



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas
Colección Ictiológica



Sistemática y biogeografía de las especies del
género *Eucinostomus* (Teleostei: Gerreidae)

Tesis

Que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Marinas
Presenta:

José De La Cruz Agüero

La Paz Baja California Sur, México Febrero de 2001

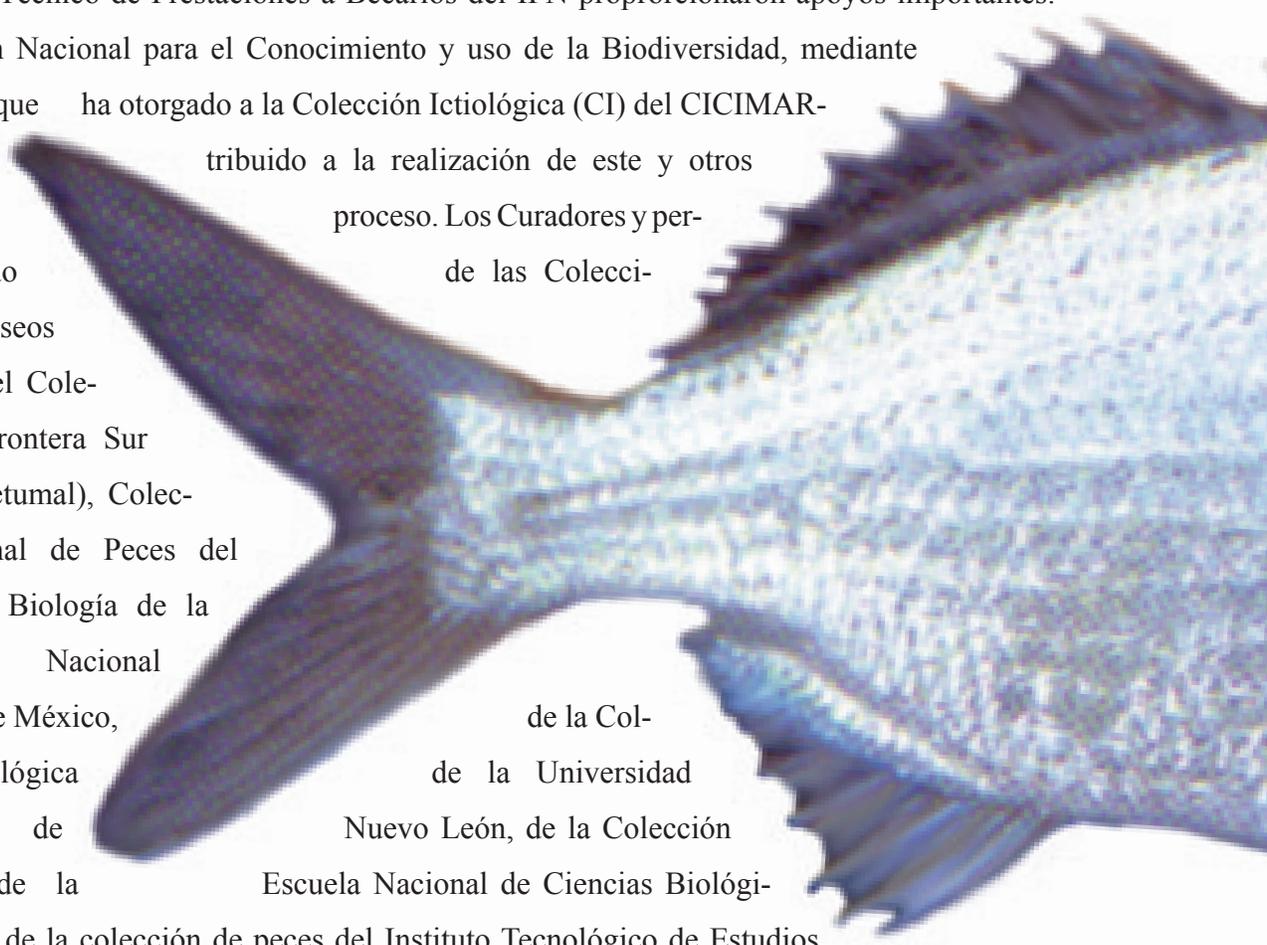
TABLA DE CONTENIDO



AGRADECIMIENTOS	
RESUMEN	
ABSTRACT	
INTRODUCCIÓN	1
ANTECEDENTES	5
OBJETIVO	14
OBJETIVOS PARTICULARES	14
MATERIALES Y MÉTODOS	15
Fase I	15
Fase II	17
Fase III	20
Fase IV	23
Fase V	29
RESULTADOS	35
Taxonomía, Nomenclatura y Clasificación	35
Fase I	49
Fase II	50
Fase III	53
Fase IV	57
Fase V	64
DISCUSIÓN	68
Fase I	69
Fase II	73
Fase III	80
Fase IV	82
Fase V	85
CONCLUSIONES	92
BIBLIOGRAFÍA CITADA	93
INDICE	111
GLOSARIO	116
LISTA DE FIGURAS Y TABLAS	125
APENDICES	
Material examinado y medido	
Análisis cladísticos (Programa Paup)	

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Politécnico Nacional, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, a su personal y autoridades directamente relacionadas con el desarrollo del presente trabajo. La Dirección del CICIMAR-IPN, en su momento otorgó las facilidades laborales para que se cumplieran los compromisos académicos planteados. La Dirección de Estudios de Posgrado e Investigación (ahora, Coordinación General de Estudios de Posgrado e Investigación) del IPN, otorgó apoyos económicos para la realización de algunas etapas del estudio. El Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y el Comité Técnico de Prestaciones a Becarios del IPN proporcionaron apoyos importantes. La Comisión Nacional para el Conocimiento y uso de la Biodiversidad, mediante los apoyos que ha otorgado a la Colección Ictiológica (CI) del CICIMAR-IPN, ha contribuido a la realización de este y otros estudios en proceso. Los Curadores y personal asociados de las Colecciones y Museos tales como el Colegio de la Frontera Sur (Unidad Chetumal), Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México, de la Colección Ictiológica de la Universidad Autónoma de Nuevo León, de la Colección de Peces de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN, de la colección de peces del Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey (campus Guaymas), del Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, del Museo Nacional de los Estados Unidos de América (Smithsonian Institution) y de la Academia de Ciencias de California, proporcionaron hospitalidad, ayuda y materiales invaluable para el sustento de la tesis. Se agradece profundamente al Director de





Tesis y su Comisión Revisora, por el aporte académico, paciencia y experiencia otorgada con generosidad. El personal eventual, honorario y estudiantil asociado en su momento a la CI siempre proporcionó la ayuda requerida. El Laboratorio de Morfofisiología del CICIMAR-IPN, brindó sus instalaciones para el desarrollo de la fase III del estudio. Los Departamentos de Servicios Escolares y Servicios Bibliotecarios del CICIMAR-IPN, siempre atendieron con prontitud y eficacia las solicitudes relativas a los estudios aquí concluidos. B. Liduvina Perezgómez Alvarez y Adrián González Acosta aportaron su trabajo de manera desinteresada y por demás indispensable. Se agradece a todas aquellas personas y colegas que brindaron su tiempo y su ayuda, en especial a Gustavo De La Cruz Agüero, Gorgonio Ruiz Campos, Victor M. Cota Gómez, José L. Ortiz Galindo y Rubén Rodríguez Sánchez.

El más importante de todos: a Marbella, Pepe y Marbella, por todo.....



Los placeres de la Sistemática.

El análisis “detectivesco” implícito en el establecimiento de la identidad de un taxón, es un desafío al intelecto que a menudo genera ideas que rebasan los límites de la simple descripción y ayuda a responder importantes conjeturas biológicas. Por otra parte en la taxonomía, el trabajo de campo necesario, observando y disfrutando de la naturaleza, resulta una satisfacción adicional tanto estética como espiritual. En tal sentido y a diferencia de otras actividades humanas como los deportes de competencia o la investigación en disciplinas como la física, en donde las personas nunca superan los alcances de su juventud, en la sistemática biológica se pueden incrementar las habilidades y el conocimiento mientras las facultades mentales permanezcan. Esto hace de los estudios de la sistemática, un placer que perdura de por vida.

Judith E. Wiston,

Describing Species.

Practical taxonomic procedures for biologists, 1999.



RESUMEN



Sistemática y biogeografía de las especies del género *Eucinostomus* (Teleostei: Gerreidae). José De La Cruz Agüero. Tesis Doctorado en Ciencias Marinas, CICIMAR-IPN. La Paz, Baja California Sur, México. Octubre, 2000. Se realizó la revisión del género *Eucinostomus* Baird y Girard, 1855 (Teleostei: Gerreidae) utilizando criterios morfométricos y osteológicos. De acuerdo a la revisión de los criterios taxonómicos, nomenclaturales y de la aplicación de análisis estadísticos multifactoriales a los caracteres morfométricos y osteológicos, principalmente del esqueleto caudal, se corrobora la validez de ocho especies dentro del género (en orden alfabético): *Eucinostomus currani* Zahuranec en Yáñez, 1980, *Eucinostomus dowii* (Gill, 1863), *Eucinostomus entomelas* Zahuranec en Yáñez, 1980 y *Eucinostomus gracilis* (Gill, 1862), para la vertiente del océano Pacífico y *Eucinostomus argenteus* Baird y Girard, 1855, *Eucinostomus gula* (Cuvier y Valenciennes en Quoy y Gaimard, 1824), *Eucinostomus jonesii* (Günther, 1879) y *Eucinostomus melanopterus* (Bleeker, 1863), para el océano Atlántico. Se postula la hipótesis de filogenia de *Eucinostomus*, a partir de un análisis cladista de los caracteres morfológicos y osteológicos utilizando un algoritmo de rama y enlace (*branch and bound*). En el árbol de consenso, producto de las cuatro soluciones más parsimoniosas (longitud = 59 pasos; CI= 0.66), se reconoce a *Gerres cinereus* como la especie hermana y se demuestra la monofilia del género, apoyada en sinapomorfias estrictas y valores significativos de muestreo iterativo (81% y 73%: *bootstrap* y *jackknife*, respectivamente): ((((((*E. currani* - *E. melanopterus*) *E. gracilis* - *E. argenteus*) *E. dowii*) *E. entomelas*) *E. gula*)) *G. cinereus*). El análisis biogeográfico histórico, utilizando criterios panbiogeográficos y cladistas, proporciona cladogramas de área con topologías congruentes. Se discuten procesos vicariantes históricos y de dispersión ancestral, para explicar los patrones de distribución actual de *Eucinostomus* spp. y de las especies fraternas de Gerreidae consideradas: *G. cinereus*, *Eugerres axillaris* y *Diapterus peruvianus*

ABSTRACT



Systematics and biogeography of the species of the genus *Eucinostomus* (Teleostei: Gerreidae). José De La Cruz Agüero. Doctoral Dissertation in Marine Sciences, CICIMAR-IPN. La Paz, Baja California Sur, Mexico. October 2000. A systematic revision of the genus *Eucinostomus* Baird and Girard, 1855 (Teleostei: Gerreidae) was made, using morphometric and osteological criteria. On the basis of a taxonomic and nomenclatorial revision as well as the application of multivariate analyses of morphometric and osteological data, allow the recognition of eight valid species in alphabetical order: *Eucinostomus currani* Zahuranec in Yáñez, 1980, *Eucinostomus dowii* (Gill, 1863), *Eucinostomus entomelas* Zahuranec in Yáñez, 1980 and *Eucinostomus gracilis* (Gill, 1862) in the Pacific ocean, and *Eucinostomus argenteus* Baird and Girard, 1855, *Eucinostomus gula* (Cuvier and Valenciennes in Quoy and Gaimard, 1824), *Eucinostomus jonesii* (Günther, 1879) and *Eucinostomus melanopterus* (Bleeker, 1863), in the Atlantic ocean. A phylogenetic analysis (cladistic) was carried out based on morphological and osteological data by using the “branch and bound” algorithm. The consensus tree, from the four most parsimonious solutions (tree length= 59 steps, CI=0.66) shows *Gerres cinereus* as the sister species of the genus and the monophyly of *Eucinostomus* species. The monophyly is supported by strict synapomorphies and significant values of the resampling coefficients (81% and 73%: *bootstrap* and *jackknife*, respectively): ((((((*E. currani* - *E. melanopterus*) *E. gracilis* - *E. argenteus*) *E. dowii*) *E. entomelas*) *E. gula*)) *G. cinereus*). Biogeographical analyses, using panbiogeographical and cladistic criteria, give cladograms with similar and corresponding topologies. A discussion of vicariant and dispersal historic processes is presented in order to explain the present distribution patterns of *Eucinostomus* and of those allied gerreid species considered here (*Gerres cinereus*, *Eugerres axillaris* and *Diapterus peruvianus*).

INTRODUCCIÓN



Los peces de la familia Gerreidae, comúnmente conocidos como mojarra, conforman uno de los grupos más representativos de los sistemas acuáticos de las zonas tropicales y subtropicales del mundo. En su ámbito de distribución anfiamericano habitan preferentemente en esteros, lagunas y bahías protegidas, mostrando con frecuencia una distribución simpátrida (*e.g.* Matheson y McEachran, 1984; Yáñez Arancibia, 1980; De La Cruz Agüero *et al.*, 1994). Sin embargo, es conocido que la mayoría de los gerréidos realizan incursiones periódicas hacia las aguas continentales (Castro Aguirre, 1978; Castro Aguirre *et al.*, 1999) y en algunos casos, como en la especie *Eugerres mexicanus*, están confinados estrictamente a las aguas dulces (Jordan y Evermann, 1898; Castro Aguirre, 1978).

Las mojarra forman grandes cardúmenes que son aprovechados por la pesca comercial, particularmente del sureste asiático, donde las capturas con mayor énfasis en las especies del género *Gerres* superan las 10,000 toneladas métricas por año (FAO, 1995). En México, aunque no son explotadas en gran escala para consumo humano, representan un recurso pesquero artesanal importante (*e.g.* Aguirre y Yáñez Arancibia, 1986).

No obstante la manifiesta abundancia de estos peces y de ser objeto de estudio desde hace casi 200 años, especialmente sobre aspectos ecológicos (*e.g.* Austin, 1971; Cyrus y Blaber, 1983; Kerschner *et al.*, 1985; Arenas y Acero, 1992, 1993; Teixeira y Helmer, 1997; Rivas *et al.*, 1999), la taxonomía de la familia Gerreidae ha experimentado desde cambios de nomenclatura (inicialmente Gerridae, un nombre previamente asignado en Hemiptera (Insecta), ver Bailey y Moore, 1963), de categoría taxonómica (considerada alguna vez en Leiognathidae, *e.g.* Gosline, 1971; vease también una discusión en Deckert, 1973) y hasta en el número de especies consideradas como válidas (a partir de un total de 17 géneros y 99 especies nominalmente descritas, *sensu* Eschmeyer, 1998).

Actualmente dentro de la familia se reconocen 8 géneros y 70 especies (Eschmeyer, 1998). De éstos 3 son monotípicos: *Parequula*, *Ulaema* y *Xystaema*; 2 especies se admiten como válidas en *Pentaprion*, 7 en *Eugerres*, 8 en *Diapterus*, 11 en *Eucinostomus* y 40 en *Gerres*. Sin embargo, alrededor de 20 especies, principalmente de los 3 últimos géneros citados, se conocen únicamente a través de los sintipos, holotipos o lectotipos subsecuentemente designados, sin que su respectivo *estatus* taxonómico haya sido revisado recientemente.

Uno de los géneros de mojarra especialmente problemático en este contexto, resulta ser *Eucinostomus*. Propuesto hace casi 150 años (Baird y Girard en Baird, 1855) y redefinido en las postrimerías del siglo XIX (Jordan, 1895), exhibe una composición taxonómica que ha variado a través del tiempo. Las sutiles diferencias interespecíficas, el traslape de los caracteres diagnósticos y los propios límites intergenéricos dentro de la familia, han convertido a *Eucinostomus* en el género taxonómicamente más complicado del Nuevo Mundo (Matheson y McEachran, 1984; De La Cruz Agüero y Galván, 1993).

Por otra parte, la pérdida o el mal estado en algunos casos de los materiales originales, la inadecuada e incompleta descripción de los mismos y el hecho de que las únicas revisiones contemporáneas del género (Curran, 1942; Zahuranec, 1967) nunca hayan sido publicadas, ha contribuido a los conflictos taxonómicos dentro de este género. No obstante, las conclusiones de las disertaciones académicas de estos últimos autores, han sido reconocidas y utilizadas discrecionalmente por la comunidad científica (*e.g.* Yáñez, 1980; Matheson, 1981; Bussing, 1995; Tapia y Ayala, 1996).

Eucinostomus con una distribución *cuasi* anfiamericana, con la excepción de la especie *E. melanopterus* que también se distribuye en el Atlántico oriental, resulta el género de Gerreidae más diverso de América. Dentro de este taxón se han descrito nominalmente 21 especies, a partir de la descripción de *E. gula*, diagnosticada como *Gerres gula* por Cuvier y Valenciennes (1830) en su obra maestra *Histoire Naturelle des Poissons*, aunque el nombre fue publicado previamente en 1824 (tomado de un manuscrito de Cuvier) por Quoy y Gaimard (ver Curran, 1942).

De estas 21 especies nominales del género *Eucinostomus* (Tabla 1), sólo 11 son reconocidas como válidas en la obra reciente de William N. Eschmeyer y colaboradores (1998) *Catalog of Fishes: Eucinostomus gula*² (Cuvier en Quoy y Gaimard, 1824), *E. argenteus* Baird y Girard, 1855, *E. gracilis*² (Gill, 1862), *E. dowii* (Gill, 1863), *E. melanopterus* (Bleeker, 1863), *E. lefroyi*² (Goode, 1874), *E. harengulus*² (Goode y Bean, 1879), *E. jonesii* (Günther, 1879), *E. havana*² (Nichols, 1912), *E. entomelas*² Zahuranec en Yañez-Arancibia, 1980 y *E. currani*² Zahuranec en Yañez-Arancibia, 1980.

No obstante, es en los últimos cincuenta años cuando se han cuestionado formalmente tanto la validez como el ámbito geográfico de estas especies, cuyo reconocimiento ha estado al arbitrio de los diferentes autores que las han estudiado (e.g. Miller y Lea, 1972; Castro Aguirre, 1978; Bussing y López, 1993; Allen y Robertson, 1994; Bussing, 1995; Tapia y Ayala, 1996; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997; Greenfield y Thomerson, 1997; Schmitter, 1998; Castro Aguirre *et al.*, 1999).

Particularmente, *E. argenteus* es la única especie que en ocasiones se reconoce como presente en ambas costas del continente americano (e.g. Miller y Lea, 1972; Bussing, 1995), debido a que Curran (1942) consideró a *E. dowii*, una especie de la vertiente del Pacífico, como sinónimo de *E. argenteus*. Sin embargo el material revisado por este último autor en realidad era una mezcla de *E. dowii* y de dos formas reconocidas posteriormente como nuevas especies: *E. entomelas* y *E. currani* (*sensu* Zahuranec, 1967). Recientemente, en un estudio realizado con material ictioplantónico (Jiménez - Rosenberg, 1998), no se encontraron diferencias entre *E. entomelas* y *E. dowii*, para los estadios larvario y juvenil (-30 mm LP), confirmándose la necesidad ya expuesta por Zahuranec (1967), de reevaluar las relaciones taxonómicas de *E. argenteus* y sus especies congénéricas que habitan las costas del Pacífico oriental.

En este contexto, Matheson y McEachran (1984) y De La Cruz Agüero y Galván (1993) publicaron sobre la composición y definición de *Eucinostomus* en las vertientes atlántica y pacífica, respectivamente. Sin embargo, la taxonomía de este género no ha sido estudiada de manera integral desde el trabajo de Curran (1942) donde, por otra parte, sólo se incluyeron

¹Véase Antecedentes, sobre la autoría y reconocimiento atribuido a estas especies en el presente trabajo.

cinco de las especies nominales reconocidas actualmente como válidas: *E. gula*, *E. argenteus*, *E. pseudogula* (= *E. jonesii*), *E. gracilis* y *E. melanopterus*.

En este trabajo, se analizan las afinidades osteológicas y fenéticas de *Eucinostomus* spp. para determinar si los patrones de similitud ósea y morfométrica se relacionan con la taxonomía intra-genérica actualmente aceptada (*sensu* Matheson y McEachran, 1984; De La Cruz Agüero y Galván, 1993; Eschmeyer, 1998). La revaluación del *estatus* y composición taxonómica del género, permite proponer un esquema de relación filogenética del grupo con base en las comparaciones anatómicas de las especies reconocidas. Adicionalmente se analiza la distribución geográfica de las especies del género *Eucinostomus*, discutiendo probables procesos vicariantes y dispersalistas para reconstruir las áreas ancestrales y su subsecuente evolución histórica, que ayuden a explicar los patrones de distribución actual. ☺

ANTECEDENTES

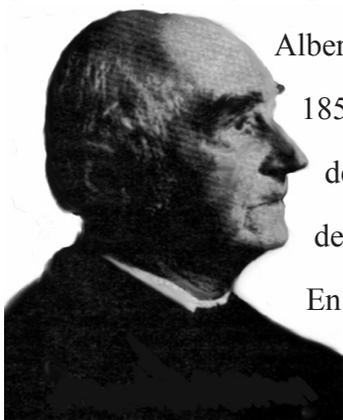


La nomenclatura zoológica ha sido el resultado de la ignorancia la vanidad y la predilección obstinada de los individuos, como lo es también el lenguaje en general, las costumbres, los orgullos y los prejuicios. Sin embargo, aquélla tiene que ser una herramienta exacta, que transmita un significado preciso a las personas de todas las generaciones. J. C. Bradley

Reseña Histórica. Georges Cuvier (1769-1832), naturalista francés, fue el primero en emplear el nombre *Gerres* en 1829 en su obra *Régne Animal* (véase Pietsch, 1995, para un análisis histórico de la obra ictiológica de Cuvier). En dicha obra se enlista brevemente la descripción de siete especies pertenecientes a este género (Curran, 1942).

Aunque como ya se mencionó, el nombre fue tomado de un manuscrito de Cuvier por Jean René Quoy (1790-1869) y Joseph Paul Gaimard (1796-1858), para la descripción de ejemplares recolectados en Río de Janeiro, durante las expediciones del capitán Louis de Freycinet.

Es de hacer notar, que el uso de la palabra “gerres” lo empleaban coloquialmente los antiguos romanos (e.g. Plinio; véase. Jordan y Evermann, 1898, parte II: 1373), aplicado muy probablemente a peces pertenecientes a la familia Centranchidae.



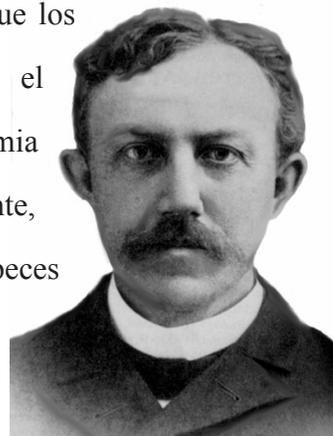
Albert Günther (1830-1914), investigador del Museo Británico, en el año de 1859 fue el primero en agrupar a las especies de gerréidos conocidos dentro de la familia Pristipomatidae; aunque tiempo después (1862) los agrupa dentro de su propio grupo natural, la familia Gerridae.

En ese mismo año de 1859, Pieter Bleeker (1819 -1878), naturalista holandés, establece la subfamilia “Gerreiformes” de “Percoideos” en su obra sobre los peces del archipiélago Índico, incluyendo en ella a

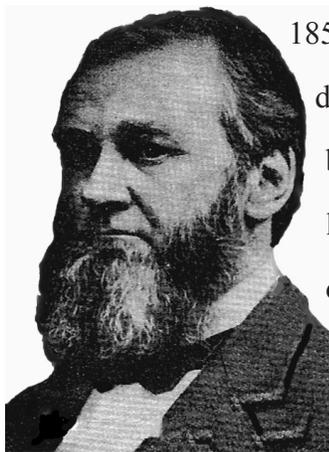


las especies de *Diapterus* y *Pentaprion*.

Debido a que el nombre *Gerres* fue considerado como un nombre pre-asignado a *Gerris*, un insecto hemíptero, Theodore E. Cantor propuso en 1850 el nombre genérico de *Catochaenum* como sustituto. Años después, David Starr Jordan (1851-1931) y sus colaboradores, no estimaron necesario este cambio por considerar que los nombres genéricos no eran idénticos, proponiendo en cambio, el nombre *Xystaemidae* para la familia de peces y evitar la homonimia familiar entre estos grupos zoológicos (Jordan, 1923). Subsecuentemente, Curran (1942) planteó el nombre *Gerridae* para el grupo de los peces y *Gerrididae* para los hemípteros. Esta homonimia fue corregida definitivamente veinte años después, por medio de la Opinión No. 962 de la Comisión Internacional de Nomenclatura Biológica (Bailey y Moore, 1963).



El género *Eucinostomus* fue establecido por Spencer F. Baird y Charles Girard (en Baird, 1855: 334), en referencia a una característica, que sin embargo es propia



de toda la familia: la boca extremadamente protractil, del griego *εὖ*, bien; *χινέω*, mover; *στόμα*, boca; que significa capacidad de mover la boca ampliamente (Jordan y Evermann, 1898, parte II: 1367). La diagnosis brevemente descrita, fue basada en los siguientes caracteres: boca pequeña y bastante protractil, con una forma subcónica tubular en apariencia cuando es proyectada hacia afuera, labios delgados, palatinos y lengua desprovistos de dientes, aparato opercular sin espinas ni aserraciones. La segunda espina anal menos desarrollada que aquella del género *Gerres* (Baird, 1855).

A esta descripción sucinta se ha atribuido en buena parte, la asignación errónea de especies pertenecientes a *Eucinostomus* en otros géneros (Matheson, 1983: 4) tales como *Gerres* (Evermann y Meek, 1886), *Diapterus* (Gill, 1862; Goode y Bean, 1879b) o *Xystaema*

(Nichols, 1912). Estos errores de interpretación se ejemplifican al extremo en el caso de la descripción de *Eucinostomus harengulus* y su enlistado como *Diapterus harengulus* por los mismos autores, en el mismo año y volumen de la misma revista, aunque en publicaciones separadas (Goode y Bean, 1879a y 1879b).

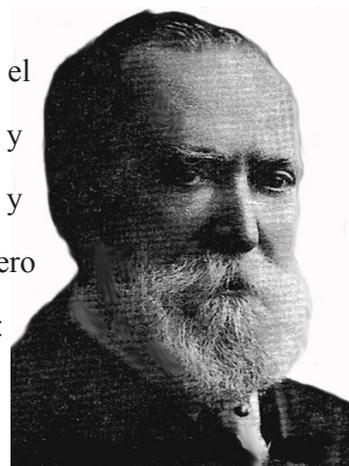
La redefinición del género realizada por Jordan (1895) incluye una característica fundamental propia de *Eucinostomus*: la fusión de los pterigióforos anales para formar una estructura llamada cono interhemal (Figura 1). Aunque la forma particular de esta estructura ya había sido considerada por Cuvier y Valenciennes (1830: 465) en la descripción original de *Gerres gula* (= *E. gula*), la misma no fue advertida como un carácter incluyente para el grupo hasta el trabajo de Jordan (1895). Esta estructura fue descrita como, “hueso interhemal de la segunda espina anal modificado en gran medida, expandido y formando un cilindro hueco, en el que se introduce la parte posterior de la vejiga gaseosa” (Jordan y Evermann, 1898, parte II: 1367). Otras características anotadas en la diagnosis fueron: preopérculo y preorbital enteros (lisos = sin aserraciones), cuerpo comparativamente alargado de forma sub-elíptica, tres espinas anales, la segunda de ellas y la cuarta de la aleta dorsal, no alargadas apreciablemente.

Basado en la forma y grado de fusión del cono interhemal, el número de espinas anales y la presencia de escamas cubriendo la aleta pectoral, tanto Jordan (1895) como Curran (1942) diagnosticaron dos géneros monotípicos con sus respectivas especies las cuales han sido asignadas subsecuentemente por otros autores al género *Eucinostomus*: *Ulaema lefroyi* (en *Diapterus lefroyi* = *E. lefroyi*) y *Lepidochir havana* (en *Xystaema havana* = *E. havana*).

La taxonomía y sistemática de *Eucinostomus*, incluyendo la descripción de especies desde su constitución, ha sido abordada por diferentes autores cuyos trabajos pueden dividirse de acuerdo a las grandes épocas del trabajo ictiológico descriptivo (*sensu* De La Cruz Agüero *et al.*, 1997: 20). Así, es en los primeros sesenta años del siglo XIX cuando se realizan las primeras descripciones de las especies que posteriormente se reconocerían como válidas dentro del género. Esta es la época, en el contexto ictiológico, de las grandes exploraciones marítimas que brindaron a los naturalistas europeos ejemplares de peces, tanto de América como del continente Africano.

De esta manera, los organismos recolectados por el naturalista francés Auguste Plée en sus viajes a las Antillas (Martinica, Guadalupe, Santo Tomás, Santa Lucía, Puerto Rico y Cuba) sirvieron de base para la diagnosis de *Eucinostomus gula* por Cuvier, en 1830. Como se ha mencionado, en 1824 Quoy y Gaimard, fundados en ejemplares recolectados durante la expedición circumglobal del *Uranie* (1817-1820) y en un manuscrito del propio Cuvier, publicaron el binomio *Gerres gula*. Actualmente se ha designado un neotipo pues los especímenes originales de Quoy y Gaimard se perdieron.

Tiempo después, en 1855, S. F. Baird (1823-1887) publica el recuento de las especies observadas en las costas de New Jersey y Long Island durante el verano de 1854. En este reporte, Baird y Charles Frederic Girard (1822-1895), realizan la diagnosis del género *Eucinostomus* y describen la especie tipo, por monotipia subsecuente: *Eucinostomus argenteus* Baird y Girard, 1855.



En 1862, Theodore Nicholas Gill (1837-1914) describe las especies *Diapterus californiensis* y *Diapterus gracilis* (= *Eucinostomus gracilis*), a partir de una serie de organismos recolectados por el Sr. John Xantus en Cabo San Lucas, Baja California Sur.

La siguiente especie en ser descubierta corresponde a la única forma anfitropical atlántica del género: *Eucinostomus melanopterus*, misma que fue descrita como *Gerres melanopterus* por Pieter Bleeker en el año de 1863, en su recuento de los peces de Guinea Ecuatorial.



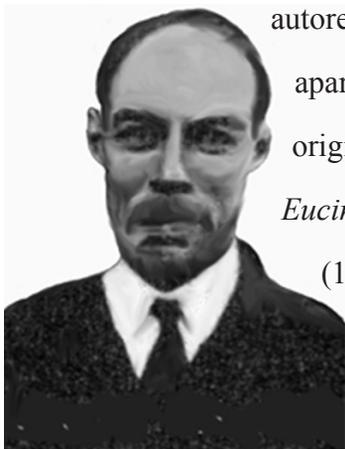
Durante ese mismo año de 1863, es diagnosticada la especie *Eucinostomus dowii*, aunque reconocida como *Diapterus* por T. N. Gill, a partir de especímenes recolectados por el capitán John Dow en la costa del Pacífico de Centroamérica.

En la segunda época, que abarca las últimas décadas del siglo XIX y la primera del siglo XX, se describen cuatro binomios. De esta manera la sexta especie, actualmente

reconocida por algunos autores como perteneciente a *Eucinostomus*, fue descrita en 1874 por George Brown Goode (1851-1896) como *Diapterus lefroyi*. Los ejemplares fueron recolectados en la primavera de 1872 en las Islas Bermudas y fue nombrada en honor del entonces gobernador de las Bermudas, general J. H. Lefroy.

En la localidad anteriormente citada, el Dr. A. Günther obtuvo los especímenes con los que describió a *Gerres jonesii* (= *Eucinostomus jonesii*), estos materiales fueron enviados al Museo Británico por el Sr. Matthew Jones, a quien honró con la designación de dos especies en su publicación de 1879.

La siguiente especie en ser descrita dentro del género fue *Eucinostomus harengulus*, en el mismo año que la anterior, por George Brown Goode y Tarleton Hoffman Bean (1846-1916). La serie tipo provino de las inmediaciones de Pensacola en Florida. Como se mencionó, estos



autores la ubicaron dentro del género *Diapterus*, en una publicación aparecida en el mismo año y volumen que la publicación de la descripción original (Goode y Bean, 1879b).

Eucinostomus havana, descrita en 1912 por John Treadwell Nichols!

(1883-1958) como *Xystaema havana*, marca el hiato entre esta época y

la última del periodo de revisión y descripciones de *Eucinostomus*.

Esta última época abarcaría desde 1942 con el trabajo de H. Wesley

Curran hasta nuestros días. Aunque la serie tipo de *X. havana* fue

recolectada por el Sr. Barnum Brown en la playa de Marianao de La Habana, Cuba, el nombre específico le fue asignado en referencia al buque de vapor “Havana”, que por aquella época realizaba viajes entre la ciudad de New York y el puerto de La Habana.

Curran (1942), en su trabajo doctoral sobre la revisión de *Eucinostomus*, propuso un nuevo género: *Lepidochir*, e hizo sinónimo a *Eucinostomus havana* con *Lepidochir havana*. Para lo anterior, en su obra aportó las evidencias morfológicas y sistemáticas basadas, principalmente, en la presencia o ausencia de aserraciones en el preopérculo y preorbital, en la estructura y dimensiones del cono interhemal y en la presencia de escamas que cubren las aletas pectorales;

infortunadamente su trabajo nunca fue publicado.

Las últimas especies del género descritas corresponden a la vertiente del Pacífico oriental: *Eucinostomus entomelas* y *Eucinostomus currani*. Éstas fueron descritas por Bernard John Zahuranec (Tesis de Maestría, Universidad de California en San Diego, UCSD). Sin embargo de igual manera que en la tesis doctoral de H. Curran, sus conclusiones nunca se publicaron de manera formal. Más tarde, en una publicación con fecha de 1978 aunque impresa hasta 1980, el Dr. Alejandro Yáñez Arancibia utilizó la tesis de Zahuranec (1967) para la denominación específica de las formas anteriormente referidas, en un trabajo sobre los peces de las lagunas costeras del estado de Guerrero. Esta acción emprendida “por la necesidad de hacer una determinación exacta de las especies” (Yáñez Arancibia, 1980: 82) ha sido criticada e impugnada de acuerdo a una interpretación del Código Internacional de Nomenclatura Biológica por Balart *et al.*, (1992).

Las últimas aportaciones a la clarificación de la composición taxonómica del género resultan de los trabajos de Matheson (1983) (tesis doctoral), Matheson y McEachran (1984) y De La Cruz Agüero y Galván (1993). En estos trabajos publicados se definen y confirman, por métodos de análisis morfométricos multifactoriales, los grupos de especies reconocidos dentro de *Eucinostomus* para las vertientes del Atlántico y Pacífico respectivamente.

En el recuento anterior sólo se ha considerado en general la información pertinente sobre las especies actualmente reconocidas como válidas en *Eucinostomus*, de ahí que en la Tabla 1 (sin ser exhaustiva) se presenta resumida y cronológicamente la sinonimia del género, considerándose a otros trabajos de revisión y descripción de especies que, en su momento contribuyeron al conocimiento de este grupo de gerréidos.

Taxonomía y Consideraciones Nomenclaturales. La familia Gerreidae se incluye en el grupo más grande y diverso del Orden Perciformes, el suborden Percoidei, que contiene a 71 familias, 528 géneros y cerca de 3000 especies (Nelson, 1994). La evolución de los percoideos ha estado caracterizada, desde el Terciario, por una considerable plasticidad adaptativa que los ha convertido en uno de los grupos de vertebrados vivientes de mayor diversidad y en uno de los menos

definidos de la ictiología sistemática (Schultze y Arratia, 1989).

El estatus taxonómico de la familia Gerreidae había sido bastante debatido, considerándose a las especies de gerreidos tanto en las familias Pristipomatidae y Liognathidae (= Leiognathidae) (ver Curran, 1942). Este último arreglo taxonómico fue seguido por varios autores (v.g. Berg, 1940; Gosline, 1971) a pesar de que previas revisiones por Starks (1911) y Munro (1955, en Deckert, 1973) habían demostrado la conclusión de Jordan (1923) de que “el parecido entre ambos grupos es de carácter superficial, sin que indique ninguna afinidad”, destacando que la presencia de una boca protráctil en ambos grupos, era el resultado de una evolución convergente. El análisis osteológico de la familia Leiognathidae realizado por James (1985) estableció de manera definitiva las diferencias entre estas familias.

Los gerréidos son peces de tallas reducidas, de color plateado, caracterizados por su boca extremadamente protráctil y su aleta caudal furcada. El cuerpo oblongo y algo elevado, está cubierto de escamas de tipo ctenoideo; la aleta dorsal está compuesta por 9 a 10 espinas, presentando una vaina de escamas en su base; las membranas branquióstegas, formadas por seis radios, se encuentran libres del istmo. Los dientes son de tipo viliforme de tamaño reducido, presentes en ambas mandíbulas, aunque no existen en el vómer y palatinos. La columna vertebral está compuesta por un total de 24 vértebras, de las cuales 14 corresponden a la región caudal. Son organismos omnívoros y eurípagos que se alimentan principalmente de pequeños invertebrados bénticos, como bivalvos, gasterópodos, ostrácodos, copépodos y poliquetos (Arenas y Acero, 1992).

Se reconocen actualmente ocho géneros dentro de la familia Gerreidae (Eschmeyer, 1998) y dependiendo de los criterios taxonómicos utilizados, sólo *Diapterus*, *Eugerres*, *Eucinostomus*, *Gerres* y *Ulaema* tienen representantes específicos en las costas de América.

El número de espinas anales, la forma y grado de fusión de los dos primeros pterigióforos anales (huesos o espinas interhemales, que dan soporte a las dos primeras espinas anales) en una estructura llamada como interhemal (Longley e Hildebrand, 1941), la coloración del cuerpo y la presencia o ausencia de aserraciones en los huesos preorbital y preopercular, han sido caracteres

utilizados en la separación de estas especies de Gerreidae.

De esta forma, las especies de los géneros *Diapterus* y *Eugerres* se distinguen por presentar el margen del preopérculo notablemente aserrado, siendo el estado del preorbital y la coloración del cuerpo los caracteres distintivos entre ambos géneros (véase Castro Aguirre *et al.*, 1999).

La forma y tamaño del cono interhemal, conformando un divertículo alargado que recibe el extremo posterior de la vejiga gaseosa y la coloración uniforme del cuerpo sin bandas oscuras, separan a *Eucinostomus* de los géneros restantes. Además este último y *Gerres cinereus* (aparentemente la única especie anfiamericana de *Gerres*), se diferencian de *Ulaema lefroyi* por la presencia de tres espinas en la aleta anal, por dos que presenta esta última especie. El cono interhemal es corto y romo en *U. lefroyi*, además de exhibir sus dos espinas anales cortas y de longitud similar. En *G. cinereus* la estructura interhemal es alargada en forma de lanza, con tres espinas en la aleta anal, siendo la segunda más larga que la primera.

Desde la redefinición del género *Eucinostomus* por Jordan (1895), con base en la forma y tamaño de la estructura interhemal, la composición taxonómica y la sinonimia del género han sido muy variables. Actualmente esta composición (*sensu* Eschmeyer, 1998) se fundamenta en los trabajos de revisión de Curran (1942), Zahuranec (1967) y Matheson y McEachran (1984), este último respaldado a su vez en el ejercicio doctoral del primer autor (Matheson, 1983).

Curran (1942) demostró la integridad de las especies *lefroyi* y *havana* y su respectiva ubicación dentro de los géneros monotípicos *Ulaema* y *Xystaema* (= *Lepidochir*), respectivamente. Por otra parte, Zahuranec (1967) definió la composición taxonómica del género *Eucinostomus* en su ámbito del Pacífico oriental, con la propuesta de dos nuevas especies y la determinación de la sinonimia de las especies del Atlántico-Pacífico oriental. Algunos autores reconocen a *E. argenteus* como una especie que se localiza en ambas costas de América tropical y aunque se ha demostrado la composición taxonómica propuesta por Zahuranec (v.g. De La Cruz Agüero y Galván, 1993), no se ha valorado la discriminación entre esta composición

taxonómica y *E. argenteus*.

Matheson y McEachran (1984) redefinieron al complejo *E. argenteus* del Atlántico y aunque en principio reconocieron la composición específica de Curran (1942), se estableció el sinónimo *Eucinostomus harengulus* Goode y Bean 1879 como una especie válida. En el presente trabajo, esta decisión es revisada en la discusión de los resultados (véase Discusión Fase II: sobre la validez de *E. harengulus*).

De esta forma, en el presente trabajo se consideran como especies válidas del género *Eucinostomus*, en orden alfabético, a: *Eucinostomus currani* Zahuranec en Yáñez, 1980, *Eucinostomus dowii* (Gill, 1863), *Eucinostomus entomelas* Zahuranec en Yáñez, 1980 y *Eucinostomus gracilis* (Gill, 1862), para la vertiente del océano Pacífico. En el océano Atlántico a: *Eucinostomus argenteus* Baird y Girard, 1855, *Eucinostomus gula* (Cuvier y Valenciennes en Quoy y Gaimard, 1824), *Eucinostomus jonesii* (Günther, 1879) y *Eucinostomus melanopterus* (Bleeker, 1863) (véase también Taxonomía y análisis sistemáticos en Resultados).☞

OBJETIVO



Analizar el estatus taxonómico del género *Eucinostomus* spp. para determinar su composición específica, sus relaciones filogenéticas y sus patrones de distribución geográfica.

OBJETIVOS PARTICULARES

Validar la composición taxonómica del género *Eucinostomus* spp. utilizando criterios morfológicos y osteológicos.

Revisar y definir las relaciones osteológicas y morfométricas de *Eucinostomus* spp., describiendo las similitudes y diferencias entre las especies nominales válidas.

Caracterizar las relaciones genealógicas de las especies del género *Eucinostomus*, por medio de un análisis filogenético del grupo y géneros relacionados.

Examinar los ámbitos geográficos actuales de las especies del género *Eucinostomus*, proponiendo esquemas de origen y relaciones históricas de sus patrones de distribución Atlanto-Pacífico oriental. ☞

MATERIALES Y MÉTODOS



El desarrollo de este trabajo fue dividido en cinco etapas o fases en las que se abordan los objetivos particulares, buscando una mejor comprensión e integración de los alcances de la resolución de la problemática planteada. Estas fases comprenden la aplicación de métodos morfométricos multifactoriales para la delimitación taxonómica de las especies de *Eucinostomus* (Fase I y II); el análisis osteológico del complejo caudal de *Eucinostomus* spp. y especies afines (III); el análisis filogenético (IV) y finalmente, el análisis biogeográfico del género (V).

Fase I. En el presente trabajo se aborda primeramente el análisis del valor diagnóstico de dieciocho variables morfométricas entre las especies *Eucinostomus argenteus*, *E. dowii* y *E. entomelas*, buscando resolver, mediante la comparación multifactorial de tales caracteres en las especies reconocidas *a priori*, la integridad taxonómica de la única sinonimia no evaluada entre las especies del Pacífico y *E. argenteus* del Atlántico.

Tradicionalmente la separación de las especies de *Eucinostomus* ha sido realizada en función de la coloración corporal, especialmente de la aleta dorsal, la profundidad del cuerpo y las longitudes relativas de la segunda espina anal y de la aleta pélvica. Los procesos de decoloración *post-mortem* y la sobreposición de aquéllos caracteres morfométricos entre las especies, dificultan su correcta identificación. De esta forma, la determinación errónea, confusa o incierta de las especies es, en principio, resultado de la subjetiva y en algunas ocasiones incorrecta interpretación y uso de los caracteres en las claves taxonómicas (De La Cruz Agüero y Galván, 1993).

La utilización de métodos numéricos, para el análisis de la forma corporal, hace posible la comparación e interpretación objetiva y precisa de los patrones de variación y covariación de los caracteres entre los organismos, aportando al mismo tiempo información para el esclarecimiento de los procesos evolutivos responsables de tales patrones (Bookstein,

1982; Reis, 1988; Rohlf, 1990).

Para esta primera fase del estudio se utilizaron 80 especímenes, con un intervalo de longitud patrón (LP) de 70.9 - 131.7 mm ($\bar{x} = 92.04$ mm; véase Tabla 2). El material examinado proviene de las colecciones institucionales del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM, Colección Nacional de Peces), de El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Chetumal, Quintana Roo (ECOSUR), del Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, California (LACNHM) y de la Colección Ictiológica (CI) del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) en La Paz, Baja California Sur (Apéndice 1). Para cada individuo se obtuvieron, además de la LP, dieciocho caracteres morfológicos, con el uso de un vernier electrónico calibrado a una precisión de 0.1 mm y conectado a una computadora personal (Figura 2). En la tabla 3 y figura 3 se definen e ilustran las abreviaciones de los caracteres morfométricos utilizados. Tales caracteres se encuentran definidos en Hubbs y Lagler (1958) y fueron determinados de acuerdo a los criterios de Matheson y McEachran (1984) y De La Cruz Agüero y Galván (1993).

Para examinar las relaciones entre las especies y las variables simultáneamente, se aplicó un análisis canónico de variables, ACV (“análisis discriminante múltiple”). El propósito de la aplicación de esta técnica es presentar gráficamente en pocas dimensiones (idealmente en dos o tres) la separación entre las especies, relativa a la variación intra - interespecífica de los caracteres morfométricos.

Este método permite apreciar la separación de los grupos en un espacio multifactorial, indicando el aporte diferencial de cada variable a la discriminación de las especies en las funciones canónicas (Reyment *et al.* 1984; Albrecht, 1980). Por otra parte, estas funciones discriminantes pueden ser utilizadas para identificar o asignar nuevos especímenes a una u otra especie (De La Cruz Agüero y Galván, 1993)

Los especímenes de las tres especies fueron elegidos dentro de un intervalo de talla limitado (Figura 4a), sin considerar a los sexos por separado, puesto que en *Eucinostomus* no existe un dimorfismo sexual reconocido (Zahuranec, 1967), no obstante los datos fueron

objeto de un “ajuste de talla” (*sensu* Sommers, 1989) por medio de la transformación logarítmica de los valores originales.

Los análisis estadísticos y el tratamiento de los datos fueron realizados con el programa de cómputo Statistica 5.0® (StatSoft, 1995).

Fase II/ En la segunda fase del estudio se analizan las afinidades fenéticas de *Eucinostomus* spp. para determinar si los patrones de similitud morfométrica se relacionan con la taxonomía intragenérica actualmente aceptada (*sensu* Matheson y McEachran, 1984; De La Cruz Agüero y Galván, 1993; Eschmeyer, 1998). Sólo se consideran aquellas especies válidas, de acuerdo a lo argumentado en los Antecedentes: *Eucinostomus currani*, *E. dowii*, *E. entomelas*, *E. gracilis*, *E. argenteus*, *E. gula*, *E. melanopterus* y *E. jonesii*. Aquí se hace notar que no se contó con ejemplares de *E. melanopterus* de la vertiente del Atlántico oriental, aunque algunos autores han establecido la integridad de este linaje discontinuo (*e.g.* Curran, 1942)

El mismo conjunto de caracteres morfométricos (Figura 3), utilizados en la fase anterior fue medido en especímenes de tallas superiores a los 70 mm LP. Los ejemplares examinados y utilizados por especie provienen de recolectas realizadas dentro del ámbito anfiamericano de la distribución del género y depositados en los diversos museos y colecciones anteriormente citados, además de aquellos seleccionados de la Colección Ictiológica de la Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL-CI), de la Colección de Peces de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas (CP-ENCB) y de la Colección de Peces del Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey (ITESM), plantel Guaymas. Se revisaron especímenes adicionales en la colección ictiológica de la Academia de Ciencias de California (CAS) y radiografías provenientes del Museo Nacional de los Estados Unidos de América (Smithsonian Institution-USNM), haciendo un gran total de 7,298 de individuos revisados (incluyendo radiografías; Apéndice 1). De el total revisado, se consideró un promedio de 34 ejemplares por especie dentro del intervalo de talla seleccionado. Los individuos se midieron en cada sitio o se obtuvieron en préstamo o donación de las diferentes instituciones que se consignan en la Tabla 4, procesándose en la Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN. En la Tabla 5 se proporciona la información del número

de ejemplares por especie, media, desviación estándar, mínimo y máximo de cada carácter morfométrico considerado. Estas medidas corporales fueron realizadas usando un vernier digital MaxCal® con una precisión de 0.01 mm y con la ayuda de un programa-interfase de cómputo SoftwareWedge®, sobre el programa de hoja de cálculo Corel QuattroPro®.

No obstante que se usó un intervalo de talla específico (LP >70-111 mm; Figura 4b) para garantizar la utilización de organismos adultos y así evitar posibles sesgos relacionados con el crecimiento alométrico (“size effect” *sensu* Sommers, 1989), los datos fueron transformados a logaritmos naturales. Con lo anterior se consigue igualmente evaluar efectivamente la contribución de la forma en la definición de las diferencias interespecíficas (Guénette *et al.*, 1992). En este mismo sentido, en los análisis morfométricos no se incluyó a la variable LP, por considerarla como un estimador sesgado de la talla de los ejemplares.

Las localidades de recolecta de los especímenes de *Eucinostomus* spp. no fueron tratadas como una variable aleatoria, con la finalidad de hacer más rigurosa la comparación morfométrica de la estructura taxonómica del género. De esta manera, se permitió que de existir variaciones intra-locales (residuales) e inter-locales (geográficas) tales como, clinales, hibridación o polimorfismos, éstas actuaran sobre la integridad de los taxa considerados como válidos dentro del género *Eucinostomus*. De igual manera que en la fase anterior, los análisis se realizaron sin considerar a los sexos por separado.

La matriz original se sometió a un análisis para la detección de valores extremos (Tabachnick y Fidell, 1989) resultando en la eliminación de 5 casos (1 en *E. entomelas*, *E. gula* y *E. argenteus* y 2 en *E. dowii*). De esta forma, los 276 especímenes considerados se distribuyen entre las especies *E. currani*, *E. dowii*, *E. entomelas*, *E. gracilis* (vertiente del océano Pacífico) y *E. argenteus*, *E. gula*, *E. melanopterus*, *E. jonesii* (vertiente del océano Atlántico) (Tabla 5).

Se siguieron dos estrategias de análisis estadísticos multifactoriales en la presente fase del trabajo: el análisis canónico de variables (ACV) y el análisis de los componentes principales (ACP). El ACV maximiza simultáneamente las diferencias entre las especies y minimiza la

variación interespecífica, alterando la combinación lineal de las variables en cada uno de los ejes ortogonales o variables canónicas producidas (Krzanowski, 1993). Las pruebas asociadas con el ACV determinan las diferencias estadísticas significativas entre las especies, en el espacio multifactorial conformado por la combinación de los caracteres morfométricos. En el ACV, de igual manera, se obtiene una matriz de clasificación que asigna cada ejemplar incluido en el análisis a un determinado taxón, de acuerdo con la combinación lineal de sus variables y su distancia mínima a cada variable canónica producida por grupo. 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 (“*índice de integridad taxonómica*”) entre los taxa y como prueba de la estructura taxonómica establecida *a priori* (la identificación de los especímenes en cada especie reconocida). Las variables canónicas producidas, de acuerdo a los coeficientes calculados, facultan la proyección de cada uno de los ejemplares por especie en el espacio multifactorial morfométrico, facilitando el análisis de la estructura taxonómica. La distancia cuadrática de Mahalanobis y su aproximación al estadístico de prueba F, fue utilizada para probar las diferencias significativas entre los centroides (promedio de las medias observadas) de las variables morfométricas por especie.

En contraste, el ACP es una técnica estadística que no requiere la asignación *a priori* de los ejemplares a un taxón determinado, sino que define las relaciones entre los individuos en función de las afinidades morfométricas producidas por el conjunto de variables incluidas en el análisis. De esta forma, la estructura taxonómica es proyectada en el espacio multidimensional de los componentes principales, sin considerar la pertenencia o membresía de los especímenes a un taxón particular, la cual se infiere o determina *a posteriori*, de acuerdo a las distancias individuales producidas por los coeficientes de ordenación en cada componente principal resultante (Reyment, 1991).

Especímenes “voucher” de las especies aquí consideradas se encuentran depositados en la Colección Ictiológica (CI) del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). Los análisis descritos fueron realizados utilizando procedimientos estadísticos de los programas

de cómputo Statistica 5.0® (StatSoft, 1995) y Syn-Tax 5.0® (Podani, 1994).

Fase III! Una tercera fase del trabajo, consiste en la descripción de la morfología del esqueleto caudal de *Eucinostomus* y géneros relacionados, comparando los elementos estructurales para determinar su variación morfológica como una fuente potencial de información taxonómica e indicativa de las interrelaciones filogenéticas de la familia Gerreidae.

El esqueleto caudal de los teleósteos es un carácter clave, que ha sido utilizado ampliamente, tanto para determinar y definir taxa superiores dentro del grupo, como para postular sus interrelaciones filogenéticas (Gosline, 1961; Nybelin, 1973; Lauder y Liem, 1983; Johnson y Patterson, 1993). De hecho, la mayor parte de la información sobre las relaciones filogenéticas de Teleostei proviene de las evidencias proporcionadas por el estudio del esqueleto caudal (Pinna, 1996).

La forma, función y eficiencia locomotriz de los peces es producto del diseño e interacción de los componentes estructurales óseos y musculares de la aleta caudal (Lauder, 1989). Consecuentemente, la morfología de los elementos de soporte del esqueleto caudal es considerada por la mayoría de los ictiólogos como una importante fuente de información sistemática y ecomorfológica (Johnson, 1975). De esta manera, el número de elementos de los diferentes componentes de la estructura del esqueleto caudal, sus puntos de su inserción, tamaño, distribución y forma, varían entre los grupos de peces y han resultado ser caracteres importantes para la clasificación de Teleostei (Balushkin, 1990).

Así, por ejemplo, la cantidad de huesos hipurales y los radios caudales principales en ellos insertos, consistente entre taxa relacionados, ha sido utilizada en las propuestas de monofilia y clasificación del grupo (e.g. Greenwood et al., 1966; Rosen, 1973; Pinna, 1996). Particularmente, la presencia de uroneurales y la sustentación de los radios caudales por los hipurales y las últimas espinas hemales, es considerada un carácter distintivo de Teleostei (Lauder y Liem, 1983; Schulze y Arratia, 1989).

Por otra parte, estos componentes estructurales del esqueleto caudal y su variación resultan caracteres taxonómicos de utilidad que pueden permitir la delimitación intergenérica y específica

(e.g. Fraser, 1968; Kendall, 1976; Tyler, 1983). Sin embargo, la diversidad de los taxa en los que se ha estudiado el esqueleto caudal es reducida (ver McDowall, 1999) y aquellos trabajos en los que se ha explorado su variación e interrelaciones han estado enfocados a especies en particular (e.g. Potthoff y Tellock, 1993; Doyle, 1998) o referidos a “taxa representativos” de nivel genérico o familiar (e.g. Johnson, 1983; Keivany y Nelson, 1998; Baldwin y Johnson, 1999). De ahí que el trabajo descriptivo de la morfología de la aleta caudal en teleósteos este aún por completarse (Dunn, 1983).

El material utilizado corresponde a ejemplares de peces de la familia Gerreidae pertenecientes a la colección ictiológica (CI) del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN) de La Paz, Baja California Sur, México. Los procedimientos de recolecta, preservación y catalogación de los ejemplares de la CI han sido descritos en Danemann y De La Cruz Agüero (1993) y De La Cruz Agüero *et al.* (1994; 1996). Especímenes adicionales, recolectados en localidades del Golfo de México y Mar Caribe, fueron donados por la Colección Nacional de Peces del Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México (IBUNAM) y por el Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) unidad Chetumal (Tabla 6). En conjunto se consideraron 135 ejemplares (= 79.4 mm de LP) de *Eucinostomus* spp., además de los gerreidos *Diapterus auratus*, *D. peruvianus*, *Eugerres axillaris*, *E. plumieri* y *Gerres cinereus* (Tabla 6).

Para el estudio osteológico, los especímenes fueron transparentados y teñidos de acuerdo a la técnica descrita por Taylor (1967) para hueso y cartílago, con algunas modificaciones propuestas por Taylor y van Dyke (1985).

La nomenclatura ósea utilizada se basa principalmente en el trabajo de Rojo (1991), no obstante la terminología de la última vértebra es confusa. En los teleósteos la vértebra que soporta los huesos hipurales es llamada “vértebra ural” o urostilo (UR) (Dunn, 1983), mientras que la vértebra que da soporte al parahipural (PH) es citada por algunos autores como “vértebra preural” (McDowall, 1999). En el presente trabajo se sigue el criterio de Potthoff (1975) que considera al último centro vertebral como el número dos (CP2) y el urostilo como la fusión de

centro preural uno (CP1) y dos centros urales (CUI y CUII). Este fenómeno ha sido constatado en Teleósteos (Schulze y Arratia, 1989) y de hecho, constituye una condición básica de los Perciformes (Potthoff y Tellock, 1993). En Gerreidae, la fusión de los centros vertebrales posteriores, ha sido observada en una serie ontogenética de larvas y juveniles de *Eugerres axillaris* desarrolladas en laboratorio (Ortíz-Galindo, 1991: 18).

La apófisis o espolón óseo del parahipural es denominado parahipurapófisis (PHA), debido a que la descripción de la estructura, llamada “hipurapófisis” por Nursall (1963), se realizó de acuerdo a Gosline (1961) quien reconocía al parahipural como un hueso hipural (*e.g.* Fraser, 1968: 455). La ligera expansión proximal del primer radio caudal procurrente ventral (“procurrent spur” de Johnson, 1975) se denomina apófisis procurrente (AP).

Las imágenes de los organismos transparentados y teñidos fueron digitalizados utilizando una cámara de video Sony CCD-Iris/RGB[®] (con lentillas de acercamiento 2 - 4 x) conectada a una computadora personal provista de una tarjeta digitalizadora MiróVideo DC30 Plus[®]. Los programas de cómputo ImagePlus[®] version 4.0 de MediaCybernetics y Premiere[®] versión 5.0 de Adobe System Incorporated, fueron utilizados para este propósito.

Las ilustraciones del esqueleto caudal y sus componentes fueron realizadas de acuerdo a la técnica descrita por Bouck y Thistle (1998) a partir de los archivos digitalizados de cada espécimen por especie y de anotaciones de la observación directa bajo un estereomicroscopio SV8 Zeiss[®]. Las figuras presentadas en su versión impresa, fueron elaboradas con los programas de cómputo Adobe Illustrator[®] 7.0 y Adobe Photoshop[®] 5.0

La variación morfológica de los componentes de la estructura del complejo caudal de las especies de Gerreidae analizadas se sometió a un análisis de grupos, transformando los atributos descriptores en caracteres binarios multi-estado (Romesburg, 1984), para visualizar las similitudes fenéticas interespecíficas. Para el propósito, se utilizó el índice de similitud de Jaccard y el algoritmo de agrupación UPGMA (Unweighted pair-group method using arithmetic average, por sus siglas en inglés). Los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa de cómputo NTSYS-pc versión 1.80 (Rohlf, 1993).

Objetivo: Análisis filogenético. Las interrelaciones entre las especies consideradas válidas dentro del género *Eucinostomus* fueron examinadas mediante un análisis filogenético o cladista (e.g. Hennig, 1968; Nelson y Platnick, 1981). Esta escuela de pensamiento delimita las relaciones filogenéticas mediante el establecimiento de caracteres derivados compartidos (sinapomorfias), que son los que definen a los grupos monofiléticos (grupo de especies que incluye al ancestro común y todos sus descendientes; Wiley *et al.*, 1991).

Intensos debates relativos a los méritos de las principales filosofías de la sistemática biológica: evolucionista, feneticista y cladista, han estado presentes en la práctica de la clasificación biológica contemporánea (e.g. Mayr, 1981; Sokal, 1974; Pérez *et al.*, 1997) y aunque la polarización existente entre estas escuelas de pensamiento ha disminuido, la acendrada división inicial entre la sistemática evolutiva (neo-Darwiniana) y la sistemática filogenética (cladismo), llevó a Pielou (1979) a conceptualizar a estas escuelas como “grupos de guerreros” mercedores de un estudio psicológico (sic) [“*An interesting psychological study could be made contrasting the two sets of antagonists*”]. La influencia inicial del pensamiento henegiano en la ictiología ha sido expuesta por Nelson (1972).

El análisis filogenético cladista se basa en el estudio de determinados caracteres que se suponen importantes para la evolución de los grupos taxonómicos (Wiley, 1981). A partir de estos caracteres se establecen las relaciones filogenéticas, de acuerdo a los diferentes estados evolutivos observados en ellos. Los estados de un carácter son los valores específicos tomados por un carácter en un taxón determinado o en una secuencia. Normalmente se representan como 0 y 1 para los caracteres dicotómicos y 0, 1, 2, ... para las series de transformación (caracteres en los que son posibles más de dos estados).

Los caracteres pueden ser ordenados para establecer la filogenia del grupo bajo estudio, indicando la precedencia de los mismos. En el caso de que estén desordenados, la transformación puede ocurrir en cualquier dirección, necesitando sólo un paso para realizarlo (Wiley *et al.*, 1991).

La determinación de la polaridad de los caracteres es especialmente importante en la

detección de los caracteres primitivos (plesiomórficos) y derivados (apomórficos), indicando la dirección del cambio. Existen diferentes métodos y algoritmos para definir la polarización (e.g. Watrous y Wheeler, 1981; Madison *et al.*, 1984; Nixon y Carpenter 1993), lo que permite, al mismo tiempo, determinar la raíz del árbol filogenético. Esta raíz es el nodo que da origen a todas las terminales (taxa bajo estudio), aunque metodológicamente se puede seguir el camino inverso: primero encontrar la raíz del árbol y una vez dirigido establecer la polaridad de los caracteres. Se pueden aplicar cuatro opciones para obtener la raíz del árbol filogenético: método del ancestro, del grupo externo, del punto medio y de Lundberg (Wiley *et al.*, 1991).

La ventaja de utilizar la opción del grupo externo (“outgroup”), es que se provee de una prueba (o más, de acuerdo al número de grupos externos utilizados) adicional de la monofilia del grupo en estudio. Un beneficio adicional de enraizar (“rooting”) el árbol con el grupo externo es que no se requiere estimar *a priori* la polaridad de los caracteres, dejando que el programa de cómputo (e.g. PAUP, Hennig 86, PHYLIP) infiera las polaridades basado en los mismos criterios de parsimonia que se utilizan para construir el árbol filogenético (Swofford, 1985). El enraizar un árbol permite determinar los grupos monofiléticos, revelar la parafilia y descubrir caracteres relativamente apomórficos y plesiomórficos (Scotland, 1996).

En el presente trabajo se sigue el criterio de Brooks y McLennan (1991) para denominar *árbol filogenético* (o “árbol” de manera abreviada) a la reconstrucción hipotética de la filogenia de un grupo y *cladograma* cuando las filogenias son comparadas con respecto a patrones comunes de distribución (e.g. reconstrucción biogeográfica histórica).

A partir de los caracteres descriptivos de los taxa incluidos en el presente trabajo (ver adelante), se construyó un árbol filogenético bajo el procedimiento de “parsimonia de Wagner” (Kluge y Farris, 1969; Farris, 1970) para proponer las relaciones filogenéticas hipotéticas en *Eucinostomus*. Este algoritmo se basa en el postulado de que los cambios evolutivos se realizan de la forma más económica posible, desde el punto de vista de los sucesos genéticos requeridos. Es decir, los cambios en un carácter ocurren de la manera más simple o más parsimoniosa.

Traducido a la búsqueda del árbol de un grupo, el objetivo es entonces hallar, a partir de la matriz de caracteres codificados, ordenados (o no) y polarizados, el “árbol de longitud mínima” con menos cambios evolutivos (el más parsimonioso), que exprese las relaciones filogenéticas dentro del grupo (Crisci y López, 1983; Wiley *et al.*, 1991).

Además de los algoritmos de parsimonia, existen los algoritmos de compatibilidad, cuyo objetivo es encontrar el árbol más consistente, el cual será aquél que contenga el mayor número de caracteres mutuamente compatibles (llamados *cliques*) (Quicke, 1996). Su utilización, más que en el cladismo sistemático, es en los enfoques biogeográficos cladista y panbiogeográfico (*e.g* Page, 1987, 1988; Craw, 1988; Craw *et al.*, 1999), en el que los cliques se interpretan como hipótesis de relación compatibles entre áreas (Espinosa y Llorente, 1993).

El criterio de parsimonia de Wagner, de entre las alternativas posibles (parsimonia de Fitch, de Dollo, de Camin-Sokal y generalizada; véase Swofford *et al.*, 1996), es el que más se ha utilizado para este propósito (Marcus, 1993; Strauss, 1993). El criterio tiene el presente algoritmo de acuerdo a Wiley *et al.* (1991):

1. Determinar un ancestro o grupo externo (“outgroup”).
2. Dentro del grupo interno (*Eucnostomus*), encontrar el taxón que presenta la menor diferencia o distancia (D) con respecto al ancestro, calculando D, para cada taxón:

$$D(A, M) = \sum_{i=1}^n |X(A, i) - X(M, i)|$$

donde:

D= distancia. X (A, i)= estado del carácter i para el taxón A. X (M, i)= estado del carácter i para el taxón M. n= número de caracteres.

