dos primeras funciones discriminantes, así como las observaciones de la representación global de las afinidades morfológicas considerando a todos los géneros y sus respectivas especies. Se observa una clara separación de los géneros *Diapterus* y *Eugerres* a diferencia de *Eucinostomus* y *Gerres*. Estos dos últimos son los géneros que comparten la mayor similitud morfológica en relación con la F1 y F2, con un poder de discriminación del 74 y el 21 % respectivamente para las dos primeras funciones discriminantes respectivamente.

El fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (UPGMA -distancia Euclidiana), reveló que los géneros que se encuentran más cercanos morfológicamente hablando en relación con las similitudes del hueso urohial son *Gerres-Eucinostomus* y por otra parte *Eugerres-Diapterus* con base en una decisión arbitraria de valor de disimilitud de 25 (e.g. nivel de corte entre el 50%-75% de la magnitud de DE) (Fig. 10).

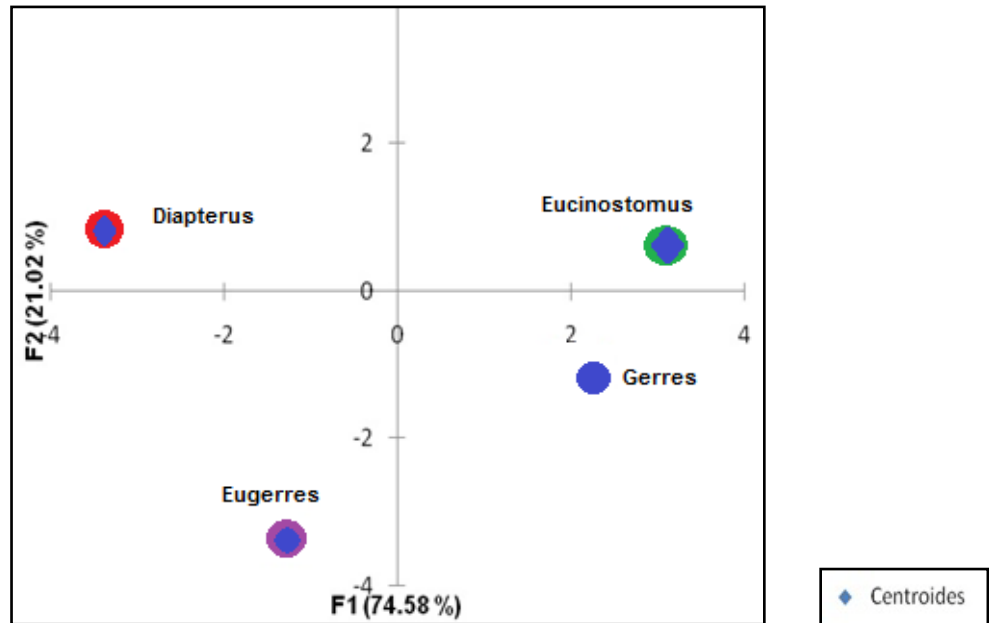


Figura 8. Centroides de los cuatro géneros analizados en relación con las dos primeras funciones discriminantes y a las variables de forma y tamaño.

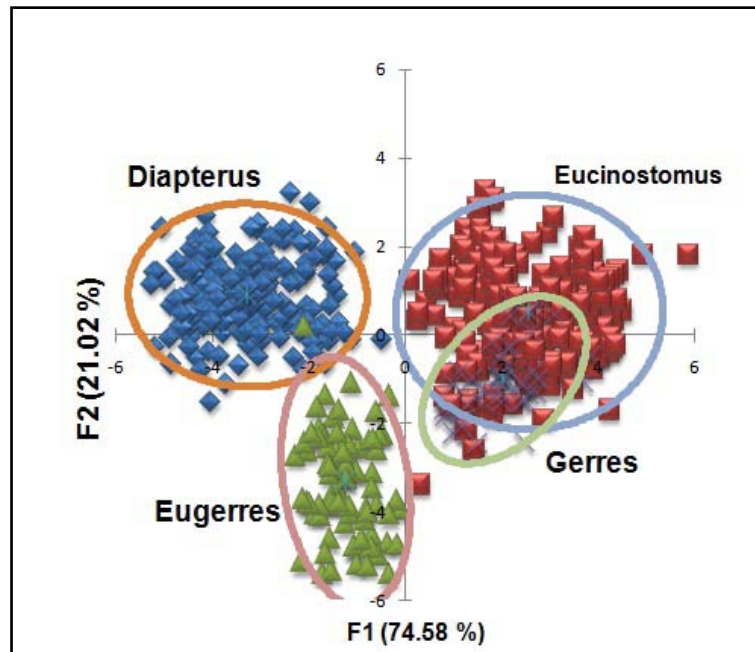


Figura 9. Representación global de los cuatro géneros analizados con sus respectivas muestras en relación con las variables de tamaño y forma.

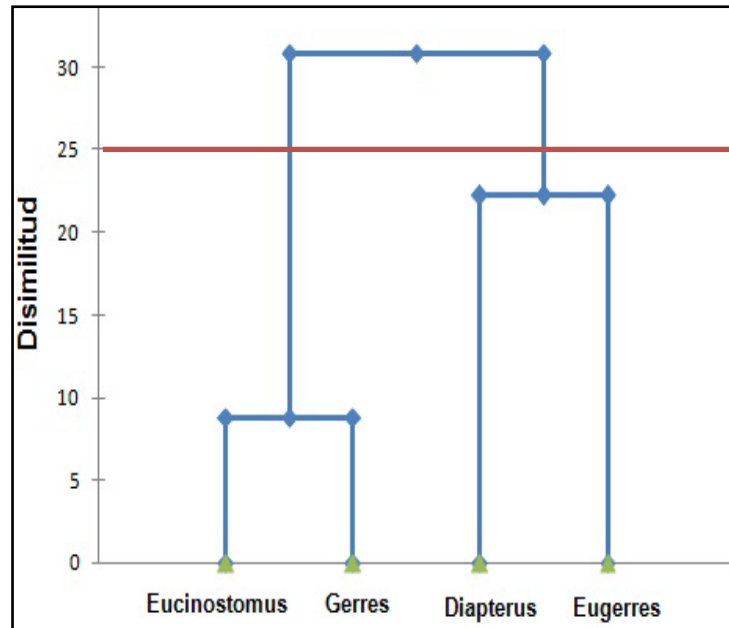


Figura 10. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis en relación con los cuatro géneros analizados y las variables de tamaño y forma.

PARÁMETROS DEL CONTORNO: Evaluación Interespecífica

El AD de los DEF a nivel específico (a partir de los coeficientes de los componentes del ACP) generó 10 funciones discriminantes con una varianza acumulada en las dos primeras funciones del 81.0 % (70.7 % en la F1 y 10.3 % en la F2) y una Lambda de Wilks= 0. Se encontró una alta proporción de la varianza compartida entre las especies en relación con las dos primeras funciones discriminantes, con un poder de discriminación para la F1 $r = 0.987$ y F2 $r = 0.919$.

Se obtuvo un porcentaje de asignación en promedio de 92.2 % para los urohiales analizados por medio de las funciones de clasificación. Para *Diapterus auratus* y *Eucinostomus currani* el porcentaje de asignación fue del 100 %, mientras que para *E. dowii* se obtuvo el porcentaje más bajo (79.1 %) (Tabla IX).

Con base en las distancias cuadráticas de Mahalanobis entre los centroides de las especies analizadas se probó la igualdad de las medias de los urohiales por especie, así mismo las diferencias interespecíficas observadas fueron estadísticamente significativas ($p < 0.001$) (Tabla X).

Tabla IX. Matriz de clasificación interespecífica en relación con la descomposición del contorno (DEF). Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinostomus gracilis*, Em: *Eucinostomus melanopterus* Ee: *Eucinostomus entomelas*, Ec: *Eucinostomus currani*, El: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*. Las negritas indican el porcentaje máximo, mínimo y promedio de certidumbre.

de \ a	Da	Dau	Db	Ec	Ed	Ee	Eg	El	Em	Ep	Gc	Total	% correcto
Da	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	100.00
Dau	5	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	32	84.38
Db	4	0	137	0	0	0	0	0	0	0	0	141	97.16
Ec	0	0	0	37	1	0	0	0	1	0	0	37	100.00
Ed	0	0	0	2	68	3	0	0	0	0	13	86	79.07
Ee	0	0	0	0	2	30	0	0	0	0	1	32	93.75
Eg	0	0	0	0	2	1	24	0	0	0	0	27	88.89
El	0	1	0	0	0	0	0	48	1	1	0	51	94.12
Em	0	0	0	0	0	0	0	1	52	0	0	53	98.11
Ep	0	0	0	0	0	0	0	1	0	22	1	24	91.67
Gc	0	0	0	1	0	0	0	0	1	3	41	46	89.13
Promedio													92.21

La figura 11 representa los centroides por especie en las primeras dos funciones discriminantes del modelo (81.0 % de la variación explicada) correspondientes a los DEF. En la figura 12 se visualizan las observaciones de todas las especies y sus respectivas muestras en su representación global. Se observa una clara separación de las especies pertenecientes a los géneros *Diapterus* y *Eugerres*, así como en el caso de la especie *E. gracilis* en relación con la F1 y F2, a diferencia de las especies *E. dowii*, *E. currani*, *E. entomelas* y *G. cinereus* en las cuales no se observa una separación gráfica, sin embargo las diferencias son estadísticamente significativas para todas las especies (Tabla X).

Tabla X. Distancias de Mahalanobis interespecíficas entre grupos (parte superior de la diagonal) y valor de P de la prueba de F (debajo de la diagonal) en relación con la descomposición del contorno (DEF). Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinostomus gracilis*, Em: *Eucinostomus melanopterus* Ee: *Eucinostomus entomelas*, Ec: *Eucinostomus currani*, El: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*.

	Da	Dau	Db	Ec	Ed	Ee	Eg	El	Em	Ep	Gc
Da		37.53	26.15	165.23	195.04	185.55	271.36	92.94	117.11	148.68	157.40
Dau	<0.001		77.46	112.13	133.89	133.01	171.41	49.01	72.97	104.748	106.59
Db	<0.001	<0.001		194.05	227.86	209.07	312.30	124.95	140.40	172.10	188.83
Ec	<0.001	<0.001	<0.001		21.44	29.28	78.69	65.85	25.06	97.94	30.49
Ed	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		19.14	62.14	80.64	38.88	95.36	21.33
Ee	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		70.55	77.69	45.68	93.87	32.54
Eg	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		112.369	99.21	124.568	73.38
El	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		54.69	34.61	57.93
Em	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		94.61	48.56
Ep	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001		72.65
Gc	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	

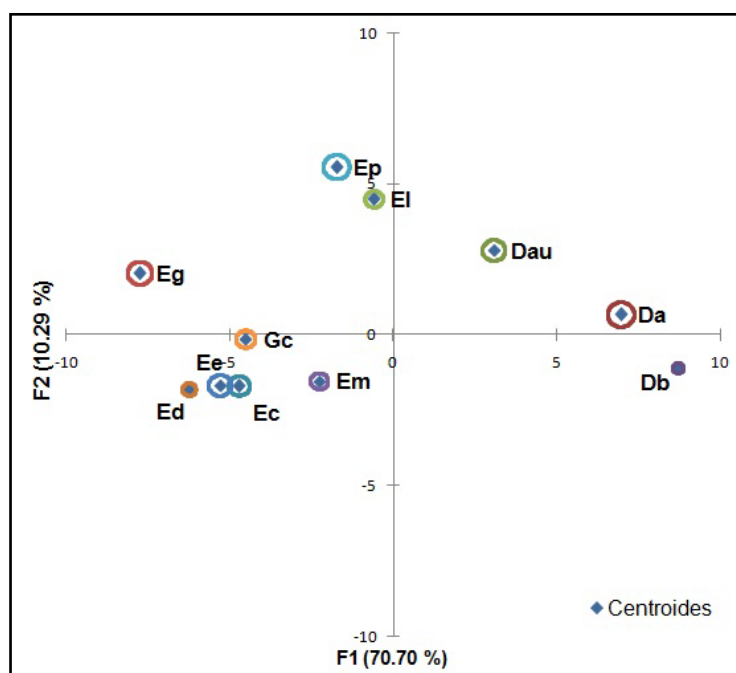


Figura 11. Centroides por especie en relación con las funciones 1 y 2 respecto a los DEF. Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinostomus gracilis*, Em: *Eucinostomus melanopterus* Ee: *Eucinostomus entomelas*, Ec: *Eucinostomus currani*, El: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*.

