



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas

Colección Ictiológica.



**ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *Anisotremus*
GILL, 1861 (PERCIFORMES:HAEMULIDAE).**

Tesis

Que para obtener el grado de

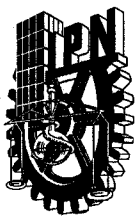
Maestro en Ciencias

Con especialidad en Manejo de Recursos Marinos

Presenta:

Biol. Mar. JOSE JULIÁN TAVERA VARGAS

La Paz, Baja California Sur, Mexico Junio de 2006.



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO
ACTA DE REVISION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., siendo las 12:00 horas del día 30 del mes de Mayo del 2006 se reunieron los miembros de la Comisión Revisora de Tesis designada por el Colegio de Profesores de Estudios de Posgrado e Investigación de CICIMAR para examinar la tesis de grado titulada:

"ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *Anisotremus*

GILL, 1861 (PERCIFORMES: HAEMULIDAE)"

Presentada por el alumno:

TAVERA

Apellido paterno

VARGAS

materno

JOSÉ JULIÁN

nombre(s)

Con registro:

B	0	4	1	2	0	5
---	---	---	---	---	---	---

Aspirante al grado de:

MAESTRO EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS

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

LA COMISION REVISORA

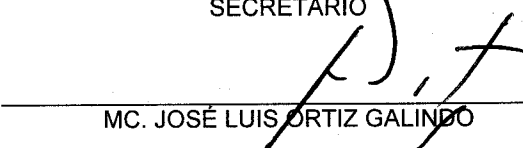
Director de tesis
PRIMER VOCAL


DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE

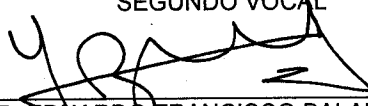
PRESIDENTE


DR. JOSÉ DE LA CRUZ AGÜERO
Co-Director

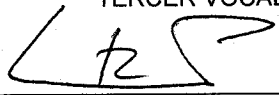
SECRETARIO


MC. JOSÉ LUIS ORTIZ GALINDO

SEGUNDO VOCAL

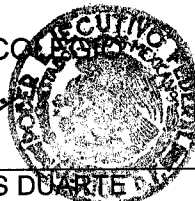

DR. EDUARDO FRANCISCO BALART PÁEZ

TERCER VOCAL

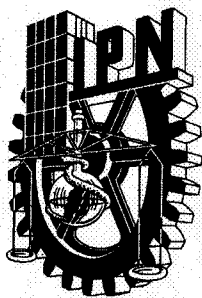

DR. ARTURO ACERO

EL PRESIDENTE DEL COLEGIO


DR. RAFAEL CERVANTES DUARTE



I. P. N.
CICIMAR
DIRECCIÓN



INSTITUTO POLITECNICO NACIONAL
SECRETARÍA DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

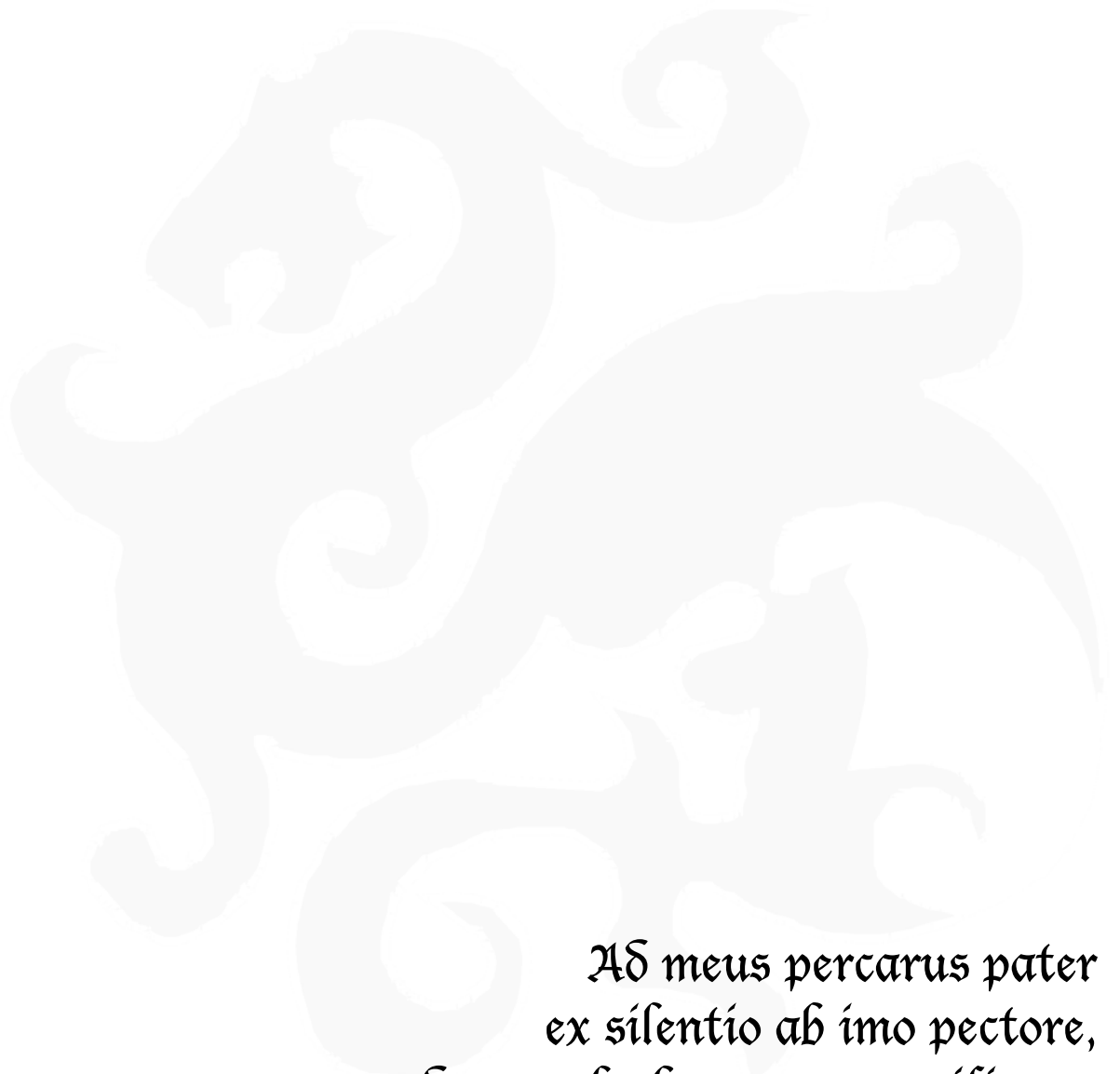
CARTA CESIÓN DE DERECHOS

En la Ciudad de La Paz, B.C.S., el día 08 del mes Junio del año 2006, el (la) que suscribe JOSÉ JULIÁN TAVERA VARGAS alumno(a) del Programa de MAESTRÍA EN CIENCIAS CON ESPECIALIDAD EN MANEJO DE RECURSOS MARINOS con número de registro B041205 adscrito al CENTRO INTERDISCIPLINARIO DE CIENCIAS MARINAS manifiesta que es autor (a) intelectual del presente trabajo de tesis, bajo la dirección de: DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE y cede los derechos del trabajo titulado: "ANÁLISIS FILOGENÉTICO Y BIOGEOGRÁFICO DEL GÉNERO *Anisotremus* GILL, 1861 (PERFIFORMES: HAEMULIDAE)" al Instituto Politécnico Nacional, para su difusión con fines académicos y de investigación.

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

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


JOSÉ JULIÁN TAVERA VARGAS
nombre y firma



Ad meus percarus pater
ex sílentio ab ímo pectore,
ad suum lachryma ac sacríficum.

AGRADECIMIENTOS.

A Ivonne, por todos sus sacrificios y privaciones, por no dejarme derrumbar en tantas ocasiones y por aliviarme con su sonrisa.

A azul por ser él, un niño perdido compartiendo conmigo un pedazo de la tierra de nunca jamás.

A mi familia Colombiana Tavera, Almanza, Marroquin y asociados.

A la colonia Colombiana encabezada por Beto, Ana, Marcela, Nicolás, Claudia, Carlos y Pilar.

A mi eterno maestro y amigo el doctor Arturo Acero.

Al programa Institucional de Formación de Investigadores (PIFI-IPN).

Al doctor José De La Cruz Agüero por creer en mí, recibirme y aguantarme en la colección ictiológica del CICIMAR.

Al doctor José Luís Castro-Aguirre director de esta tesis y gran ejemplo de conocimiento, dedicación y método.

Al doctor Eduardo Balart, gracias por abrirme las puertas cuando otras se cerraron y por creer en mi trabajo y en mí.

Al maestro José Luís Ortiz-Galindo por sus acertados consejos y revisión de mi trabajo.

Al maestro Gerardo Gonzáles-Barba a quien admiro profundamente, por su conocimiento y amor por su trabajo. Le agradezco su ayuda desinteresada.

A la Colección Ictiológica del CICIMAR.

A todos los integrantes de ese selecto cúmulo de brillantes estudiantes y técnicos que componen la colección Luís, Cota, Nico, Adriana, Paulina, Mao, Jeb.

A Luís mis respetos.

A Alfredo Zayas gran amigo y compañero, a Deivis y sus muchachas no se me olvidan los tamales, el mole y el mixtote.

Al doctor Felipe Galván y sus estudiantes Jassir, Vane, Tripp, y todos los demás.

Al grupo RBD y el presidente del club de fans La Paz "el dandi".

A Manolo por su ayuda en el sonido.

A mis compañeros de fut primera generación Mao, Felipe, Tecua, Panda, Juan Pablo, Heidi, Skyol, Gus, si se me olvida alguien era porque tapaba siempre.

A mis compañeros de fut segunda generación Iram, Valdo, Vladi, Pin Pon, Cacha, Diego, VAMOS CICIMARRRRRRRRRR.

A Luís salcido y rebecca.

A Jorge Augusto.

A Fabiruchis.

8 de la mañana en La Paz (México), 9 en Santa Marta (Colombia), todavía no se si desayunar arepa de huevo o chilaquiles, mientras decido prendo el tele, no se que canal RCN, Televisa, Caracol o TvAzteca. Desayuno, me baño rápido y salgo a la calle, a una cuadra de mi casa se me atraviesa un pesero, si estuviera en mi país seguramente hubiera sido un colectivo, el nombre del vehiculo cambia pero la forma de manejar de los chóferes no. Chin..... se me olvido apagar el boiler, este calentador me va a arruinar. Llego a un cuatro altos, eso si es nuevo no hay traducción, espero mi turno y avanzo hacia una calle destapada o mas bien de terrazeria, la canción de los Ángeles Azules se interrumpe, mejor cambio el CD y pongo Carlos Vives. Paro en el mercado a comprarme un jugo de naranja, me lo sirven en un gran vaso con popote, yo tomo el pitillo y de un o dos sorbos me lo termino. Después de una mañana larga por fin es la una de la tarde, hora de almorzar, salgo hacia la cafetería, pero aun no hay nada listo, tengo que esperar hasta las tres. La comida (almuerzo) esta compuesta de una o dos guarniciones lo cual es equivalente a uno o dos principios, escojo los chicharos pues a mis me parecen arvejas. El arroz blanco es morisqueta y la carne..... la carne esta rica. De sobremesa no hay limonada de panela, aunque el agua de jamaica me refresca y la panela es piloncillo. No hay ají, hay una salsa roja o verde y no esta picante esta enchilosa, mejor ni le pongo. Termino de comer y vuelvo a "trabajar". Pienso en un rico ajiaco y solo se me viene a la mente un pozole. La tarde casi termina quisiera tomarme una cerveza pero mejor me echo una chela. Viendo el atardecer se acaba mi día. Tengo muchas razones para agradecer que a pesar de todas las diferencias me siento como en casa. GRACIAS MEXICO.

ÍNDICE.

LISTA DE FIGURAS

LISTA DE TABLAS

RESUMEN

ABSTRACT

INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES.....	5
JUSTIFICACIÓN.....	13
OBJETIVO GENERAL.....	14
MATERIALES Y MÉTODOS.....	16
Análisis filogenético.....	17
Análisis biogeográfico.....	21
Análisis de parsimonia de endemismos.....	22
RESULTADOS.....	23
Análisis de los caracteres.....	32
Análisis filogenético.....	46
Resultados de parsimonia de endemismos.....	50
DISCUSIÓN.....	55
Biogeografía.....	71
CONCLUSIONES.....	86
RECOMENDACIONES.....	89
BIBLIOGRAFÍA.....	90
GLOSARIO.....	i
ANEXOS.....	ix

LISTA DE FIGURAS.

Figura 1. Ámbito de distribución del género <i>Anisotremus</i>	3
Figura 2. Único árbol más parsimonioso obtenido empleando 77 caracteres.....	26
Figura 3. Único árbol más parsimonioso conservando solamente aquellas ramas con un soporte mayor al 50%; indicando además los valores de remuestreo de bootstrapping y jackknife.....	27
Figura 4. Dos árboles más parsimoniosos obtenidos a partir de 52 caracteres.....	28
Figura 5. Árbol de consenso estricto de los dos árboles de la figura anterior.....	30
Figura 6. Árbol de consenso estricto con retención de los clados por la regla de la mayoría del 50%; indicando los valores de remuestreo de bootstrapping y jackknife y de decaimiento de Bremen.....	31
Figura 7. Cinco árboles más parsimoniosos obtenidos para establecer las relaciones entre las provincias zoogeográficas.....	52 y 53
Figura 8. Árbol de consenso con la regla de mayoría del 40%.....	53
Figura 9. Árbol de consenso de las provincias zoogeográficas.....	54
Figura 10. Hipótesis filogenéticas bajo máxima parsimonia.....	57
Figura 11. Cladograma indicando el trazo del estado de los caracteres 1, 3, 5 y 9.....	59
Figura 12. Cladograma indicando el trazo del estado del carácter 48.....	61
Figura 13. Filogenia molecular; tomada de Bernardi y Lape 2005.....	65
Figura 7. A. <i>Anisotremus moricandi</i> en estado adulto; B. <i>Anisotremus virginicus</i> en estado de transición entre juvenil y adulto.....	70

Figura 8. A. <i>Anisotremus caesius</i> ; B. <i>Anisotremus interruptus</i>	70
Figura 9. Evolución paleoceanográfica y paleogeográfica del noroccidente suramericano.....	80
Figura 10. Hipótesis filogenética con una representación parcial de los posibles tiempos de especiación.....	81

LISTA DE TABLAS.

Tabla 1. Sinopsis taxonómica del género <i>Anisotremus</i>	6
Tabla 2. Sinopsis de las especies del género <i>Anisotremus</i>	7
Tabla 3. Lista de material examinado.....	16

RESUMEN.

La familia Haemulidae está presente en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. Son peces principalmente marinos, algunos estuarinos y raramente presentes en agua dulce. A pesar de estar ampliamente distribuida en casi todos los ambientes de las dos costas de América y de ser miembro frecuente de las pesquerías locales, hasta la fecha no se han realizado muchos trabajos de las relaciones filogenéticas al interior de esta familia y los pocos trabajos se han limitado a la descripción de las especies y su taxonomía. Actualmente existe un desconocimiento elevado de las relaciones filogenéticas y de la historia biogeográfica del género *Anisotremus*, a pesar de estar considerado como un grupo de alta importancia comercial y tener algunas especies de ornato.

El género *Anisotremus* contiene en la actualidad diez especies, las cuales fueron consideradas en este trabajo como el grupo interno, objeto del estudio. 52 caracteres óseos fueron examinados, la polarización de estos se realizó mediante el criterio del grupo externo para lo cual se emplearon especies selectas de los géneros *Genyatremus*, *Haemulon*, *Pomadasys* y *Orthopristis*. Todos los caracteres fueron tratados como no ordenados, se empleó una búsqueda de rama y enlace, con una optimización de estados ACCTRAN, además de procedimientos de remuestreo para cada uno de los nodos del cladograma.

El árbol de consenso estricto, producto de dos soluciones más parsimoniosas presentó una longitud de 119 pasos y un índice de consistencia y de retención de 0.521 y 0.689 respectivamente. Según la evidencia aportada por este trabajo el género *Anisotremus* sensu stricto no es un grupo monofilético. La inclusión de *Genyatremus luteus* en este, o la utilización de otro género incluyendo a *G. luteus* y a las dos especies basales *Anisotremus dovii* y *A. pacifici*, podrían ser la solución a este conflicto sistemático y taxonómico. Las principales sinapomorfias que permiten definir estos clados, se encuentran relacionadas con las regiones mandibular y faríngea. El género *Orthopristis* aparenta ser el grupo hermano del género *Anisotremus*, lo cual estaría en conformidad con lo propuesto por Mago (1961). A su vez se confirma la validez del par de especies transistmicas *A. taeniatus*-*A. virginicus*.

ABSTRACT.

The Haemulidae family is present in the Atlantic, East Indian and Pacific. Fishes mainly marines, few brackish and rarely present in fresh water. In spite of being widely distributed in almost all the two coasts of America and being frequent member of local fisheries, many works of the phylogenetic relations of this family have to date not been made and the few works have limited the description of the species and their taxonomy. At the moment an elevated ignorance of the phylogenetic relations and the biogeographic history of *Anisotremus* sort exists in spite of being considered like a group of high commercial importance.

The genus *Anisotremus* contains since now ten species, which were considered in this work as the internal group object of the study. 52 bony characters were examined, the polarization was made by means of the use of an external group which include selected species of the genus *Genyatremus*, *Haemulon*, *Pomadasys* and *Orthopristis*. All the characters were treated unordered. A branch and bound search was performed with the ACCTRAN character state optimization, in addition to procedures of resampling for each of the nodes in the cladogram. The strict consensus tree, product of two parsimony solutions display a length of 119 steps and an index of consistency and retention of 0,521 and 0,689 respectively. According to the evidence contributed by this work the *Anisotremus* sensu stricto is not a monophyletic group. The inclusion of *Genyatremus luteus* in this, or the use of another generic name for the branch including a *G. luteus* and to the two basal species, *Anisotremus dovii* and *A. pacifici*, could be to the solution to this systematic and taxonomic conflict. Main sinapomorphies that allows to define these clades, are related to the oral and faringeal regions. The genus *Orthopristis* seems to be the sister group of the *Anisotremus*, which would be in conformity with the proposal made by Mago (1961). The validity of the transistmic pairs of species *A. taeniatus*-*A. virginicus* is confirmed.

INTRODUCCIÓN.

El Orden de los Perciformes es el que muestra mayor diversidad de todos los demás órdenes de peces y es el mayor de todos los órdenes de vertebrados actuales. Este contiene 18 subórdenes, 148 familias cerca de 1496 géneros y alrededor de 9293 especies, el 79 % de las cuales ocurren en aguas marinas (Nelson, 1994). Su clasificación no es clara y muchos cambios se han propuesto a su interior, para tratar de resolver la polifilia (Johnson, 1993). Incluso, en la actualidad, muchas familias de varios subórdenes no se definen en términos de sus sinapomorfías, y por tanto no pueden ser acotadas conforme a caracteres derivados compartidos.

Dentro del Suborden Percoidei la Familia Haemulidae (burros, roncadores) es una de las siete más diversas con 17 géneros y cerca de 150 especies. Recibe su nombre vulgar (roncadores) debido al sonido que producen al frotar los dientes faríngeos superiores con los inferiores. Estos se conectan a través del borde posterior de los huesos faríngeos al extremo anterior de la vejiga gaseosa, la cual a su vez se presiona contra la pared dorsal del esófago y funciona como un amplificador, el sonido se produce tanto dentro del agua como fuera de ella (Burkenroad, 1930).

Su distribución es circumtropical, en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico, en ambientes marinos, algunos estuarinos y solo tres especies habitan agua dulce, lo que podría indicar una posible invasión secundaria. La aleta dorsal es continua con 9-14 espinas y 11-26 radios blandos. La anal tiene tres espinas y de seis a 18 radios blandos. La boca es pequeña con labios gruesos. En su mayoría tienen

dientes vomerinos. Por lo general presentan poros en el mentón, siete radios branquiostegos, 26 ó 27 vértebras (10 u 11 + 16). Los adultos son inactivos durante el día, refugiándose cerca o debajo de objetos sumergidos, rocas o arrecifes coralinos; se alimentan en la noche, en su mayoría de invertebrados bentónicos. Son desovadores pelágicos. La talla máxima registrada es de cerca de 600 mm. En su mayoría se consideran de importancia comercial para el consumo humano (Froese y Pauly, 2003).

El género *Anisotremus* contiene 10 especies válidas que se distribuyen en las dos costas de América (Figura 1). Siete en el Pacífico oriental, desde Santa Cruz, California, EEUU (*A. davidsonii*), hasta Antofagasta Chile (*A. scapularis*) y el Golfo de California, además de las Islas Revillagigedo, Cocos, Malpelo y Galápagos, cabe resaltar su ausencia en Clipperton (Jordan y Evermann, 1896-1900; Allen y Robertson, 1994; McKay y Schneider, 1995; De la Cruz, 1997; Castro-Aguirre *et al.*, 1999). Las otras tres especies se localizan en el Atlántico occidental, desde cabo Cañaveral en Florida, EEUU hasta Uruguay, incluyendo Golfo de México, Caribe, Antillas, Bahamas (Jordan y Evermann, 1896-1900; Böhlke y Chaplin, 1968; Castro-Aguirre, 1999; Lindeman, 2004). Además existen registros de *A. virginicus* en las Bermudas (Böhlke y Chaplin, 1968; Robins y Ray, 1986; Cervigón, 1993; Hoese y Moore, 1998). No obstante Froese y Pauly (2003) y Cervigón (1993), indican la posibilidad de introducción antropogénica, sin embargo en el trabajo más reciente y detallado sobre los peces de las Bermudas (Smith-Vaniz, 1999) esta especie no aparece como parte de la fauna ictica residente ni se menciona como especie introducida.

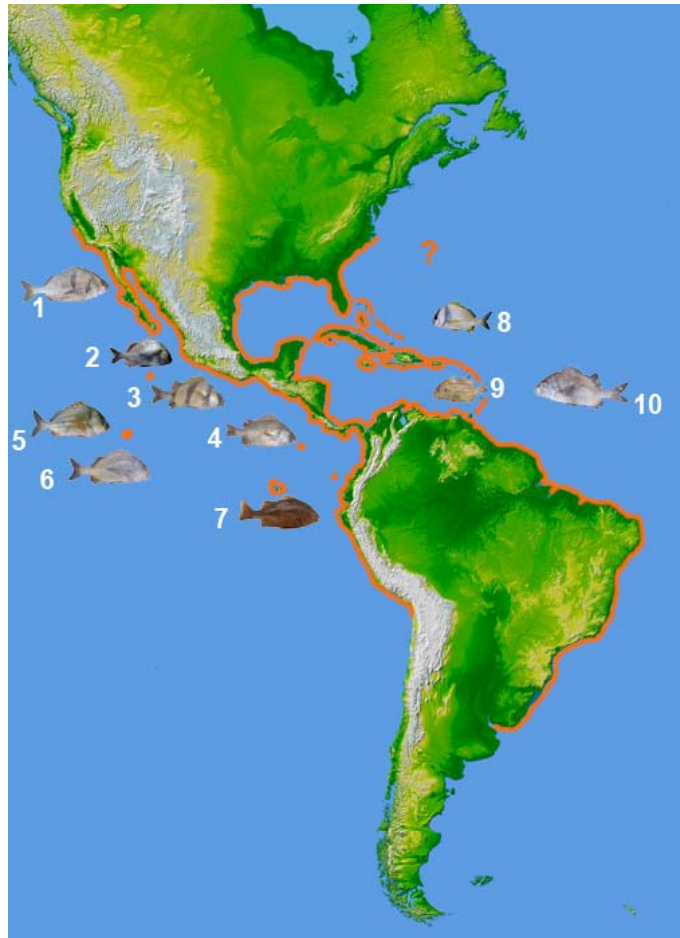


Figura 1. Ámbito de distribución del género *Anisotremus*; 1. *A. davidsonii*; 2. *A. caesius*; 3. *A. dovii*; 4. *A. pacifici*; 5. *A. taeniatus*; 6. *A. interruptus*; 7. *A. scapularis*; 8. *A. virginicus*; 9. *A. moricandi*; 10. *A. surinamensis*.

El registro fósil de la familia Haemulidae es bastante común, sobre todo los otolitos, muy abundantes en las aguas tropicales y subtropicales someras del Terciario (Paleoceno, hace alrededor de 65 millones de años), encontrándose en gran cantidad en los estratos Anglo-Franco-Belgas del Eoceno (Com. Pers. Nolf 2005). El registro fósil más antiguo encontrado y confirmado para el género

Anisotremus data de fines del Eoceno hace cerca de 37 a 33 millones de años (Priaboniano, Yazoo, Clay) Louisiana (EEUU) (Nolf y Stringer, 2003).

La falta de información respecto a las relaciones ínterespecíficas de la familia Haemulidae y la carencia de estudios tanto sistemáticos como biogeográficos, hacen de este trabajo la primera aproximación, al dilucidar las relaciones entre las diez especies del género *Anisotremus*, además de proponer el posible esquema biogeográfico de este grupo.

ANTECEDENTES.

La clasificación de la Familia Haemulidae ha cambiado mucho desde los trabajos pioneros de mediados del siglo XVIII (e.g. Linnaeus 1758-1759; Bloch 1780). Los primeros haemúlidos que se consideran fueron los descritos por Linnaeus (1758) en su trabajo "*Systema naturae*" bajo los géneros *Perca* y *Sparus*, (hoy en día especies validas dentro de los géneros *Anisotremus*, *Conodon*, *Plectorhinchus* y *Haemulon*, como sigue : *Sparus virginicus* Pag. 281 válida como *Anisotremus virginicus*; *Perca nobilis* Pag. 291 válida como *Conodon nobilis*; *Perca vittata* Pág. 291 válida como *Plectorhinchus vittatus*; *P. melanura* Pág. 292 válida como *Haemulon melanurum*; *P. striata* Pág. 293 válida como *H. striatum*; *P. diagramma* Pág. 293 válida como *Plectorhinchus diagrammus*; *P. lineata* Pág. 293 válida como *P. lineatus*.

Günther (1859) delimita la familia "Pristipomatidae" la cual contenía los géneros: *Pristipoma*, *Conodon*, *Haemulon*, *Hapalogenys*, *Diagramma*, *Hyperoglyphe*, *Lobotes*, *Scolopsis*, *Heterognathodon*, *Pristipomoides*, *Dentex*, *Synagris*, *Pentapus*, *Chaetopteus*, *Aphareus*, *Caesio*, *Datnoides*, *Gerres*, *Maena*, *Smaris*, *Macquaira*, *Erythrichthys*, *Pentaprion*, *Polycentrus*, *Therapon*, *Helotes*.

El género *Anisotremus* es definido por Gill (1861), quien describe la especie *Anisotremus taeniatus*, única especie designada a dicho género desde el momento de su descripción original.

Finalmente, son Jordan y Evermann durante los años 1896 a 1900 quienes realizan su trabajo titulado "*Fishes of North America*" donde por primera vez

emplean el nombre Haemulidae para designar la familia con 13 géneros, de los cuales nueve son válidos actualmente: *Haemulon*, *Brachygenys*, *Bathystoma*, *Lythrulon*, *Orthostaechus*, *Anisotremus*, *Conodon*, *Brachydeuterus*, *Pomadasis*, *Orthopristis*, *Isacia*, *Microlepidotus*, *Genyatremus*. Es importante notar que la familia Haemulidae *sensu* Jordan y Evermann 1896-1900 se limita a las especies del nuevo mundo (actualmente Haemulinae) y no incluye la totalidad de su diversidad.

En la tabla numero 1 se presenta la sinopsis taxonómica del género *Anisotremus* y en la tabla numero 2 la de las especies del mismo.