3. Crear un intervalo para el taxón con el valor más pequeño de D (la longitud de la línea entre el taxón y su ancestro).

$$INT(B) = D [B, ANC(B)]$$

4. Determinar el siguiente taxón con el valor subsecuente de menor diferencia con el ancestro.
5. Determinar el intervalo que tiene la menor diferencia con el taxón seleccionado en

el paso anterior.

$$D [B, INT (A)] = D (B,A) + D [B, ANC (A)] - D [A, ANC (A)] / 2$$

6. Unir el taxón al intervalo definido de la construcción de un ancestro hipotético para los dos taxa. El vector de caracteres del ancestro hipotético y su posición relativa a lo largo del intervalo es calculado tomando la mediana del taxón, su ancestro (grupo externo) y el taxón añadido en este paso.

7. Repetir desde el paso 4 hasta el último taxón.

Una vez elegido el criterio de parsimonia, se procede a encontrar el árbol filogenético más parsimonioso posible. Para matrices de tamaño reducido o medio se pueden utilizar métodos de búsqueda exacta que consisten en examinar todos los árboles posibles eligiendo, como ya se mencionó, el árbol o árboles cuya longitud sea la mínima (Kitching, 1996).

En el presente trabajo se sigue el método de rama y enlace (“branch-and-bound”), que siendo un método exacto no requiere que todos los árboles posibles sean evaluados (Swofford *et al.*, 1996). Primeramente se calcula un árbol y se procede a tomar como longitud máxima el árbol generado. A continuación se procede, mediante una búsqueda exhaustiva por las ramas del árbol a encontrar una topología mínima equivalente; en cuanto el árbol excede la longitud máxima se abandona esa vía. De esta forma el número de árboles que hay que examinar se reduce significativamente (Swofford, 1985).

La optimización de los caracteres en los árboles filogenéticos puede realizarse de dos maneras básicas cuando la opción a elegir es igualmente parsimoniosa (Swofford, 2000) dependiendo esta, de la interpretación de las homoplasias (carácter similar compartido pero no observado en el ancestro común, *e.g.* convergencias, paralelismos y reversiones). Puede optarse por una transformación evolutiva acelerada de los caracteres (ACCTRAN por sus siglas en inglés), en la que se favorecen las reversiones (el retorno del estado de un carácter a un estado morfológico parecido a uno de los precedentes) sobre los paralelismos (un carácter parecido adquirido independientemente en distintos taxa) u optar por una transformación pausada de los caracteres (DELTRAN por sus siglas en inglés), favoreciéndose a los

paralelismos sobre las reversiones.

Se han propuesto algunos estadísticos para medir el ajuste entre los árboles generados y las matrices de los caracteres (Farris, 1970). La longitud del árbol es el número de pasos requeridos para su construcción. Corresponde al número de cambios de estado de longitud 1 que se producen. Es la primera medida básica que permite comprobar la idoneidad de un árbol. Los métodos basados en parsimonia básicamente lo que buscan es que esta longitud sea mínima (Villaseñor y Dávila, 1992).

El índice de consistencia (CI) mide el grado de homoplasia de los caracteres individuales o del árbol filogenético completo (Kluge y Farris, 1969). Para los caracteres se define como el recíproco del número de veces que el carácter aparece en el árbol (por tanto las sinapomorfias estrictas tienen un valor de $ci= 1.0$):

$$ci= m / s,$$

siendo “m” el número de estados menos uno del carácter y “s” el número de cambios de estado observados. Para el árbol el índice (CI) se calcula,

$$CI= M / S,$$

siendo M el número mínimo de estados de transición que un carácter podría mostrar en un árbol y S el número observado de transiciones requeridas en el árbol en cuestión. Cuando $CI= 1$ no existe homoplasia, disminuyendo la resolución del árbol a medida que lo hace el valor del índice (Quicke, 1996). El CI presenta una correlación negativa con el número de caracteres y taxa incluidos, por lo que un mayor número de éstos implica un menor CI, siendo sensible a los caracteres que no aportan información, tales como las simplesiomorfias (caracteres ancestrales compartidos) o autapomorfias (estado de un carácter exclusivo de un taxón).

El índice de retención (RI) reduce el sesgo debido a la autapomorfia (Farris, 1989) y se define como:

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

donde “S” es el número de cambios de estado observado en un árbol particular y “M” el número mínimo de cambios que se pueden producir, “G” es el número de pasos necesarios en el caso

del peor camino evolutivo posible: una politomía que involucre a todos los taxa. También, “G” representa el número de pasos para el carácter en un árbol filogenético sin resolver. Se halla a partir de los estados de cada carácter. Para un carácter determinado, del número de estados presentes 0 ó 1 se elige el que sea numericamente menor.

RI puede ser más informativo que CI; es alto cuando los cambios de estado ocurren predominantemente en los nodos internos del árbol y bajo cuando los cambios están concentrados en ramas pertenecientes a taxa terminales. El RI tiene la ventaja de que no es sensible a los caracteres no informativos como las autapomorfias o sinapomorfias.

El índice de consistencia reescalado (RC) es el producto del índice de consistencia y del índice de retención:

$$RC = CI * RI$$

El RC excluye caracteres que no contribuyen a la construcción del árbol (autapomorfias terminales, por ejemplo) previniendo la inflación del CI (Farris, 1989). También es superior al RI porque excluye caracteres totalmente homoplásicos, pero admite aquellos caracteres que son parcialmente homoplásicos que soportan la topología del árbol filogenético (Wiley *et al.*, 1991).

Un total de 33 caracteres, con estados 0, 1, 2 y “?”= desconocido, basados en datos morfológicos (coloración, merísticos, morfométricos) y osteológicos (principalmente del esqueleto caudal: Tabla 7), fueron usados en el presente análisis filogenético. En el análisis no se incluye a la especie *E. jonesii* debido a la reducida cantidad de especímenes obtenidos para el estudio osteológico. *Gerres cinereus*, *Diapterus peruvianus* y *Eugerres axillaris*, más una especie hipotética ancestral = OUG (*e.g.* que contiene sólo estados plesiomórficos en sus caracteres), fueron utilizadas como grupos externos (“outgroup”) de *Eucinostomus* y a la OUG como opción para la raíz del árbol (“root”).

De esta forma, la matriz de 10 taxa y 33 caracteres (Tabla 8) fue analizada por medio del algoritmo de búsqueda exacta de rama y enlace (“branch and bound”) del Programa PAUP 4.0b4a (Swofford, 2000). Todos los caracteres de la matriz fueron considerados como no ordenados (“unordered”) en la ejecución del PAUP, utilizando la opción de optimización ACCTRAN

(“accelerate the evolutionary transformation”). La raíz del árbol fue ubicada de acuerdo a la opción Root= Outgroup del PAUP. Como una prueba de contraste, los caracteres fueron también explorados de manera ordenada (“ordered”).

Al aplicar el criterio de parsimonia se pueden obtener múltiples soluciones, mismas que se pueden combinar en un “árbol de consenso” (Siebert, 1996). El procedimiento es construir un sólo árbol resumido, a partir de los componentes no conflictivos de las soluciones generadas por el análisis de parsimonia. Existen diferentes procedimientos para calcular el árbol de consenso, tales como las soluciones de consenso estricto, de mayoría, semiestricto (o combinable), de Adams y de Nelson (Wiley *et al.*, 1991; Espinosa y Llorente, 1993; Siebert, 1996). En el presente trabajo se aplicaron en consecuencia, los cuatro primeros procedimientos para comparar la consistencia de los resultados entre los procedimientos.

Actualmente no existe un procedimiento estadístico para evaluar la bondad de cada una de las topologías resultantes de un particular análisis de parsimonia. Se han adaptado dos técnicas de remuestreo (“bootstrap” y “jackknife”) para obtener “límites de confianza” para las ramas o clades generados por un análisis de parsimonia (Felsenstein, 1985). Básicamente se realiza un arreglo aleatorio de la matriz de datos (las columnas y renglones son permutados) obteniéndose una cantidad n (generalmente 100 o más) de topologías de árbol; el porcentaje de ocurrencia de un componente particular (clade o taxón terminal particular) entre los árboles así generados, puede ser considerado un “índice de soporte” del árbol de consenso (para una discusión de la bondad del remuestreo, véase Siebert, 1996). En el presente trabajo se utilizaron las opciones de remuestreo *Bootstrap* y *Jackknife* del programa de cómputo PAUP con un nivel de confianza del 50%. Los ejemplares analizados para investigar el estado de los caracteres corresponden a los listados en el Apéndice 1.

Todos los árboles filogenéticos resultantes de la aplicación del criterio de parsimonia, de consenso y de remuestreo, fueron manejados para su edición e impresión con el programa TreeView (Win32) versión 1.6.1 (Page, 1996).

Fase V/ Análisis biogeográfico. Los datos sobre los patrones de distribución geográfica fueron

obtenidos de las etiquetas de los especímenes catalogados en los diferentes museos y colecciones ictiológicas analizados (Apéndice 1) y de la literatura relativa a *Eucinostomus* spp. (e.g. Curran, 1942; Zahuranec, 1967; Castro Aguirre, 1978; Matheson, 1983; Bussing y López, 1993; Allen y Robertson, 1994, Bussing, 1995; Tapia y Ayala, 1996; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997; Greenfield y Thomerson, 1997; Schmitter, 1998; Castro Aguirre *et al.*, 1999).

A partir de estos datos se confeccionaron los mapas de los patrones básicos de distribución de las especies reconocidas dentro del género y la familia Gerreidae. La congruencia entre estas áreas de endemismos y áreas discontinuas (Espinosa y Llorente, 1993) reveladas por los patrones de distribución, produce un tipo de “homología geográfica espacial” (Craw *et al.*, 1999), que es la base para los estudios biogeográficos históricos (Morrone *et al.*, 1996).

La identificación de las áreas de endemismo puede variar de acuerdo con las definiciones y alcances del análisis a realizar, pero por otro lado, proporcionan evidencias para la regionalización biogeográfica (e.g. Cabrera y Willink, 1973). Se han propuesto varios métodos o protocolos para identificar las áreas de endemismo, basados en recuentos narrativos, análisis multifactoriales de grupos con datos de presencia - ausencia y en el análisis de simplicidad de Rosen (ver Morrone *et al.*, 1996). En el presente trabajo, se sigue la regionalización biogeográfica (regiones y provincias) propuesta por Briggs (1974) para las cuencas oceánicas del mundo (Figuras 5 y 6), con la excepción de los límites para la provincia de Cortés de la región de California, que se especifican adelante.

De esta forma, dentro de la cuenca del Pacífico, considerando las áreas de distribución de *Eucinostomus* spp. se ubican las regiones de California y del Pacífico oriental, con sus provincias de Cortés y de San Diego y Mexicana, Panámica y de islas Galápagos, respectivamente. La provincia de Cortés se considera en el presente como el área ubicada al norte de los puntos geográficos de bahía Concepción, BCS y Guaymas, Sonora.

Para la cuenca Atlántica las regiones definidas son: la de Carolina (sin provincias definidas en el presente trabajo por la distribución de *Eucinostomus*), la del Atlántico occidental con sus provincias: Caribeña, Indias Occidentales (= Antillas) y Brasileña y la región del Atlántico

oriental con la provincia de África occidental.

La biogeografía histórica pretende el seguimiento del origen, dispersión y extinción de los taxa, desarrollando hipótesis causales que intentan explicar los patrones de distribución actual. La biogeografía de la dispersión, la biogeografía de la vicarianza con sus enfoques: panbiogeográfico, vicariancista, filogenético y cladista pretenden descubrir esta interrelación entre las especies y las áreas que habitan (De La Cruz Agüero, 1999a).

Con el objeto de explicar estos patrones de distribución históricos, es preciso postular explicaciones causales, para lo cual se han desarrollado distintas estrategias (Crisci y Morrone, 1992; Espinosa y Llorente, 1993). La biogeografía de la dispersión y la biogeografía filogenética (*sensu* Brundin, 1994) coinciden en el objetivo primordial de buscar centros de origen a partir de los cuales se dispersaron los taxa para alcanzar su distribución actual. Los enfoques vicariantes panbiogeográficos y de la biogeografía cladista incorporan en la búsqueda de patrones, información relativa a la distribución conjunta de las especies (“trazos”) y la filogenia hennegiana respectivamente, además de evidencias geológicas e hipótesis sobre el origen y evolución de la Tierra (De La Cruz Agüero, 1999a).

En el presente trabajo, los patrones de distribución observados en *Eucinostomus* spp. se analizan por medio del método de la simplicidad de endemismos (“parsimony analysis of endemismity”) o PAE, por sus siglas en inglés (Rosen, 1996) y mediante un análisis de la compatibilidad de trazos o CTA (“compatibility track analysis”; Craw *et al.*, 1999). La aplicación de ambas estrategias de análisis, distintas en sus propiedades y procedimientos (parsimonia y compatibilidad respectivamente; véanse: Siebert, 1996; Espinosa y Llorente, 1993), se utiliza como una forma de contrastar las similitudes y diferencias entre los resultados de ambas técnicas. El análisis de ambos resultados se interpreta en términos de la congruencia biogeográfica, es decir, la correspondencia entre diferentes cladogramas de áreas de un mismo conjunto de organismos, obtenidos por diferentes procedimientos.

En el PAE se agrupan las áreas (análogo al tratamiento de los taxa en el análisis cladista) de acuerdo a sus taxa compartidos (análogo a los caracteres), aplicando la búsqueda del

cladograma de área más parsimonioso (Luna Vega *et al.*, 1999)

De esta forma, la presencia de las especies es tratada como un carácter derivado (apomórfico) y la ausencia como un carácter primitivo para un área determinada. La información sobre la presencia - ausencia de las especies en las áreas de distribución conforma la matriz de datos binarios a la que se aplica el análisis filogenético usando el criterio de parsimonia.

En este enfoque biogeográfico cladista, la reversión de los caracteres es considerada biogeográficamente como una extinción, mientras que los paralelismos y convergencias en los estados de los caracteres (*e.g.* taxa) son considerados como fenómenos de dispersión (Craw, 1988). Los cladogramas de área resultantes son interpretados como hipótesis de relación histórica entre las áreas (Rosen, 1996).

El método comprende los siguientes pasos (Morrone *et al.*, 1996):

1. Seleccionar el grupo o grupos monofiléticos distribuidos en las áreas a estudiar.
2. Construir una matriz de $s \times d$, donde R= renglones que representan las localidades o áreas y C= columnas que representan los taxa seleccionados, con 1= presencia, 0= ausencia.
3. Aplicar un algoritmo de parsimonia filogenética para obtener el cladograma general de áreas.

Así, en el presente análisis biogeográfico por el método del PAE, los taxa considerados (*Eucinostomus* spp, *Gerres cinereus*, *Diapterus* spp. y *Eugerres* spp.) fueron codificados de acuerdo a su presencia (1) o ausencia (0) en cada una de las áreas de endemismo consideradas (Tabla 9). El cladograma de área fue enraizado (“rooting”) con un área hipotética codificada enteramente con 0.

El análisis de simplicidad (= parsimonia) fue realizado utilizando el programa PAUP versión 4.0b4a (Swofford, 2000), tratando todos los caracteres (*e.g.* taxa) no ordenados (“unordered”), considerando las opciones de búsqueda exacta de rama y enlace (“branch-and-bound”), con la optimización de caracteres ACCTRAN. Los cladogramas resultantes fueron enraizados usando el área hipotética de acuerdo a la opción Root= Outgroup del PAUP.

El análisis de compatibilidad de trazos (CTA) es una derivación de un método panbiogeográfico cuantitativo que propuso Page (1987) basado en la teoría de grafos. En los procedimientos panbiogeográficos, las localidades en donde se conoce la presencia de un taxón se unen por medio de una línea de menor distancia, la cual se denomina trazo individual. Aquellos sitios donde se alinean varios trazos individuales se denominan trazos generalizados, los cuales se supone son indicativos de una biota ancestral ampliamente distribuida en el pasado y en la actualidad fragmentada por eventos geofísicos y tectónicos (Morrone *et al.*, 1996). Las áreas en donde dos o más trazos generalizados se superponen se denominan nodos, los cuales se interpretan como porciones geológicas o bióticas de diferente origen y que son producto de la dinámica geohistórica de esas áreas (Craw *et al.*, 1999).

La orientación de los trazos se determina mediante tres criterios básicos de la panbiogeografía: *la línea de base*, que es un rasgo tectónico importante que atraviesa el trazo; *el centro de masa*, que es el área de mayor diversidad del taxón bajo estudio y *la relación filogenética*, que se utiliza para unir las localidades de cada taxón con las de su grupo fraterno (Espinosa y Llorente, 1993).

En el método CTA los trazos individuales, codificados de acuerdo a la presencia o ausencia de los taxa considerados en las áreas bajo estudio, conforman una matriz de áreas por taxa/trazos individuales, misma que se analiza por medio de un algoritmo de compatibilidad. Los cliques de trazos compatibles (las hipótesis de relación compatibles), es decir, aquellos cladogramas en los que sus resultados no se contradigan son empleados para construir un trazo generalizado (Craw, 1988).

El método de CTA (Craw *et al.*, 1999; Morrone *et al.*, 1996) consiste en:

1. Construir trazos individuales para grupos monofiléticos, conectando las localidades donde se distribuyen mediante un trazo de distancia mínima.
2. Construir una matriz $s \times d$, donde s (renglones) son las localidades geográficas y d (columnas) los trazos individuales. Cada entrada en la matriz m_{ij} es 1 o 0 dependiendo si el trazo i está presente o ausente en la localidad j . Un área hipotética ancestral codificada

en todos sus valores con cero (0), se utiliza como raíz del cladograma (*sensu* el grupo externo en los análisis filogenéticos).

3. Por medio de un programa de análisis de compatibilidad, se busca el clique (o cliques) de mayor magnitud de trazos individuales compatibles, que se considerará el trazo generalizado.
4. Evaluar estadísticamente la significación del trazo generalizado obtenido en el punto anterior.
5. Identificar las líneas de base.
6. Indicar en un mapa los trazos generalizados, las líneas de base, los nodos y centros de masa de los taxa bajo estudio.

En la figura 7 se muestran los trazos individuales de las especies utilizados para la confección de la matriz para el análisis de compatibilidad.

En el presente trabajo se utilizó la rutina *CLIQUE* (“Largest clique program, versión 3.573c”) del programa PHYLIP (*Phylogeny Inference Package*) versión 3.5c (Felsenstein, 1989), para obtener los cliques de mayor longitud (Tabla 9).

Los cladogramas de área resultantes de la aplicación del método de la simplicidad de endemismos y del análisis de compatibilidad de trazos, fueron manejados para su edición e impresión con la aplicación TreeView (Win32) versión 1.6.1 (Page, 1996).

El estatus taxonómico nomenclatural se revisó con base en los principios y artículos aplicables de la 4a. edición del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, 1999), mientras que en el arreglo sistemático de las categorías taxonómicas superiores se sigue la propuesta de clasificación ictiológica de Nelson (1994). El glosario esta basado en la obra de Quicke (1996).☞

RESULTADOS



Uaxonomía, Nomenclatura y Clasificación! De acuerdo al Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN, por sus siglas en inglés), el trabajo de Zahuranec (1967) no constituye una publicación, por no cumplir con lo establecido en el Capítulo 3, *sobre los criterios de publicación*, particularmente en sus artículos 8, 8.1.2., 8.1.3., 8.4, 9 y 9.7. Sin embargo, el Capítulo 4, *sobre los criterios de disponibilidad*, en su artículo 10 menciona sobre las previsiones que confieren disponibilidad a los nombres o actos nomenclaturales en trabajos no publicados. Se establece así mismo la aplicabilidad, en su caso, por el cumplimiento de los artículos 11 a 20, puntualizando sobre la fecha y autoría de los nombres científicos en los artículos 21 y 50 (ICZN, 1999).

En el presente caso, tales requisitos relativos a los sinónimos *Eucinostomus entomelas* y *Eucinostomus currani* (*sensu* Zahuranec, 1967) se cumplen, quedando demostrado a partir del contenido del trabajo de Yáñez Arancibia (1980), que la responsabilidad de los nombres y actos nomenclaturales explícitamente le son atribuidos a Bernard John Zahuranec. En tal sentido, de acuerdo a lo establecido en el Capítulo 11, *sobre la autoría*, en sus artículos 50, 50.1, 50.1.1 y Recomendación 50 C, el autor de los sinónimos antes anotados es y debe ser, B. J. Zahuranec. En este mismo contexto y de acuerdo a lo expresado en los artículos 22 y Recomendación 22 A.2.2 del Capítulo 5, *sobre la fecha de publicación* y 50.1.1, 51 y Recomendación 51E, del Capítulo 11, la citación correcta de estos binomios es,

Eucinostomus entomelas Zahuranec en Yáñez Arancibia 1980

Eucinostomus currani Zahuranec en Yáñez Arancibia 1980

Si se deseara hacer patente que la fecha de la publicación del trabajo de Yáñez Arancibia no es la manifestada en la portada de la revista: 1978, la denominación correcta de acuerdo a lo establecido en la Recomendación 22A.2.3 sería (dentro de las posibilidades recomendadas),

Eucinostomus entomelas Zahuranec en Yáñez Arancibia 1980 ("1978")

Eucinostomus currani Zahuranec en Yáñez Arancibia 1980 ("1978")

Estos mismos principios deben ser aplicados al sinónimo *Eucinostomus gula*, al que por circunstancias similares, ya mencionadas, se le ha atribuido su autoría a Quoy y Gaimard. Por otra parte, cuando la autoría de la especie no ha sido atribuida a estos últimos, sólo se cita a uno de los autores originales (Cuvier), no obstante que la descripción de la especie está realizada en plural (Cuvier y Valenciennes, 1830: 464 - 466). De esta forma, la correcta denominación de esta especie es:

Eucinostomus gula (Cuvier y Valenciennes en Quoy y Gaimard, 1824).

Las especies *Eucinostomus californiensis* y *Eucinostomus gracilis* fueron descritas por Gill (1862) dentro del género *Diapterus*. Sin embargo se ha demostrado que son sinónimos subjetivos, por lo que D. S. Jordan (en Jordan y Evermann, 1898: 1370) determinó la precedencia por prioridad, misma que debería corresponder a *E. californiensis*. Este principio de prioridad y el principio de primer revisor, establecidos en el Capítulo 6, *sobre la validez de los nombres y actos nomenclaturales*, en sus artículos 23 y 23.6 y 24.2 confirmarían la validez del binomio citado por Jordan para esta especie. Sin embargo, el principio de prioridad determina que deberá ser usado para promover la estabilidad del código (artículo 23.2); estableciéndose que cuando un nombre no ha sido usado como válido después de 1899 (23.9.1.1) y su sinónimo más reciente es el que se ha aplicado en al menos 25 trabajos, publicados por al menos 10 autores, en los últimos 50 años inmediatos anteriores y con un período transcurrido entre ellos no menor a 10 años (23.9.1.2), deberá invertirse la precedencia (Artículo 23.9). Este sería el caso de las especies *Eucinostomus californiensis* y *Eucinostomus gracilis*, por lo que se someterá a consideración de la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica la supresión del sinónimo más antiguo convirtiendo a *Eucinostomus gracilis* en un *nomem protectum* y a *Eucinostomus californiensis* en un *nomem oblitum*.

La especie *Eucinostomus dowii*, puede ser encontrada en la literatura ictiológica como *Eucinostomus dowi* y *Eucinostomus dovi* (e.g. Matheson, 1983; Tapia y Ayala, 1997; Castro

Aguirre *et al.*, 1999). En la publicación original (Gill, 1863) el nombre específico creado en honor del capitán John Dow, fue impreso en letras compactas con la inicial del mismo tamaño que la inicial del género, estilo que fue invariablemente seguido en aquellas de las veintidós especies erigidas por el autor, en honor a personas (*e.g. dowii, troschellii* y *guentherii*). Para este caso, el ICZN, previene en su Capítulo 7, *sobre la formación y tratamiento de los nombres*, particularmente en los artículos 28 y 32.5.2.5, que los nombres de las especies independientemente de como hayan sido publicados, deberán escribirse con letras minúsculas. Por otra parte, los artículos 32 y 32.1 establecen que la ortografía válida de un nombre es aquella usada en el trabajo en el que tal nombre fue establecido. Esta se considerará correcta, a menos que se demuestre lo contrario (32.5) como sería el caso de un error inadvertido, *lapsus calami*, transliteración o latinización incorrecta o el uso de una vocal de conexión inapropiada (32.5.1). En el caso particular de *Eucinostomus dowii*, se aplica lo establecido en los artículos 31, 31.1.1 y 31.1.2, sobre la formación del nombre de la especie a partir de un nombre personal moderno, haya sido o no latinizado, añadiendo una - *i* si el nombre personal es el de un hombre. De igual forma, la terminación -*ii* se considera admisible según los artículos 31.1.1 y 31.1.2, con los cuales cumple la denominación original de *Eucinostomus dowii*. Por otra parte, tampoco existen para el nombre *Eucinostomus dowii* las condiciones previstas en los artículos 34 y 34.2, para efectuar un cambio obligatorio, debido a correcciones en el rango o combinación por género (masculino - femenino): *dowii* es un genitivo basado en un nombre personal, cuyo cambio de *Diapterus* a *Eucinostomus* no modificó su género (m - f). La utilización de *Eucinostomus dowi* o *Eucinostomus dovi*, se consideran por lo tanto ortografías incorrectas subsecuentes, de acuerdo a lo establecido en el artículo 33.4. Se concluye entonces que el sinónimo *Eucinostomus dowii* (Gill, 1863) es el que prevalece.

La argumentación anterior es también aplicable al sinónimo *Eucinostomus jonesii* (Günther, 1879), que ha sido erróneamente citado como *E. jonesi* (*e.g.* Matheson, 1981; Matheson y McEachran, 1984; Greenfield y Thomerson, 1997).

Clasificación

Phylum *Chordata*
 Subphylum *Vertebrata (Craniata)*
 Superclase *Gnathostomata*
 Grado *Teleostomi*
 Clase *Actinopterygii*
 Subclase *Neopterygii*
 División *Teleostei*
 Subdivisión *Euteleostei*
 Superorden *Acanthopterygii*
 Serie *Percomorpha*
 Orden *Perciformes*
 Familia *Gerreidae*

H₀f sp!*Eucinostomus*!Cbjs e !z!Hjs bse

Eucinostomus Baird y Girard in: Baird, 1855: 337 (Tipo por designación original: *Eucinostomus argenteus* Baird y Girard).

Diagnosis: Primeros dos pterigióforos (huesos interhemales) anales modificados en una estructura desarrollada en forma de cono, en la cual se introduce la parte posterior de la vejiga natatoria. Preopérculo y preorbital lisos, sin aserraciones, cuerpo alargado de forma sub-elíptica. Tres espinas anales y nueve dorsales. La segunda espina anal y la cuarta dorsal no alargadas. Segunda espina dorsal corta, su longitud menor a la distancia entre el hocico y el margen posterior de la órbita ocular. Surco premaxilar angosto y alargado pero no de forma oval. Siete radios anales. Aletas pectorales no cubiertas de escamas. Cuerpo de color plateado, generalmente sin líneas o barras de color oscuro en los costados. Peces de aguas tropicales y subtropicales, que penetran hacia las aguas continentales. Se distribuye en ambas costas de América y en la costa occidental de África.

D₁hwf!qbsb!rh!e fufsn jobdj—e!e f!rht!ftqf djft!e f!*Eucinostomus*!tqq/

2b/ Especímenes recolectados en la vertiente del océano Pacífico oriental 2

2c/ Especímenes recolectados en las vertientes del océano Atlántico 5

3b. Aleta dorsal con un patrón de coloración de tres tonalidades, la porción distal de color negro, la porción media o central sin coloración y el tercio proximal de color gris o finamente punteado.

Número total de radios procurrentes caudales no menor a 23; epural 1 en forma de campana.

- Grosor de la espina hemal 2 mayor que el parahipural *Eucinostomus currani*.
- 3b.** Aleta dorsal no tricolor, número total de radios procurrentes caudales menor a 23, epural 1 en forma de gancho amplio; grosor de la espina hemal 2 menor o igual que la del parahipural 3
- 4b.** Con una mancha de color negro sobre la parte superior de la cámara branquial; perfil o dorso del arco neural del centro preural 2 de forma sigmoide *Eucinostomus entomelas*
- 4c.** Sin una mancha de color negro sobre la parte superior de la cámara branquial; perfil o dorso del arco neural del centro preural 2 no de forma cóncava o bicóncava 4
- 5b.** Aletas pélvicas cortas, su longitud no alcanza el orificio anal; grosor del epural 3 mayor que el del epural 2; zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales de tamaño moderado; perfil o dorso del arco neural del centro preural 2 cóncavo; cuerpo relativamente largo, su altura comprendida entre 2.9 y 3.8 veces en la longitud patrón *Eucinostomus gracilis*
- 5c/** Aletas pélvicas largas, su longitud alcanza el orificio anal, grosor del epural 3 igual que el del epural 2; zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales de tamaño reducido; perfil o dorso del arco neural del centro preural 2 bicóncavo; cuerpo no alargado, su altura comprendida entre 2.6 y 3.0 veces en la longitud patrón *Eucinostomus dowii*
- 6b/** Primer arco branquial con 9 branquiespinas; aleta dorsal con un patrón de coloración de tres tonalidades, la porción distal de color negro, la porción media o central sin coloración y el tercio proximal de color gris o finamente punteado *Eucinostomus melanopterus*
- 6c.** Primer arco branquial con 8 branquiespinas, aleta dorsal no tricolor6
- 7b.** Surco premaxilar continuo, no constreñido o cruzado por una hilera de escamas7
- 7c.** Surco premaxilar constreñido por escamas; cuerpo relativamente alto, su altura comprendida entre 2.4 y 2.6 en la longitud patrón; perfil o dorso del arco neural del centro preural 2 cóncavo; epural 1 en forma de gancho amplio *Eucinostomus gula*
- 8b/** Altura del cuerpo equivalente 3.1 a 3.4 veces la longitud patrón; longitud de la segunda espina anal equivalente 3.5 a 4.4 veces la longitud cefálica*Eucinostomus jonesii*
- 8c.** Altura del cuerpo equivalente 2.6 a 3.1 veces la longitud patrón; longitud de la segunda espina anal equivalente 3.5 a 4.4 veces la longitud cefálica *Eucinostomus argenteus*

Eucinostomus

Eucinostomus gracilis (Gill)



Diapterus gracilis Gill, 1862: 246. (descripción original; localidad típica: Cabo San Lucas, Baja California Sur, México).

Diapterus californiensis Gill, 1862: 245. (descripción original; localidad típica: Cabo San Lucas, Baja California Sur, México).

Eucinostomus californiensis elongatus Meek y Hildebrand, 1925: 584. (descripción; distribución: de California a Ecuador; de Carolina del Norte a Brasil).

Eucinostomus californiensis elongatus Meek y Hildebrand, 1925: 586. (descripción original; localidad típica: isla Taboga, Panamá).

Diagnosis: cuerpo relativamente alargado, su altura equivalente 2.9 a 3.8 veces la longitud patrón. Aletas pélvicas comparativamente cortas, su longitud no alcanza el orificio anal. Cuerpo de color plateado uniforme y sin marcas; aleta dorsal de color uniforme. Zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal de tamaño mediano; espinas neurales del centro preural 4 de tamaño pequeño; perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 cóncavo. Epural 1 en forma de un gancho amplio. Menos de 23 radios procurrentes caudales. Espina hemal 2 de grosor proporcional al parahipural.

Distribución geográfica: desde Bahía Magdalena, incluyendo la región centro-sur del Golfo de

California hasta el norte de Perú (Zahuranec, 1967; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997).

Notas: habita en zonas someras de fondos arenosos y lodosos cercanos a la costa. Se alimenta de pequeños crustáceos, como cangrejos y camarones. Talla máxima reportada cercana a los 20 centímetros. Para esta especie no existe holotipo, aparentemente el material original de T.N. Gill fue extraviado y a la fecha existe un paratipo erróneamente designado, correspondiente al ejemplar USNM 46278 (Smithsonian Institution), de una localidad del estado de Texas. Material examinado: véase Apéndice 1.

Eucinostomus dowii (Gill)



Diapterus dowii Gill, 1863: 162. (descripción original; localidad típica: Panamá).

Diagnosis: cuerpo proporcionalmente más alto que largo, su altura equivalente 2.6 a 3.0 veces la longitud patrón. Aletas pélvicas relativamente largas, su longitud alcanza el orificio anal. Cuerpo de color plateado uniforme y sin marcas; aleta dorsal de color uniforme. Zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal de tamaño reducido; espinas neurales del centro preural 4 de tamaño pequeño; perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 bicóncavo. Epural 1 en forma de un gancho amplio. Menos de 23 radios procurrentes caudales. Espina hemal 2 de grosor proporcional al parahipural.

Distribución geográfica: desde el sur de California a Ecuador, incluyendo el Golfo de California e Islas Galápagos (Zahuranec, 1967; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997).

Notas: habita preferentemente en fondos arenosos y fangosos de esteros y bahías protegidas e incursionan en aguas continentales. Se alimenta de crustáceos, moluscos y algas. Talla máxima: 15 centímetros. Para esta especie no se designó holotipo. En diciembre de 1966, B. J. Zahuranec designó al ejemplar de la serie tipo USNM 30985 (Smithsonian Institution) como lectotipo y los dos restantes sintipos fueron catalogados como paralectotipos bajo el número de catálogo USNM 200846 (Smithsonian Institution). No obstante, como se ha mencionado, el trabajo de Zahuranec (1967) nunca fue publicado, por lo que la designación anterior resulta de “manuscrito”, sin una validez en términos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999). Material examinado: véase Apéndice 1.

Eucinostomus entomelas Zahuranec en Yáñez



Eucinostomus entomelas Zahuranec, 1967: 36. [ex]. in : Yáñez-Arancibia, 1980: 83. (descripción; notas; localidades: lagunas de Chautengo y Potosí, Guerrero) .

Diagnosis: cuerpo proporcionalmente más alto que largo, su altura equivalente 2.4 a 2.9 veces la longitud patrón. Aletas pélvicas relativamente largas, su longitud alcanza el orificio anal. Cuerpo de color plateado uniforme y sin marcas, aleta dorsal de color uniforme. Zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal de tamaño reducido; espinas neurales del centro preural 4 de tamaño moderado; perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 sigmoideo. Epural 1 en forma de un gancho amplio. Menos de 23 radios procurrentes caudales.

Espina hemal 2 de grosor proporcional al parahipural.

Distribución geográfica: desde Bahía Magdalena a Perú, incluyendo el sur del Golfo de California (Zahuranec, 1967; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997).

Notas: es una especie común en las lagunas costeras y esteros, habitando preferentemente sobre fondos arenosos. Son peces omnívoros, con una talla máxima registrada de 17.3 centímetros.

B. J. Zahuranec designó al ejemplar SIO 65-175 (Scripps Institution of Oceanography) como holotipo y 16 topotipos catalogados con el mismo número del holotipo. Sin embargo, el trabajo de Zahuranec (1967) nunca fue publicado por lo que la designación anterior resulta de “manuscrito”, sin validez en términos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999). Material examinado: véase Apéndice 1.

Eucinostomus currani Zahuranec en Yáñez



Eucinostomus currani Zahuranec, 1967: 54. [ex]. *in*: Yáñez-Arancibia, 1980: 81. (revisión; descripción original; localidad típica: Bahía Santa María, Baja California Sur, México).

Diagnosis: cuerpo proporcionalmente más alto que largo, su altura equivalente 2.5 a 3.1 veces la longitud patrón. Aletas pélvicas relativamente largas, su longitud alcanza el orificio anal. Cuerpo de color plateado uniforme y sin marcas, aleta dorsal tricolor, tercio distal de color negro, tercio medio sin coloración, transparente, tercio proximal de color gris o finamente punteado.

Zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal de tamaño reducido; espinas neurales del centro preural 4 de tamaño reducido; perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 recto. Epural 1 en forma de campana. No menos de 23 radios procurrentes caudales. Espina hemal 2 de grosor superior al parahipural.

Distribución geográfica: desde California a Perú, incluyendo el Golfo de California e Islas Galápagos (Zahuranec, 1967; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997).

Notas: habita preferentemente en zonas de esteros y bahías protegidas, asociadas a fondos arenosos. Forman cardúmenes de tamaño más o menos considerable. Son peces omnívoros, que presentan tallas alrededor de los 15 centímetros. B. J. Zahuranec designó al ejemplar SIO 62-737 (Scripps Institution of Oceanography) como holotipo y 26 topotipos catalogados con el mismo número del holotipo. Al igual que en las designaciones mencionadas anteriormente, contenidas en el trabajo inédito de Zahuranec (1967), la designación anterior resulta de “manuscrito”, sin validez en términos del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (1999). Material examinado: véase Apéndice 1.

Eucinostomus gula (Cuvier y Valenciennes en Quoy y Gaimard)



Gerres gula Quoy y Gaimard, 1824: 293. (descripción original; localidad típica: Río de Janeiro).

Gerres gula Cuvier y Valenciennes, 1830: 464. (catálogo, descripción original; localidad típica: isla Martinica).

Eucinostomus pseudogula Poey, 1875: 53. (descripción original; localidad típica: Cuba).

Diapterus homonymus Goode y Bean, 1879: 340. (descripción original; localidad típica: Clear Water Harbor, Florida).

Diagnosis: surco premaxilar constreñido o cruzado por una hilera de escamas. Ocho branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Cuerpo relativamente alto, su altura equivalente 2.4 a 2.6 veces la longitud patrón. Aleta dorsal de color uniforme. Longitud de la segunda espina anal equivalente 3.0 a 3.5 veces la longitud cefálica. Zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal de tamaño reducido; espinas neurales del centro preural 4 de tamaño reducido; perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 cóncavo. Fusión entre el uroneural 1 y el arco especializado del centro preural 2 igual a la mitad de la longitud de la estructura conformada (véase Figura 15). Epural 1 en forma de gancho amplio. Menos de 23 radios procurrentes caudales. Diastema caudal mediana. Espina hemal 2 de grosor proporcional al parahipural. Epurales 2 y 3 de grosor proporcional. El engrosamiento de la espina hemal 2 no alcanza la mitad de la longitud de la misma.

Distribución geográfica: desde Carolina del Norte hasta el Puerto de Natal, Brasil, incluyendo las Islas Bermudas y el Golfo de México e islas del Caribe (Böhlke y Chaplin, 1993).

Notas: los juveniles se alimentan de copépodos planctónicos y en tallas superiores a los 40 mm de LP su alimentación incluye poliquetos, copépodos, anfípodos, ostrácodos y detritus vegetal (Greenfield y Thomerson, 1997). Alcanzan tallas alrededor de los 15 centímetros. En 1983 R. E. Matheson designó al ejemplar MNHN 9461 (Museo de Historia Natural de París) como neotipo de *Eucinostomus gula* en virtud de que el material original de Quoy y Gaimard se extravió. El ejemplar seleccionado, de acuerdo a la información del MNHN, tiene 92 mm de LT, fue determinado por José V. Andreatta en 1984 y recolectado por Auguste Plée en las Antillas. Matheson (1983) en su manuscrito, reporta como neotipo a este ejemplar, con una talla de 92.2 mm de longitud patrón, recolectado en la isla Martinica y argumenta en su designación que el material original de Cuvier provenía de esa localidad y de que Quoy y Gaimard, además de tomar el binomio *Gerres gula* de un manuscrito de Cuvier, mencionan en su trabajo de 1824 la localidad

de la Isla Martinica como el lugar de recolecta de esta especie. Esta designación de “manuscrito” fue enmendada por Bauchot y Desoutter (1989, en Eschmeyer, 1998) en la publicación de los tipos depositados en el MNHN. Material examinado: véase Apéndice 1.

Eucinostomus argenteus Baird y Girard



Eucinostomus argenteus Baird y Girard, en Baird, 1855: 335 (erróneamente impreso 345).

(descripción original; localidad típica: Beesly Point, New Jersey).

Diagnosis: surco premaxilar no constreñido o cruzado por una hilera de escamas. Ocho branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Cuerpo proporcionalmente más alto que largo, su altura equivalente 2.6 a 3.1 veces la longitud patrón. Aleta dorsal de color uniforme. Longitud de la segunda espina anal equivalente 2.5 a 3.8 veces la longitud cefálica. Zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal de tamaño mediano; espinas neurales del centro preural 4 de tamaño reducido; perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 recto. Fusión entre el uroneural 1 y el arco especializado del centro preural 2 igual a la mitad de la longitud de la estructura conformada. Epural 1 en forma de campana. Menos de 23 radios procurrentes caudales. Diastema caudal mediana. Espina hemal 2 de grosor superior al parahipural. Epurales 3 de grosor superior al epural 2. El engrosamiento de la espina hemal 2 no supera la mitad de la longitud de la misma.

Distribución geográfica: desde New Jersey y las Islas Bermudas hasta Río de Janeiro en el sur, incluyendo el Golfo de México y las Antillas (Murdy *et al.*, 1997).

Notas: la descripción original de *E. argenteus* fue breve, basada en especímenes pequeños (entre

28 y 42 mm de longitud patrón: USNM 8159, 201674 y 32491), sin incluir una ilustración y la designación de holotipo. La subsecuente re-descripción por Girard (Girard, 1859), incluía más de un morfotipo y el dibujo representa a *E. gula* (Curran, 1942: 89). Matheson (1983) y Matheson y McEachran (1984), al estudiar la composición específica del complejo taxonómico *Eucinostomus argenteus*, re-diagnosticaron las especies *E. argenteus*, *E. gula*, *E. jonesii* y *E. harengulus*, establecieron el lectotipo de *E. argenteus* con la supuesta serie original de Baird y Girard (USNM 8159 y 201674). Curran (1942), de igual forma en una designación de “manuscrito”, designó el lectotipo USNM 32491 y estableció el ejemplar referido como el material original de Baird y Girard (un paralectotipo en Matheson, 1983). Sin embargo, los intervalos de talla analizados por Matheson (1983) y Matheson y McEachran (1984), la falta de consideración del efecto de la talla sobre los patrones morfológicos, la utilización de proporciones corporales en los análisis estadísticos, la interpretación de los resultados multifactoriales y la falta de series ontogenéticas de parentela - progenie controladas, entre otras razones, revocan la validez taxonómica de las conclusiones de estos autores. Material examinado: véase Apéndice 1.

Eucinostomus melanopterus (Bleeker)



Gerres melanopterus Bleeker, 1863: 44. (Descripción original; localidad típica: Guinea Ecuatorial).

Diagnosis: surco premaxilar no constreñido o cruzado por una hilera de escamas. Nueve branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Cuerpo proporcionalmente más alto

que largo, su altura equivalente 2.6 a 3.4 veces la longitud patrón. Aleta dorsal tricolor, tercio distal de color negro, tercio medio sin coloración, transparente, tercio proximal de color gris o finamente punteado. Longitud de la segunda espina anal equivalente 2.0 a 3.1 veces la longitud cefálica. Zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal de tamaño reducido; espinas neurales del centro preural 4 de tamaño mediano; perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 cóncavo. Fusión entre el uroneural 1 y el arco especializado del centro preural 2 mayor a la mitad de la longitud de la estructura conformada. Epural 1 en forma de gancho amplio. No menos de 23 radios procurrentes caudales. Diastema caudal reducida. Espina hemal 2 con un grosor similar al del parahipural. Epurales 3 de grosor superior al epural 2. El engrosamiento de la espina hemal 2, alcanza la mitad de la longitud de la misma.

Distribución geográfica: en el Atlántico occidental, desde la parte norte del Golfo de México hasta Río de Janeiro, incluyendo Florida, las Islas Bermudas y las Antillas (excepto Bahamas); en el Atlántico oriental su distribución es desde las Islas de Cabo Verde hasta Angola (Robins *et al.*, 1986).

Notas: habita en ambientes con diferentes tipos de fondos, desprovistos o no de vegetación y también incursionan hacia las aguas continentales y dulceacuícolas. Sus principales alimentos son los copépodos y otros pequeños invertebrados. Talla máxima reportada: 18.5 centímetros.

El material tipo se encuentra depositado en el museo Real de Leiden, Holanda (RMNH) bajo el número de catálogo 5402. Material examinado: véase Apéndice 1.

Eucinostomus jonesii (Günther)



Gerres jonesii Günther, 1879: 150. (descripción original; localidad típica: Bermudas).

Diagnosis: surco premaxilar no constreñido o cruzado por una hilera de escamas. Ocho branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial. Cuerpo relativamente alargado, su altura equivalente 3.1 a 3.4 veces la longitud patrón. Aleta dorsal de color uniforme. Longitud de la segunda espina anal equivalente 3.5 a 4.4 veces la longitud cefálica.

Distribución geográfica: desde Florida hasta Salvador, Brasil, incluyendo las Islas Bermudas, Bahamas y las Antillas (Böhlke y Chaplin, 1993).

Notas: no obstante que puede incursionar en aguas continentales, usualmente es encontrada en el medio marino. Esta es la especie con menor representación en las colecciones de referencia, quizá por la tendencia a ser confundida con *E. argenteus*. Talla máxima reportada cercana a los 25 centímetros. El material tipo (6 sintipos con un intervalo de longitud patrón: 15.2 - 22.9 cm) se encuentra depositado en el museo Británico de Historia Natural bajo el número de catálogo BMNH 1879 1.8: 9.-14. Material examinado: véase Apéndice 1

Fase I. Interpretación de las relaciones taxonómicas de *Eucinostomus argenteus*, *E. dowii* y *E. entomelas*. Se calcularon dos variables canónicas (funciones discriminantes) que totaliza el 100% de la variación entre las especies, con 69.7% en la VC1 y 30.3% en la VC2. Las correlaciones canónicas (C_r) en estas dos funciones indican una alta proporción de la variancia compartida entre las especies y los caracteres morfométricos con las funciones discriminantes generadas (Tabla 10). En la Figura 8 se muestran los valores por individuo en el plano formado

por los dos ejes canónicos, revelando una clara separación entre las especies. La VC1 revela una clara separación entre *E. entomelas* y las otras especies, además de una clara separación entre *E. dowii* y *E. argenteus* a lo largo de la VC2. Los especímenes fueron clasificados correctamente en un 98% por las funciones canónicas, utilizando las dieciocho variables morfométricas, con un ejemplar de *E. argenteus* clasificado como perteneciente a *E. dowii* (Tabla 11). Las diferencias interespecíficas observadas fueron estadísticamente significativas, de acuerdo a la distancia cuadrática de Mahalanobis entre los centroides (Tabla 12). Estas distancias prueban la igualdad de las medias grupales por cada par de grupos (especies en este caso) y son consideradas como la única medida realista de distancias multifactoriales (Reyment *et al.*, 1984).

La VC1 presenta los mayores valores en los coeficientes relativos a: ACu, LPP, LAc e AIo mientras que para la VC2 resultaron: APc, L2a y LDi (Tabla 13). El conjunto completo de los coeficientes de las funciones de clasificación se enlistan en la Tabla 14.

Fase II. Análisis de la variabilidad morfométrica de *Eucinostomus* spp. El análisis canónico de variables (ACV) incluyendo a todos los individuos de las 8 especies consideradas (n=276) produjo 7 variables canónicas (VC) en las tres primeras se explicó el 86.5 % de la variación porcentual acumulada, con una $\chi^2(126)= 1215, p < 0.000$. Después de la remoción de la primera variable, persiste una significativa asociación entre las especies y sus variables morfométricas: $\chi^2(102)= 770, p < 0.000$. Las correlaciones canónicas indican así, que una alta proporción de la variancia es compartida por las especies y sus descriptores con las VC derivadas (Tabla 15).

En la figura 9 se muestra el espacio multifactorial expresado por las dos primeras VC (73.4% de variancia). En ésta se aprecia que la separación es más clara en [*E. gracilis* - *E. dowii*] y [*E. melanopterus* - *E. currani*], con *E. entomelas* como grupo un tanto aislado y un traslape entre el resto de las especies. Si se considera sólo a la primera VC (VC 1) se forman claramente dos grupos, el primero conformado por [*E. melanopterus*, *E. currani*, *E. entomelas*] y el segundo por las restantes especies. Si se toma en cuenta sólo la segunda VC (VC 2) la relación no es muy clara y sólo se observa a *E. gracilis* como una entidad aislada. La tabla 16 presenta la matriz

de clasificación por especie, con un resultado global cercano al 83%. La mayor certidumbre de clasificación se obtuvo en *E. currani*, con alrededor del 96% de clasificación correcta y la menor en *E. argenteus*, con 50%. Esta especie guarda un mayor traslape en las VC, con *E. jonesii* (2 especímenes= 7%) y *E. gula* (9 especímenes= 30%). No obstante, de acuerdo a la prueba de Mahalanobis (significación de los centroides) las tres especies difieren significativamente en el espacio multifactorial (*E. argenteus* - *E. gula*: $F= 6.041$; $p<0.000$ y *E. argenteus* - *E. jonesii*: $F=2.581$; $p < 0.0006$; con $gl= 18, 251$). El resto igualmente difieren entre sí de manera significativa.

Se realizó un ACV por vertiente oceánica, con los siguientes resultados: las especies que habitan el Pacífico, en conjunto ($n=136$) presentan un porcentaje global de clasificación del 90%, con la totalidad de los especímenes correctamente clasificados para el caso de *E. entomelas* y el menor porcentaje en *E. gracilis* (82.8%; Tabla 17). El ACV de las 4 especies consideradas produjo 3 VC, incluyendo en sus dos primeras el 91 % de la variación porcentual acumulada, con una $\chi^2(54)= 407$, $p < 0.000$ (Tabla 17). En la figura 10 se muestran las relaciones estadísticas multifactoriales calculadas a partir de las variables morfométricas. La separación en las dos primeras VC (91% de la variancia) es clara para todo el grupo, con un traslape aparente entre *E. gracilis* y *E. dowii*, el cual es descalificado de acuerdo con la prueba de Mahalanobis ($F = 6.270$; $p<0.000$; con $gl= 18, 115$).

Para el conjunto Atlántico de *Eucinostomus* ($n=140$), el porcentaje de clasificación global fue del 86%, con *E. melanopterus* como la especie que tuvo un resultado de 100% de clasificación y *E. argenteus* con el de menor porcentaje (68%, Tabla 19). La figura 11 expresa el 96% de la variación total, con dos de las especies, *E. melanopterus* y *E. gula*, perfectamente diferenciadas y [*E. argenteus* - *E. jonesii*] formando un aparente conjunto. La separación entre los individuos de ambas especies es, sin embargo, significativa de acuerdo con la prueba de Mahalanobis ($F= 1.763$; $p<0.037$; con $gl= 18, 119$). En la tabla 20 se presenta el sumario del ACV de las 4 especies de la vertiente atlántica consideradas ($n=140$). Las dos primeras VC contienen alrededor del 98 % de la variancia acumulada, con una $\chi^2(54)= 387.32$, $p < 0.000$. Al igual que todos los

anteriores análisis canónicos demuestra una relación significativa entre las especies consideradas y sus variables morfométricas con las VC generadas.

Se realizaron ACV por pares de especies, encontrándose un promedio global de 98.50% en la certidumbre de la clasificación con *E. entomelas* y *E. melanopterus* diferenciándose al 100% con el resto de las especies. *E. argenteus* resultó la especie con mayor solapamiento morfométrico en las comparaciones pareadas, con un promedio de clasificación cercano al 96%. Todas las comparaciones resultaron altamente significativas de acuerdo a la prueba de Mahalanobis (Tabla 21).

El análisis de componentes principales (ACP), efectuado sobre la matriz de covarianza de los datos morfométricos transformados logarítmicamente, extrae generalmente en el primer componente (CP I) la variación asociada con la talla (Sommers, 1989). En el presente estudio, este primer componente explica poco más de la mitad de la variancia considerando las 8 especies, 54.10%, mientras que el segundo se aproxima al 20% (Tabla 22).

Los coeficientes para todos los caracteres fueron mayores y de signo positivo en el CPI, exceptuando dos variables correspondientes al CP II. LAp (Longitud de la aleta pélvica), LAd (Longitud de la aleta anal), APc (Altura del Pedúnculo) y LCe (Longitud cefálica) resultaron las variables de mayor contribución en el CP I. En los restantes componentes, teóricamente se incluyen aspectos de la forma (Klingenberg y Froese, 1991) además de la talla, resultando la altura cefálica (ACe) y la longitud de la última espina dorsal (LUd) del CP II, las variables más importantes.

Este último componente explica cerca de la mitad (43%) de la variación debida a la forma. Otras variables importantes en el CP II son: la altura del cuerpo (ACu) y la distancia del origen de la aleta dorsal a la línea lateral (LDi). En la Figura 12 se muestra la combinación de los tres primeros componentes principales (83% de la variancia explicada), proyectando los centroides de cada una de las especies. Estos centroides fueron significativos en sus dos primeros ejes ($F(7, 268) = 16.77, p < 0.000$ (CP I) y $F(7, 268) = 42.46, p < 0.000$ (CPII); Wilks (14, 534) = 0.3238, $p < 0.000$ CP I y CP II simultáneos).

En la figura se puede apreciar la separación de las especies por vertiente oceánica. En el grupo del Pacífico, la relación más estrecha es $[[E. currani - E. entomelas] - E. dowii]$, con *E. gracilis* como un grupo un tanto aislado. Las especies del Atlántico forman un grupo bien definido, siendo *E. gula* el grupo más apartado entre ellos. *E. melanopterus* y *E. currani* resultan el “enlace” entre ambos grupos.

Fase III. Variación morfológica del complejo caudal en *Eucinostomus* spp. y géneros relacionados! *Estructura básica del esqueleto caudal.*- El esqueleto caudal de *Eucinostomus* spp y géneros relacionados se corresponde con el plano morfológico básico de los Percoidei (Figura 13), con la fórmula:

$$\frac{5/3/2/2}{(I+II; III+IV)}$$

(Johnson, 1984), consistente en: cinco hipurales, tres epurales (E), dos pares de uroneurales (UN), espinas hemales (HEM) autógenas en CP2 - CP3 y la fusión de los hipurales I+II; III+IV. Otros componentes del complejo caudal son: un parahipural con PHA bien desarrollada, un urostilo (CP1+CUI+CUII), CP2 con arco neural especializado no elevado y fusionado a él, diecisiete radios caudales principales (RC), un número variable de radios caudales procurrentes o secundarios (RP) y espina neural (NEU) sólo en CP3. El parahipural y los hipurales II y V soportan la menor cantidad (uno) de RC, con el HIV dando sostén al mayor número (seis).

La serie hipural está claramente dividida en dos porciones, la dorsal (HIII+HIV) y la ventral (HI+HII), mismas que se separan por una escotadura o diastema caudal (DC) la cual se corresponde, a su vez, con la división de los lóbulos de la aleta caudal. La porción hipúrica inferior con un foramen parahipural (FP) adyacente al PHP, con el PH articulado al urostilo.

La distribución de los radios caudales principales en los huesos hipurales, quince ramificados y dos enteros inmediatamente arriba y abajo respectivamente de aquellos, no presenta variación entre las especies analizadas, con nueve insertados en la porción dorsal y ocho en la ventral. Espinas hemal (HEM3) y neural (NEU3) en el CP3 alargadas, dando soporte, en conjunto

con los cartílagos radiales (RC), a una serie de (RP) que usualmente se presentan con uno más en la serie dorsal, variando de 9-12 en esta serie y de 8-11 en la ventral. Primer par de uroneurales (UN1) fusionado con el arco neural de CP1 formando el "estegural" que se fusiona parcialmente al urostilo. UN2 ubicado entre la porción distal postero-ventral de UN1 y antero-dorsal de HV. En el espacio comprendido entre la espina NU3 y el extremo distal del UN1 se localizan los epurales (E1, E2 y E3). De acuerdo a la doble tinción rojo de alizarina /azul de alción, el esqueleto está formado por hueso, con presencia de cartílago en el opistural (OP) y en las porciones proximales de los radios caudales. En la tabla 23, se resume la variación de las características estructurales del complejo caudal por especie, la cual se describe a continuación.

Aleta caudal.- Todas las especies de Gerreidae analizadas presentan una aleta caudal de tipo furcada, siguiendo el plano básico de los Percoidei con una fórmula típica de 17 (9/8) para los radios principales (Nelson, 1994) (Figura 14 A - K). El número de radios procurrentes (RP) totales separa a *Eucinostomus* spp. de las otras especies de mojarra analizadas, estableciéndose un patrón general de dos grupos: especies con un total de RP igual o mayor a 20 (*Eucinostomus* spp.) y aquellas que poseen una cantidad menor a 20 (e.g. *Diapterus* spp., *Eugerres* spp. y *Gerres cinereus*). *Eucinostomus currani* y *Eucinostomus melanopterus* presentaron el número más alto de RP con 23 (12/11). *D. peruvianus*, *E. axillaris*, *E. plumieri* y *G. cinereus* son las especies que menor cantidad de RP presentaron con 17 (9/8). La consolidación de la placa hipúrica (HI+HII; HIII+HIV) presentó tres patrones definidos por la magnitud de la diastema caudal (DC): 1) profunda (*Diapterus* spp. - *Eugerres* spp.), con un grado de contacto mínimo entre los hipurales superiores e inferiores; 2) con una diastema, que sin ser profunda, es mayor o igual a la mitad de la longitud entre el urostilo y el margen distal de la placa hipúrica (*E. argenteus* y *E. gula*); y 3) reducida, cuya longitud es menor a la distancia entre el urostilo y el margen distal de la placa hipúrica (*G. cinereus*, *E. currani*, *E. dowii*, *E. gracilis*, *E. entomelas* y *E. melanopterus*).

Soportes de la aleta caudal.- La forma del perfil o *dorsum* del arco neural especializado del CP2 fue consistente entre las especies de los géneros *Diapterus*, *Eugerres* y *Gerres*, con una mayor

variación en *Eucinostomus*, aunque de igual manera se presenta una consistencia intraespecífica. En *Diapterus* spp. la forma del perfil es ligeramente cóncava; en *Eugerres* spp. el perfil es cóncavo, siendo esta concavidad más pronunciada en *G. cinereus*. Esta característica en *E. currani* y *E. argenteus* se presenta sin depresiones, confiriéndole un perfil recto a la estructura. En las especies *E. gracilis*, *E. gula* y *E. melanopterus* la forma del *dorsum* es ligeramente cóncava; bicóncava en *E. dowii* y sigmoidea en *E. entomelas* (Figura 15a).

La fisura o nivel de fusión entre el UN1 y el arco especializado del CP2 presenta tres estados: fusión mayor al punto medio de la longitud del contacto entre las estructuras en *G. cinereus*; igual al punto medio en *Eucinostomus* spp.; y menor al punto medio en *Diapterus* spp. y *Eugerres* spp., resultando por tanto la fisura más pronunciada. (Figura 15b).

La fusión entre el E1 y la NU3 sólo se observó en *Diapterus* spp. Se detectaron dos patrones de ensanchamiento del E1 dentro de las especies: en el grupo *Diapterus* - *Eugerres* (excepto *E. plumieri*), con un ensanchado mínimo que le confiere una forma de canuto estrecho en *Eugerres* spp. y de gancho suave en *Diapterus* spp.; y por otra parte en el grupo *Gerres* - *Eucinostomus*, donde el E1 se dilata en su extremo proximal para formar un canuto amplio en *G. cinereus*, una “campana” en *E. currani*, *E. argenteus* y *E. melanopterus* y un gancho pronunciado en *E. dowii*, *E. gracilis*, *E. entomelas* y *E. gula* (15c).

El cartílago opistural, asociado al extremo posterior del notocordio (McDowall, 1999) fue evidente en la mayor parte de las especies y ubicado en dos posiciones con respecto al HV; en *E. axillaris* aparece en contacto con el hipural, mientras que en el resto de las especies, se ubicó alejado del HV, entre el primer radio caudal principal superior y el radio procurrente posterior. En *Diapterus* spp., *E. plumieri*, *G. cinereus*, *E. entomelas* y *E. gula* no se observó la presencia del cartílago OP (Figura 15d).

El foramen hipural se observó sólo en las especies de *Diapterus*, mientras que el foramen parahipural se presentó en todas las que se analizaron (Figura 14 A y B).

Se observó un engrosamiento diferencial de las estructuras HEM2 y el PH entre las diferentes especies, de esta forma en *Eugerres axillaris*, *E. currani* y *E. argenteus* la primera estructura es

de un mayor grosor que la segunda, mientras que en el resto de las especies ambas estructuras son un grosor similar (Figura 14 C, F, I).

Este mismo engrosamiento diferencial se observa entre E2 y E3, siendo este último de mayores proporciones en *E. currani*, *E. gracilis* y *E. argenteus*. En el resto de las especies las dimensiones de los epurales son equivalentes (Figura 14 F, E, I).

La espina hemal asociada al CP2 (= HEM2) presenta una dilatación en su extremo proximal cuyo origen abarca diferentes proporciones en la longitud de la misma. Así en las especies de los géneros *Diapterus* y *Eugerres*, así como en *E. argenteus* y *E. gula* el origen del ensanchamiento se sitúa en un punto menor a la mitad de la longitud de la HEM2; en las especies *E. currani* y *E. gracilis*, la dilatación abarca más de la mitad de la longitud de la espina, mientras que en el resto, el origen del ensanchamiento se ubica en el punto medio de la estructura (Figura 15e).

Columna vertebral.- Se observaron tres tamaños relativos en las zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales adyacentes al complejo caudal: grandes en el grupo *Diapterus* - *Eugerres*, moderadas en *E. gracilis* - *E. argenteus* y pequeñas en el resto de las especies (Figura 15f). Se observaron diferencias en la longitud de la espina neural del CP4 con respecto al propio centro vertebral. La extensión de la espina resultó ser más de 1.5 veces la longitud del CP4 en las especies de *Eugerres*; 1.5 veces en *Diapterus* spp., *E. entomelas* y *E. melanopterus*; la espina presentó dimensiones reducidas en el resto del grupo, siendo su longitud menor a 1.5 veces la del CP4.

El análisis de grupos resultante de la matriz multi-estado de datos binarios, de los caracteres estructurales del complejo caudal de las especies de Gerreidae bajo estudio (Tabla 7) produjo un fenograma en el que se aprecian dos grupos y una entidad aislada en $J= 0.20$ (Figura 16). El primer grupo (I) está conformado por las especies de *Diapterus* y *Eugerres*, formando a su vez subgrupos de afinidad intraespecífica: $\{(D. auratus - D. peruvianus) + (E. axillaris - E. plumieri)\}$. *G. cinereus* se presenta como una entidad aislada dentro de este grupo intergenérico. El segundo grupo (II) se encuentra conformado por las especies de *Eucinostomus*, con dos

subgrupos a su vez, configurados por $\{((E. dowii - E. entomelas)-E. gula) + (((E. currani - E. argenteus) - E. gracilis) - E. melanopterus)\}$.

Fase IV. Análisis filogenético. El análisis de parsimonia de las especies de *Eucinostomus* consideradas y los grupos fraternos representados por *Diapterus peruvianus*, *Eugerres axillaris* y *Gerres cinereus* (más un grupo externo hipotético), definidos inicialmente por 33 caracteres, permitió la exploración de las 34,459,425 topologías posibles de acuerdo a la fórmula: $(2n-3)!/(2^{n-2} (n-2)!)$ (Quicke, 1996: 62)

De entre todos los árboles posibles se obtuvieron 4 soluciones igualmente parsimoniosas (Figura 17), por medio del algoritmo de rama y enlace (“branch and bound”).

Una vez eliminados los caracteres no informativos: coloración de la membrana del músculo *dilator dorsalis* de la cámara branquial (28) y proporcionalidad entre la altura del cuerpo y la longitud patrón (31) (autapomorfias de *E. entomelas* y *E. gracilis*, respectivamente), los árboles con una longitud de 59 pasos presentaron los siguientes parámetros: índice de consistencia, CI= 0.66; homoplasia HI= 0.34; de retención RI= 0.71 y retención re-escalado RC= 0.47.

Las 4 topologías generadas son equivalentes en pares; así, los árboles filogenéticos 1-2 y 3-4 (Figura 17) son casi idénticos, diferenciándose *dentro* de cada par por la posición relativa de los grupos externos (hipotético y *D. peruvianus* - *E. axillaris*). La discordancia *entre* las topologías radica, principalmente, en la relación *E. argenteus* y *E. gracilis*; misma que está resuelta en el par 3-4, presentándose como una politomía en el par 1-2 (véase descripción del árbol adelante: filogenia de *Eucinostomus*).

Las listas de apomorfias, del cambio y diagnóstico de los estados de los caracteres, la longitud de las ramas y sus enlaces y el estado de los caracteres en los nodos de cada uno de los 4 árboles, se muestran en la salida de impresión del PAUP en el Apéndice 2.

Los árboles de consenso, obtenidos por las cuatro estrategias utilizadas (estricto, semiestricto, de mayoría y de Adams), fueron equivalentes, resaltando la resolución del clade *E. currani*- *E. melanopterus*, la politomía *E. argenteus* y *E. gracilis* y los linajes independientes

de las especies restantes (Figura 18).

Los valores de remuestreo (“bootstrap” y “jackknife”), presentados en cada nodo del árbol, los cuales fueron generados después de 100 simulaciones, apoyan de forma muy significativa la monofilia del género *Eucinostomus* (81% y 73%, respectivamente por técnica, para el nodo del grupo) y la consideración de *Gerres cinereus* como su grupo fraterno (96% y 97%, respectivamente). Los valores para los clades dentro del género fueron superiores a 60% en ambos casos (Figuras 19 y 20).