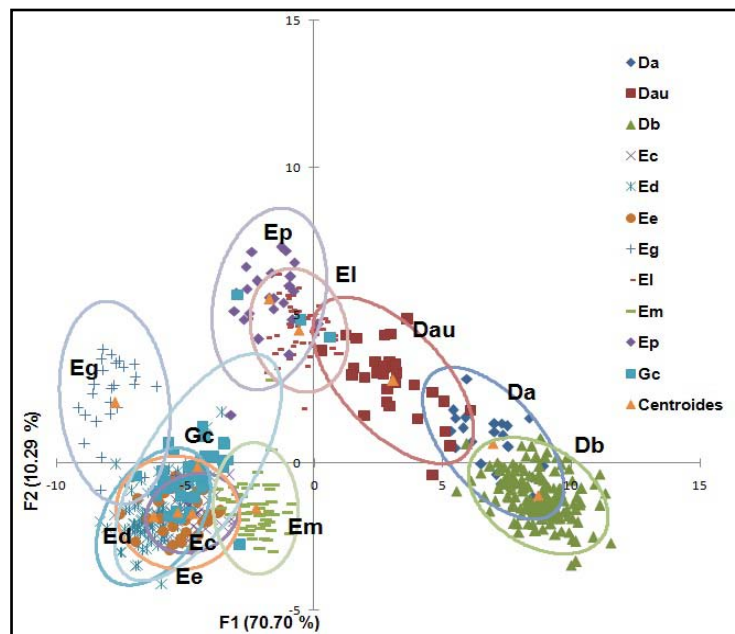


Figura 12. Observaciones por especie en relación con las funciones 1 y 2 respecto a los DEF. Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinostomus gracilis*, Em: *Eucinostomus melanopterus* Ee: *Eucinostomus entomelas*, Ec: *Eucinostomus currani*, EI: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*.

El fenograma construido con base en las distancias cuadráticas de Mahalanobis (UPGMA - distancia Euclidiana) mostró un primer grupo conformado por las especies *D. aureolus*, *D. auratus* y *D. brevirostris* (Dau-Da-Db); un segundo grupo formado por *E. entomelas*, *E. dowii*, *G. cinereus*, *E. melanopterus* *E. currani* y *E. gracilis* (Ee-Ed-Gc-Em-Ec-Eg) siendo esta ultima especie la mas disímbola dentro de este grupo y finalmente un tercer grupo formado por las especies *E. plumieri* y *E. lineatus* (Ep-EI), siendo estos dos últimos grupos los que comparten una mayor similitud morfológica con base en una decisión arbitraria de valor de disimilitud $DE=80$ (e.g. nivel de corte entre el 50%-75% de la magnitud de DE) (Fig. 13).

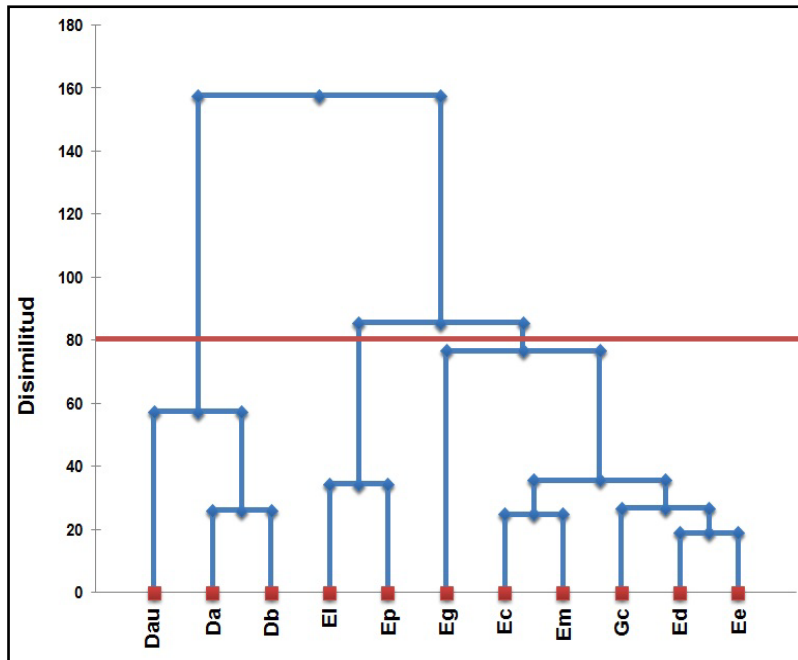


Figura 13. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis para las especies analizadas respecto a los DEF. Da: *Diapterus auratus*, Db: *Diapterus brevirostris*, Dau: *Diapterus aureolus*, Ed: *Eucinoistomus dowii*, Eg: *Eucinostomus gracilis*, Em: *Eucinostomus melanopterus* Ee: *Eucinostomus entomelas*, Ec: *Eucinostomus currani*, Ei: *Eugerres lineatus*, Ep: *Eugerres plumieri* y Gc: *Gerres cinereus*.

PARAMETROS DEL CONTORNO: Evaluación Intergenérica.

El AD a nivel genérico generó tres funciones con una varianza acumulada en las dos primeras de alrededor del 95% (78.93% en la F1 y 16.07% en la F2) y una Lambda de Wilks= 0.005. Las correlaciones canónicas de estas funciones indican una alta proporción de la varianza compartida entre las especies, así como su poder discriminante (F1r=0.973 y F2 r=0.887).

El AD produjo una matriz de clasificación con un 98.98% y 89.13% de asignación correcta para los géneros *Diapterus* y *Gerres*, que representaron los valores máximo y mínimo de certidumbre respectivamente. El porcentaje de asignación global para los cuatro géneros fue de 94.93% (Tabla XI).

De igual manera se obtuvieron las representaciones graficas de los centroides de cada uno de los géneros analizados correspondientes a las dos primeras funciones discriminantes (95% de la varianza total), así como las observaciones

globales de las afinidades morfológicas pertenecientes a los géneros y sus respectivas especies. En estas funciones se evidencia una clara separación entre *Diapterus* y *Eugerres* con una mayor similitud morfológica para los géneros *Eucinostomus* y *Gerres* en relación con las funciones F1 y F2 (Fig. 14 y 15).

Con base en las distancias cuadráticas de Mahalanobis se probó entre cada par de géneros, la diferencia en la distancia de sus centroides. Los resultados encontrados de esta comparación indicaron diferencias significativas entre todos los pares de géneros ($p < 0.0001$) (Tabla XII).

El fenograma construido con base en las distancias cuadráticas de Mahalanobis (UPGMA - distancia Euclidiana) reveló una clara separación de los géneros *Diapterus-Eugerres*, con una similitud morfológica más estrecha para los géneros *Eucinostomus* y *Gerres* con base en una decisión arbitraria de valor de disimilitud de $DE = 40$ (e.g. nivel de corte entre el 50%-75% de la magnitud de DE) (Fig. 16).

Tabla XI. Matriz de asignación intergenérica en relación con los DEF.

de \ a	Diapterus	Eucinostomus	Eugerres	Gerres	Total	% correcto
<i>Diapterus</i>	194	0	2	0	196	98.98
<i>Eucinostomus</i>	0	216	1	18	235	91.91
<i>Eugerres</i>	0	0	73	2	75	97.33
<i>Gerres</i>	0	2	3	41	46	89.13
Total						94.93

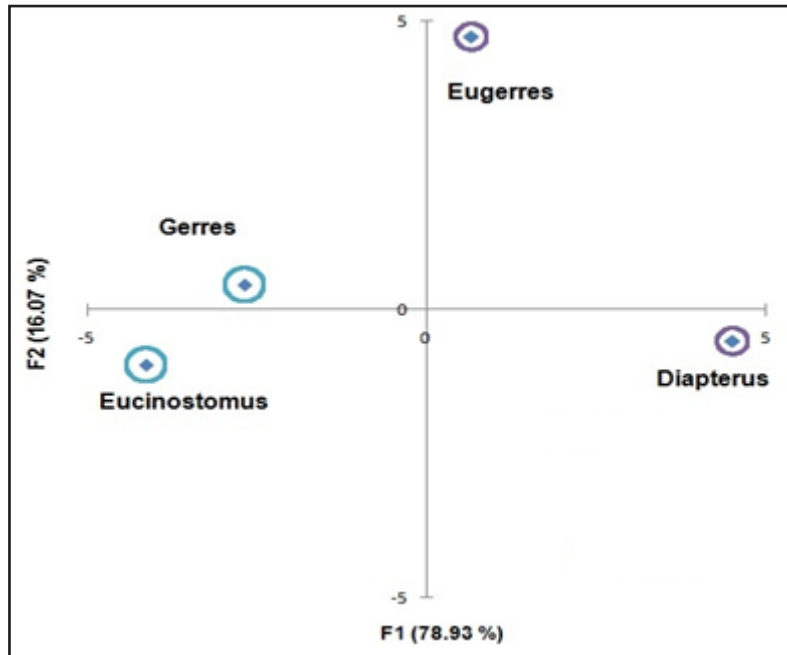


Figura 14. Centroides de los géneros analizados en relación con las dos primeras funciones discriminantes obtenidos de los DEF.

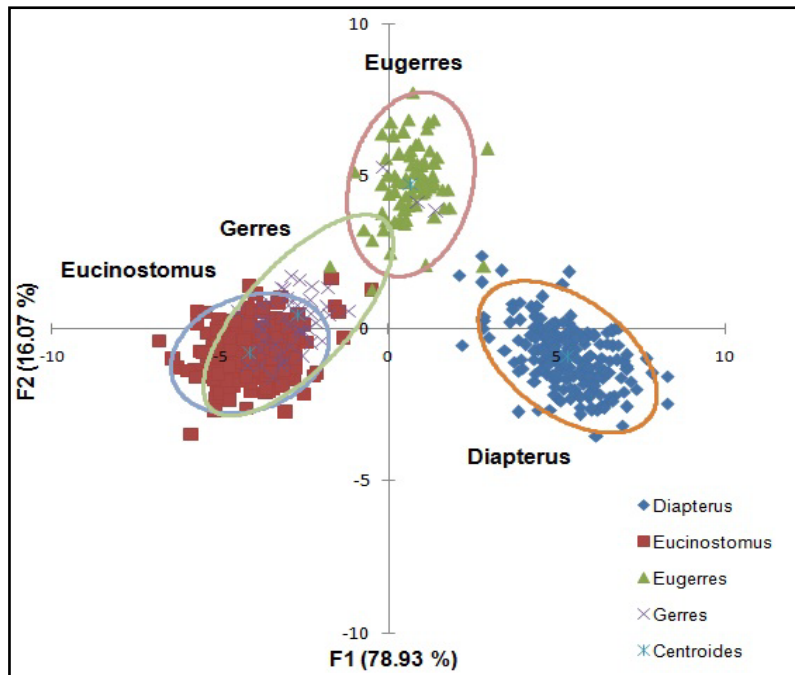


Figura 15. Representación global de los cuatro géneros analizados con sus respectivas muestras en relación con las dos primeras funciones discriminantes con respecto a los DEF.

Tabla XII. Distancias de Mahalanobis intergenéricas entre grupos (arriba de la diagonal) y valor de P de la prueba de F (debajo de la diagonal) obtenidos de los DEF.

	Diapterus	Eucinostomus	Eugerres	Gerres
Diapterus		93.688	58.869	100.848
Eucinostomus	< 0.0001		78.904	25.548
Eugerres	< 0.0001	< 0.0001		93.243
Gerres	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	

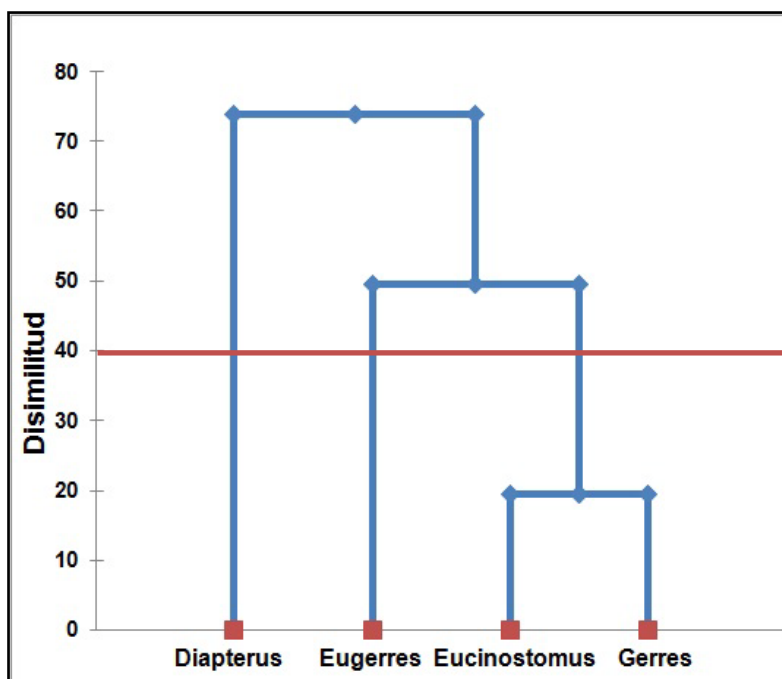


Figura 16. Fenograma construido a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis en relación con las dos primeras funciones discriminantes con respecto a los DEF.

EVALUACIÓN FILOGENÉTICA DEL HUESO UROHIAL

EVALUACIÓN DE LA ROBUSTEZ

Los árboles filogenéticos o cladogramas para los tres géneros analizados fueron producidos a partir de las matrices de caracteres propuestas por los autores citados para los distintos géneros de Gerreidae incluidos, por medio de un análisis de máxima parsimonia. De esta manera se generaron los árboles con la inclusión de

las variables de tamaño, forma y contorno (DEF) en dichas matrices de relación ancestro-descendencia para el género *Eucinostomus*: De La Cruz-Agüero (2001), *Eugerres*: González-Acosta (2005) y *Diapterus*: Álvarez-Pliego (2010). Mediante esta estrategia se obtuvieron cuatro árboles o cladogramas de máxima parsimonia: 1. Matriz original; 2. Matriz original, añadiendo las variables de tamaño y forma; 3. Matriz original, añadiendo los DEF; 4. Matriz original añadiendo las variables de tamaño, forma y contorno (DEF).