Tabla 1. Sinopsis taxonómica del género *Anisotremus*

NOMBRE	DESCRIPCIÓN	ESPECIES TIPO
<i>Anisotremus</i>	Gill, 1861: 105-108	Masc. <i>Sparus virginicus</i> Linnaeus 1758. Tipo por monotipo.
<i>Paraconodon</i>	Bleeker, 1876: 247-248	Masc. <i>Conodon pacifici</i> Günther 1864. Tipo por designación original. Sinónimo de <i>Anisotremus</i> Gill 1861.

Tabla 2. Sinopsis de las especies del género *Anisotremus*

ACTUAL NOMBRE VALIDO	SINÓNIMOS	ESPECIMENES TIPO
<i>Anisotremus caesius</i> (Jordan y Gilbert, 1882)	<i>Pomadasys caesius</i> Jordan y Gilbert, 1882	Sintipos USNM 28158
<i>A. davidsonii</i> (Steindachner, 1876)	<i>Pristipoma davidsonii</i> Steindachner, 1876 <i>Pomadasys davidsonii</i> (Steindachner, 1876)	Holotipo único San Diego EEUU paradero desconocido
<i>A. dovii</i> (Günther, 1864)	<i>Pristipoma dovii</i> Günther, 1864 <i>Pomadasys dovii</i> (Günther, 1864)	Holotipo BMNH 1865.7.20.12
<i>A. interruptus</i> (Gill, 1862)	<i>Genytremus interruptus</i> Gill, 1862 <i>Pristipoma furthii</i> Steindachner, 1876 <i>Anisotremus surinamensis interruptus</i> Jordan & Fesler 1889.	Sintipos MCZ 1056 USNM 30927 Panamá
<i>Anisotremus moricandi</i> (Ranzani, 1842)	<i>Haemulon moricandi</i> Ranzani, 1842 <i>Pristipoma bicolor</i> Castelnau, 1855 <i>Pristipoma brasiliense</i> Steindachner, 1863	MZUB ejemplar perdido Bahía Brasil Paradero desconocido Bahía Brasil
<i>A. pacifici</i> (Günther, 1864)	<i>Conodon pacifici</i> Günther, 1864 <i>Pomadasys pacifici</i> (Günther, 1864)	Holotipo único BMNH 1862.1.26.275
<i>A. scapularis</i> (Tschudi, 1846)	<i>Pristipoma scapulare</i> Tschudi, 1846	Holotipo único Perú paradero desconocido
<i>A. surinamensis</i> (Bloch, 1791)	<i>Lutjanus surinamensis</i> Bloch, 1791 <i>Holocentrus gibbosus</i> Lacepede, 1802 <i>Pristipoma bilineatum</i> Cuvier&Valenciennes, 1830 <i>Pristipoma melanopterus</i> Cuvier & Valenciennes, 1830 <i>Pristipoma bilineatum</i> Poey, 1860 <i>Haemulon obtusum</i> Poey, 1860 <i>Haemulon labridum</i> Poey, 1861 <i>Anisotremus bilineatus</i> Jordan 1890	Holotipo único ZMB 31503 Surinam. Martinica Brasil Habana, Cuba Habana, Cuba. Cuba

<i>A. taeniatus</i> Gill, 1861	N/A	Holotipo único ANSP 11547
<i>A. virginicus</i> (Linnaeus, 1758)	<i>Sparus virginicus</i> Linnaeus, 1758	Paradero desconocido
	<i>Sparus vittatus</i> Bloch, 1791	Brasil
	<i>Perca juba</i> Bloch, 1792	Brasil
	<i>Grammistes mauritii</i> Bloch & Schneider 1801	Brasil
	<i>Sparus jub</i> Lacepede 1802	Brasil
	<i>Pristipoma rodo</i> Cuvier & Valenciennes, 1830	Martinica, Brasil, Puerto Rico
	<i>Pristipoma acara pinima</i> Castelnau, 1855	Brasil
	<i>Pristipoma spleniatum</i> Poey, 1860	Habana, Cuba
	<i>Pomadasys virginicus</i> Jordan & Gilbert, 1881	

El género *Anisotremus* fue definido por T. Gill, 1861, aunque la primera especie descrita perteneciente a este taxón fue *Sparus virginicus* Linnaeus, 1758, quién a su vez fue la primera especie incluida dentro de la actual familia Haemulidae.

El género *Anisotremus* se caracteriza según la descripción original de Gill, (loc. cit.) por presentar: *"cuerpo rombo-ovado y bastante comprimido, aunque más alto en la parte anterior de la primera aleta dorsal, y por lo tanto declina hacia el final de la segunda, de manera gradual en la primera y más abrupto en la segunda. Región antero-dorsal muy convexa, por lo tanto el perfil declina rápidamente hacia el hocico. Cabeza lateralmente de forma romboidal, más alta que larga, con un perfil muy oblicuo y casi paralelo con el borde oblicuo descendente del opérculo. Extremo posterior del preopérculo casi vertical y aserrado. Dos poros en frente de la mandíbula inferior, y una foseta central detrás. Boca pequeña y terminal. Supramaxilares y terminaciones de los maxilares expuestos y adheridos a unos labios bastante gruesos. Mandíbula inferior también con unos labios laterales bastante gruesos separados por un istmo amplio. Dientes viliformes en cada mandíbula, con una fila externa más grande. Aleta dorsal anterior generalmente con doce espinas, la tercera, cuarta y quinta son en muchos casos las más largas. Aleta anal con tres espinas la segunda es muy larga y comprimida. Caudal ahorquillada profunda. Aletas pectorales puntiagudas. Membrana branquióstega gruesa y con una emarginación inferior, no se extiende mucho por detrás del ángulo del preopérculo; seis radios branquióstegos. Los faríngeos inferiores, cuando unidos, exhiben una forma de U, con los miembros separandose*

suavemente. Detrás y entre el proceso posterior existe una emarginación transversa de forma semi-elíptica. Debajo se forma una cresta en forma de V, cuyos miembros terminan en el proceso posterior comprimido de los huesos. Los huesos son más gruesos en y detrás del tercero posterior, donde los miembros de la cresta en V se observan también prominentes. Los huesos se encuentran en contacto unos con otros. Los faríngeos superiores son triples en cada lado; el mediano es triangular con sus ángulos redondeados. Los dientes de los faríngeos inferiores presentan en su mayoría crestas hemiesféricas. Los márgenes laterales son cónico-cilíndricos, y aquellos en la base de los procesos posteriores son cónico-elongados. Los dientes faríngeos medio superiores son predominantemente molares, aquellos de los márgenes laterales y aquellos de los huesos anteriores y posteriores son cónico-cilíndricos. Las setas de los ceratobranquiales del primer par de arcos branquiales son cortas, comprimidas, afiladas, y casi suaves. El lado interior del primero, y ambos lados del segundo y tercer arco branquial con crestas grandes y pequeñas alternadas, las cuales son acanaladas en su parte inferior, son desarmadas pero las más grandes algunas veces tienen uno o dos dientes en sus extremidades. Los arcos branquiales del cuarto par tienen muchos tubérculos dentíferos separados en sus márgenes cóncavos; los dientes son en su mayoría cónico-cilíndricos. "

Otros autores más recientes han estudiado algunos representantes de esta familia pero hasta ahora no existen trabajos dirigidos a las relaciones internas intra e intergenéricas de esta familia.

Courtenay (1961) realizó una revisión del estatus sistemático del género *Haemulon* del Atlántico occidental además de una descripción de la pigmentación en juveniles. Mago (1961) comparó la osteología de ocho especies pertenecientes a cinco géneros de la familia del Atlántico occidental y encontró un complejo morfológico discernible de las demás especies constituido por *Anisotremus surinamensis* y *Orthopristis ruber*. Konchina (1976) esquematizó la distribución mundial de las especies y géneros de la familia “Pomadasyidae” válidos a la fecha e hizo algunas aclaraciones sobre su taxonomía, además puso en duda la existencia de 18 especies y de los géneros *Diagramma* y *Gaterin*. Hong (1977) realizó un estudio de cinco especies del género *Haemulon* del Pacífico oriental y comparó la merística, morfometría y pigmentación tanto en adultos como en juveniles. Johnson (1980), en su estudio sobre las relaciones de los lutjánidos y otras familias afines, reconoció dos subfamilias dentro de la familia Haemulidae: Plectorhynchinae, restringida al Indo Pacífico occidental y al Atlántico oriental, y Haemulinae, circunscrita en América. Dentro de esta última subfamilia se encuentran los géneros *Anisotremus*, *Boridia*, *Conodon*, *Genyatremus*, *Haemulon*, *Haemulopsis*, *Isacia*, *Microlepidotus*, *Orthopristis*, *Pomadasys*, *Xenichthys*, *Xenistius* y *Xenocys*. La descripción del desarrollo óseo y la pigmentación del periodo larvario hasta su transformación al juvenil de la especie *A. virginicus* fue hecha por Potthoff et al. (1984). Acero y Garzón (1982) redescubrieron a la especie *Anisotremus moricandi* en el Caribe colombiano, después de haber sido citada por última vez en 1925 en aguas panameñas, además realizaron una redesccripción con comentarios de su ecología y distribución. Watson y Walker (1992) describieron el desarrollo larval de *Anisotremus davidsonii* incluyendo la

pigmentación, la morfología externa, y el desarrollo óseo. Bernardi *et al.* (2003) realizaron un estudio de vicarianza y dispersión entre poblaciones discontinuas de peces en el Golfo de California y el Pacífico oriental y encontraron entre las especies estudiadas que es posible que *Anisotremus davidsonii* se encuentre en un proceso incipiente de especiación. Macareñas-Osorio *et al.* (2003) realizaron un trabajo sobre los otolitos de los peces arrecifales del Golfo de California donde se localizan representantes de la familia Haemulidae y de particular interés *A. interruptus*. Por ultimo, Bernardi y Lape (2005) realizaron un trabajo sobre tiempo y modo de especiación de *Anisotremus davidsonii*, basados en los genes citocromo B mitocondrial y el nuclear S7 ribosomal, aunque en su revisión abordaron solo seis de las diez especies del género, generaron el único cladograma para este grupo conocido hasta ahora.

A pesar de los pocos trabajos existentes, el estatus taxonomico de las especies actualmente asignadas al genero *Anisotremus* se consideraba resuelto y no existían hasta el presente trabajo inconsistencias nomenclaturales ni dudas con respecto a la correcta identidad de estas taxa, sin embargo la evidencia ósea empleada para construir las relaciones de parentesco entre estas especies, indica que el arreglo taxonómico vigente requiere ser corregido y modificado según los resultados obtenidos.

JUSTIFICACIÓN.

Las especies de la familia Haemulidae, se encuentran representadas y distribuidas en casi todos los ambientes de ambas costas de América y son miembros frecuentes de las pesquerías artesanales actuales e incluso precolombinas (Marcus et al., 1999), y hasta la fecha no se han realizado trabajos para tratar de resolver las relaciones filogenéticas al interior de la familia y los existentes se han limitado a otros aspectos, tales como ecología, descripción de especies y taxonomía entre otros.

Este desconocimiento de las relaciones entre los géneros y sus especies dificulta el manejo biológico adecuado del recurso. Si bien las clasificaciones reflejan similitudes entre características dadas de las especies, la naturaleza de estas similitudes pueden ser ligadas a otros campos como la ecología y la etología, lo cual puede permitir manejar una especie o algún complejo de ellas de una manera más adecuada si se conoce de antemano como se comportan sus parientes más cercanos.

Dentro de la familia Haemulidae existen varios géneros que presentan condiciones ideales para este tipo de estudios, *Anisotremus* es uno de ellos. Su distribución anfiamericana con dos supuestos pares de especies transístmicas, lo hace un taxón de un notable valor para estudios biogeográficos abordados en muchos otros grupos zoológicos (Bermingham et al., 1997; Lessios, 1998). Esta teoría ofrece una explicación vicariante en cuanto a la relación que existe entre las faunas marinas de cada costa del continente americano por la última emergencia del istmo de Panamá hace alrededor de 3.5 millones de años (m.a.).

A su vez contiene dos especies restringidas a las aguas subtropicales del Pacífico oriental, distribuyéndose una en el hemisferio sur (*A. scapularis*) y otra en el hemisferio norte (*A. davidsonii*). Esta última, además, posee dos poblaciones aisladas, una dentro del golfo de California en su porción más norteña y la otra distribuida desde la costa sur occidental de la Península de Baja California (México) hasta Santa Cruz, California (Estados Unidos). Estos escenarios biogeográficos más otros aspectos morfológicos adaptativos de interés hacen de este género un candidato ideal para este tipo de estudios.

La sistemática es la ciencia que provee la estructura unificadora sobre la cual toda la exploración biológica debería ser idealmente construida y proporciona un sistema general de referencia para todos los estudios de la vida.

Esta área es una ciencia creativa y mientras la última justificación para el gasto de tiempo y de dinero recaiga en su aplicación, cualquier cosa que tienda a sofocar esa creatividad conducirá a una disminución del capital teórico (Whitehead, 1990).

Aunque este tipo de trabajos no se basan en hipótesis previas, sí son generadores de estas en muchas áreas de diferente aplicación como: ecología, morfofisiología, taxonomía y evolución.

OBJETIVO GENERAL.

Determinar mediante el uso de caracteres óseos las relaciones filogenéticas del género *Anisotremus* y proponer una hipótesis evolutiva congruente entre la biogeografía y el esquema de relación propuesto para estas especies.

MATERIALES Y METODOS.

El material para este estudio fue recolectado en campos pesqueros y mercados locales tanto en el Pacífico oriental como en el Atlántico occidental, de Colombia y México. Así mismo algunas especies fueron solicitadas en préstamo a colecciones internacionales como la del Instituto Oceanográfico Scripps en San Diego y a la Academia de Ciencias de California en San Francisco, a su vez se revisó el material depositado en la colección ictiológica del CICIMAR. Todo el material examinado correspondió a ejemplares adultos. La especie, el número de ejemplares desarticulados, la localidad así como el país de origen y la cuenca oceánica a donde pertenece se resumen en la tabla 3.

Tabla 3. Lista de material examinado; No corresponde al número de ejemplares examinados por especie; las especies solicitadas en préstamo se listan con su respectivo número de catálogo: SIO Scripps Institution of Oceanography. CAS California Academy of Sciences. SU Stanford University; el código del país sigue la lista ISO-3166.

Especie	No	No de Catalogo	Cuenca	Localidad	País
<i>Anisotremus caesius</i>	5	SIO 78-175	Pacífico	Mazatlán	MX
<i>A. davidsonii</i>	6		Pacífico	San Carlos	MX
<i>A. dovii</i>	2		Pacífico	Buenaventura	CO
<i>A. interruptus</i>	13		Pacífico	La Paz	MX
<i>A. moricandi</i>	2		Atlántico	Santa Marta	CO
<i>A. pacifici</i>	3		Pacífico	Buenaventura	CO
<i>A. scapularis</i>	1		Pacífico	Galápagos	EC
<i>A. surinamensis</i>	9		Atlántico	Veracruz	MX
<i>A. taeniatus</i>	15		Pacífico	San Carlos	MX
<i>A. virginicus</i>	5		Atlántico	Veracruz	MX
Grupo externo					
<i>Haemulon bonariense</i>	2	CAS 48869 SU 67573	Atlántico	Veracruz	MX
<i>H. steinadchneri</i>	8		Pacífico	San Carlos	MX
<i>Genyatremus luteus</i>	2		Atlántico	Maranhao	BR
<i>Orthopristis reddingi</i>	2		Pacífico	La Paz	MX
<i>Pomadasys macracanthus</i>	3		Pacífico	La Paz	MX
<i>P. panamensis</i>	3		Pacífico	La Paz	MX

El material fue desarticulado siguiendo el protocolo de preparación de esqueletos en seco de Caillet *et al.* (1986) y Kobelkowsky (1997), complementado con el trabajo de Rojo (2000). De forma adicional un ejemplar por especie fue radiografiado en un Polyphos 30 de Siemens de 125 Kv y 600 miliamperios/segundo la exposición fue realizada a 44 Kv y 3.2 ma/sg.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO.

68 caracteres osteológicos, uno merístico, tres de patrón de escamacion y cinco de coloración fueron analizados siguiendo los principios de la sistematica filogenetica para generar las hipótesis de relaciones. Los principios básicos de esta escuela fueron estipulados originalmente por Hennig (1966). Consisten en trazar genealogías de los organismos y construir clasificaciones congruentes (Scotland, 1996 En: Forey *et al.* 1996).

La sistematica filogenetica se basa en la existencia de grupos naturales o monofiléticos, es decir grupos compuestos tanto por su ancestro como por todos sus descendientes. Estos grupos deben estar sustentados en términos de la distribución de sus caracteres y jerarquía, pero libres de nociones *a priori* de ancestría común.

Una vez que se dispone de un grupo monofilético, la siguiente tarea es encontrar el grupo hermano, es decir aquel grupo con el que se comparte un ancestro común y por lo tanto esté más emparentado con este que con cualquier otro taxón. El problema es que no existe manera para detectar ancestros a partir de sus descendientes ya que solo a través de homologias (sinapomorfías) se pueden

formar grupos, y éstos no distinguen las relaciones ancestro-descendiente (Watrous y Wheeler 1981) (Scotland, 1996 En: Forey *et al.* 1996).

Estas homologías se basan en la correspondencia de estados de los caracteres, los cuales pueden ser generalizados (plesiomórficos) o derivados (apomórficos). Para determinar los estados de los caracteres se emplea el método del grupo externo, en este estudio se escogieron tres géneros debido a la incertidumbre de las relaciones al interior de la familia. Aunque Mago (1961) indica la cercanía existente entre *Anisotremus* y *Orthopristis*. La técnica del “grupo externo” puede ser resumida por la regla de Watrous y Wheeler (1981), quienes consideran que “Para un carácter dado con dos o más estados dentro de un grupo, el estado que aparece en grupos relacionados se asume como el plesiomórfico.”

Para el análisis se seleccionaron aquellos caracteres que permiten discriminar entre las especies o grupos de ellas y que a la vez pueden ser codificados de manera dicotómica con 0 y 1 o bien si se trata de una serie de transformación 0, 1, 2 ... según el número de estados del carácter. A partir de estos caracteres se establecen las relaciones filogenéticas, de ahí la importancia en la selección de los mismos. La matriz de datos fue elaborada empleando el programa MacClade 4.0 (Maddison y Madisson 1997). Esta matriz fue ejecutada en el programa PAUP*v.4.0b10 (Swofford, 2001) (Phylogenetic Analysis Using Parsimony) donde se empleó el criterio de parsimonia, el cual supone que los cambios de estado de un carácter ocurren de la manera más simple posible. Los métodos de parsimonia buscan los árboles de menor longitud. Es decir aquellos que hagan mínimo la cantidad de cambio evolutivo necesario para explicar los datos disponibles, bajo un conjunto preestablecido de los supuestos cambios permitidos de un carácter.

El algoritmo de búsqueda que se empleó para la búsqueda del árbol más corto fue el método exacto de rama y enlace (branch and bound), el cual no requiere que todos los árboles posibles sean evaluados. Un árbol inicial es calculado de manera heurística, y el número de pasos es entonces determinado como el límite superior para los árboles subsecuentes. Tan pronto como un árbol encontrado excede los pasos del límite superior este camino de búsqueda es abandonado, ya que la adición de más taxa por esta vía sólo podrá incrementar el número de pasos. Si algún árbol iguala el límite máximo de pasos este es considerado como uno de los árboles óptimos. Sin embargo, si su número de pasos es menor entonces este será tomado como el nuevo límite superior. Es probable que en este procedimiento se obtenga más de un árbol más parsimonioso, en cuyo caso es necesario computar un árbol de consenso o derivativo. Estos árboles son construidos a partir de un grupo de árboles en lugar de los datos, resumiendo todos los cladogramas en uno solo, para lo cual existen diferentes algoritmos (Siebert, 1992); en este trabajo se emplearon el árbol de consenso estricto y el de la regla de mayoría del 50%.

Todos los caracteres fueron tratados como desordenados, lo cual implica que se desconoce el orden evolutivo del carácter y por lo tanto la transformación puede ocurrir en cualquier dirección.

La reconstrucción de los estados de los caracteres en los nodos internos de un árbol dado es llamada optimización. Esta optimización no influye en la búsqueda de los árboles óptimos; solamente cuando la reconstrucción de los caracteres es requerida (Swofford y Begle 1993). Los estados de carácter fueron optimizados con la transformación acelerada (ACCTRAN), la cual favorece la reversión de los

caracteres contra el paralelismo (ver glosario). El árbol fue enraizado mediante el uso del grupo externo. En todos los casos los índices de Consistencia (CI), Retención (RI), de consistencia reescalado (RC) y de homoplasia (HI) fueron calculados como medida de la homoplasia presentada en el conjunto de datos. Estas medidas son descriptores del ajuste del árbol a los datos; el índice de consistencia (CI) evalúa la homoplasia como una fracción del cambio de los caracteres en un árbol y así la frecuencia con la cual los estados se presentan (Farris, 1989). El índice de retención (RI), refleja el grado al cual las semejanzas evidentes en los datos, se pueden conservar como homologías en un árbol (Farris, 1989); el índice de consistencia reescalado (RC) es la multiplicación de los dos índices anteriores ; el índice de homoplasia es 1-el índice de consistencia; así mismo se calculó el índice de decaimiento de Bremer para cada una de las ramas. Este índice es un indicador del soporte de las ramas y se puede interpretar como el número extra de pasos necesarios para igualar una rama y perderla en aquella del árbol de consenso o del más parsimonioso (Bremer, 1994).

La robustez de los nodos se examinó con un análisis de “bootstrap” remuestreando tanto las especies como los caracteres, a su vez se empleó el procedimiento de “jackknife”, los dos con 1000 replicas y conducidos mediante el algoritmo de búsqueda de rama y enlace.

El resultado final es un cladograma que se editó en el programa Treeview (Page, 1996), el cual se presenta más adelante. Este mismo cladograma se utilizó en el programa MacClade 4.0 con la finalidad de trazar los diferentes estados de los caracteres sobre el árbol y determinar cuales caracteres permiten definir las ramas o nodos.

ANÁLISIS BIOGEOGRÁFICO.

La biogeografía es considerada una ciencia de carácter hipotético-deductivo pero como toda teoría científica contiene ideas lógicas e hipótesis, las cuales pueden ser probadas y o confirmadas. A su vez debe ser considerada como una ciencia observacional más que experimental debido a que su tiempo y escala no permiten manipulación. Por lo tanto las inferencias que se realizan provienen de estudios de patrones, comparación de ámbitos geográficos, genética y otras características de los diferentes organismos o de los mismos organismos pero que habitan regiones geográficas diferentes (Brown y Lomolino, 1998).

La reconstrucción de la biogeografía del género *Anisotremus* se realizó basándose en evidencia tanto fósil como actual, trazando y relacionando los procesos geológicos y oceanográficos con la evidencia osteológica presentada a manera de cladograma, permitiéndose en este, determinar posibles edades en las cuales algunos eventos de especiación tuvieron lugar, i.e. relacionar la total emersión del istmo de Panamá como el evento vicariante causante de la especiación y posterior origen de los pares de especies transistmicas *Anisotremus surinamensis*-*A. interruptus* y *A. virginicus*-*A. taeniatus*.

ANÁLISIS DE PARSIMONIA DE ENDEMISMOS.

Para este análisis lo primero es reconocer las áreas actuales de distribución de las diferentes especies, asignándolas al esquema de regiones y provincias zoogeográficas de Briggs (1974) y Castro-Aguirre (1983). Con estos datos se construyó una matriz binaria en el programa filogenético MacClade 4.0 (Maddison y Madisson 1997), donde las filas corresponden a las especies y las columnas a las diferentes provincias zoogeográficas. Se asignan valores de 0 cuando la especie están ausentes y 1 cuando están presentes, adicionalmente se crea una fila para un área ancestral hipotética en la cual se asume la ausencia de todas las especies en todas las provincias, esta área se utiliza como grupo externo con la finalidad de enraizar el árbol.

El análisis de parsimonia se realizó en el programa PAUP*v.4.0b10 (Swofford, 2001) empleando el algoritmo de búsqueda de rama y enlace (branch and bound), la optimización de caracteres ACCTRAN, y tratando los caracteres como no ordenados. El resultado es uno o más cladogramas de las especies como descriptores de las relaciones entre las provincias.

En este enfoque biogeográfico cladístico, la reversión de los caracteres es considerada como una extinción, mientras que los paralelismos y convergencias son asociados con fenómenos de dispersión (Craw, 1988 En: De la Cruz-Agüero, 2001).

RESULTADOS.

Un total de 77 caracteres entre osteológicos, patrones de escamación, merísticos y de coloración fueron considerados para indagar acerca de las relaciones filogenéticas entre las especies del género *Anisotremus* y algunas especies selectas de otros géneros representadas por: *Genyatremus luteus* (Bloch, 1790), *Haemulon bonariense* Cuvier, 1830, *H. steindachneri* (Jordan & Gilbert, 1882), *Orthopristis reddingi* Jordan & Richardson, 1895, *Pomadasys macracanthus* (Günther, 1864) y *P. panamensis* (Steindachner, 1876).

De los 77 caracteres analizados en la matriz inicial para los 16 taxa (anexo 2), cuatro resultaron ser no informativos para resolver la filogenia, por lo cual fueron removidos de los análisis posteriores, ya que su aporte a la construcción de las relaciones entre las especies es nulo. Dichos caracteres tienen una validez taxonomica a nivel de especie debido a que constituyen autapomorfias en las especies analizadas. Estos caracteres fueron: 1. Cresta dorsal del maxilar muy poco desarrollada, carácter exclusivo de *Pomadasys panamensis*. Esta expansión bastante desarrollada en las restantes especies analizadas está relacionada con la articulación del palatino, el sostén del ligamento maxilo-mandibular y del músculo adductor mandibulae (Johnson, 1980). Por su parte Day (2002), atribuye esta cresta como un fuerte soporte para la maxila en la familia Sparidae.

2. Aserraciones del preopérculo ausentes o muy reducidas. Este estado de carácter fue único para la especie *Othopristis reddingi*, presentándose fuertes aserraciones en todas las demás especies analizadas en este trabajo.

3. El patrón de coloración de *Anisotremus surinamensis* es característico de esta especie, la cual presenta una mancha amplia y oscura que cubre una gran porción de los costados ubicándose por detrás de la cabeza y sobre la aleta pectoral pero no alcanza la aleta dorsal.

4. Proceso preopercular del cuadrado muy prolongado. Esta prolongación se relaciona con la fosa meckeliana del dentario, donde se inserta. Este estado de carácter se encontró en *Pomadasys macracanthus*.

Al asignar a *Genyatremus luteus* como miembro del grupo externo el análisis no pudo ser realizado ya que el grupo interno no era monofilético, esto motivo a incluir a esta especie en dicho grupo, lo cual es un indicador de la cercanía de esta especie y su posible inclusión dentro de este taxón.

El análisis de esta matriz de caracteres produjo un único árbol más parsimonioso (figura 2) de 209 pasos, un índice de consistencia CI= 0.397; índice de resistencia IR= 0.556; índice reescalado de consistencia RC= 0.221; y un índice de homoplasia HI= 0.603. El CI va de 0 a 1, donde 1 es que no existen homoplasias en el conjunto de datos y a medida que decrece estas aumentan.

El índice de decaimiento de Bremer de la mayoría de las ramas fue de 1, a excepción de algunos nodos como *Anisotremus*+*Genyatremus* el cual fue de 7, seguido de *A. taeniatus* y *A. virginicus* cuyo valor fue 4 (figura 2).