El tratamiento de los caracteres ordenados arrojó, igualmente, cuatro topologías de máxima parsimonia (no mostradas en el presente trabajo), que se diferencian *dentro* de sí, en la posición relativa de los grupos externos y *entre* sí por la resolución o no de la relación de los clades *E. gracilis* - *E. argenteus*, *E. dowii* - *E. entomelas* (con un árbol filogenético idéntico al par 1-2 de los caracteres no ordenados, Figura 17). Sin embargo los árboles de consenso (idéntica solución por las cuatro estrategias) y los de remuestreo, son totalmente congruentes con los resultantes en el tratamiento de los caracteres no ordenados.

En el presente estudio se optó por la solución que considera los caracteres no ordenados, por carecer de evidencia paleontológica y ontogenética para ordenar de manera objetiva los caracteres, además de la obtención de soluciones semejantes y equivalentes entre las topologías de parsimonia, consenso y de remuestreo, en ambas estrategias de análisis.

Análisis de los caracteres

1. Tamaño de las zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales. En *Eucinostomus* spp. se presentan dos estados relativos a su dimensión con respecto al cuerpo vertebral: mediano en *E. argenteus* y *E. gracilis* (estado de carácter= 2) y reducido en el resto de las especies del género + *Gerres cinereus* (1). En las dos especies fraternas restantes, su tamaño se consideró como grande (0).
2. Longitud de la espina neural (NEU) del centro preural 4 (CP4). La extensión de la NEU con respecto al CP4, presenta dos estados dentro de *Eucinostomus*: = 1.5 veces la longitud del CP4 en *E. entomelas* y *E. melanopterus* (+ *Diapterus peruvianus*)(1) y menor a 1.5 veces en

las restantes especies del género (+ *Gerres cinereus*) (2). Este carácter presenta una longitud > 1.5 veces en *Eugerres axillaris* (0).

3. Perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural (CP2). La morfología de esta estructura es muy variable en las especies de *Eucinostomus*, aunque consistente entre las especies frateras. Es de forma cóncava (0) en las especies *E. dowii*, *E. gracilis*, *E. melanopterus* y *E. gula* (+ especies frateras). En el conjunto *E. currani* - *E. argenteus* el perfil es recto (1), mientras que en *E. entomelas* el *dorsum* adquiere una forma sigmoidea (2).

4. Fusión entre el uroneural 1 (UN1) y el arco especializado del centro preural 2 (CP2). La fusión de estas estructuras del esqueleto caudal presenta tres diferentes niveles de consolidación: una fusión mayor a la mitad de la longitud de la estructura conformada por ambos elementos en las especies frateras *D. peruvianus* - *E. axillaris* y en *E. melanopterus* (0); una fusión menor a la mitad de tal longitud en *G. cinereus* (1) y una fusión o consolidación igual al punto medio de la longitud de la estructura conformada en todas las demás especies de *Eucinostomus* (2).

5. Fusión entre el epural 1 (E1) y la espina neural 3 (NEU3). El estado de fusión de estas estructuras se observa de manera completa en *D. peruvianus* (0) y no unidas las estructuras en el resto de las especies analizadas (1).

6. Ensanchamiento del epural 1 (E1). Este carácter tiene una dimensión relativa mayor en *Eucinostomus* spp. y *G. cinereus* (1), mientras que en las especies frateras *D. peruvianus* y *E. axillaris* su ensanchamiento no es tan evidente (0).

7. Forma del epural 1 (E1). *E. dowii*, *E. gracilis*, *E. entomelas*, *E. gula* y *D. peruvianus* presentan una morfología a manera de gancho (1); en las restantes del género, *E. currani*, *E. argenteus* y *E. melanopterus*, tiene forma de campana (2); mientras que en *G. cinereus* y *E. axillaris* esta estructura tiene forma de canuto (0).

8. Presencia evidente del cartílago opistural (OP). El OP asociado al extremo posterior del notocordio no es evidente en *E. gula*, *E. melanopterus*, *D. peruvianus* y *G. cinereus* (0). En las restantes *Eucinostomus* + *E. axillaris*, su presencia se observó invariablemente (1).

9. Posición del OP respecto al hipural 5 (HV). En las especies de *Eucinostomus* en las cuales el OP fue evidente, su posición se ubicó sobre el HV, entre el primer radio caudal principal y el radio procurrente posterior (1). En *E. axillaris* se localizó en contacto con el HV (0).

10. Número de radios procurrentes caudales (RP). La mayoría de las especies de *Eucinostomus* tienen una fórmula de 20-22 RP totales (2), por 23 o más de *E. currani* y *E. melanopterus* (1) y menos de 20 en las especies fraternas del género (0).

11. Presencia del foramen hipural (FP). Esta característica sólo se observó en *D. peruvianus* (0), presentándose la placa hipúrica consolidada en el resto de las especies aquí consideradas (1).

12. Longitud de la diastema caudal (DC). El grado de consolidación de la placa hipúrica, medida relativamente por la magnitud de la DC, es mayor o más alta en *D. peruvianus* y *E. axillaris* (su longitud es mayor a la mitad de la distancia entre el urostilo y el margen distal de la placa hipúrica) (0), reducida en *G. cinereus* y en las de *Eucinostomus* (1), con excepción de *E. gula* y *E. argenteus* donde es intermedia (su longitud es igual a la mitad de la distancia entre el urostilo y el margen distal de la placa hipúrica) (2).

13. Grosor relativo de la espina hemal 2 (HEM2) con respecto al parahipural (PH). Se observa una diferencia entre las dimensiones del engrosamiento: en *E. axillaris*, *G. cinereus*, *E. currani* y *E. argenteus* la HEM2 es de mayor grosor que el PH (0), mientras que en las restantes especies la HEM2 y PH son similares en su grosor (1).

14. Grosor relativo entre el epural 2 (E2) y epural 3 (E3). Se presenta un engrosamiento diferencial entre estas estructuras, siendo el E3 de mayor dimensión en *E. currani*, *E. gracilis*, *E. argenteus* y *E. melanopterus* (1). En el resto de las especies estas estructuras son de un grosor equivalente (0).

15. Dilatación de la espina hemal 2 (HEM2) asociada al centro preural 2 (CP2). Este ensanchamiento del extremo proximal de HEM2 se origina en un punto diferente de la propia longitud de la espina. En las especies *E. gula* y *E. argenteus*, así como en las especies fraternas, la dilatación se origina en un punto menor a la mitad de la longitud del HEM2 (0); en *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. melanopterus* el ensanchamiento se origina en el punto

medio de la longitud de la HEM2 (2); mientras que en *E. currani* y *E. gracilis*, la dilatación se origina en un punto mayor al punto medio de su longitud y por tanto, abarca más de la mitad de la longitud de HEM2 (1).

16. Morfología del preorbital. *E. axillaris* es la única que presenta aserraciones en el preorbital (0), en el resto de las especies es liso (1).

17. Morfología del preopérculo. En *E. axillaris* y *D. peruvianus* el preopérculo tiene aserraciones (0) y es liso en las restantes (1).

18. Presencia de barras o líneas oscuras en el cuerpo. En el estado adulto sólo *E. axillaris* y *G. cinereus* presentan una coloración con barras o líneas sobre un fondo plateado (0); en las restantes la coloración del cuerpo es uniforme (1), sin barras o líneas (horizontales o verticales).

19. Primer par de pterigióforos anales unidos y formando una estructura en forma de cono. Ésta es una sinapomorfia del género *Eucinostomus* (1), en el resto de los gerréidos los pterigióforos no forman una estructura en forma de cono (0).

20. Número de elementos (radios y espinas) de la aleta anal. En *D. peruvianus* y *E. axillaris*, presentan más de 10 elementos anales (0), mientras que en el resto este número es igual a 10 (1).

21. Número de branquiespinas en el primer arco branquial. En *D. peruvianus*, *E. axillaris* y *E. melanopterus* este número es mayor que 8 (0), mientras que en *G. cinereus* y en las de *Eucinostomus* este número no es mayor que 8 (1).

22. Longitud relativa de la aleta pectoral. *G. cinereus* y *D. peruvianus* presentan una aleta pectoral cuya longitud alcanza el orificio anal (0), en el resto de los gerréidos dicha aleta no alcanza el ano (1).

23. Longitud de la segunda espina anal. En *D. peruvianus* y *E. axillaris* la longitud de la segunda espina anal es mayor que la longitud de la tercera e igual o más grande que la longitud de la base de la aleta anal (0), no alcanza tales dimensiones en *Eucinostomus* spp. y *G. cinereus* (1).

24. Morfología del surco premaxilar. En *G. cinereus* el surco premaxilar es casi circular, con una anchura casi igual a su longitud (0); en *Eucinostomus* spp. el surco es más largo que ancho (1).
25. Presencia de escamas en la parte anterior del surco premaxilar. Esta característica se observa sólo en *E. gula* (0); en el resto de las especies no se presenta este carácter (1).
26. Altura del cuerpo. El cuerpo es proporcionalmente alto en las especies *D. peruvianus*, *E. axillaris* y *E. gula*, donde su proporción es al menos 2.5 veces la longitud patrón (0), es poco más esbelto en el resto de las especies (1).
27. Coloración de la porción distal de la aleta dorsal. En *E. currani* y *E. melanopterus* el ápice de la aleta dorsal es de color negro (1) y sin pigmentación oscura en el resto de las especies (0).
28. Presencia de una mancha oscura sobre la membrana del músculo dilator dorsal de la cámara branquial. En *E. entomelas* se presenta una mancha de color negro en esta membrana (1), misma que se encuentra sin pigmento en las restantes especies (0).
29. Número de escamas en la línea lateral. En las especies de *Eucinostomus* y *G. cinereus* este número es de al menos 40 (1), mientras que en *D. peruvianus* y *E. axillaris* es menor de 40 (0).
30. Aleta dorsal tricolorada. *E. currani* y *E. melanopterus* son las únicas que presentan un patrón de coloración tricolor en la aleta dorsal (1); en el resto la aleta dorsal presenta una pigmentación más o menos uniforme (0).
31. Proporción entre la longitud patrón y la altura del cuerpo. Esta proporción de la longitud patrón con respecto a la altura del cuerpo es 3.0 veces mayor en *E. gracilis* (1) y menor en el resto (0).
32. Longitud relativa de la segunda espina dorsal. Este elemento de la aleta dorsal presenta una longitud mayor a la distancia entre el hocico y el margen posterior de la órbita ocular en *D. peruvianus* y *E. axillaris* (0) y no alcanza semejante proporción en *Eucinostomus* spp. y *G. cinereus* (1).

33. Presencia de dientes faríngeos molariformes. *E. axillaris* tiene esta característica (0), la cual no se presenta en el resto del conjunto de Gerreidae considerado (1).

Filogenia de *Eucinostomus*

Las relaciones filogenéticas de las especies de *Eucinostomus* y los grupos hermanos de Gerreidae, en el presente estudio, están sostenidas por 12 sinapomorfias estrictas (ci= 1.0) comunes entre las cuatro topologías encontradas por el análisis de parsimonia (Figura 21). Las sinapomorfias estrictas son los siguientes caracteres : (6) Ensanchamiento del epural 1 (E1); (9) Posición del OP respecto al hipural 5 (HV); (10) Número de radios procurrentes caudales (RP); (14) Grosor relativo entre los epurales 2 (E2) y 3 (E3); (17) Morfología del preopérculo; (19) Primer par de pterigióforos anales unidos y formando una estructura en forma de cono; (20) Número de elementos (radios y espinas) de la aleta anal; (23) Longitud de la segunda espina anal; (27) Coloración de la porción distal de la aleta dorsal; (29) Número de escamas en la línea lateral; (30) Aleta dorsal tricolorada y (32) Longitud relativa de la segunda espina dorsal.

Seis de estas sinapomorfias sostienen al clade *G. cinereus* - *Eucinostomus* spp.: 6, 17, 20, 23, 29 y 32. Se postula, en consecuencia, a *G. cinereus* como el grupo hermano del género *Eucinostomus*. Las sinapomorfias 9 y 19, definen la monofilia de *Eucinostomus*, apoyada por las homoplasias: (4) fusión entre el uroneural 1 (UN1), el arco especializado del centro preural 2 (CP2) y (24) Morfología del surco premaxilar.

La sinapomorfia 14 y la homoplasia (15) Dilatación de la espina hemal 2 (HEM2) asociada al centro preural 2 (CP2), soportan la monofilia del clade *E. currani* - *E. melanopterus* + *E. gracilis*, *E. argenteus*. Las especies hermanas *E. currani* - *E. melanopterus* son, a su vez, el único clade resuelto dentro del árbol filogenético y se encuentra sostenido por las sinapomorfias 10, 27 y 30.

En este linaje de especies hermanas, *E. melanopterus* es definido por las homoplasias: 2, 4, 15 y 21. Las otras especies están definidas de la forma siguiente: *E. argenteus* por las homoplasias 12 y 15; *E. entomelas* por las homoplasias 2 y 3 y *E. gula* por las

homoplasias 12, 15 y 26. Las ramas internas que sostienen, a partir de los nodos respectivos, el esquema intragenérico son apoyadas por las homoplasias 15 y 8 (código y definición de caracteres como arriba y en Tabla 24).

Las matrices de homoplasia de las cuatro soluciones (Tabla 25) fueron combinadas en una “matriz de consenso” de homoplasias, mediante la simple sumatoria pareada de las homoplasias por especie. Esta última matriz (Tabla 26) indica que la mayoría de las homoplasias están asociadas entre los grupos fraternos *D. peruvianus* - *E. axillaris* y las restantes especies. De esta forma, 28 homoplasias de un total de 148 presentadas en *D. peruvianus* (sumatoria de la comparación pareada) son compartidas por esta especie tanto con *E. melanopterus* como con *E. gula*. El máximo número de homoplasias (32, Tabla 26), se presentó entre *E. axillaris* y *E. melanopterus*. Esta última especie es la que más caracteres homoplásicos comparte con el resto de las especies del género *Eucinostomus*: 16 en total de una comparación pareada. *E. entomelas* resultó la especie con menos homoplasias totales con 32. En este sentido resalta la separación de las especies de *Eucinostomus* según el número de homoplasias presentadas y su distribución en cada vertiente oceánica: menor cantidad de homoplasias en las especies del Pacífico con respecto a aquellas que habitan en el Atlántico.

Fase V. Análisis Biogeográfico. Las especies de *Eucinostomus* de las costas del océano Pacífico presentan los siguientes patrones de distribución: *E. dowii* se distribuye desde la Bahía de San Diego, California hasta Panamá, incluyendo al Golfo de California e Islas Galápagos. Por su parte, *E. currani* tiene un ámbito de distribución desde la costa occidental de Baja California hasta El Callao, Perú, incluyendo el Golfo de California e Islas Galápagos. *E. entomelas*, se localiza desde Bahía Magdalena, BCS hasta Guayaquil, Ecuador, incluyendo la parte sur del Golfo de California. Finalmente, *E. gracilis* se encuentra desde Bahía Magdalena, hasta el norte de Perú, incluyendo la porción meridional del Golfo de California (Zahuranec, 1967; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997; Figura 22).

Su ubicación dentro del esquema de endemismos por región y provincia, de acuerdo a lo anterior se establece de la siguiente manera (*sensu* Briggs, 1974); *E. dowii*: regiones de California

y del Pacífico Oriental, con sus provincias de San Diego y de Cortés y Mexicana, Panámica e Islas Galápagos, respectivamente. La especie *E. currani* se distribuye dentro del mismo esquema anterior. *E. entomelas* habita exclusivamente en las provincias Mexicana y Panámica, mientras que *E. gracilis*, concordante con la especie anterior se distribuye adicionalmente en la provincia de las Islas Galápagos.

En el océano Atlántico, las especies se distribuyen de la siguiente manera: *E. argenteus* tiene su límite septentrional en Nueva Jersey y hasta Río de Janeiro en el sur, incluyendo las islas Bermudas, costas del Golfo de México y las Antillas. *E. gula* se distribuye desde Carolina del Norte hasta el Puerto de Natal, Brasil, incluyendo las Islas Bermudas, Golfo de México e islas del Caribe. Por su parte, *E. melanopterus* se distribuye en el Atlántico occidental, desde la parte norte del Golfo de México hasta Río de Janeiro, incluyendo Florida, las Islas Bermudas y las Antillas (excepto Bahamas); mientras que en el Atlántico oriental su distribución es desde las Islas del Cabo Verde hasta Angola. *E. jonesii* se distribuye desde Florida hasta Salvador, Brasil, incluyendo las Islas Bermudas y las Antillas (Randall y Vergara, 1977; Robins *et al.*, 1986; Böhlke y Chaplin, 1993; Figura 23). En la Tabla 27 se condensa la información relativa a la distribución latitudinal de *Eucinostomus* spp.

Su ubicación dentro del esquema de endemismos por región y provincia, de acuerdo a lo anterior es la siguiente: *E. argenteus* se distribuye en la Región de Carolina y en las tres provincias de la Región del Atlántico occidental: Caribeña, de Brasil y de las Indias Occidentales (Antillas). *E. gula* se corresponde con una afinidad similar a la anterior; *E. melanopterus*, por su parte, se distribuye en las regiones zoogeográficas de Carolina y del Atlántico occidental, además de ser el único representante de la provincia de África occidental de la Región del Atlántico oriental. Finalmente, *E. jonesii* se localiza exclusivamente en las tres provincias de la región del Atlántico occidental.

Las especies consideradas en el presente análisis como grupos frateros exhiben los siguientes patrones de distribución: *Gerres cinereus* de la costa del Pacífico se distribuye desde Bahía Magdalena a Perú, incluyendo la parte centro-sur del Golfo de California y las

Islas Galápagos. En el océano Atlántico se conoce desde las Bermudas, Florida, Golfo de México, Bahamas, islas del Caribe hasta Panamá, Colombia y Brasil. *Eugerres axillaris* se distribuye desde Bahía Magdalena hasta Guatemala, incluyendo la parte sur del Golfo de California. *Diapterus peruvianus* tiene su ámbito geográfico desde Bahía Magdalena a Perú, incluyendo la porción centro-sur del Golfo de California (Curran, 1942; De La Cruz Agüero *et al.*, 1997) (Figura 24).

Sus afinidades zoogeográficas, de acuerdo al esquema adoptado en el presente, quedan de la siguiente manera: *Gerres cinereus*, Región del Pacífico Oriental con sus tres provincias. En el océano Atlántico occidental en la Región de Carolina y en las tres provincias de la región del Atlántico occidental: Caribeña, Brasileña y de las Indias Occidentales. *Eugerres axillaris* se conoce exclusivamente en las provincias Mexicana y Panámica. *Diapterus peruvianus* se distribuye de manera casi similar a la anterior y está presente en sus tres provincias: Mexicana, Panámica y de Islas Galápagos.

Estos esquemas se tradujeron en la matriz de endemismos (Tabla 9: regiones y provincias zoogeográficas x taxa) y fueron analizados por medio del método de la simplicidad de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés). El PAE, bajo la opción de rama y enlace (“branch and bound”), produjo una solución parsimoniosa con una longitud de 12 pasos y un índice de consistencia, CI= 0.92. El cladograma de área obtenido es, por tanto, la única topología posible, por lo que no se buscaron soluciones por consenso. En el cladograma se aprecian dos clades, que se corresponden con la regionalización zoogeográfica por vertiente oceánica (Figura 25).

En el clade del Pacífico, definido por las sinapomorfias representadas por *E. currani* y *E. dowii*, las provincias Mexicana y Panámica se encuentran resueltas por la apomorfia conformada por las especies *Eugerres axillaris* y *Eucinostomus entomelas*. La provincia de Islas Galápagos se une a este clade por medio de *Diapterus peruvianus*, *Gerres cinereus* y *E. gracilis*. Una dicotomía resuelta parcialmente en esta topología son las provincias de Cortés y de San Diego.

En el clade Atlántico, definido por la presencia de *E. melanopterus*, se presenta una

tricotomía conformada por las tres provincias de la región occidental: Caribeña, de Brasil y de las Antillas, con la sinapomorfia representada por *E. jonesii*. La región de Carolina se une a esta tricotomía por medio de las especies *Gerres cinereus* (una clase de “homoplasia” entre los clades), *E. argenteus* y *E. gula*. La provincia de África Occidental del Atlántico oriental se presenta como una entidad aislada.

La matriz de trazos por taxa, resuelta por el análisis de la compatibilidad de trazos CTA (por sus siglas en inglés) produjo dos cliques con 8 y 10 trazos respectivamente. Siete trazos, los de las especies *D. peruvianus*, *Eugerres axillaris*, *E. gracilis*, *E. entomelas*, *E. argenteus*, *E. gula* y *E. jonesii*, resultaron comunes en los dos cliques. *Gerres cinereus* es la única del clique menor ausente en el clique con mayores trazos. El cladograma de área del mayor clique se ilustra en la Figura 26.

La relación entre las áreas sugerida por el clique más largo se postula como la representación de un trazo generalizado que representa una biota ancestral Atlanto-Pacífico oriental (el trazo EP - EA, por sus siglas en inglés, de Rosen, 1976). El patrón de distribución del único trazo ausente del clique mayor, la especie *G. cinereus*, aunque dentro de los límites de algunos de los trazos individuales, puede ser explicado en términos de dispersión, extinción y/o ausencia de datos de recolecta. ☞

DISCUSIÓN



Más allá de las necesidades de la sistemática ictiológica “pura”, el conocimiento detallado de las propiedades biológicas de los organismos es esencial en áreas aplicadas por ejemplo, como la determinación de las existencias (*stocks*) pesqueras y las evaluaciones de impacto ambiental en las modificaciones de hábitat por los desarrollos y actividades humanas (Lundberg y McDade, 1990; Vecchione *et al.*, 2000)

La destrucción y alteración de los hábitats, con su corolario la pérdida de biodiversidad, es un síntoma del deterioro ambiental a escala global. En esta crisis de la diversidad biológica, donde las estimaciones más conservadoras establecen que sólo el 30% de las especies existentes han sido descritas, aumenta la preocupación sobre si las restantes 5 millones de especies inéditas estimadas podrían conocerse antes de su extinción (Winston, 1999).

Los esfuerzos para revertir esta tendencia deben de ser sostenidos y multidisciplinarios (Helfman, 1997), buscando la integración de los conocimientos biológicos y sociológicos con las prioridades económicas y de ética ambiental, para una mejor definición de las políticas de administración y manejo de los recursos naturales.

Las reconstrucciones filogenéticas e histórico-biogeográficas tienen importantes implicaciones concernientes al conocimiento de la biodiversidad y conservación de las biotas, apoyando la evaluación de la dinámica evolutiva de las especies y de los cambios ecológicos de las comunidades (Bermingham *et al.*, 1997). Específicamente, los procedimientos y métodos filo-biogeográficos se han propuesto como una herramienta para la identificación de áreas prioritarias para la conservación y protección de especies en riesgo (Grehan, 1993; Ornelas, 1998; Morrone, 1999; véase también Craw *et al.*, 1999: 163).

Así, estas reconstrucciones filo-biogeográficas se incorporan en índices de biodiversidad que enfatizan la singularidad comparativa de los distintos grupos de especies, obteniendo medidas de diversidad taxonómica que pueden, de manera objetiva, identificar áreas prioritarias de

conservación (e.g. Morrone y Espinosa, 1998; Luna Vega *et al.*, 1999).

En esta cadena de la descripción, definición y ordenación natural de los taxa, de las propuestas de posibles ancestros, establecimiento de filogenias, explicaciones causales de la evolución y la aplicabilidad de las reconstrucciones filogenéticas y biogeográficas, los museos y colecciones biológicas de referencia juegan un papel de una importancia preponderante. Luego, los desafíos de la riqueza de especies, conllevan aún más a la formación, mantenimiento y fomento de las colecciones científicas, consideradas como una parte medular de la investigación e información sobre biodiversidad (Llorente *et al.*, 1999).

Los museos y colecciones científicas contienen información esencial para el sustento de las hipótesis en biología comparada y de estudios posteriores encauzados a detener los procesos de extinción y el establecimiento de políticas de manejo y aprovechamiento racional (Whitehead, 1990; Llorente *et al.*, 1999). Su utilización en el campo de la biología no es exclusiva de los taxónomos, sino también de los conservacionistas, biogeógrafos, ecólogos y genetistas poblacionales. Son reservorios y custodios de los especímenes susceptibles de estudios para las generaciones futuras y al mismo tiempo, centros de difusión y extensión del conocimiento (Navarro y Llorente, 1994).

Sin embargo, en una doble paradoja para los propósitos de la conservación y manejo de la biodiversidad, los taxónomos y por consecuencia la sistemática, son considerados como una “especie en peligro” (Whitehead, 1990; Anónimo, 1991; Scheltema, 1996). Una tendencia infortunada que también habrá que revertir, interesando y atrayendo a más jóvenes biólogos a la investigación en los museos y colecciones biológicas, ya que cuando se haya perdido el interés por el trabajo taxonómico-sistemático, se estará hablando de la muerte de la biología como una disciplina (Nelson, 1987).

Fase I. Interpretación de las relaciones taxonómicas de *Eucinostomus argenteus*, *E. dowii* y *E. entomelas*. Las especies emparentadas y con distribuciones concurrentes, a menudo exhiben diferencias morfológicas, fisiológicas o de conducta, relacionadas funcionalmente con los hábitos alimentarios y la locomoción. De esta forma, las comparaciones morfológicas entre

taxa relacionados proporcionan información importante no sólo para los especialistas orientados a la sistemática y clasificación taxonómica, sino para aquellos estudios enfocados a determinar la utilización de los recursos y la estructura comunitaria (Uiblein *et al.*, 1998). La consideración de las variaciones ecofenotípicas en las comparaciones morfológicas permite una evaluación más concisa de las capacidades de una especie para explotar un cierto nicho ecológico y al mismo tiempo, la exploración de los patrones históricos y los procesos de especiación relacionados con las distintas condiciones del ambiente (Wainwright, 1991).

En el grupo de los peces, son conocidas las variaciones que las diferentes partes del cuerpo experimentan a lo largo de la vida del organismo. Su importancia se debe a que dichas variaciones fenotípicas son el reflejo de las características genotípicas y la influencia ambiental que experimenta cada individuo (Perrotta *et al.*, 1990). De esta forma la variación morfométrica de las especies se ve influenciada por la alometría, alterando las proporciones corporales de acuerdo a la talla de los organismos, por lo que el efecto del crecimiento debe ser eliminado en los estudios morfométricos (Creech, 1992). En el presente estudio se utilizaron especímenes adultos por especie, dentro de un intervalo de talla equivalente y reducido, transformando los caracteres por su logaritmo natural para normalizar su distribución (Guenette *et al.*, 1992) y sin incluir la LP en los análisis de VC. Los propósitos de clasificación de las especies por medio del análisis de variables canónicas, de igual manera, moderan las restricciones estadísticas de la naturaleza de los datos (excepto en la presencia de datos extremos y la homogeneidad de las matrices de variancia-covariancia) (Tabachnick y Fidell, 1989), buscándose funciones de clasificación con una mayor certidumbre de clasificación porcentual con el menor número de variables incluidas.

Las bases en las cuales se ha propuesto la sinonimia de *E. dowii* con *E. argenteus*, en principio pueden deberse a la propia diagnosis de *E. argenteus*, cuya descripción original fue breve, basada en organismos pequeños (el lectotipo presenta una longitud patrón de 39 mm) y sin una figura anexa. La siguiente descripción de la especie por uno de sus autores (Girard, 1858), incluía erróneamente una ilustración de la especie *E. gula* y presumiblemente, según Curran

(1942), estaba basada en individuos pertenecientes a más de una especie. Este último autor, cuya disertación doctoral es la revisión más reciente en donde se haya comparado material de ambas costas de América, después de medir alrededor de 200 especímenes no encontró diferencias, incluso a nivel subespecífico, por lo que hizo sinónima a *E. dowii* con la especie atlántica *E. argenteus*. Sin embargo, se ha demostrado a su vez, que el material del Pacífico analizado por Curran (1942) era en realidad una mezcla de *E. dowii* y *E. entomelas* (Zahuranec, 1967).

Las mediciones realizadas por Curran (1942): profundidad del cuerpo (máxima y mínima), longitud cefálica, longitud de las aletas pélvica y pectoral, longitud de la segunda espina anal, diámetro ocular, longitud del surco premaxilar y de la mandíbula superior, fueron tratadas como proporciones de la longitud estándar o cefálica, según correspondiera. De estos caracteres y aunque no son estrictamente comparables, sólo la profundidad del cuerpo y el diámetro ocular se encuentran entre las variables morfométricas de mayor aporte a las VC del presente estudio (ACu y D_{Io} en Tabla 13).

Curran (1942) no indicó los métodos utilizados para la comparación de las mediciones realizadas en su trabajo; sin embargo es posible inferir de su tabla 1 (Curran, 1942: 33), que la variabilidad de las proporciones corporales por especie fueron comparadas subjetivamente (e.g., examen visual de los datos de dicha tabla).

El uso de índices o proporciones basados en un estimador de longitud (en este caso longitud patrón y cefálica) ha sido ampliamente discutido y desestimado con mayor énfasis en los estudios morfométricos (Atchley, 1978; Atchley *et al.*, 1976; Atchley y Anderson, 1978). Y no obstante que, no se hayan empleado métodos de análisis estadísticos, con resultados en sí mismo espurios debido a la utilización de proporciones corporales, la amplitud del intervalo de talla considerado por Curran (1942) para el caso de *E. argenteus* (18 mm - 175 mm para sus ejemplares del Pacífico y 10 mm - 138 mm para los del Atlántico) invalidan cualquier comparación objetiva de los materiales biológicos. Por tanto, las bases utilizadas para hacer sinónimos a *E. dowii* y *E. argenteus* se encuentran sobrestimadas.

El presente análisis estadístico multifactorial de las variables morfométricas, entre individuos pertenecientes a diferentes localidades geográficas e identificados como: *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. argenteus*, indica que estas tres especies se separan claramente por sus diferencias en el espacio morfométrico multifactorial, confirmando en principio las conclusiones de trabajos recientes para el caso del conjunto *E. dowii* - *E. entomelas* (Zahuranec, 1967; Yáñez Arancibia, 1980; De La Cruz Agüero y Galván, 1993). Los resultados obtenidos por Jiménez Rosenberg (1998) quien no encontró diferencias morfométricas entre larvas y juveniles (<30 mm) de ambas especies, pueden deberse al reducido número de variables utilizadas, al análisis monofactorial utilizando proporciones corporales y a la naturaleza de las muestras (e.g. sin. series ontogenéticas de parentela - progeñie controladas).

La identificación de las especies de *Eucinostomus* tradicionalmente se ha hecho con base en la coloración del cuerpo y la aleta dorsal, la profundidad del cuerpo y la longitud de la segunda espina anal (e.g. Bussing, 1995; Tapia y Ayala, 1996). El estado de preservación de los individuos, la pérdida de coloración y el solapamiento de los caracteres morfométricos entre las especies, dificultan su correcta identificación (De La Cruz Agüero y Galván, 1993).

Basado en los resultados del análisis de variables canónicas, los caracteres LDi, LBa y L2a resultan el subconjunto que proporciona el mayor porcentaje de clasificación de las especies: 89% para *E. dowii*, 96% en el caso de *E. entomelas* y 72% para *E. argenteus* (87.5% promedio). En el presente caso tres ecuaciones de clasificación, una por cada especie, pueden ser derivadas del AVC con la precisión porcentual arriba estimada:

$$C1 = -132.5 + 13.531(LDi) + (-6.935(L2a)) + 10.07(LBa) = E. dowii$$

$$C2 = -137.8 + 15.984(LDi) + (-4.658(L2a)) + 7.387(LBa) = E. entomelas$$

$$C3 = -97.7 + 8.5805(LDi) + (-2.6864(L2a)) + 7.8727(LBa) = E. argenteus$$

Para identificar un espécimen en particular las tres ecuaciones deben ser calculadas, indicándose la identidad por aquélla en la que se obtenga el mayor valor. Es de hacer notar que la talla de los individuos utilizada no refleja la estructura poblacional, debido al intervalo de LP utilizado (70.9 - 131.7 mm), de tal forma que las presentes funciones

de clasificación eventualmente no puedan ser aplicables a peces de menores tallas por el efecto de la alometría.

Fase II. Análisis de la variabilidad morfométrica de *Eucinostomus* spp. La variación morfológica en talla y forma tiene significados fisiológicos, ecológicos y taxonómicos. Como resultado de esto, se han intentado descomponer los factores de la variación asociada con la talla, *v. gr.* crecimiento alométrico, de aquellos asociados con la forma. El uso de intervalos de tallas restringidos y de técnicas complementarias de transformación y normalización de datos (Reist, 1986), si bien se reconoce que no eliminan del todo el sesgo alométrico, producen resultados razonables en la remoción del efecto de la talla en los análisis morfométricos (Schaefer, 1990; Creech, 1992; Austin *et al.*, 1999). En el presente caso, las correlaciones canónicas obtenidas de los ACV demuestran la existencia de una estructura estadística no espuria entre las variables morfométricas y las especies. Por otra parte, la exclusión de la longitud patrón (LP) en los análisis morfométricos, no obstante el intervalo de talla utilizado, contribuyó a la consolidación de tal estructura.

Además de la talla, el sexo y la diferenciación geográfica resultan los factores principales a considerar en los estudios de la variación poblacional (Thorpe, 1983; Creech, 1992). La ausencia de dimorfismo sexual en *Eucinostomus* (Zahuranec, 1967) permitió en el presente caso analizar los ejemplares sin tratar los sexos por separado. Por otra parte, se ha demostrado que la morfología de los peces teleósteos se ve influenciada por los factores ambientales (Fleming *et al.*, 1994; Corti *et al.*, 1996), especialmente el cambio latitudinal del régimen de temperaturas (Barlow, 1961). Debido a lo anterior y buscando un mayor rigor en la comparación de la “integridad taxonómica” fenética, los análisis se realizaron sin considerar a los ejemplares de acuerdo a sus localidades de recolecta. Con esto se permitió que el clinal o variación geográfica, de existir entre las poblaciones de las especies recolectadas, incrementara la covariancia dentro de cada grupo-localidad, causando así una reducción en la variancia entre los grupos-especie considerados y por lo tanto, una reducción en la discriminación entre dichas especies por los ACV. En este mismo sentido, la estrategia de utilizar dos técnicas estadísticas diferentes entre

sí (clasificación y ordenación) se realizó buscando evaluar la “congruencia taxonómica” de los resultados (*sensu* Crisci y López, 1983).

Los resultados del ACV, cuando se incluyeron todas las especies en las comparaciones morfométricas, indican la existencia de diferencias significativas en el espacio morfométrico multifactorial. El porcentaje de clasificación global del ACV, superior al 80% , sobrepasa el nivel de separación taxonómica utilizado en la separación a nivel de subespecie (Amadon, 1949; Orthmeyer *et al.*, 1995). El tratamiento por vertiente, de igual manera, arrojó resultados significativos con porcentajes superiores al 85% de clasificación correcta. Los casos de menor porcentaje de clasificación correcta y menores distancias entre los centroides (aunque estadísticamente significativos) se presentan entre los conjuntos *E. argenteus* - *E. gula* y *E. argenteus* - *E. jonesii*. Estas especies han sido consideradas como las que presentan mayor dificultad para su identificación (Matheson y McEachran, 1984) y de hecho, algunos autores han cuestionado la validez de *E. jonesii* (Randall y Vergara, 1977; Böhlke y Chaplin, 1993). Matheson y McEachran (1984), en un estudio preliminar sobre la morfología externa del complejo taxonómico *Eucinostomus argenteus*, concluyeron que existen cuatro distintos morfotipos dentro de este complejo, para los que aportan una diagnosis preliminar. Estas cuatro especies reconocidas son: *E. argenteus*, *E. gula*, *E. jonesi* y *E. harengulus*.

Estos autores, basados en estudios de la variación geográfica y ontogenética, en ese momento en proceso y aparentemente nunca publicados (Matheson y McEachran, 1984: 900), redefinen y diagnostican a *E. argenteus* (*sensu* Curran, 1942; Randall y Vergara, 1977) como *E. harengulus* Goode y Bean, 1879 y viceversa. Existe la posibilidad, de que los especímenes incorrectamente clasificados en el presente análisis, entre *E. gula* y *E. argenteus* (13 considerando el análisis global y 14 incluyendo sólo los ejemplares del océano Atlántico), se correspondan con el morfotipo intermedio: *E. argenteus* - *E. gula* detectado por Matheson y McEachran (1984). Sin embargo, no se han aportado evidencias fehacientes que sustenten la redefinición de la especie *E. argenteus* y el reconocimiento del sinónimo *E. harengulus* como especie válida (*e.g.* Matheson, 1983; Matheson y McEachran, 1984; véase adelante).

El número reducido de ejemplares de *E. jonesii* (11 en total) en el presente estudio, aunque no afectó de manera significativa sus porcentajes de clasificación, debe tener efectos en la conformación de las matrices de covariancia entre especies. Shaklee y Tamaru (1981) han demostrado que en los análisis multifactoriales cuando la muestra es menor a 15, la separación de las especies se vuelve dependiente de los individuos usados en los análisis y por tanto, no es representativa de las diferencias entre las poblaciones. Se puede suponer entonces, que se podría esperar un mejor porcentaje de clasificación, con la inclusión de un mayor número de ejemplares.

El tratamiento de los ACV por vertiente reconfirma el resultado del análisis global y establece una separación significativa entre las formas reconocidas como válidas, con mayor porcentaje de clasificación correcto para las especies del océano Pacífico (90%). La “integridad taxonómica” morfométrica, a partir de la comparación pareada de las especies, confirma de igual manera que la dificultad en la identificación de las especies es un resultado de la subjetiva y algunas veces incorrecta aplicación e interpretación de los caracteres utilizados en las claves taxonómicas (De La Cruz Agüero y Galván, 1993).

Los patrones de dispersión morfológica resultantes del análisis de componentes principales, ACP, confirman la composición intragenérica de *Eucinostomus*, producida por los ACV, resultando parcialmente congruente (debido a las especies consideradas) con los resultados de Matheson y McEachran (1984) para el conjunto Atlántico. El ACP separó de manera efectiva los aspectos de la talla, siendo aquellos caracteres asociados con la profundidad del cuerpo los más importantes en el contexto de la forma. La relación entre las características morfométricas y la utilización de los recursos, ha sido documentada en la ecomorfología de peces (*e.g.* Gatz, 1979; Uiblein *et al.*, 1998; Dynes *et al.*, 1999), puesto que estas propiedades morfológicas proveen evidencia de las funciones ecológicas y dan sustento a las predicciones sobre los nichos ecológicos (Bronte *et al.*, 1999). Actualmente, debido a la carencia de información biológica sobre la mayor parte de las especies consideradas, no es posible realizar inferencias sobre los caracteres morfométricos y su posible relación con sus hábitos y hábitats.

La demostración de la estabilidad fenotípica de las especies respecto de las variables consideradas, no obstante las dos estrategias de análisis empleadas, la intervención del probable efecto de la variación geográfica en dichas variables y los análisis independientes, con los que se comparte el protocolo de mediciones morfométricas y análisis estadísticos (v.g. ACP), sugiere una estructura e integridad taxonómica dentro del género. De esta forma, los presentes análisis multifactoriales de las afinidades fenéticas de *Eucinostomus* spp., apoyan la composición específica del género reconocida en el presente trabajo, para ambas vertientes del continente americano.

Sobre la validez de *E. harengulus* Goode y Bean

Matheson (1983) y Matheson y McEachran (1984) propusieron la identidad de los ejemplares de *Eucinostomus argenteus* mayores a 40 mm como *Eucinostomus harengulus*. De acuerdo a sus conclusiones, todos los especímenes con un cuerpo relativamente alto, aunque no como en *E. gula* (2.73 a 3.0 veces en la LP vs 2.42 a 2.62 en la LP, respectivamente) y con el surco premaxilar constreñido por escamas pertenecerían a la especie *E. argenteus* (*sensu* Matheson y McEachran, 1984; en adelante = M&M) mientras que los ejemplares sin el surco premaxilar constreñido por escamas serían exponentes de la especie *E. harengulus* (*sensu* M&M) y no de *E. argenteus* (*sensu* Curran, 1942; Randall y Vergara, 1977; etc.). Los autores sostienen que además de la evidencia presentada (en Matheson y McEachran, 1984), otros estudios de la variación ontogenética y geográfica dentro de estas especies, en proceso y elaborados por el primer autor, aportarían mayores pruebas de la composición del complejo, perfeccionarían la diagnosis de cada una de las componentes y clarificarían la taxonomía del mismo (*Studies of geographic and ontogenetic variation within these species currently being conducted by senior author will further test the four-species hypothesis, refine the diagnosis of each species, and clarify the taxonomy within this complex*. Matheson y McEachran, 1984: 900)

Se puede suponer que tales estudios se refieren a los realizados en el desarrollo de la tesis doctoral de R.E. Matheson (1983), a la fecha aún sin publicar (*¡ad similitudinem*: Curran, 1942; Zahuranec, 1967!). De esta forma, aquí se analiza la evidencia presentada por estos autores sobre la

validez de *E. harengulus* (e.g. Matheson (1983) y Matheson y McEachran, 1984).

Matheson (1983) argumenta que los organismos detectados entre el intervalo de talla *E. gula* - *E. argenteus* (*sensu* Curran, 1942) y con el surco premaxilar cruzado por escamas no se correspondían con ninguna de estas especies, por lo que inicialmente los denominó “intermedios” (“i”). La comparación de estos ejemplares intermedios con los sintipos de *E. argenteus* (USNM 8159 y 201674) arrojó una correspondencia entre ambas formas, de acuerdo a la comparación pareada de los caracteres: altura del cuerpo, base de la aleta anal, profundidad del pedúnculo caudal, longitud de la última espina anal y escamas en la línea lateral (de un total de 19 variables originalmente usadas en los análisis taxonómicos (Matheson, 1983: 152-156)). El hecho de que los sintipos no presenten el surco premaxilar constreñido por escamas³ llevó a Matheson (1983) a postular que los organismos adultos de *E. argenteus* (M&M) desarrollan subsecuentemente este carácter y una altura de cuerpo relativamente alta. Puesto que el autor (= Matheson, 1983) utilizó los criterios de Curran (1942) para identificar a las especies en su trabajo, no elaboró una serie ontogenética controlada de laboratorio de *E. argenteus* (*sensu* M&M o Curran, 1942) y los sintipos analizados no superan los 40 mm de LP, no existe evidencia significativa para tal aserto.

En el presente trabajo, después de revisar ejemplares de *E. argenteus* y de *E. gula*, a lo largo de su ámbito de distribución (véase Apéndice 1) sólo se detectaron 14 organismos incorrectamente clasificados por los análisis morfométricos, que pudieran corresponder con el morfotipo intermedio (“i” de M&M). Sin embargo, no se puede excluir la posibilidad de hibridación entre *E. gula* y *E. argenteus* ya que, como ellos establecen, los morfotipos analizados concurren en la mayoría de sus recolectas (Matheson y McEachran, 1984: 900). Por otra parte, es evidente que las escamas del surco premaxilar son relativamente fáciles de desprender, pudiéndose “obtener” *E. gula* (*sensu* Curran, 1942) sin escamas en esa región cefálica que pudieran confundirse, en alguna fracción del intervalo de la profundidad del cuerpo (e.g. 2.6 - 2.7 veces de la LP), con *E. argenteus* (*sensu* Curran, 1942).

Aunque el intervalo de tallas utilizado por los autores (M&M), 40 -60 mm de

³ En el presente confirmado por el Dr. G. David Johnson. Curador del USNM, United States National Museum (Smithsonian Institution).

longitud patrón, elegido por la frecuencia del mismo en sus muestras⁴! y con la idea de hacer mínimo el efecto de la talla sobre la forma, existe un sesgo ampliamente documentado en los resultados que se obtienen con la aplicación de métodos estadísticos multifactoriales sin ningún tratamiento de ajuste de los datos (e.g. Sommers, 1989; Dos Reiss *et al.*, 1990; Klingenberg y Froese, 1991).

Aún más, la utilización de proporciones en los análisis de componentes principales (“variable ratios”), como en el caso del trabajo de los autores (M&M), no sólo acarrea cambios significativos en la estructura de los datos, induciendo correlaciones espurias en la misma, sino que convierten a estas proporciones, ¡en variables más representativas de la talla, que las propias variables originales! (Atchley, 1978; Atchley *et al.*, 1976; Atchley y Anderson, 1978). De esta forma, se puede apreciar por ejemplo en la Figura 12 de Matheson (1983), que considera los primeros dos componentes principales, como la talla es un artefacto que condiciona los agrupamientos: J < H < A < G (*E. jonesii*, *E. harengulus*, *E. argenteus* y *E. gula* respectivamente, *sensu* M&M), hecho que se corrobora en las figuras 15-23 del mismo autor (diagramas de Hubbs-Perlmutter).

Finalmente, el tamaño reducido de la muestra utilizada por estos autores (entre 19 y 24 especímenes en promedio, según la estrategia de análisis realizada; véase Matheson, 1983: 14-15) y el reducido intervalo geográfico considerado (dos condados de Florida: Indian River y Brevard o nueve sitios principalmente del norte del Golfo de México, según la estrategia de análisis realizada), afecta la conformación de las matrices de covariancia por lo que la separación de las especies se vuelve dependiente de los individuos usados en los análisis (Shaklee y Tamaru, 1981). Todo lo anterior no permite distinguir diferencias que pudieran ser observadas si una mayor cantidad de especímenes fuera analizada y considerando además una mayor extensión de su ámbito de distribución.

Por otra parte, la interpretación de los tres análisis de componentes principales (una técnica que no traza límites acotados en el espacio multifactorial, quedando éstos a juicio del investigador) realizados por Matheson (1983), demuestran, al considerar un componente por

Discusión 78 ³ Hecho que en realidad sólo se cumple para *E. harengulus*, ya que en el resto de las especies la mayor frecuencia de intervalo de talla es > 60 mm; véase Apéndice A de Matheson (1983): *E. argenteus* =60% >60 mm vs 31% ±40 mm- 60 mm; *E. gula* = 47% vs 36%; *E. jonesii* =38% vs 35% y *E. harengulus* =35% vs 47%.

separado o dos simultáneamente (Figuras 1-6 de Matheson, 1983; 1-4 de Matheson y McEachran, 1984), que la hipótesis de la composición por 4 grupos del complejo taxonómico bajo estudio, sólo se revela en uno de ellos: Análisis II, componente (PC) 1 vs PC 2.

En las restantes comparaciones (véase Matheson, (1983) para una denominación de los códigos por morfotipo, aunque aquí se hace notar que el morfotipo $i = q$), se observan los siguientes patrones Análisis I: PC1 vs PC2 tres grupos ($j + a + (g - i)$); PC1= tres grupos ($j + a + (g-i)$); PC2 dos grupos ($a - g - j - i$) + datos extremos (“outliers”) de j , a , i ; Análisis II: PC1= tres grupos ($j + a + (g + q)$); PC2= dos grupos ($a+g$) y ($q+j$); Análisis III: PC1 vs PC2= dos grupos ($a + j$) + ($g + q$); PC1 = $j - a - g - q$, arreglados a manera de “capas” de la forma j a la forma q , correspondiéndose estas “apas” con los valores promedio de longitud patrón; PC2 vs PC3= tres grupos (q , aislado) + ($g - a$) + j , o también ($j - a$) + g , actuando la forma (a) como un “puente”.

Para resumir, en todos los análisis realizados por Matheson (1983) y Matheson y McEachran (1984), siempre se agruparon $q + g$; 4 grupos se formaron en una ocasión; 3 grupos en cuatro ocasiones; 2 grupos en cuatro y un sólo grupo en una sola interpretación de la dispersión de los especímenes, en el espacio multifactorial producido por los tres análisis de componentes principales realizados.

Para recapitular, los intervalos de talla analizados por Matheson (1983) y Matheson y McEachran (1984), el soslayar el efecto de la talla sobre los patrones morfológicos en dichos estudios, la utilización de proporciones corporales (“variable ratios”) en los análisis estadísticos, el tamaño de muestra y la amplitud de la cobertura geográfica de la misma, la interpretación *ad hoc* de los resultados multifactoriales y la ausencia de series ontogenéticas controladas de laboratorio de parentela-progenie que demuestren la adquisición de un surco premaxilar constreñido por escamas en *E. argenteus* (*sensu* M&M), revocan la validez taxonómica de las conclusiones de estos autores.

Fase III. Variación morfológica del complejo caudal en *Eucinostomus* spp. y géneros relacionados. El análisis realizado del esqueleto caudal de *Eucinostomus* y géneros relacionados, revela diferencias morfológicas que en principio reafirman la clasificación genérica de los taxa anfiamericanos de la familia Gerreidae analizados: *Diapterus*, *Eugerres*, *Gerres* y *Eucinostomus*. La variabilidad morfológica intraespecífica encontrada, en el caso de *Eucinostomus*, potencialmente puede ayudar a su delimitación taxonómica, misma que resulta la más compleja y problemática de los gerréidos de América (Matheson y McEachran, 1984).

Por otra parte, los resultados osteológicos confirman la posición de Gerreidae dentro de los Percoidei, aunque existen algunos caracteres por explorar con más detalle, como la apófisis procurrente, la presencia y número de los cartílagos radiales (especialmente los asociados a las espinas del centro preural 3), la naturaleza del soporte del radio caudal principal ventral y la forma y tamaño de la parahipurapófisis, todos ellos establecidos como indicadores de interrelación entre los Perciformes (e.g. Johnson, 1975, 1983; 1984; Pottoff y Tellock, 1993).

La estructura de los grupos, encontrada a partir del análisis de su similitud, revela que los caracteres: fusión entre el uroneural 1 y el arco especializado del centro preural 2 (4.1 de Tabla 7), magnitud de la diastema caudal (12.1), número de radios procurrentes menor o igual a 20 (10.1), proporción del engrosamiento de la espina hemal 2 (15.3) y en menor medida, el grosor de la misma espina hemal respecto al parahipurural (13) y el ensanchamiento del epural 1 (6), son exclusivos de las especies de *Diapterus* y *Eugerres*. La morfología del epural 1 (7.1), la presencia del foramen hipural (11), la fusión entre el epural 1 y la espina neural 3 (5), la forma del perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 (3.2) y la longitud proporcional de la espina neural del centro preural 4 (2.2), resultan caracteres particulares de *Diapterus*. El grupo I (*Diapterus* - *Eugerres* - *Gerres*) está caracterizado por la presencia de radios procurrentes en número menor a 20 (10.1) y por la proporción del engrosamiento de la espina hemal 2 (15.3). *Eugerres* - *Gerres*, por su parte, se unen por la morfología del perfil o *dorsum* del arco neural del centro preural 2 (3.3). *Gerres cinereus*, se asocia con el grupo II (*Eucinostomus*) por la siguiente combinación de caracteres, compartidos con al menos cinco de las siete especies analizadas de *Eucinostomus*:

longitud de la espina neural 4 (2.3) y magnitud de la diastema caudal (12.2). *G. cinereus* presenta una forma exclusiva del epural 1 (7.3). La fusión entre el uroneural 1 y el arco especializado del centro preural 2 (4.2) es el carácter de la estructura caudal que define a *Eucinostomus* (excepto *E. melanopterus*). Al menos cinco especies del género comparten los siguientes caracteres: posición del cartílago opistural en el hipural V (9.2), 21-23 radios procurrentes (10.2 +10.3). La forma del perfil o *dorsum* del arco neural especializado del centro preural 2 (3.1) de *E. currani* y *E. argenteus* es exclusiva, no presentándose en ninguna otra de las especies del género, del mismo modo que resulta la presencia de al menos 23 radios procurrentes (10.3) para *E. currani* y *E. melanopterus*.

No obstante que los componentes del esqueleto caudal explorados varían de manera más o menos consistente entre los taxa bajo estudio y potencialmente resultan útiles en la determinación de la divergencia de las especies, se hace necesaria una exploración más profunda de la morfología asociada a cada carácter para corroborar la apomorfia de los mismos y para la asignación de patrones de descendencia y relación (McDowall, 1999). Una evaluación crítica de la homología estructural no sólo del esqueleto caudal de adultos sino de su ontogenia, permitirá distinguir los niveles de homoplasia y sinapomorfia existentes en este complejo osteológico.

En este contexto, los estudios ontogenéticos han sido una fuente de información primordial para establecer la polaridad de los caracteres de la aleta caudal dentro de los Atherinomorpha, permitiendo establecer caracteres sinapomórficos dentro del complejo caudal (Parenti, 1993). De igual manera, algunas características de la aleta caudal se han identificado como caracteres de valor sistemático, apoyando la monofilia de la tribu Cheilini (Labridae), mismas que, aunque exhiben homoplasia, han permitido definir sinapomorfias en el esqueleto caudal del grupo (Westneat, 1993).

La identificación de la variación morfológica es esencial en la delimitación apropiada de los caracteres y sus estados, para considerarlos indicadores apropiados de las relaciones filogenéticas entre los teleósteos. Al mismo tiempo, una hipótesis filogenética puede permitir la reconstrucción de la secuencia histórica del cambio estructural a través del tiempo (Lauder, 1981).

Fase IV. Análisis filogenético. Actualmente no existen propuestas de filogenia dentro de la familia Gerreidae, hecho un tanto razonable dada la compleja taxonomía de las especies que la componen. No obstante, al igual que los análisis morfométricos y osteológicos realizados, los análisis filogenéticos de caracteres morfológicos y osteológicos de *Eucinostomus* spp. y grupos frateros, indican una estabilidad en la clasificación genérica de los gerréidos anfiamericanos.

Las especies de *Eucinostomus* habían sido consideradas inicialmente dentro de *Gerres* (e.g. Evermann y Meek, 1886), *Diapterus* (e.g. Gill, 1862; Goode y Bean, 1879) o *Xystaema* (Nichols, 1912), hasta que su integridad genealógica fue establecida por Jordan (1895). Sin embargo, recientemente se ha llegado a proponer nuevamente su inclusión en *Gerres* (e.g. Andreato, 1989).

Si bien la hipótesis de relación del presente trabajo (Figuras 17, 18 y 21) puede considerarse no resuelta totalmente, debido a la proporción de sinapomorfias frente a las homoplasias encontradas en los árboles de parsimonia y de consenso, los resultados del presente trabajo soportan fuertemente la monofilia de *Eucinostomus* y sus relaciones con los géneros frateros, postulando de entre éstos, a *Gerres cinereus* como la especie hermana.

Es de hacer notar que la mayor parte de los caracteres homoplásicos que definen los clades o grupos monofiléticos dentro de *Eucinostomus*, son únicos dentro del grupo y no son compartidos por los grupos frateros analizados, sino que pueden considerarse simplesiomorfias. La exploración ulterior de los géneros *Ulaema* y *Lepidochir* (*sensu* Curran, 1942) y la definición de la osteología de *E. jonesii*, permitirán perfeccionar las relaciones intragenéricas de los gerréidos anfiamericanos.

El nivel de homoplasias, en la evolución de los caracteres empleados en los presentes análisis filogenéticos, no impidió una aceptable resolución de los árboles generados, a juzgar por los índices aquí calculados. La carencia de registro fósil dentro del género y su escasez dentro de la familia Gerreidae (Ortiz Galindo, com. pers.)⁵ no permite definir patrones de variabilidad en la evolución de los caracteres del grupo. No obstante es posible postular, a partir de las matrices de

homoplasia (Tablas 22 y 27) la evolución de la siguiente serie de transformación específica: *E. melanopterus* *E. gula* *E. argenteus* *E. currani* *E. gracilis* *E. dowii* *E. entomelas*. Este esquema no implica una linealidad genealógica, sino más bien del estado de sus caracteres. Los bajos valores proporcionados por las técnicas de remuestreo dentro de los linajes del género, aunque superiores al 50% (Figuras 19 y 20), pueden indicar la necesidad de información adicional (número y tipo de caracteres) para una mejor resolución de las relaciones entre los clades.

La resolución de la matriz de caracteres empleada puede, sin duda, ser complementada en el futuro con caracteres derivados de estudios ontogenéticos, paleontológicos, de aloenzimas y de otras técnicas biomoleculares como la reacción en cadena de la polimerasa (PCR por sus siglas en inglés) y la secuenciación del ADN nuclear y mitocondrial. Esta combinación de datos de diferente naturaleza ha sido probada exitosamente en la sistemática ictiológica, proporcionando resultados más consistentes que aquéllos que se obtienen a partir de un solo tipo de datos (e.g. Parker, 1997; Banford *et al.*, 1999).

En este contexto el presente estudio aporta por vez primera, la definición y descripción de caracteres concernientes al esqueleto caudal de *Eucinostomus* y especies afines, que ha demostrado ser una estructura con “señales” filogenéticas en el grupo de los teleósteos (Schultze y Arratia, 1989; Pinna, 1996).

La biodiversidad de la familia Gerreidae, concentrada en las zonas tropicales y subtropicales del Atlántico-Indopacífico y su ausencia de radiación a otros hábitats diferentes a las zonas relativamente someras de fondos blandos, puede sugerir para *Eucinostomus* una evolución constreñida. Es posible por tanto, hipotetizar un ancestro gerréido distribuido en las zonas costeras con fondos blandos, que propició el desarrollo de bocas protractiles adaptadas para la alimentación del bentos, con una coloración y morfología corporal que minimizó su depredación en las zonas someras.

Los procesos cladogenéticos propuestos como hipótesis en los árboles de parsimonia y los patrones de distribución actual de las especies de *Eucinostomus*, implican esquemas de relación transísmicos y transoceánicos, configurados por eventos vicariantes y de dispersión histórica

(véase adelante, Análisis Biogeográfico).

De acuerdo a lo anterior, el ancestro común tendría una distribución homogénea que fue interrumpida por el surgimiento del istmo de Panamá, lo que condujo a una separación de los linajes. Este hecho puede estar reflejado en la topología resultante de los árboles de parsimonia, cuyos clades producidos o aquellos linajes cercanos (*e.g.* *E. currani* - *E. melanopterus*; *E. argenteus* - *E. gracilis*; *E. gula* - (*E. dowii* + *E. entomelas*)) no sobreponen actualmente sus ámbitos de distribución, lo cual puede indicar fenómenos de vicarianza reciente.

Este fenómeno de formación de especies, de tipo alopátrida (del modo I, *sensu* Wiley, 1981), cuando una especie ancestral es separada geográficamente en dos o más poblaciones con un aislamiento que origina la divergencia de los linajes, es el modelo más frecuente de formación de especies en la naturaleza (Brook y McLennan, 1991: 123).

La mayor parte de los trabajos realizados con *Eucinostomus* se concentran en la autoecología alimentaria, por lo que existe la necesidad de realizar estudios enfocados, por ejemplo, a la biología de la reproducción y del desarrollo, edad y crecimiento, osteología comparada y biología molecular, mismos que llevarán sin duda, a proponer hipótesis de relación filogenética con mayor resolución de este importante componente ictiológico de los sistemas estuarino-lagunares.

Al recapitular, los análisis de parsimonia sugieren las siguientes interrelaciones:

1. Las especies del género *Eucinostomus* forman un grupo monofilético, con respecto a las especies de *Gerres*, *Eugerres* y *Diapterus* consideradas en el presente trabajo.
2. Existen primariamente dos clades bien diferenciados en este género; aquél totalmente resuelto que forman *E. currani* y *E. melanopterus* y el constituido por *E. argenteus* y *E. gracilis* (parcialmente resuelto).
3. *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. gula* conforman una tricotomía que representa el linaje hermano de los clades anteriores.
4. *Gerres cinereus* se postula como la especie hermana del género *Eucinostomus*.
5. El clade formado por *Eugerres axillaris* y *Diapterus peruvianus* representa, a su vez el

grupo hermano de los taxa anteriores.

Fase V. Análisis Biogeográfico. Los patrones de distribución de las especies han venido conformándose a lo largo del desarrollo de una historia compartida e influenciada por factores locales, regionales e históricos de gran escala, mismos que se revelan en sus relaciones filogenéticas y en la interrelación de las áreas que habitan (Brown y Lomolino, 1998). Centros de origen, dispersión, formación de especies, extinción, vicarianza, deriva continental y tectónica de placas son procesos primordiales en las hipótesis de la reconstrucción histórica de los patrones de distribución. La biogeografía de la dispersión y la biogeografía de la vicarianza, con sus diferentes enfoques, pretenden descubrir esta relación entre las especies y las áreas que habitan.

Los organismos poseen diferentes requerimientos ambientales, así como diferentes potenciales de dispersión, especiación y extinción, los cuales tienen influencia en los patrones de distribución pasados y presentes. Es importante, en este contexto, determinar inicialmente las biotas regionales en una escala taxonómica de interés, los ámbitos precisos de la distribución de las especies componentes y sus relaciones sistemáticas (Pielou, 1979).

La familia Gerreidae es un componente típico de los mares tropicales, con una distribución en términos generales dentro de la franja latitudinal comprendida entre los 37° N y 35° S. Una tercera parte de las especies y la mitad de los géneros presentan una distribución anfiamericana. Los géneros *Pentaprion*, *Parequula*, *Xystaema* y *Gerres*, con las excepciones en esta última de *G. cinereus* (costas de América) y de *G. nigri* (costa occidental de África), son habitantes exclusivos del Indopacífico. En esta última región, donde predomina *Gerres*, habitan aproximadamente el 60% de las especies reconocidas en Gerreidae (Figura 27).

En el género *Eucinostomus* se han descrito 21 especies, de las cuales se reconocen en el presente trabajo a ocho de ellas. Las especies de este género tienen su ámbito de distribución en las regiones tropicales y subtropicales del continente americano e islas oceánicas adyacentes, con la excepción de *E. melanopterus*. Esta especie se conoce también en la costa occidental de África, desde Mauritania (e Islas del Cabo Verde) hasta Angola

(Robins *et al.*, 1986; Figuras 28 y 23).

El registro más septentrional de *Eucinostomus* spp. corresponde a latitudes superiores a los 40° N en las costas de Massachusetts, mientras que hacia el sur, también en el Atlántico, corresponde a registros cercanos a la ciudad de Montevideo (40° S; Curran, 1942). En el océano Pacífico, los registros extremos se localizan en la bahía de Anaheim, California (34° N) y El Callao, Perú (13° S) (Miller y Lea, 1972). En ambas vertientes este tipo de registros han sido considerados como “invasores pasivos” (*e.g.* Curran, 1942), puesto que no han logrado establecer poblaciones primarias (*sensu* Walker, 1960). Su presencia está condicionada principalmente por oscilaciones en el régimen de temperaturas, considerándose como ejemplos de “extravíos extremos” (*e.g.* Hubbs, 1946; De La Cruz Agüero, 1999b).

En uno y otro océano, algunas de las especies habitan islas oceánicas distantes de las costas más cercanas más de 600 kilómetros, como las Islas Galápagos en el caso de *E. dowii* - *E. currani*; Islas Bermudas: *E. argenteus*, *E. gula*, *E. melanopterus* y *E. jonesii*; e Islas del Cabo Verde: *E. melanopterus* (Robins, *et al.*, 1986; Allen y Robertson, 1994; Eschmeyer, 1998). Aunque se pudiera invocar al transporte larvario, vía corrientes oceánicas, como una fuente potencial para la dispersión remota (*e.g.* Waples y Rosenblatt, 1987; Briggs, 2000), explicando así la presencia de *Eucinostomus* spp. en las islas oceánicas, por sí solos los eventos de dispersión no proporcionan una explicación histórica consistente para los procesos y patrones de la distribución tropical anfiamericana - Atlántico oriental de las especies del género.

Al respecto, no se tiene información acerca de la duración de los estadios larvarios en *Eucinostomus*; sin embargo, es un hecho que todas las especies aquí consideradas utilizan las áreas someras y protegidas como zonas comunes de crianza (*e.g.* vertiente del Pacífico: González-Acosta, 1998), existiendo evidencias de una distribución alopátrida en las etapas adultas para las distintas especies del Atlántico (Matheson y McEachran, 1984; De La Cruz Agüero *et al.*, 1994; 1996).

Por otra parte, es conocido que ciertas especies de gerréidos penetran en aguas continentales, algunas incursionan inclusive a tributarios y embalses de agua dulce.

Particularmente en *Eucinostomus* spp. existe el reporte de una recolecta de *E. melanopterus* en aguas del Río Apure en Venezuela, a una distancia superior a 700 kilómetros de la costa (Curran, 1942). Este fenómeno de eurihalinidad ha sido indicado para la mayoría de las especies del género (e.g. Robins *et al.*, 1986; Allen y Robertson, 1994; Schmitter, 1998; Castro Aguirre *et al.*, 1999) aunque no se conoce si existe dependencia de algún tipo de diadromía en los procesos reproductivos.

Diversos autores han documentado patrones de distribución tropical anfiamericana -Atlántico oriental (trazo EP- EA, Eastern Pacific-Eastern Atlantic, *sensu* Rosen, 1976), similares a los de *Eucinostomus* spp, en grupos de peces de linajes interdistantes (e.g. *Strongylura*, *Batrachoides*, *Scomberomorus*, *Atherinopsinae*, *Rypticus*, *Labrisomidae*) y en consecuencia, con diferentes requerimientos biológicos y diferentes potenciales de dispersión, especiación y extinción que se relacionan, a su vez, con dichos patrones biogeográficos (e.g. Cressey y Collette, 1970; Collette y Russo, 1981, 1985; White, 1986; Stepien *et al.*, 1997; Passos, 1999).