Los resultados obtenidos fueron comparados bajo el criterio de revisar su correspondencia topológica con las propuestas de relación por cada género. En dicha comparación no se observó una modificación con respecto a las propuestas de relación filogenética para los géneros analizados y los arreglos resultantes del presente trabajo (Fig. 17, 18 y 19).

Derivado del análisis de análisis de intercambio del vecino más cercano (NNI, por sus siglas en inglés), $d_{\text{NNI}}(T_1, T_2) = 0$, se corroboró de manera cuantitativa la correspondencia de las topologías entre las propuestas originales de relación filogenética para los géneros *Diapterus*, *Eucinostomus* y *Eugerres* con las obtenidas con la estrategia de análisis empleada.

Cabe destacar que las comparaciones entre las topologías encontradas si bien expresan concordancia entre nuestros resultados y los arreglos de propuestas filogenéticas por los autores, no expresan el nivel de señal filogenética del hueso urohial.

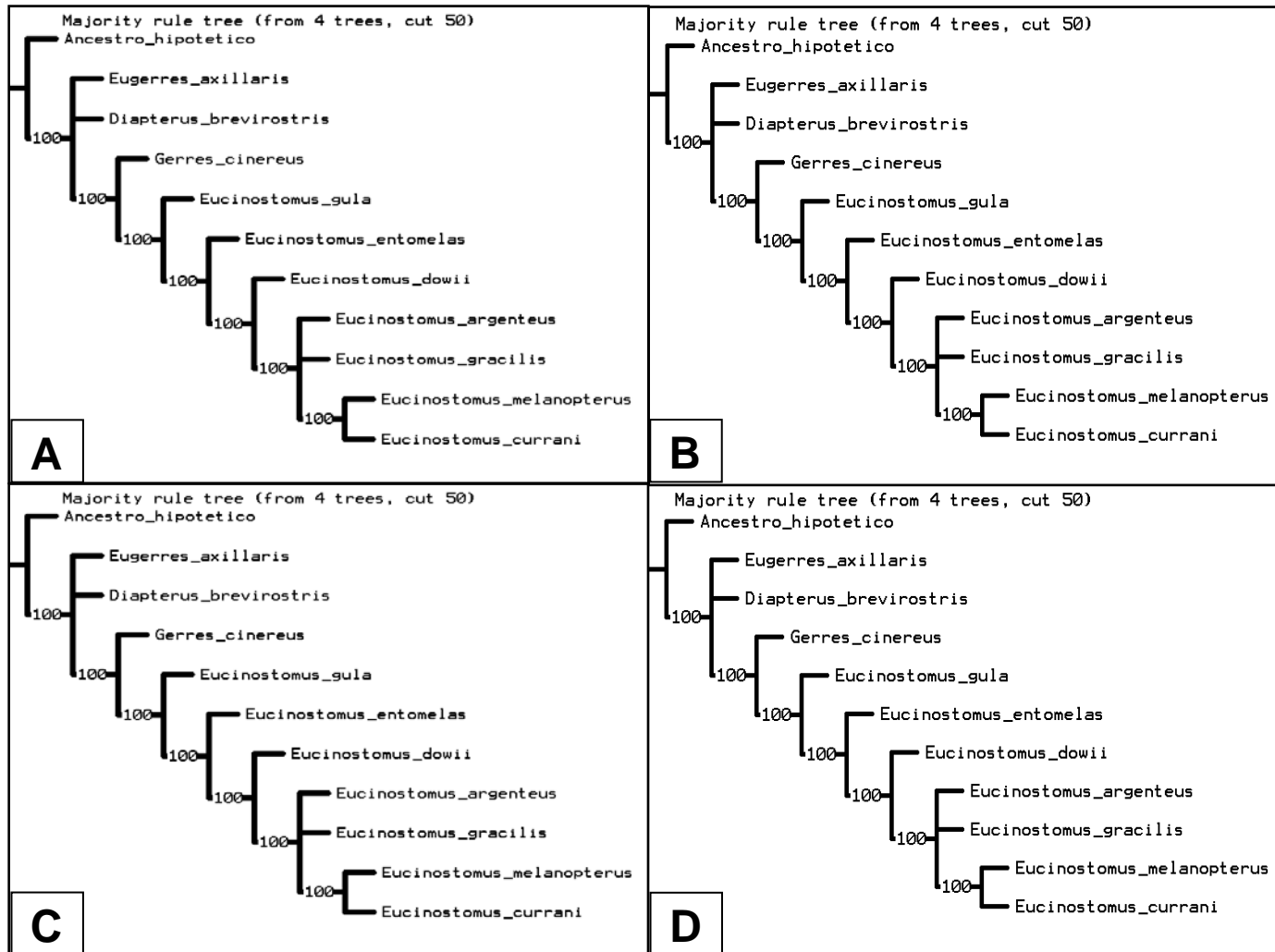


Figura 17. Evaluación filogenética del género *Eucinostomus*. A. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original para el género *Eucinostomus* (De La Cruz-Agüero, 2001). B. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas las variables de tamaño y forma del hueso urohial. C. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas los DEF. D. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas las variables de tamaño, forma y contorno.

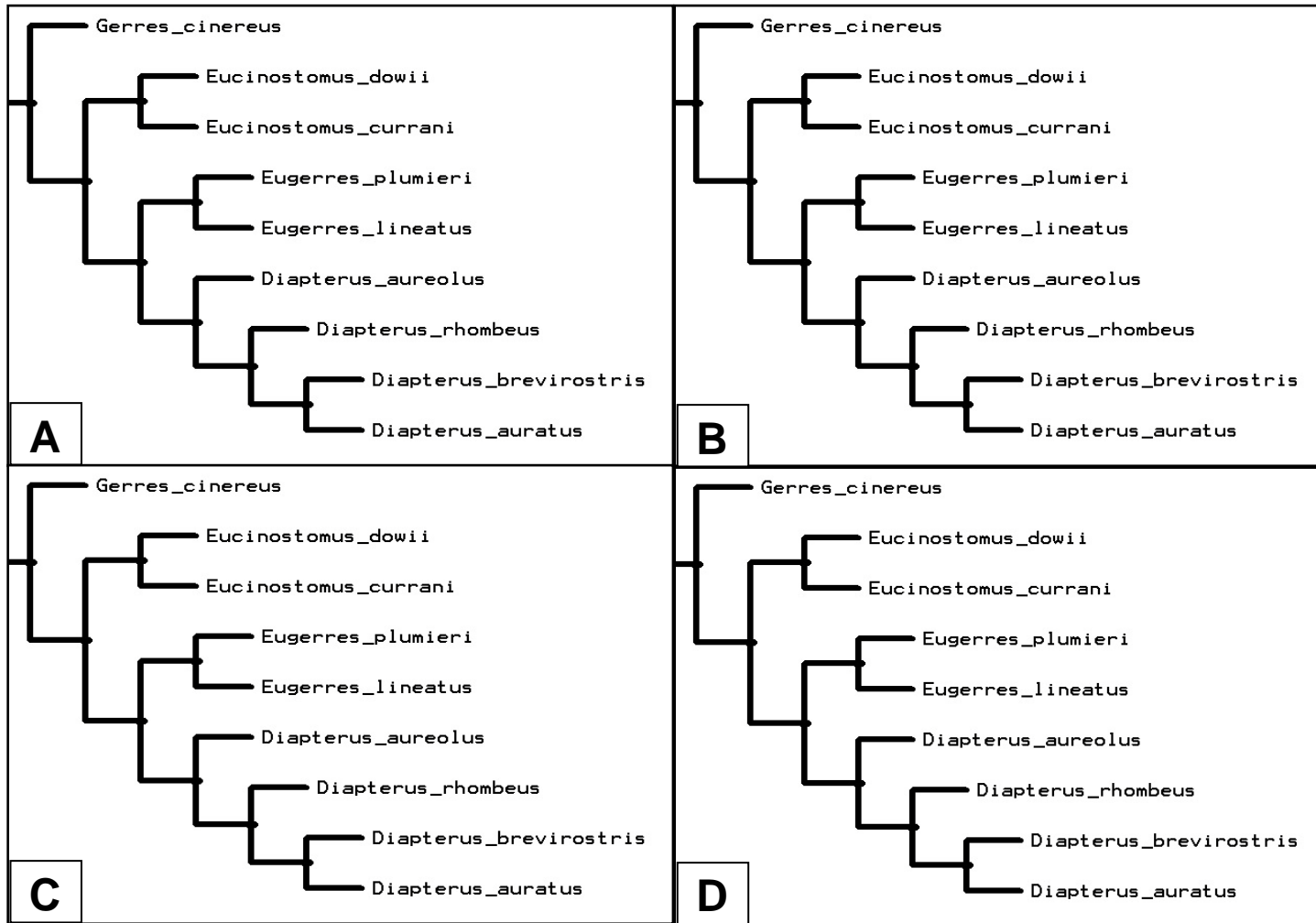


Figura 18. Evaluación filogenética del género *Diapterus*. A. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original para el género *Diapterus* (Álvarez-Pliego, 2010). B. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas las variables de tamaño y forma del hueso urohial. C. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas los DEF. D. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas las variables de tamaño, forma y contorno.

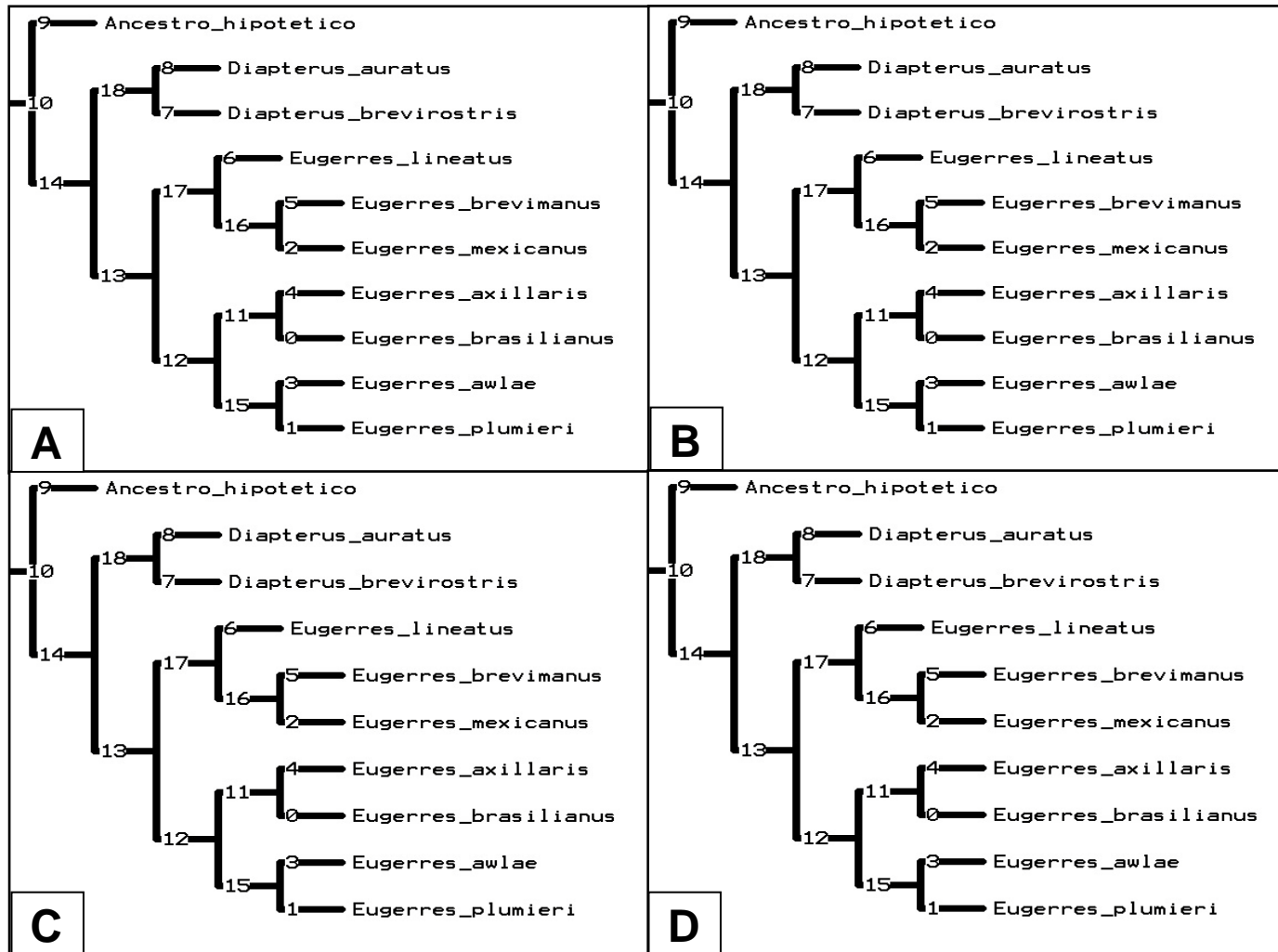


Figura 19. Evaluación filogenética del género *Eugerres*. A. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original para el género *Eugerres* (González-Acosta, 2005). B. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas las variables de tamaño y forma del hueso urohial. C. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas los DEF. D. Árbol filogenético derivado del análisis de parsimonia con la matriz original mas las variables de tamaño, forma y contorno.