La topología del árbol más parsimonioso (figura 2) muestra un clado terminal conformado por *A.caesius* y *A. moricandi* seguidas de *A. surinamensis* y *A. interruptus*, clado que se ubica junto a la rama conformada por *A. taeniatus* y *A. virginicus*, donde se evidencia una estrecha relación entre ellas. Las especies *A.davidsonii* y *A. scapularis* aparecen como las más generalizadas dentro de esta rama. En un clado aparte de las demás especies del género, se agrupan *A.dovii*, *A.pacifici* y *G.luteus*. *Orthopristis reddingi* constituye la rama fraterna del grupo conformado por *Anisotremus* y *Genyatremus*. *Pomadasys* se adhiere a todos los anteriores. En la posición más basal aparecen las especies de *Haemulon* donde *H. bonariense* es la plesiomórfica.

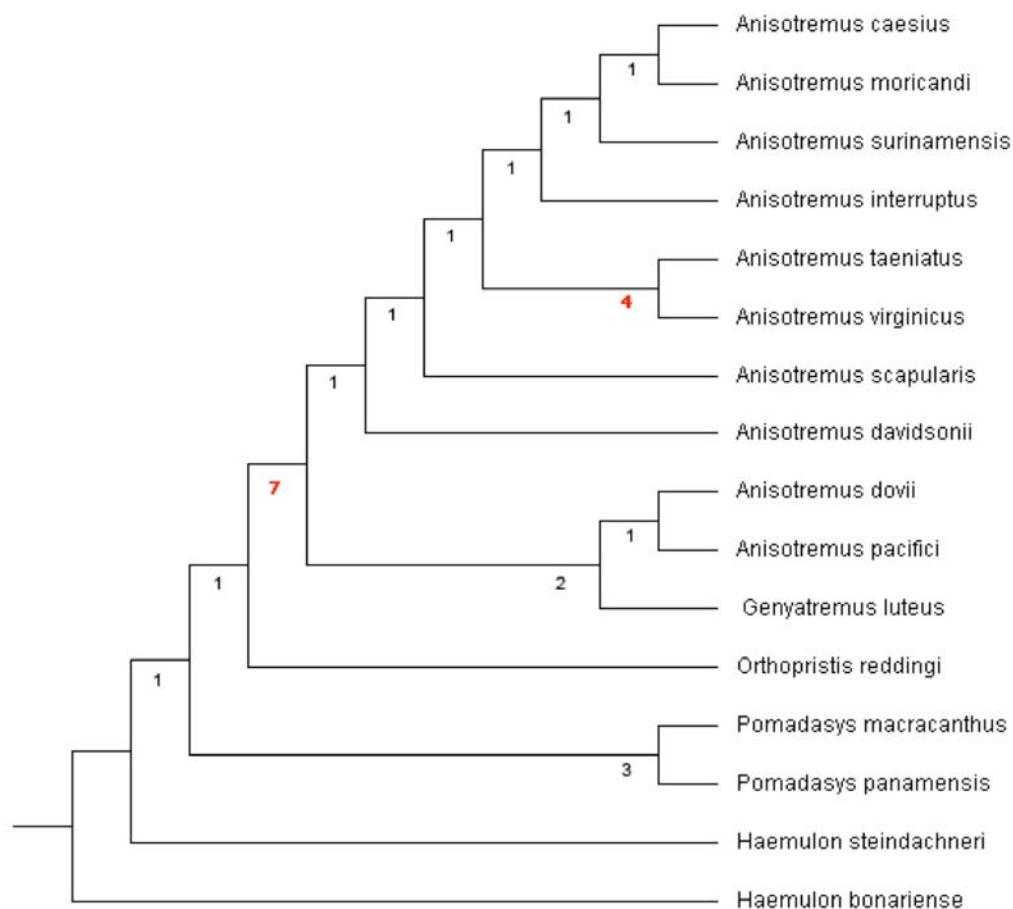


Figura 2. Único árbol mas parsimonioso obtenido mediante máxima parsimonia, búsqueda de rama y enlace. Los números debajo de cada rama corresponden al índice de decaimiento de Bremer. Este árbol consta de 209 pasos, un índice de consistencia CI= 0.397; índice de resistencia IR= 0.556; índice reescalado de consistencia RC= 0.221; y un índice de homoplasia HI= 0.603

Los análisis de remuestreo, tanto de “bootstrap” como de “jackknife” soportan la monofilia del clado compuesto por las especies de *Anisotremus* y *Genyatremus luteus*, con valores de 94 y 90% respectivamente, a su vez, evidencian la falta de resolución de estos caracteres para aclarar muchas de las relaciones al interior del género con la excepción de *A. taeniatus* y *A. virginicus* cuyos valores son de 96%

de bootstrap y 97% de jackknife y aquella conformada por *A. dovii*, *A. pacifici* y *G. luteus* con 79 y 68 % respectivamente (figura 3).

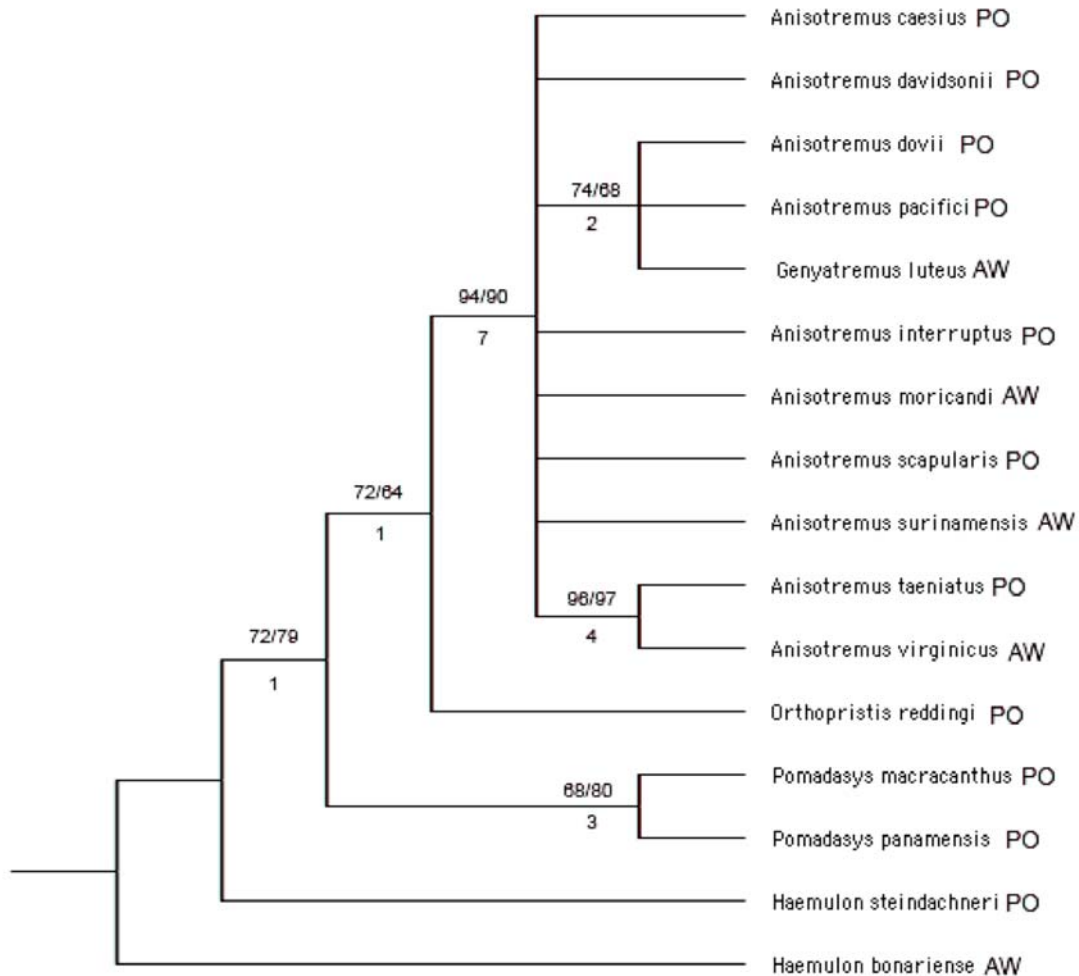


Figura 3. Único árbol mas parsimonioso, conserva solo aquellas ramas con un soporte mayor al 50% según los valores de 100 remuestreos tanto de bootstrap/jackknife. Estos valores se observan por encima de cada uno de los clados. Debajo de ellos se observa el valor del índice de decaimiento de Bremer. Al final de la especie se observa el área geográfica a la que pertenece cada especie.

Por todo lo anterior y segun el índice de consistencia de cada uno de los caracteres se optó por excluir del análisis aquellos cuyo valor fue menor o igual a 0.25, teniendo en cuenta que el valor del CI esta relacionado con la homoplasia aportada por cada carácter al árbol; esta decisión supone una mejoría en la representatividad de los caracteres elegidos, lo cual se ve reflejado en los valores de los índices. Esta depuración no represento cambios sustanciales en la topología de los nuevos árboles, pues por el contrario hasta el valor del decaimiento mejoró en todos los nodos de los mismos. Así, al depurar la matriz se excluyeron 25 caracteres más, resultando en una matriz de 52 caracteres finales.

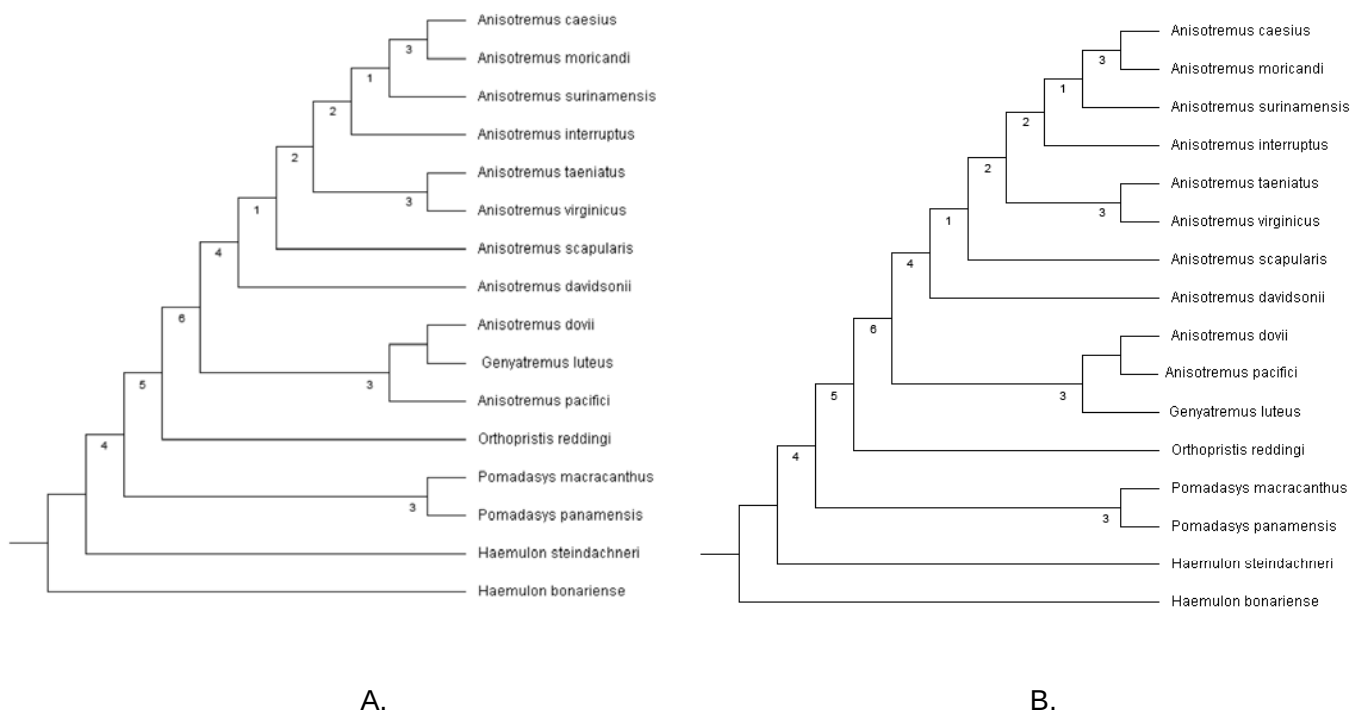


Figura 4. Dos árboles mas parsimoniosos, 119 pasos y IC= 0.521; IR= 0.689; RC= 0.359; HI= 0.479.

El análisis de parsimonia para la matriz final originó dos árboles más parsimoniosos, con 119 pasos cada uno (figura 4 A y 4 B). Su única diferencia radica en la posición de *Anisotremus pacifici*. A pesar de que en las dos configuraciones aparece conformando un clado bien definido con *Anisotremus dovii* y *Genyatremus luteus*, en el primero de los casos aparece relacionada con *A. dovii* (figura 4 A), mientras que en el segundo cladograma su especie mas afín aparenta ser *G. luteus* (figura 4 B). Los índices de los dos árboles aparecen a continuación: IC= 0.521; IR= 0.689; RC= 0.359; HI= 0.479.

El árbol de consenso estricto se muestra en la figura 5, donde se observa que existe una tricotomía no resuelta conformada por *A. pacifici* *A. dovii* y *G. luteus*. Las demás relaciones son exactamente iguales que en el árbol de la figura 2.

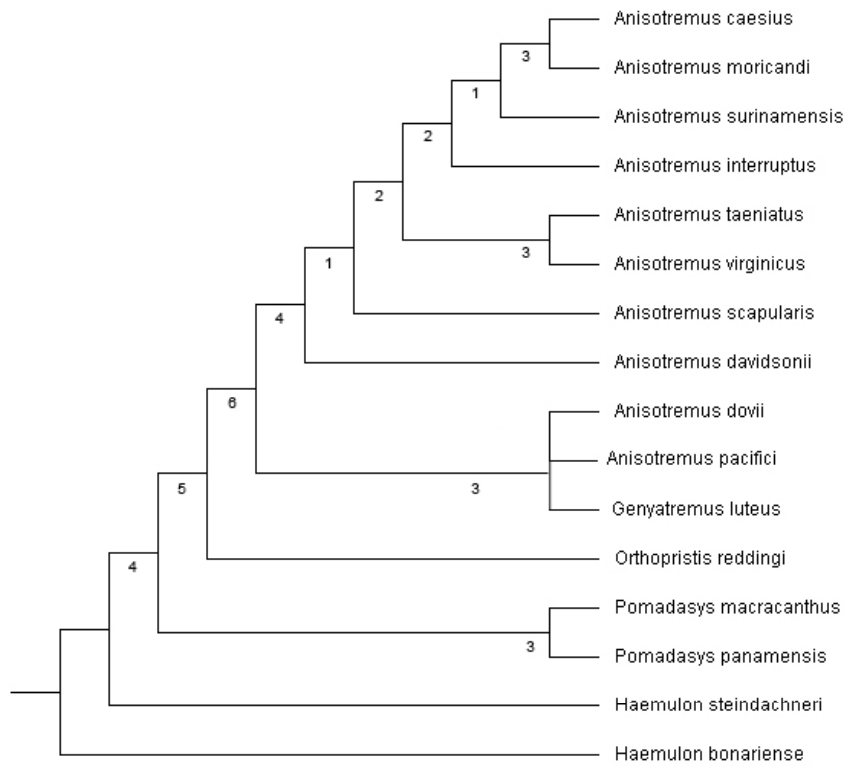


Figura 5. Árbol de consenso estricto de los dos árboles obtenidos en el análisis de máxima parsimonia, el índice de decaimiento de Bremer se muestra debajo de cada rama.

Para este cladograma de consenso estricto los análisis de remuestreo se efectuaron 1000 veces. Las dos búsquedas mostraron una mejor discriminación y retención de los clados internos dentro de *Anisotremus* como se observa en la figura 6. De nuevo la rama conformada por *Anisotremus*, y que incluye a *Genyatremus* muestra unos valores altos tanto de bootstrapping como de jackknife con 94% en ambos casos, a su vez se confirma la cercanía de *Orthopristis* al grupo anteriormente mencionado con valores de 96% y 94%.

El índice de decaimiento en este árbol también es mejor al de la figura 2, mostrando valores superiores en todos los nodos del grupo, dándole un fuerte

soporte a la monofilia del grupo conformado por *Anisotremus* y *Genyatremus* con un valor de 6.

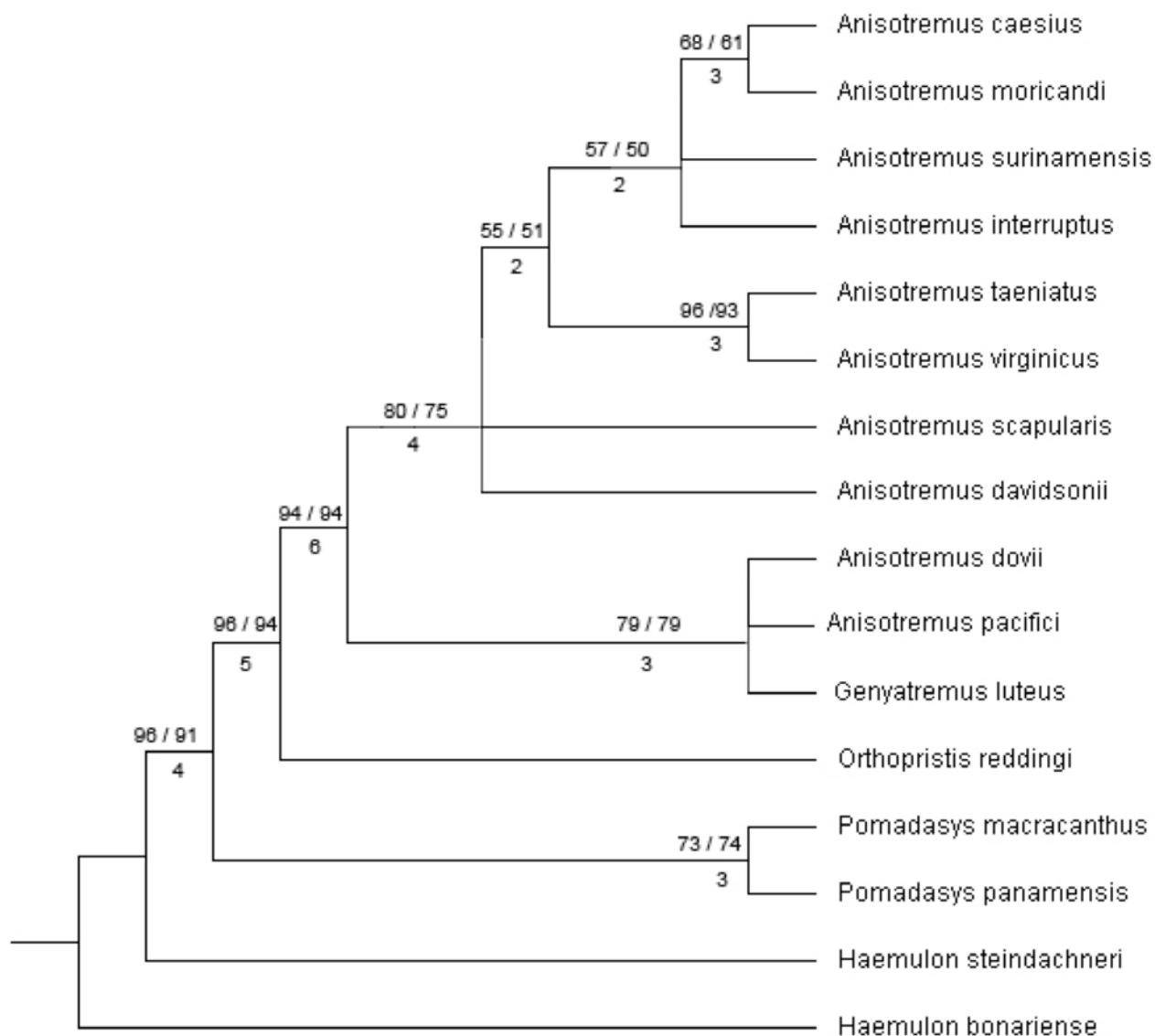


Figura 6. Árbol de consenso estricto con retención de los clados por la regla de la mayoría del 50%. Sobre las ramas se encuentran los valores de remuestreo de "bootstrap" y "jackknife", calculados a partir de 1000 repeticiones. Debajo de la rama se indica el valor del índice de decaimiento de Bremer.

ANÁLISIS DE LOS CARACTERES.

Para el análisis de los caracteres solo se tuvieron en cuenta aquellos con un IC mayor a 0.25.

Las figuras de los diferentes caracteres y sus estados se pueden observar en el anexo 3, siguiendo la numeración de la siguiente descripción.

1. *Proceso ascendente y proceso maxilar de la premaxila formando un ángulo menor de 90 ° (0) ó en ángulo mayor o igual a 90° (1).* El proceso ascendente forma un ángulo recto con el proceso maxilar en todos *los Anisotremus* y en *Genyatremus luteus*, mientras que en *Orthoprists reddingi*, *Haemulon bonariense*, *H. steindachneri*, *Pomadasys macracanthus* y *P. panamensis* el ángulo es menor. Este proceso articular ascendente largo y delgado se desliza por dentro y por fuera del ligamento etmo-maxilar dentro de la fosa rostral. El ángulo de este proceso está fuertemente relacionado con el perfil anterior de las especies.
2. *Proceso articular de la premaxila grande (0) ó pequeño (1).* El tamaño relativo del proceso articular y el proceso ascendente permite separar a *Anisotremus* de los demás géneros. Si el proceso articular corresponde a la mitad o menos de la longitud del proceso ascendente se considera pequeño, si es mayor, grande. El grado de fusión entre este proceso y el ascendente y su tamaño relativo son características que permiten contrastar con condiciones primitivas encontradas en otros percoideos basales como lutjánidos y serránidos, donde el proceso ascendente relativamente corto se encuentra separado del articular por una muesca profunda.

3. *Proceso caudal de la premaxila recto (0) ó puntiagudo (1)*. La terminación puntiaguda de este proceso permite asociar a *Anisotremus* spp+*G. luteus*, separándolos de las demás especies.

4. *Borde posterior de la maxila alcanza el borde anterior del ojo (0) no alcanza el ojo (1) alcanza el borde posterior de la pupila (2)*. La mandíbula no alcanza el ojo en las especies *A. davidsonii*, *A. dovii*, *A. pacifici*, *A. taeniatus* y *A. virginicus*, así como en *O. reddingi* y *P. macracanthus*. En todas las demás, a excepción de *H. steindachneri* donde alcanza el borde posterior de la pupila, el borde posterior de la maxila alcanza el borde anterior del ojo.

5. *Dentario esbelto (0) ó robusto (1)*. Entendiéndose por esbelto una forma predominantemente alargada mientras que robusto es una forma mucho más globosa. Esta estructura constituye la base de la mandíbula inferior. Se considera robusto en todas las especies de *Anisotremus* + *G. luteus*. Esta robustez se encuentra estrechamente asociada con el ángulo del premaxilar, relacionando un ángulo agudo de la premaxila con un dentario esbelto y largo; y un ángulo recto con un dentario corto y robusto. A su vez esta robustez proporciona una superficie más amplia donde se adhiere el músculo adductor mandibulae.

6. *Proceso coronoide del dentario recto o ligeramente cóncavo (0) ó cóncavo (1)*. Este proceso es fuertemente cóncavo en todas las especies a excepción de *A. dovii* y *A. pacifici*, *Haemulon bonariense*, *H. steindachneri* y *P. macracanthus*.

7. *Tabiques sobre la porción ventral del dentario delgados (0) ó gruesos (1)*. Todas las especies de *Anisotremus*, sin contar a *A. caesius* y *A. moricandi*, presentan estos tabiques gruesos, así como *O. reddingi* y *G. luteus*. Estos orificios

corresponden a los poros primarios de la rama preoperculo-mandibular del sistema de la línea lateral.

8. *Proceso postarticular del angular ausente (0) ó presente (1)*. Esta característica sólo está presente en las especies de *Pomadasys*. Esta estructura articula con cóndilo del cuadrado dándole más soporte.

9. *Angular más largo que alto (0) más alto que largo (1)*. Este hueso es más alto que largo en todas las especies de *Anisotremus* + *Genyatremus*. El otro estado está presente en *O. reddingi*, las especies de *Haemulon* y las de *Pomadasys*, Johnson (1980) asume esta característica como condición generalizada dentro de los percoideos (angular más largo que alto).

10. *Lacrima de forma de círculo (0) de trapecio (1)*. El lacrimal es el hueso más grande de la serie infraorbital. La mayoría de las especies analizadas presentaron un lacrimal circular. Solamente *A. dovii*, *A. pacifici*, *H. steindachneri* y *G. luteus* lo presentaron a manera de trapecio.

11. *Canal sensorial del lacrimal completamente expuesto (0) casi completamente ocluido (1) medianamente expuesto (2)*. Estas concavidades u orificios corresponden a los poros del canal infraorbitario del sistema de la línea lateral. Estos poros aparecen totalmente expuestos en las especies de *Haemulon* y *Pomadasys*. Mientras que en *Anisotremus* varían de parcialmente a casi totalmente cerrados. *G. luteus* los presenta casi totalmente ocluidos.

12. *Porción ventral del subopérculo no prolongada ventralmente (0) prolongada (1)*. Esta estructura es una lámina ósea delgada, colocada casi vertical y que forma gran parte del borde posterior de la estructura opercular. En el margen interno lleva un proceso en forma de aguja, que se sitúa entre el opérculo y el

interopérculo. La porción ventral de esta estructura se considera de este aguijón hacia abajo. Esta lámina no se encuentra prolongada en *A. dovii* ni *A. pacifici* ni en las especies de *Haemulon* ni tampoco en *O. reddingi*.

13. *Proceso dorsal del interopérculo ausente o reducido (0) muy evidente (1)*. Este proceso se encuentra muy desarrollado en todas las especies de *Anisotremus* excluyendo a *A. moricandi*. también lo presenta *G. luteus*.

14. *Lámina posteroventral del hiomandibular ausente o reducida (0) bien desarrollada (1)*. Esta lamina se encuentra ausente en las especies de *Haemulon*, *O. reddingi* y *Pomadasys*, mientras que *G. luteus* la presenta al igual que *A. caesius*, *A. davidsonii*, *A. interruptus*, *A. scapularis* y *A. virginicus*. Esta lámina ayuda a la superposición del brazo ventral del hiomandibular sobre el preopérculo.

15. *Proceso maxilar del palatino recto (0) curvo (1)*. Este carácter curvo se presenta en todo el género *Anisotremus*, incluyendo *Genyatremus* + *O. reddingi*. Este hueso se ubica en el lado externo del vómer, se conecta en su parte anterior con la maxila y en su porción posterior con el ecto y endopterigoides. El proceso maxilar esta fuertemente relacionado con el proceso interno de la maxila. En aquellas especies donde la región etmoide-vomerina es mas larga y que presentan maxilares alargados este proceso es más largo y recto. La curvatura de este proceso también se encuentra relacionada con la forma y el tamaño de la cresta dorsal del maxilar.

16. *Proceso etmoides del palatino prominente (0) ausente o muy reducido (1)*. Este proceso se encuentra bien desarrollado en *G. luteus* y en todas las especies de *Anisotremus* a excepción de *A. pacifici* y *A. surinamensis*. Es en este proceso donde se inserta un extremo del ligamento etmo-maxilar.

17. *Proceso ectopterigoides del palatino terminado en punta (0) redondeado (1)*. El estado más común de este carácter para todas las especies fue puntiagudo. solamente *A. davidsonii*, *A. dovii* y *O. reddingi* lo presentaron redondeado. Este proceso se une en su porción dorsal con el ectopterigoides.

18. *Lámina posterior del metapterigoides con una extensión triangular en la porción media (0) triangular en la porción dorsal (1) redondeada (2)*. Este hueso articula anteriormente a lo largo de un área amplia y extendida del hiomandibular, así como a lo largo del proceso ventral. Esta lámina es predominantemente triangular entre las especies analizadas, excluyendo a las de *Haemulon* y *P. panamensis*. En *P. macracanthus* esta lámina es bastante agrandada aunque redondeada. Johnson (1980) enfatiza que la presencia de esta lámina se considera un carácter particularmente significativo y diagnostico de la súperfamilia Haemuloidea.