Congruentes con estos patrones de distribución en el trazo biogeográfico EP - EA (*sensu* Rosen, 1976), existen otros reportados no sólo para peces marinos (e.g. Savage, 1966; Rosen, 1976; Bussing, 1976). Estos patrones de relación biogeográfica interespecífica, pueden ser asociados con una serie de eventos históricos climáticos, tectónicos y geomorfológicos que se han propuesto para la región. En tal sentido, la reconstrucción biogeográfica por una hipótesis de vicarianza debe de incluir dos eventos en la evolución de *Eucinostomus*: la divergencia de los grupos anfiamericanos a partir de un ancestro común y el subsecuente desarrollo de las distintas especies de cada vertiente. De igual manera, no se puede descartar *a priori* una divergencia previa al surgimiento de un evento vicariante como en el caso de las especies discontinuas de *Alpheus* (Crustacea: Macroura) del istmo centroamericano (Knowlton *et al.*, 1993; Bermingham, 1997)

Los análisis de simplicidad de endemismos y de compatibilidad de trazos, operando con algoritmos diferentes, proporcionaron cladogramas de áreas perfectamente correlacionados, con una idéntica topología (Figuras 25 y 26). Aunque se ha demostrado que bajo ciertas circunstancias,

tales como la ponderación de caracteres en los estudios filogenéticos, se pueden producir los mismos resultados con diferentes técnicas (Quicke, 1996).

En el presente estudio, estos resultados pueden ser considerados un tanto recurrentes o circulares, ya que están basados en la misma matriz de datos (presencia - ausencia de las especies en las áreas dadas) sin embargo, los patrones que revelan son congruentes con la regionalización zoogeográfica establecida aquí *a priori* (*sensu* Briggs, 1974), encontrando una relación también concomitante con la provincialización por región pre-establecida.

Estos esquemas de regionalización zoogeográfica marina propuestos por Briggs (1974), mediante la comparación de los patrones de distribución de diversas especies de taxa animales, son para el caso de las especies de Gerreidae aquí consideradas una evidencia de relación actual, condicionada probablemente por factores biogeográficos históricos.

Tal evidencia deberá de ser confirmada incluyendo en las matrices de endemismo y compatibilidad una mayor cantidad de especies marinas, para las que se conozcan exactamente sus ámbitos de distribución. La dicotomía regional por vertiente apreciada en los cladogramas (Figuras 25 y 26) es claramente un artefacto, representado por la distribución discontinua de las especies, exceptuando *E. melanopterus* y *G. cinereus* presentes en ambos océanos. No obstante esta ramificación del cladograma es la representación ideal del proceso vicariante que constituyó la emergencia del istmo centroamericano.

De esta forma, a partir de la evidencia filogenética postulada y aquella sobre el origen de los continentes y mares (*e.g.* Brown y Lomolino, 1998) se discuten posibles escenarios vicariantes para la distribución de las especies del género *Eucinostomus*.

Una explicación para la congruencia entre patrones de distribución de los diferentes taxa, resulta de ubicar a los ancestros de cada uno de estos grupos dentro del sistema circumtropical del corredor marino del mar de Tethys, que se extendía desde el Oriente y Malasia hasta Centroamérica, separando al continente africano de Eurasia y a Norteamérica de Suramérica (Ekman, 1967; Brown y Lomolino, 1998) (Figura 29a). Estos grupos fueron aislados a finales del Cretácico, cerca de 60 -65 millones de años (en adelante: m.a.) del presente, cuando África

quedó conectada con Asia a través de Arabia y la India derivó hacia el norte para unirse, a su vez, también con Asia (Figura 29b). La presencia de *G. cinereus* en América y de los únicos gerréidos del África occidental, *E. melanopterus* y *G. nigri* pueden ser considerados como relictos de una fauna de tipo Gerreidae otrora más ampliamente distribuida y que actualmente no supera, en la región africana, los 15° N. Esto pudiera apoyarse considerando que *E. melanopterus* y *G. cinereus* son las únicas especies de Gerreidae, analizadas en el presente estudio, que muestran patrones de distribución que se incluyen en tres o cuatro regiones biogeográficas.

En este contexto, *E. melanopterus* y *G. nigri*, con una alta tolerancia a las amplias variaciones del ambiente en temperatura, oxígeno disuelto y salinidad (*e.g.* Costa de Marfil: Albaret y Desfossez, 1988) son las únicas especies de Gerreidae que probablemente resistieron el régimen estuarino que impone, a manera de barrera, el sistema de grandes ríos que desembocan en la costa centro occidental africana: el Congo, el Senegal, el Níger y sus afluentes como Ubangui, Bafing y Benue. Adicionalmente, si se considera que el margen continental centro sur de la costa occidental de África es topográficamente simple, con pocos relieves y en tal sentido con pocas restricciones para la dispersión, también presenta a los regímenes de temperatura como una barrera en esa franja tropical (Banford *et al.*, 1999).

Para las costas de América se ha sugerido la existencia de una conexión entre Norte y Sur América, de igual forma a finales del Cretácico y principios del Terciario (58 - 65 m.a: Figura 29b). Este istmo precedente, tal como lo postula White (1986) para Atherinopsinae, pudo haber sido el mecanismo de aislamiento de las poblaciones ancestrales de *Eucinostomus*, *Diapterus* y *Eugerres*. La subsecuente inundación del proto-istmo centroamericano, estimada en el Oligoceno (24 - 37 m.a: Figura 29c), propició un intercambio faunístico entre ambas costas de América. Este flujo fue interrumpido a partir del Plioceno (Figura 29d) hasta nuestros días, con la emergencia del Istmo de Centroamérica (3.5 - 5 m.a.).

La separación de las poblaciones por tal surgimiento originó las llamadas “especies pares o gemelas”, en taxa alopátridos transístmicos, como por ejemplo, peces, tanaidáceos y equinodermos (*e.g.* Lesios, 1979; Knowlton *et al.*, 1993; Bermingham, 1997). Este evento

geológico, completado hace cerca de 3.5 millones (Brown y Lomolino, 1998), ha sido postulado como una de las principales causas de divergencia de los linajes de los organismos marinos de la región tropical de América (Ekman, 1967; Rosen, 1976). Estas especies, cercanamente emparentadas dentro de un mismo género, pueden diferenciarse en mayor o menor grado desde un punto de vista morfológico, aunque en algunos casos como en *Hyporhamphus unifasciatus*, sólo mediante métodos moleculares ha sido posible conocer el estatus de las poblaciones centroamericanas (Helfman *et al.*, 1997).

Para el estudio de tales procesos de formación de especies, el escalamiento temporal de los puntos de ramificación del árbol filogenético es crítico para equiparar los episodios cladogenéticos y la historia evolutiva de la tierra. En virtud de que no se cuenta con evidencia paleontológica para *Eucinostomus* spp., actualmente no es posible establecer la temporalidad de los eventos de divergencia entre las especies. De acuerdo a la hipótesis de filogenia presentada y discutida (Figuras 17, 18 y 21), sólo el clade: *E. currani* - *E. melanopterus* (especies hermanas) y en menor medida, *E. gracilis* - *E. argenteus*, podrían revelar un proceso de vicarianza relativamente reciente relacionado con el surgimiento del istmo centroamericano.

En el caso de la discontinuidad Atlántica de *E. melanopterus* y la afinidad afro-indopacífica de la especie *G. cinereus*, es difícil distinguir entre un fenómeno de dispersión ancestral y un proceso vicariante Atlántico-Pacífico oriental. En consecuencia, quedan por analizar las relaciones biogeográficas afroamericanas de *E. melanopterus* y la integridad taxonómica anfiamericana de *G. cinereus*, misma que ya ha sido puesta en duda en el pasado (Regan, 1906, en Curran, 1942).

Al recapitular, las relaciones demostradas en los cladogramas de área indican que el esquema regional zoogeográfico de las especies de Gerreidae analizadas es perfectamente congruente con la relación histórica hipotética de las áreas de endemismo consideradas dentro del ámbito Atlántico-Pacífico.

Eucinostomus es un grupo con una monofilia demostrada, que biogeográficamente forma parte del trazo biogeográfico EP - EA (*sensu* Rosen, 1976), documentado para distintas y variadas

formas de vida marina. De acuerdo a la teoría de la deriva continental y a las relaciones cladogenéticas expresadas en el análisis de la filogenia del grupo es posible proponer la hipótesis de los posibles ancestros de los taxa analizados del Atlanto-Pacífico oriental (Gerreidae *sensu stricto*), aislados de los linajes del Indopacífico a finales del Cretácico (ca. 60-65 m.a.) con la clausura del corredor de Tethys (Brown y Lomolino, 1998). Subsecuentemente, en el Terciario (Oligoceno: 58 - 37 m.a.) el surgimiento del primer istmo centroamericano (“proto-istmo”) resultó el evento vicariante para la cladogénesis en Gerreidae (*Eucinostomus Diapterus Eugerres*). Posteriormente, entre el Oligoceno y el Mioceno (24 -5 m.a.), el rompimiento del proto-istmo propició una homogeneización “proto-anfiamericana” de las faunas ancestrales, de las que actualmente sólo *G. cinereus (sensu lato)* es la exponente. A partir de la topología de los árboles más parsimoniosos obtenidos se puede inferir que entre el Mioceno y el Plioceno (5-1.8 m.a.) los linajes de *Eucinostomus* ya habían derivado (*E. dowii* - *E. entomelas* - *E. jonesii* - *E. gula*), excepto en *E. currani* - *E. melanopterus* y en menor medida *E. gracilis* - *E. argenteus*, cuyo aislamiento sucedió más recientemente, durante el Plioceno (2-3 m.a.), con la emergencia del Istmo de Panamá, lo que propició la formación de especies de tipo alopátrida del modo I (*E. currani* - *E. melanopterus*) y procesos de competencia y extinción, para conformar la actual composición taxonómica por vertiente oceánica (*E. dowii*, *E. entomelas*, *E. gracilis* + *E. currani* por el océano Pacífico; *E. jonesii*, *E. gula*, *E. argenteus* + *E. melanopterus* por el océano Atlántico).

Este esquema es consistente con el arreglo filogenético de *Eucinostomus* y los escenarios de vicarianza discutidos. La revisión, bajo cualquier protocolo: morfométrico, osteológico, genético o molecular, de otras especies de gerréidos de América (e.g. *Gerres cinereus* y *E. melanopterus* en sus poblaciones de América y África) y la inclusión de las especies de *Ulaema* y *Lepidochir (sensu Curran, 1942)*, permitirán perfeccionar los esquemas taxonómicos y biogeográficos de la familia Gerreidae en América. ☞

CONCLUSIONES

- 1). La taxonomía de *Eucinostomus* spp. ha sido tradicionalmente complicada debido al traslape de los caracteres diagnósticos utilizados para la determinación de las especies, al extravío e inadecuada descripción de los materiales originales y al carácter inédito de las revisiones contemporáneas del género.
- 2). En este estudio, se reconocen ocho especies dentro del género *Eucinostomus* (Teleostei: Gerreidae), con base en los análisis aplicados. La denominación correcta de las especies en apego a lo establecido en el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica es: *Eucinostomus currani* Zahuranec en Yáñez, 1980, *Eucinostomus dowii* (Gill, 1863), *Eucinostomus entomelas* Zahuranec en Yáñez, 1980 y *Eucinostomus gracilis* (Gill, 1862), en el Pacífico oriental tropical y *Eucinostomus argenteus* Baird y Girard, 1855, *Eucinostomus gula* (Cuvier y Valenciennes en Quoy y Gaimard, 1824), *Eucinostomus jonesii* (Günther, 1879) y *Eucinostomus melanopterus* (Bleeker, 1863), en el océano Atlántico.
- 3). Los análisis fenéticos y cladistas aplicados a los especímenes examinados permiten apoyar la clasificación taxonómica genérica de los Gerreidae anfiamericanos.
- 4). Los resultados del análisis filogenético sustentan la monofilia de *Eucinostomus* spp., postulando a la especie *Gerres cinereus* como el taxón fraterno del género. Las relaciones filogenéticas encontradas se infieren como el producto de la formación de especies originada por procesos vicariantes y de dispersión histórica, transístmicos y transoceánicos, dentro del esquema generalizado Atlanto-Pacífico oriental.
- 5). Los cladogramas de áreas de las especies de Gerreidae analizadas se corresponden con la regionalización zoogeográfica marina de Briggs y manifiestan procesos comunes histórico-biogeográficos para los taxa incluidos en el trazo Atlántico oriental - Pacífico oriental.
- 6). Los patrones de distribución actual de las especies de Gerreidae y la monofilia de *Eucinostomus* spp. apoyan la existencia de eventos cladogenéticos (vicarianza y dispersión) dentro del grupo ubicados entre el Cretácico y el Terciario (Oligoceno - Plioceno) y su conformación por procesos de competencia, extinción y formación de especies alopátrida del modo I. 

BIBLIOGRAFÍA CITADA

Aguirre, L.A. y Yáñez, A.A. 1986. Las mojaras de la Laguna de Términos: taxonomía, biología, ecología y dinámica trófica (Pisces: Gerreidae). An. Inst. Cienc. Mar Limnol. UNAM, 13 (1): 369-444.

Albaret, J.J. y Desfossez, P. 1988. Biologie et écologie des Gerreidae (Pisces, teleostei) en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Rev. Hydrobiol. Trop. 21(1): 71 - 88.

Albrecht, G.H. 1980. Multivariate analysis and study of form, with special reference to canonical variate analysis. Amer. Zool. 20: 679-693.

Allen, G. R. y Robertson, D. R. 1994. *Fishes of the tropical eastern pacific*. University of Hawaii Press. Honolulu, 332 p.

Amadon, D. 1949. The seventy-five percent rule for subspecies. Condor 51: 250-258.

Andreatta, J.V. 1989. Sobre la osteología cefálica das especies de *Gerres* Quoy & Gaimard, 1824 (Pisces, Perciformes, Gerreidae) que ocorrem em águas brasileiras. Acta Biol. Leopold. 11 (2): 165-202.

Anónimo. 1991. Funding unsexy science. Science 251: 371.

Arenas, G.P. y Acero, P.A. 1992. Organización trófica de las mojaras (Pisces: Gerreidae) de la Ciénega Grande de Santa Marta (Caribe Colombiano). Rev. Biol. Trop. 40(3): 287-302

Arenas, G.P. y Acero, P.A. 1993. Taxonomía y distribución de las mojaras (Pisces: Perciformes: Gerreidae) de la Ciénega Grande de Santa Marta (Colombia). Bol. Ecotrópica 26: 1-19

Atchley, W. R. 1978. Ratios, regression intercept, and the scaling of data. Syst. Zool. 27: 78-83.

Atchley, W.R., Gaskins, C.T. y Anderson, D.E. 1976. Statistical properties of ratios. I. Empirical results. Syst. Zool. 25: 137-148.

Atchley, W.R. y Anderson, D. E. 1978. Ratios and the statistical analysis of biological

data. Syst. Zool. 27: 137-148.

Austin, H.M. 1971. Some aspects of the biology of the rhomboid mojarra *Diapterus rhombeus* in Puerto Rico. Bull. Mar. Sci. 21 (4): 886-903.

Austin, H. M., Scoles, D. y Abell, A. J. 1999. Morphometric separation of annual cohorte within mid-Atlantic bluefish, *Pomatomus saltatrix*, using discriminant function analysis. Fish. Bull. 97 (3): 411-420.

Baird, S. F. 1855. Fishes observed on the coast of New Jersey and Long Island during the summer of 1854. Ann. Rep. Smiths. Inst. 9 (1854):317-337.

Bailey, R. M. y Moore, T. E. 1963. Request that the International Commission rule to correct homonymy in names of the family- group based on *Gerris* and *Gerres*. Bull. Zool. Nomencl. Vol. 20 (4): 307-308. (Opinión No. 962 [caso 1556]).

Balart, P.E., Castro Aguirre, J.L. y Torres, O.R. 1992. Ictiofauna de la Bahía de Ohuira, Topolobampo, Sinaloa, México. Rev. Inv. Mar. CICIMAR-IPN 7: 91-103.

Baldwin, C.C. y Johnson, G.D. 1999. *Paxton concilians*: A new genus and especies of Pseudamine apogonid (Teleostei: Percoidei) from northwestern Australia: the sister group of the enigmatic *Gymnapogon*. Copeia 1999 (4): 1050-1071.

Balushkin, A.V. 1990. *Morphological basis of the systematics and phylogeny of the Nototheniid fishes*. A.A. Balkema Editors. Rotterdam, 153 p.

Banford, H.M., Bermingham, E., Collette, B.B. y McCafferty, S.S. 1999. Phylogenetic systematics of the *Scomberomorus regalis* (Teleostei: Scombridae) species group: molecules, morphology and biogeography of spanish mackerels. Copeia 1999 (3): 596 - 613.

Barlow, G. W. 1961. Causes and significance of morphological variation in fishes. Syst. Zool. 10: 105-117.

Berg, L. 1940. Classification of fishes both recent and fossil. Trav. Zool. Acad. Sci. URSS, 5 (2): 85-517.

Bermingham, E., McCafferty, S.S. y Martin, A.P. 1997. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamian Isthmus. p. 113 - 128. In: T.D. Kocher y C.A. Stepien

(Eds.) *Molecular systematics of fishes*. Academic Press. San Diego.

Bleeker, P. 1863: 44. Mémoire sur les poissons de la côte de Guinée. Nat. Verh. Holland Maatsch. Wetensch., 2 verz. deel XVIII: 1-136.

Bookstein, F.L. 1982. Foundations of morphometrics. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 13: 451 - 470.

Böhlke, J.E. y Chaplin, C.C.G. 1993. *Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters*. University of Texas Press. Austin, 771 p.

Bouck, L. y Thistle, D. 1998. A computer-assisted method for producing illustrations for taxonomic descriptions. *Vie et Milieu* 49 (2/3): 101-105.

Briggs, J.C. 1974. *Marine Zoogeography*. McGraw - Hill. Nueva York, 475 p.

Bronte, C. R., Fleischer, G. W., Maistrenko, S. G. y Pronin, N. M. 1999. Stock structure of Lake Baikal omul as determined by whole-body morphology. *J. Fish Biol.* 54: 787-798.

Brooks, D.R. y McLennan, D.A. 1991. *Phylogeny, ecology and behavior*. University of Chicago Press. Chicago, 434 p.

Brown, J.H. y Lomolino, M.V. 1998. *Biogeography*. 2a. Edición. Sinauer. Sunderland, Massachusetts, 691 p.

Brundin, L.Z. 1994. Phylogenetic Biogeography. Capítulo 11: 343 - 369. *In: A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.) Analytical Biogeography*. 3ª reimpresión. Chapman y Hall. Suffolk, Inglaterra.

Bussing, W.A. 1976. Geographic distribution of the San Juan ichthyofauna of Central America with remarks on its origin and ecology. p. 157-175. *In: T.B. Thorson (Ed.)*. 1976. *Investigations of the ichthyofauna of Nicaraguan lakes*. University of Nebraska Press. Linconl.

Bussing, W.A. 1995. Gerreidae. *In: W. Fischer, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem (Eds.)*. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico Centro-Oriental*. Vols. II y III, Partes 1 y 2: 647-1813. Roma, Italia.

Bussing, W.A. y López, M.S. 1993. *Peces demersales y pelágicos costeros del Pacífico de Centro América meridional*. *Guía Ilustrada*. Publ. Esp. Rev. Biol. Trop., Universidad

de Costa Rica, 164 p.

Cabrera, A.L. y Willink, A. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía de la O.E.A., serie Biología, No. 13. Washington, D. C.

Castro Aguirre, J.L. 1978. *Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México, con aspectos zoogeográficos y ecológicos*. Dir. Gral. Inst. Nal. de Pesca. Ser. Cienc. No. 19. México, D.F. 298 p.

Castro-Aguirre, J.L., Espinosa, P.H. y Schmitter, S.J.J. 1999. *Ictiofauna estuarino lagunar y vicaria de México*. Editorial Limusa. México, D.F. 711 p.

Collette, B.B. y Russo, J.L. 1981. A revision of the scaly toadfishes, genus *Batrachoides*, with descriptions of two new species from the eastern Pacific. Bull. Mar. Sci. 31: 197-233.

Collette, B.B. y Russo, J.L. 1985. Morphology, systematics and biology of the spanish mackerels (*Scomberomorus*, Scombridae). U.S. Fish. Bull. 82: 545-692.

Corti, M., Loy, A. y Cataudella, S. 1996. Form changes in the sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Moronidae: Teleostei), after acclimation to freshwater: an analysis using shape coordinates. Environ. Biol. Fish. 47: 165 - 175.

Craw, R.C. 1988. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zeland and the Chatham Islands. Syst. Zool. 37 (3): 291-310.

Craw, R.C., Grehan, J.R., y Heads, M.J. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press. Nueva York, 229 p.

Creech, S. 1992. A multivariate morphometric investigation of *Atherina boye* RI Russo, 1810 and *A. presbyter* Cuvier, 1829 (Teleostei: Atherinidae): morphometric evidence in support of the two species. J. Fish Biol. 41: 341-353.

Cressey, R.F. y Collette, B.B. 1970. Copepods and needlefishes: a study in host-parasite relationships. U.S. Fish. Bull 68: 347-432

Crisci, J.V. y López, A.M.F. 1983. *Introducción a la teoría y la práctica de taxonomía numérica*. O.E.A., Secretaría General., Serie de Biología, Monografía 26.

Crisci, J. V. y Morrone, J. J. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. Ciencias UNAM 6: 87 - 97.

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

Cuvier, G. y Valenciennes, M. 1830. Histoire naturelle des poissons. Tomo 6: 1-559. París.

Cyrus, D.P. y Blaber, S.J.M. 1983. The food and feeding ecology of Gerreidae, Bleeker, 1859, in the estuaries of Natal. J. Fish Biol. 22: 373-394

Danemann, G.D. y J. De La Cruz Agüero. 1993. Ichthyofauna of San Ignacio Lagoon, Baja California Sur, México. Cien. Mar. 19 (3): 333-341.

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

De La Cruz Agüero, J. 1999a. Patrones y procesos de la distribución biológica: enfoques y métodos de la biogeografía histórica. Ejercicio Predoctoral. CICIMAR-IPN. La Paz, Baja California Sur, México. 49 p.

De La Cruz Agüero, J. 1999b. A first Mexican record of the chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. Calif. Fish and Game 85 (2): 77-78.

De La Cruz Agüero, J. y F. Galván. 1993. Morphological discrimination of *Eucinostomus* spp. from the Pacific coast of Mexico. Bull. of Mar. Sci. 52: 819-824.

De La Cruz Agüero, J., Galván, F., Rodríguez, J., Abitia, L. y Gutiérrez, F. 1994. Lista sistemática de los peces marinos de Bahía Magdalena, Baja California Sur, México. Cien. Mar. 1994 20(1): 17-31.

De La Cruz Agüero, J., Arellano, M. y Cota, V. M. 1996. Lista sistemática de los peces marinos de las Lagunas Ojo de Liebre y Guerrero Negro, B.C y B.C.S., México. Cienc. Mar. 22(1):111-128.

De La Cruz Agüero, J., Arellano, M., Cota, V. M. y De La Cruz Agüero, G.

1997. *Catálogo de los Peces Marinos de Baja California Sur*. CICIMAR-IPN y CONABIO. México, D.F., 346 p.

Dos Reis, S.F., Pessoa, L.M. y Strauss, R.E. 1990. Application of size-free canonical discriminant analysis to studies of geographic differentiation. *Brasil J. Genet.* 13 (3): 509- 520.

Doyle, K.D. 1998. Osteology of *Dactyloscopus tridigitatus* (Dactyloscopidae: Blennioidei). *Bull. of Mar. Sci.* 63: 33-50.

Dunn, J.R. 1983. The utility of developmental osteology in taxonomic and systematic studies of teleost larvae: a review. NOAA Tech. Rep. NMFS Circ. 450, 19 p.

Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. y Rodríguez, M.A. 1999. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *J. Fish. Biol.* 54: 955-972.

Ekman, S. 1967. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick and Jackson. Londres, 417 p.

Eschmeyer, W.N. 1998. *Catalog of Fishes*. California Academy of Sciences. Vol I-III: 1-2905 p.

Espinosa, O.D. y Llorente, B.J. 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. CONABIO - UNAM. México, D. F. 133 p.

Evermann, W.B. y Meek, S.E. 1886. A revision of the genus *Gerres*. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* 38: 256 - 272.

FAO. 1995. *FAO Yearbook: fishery statistics- catches and landings 1993*. Vol. 76. FAO, Roma, Italia. 687 p.

Farris, J.S. 1970. Methods for computing Wagner trees. *Syst. Zool.* 19: 83 - 92.

Farris, J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417 - 419.

Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: a justification. *Evolution* 38: 16 - 24.

Felsenstein, J. 1989. PHYLIP: Phylogeny Inference Package (Version 3.2). *Cladistics* 5: 164-166. (<http://evolution.genetics.washington.edu/phylip.html>).

Fleming, I.A., Jonsson, B. y Gross, M.R. 1994. Phenotypic divergences of sea-ranched,

farmed and wild salmon. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 2808-2824.

Fraser, T.H. 1968. Comparative osteology of the Atlantic snooks (Pisces, *Centropomus*). Copeia 1968 (3): 433-460.

Gatz, A.J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. Tulane Stud. Zool. Bot. 21: 91-124.

Gill, T.N. 1862. Catalogue of the fishes of Lower California, in the Smithsonian Institute, collected by Mr. John Xantus. Part II. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 14: 242-246.

Gill, T.N. 1863. Descriptive enumeration of a collection of fishes from the western coast of Central America, presented to the Smithsonian Institution by Capt. John Dow. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 4: 162-180.

Girard, C.F. 1858. Ichthyology. United States and Mexican boundary survey, under the order of Lieut. Col. W.H. Emory. Wash. 2(2): 1 - 85.

González Acosta, A.F. 1998. Ecología de la comunidad de peces asociada al manglar del estero El Conchalito, Ensenada de La Paz, Baja California Sur, Mexico. Tesis Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Cienc. Mar.-IPN, Mexico.

Goode, G.B. y Bean, T.H. 1879a. Catalogue of a collection of fishes sent from Pensacola, Florida and vicinity, by Mr. Silas Stearns, with descriptions of six species. Proc. U. S. Nat. Mus. 2: 121 - 156.

Goode, G.B. y Bean, T.H. 1879b. Catalogue of a collection of fishes obtained in the Gulf of Mexico, by Dr. J.W. Velie, with descriptions of seven new species. Proc. U. S. Nat. Mus. 2: 333-345.

Gosline, W.A. 1961. The perciform caudal skeleton. Copeia 1963 (3): 265-270.

Gosline, W.A. 1971. *Functional morphology and classification of teleostean fishes*. Univ. Hawaii Press. Honolulu, 208 p.

Grehan, J.R. 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problema in space / time. Biodiv. Letters. 1: 134-140.

Greenfield, D.W. y Thomerson, J.E. 1997. *Fishes of the continental waters of Belize*.

University Press of Florida. Miami, 311 p.

Greenwood, P.H., Rosen, D.E., Weitzman, S.H. y Myers, G.S. 1966. Phyletic studies of teleostean fishes, with a provisional classification of living forms. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 131: 341-455.

Guénette, S., Rassart, E. y Fortin, R. 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.

Helfman, G.S., Collette, B.B. y Facey, D.E. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science. Malden, Massachusetts. 528 p.

Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Eudeba. Buenos Aires, 353 p.

Hubbs, C. L. 1946. Wandering of pink salmon and other salmonid fishes into southern California. Calif. Fish & Game 32: 81-86.

Hubbs, C.L. y Lagler, K.F. 1958. *Fishes of the Great Lakes*. Segunda Edición. University of Michigan Press. Ann Arbor, 213 p.

ICZN 1999. *International Code of Zoological Nomenclature*. 4a. Edición. Publicado por el International Trust for Zoological Nomenclature. Londres, 306 p.

James, P.S.B.R. 1985. Comparative osteology of the fishes of the family Leiognathidae. Indian J. Fish. 32 (3): 309-358.

Jiménez Rosenberg, P. 1998. Descripción del desarrollo larvario de *Eucinostomus gracilis* y larvario juvenil de *Eucinostomus dowii* y *Diapterus peruvianus*. Tesis de Maestría. CICIMAR-IPN, La Paz, BCS, México. 98 p.

Johnson, G.D. 1975. The procurrent spur: an undescribed perciform caudal character and its phylogenetic implications. Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. 121: 1- 23.

Johnson, G.D. 1983. *Niphon spinosus*: A primitive Epinephelinae serranid, with comments on the monophyly and intrarrelationships of the Serranidae. Copeia 1983 (3): 777-787.

Johnson, G.D. 1984. Percoidei: development and relationships, p. 464-498. In: H.G.

Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. y S.L. Richardson (Eds.). *Ontogeny and systematics of fishes*. Special Publication No. 1, American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Allen Press. Lawrence, Kansas.

Johnson, G.D. y Patterson, C. 1993. Percomorph phylogeny: a survey of acantomorphs and a new proposal. *Bull. Mar. Sci.* 52 (1): 554-626.

Jordan, D.S. 1923. A classification of fishes, including families and genera as far known. *Stanford Univ. Publ. Biol. Sci.* 3(2): 1-243.

Jordan, D.S. 1895. The fishes of Sinaloa. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 2(5): 377-514.

Jordan, D.S. y Evermann, B.W. 1898. The fishes of north and middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 47 (2) :1241-2183.

Keivany, Y. y Nelson J.S. 1998. Comparative osteology of the greek ninespine stickleback, *Pungitus hellenicus* (Teleostei, Gasterosteidae). *J. Ichthyol.* 38 (6): 430-440.

Kendall, A.W. Jr. 1976. Predorsal and associated bones in serranil and grammistid fishes. *Bull. Mar. Sci.* 26: 585-592.

Kerschner, B.A., Peterson M.S. y Gilmore, R.G. 1985. Ecotopic and ontogenetic trophic variation in mojarra (Pisces: Gerreidae). *Estuaries* 8 (3): 311-322

Kitching, I.J. 1996. Tree - building techniques. p. 44 - 66. *In*: P.L. Forey, C.J. Humphries, I.L. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert y D.M. William. 1996. *Cladistics*. The Systematic Association Pub. N° 10. Clarendon Press, Oxford.

Klingenberg, P.C. y Froese, R. 1991 A multivariate comparison of allometric growth patterns. *Syst. Zool.* 40 (4) 410 - 419.

Kluge, A.G. y Farris, J.S. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.

Krzanowski, W.J. 1993. *Principles of multivariate analysis*. Oxford University Press. Londres, 563 p.

Lauder, G.V. 1981. Form and function: structural analysis in evolutionary morphology. *Paleobiology* 7 (4): 430-442.

Lauder, G.V. 1989. Caudal fin locomotion in ray-finned fishes: historical and functional analysis. *Amer. Zool.* 29: 85-102.

Lauder, G. y Liem, K.F. 1983. The evolution and interrelationships of the actinopterygian fishes. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 150: 95-197.

Lessios, H.A. 1979. Use of Panamian sea urchin to test the molecular clock. *Nature* 280: 599 - 601.

Llorente, B.J., Koleff, O.P., Benítez, D.E. y Morales, L.L. 1999. *Síntesis del estado de las colecciones biológicas mexicanas*. CONABIO. México, D. F., 143 p.

Longley, W.H. e Hildebrand, S.F. 1941. *Systematic catalogue of the fishes of Tortugas, Florida, with observations on color, habita, and local distribution*. Pap. Tortugas Lab. 34. Car. Inst. Wash. Publ. 535: 1-331 p. + 34 láminas.

Luna Vega, I., Alcántara, A.O., Espinosa, O.D. y Morrone, J.J. 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forest: a preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *J. of Biogeo.* 26: 1299-1305.

Lundberg, J.G. y McDade, L.A. 1990. Systematics. p. 65-108. *In: C.B. Schreck y P B. Moyle (Eds.). Methods for fish biology*. Pub. Esp. American Fisheries Society. Bethesda.

Madison, W.P., Donoghue, M.J. y Madison, D.R. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83 - 103.

Marcus, L.F. 1993. The goals and methods of systematic biology. p. 31 - 53. *In: R. Fortuner (Ed.). Advances in computer methods for systematic biology*. John Hopkins University Press. Baltimore.

Matheson, R.E. 1981. The distribution of the flagfin mojarra, *Eucinostomus melanopterus* (Pisces: Gerreidae) with ecological notes on Texas and Florida populations. *North. Gulf Sci.* 5 (1): 63-66.

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

Matheson, R.E. y McEachran, J.D. 1984. Taxonomic studies of the *Eucinostomus*

argenteus complex (Pisces: Gerreidae): preliminary studies of external morphology. *Copeia* 1984 (3): 893-902.

Mayr, E. 1981. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies *Science*. 214: 510 - 516.

Miller, D.J. y Lea, R.N. 1972. Guide to the coastal marine fishes of California. *Fish Bull.* 157. Calif. Dept. of Fish and Game, Sacramento. 249 p.

McDowall, R.M. 1999. Caudal skeleton in *Galaxias* and allied genera (Teleostei: galaxiidae). *Copeia* 1999 (4): 932-939.

Morrone, J.J. 1999. How can biogeography and cladistics interact for the selection of areas for biodiversity conservation?: A view from Andean weevils (Coleoptera: Curculionidae). *Biogeographica* 75: 89-96.

Morrone, J.J., Espinosa, O.D. y Llorente, B.J. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. UNAM. México, D. F., 155 p.

Morrone, J.J. y Espinosa, O.D. 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* 49: 12-16.

Murdy, E.O., Birdsong, R.S. y Musick, J.A. 1997. *Fishes of the Chesapeake Bay*. Smithsonian Institution Press. Washington, 324 p.

Navarro, A.S. y Llorente, B.J. 1994. Museos y la conservación de la biodiversidad. p. 229-257. In: J. Llorente B. e I. Luna Vega. (Eds.). *Taxonomía Biológica*. Fondo de Cultura Económica- UNAM. México, D. F.

Nelson, G.J. 1972. Comments on Hennig's "phylogenetic systematics" and its influence on ichthyology. *Syst. Zool.* 21: 364 - 374.

Nelson, G.J. y Platnick, N.I. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press. Nueva York, 541 p.

Nelson, J.S. 1987. The next 25 years: vertebrate systematics. *Can. J. Zool.* 65: 779 - 785.

Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the world*. 3a. Edición. Wiley. Nueva York, 600 p.

Nichols, J. T. 1912. Notes on Cuban fishes. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 31: 179 - 194.

- Nixon, K.C. y Carpenter, J.M. 1993. On outgroups. *Cladistics* 9: 413-426.
- Nursall, J. R. 1963. The hypurapophysis, an important element of the caudal skeleton. *Copeia* 1963 (2): 458-459.
- Nybelin, O. 1973. Comments on the caudal skeleton of Actinopterygians, p. 369-373. *In: P.H. Greenwood, R.S. Miles y C. Patterson, (Eds). Interrelationships of fishes.* Academic Press. Nueva York.
- Ornelas, J.F. 1998. Filogenias y método comparativo: identificación y evaluación de hipótesis evolutivas y establecimiento de criterios para conservar especies en riesgo. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 74: 5 - 42.
- Orthmeyer, D.L., Takekawa, J.Y., Ely, C.R., Wege, M.L. y Newton, W.E. 1995. Morphological differences in Pacific coast populations of greater white-fronted geese. *Condor*. 97: 123 - 132.
- Ortiz Galindo, J.L. 1991. Ontogenia inicial de la mojarra rayada *Eugerres axillaris* Günther, 1864. Tesis Maestría en Ciencias. CICIMAR-IPN. La Paz, BCS, México. 58 p.
- Page, R.D.M. 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.* 36: 1 - 17.
- Page, R.D.M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.* 37: 254 - 270.
- Page, R.D.M. 1996. TREEVIEW: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Comp. Appl. Biosci.* 12: 357-358.
- Parenti, L.R. 1993. Relationships of Atherinomorph fishes (Teleostei). *Bull. Mar. Sci.* 52 (1): 170-196.
- Parker, A. 1997. Combining molecular and morphological data in fish systematics: examples from the Cyprinodontiformes. p. 163 - 188. *In: T.D. Kocher y C.A. Stepien (Eds.). Molecular systematics of fishes.* Academic Press. San Diego.
- Passos, R.Z.G. 1999. Revision and comments on biogeography of soapfishes of the genus *Ryptycus* (Teleostei: Serranidae). *Bull. Mar. Sci.* 65 (2): 337-339.

Pérez, P.G., León, R.V. y García, P.L. 1997. ¿Qué es la sistemática filogenética? *Ciencia y Desarrollo* 23 (135): 61-65.

Perrotta, R.G., Aubone, A. y Sánchez, F. 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.

Picciolo, A. 1960. The development of the anterior interhemal cone of *Eucinostomus argenteus* Baird and Girard. *Copeia* 1960 (1): 70-71.

Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. Wiley. Nueva York, 351 p.

Pietsch, T.W. 1995 (Ed.) *Historical portrait of the progress of ichthyology, from its origins to our own time. Georges Cuvier*. John Hopkins University Press. Baltimore, 366 p.

Pinna, M.C.C. 1996. Teleostean monophyly, p. 147-162. *In*: M.L. J. Stiassny, L.R. Parenti y G.D. Johnson (Eds.). *Interrelationships of fishes*. 2a Edición. Academic Press. Nueva York.

Poey, F. 1875. Ennumeratio Piscium Cubensis. *An. Soc. Española Hist. Nat.*, Madrid. Tomo IV, Parte 1a: 1-87.

Podani, J. 1994. *Multivariate data analysis in ecology and systematics*. SPB Academic Publishing. La Haya, 316 p.

Potthoff, T. 1975. Development and structure of the caudal complex, the vertebral column, and the pterygiophores in the blackfin tuna (*Thunnus atlanticus*, Pisces, Scombridae). *Bull. Mar. Sci.* 25: 205-231.

Potthoff, T. y Tellock, J.A. 1993. Osteological development of the snook, *Centropomus undecimalis* (Teleostei, Centropomidae). *Bull. Mar. Sci.* 52: 669-716.

Quicke, D.L.J. 1996. *Principles and techniques of contemporary taxonomy*. Blackie Academic & Profesional. Londres, 311 p.

Randall, J.E. y Vergara, R. 1977. Gerreidae. *In*: W. Fischer (ed.). *FAO species for fishery purposes. Western central Atlantic (fishing area 31)*. Vol. 2. FAO. Roma, Italia.

Reis, S.F. 1988. Morfometría e estatística multivariada em biología evolutiva. *Rev.*

Brasil. Zool. 5(4): 571-580.

Reist, J.D. 1986. An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation. Can. J. Zool. 64: 1363-1368

Reyment, R.A. 1991. *Multidimensional paleobiology*. Pergamon Press. Oxford, 377 p.

Reyment, R.A., Blackith, R.E. y Campbell, N.A. 1984. *Multivariate morphometrics*. Academic Press. Londres, 233 p.

Rivas, A., Méndez, E., Ruiz, L.J., Torres, A. y Martínez, J.L. 1999. Hábitos alimenticios de *Eucinostomus gula* y *E. argenteus* (Pisces: Gerreidae) en la Bahía de Mochima, Estado de Sucre, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr Venezuela, Univ. Oriente 38 (3): 91-97.

Robins, C.R., Ray, G.C. y Douglass, J. 1986. *A field guide to Atlantic coast fishes of north America*. Houghton Mifflin Company. Boston, 354 p.

Rohlf, F.J. 1990. Morphometrics. Ann. Rev. Ecol. Syst. 21: 299-316.

Rohlf, F. J. 1993. *NTSYS-pc. Numerical taxonomy and multivariate analysis system*. Exeter Software. Setauket, Nueva York.

Rojo, A.L. 1991. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press. Boca Ratón, Florida. 273 p.

Romesburg, H.C. 1984. *Cluster Analysis for researchers*. Lifetime Learning publications. Belmont, California, 334 p.

Rosen, D.E. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes. p. 397 - 513. In: P.H. Greenwood, R.S. Miles y C. Patterson (eds). *Interrelationships of fishes*. Academic Press. Nueva York.

Rosen, D.E. 1976. A vicariance model of Caribbean biogeography. Syst. Zool. 24: 431-464.

Rosen, B.R. 1996. From fossil to earth history: applied historical biogeography. p. 14: 437 - 481. In: A.A. Myers y P.S. Giller (Eds.) *Analytical Biogeography*. 3ª reimpression. Chapman y Hall. Suffolk, Inglaterra.

Savage, J.M. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna.

Copeia 1966 (3): 714-766.

Schaefer, K.M. 1990. Geographic variation in morphometrics characters and gill rakers counts of yellowfin tuna, *Thunnus albacares*, from the Pacific ocean. U.S. Fish. Bull. 89: 289-297.

Scheltema, R.S. 1996. Describing diversity. *Oceanus* 39: 16 -18.

Schmitter, S.J.J. 1998. *Catálogo de los peces continentales de Quintana Roo*. Guías Científicas ECOSUR. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. 239 p.

Schultze, H.P. y Arratia, G. 1989. The composition of the caudal skeleton of teleosts (Actinopterygii: Osteichthyes). *Zool. J. Linn. Soc.* 97: 189-231.

Scotland, R.W. 1996. Character coding. p. 14 - 20. *In*: P.L. Forey, C.J. Humphries, I.L. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert y D.M. William.(Eds.). 1996. *Cladistics*. The Systematic Association Pub. N° 10. Clarendon Press, Oxford.

Shaklee, J.B. y Tamaru, C.S. 1981. Biochemical and morphological evaluation of Hawaiian bonefish (*Albula*). *Syst. Zool.* 30: 125-146.

Siebert, D.J. 1996. Tree statistics; trees and "confidence"; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. p. 72-88. *In*: Forey, P. L., C.J. Humphries, I.L. Kitching, R.W. Scotland, D.J. Siebert y D.M. William.(Eds.). 1996. *Cladistics*. The Systematic Association Pub. N° 10. Clarendon Press, Oxford.

Sokal, R.R. 1974. Classification: purposes, principles, progress, prospects. *Science* 185: 1115.

Sommers, K.M. 1989. Allometry, isometry and shape in principal components analysis. *Syst. Zool.* 38 (2): 169 -173.

Starks, E.C. 1911. The osteology and relationship of *Leiognathus*, a genus of scombroid fishes. Stanford Univ. Press 5: 5-15.

StatSoft, Inc.1995. *STATISTICA for Windows* [Computer program manual]. StatSoft, Inc., Tulsa, Oklahoma.

Stepien, C.A., Dillon, A.K., Brooks, M.J., Chase, K.L. y Hubbers, A.N. 1997.

The evolution of Blennioid fishes based on the analysis of mitochondrial 12S rDNA. p. 245 - 270. In: T.D. Kocher y C.A. Stepien (Eds.). *Molecular systematics of fishes*. Academic Press. San Diego.

Strauss, R.E. 1993. Phylogenetics. p. 55-68. In: R. Fortuner (Ed.). *Advances in computer methods for systematic biology*. John Hopkins University Press. Baltimore.

Swofford, D.L. 1985. PAUP: *Phylogenetic Analysis using parsimony (Manual for version 2.4)*. Champaign, ILL. Illinois Natural History Survey.

Swofford, D.L. 2000. *Programa PAUP ("Phylogenetics Analysis Using Parsimony")*, versión 4.0b4a. Laboratory of Molecular Systematics, Smithsonian Institute. Sinauer Associates.

Swofford, D.L., Olsen, G.J., Waddell, P.J. y Hillis, D.M.. 1996. Phylogeny reconstruction. p. 407 - 514. In: D.M.. Hillis, C. Moritz y B.K. Mable (Eds.). *Molecular Systematics*. 2a Edición. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.

Tabachnick, B.G. y Fidell, L. 1989. *Using multivariate statistics*. 2a Edición. Harper Collins Publishers. Nueva York, 746 p.

Tapia, G.M. y Ayala, P.G. 1996. Clave para la determinación de las especies de mojarra en México (Pisces: Gerreidae). *Rev. Biol. Trop.* 44(3)/45(1): 519-526.

Taylor, W.R. 1967. An enzyme method of clearing and staining small vertebrates. *Proc. U.S. Natl. Mus.* 122: 1-17.

Taylor, W.R. y van Dyke, G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybio* 9 (2): 107-119.

Tyler, J.C. 1983. Osteology, phylogeny and higher classification of the fishes of the order Plectognathi (Tetraodontiformes). NOAA Tech Rep. NMFS Circ. 434, 422 p.

Teixeira, R.L. y Helmer, J.L. 1997. Ecology of young mojarra (Pisces: Gerreidae) occupying the shallow waters of a tropical estuary. *Rev. Brasil. Biol.*, 57(4): 637-646

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. London* 201: 13-26.

Uiblein, F., Kohler, C. y Tian, M.C. 1998. Quantitative examination of morphological variability among goatfishes of the genus *Upeneus* from the Malayan Province (Pisces: Perciformes: Mullidae). *Senckenber. Mar.* 28 (4/6):123-132.

Vecchione, M., Mickevich, M.F., Fauchald, K., Collette, B.B., Williams, A.B., Munroe, T.A. y Young, R.E. 2000. Importance of assessing taxonomic adequacy in determining fishing effects on marine biodiversity. *ICES J. Mar. Sci.* 57: 677 - 681.

Villaseñor, J.L. y Dávila, P. 1992. *Breve introducción a la metodología cladista*. UNAM. México, D.F., 48 p.

Wainwright, P.C. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *Amer. Zool.* 31: 680 - 693.

Walker, B.W. 1960. The distribution and affinities of the marine fish fauna of the Gulf of California. Symposium: Biogeography of Baja California and Adjacent Seas. Part II. Marine Biotas. *Syst. Zool.* 9 (3-4): 123-113.

Waples, R.S. y Rosenblatt, R.H. 1987. Patterns of larval drift in southern California marine shore fishes inferred from allozyme data. *U.S. Fish. Bull.* 86 (1): 1-11.

Watrous, L.E. y Wheeler, Q.D. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1 -11.

Westneat, M.W. 1993. Phylogenetic relationships of the tribe Cheilini (Labridae: Perciformes). *Bull. Mar. Sci.* 52 (1): 351-394.

White, B.N. 1986. The isthmian link, antitropicality and American biogeography: distributional history of the Atherinopsinae (Pisces: Atherinidae). *Syst. Zool.* 35 (2): 176-194.

Whitehead, P.J.P. 1990. Systematics: an endangered species. *Syst. Zool.* 39(2): 179-184.

Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley. Nueva York, 439 p.

Wiley, E.O., Siegel-Causey, J.D., Brooks, D.E. y Funk, V.A. 1991. *The Compleat Cladist: a primer of phylogenetic procedures*. The University of Kansas, Museum of Natural History. Publ. Esp. No. 19, 158 p.

Winston, J.E. 1999. *Describing species. Practical taxonomic procedures for biologists*. Columbia University Press. Nueva York, 518 p.

Yáñez, A.A. 1980 [“1978”]. Taxonomía, ecología y estructura de las comunidades de peces en lagunas costeras con bocas efímeras del Pacífico de México. Cent. Cienc. Mar y Limnol. Pub. Esp. No. 2. UNAM. México, D.F., 306 p.

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

INDICE

ACCTTRAN, 26, 28, 32
ACP, 18-19, 53, 76-77, 114
ACV, 16, 18-19, 51-53, 74-76
ACe, 53
ACu, 51, 53, 72
Alo, 51
APc, 51, 53
AVC, 73
Academia de Ciencias de California, 17
Albert Günther, 5
American Fisheries Society, 103
American Society of Ichthyologists, 102
Antecedentes, 3, 17
Análisis Biogeográfico, 65, 84, 86
Análisis I, 80
Análisis II, 80
Apéndice, 16-17, 29-30, 41-43, 45, 47-50, 58, 78-79
África Occidental, 68
Árbol de consenso, i, 29
Atlanto-Pacífico, 14, 68, 91-92, 93
Atlántico-Pacífico, 12
Atlántico-Indopacífico, 84
Atlántico-Pacífico, 91
B. J. Zahuranec, 35, 42-43, 45
Bahamas, 49-50, 66-67, 96
Bahía Almejas, 43
Bahía Magdalena, 41, 43, 65, 67, 98
Bahía Santa Marina, 43
Bahía Santa María, 44
Bahía de Mochima, 107
Bahía de Ohuira, 95
Bahía de San Diego, 65
Bermudas, 9, 46-47, 49-50, 66-67, 87
Brasileña, 30, 67
CP, 53-54, 112
CP I, 53-54
CP II, 53-54
CP1, 22, 54-55
CP2, 21, 54, 56-57, 60-61, 64
CP3, 54-55
CP4, 57, 59-60
CTA, 31, 33, 68, 113

CUI, 22, 54
CUII, 22, 54
Cabo San Lucas, 8, 40
Cabo Verde, 49, 66, 86-87
California Academy of Sciences, 99
Caribeña, 30, 66-68
Carolina, 30, 40, 46, 66-68
Catochaenum, 6
Catálogo, 41, 43-45, 97, 99, 108
Caudal, 103-104
Centracanthidae, 5
Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, 16, 19, 21, 83
Centroamérica, 8, 89-90
Charles Frederic Girard, 8
Chautengo, 43-44
Cladograma, 113
Clasificación, 35, 38
Clave, 38, 109
Colección Ictiológica, 16-17, 19
Colección Nacional de Peces, 16, 21
Colección de Peces, 17
Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica, 36
Consideraciones Nomenclaturales, 10
Cortés, 30, 66, 68
Código Internacional de Nomenclatura Zoológica, 34, 35, 42-43, 45, 93
D. S. Jordan, 36
DELTRAN, 26
David Starr Jordan, 6
Descripción original, 40-41, 45-48, 50
Diagnosis, 38, 40-41, 43-44, 46-48, 50
Discusión, 13
Dr. A. Günther, 9
E1, 55-56, 60, 64
E2, 55, 57, 61, 64
E3, 55, 57, 61, 64
EA, 68, 88, 91
ECOSUR, 16, 21, 108
EP, 68, 88, 91
EP- EA, 88
El ACP, 76
El ACV, 18, 52
El Callao, 65, 87
El Conchalito, 100
Ensenada de La Paz, 100

Epural, 40, 42-43, 45-47, 49
Epurales, 46-47, 49
Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, 17
Esqueleto, 112
Estados Unidos de América, 17
Eucinostomus Baird, i-ii, 38
Familia Gerreidae, 38, 113
Fase I, 15, 50, 70, 112, 114
Fase II, 13, 17, 51, 74, 112, 114
Fase III, 20, 54, 81
Fase IV, 23, 58, 83
Fase V, 29, 65, 86
Fenograma, 113
Figuras, 30, 59, 80, 83-84, 86, 88-89, 91
Filogenia, 64
Filogenia de Eucinostomus, 64
George Brown Goode, 9
Georges Cuvier, 5, 106
Gerridae, 1, 5-6
Gerrididae, 6
Golfo de México, 21, 46-47, 49, 66-67, 79
Género, 38
H. Curran, 10
H. Wesley Curran, 9
HEM, 54
HEM2, 57, 61-62, 64
HEM3, 55
HI, 54-55, 58
HII, 54-55
HIII, 54-55
HIV, 54-55
HV, 55-56, 61, 64
Hubbs-Perlmutter, 79
IBUNAM, 16, 21
ICZN, 34, 35, 37, 101
ITESM, 17
Indias Occidentales, 30, 66-67
Instituto Tecnológico de Estudios Superiores de Monterrey, 17
Instituto de Biología, 16, 21
International Code of Zoological Nomenclature, 101
Introducción, 97
Islas Bermudas, 9, 46-47, 49-50, 66, 87
Islas Galápagos, 42, 45, 65-67, 87
Islas de Cabo Verde, 49

Istmo de Centroamérica, 90
Istmo de Panamá, 92
J. De La Cruz Agüero, 98
Jaccard, 22
Jackknife, 29
Jean René Quoy, 5
Joseph Paul Gaimard, 5
José De La Cruz Agüero, i-ii
LACNHM, 16
LAc, 51
LAd, 53
LBa, 73
LCe, 53
LDi, 51, 53, 73
LP, 3, 16-18, 21, 46, 71, 73-74, 77-78
LPp, 51
LT, 46
LUd, 53
La Paz, i-ii, 16, 21, 98, 100-101, 105
Louis de Freycinet, 5
MNHN, 46-47
Mar Caribe, 21
Mar Muerto, 44
Massachusetts, 87, 96, 101
Mexicana, 30, 66-67, 104
Monotipia, 8
Morfometría, 106
Museo Británico, 5, 9, 50
Museo de Historia Natural de París, 46
Museum of Natural History, 110
NEU, 54, 59
NEU3, 55, 60
NU3, 55-56
Neotipo, 8, 46
Nomenclatura, 1, 5-6, 10, 21, 34, 35-36, 42-45, 93, 112
OP, 55-56, 60-61, 64
Outgroup, 29, 32, 103
PAE, 31-32, 67, 113
PAUP, 24, 28-29, 32, 58, 109, 113
PC, 80
PC1, 80
PC2, 80
PC3, 80
PCR, 84

PH, 21, 54, 57, 61
PHA, 22, 54
PHP, 54
Pacífico Centro-Oriental, 96
Pacífico Oriental, 66-67
Pacífico de Centro América, 96
Pacífico de Centroamérica, 8
Pacífico de México, 111
Panamá, 40-41, 65, 67, 85, 92
Panbiogeografía, 98
Panámica, 30, 66-67
Peces Marinos de Baja California Sur, 99
Pieter Bleeker, 5, 8
Plinio, 5
Región de Carolina, 66-67
Reseña Histórica, 5
Resultados, 13
STATISTICA, 108
San Diego, 10, 30, 65-66, 68, 96, 105, 109
Scripps Institution of Oceanography, 43, 45
Sistemática, i
Smithsonian Institution, 41-42, 78, 100, 104
Smithsonian Institution-USNM, 17
Syn-Tax, 20
T. N. Gill, 8, 41
Tablas, 83
Tarleton Hoffman Bean, 9
Taxonomía, 10, 13, 35, 94, 104, 111
Taxonomía Biológica, 104
Tethys, 89
Theodore Nicholas Gill, 8
Tipo, 38
Trazos, 112
UANL-CI, 17
UCSD, 10
UN1, 55-56, 60, 64
UN2, 55
UNAM, 94, 98-99, 104, 110-111
UPGMA, 22
USNM, 41-42, 48, 78
United States National Museum, 78
VC, 51-53, 71-72, 112
VC1, 50-51
VC2, 50-51

GLOSARIO

Alopatría: perteneciente a un taxa o poblaciones que ocupan áreas separadas geográficamente.

Alotipo: un miembro de una serie del tipo de una especie que representa el sexo opuesto del holotipo; los alotipos son seleccionados por el autor original que asume pertenecen a la misma especie (el término no se reconoce por los Códigos).

Análisis Discriminante: un método de análisis de grupos ponderado encaminado a aumentar al máximo la probabilidad de identificar correctamente a un espécimen desconocido que pertenece a uno de dos o más taxa de difícil distinción.

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

Análisis de componentes principales: un procedimiento de ordenación multifactorial usado para determinar a que grupos discretos pertenece un conjunto de especímenes o taxa.

Análisis de compatibilidad: cualquiera de los varios procedimientos para eliminar caracteres en un análisis filogenético con base a su inconsistencia con otros caracteres

Análisis Canónico de Variables (ACV): un procedimiento de discriminación poderoso muy usado en la identificación de especies.

Árbol no enraizado: una red que conecta un conjunto de taxa que no han sido conectados al ancestro común.

Árbol enraizado: una filogenia hipotética en la que el ancestro común ha sido añadido.

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

Binomio: la combinación de un nombre genérico y uno trivial (la especie) nombre que comprende el nombre científico (Latín)de un organismo.

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.

Bootstrapping: un procedimiento de aleatorización de datos utilizada para evaluar la confianza que puede obtenerse de los resultados de un análisis de un conjunto particular de datos.

Branch-and bound: un algoritmo que garantiza encontrar la longitud mínima en un árbol que requiere a menudo considerablemente menos cálculos que la búsqueda exhaustiva.

Búsqueda exhaustiva: el proceso de encontrar la mayoría de los árboles parsimoniosos considerando todos los posibles árboles.

Carácter no informativo: un carácter cuya variación entre un conjunto de taxa no proporciona información sobre sus relaciones filogenéticas, por ejemplo, las autapomorfias.

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 filogenética

Carácter no ordenado: un carácter multiestado para el que las transiciones entre cualquiera de los estados son igualmente probables (o improbables).

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.

Carácter informativo: cualquier carácter cuya distribución de estados entre los taxa bajo la consideración podría proporcionar la información potencial sobre las relaciones filogenéticas de estos taxa. En la práctica se excluye los caracteres sin variación y caracteres presentados por un solo taxón dentro del grupo.

Carácter dirigido: igual a carácter polarizado u ordenado; un carácter cuyo estado hereditario se especifica en un análisis filogenético. El contrario es el carácter no dirigido, no polarizado y no ordenado.

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.

Clade: cualquier grupo monofilético supuesto en una hipótesis filogenética.

Cladista: practicante del cladismo y sus principios.

Cladística (o): en general, el proceso de definir las relaciones evolutivas entre los taxa usando la evidencia de los taxa vivientes. Originalmente propuesta por Hennig, ahora comprende diversas metodologías relacionadas.

Cladogénesis: el proceso evolutivo que da lugar a un nuevo clade.

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

Clase: un grupo clasificatorio formal entre el Phylum y el Orden

Clasificación: área de la taxonomía relativa al arreglo de los taxa en una clasificación biológica.

Clave: una serie o conjunto de preguntas que requieren una decisión sobre los taxa para llevar a su eventual identificación

Clique: un conjunto de caracteres compatibles. Vea Análisis de compatibilidad.

Codificación: asignación de valores normalmente numéricos a los diferentes estados del carácter

de tal forma que puedan ser objeto de manipulaciones matemáticas.

Codificación divergente: método por convertir los caracteres continuos en códigos discretos para el análisis filogenético.

Codificación aditiva: véase carácter ordenado.

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

Colección sinóptica: una colección de representantes correctamente identificados de todo el taxa de una área determinada; usada como una colección de la referencia para ayudar a confirmar las identidades subsecuentes.

Congenerico: dos o más especies que pertenecen al mismo género; por tanto congéneres.

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

Cotipo: un paratipo o sintipo. Obsolescencia ya no reconocido en la nomenclatura zoológica.

Carácter ordenado: (carácter de Wagner) un carácter para el cual las transiciones de estado pueden ocurrir en ambas direcciones y que si es multi-estado, tales transiciones son aditivas.

Deme: normalmente una subunidad pequeña y local de la población total de una especie; individuos que conforman un conjunto genético más o menos aislado.

Deriva genética: mutaciones aleatorias y cambios en la frecuencia de los genes dentro de una población que con el tiempo causa que "el promedio" de la composición genética se modifique respecto a su condición inicial.

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.

Designación original: designación (la especificación; fijación) de las especies tipo de un género por medio de una declaración inequívoca en la descripción original.

Designación: (1) el acto de un taxónomo por el cual un espécimen de una serie de paratipos o sintipos se selecciona como el lectotipo; (2) la selección subsecuente como especie tipo de un género, de uno de los congéneres descritos, cuando el autor original no especificó una especie tipo. (En el Código se enlistan los factores a tomar en cuenta cuando una especie o un espécimen necesita ser designado como un tipo).

Dicotomía: un punto de ramificación (el nodo) del árbol filogenético o un punto de decisión en una clave taxonómica donde se presentan dos nuevas opciones.

Distancia de Wagner: algoritmo de construcción progresiva de un árbol que usa las distancias entre taxón-taxón y empleando cualquiera de varios criterios de optimización, para seleccionar

que taxón se agrega al árbol en cada fase de construcción.

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

Ecotipo: una forma distinta de un organismo que se desarrolla bajo un conjunto dado de condiciones medioambientales.

Endémico: un taxón, normalmente una especie, que esta restringida a una área en la que se originó.

Equilibrio puntuado: modelo de evolución Darwiniana en que los cambios son el resultado de períodos de evolución rápida separados por los períodos de relativa constancia.

Especie: categoría taxonómica sujeta a varias definiciones; vease especie biológica, especie filogenética.

Especie tipo: la especie designada como el tipo de un género.

Especie biológica: una definición de especie basado en el principio que el flujo genético ocurre usual y frecuentemente entre los miembros de una especie y nunca o escasamente entre las especies diferentes (cf. especies filogenéticas). La definición de especie biológica no incluye a organismos asexuales.

Especies gemelas: cualquiera de dos especies estrechamente relacionadas que sólo pueden distinguirse por algunos caracteres crípticos pero que se encuentran genéticamente aisladas entre si. Por implicación, son grupos fraternos ("sister groups").

Especies crípticas: pares o grupos de especies biológicas que son difícil de definir o distinguir con base a los caracteres morfológicos externos.

Espécimen tipo: espécimen o cualquier miembro de una serie de especímenes (la serie tipo) en la que se basó la descripción original de la especie.

Espécimen voucher: espécimen (o sus restos) que se usó en un estudio y que se deposita en una colección permanente para proporcionar la evidencia con respecto a la identidad del material estudiado.

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 genero.

Feneticismo: normalmente referido a la taxonomía numérica y sobre todo a métodos que agrupan a los taxa con base en su similitud.

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.

Filograma: un dendrograma que indica una historia evolutiva supuesta (e.g. derivado de la información de las sinapomorfias) que adicionalmente indica por la longitud de las ramas, el grado

de cambio evolutivo que se cree pudo haber ocurrido a lo largo de cada linaje.

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

Genotipo: (1) la especie tipo de un género; un uso obsoleto que debe reemplazarse ahora por la especie tipo; (2) la composición genética de un organismo; a menudo usado en relación con uno o más loci de un gen.

Gradualismo: un concepto de evolución de Darwiniana que considera que las especies evolucionan a través de la acumulación gradual de cambios pequeños (cf. el equilibrio puntuado).

Grupo Fraternal ("sister group"): un par de taxa o grupos cuyo ancestro común más cercano no es compartido por ningún otro grupo. Debido a que la opción de género es de hecho un accidente de la gramática alemana aquí se prefiere el equivalente francés "groupe-frere".

Grupo interno (ingroup): el supuesto grupo monofilético de taxa cuyas relaciones están bajo investigación (cf. Grupo externo).

Grupo externo ("outgroup"): un taxón o grupo de taxa que se piensa tienen una relación fraterna con respecto al taxón o taxa bajo estudio (el grupo interno: "ingroup") y que probablemente presenta los estados de carácter plesiomórficos para el grupo interno.

Grupo monofilético: de acuerdo a Hennig (1966) un taxón o grupo de taxa que tienen un antepasado común y que incluye a todos los descendientes de ese antepasado.

Hennigiano: relacionando con los procesos cladísticos de la definición de taxa (clades) mediante sinapomorfias tal como lo propuso W. Hennig.

Heurístico: (1) un método general que involucra la mejora progresiva de estimaciones por el ensayo y búsqueda del error en lugar de seguir un método fijo; (2) algoritmos para encontrar árboles más cortos pero que no garantizan encontrar el más parsimonioso.

Holotipo: el espécimen en que el concepto de una especie o subespecie es basado. En la mayoría de los casos los holotipos deben ser un solo espécimen identificado como tal por el autor original. En el caso de ciertos protozoarios el concepto puede extenderse para cubrir a varios individuos (que se creen conspecíficos).

Homología: (1) las similitudes entre estructuras u otros caracteres en dos o más taxa que son el resultado de su herencia de un antepasado común (cf. analogía).

Homónimo primario: cualquiera de dos nombres idénticos de la especie que fueron originalmente erigidos (usualmente pero no necesariamente diferente) para varios taxa en el mismo género; sólo uno puede ser un nombre válido, el otro debe ser reemplazado.

Homónimo: cualquiera de dos o más nombres científicos idénticos que podrían causar un conflicto de interpretación en taxonomía. En la práctica, la homonimia aplica a nombres de especies que pertenecen a un sólo género, o nombres de género dentro de cualquiera de los dominios de los

cuerpos reguladores internacionales que tratan con la nomenclatura.

Homónimo secundario: nombres de especies que aunque originalmente descritos en géneros separados, se volvieron homónimos cuando fueron subsecuentemente incluidos bajo el mismo nombre genérico por el autor de una revisión.

Homoplasia: generalmente un término usado para expresar la suma de cambios adicionales de estado de un carácter. En una filogenia particular implican el número mínimo de cambios que podrían haber tenido lugar teóricamente, dados el número total de estados del carácter. Particularmente, se definen así a los cambios de estado, resultado de la evolución paralela o convergente y de la reversión de los caracteres.

ICZN (por sus siglas en inglés): el Código Internacional de Nomenclatura Zoológica.

Índice del Consenso: cualquiera de un grupo de descriptores numéricos de la información contenida en un árbol de consenso.

Índice de Consistencia: un número que describe el ajuste de un sólo carácter o del conjunto de caracteres, a un árbol.

Índice de Retención: medida, aplicable a un sólo carácter o a un conjunto de caracteres, que refleja para una topología de árbol dada, cuanto de la variación desplegada por el carácter(es) puede atribuirse a una sinapomorfia estricta.

Lectoparatipo: equivalente de paralectotipo.

Lectotipo: un espécimen seleccionado de la serie tipo de una especie previamente descrita para aclarar la identidad de esa especie.

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

Método de Lundberg: método por "enraizar" un árbol en el cual un taxón externo (grupo externo) se agrega al árbol más parsimonioso previamente computado.

Método del grupo externo: un método ampliamente aceptado para determinar la dirección de cambio de estado del carácter (la polaridad del carácter), realizado a través de la comparación con el estado presentado por un grupo externo apropiado.

Monotipia: una razón principal para designar el tipo de un taxón cuando este no se especificó en la descripción original.