EVALUACIÓN DE LA SEÑAL FILOGENÉTICA PARA LAS VARIABLES DE TAMAÑO Y FORMA DEL HUESO UROHIAL

Para revisar el nivel de señal filogenética se realizó un análisis cuantitativo que expresa el grado de señal filogenética del hueso urohial, en función de sus atributos morfológicos, considerando a aquellas variables que nos permitan expresar biológica y cuantitativamente las diferencias entre los distintos taxa analizados.

La comparación de la señal filogenética (K) es una prueba directa de las diferencias entre los conjuntos de datos a nivel interespecífico. La significancia de la señal filogenética depende de esta misma K y de n (tamaño de muestra) para los conjuntos de datos interespecíficos combinados, utilizando las longitudes de las ramas para cada especie de acuerdo con el árbol hipotético de relación filogenética (Fig. 20).

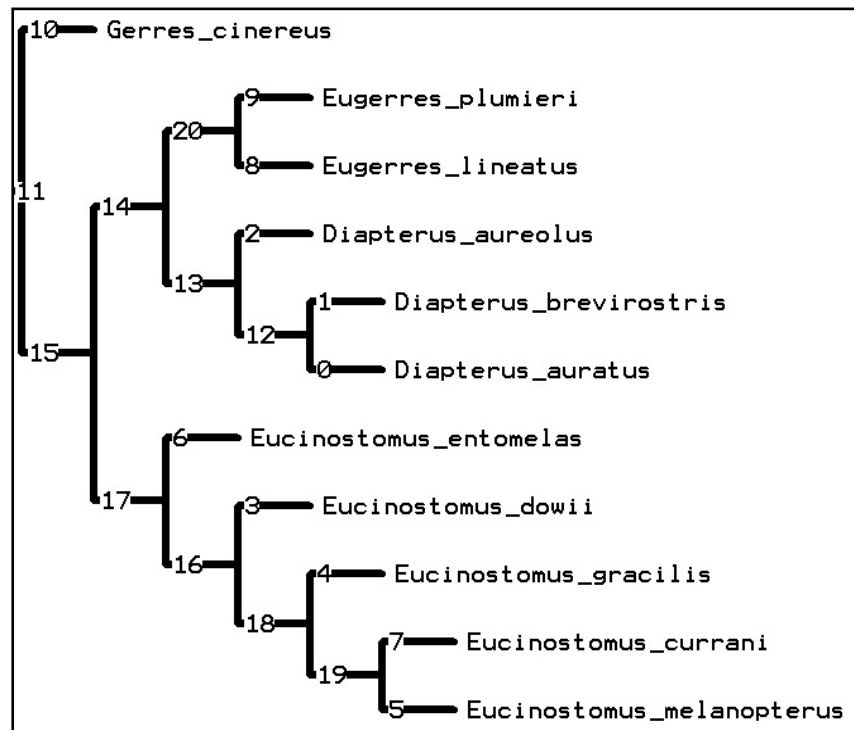


Figura 20 Árbol hipotético de relación filogenética para la familia Gerreidae utilizando los caracteres morfológicos y merísticos de acuerdo a De La Cruz-Agüero (2001), González-Acosta (2005) y Álvarez-Pliego (2009).

Por medio del programa R 2007 (ver. 2.13.1) y las librerías *Ape* (Paradis *et al.*, 2004) y *Picante* (Kembel *et al.*, 2010), se determinó el nivel de señal filogenética de las variables de tamaño y forma. Los resultados mostraron señal filogenética significativa para las variables relación de aspecto, diámetro mínimo y elipticidad, de entre las 13 variables interespecíficas consideradas ($p < 0.05$) (Tabla XIII).

Tabla XIII. Señal filogenética de las variables de tamaño y forma para todas las observaciones de todas las especies analizadas. N es el número de muestra, K en nivel de señal y P la significancia estadística al 95% de confianza.

Variable	N	K	P
Área	552	0.913	0.054
Relación de aspecto	552	1.049	0.002
Diámetro máximo	552	0.785	0.093
Diámetro mínimo	552	0.999	0.019
Perímetro	552	0.725	0.113
Redondez	552	0.759	0.094
Feret máximo	552	0.804	0.063
Rectangularidad	552	0.427	0.513
Diámetro medio	552	0.839	0.058
Factor de forma	552	0.553	0.414
Circularidad	552	0.796	0.068
Elipticidad	552	0.920	0.025
Feret mínimo	552	0.771	0.082

DISCUSIÓN

Las clasificaciones biológicas como parte de la sistemática, contribuyen a la ampliación del conocimiento acerca de los organismos y a una comprensión más detallada de sus propiedades, semejanzas, diferencias e interrelaciones. De esta forma el objetivo ulterior de la clasificación biológica es determinar las leyes generales que rigen a los organismos y las relaciones causales existentes entre ellos (Crisci & López-Armengol, 1983). En tal sentido se puede establecer que la práctica taxonómica-nomenclatural surgió con el establecimiento del actual sistema jerárquico de clasificación (Wheeler & Meier, 2000; Miller *et al.*, 2005), en el cual se basa la nomenclatura y clasificación de las formas biológicas (Lincoln *et al.*, 2001).

En el grupo de los Actinopterygii, la división Teleostei, se ha establecido la importancia del hueso urohial debido a que su presencia es considerada una sinapomorfía para dicho taxón (Arratia & Schultze, 1990; De Pinna, 1996). Dentro de los teleósteos, la familia Gerreidae ha experimentado prácticamente desde su diagnosis (véase Curran, 1942) una problemática tanto de índole taxonómico como nomenclatural (Bailey & Moore, 1963; Gosline, 1971; Deckert, 1973; Matheson & McEachran, 1984), debatiéndose incluso en la actualidad sobre el número de géneros y especies consideradas como válidos (De La Cruz Agüero, 2001; Eschmeyer & Fricke, 2011).

La mayoría de los autores reconocen ocho géneros como válidos dentro de la familia, sin embargo el estatus taxonómico de más de 50 especies nominales no ha sido revisado recientemente y para algunos taxa aún se debate sobre su validez taxonómica (e.g. *Ulaema lefroyi*, *Eucinostomus havana*, *Diapterus aureolus*, *Eugerres periche*, *Gerres simillimus*, *Eucinostomus harengulus*; (e.g. Curran, 1942; Zahuranec, 1967; Deckert, 1973; Matheson, 1983; De La Cruz Agüero, 2001).

No obstante que recientemente los géneros anfiamericanos de Gerreidae: *Eucinostomus*, *Eugerres* y *Gerres* han sido objeto de estudios morfométricos y osteológicos para clarificar la taxonomía y sus relaciones filogenéticas (e.g. De la

Cruz- Agüero, 2001; Kobelkowsky, 2003; Álvarez-Pliego, 2004; González-Acosta, 2005; Ramírez-Torres, 2007; Burnes-Romo, 2009; Álvarez-Pliego, 2010; Díaz-Murillo, 2010), el conocimiento taxonómico de los Gerreidae de América puede ser favorecido mediante la exploración y análisis de nueva información tal como los marcadores moleculares y como en el presente caso, de estructuras con una reputada importancia taxonómica y filogenética (e.g. Kusaka, 1974; Arratia & Schultze, 1990).

EXPLORACION Y TRATAMIENTO DE LOS DATOS

Los resultados encontrados en el presente estudio estuvieron basados en datos verificados y evaluados estadísticamente de manera tal que permitieran caracterizar y comparar de forma objetiva la morfología de los urohiales de las especies analizadas. A continuación se discute la importancia de las estrategias empleadas para evitar posibles sesgos en el manejo de los datos.

Diversos autores como Creech (1992) y Thorpe (1983) mencionan que es importante tomar en cuenta la diferenciación geográfica (e.g. poblacional) y el sexo en los estudios taxonómicos comparativos, sin embargo, la ausencia de un dimorfismo sexual en las especies de Gerreidae consideradas (Zahuranec, 1967) permitió analizar los ejemplares sin considerar el sexo por separado. Por otra parte, Fleming *et al.*, (1994) mencionaron que la morfología de los peces teleósteos se ve influenciada por los factores ambientales, especialmente por el cambio latitudinal del régimen de temperaturas. Debido a lo anterior y buscando un mayor rigor en la comparación de la integridad taxonómica fenética de las especies *a priori*, no se analizaron los ejemplares de acuerdo con sus localidades de recolecta. Así el potencial clinal o variación geográfica existente entre las especies probablemente incrementó la variabilidad de cada especie-localidad incrementando el posible solapamiento de los caracteres morfológicos entre las especies consideradas y por tanto ocasionando una eventual reducción del poder de la discriminación de los

análisis multifactoriales (e.g. A.D.). De esta manera, se considera que los porcentajes de certidumbre en la discriminación multifactorial no se encuentran sobreestimados.

Elliot *et al.*, (1995) mencionaron que en los análisis comparativos deben eliminarse los datos extremos (*outliers*) evitando así sesgos debido a errores en la medición, especímenes dañados o deformes. Esto fue también considerado en el presente trabajo. Adicionalmente se eliminaron aquellas variables correlacionadas significativamente evitando analizar variables redundantes que enmascararan los resultados posteriores.

En los peces, son conocidas las variaciones que las diferentes partes del cuerpo experimentan a lo largo de la vida de los organismos. Su importancia recae en que estas variaciones fenotípicas son reflejo de las características genotípicas y de la influencia ambiental que experimenta cada individuo (Perrota *et al.*, 1990). De tal forma Creech (1992) menciona que la variación morfométrica de las especies se ve influenciada por la alometría, alterando las proporciones corporales de acuerdo a la talla de los organismos. En el presente el efecto del crecimiento fue eliminado o al menos minimizado, tanto por el intervalo de tallas utilizado, como por la estandarización aplicada y evaluada por las diferentes pruebas exploratorias de la significancia estadística

Elliot *et al.*, (1995), minimizaron el sesgo en los resultados eliminando el efecto de la talla, ya que la discriminación en las muestras podría deberse en parte a las diferencias en el tamaño. De esta manera estandarizando las variables con respecto al promedio del estimador de la talla para cada una de las especies (en el presente el Feret máximo) se removió el componente de la variabilidad asociada a la talla. Entre otras estrategias empleadas para reducir el efecto de la talla se pueden citar las de Guenette *et al.*, (1992) quienes utilizaron funciones para la transformación de caracteres (e.g. logaritmos naturales) para normalizar su distribución, mientras que De La Cruz-Agüero (2001) no incluyó la longitud patrón (e.g. estimador de la talla) y fijó un intervalo de talla preferencial (e.g. adultos) en los análisis de variables canónicas empleados.

Tabachnick & Fidell (1989), sugieren que el tamaño de muestra del grupo (especie) con el menor número de especímenes debe ser notablemente mayor al número de predictores (variables) para análisis multifactoriales (e.g. análisis discriminantes). De las 574 muestras de urohiales de especímenes adultos analizados (>65 mm LP), 141 pertenecen a *Diapterus brevirostris* y 24 a *D. aureolus* (máximo y mínimo números de muestra, respectivamente), los cuales son mayores a lo mencionado por los autores, garantizando en tal sentido la pertinencia de los análisis multifactoriales subsecuentes (e.g. tres veces el número de variables).

EVALUACIÓN TAXONÓMICA DEL UROHIAL

PARÁMETROS DE TAMAÑO Y FORMA Y CONTORNO: ANÁLISIS INTERESPECÍFICO

En la actualidad no existen trabajos publicados donde se hayan comparado las propiedades del hueso urohial con propósitos taxonómicos. La importancia del urohial en la clasificación de los teleósteos (Arriate & Schultze, 1990), la sinopsis de especies selectas en las que se describen las propiedades de esta estructura (e.g. Kusaka, 1974) y la exposición pictórica comparativa en algunas especies dulceacuícolas (e.g. Esmaeili & Teymouri, 2006), son algunos de los trabajos donde se ha abordado el estudio del urohial. En la familia Gerreidae los trabajos que se han enfocado a tratar de resolver la problemática taxonómica dentro del grupo, solo lo han descrito al hueso urohial de manera cualitativa (e.g. Andreatta & Barbieri, 1981; Andreatta, 1989; González-Acosta *et al.*, 2005; 2007; Burnes-Romo, 2006; Álvarez-Pliego, 2010). El único antecedente no publicado que se tiene sobre la comparación interespecífica de las propiedades del urohial en especies selectas de Gerreidae, es el realizado por Chollet-Villalpando (2009).

Los resultados en el presente estudio sugieren que existe una relación entre la forma del urohial y la forma del cuerpo en las especies de la familia Gerreidae (véase Anexo II). Esta tendencia también ha sido documentada para otros grupos de peces. Kusaka (1974) sugiere una relación directa de la morfología del hueso urohial con la ecología de las especies. Peces con cuerpo alargado tienden a poseer un urohial

alargado; peces de cuerpo alto presentan un urohial extendido verticalmente; los peces pelágicos poseen urohiales en forma de espátula sin extensiones en la parte ventral, la cual está presente y un tanto desarrollada en los peces omnívoros. Estas observaciones permiten soportar que la forma del urohial tiene un componente que es consecuencia del efecto ecomorfológico, algo similar a lo que sucede con los otolitos de los peces teleósteos (Tuset *et al.*, 2006). Diversos estudios han establecido que la variación de dichas estructuras pueda estar asociada particularmente al modo de vida y hábitat de los organismos (Kusaka, 1974).