19. *Ectopterigoides en forma triangular (0) de boomerang (1) ó de bastón (2)*. La forma predominante de esta estructura es un boomerang aunque *A. dovii*, *H. bonariense*, *P. macracanthus* y *G. luteus* lo tienen triangular y *O. reddingi* a manera de bastón. Este hueso articula en su parte antero-dorsal con el palatino y el endopterigoides y en su parte posterior con el cuadrado.

20. *Simpléctico en forma de bastón (0) alar (1) ó cónico (2)*. El estado predominante de esta estructura dentro del género *Anisotremus* fue alar, aunque en *A. surinamensis* es cónico y en *A. taeniatus* y *A. virginicus* en forma de bastón al igual que en *O. reddingi* y las especies de *Pomadasys*. Este hueso es pequeño y se encuentra localizado en una pequeña cavidad en la parte superior del margen posterior del cuadrado.

21. *Articulación ceratohial epihial completa (0) por sutura ínter digitada (1)*. En las especies *A. surinamensis* y *H. steindachneri* esta articulación no se encuentra totalmente fusionada sino que posee espacios interóseos y solamente se unen a través de una serie de prolongaciones óseas localizadas en la porción media.

22. *Articulación del interhial sin proyección posterior prominente (0) con proyección (1)*. Este hueso posee una proyección posterior en todas las especies de *Aniostremus* + *O. reddingi*, desafortunadamente no se tiene esta estructura para determinar el estado de este carácter ni en *G. luteus* ni en *A. pacifici*. Este hueso es el más pequeño de los que constituyen el arco hioideo. Se conecta en su parte posterior al complejo opercular en el ángulo del preoperculo, en su lado interno y anteriormente articula con el epihial.

23. *Perfil posterior del supracleitrum uniformemente curvo (0) con una arista (1)*. Este perfil no es completamente curvo en las especies *A. davdsonii*, *A. interruptus* y *H. steindachneri*. Este hueso generalmente ovalado con un extremo anterior engrosado y masivo que encaja en la cara interna del post-temporal y un perfil posterior delgado que se sobrelapa el extremo dorsal del cleitrum.

24. *Perfil posteroventral del postcleitrum superior curvo uniforme (0) con una concavidad (1)*. Este perfil carece de concavidad en *A. dovii*, *A. pacifici*, *H. steindachneri*, *O. reddingi*, *G. luteus* y las especies de *Pomadasys*. El postcleitrum superior es un hueso más o menos ovalado situado por detrás del cleitrum de una manera inclinada, apoyándose por detrás de la escapula.

25. *Número de espinas en la aleta dorsal XII (0) XI (1) XIII (2)*. *A. dovii* y *A. pacifici* fueron las únicas especies con XI espinas en su aleta dorsal mientras que *G. luteus* presenta XIII.

26. Número de escamas en la línea lateral menos de 55 (0) más de 55 (1). *A. davidsonii*, *A. scapularis*, *A. taeniatus*, *A. virginicus*, *O. reddingi* y *G. luteus* fueron las especies que presentaron más de 55 escamas con poro a lo largo del eje antero posterior.

27. Número de hileras de escamas entre la aleta dorsal y la línea lateral 9 ó menos (0) más de 9 (1). *A. davidsonii*, *A. scapularis*, *A. taeniatus* y *A. virginicus*, presentaron más de nueve hileras. Tanto el conteo del carácter anterior como en este se mantiene este grupo de especies de *Anisotremus*, el mayor número de escamas y de hileras evidencia un menor tamaño relativo de las mismas, lo cual sin duda tiene una señal adaptativa.

28. Coloración en estado adulto con líneas (0) sin líneas (1). Líneas hace referencia a aquellas franjas horizontales. Estas estuvieron presentes en *A. moricandi*, *A. taeniatus* y *A. virginicus*. Aunque este tipo de líneas aparecen en la mayoría de los haemúlidos cuando son juveniles, la condición más común en las especies analizadas es carecer de ellas en estado adulto.

29. Coloración en estado adulto sin estrías (0) con estrías (1). Este patrón de coloración estriado hace referencia a puntos oscuros en cada una de las escamas conformando un reticulado difuso y no lineal repartido por todo el cuerpo. *H. bonariense* y *O. reddingi* presentaron este tipo de coloración.

30. Punto oscuro sobre el pedúnculo caudal en estado adulto presente (0) ausente (1). Este punto en el pedúnculo caudal también es una condición común entre los juveniles de la familia Haemulidae y puede considerarse como un carácter pedomórfico en aquellas especies que aun en estado adulto lo conservan. Esta retención es más común en el género *Haemulon* que en los demás representantes

de la familia. Entre las especies estudiadas *A. moricandi* y *H. steindachneri* lo presentaron.

31. *Vómer largo cabe menos de dos veces en la rama anterior del paraesfenoides (0) corto cabe dos o más veces (1).* El vómer es un hueso alargado, que se ubica en la porción más anterior y ventral del neurocraneo. Es amplio en su porción anterior y estrecho en su parte posterior, donde se articula firmemente por una fuerte sutura con el paraesfenoides. Anteriormente se articula con el paretmoides y la maxila. *A. moricandi* fue la única especie de *Anisotremus* que demostró tener un vomer largo, junto con *O. reddingi*, *P. macracanthus* y las dos especies de *Haemulon*.

32. *Mesetmoides con un surco posterior (0) protuberancia (1) recto ni protuberancia ni surco (2).* El mesetmoides (=dermetmoide), es una estructura alargada y masiva, colocada entre los paretmoides. Se origina debajo de los frontales y desciende hasta el vómer formando una quilla. Esta quilla en su porción posterior puede presentar una protuberancia redondeada, como en el caso de todas las especies *Anisotremus* + *G. luteus* y las dos de *Pomadasys*. En *H. bonariense* y *H. steindachneri* esta protuberancia es reemplazada por un surco expandido hacia atrás, mientras que en *O. reddingi* no presenta ni protuberancia ni surco. En la porción anterolateral este hueso soporta los nasales.

33. *Extremo anterior del vómer por delante de la protuberancia del mesetmoides (0) en línea recta (1).* *A. pacifici* y *G. luteus* fueron las únicas especies en las cuales se pudo trazar una línea recta imaginaria desde la protuberancia del mesetmoides y que pasara por el extremo anterior del vomer. Este estado de

carácter está relacionado con el perfil anterior fuertemente elevado y corto, característico de estas dos especies.

34. Unión entre el paretmoides (etmoides lateral) y el frontal evidente en vista dorsal (0) ó no evidente (1). El paretmoides es un hueso masivo que constituye la pared anterior de la órbita y se coloca entre el vómer, paraesfenoides, mesetmoides y borde anterior del frontal. En vista dorsal la unión entre este y los frontales puede ser difícil de distinguir lo cual le da cierta robustez a la porción anterior dorsal del neurocráneo, como en las especies *A. dovii*, *A. pacifici* y *G. luteus*.

35. Frontal no elevado posteriormente (0) ó elevado posteriormente conformando una porción notable de la cresta supraoccipital (1). Los frontales forman gran parte de la cara dorsal del neurocráneo. La parte anterior es más delgada y angosta, mientras que la posterior es ancha y un poco curvada hacia abajo. Anteriormente estos huesos yacen sobre el paretmoides y lateralmente se articulan por medio de una sutura con el mismo. Posteriormente, articulan con los parietales, esfenóticos, pteróticos y con el supraoccipital. En las especies *A. caesius*, *A. dovii*, *A. interruptus*, *A. surinamensis*, *A. taeniatatus* y *A. virginicus*, los frontales se prolongan posteriormente conformando una porción notable de la cresta supraoccipital.

36. Cresta ósea conformada tanto por el parietal como por el frontal (cresta temporal) (0) solo en el parietal (cresta parietal) (1) ausente totalmente (2). La cresta frontal-parietal es también una característica prominente en el neurocráneo de los haemúlidos, aunque pueden no presentarla como *O. reddingi*. Cuando está presente, esta se ubica paralela a la cresta supraoccipital y puede estar formada sólo por el parietal como en las especies *A. caesius*, *A. davidsonii*, *A. dovii*, *A.*

moricandi, *A. scapularis* y *G. luteus*. También puede estar formada tanto por el parietal como por el frontal, como en *A. interruptus*, *A. pacifici*, *A. surinamensis*, *A. taeniatus*, *A. virginicus*, *H. bonariense*, *H. steindachneri*, *P. macracanthus* y *P. panamensis*. A excepción de *O. reddingi*, el parietal de todas las especies siempre exhibió una cresta a diferencia del hueso frontal.

37. *Cresta parietal poco desarrollada (0) bien desarrollada a manera de expansión alar (1) ausente (2)*. Esta lámina, aunque presente, no se encuentra tan desarrollada en *A. davidsonii*, *A. dovii*, *A. pacifici*, las dos especies de *Haemulon* y *G. luteus*. *Orthopristis reddingi* no la presentan y las demás especies la tienen bien desarrollada a manera de expansión alar.

38. *Proyección lateral media del esfenotico roma (0) ó puntiaguda (1)*. Los esfenoticos forman parte de la pared dorsal y posterior de la orbita. Estos huesos presentan una proyección media, que aparece formando la extensión lateral mas pronunciada del neurocráneo, la cual lleva un canal muy visible donde se aloja el dermoesfenótico (sexto infraorbital). Esta prolongación es notoriamente puntiaguda en las especies *A. caesius*, *A. interruptus*, *A. moricandi*, *A. pacifici*, *A. surinamensis*, *A. taeniatus*, *A. virginicus*, así como en *H. steindachneri*; en todas las demás es roma.

39. *Proyección lateral media del esfenótico corta (0) ó larga (1)*. Esta proyección es la misma que se menciona en el carácter anterior y que aparenta tener una relación entre la longitud y su forma. En todos los casos cuando esta proyección es larga es puntiaguda y cuando es corta es roma, menos en *A. pacifici* y *H. steindachneri*, donde es corta pero puntiaguda.

40. *Cámara auditiva poco abombada (0) abombada (1).* La cámara auditiva esta compuesta por varios huesos, que juntos conforman la cavidad donde se alojan los otolitos. Los huesos que la componen son, en su extremo posterior el exoccipital, cuyas láminas verticales inferiores se unen por sutura con las láminas laterales del basioccipital. Las láminas horizontales constituyen centralmente el extremo posterior de la cámara. Anteriormente la lámina vertical del proótico integra, junto con la lateral del basioccipital, el resto de esta cavidad. Esta conjunción de huesos resulta en un cámara bastante amplia y abombada en las especies *A. caesius*, *A. moricandi*, *A. pacifici*, y las dos especies de *Pomadasys*. En las especies restantes esta cavidad está menos desarrollada.

41. *Quilla ventral del parasfenoides poco desarrollada (0) bien desarrollada (1).* Este hueso bastante alargado constituye la mayor parte de la región basal del neurocráneo, uniéndose por fuertes suturas en su parte anterior con el vómer y en su porción posterior con los paretmoides. Esta quilla se encuentra bien desarrollada en *G. luteus* y en todas las especies de *Anisotremus* a excepción de *A. pacifici* y *A. scapularis*, que, al igual que *H. bonariense*, *H. steindachneri*, *P. macracanthus*, *P. panamensis* y *O. reddingi*, la presentan poco desarrollada. Los lados de esta quilla están relacionados con el área de adherencia del músculo *adductor arcus palatini*, cuando el proceso adductor y la apófisis faríngea están débilmente desarrollados esta quilla generalmente está ausente, al menos dentro de la familia Sparidae.

42. *Cresta supraoccipital pequeña altura igual o menor a la órbita ocular (0) cresta grande su altura mayor a la órbita ocular (1).* El supraoccipital forma la porción media del extremo postero-dorsal del neurocráneo. Este hueso su une en su parte

anterior con los frontales, anterolateralmente con los parietales, lateral y posteriormente con los epióticos. Presenta una cresta dorsal muy desarrollada, la cual es más alta en *A. davidsonii*, *A. interruptus*, *A. scapularis*, *A. taeniatus* y *A. virginicus*.

43. *Septo entre los dos forámenes posteriores del frontal delgado (0) grueso superando la anchura del mismo foramen (1)*. La superficie dorsal de los frontales es irregular con una serie de prominencias, concavidades, y con al menos seis forámenes visibles. Los acá mencionados son los dos posteriores que se ubican cerca de la sutura con el supraoccipital. El septo que separa estos forámenes es bastante grueso en *A. dovii*, *O. reddingi* y *G. luteus*.

44. *Margen de los forámenes posteriores de los frontales lisos (0) no lisos (con proyecciones o protuberancias) (1)*. Dentro del género *Anisotremus* la condición predominante es la presencia de ornamentaciones o proyecciones, en el borde posterior de estos forámenes. Sin embargo, *A. dovii* y *A. moricandi* carecen de estas al igual que las especies restantes. De *A. scapularis* no se tiene información para este carácter.

* Para los dos siguientes caracteres (45 y 46), los cuales están relacionados con el otolito (sagita), no se tiene información de *A. moricandi*, *A. scapularis* y *G. luteus*, ya que esta estructura se encontró muy deteriorada debido a los procesos de preservación y conservación. La codificación en la matriz es con un ? el cual es asumido como falta de información para ese carácter en particular.

45. *Otolito (sagita) con depresión dorsal evidente (0) ó ausente (1)*. Los otolitos son estructuras duras calcáreas, especializadas y que forman parte del sistema acústico-lateral, actuando como órganos del equilibrio y la audición. El género

Anisotremus y *O. reddingi* poseen otolitos sin esta depresión dorsal a diferencia de las especies de *Haemulon* y *Pomadasys*.

46. *Forma general del otolito globoso (0) discoidal (1) oval (2)*. Este carácter es contundente para discriminar a nivel genérico, aunque la forma del otolito de *O. reddingi* y *Anisotremus* es compartida (oval). En las especies de *Pomadasys* esta estructura es discoidal y en las de *Haemulon* globoso.

47. *Quilla ventral del quinto ceratobranquial estrecha (0) ó expandida (1)*. Este ceratobranquial (quinto) está modificado a manera de lámina triangular recubierta de dientes cónicos y molariformes. Este par de ceratobranquiales unidos forma lo que se denomina mandíbula faríngea inferior. Esta mandíbula además es funcionalmente una sola estructura adherida del basicráneo por los músculos dorsales modificados del arco branquial. Esta placa faríngea presenta una quilla mediana ventral que es continua con una rama o brazo posterior. *A. pacifici*, *P. macracanthus* y *G. luteus* presentan esta quilla ventral expandida o gruesa.

48. *Brazos posteriores del quinto ceratobranquial largos (0) ó cortos (1)*. Los brazos cortos están relacionados con la quilla gruesa, así las únicas especies que mostraron brazos cortos fueron *A. pacifici* y *G. luteus* y a su vez presentaron la quilla expandida, aunque que *P. macracanthus* tiene brazos largos y quilla expandida. Estos brazos aportan el área de adherencia y soporte a los músculos *obliquus dorsalis posterior* y al *adductor 5*.

49. *Disminución progresiva del grosor del glosohial desde su extremo anterior hasta el posterior (0) disminución sólo hasta la mitad de la estructura (1)*. Este hueso tiene forma trapezoidal, forma parte de la base ósea de la lengua. Se relaciona posteriormente con el primer basibranquial de los arcos branquiales y

con la parte ventral del basihiel. En todas las especies analizadas, excluyendo a *A. taeniatus* y *A. virginicus*, se presentó una disminución progresiva del grosor de este hueso desde su porción anterior a la posterior.

50. *Hipurales 1 y 2 fusionados completamente (0) no fusionados con un espacio interóseo evidente (1)*. El complejo hipural está formado por las tres últimas vértebras de la columna que sirven de soporte a la aleta caudal. La fusión completa entre los hipurales 1 y 2 es evidentemente la característica mas común dentro de las especies de Haemulidae aunque en *A. caesius*, *A. interruptus*, *A. moricandi*, *A. surinamensis* y *P. panamensis* se observó un espacio entre ellos.

51. *Espacio entre el parahipural y la espina hemal 2, amplio (0) ó estrecho (1)*. El espacio existente entre el parahipural y la espina hemal 2 es considerablemente mayor en la mayoría de las especies analizadas, solamente en *A. dovii* y *A. pacifici* este espacio fue estrecho. El estado de este carácter no fue determinado para *P. macracanthus*.

52. *Primera espina hemal ubicada en la vértebra 12 (0) 11 (1)*. La primera espina hemal constituye el límite entre las vértebras precaudales y las caudales, la cual se presentó en la vértebra número 11 en todas las especies de *Anisotremus*, *O. reddingi* y *P. panamensis*. Mientras que en *Haemulon* y *G. luteus* se presento en la 12. Este carácter al igual que el anterior no fue codificado para *P. panamensis*.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO.

El análisis de parsimonia para este conjunto de datos arrojó dos árboles mas parsimoniosos cuya única diferencia fue la relación entre las especies *A. dovii*, *A. pacifici* y *G. luteus*. El hecho que *Genyatremus luteus* se anide dentro del género *Anisotremus*, es uno de los resultados más llamativos, poniendo en duda la monofilia de este taxón.

La descripción de los estados de los caracteres que permiten definir los nodos del árbol se explican a continuación y se pueden observar de manera gráfica en la figura 10.

En la base del árbol se encuentra el género *Haemulon* sin compartir ningún carácter sinapomorfico con las demás especies. La siguiente rama *Pomadasys* – *O. reddingi* – *Anisotremus* – *Genyatremus*, se define por la presencia de una protuberancia del mesetmoides en su porción posterior, sinapomorfia (32).

Al género *Pomadasys* lo caracteriza la presencia de un proceso postarticular del angular, carácter sinapomorfico (8); cresta parietal bien desarrollada (37); y cámara auditiva abombada (40). Estos dos últimos caracteres, aunque presentan el mismo estado en esta rama, son homoplásicos al exterior de este grupo.

El género *Orthopristis* representado por la especie *O. reddingi*, se puede considerar el grupo fraterno del clado *Anisotremus* – *Genyatremus*, lo cual fue soportado tanto por el índice de decaimiento, como por las técnicas de remuestreo siendo 96% y 94% tanto para bootstrap como para jackknife respectivamente (figura 6).

Las siguientes cinco sinapomorfias permiten definir este clado: (11) Canal sensorial del lacrimal casi completamente cerrado; (15) Proceso maxilar del palatino curvo; (18) Lámina posterior del metapterigoides con una extensión triangular en porción dorsal; (22) Articulación del interhial con una proyección posterior; (45) Otolito (sagita) sin una depresión dorsal.

Cuatro sinapomorfias soportan el clado *Anisotremus* + *Genyatremus luteus*, estos caracteres son: (1) Proceso ascendente y proceso maxilar de la premaxila formando un ángulo mayor o igual a 90°; (3) Proceso caudal de la premaxila puntiagudo; (5) Dentario robusto; y (9) Angular más alto que largo. Así mismo las siguientes cuatro homoplasias internas: (13) Proceso dorsal del interopérculo, cambio de estado solo en *A. caesius*; (16) Proceso etmoides del palatino, diferente estado en *A. pacifici* y *A. surinamensis*; (20) Forma del simpléctico; y (41) Quilla ventral del parasfenoides, estado del carácter no compartido ni en *A. scapularis* ni en *A. pacifici*.

Dentro del grupo *Anisotremus* + *Genyatremus* se observa una rama basal conformada por las especies *A. dovii*, *A. pacifici* y *G. luteus*, la cual esta soportada por dos sinapomorfias: (34) unión entre el etmoides lateral (paretmoides) y el frontal no evidente en vista dorsal y (48) Brazos posteriores del quinto ceratobranquial cortos. Además poseen dos caracteres homoplásicos. Lacrimal en forma de trapecio (10) característica que comparten con *H. steindachneri* y la quilla ventral del quinto ceratobranquial es expandida estado 1 del carácter (47), el cual es igual en *P. macracanthus*.

Al interior de este grupo el estrecho espacio entre el parahipural y la espina hemal 2 (sinapomorfia del carácter 51), es lo que separa el par *A. dovii* – *A. pacifici* de *G. luteus*.

Entre el conjunto de caracteres elegidos en este trabajo no hubo ninguna sinapomorfia que pudiera definir la siguiente rama donde se agrupan las restantes especies de *Anisotremus*. El carácter (24) aunque homoplasico presenta un estado único al interior de este clado, aunque compartido con *H. bonariense*.

El canal sensorial del lacrimal parcialmente cerrado (11), es la sinapomorfia que define al grupo de (*A. scapularis* (*A. virginicus* - *A. taeniatus*), (*A. interruptus*, (*A. surinamensis*, (*A. moricandi* - *A. caesius*))))). A su vez la cresta parietal bien desarrollada a manera de expansión alar (37), es característica de este grupo aunque es un estado compartido con las especies de *Pomadasys*.

La sinapomorfia (39) proyección lateral media del esfenotico larga, es una característica única que permite definir el clado ((*A. virginicus* - *A. taeniatus*), (*A. interruptus*, (*A. surinamensis*, (*A. moricandi* - *A. caesius*))))). Este clado también comparte una proyección lateral media del esfenótico puntiaguda (38), con especies acomodadas fuera de este grupo como *A. pacifici* y *H. steindachneri*.

El clado *A. virginicus* – *A. taeniatus* se encuentra definido por una sinapomorfia (49) y dos caracteres compartidos (20) y (28). El carácter sinapomorfico es una disminución progresiva del glosohial desde su extremo anterior, solo hasta la mitad de la estructura. El carácter (20) simpléctico en forma de bastón es una característica que comparten este par de especies con *O. reddingi* y las especies de *Pomadasys*. El carácter (28) tiene que ver con la presencia de líneas, patrón que comparten *A. virginicus* – *A. taeniatus* con *A. moricandi*.

La rama conformada por (*A. interruptus*, (*A. surinamensis*, (*A. moricandi* – *A. caesius*))) no contiene sinapomorfias que la definan, aunque posee tres caracteres compartidos entre todos ellas y algunas especies dispuestas fuera de este clado. Caracter (26) menos de 55 escamas en la línea lateral, condición que comparten con la pareja *A. dovii* – *A. pacifici*, las especies de *Pomadasys* y las de *Haemulon*. (27) 9 ó menos hileras de escamas entre la aleta dorsal y la línea lateral. Todas las especies analizadas a excepción de *A. taeniatus*, *A. virginicus*, *A. scapularis* y *A. davidsonii* presentaron este estado de carácter. Por último, el carácter (50) hipurales 1 y 2 no fusionados presentando un espacio interóseo, espacio también presente en *P. panamensis*.

La especie *A. surinamensis* comparte junto con *A. moricandi* y *A. caesius*, una cresta supraoccipital cuya altura es igual o menor a la órbita ocular, condición también presente en las especies *A. dovii* – *A. pacifici*, *G. luteus*, *Pomadasys* y *Haemulon*.

Finalmente el clado constituido por *A. moricandi* y *A. caesius*, que comparte el estado del carácter (7) tabiques sobre la porción ventral del dentario delgados con las especies de *Pomadasys* y *Haemulon*. A su vez, en este par de especies la cresta ósea paralela a la cresta suproccipital está conformada sólo por el parietal, (36) carácter notablemente variable dentro las especies analizadas. Por ultimo carácter (40) el cual es la presencia de una cámara auditiva amplia, presente en esta rama y también en *A. pacifici* y las especies de *Pomadasys*.

RESULTADOS DE PARSIMONIA DE ENDEMISMOS.

Para este análisis se categorizó la distribución actual de las especies asignándolas a las regiones y provincias zoogeográficas de Briggs (1974). Este arreglo produjo cinco árboles mas parsimoniosos de 22 pasos y un IC= 0.727, IR= 0.800, RC= 0.582, los cuales se observan en la figura 7.

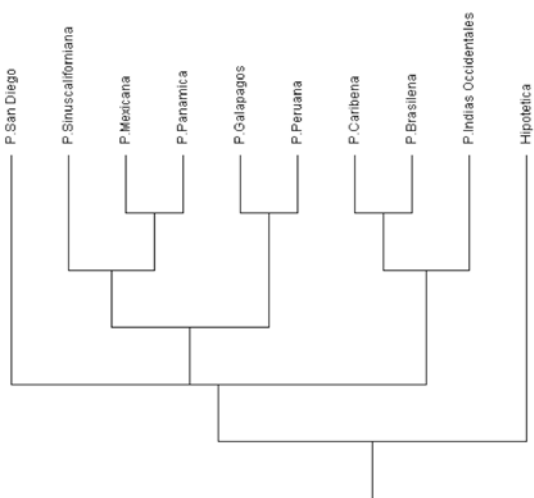
Las diferencias entre estas topologías radican en la posición de algunas provincias dentro de la rama constituida por la región de Pacífico oriental. En la topología A se muestra una tricotomía entre las ramas constituidas por la provincia de San Diego, las restantes provincias pacíficas y la rama de la región del Atlántico occidental. La topología B es la misma del árbol de consenso que se describe mas adelante. La topología C exhibe un tricotomía entre la rama conformada por las provincias Peruana y de Galápagos, la rama de las demás provincias pacificas y la rama de la región del Atlántico occidental. En la topología D, los diferentes nodos aparecen resueltos, sin embargo el clado constituido por las provincias Peruana y de Galápagos aparenta ser el grupo fraterno, del clado conformado por las restantes provincias pacificas separando la región del Pacífico en dos ramas bien definidas. Por ultimo, en la topología E se observa la misma tricotomía del caso A, sin embargo las relaciones internas varían dentro de la rama conformada por las provincias pacificas excluyendo a la de San Diego. Las provincias Peruana y de Galápagos ya no conforman un clado común sino que esta ultima aparece como la provincia hermana de todas las demás seguida por la provincia Peruana.

Las relaciones entre las provincias Sinuscaliforniana (= Cortés), Mexicana y Panámica no varia entre las diferentes topologías. Al igual que las ramas internas

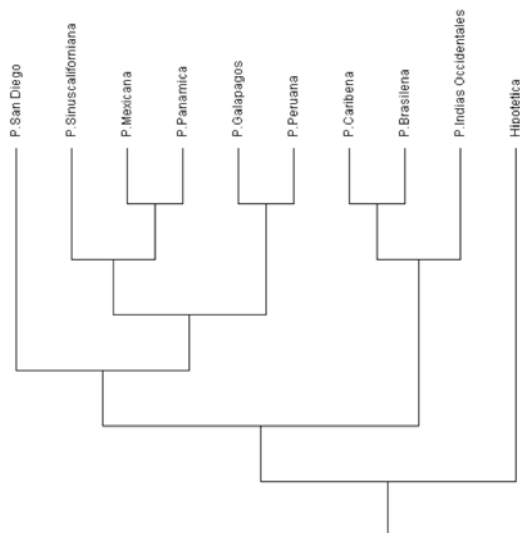
dentro de la región del Atlántico occidental, las cuales permanecen igual en todas las topologías.

El árbol de consenso se calculó empleando la fórmula de mayoría, conservando aquellos grupos con mas del 40% de las frecuencias de todas las biparticiones observadas. En el árbol de consenso (figura 8) se observa como existen dos ramas bien definidas, correspondientes a las regiones geográficas Pacífico oriental (PO) y Atlántico occidental (AW). Dentro del clado Pacífico (PO), la provincia de San Diego aparece como una rama poco relacionada con el grupo de las demás provincias del Pacífico. Esta área se constituye a su vez por dos ramas. Una, conformada por las provincias Peruana y Galápagos y la otra por las Sinuscaliforniana, Mexicana y Panámica, siendo estas dos últimas las que evidencian mayor cercanía entre sí.