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

Neotipo: espécimen seleccionado para representar y designar a una especie previamente descrita cuyo material tipo original está irrecuperablemente perdido o destruido. Deben escogerse los neotipos cuidadosamente y preferentemente de la misma ubicación del holotipo original.

Nombre válido: el nombre científico correcto para un taxón.

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).

Nombre de reemplazo: nombre científico propuesto para reemplazar un nombre que se ha demostrado ser un homónimo junior.

Nombre rechazado: cualquier nombre para un organismo diferente de su nombre válido.

Nomen dubium: (nombre incierto) un nombre científico que no puede asociarse con la certeza con cualquier taxón conocido porque la descripción original es inadecuada y el espécimen del tipo está perdido o en una pobre condición de conservación.

Nomen novum: (nombre nuevo) un nombre propuesto para reemplazar un nombre existente que inválido debido, por ejemplo, a la homonimia.

Nomen nudum: (nombre desnudo) un nombre científico publicado (el binomio latino) referido a un organismo que no existe o que no se ha descrito de acuerdo con el Código pertinente.

Nomen conservandum: (nombre retenido) un nombre que sería inválido de acuerdo con el Código apropiado, pero que es reconocido como válido a través del uso de los poderes plenarios de la Comisión apropiada.

Nomenclatura: proceso de asignar los nombres científicos correctos a los organismos 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.

Parafilético y parafilia: se han propuesto varias definiciones de parafilia (e.g. Hennig, 1966; Nelson, 1971; Wiley, 1981). Aquí se usa como la designación de un grupo que incluye a un antepasado común y cuya membresía grupal se define por la posesión de un carácter derivado único, el cual puede haber sufrido uno o varias reversiones y por consiguiente no incluye a todos los descendientes de ese antepasado común.

Paralectotipo: (también pero menos utilizado lectoparatipo) en la nomenclatura zoológica los especímenes restantes de una serie del tipo (e.g. los paratipos) después que un lectotipo ha sido designado.

Paratipo: los especímenes de la serie tipo diferentes al holotipo.

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).

Patrística: relacionando a la similitud debido a la descendencia evolutiva (es decir debido a tener un antepasado común).

Parónimo: un nombre científico basado y/o en honor de una persona.

Plesiomorfo: el estado ancestral del carácter de un carácter en un grupo de organismos.

Polaridad: referido a la dirección evolutiva de la transición del estado de un carácter; entre un estado de carácter que se presume pudo haber presentado un ancestro (común) el cual es entonces codificado como plesiomórfico (primitivo) y otro que se considera apomórfico (avanzado).

Polifliético y polifilia: se han propuesto varias definiciones de polifilia (e.g. Hennig, 1966; Nelson, 1971). Aquí se usa como la designación de un grupo que no incluye al ancestro común de todos los miembros.

Polimorfismo: (1) la ocurrencia en una especie de más de un estado fenotípico discreto (sea genéticamente basado o no). (2) la ocurrencia de dos o más estados de un carácter entre los miembros de un taxón.

Politomia: un punto de la ramificación de un árbol en que se originan tres o más ramas de la línea ancestral.

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 sobreesido por causa de la estabilidad.

Serie tipo: todos los especímenes de una especie en que el autor original basó la descripción original pero excluyendo cualquiera que el autor haya mencionado específicamente como variantes o como miembros dudosos de la especie.

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

Simpatria: la concurrencia de dos especies o poblaciones en la misma localidad o en áreas traslapadas. Simplesiomorfia: caracteres plesiomórficos compartidos por un grupo de taxa debido al linaje compartido.

Sinapomorfia: caracteres apomórfico compartidos por dos o más taxa que indican un linaje común para los miembros de este grupo.

Sinónimo subjetivo: sinonimia resultado de la opinión de un taxónomo de que dos o más taxa con nombres diferentes son de hecho el mismo.

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 los autores diferentes).

Sinónimo objetivo: sinonimia donde dos o más taxa nombrados (género o especies) tiene el mismo tipo (especie o especímenes, respectivamente) y que por consiguiente no puede haber ninguna diferencia de opinión.

Sintipo: cualquier miembro de una serie tipo para la cual no se ha designado holotipo o lectotipo.

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.

Sistemática Filogenética: otra denominación para el cladismo.

sp.: abreviación para "especie" (singular). Usado cuando se desconoce la identidad verdadera, por ejemplo *Eucinostomus* sp.

spp.: abreviación para "especies" (plural). Normalmente indica varias especies del mismo género.

Tautonomía: lo idéntico (o a veces la ortografía casi idéntica) de un nombre genérico, específico o subespecífico. De relevancia en la fijación subsecuente de un especie tipo, etc.

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

Taxonomía: como con el concepto sistemática, una palabra con diferentes definiciones. Aquí considerada una subdivisión de la sistemática que trata la clasificación, nomenclatura y otros aspectos de la definición, nombre e identificación de los taxa.

Taxonomía alfa: el proceso de identificar a las especies.

Taxonomía numérica: de manera amplia, cualquier acercamiento numérico a la taxonomía (incluso el cladismo); aunque ahora empleado para referirse al feneticismo. Métodos que buscan agrupar y clasificar a los taxa basados en su similitud.

Tipo: véase especie tipo, espécimen y co -, holo -, iso -, lecto -, meta -, neo -, para -, paralecto -, sin - y topotipo.

Topotipo: un espécimen originario de la localidad tipo de una especie y que se piensa pertenece a esa especie.

UPGMA: (por sus siglas en inglés, 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.

Vicariancia: relativo a la presencia de taxa estrechamente relacionados en áreas geográficas diferentes como resultado de la formación de barreras naturales que dividen una población existente. ☞

LISTA DE FIGURAS Y TABLAS

- Figura 1. Forma de los pterigióforos anales ("estructura interhemal") en las especies de Gerreidae analizadas.
- Figura 2. Protocolo de medición y obtención de ejemplares.
- Figura 3. Caracteres morfométricos utilizados.
- Figura 4a. Dispersión de los valores de los caracteres morfométricos de *Eucinostomus* spp. (Fase I).
- Figura 4b. Dispersión de los valores de los caracteres morfométricos de *Eucinostomus* spp. (Fase II).
- Figura 5. Regiones y Provincias zoogeográficas marinas, según Briggs (1974).
- Figura 6. Regiones y Provincias zoogeográficas marinas, según Briggs (1974).
- Figura 7. Trazos biogeográficos individuales de especies de Gerreidae (ejemplo).
- Figura 8. Diagrama de las dos primeras variables canónicas (VC), especímenes de *Eucinostomus* spp. (Fase I).
- Figura 9. Diagrama de las dos primeras variables canónicas (VC), especímenes de *Eucinostomus* spp. (Fase II).
- Figura 10. Diagrama de las dos primeras variables canónicas (VC), especímenes de *Eucinostomus* spp. (Fase II): especies del océano Pacífico.
- Figura 11. Diagrama de las dos primeras variables canónicas (VC), especímenes de *Eucinostomus* spp. (Fase II): especies del océano Atlántico.
- Figura 12. Diagrama de los tres primeros componentes principales (CP), especímenes de *Eucinostomus* spp. (Fase II).
- Figura 13. Nomenclatura del esqueleto caudal en Gerreidae.
- Figura 14. Esqueleto caudal de las especies de Gerreidae analizadas.
- Figura 15. Estructuras particulares del esqueleto caudal de las especies de Gerreidae analizadas.
- Figura 16. Fenograma de los caracteres osteológicos de las especies de Gerreidae analizadas.
- Figura 17. Soluciones con mayor parsimonia (SMP) de las relaciones filogenéticas de *Eucinostomus* spp. y grupos fraternos considerados.

Figura 18. Árboles filogenéticos de consenso a partir de las SMP generadas.

Figura 19. Árbol filogenético obtenido mediante la técnica de remuestreo "bootstrap" del programa PAUP.

Figura 20. Árbol filogenético obtenido mediante la técnica de remuestreo "jackknife" del programa PAUP.

Figura 21. Hipótesis de relación filogenética de *Eucinostomus* spp. y grupos hermanos.

Figura 22. Distribución geográfica de *Eucinostomus* spp. en el océano Pacífico.

Figura 23. Distribución geográfica de *Eucinostomus* spp. en el océano Atlántico.

Figura 24. Distribución geográfica de las especies de Gerreidae: *Eugerres axillaris*, *Gerres cinereus* y *Diapterus peruvianus*.

Figura 25. Cladograma de área resultante del análisis de simplicidad de endemismos (PAE).

Figura 26. Cladograma de área resultante del análisis de compatibilidad de trazos (CTA).

Figura 27. Distribución geográfica de la Familia Gerreidae.

Figura 28. Distribución geográfica de *Eucinostomus* spp.

Figura 29. Esquema de la evolución tectónica de la tierra.

Tabla 1. Especies nominalmente descritas en *Eucinostomus* spp.

Tabla 2. Valores por carácter morfométrico medido en *Eucinostomus* spp.

Tabla 3. Definición y código de los caracteres morfométricos medidos en *Eucinostomus* spp.

Tabla 4. Número de ejemplares de *Eucinostomus* spp. medidos por colección y museo.

Tabla 5. Matriz de variables morfométricas por especie de *Eucinostomus*.

Tabla 6. Número de especímenes por especie transparentados para el análisis osteológico, de *Eucinostomus* spp. y especies fraternas.

Tabla 7. Matriz multi-estado binaria de los caracteres osteológicos de *Eucinostomus* spp. y especies fraternas.

Tabla 8. Matriz de caracteres osteológicos y morfológicos utilizados en los análisis filogenéticos de *Eucinostomus* spp. y especies fraternas.

Tabla 9. Matriz binaria de los patrones de distribución de *Eucinostomus* spp. y especies fraternas.

Tabla 10. Sumario del análisis de variables canónicas *Eucinostomus* spp. (Fase I).

Tabla 11. Matriz de clasificación del análisis de variables canónicas de *Eucinostomus* spp (Fase I).

Tabla 12. Matriz de distancias de Mahalanobis entre especies de *Eucinostomus* spp (Fase I).

Tabla 13. Coeficientes estandarizados por variable morfométrica del análisis de variables canónicas en *Eucinostomus* spp. (fase I).

Tabla 14. Funciones de clasificación del análisis de variables canónicas en *Eucinostomus* spp. (fase I).

Tabla 15. Sumario del análisis de variables canónicas en *Eucinostomus* spp. (Fase II).

Tabla 16. Matriz de clasificación del análisis de variables canónicas de *Eucinostomus* spp (Fase II).

Tabla 17. Matriz de clasificación del análisis de variables canónicas de *Eucinostomus* spp del océano Pacífico (Fase II).

Tabla 18. Sumario del análisis de variables canónicas *Eucinostomus* spp. del océano Pacífico (Fase II).

Tabla 19. Matriz de clasificación del análisis de variables canónicas de *Eucinostomus* spp del océano Atlántico (Fase II).

Tabla 20. Sumario del análisis de variables canónicas *Eucinostomus* spp. del océano Atlántico (Fase II).

Tabla 21. Porcentaje de diferenciación entre pares de especies de *Eucinostomus* de acuerdo con las distancias de Mahalanobis.

Tabla 22. Coeficientes de ordenación y porcentaje de variancia producido por el análisis de componentes principales (ACP).

Tabla 23. Características descriptivas del esqueleto caudal en *Eucinostomus* spp y especies fraternas.

Tabla 24. Caracteres utilizados en los análisis filogenéticos de *Eucinostomus* spp y especies fraternas.

Tabla 25. Matrices de homoplasias de las soluciones más parsimoniosas obtenidas en *Eucinostomus* spp y especies fraternas.

Tabla 26. Matriz de homoplasias combinadas de acuerdo a cada una de las cuatro soluciones más parsimoniosas obtenidas en *Eucinostomus* spp y especies fraternas.

Tabla 27. Intervalos de distribución geográfica de *Eucinostomus* spp. ☞

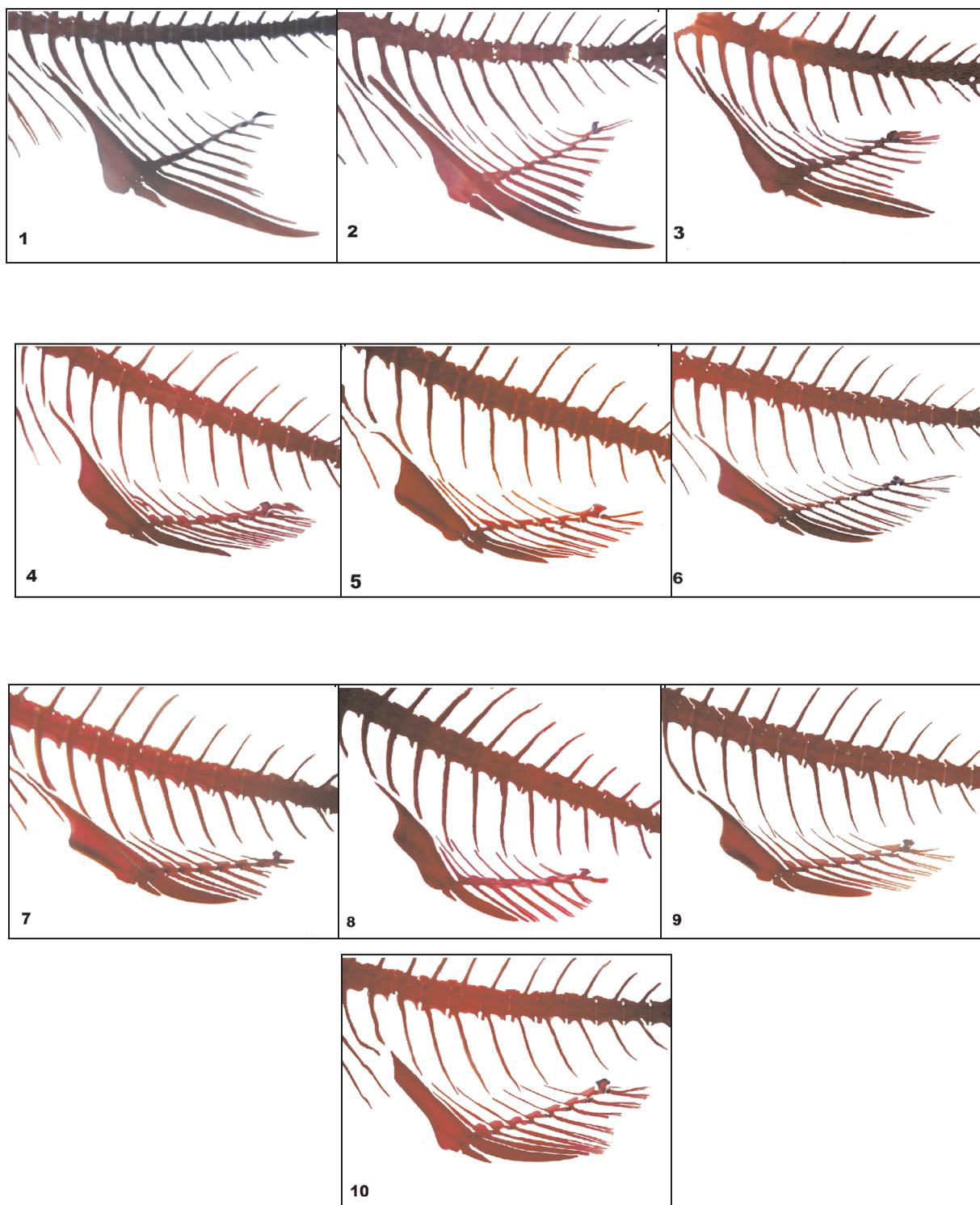


Figura 1. Morfología de los pterigióforos anales en Gerreidae. 1) *Diapterus peruvianus*. 2) *Eugerres axillaris* y 3) *Gerres cinereus*: no forman una estructura a manera de cono (cono interhemal) como en *Eucinostomus* spp.: 4) *E. currani*. 5) *E. dowii*. 6) *E. entomelas*. 7) *E. gracilis*. 8) *E. argenteus*. 9) *E. gula*. 10) *E. melanopterus* (*E. jonesii*, no ilustrada).

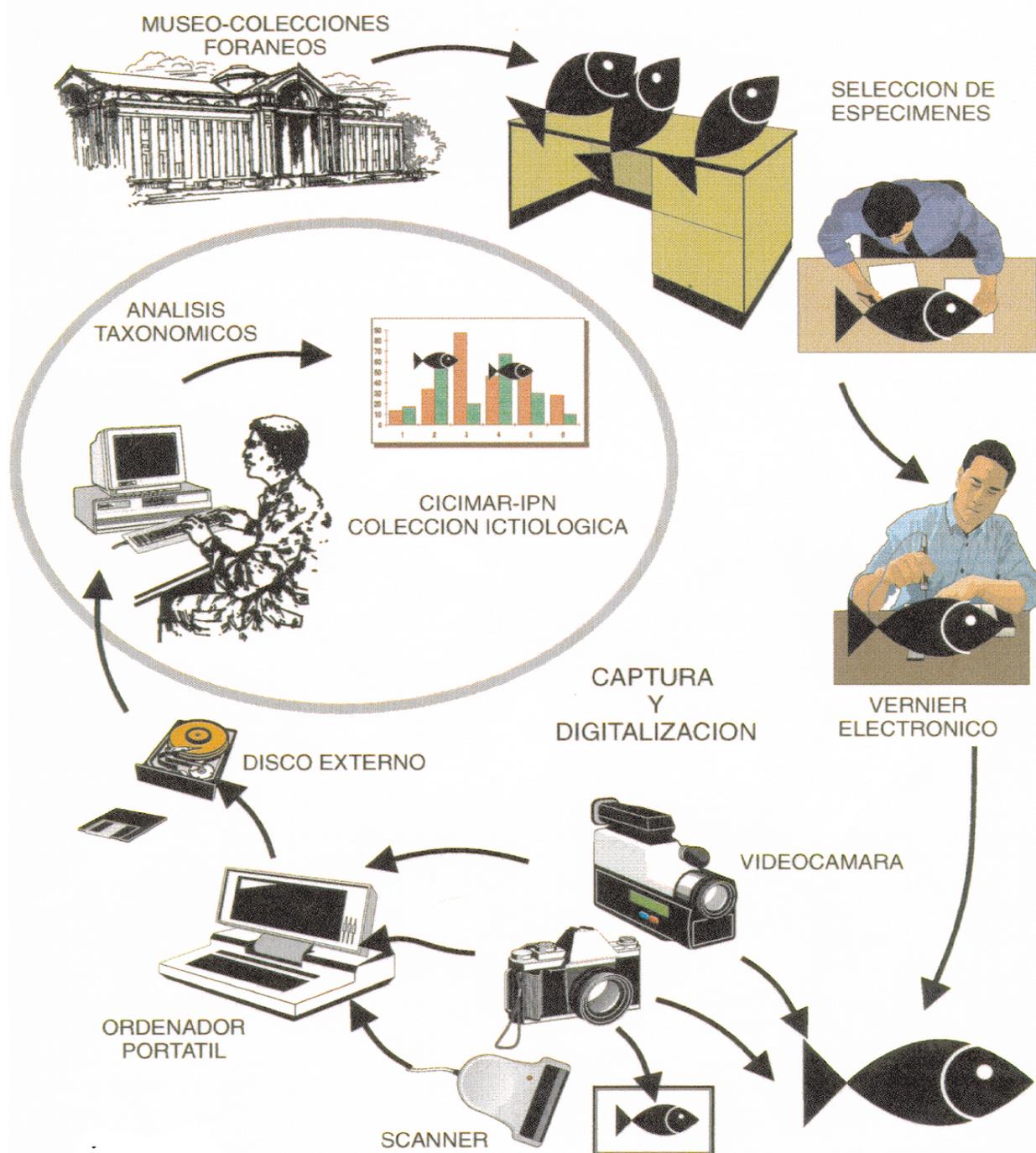


Figura 2. Protocolo para la obtención y medición de ejemplares y procesamiento de la información morfológica de especímenes de *Eucinostomus* spp., obtenidos en préstamo o donación y medidos en sitio (Museos y Colecciones Biológicas visitadas) o en las instalaciones de la Colección Ictiológica del CICIMAR-IPN (CICIMAR - CI).

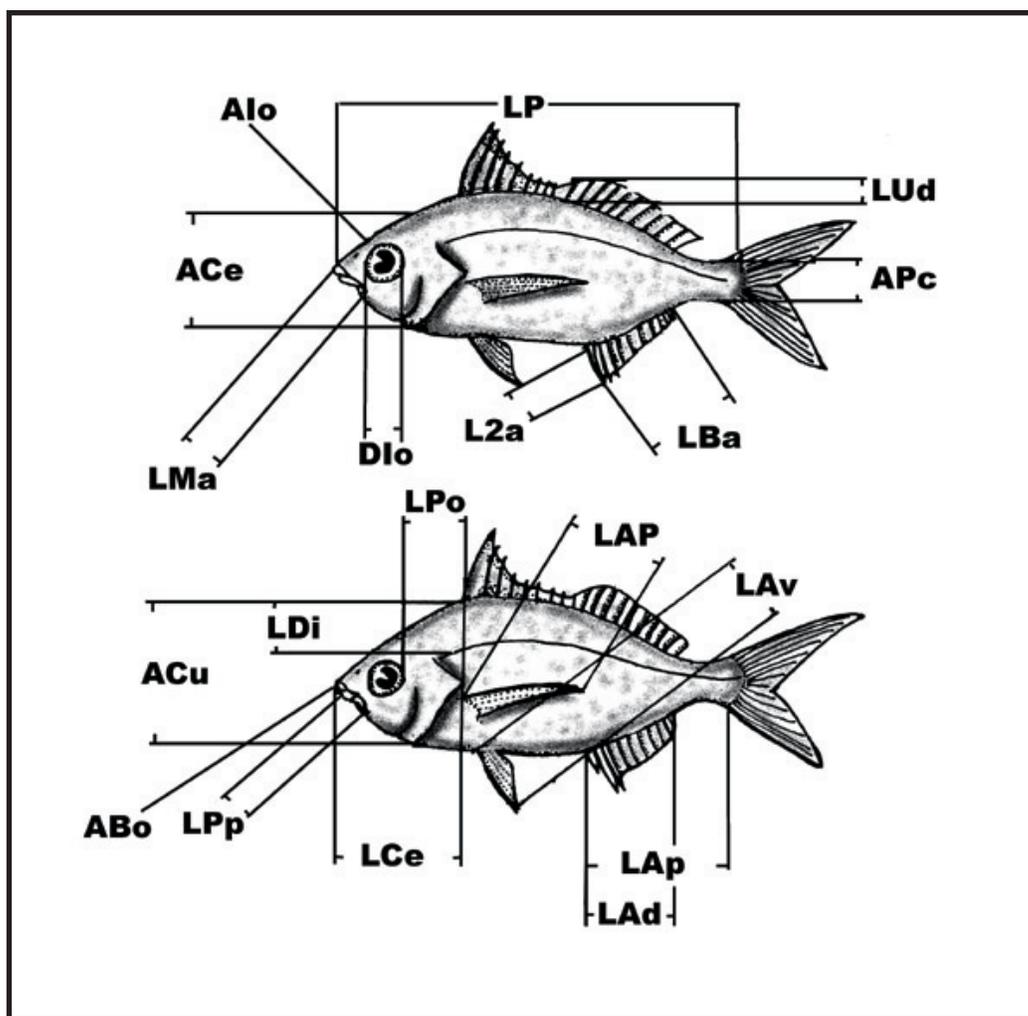


Figura 3. Caracteres morfométricos utilizados en el Análisis Canónico de Variables (ACV). Definición de los caracteres en Tabla 3 (*sensu* Matheson y McEachran, 1984).

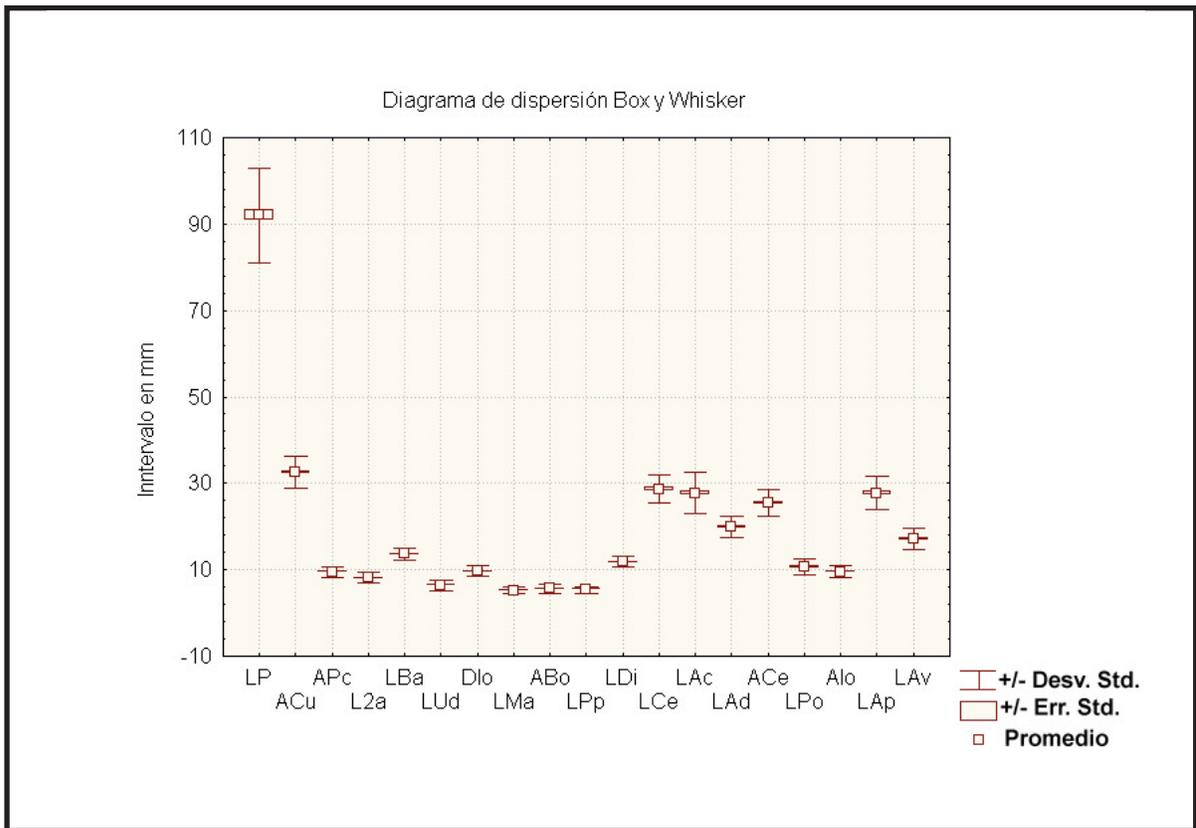


Figura 4a. Diagrama de dispersión de 19 caracteres morfométricos de las especies del género *Eucinostomus*: *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. argenteus*, considerados en el Análisis Canónico de Variables (ACV). Definición de los caracteres en Tabla 3 y Figura 3.

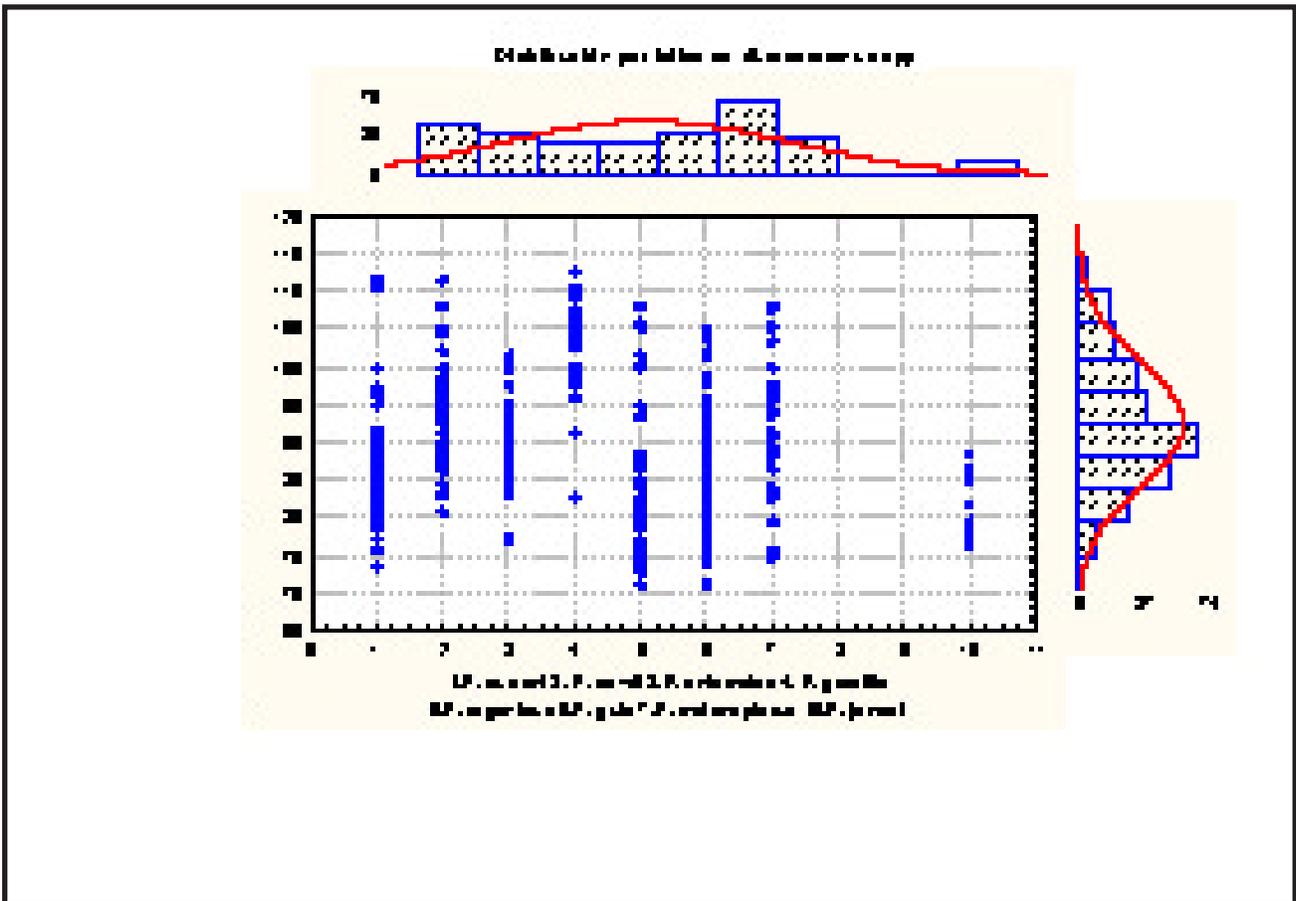


Figura 4b. Intervalos de talla de *Eucinostomus* spp por especie, considerados en los análisis estadísticos multifactoriales. (Eje X=Longitud Patrón: LP.)

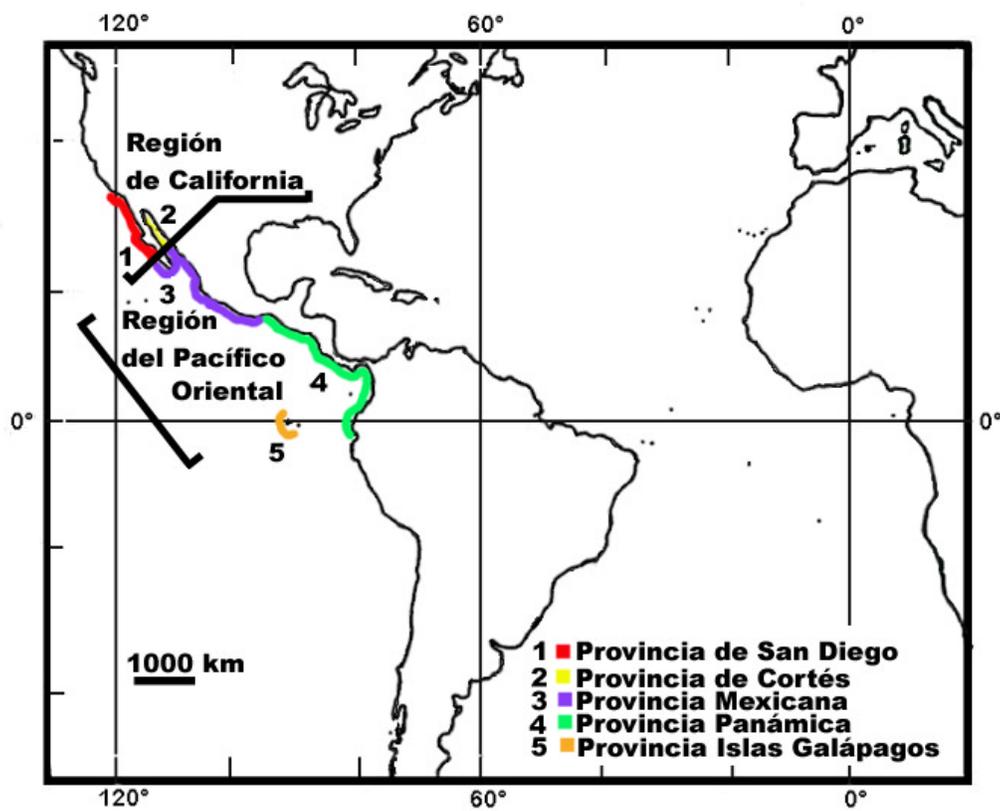


Figura 5. Regiones y provincias zoogeográficas marinas, según propuesta de Briggs (1974). Región de California: Provincias de San Diego (1) y de Cortés (2). Región del Pacífico Oriental: Provincia Mexicana (3), Provincia Panámica (4) y Provincia de las Islas Galápagos (5)

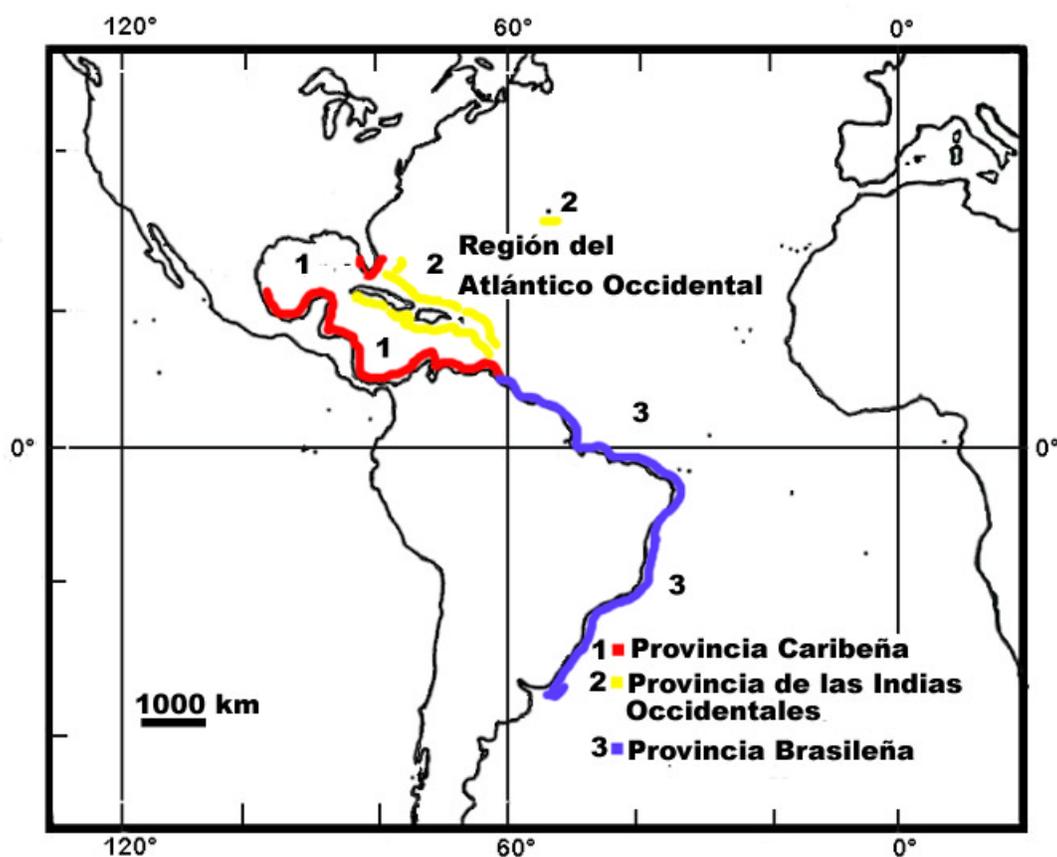


Figura 6. Regiones y Provincias zoogeográficas marinas, según propuesta de Briggs (1974). A. Región del Atlántico Occidental: Provincia Caribeña (1), Provincia de las Indias Occidentales (2) y Provincia Brasileña (3). B. Región de Carolina. Región del Atlántico Oriental: Provincia de África Occidental

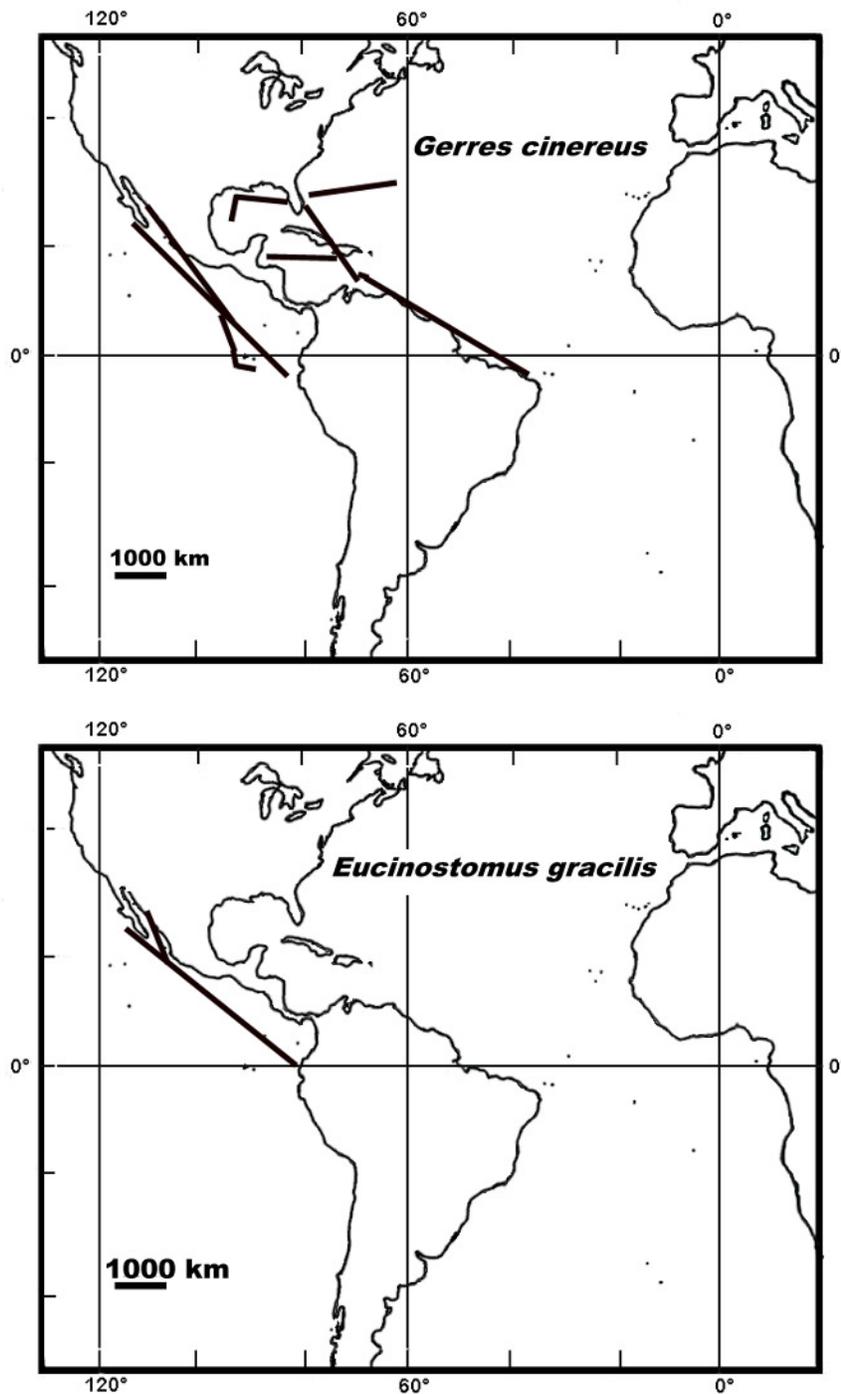


Figura 7. Ejemplificación de los trazos biogeográficos individuales de *Gerres cinereus* (1) y *Eucinostomus gracilis* (2), acorde con sus ámbitos de distribución. Valores de presencia - ausencia en las Regiones y Provincias zoogeográficas (*sensu* Briggs, 1974) para *G. cinereus*: 0 1 1 1 0 0 1 0 1 1 1; *E. gracilis*: 0 1 1 1 0 0 0 0 0 0 0 (incluyendo área ancestral hipotética). Véase Tabla 9 y explicación en texto.

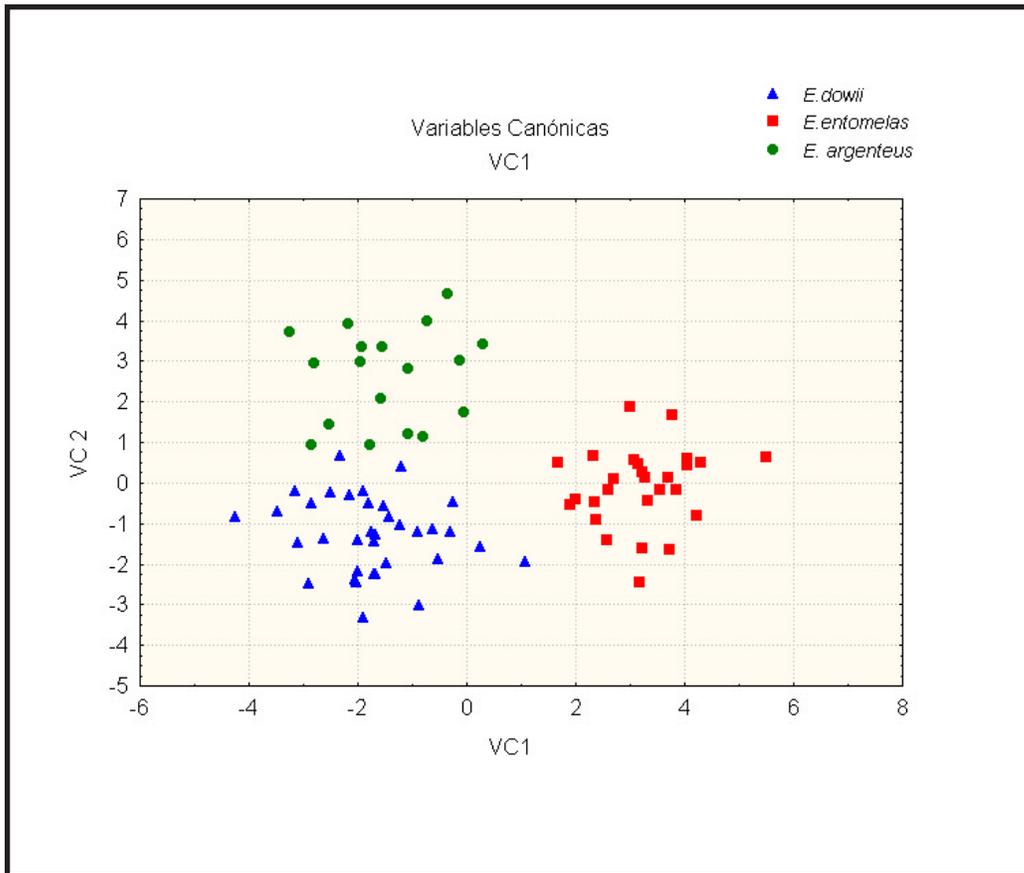


Figura 8. Proyección de los especímenes de cada una de las especies de *Eucinostomus* en el plano formado por las dos funciones canónicas generadas. VC1=69.64% y VC2=30.36%

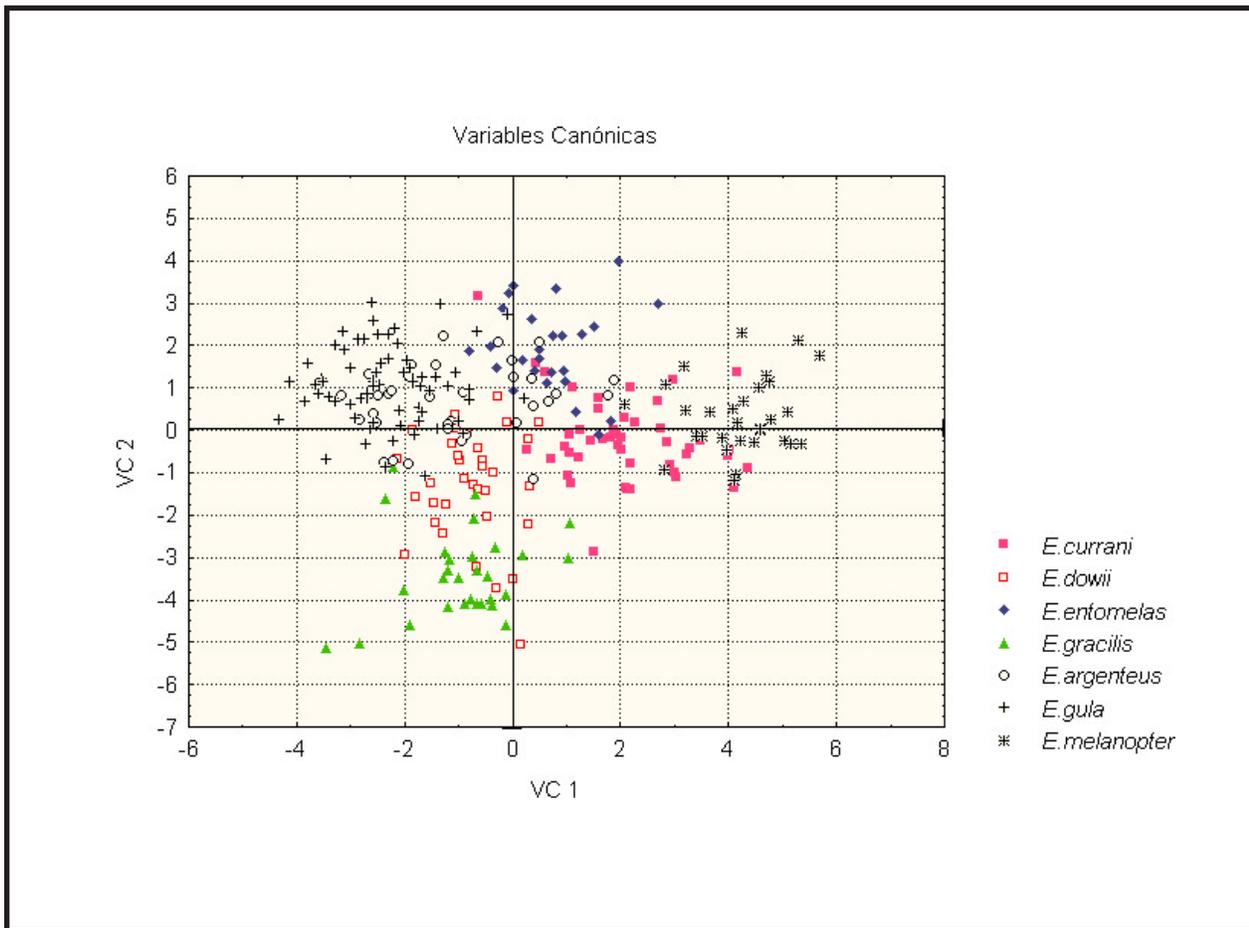


Figura 9. Variables Canónicas (VC) 1 y 2 del análisis de 18 variables morfométricas en 8 especies de *Eucinostomus* spp. (*E. jonesii* no ilustrada). Variancia acumulada (VC1 + VC2) = 73.4%

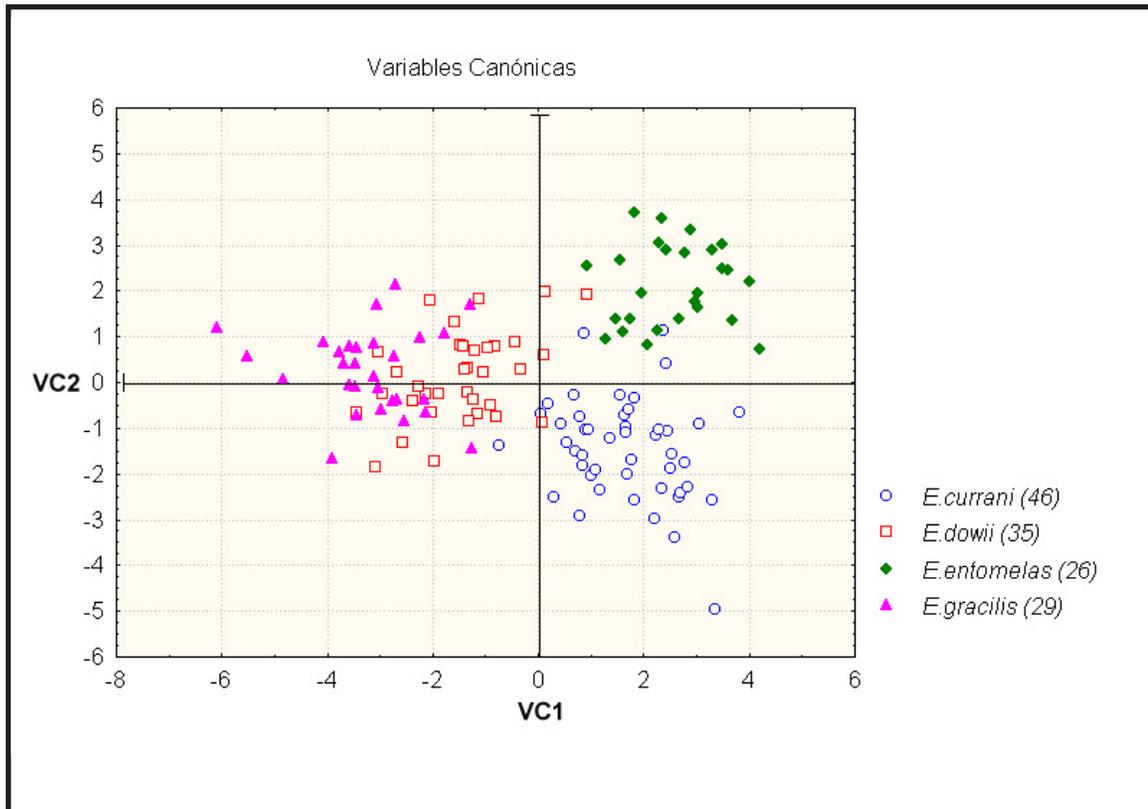


Figura 10. Variables Canónicas (VC)1 y 2 del análisis de 18 variables morfométricas en 4 especies de *Eucinostomus*, que habitan en el océano Pacífico. Varianza acumulada por las dos primeras VC = 91 %

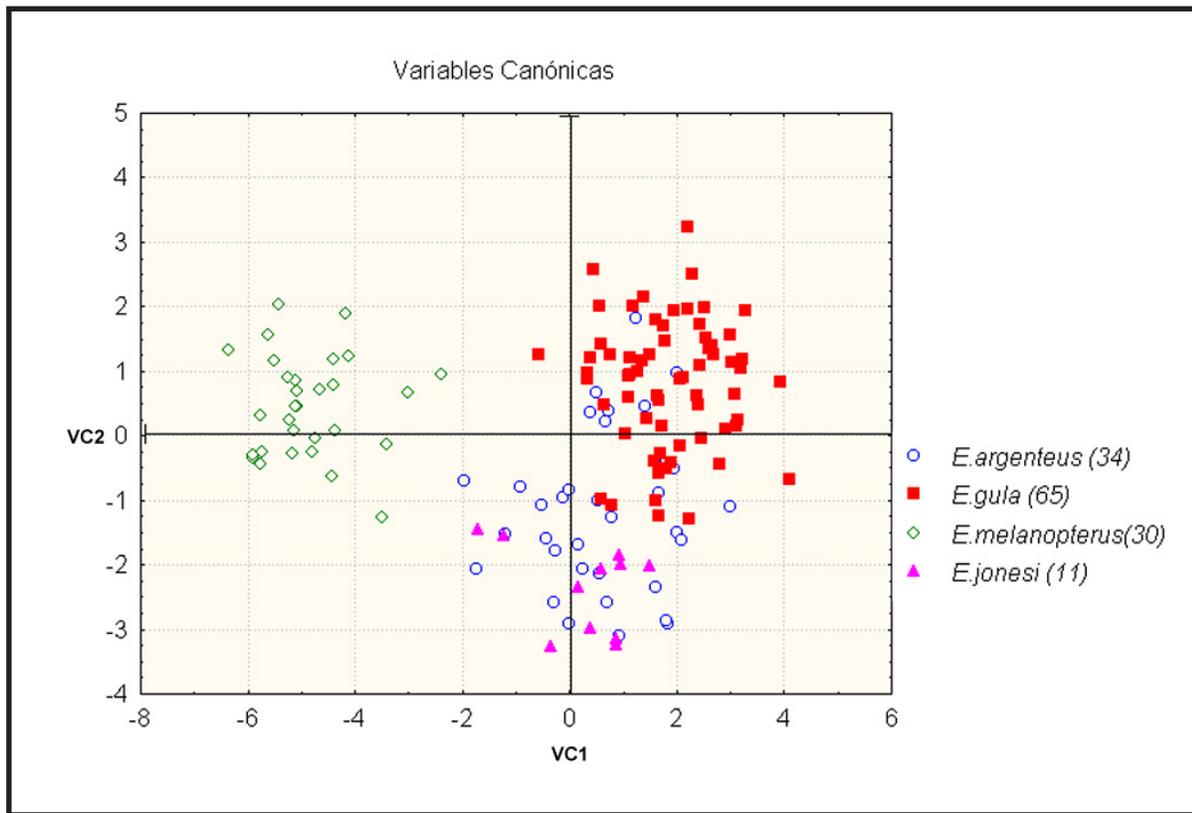


Figura 11. Variables Canónicas (VC) 1 y 2 del análisis de 18 variables morfométricas en 4 especies de *Eucinostomus*, que habitan en el océano Atlántico. Variancia acumulada (VC1 + VC2) = 96%

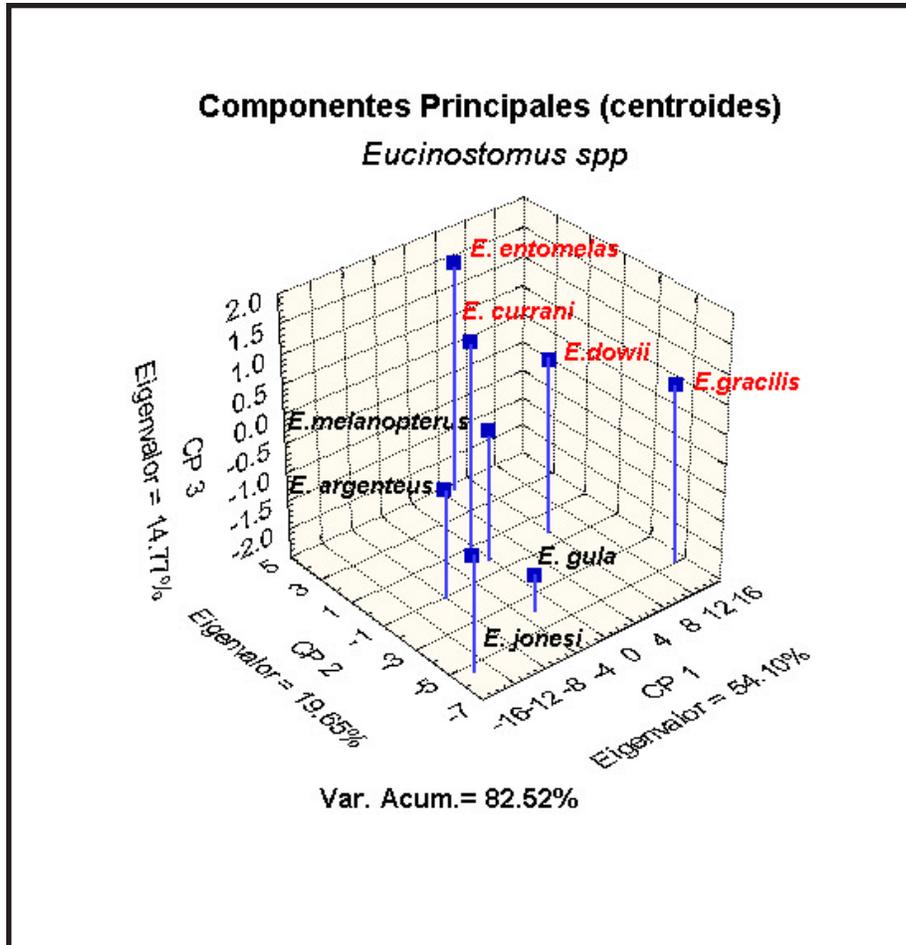


Figura 12. Proyección de *Eucinostomus* spp. en el plano de los tres primeros componentes principales derivados de la matriz de covarianza de 18 caracteres morfométricos.

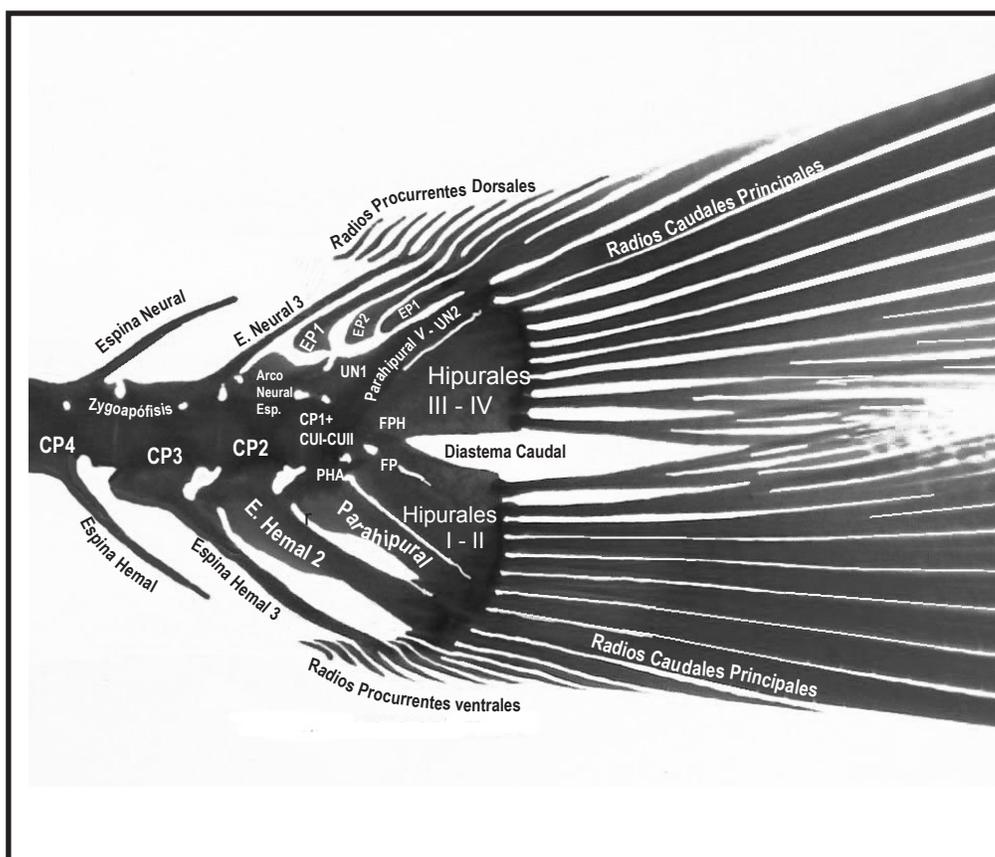


Figura 13. Nomenclatura del esqueleto caudal idealizado de las especies de Gerreidae analizadas, de acuerdo a Rojo (1991), con algunas modificaciones explicadas en texto

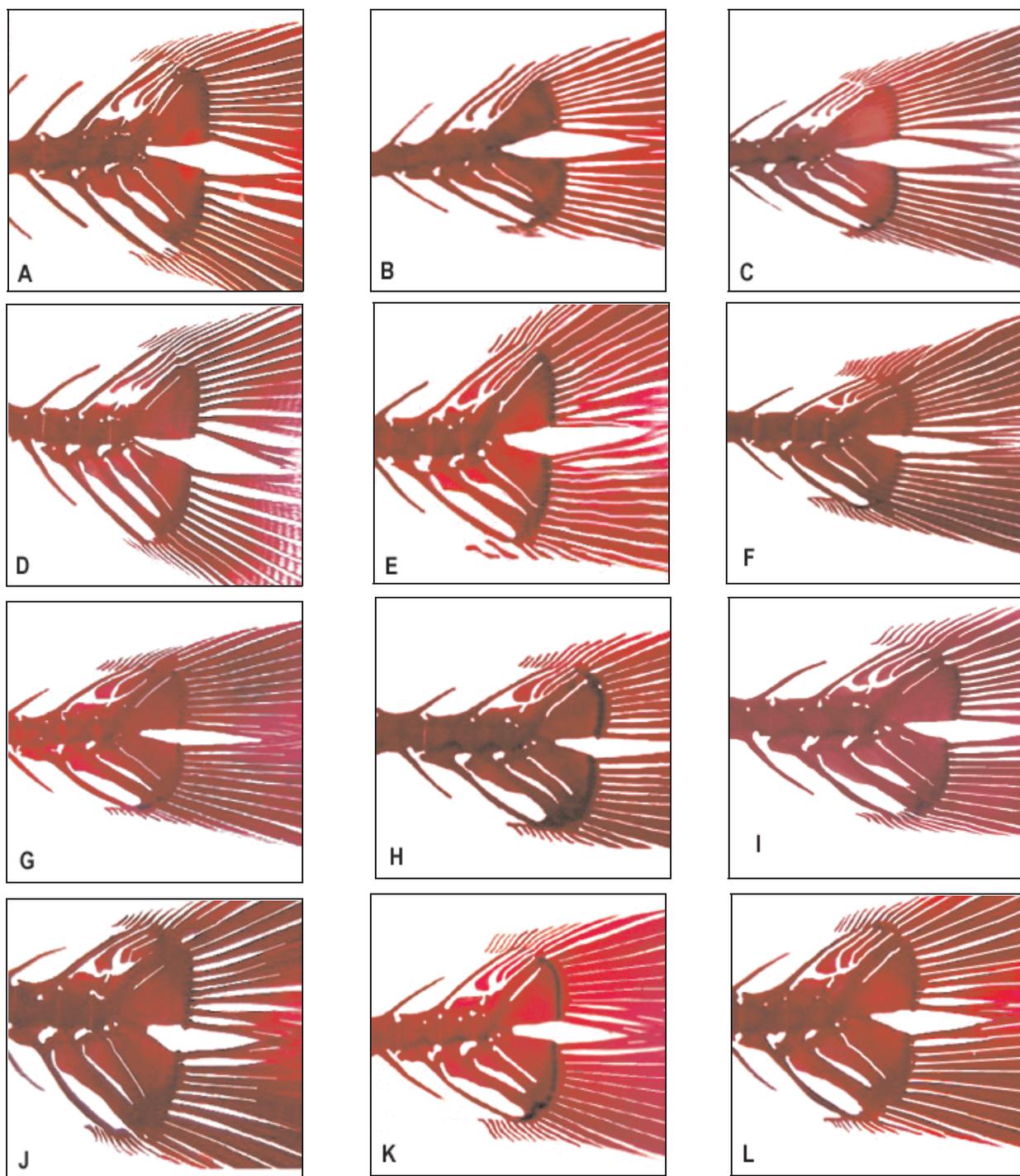


Figura 14. Esqueleto caudal de las especies de Gerreidae consideradas en el presente estudio. Técnica de aclaración y tinción de hueso y cartílago de acuerdo a Taylor (1967) y Taylor y van Dyke (1985). A). *D. auratus*. B). *D. peruvianus*. C). *E. axillaris*. D). *E. plumieri*. E). *G. cinereus*. F). *E. currani*. G). *E. dowii*. H) *E. gracilis*. I). *E. entomelas*. J). *E. argenteus*. K). *E. melanopterus*. L). *E. gula*.