Los resultados obtenidos en el AD interespecífico para ambas estrategias (tamaño y forma y contorno), muestran a la especie *D. aureolus* aislada de sus congéneres en relación a los atributos morfológicos del hueso urohial. Este patrón se puede observar en el fenograma, indicando que la morfología del hueso urohial para el género *Diapterus* es la más distintiva y a su vez la especie *D. aureolus* es la más dispar en el grupo y con respecto a los demás Gerreidae analizados. Lo anterior corresponde con lo encontrado por González-Acosta (2005), el cual menciona que existen diferencias en la morfología de la proyección anterior del hueso urohial (cóndilo) así como en los márgenes posterior y ventral de las especies del género *Eugerres* por el analizadas. Este autor también menciona que la porción anterior presenta una concavidad profunda en *Diapterus* pero atenuada en *Eugerres*, manifestando que las morfologías particulares del hueso urohial, equiparadas cualitativamente a formas subjetivas (e.g. ala de ave) puede utilizarse para la diferenciación interespecífica. Por otra parte Álvarez-Pliego (2010) menciona que en las especies del género *Diapterus* el urohial es alto y su margen dorsal es elevado en comparación con la morfología que se presenta en otros miembros de la familia Gerreidae, excepto en *D. aureolus*. Este resultado también es comparable al obtenido por Vergara-Solana (manuscrito no publicado) por medio de análisis morfométricos y moleculares, sobre la singularidad de la especie *D. aureolus*, proponiendo la exclusión de esta del género *Diapterus* y su reconocimiento como una entidad taxonómica independiente del mismo.

El AD realizado con los atributos de tamaño y forma del hueso urohial, permitió la determinación de alrededor de nueve de cada diez urohiales analizados (89% de asignación en promedio). Los valores diferenciales de certidumbre interespecífica, pueden deberse a distintas causas, tanto de índole metodológico como biológico, así es posible que los atributos considerados en el presente puedan estar influenciados por procesos naturales como: el desarrollo ontogénico, dimorfismo sexual subyacente y deformaciones o teratomas (Kusaka, 1974; Burnes-Romo, 2009). Considerado la preparación de los datos previa a los análisis, la correcta determinación de las especies puede deberse simplemente que la varianza en las medidas de la forma del urohial es tal que no permite la identificación al 100% de todos los individuos, aun cuando estadísticamente confirma la diferencia de grupos, sin embargo este nivel de diferenciación obtenido a partir de esta estructura puede ser útil al igual que aquellos marcadores moleculares y otolitos que distinguen fuertemente grupos a nivel de poblaciones.

El patrón morfométrico producido por el AD del hueso urohial, corresponde en cierta medida con los arreglos taxonómicos y filogenéticos propuestos para las especies de Gerreidae, donde tanto las características del preorbitario y el preopérculo (*e.g.* Bussing, 1995) y los análisis moleculares (Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003; Chen *et al.*, 2007) producen dos grupos o clados diferenciados: *Eucinostomus-Gerres* y *Eugerres-Diapterus*. Sin embargo existen diferencias en torno a las especies pertenecientes al género *Eugerres*, las cuales poseen mayor afinidad morfológica al clado *Gerres-Eucinostomus*, siendo *Diapterus* el grupo más distante morfológicamente. Cabe mencionar que dentro del grupo formado por las especies de *Gerres-Eucinostomus* la especie *G. cinereus* es más afín a las especies pertenecientes a la vertiente del Pacífico (*Eucinostomus entomelas*, *E. currani* y *E. dowii*) excepto a *E. gracilis*, que es la más disímbola en la morfología del hueso urohial para el género *Eucinostomus*.

Los resultados de los AD muestran que este conjunto de medidas morfológicas del hueso urohial produjo una separación significativa entre todas las especies de Gerreidae consideradas. La tasa de discriminación utilizando el urohial

(promedio: 89% en dos funciones discriminantes) es comparable a la reportada para otras especies de la familia, utilizando la morfología corporal: 97% para *Eucinostomus spp.* de la costa del Pacífico (De la Cruz Agüero & Galván, 1993); 90% para *Eucinostomus spp.* del Pacífico y Atlántico (De La Cruz-Agüero, 2001); 96% y 93% para *Eugerres spp.* del Pacífico y el Atlántico (González Acosta *et al*, 2005; 2007, respectivamente); 93% para *Diapterus spp.* del Pacífico y Atlántico (Vergara-Solana, datos no publicados) y 92% para *Gerres spp.* (Burnes-Romo, 2009). De igual manera, los porcentajes de discriminación correcta en especies selectas de Gerreidae por medio del análisis morfométrico del otolito arrojó un resultado promedio del 90% (Díaz-Murillo, 2010), mientras que los obtenidos por Chollet-Villapando (2009), en el cual se analizaron seis especies de la familia Gerreidae (*Diapterus auratus*, *D. brevirostris*, *Eucinostomus entomelas*, *Eugerres plumieri*, *E. lineatus* y *Gerres cinereus*) arrojaron un 92% de asignación correcta en promedio.

Es posible entonces establecer que la variación significativa del hueso urohial entre las especies analizadas puede ser utilizada para la identificación de especies, confirmando su valor taxonómico interespecífico con posibles implicaciones de importancia filogenética. Dicha implicación taxonómica podría ser de gran utilidad en la identificación de presas en contenidos estomacales, cuando el grado de descomposición impide la identificación correcta de las especies. Siendo una estructura ósea, su resistencia mayor durante el proceso de digestión podría representar una ventaja ante otras estructuras (e.g. otolitos), sobre todo una vez que una colección de urohiales que represente un número considerable de especies sea establecida.

Finalmente, los descriptores del hueso urohial: relación de aspecto, diámetro mínimo, área y Feret medio, que explican el mayor porcentaje de la variabilidad en el AD, podrían ser utilizados eventualmente en la diferenciación interespecífica (e.g. funciones de clasificación taxonómica), con lo cual se puede inferir que los atributos morfológicos que discriminan a las especies de gerreidos analizadas, están en función a la anchura y altura del hueso urohial.

Respecto al análisis de contorno, los urohiales fueron clasificados con un 92% de certidumbre en promedio; porcentaje equivalente a aquel derivado del AD a nivel específico con base en los atributos morfológicos a partir de las variables de tamaño y forma (89% en promedio), así como los reportados por aquellos autores mencionados anteriormente. En general el AD a partir del análisis de contorno, arrojó porcentajes de clasificación correctos mayores a los derivados de las variables de tamaño y forma, con excepción de las especies *D. aureolus*, *E. gracilis* y *G. cinereus*, mientras que la especie *E. dowii* presentó el menor porcentaje con un 79%, el cual puede deberse en primera instancia a los procesos naturales mencionados anteriormente aumentando así su variabilidad.

El patrón morfométrico producido por el AD a partir del contorno del hueso urohial, corresponde en cierta medida con los arreglos taxonómicos y filogenéticos propuestos para las especies de Gerreidae mencionados (e.g. Bussing, 1995) y los análisis moleculares (e.g. Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003; Chen *et al.*, 2007) para los clados: *Eucinostomus*-*Gerres* y *Eugerres*-*Diapterus*. De igual manera que en los resultados de tamaño y forma las especies del género *Eugerres* poseen mayor afinidad morfológica al clado *Gerres*-*Eucinostomus* y la especie *G. cinereus* se introduce dentro de los representantes del género *Eucinostomus* sin definirse como un grupo independiente.

De manera general los AD demostraron que las variables consideradas resultaron ser eficientes para la discriminación de los grupos y pese a que en la primer estrategia de análisis (tamaño y forma) la asignación de los grupos es moderadamente menor (89% en promedio) ambas resultan ser suficientes para la discriminación taxonómica interespecífica.

EVALUACIÓN TAXONOMICA DEL HUESO UROHIAL

PARÁMETROS DE TAMAÑO Y FORMA Y CONTORNO: ANÁLISIS INTERGENÉRICO

Los análisis cuantitativos realizados (e.g. AD) así como los porcentajes de asignación correcta a nivel intergenérico a partir de las variables de tamaño y forma y contorno (95% y 96% en promedio respectivamente), soportan la aplicación del hueso urohial en la identificación de géneros con una asignación correcta *a posteriori* de nueve de cada diez urohiales analizados en función a sus especies establecidas *a priori*. Lo anterior concuerda con lo reportado por González-Acosta (2005), en donde a partir de análisis cualitativos encuentra diferencias en la morfología del hueso urohial, sobre todo en la región anterior, posterior y ventral para la diferenciación de los géneros *Diapterus* y *Eugerres*, asimismo Álvarez-Pliego (2010) logra diferenciar al género *Diapterus* a partir del margen dorsal del hueso urohial en comparación con la morfología que se presenta en otros guerreidos.

En el presente, considerando los arreglos genéricos resultantes del AD con base en los parámetros de tamaño y forma y a partir del fenograma generado con las distancias cuadráticas de Mahalanobis, se obtiene la formación de los grupos fraternos propuestos por De La Cruz-Agüero (2001) en su análisis cladista del género *Eucinostomus*, en donde se propone a la especie *Gerres cinereus* como especie fraterna de aquel, reconociendo el clado formado por las especies de *Diapterus-Eugerres*. Dichas afinidades morfológicas entre los clados propuestos son equivalentes a lo encontrado en análisis moleculares (Espinosa *et al.*, 1993; Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer, 2003; 2004; Chen *et al.*, 2007). Sin embargo los resultados derivados del AD con base en los parámetros de contorno y a partir del fenograma generado con las distancias cuadráticas de Mahalanobis se separa el clado *Diapterus-Eugerres*, siendo *Diapterus* el más disímbo, el cual se caracteriza por presentar una morfología más robusta (Anexo II) y *Eugerres* más afín al clado *Gerres-Eucinostomus*.

Por otra parte el género que presentó el menor porcentaje de asignación en relación al análisis del contorno fue *Gerres* y de acuerdo a estas matrices su afinidad

morfológica es más estrecha a los integrantes del género *Eucinostomus*, dicha afinidad concuerda con la propuesta de relación realizada por De La Cruz-Agüero (2001), siendo equivalente a lo encontrado por Ruiz-Carus & Uribe-Alcocer (2003); Chen *et al.*, (2007).

Rosin (2005) mencionó que existen muchos enfoques para definir medidas de la forma (*e.g.* área, relación de aspecto, DEF) y para algunos muchas maneras de cálculo. Dependiendo de la aplicación algunos serán más apropiados en términos de capacidad de discriminación, robustez, eficiencia, etc., y por lo tanto es digno de investigar la eficacia de una amplia gama de descriptores de la forma. Algunas de las medidas utilizadas en este trabajo son comunes en la literatura científica (*e.g.* área, perímetro, diámetro máximo, etc.) otras no tanto (rectangularidad, redondez, factor de forma, etc.), en donde no es posible decir que son universalmente efectivas (*e.g.* Tuset *et al.*, 2006).

En conclusión ambas estrategias de análisis son eficientes en la discriminación interespecífica e intergenérica de los Gerreidae analizados. Sin embargo para una mejor comprensión biológica se considera que las variables de tamaño y forma pueden identificar cuáles son aquellos atributos que logran discriminar a las especies analizadas y con base en esto dirigir los análisis en aquellos atributos morfológicos. Cabe resaltar que el tiempo invertido para ambas estrategias es similar, sin embargo en el caso de las variables de tamaño y forma se deben depurar los datos por medio de la búsqueda de datos extremos (“outliers”) y estandarizar la talla, por ejemplo, a diferencia de los DEF’s, los cuales son estandarizados (por medio de una escala en cada una de las imágenes), orientados y posicionados durante su obtención, removiendo así el efecto de la talla, la orientación y posición de los análisis posteriores.

EVALUACIÓN FILOGENÉTICA DEL UROHIAL

EVALUACIÓN DE LA SEÑAL FILOGENÉTICA DE LAS PROPIEDADES MORFOLÓGICAS DEL HUESO UROHIAL A PARTIR DE LA ROBUSTEZ DE LAS PROPUESTAS FILOGENÉTICAS

El método de máxima parsimonia se basa en la idea de que el “mejor árbol” es aquel que describe la evolución de un conjunto particular de caracteres usando el menor número de cambios evolutivos (Webster & Purvis, 2002). Cabe resaltar que los árboles filogenéticos producidos por el método de máxima parsimonia fueron generados con base en las matrices de caracteres morfológicos reportadas por los autores citados anteriormente para las hipótesis filogenéticas de los géneros *Diapterus*, *Eucinostomus* y *Eugerres*. Lo anterior permitió confirmar la certidumbre de los árboles generados en el trabajo de De La Cruz-Agüero (2001) y Álvarez-Pliego (2010). Sin embargo para *Eugerres* la topología reportada por González-Acosta (2005) no coincidió con el arreglo obtenido al momento de generar el árbol. De manera especulativa y entre más de una explicación posible, esto pudo deberse a que los caracteres utilizados por González-Acosta (2005) fueron codificados de forma diferente al momento de introducirlos en los análisis. La incertidumbre fue comentada con el autor citado*, no llegando a discernirse la fuente de la discrepancia. Por tal motivo los árboles encontrados en el trabajo González-Acosta (2005) no se utilizaron en los análisis (no así el caso de las matrices originales reportadas por el mismo). En el sentido más básico podemos decir que hay cierta señal filogenética en los datos morfométricos cuando taxa estrechamente relacionados son más similares entre sí que con los taxa más distantes. Dado que las filogenias están organizadas jerárquicamente, estas pueden ser utilizadas para perfeccionar esta definición en términos de una comparación entre dos árboles jerárquicos. En donde el primero es un árbol filogenético representado por un cladograma, el cual provee la historia de las especiaciones que se han dado dentro de los miembros de cierto taxa. El segundo árbol es un fenograma construido utilizando datos morfométricos, en donde la estructura jerárquica es descrita utilizando un algoritmo de agrupación (en este caso UPMGA (Cole *et al.*, 2002).