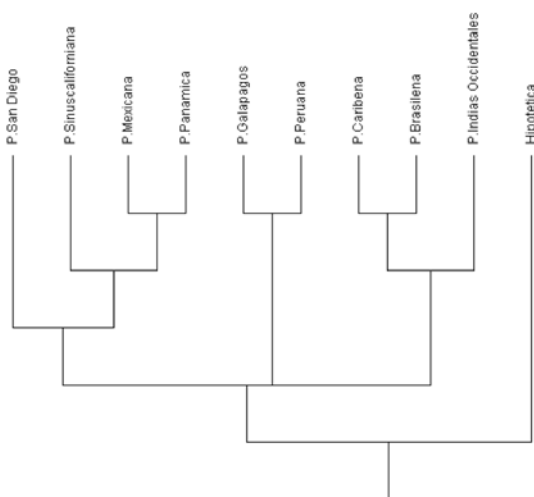
En la rama atlántica la provincias Caribeña y Brasileña demuestran mayor cercanía entre si, que con las Indias Occidentales. En la figura 9 se observa el árbol de consenso con las especies como descriptoras de las ramas.



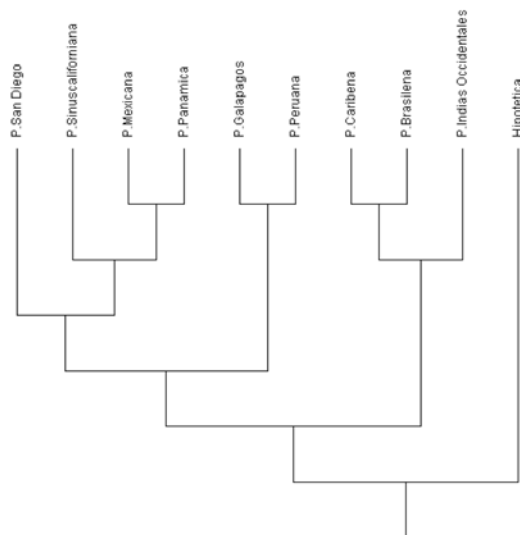
A



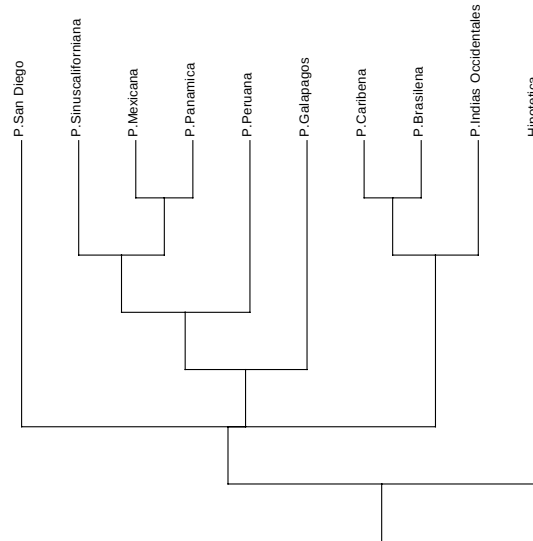
B



C



D



E

Figura 7. Cinco árboles mas parsimoniosos calculados mediante el método de búsqueda de rama y enlace para las relaciones entre las provincias zoogeográficas de (Briggs, 1974); 22 pasos y un IC= 0.727, IR= 0.800, RC= 0.582.

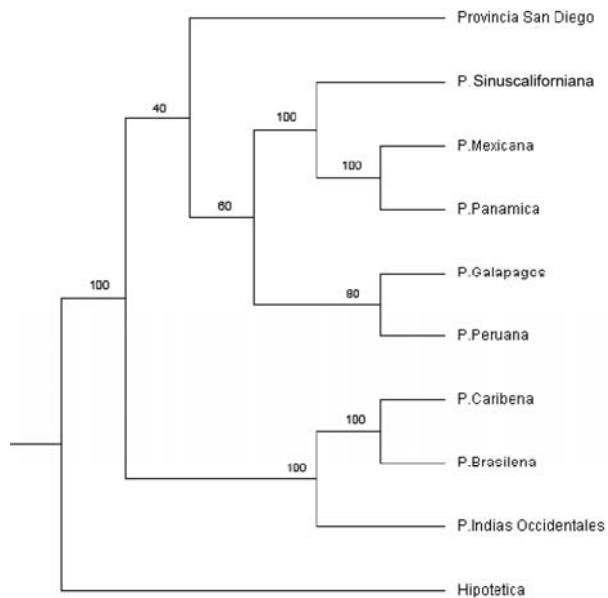


Figura 8. Árbol de consenso con la regla de mayoría del 40%, calculado mediante el método de parsimonia, para las provincias zoogeográficas de Briggs, 1974.

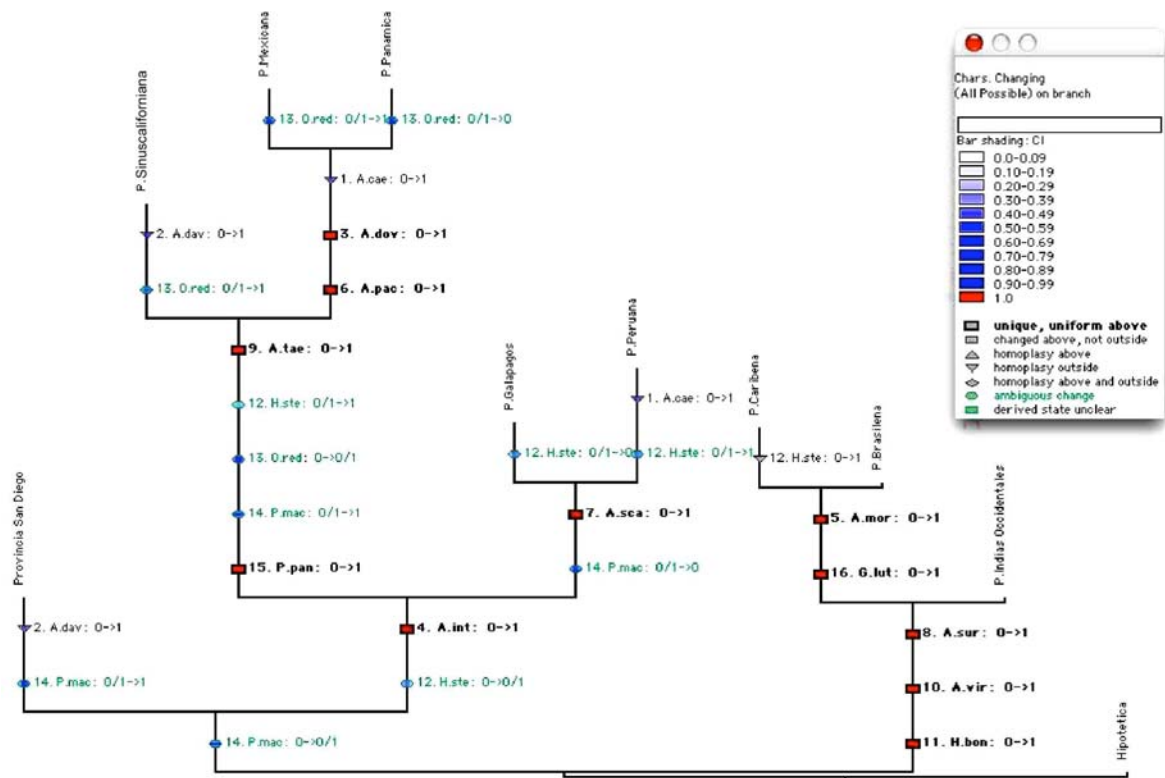


Figura 9. Árbol de consenso de las provincias zoogeograficas, indicando las especies como descriptoras de las ramas; en cuadros rojos las especies cuya distribución es sinapomórfica para la rama; en azul aquellas cuya distribución es homoplásica; al lado aparece el nombre de cada especie y la transformación de estado.

DISCUSIÓN.

Los datos de este análisis, constituyen la primera hipótesis de las relaciones filogenéticas de las especies que en la actualidad se encuentran asignadas al género *Anisotremus*. Los valores del índice de decaimiento en algunos de los clados sugieren que algunas relaciones pueden cambiar al incorporarse otro tipo de información. Es importante resaltar que el índice de consistencia está inversamente relacionado con el número de caracteres y el número de taxa terminales, lo cual lo convierte en un indicador no muy confiable al comparar con otros árboles con número de taxa terminales y caracteres diferentes. Mientras que el IR, el cual expresa la cantidad de sinapomorfias en el conjunto de datos y puede ser pensado como la proporción de similitudes en un árbol interpretadas como sinapomorfias, se considera como una mejor medida de soporte de los grupos internos que el CI (Siebert, 1992 En: Forey *et al.*, 1992).

Sin embargo, el árbol se resuelve de manera satisfactoria, con al menos dos tercios de las ramas soportadas por sinapomorfias estrictas (figura 10). Los bajos valores de decaimiento no son atípicos en las filogenias basadas en caracteres morfológicos, por lo que estos árboles son herramientas útiles para la elaboración de hipótesis más complejas para estudiar la evolución de los caracteres dentro de los grupos (Day, 2002).

En este trabajo se analizaron 52 de un total de 77 caracteres considerados originalmente, número (52) que se consideró suficiente para poder establecer las relaciones filogenéticas preliminares del género *Anisotremus*. El número de caracteres necesarios para trazar filogenias es directamente dependiente de la

complejidad del sistema y del grupo de estudio y su aparente variabilidad evolutiva (Day, 2002).

La complejidad en el cráneo de los teleósteos, lo hace una de las estructuras que tiene gran potencial para el estudio de la variación entre caracteres. Sin embargo, existe alta correlación entre la complejidad de los caracteres analizados y el nivel taxonómico del grupo que se pretende evaluar; es decir, entre mayor número de taxa terminales se incluyan, y se pretendan generar relaciones a nivel específico, la complejidad necesaria de los caracteres para resolver este tipo de relaciones aumenta.

El complejo hipurico ha mostrado gran utilidad en este tipo de estudios. De acuerdo con Gosline (1960), la evolución de la estructura caudal en los teleósteos modernos es de una simplificación progresiva a partir de un complejo con numerosos huesos independientes, lo cual conduce a aceptar que en los haemúlidos se presenta un caso de esqueleto caudal poco especializado (Mago, 1961).

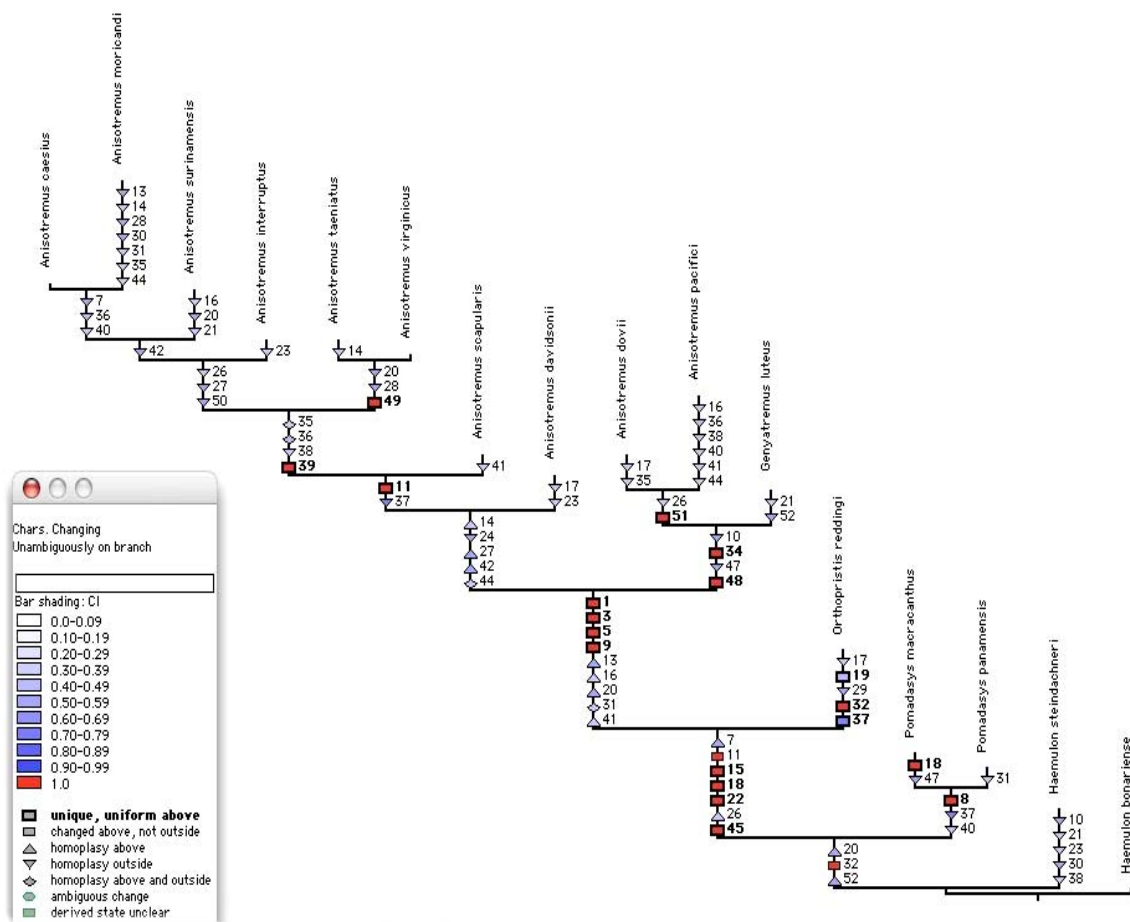


Figura 10. Hipótesis filogenéticas bajo máxima parsimonia (16 taxa y 52 caracteres). Método de búsqueda de rama y enlace; optimización acelerada de caracteres (ACCTRAN); en las ramas se observan aquellos caracteres que permiten definirlas, los cuadros rojos constituyen las sinapomorfias.

El primer resultado para analizar es la inclusión de la especie *Genyatremus luteus* dentro del género *Anisotremus*. El género *Genyatremus* se distingue de los demás de la familia por tener las membranas branquiales amplias unidas entre sí, formando una solapa que cubre toda la parte anterior del istmo, además por carecer de un poro alargado en el mentón situado en posición central (Cervigón,

1993), caracteres que parecen ser más autapomorfias que diagnósticos a nivel genérico.

En este estudio, se pone en evidencia la falta de validez taxonomica de este género como se encuentra descrito en la actualidad y se establece su cercanía con algunas especies basales de *Anisotremus*.

Si bien la evidencia osteológica es concluyente con respecto a la estrecha relación existente entre *Genyatremus luteus* y dos especies de *Anisotremus*, en favor de la estabilidad taxonomica, se hace necesario revisar más detalladamente este caso empleando más material y una mayor amplitud de caracteres, entendiéndose por amplitud la naturaleza de los mismos. Un análisis más detallado debe ser llevado a cabo antes de trazar conclusiones definitivas que permitan generar un nuevo arreglo taxonómico.

Al evaluar las cuatro sinapomorfias que permiten agrupar a *Anisotremus* + *G. luteus* se observa que todas ellas forman parte de la región oromandibular del branquiocraneo (figura 11).

Las adaptaciones relacionadas funcionalmente con los hábitos alimentarios, demuestran un posible ejemplo de coevolución *sensu* Brooks y McLennan, (1991), donde "los grados de asociaciones filogenéticas mutuas (coespeciación) y el grado mutuo de modificaciones (coadaptación) están íntimamente relacionados". Sin embargo, es importante recalcar que las asociaciones ecológicas no evolucionan de la misma manera que las especies; sino que más bien estas son adquiridas evolutivamente siguiendo la filogenia de las especies. Ya que en este clado las relaciones filogenéticas son evidentes las adaptaciones ecológicas no pueden considerarse un caso de convergencia evolutiva sino como se menciona anteriormente un caso de coevolución.

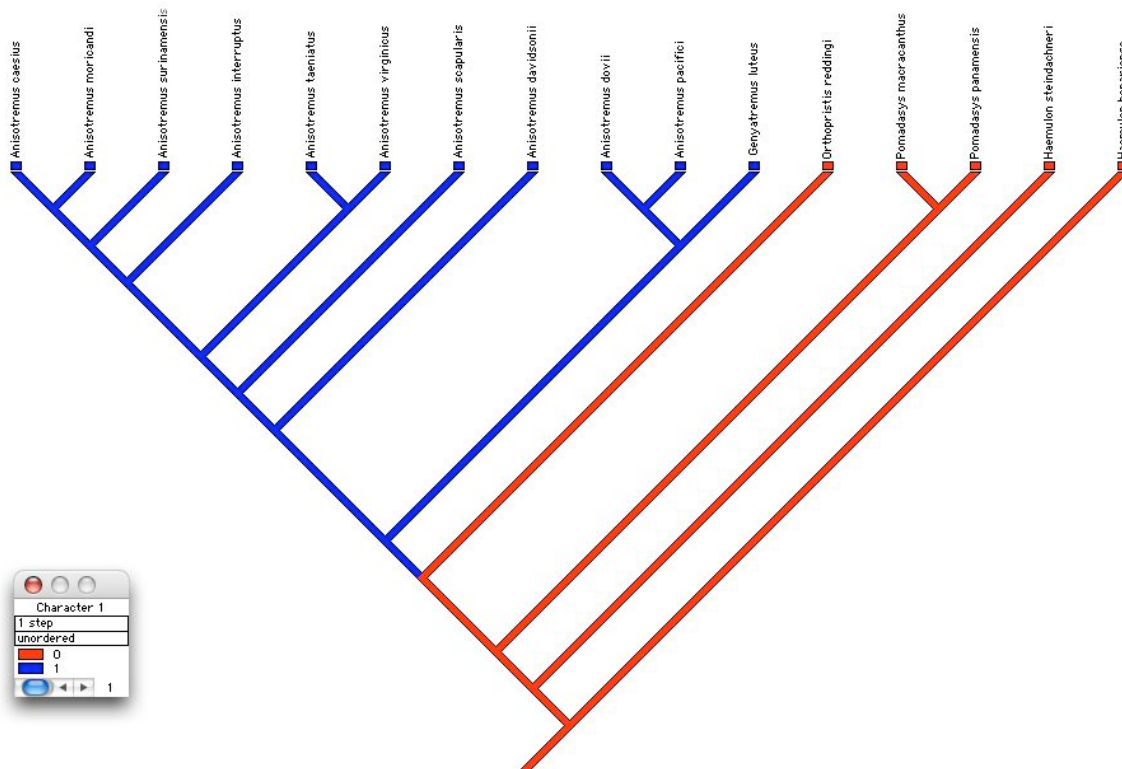


Figura 11. Cladograma indicando el trazo del estado de los caracteres 1, 3, 5 y 9; sinapomorfias estrictas de este clado.

Por lo tanto, es importante resaltar que la radiación adaptativa de este grupo se encuentra ligada, entre otras cosas, con una mayor especialización a nivel de estrategias de alimentación, que les ha ocasionado otra serie de modificaciones, con todas las implicaciones morfológicas y adaptativas que esto implica. Mucha de la diversidad en los sistemas alimentarios de los peces recae sobre la mecánica de captura de presas, la cual involucra las mandíbulas y la cavidad bucal (Wainwright & Bellwood, 2002; Wainwright & Richard, 1995).

Si bien en este trabajo no se contó con la representatividad total de los géneros contenidos de la subfamilia Haemulinae y no siendo el objeto de estudio establecer las relaciones intergenericas, se evidencia una marcada relación entre el complejo *Anisotremus* – *Genyatremus* con *O. reddingi*. Aunque la cantidad de sinapomorfias compartidas por ellas es notoria y el soporte del clado indicado por el índice de decaimiento y los valores de remuestreo son altos, asumir un parentesco fraterno entre ellos es apresurado. *A priori* pudiera existir una señal filogenética en estas relaciones, además parece estar en conformidad con lo propuesto por Mago (1961), quien tras estudiar ocho especies de hemúlidos representantes de diferentes géneros propone que *Orthopristis* y *Anisotremus sensu stricto* conforman un " *compacto natural* ". Sin embargo la falta de representatividad genérica no permite trazar una conclusión definitiva a cerca de esta relación, aunque la evidencia osteológica así lo sugiera.

Al interior de este complejo (*Anisotremus* + *Genyatremus*) se puede observar una rama bien definida conformada por (*G. luteus* (*A. dovii* – *A. pacifici*)). Este linaje contiene un alta carga de información ecológica asociada a él, ya que estas especies, a diferencia de sus congéneres presentan una preferencia marcada por

los fondos blandos, llegando a penetrar en estuarios y ríos como en el caso de *A. pacifici* y *G. luteus* (Robertson y Allen, 2002).

La conformación de este clado puede llegar a arreglos taxonómicos posteriores a nivel genérico con la inclusión dentro de *Anisotremus* a *G. luteus* o redescubrir a este último género y asignar a él a *A. dovii* y *A. pacifici*.

Este clado tiene una marcada diferenciación en el quinto ceratobranquial, el cual es mucho más robusto en este grupo, como lo indican los caracteres (47) y (48), (figura 12) lo que sugiere un cambio en la dureza de las presas, o bien una mayor proporción en la cantidad de presas duras en su dieta.

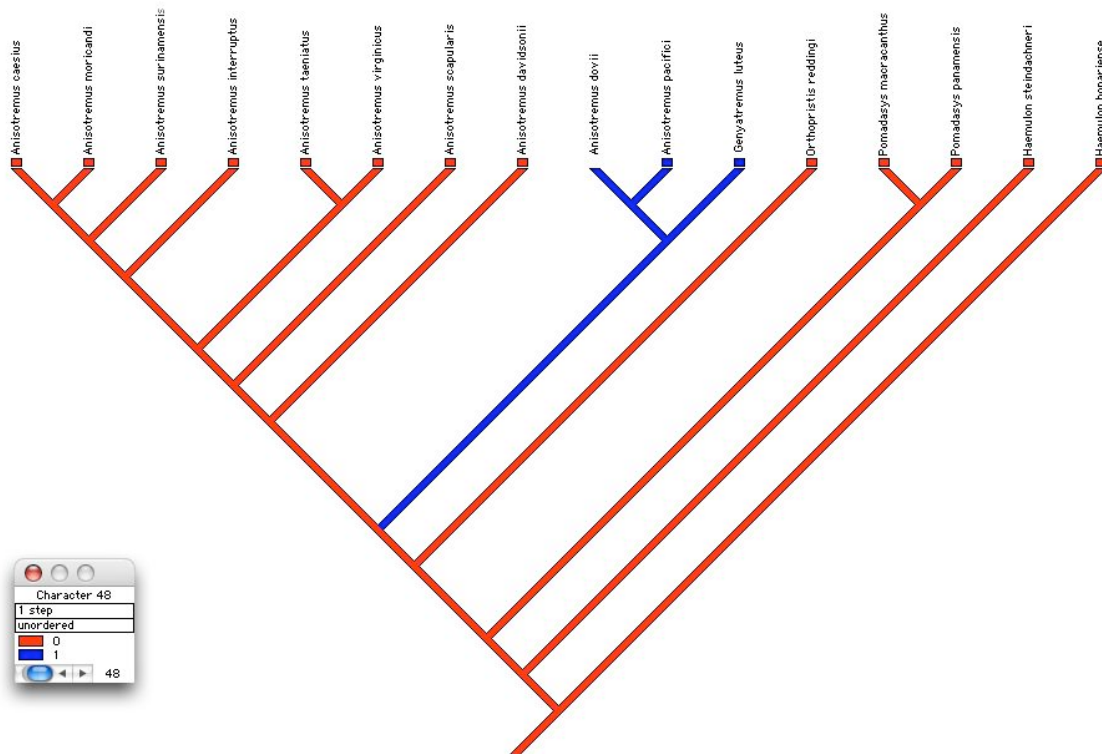


Figura 12. Cladograma indicando el trazo del estado del carácter 48; sinapomorfia estrictas de este clado.

En *A. surinamensis* la capacidad de procesar presas de considerable dureza se ve afectada por la limitante funcional de poseer mandíbulas faríngeas más livianas. Sin embargo, el moderado nivel de especialización para procesar presas duras presentado por esta especie, se logra mediante otros efectos como un mayor tamaño corporal y a un modesto incremento en el tamaño de los músculos y huesos que aumentan la fuerza en la mordida de la mandíbula faríngea (Grubich, 2003).

La diversidad íctica puede ser alterada de dos maneras diferentes por la mandíbulas faríngeas. Primero la presencia de un segundo par de mandíbulas en el sistema alimentario promueve una diversidad trófica, incrementando el ámbito de especializaciones tanto óseas como musculares. La mandíbula faríngea puede ser considerada como un eje independiente de diversidad morfológica sobre el cual diferentes linajes de peces han explorado durante su evolución (Yamaoka, 1978).

La segunda manera es que las mandíbulas faríngeas influyen la diversidad trófica es por el grado de complejidad estructural; este sistema involucra más de 12 elementos óseos y tiene influencia en al menos otros 15.

La independencia de las mandíbulas orales y las faríngeas ha permitido una autonomía en su evolución (Wainwright, en prensa), lo cual se observa en este grupo. Mientras en la aparición del complejo (*Anisotremus* – *Genyatremus*) aparecen una serie de modificaciones a nivel de las mandíbulas orales, la separación en particular del clado (*G. luteus* (*A. dovii* – *A. pacifici*)) de sus congéneres se basa entre otros caracteres en una diferenciación a nivel de las mandíbulas faríngeas.

Los taxa que se alimentan de animales con una estructura dura, tienen el músculo adductor de la mandíbula faríngea y la misma mandíbula más grande comparada con taxa cercanamente relacionadas, pero que no se alimentan de presas duras (Lauder, 1983; Grubich, 2003). El mayor tamaño de los músculos genera mayor estrés muscular, y por lo tanto la necesidad de un aumento de tamaño en los elementos óseos, lo cual favorece la capacidad de soportar mayores cargas (Wainwright, en prensa).

Existe una fuerte correlación entre la fuerza y tamaño de las mandíbulas faríngeas y el porcentaje de presas duras en la dieta (Wainwright, 1987; Wainwright, 1988), por lo cual se podría esperar que este grupo se alimente en mayor proporción de presas duras, aunque no se cuenta ni con los datos ni con la información para poder llegar a concluir nada al respecto.

Desafortunadamente no existen suficientes estudios comparativos en la función de la mandíbula o la diversidad trófica que permitan probar rigurosamente estas predicciones, a pesar de que existe evidencia circunstancial en algunos grupos (Wainwright, en prensa).

En relación a la rama conformada por las demás especies (*A. davidsonii* (*A. scapularis* (*A. taeniatus* – *A. virginicus*) (*A. interruptus* (*A. surinamensis* (*A. moricandi* – *A. caesius*))))), el índice de decaimiento de Bremer soporta relativamente bien la conformación de este clado, a pesar de que no se encontraron patrones definidos de caracteres o adaptaciones que lo definan. Algunas de las relaciones propuestas en el árbol de consenso (figura 5) para este clado no fueron fuertemente soportadas por las técnicas de remuestro como se evidencia en la figura 6.

La especie *A. davidsonii* aparece como la más basal y por lo tanto hermana de todas las demás. En la siguiente rama se separa *A. scapularis* del resto de los *Anisotremus* pertenecientes a este clado. La posición de estas especies con respecto a las demás representantes no es definitiva, ya que esta no se encuentra soportada según las técnicas de remuestreo con la regla del 50% de mayoría en la retención de los grupos. Por ésto resulta un tanto similar a aquel propuesto por Bernardi y Lape (2005), quienes, a pesar de estar enfocados principalmente en los tiempos y modos de especiación de *A. davidsonii*, proponen un arreglo filogenético parcial de algunas especies de *Anisotremus*, empleando la región control mitocondrial y en el primer intrón de la proteína ribosomal S7 (figura 13).