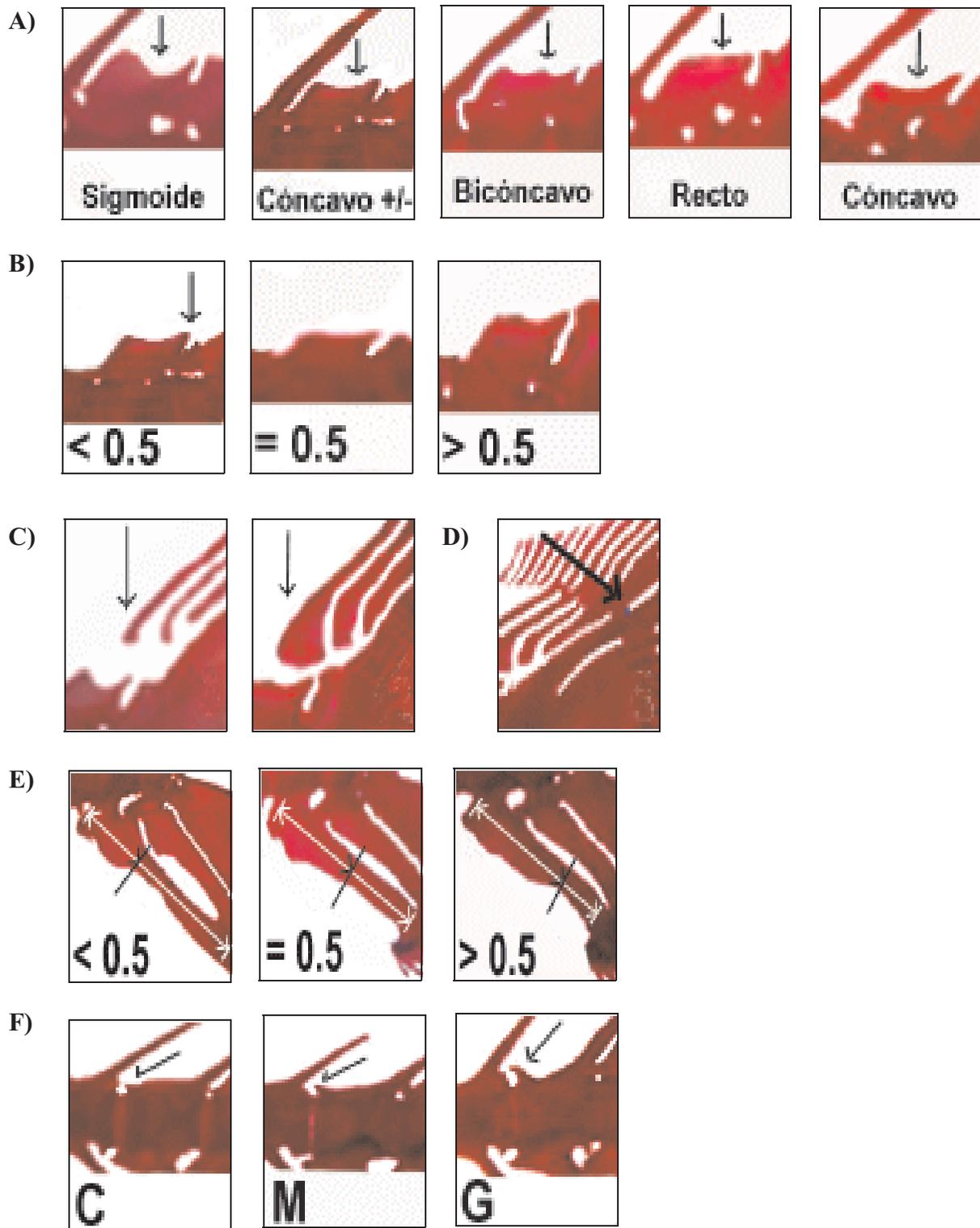


Figura 15. A). Arco neural del CP2 y sus variaciones por especie. B). Fisura entre el UN1 y el arco neural especializado del CP2. C). Ensanchamiento del E1. D). Presencia y posición relativa del cartílago opistural (OP). E). Origen del engrosamiento del HEM2. F). Tamaños relativos de las zigoapófisis dorsales de vertebrae preurales (Véase Tabla 23 y descripción en texto).

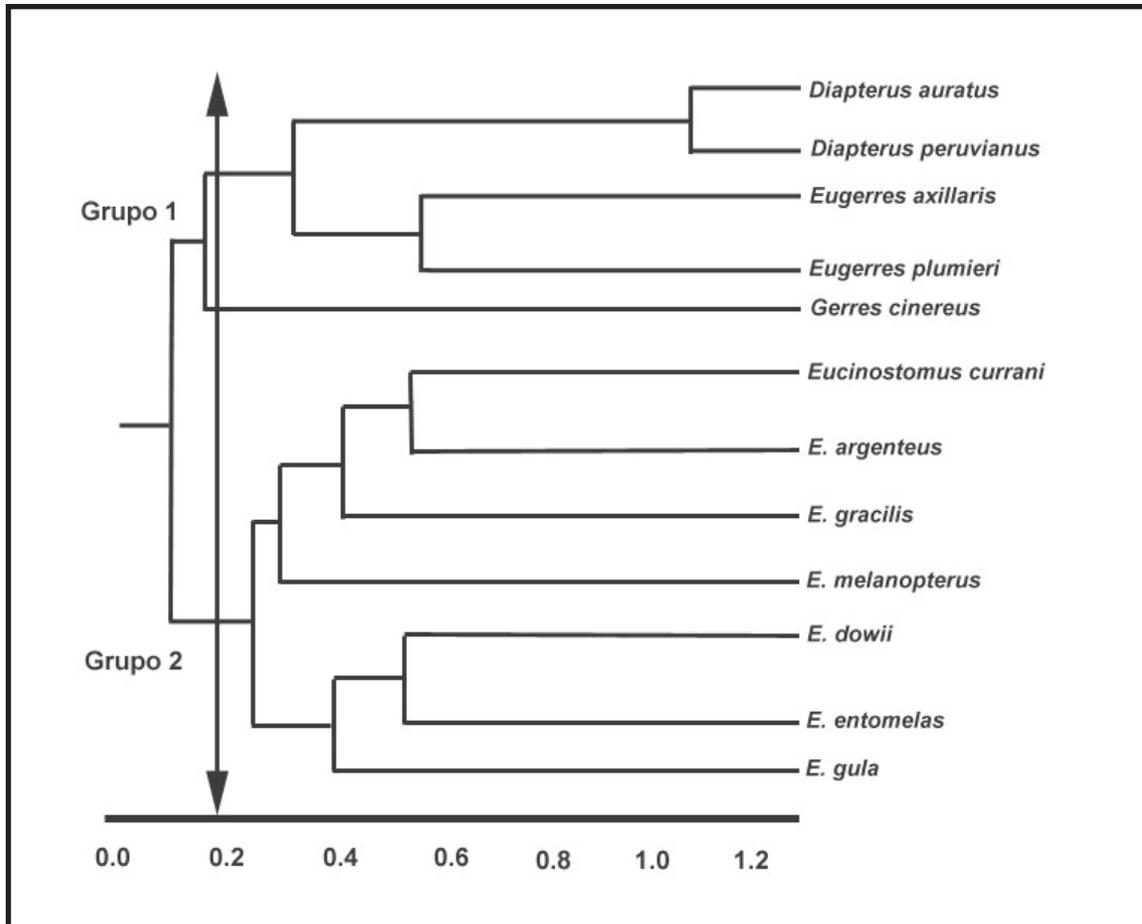


Figura 16. Fenograma derivado de la matriz de similitud de los caracteres transformados del complejo caudal de las especies de Gerreidae, con énfasis en *Eucinostomus* spp. Algoritmo de agrupación UPGMA (unweighted pair-group method using arithmetic average, por sus siglas en inglés) y el coeficiente de similitud de Jaccard. Grupo I, conformado por *Diapterus* spp. - *Eugerres* spp. *Gerres cinereus* se presenta como una entidad aislada dentro de este grupo intergenérico. Grupo II = *Eucinostomus* spp. Nivel de corte $J = 0.20$.

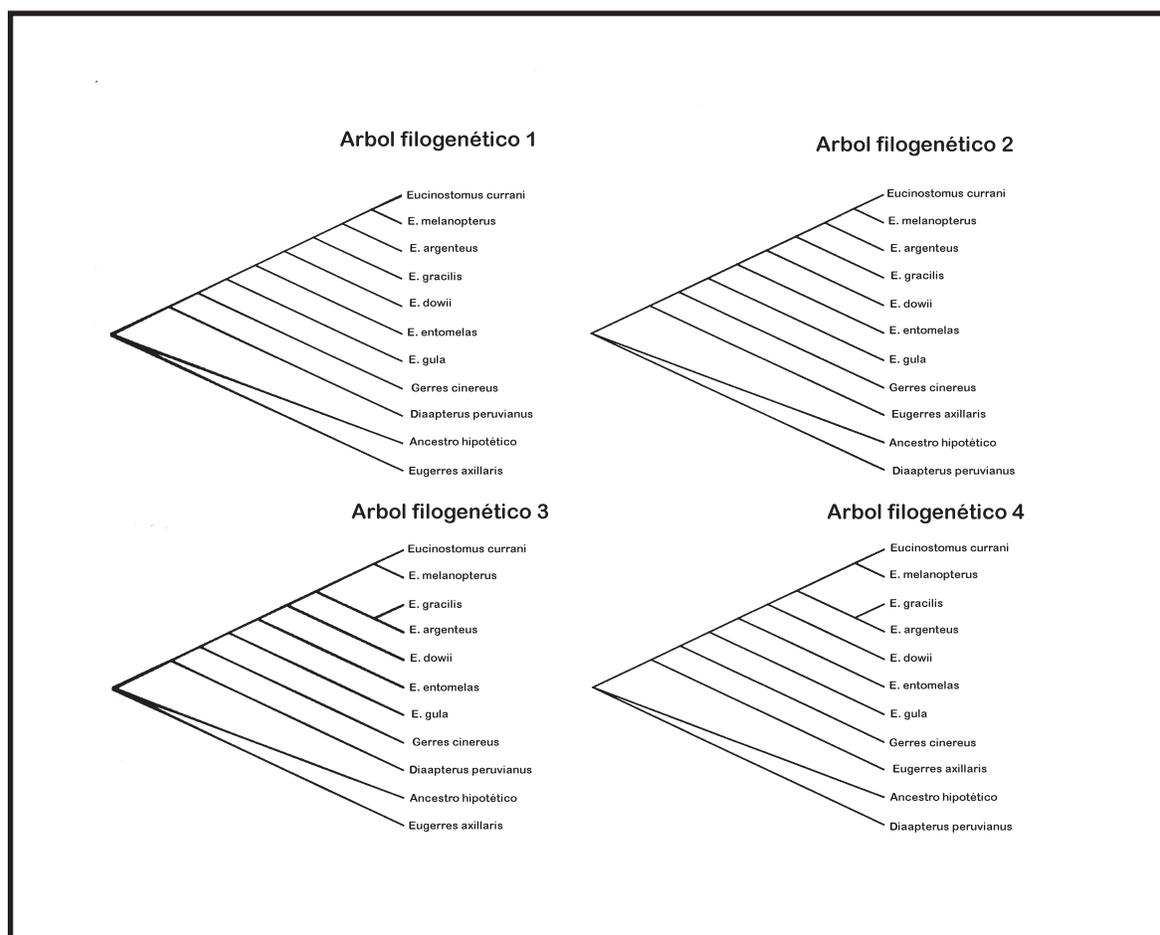


Figura 17. Cuatro hipótesis de interrelación con mayor parsimonia de *Eucinostomus* spp. y especies fraternas de Gerreidae, (59 pasos, CI= 0.66, HI= 0.34, RI= 0.71 y RC= 0.47). Árboles filogenéticos por la estrategia de rama y enlace (“branch and bound”), usando una matriz de 10 taxa (más un grupo externo hipotético) y 39 caracteres. Árboles 1 - 2 y 3-4 equivalentes.

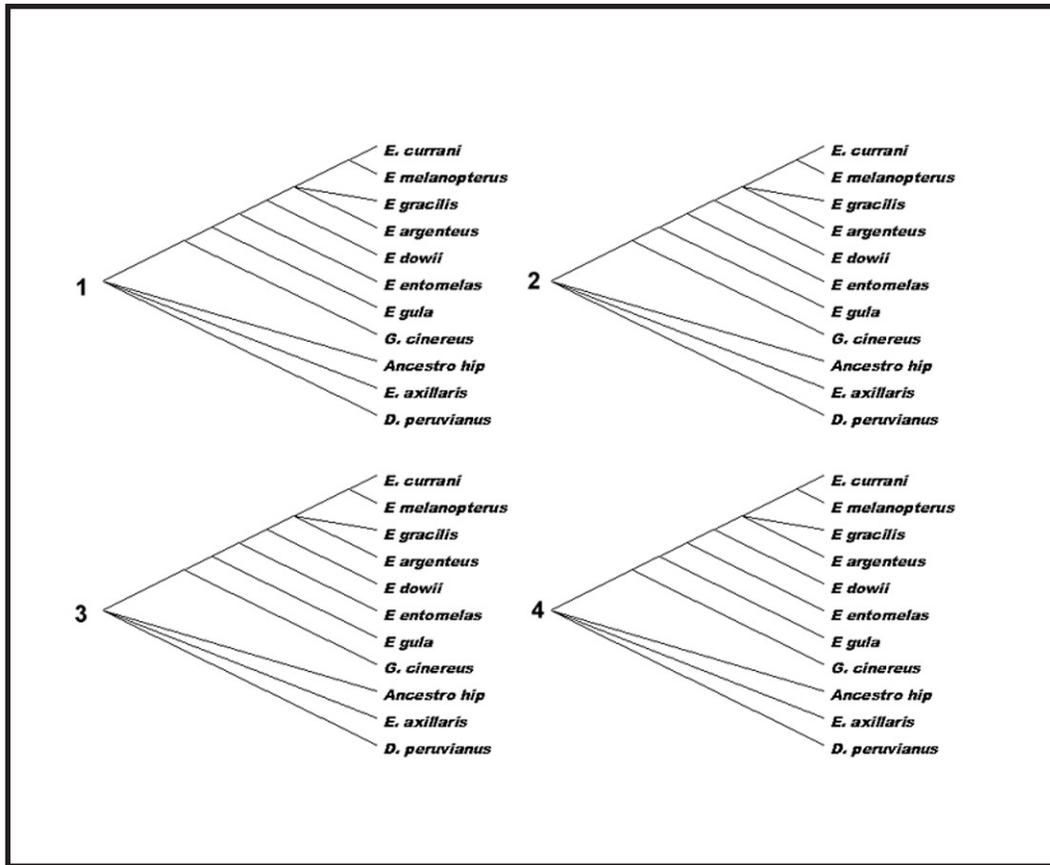


Figura 18. Árboles de consenso de las cuatro topologías ilustradas en la figura 17. Soluciones de consenso idénticas, obtenidas con los procedimientos de consenso estricto (1), de mayoría (2), semi-estricto (3) y de Adams (4).

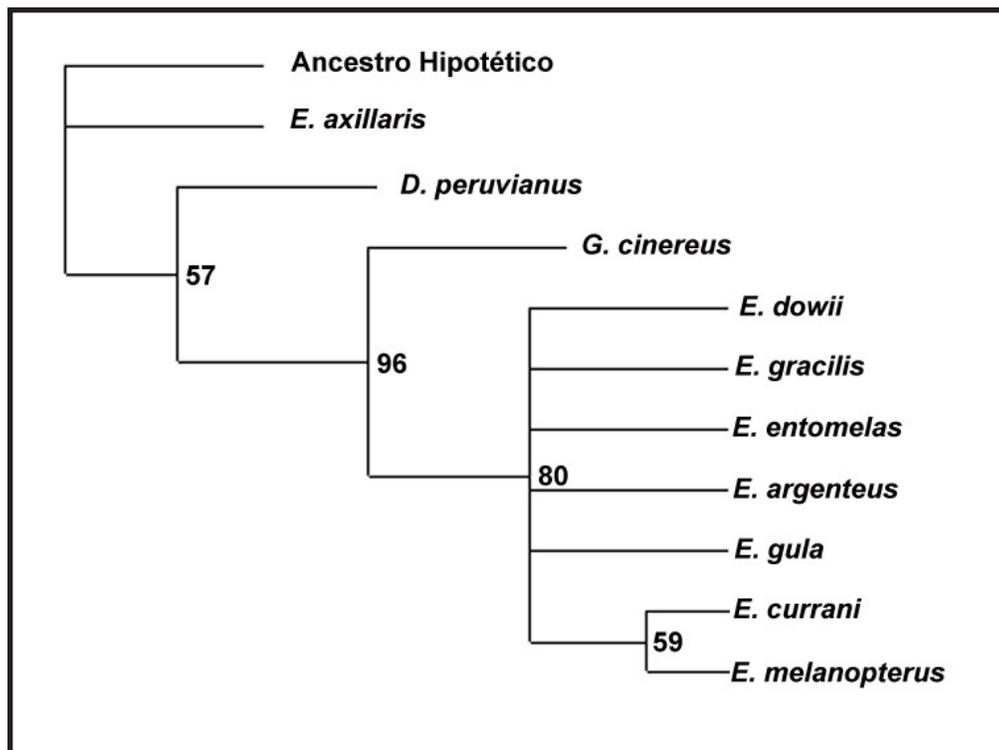


Figura 19. Árbol de remuestreo obtenido mediante la técnica de *Bootstrap*, aplicando el criterio de máxima parsimonia (100 réplicas, regla de mayoría del 50%). Valores de remuestreo para cada nodo superiores al 50%.

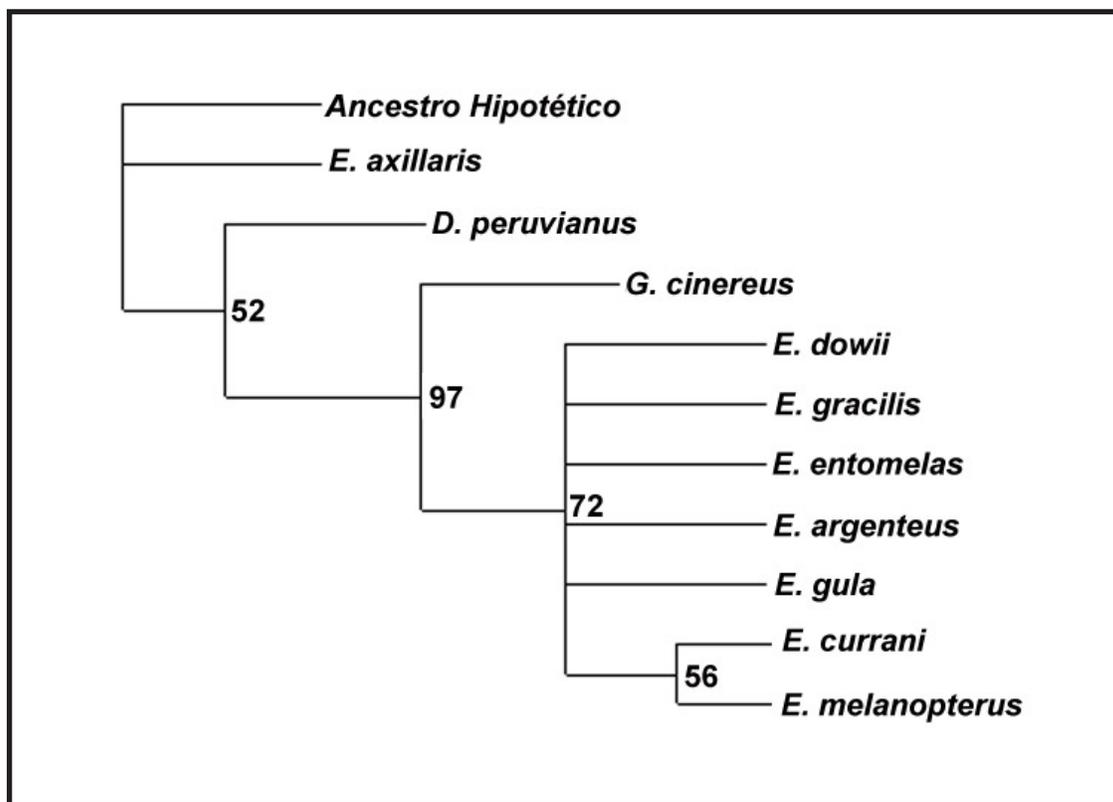


Figura 20. Árbol de remuestreo obtenido mediante la técnica de *Jackknife*, aplicando el criterio de máxima parsimonia (100 réplicas, regla de mayoría del 50%). Valores de remuestreo para cada nodo superiores al 50%.

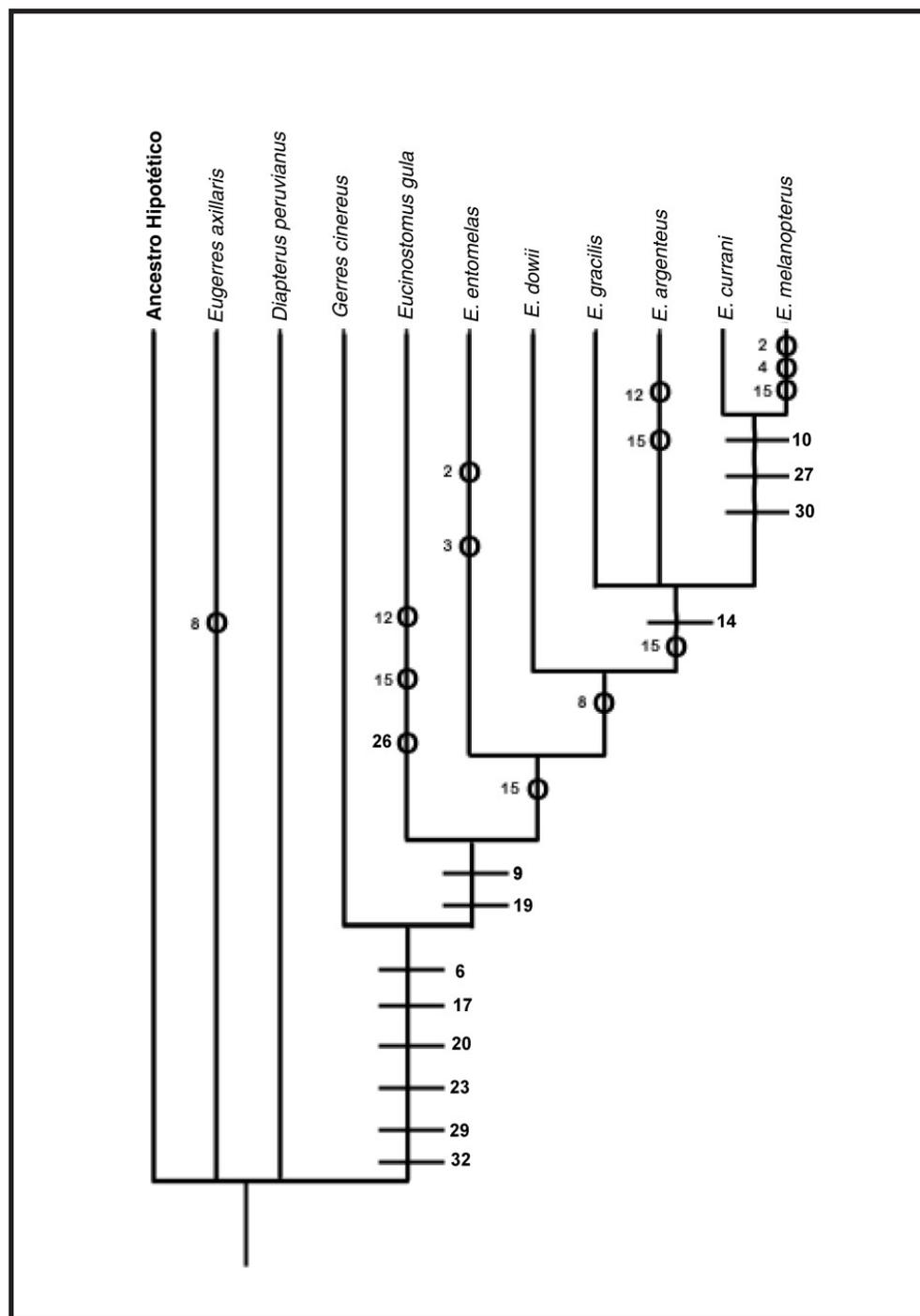


Figura 21. Hipótesis de relación filogenética de *Eucinostomus* spp y géneros fraternos de Gerreidae. Árbol de consenso con las sinapomorfias (—) y homoplasias (Φ) comunes a las cuatro topologías generadas por un análisis de parsimonia (ver figura 17). Código, definición y análisis de caracteres en texto. Véase también Tablas 24 y 25.

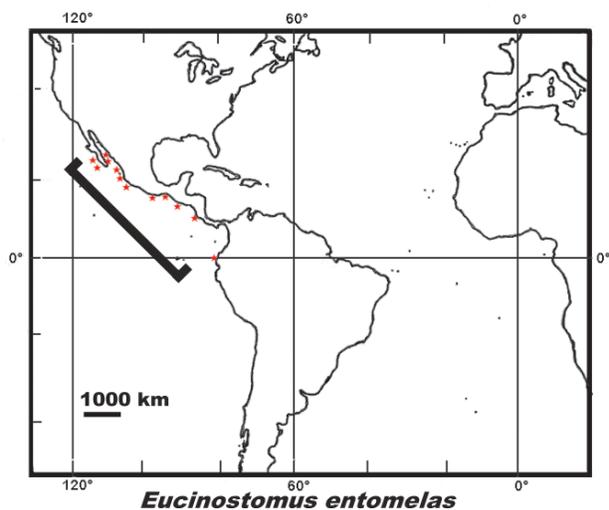
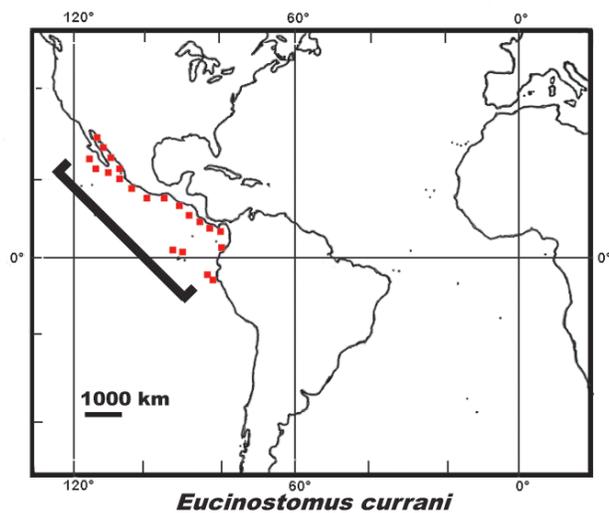
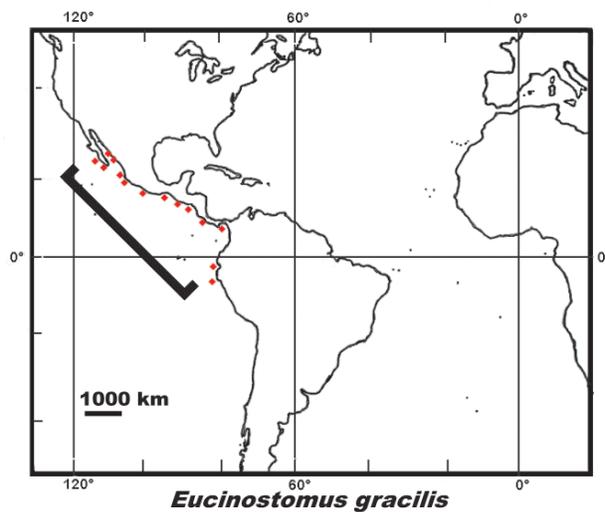
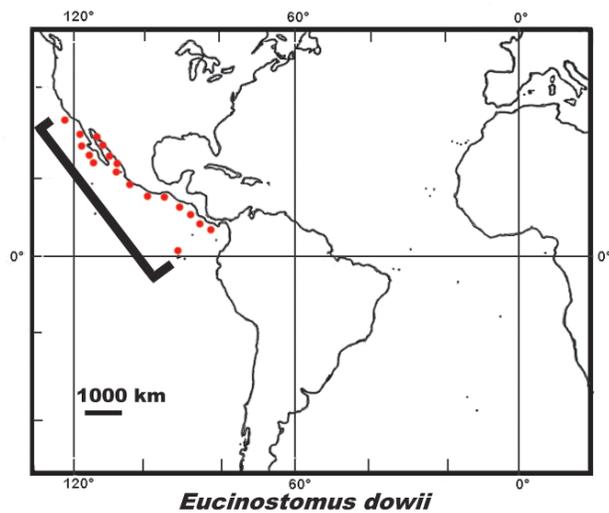


Figura 22. Distribución geográfica de las especies de *Eucinostomus* spp. en la cuenca del Pacífico. Fuentes bibliográficas en texto.

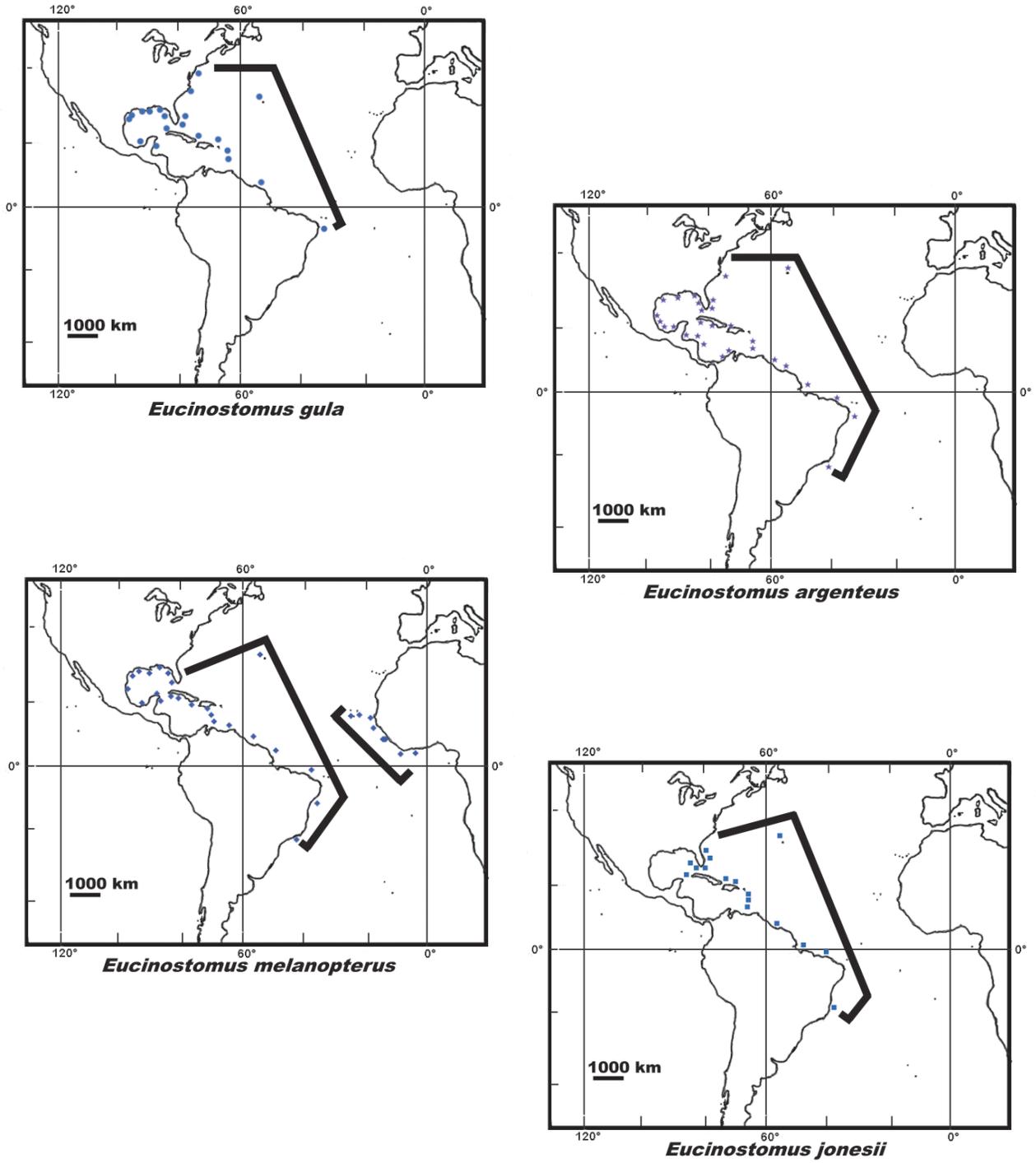


Figura 23. Distribución geográfica de las especies de *Eucinostomus* spp. en la cuenca del Alántico. Fuentes bibliográficas en texto.

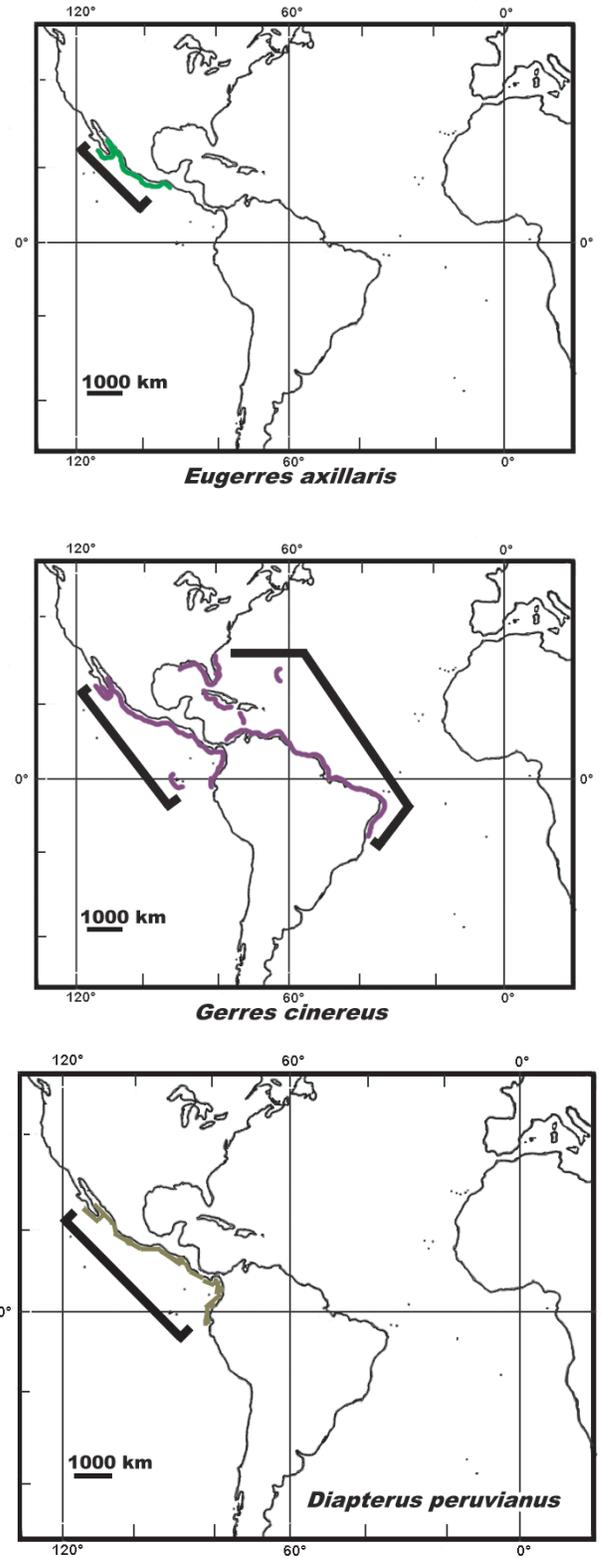


Figura 24. Distribución geográfica de las especies de Gerreidae. Fuentes bibliográficas en texto.

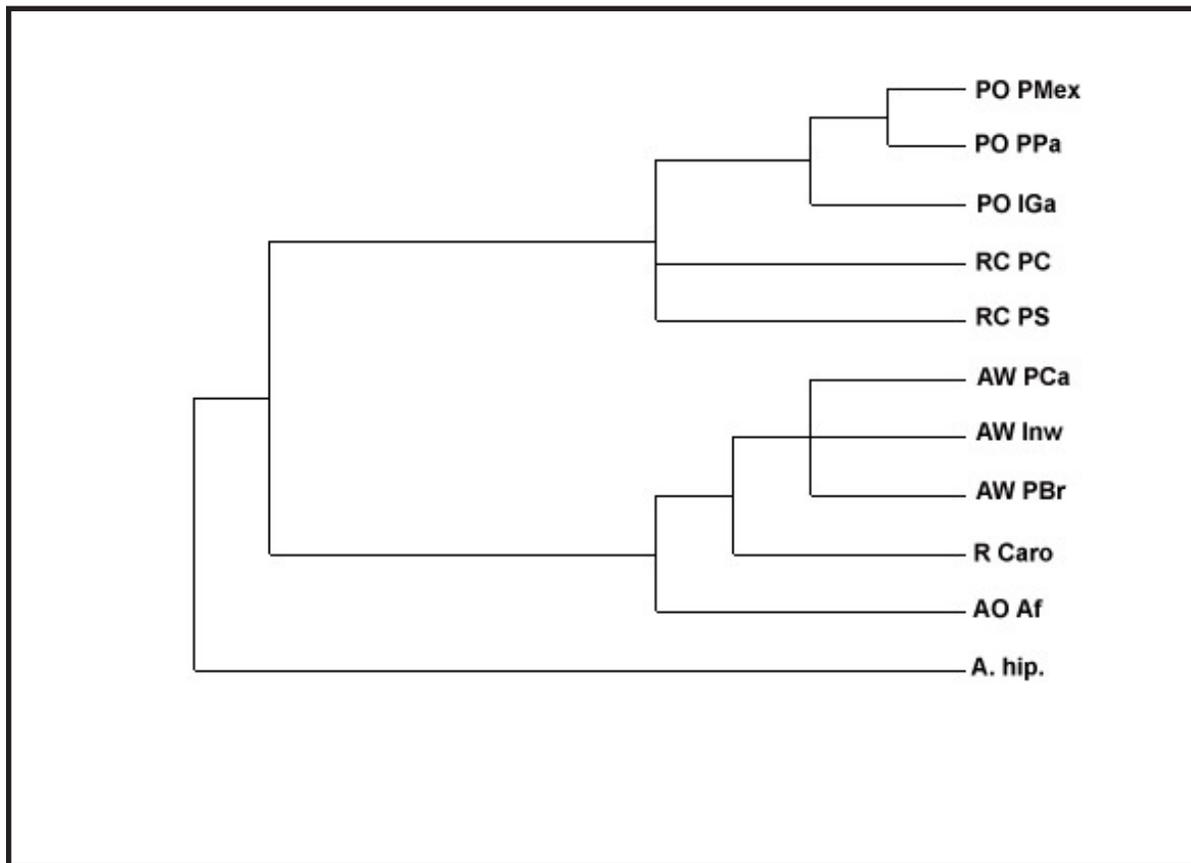


Figura 25. Cladograma de área obtenido en el análisis de simplicidad de endemismos (PAE, por sus siglas en inglés). Opción de búsqueda de rama y enlace (“branch and bound”); única solución parsimoniosa generada con una longitud de 12 pasos y un índice de consistencia, CI= 0.92. Abreviaturas de regiones y provincias zoogeográficas (*sensu* Briggs, 1974): PO= Región del Pacífico Oriental: Provincias Mexicana (PMe); Panámica (PPa); de Islas Galápagos (IGa). RC= Región de California: Provincias de Cortés (PC) y de San Diego (PS). AW= Region del Atlántico Occidental: Provincias Caribeña (PCa); Brasileña (PBr) y de las Indias Occidentales (Inw). R Caro= Región de Carolina. AO Af= Región del Atlántico Oriental: Provincia de África Occidental. A. hip.= Área ancestral hipotética.

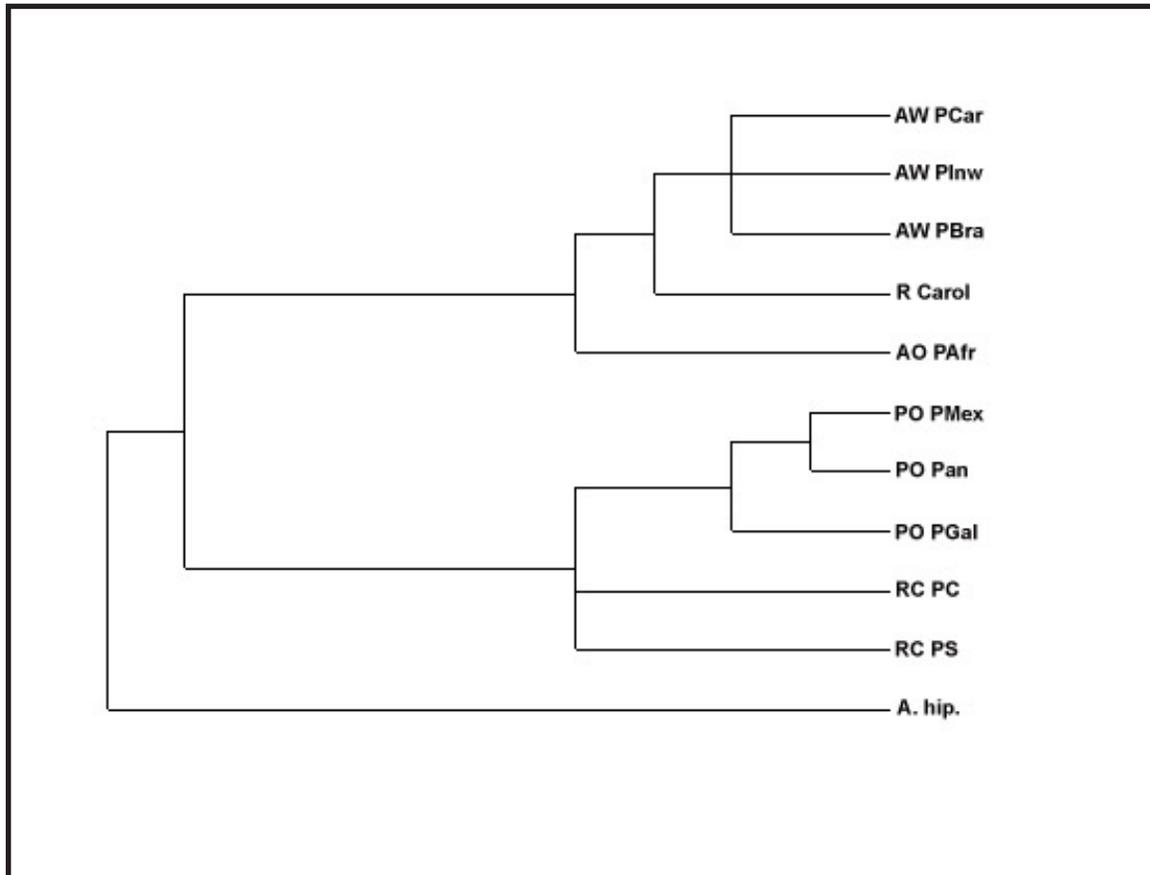


Figura 26. Cladograma de área obtenido en el análisis de compatibilidad de trazos (CTA, por sus siglas en inglés). Abreviaturas de regiones y provincias zoogeográficas (sensu Briggs, 1974): PO= Región del Pacífico Oriental: Provincias Mexicana (PMex); Panámica (Pan); de Islas Galápagos (PGal). RC= Región de California: Provincias de Cortés (PC) y de San Diego (PS). AW= Región del Atlántico Occidental: Provincias Caribeña (PCar); Brasileña (PBra) y de las Indias Occidentales (PInw). R Carol= Región de Carolina. AO PAfr= Región del Atlántico Oriental: Provincia de África Occidental. A. hip.= Área ancestral hipotética

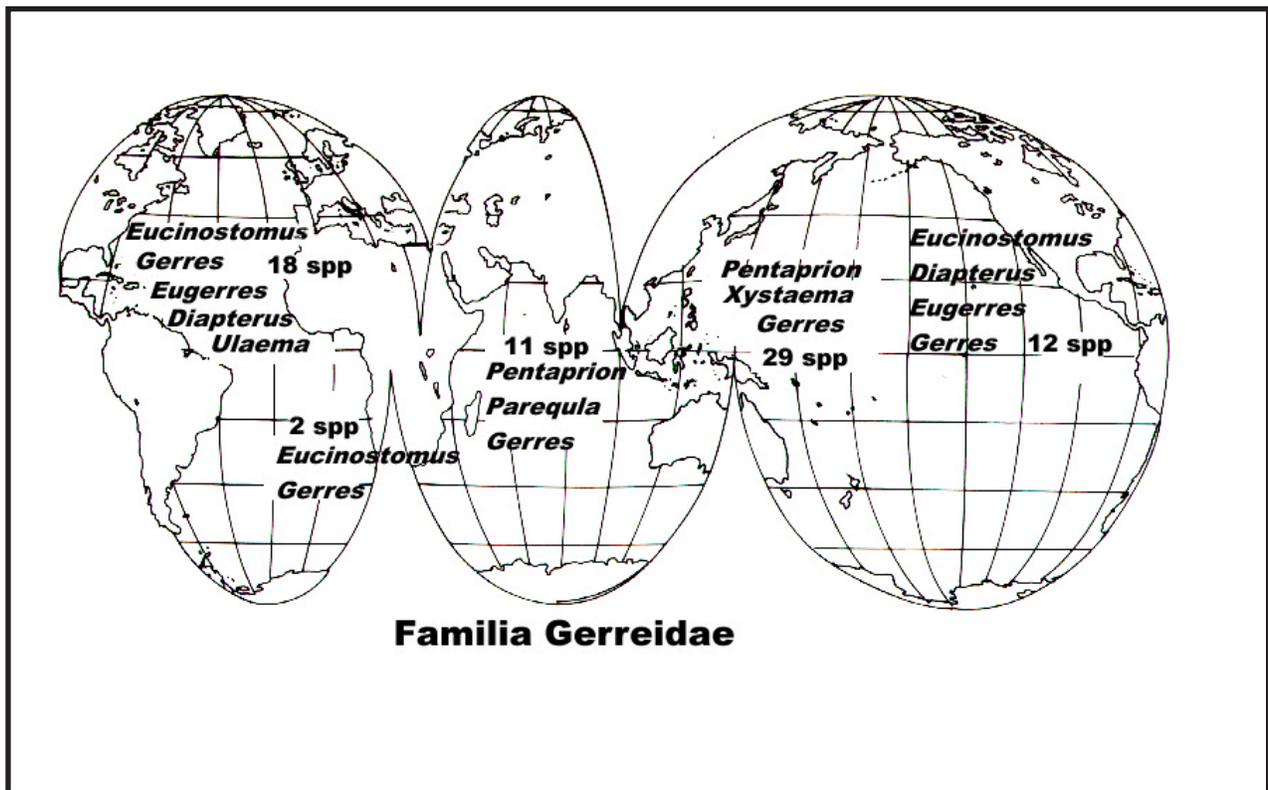


Figura 27. Distribución de las especies de la familia Gerreidae en las diferentes cuencas oceanográficas del mundo. Fuentes bibliográficas en texto.

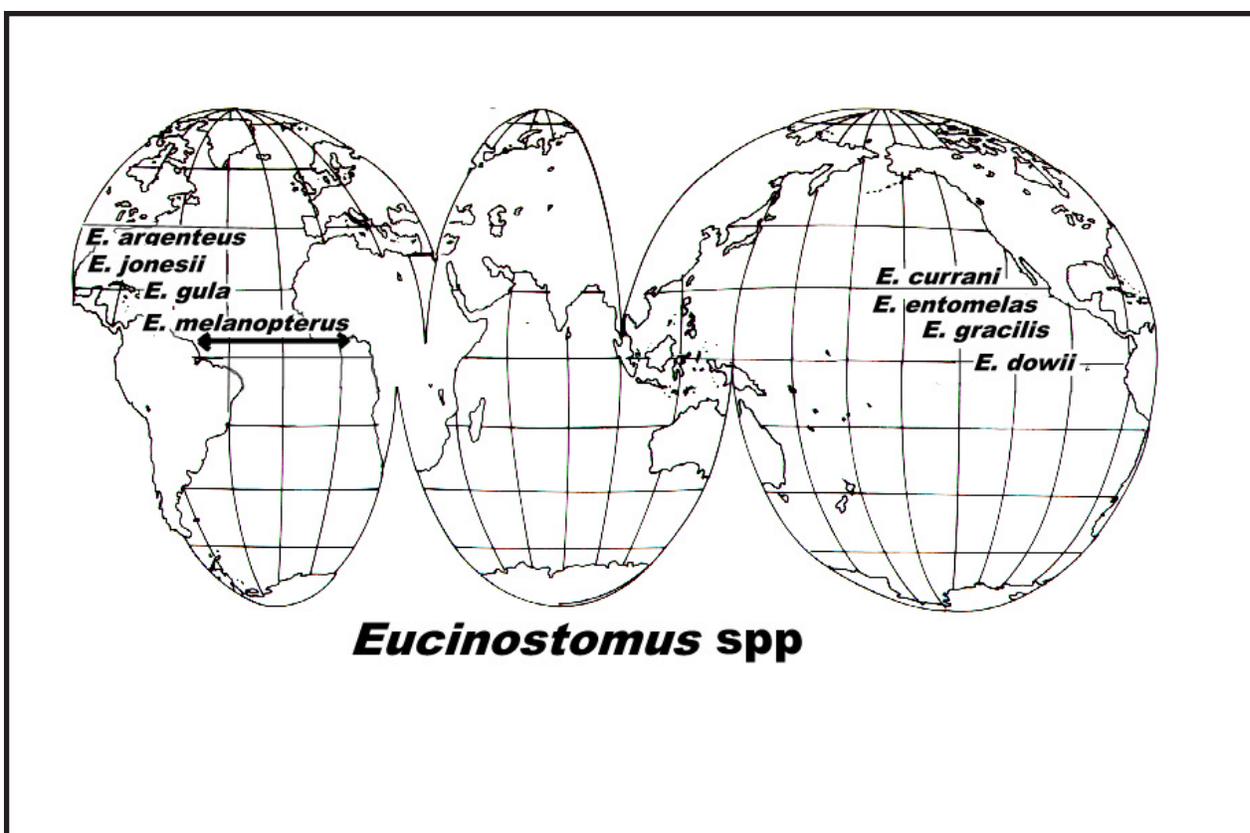


Figura 28. Distribución de las especies del género *Eucinostomus* en las cuencas de los océanos Pacífico y Atlántico. Fuentes bibliográficas en texto.

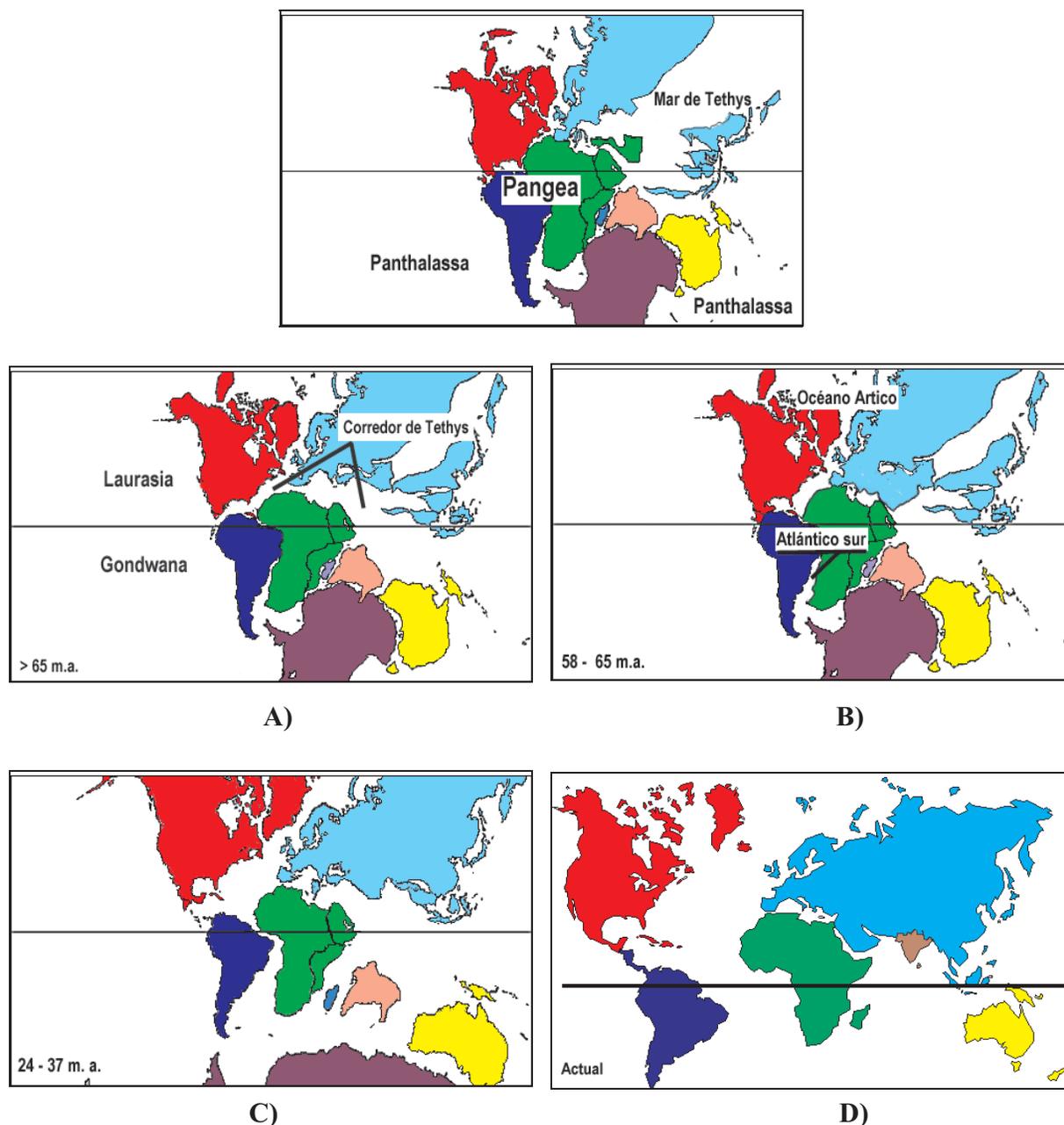


Figura 29. Esquematación de la evolución histórica de la tierra, de acuerdo con Brown y Lomolino (1998). A). Sistema circumequatorial del corredor marino del mar de Tethys (“Tethyan Seaway”), extendido desde el Oriente y Malasia hasta Centroamérica, separando al continente Africano de Eurasia y a Norteamérica de Suramérica. B). Finales del Cretácico y principios del Terciario (58 - 65 millones de años del presente (m.a.): África conectada con Asia a través de Arabia y derivación de la India hacia el norte para unirse con Asia. C). Inundación del proto-istmo centroamericano, durante el Oligoceno (24-37 m.a), propiciando un intercambio faunístico entre ambas costas de América. D). Surgimiento del Istmo de Panamá (1.8 - 5 m.a.) interrumpiendo a partir del Plioceno hasta nuestros días, el flujo faunístico entre las vertientes oceánicas adyacentes.

Tabla 1. Especies nominales descritas en *Eucinostomus* spp. ordenadas cronológicamente. Se encuentran marcadas con un asterisco, aquellas reconocidas como válidas en el presente trabajo (véase Antecedentes, consideraciones taxonómicas y nomenclaturales).

Eucinostomus gula (Cuvier y Valenciennes en Quoy y Gaimard, 1824)*
Eucinostomus argenteus Baird y Girard, 1855*
Eucinostomus californiensis (Gill, 1862)
Eucinostomus gracilis (Gill, 1862)*
Eucinostomus dowii (Gill, 1863)*
Eucinostomus melanopterus (Bleeker, 1863)*
Eucinostomus lefroyi (Goode, 1874)
Eucinostomus gulula Poey, 1875
Eucinostomus pseudogula Poey, 1875
Eucinostomus productus Poey, 1875
Eucinostomus harengulus Goode y Bean, 1879
Eucinostomus homonymus (Goode y Bean, 1879)
Eucinostomus jonesii (Günther, 1879)*
Eucinostomus meeki Eigenmann, 1903
Eucinostomus havana (Nichols, 1912)
Eucinostomus elongatus Meek y Hildebrand, 1925
Eucinostomus mowbrayi Beebe y Tee-Van, 1932
Eucinostomus poeyi Longley 1935
Eucinostomus sciasemion Fowler, 1950
Eucinostomus entomelas Zahuranec en Yáñez, 1980*
Eucinostomus currani Zahuranec en Yáñez, 1980*

Tabla 2. Valores promedio, intervalo de longitud (mínimo y máximo) y desviación estándar de 19 variables morfométricas de las especies del género *Eucinostomus*: *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. argenteus*. N= número de individuos; Car.= caracteres. Definición de los caracteres en Table 3 y Figura 3.

Todas las especies					
Car.	N	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Estándar
LP	80	92.04588	70.94000	131.7000	10.90688
ACu	80	32.59492	23.85000	42.4100	3.71313
APc	80	9.42208	6.95000	13.2000	1.16757
L2a	80	8.13867	6.08000	13.9400	1.18355
LBa	80	13.64551	10.16000	18.3246	1.47846
LUd	80	6.39048	3.65000	9.7400	1.26733
DIo	80	9.70532	6.90000	13.3200	1.20598
LMa	80	5.22967	3.20000	6.7500	.70374
ABo	80	5.64105	3.63000	8.4306	1.00850
LPp	80	5.36196	3.75000	6.8063	.74028
LDi	80	11.89132	8.45000	14.9700	1.36255
LCe	80	28.67615	20.90000	35.3000	3.33531
LAc	80	27.78306	19.76000	37.1728	4.85437
LAd	80	19.93483	13.11000	25.3700	2.61086
ACe	80	25.48270	17.51000	31.6900	2.95174
LPo	80	10.69947	7.09000	14.7783	1.76136
AIo	80	9.56001	6.79000	13.1600	1.41757
LAp	80	27.77477	18.83000	34.7200	3.79473
LAv	80	17.22592	11.27000	23.8500	2.43975

Tabla 2. (Continuación). Valores promedio, intervalo de longitud (mínimo y máximo) y desviación estándar de 19 caracteres morfométricos de la especie *Eucinostomus dowii*. N= número de individuos. Definición de los caracteres en Tabla 3 y Figura 3.

Car.	N	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Estándar
LP	35	95.30314	80.61000	116.2000	8.595823
ACu	35	32.55135	26.42000	36.6100	2.398682
APc	35	9.46141	7.46000	10.7263	.672160
L2a	35	7.79040	6.45000	8.8727	.658759
LBa	35	14.23875	12.44000	18.3246	1.218019
LUd	35	6.15882	4.69274	8.2955	.816638
DIo	35	9.74318	8.05000	11.5741	.992161
LMa	35	5.19173	4.14508	6.4600	.569455
ABo	35	5.68770	4.40000	6.8063	.590560
LPp	35	5.25584	3.75000	6.8063	.625995
LDi	35	12.00177	10.43000	13.4600	.754479
LCe	35	28.76190	23.73000	32.9843	2.571686
LAc	35	29.38886	23.03000	37.1728	4.146929
LAd	35	20.54554	16.53000	24.3386	2.035893
ACe	35	25.14034	21.33000	27.7108	1.358533
LPo	35	10.79085	8.94000	14.1361	1.339536
AIo	35	9.36457	7.62000	11.5909	.903260
LAp	35	28.97767	22.56000	32.2900	2.449045
LAv	35	16.93096	13.08000	20.6100	1.752092

Tabla 2. (Continuación). Valores promedio, intervalo de longitud (mínimo y máximo) y desviación estándar de 19 caracteres morfométricos de la especie *Eucinostomus entomelas*. N= número de individuos. Definición de los caracteres en Tabla 3 y Figura 3.

Car.	N	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Estándar
LP	27	91.94148	77.10000	131.7000	9.934246
ACu	27	34.88727	30.41000	39.3500	2.294880
APc	27	9.89248	8.05000	12.6108	1.086335
L2a	27	8.93889	8.14000	11.2821	.747735
LBa	27	13.66388	12.00000	15.1700	.921087
LUd	27	7.41111	4.93546	9.4675	.954538
DIo	27	10.24313	9.13000	11.8072	.735723
LMa	27	5.52900	4.71795	6.6818	.479311
ABo	27	6.20981	4.74000	8.4306	1.084281
LPp	27	5.81973	5.06757	6.7100	.441498
LDi	27	12.76680	10.71000	14.9700	.908621
LCe	27	30.48871	26.83000	35.1807	2.546938
LAc	27	28.28349	21.78000	35.5030	5.119862
LAd	27	20.68676	16.91000	23.0869	1.858224
ACe	27	27.71127	24.04372	31.3300	1.736150
LPo	27	11.71511	9.33000	14.7783	1.700188
AIo	27	10.54598	8.73000	12.6108	1.138937
LAp	27	28.62714	22.52000	34.0200	2.950987
LAv	27	19.06890	17.85714	22.8200	1.079005

Tabla 2. (Continuación). Valores promedio, intervalo de longitud (mínimo y máximo) y desviación estándar de 19 caracteres morfométricos de la especie *Eucinostomus argenteus*. N= número de individuos. Definición de los caracteres en Tabla 3 y Figura 3.

Car.	N	Media	Mínimo	Máximo	Desv. Estándar
LP	18	85.86889	70.94000	118.1700	13.85067
ACu	18	29.24111	23.85000	42.4100	4.92433
APc	18	8.64000	6.95000	13.2000	1.61994
L2a	18	7.61556	6.08000	13.9400	1.79723
LBa	18	12.46444	10.16000	16.3900	1.92118
LUd	18	5.31000	3.65000	9.7400	1.31735
DIo	18	8.82500	6.90000	13.3200	1.63679
LMa	18	4.85444	3.20000	6.7500	1.00358
ABo	18	4.69722	3.63000	6.2100	.87710
LPp	18	4.88167	3.78000	6.6500	.92982
LDi	18	10.36333	8.45000	14.1200	1.58485
LCe	18	25.79056	20.90000	35.3000	3.80755
LAc	18	23.91000	19.76000	33.2200	3.66516
LAd	18	17.61944	13.11000	25.3700	3.28089
ACe	18	22.80556	17.51000	31.6900	4.05828
LPo	18	8.99833	7.09000	11.5300	1.29910
AIo	18	8.46111	6.79000	13.1600	1.67970
LAp	18	24.15722	18.83000	34.7200	4.85940
LAv	18	15.03500	11.27000	23.8500	3.01407

Tabla 3. Caracteres morfométricos medidos en *Eucinostomus* spp. y que se ilustran en la Figura 3, definidos de acuerdo a Matheson y McEachran (1984).

1. LP	Longitud patrón
2. ACu	Altura del cuerpo
3. APc	Altura del pedúnculo caudal
4. L2a	Longitud de la 2a espina anal
5. LBa	Longitud de la base de la aleta anal
6. LUd	Longitud de la última espina dorsal
7. DIo	Diámetro ocular
8. LMa	Longitud de la mandíbula superior
9. AIo	Anchura de la boca
10. LPP	Longitud del proceso premaxilar
11. LDi	Distancia del origen de la aleta dorsal al origen de la línea lateral
12. LCE	Longitud cefálica
13. LAc	Distancia del origen de la aleta anal al la base de la aleta caudal
14. LAd	Longitud de la aleta anal deprimida
15. ACE	Altura cefálica
16. LPO	Longitud postorbital
17. AIO	Anchura interorbital
18. LAP	Longitud de la aleta pectoral
19. LAV	Longitud de la aleta pélvica

Tabla 4. Número de ejemplares por especie de *Eucinostomus* spp originalmente seleccionados y medidos (19 variables morfométricas). V.O.=Vertiente oceánica, P= Pacífico. A= Atlántico. ECOSUR= Centro de Ecología del Sureste, Quintana Roo. IBUNAM= Instituto de Biología de la Universidad Nacional Autónoma de México. UANL= Universidad Autónoma de Nuevo León (Facultad de Ciencias). LACM= Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, California, U.S.A. CI= Colección Ictiológica del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas (CICIMAR-IPN). Ver Apéndice 1- 3 para localidades de recolecta.

V.O.	No.	Especie	ECOSUR	IBUNAM	UANL	ENCB	LACM	CI	Totales
P	1	<i>E. currani</i>		5		10	20	11	46
P	2	<i>E. dowii</i>		2			21	14	37
P	3	<i>E. entomelas</i>					17	10	27
P	4	<i>E. gracilis</i>					20	10	30
A	5	<i>E. argenteus</i>	10	4	5	2	13		34
A	6	<i>E. gula</i>	19	20	2	5	20		66
A	7	<i>E. melanopterus</i>	1	7	10	3	9		30
A	8	<i>E. havana</i>					1		1
A	9	<i>E. lefroyi</i>		5			1		6
A	10	<i>E. jonesii</i>	11						11
		Totales	41	43	17	20	122	45	288

Tabla 5. Matriz de datos de 19 variables morfométricas medidas en 276 ejemplares pertenecientes a 8 especies de *Eucinostomus*. Variables definidas en la Figura 3 y Tabla 3. N= número de ejemplares. X= media. Min. y Max.= valores mínimos y máximos. Ds= desviación estándar.