* Comunicación personal, Dr. Adrián Felipe González Acosta. Centro interdisciplinario de Ciencias Marinas, Junio 06 2011.

En nuestros resultados encontramos esta correspondencia topológica en donde los arboles producidos a partir de las distancias cuadráticas de Mahalanobis son afines a lo reportado en las propuestas de relación filogenética para los géneros analizados, así como en los arboles de parsimonia generados al momento de incluir las variables de tamaño y forma y contorno en las matrices originales de los dichos autores. Lo cual indica en cierta medida la existencia de señal filogenética contenida en los atributos morfológicos del hueso urohial en las especies analizadas. En caso de que las dos topologías sean muy distintas, podríamos concluir que la forma ha evolucionado en tal dirección de que no refleja la filogenia.

Podemos asegurar estadísticamente la correspondencia en las topologías de los arboles filogenéticos obtenidos mediante la inclusión de las variables de tamaño y forma y contorno en las matrices de hipótesis filogenéticas para los géneros analizados por medio del análisis de NNI; en donde $d_{NNI}(T_1, T_2) = 0$, lo cual se puede traducir básicamente en que no existen diferencias entre los arboles filogenéticos obtenidos a partir de las matrices originales propuestas para los géneros analizados y aquel obtenido mediante la introducción de las variables de tamaño y forma y contorno del hueso urohial en dichas matrices.

EVALUACIÓN DE LA SEÑAL FILOGENÉTICA PARA LAS VARIABLES DE TAMAÑO Y FORMA DEL HUESO UROHIAL

El modelo de Movimiento Browniano ha sido utilizado para describir la evolución al azar de los rasgos (caracteres), esto puede aplicarse en aquellos rasgos que evolucionan bajo procesos de selección natural donde la dirección de la selección varía constantemente (Blomberg *et al.*, 2003). El análisis de señal filogenética aplicado para las variables de tamaño y forma parte de este hecho en donde:

1. La probabilidad del cambio es independiente del anterior y actual estado del carácter.
2. Esta transición a lo largo de las ramas es independiente de los cambios en el árbol, y

3. Las tasas de cambio son constantes (aparte de la variación estocástica) a lo largo del tiempo y a lo largo de las ramas.

Los resultados derivados del análisis de señal filogenética para las variables de tamaño y forma, en términos de explicar biológicamente en que propiedades o atributos morfológicos se encuentra reflejada la historia evolutiva de las relaciones Ancestro-Descendencia indicaron que las variables relación de aspecto, diámetro mínimo y elipticidad aportan información filogenética estadísticamente significativa para las 11 especies de gerreidos analizadas.

Si bien existe señal filogenética en algunas variables cabe señalar que otras no presentan esta característica, lo cual puede ser debido al reducido número de especies analizado. Ashton (2004) encuentra que al momento de realizar este análisis con más de 20 taxa, se muestran niveles significantes de señal filogenética, mientras que análisis con menos de 20 taxa no la muestran.

Una explicación es el poder de este análisis, el cual ha demostrado con simulaciones que el procedimiento de Blomberg *et al.*, (2003) tiene un poder estadístico adecuado (aproximadamente 0.8) para filogenias con 20 o más taxa. Debido al relativamente bajo número de taxa incluidos en nuestros análisis (11 especies) la señal filogenética de las variables analizadas podría estar subestimada. A pesar de lo anterior los resultados evidencian la importancia del hueso urohial en la filogenia de las especies de Gerreidae, por lo cual se sugiere su utilización en análisis posteriores.

Finalmente, se generó un árbol filogenético de parsimonia con las variables de tamaño y forma que presentaron señal filogenética significativa (relación de aspecto, diámetro mínimo y elipticidad) y los DEF con el propósito de reflejar la señal filogenética contenida en el hueso urohial por medio de los atributos morfológicos analizados, los cuales presentan una topología similar específicamente para las especies de los géneros *Diapterus* y *Eugerres* en comparación a las hipótesis de relación.

En este ultimo árbol (Fig. 21) no se observan politomías como es el caso de la propuesta de relación hipotética realizada por De La Cruz-Agüero (2001), sin embargo cabe mencionar que debido a la ausencia de información acerca de los urohiales para las especies *Eucinostomus gula*, *E. argenteus*, *Diapterus rhombeus*, *Eugerres brevimanus*, *E. axillaris*, *E. brasilianus* y *E. awlæ* no se incluyeron al momento de generar el análisis de parsimonia para la obtención del árbol filogenético. Así mismo se logra observar que las especies más distantes morfológicamente son *E. gracilis* y *D. aureolus*.

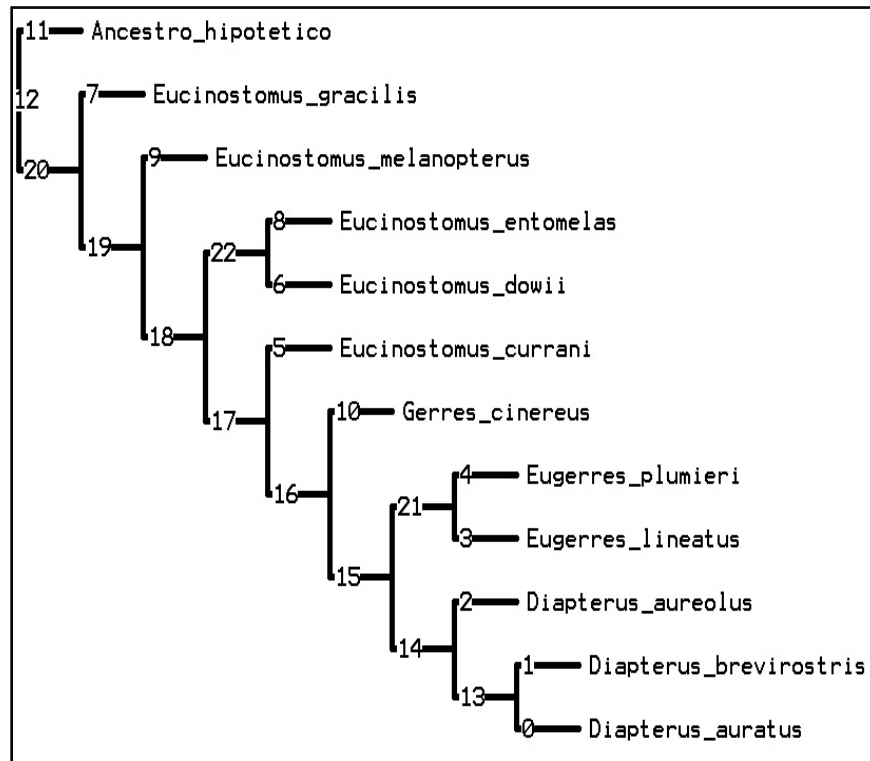


Figura 21. Árbol filogenético de parsimonia con las variables de tamaño y forma y contorno.

CONCLUSIONES

- El urohial de los Gerreidae analizados tiene valor como carácter diagnóstico para la determinación taxonómica de los géneros y especies validando su consideración en futuros análisis filogenéticos.
- Las variables relación de aspecto, diámetro mínimo, área y Feret medio explican el mayor porcentaje de la variabilidad morfométrica, por lo cual pudieran ser empleados en la generación de funciones de clasificación para urohiales de las especies incluidas.
- Las variables relación de aspecto, diámetro mínimo y elipticidad aportan información filogenética estadísticamente significativa para las 11 especies de Gerreidae analizadas.
- El arreglo producido por las relaciones morfológicas y filogenéticas de los urohiales de las especies consideradas, es congruente intergenérica e interespecíficamente con las propuestas de relación taxonómica y filogenética previamente establecidas mediante criterios basados en la morfología del cuerpo y análisis genéticos.
- Se corrobora la utilidad del hueso urohial como un carácter sinapomórfico en las especies de Gerreidae analizadas de acuerdo con las propuestas por De Pinna (1996) y Arratia & Schultze (1990).

RECOMENDACIONES

- Se recomienda realizar los análisis exploratorios y pruebas pertinentes a las variables utilizadas en la caracterización morfométrica de esta u otra estructura similar, ya que la eliminación o minimización del sesgo estadístico es fundamental para la comparación insesgada de las muestras.
- Las variables utilizadas para la caracterización de las diferentes especies explicaron un buen porcentaje de la variabilidad de las muestras, sin embargo se recomienda utilizar aquellas en las cuales recae el mayor poder de discriminación en futuros análisis (relación de aspecto, diámetro mínimo, área, Feret medio y ellipticidad).
- La demostrada utilidad taxonómica del hueso urohial, hace necesario el fomento y mantenimiento de las colecciones de referencia óseas), su análisis en la determinación de especies, géneros y familias dentro del grupo de los teleosteos y su posible implicación filogenética.

BIBLIOGRAFÍA

- Álvarez-Pliego, N. 2004. *Desarrollo osteológico de Diapterus peruvianus (Cuvier, 1830) (Percoidei: Gerreidae)*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México, 90 p.
- Álvarez-Pliego, N. 2010. *Análisis filogenético y biogeográfico de los peces del género Diapterus Ranzani, 1842 (Percoidei: Gerreidae)*. Tesis de doctorado. CICIMAR-IPN. México, 129 p.
- Andreata, J. V. & L. R. R. Barbiéri. 1981. Osteologia do crânio de *Diapterus brasiliensis* (Cuvier, 1830) (Perciformes, Percoidei, Gerreidae). *Rev. Bras. Biol.*, 41 (3):565-574.
- Andreata, J. V. 1989. Sobre a osteología cefálica das espécies de *Gerres* Quoy & Gaimard, 1824 (Pisces, Perciformes, Gerreidae) que ocorrem em águas Brasileiras. *Acta Biol. Leopold.* 11 (2): 165-202.
- Aprieto, V. L. 1974. Early development of five carangid fishes of the Gulf of México and the south Atlantic coast of the United States. *Fish B-NOAA*, 72 (2): 415-443.
- Arenas, G. P. & A. Acero-Pizarro. 1992. Organización trófica de las mojarras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénaga Grande de Santa Marta (Colombia). *Rev. Biol. Trop.* 40: 287-302.
- Arratia, G. & H. S. Schultze, 1990. The urohyal: development and homology within Osteichthyans. *J. Morph.* 203: 247-282.
- Ashton, K. G. 2004. Comparing phylogenetic signal in intraspecific and interspecific body size datasets. *J. Evol. Biol.*, 17: 1157–1161.
- Austin, H. M. 1971. Some aspects of the biology of the rhomboid mojarra *Diapterus rhombeus* in Puerto Rico. *Bull. of Mar. Sci.*, 21: 886-903.

- Bailey, R. M. y 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. of Zool. Nom.*, Vol. 20(4): 307-308 (opinión No. 962, caso 1556).
- Barlow, G. W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. *Syst. Zool.*, 10: 105-117.
- Beacham, T. D. 1985. Meristic and morphometric variation in pink salmon (*Koncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound. *J. Zool. Canada*, 63: 366-372.
- Bemis, W. E., E. Hilton, B. Brown, R. Arrindell, A. M. Richmond, C. D. Little, L. Grande, P. L. Forey & G. L. Nelson. 2004. Methods for preparing dry, partially articulated skeletons of osteichthyans, with notes on making ridewood dissections of the cranial skeleton. *Copeia*, (3): 603-609.
- Blomberg, S. P., T. Garland & T. R. Ives. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evol.*, 57(4): 717-745.
- Burnes-Romo, L. A. 2006. *Urohiales de especies Selectas del Pacífico Oriental*. Tesis de licenciatura. UABCS. México, 88 p.
- Burnes-Romo, L. A. 2009. Estatus taxonómico de *Gerres cinereus* (Walbaum, 1792), (TELEOSTEI:GERREIDAE). Tesis de maestría. CICIMAR-IPN. México, 89 p.
- Burns, P. & A. Everly. 2000. *Preliminary protocol for Preparing Fish Skeletons*. *Ichthyology Department, Museum of Comparative Zoology*. Harvard University.
- Bussing, W. A. 1995. Gerreidae: Mojarras, 1114-1128. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & V. H. Niem (Ed.) *Guía FAO para la identificación de especies para fines de pesca*. Pacifico-Oriental. Roma, FAO II. Organización de las Naciones Unidas para la agricultura y la alimentación, Roma.
- Cervigón, F. 1980. *Ictiología marina*. Editorial arte, Venezuela, 385 p.