En este arreglo las especies (*A. virginicus* - *A. taeniatus*), y (*A. surinamensis* - *A. interruptus*) se agruparon juntas mostrando altos valores de bootstrapping siendo notoriamente mayores aquellos del primer par 100% contra 62% del segundo caso. *A. scapularis*, constituye la rama fraterna de las demás especies de *Anisotremus* muestreadas. Y su especie focal *A. davidsonii* se encontró como el taxón hermano del clado ((*A. virginicus* – *A. taeniatus*) (*A. surinamensis* – *A. interruptus*)). Sin embargo, estas dos últimas relaciones estuvieron débilmente soportadas por los datos de esos autores.

Esta relación no puede del todo asegurarse tampoco en el presente trabajo, aunque la evidencia ósea señala, a diferencia de la molecular, a *A. davidsonii* como la especie fraterna de las demás y apunta a la cercanía de *A. scapularis* con el clado que contiene a las especies ((*A. taeniatus* - *A. virginicus*) (*A. interruptus* (*A. surinamensis* (*A. moricandi* – *A. caesius*))))).

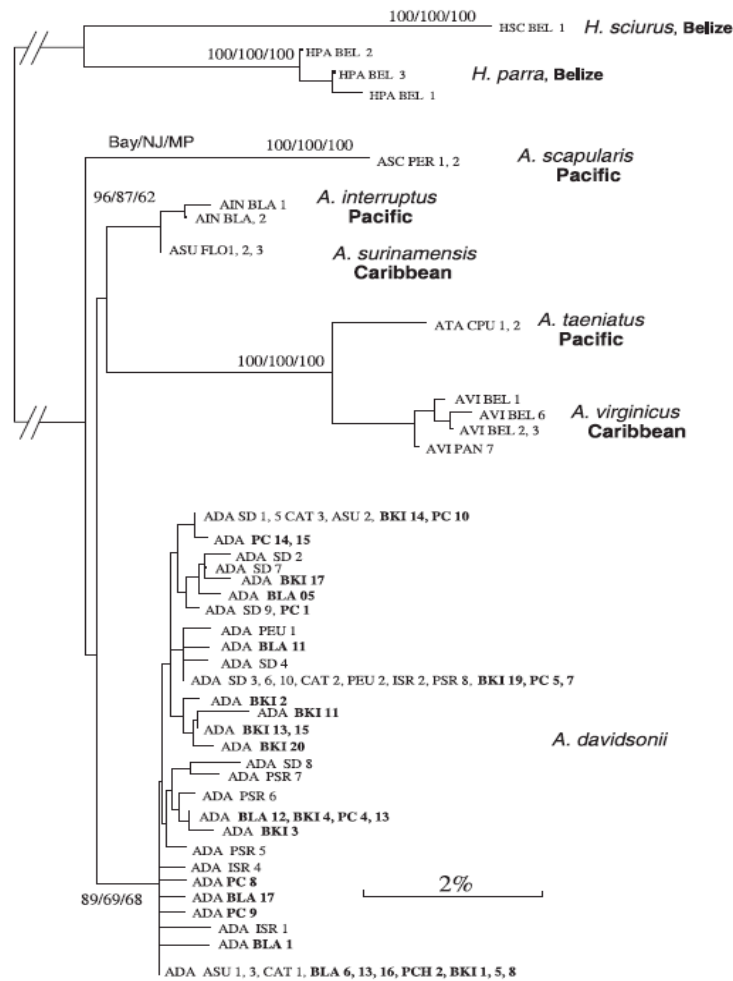


Figura 13. Filogenia molecular, basada en el primer intron de la proteína ribosomal S7 usando el método del vecino más cercano. Los valores de remuestreo se observan sobre las ramas. Tomado y modificado de Bernardi y Lape (2005).

Al comparar el árbol obtenido por Bernardi y Lape (2005) con el propuesto en este trabajo se observan muchas similitudes, a pesar de que esos autores no disponen de la totalidad de especies pertenecientes a este taxón. Tanto la evidencia molecular como la osteológica concuerdan en la estrecha cercanía existente entre

las especies *A. virginicus* – *A. taeniatus*; en ambos trabajos existe un fuerte soporte de la rama inferida tanto en las técnicas de remuestreo como en el índice de decaimiento.

Este par de especies, al igual que el par constituido por *A. surinamensis* y *A. interruptus*, entre muchos otros fueron considerados como especies geminadas según Jordan (1908). Trabajo a partir del cual muchos otros autores (e.g., Thomson *et al.*, 2000) han seguido asumiendo este hecho después de casi un siglo, basados únicamente en la morfología externa.

El peligro de incluir una especie en el par incorrecto aumenta como los espacios entre los linajes, lo cual conduce a pensar que los supuestos pares geminados pueden llegar a ser menos de lo pensado. Así, entre más grande sea el grupo y mayor cantidad de pares de especies transistmicas sean asumidos, mayor es el riesgo de que estas afiliaciones sean incorrectas. Otro error común es asumir una separación simultánea de todos los pares. Las especies a cada lado del istmo pudieron haber sido separadas por la misma barrera, pero la interrupción final del flujo genético pudo no haber ocurrido al mismo tiempo (Lessios, 1998).

La evidencia osteológica aportada sumada, con la evidencia genética permite confirmar que el clado constituido por *A. taeniatus* y *A. virginicus* constituye un verdadero par de especies geminadas o transistmicas con todas las consecuencias biogeográficas que esto implica.

Los resultados encontrados por Bernardi y Lape (2005) en cuanto a los tiempos de especiación entre los dos pares de especies transistmicas propuestas desde Jordan (1908) para el género *Anisotremus* son inconsistentes con un solo evento vicariante. Es por eso que esos autores se ven abocados a proponer tres posibles

hipótesis de la causa de esta diferencia temporal en el proceso de especiación:

La primera se atribuye a diferencias ecológicas entre las especies. Una proto especie (ancestro *A. virginicus* – *A. taeniatus*) pudo habitar aguas más profundas y por lo tanto separarse primero, lo cual concuerda con lo propuesto por Ekman (1953), quien argumenta que las especies de aguas más profundas pudieron haberse separado mucho antes que aquellas que habitaban aguas someras. La otra proto especie (ancestro *A. surinamensis* – *A. interruptus*) pudo habitar aguas más someras viviendo o cumpliendo parte de su ciclo vital en el manglar, hábitat bastante común en la ultima fase del cierre total del istmo. Sin embargo, esta hipótesis parece poco probable sabiendo que las especies *A. surinamensis* y *A. interruptus*, sobre todo esta última, habita actualmente islas oceánicas sin ninguna cobertura ni actual ni ancestral de manglar. Lindeman *et al.* (1998) estipularon que no se ha comprobado hasta el momento el uso forzoso o la dependencia con los ambientes costeros lagunares por parte de estas especies, lo cual no indica que no los puedan usar eventualmente, pero no de manera obligatoria. De haber tenido una fuerte influencia en su proceso de especiación, de seguro podrían observarse rastros ecológicos de dicha afinidad, como es el caso de otras especies (e.g. *A. dovii*, *A. pacifici*, *G. luteus*).

La segunda alternativa es que existen tasas de sustitución diferentes entre los pares de especies. Esta hipótesis, aunque probable, es menos acertada considerando la cercanía filogenética entre estas especies.

Finalmente y quizás la hipótesis más probable, es que el par de especies más cercanas (*A. surinamensis* - *A. interruptus*) divergió más recientemente que 3 a 3.5 millones de años, a través de una brecha marina pleistocénica del istmo

Centro Americano en el área de Panamá aproximadamente hace 2 millones de años (Coates y Obando, 1996 En: Banford *et al.*, 2004). Es posible que las fluctuaciones en el nivel del mar durante los últimos 3 m.a. hayan podido inundar de agua salada las partes más bajas del istmo, y aunque estas brechas fueran limitadas en extensión y duración pudieron permitir el intercambio genético, afectando la evolución de algunos pares de especies (Lessios, 1998). Alguna evidencia limitada basada en foraminíferos sugiere que "incipientes uniones litorales-neríticas" pudieron haber ocurrido hace aproximadamente 1.8 m.a (Crouch and Pong, 1979 y Keller *et al.*, 1989 En: Lessios 1998).

Lessios (1998), por su parte, concluye que existe la posibilidad de diferentes tiempos en la interrupción del flujo genético, debido a diferencias en el modo de dispersión, preferencias del hábitat, tolerancias fisiológicas, y/o vagilidad tanto de adultos como de larvas.

En este trabajo las dos especies *A. interruptus* – *A. surinamensis* no conforman una rama exclusiva, y se agrupan formando un clado con la rama compuesta por *A. moricandi* – *A. caesius*, siendo *A. interruptus* la mas basal seguida de *A. surinamensis*, aunque esta posición no se encuentra fuertemente soportada por los valores de remuestreo (figura 6). Los caracteres empleados no fueron suficientemente informativos para poder resolver de manera definitiva las relaciones al interior de este clado.

Anisotremus moricandi y *A. caesius* conforman la rama terminal del cladograma, lo cual indica que son más derivadas dentro del género según la evidencia ósea. Sin embargo, no existen sinapomorfias estrictas que permitan definir esta clado. Estas especies se caracterizan por ser las más pequeñas del genero, distribuyéndose *A.*

caesius en el Pacífico y *A. moricandi* en el Atlántico. Al parecer este par de entidades requieren de un estudio más detallado para poder comprobar si se trata de otro tipo de especiación transistmica o por el contrario solo convergencia evolutiva, ya que no fue posible distinguir caracteres derivados exclusivos que las definan como geminadas.

A. moricandi se caracteriza por presentar una morfología y una coloración típica de otras especies del género o de la familia en periodo juvenil (figura 14), lo cual es el resultado de una retención en el adulto del patrón juvenil (Acero y Garzón, 1982). Esta retención se denomina pedomorfosis y significa que el adulto descendiente se asemeja a la morfología juvenil ancestral. El caso extremo es un adulto que no se distancia del todo de una morfología juvenil (Zelditch *et al.*, 2004). Los cambios en las trayectorias ontogenéticas producen novedades morfológicas, y no solamente que los descendientes se parezcan a sus antecesores en un estado particular de su desarrollo. Existen muchas perturbaciones heterocrónicas y aunque el gigantismo o el enanismo no son usualmente consideradas entre estas sí pueden ser incluidas como parte de un todo (Zelditch *et al.*, 2004).

De ahí que el tamaño, así como el patrón de coloración, y quizá otro tipo de retenciones en otras estructuras, pudieron haber ocasionando el posterior proceso de especiación como lo demuestran Zelditch *et al.* (2004) para algunas especies del género *Serrasalmus*.

Sin embargo, esta posibilidad necesita ser probada empleando otro tipo de herramientas y la evidencia aportada es simplemente circunstancial y carece de datos y de análisis que permitan llegar a conclusiones definitivas.



A



B

Figura 14. A. Fotografía de *Anisotremus moricandi* en estado adulto; B. *A. virginicus* en estado de transición entre juvenil y adulto. Tomadas y modificadas de Froese y Pauly, 2005.

Por otro lado *A. caesius* puede confundirse con ejemplares de tallas pequeñas de *A. interruptus* (figura 15), aunque su taxonomía está claramente resuelta. La evidencia morfológica pudiera sugerir alguna relación entre estas dos últimas especies, relación que se evidenció al pertenecer las dos al mismo clado terminal aunque no de manera fraterna.



A



B

Figura 15. A. Fotografía de *Anisotremus caesius*; B. Fotografía de *Anisotremus interruptus*. Tomadas y modificadas de Froese y Pauly, 2005.

BIOGEOGRAFÍA.

El género *Anisotremus* incluye, por lo general, especies bentónicas, que habitan fondos duros, a excepción de *A. dovii* y *A. pacifici*, que tienen preferencia por fondos blandos, lodosos inclusive, condición que comparte *Genyatremus luteus*; *A. pacifici* incluso penetra en estuarios y ríos (Robertson y Allen, 2002). La habilidad para invadir el agua dulce requiere novedades evolutivas, sin embargo una vez estas novedades aparecen dentro de un clado, la invasión a estos ambientes puede ocurrir de modo repetitivo. La divergencia ocasionada por penetrar a estos ambientes refleja demandas en el régimen depredatorio, disponibilidad de alimento, locomoción y mejoría sensorial (Lee y Bell, 1999).

Las especies de *Anisotremus* habitan en aguas costeras someras y se alimentan de invertebrados móviles como anélidos, moluscos, crustáceos y algunos peces pequeños. Incluso *A. surinamensis* se alimenta de manera ocasional de la especie de erizo *Diadema antillarum* (Jordan y Evermann, 1896-1900; Böhlke y Chaplin, 1968; Robins y Ray, 1986; Cervigón, 1993; Hoese y Moore, 1998; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Lindeman, 2004). Sus hábitos en general están muy relacionados con el ambiente costero, sin embargo en el Pacífico oriental tropical se encuentran varias formas en islas oceánicas. Todas las especies de este género son desovadoras pelágicas y según lo poco publicado al respecto, en su mayoría en época de verano (Watson y Walker 1992; Lindeman *et al.*, 2000; Robertson y Allen, 2002). Tanto huevos como larvas son pelágicos (Johnson, 1983). Las larvas tienen un estadio pelágico aproximado de 15 a 22 días de las especies del Atlántico (Lindeman *et al.*, 2000); para las del Pacífico sólo se destaca el trabajo

de Watson y Walker (1992), quienes, a pesar de describir el desarrollo larval de *A. davidsonii*, solo señalan las tallas pero no tiempos de duración. Sin embargo, Bernardi y Lape (2005) mencionan que *A. davidsonii* permanece en este medio de 40 a 50 días. Lindeman *et al.* (1998) mencionan que varias especies tanto de Lutjanidae como de Haemulidae, incluyendo *Anisotremus surinamensis* y *A. virginicus*, son peces que emplean de manera oportunista el hábitat a la hora del asentamiento de la larva, por lo que no requieren de un sustrato en particular. Esto constituye una ventaja a la hora de colonizar nuevos ambientes. Además no se ha comprobado hasta el momento la dependencia con los ambientes costeros lagunares por parte de estas especies, lo cual no indica que no incursionen en ellos, pero quizá no de manera obligatoria.

De las siete especies de *Anisotremus* del Pacífico oriental, cuatro se encuentran en las islas oceánicas y, de ellas, sólo una está presente en todas (*A. interruptus*). Castro-Aguirre *et al.*, (1999), registran tres especies de *Anisotremus* dentro de ambientes mixohalinos mexicanos (*A. dovii*, *A. surinamensis* y *A. virginicus*), de ellas solo *A. dovii* pertenece a la cuenca del Pacífico oriental tropical, que habita fondos blandos y hasta el momento no ha sido registrada en ninguna isla del Pacífico. Lo mismo sucede con *A. pacifici*, la cual no fue citada por Castro-Aguirre *et al.*, (1999), aunque comparte muchas características en cuanto a sus preferencias del hábitat con *A. dovii*, incluso se conoce que penetra en ambientes oligohalinos (Allen y Robertson, 1994). Es posible que la condición de penetrar en este tipo de ambientes se hace necesaria durante algún periodo de su vida y por lo tanto no le ha permitido ocupar los espacios insulares que han colonizado sus congéneres.

La otra especie que no se encuentra en las islas oceánicas del Pacífico oriental es *A. davidsonii*, lo cual se podría atribuir a su patrón de distribución antitropical.

El Pacífico oriental se caracteriza por ser una cuenca bastante dinámica con corrientes poco estables comparadas con las de otras regiones. Está sujeto a numerosas zonas de surgencia, cambios en las zonas tropicales de convergencia además del Fenómeno de El Niño. Este alto dinamismo en los patrones de circulación favorecen el flujo genético periódico entre el continente y las islas oceánicas (Muss *et al.*, 2001).

Si bien los adultos de *Anisotremus* podrían no ser capaces de cruzar esta barrera, es probable que sus larvas sí. Muchos organismos marinos presentan una alta fecundidad y producen abundante progenie, la cual sufre una alta mortalidad mientras pasa de sus primeros estadios hasta su asentamiento (Houde y Zastrow, 1993). Sin embargo, es durante este período durante el cual algunos grupos de peces pueden alcanzar regiones geográficas, imposibles para los adultos. Es obvio que el grado de habilidad dispersora desempeña un papel fundamental en el ámbito final de distribución de las especies, especialmente de aquellas con estadios larvales pelágicos (Victor, 1991).

Las condiciones anteriores deben conjugarse para tratar de explicar la distribución de algunas especies de *Anisotremus* en las islas del Pacífico oriental. Debido a la naturaleza volcánica, edad de las islas y de los taxones, la hipótesis más acertada para explicar la actual distribución de aquellas especies es la dispersión (posiblemente larval). La actual distribución de muchas especies es el resultado de haber sido exitosas en el establecimiento, donde los adultos aprovechan los

habitats disponibles y emplean el océano circundante para completar su ciclo de vida (Planes, 2002).

El amplio ámbito de distribución en el Atlántico puede ser más complejo mezclando tanto eventos vicariantes como de dispersión, ya que la formación del Caribe y de todo el arco Antillano fue debido a fenómenos de tectónica.

Las Antillas se desplazaron sobre el proto-Caribe, a través del hasta entonces inexistente istmo de Panamá, desplazándose del Pacífico hasta el Atlántico donde Cuba hizo impacto con la península de la Florida y la Española pasó a ocupar su lugar actual. Esta placa transportó consigo buena parte de la fauna y creó puentes de islas con distancias relativamente cortas durante varios períodos de tiempo (Kerr y Tarney, 2005).

Para el caso del Atlántico, tanto *Anisotremus surinamensis* como *A. virginicus* están distribuidas a todo lo largo de las islas del Caribe y de la plataforma continental tanto de Norte, Centro y Sur América. En este caso es *A. moricandi* la que se encuentra asociada a ambientes de tipo continental con alta turbidez y en aguas muy someras. Al parecer evita las aguas claras, así como condiciones insulares y bajas salinidades (menos de 30‰) (Acero y Garzón, 1982). Su distribución es restringida a pequeñas áreas con bastante influencia humana, lo cual la ha hecho merecedora del estatus de la UICN de especie vulnerable por Mejia y Acero (2002).

Por ultimo, los procesos que han llevado al género *Anisotremus* a ocupar los ambientes y los ámbitos geográficos actuales son evidencia de eventos tanto vicariantes como dispersalistas, lo cual coincide con lo propuesto por Erwin (1971,

1981 En: Brooks 2005), quien propuso la hipótesis de pulso de los taxones, como un modelo que incorpora tanto la dispersión como la vicarianza.

Tanto el modelo de pulsos como el de ciclos, asumen que las especies y sus adaptaciones se originan en «centros de diversificación» y que su distribución periódicamente fluctúa alrededor de un área continua y más estable. Esta dispersión biótica puede ser interrumpida por la formación de barreras, produciendo episodios de microevolución vicariante. El rompimiento de estas barreras puede a su vez producir nuevos episodios de expansión biótica. Los ciclos ocurren sobre períodos de tiempo cortos, «tiempo ecológico», que involucran especies que se dispersan de manera activa y colonizan nuevas áreas durante estos episodios de expansión, luego contraen sus ámbitos durante períodos de contracción de hábitat, sin producir nuevas especies. Los pulsos, en cambio, ocurren sobre períodos de tiempo largos, «tiempo evolutivo», y están caracterizados por una dispersión a lo largo de un amplio frente durante la expansión a hábitats disponibles, cuando se rompen barreras existentes. Durante esta fase de expansión diferentes especies dentro de la biota encuentran heterogeneidad geográfica adicional, incluyendo contracciones de ámbito (Brooks, 2005).

Por lo tanto, si la vicarianza afecta muchos miembros de una biota ancestral de la misma manera, parece razonable asumir que en algún punto del pasado, los miembros de esta biota expandieron sus ámbitos geográficos para de esta manera poder ser afectados por los subsiguientes eventos vicariantes (Brooks, 2005).

Nolf y Stringer (2003), en su trabajo sobre las asociaciones de otolitos en las arcillas de Yazoo en la localidad de Copenhagen, Louisiana, registraron la presencia de *Anisotremus* a finales del Eoceno hace 37 a 34 m.a. (Priaboniano). Los otolitos fósiles encontrados difieren de las tres especies actuales con las que fueron comparados (*A. taeniatus*, *A. caesius* y *A. dovii*). Esta asociación refleja un ambiente tropical y subtropical somero (probablemente del orden de 50 m o menos) con una salinidad normal y abundante vida bentónica tanto de invertebrados como de peces de fondos blandos y lodosos. Tal preferencia por este tipo de hábitat se mantiene en la rama basal que incluye a las especies *A. dovii*, *A. pacifici* y *G. luteus*, lo cual coincide con la condición ancestral supuesta dentro de este grupo.

El Eoceno fue un periodo de alta movilidad en términos de dispersión faunística en todo el mundo (Schweitzer *et al*, 2002). Desde su origen a finales del Eoceno y durante el Oligoceno muchos taxones sufrieron una expansión de su biota ancestral, como resultado se generaron linajes ampliamente distribuidos como para ser afectados por eventos vicariantes posteriores o de contracción del hábitat. Esto resultó en distribuciones restringidas como en el caso de *G. luteus* en el Atlántico. El origen de *Anisotremus* en el Atlántico apoya la posición sistemática de *G. luteus* como la especie basal y fraterna del par compuesto por *A. dovii* y *A. pacifici*, que habitan el Pacífico.

Duque-Caro (1990) plantea un modelo sobre la evolución paleoceanográfica y paleobiogeográfica del istmo de Panamá basado en evidencias estratigráficas y bioestratigráficas de foraminíferos (figura 16). Según ese autor, antes del Mioceno medio, 16 Ma, las condiciones imperantes a lo largo de los márgenes continentales

del noroccidente sudamericano fueron oceánicas, abiertas y profundas, con una circulación libre, activa y con aguas bien oxigenadas.

No es posible asignar un tiempo aproximado de los primeros eventos de especiación dentro de *Anisotremus*, estos resultaron en el clado plesiomórfico constituido por las especies (*A. dovii*, *A. pacifici* y *G. luteus*). La posición basal de este clado dentro del complejo *Anisotremus* + *Genyatremus* está se relaciona con el hábitat ancestral, cuyos mares epicontinentales y someros ricos en sedimentos y fondos lodosos de origen terrígeno son parecidos a las condiciones en las que habitan estas especies en la actualidad. Estos mares se localizaban a lo largo de los márgenes de ambas costas de América. Puede ser que el ancestro de esta rama hubiese ocupado un ámbito de distribución muy amplio, incluso en ambas costas de América del Sur.

Durante el hiato Mioceno NH2 (16.1 a 15.1 m.a.) y a consecuencia de las perturbaciones tectónicas que causaron el levantamiento inicial del istmo de Panamá, ocurrieron cambios regionales en la circulación de fondo y en la sedimentación, reconocibles en las costas pacíficas y del caribe sudamericano.

La primera emergencia parcial del istmo panameño ocurre, entre 12.9 a 11.8 m.a., todavía Mioceno medio, y sobreviene la primera interrupción parcial del flujo Atlántico-Pacífico. Además, se clausuró la conexión de aguas intermedias y se inició la influencia de la corriente de California, además de un descenso en el nivel del mar. Este episodio pudo tener relación con la posterior formación una protoespecie de *Anisotremus*, con preferencia por las aguas frías características de este periodo. Tal protoespecie pudo haber estado distribuida en la costa pacífica donde las condiciones eran ideales para su desarrollo.

Esta prolongada influencia pudo generar fuertes cambios ambientales, que ocasionaron alteraciones evidentes en el uso del hábitat, de ahí que la rama resultante conste en su totalidad de especies cuya preferencia son los fondos duros y rocosos, incluso habitats de ambientes insulares con aguas totalmente claras.

Según Duque-Caro (1990), desde mediados hasta finales del Mioceno (11.8 a 7 m.a.) se reabrió la conexión somera pero siguió interrumpida por la presencia de la corriente fría de California. Los fondos son de condiciones anóxicas con oscilaciones muy marcadas del nivel del mar. Las afinidades faunísticas californianas se iniciaron y, por primera vez, existió el intercambio de las faunas terrestres (entre 9.3 a 8 m.a.).

A finales del Mioceno (7 a 6.3 m.a.) sucedió un levantamiento a profundidades de más de 150 m y se restringe la conexión de aguas someras. También se restableció el intercambio de las aguas cálidas caribeñas hacia el Pacífico, lo que terminó con la influencia de la corriente fría de California. Este retroceso del agua pudo ocasionar la fragmentación del hábitat el cual, hasta ese momento, era frío, lo que condujo a que se separaran dos grupos, uno en el sur que se asocia a la corriente fría del Perú y el norteño asociado a la de California. Estos grupos se encuentran representados por las especies *A. scapularis* y *A. davidsonii*.

Según Bernardi y Lape (2005), *A. davidsonii* pudo formarse hace alrededor de 10.7 a 9.6 m.a., tiempo coincidente con la influencia de la corriente fría de California. La evidencia molecular indica que esta especie invadió el Golfo de California desde el sur hace alrededor de 0.7 y 0.4 m.a. Después de esta invasión y debido al efecto de las glaciaciones se inició su colonización de la costa

occidental de la península de Baja California. Aunque estas poblaciones se encuentran aisladas en la actualidad, el tiempo de divergencia no parece haber sido suficiente para que estas dos poblaciones se consideren especies distintas, aunque estos autores señalan que se encuentran en un proceso incipiente de microevolución.

Durante este periodo, pudo desarrollarse otro linaje euritérmico (ancestro común de *A. taeniatus*, *A. virginicus*, *A. surinamensis*, *A. interruptus*, *A. caesius* y *A. moricandi*) el cual se distribuía en la zona intertropical, moviéndose mediante el intercambio de agua cálida entre las dos cuencas. Esta rama derivada pudo haberse dispersado desde las costas occidentales hasta las orientales de América del Sur tras el reestablecimiento de la comunicación entre el Atlántico y el Pacífico americanos, ocurrido desde finales Mioceno hasta inicios del Plioceno, entre 7 y 3.7 m.a.

Por último, durante el inicio del Plioceno (3.7 a 3.1 m.a.) es cuando el levantamiento y emergencia del Istmo de Panamá se completa, lo que ocasiona que se interrumpa del todo el pasaje de aguas someras entre el Atlántico occidental y el Pacífico oriental. De este modo el episodio marino se reemplazó por uno continental. Este último evento ocasionó la separación definitiva entre los pares de especies transístmicas o fraternas (*A. virginicus* – *A. taeniatus*).

Es probable que una brecha marina originada hace 2 a 1.8 m.a. haya podido ocasionar que se generaran nuevos episodios de microevolución resultando en pares transístmicos más derivados como (*A. caesius* – *A. moricandi*) y el par constituido por (*A. surinamensis* – *A. interruptus*), aunque este último no fue comprobado en este trabajo.

El cladograma donde se resume la hipótesis de reconstrucción cronológica y el tipo de evento que pudo haber originado cada episodio cladogénico se observa en la figura 17.