Var.	E. currani N=46				E. dowii N=35				E. entomelas N=26				E. gracilis N=29			
	X	Min.	Max.	Ds	X	Min.	Max.	Ds	X	Min.	Max.	Ds	X	Min.	Max.	Ds
SL	87.6	73.5	111.6	7.6	93.7	80.6	111.5	7.1	90.4	77.1	101.5	6.1	102.6	82.7	112.5	6.3
BDE	30.7	25.6	40.7	2.9	32.5	26.4	36.6	2.4	34.8	30.4	39.4	2.3	33.2	23.5	37.2	2.6
LDC	9.2	7.4	11.4	1.0	9.4	7.5	10.7	0.7	9.8	8.1	11.6	1.0	9.9	7.6	10.9	0.7
LSA	8.6	7.0	10.6	1.0	7.7	6.5	8.9	0.6	8.9	8.1	10.7	0.6	7.6	5.4	9.6	0.9
LBA	13.7	11.2	18.2	1.5	14.2	12.4	18.3	1.2	13.7	12.0	15.2	0.9	15.7	12.1	18.1	1.2
LLD	6.2	5.0	9.0	0.9	6.1	4.7	8.3	0.8	7.4	5.9	8.9	0.8	5.5	3.7	7.8	1.0
LOE	9.4	8.1	11.4	0.9	9.6	8.1	11.6	1.0	10.3	9.1	11.8	0.7	9.9	7.2	11.6	1.0
LUJ	5.1	4.3	6.4	0.5	5.2	4.2	6.5	0.6	5.5	4.7	6.7	0.5	5.6	4.5	6.1	0.4
WOG	5.5	4.4	6.8	0.7	5.7	4.4	6.8	0.6	5.6	4.7	6.3	0.4	5.4	3.8	6.8	0.8
LLP	5.3	4.6	6.4	0.4	5.2	3.8	6.8	0.7	5.8	5.1	6.7	0.5	6.1	4.9	6.9	0.6
DLL	11.4	9.5	14.9	1.1	12.0	10.4	13.5	0.8	12.8	10.7	15.0	0.9	12.0	8.9	14.3	1.1
HEL	27.8	23.7	33.8	2.8	28.5	23.7	33.0	2.5	30.4	26.8	35.2	2.6	30.5	23.4	33.1	1.9
DAC	26.3	20.9	35.2	4.2	28.5	22.4	35.5	4.0	28.1	21.8	35.5	5.1	30.3	23.4	35.9	2.6
LDA	19.7	15.7	26.7	2.6	20.4	16.5	24.3	2.0	20.7	16.9	23.1	1.9	22.8	18.3	25.5	1.6
DOH	25.2	19.9	31.1	2.5	25.1	21.3	28.5	1.4	27.6	24.0	31.3	1.7	24.7	19.1	27.1	1.6
PHL	10.3	8.0	14.0	1.7	10.7	8.9	14.1	1.4	11.3	9.3	13.4	1.3	11.5	8.3	13.2	1.0
IOW	8.5	6.6	11.0	1.0	9.3	7.6	11.6	0.9	10.5	8.7	12.2	1.1	9.6	7.1	11.4	0.7
PFL	25.9	20.6	32.6	2.6	28.9	22.6	32.3	2.5	28.6	22.5	34.0	3.0	32.3	22.8	37.1	2.8
VFL	17.0	13.9	21.4	1.6	16.7	13.1	20.6	1.7	19.1	17.9	22.8	1.1	17.4	12.7	20.7	1.3
Var.	E. argenteus N=34				E. gula N=65				E. melanopterus N=65				E. jonesi N=11			
	X	Min.	Max.	Ds	X	Min.	Max.	Ds	X	Min.	Max.	Ds	X	Min.	Max.	Ds
SL	84.5	70.9	108.0	9.9	87.6	71.1	104.7	7.7	90.2	74.7	108.1	9.3	82.7	76.3	88.4	4.2
BDE	29.8	23.9	41.9	4.4	34.2	25.3	42.0	3.8	32.6	25.4	41.8	4.2	25.9	22.4	27.9	1.7
LDC	8.6	7.0	11.5	1.2	9.7	7.4	12.3	1.1	9.6	7.7	12.0	1.1	7.8	7.0	8.6	0.5
LSA	7.3	6.1	8.7	0.8	7.5	6.2	9.6	0.9	9.2	7.9	10.5	0.7	6.9	5.7	7.7	0.6
LBA	13.1	10.2	17.9	1.9	14.7	11.7	17.8	1.4	14.8	11.3	18.0	1.4	11.8	10.1	13.9	1.1
LLD	5.2	3.7	8.5	1.0	5.9	3.8	8.8	1.1	6.5	5.4	9.0	0.8	4.2	3.1	5.1	0.6
LOE	8.8	6.9	10.9	1.1	9.2	7.1	11.2	1.0	8.5	7.4	10.9	0.8	8.8	7.7	9.7	0.5
LUJ	4.9	3.9	6.8	0.7	5.0	3.6	6.4	0.7	5.7	4.5	6.9	0.6	5.0	4.1	6.0	0.6
WOG	4.8	3.6	6.5	0.8	5.0	4.0	6.5	0.5	5.0	4.0	6.4	0.6	5.0	4.0	6.2	0.7
LLP	4.8	3.8	6.4	0.7	5.2	4.2	6.5	0.6	5.7	4.5	7.4	0.7	4.6	4.2	4.8	0.2
DLL	10.6	8.5	14.6	1.6	12.3	8.7	15.2	1.5	11.8	8.7	15.2	1.6	9.1	8.1	10.0	0.7
HEL	25.9	20.9	32.1	2.8	26.8	22.6	31.1	2.2	27.8	22.7	35.9	2.9	24.7	22.1	27.1	1.5
DAC	23.8	19.6	31.0	2.9	25.0	19.6	30.6	2.6	26.3	22.0	32.4	2.4	22.0	20.2	24.3	1.3
LDA	18.1	13.1	25.1	2.8	20.3	14.9	24.5	2.2	20.5	16.4	26.3	2.2	16.1	14.7	18.3	1.1
DOH	24.4	18.3	31.8	3.7	27.9	21.5	33.4	3.0	26.1	19.8	30.8	2.8	22.3	19.2	24.1	1.6
PHL	9.1	7.1	12.0	1.3	9.4	7.2	12.2	1.1	10.2	8.5	12.6	1.3	8.3	7.3	9.3	0.8
IOW	8.6	6.8	11.1	1.2	9.5	8.0	11.7	1.0	8.2	6.7	11.0	1.1	7.8	6.7	8.6	0.6
PFL	24.9	18.8	34.9	4.2	28.3	22.0	36.0	3.5	25.1	18.7	31.9	3.5	21.4	18.2	24.2	1.6
VFL	14.7	11.3	20.2	2.3	16.2	10.7	21.5	2.3	16.9	13.0	21.4	1.9	13.4	12.1	14.7	0.7

Tabla 6. Número de especímenes (N) transparentados mediante la técnica de Taylor (1967) y Taylor y van Dyke (1985), pertenecientes a la familia Gerreidae (mojarras), con énfasis en *Eucinostomus* spp. Parámetros de Longitud Patrón (LP, mm) por especie. Nomenclatura genérica en texto.

Especie	Media	Máximo	Mínimo	N
<i>E. entomelas</i>	83.9	101.0	65.0	26
<i>E. dowii</i>	92.0	110.0	72.0	26
<i>E. currani</i>	71.1	112.0	47.0	18
<i>E. gracilis</i>	68.6	106.0	51.0	8
<i>E. gula</i>	92.0	92.0	92.0	2
<i>E. argenteus</i>	80.0	115.0	68.0	16
<i>E. melanopterus</i>	93.0	101.0	74.0	12
<i>G. cinereus</i>	60.4	68.0	49.0	5
<i>D. auratus</i>	95.0	104.0	75.0	11
<i>D. peruvianus</i>	67.1	79.0	46.0	6
<i>E. plumieri</i>	82.0	82.0	82.0	1
<i>E. axillaris</i>	68.7	70.0	66.0	4
			Total	135

Tabla 7. Matriz de datos binarios utilizada en el análisis de grupos. Caracteres 1-15 (= C.) de la estructura del complejo caudal de Gerreidae, codificados de acuerdo a Romesburg (1984: 158), según el valor de su estado (descripción cualitativa o cuantitativa, *sensu* Sneath y Sokal, 1973). (ver texto y Tabla 23).

	C.	<i>D. auratus</i>	<i>D. peruvianus</i>	<i>E. axillaris</i>	<i>E. plumieri</i>	<i>G. cinereus</i>	<i>E. currani</i>	<i>E. dowii</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>E. gula</i>
1.1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
1.2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0
1.3	0	0	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1
2.1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2.2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0
2.3	0	0	0	0	1	1	1	1	0	1	1	0	1
3.1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
3.2	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1
3.3	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
3.4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
3.5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
4.1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
4.2	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1
4.3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
50	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
60	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7.1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7.2	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7.3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
7.4	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0
7.5	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	1
80	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0
9.1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9.2	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0
10.1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
10.2	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1
10.3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
11.0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12.1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12.2	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
12.3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1
13.0	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	0	1	1
14.0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0
15.1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
15.2	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
15.3	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	1

Tabla 8. Matriz de caracteres osteológicos y morfológicos empleados en el análisis filogenético de *Eucinostomus* spp. Código de los caracteres explicado en texto. Véase también Tabla 24.

Especies	Caracteres																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>D. peruvianus</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	1	0	0	1	0
<i>E. axillaris</i>	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>G. cinereus</i>	1	2	0	1	1	1	0	0	?	0	1	1	0	0	0	1	1
<i>E. currani</i>	1	2	1	2	1	1	2	1	1	1	1	1	0	1	1	1	1
<i>E. dowii</i>	1	2	0	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	0	2	1	1
<i>E. gracilis</i>	2	2	0	2	1	1	1	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1
<i>E. entomelas</i>	1	1	2	2	1	1	1	0	?	2	1	1	1	0	2	1	1
<i>E. argenteus</i>	2	2	1	2	1	1	2	1	1	2	1	2	0	1	0	1	1
<i>E. melanopterus</i>	1	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	2	1	1
<i>E. gula</i>	1	2	0	2	1	1	1	0	?	2	1	2	1	0	0	1	1

Especies	Caracteres																
	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	
<i>D. peruvianus</i>	1	0	0	0	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>E. axillaris</i>	0	0	0	0	1	0	?	?	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>G. cinereus</i>	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	
<i>E. currani</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>E. dowii</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	
<i>E. gracilis</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	1	1	1	
<i>E. entomelas</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	0	1	1	
<i>E. argenteus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	
<i>E. melanopterus</i>	1	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	1	0	1	1	
<i>E. gula</i>	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	

Tabla 9. Matriz de presencia/ausencia de los patrones de distribución de las especies de Gerreidae analizadas. Areas de endemismo o regionalización zoogeográfica *sensu* Briggs (1974).

AREAS DE ENDEMISMO	ESPECIES										
	<i>D. peruvianus</i>	<i>E. axillaris</i>	<i>G. cinereus</i>	<i>E. currani</i>	<i>E. dowii</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>E. gula</i>	<i>E. jonesii</i>
Area Ancestral Hipotética	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Región del Pacífico Oriental											
Provincia Mexicana	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
Provincia Panámica	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0	0
Provincia de Islas Galápagos	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	0
Región de California											
Provincia de Cortés	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Provincia de San Diego	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Región de Carolina	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0
Región del Atlántico Oriental											
Provincia de África Occidental	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Región del Atlántico Occidental											
Provincia Caribeña	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1
Provincia Brasileña	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1
Provincia de las Indias Occidentales	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1

Tabla 10. Sumario del análisis de variables canónicas. Wilk's Lambda=0.0456970 aprox. $F(38,118) = 11.42$ $p < 0.000$. Prueba de Chi-cuadrada con remoción sucesiva de raíces. VC= Variable Canónica; gl= grados de libertad.

VC	Eigen-valor	Corr. Canónica R	Wilks' Lambda	Chi-Cuad.	gl	p-nivel
0	5.469196	.919468	.045697	209.8291	38	0.000
1	2.382687	.839272	.295623	82.8696	18	0.000

Tabla 11. Matriz de Clasificación de las especies del género *Eucinostomus*: *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. argenteus*. Renglones: identificación observada. Columnas: Identificación por el Análisis Canónico de Variables (ACV).

	Porcentaje	<i>E. dowii</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>
<i>E. dowii</i>	100.0	35	0	0
<i>E. entomelas</i>	100.0	0	27	0
<i>E. argenteus</i>	94.4	1	0	17
Total	98.7	36	27	17

Tabla 12. Diferencias observadas entre los centroides (valor promedio de las medias) de 18 caracteres morfométricos de acuerdo a la distancia cuadrática de Mahalanobis, de las especies del género *Eucinostomus*: *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. argenteus*. Todas las distancias fueron significativas ($p < 0.000$).

	<i>E. dowii</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>
<i>E. dowii</i>	0.00000	26.80705	16.07847
<i>E. entomelas</i>	26.80705	0.00000	30.43199
<i>E. argenteus</i>	16.07847	30.43199	0.00000

Tabla 13. Coeficientes estandarizados para el Análisis Canónico de Variables. 18 caracteres morfométricos en tres especies del género *Eucinostomus*: *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. argenteus*. Se resaltan aquellos caracteres con mayor contribución. Definición de los caracteres en Tabla 3 y Figura 3.

Car.	Raíz 1	Raíz 2
ACu	-1.00487	.71691
APc	-.44957	1.02410
L2a	.21333	1.11741
LBa	-.55050	-.70421
LUd	.19741	-.59176
DIo	-1.49390	-.79745
LMa	-.53812	.26310
ABo	.59170	-.31070
LPp	1.20853	.64841
LDi	.84723	-1.37187
LCe	.33358	.34491
LAc	-1.46643	-.47584
LAd	.05104	.14596
ACe	.74231	-.21384
LPo	.84230	-.46665
AIo	1.24537	.84480
LAp	-.61051	-.59915
LAv	.60894	-.36975
Eigen		
valor	5.46920	2.38269
% ac.	69.655	100.00

Tabla 14. Funciones de clasificación de las especies del género *Eucinostomus*: *E. dowii*, *E. entomelas* y *E. argenteus*, a partir del Análisis Canónico de Variables de 18 caracteres morfométricos. Definición de los caracteres en Table 3 y Figura 3.

Car.	<i>E. dowii</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>
ACu	.440	-.882	1.2579
APc	-10.86	-11.78	-7.26
L2a	-6.935	-4.658	-2.6864
LBa	10.070	7.387	7.8727
LUD	4.482	4.756	2.1955
DIo	4.697	-2.874	1.4846
LMa	-2.951	-6.473	-1.6173
ABo	2.705	5.712	1.4567
LPp	-16.04	-5.761	-11.6622
LDi	13.531	15.984	8.5805
LCe	7.781	8.495	8.2822
LAc	-.594	-2.366	-1.1075
LAd	-1.574	-1.390	-1.3209
ACe	1.827	3.286	1.5532
LPo	1.052	3.516	-.0446
AIo	-12.75	-6.751	-9.6895
LAp	-.785	-1.919	-1.5504
LAv	-1.476	-.150	-2.1398
Const.	-132.5	-137.8	-97.7

Tabla 15. Sumario del Análisis Canónico de Variables (ACV) de los caracteres morfométricos de *Eucinostomus* spp: 8 especies. (VC= variable canónica; % Var= porcentaje de variancia acumulada; g.l.= grados de libertad; χ^2 = Chi-cuadrada; p (α) = nivel de significación). F (126, 1658)= 12.512 p < 0 .000, aproximación por Chi-cuadrada.

VC	Eigen- valor	% Var.	Correlación Canónica	²	g.l.	p ()
0	4.452558	49.3	.903659	1215.274	126	0.000
1	2.171420	24.1	.827456	770.899	102	0.000
2	1.181716	13.1	.735965	468.504	80	0.000
Total		86.5				

Tabla 16. Matriz de Clasificación de las especies del género *Eucinostomus*, de acuerdo a un Análisis Canónico de Variables (ACV) con 18 caracteres morfométricos. N= número de individuos. Porcentaje de clasificación por especie. Renglones: identificación observada, columnas: Identificación por el ACV. E.c= *E. currani*; E.d= *E. dowii*; E.e= *E. entomelas*; E.g= *E. gracilis*; E.a= *E. argenteus*; E.u= *E. gula*; E.m= *E. melanopterus*; E.j= *E. jonesii*

	E.c N= (46)	E.d (35)	E.e (26)	E.g (29)	E.a (34)	E.u (65)	E.m (30)	E.j (11)	% Clasificación
<i>E. currani</i>	44	1	0	0	0	1	0	0	95.65
<i>E. dowii</i>	0	25	2	5	2	1	0	0	71.43
<i>E. entomelas</i>	1	0	25	0	0	0	0	0	96.15
<i>E. gracilis</i>	0	7	0	22	0	0	0	0	75.86
<i>E. argenteus</i>	2	1	1	1	17	9	0	3	50.00
<i>E. gula</i>	0	1	0	0	4	59	0	1	90.77
<i>E. melanopterus</i>	2	0	0	0	0	0	28	0	93.33
<i>E. jonesii</i>	1	0	0	0	2	0	0	8	72.73
Total									82.60

Tabla 17. Matriz de clasificación de las especies del género *Eucinostomus* que habitan en el océano Pacífico, de acuerdo a un Análisis Canónico de Variables (ACV) con 18 caracteres morfométricos. N= número de individuos. Porcentaje de clasificación por especie. Renglones: identificación observada, columnas: Identificación por el ACV. E.c= *E. currani*; E.d= *E. dowii*; E.e= *E. entomelas*; E.g= *E. gracilis*.

	N= (46)	(35)	(26)	(29)	% Clasificación
ani	43	0	3	0	93.48
ii	0	30	2	3	85.71
melas	0	0	26	0	100.00
ilis	0	5	0	24	82.76
Total					90.44

Tabla 18. Sumario del Análisis Canónico de Variables (ACV) de los caracteres morfométricos de *Eucinostomus* spp que habitan el océano Pacífico (VC= variable canónica; % Var= porcentaje de variancia acumulada; g.l.= grados de libertad; χ^2 = Chi-cuadrada; $p(\alpha)$ = nivel de significación). $F(54, 343) = 12.818$ $p < 0.000$, aproximación por Chi-cuadrada.

VC	Eigen-valor	% Var.	Correlación Canónica	χ^2	g.l.	$p(\alpha)$
0	5.064976	68.6	.913848	407.7857	54	0.000
1	1.643642	22.3	.788501	184.2719	34	0.000
2	.671809	9.1	.633913	63.7244	16	0.000
Total		100				

Tabla 19. Matriz de Clasificación de las especies del género *Eucinostomus* que habitan en el océano Atlántico, de acuerdo a un Análisis Canónico de Variables (ACV) con 18 caracteres morfométricos. N= número de individuos. Porcentaje de clasificación por especie. Renglones: identificación observada, columnas: Identificación por el ACV. E.a= *E. argenteus*; E.u= *E. gula*; E.m= *E. melanopterus*; E.j= *E. jonesii*.

	E.a N= (34)	E.g (65)	E.m (30)	E.j (11)	% Clasificación
E. argenteus	23	8	0	3	67.65
E. gula	6	59	0	0	90.77
E. melanopterus	0	0	30	0	100.00
E. jonesii	3	0	0	8	72.73
Total					85.71

Tabla 20. Sumario del Análisis Canónico de Variables (ACV) de los caracteres morfométricos de *Eucinostomus* spp que habitan el océano Atlántico (VC= variable canónica; % Var= porcentaje de variancia acumulada; g.l.= grados de libertad; χ^2 = Chi-cuadrada; p (α) = nivel de significación). F (54, 355)= 11.589 p < 0 .000, aproximación por Chi-cuadrada.

VC	Eigen- valor	% Var.	Correlación Canónica	χ^2	g.l.	p ()
0	6.961683	83.71	935093	387.3267	54	0.000
1	1.151465	13.85	.731574	121.7727	34	0.000
2	.203459	2.44	.411171	23.7056	16	0.096
Total		100				

Tabla 21. Porcentaje de diferenciación morfométrica entre pares de especies de *Eucinostomus* analizadas mediante un análisis canónico de variables (ACV) de 18 caracteres morfométricos (ver Tabla 5). Promedio de clasificación correcta por especie y global (promedio de la sumatoria de promedios). Valores por encima de la diagonal= distancias cuadráticas de Mahalanobis entre pares de especies (todas altamente significativas, $p < 0.00$).

Especie	E.currani	E.dowii	E.entomelas	E.gracilis	E.argenteus	E.gula	E.melanopterus	E. jonesii	
E.currani		16.04	18.81	21.76	10.63	23.8	20.43	36.96	
E.dowii	98.76		27.44	8.6	11	17.68	70.98	58.86	
E.entomelas	100	100		48.88	29.18	36.21	47.02	157.09	
E.gracilis	100	93.75	100		39.99	38.39	70.75	168.78	
E.argenteus	95	95.65	100	100		5.5	36.6	6.55	
E.gula	99.09	98	100	100	86.86		61.43	20.39	
E.melanopterus	100	100	100	100	100	100		88.64	
E.jonesii	100	100	100	100	91.11	100	100		
Promedio		98.97	98.02	100	99.10	95.51	97.70	100	98.73
Promedio Global=		98.50							

Tabla 22. Coeficientes y porcentajes de la variancia total y relativa a la forma para cada uno de los cuatro componentes principales en las especies de *Eucinostomus*. En negritas se señalan los caracteres más importantes en la estructura de ordenación. Car.= Caracteres morfométricos (definidos en Tabla 3 y Figura 3).

Car.	I	II	III	IV
ACu	.7938	.5194	-.1849	-.0197
APc	.8568	.3683	-.0115	-.0041
L2a	.4577	.2564	.2933	-.5040
LBa	.7846	.2009	-.0465	.1136
LUd	.4882	.5241	.1511	-.3226
DIo	.6485	.1192	.2939	-.1013
LMa	.5615	.0096	.0194	-.2269
ABo	.4907	.1551	.3607	-.1502
LPp	.8026	.0220	.0098	-.1089
LDi	.7934	.4848	-.1243	-.0298
LCe	.8543	.1288	.3599	-.1137
LAc	.8003	.0473	.5533	.0336
LAd	.8672	.2107	.1473	.0796
ACe	.5374	.6853	-.2803	-.1597
LPo	.7941	.1187	.4281	-.1073
AIo	.7759	.3778	.1341	.1092
LAp	.8980	.1550	-.0528	.3803
LAv	.7714	.3279	.0975	-.1771
% Variancia (Total)	54.10	19.65	14.77	11.43
% Variancia (forma)	-	42.85		32.21 24.92

Tabla 23. Características descriptivas del complejo caudal de Gerreidae, con énfasis en *Eucinostomus* spp. C. = Caracteres descriptores, abreviaciones de los componentes estructurales en texto. 1. Zygoapófisis dorsales de las vertebras preurales. 2. Longitud de la NEU del CP4. 3. Perfil o dorsum del arco neural del CP2. 4. Grado de fusión entre el UNI y el arco especializado del CP2. 5. Fusión entre el E1 y la NU3. 6. Ensanchamiento del E1. 7. Forma del E1. 8. Cartílago OP. 9. Posición del OP. 10. Número de RP. 11. Presencia del FH. 12. Magnitud de D. 13. Grosor de la HEM2 respecto al PH. 14. Grosor de E2 y E3. 15. Proporción del engrosamiento de HEM2 en relación a su longitud.

C.	<i>D. auratus</i>	<i>D. peruvianus</i>	<i>E. axillaris</i>	<i>E. plumieri</i>	<i>G. cinereus</i>	<i>E. curranii</i>	<i>E. dowii</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. melanonopterus</i>	<i>E. gula</i>
1	Grandes	Grandes	Grandes	Pequeñas	Pequeñas	Pequeñas	Pequeñas	Medianas	Pequeñas	Medianas	Pequeñas	Pequeñas
2	Medianas	Medianas	Grandes	Grandes	Pequeñas	Pequeñas	Pequeñas	Pequeñas	Medianas	Pequeñas	Medianas	Pequeñas
3	± cóncavo	± cóncavo	Cóncavo	Cóncavo	Cóncavo	Recto	± bicóncavo	± cóncavo	Sigmoideo	Recto	± cóncavo	± cóncavo
4	> Mitad	> Mitad	> Mitad	> Mitad	< Mitad	Mitad	Mitad	Mitad	Mitad	Mitad	> Mitad	Mitad
5	Unido	Unido	No unido	No unido	No unido	No unido	No unido	No unido	No unido	No unido	No unido	No unido
6	No ensanchado	No ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado	Ensanchado
7	Gancho suave	Gancho suave	Canuto	Canuto	Canuto ancho	Campana	Gancho amplio	Gancho amplio	Gancho amplio	Campana	Campana	Gancho amplio
8	No evidente	No evidente	Evidente	No evidente	No evidente	Evidente	Evidente	Evidente	No evidente	Evidente	Evidente	No evidente
9			Adherido a HV			Arriba HV	Arriba HV	Arriba HV	Arriba HV	Arriba HV	Arriba HV	
10	< 20	< 20	< 20	< 20	< 20	>= 23	20 - 22	20 - 22	20 - 22	20 - 22	>= 23	20 - 22
11	Si	Si	No	No	No	No	No	No	No	No	No	No
12	Profunda	Profunda	Profunda	Profunda	Reducida	Reducida	Reducida	Reducida	Reducida	Mediana	Reducida	Mediana
13	Sub-iguales	Sub-iguales	Mayor HEM2	Sub-iguales	Mayor HEM2	Mayor HEM2	Sub-iguales	Sub-iguales	Sub-iguales	Mayor HEM2	Sub-iguales	Sub-iguales
14	Sub-iguales	Sub-iguales	Sub-iguales	Sub-iguales	Sub-iguales	Mayor E3	Sub-iguales	Sub-iguales	Sub-iguales	Mayor E3	Mayor E3	Sub-iguales
15	< 1.5	< 1.5	< 1.5	< 1.5	< 1.5	> 1.5	= 1.5	> 1.5	= 1.5	< 1.5	= 1.5	< 1.5

Tabla 24. Código, definición y características de los caracteres osteológicos y morfológicos de las especies de Gerreidae utilizadas en los análisis filogenéticos.

Código	Descripción	Tipo	Status	Estados
1	Tamaño de las zigoapófisis dorsales de las vértebras preurales	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
2	Longitud de la espina neural (NEU) del centro preural 4 (CP4)	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
3	Perfil o dorsum del arco neural del centro preural 2 (CP2)	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
4	Grado de fusión entre el uroneural 1 (UN1) y el arco especializado del centro preural 2 (CP2)	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
5	Grado de fusión entre el epural 1 (E1) y la espina neural 3 (NEU3).	No ordenado	Informativo	0 - 1
6	Ensanchamiento del epural 1 (E1)	No ordenado	Informativo	0 - 1
7	Forma del epural 1 (E1)	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
8	Presencia evidente del cartilago opistural (OP)	No ordenado	Informativo	0 - 1
9	Posición del OP respecto al hipural 5 (HV)	No ordenado	Informativo	0 - 1
10	Número de radios procurrentes caudales (RP)	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
11	Presencia del foramen hipural (FP)	No ordenado	Informativo	0 - 1
12	Longitud de la diastema caudal (DC)	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
13	Grosor relativo de la espina hemal 2 (HEM2)	No ordenado	Informativo	0 - 1
14	Grosor relativo entre el epural 2 (E2) y epural 3 (E3)	No ordenado	Informativo	0 - 1
15	Dilatación de la espina hemal 2 (HEM2)	No ordenado	Informativo	0 - 1 - 2
16	Morfología del preorbital	No ordenado	Informativo	0 - 1
17	Morfología del preopérculo	No ordenado	Informativo	0 - 1
18	Presencia de barras o líneas oscuras en el cuerpo	No ordenado	Informativo	0 - 1
19	Primer par de pterigioforos anales unidos y formando una estructura en forma de cono	No ordenado	Informativo	0 - 1
20	Número de elementos (radios y espinas) de la aleta anal	No ordenado	Informativo	0 - 1
21	Número de branquiespinas en primer arco branquial	No ordenado	Informativo	0 - 1
22	Longitud relativa de la aleta pectoral.	No ordenado	Informativo	0 - 1
23	Longitud de la segunda espina anal	No ordenado	Informativo	0 - 1
24	Morfología del surco premaxilar	No ordenado	Informativo	0 - 1
25	Presencia de escamas en la parte anterior del surco premaxilar	No ordenado	Informativo	0 - 1
26	Altura del cuerpo	No ordenado	Informativo	0 - 1
27	Coloración de la porción distal de la aleta pectoral	No ordenado	Informativo	0 - 1
28	Presencia de una mancha oscura sobre la membrana del músculo dilator dorsal de la cámara branquial	No ordenado	No informativo	0 - 1
29	Número de escamas en la línea lateral	No ordenado	Informativo	0 - 1
30	Aleta dorsal tricoloreada	No ordenado	Informativo	0 - 1
31	Proporción entre la longitud patrón y la altura del cuerpo	No ordenado	No informativo	0 - 1
32	Longitud relativa de la segunda espina dorsal	No ordenado	Informativo	0 - 1
33	Presencia de dientes faríngeos molariformes	No ordenado	Informativo	0 - 1

Tabla 25. Matrices de homoplasias de los árboles con mayor parsimonia (árboles 1 - 4), de acuerdo con un análisis filogenético de Gerreidae basado en caracteres osteológicos y morfológicos (comparación entre cada par de especies).

	Anc. hip.	<i>D. peruvianus</i>	<i>E. axillaris</i>	<i>G. cinereus</i>	<i>E. currani</i>	<i>E. dowii</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>E. gula</i>
Ancestro hipotético											
<i>Diaperus peruvianus</i>	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eugeres axillaris</i>	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gerras cinereus</i>	4	0	8	0	2	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus currani</i>	2	0	10	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus dowii</i>	0	0	8	0	0	0	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus gracilis</i>	0	0	8	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Euclinostomus entomelas</i>	0	0	6	0	0	0	0	0	-	-	-
<i>Euclinostomus argenteus</i>	2	0	10	0	2	0	0	0	0	-	-
<i>Euclinostomus melanopterus</i>	4	4	12	2	2	0	2	2	0	0	-
<i>Euclinostomus gula</i>	4	2	10	0	0	0	0	0	0	2	-
Ancestro hipotético											
<i>Diaperus peruvianus</i>	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eugeres axillaris</i>	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gerras cinereus</i>	2	6	0	0	2	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus currani</i>	2	8	4	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus dowii</i>	0	0	8	0	0	0	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus gracilis</i>	0	0	8	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Euclinostomus entomelas</i>	0	0	6	0	0	0	0	0	-	-	-
<i>Euclinostomus argenteus</i>	2	0	10	0	2	0	0	0	0	0	-
<i>Euclinostomus melanopterus</i>	2	2	10	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euclinostomus gula</i>	4	2	10	0	0	0	0	0	0	0	0
Ancestro hipotético											
<i>Diaperus peruvianus</i>	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eugeres axillaris</i>	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gerras cinereus</i>	2	6	0	0	2	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus currani</i>	2	8	4	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus dowii</i>	0	0	8	0	0	0	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus gracilis</i>	0	0	8	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Euclinostomus entomelas</i>	0	0	8	0	0	0	0	0	-	-	-
<i>Euclinostomus argenteus</i>	2	8	4	0	2	0	0	0	0	0	-
<i>Euclinostomus melanopterus</i>	2	8	4	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Euclinostomus gula</i>	4	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Ancestro hipotético											
<i>Diaperus peruvianus</i>	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Eugeres axillaris</i>	0	0	0	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gerras cinereus</i>	2	6	0	0	2	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus currani</i>	2	8	4	0	0	-	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus dowii</i>	0	0	8	0	0	0	-	-	-	-	-
<i>Euclinostomus gracilis</i>	0	0	8	0	0	0	0	-	-	-	-
<i>Euclinostomus entomelas</i>	0	0	8	0	0	0	0	0	-	-	-
<i>Euclinostomus argenteus</i>	2	8	4	0	2	0	0	0	0	0	-
<i>Euclinostomus melanopterus</i>	2	8	4	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Euclinostomus gula</i>	4	12	2	0	0	0	0	0	0	0	0

Tabla 26. Matriz de homoplasias, combinando los valores de cada par de especies en los cuatro árboles filogenéticos más parsimoniosos, obtenidos con las especies de Gerreidae, de acuerdo a caracteres osteológicos y morfológicos. Se ejemplifica la manera de calcular el número de homoplasias por especie: E. dowii = 40 homoplasias totales compartidas con cada una de las especies de Gerreidae (sumatoria de las coincidencias: 16+20+4).

	Anc. hip.	<i>D. peruvianus</i>	<i>E. axillaris</i>	<i>G. cinereus</i>	<i>E. currani</i>	<i>E. dowii</i>	<i>E. gracilis</i>	<i>E. entomelas</i>	<i>E. argenteus</i>	<i>E. melanopterus</i>	<i>E. gula</i>
Ancestro hipotético	-										
<i>Diapterus peruvianus</i>	0	-									
<i>Eugerres axillaris</i>	0	0	-								
<i>Gerres cinereus</i>	12	12	16	-							
<i>Eucinostomus currani</i>	8	16	28	8	-						
<i>Eucinostomus dowii</i>	0	16	20	0	0	-					
<i>Eucinostomus gracilis</i>	0	16	20	0	0	0	-				
<i>Eucinostomus entomelas</i>	0	16	12	0	0	0	0	-			
<i>Eucinostomus argenteus</i>	8	16	28	8	4	0	0	0	-		
<i>Eucinostomus melanopterus</i>	12	28	32	4	0	4	4	4	0	-	
<i>Eucinostomus gula</i>	16	28	24	0	0	0	0	0	0	4	-
Suma	56	148	180	60	58	40	40	32	64	92	72

Tabla 27. Intervalo de distribución geográfica de las especies de *Eucinostomus*. Tomado de: Randall y Vergara, 1977; Robins et al., 1986; Böhlke y Chaplin, 1993 (océano Atlántico) y Zahuranec, 1967; De La Cruz Agüero et al., 1997 (océano Pacífico).

Especie	Océano Pacífico	Atlántico occidental	Atlántico oriental
<i>E. currani</i>	24 N - 13 S	-	-
<i>E. dowii</i>	32 N - 8 N	-	-
<i>E. entomelas</i>	28 N - 3 S	-	-
<i>E. gracilis</i>	27 N - 7 S	-	-
<i>E. argenteus</i>	-	37 N - 23 S	-
<i>E. gula</i>	-	35 N - 5 S	-
<i>E. melanopterus</i>	-	30 N - 23 S	15 N - 10 S
<i>E. jonesii</i>	-	27 N - 11 S	-

APENDICES



Material examinado y medido de *Eucinostomus* spp
(Acrónimos de museos y colecciones en texto)

Análisis filogenéticos (resultados del programa PAUP)

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*	
LACNHM	<i>E. currani</i>	32574-21	2		Costa Rica, Golfo de Aguadulce		
		43689-10	1	54	I. Galápagos, Isla Marchena		
		43690-20	6	54 - 89.5	I. Galápagos, Isla Marchena		
		44957-1	6		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
		45587-6	1	11.6	I. Galápagos, Isla Baltra		
		45635-6	153	5 -12	I. Galápagos, Bahía Cartago		
		45640-6	69	8.9 - 9.1	I. Galápagos, Bahía Cartago		
		<i>E. dowii</i>	2066	1		I. Galápagos, Sta. María	
			2067	1		I. Galápagos, Bahía James	
			2068	44		Golfo de California	
			2069	2		Sinaloa	
			2071	9		Sonora	
			2072	84		Bahía Almejas, BCS	
			2078	4		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
			2079	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
	2080		1		Golfo de California		
	2082		10		Bahía Magdalena, BCS		
	2084		2		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2084		3		Bahía Magdalena, BCS		
	2087		17		Bahía Magdalena, BCS		
	2088		5		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2105		1		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2106		1		Bahía Concepción, BCS		
	2108		2		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2109		1		Topolobampo, Sinaloa		
	2111		1		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2112		1		Golfo de California		
	2130		1		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2132		1		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2133		8		Esteros del Rey, Nayarit		
	2134		2		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2435		1		Bahía Magdalena, BCS		
	2137		3		Costa Rica, Golfo de Nicoya		
	2139		5		Golfo de California		
	2140	2		Sinaloa			
	2141	5		I. Galápagos, Isla Baltra			
	2143	3		Costa Rica, Golfo de Nicoya			
	2144	4	65-95	Golfo de California	*		
	2145	3		Golfo de California			
	2146	3		Golfo de California			
	2147	6		San Blas, Nayarit			
	2148	1		I. Galápagos, Bahía James			
2149	2		Bahía Magdalena, BCS				
2150	1	95	Bahía Almejas, BCS	*			
2151	49		Costa Rica, Golfo de Nicoya				
2152	4		Costa Rica, Golfo de Nicoya				
2153	1		Bahía Santa María, Sinaloa				
2311	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya				
2312	5	84-112	San Blas, Nayarit				
2314	8		Topolobampo, Sinaloa				
2316	8		Sinaloa				
2317	1		Panamá City, Panamá				
2318	35		Bahía Santa María, Sinaloa				
8069	6		I. Galápagos, I. Santa Cruz				
8147	8	14-98	I. Galápagos, I. Narboroug	*			
8157	1		I. Galápagos, I. Narboroug				
8881-1	4		Costa Rica, Golfo de Nicoya				
8825-2	3		Bahía Las Animas, BCS				
8849-2	59		Puerto Escondido, Oaxaca				
6893-3	2		Costa Rica, Playa del Coco				

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		6509-10	6	94-107	Bahía de Panamá	*
		6945-16	1		El Salvador	
		9754-27	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		8018	13		I. Galápagos, I. Santa Cruz	
		8091	19		I. Galápagos, I. Santa Cruz	
		W52-524	35	22-50	Baja California	
		W57-173	31	15-80	Costa Rica	
		W61-97	10	20-82	Golfo de California	
		W57-36	21	37-63	Golfo de California	
		W67-42	3	76-112	I. Galápagos	
		W55-100	101	27-114	Baja California	
		W55-74	4	96-115	Baja California	
		W55-314	29	75-108	I. Galápagos	
		W54-72	1	39	Costa Rica	
		W54-225	3	117-146	I. Galápagos	
		W64-38	3	63-67	I. Galápagos	
		W53-147	1	83	I. Galápagos	*
		W54-169	3	60-89	Costa Rica	
		W58-12	5	91-133	Nayarit	
		W53-275	21	100-155	Panamá City, Panamá	
		W58-47	27	71-123	Sinaloa	
		W59-9	2	19-21	Baja California	
		W51-41	2	114-130	Sinaloa	
		W49-129	2	76-87	Baja California	*
		W50-27	1	83	Sonora	
		W53-174	1	142	Baja California	
		W59-13	2	108-137	Baja California	
		W50-51	9	36-86	Guaymas, Sonora	*
		W51-36	6	22-27	Sinaloa	
		W56-28	2	88-89	Sonora	
		W51-4	14	64-87	Sonora	
		W55-97	7	57-104	Baja California	
		W50-22	5	53-59	Sonora	
		42142-1	50	53-109	Bahía Almejas, BCS	
		42144-1	48	44-110	Bahía Magdalena, BCS	*
		42145-1	100	23-45	Bahía de Santa Inés, BCS	
		42146-1	8	83-104	Bahía Magdalena, BCS	
		42147-1	1	80	Bahía Magdalena, BCS	
		42148-1	1	71	Bahía de Los Angeles, BC	
		42149-1	13	47-79	Bahía Almejas, BCS	
		42150-1	3	21-42	Bahía Magdalena, BCS	
		42151-1	4	66-110	Bahía Magdalena, BCS	*
		42152-1	11	61-80	Punta Arena, México	
		42153-1	1	24	Punta Nopoló, BCS	
		888-1	31	15-80	Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		43943-4	8	87-101	I. Galápagos, I. Floreana	*
		45578-3	69	26-63	I. Galápagos, I. Santa Cruz	
	<i>E. entomelas</i>	2070	1		Sonora	
		2086	1		Sonora	
		2107	2		San Blas, Nayarit	
		2114	8		San Blas, Nayarit	
		2138	3		Golfo de California	
		2142	2		Río Santiago, Nayarit	
		2315	2		San Blas, Nayarit	*
		3635	1		Golfo de California	
		3636	6		Golfo de California	
		3637	1		Golfo de California	
		8875-1	83		Sonora	
		8876-1	1		Punta Arenas, Costa Rica	
		8877-1	5		Punta Arenas, Costa Rica	

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		8882-1	1		Bahía Magdalena, BCS	
		8883-1	3		Bahía Magdalena, BCS	
		8884-1	2		Topolobampo, Sinaloa	*
		8885-1	1		Topolobampo, Sinaloa	
		8887-1	7		Bahía Matanchen, Nayarit	
		8888-1	1		Topolobampo, Sinaloa	
		8889-1	15		Estero del Rey, Nayarit	
		8890-1	4		San Blas, Nayarit	*
		2313	1		San Blas, Nayarit	
		32085-3	5	25-45	Bahía Magdalena, BCS	
		32086-2	2	44-77	Bahía Magdalena, BCS	
		W53-275	2	91-103	Punta Gorda, Panamá	*
		W51-55	2	90-97	Mazatlán, Sinaloa	*
		W50-43	4	95-119	Río Mango, Sonora	
		W50-22	1	19.5	Sonora	
		W58-18	28	11-14	Nayarit	
		W61-97	12	16.5-49	Golfo de California	
		W58-43	3	17-20.5	Sonora	
		W58-246	2	95-100	Río Yaqui, Sonora	*
		W72-1	1	54	Sonora	
		W57-34	5	32-43	Golfo de California	
		W59-9	11	13-20	Golfo de California	
		W58-15	72	9-14.5	Nayarit	
		38096-7	1	149	Bahía Magdalena, BCS	
		38109-8	1	150	Bahía Almejas, BCS	
		38108-4	2	131-162	Bahía Almejas, BCS	
		38107-7	1	151	Bahía Almejas, BCS	
		38105-7	2	149-154	Bahía Almejas, BCS	
		38104-8	2	128-137	Bahía Almejas, BCS	
	<i>E. gracilis</i>	2065	1	138	Chacala, Nayarit	
		2089	15		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2090	2		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2091	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2092	48		San Blas, Nayarit	
		2094	1		Golfo de California	
		2093	2		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2115	1		Guerrero	
		2116	2		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2117	45		San Blas, Nayarit	
		2118	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2119	11		San Blas, Nayarit	
		2120	3		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2121	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2122	4		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2123	4		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2124	1		Islas Perla, Panamá	
		2154	2		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2155	13		San Blas, Nayarit	
		2156	3		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2157	1		Golfo de California	
		2158	100		San Blas, Nayarit	
		2159	1		Golfo de California	
		2160	40		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2319	2		San Blas, Nayarit	
		2320	2		San Blas, Nayarit	
		2321	2		San Blas, Nayarit	
		2077	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya	
		2081	1		Golfo de California	
		2083	1		Sonora	
		2131	1		Costa Rica, Golfo de Nicoya	

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		4791	1		Punta Arenas, Costa Rica	
		7034	9		Punta Arenas, Costa Rica	
		8849-1	73		Golfo de California	
		6893-2	3		Costa Rica, Playa del Coco	
		9702-11	83		Punta Arenas, Costa Rica	
		6806-3	2		Nayarit	
		9460-2	1		Nayarit	
		9788-1	1		I. La Plata, Ecuador	
		9782-1	5		Corinto, Nicaragua	
		9778-1	1		Bahía de Panamá	
		9789-1	1		Corinto, Nicaragua	
		9785-1	1		Jalisco	
		9790-1	1		Sur de Acapulco	
		9792-1	1		Golfo de Guayaquil, Ecuador	
		9786-1	1		Zona del Canal de Panamá	
		9787-1	2		El Salvador	
		9791-1	1		Talara, Perú	
		9784-1	1		Panamá	
		9779-1	6		Corinto, Nicaragua	
		9780-1	2		Golfo de California	
		9783-1	4		Acajutla, El Salvador	
		9781-1	1		Islas Perla, Panamá	
		6569-26	2		Punta Arenas, Costa Rica	
		30112-5	9		Punta Arenas, Costa Rica	
		8825-1	3		Bahía Las Animas, BCS	
		31761-9	1	104	Punta Pequeña, BCS	
		W54-168	8	74-87	Costa Rica	
		W6-22	1	85	I. Galápagos	
		W54-27	1	21	Costa Rica	
		W54-171	3	42-61	Costa Rica	
		W53-141	1	49	I. Galápagos	
		W64-18	1	81	I. Galápagos	
		W55-100	1	112	Bahía de Santa María, BCS	
		W53-285	8	76-90	Islas Perla, Panamá	
		W53-292	2	16	Islas Perla, Panamá	
		W53-293	1	24	Islas Perla, Panamá	
		W53-283	7	15-88	Islas Perla, Panamá	
		W58-307	3	68-87	Panamá	
		W58-30	8	9.5-16	Nayarit	
		W58-43	1	63	Sonora	
		W50-42	1		Sonora	
		W50-47	2		Sonora	
		W50-57	3		Sonora	
		W50-20	176	35-67.5	Sonora	
		W51-4	3		Sonora	
		W50-22	1		Sonora	
		W51-3	23	30-130	Sonora	
		W57-130	1	59	Baja California	
		W59-12	1	92	Baja California	
		W59-248	1	29	Baja California	
		W57-95	1	108	Baja California	
		W59-16	2	82-83	Baja California	
		W61-97	9	20-66	Baja California	
		W53-84	41	91-105	Baja California	
		W57-36	2	61-73	Baja California	
		W61-29	16	26-81	Baja California	
		W55-23	1	98	Baja California	
		W58-15	17	15-20	Nayarit	
		W58-20	3	15-18	Nayarit	
		W58-30	16	69-102	Nayarit	

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		W51-34	64		Sinaloa	
		W51-36	2		Sinaloa	
		W58-47	1	94	Topolobampo, Sinaloa	
		W59-66	22	14-17	Oaxaca	
		W58-229	2	81-83	Oaxaca	
		W53-187	2	17-18	Guerrero	
		W52-89	3	75-80	Baja California	
		W55-96	6	108-112	Baja California	
		W54-30	64	16-65	Costa Rica	
		W53-226	1	58	Golfo de California	
		32574-22	1		Golfo Dulce, Costa Rica	
		24233	3	47-57	Bahía de Tenacatita, Jalisco	
		38087-7	1	73	Bahía Magdalena, BCS	
		45591-4	10	40-83	I. Galápagos, I. Santa Cruz	
		38089-9	8	107-110	Bahía Magdalena, BCS	
		38089-10	5	78-115	Bahía Magdalena, BCS	
		38090-4	6	108-119	Bahía Magdalena, BCS	
		38091-14	3	105-115	Bahía Magdalena, BCS	
		38092-6	3	109-120	Bahía Magdalena, BCS	
		38094-12	2	108-112	Bahía Magdalena, BCS	
		38097-5	6	65-93	Bahía Magdalena, BCS	
		38099-10	2	114-117	Bahía Magdalena, BCS	
		38100-9	7	108-124	Bahía Magdalena, BCS	
		38107-8	4	106-120	Bahía Almejas, BCS	
		38105-5	4	104-118	Bahía Almejas, BCS	
		38093-11	2	102-129	Bahía Magdalena, BCS	
		Uncat.	2	108-120	Bahía Magdalena, BCS	
	<i>E. gula</i>	1316	1	92.2	Jamaica	
		1396	6		Dade County, Florida	
		2125	18		Colón, Panamá	
		4475	6		Tres Hermanas, Puerto Rico	
		5527	1		Port Antonio, Jamaica	
		5528	106		Palisadoes, Jamaica	
		5529	92		Palisadoes, Jamaica	
		5530	15	44-115.5	Palisadoes, Jamaica	
		5531	2	82.5-86.5	Great Salt Pond, Jamaica	
		5532	1		White House, Jamaica	
		6086	2		Port Antonio, Jamaica	
		6101	4	73.5-93	Port Antonio, Jamaica	
		6139	99		Palisadoes, Jamaica	
		6171	12	88.5-111	Jamaica	
		6172	81		Jamaica	
		6173	3	92.5-105	Jamaica	
		6174	1		Jamaica	
		30729-2	3	94-107	Puerto Limón, Costa Rica	
		30746-2	3		Bahía Cahuita, Costa Rica	
		31394	1		Isla Roatán, Honduras	
		31435-3	5		Wakulla County, Florida	
		31536-4	14		Wakulla County, Florida	
		31537-17	1		Wakulla County, Florida	
		31008-7	1	57	Colón, Panamá	
		31578-7	1	12	Franklin County, Florida	
		31580-5	1	35	Zona del Canal de Panamá	
		31589-1	1	45	Wakulla County, Florida	
		23513	1	62.5	Light House Cove, Florida	
		23781	4	102-105	Isla Tortuga, Venezuela	
		23782	8	91-113	Trinidad y Tobago	
		43528-19	4	47-57	Brownsville, Texas	
	<i>"E. havana"</i>	2095	1	<50	Colón, Panamá	
	<i>"E. lefroyi"</i>	5525	1	50	Pedro Cays, Jamaica	

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		5526	1	96.5	Port Antonio, Jamaica	
		7785	1	<50	Pitahaya, Puerto Rico	
	<i>E. melanopterus</i>	4578	7	>50	Guaiataca, Puerto Rico	
		7858	2	<50	Irvine Bay, Tobago	
		8555	7	>50	Icacos bay, Trinidad	
		30730-3	8	80-130	Puerto Limón, Costa Rica	
		31394-7	7	75-121	Isla Roatán, Honduras	
		31580-6	1	28	Zona del Canal de Panamá	
		36220-16	8	24-65	Playa Bonita, Costa Rica	
		WLRI-114	1	50	Veracruz	
	" <i>E. pseudogula</i> "	2477	1	<50	Puerto Limón, Costa Rica	
	= <i>E. jonesii</i>	4154	1	<50	Veracruz	
		5524	3	28-82	Eight rivers, Jamaica	
		23905	3	<50	Rocky bay, Tobago	
		23904	5	<50	Caledonia, Panamá	
		24169	1	126	Isla Tortuga, Veracruz	
		WLRI-136	2	103-115	Veracruz	
	<i>E. argenteus</i>	1394	4		Dade County, Florida	
		1395	30		Dade County, Florida	
		2485	6		Puerto Limón, Costa Rica	
		2566	1		Puerto Limón, Costa Rica	
		5533	150		Palisadoes, Jamaica	*
		5534	14		Palisadoes, Jamaica	
		5535	16		Palisadoes, Jamaica	
		5536	1		Palisadoes, Jamaica	
		5537	1		Runaway bay, Jamaica	
		5538	4	31-118	Eaton Hall, Jamaica	
		5539	11		Discovery bay, Jamaica	*
		5540	1		Port Antonio, Jamaica	
		5541	7		Port Antonio, Jamaica	
		5542	15		Port Antonio, Jamaica	
		5543	37		White House, Jamaica	
		6102	1	83.2	Port Antonio, Jamaica	*
		6175	1		Jamaica	
		7812	1	105.7	Culebra, Puerto Rico	
		6522-2	6	12.5-130	Crashboat basin, Puerto Rico	*
		6741-8	4		Mayagüez, Puerto Rico	
		6726-4	5		Phosphorescent bay, Puerto Rico	
		6837-19	1		Pescadera bay, Curazao	
		31394-5	5		Isla Roatán, Honduras	*
		31435	18	39-79	Wakulla County, Florida	
		31532-2	2		Franklin County, Florida	
		31007-15	18	8-49	Isla Roatán, Honduras	
		31008-6	9	49-73	Colón, Panamá	*
CICIMAR-CI	<i>E. dowii</i>	1654	1	86	Las Botellas, Bahía Magdalena	*
		2834	5	50-88	Puerto San Carlos, BCS	*
		2961	16	68-143	Bahía Magdalena, BCS	*
		3061	1	100	Laguna Palmer, Bahía Magdalena, BCS	*
		3123	2	79-83	Bahía Santa María, BCS	*
		3153	2	91-95	Bahía Magdalena, BCS	*
		3250	1	98	Bahía Magdalena, BCS	*
		3302	2	101-105	Isla Anegada, Bahía Concepción, BCS	*
		4566	1	102	Playa Armenta, Bahía Concepción, BCS	*
	<i>E. entomelas</i>	494	14	55-90	Ensenada de La Paz, BCS	*
		496	1	80	Ensenada de La Paz, BCS	*
		507	5	51-101	Ensenada de La Paz, BCS	*
		510	1	94	Ensenada de La Paz, BCS	*
		530	12	59-94	Ensenada de La Paz, BCS	*
		554	1	89	Bahía de La Paz, BCS	*
		3108	10	56-109	Bahía Magdalena, BCS	*

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*	
IBUNAM	<i>E. currani</i>	1005	81		Laguna Superior, Oaxaca		
		1030	2		Sta. María del Mar, Oaxaca		
		1066	1		Bahía Chamela, Jalisco		
		1278	2		Bahía Chamela, Jalisco		
		1290	3		Bahía Chamela, Jalisco		
		1301	1		Río Chuta, Michoacán		
		<i>E. dowii</i>	821	1		El Pocito, Sinaloa	
			830	3		Agua Brava, Nayarit	
			1054	3		La Cruz de Huanacastle, Nayarit	*
			1067	8		Bahía Chamela, Jalisco	
	1345		1		Guaymas, Sonora		
	1470		7		Guaymas, Sonora		
	3386		3		Isla Tiburón, Sonora		
	<i>E. entomelas</i>		916	1		Agua Brava, Nayarit	
		1595	2		Yavaros, Sonora		
		1648	1		Bahía de Ohuira, Sinaloa		
		3741	4		Río Balsas, Michoacán		
	<i>E. gracilis</i>	1346	2		Guaymas, Sonora		
		1471	1		Guaymas, Sonora		
		1488	2		Guaymas, Sonora		
		1587	4		Santa Bárbara, Sonora		
		1596	2		Yavaros, Sonora		
		3754	7		Isla Ángel de la Guarda		
		3810	154		Isla Raza		
		5162	59		Isla Coronados, Golfo de California		
		<i>E. gula</i>	664	127		Laguna Panlau, Campeche	
			666	2		Río Hondo, Tabasco	
	2818		3		Sontecomapan, Veracruz		
	2844		143		El Vigía chico, Quintana Roo		
	2872		137		Laguna Paila, Quintana Roo		
	3692		4		Isla Pájaros, Campeche		
	4195		2		Golfo de México		
	4304		1		Golfo de México		
	4362		2		Golfo de México		
	4363		1		Golfo de México		
	4450		2		Golfo de México		
	4462		2		Golfo de México		
	4871		1		Tuxpan-Tampamachoco, Veracruz		
	5827		5		Golfo de México		
	7290		3		Golfo de México		
	5836		1		Golfo de México		
	5951		3		Golfo de México		
	5964		5		Golfo de México		
	6004		2		Golfo de México		
	6015		3		Golfo de México		
	6291	4		Golfo de México			
	6372	2		Golfo de México			
	6394	30		Golfo de México			
	6409	3		Golfo de México			
	6433	2		Golfo de México			
	6448	5		Golfo de México			
	6501	1		Golfo de México			
6518	2		Golfo de México				
6533	2		Golfo de México				
6564	1		Golfo de México				
<i>E. argenteus</i>	663	258		Launa de Términos, Campeche			
	1694	2		Isla Lobos, Veracruz	*		
	2843	425		El Vigía chico, Quintana Roo			
	2871	31		Laguna Paila, Quintana Roo			
	2888	11		Puerto Morelos, Quintana Roo			

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		2923	28		Chetumal, Quintana Roo	
		3024	24		Puerto Morelos, Quintana Roo	
		3049	10		Puerto Morelos, Quintana Roo	
		3073	5		Puerto Morelos, Quintana Roo	
		3090	10		Punta Sam, Quintana Roo	
		3106	22		Río Lagartos, Yucatán	
		3158	2		Celestún, Yucatán	
		2819	50		Sontecomapan, Veracruz	
		4338	6		Golfo de México	
		4379	2		Golfo de México	*
		4434	2		Golfo de México	
		4461	1		Golfo de México	
		4505	1		Golfo de México	
		4835	2		Tuxpan-Tampamachoco, Veracruz	
		4870	22		Tuxpan-Tampamachoco, Veracruz	
		4891	11		Tuxpan-Tampamachoco, Veracruz	
		4977	35		Sontecomapan, Veracruz	
		5754	1		Plataforma de Campeche	
		5826	5		Golfo de México	
		5835	1		Golfo de México	
		6053	1		Golfo de México	
		6284	27		Golfo de México	
		7271	1		Golfo de México	
		7908	3		Golfo de México	
		8199	2		Golfo de México	
		8257	2		Golfo de México	
	<i>E. jonesii</i>	6648	4		Puerto Morelos, Quintana Roo	
	<i>E. melanopterus</i>	270	2		Laguna de Tamiahua, Veracruz	
		310	109		Arrecife Blanquillo, Veracruz	
		326	2		Laguna de Alvarado, Veracruz	
		488	2		Sontecomapan, Veracruz	
		662	29		Laguna de Términos, Campeche	
		673	5		Río Hondo, Tabasco	
		842	2		Agua Brava, Nayarit	
		876	1		Agua Brava, Nayarit	
		984	3		Laguna La Machona, Tabasco	
		991	1		Laguna del Carmen, Tabasco	
		1107	15		Laguna de Tamiahua, Veracruz	
		2026	6		Plataforma de Veracruz	
		2119	239		Bahía de Chamela, Jalisco	
		2430	80		Bahía de Chamela, Jalisco	
		2682	2		Laguna de Tamiahua, Veracruz	
		2750	2		Laguna de Tamiahua, Veracruz	
		2753	2		Laguna de Tamiahua, Veracruz	
		2876	6		Laguna de Paila, Quintana Roo	
		3107	15		Río Lagartos, Yucatán	
		3159	1		Celestún, Yucatán	
		3884	1		Sontecomapan, Veracruz	
		3905	10		Sontecomapan, Veracruz	
		3913	2		Sontecomapan, Veracruz	
		3918	16		Sontecomapan, Veracruz	
		3931	1		Sontecomapan, Veracruz	
		3961	7		Sontecomapan, Veracruz	
		4040	1		Sontecomapan, Veracruz	
		4102	13		Sontecomapan, Veracruz	
		4108	9		Sontecomapan, Veracruz	
		4144	2		La Barra, Los Tuxtlas, Veracruz	
		4146	1		Monte Pío, Los Tuxtlas, Veracruz	
		4161	1		Monte Pío, Los Tuxtlas, Veracruz	
		4166	3		Monte Pío, Los Tuxtlas, Veracruz	

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		4171	30		Monte Pío, Los Tuxtlas, Veracruz	
		4549	1		Sontecomapan, Veracruz	
		4558	1		Sontecomapan, Veracruz	
		4564	1		Sontecomapan, Veracruz	
		4581	1		Monte Pío, Los Tuxtlas, Veracruz	
		4810	2		Tuxpan-Tampamachoco, Veracruz	
		4872	9		Tuxpan-Tampamachoco, Veracruz	
		4892	5		Tuxpan-Tampamachoco, Veracruz	
		4916	9		Sontecomapan, Veracruz	
		4962	1		Sontecomapan, Veracruz	
		4967	8		Sontecomapan, Veracruz	
		4983	1		Sontecomapan, Veracruz	
		5012	1		Sontecomapan, Veracruz	
		5229	1		Sontecomapan, Veracruz	
		5252	13		Sontecomapan, Veracruz	
		5273	2		Sontecomapan, Veracruz	
		5416	1		Sontecomapan, Veracruz	
		5530	1		Sontecomapan, Veracruz	
		5556	1		Sontecomapan, Veracruz	
		5577	17		Sontecomapan, Veracruz	
		5886	1		Golfo de México	
		5981	3		Golfo de México	
		6005	5		Golfo de México	
		6563	1		Golfo de México	
	<i>Ulaema lefroyi</i>	2820	2		Sontecomapan, Veracruz	
		2857	1		Isla Cozumel, Quintana Roo	
		3025	8		Puerto Morelos, Quintana Roo	
		3050	11		Puerto Morelos, Quintana Roo	
		3119	1		Río Lagartos, Yucatán	
		4154	9		Monte Pío, Los Tuxtlas, Veracruz	
ECOSUR	<i>E. argenteus</i>	634	4		Cenote Tan-Kah, Quintana Roo	
		1296	1		Canal de la Laguna Xcalak	
		1353	1		Cayo Cedro, Sian Ka'an	
		1408	1		Cayo Cedro, Sian Ka'an	
		1818	1	64.9	Canal de la Laguna Xcalak	
		2036	2	35.8-43.1	Laguna Uach, Quintana Roo	
		2156	220	21.3-55.3	Laguna Campechén	
		2202	2	56.7-60.5	Laguna El dormidero, Quintana Roo	
		2271	127	56.8-80.2	Punta Herrero, Quintana Roo	*
		2466	33	20-85	Río Huach, Quintana Roo	*
		2470	1	60	Costa de Cocos, Xcalak	
		2656	3	69.1-71.1	Punta Herrero, Quintana Roo	*
		3031	3	48.6-66.3	Laguna Cementerio, Xcalak	
		3063	1	40.3	Laguna Cementerio, Xcalak	
	<i>E. gula</i>	1401	1		Laguna El dormidero, Quintana Roo	
		1710	2		Laguna manglar, Ramonal	
		2155	18	38-56.4	Laguna Campechén	
		2212	1	83.1	Costa de Cancún	
		2270	51	62.7-92.3	Punta Herrero, Quintana Roo	
		2521	5	29.2-87.7	Punta Herrero, Quintana Roo	
		2776	4	42.6-61.2	El Vigía chico, Quintana Roo	
		3013	26	39.4-70.1	Canal Boca de Paila	
		3035	1	48.1	Laguna La Aguada	
		3083	3	40-76.8	Canal de la Laguna Xcalak	
	<i>E. jonesii</i>	1968	8	16.1-20.1	Río Bermejo, Mahahual	
		2269	8	43.6-114	Punta Herrero, Quintana Roo	
		2278	3	50.9-52.4	Punta Herrero, Quintana Roo	
		2285	47	26.9-55.6	Laguna de Chakmochuk	
		2409	4	29.5-51.8	Ubero, Quintana Roo	
		2522	2	81.9-100	Punta Herrero, Quintana Roo	

Colección	Especie	No. de Cat.	No. Ejemp.	Talla	Localidad	Fase 1=*
		2530	1	57.2	Ubero, Quintana Roo	
		2564	4	45.5-65.5	Río Indio, Quintana Roo	
		2580	3	126-149	Ubero, Quintana Roo	
		2614	1	123.3	Xahuaxol, Quintana Roo	
		2663	7	17.6-30.6	Río Indio, Quintana Roo	
		2666	3	18.3-23.7	Mahahual, Quintana Roo	
		2671	5	21.8-38.6	Xahuaxol, Quintana Roo	
		2946	11	22.8-48.6	Laguna Campechén	
		3081	4	85.1-34.4	Río Huach, Quintana Roo	
		3082	3	74.3-81	Canal de la Laguna Xcalak	
	<i>E. melanopterus</i>	1412	1	98.1	Canales de Chunyaxché	
UANL - CI	<i>E. argenteus</i>	12668	5		Golfo de México	*
		10991	6		Mocambo, Veracruz	
		7770	5		Enramada, Tamaulipas	
		11328	1		Plataforma de Campeche	*
		11638	1		Plataforma de Campeche	*
	<i>E. gula</i>	10414	1		Laguna Madre, Tamaulipas	
		11639	1		Plataforma de Campeche	
	<i>E. melanopterus</i>	11034	5		Tecolutla, Veracruz	
		10413	10		Laguna Madre, Tamaulipas	
		10508	6		Laguna Madre, Tamaulipas	
	<i>Ulaema lefroyi</i>	7491	3		Soto La Marina, Tamaulipas	
		7948	5		Barra de San Juan, Tamaulipas	
ITESM	<i>E. dowii</i>	8228	1	90	Golfo de California	
Guaymas		8227	2	112-125	Golfo de California	
		8114	2	110-115	Golfo de California	
		8250	2	131-140	Golfo de California	
		7822	3	99-110	Golfo de California	
		8254	2	132-134	Golfo de California	
		8238	1	119	Golfo de California	
		8612	1	104	Golfo de California	
		8247	1	104	Golfo de California	
		801	4	117-140	Golfo de California	
		832	1	139	Golfo de California	
		7933	4	109-134	Golfo de California	
		8912	3	>50	Golfo de California	
		8232	3	>50	Golfo de California	
ENCB-CP	<i>E. argenteus</i>	6762K	6		Laguna Verde, Veracruz	
		5149L	6		Laguna Verde, Veracruz	
		4231	5		Laguna Oriental, Oaxaca	
		4228	4		Laguna Oriental, Oaxaca	
		4238	4		Laguna Oriental, Oaxaca	
		7849	2		Laguna Oriental, Oaxaca	
	<i>E. gula</i>	4744M	6		Isla Lobos, Veracruz	*
		6762-5	2		Laguna Verde, Veracruz	
	<i>E. melanopterus</i>	5801H	6		Coatzacoalcos, Veracruz	
		5969A	4		Villa Rica, Veracruz	
		7848	5		Laguna de Chacahua, Oaxaca	
CAS	<i>Ulaema lefroyi</i>	85838	9		Monroe County, Florida	
	<i>E. gula</i>	87648	57		Monroe County, Florida	
USNM	" <i>Diapterus dowii</i> "	30985	1		Panamá	
Radiografías	" <i>Diapterus dowii</i> "	200846	2		Panamá	
Radiografías	<i>E. argenteus</i>	8159	1	39	Beesly Point, New Jersey	
Radiografías	<i>E. argenteus</i>	201674	12		Beesly Point, New Jersey	

P A U P *

Version 4.0b4a for 32-bit Microsoft Windows

Branch-and-bound search settings:

Optimality criterion = maximum parsimony

Character-status summary:

2 characters are excluded

Of the remaining 31 included characters:

All characters are of type 'unord'

All characters have equal weight

All characters are parsimony-informative

Initial upper bound: unknown (compute via stepwise)

Addition sequence: furthest

Initial 'MaxTrees' setting = 100

Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero

'MulTrees' option in effect

Topological constraints not enforced

Trees are unrooted

Branch-and-bound search completed:

Score of best tree found = 59

Number of trees retained = 4

Time used = 0.06 sec

Tree description:

Unrooted tree(s) rooted using outgroup method

Optimality criterion = maximum parsimony

Character-status summary:

2 characters are excluded

Of the remaining 31 included characters:

All characters are of type 'unord'