- Chen, W. J., R. Ruiz-Carus & G. Ortíz. 2007. Relationships among four genera of mojarras (Teleostei: Perciformes: Gerreidae) from the western Atlantic and their tentative placement among percomorph fishes. *J. Fish Biol.*, 70, 202–218.
- Chollet-Villalpando, J. G. 2009. *Morfología comparada del hueso urohial en especies de la familia Gerreidae (Perciformes)*. Tesis de licenciatura. UABCS. México, 53 p.
- Cole, T. M., S. Lele & T. Richtsmeier. 2002. A parametric bootstrap approach to the detection of phylogenetic signals in landmark data, 194-219. En: MacLeod, N. & P. L. Forey (Ed.) *Morphology, Shape and Phylogeny*. CRC Press, Londres, 308 p.
- Crampton, J. S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia*, 28: 179-186.
- Creech, S. 1992. A multivariate morphometric investigation of *Atherina boyeri* Risso, 1810 and *A. presbyter* Cuvier, 1829 (Teleostei: Atherinidae): Morphometric evidence in support of the two species. *J. Fish Biol.*, 41: 341-353
- Crisci, J. V. & M. F. López-Armengol. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaria General de la Organización de los Estados Americanos. E.U.A., 132 p.
- Curran, H. W. 1942. *A systematic revision of the gerrid fishes referred to the genus Eucinostomus with a discussion of their distribution and speciation*. Tesis de Doctorado. E.U.A., 183 p.
- Cyrus, D. P & S. J. M. Blaber. 1983. The food and feeding ecology of Gerreidae, Bleeker, 1859, in the estuaries of Natal. *J. Fish Biol.*, 22: 373-394.
- De La Cruz-Agüero, J., 2001. *Sistemática y Biogeografía de las especies del género Eucinostomus (Teleostei: Gerreidae)*. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. México, 181 p.

- De La Cruz-Agüero, J., F. Galván-Magaña, J. Rodríguez-Romero, L. A. Abitia-Cardenas & F. J. Gutiérrez-Sánchez. 1994. Lista sistemática de los peces marinos de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. *Cien. Mar.*, 1994 20(1): 17-31.
- De Pinna, M. C. C. 1996. Teleostean monophyly. En: Stiassny, M. L. J., L. R. Parenti & G. D. Johnson (Ed). *Interrelationships of fishes*. Academic Press, New York, 147-162 p.
- Deckert, G. D. 1973. *A Systematic revision of the genera Diapterus and Eugerres: with the description of a new genus Scchizopterus (Pisces: Gerreidae)*. Tesis de Maestría. México, 74 p.
- De La Cruz-Agüero, J. & F. Galván-Magana. 1993. Morphological discrimination of *Eucinostomus* spp. from the Pacific coast of Mexico. *Bull. Of Mar. Sci.*, 52: 819-824.
- Díaz de Astarloa, J. M. 2005. Osteología craneal comparada de tres especies de lenguado del género *Paralichthys* (Pleuronectiformes, Paralichthyidae) del Atlántico suroccidental. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 78: 343-391.
- Díaz de Astarloa, J. M., S. I. Bezzi, M. González-Castro, E. Mabragna, D. Hernández, S. M. Delpiani, D. E. Figueroa, M. B. Cousseau, M. Y. Deli Antoni & L. Tringali. 2011. Morphological, morphometric, meristic and osteological evidence for two species of hake (Actinopterygii: Gadiformes: Merluccius) in Argentinean waters. *J. Fish. Biol.*, 78 (5): 1336–1358.
- Díaz-Murillo, B. P. 2010. Otolitos *sagitta* de especies selectas de Gerreidae (Teleostei: Perciformes): variación interespecífica y su aplicación taxonómica. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN. México, 81 p.
- Dunn, J. R. 1983. The utility of developmental osteology in taxonomic and systematic studies of teleost larvae: A review. *NOAA tech. Rep. NFMS Circ.*, 450.1-19.

- Elliott, N. G., K. Haskard & J. A. Koslow. 1995. Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. *J. Fish. Biol.* 4(6): 202-220 p.
- Eschmeyer, W. N. & R. Fricke. 2011. *Catalog of Fishes*. Eelectronic version (14 July 2011).
<http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Eschmeyer, W. N. 1998. *Catalog of Fishes*. *Acad. Cienc. Calif.*, 1 (3): 1-2095.
- Eschmeyer, W. N., E. S. Herald & H. Hammann. 1983. *A field guide to Pacific coast fishes of North America*. Houghton Mifflin Company, Boston, 336 p.
- Esmaeili, H. R. & A. Teymouri. 2006. Morphology of urohyal bone and its importance in taxonomy of some freshwater fishes of Iran. *J. Fish. iranian Sci.*, 15(3): 1- 8.
- Espinosa, G., E. Gutiérrez & M. Baez-Hidalgo. 1993. Relaciones entre cuatro especies de peces de la familia Gerreidae sobre la base de 9 loci electroforeticos. *Rev. de Inv. Mar.*, 14: 132-137.
- Fleming, I. A., B. Jonsson & M. R. Gross. 1994. Phenotypic divergente of sea-ranched, farmed and wild salmon. *Can. J. Fish.Aquat. Sci.*, 51: 2808-2824.
- Goloboff, P. A., J. S. Farris & K. C. Nixon. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24, 774–786.
- González-Acosta, A. F. 2005. *Estudio sistemático y biogeográfico del género Eugerres (Perciformes: Gerreidae)*. Tesis de Doctorado. CICIMAR-IPN. México, 206 p.
- González-Acosta, A. F., J. De La Cruz-Agüero, J. L. Castro-Aguirre. 2007. A review of the marine western atlantic species of the genus *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). *Bull. of Mar. Sci.*, 80 (1): 109-124.
- Gosline, W. A. 1971. *Functional morphology and classification of teleostean Fishes*. Univ. of Hawaii Press. Honolulu, 208 p.

- Guénette, S., E. Rassart & R. Fortin. 1992. Morphological differentiation of lake sturgeon (*Acipenser fulvescens*) from the St. Lawrence River and Lac des Deux Montagnes (Quebec, Canada). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1959-1965.
- Hosoya K. & K. Kawamura 1998. Skeletal formation of abnormalities in the caudal complex of the Japanese flounder, *Paralichthys olivaceus*. *Fish. B-NOAA*, (12): 97-110.
- ICZN 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4a. Edicial Publicado por el International Trust for Zoological Nomenclature. Londres, 306 p.
- Iwata, H. & Y. Ukai. 2002. SHAPE: A computer program package for quantitative evaluation of biological shapes based on elliptic Fourier descriptors. *J. Hered*, 93: 384-385.
- Johal, M. S., H. R. Esmaeili & K. K. Tandon. 2001. A comparison of back-calculated lengths of silver carp derived from bony structures. *J. Fish. Biol.* 59 (6): 1483-1493.
- Johal, M. S., H. R. Esmaeili & K. K. Tandon. 2000. Reliability of urohyal bone of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val. 1844) for age determination. *Current Sci.*, 79 (1): 7-8.
- Kembel, S. W., P. D. Cowan, M. R. Helmus, W. K. Cornwell, H. Morlon, D. D. Ackerly, S. P. Blomberg & C. O. Webb. 2010. Picante: R tolos for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26 (11): 1463-1464.
- Kerschner, B. A., M. S. Peterson & R. G. Gilmore. 1985. Ecotopic and ontogenetic trophic variation in mojarras (Pisces: Gerreidae). *Est.* 8 (3): 311-322.
- Kobelkowsky, A. 2003. Comparative osteology of the mojarras (Pisces: Gerreidae), 77-80. En: Guzmán, A. F., O. J. Polaco & F. J. Aguilar (Ed.) *Presence of the archaeoichthyology in México*. Proceedings of the 12th meeting of the fish remains working group of the international council for archaeozoology, Guadalajara, Jalisco México 4-12 septiembre 2003. CONACULTA-INAH.

- Kull F. P. & C. R. Giardina. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and image processing*. Fairleigh Dickinson Univ. Teaneck, New Jersey, 18, 236 -258.
- Kusaka, T. 1974. *The Urohyal of fishes*. Univ. Tokyo Press. Japón, 320 p.
- Lincoln, R. J., G. A. Boxshall y P. F. Clark. 2001. *A Dictionary of Ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra. 371 p.
- Lloris, D. & J. Matallanas. 2003. Description of a new species of hake: *Merluccius patagonicus* sp. nov. (Gadiformes, Merlucciidae) from the waters of Argentina. *Sci. Mar*, 67 (3): 323 – 326
- Matheson, R. E. & J. D. McEachrean. 1984. Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae): preliminary studies of external morphology. *Copeia*, 3: 893-902.
- Matheson, R. E. 1983. *Taxonomic studies of the Eucinostomus argenteus complex (Pisces: Gerreidae)*. Tesis de Doctorado. A y M Univ. Texas, 196 p.
- Miller, R. R. 2005. *Freshwater fishes of Mexico*. The University of Chicago Press. E.U.A., 490 p.
- Ortíz-Galindo, J. L. 2009. *Ontogenia y sistemática filogenética de la familia Gerreidae (Teleostei: Gerreidae)*. Tesis de Doctorado. Facultad de ciencias UNAM, 138 p.
- Page, R. D. M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Comp. Appl. Biosci.* 12: 357-358.
- Panhurst, R. J. 1991. *Practical taxonomic computing*. Univ. Press Cambridge. 202 p.
- Paradis, E., J. Claude & K. Strimmer. 2004. APE: Analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20 (2): 289-290.

- Patón-Domínguez, D., E. Rosselló-Izquierdo & M. A. Cereijó-Pecharrromán. 1991. Aplicación de la programación a la identificación de restos ictioarqueológicos. *Univ. De Madrid. Complutum*, 1: 153-160.
- Perrotta, R. G., A. Aubone & F. Sánchez. 1990. Estudio comparado de los caracteres morfométricos de la caballa (*Scomber japonicus* Houttuyn, 1782) (Teleostei: Scombridae) del sur de Brasil y del área marplatense (Mar Argentino). *Sci. Mar.*, 54(1): 47-53.
- Pertusa, G. F. 2003. *Técnicas de análisis de imagen: Aplicaciones en biología*. Univ. Valencia, 352 p.
- Ramírez-Torres, A. 2007. *Comparación de técnicas morfométricas aplicadas a la taxonomía de especies del genero Diapterus Ranzani, 1842*. Tesis de licenciatura. UABCS. México, 52 p.
- Reist, J. 1985. An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *J. Zool.*, 63: 1429-1439.
- Rivas, A., E. Méndez, L. J. Ruiz, A. Torres & J. L. Martínez. 1999. Hábitos alimenticios de *Eucinostomus gula* y *E. argenteus* (Pisces: Gerreidae) en la Bahía de Mochima, Estado de Sucre, Venezuela. *Boletín del Instituto Oceanográfico de Venezuela* 38: 91-97.
- Rosin, P. L. 2005. Computing global shape measures. En: Chen, C. H. & P.S.P. Wang (Ed.), *Handbook of pattern recognition and computer vision*. third ed. World Scientific Publishing Co., Singapore, 177-196.
- Ruiz-Carus, R. & M. Uribe-Alcocer. 2003. Phylogenetic assessment of *Eucinostomus gula*, *Eugerres plumieri*, and *Diapterus auratus* (Pisces; Gerreidae) based on allozyme and mtDNA analyses. *Caribbean J. of Sci.*, 39, 109–115.
- Ruiz-Carus R. & M. Uribe-Alcocer. 2004. Karyotype analysis of *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, and *Eugerres plumieri* (Teleostei, Gerreidae) from Florida and Puerto Rico. *Env. Biol. Fish.*, 67: 269–276.

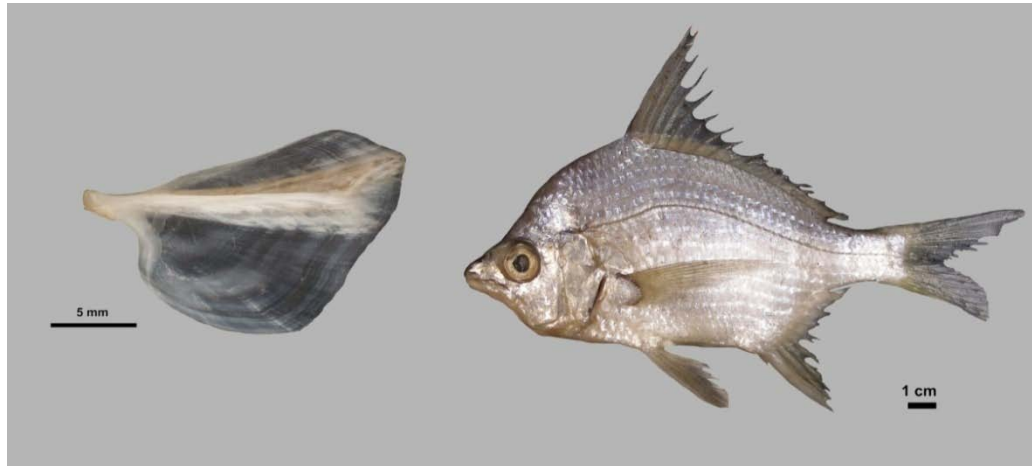
- Sato, Y., Y. Hasegawa & A. Yonezawa. 1988. The Urohyal of Japanese Miocene Clupeid Fish *Eosardinella hishinaiensis*. *Univ. Nat. Yokohama*, 2 (35): 57-59.
- Tabachnick, B. G. & L. Fidell. 1989. *Using multivariate statistics*. 2a Ed. Harper Collins Publishers, Nueva York, 746 p.
- Taylor, W. R. 1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 122: 1-17.
- Thorpe, R. S. 1983. A biometric study of the effects of growth on the analysis of geographic variation: tooth number in Green geckos (Reptilia: *Phelsuma*). *J. Zool. Soc.*, 201: 13-26.
- Tuset, V. M. 2000. *Morfología del otolito sagitta y determinación del crecimiento en especies del género Serranus (Osteichthyes, Serranidae)*. Tesis de Doctorado. Univ. Laguna. España, 234 p.
- Tuset., V. M., P. L. Rosin & A. Lombarte. 2006. Sagittal otolith shape used in the identification of fishes of the genus *Serranus*. *Fish. Res.*, 81: 316-325
- Vergara-Solana, F. J. 2012. *Sistemática del género Diapterus Ranzani, 1842 (Teleostei: Perciformes: Gerreidae) basada en datos morfométricos y moleculares*. CICIMAR-IPN. México, Tesis de maestría en preparación.
- Webster, A. J. & A. Purvis. 2002. Ancestral states and evolutionary rates of continuous characters, 247-268. En: MacLeod, N. y Forey, P. L. (Ed) *Morphology, Shape and Phylogeny*. CRC Press, Londres, 308 p.
- Wheeler, Q. D. y R. Meier. 2000. *Species Concepts and Phylogenetic Theory: A Debate*. Colum. Univ. Press. Nueva York, 256 p.
- www.mcz.harvard.edu/Departments/Fish/skeltechnique.htm
- Zahuranec, B. V. 1967. *The gerreid fishes of the genus Eucinostomus in eastern pacific*. Tesis de Maestría. Universidad de California. E.U.A., 164 p.