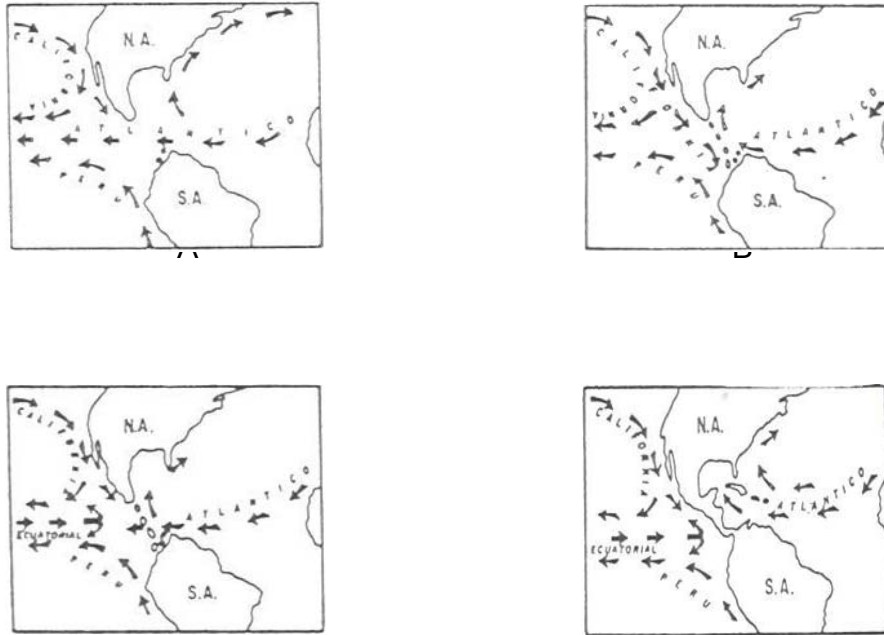


Figura 16. Evolución paleoceanográfica y paleogeográfica del noroccidente suramericano. Circulación hipotética resultante de la interrupción del flujo caliente caribeño y de la intensificación de la corriente fría de California. A. Mioceno medio (15.1 a 12.9 m.a.) Conexión abierta de aguas intermedias a someras Atlántico Occidental a Pacífico Oriental. B. Mioceno medio a tardío (11.8 a 7.0 m.a.) Conexión somera abierta pero interrumpida por la corriente fría de California. C. Mioceno tardío (7.0 a 6.3 m.a.) Levantamiento a profundidades <150 m y restricción de la conexión de aguas someras. Final de la corriente fría de California y restablecimiento del flujo somero Atlántico Occidental - Pacífico Oriental. D. Plioceno temprano (3.7 a 3.1 m.a.) Levantamiento y emergencia completa del istmo de Panameño. Tomado y modificado de Duque-Caro, 1990.

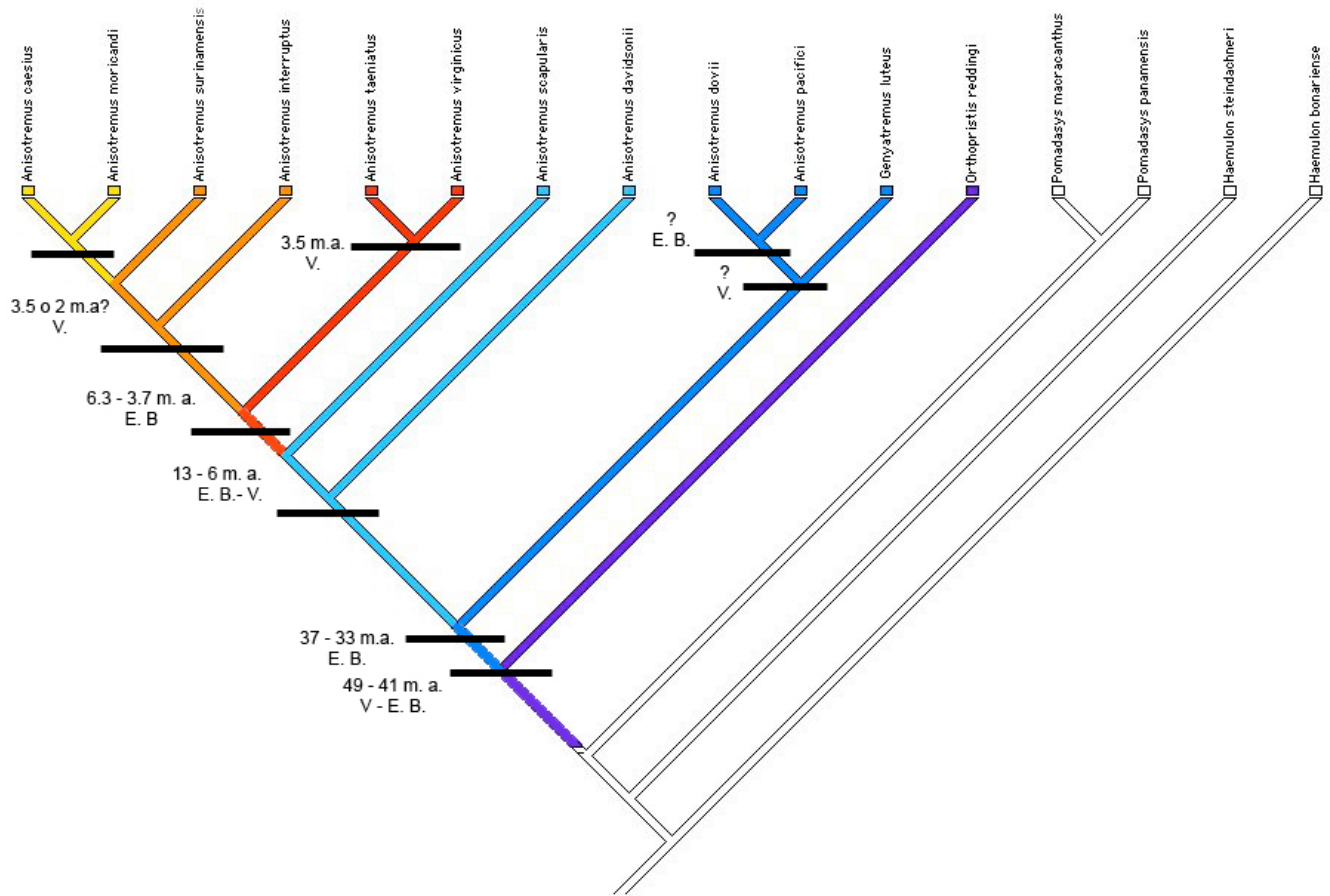


Figura 17. Hipótesis filogenética con una representación parcial de los posibles tiempos de especiación; (E. B.) expansión biótica (V) episodio vicariante.

El análisis de parsimonia de endemismos (figuras 14, 15 y 16), evidencia un distanciamiento de la provincia de San Diego de las demás provincias pacíficas. *Anisotremus davidsonii* se distribuye en esta última y en la provincia Sinuscaliforniana. Este paralelismo o convergencia indica fenómenos de dispersión por parte de esta especie entre estas dos provincias, lo cual es congruente con la hipótesis de dispersión y colonización basada en la evidencia molecular de Bernardi y Lape (2005) y con la actual distribución disyunta de la especie. Estos autores argumentan que esta especie pudo haber colonizado las aguas del Golfo de California desde el sur entre 700,000 a 400,000 años, y tiempo después alcanzar las aguas de la costa Occidental de la Península de California. Otra hipótesis posible para explicar la actual distribución disyunta de esta especie es la existencia de paleocanales que pudieron haber permitido un intercambio faunístico, durante periodos prolongados de tiempo entre estos dos cuerpos de agua.

La hipótesis de los paleocanales es descartada por Bernardi y Lape (2005), pues según estos autores, los tres principales canales existieron hace cuatro, tres y un millón de años, tiempo mucho mayor a la invasión del Golfo por parte de esta especie. Sin embargo no rechazan la posibilidad de la existencia de canales más recientes, aunque recalcan que una vez adquirida la separación genética entre las dos poblaciones, esta se mantuvo, aun durante los periodos de glaciación negando la posibilidad de intercambio genético reciente entre ellas.

En la actualidad no hay datos geológicos disponibles que puedan soportar o refutar claramente la presencia de un corredor marítimo en el pleistoceno temprano (Riginos, 2005).

Por otro lado la convergencia de *A. caesius* entre la rama compuesta por las provincias Mexicana y Panámica y la rama Peruana indica a su vez una dispersión activa por parte de esta especie entre estas tres áreas geográficas. La especie *Orthopristis reddingi*, por su parte, se encuentra presente en las provincias de Cortés y en la Mexicana, pero está ausente en la Panámica, indicando una reversión en esta última, lo cual se interpreta según el enfoque cladista como un fenómeno de extinción; fenómeno que es también evidente en *Pomadasys macracanthus*, la cual aparece como descriptora de toda la rama pacífica, y su ausencia se considera una reversión en el clado compuesto por las provincias Peruana y de Galápagos.

Otro caso de distribución ambiguo es aquel de *Haemulon steindachneri*, la cual se encuentra presente en ambas costas de América. En el Atlántico su presencia se limita a la provincia Caribeña mientras que en el Pacífico se encuentra ampliamente distribuida, ausente solo en la provincia de San Diego y en la de Galápagos. La distribución convergente de esta especie indica fenómenos de dispersión lo cual coincide con una fauna ancestral distribuida en las dos costas de América; sin embargo, el estatus taxonómico de esta especie debe ser comprobado para confirmar que en efecto se está hablando de la misma entidad taxonómica, lo cual es poco probable si se tiene en cuenta que al menos y en el mejor de los casos estas dos formas pudieran estar separadas al menos hace dos millones de años. Por otro lado, la evidencia cladística apunta a una extinción de este taxón en la provincia de Galápagos, provincia que, a diferencia de las demás, es un archipiélago originado por un punto caliente, alejado por varios cientos de kilómetros de la costa y según su historia geológica nunca ha podido estar ligado

al continente. Por tanto esta aproximación parece ser errónea, pues se sabe de la afinidad de esta especie por los ambientes costeros, además del hecho que ninguna especie de este género ha podido colonizar ambientes insulares al menos en la costa Pacífica. Por lo tanto la hipótesis más plausible es asumir que este taxón nunca ha estado presente en esta provincia y que en este caso en particular su reversión no representa un fenómeno de extinción. Las demás especies representan sinapomorfias estrictas que definen la afinidad de las provincias (figura 9).

Por su parte la región del Atlántico occidental se encuentra definida por tres sinapomorfias estrictas, *Anisotremus surinamensis*, *A. virginicus* y *Haemulon bonariense*, mientras que el clado constituido por las provincias Brasileña y Caribeña lo conforman *A. moricandi* y *Genyatremus luteus* de manera exclusiva, evidencia de su preferencia por los ambientes costeros continentales o bien que hasta la fecha le ha sido imposible alcanzar y/o colonizar los ambientes insulares de la provincia de las Indias Occidentales (e.g. Antillas), tampoco se puede descartar una extinción de estos taxa en estos ambientes.

La región del Pacífico Oriental Tropical incluyendo la provincia de Cortes presenta la especie *A. interruptus* como la sinapomorfia que la define. Según la evidencia aportada por este trabajo y basándose de manera exclusiva en los representantes de la familia Haemulidae contemplados, se puede observar una mayor afinidad de la provincia de Cortes con las provincias de la región del Pacífico Oriental que con su similar (provincia de San Diego), de la región de California. La provincia de Cortes es considerada como templada; su alta cantidad de especies endémicas son formas derivadas de manera independiente de aquellas tropicales provenientes

del sur, con pocas nortañas. La fauna restante esta comprendida por especies euritermicas tropicales (Briggs, 1974).

Se puede observar la afinidad de esta provincia (Cortés) con las provincias Mexicana y Panámica por la presencia de *Anisotremus taeniatus* y *Pomadasys panamensis* como descriptores de esta asociación.

Por su parte *A. dovii* y *A. pacifici* se suscriben exclusivamente a las provincias Mexicana y Panámica uniéndolas en un clado Terminal.

Por su parte las provincias Peruana y Galápagos se asociación en una rama definida por la especie *Anisotremus scapularis*, la otra especie considerada antitropical dentro de su género.

CONCLUSIONES.

La configuración seleccionada de caracteres osteológicos fue suficiente para resolver la mayoría de las relaciones filogenéticas entre las especies seleccionadas, demostrando valores de soporte relativamente altos en todas sus ramas.

La sustracción de caracteres aumentó la resolución de la señal filogenética aportada por el conjunto de caracteres seleccionados, conservando los mismos nodos pero con mejor soporte.

El género *Anisotremus* como actualmente se conoce no es monofilético, pues la especie *Genyatremus luteus* aparece anidada dentro de este grupo.

La filogenia apunta a la existencia de dos linajes principales dentro del complejo "*Anisotremus* - *Genyatremus*"; el primero conformado por un grupo monofilético anfiamericano, conformado por las especies *A. dovii*, *A. pacifici* y *G. luteus*; el segundo también anfiamericano constituido por las restantes especies de *Anisotremus*. Los dos linajes propuestos son congruentes con la utilización diferencial del hábitat por parte de las especies.

El caso de *Genyatremus* genera dos hipótesis para futura comprobación:

- 1) La especie *Genyatremus luteus* puede tratarse de otra especie de *Anisotremus*.
- 2) La rama conformada por *Genyatremus luteus*, *Anisotremus dovii* y *A. pacifici* tiene suficiente carga sinapomorfica para que pudiera atribuírsele un nuevo nombre genérico.

Las adaptaciones alimentarias pudieron ser las causantes de la divergencia en este grupo; la evidencia osteológica apunta a que las regiones oromandibular y faríngea pueden contener una mayor carga evolutiva y por lo tanto son estructuras clave en la conformación sistemática actual al interior del complejo *Anisotremus* – *Genyatremus*.

El linaje compuesto por *G. luteus*, *A. dovii* y *A. pacifici* debe ser considerado como el linaje plesiomorfo dentro de este complejo.

Se pueden identificar tres posibles eventos recientes de especiación transistmica dentro del complejo *Anisotremus* – *Genyatremus*; todos en el mismo linaje ((*A. virginicus* – *A. taeniatus*), (*A. surinamensis* – *A. interruptus*), (*A. caesius* – *A. moricandi*)); sin embargo, en este trabajo se presentan bajos valores de apoyo en la rama que comprende a *A. interruptus* y *A. surinamensis*.

Se plantea por primera vez como un posible par fraterno a las especies *A. moricandi* y *A. caesius*, sin embargo esta hipótesis debe ser comprobada con otros métodos que permitan una mayor resolución de esta relación.

La actual distribución del complejo *Anisotremus* – *Genyatremus* es un reflejo de eventos tanto vicariantes como de dispersión a través de expansión de las áreas ancestrales de distribución.

RECOMENDACIONES.

En futuros trabajos sistemáticos o incluso de otra índole, relacionados con estructuras óseas, es recomendable que los organismos a desarticular no hayan sido sometidos a ningún proceso de preservación.

Con el fin de aportar mayor resolución a las relaciones de parentesco entre especies se considera necesario incluir caracteres de otros sistemas como el muscular, el cual se relaciona directamente con los huesos.

Se recomienda que el uso de técnicas avanzadas se apliquen después de haber realizado una exploración morfológica, la cual permite al investigador conocer no solo las relaciones sino las posibles rutas evolutivas que han tomado los linajes, información que no puede ser sustituida por otro tipo de datos.

Se hace necesario una revisión taxonómica del complejo *Genyatremus luteus*, *Anisotremus dovii* y *Anisotremus pacifici* bajo la perspectiva de los resultados obtenidos.

La familia Haemulidae es un grupo basal dentro del sub orden percoidei, diverso en forma y en numero, que puede ser empleado como modelo para explicar fenómenos de evolución y de biogeográfica tanto histórica como actual, pero necesita revisiones a nivel genérico de algunos de sus componentes (e.g. *Haemulopsis*, *Orthopristis*) de taxonomía compleja.

BIBLIOGRAFÍA.

- ACERO, A. y J. GARZÓN. 1982. Rediscovery of *Anisotremus moricandi* (Perciformes: Haemulidae) including a redescription of the species and comments on its ecology and distribution. *Copeia* 1982(3): 613-618.
- BANFORD H. M., E. BERMINGHAM y B. B. COLLETE. 2004. Molecular phylogenetics and biogeography of transisthmian and amphi Atlantic needlefishes (Belontiidae: *Strongylura* and *Tylosurus*): perspectives on New World marine speciation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 31: 833-851.
- BERNARDI, G., L. FINDLEY y A. ROCHA-OLIVARES. 2003 Vicariance and dispersal across Baja California in disjunct marine fish populations. *Evolution*. 57(7): 1599-1609.
- BERNARDI, G. y LAPE J. 2005. Tempo and mode of speciation in the Baja California disjunct fish species *Anisotremus davidsonii*. *Molecular Ecology* 14: 4085-4096
- BERMINGHAM, E., S. S. MCCAFFERTY y A. P. MARTIN. 1997. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. Pp. 113-128. En: Stepien, C. A. y T. D. Kocher (eds.), *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, Nueva York.
- BLEEKER, P. 1876. Systema Percarum revisum. Pars Ia. Percae. Arch. Néerl. Sci. Nat., Haarlem v. 11: 247-288.
- BREMER, K. 1994. Branch Support and tree stability. *Cladistics* 40: 295-304.
- BRIGGS, J. C. 1974. Marine zoogeography. New York. McGraw-Hill. 475 p.
- BROOKS, D. R. 2005. Biogeografía histórica en la era de la complejidad: expansión e integración. *Revista Mexicana de Biodiversidad* vol. 76: 79-94.
- BROOKS, D. R. y McLENNAN D. A. 1991. Phylogeny, ecology, and behavior. University of Chicago press. U.S.A. 411 p.
- BROWN, J. H. y H. M. LOMOLINO. 1998. Biogeography. Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts. 673 p.
- BURKENROAD, M. D. 1930. Sound production in the Haemulidae. *Copeia* 1930 (1): 17-18.

CAILLET, G. M., M. S. LOVE y A. W. EBELING. 1986. Fishes. A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history. Wadsworth Publishing Company Belmont, California. 194 p.

CASTRO-AGUIRRE, J. L. 1987. Aspectos zoogeográficos de los elasmobranquios mexicanos. An. Esc. Nac. Cienc. Biol., Méx. 27: 77-94

CASTRO-AGUIRRE, J. L., H. ESPINOSA y J. J. SCHMITTER-SOTO. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Limusa. Colección de textos politécnicos biotecnológicos. 711 p.

CERVIGON, F. 1993 Los peces marinos de Venezuela. Fundación científica los Roques. Caracas. Vol. III.

COURTENAY, W. R. 1961. Western Atlantic fishes of the genus *Haemulon* (Pomadouridae): systematic status and juvenile pigmentation. Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb. 11: 66-149.

DAY, J. 2002. Phylogenetic relationships of the Sparidae (Teleostei:Percoidei) and implications for convergent trophic evolution. Biol. J. Linn. Soc., 76, 269–301.

DE LA CRUZ, A. J. 1997. Catalogo de los peces marinos de Baja California Sur. Instituto Politecnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas. Comision Nacional para el Conocimiento y el Uso de la Biodiversidad. Mexico. 346 p.

DUQUE-CARO, H. 1990. Estratigrafía, paleoceanografía y paleobiogeografía de la Cuenca del Atrato y la evolución del Istmo de Panamá. Bol. Geol. 31 (1): 5-45.

EKMAN, S. 1953. Zoogeography of the sea. Sidgwick y Jackson. Londres. 417 p.

FARRIS, J. S. 1989. The retention index and homoplasy excess. Syst. Zool. 38 (4): 406-407.

FROESE, R. y D. PAULY. 2005. Fishbase World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org version june 2005.

GILL, T. 1861. On the genus *Anisotremus* Gill. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 105-108 p.

GRUBICH, J. R. 2003. Morphological convergence of pharyngeal jaw structure in durophagous perciform fish. Biol. J. Linn Soc. 80 147-165.

GUITART, D. J. 1977. Sinopsis de los peces marinos de Cuba. Academia de Ciencias de Cuba. Tomo III: p 494-494

HENNIG, W. 1966. Phylogenetic systematics. University of Illinois. Press. Urbana (reprinted 1979).

HILDEBRAND, S. F. 1946. A descriptive catalog of the shore fishes of Peru. Bull. U.S. Nat. Mus. 189:XI + 530. 248-251 p.

HOESE, D. y R. H. MOORE. 1998. Fishes of the Gulf of Mexico. Texas, Louisiana and adjacent waters. Texas A & M University Press. U.S.A. 198 p.

HONG, S. L. 1977. Review of the Eastern Pacific *Haemulon* with notes on juvenile pigmentation. Copeia 1977: 493-501.

HOUDE E. D y C. E. ZASTROW. 1993. Ecosystem- and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. Bull. Mar. Sci. 53 (2): 290-335.

JOHNSON, G. D. 1980. The limits and relationships of the Lutjanidae and associated families. Bulletin of the Scripps Institution of Oceanography 24: 1-114.

JOHNSON, G. D. 1983. Percoidei: Development and Relationships. En: En: H. G. MOSER, W. J. RICHARDS, D. M. COHEN, M. P. FAHAY, A. W. KENDALL and S. L. RICHARDSON, (eds) Ontogeny and systematics of fishes. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol., Spec. Publ. No 1. p. 464-498.

JOHNSON, G. D. 1993. Percomorph phylogeny: progress and problems. Bulletin of Marine Science 52 (1): 3-28

JORDAN, D. S. 1908. The law of geminate species. The American naturalist 42: 73-80.

JORDAN, S. y B. W. EVERMANN. 1896-1900. The fishes of north and middle America. Smithsonian Institution, Washington. T.F.H. Publications. New Jersey, U.S.A.1314-1324 p.

KERR A. C. y TARNEY J. 2005. Tectonic evolution of the Caribbean and northwestern South America: The case for accretion of two Late Cretaceous oceanic plateaus. Geology 33 (4): 269–272.

KOBELKOWSKY, A. 1997. Manual de osteología y condrología de los peces. Licenciatura de biología. U.A.M. Mexico. 32 p.

KONCHINA, Y. V. 1976. The systematics and distribution of the grunt family (Pomadasyidae). Journal of Ichthyology 16: 883-900.

KITCHING, I. J., P. L. FOREY , C. J. HUMPHRIES y D. M. WILLIAMS.1998. Cladistics. The theory and practice of parsimony analysis. Second edition. Oxford science publications. 228 p.

LAUDER, G. V. 1983. Functional and morphological bases of trophic specialization in sunfishes (Teleostei: Centrarchidae). *J. Morphol.* 178: 1-21.

LEE, C. E. y M. A. BELL. 1999. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals. *TREE*. 14 (7): 284-288.

LESSIOS H. A. 1998. The first stage of speciation as seen in organisms separated by the isthmus of Panama. *Captiulo* 14. En: HOWARD D. J. y BERLOCHER S. H. 1998. *Endless forms. Species and speciation*. New York. Oxford University press. p.186-201.

LINDEMAN, K. C., G. A. DIAZ, J. E. SERAFY y J. S. AULT, 1998. A spatial framework for assessing cross-shelf hábitat use among newly settled grunts and snappers. *Proceedings of the Gulf and Caribbean Fisheries Institute* 50:385-416.

LINDEMAN, K. C., R. P. GREG, T. WAUGH y AULT J. S. 2000. Developmental patterns within a multispecies Reef fishery: management applications for Essential fish habitats and protected areas. *Bulletin of Marine Science* 66 (3): 929-956.

MADDISON, D. R. y MADDISON, W. P. 2005. *MacClade* 4.08. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

MAGO, L. F. 1961. Osteología comparada en ocho especies de Pomadasyidae (Pisces-Perciformes) del Golfo de Cariaco, Venezuela, y áreas adyacentes. *Bol. Inst. Oceanog. Univ. Oriente*. 1 (2): 396-483.

MASCAREÑAS-OSORIO, I., O. ABURTO OROPEZA y E. F. BALART. 2003. Otolitos de peces de arrecife del Golfo de California. *Universidad Autonoma de Baja California Sur y Centro de Investigaciones Biologicas del Noroeste, Mexico*. 120 p.

MARCUS, J., J. D. SOMMER y GLEW C. P. 1999. Fish and mammals in the economy of an ancient Peruvian kingdom. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 96: 6564-6570

MCKAY, R. J. y M. SCHNEIDER. 1995. En: FISCHER, W., 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*. Roma. Vol II. p. 1136-1173.

MEJIA, L. M y ACERO A. P. 2002. *Libro rojo de peces marinos de Colombia*. INVEMAR, Instituto de Ciencias Naturales - Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del Medio Ambiente. 174 p.

MEEK, S. E. y S. F. HILDEBRAND. 1925. The marine fishes of Panama. Field Museum of Natural History. Zoology. Chicago. U.S.A. Vol XV. p.560-571.

MUSS, A., R. ROBERTSON, C. STEPHIEN, P. WIRTZ y BOWEN B. W. 2001. Phylogeography of ophioblennius the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution* 55 (3): 561-572.

NELSON, G. J. 1971. "Cladism" as a philosophy of classification. *Systematic zoology*. Vol 20. (3): 373-376.

NELSON, J. S. 1994b. *Fishes of the World*. Third edition. John Wiley & Sons, New York. U.S.A. 600 p.

NOLF, D. y G. STRINGER 2003. Late Eocene (Priabonian) fish otoliths from the Yazoo Clay at Copenhagen, Louisiana. Louisiana Geological Survey Geological Pamphlet, 13: 1-23.

PAGE, R. D. M. 1996. Treeview: An application to display phylogenetic trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 357-358.

PLANES, S. 2002. Biogeography and larval dispersal inferred from population genetic analysis. En: SALE, P. 2002. Coral reef. fishes. Elsevier sciences. U. S. A. p. 201-220.

POTTHOFF, T., S. KELLEY, M. MOE y F. YOUNG 1984. Description of porkfish larvae (*Anisotremus virginicus*, Haemulidae) and their osteological development. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 34(1): 21-59.

RIGINOS, C. 2005. Cryptic vicariance in Gulf of California fishes parallels vicariant patterns found in Baja California mammals and reptiles. *Evolution* 59 (12): 2678-2690.

ROBERTSON, D. R y G. R. ALLEN. 2002. Peces costeros del Pacífico oriental tropical un sistema de información. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa, Panamá, CD.

ROBINS, C.R. y G.C. RAY, 1986. A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.

ROJO, A. L. 2000. Dictionary of evolutionary fish osteology. CRC Press United States of America. 273 p.

SCHWEITZER, C. R., R. D. FELDMANN, G. GONZALES-BARBA y F. J. VEGA. 2002. New crabs from the Eocene and Oligocene of Baja California Sur, Mexico and a assessment of the evolutionary and paleobiogeographic implications of Mexican fósil decapods. *Journal of paleontology* 76 (6): 1-43.

SCOTLAND, R. W. 1992. Cladistic theory. En: FOREY P. L., C. J. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R. W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT y D. M. WILLIAMS. 1992. Cladistics. A practical course in systematics. Oxford. 191 p.

SIEBERT, D. J. 1992. Tree statistics; trees and confidence; consensus trees; alternatives to parsimony; character weighting; character conflict and its resolution. 191 p. En: FOREY P. L., C. J. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R. W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT y D. M. WILLIAMS. 1992. Cladistics. A practical course in systematics. Oxford.

SMITH-VANIZ, W. F., B. B. COLLETTE y B. E. LUCKHURST. 1999. Fishes of Bermuda: history, zoogeography, annotated checklist, and identification keys. Amer. Soc. Ichthyol. and Herp., Spec. Publ. 4, Lawrence, KS. 424 p.

SORENSEN, M. D. 1999. TreeRot, version 2. Boston University, Boston, MA.

SWOFFORD, D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.

SWOFFORD, D. L. y D. P. BEGLE. 1993. Phylogenetic Analysis Using Parsimony. User's manual. Version 3.1. Laboratory of Molecular Systematics. Smithsonian Institution, Washington. U.S.A.

THOMSON, D. A., L. T. FINDLEY y A. N. KERSTITCH. 2000. Reef fishes of the Sea of Cortez. Revised edition. The University of Texas Press Austin 353 p.

VICTOR, B. C. 1991. Settlement strategies and biogeography of reef fishes. En: SALE, P. The Ecology of fishes on coral reefs. Academic Press. U.S.A. p. 231-260.

WAINWRIGHT, P. C. 1987. Biomechanical limits to ecological performance: Mollusc crushing by the Caribbean hogfish, *Lachnolaimus maximus* (Labridae). J. Zool. Lond 213: 283-297.

WAINWRIGHT, P. C. 1988. Morphology and ecology: the functional basis of feeding constraints in Caribbean labrid fishes. Ecology 69, 635-645.