All characters have equal weight

All characters are parsimony-informative

Character-state optimization: Accelerated transformation (ACCTRAN)

Trees lengths = 59

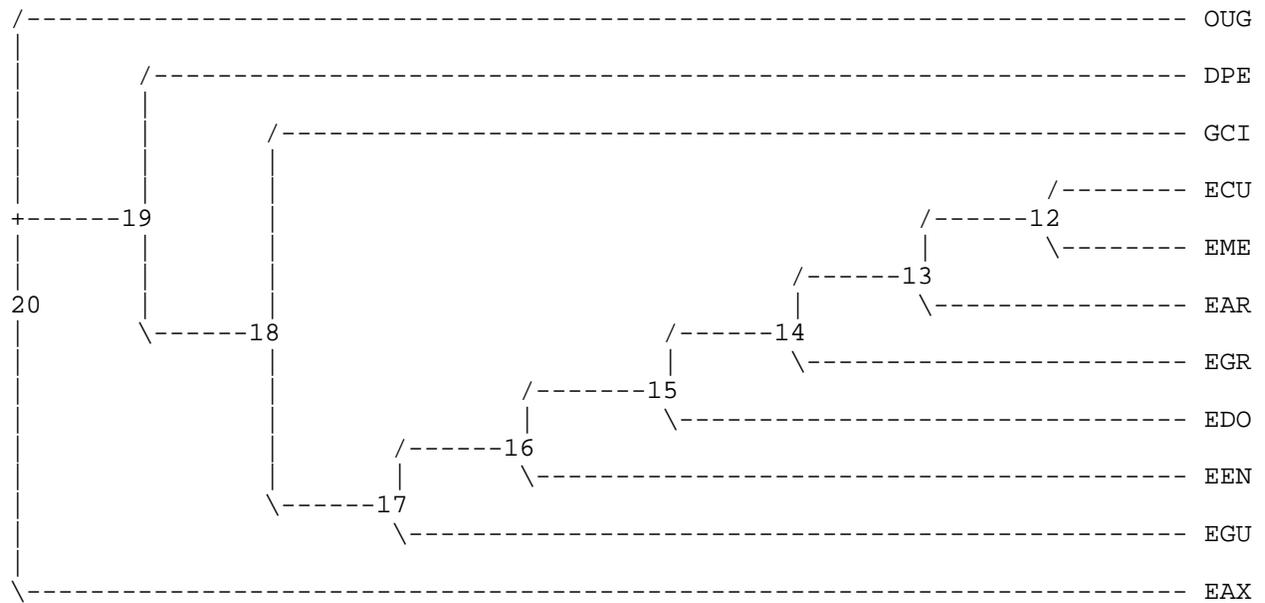
Consistency index (CI) = 0.6610

Homoplasy index (HI) = 0.3390

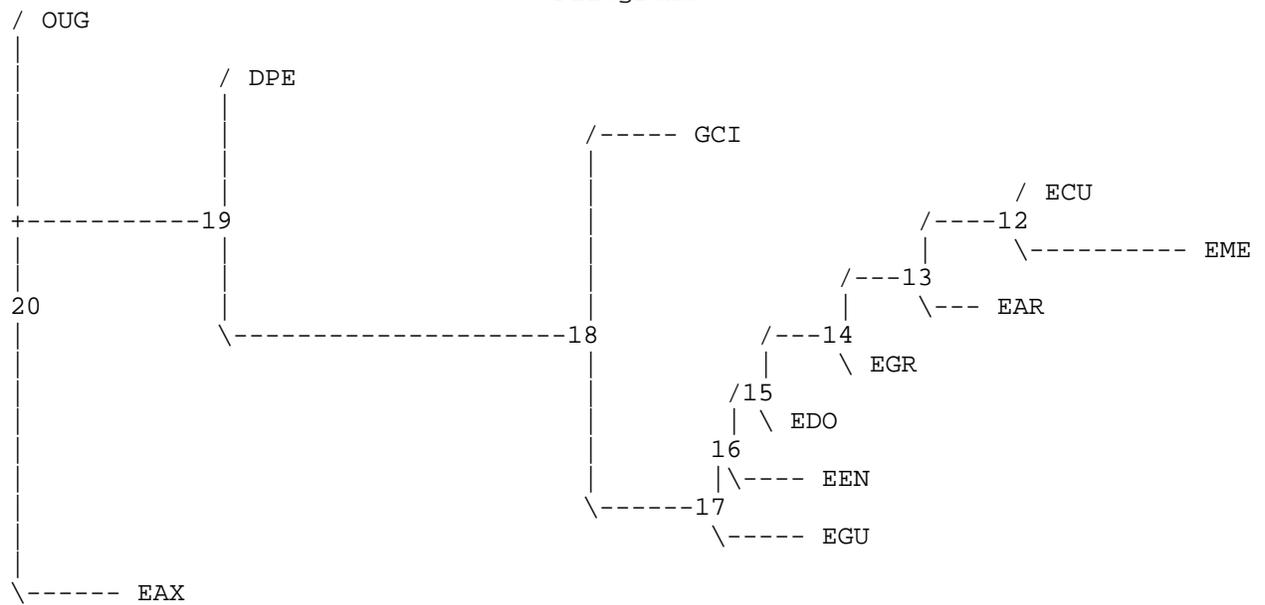
Retention index (RI) = 0.7101

Rescaled consistency index (RC) = 0.4694

Tree number 1 (rooted using user-specified outgroup)
 f value = 108
 f-ratio = 0.1993



Filograma :



Character change lists:

Character	CI	Steps	Changes
1	0.667	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_15 1 --> 2 node_14
		1	node_13 2 --> 1 node_12
2	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_19 1 --> 2 node_18
		1	node_12 2 ==> 1 EME
		1	node_16 2 ==> 1 EEN
3	0.667	1	node_14 0 --> 1 node_13
		1	node_12 1 --> 0 EME
		1	node_16 0 ==> 2 EEN
4	0.667	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_18 1 --> 2 node_17
		1	node_12 2 ==> 0 EME
5	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_20 0 --> 1 EAX
6	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
7	0.667	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
		1	node_14 1 ==> 2 node_13
8	0.500	1	node_16 0 ==> 1 node_15
		1	node_20 0 ==> 1 EAX
9	1.000	1	node_20 0 --> 1 node_19
10	1.000	1	node_18 0 ==> 2 node_17
		1	node_13 2 ==> 1 node_12
11	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_20 0 --> 1 EAX
12	0.667	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_13 1 ==> 2 EAR
		1	node_17 1 ==> 2 EGU
13	0.250	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
		1	node_14 1 --> 0 node_13
		1	node_12 0 --> 1 EME
14	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_14
15	0.500	1	node_17 0 ==> 2 node_16
		1	node_15 2 --> 1 node_14
		1	node_12 1 --> 2 EME
		1	node_13 1 ==> 0 EAR
16	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19
17	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
18	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
19	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
20	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
21	0.500	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_12 1 ==> 0 EME
22	0.500	1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_20 0 ==> 1 EAX
23	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
24	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
25	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_17 1 --> 0 EGU
26	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_17 1 --> 0 EGU
27	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_12
29	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
30	1.000	1	node_13 0 ==> 1 node_12
32	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
33	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
node_20 --> node_19	2	1	0.500	0 --> 1
	7	1	0.667	0 --> 1
	9	1	1.000	0 --> 1
	13	1	0.250	0 --> 1
	16	1	1.000	0 ==> 1
	18	1	0.500	0 --> 1
	25	1	0.500	0 --> 1
	33	1	1.000	0 ==> 1
node_19 --> node_18	1	1	0.667	0 ==> 1
	2	1	0.500	1 --> 2
	4	1	0.667	0 --> 1
	5	1	0.500	0 --> 1
	6	1	1.000	0 ==> 1
	11	1	0.500	0 --> 1
	12	1	0.667	0 ==> 1
	17	1	1.000	0 ==> 1
	20	1	1.000	0 ==> 1
	21	1	0.500	0 ==> 1
	23	1	1.000	0 ==> 1
	26	1	0.500	0 --> 1
	29	1	1.000	0 ==> 1
	32	1	1.000	0 ==> 1
node_18 --> GCI	7	1	0.667	1 --> 0
	13	1	0.250	1 --> 0
	18	1	0.500	1 --> 0
node_18 --> node_17	4	1	0.667	1 --> 2
	10	1	1.000	0 ==> 2
	19	1	1.000	0 ==> 1
	22	1	0.500	0 ==> 1
	24	1	1.000	0 ==> 1
node_17 --> node_16	15	1	0.500	0 ==> 2
node_16 --> node_15	8	1	0.500	0 ==> 1
node_15 --> node_14	1	1	0.667	1 --> 2
	14	1	1.000	0 ==> 1
	15	1	0.500	2 --> 1
node_14 --> node_13	3	1	0.667	0 --> 1
	7	1	0.667	1 ==> 2
	13	1	0.250	1 --> 0
node_13 --> node_12	1	1	0.667	2 --> 1
	10	1	1.000	2 ==> 1
	27	1	1.000	0 ==> 1
	30	1	1.000	0 ==> 1
node_12 --> EME	2	1	0.500	2 ==> 1
	3	1	0.667	1 --> 0
	4	1	0.667	2 ==> 0
	13	1	0.250	0 --> 1
	15	1	0.500	1 --> 2
	21	1	0.500	1 ==> 0
node_13 --> EAR	12	1	0.667	1 ==> 2
	15	1	0.500	1 ==> 0
node_16 --> EEN	2	1	0.500	2 ==> 1
	3	1	0.667	0 ==> 2
node_17 --> EGU	12	1	0.667	1 ==> 2
	25	1	0.500	1 --> 0
	26	1	0.500	1 --> 0
node_20 --> EAX	5	1	0.500	0 --> 1
	8	1	0.500	0 ==> 1
	11	1	0.500	0 --> 1
	22	1	0.500	0 ==> 1

Tree number 1

Branch lengths and linkages for tree #1 (unrooted)

Node	Connected to node	Assigned branch length	Minimum possible length	Maximum possible length
OUG (1)*	20	0	0	3
19	20	8	2	8
DPE (2)	19	0	0	6
18	19	14	9	16
GCI (4)	18	3	0	6
17	18	5	4	9
16	17	1	1	4
15	16	1	1	2
14	15	3	1	3
13	14	3	1	3
12	13	4	3	4
ECU (5)	12	0	0	3
EME (10)	12	6	3	6
EAR (9)	13	2	2	5
EGR (7)	14	0	0	2
EDO (6)	15	0	0	0
EEN (8)	16	2	2	2
EGU (11)	17	3	1	3
EAX (3)	20	4	2	4

Sum 59

Pairwise homoplasy matrix

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 OUG	-										
2 DPE	0	-									
3 EAX	0	0	-								
4 GCI	4	0	8	-							
5 ECU	2	0	10	2	-						
6 EDO	0	0	8	0	0	-					
7 EGR	0	0	8	0	0	0	-				
8 EEN	0	0	6	0	0	0	0	-			
9 EAR	2	0	10	2	0	0	0	0	-		
10 EME	4	4	12	2	0	2	2	2	0	-	
11 EGU	4	2	10	0	0	0	0	0	0	2	-

Possible character-state assignments to internal nodes:

1111111111222222222333

Taxon/Node 1234567890123456789012345679023

```

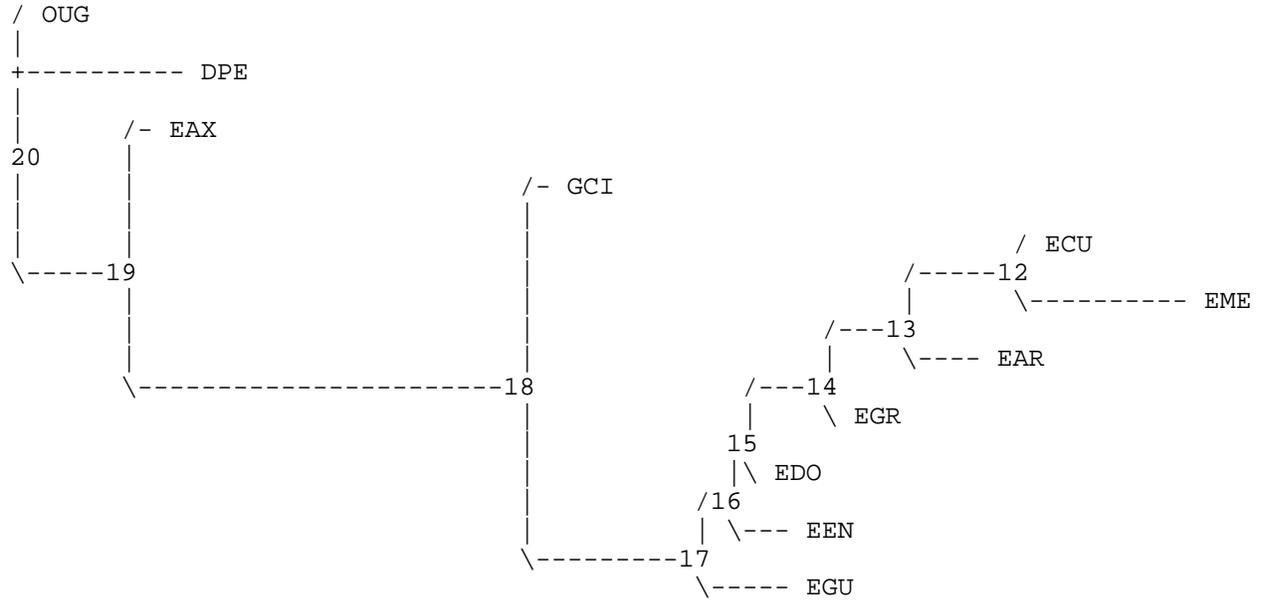
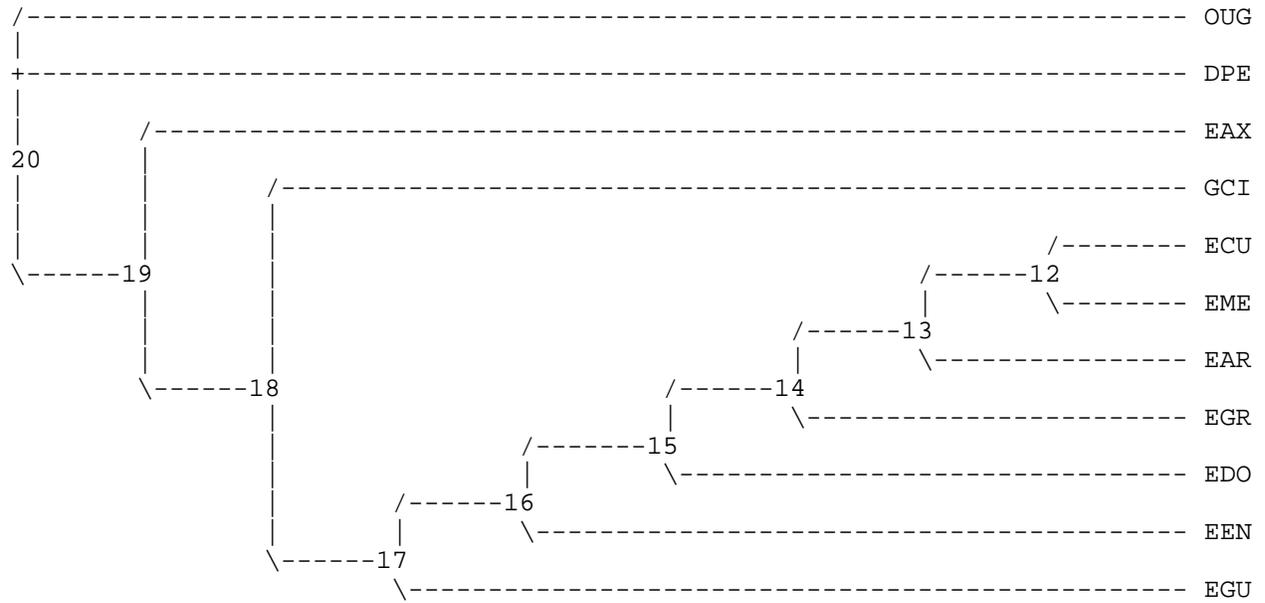
-----
12      12021121111101111111111111111111
      1          1 2
13      120211211211011111111111111101011
      2 1          1 2
14      120211111211111111111111111101011
      2          2
15      120211111211102111111111111101011
16      120211100211102111111111111101011
      1
17      12021110021110011111111110001011
      1          11
18      120011000011000110011010100001011
      1 1 1 1 1 11
      2
19      00000000000000100000000000001
      1 1 1 1 1 1 1 1
      2
20      00000000000000000000000000000000
      1 1 1

```

Character diagnostics:

Character	Range	Min steps	Tree steps	Max steps	CI	RI	RC	HI	G-fit
1	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
2	2	2	4	5	0.500	0.333	0.167	0.500	0.600
3	2	2	3	3	0.667	0.000	0.000	0.333	0.750
4	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
5	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
6	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
7	2	2	3	6	0.667	0.750	0.500	0.333	0.750
8	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
9	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
10	2	2	2	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
11	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
12	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
13	1	1	4	5	0.250	0.250	0.063	0.750	0.500
14	1	1	1	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
15	2	2	4	5	0.500	0.333	0.167	0.500	0.600
16	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
17	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
18	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
19	1	1	1	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
20	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
21	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
22	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
23	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
24	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
25	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
26	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
27	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
29	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
30	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
32	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
33	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000

Tree number 2
 f value = 118
 f-ratio = 0.2153



Character change lists:

Character	CI	Steps	Changes
1	0.667	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_15 1 --> 2 node_14
		1	node_13 2 --> 1 node_12
2	0.500	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_19 0 ==> 2 node_18
		1	node_12 2 ==> 1 EME
3	0.667	1	node_16 2 ==> 1 EEN
		1	node_14 0 --> 1 node_13
		1	node_12 1 --> 0 EME
4	0.667	1	node_16 0 ==> 2 EEN
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_18 1 --> 2 node_17
5	1.000	1	node_12 2 ==> 0 EME
		1	node_20 0 ==> 1 node_19
		1	node_19 0 ==> 1 node_18
6	1.000	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_14 1 ==> 2 node_13
7	0.667	1	node_19 0 ==> 1 EAX
		1	node_16 0 ==> 1 node_15
		1	node_19 0 --> 1 node_18
8	0.500	1	node_18 0 ==> 2 node_17
		1	node_13 2 ==> 1 node_12
		1	node_20 0 ==> 1 node_19
9	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_13 1 ==> 2 EAR
		1	node_17 1 ==> 2 EGU
10	1.000	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
11	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_15 0 ==> 1 node_14
		1	node_17 0 ==> 2 node_16
12	0.667	1	node_15 2 --> 1 node_14
		1	node_12 1 --> 2 EME
		1	node_13 1 ==> 0 EAR
13	0.250	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
14	1.000	1	node_14 1 --> 0 node_13
		1	node_12 0 --> 1 EME
		1	node_15 0 ==> 1 node_14
15	0.500	1	node_17 0 ==> 2 node_16
		1	node_12 1 --> 2 EME
		1	node_13 1 ==> 0 EAR
16	0.500	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 ==> 1 node_18
17	1.000	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
18	0.500	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_19 0 ==> 1 node_18
19	1.000	1	node_12 1 ==> 0 EME
		1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
20	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_20 0 --> 1 node_19
21	0.500	1	node_17 1 --> 0 EGU
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_17 1 --> 0 EGU
22	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_17 1 --> 0 EGU
		1	node_13 0 ==> 1 node_12
23	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_13 0 ==> 1 node_12
24	1.000	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_20 0 --> 1 DPE
25	0.500	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 --> 1 node_18
26	0.500	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 --> 1 node_18
27	1.000	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 --> 1 node_18
29	1.000	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 --> 1 node_18
30	1.000	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 --> 1 node_18
32	1.000	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 --> 1 node_18
33	0.500	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_19 0 --> 1 node_18

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change	
node_20 --> DPE	2	1	0.500	0 ==> 1	
	7	1	0.667	0 ==> 1	
	13	1	0.250	0 ==> 1	
	16	1	0.500	0 --> 1	
	18	1	0.500	0 ==> 1	
	33	1	0.500	0 --> 1	
node_20 --> node_19	5	1	1.000	0 ==> 1	
	11	1	1.000	0 ==> 1	
	22	1	0.500	0 --> 1	
	25	1	0.500	0 --> 1	
node_19 --> EAX	8	1	0.500	0 ==> 1	
node_19 --> node_18	1	1	0.667	0 ==> 1	
	2	1	0.500	0 ==> 2	
	4	1	0.667	0 --> 1	
	6	1	1.000	0 ==> 1	
	9	1	1.000	0 --> 1	
	12	1	0.667	0 ==> 1	
	16	1	0.500	0 --> 1	
	17	1	1.000	0 ==> 1	
	20	1	1.000	0 ==> 1	
	21	1	0.500	0 ==> 1	
	23	1	1.000	0 ==> 1	
	26	1	0.500	0 --> 1	
	29	1	1.000	0 ==> 1	
	32	1	1.000	0 ==> 1	
	33	1	0.500	0 --> 1	
	node_18 --> GCI	22	1	0.500	1 --> 0
	node_18 --> node_17	4	1	0.667	1 --> 2
7		1	0.667	0 ==> 1	
10		1	1.000	0 ==> 2	
13		1	0.250	0 ==> 1	
18		1	0.500	0 ==> 1	
19		1	1.000	0 ==> 1	
24		1	1.000	0 ==> 1	
15		1	0.500	0 ==> 2	
node_17 --> node_16	15	1	0.500	0 ==> 2	
node_16 --> node_15	8	1	0.500	0 ==> 1	
node_15 --> node_14	1	1	0.667	1 --> 2	
	14	1	1.000	0 ==> 1	
node_14 --> node_13	15	1	0.500	2 --> 1	
	3	1	0.667	0 --> 1	
node_13 --> node_12	7	1	0.667	1 ==> 2	
	13	1	0.250	1 --> 0	
	1	1	0.667	2 --> 1	
node_12 --> EME	10	1	1.000	2 ==> 1	
	27	1	1.000	0 ==> 1	
	30	1	1.000	0 ==> 1	
	2	1	0.500	2 ==> 1	
	3	1	0.667	1 --> 0	
	4	1	0.667	2 ==> 0	
node_13 --> EAR	13	1	0.250	0 --> 1	
	15	1	0.500	1 --> 2	
	21	1	0.500	1 ==> 0	
	12	1	0.667	1 ==> 2	
node_16 --> EEN	15	1	0.500	1 ==> 0	
	2	1	0.500	2 ==> 1	
node_17 --> EGU	3	1	0.667	0 ==> 2	
	12	1	0.667	1 ==> 2	
	25	1	0.500	1 --> 0	
	26	1	0.500	1 --> 0	

Tree number 2

Branch lengths and linkages for tree #2 (unrooted)

Node	Connected to node	Assigned branch length	Minimum possible length	Maximum possible length
--- ---				
OUG (1)*	20	0	0	3
DPE (2)	20	6	4	6
19	20	4	2	4
EAX (3)	19	1	1	4
18	19	15	10	16
GCI (4)	18	1	0	4
17	18	7	6	9
16	17	1	1	4
15	16	1	1	2
14	15	3	1	3
13	14	3	1	3
12	13	4	3	4
ECU (5)	12	0	0	3
EME (10)	12	6	3	6
EAR (9)	13	2	2	5
EGR (7)	14	0	0	2
EDO (6)	15	0	0	0
EEN (8)	16	2	2	2
EGU (11)	17	3	1	3
--- ---				
Sum		59		

Pairwise homoplasy matrix

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 OUG	-										
2 DPE	0	-									
3 EAX	0	0	-								
4 GCI	2	6	0	-							
5 ECU	2	8	4	2	-						
6 EDO	0	8	2	0	0	-					
7 EGR	0	8	2	0	0	0	-				
8 EEN	0	8	0	0	0	0	0	-			
9 EAR	2	8	4	2	0	0	0	0	-		
10 EME	4	12	6	2	0	2	2	2	0	-	
11 EGU	4	12	2	0	0	0	0	0	0	2	-

Tree number 2

Possible character-state assignments to internal nodes:

11111111112222222222333

Taxon/Node 1234567890123456789012345679023

```

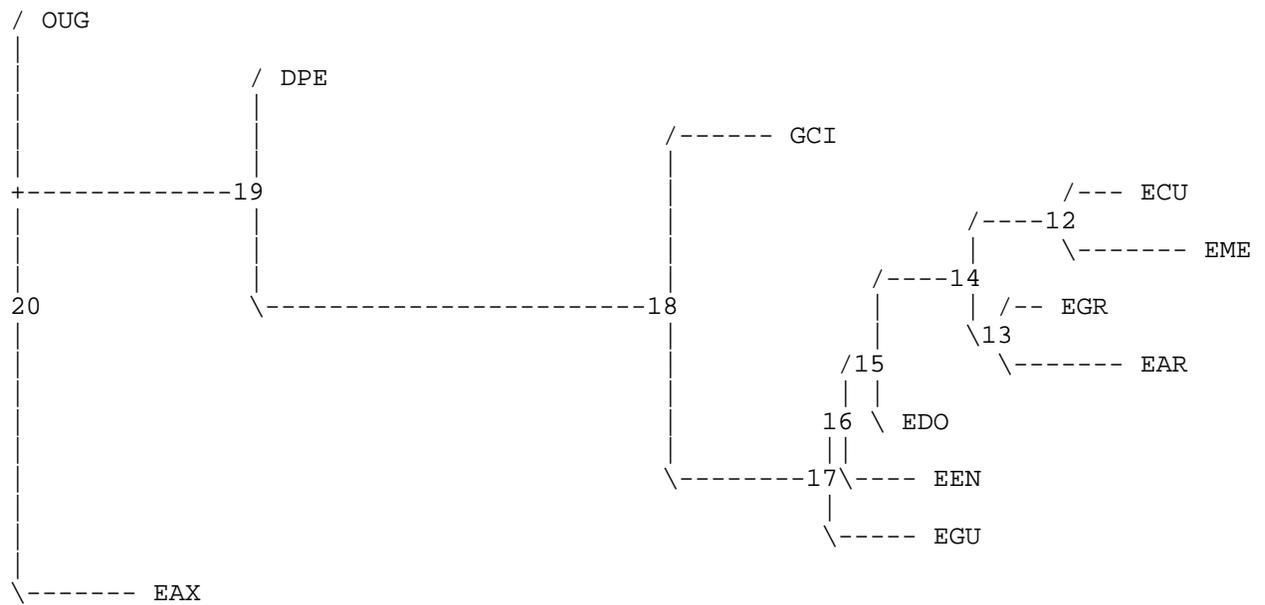
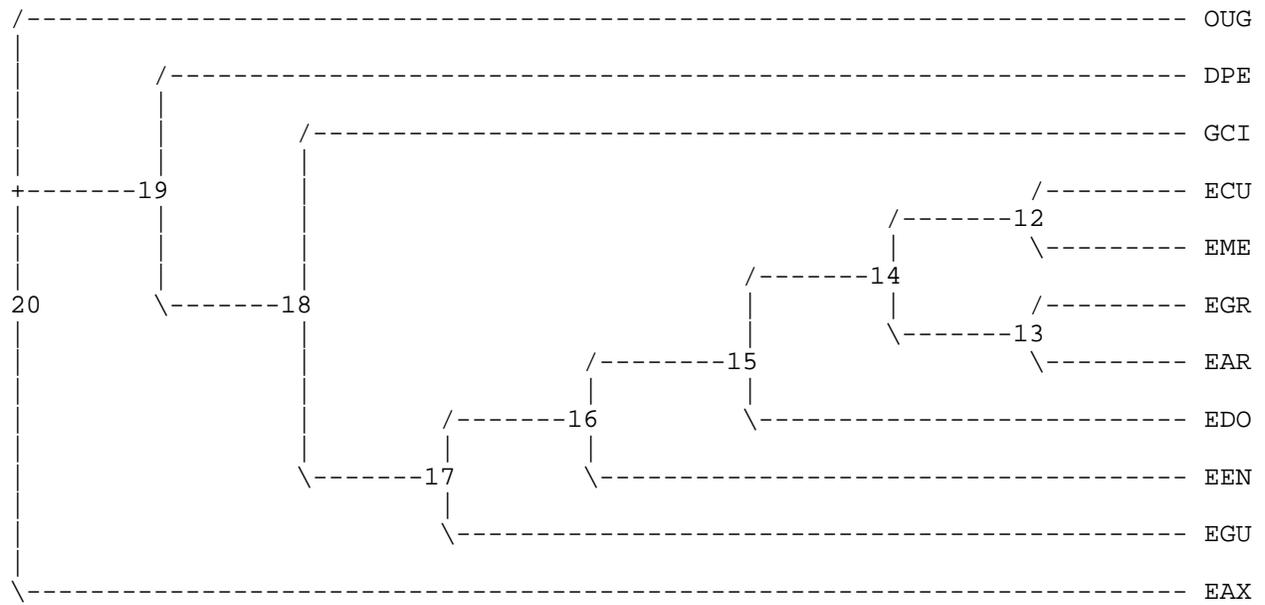
-----
12      1202112111110111111111111111111111
        1          1 2
13      120211211211011111111111111101011
        2 1          1 2
14      120211111211111111111111111101011
        2          2
15      12021111121110211111111111101011
16      12021110021110211111111111101011
        1
17      1202111002111001111111110001011
        1          11
18      1200110000110001100110100001011
        1 1          1 11
        2
19      00001000001000000000000000000000
        1          1 1 1 1
20      00000000000000000000000000000000
        1          1 1 1

```

Character diagnostics:

Character	Range	Min steps	Tree steps	Max steps	CI	RI	RC	HI	G-fit
1	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
2	2	2	4	5	0.500	0.333	0.167	0.500	0.600
3	2	2	3	3	0.667	0.000	0.000	0.333	0.750
4	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
5	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
6	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
7	2	2	3	6	0.667	0.750	0.500	0.333	0.750
8	1	1	2	5	0.500	0.750	0.375	0.500	0.750
9	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
10	2	2	2	6	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
11	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
12	2	2	3	5	0.667	0.667	0.444	0.333	0.750
13	1	1	4	5	0.250	0.250	0.063	0.750	0.500
14	1	1	1	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
15	2	2	4	5	0.500	0.333	0.167	0.500	0.600
16	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
17	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
18	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
19	1	1	1	4	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
20	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
21	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
22	1	1	2	3	0.500	0.500	0.250	0.500	0.750
23	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
24	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
25	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750
26	1	1	2	4	0.500	0.667	0.333	0.500	0.750
27	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
29	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
30	1	1	1	2	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
32	1	1	1	3	1.000	1.000	1.000	0.000	1.000
33	1	1	2	2	0.500	0.000	0.000	0.500	0.750

Tree number 3
 f value = 94
 f-ratio = 0.1734



Character change lists:

Character	CI	Steps	Changes
1	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_14 1 ==> 2 node_13
2	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_19 1 --> 2 node_18
		1	node_12 2 ==> 1 EME
		1	node_16 2 ==> 1 EEN
3	0.667	1	node_12 0 ==> 1 ECU
		1	node_13 0 ==> 1 EAR
		1	node_16 0 ==> 2 EEN
4	0.667	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_18 1 --> 2 node_17
		1	node_12 2 ==> 0 EME
5	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_20 0 --> 1 EAX
6	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
7	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
		1	node_15 1 --> 2 node_14
		1	node_13 2 --> 1 EGR
8	0.500	1	node_16 0 ==> 1 node_15
		1	node_20 0 ==> 1 EAX
9	1.000	1	node_20 0 --> 1 node_19
10	1.000	1	node_18 0 ==> 2 node_17
		1	node_14 2 ==> 1 node_12
11	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_20 0 --> 1 EAX
12	0.667	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_13 1 ==> 2 EAR
		1	node_17 1 ==> 2 EGU
13	0.250	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
		1	node_12 1 ==> 0 ECU
		1	node_13 1 ==> 0 EAR
14	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_14
15	0.500	1	node_17 0 ==> 2 node_16
		1	node_15 2 --> 1 node_14
		1	node_12 1 --> 2 EME
		1	node_13 1 --> 0 EAR
16	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19
17	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
18	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
19	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
20	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
21	0.500	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_12 1 ==> 0 EME
22	0.500	1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_20 0 ==> 1 EAX
23	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
24	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
25	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_17 1 --> 0 EGU
26	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_17 1 --> 0 EGU
27	1.000	1	node_14 0 ==> 1 node_12
29	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
30	1.000	1	node_14 0 ==> 1 node_12
32	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
33	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change
node_20 --> node_19	2	1	0.500	0 --> 1
	7	1	0.500	0 --> 1
	9	1	1.000	0 --> 1
	13	1	0.250	0 --> 1
	16	1	1.000	0 ==> 1
	18	1	0.500	0 --> 1
	25	1	0.500	0 --> 1
	33	1	1.000	0 ==> 1
	node_19 --> node_18	1	1	1.000
2		1	0.500	1 --> 2
4		1	0.667	0 --> 1
5		1	0.500	0 --> 1
6		1	1.000	0 ==> 1
11		1	0.500	0 --> 1
12		1	0.667	0 ==> 1
17		1	1.000	0 ==> 1
20		1	1.000	0 ==> 1
21		1	0.500	0 ==> 1
23		1	1.000	0 ==> 1
26		1	0.500	0 --> 1
29		1	1.000	0 ==> 1
32		1	1.000	0 ==> 1
node_18 --> GCI	7	1	0.500	1 --> 0
	13	1	0.250	1 --> 0
	18	1	0.500	1 --> 0
node_18 --> node_17	4	1	0.667	1 --> 2
	10	1	1.000	0 ==> 2
	19	1	1.000	0 ==> 1
	22	1	0.500	0 ==> 1
	24	1	1.000	0 ==> 1
node_17 --> node_16	15	1	0.500	0 ==> 2
node_16 --> node_15	8	1	0.500	0 ==> 1
node_15 --> node_14	7	1	0.500	1 --> 2
	14	1	1.000	0 ==> 1
	15	1	0.500	2 --> 1
node_14 --> node_12	10	1	1.000	2 ==> 1
	27	1	1.000	0 ==> 1
	30	1	1.000	0 ==> 1
node_12 --> ECU	3	1	0.667	0 ==> 1
	13	1	0.250	1 ==> 0
node_12 --> EME	2	1	0.500	2 ==> 1
	4	1	0.667	2 ==> 0
	15	1	0.500	1 --> 2
	21	1	0.500	1 ==> 0
node_14 --> node_13	1	1	1.000	1 ==> 2
node_13 --> EGR	7	1	0.500	2 --> 1
node_13 --> EAR	3	1	0.667	0 ==> 1
	12	1	0.667	1 ==> 2
	13	1	0.250	1 ==> 0
	15	1	0.500	1 --> 0
	node_16 --> EEN	2	1	0.500
node_17 --> EGU	3	1	0.667	0 ==> 2
	12	1	0.667	1 ==> 2
node_20 --> EAX	25	1	0.500	1 --> 0
	26	1	0.500	1 --> 0
	5	1	0.500	0 --> 1
	8	1	0.500	0 ==> 1
	11	1	0.500	0 --> 1
	22	1	0.500	0 ==> 1

Tree number 3

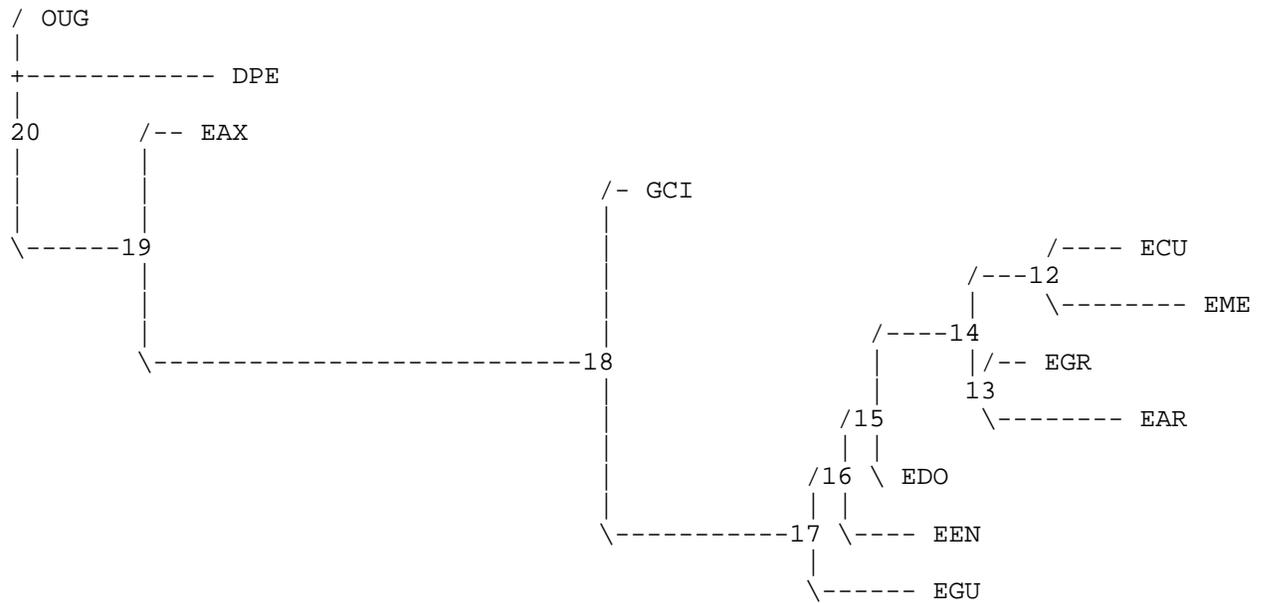
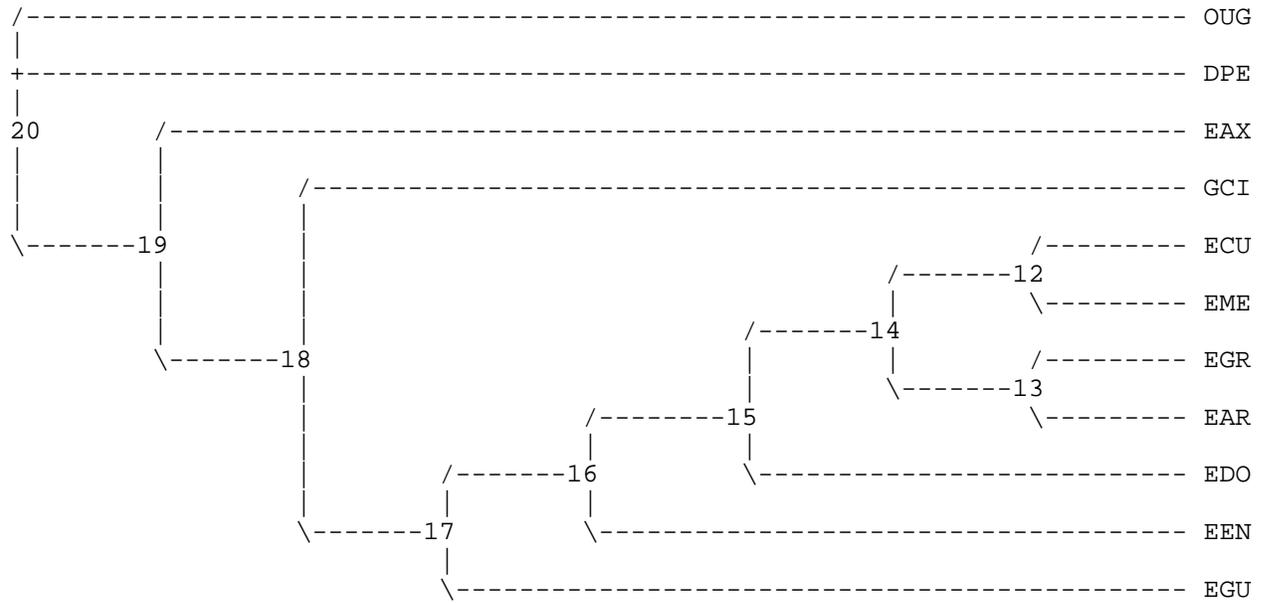
Branch lengths and linkages for tree #3 (unrooted)

Node	Connected to node	Assigned branch length	Minimum possible length	Maximum possible length
OUG (1)*	20	0	0	3
19	20	8	2	8
DPE (2)	19	0	0	6
18	19	14	9	16
GCI (4)	18	3	0	6
17	18	5	4	9
16	17	1	1	4
15	16	1	1	2
14	15	3	1	3
12	14	3	3	4
ECU (5)	12	2	2	3
EME (10)	12	4	3	4
13	14	1	1	2
EGR (7)	13	1	0	2
EAR (9)	13	4	3	5
EDO (6)	15	0	0	0
EEN (8)	16	2	2	2
EGU (11)	17	3	1	3
EAX (3)	20	4	2	4
Sum		59		

Pairwise homoplasy matrix

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 OUG	-										
2 DPE	0	-									
3 EAX	0	0	-								
4 GCI	4	0	8	-							
5 ECU	2	0	10	2	-						
6 EDO	0	0	8	0	0	-					
7 EGR	0	0	8	0	0	0	-				
8 EEN	0	0	6	0	0	0	0	-			
9 EAR	2	0	10	2	2	0	0	0	-		
10 EME	2	2	10	0	0	0	0	0	0	-	
11 EGU	4	2	10	0	0	0	0	0	0	0	-

Tree number 4
 f value = 104
 f-ratio = 0.1898



Character change lists:

Character	CI	Steps	Changes
1	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_14 1 ==> 2 node_13
2	0.500	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_19 0 ==> 2 node_18
		1	node_12 2 ==> 1 EME
		1	node_16 2 ==> 1 EEN
3	0.667	1	node_12 0 ==> 1 ECU
		1	node_13 0 ==> 1 EAR
		1	node_16 0 ==> 2 EEN
4	0.667	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_18 1 --> 2 node_17
		1	node_12 2 ==> 0 EME
5	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19
6	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
7	0.500	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_15 1 --> 2 node_14
		1	node_13 2 --> 1 EGR
8	0.500	1	node_19 0 ==> 1 EAX
		1	node_16 0 ==> 1 node_15
9	1.000	1	node_19 0 --> 1 node_18
10	1.000	1	node_18 0 ==> 2 node_17
		1	node_14 2 ==> 1 node_12
11	1.000	1	node_20 0 ==> 1 node_19
12	0.667	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_13 1 ==> 2 EAR
		1	node_17 1 ==> 2 EGU
13	0.250	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
		1	node_12 1 ==> 0 ECU
		1	node_13 1 ==> 0 EAR
14	1.000	1	node_15 0 ==> 1 node_14
15	0.500	1	node_17 0 ==> 2 node_16
		1	node_15 2 --> 1 node_14
		1	node_12 1 --> 2 EME
		1	node_13 1 --> 0 EAR
16	0.500	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18
17	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
18	0.500	1	node_20 0 ==> 1 DPE
		1	node_18 0 ==> 1 node_17
19	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
20	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
21	0.500	1	node_19 0 ==> 1 node_18
		1	node_12 1 ==> 0 EME
22	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_18 1 --> 0 GCI
23	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
24	1.000	1	node_18 0 ==> 1 node_17
25	0.500	1	node_20 0 --> 1 node_19
		1	node_17 1 --> 0 EGU
26	0.500	1	node_19 0 --> 1 node_18
		1	node_17 1 --> 0 EGU
27	1.000	1	node_14 0 ==> 1 node_12
29	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
30	1.000	1	node_14 0 ==> 1 node_12
32	1.000	1	node_19 0 ==> 1 node_18
33	0.500	1	node_20 0 --> 1 DPE
		1	node_19 0 --> 1 node_18

Apomorphy lists:

Branch	Character	Steps	CI	Change	
node_20 --> DPE	2	1	0.500	0 ==> 1	
	7	1	0.500	0 ==> 1	
	13	1	0.250	0 ==> 1	
	16	1	0.500	0 --> 1	
	18	1	0.500	0 ==> 1	
	33	1	0.500	0 --> 1	
node_20 --> node_19	5	1	1.000	0 ==> 1	
	11	1	1.000	0 ==> 1	
	22	1	0.500	0 --> 1	
	25	1	0.500	0 --> 1	
	8	1	0.500	0 ==> 1	
node_19 --> node_18	1	1	1.000	0 ==> 1	
	2	1	0.500	0 ==> 2	
	4	1	0.667	0 --> 1	
	6	1	1.000	0 ==> 1	
	9	1	1.000	0 --> 1	
	12	1	0.667	0 ==> 1	
	16	1	0.500	0 --> 1	
	17	1	1.000	0 ==> 1	
	20	1	1.000	0 ==> 1	
	21	1	0.500	0 ==> 1	
	23	1	1.000	0 ==> 1	
	26	1	0.500	0 --> 1	
	29	1	1.000	0 ==> 1	
	32	1	1.000	0 ==> 1	
	33	1	0.500	0 --> 1	
	node_18 --> GCI	22	1	0.500	1 --> 0
		4	1	0.667	1 --> 2
node_18 --> node_17	7	1	0.500	0 ==> 1	
	10	1	1.000	0 ==> 2	
	13	1	0.250	0 ==> 1	
	18	1	0.500	0 ==> 1	
	19	1	1.000	0 ==> 1	
	24	1	1.000	0 ==> 1	
	15	1	0.500	0 ==> 2	
	8	1	0.500	0 ==> 1	
	7	1	0.500	1 --> 2	
	14	1	1.000	0 ==> 1	
node_17 --> node_16	15	1	0.500	0 ==> 2	
	8	1	0.500	0 ==> 1	
	7	1	0.500	1 --> 2	
node_16 --> node_15	14	1	1.000	0 ==> 1	
	15	1	0.500	2 --> 1	
node_15 --> node_14	10	1	1.000	2 ==> 1	
	27	1	1.000	0 ==> 1	
	30	1	1.000	0 ==> 1	
node_14 --> node_12	3	1	0.667	0 ==> 1	
	13	1	0.250	1 ==> 0	
node_12 --> ECU	2	1	0.500	2 ==> 1	
	4	1	0.667	2 ==> 0	
	15	1	0.500	1 --> 2	
	21	1	0.500	1 ==> 0	
	1	1	1.000	1 ==> 2	
node_12 --> EME	7	1	0.500	2 --> 1	
	3	1	0.667	0 ==> 1	
node_14 --> node_13	12	1	0.667	1 ==> 2	
	13	1	0.250	1 ==> 0	
	15	1	0.500	1 --> 0	
	2	1	0.500	2 ==> 1	
	3	1	0.667	0 ==> 2	
	12	1	0.667	1 ==> 2	
node_13 --> EGR	13	1	0.250	1 ==> 0	
	15	1	0.500	1 --> 0	
	2	1	0.500	2 ==> 1	
node_13 --> EAR	3	1	0.667	0 ==> 1	
	12	1	0.667	1 ==> 2	
node_16 --> EEN	13	1	0.250	1 ==> 0	
	15	1	0.500	1 --> 0	
	2	1	0.500	2 ==> 1	
node_17 --> EGU	3	1	0.667	0 ==> 2	
	12	1	0.667	1 ==> 2	
	25	1	0.500	1 --> 0	
node_17 --> EGU	25	1	0.500	1 --> 0	
	26	1	0.500	1 --> 0	

Tree number 4

Branch lengths and linkages for tree #4 (unrooted)

Node	Connected to node	Assigned branch length	Minimum possible length	Maximum possible length
--- OUG (1) *	20	0	0	3
DPE (2)	20	6	4	6
19	20	4	2	4
EAX (3)	19	1	1	4
18	19	15	10	16
GCI (4)	18	1	0	4
17	18	7	6	9
16	17	1	1	4
15	16	1	1	2
14	15	3	1	3
12	14	3	3	4
ECU (5)	12	2	2	3
EME (10)	12	4	3	4
13	14	1	1	2
EGR (7)	13	1	0	2
EAR (9)	13	4	3	5
EDO (6)	15	0	0	0
EEN (8)	16	2	2	2
EGU (11)	17	3	1	3
Sum		59		

Pairwise homoplasy matrix

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1 OUG	-										
2 DPE	0	-									
3 EAX	0	0	-								
4 GCI	2	6	0	-							
5 ECU	2	8	4	2	-						
6 EDO	0	8	2	0	0	-					
7 EGR	0	8	2	0	0	0	-				
8 EEN	0	8	0	0	0	0	0	-			
9 EAR	2	8	4	2	2	0	0	0	-		
10 EME	2	10	4	0	0	0	0	0	0	-	
11 EGU	4	12	2	0	0	0	0	0	0	0	-

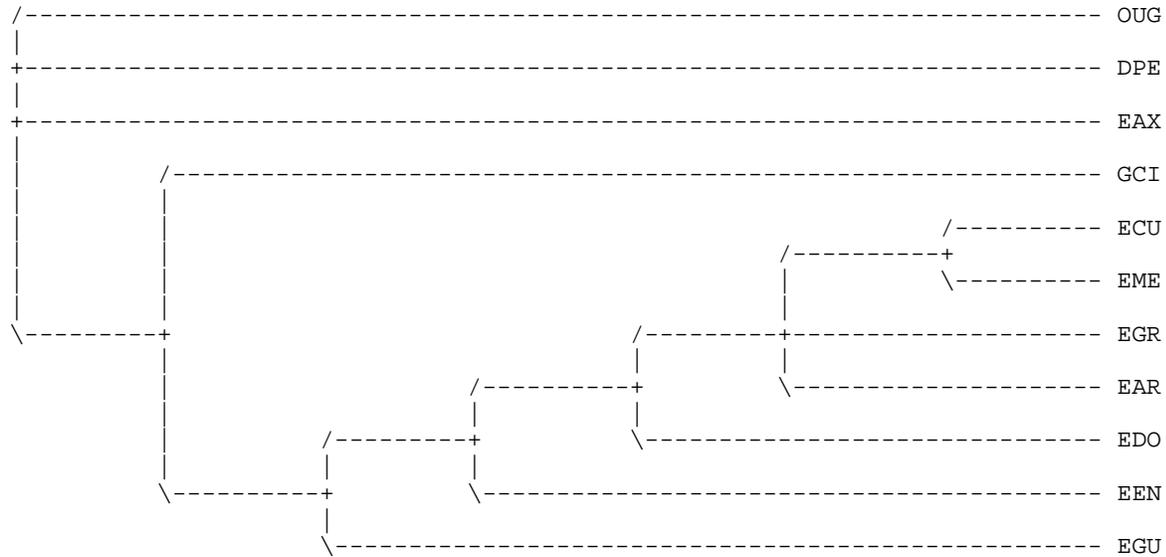
Current status of all characters:

Character	Type	Status	Weight	States
1	Unord	-	1	012
2	Unord	-	1	012
3	Unord	-	1	012
4	Unord	-	1	012
5	Unord	-	1	01
6	Unord	-	1	01
7	Unord	-	1	012
8	Unord	-	1	01
9	Unord	-	1	01
10	Unord	-	1	012
11	Unord	-	1	01
12	Unord	-	1	012
13	Unord	-	1	01
14	Unord	-	1	01
15	Unord	-	1	012
16	Unord	-	1	01
17	Unord	-	1	01
18	Unord	-	1	01
19	Unord	-	1	01
20	Unord	-	1	01
21	Unord	-	1	01
22	Unord	-	1	01
23	Unord	-	1	01
24	Unord	-	1	01
25	Unord	-	1	01
26	Unord	-	1	01
27	Unord	-	1	01
28	Unord	U X	(1)	01
29	Unord	-	1	01
30	Unord	-	1	01
31	Unord	U X	(1)	01
32	Unord	-	1	01
33	Unord	-	1	01

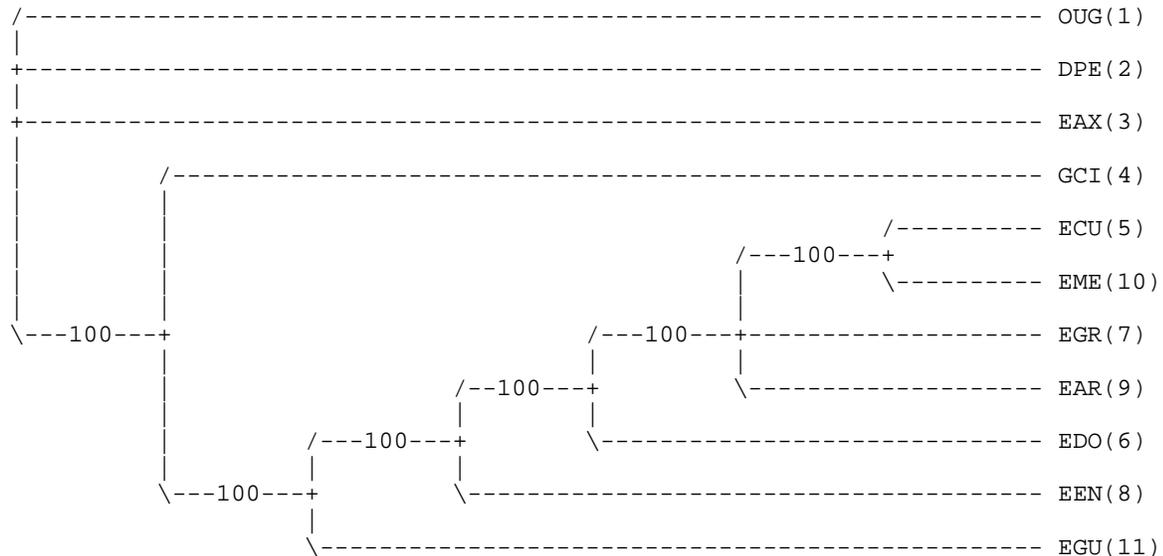
Statistics derived from consensus trees:

Component information (consensus fork) = 6 (normalized = 0.750)
 Nelson-Platnick term information = 26
 Nelson-Platnick total information = 32
 Mickevich's consensus information = 0.850
 Colless weighted consensus fork (proportion max. information) = 0.727
 Schuh-Farris levels sum = 0 (normalized = 0.000)
 Rohlf's CI(1) = 0.722
 Rohlf's $-\ln$ CI(2) = 15.158 (CI(2) = 2.61e-007)

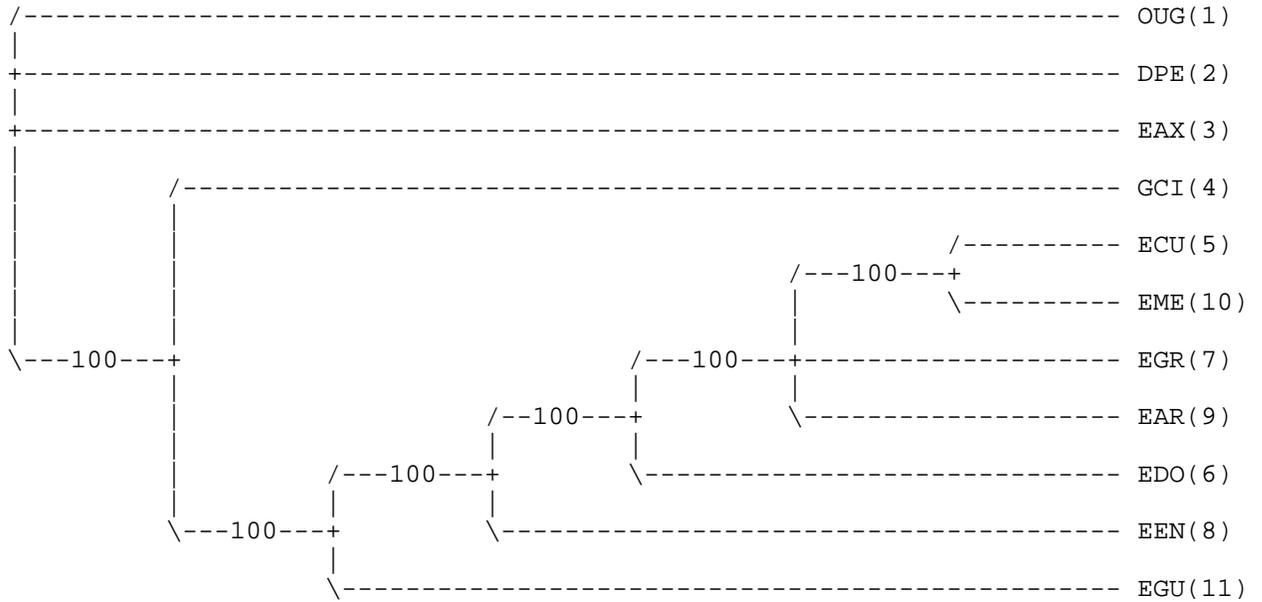
Strict consensus of 4 trees:



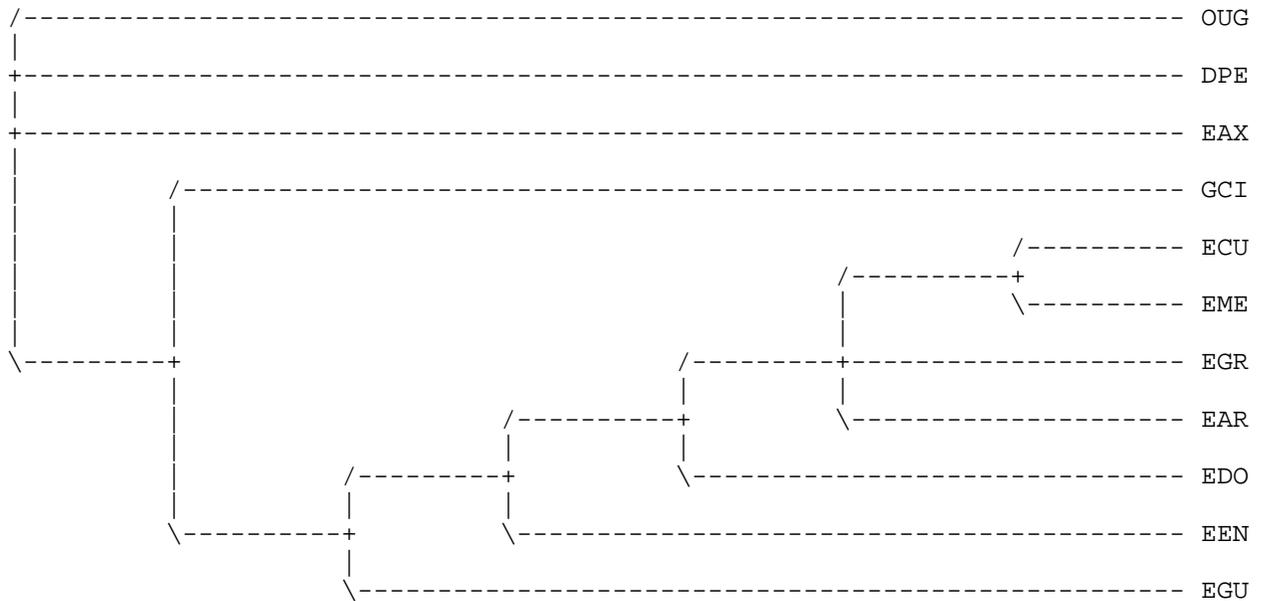
Semistrict consensus of 4 trees:



50% Majority-rule consensus of 4 trees



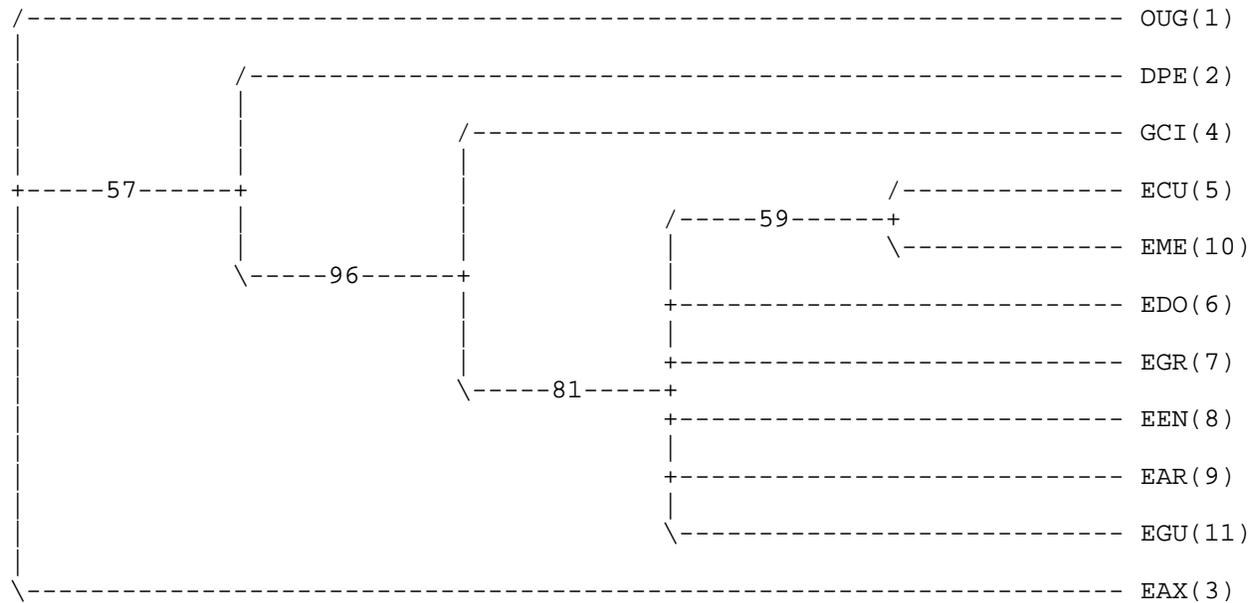
Adams consensus of 4 trees:



Bootstrap method with heuristic search:

Number of bootstrap replicates = 100
Starting seed = 690637152
Optimality criterion = maximum parsimony
Character-status summary:
2 characters are excluded
Of the remaining 31 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
All characters are parsimony-informative
Starting tree(s) obtained via stepwise addition
Addition sequence: simple (reference taxon = OUG)
Number of trees held at each step during stepwise addition = 1
Branch-swapping algorithm: tree-bisection-reconnection (TBR)
Steepest descent option not in effect
Initial 'MaxTrees' setting = 100
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'MulTrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Trees are unrooted
Bootstrap replicates completed
Time used = 1.87 sec

Bootstrap 50% majority-rule consensus tree

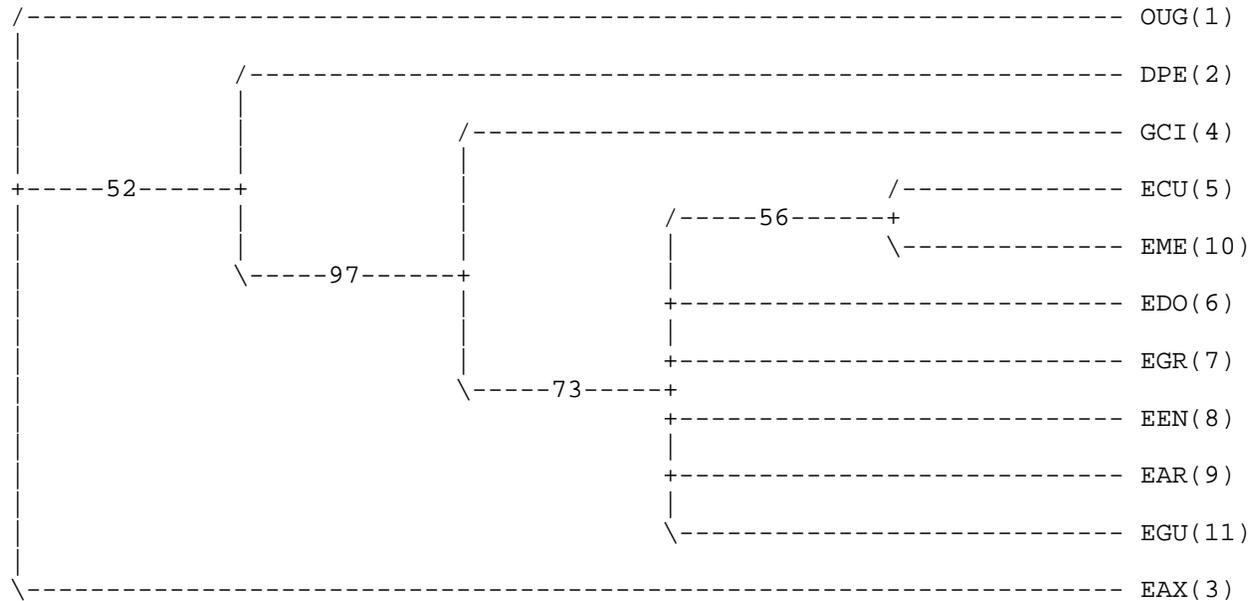


45 groups at (relative) frequency less than 5% not shown

Jackknife method with heuristic search:

Number of jackknife replicates = 100
Nominal percentage of characters deleted in each replicate = 50
Starting seed = 703424998
Optimality criterion = maximum parsimony
Character-status summary:
2 characters are excluded
Of the remaining 31 included characters:
All characters are of type 'unord'
All characters have equal weight
All characters are parsimony-informative
Starting tree(s) obtained via stepwise addition
Addition sequence: simple (reference taxon = OUG)
Number of trees held at each step during stepwise addition = 1
Branch-swapping algorithm: tree-bisection-reconnection (TBR)
Steepest descent option not in effect
Initial 'MaxTrees' setting = 100
Branches collapsed (creating polytomies) if maximum branch length is zero
'MulTrees' option in effect
Topological constraints not enforced
Trees are unrooted
Note: 16 characters are deleted in each replicate; actual deletion percentage = 51.613
Jackknife replicates completed
Time used = 9.61 sec

Jackknife 50% majority-rule consensus tree



56 groups at (relative) frequency less than 5% not shown

NOTAS