ANEXOS

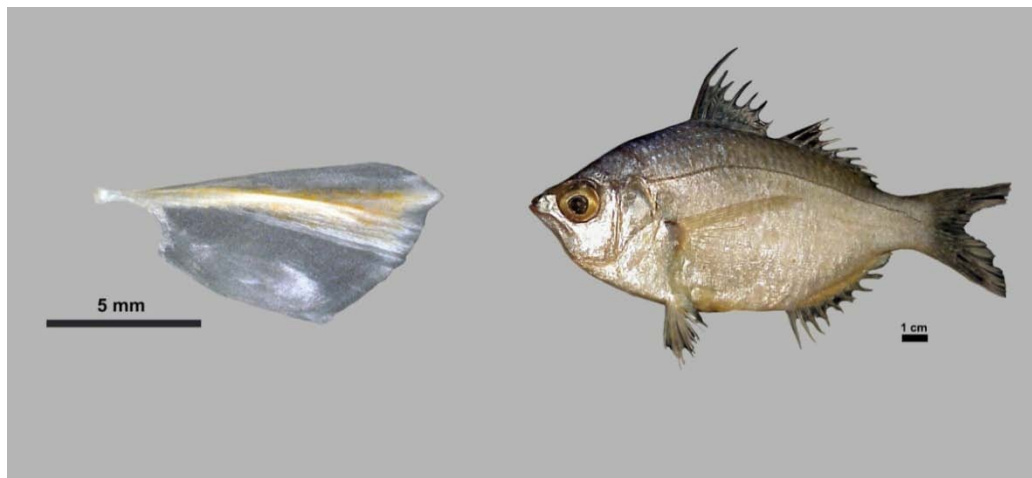
ANEXO I. Matriz de correlación de las variables analizadas

Variables	Área	Relación de	Diámetro máximo	Diámetro mínimo	Diámetro medio	Perímetro	Redondez	Feret mínimo	Feret medio	Factor de forma	Circularidad	Rectangularidad	Elipticidad
Área	1.000	-0.388	0.948	0.915	0.982	0.971	-0.345	0.957	0.975	-0.622	-0.350	-0.171	-0.399
Relación de Aspecto	-0.388	1.000	-0.194	-0.704	-0.494	-0.334	0.806	-0.598	-0.327	0.383	0.807	0.204	0.945
Diámetro máximo	0.948	-0.194	1.000	0.803	0.941	0.983	-0.170	0.881	0.986	-0.724	-0.169	-0.157	-0.208
Diámetro mínimo	0.915	-0.704	0.803	1.000	0.953	0.882	-0.565	0.979	0.881	-0.651	-0.567	-0.254	-0.679
Diámetro medio	0.982	-0.494	0.941	0.953	1.000	0.978	-0.421	0.986	0.979	-0.725	-0.421	-0.185	-0.500
Perímetro	0.971	-0.334	0.983	0.882	0.978	1.000	-0.240	0.943	0.998	-0.746	-0.237	-0.221	-0.345
Redondez	-0.345	0.806	-0.170	-0.565	-0.421	-0.240	1.000	-0.473	-0.254	0.269	0.984	-0.269	0.795
Feret mínimo	0.957	-0.598	0.881	0.979	0.986	0.943	-0.473	1.000	0.940	-0.702	-0.474	-0.248	-0.615
Feret medio	0.975	-0.327	0.986	0.881	0.979	0.998	-0.254	0.940	1.000	-0.736	-0.254	-0.217	-0.331
Factor de forma	-0.622	0.383	0.982	-0.651	-0.725	-0.746	0.269	-0.702	-0.736	1.000	0.248	0.129	0.406
Circularidad	-0.350	0.807	-0.724	-0.567	-0.421	-0.237	0.984	-0.474	-0.254	0.248	1.000	-0.259	0.794
Rectangularidad	-0.171	0.204	-0.169	-0.254	-0.185	-0.221	-0.269	-0.248	-0.217	0.129	-0.259	1.000	0.089
Elipticidad	-0.399	0.945	-0.157	-0.679	-0.500	-0.345	0.795	-0.615	-0.331	0.406	0.794	0.089	1.000

ANEXO II. Morfología del hueso urohial y corporal para las especies de Gerreidae analizadas.



Diapterus auratus Ranzani, 1842 [mojarra guacha, irish mojarra]



Diapterus aureolus (Jordan y Gilbert, 1882) [mojarra dorada, golden mojarra]



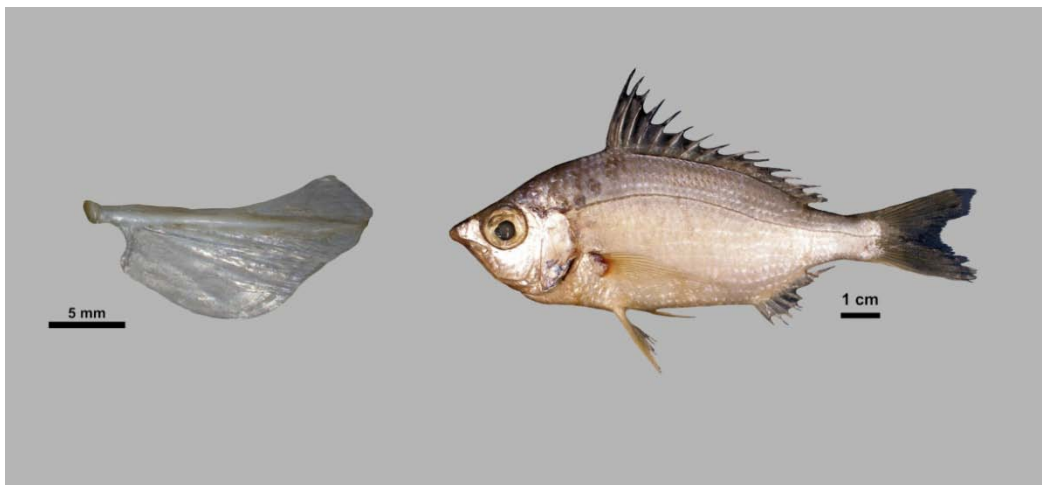
Diapterus brevirostris (Sauvage, 1879) [mojarra de aletas amarillas, yellowfin mojarra]



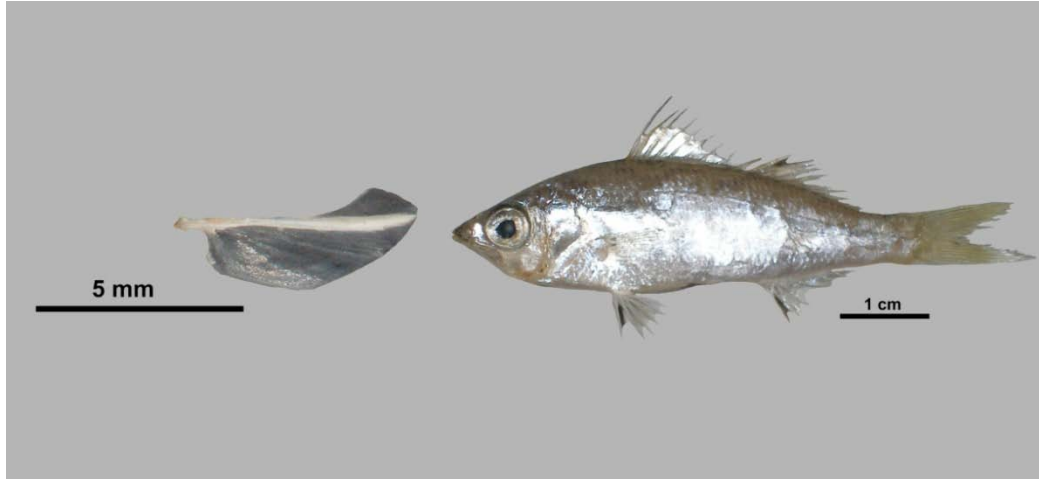
Eucinostomus currani Zahuranec in Yáñez (1980) [mojarra bandera, Pacific flagfin mojarra]



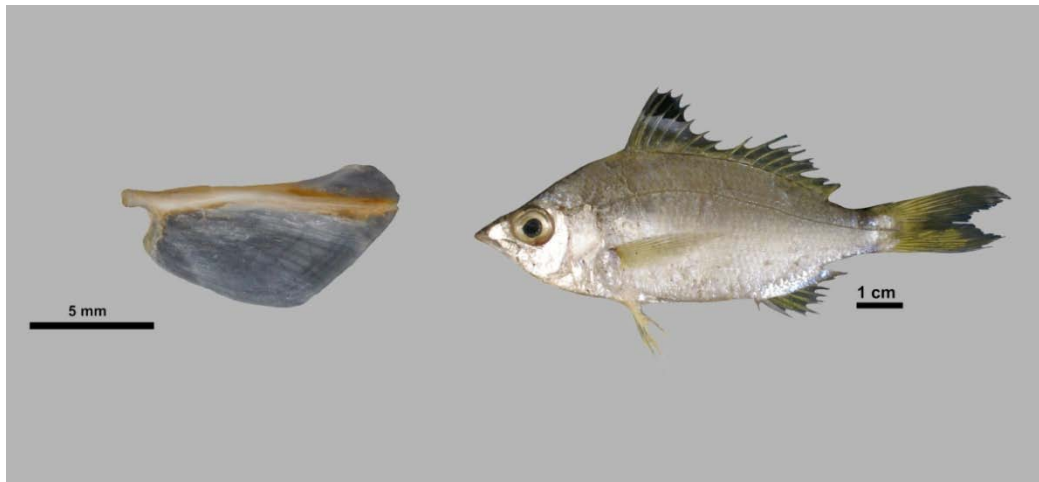
Eucinostomus dowii (Gill, 1863) [mojarra de Dow, Dow's mojarra]



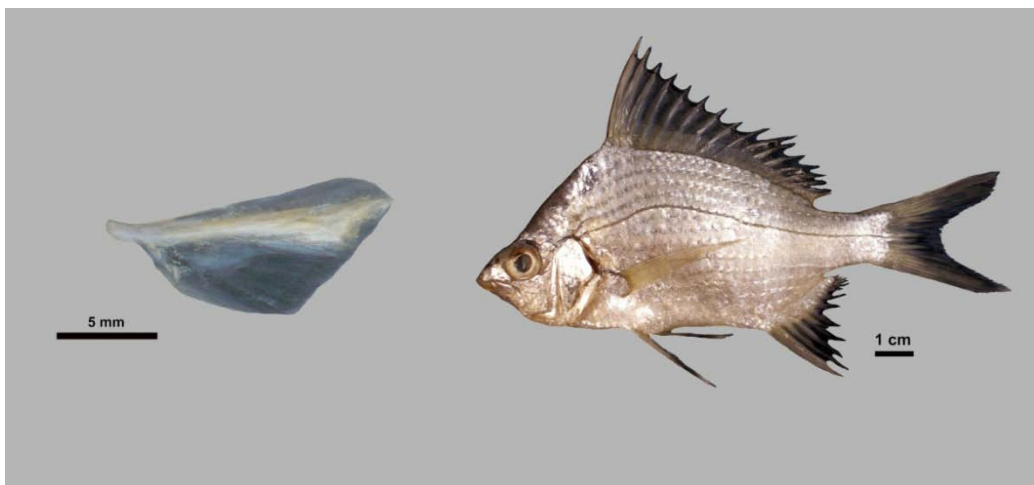
Eucinostomus entomelas Zahuranec in Yáñez (1980) [mancha negra, Dark-spot mojarra]



Eucinostomus gracilis (Gill, 1862) [mojarra charrita, graceful mojarra]



Eucinostomus melanopterus (Bleeker, 1863) [mojarra de ley, flagfin mojarra]



Eugerres lineatus (Humboldt, 1821) [mojarra china, streaked mojarra]



Eugerres plumieri (Cuvier, 1830) [mojarra rayada, striped mojarra]



Gerres cinereus (Walbaum, 1792) [mojarra blanca, yellow fin mojarra]