WAINWRIGHT, P. C. Functional morphology of the pharyngeal jaw apparatus. En: SHADWICK R. y G. V. LAUDER. Fish Biomechanics. En prensa. Academic Press. www.eve.ucdavis.edu/~wainwrightlab/pubs.htm

WAINWRIGHT, P. C y BELLWOOD, D. R. 2002. Ecomorphology of feeding in coral reef fishes. En: SALE, P.F., "Coral Reef Fishes. Dynamics and diversity in a complex ecosystem" Academic Press, Orlando. p. 33-55.

WAINWRIGHT, P. C., y RICHARD, B. A. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology with fishes. *Envir. Biol. Fish.* 44: 97-113.

WATROUS L. E y WHEELER Q. D. 1981. The out-group comparison method of caracter analysis. *Sistematic Zoology* **30**(1): 1-11.

WATSON, W. y H. J. WALKER, Jr. 1992. Larval development of sargo (*Anisotremus davidsonii*) and salema (*Xenistius californiensis*) (Pisces:Haemulidae) from the Southern California bight. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb.* 51(3): 360-406.

WHITEHEAD, P. 1990. Systematics: and endangered species. *Syst. Zool.* 39 (2): 179-184.

WILEY, E. O. 1981. Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New york. 439 p.

YAMAOKA, K. (1978). Pharyngeal jaw structure in labrid fishes. *Publ. Seto Marine Biol. Lab.* 24: 409-426.

ZELDITCH, M. L., SWIDERSKI, D. L., SHEETS, H. D. y W. L. FINK. 2004. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, U. S. A. p. 327-340.

GLOSARIO.

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

APOMORFIA: (apomorfico(a)) Un estado de carácter derivado por la evolución de un estado ancestral (plesiomorfo). Una novedad evolutiva

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.

AUTAPOMORFIA: (autapomorfo(a)) Un estado de carácter derivado único. Las apomorfias son únicas de un solo taxón terminal.

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.

CLADO: cualquier grupo monofilético supuesto en una hipótesis filogenética.

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 clado.

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.

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

CONGENÉRICO: 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

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.

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).

DERIVADO: Describe un estado de un carácter que esta presente en uno o mas subclados, pero no en todos los que están bajo consideración. Un estado de un carácter derivado es considerado una versión de la condición primitiva de este carácter, y que se ha originado mas recientemente en la evolución del clado.

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.

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 GEMINADAS: Según la Ley de Jordan 1908, son aquellos pares de especies que fueron aisladas geográficamente por el evento vicariante del levantamiento total del istmo de Panama, quedando aisladas formas Pacíficas y Atlánticas muy similares y cercanas entre si.

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.

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

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

FILOGENIA: la historia evolutiva de un grupo de taxa.

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

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 FRATERO ("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.

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).

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.

INDICE DE CONSISTENCIA: un número que describe el ajuste de un sólo carácter o del conjunto de caracteres, a un árbol.

INDICE 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.

LINAJE: Cualquier línea continua de descendencia; cualquier serie de organismos conectados por la reproducción de los padres de la descendencia.

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.

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.

NOMBRE VÁLIDO: el nombre científico correcto para un taxón.

NOMENCLATURA: proceso de asignar los nombres científicos correctos a los organismos de acuerdo con los Códigos pertinentes.

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.

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).

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).

POLIFILÉTICO 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 sobrescrito 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.

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 apomórficos compartidos por dos o más taxa que indican un linaje común para los miembros de este grupo.

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

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

SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA: otra denominación para el cladismo.

sp.: abreviación para "especie" (singular). Usado cuando se desconoce la identidad verdadera.

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

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.

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.

ANEXOS.

Anexo 1. Clasificación y fichas taxonomicas de las especies de *Anisotremus*.

Phylum: *Chordata*

Subphylum: *Vertebrata (Craniata)*

Superclase: *Gnathostomata*

Grado: *Teleostomi*

Clase: *Actinopterygii*

Subclase: *Neopterygii*

División: *Teleostei*

Subdivisión: *Euteleostei*

Superorden: *Acanthopterygii*

Serie: *Percomorpha*

Orden: *Perciformes*

Familia: *Haemulidae*

Género: *Anisotremus*

La clasificación sigue a Nelson, 1994

Descripción de las especies

Las siguientes descripciones se basan en aquellas realizadas por Acero y Garzon, 1982; Cervigón, 1993; Hildebrand, 1946; Jordan y Gilbert, 1889; Jordan y Evermann, 1896-1900; McKay y Schneider, 1995; Meek y Hildebrand, 1925; Robertson y Allen, 2002.

Anisotremus caesius (Jordan & Gilbert, 1882)



Nombres comunes: Burro fríjol, burro roncador, **burro mojarro**.

Distribución: Mazatlán, México a Perú e Isla del Coco.

Hábitat: Bentónico sobre sustratos duros, de roca o conchilla, también en arrecifes rocosos; algunas veces se le observa con *A. taeniatus*, pero no es tan común como esa especie.

Descripción: Radios dorsales XII, 15-16; radios anales III, 9-10; escamas en la línea lateral 50-54; altura del cuerpo 2.0-2.2 en longitud patrón; filas posteriores de escamas longitudinales paralelas a la línea lateral; aletas pectorales largas, alcanzan o pasan el origen de la aleta anal; labios gruesos; segunda espina anal notablemente larga y gruesa.

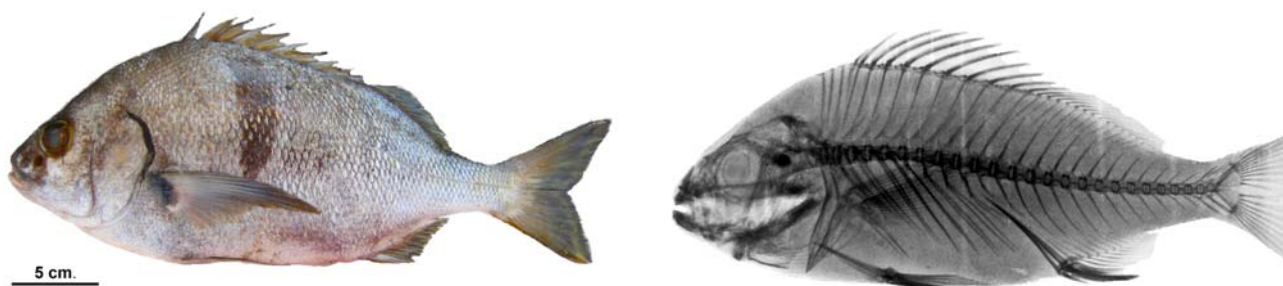
La mayor parte de la cabeza y el cuerpo dorado o amarillento, llegando a blancuzco en la parte inferior de los costados; una barra ancha negruzca justo detrás de la cabeza; aletas amarillentas.

Tamaño: crece hasta por lo menos 30 cm.

Profundidad: 3-25 m.

Etimología: *caesius*, gris plata.

Anisotremus davidsonii (Steindachner, 1876)



Nombres comunes: Burro piedrero, sargo, **sargo rayado**.

Distribución: Centro de California a la parte central de la Península de Baja California. Costas oeste y norte del Golfo de California.

Hábitat: Se encuentra en arrecifes rocosos cubiertos de vegetación, algunas veces formando cardúmenes y en fondos blandos.

Descripción: Radios dorsales XI-XII, 14-16; radios anales III, 9-11; escamas de la línea lateral 50- 52; altura del cuerpo 2.2-2.4 en longitud patrón; filas posteriores de escamas en forma ascendente y oblicuas; labios gruesos; segunda espina anal pequeña.

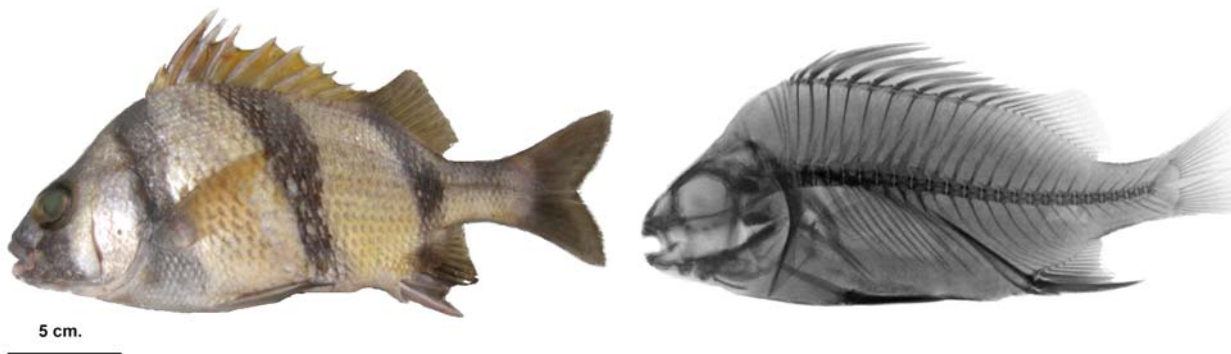
Plata con tintes amarillentos; una barra negra prominente en el costado a nivel de la parte externa de la aleta pectoral; los juveniles presentan de dos a tres bandas negruzcas en los costados y carecen de una mancha en la base del pedúnculo caudal.

Tamaño: alcanza 600 mm., pero en lo general mide unos 300 mm.

Profundidad: 5-40 m.

Etimología: En honor al profesor George Davidson, de San Francisco un astrónomo del siglo XIX.

Anisotremus dovii (Günther, 1864)



Nombres comunes: Burro cotongo, **burro rompepaila**, curruco rayado.

Distribución: Mazatlán, México a Perú.

Hábitat: Fondos blandos apropiados para arrastres.

Descripción: Radios dorsales XI, 13-16; radios anales III, 9-10; escamas de la línea lateral 47-51; altura del cuerpo 2.0-2.2 en longitud patrón; filas longitudinales de escamas en la parte posterior paralelas a la línea lateral; labios gruesos; aleta caudal cóncava; ocho a nueve filas de escamas entre la línea lateral y la base de la primera espina dorsal; pectoral corta, no alcanza el origen de la aleta anal.

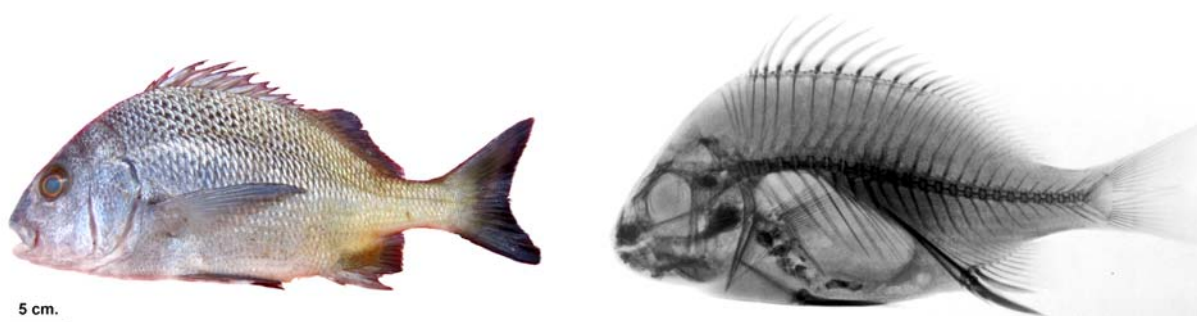
Blancuzco o grisáceo pálido, con cuatro a cinco barras negruzcas en el cuerpo y la cabeza; aleta dorsal suave y parte de la aleta anal oscura.

Tamaño: alcanza 400 mm.

Profundidad: 10-40 m.

Etimología: En honor a su recolector el capitán John M. Dow.

Anisotremus interruptus (Gill, 1862)



Nombres comunes: Burro ñato, vieja ñata, bacoco negro, **burro bacoco**.

Distribución: Sur de la Península de Baja California y el Golfo de California a Perú, incluye todas las islas oceánicas del Pacífico oriental con la excepción de Clipperton.

Hábitat: común en arrecifes rocosos.

Descripción: Radios dorsales XII, 16-17; radios anales III, 8-9; escamas de la línea lateral 46-50; altura del cuerpo 2.0-2.4 en longitud patrón; filas de escamas que ascienden de manera oblicua hacia el dorso arriba de la línea lateral; labios gruesos; segunda espina anal más grande.

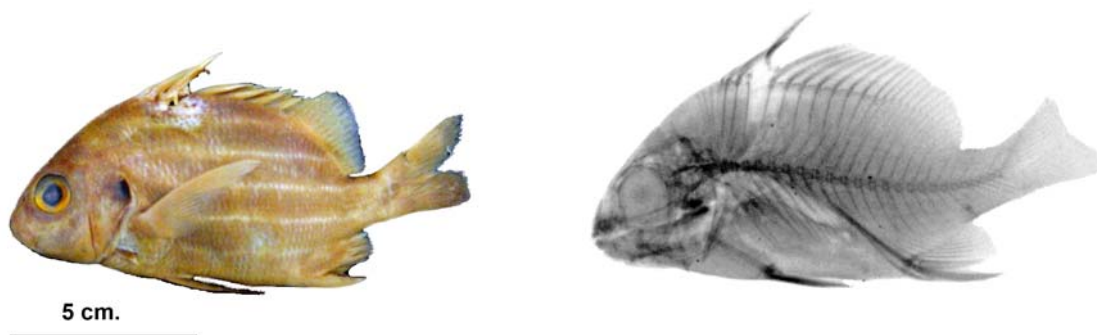
Plata, algunas veces con un lustre amarillento; centros de las escamas negruzco cenizo, lo que le da un patrón de manchas en los costados; aletas amarillentas a pardas verduscas.

Tamaño: máximo 460 mm.

Profundidad: 3-30 m.

Etimología: Interrumpido, hace referencia a la raya lateral que tienen los juveniles.

Anisotremus moricandi (Ranzani, 1842)



Nombres comunes: Burrito rayado.

Distribución: Bocas del Toro (Panamá) a Santa Marta (Colombia) y Brasil.

Hábitat: Al parecer evita ambientes oceánicos y condiciones insulares. Se encuentra restringido a formaciones rocosas con poco o ningún desarrollo coralino.

Descripción: Especie pequeña con cuerpo alto, comprimido. Su altura cabe 2.2 a 2.7 veces en la longitud patrón. El borde posterior de la maxila no alcanza o apenas llega al margen posterior del ojo. Premaxila y dentario con una sola fila de dientes. Preopérculo aserrado. Aleta dorsal XII, 15-17 cuarto y quinto radios más largos. Aleta anal III, 9. Porción blanda de la dorsal y anal con escamas basales y con la membrana interradyal parcial (dorsal) o totalmente (anal) cubierta con escamas.

En vida el cuerpo y cabeza de color marrón oscuro con tonalidades doradas. Seis líneas horizontales paralelas blancas no extendiéndose dentro de la cabeza. Un ocelo pardo oscuro con un anillo blancuzco en la base del pedúnculo caudal (Acero y Garzón, 1982)

Tamaño: hasta 180 mm.

Profundidad: 1.5 a 4 m en Colombia.

Etimología: Desconocida.

Observaciones: catalogada en estado de peligro (EN) según la lista roja de especies de la IUCN (Mejía y Acero, 2002).

Anisotremus pacifici (Günther, 1864)



Nombres comunes: Burro cenizo, zapato negro, **burro carruco**, curruco negro

Distribución: Costa del Pacífico central de México a Perú.

Hábitat: Aguas costeras en fondos suaves; también incursiona hacia esteros y ríos.

Descripción: Radios dorsales XI, 14; radios anales III, 9-10; altura del cuerpo 2.0-2.5 en longitud patrón; filas longitudinales de escamas del dorso paralelas a la línea lateral; labios gruesos; aleta caudal recortada, casi recta; seia a siete filas de escamas entre la línea lateral y la base de la primera espina dorsal; pectoral muy corta, no alcanza la punta de la aleta pélvica.

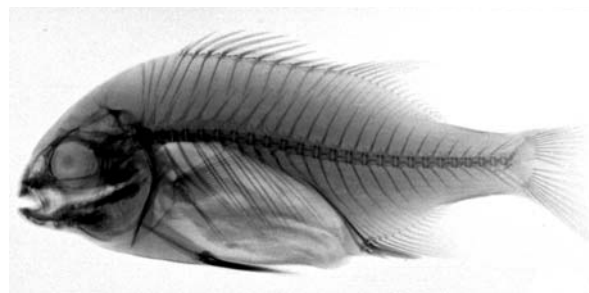
Color blancuzco a gris pálido cenizo con cuatro a cinco barras negruzcas en el cuerpo y en la cabeza (las barras pueden desaparecer rapido después que mueren); aleta dorsal suave y parte de radios suaves de la anal, negruzcas cenizas.

Tamaño: Crece hasta al menos 300 mm.

Profundidad: 3-35 m.

Etimología: *pacifici* por el océano Pacífico.

Anisotremus scapularis (Tschudi, 1846)



Nombres comunes: Burro chita, roncador chita, sargo del sur.

Distribución: Islas Galápagos, Malpelo y desde el sur de Colombia a Chile.

Hábitat: Forma cardúmenes grandes en arrecifes rocosos.

Descripción: Radios dorsales XII, 14-17; radios anales III, 12-13; altura del cuerpo 2.1-2.5 en longitud patrón; filas de escamas del dorso ascendentes en forma oblicua; labios gruesos; aleta caudal truncada o recortada; radios anteriores de la aleta dorsal y de la anal mucho más largos que los radios posteriores, lo que da a estas aletas una forma un tanto triangular.

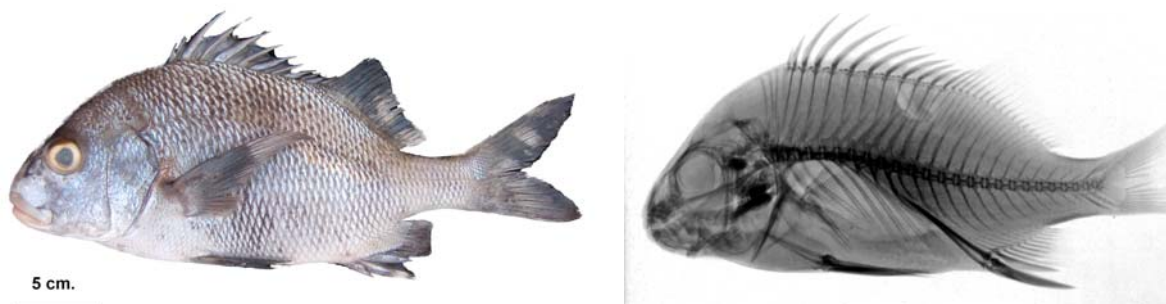
Gris carbón oscuro a parduzco en la mitad superior, blanco abajo; una banda blanca a lo largo de la línea lateral (rápidamente se desvanece después de muerto).

Tamaño: crece hasta 400 mm.

Profundidad: 5-30 m.

Etimología: Escápula, por el punto oscuro en la axila.

Anisotremus surinamensis (Bloch, 1791)



Nombres comunes: Burro pompón, **Borriquete.**

Distribución: Bahamas, Florida sur y desde el sur de Texas y Golfo de México, el Caribe y Brasil.

Hábitat: Fondos someros, coralinos y rocosos.

Descripción: Cuerpo alto, de 2.2. a 2.6 veces en la longitud patrón; Aleta dorsal XII, 16-18; aleta anal III 8-10; 18 a 19 radios pectorales; 50 a 53 escamas en la línea lateral; seis a siete filas de escamas entre esta y el origen de la dorsal espinosa; 30 a 36 branquias; boca horizontal de labios muy gruesos.

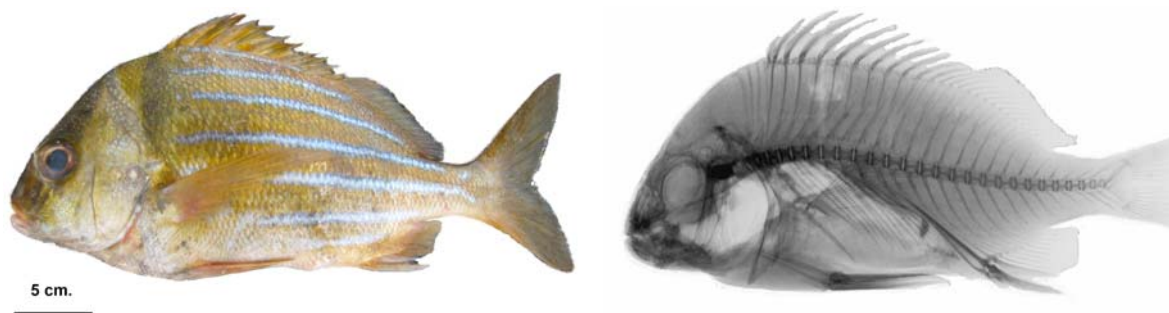
Color gris plata; las escamas del lomo, con un centro oscuro lo que tiende a formar líneas pardas interrumpidas que siguen las filas de escamas (Guitart, 1977; Hoese y Moore, 1977).

Tamaño: hasta 600 mm.

Profundidad: 0-20 m.

Etimología: *surinamensis* por Surinam.

Anisotremus taeniatus Gill, 1861



Nombres comunes: Burro bandera, bacoco livais.

Distribución: Parte sur de Baja California Sur y sureste de la boca del Golfo de California al norte de Perú y las Islas del Coco y Malpelo.

Hábitat: Generalmente se le observa en grupos pequeños en arrecifes rocosos, pero no es una especie común.

Descripciones: Radios dorsales XII, 16-17; radios anales III, 9-10; escamas de la línea lateral 49-57; altura del cuerpo 1.9-2.4 en la longitud estándar; filas de escamas del dorso ascendentes de manera oblicua; labios gruesos; 10-11 filas de escamas entre la línea lateral y la base de la primera espina dorsal.

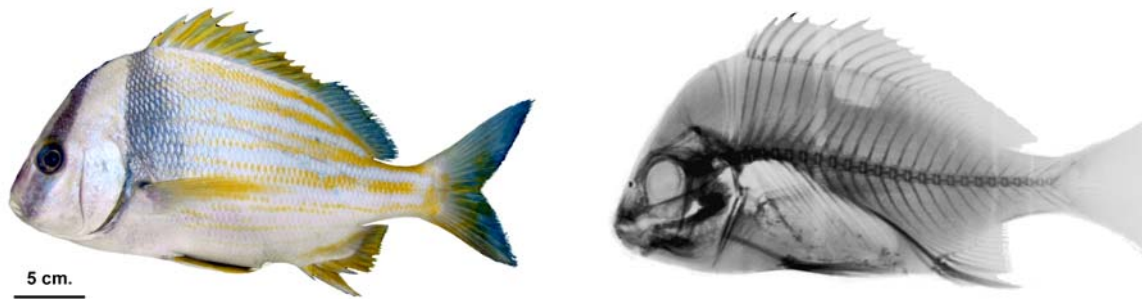
Color amarillo brillante con franjas azules con bordes oscuros en el costado; un par de barras negruzcas en la parte anterior, una a través del ojo y la otra detrás de la cabeza; juveniles con la cabeza amarilla y la región anterodorsal del cuerpo, una franja mediolateral café oscuro, una mancha negra grande en la base de la aleta caudal.

Tamaño: hasta 300 mm.

Profundidad: 5-25 m.

Etimología: ταινία, cinta; taeniatus, rayado.

Anisotremus virginicus (Linnaeus, 1758)



Nombres comunes: Burro payaso, Catalina.

Distribución: Bahamas, sur de la Florida y desde el sur de Texas y Golfo de México hasta Brasil incluye todo el Caribe.

Hábitat: Fondos someros rocosos o coralinos.

Descripción: Cuerpo muy alto, de 2 a 2.4 veces en la longitud patrón. Aleta dorsal XII, 16-18. Aleta anal III, 8-10. 17 a 18 radios pectorales; 51 a 53 escamas en la línea lateral; 10 u 11 filas de escamas entre esta y el origen de la dorsal espinosa; 27 a 29 branquiespinas; boca con labios gruesos.

Color del cuerpo formado por bandas alternas de amarillo y azul con reflejos plateados; región anterior con dos bandas negras, una del origen de la dorsal al de la pectoral y otra de la nuca a la parte posterior de la boca, atravesando el ojo; aletas amarillentas (Dickson y Moore, 1977; Guitart, 1977).

Tamaño: hasta 300 mm.

Profundidad: 2 a 20 m.

Etimología: *virginicus* por el estado de Virginia aunque no se conoce tan al norte.

Anexo 2. Lista de caracteres.(Los caracteres en rojo fueron eliminados del análisis por poseer índices de consistencia menores a 0.25). La numeración de la lista corresponde a aquella del análisis de caracteres y a las figuras del anexo 3.

A. Canal sobre el nasal abierto (0) cerrado (1)

B. Abertura del nasal en la porción mas anterior de la estructura (0) o sobre la cara dorsal (1)

1. Proceso ascendente y proceso maxilar de la premaxila formando un ángulo menor de 90 ° (0) en ángulo mayor o igual a 90° (1)

2. Proceso articular de la premaxila notoriamente agrandado (0) pequeño (1)

C. Foramen del proceso articular grande (0) pequeño (1)

3. Proceso caudal de la premaxila recto (0) puntiagudo (1)

4. Borde posterior de la maxila alcanza el borde anterior del ojo (0) no alcanza el ojo (1) alcanza el borde posterior de la pupila (2)

D. Concavidad entre la cresta dorsal y el proceso lateral en la cara interna del maxilar ausente (0) presente (1)

5. Dentario esbelto (0) robusto (1): entendiéndose por esbelto una forma predominantemente alargada mientras que robusto es una forma mucho mas globosa.

6. Proceso coronoide recto o ligeramente cóncavo (0) evidentemente cóncavo (1)

7. Tabiques sobre la porción ventral del dentario delgados (0) gruesos (1)

8. Proceso postarticular del angular ausente (0) presente (1)

9. Angular más largo que alto (0) más alto que largo (1)

10. Lacrimal de forma de círculo (0) de trapecio (1)

11. Canal sensorial del lacrimal completamente expuesto (0) casi completamente ocluido (1) parcialmente expuesto (2)

E. Margen dorsal del opérculo reducido (0) una parábola completa (1)

12. Proceso ventral del subopérculo no prolongado ventralmente (0) prolongado (1)

13. Proceso dorsal del interopérculo ausente o reducido (0) muy evidente (1)

F. Proceso anterior del interopérculo lanceolado (0) no lanceolado (1)

G. Escotadura del espacio interóseo entre el hiomandibular y el metapterigoides profunda (0) poco profunda (1)

14. Lámina posteroventral del hiomandibular ausente o reducida (0) bien desarrollada (1)

15. Proceso maxilar del palatino recto (0) curvo (1)

16. Proceso etmoides del palatino prominente (0) ausente o muy reducido (1)

17. Proceso ectopteriogoides del palatino terminado en punta (0) redondeado (1)

18. Lámina posterior del metapterigoides con una extensión triangular en la porción media (0) triangular en la porción dorsal (1) redondeada (2)

19. Ectopteriogoides en forma triangular (0) boomerang (1) bastón (2)

20. Simpléctico en forma de bastón (0) alar (1) cónico (2)

H. Hendidura simpléctica del cuadrado angosta (0) amplia (1)

21. Articulación ceratohial epihial completa (0) por sutura ínter digitada (1)

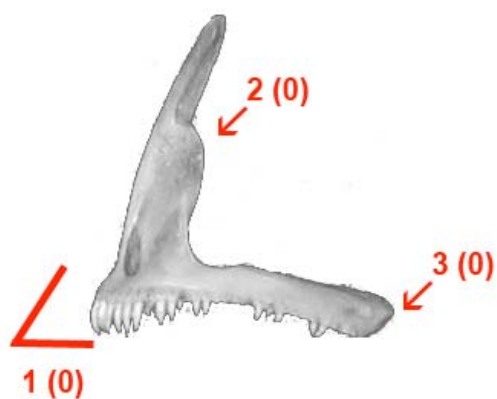
22. Articulación del interhial sin proyección posterior (0) con proyección (1)

I. Perfil dorsal del urohial recto (0) fuertemente cóncavo (1)

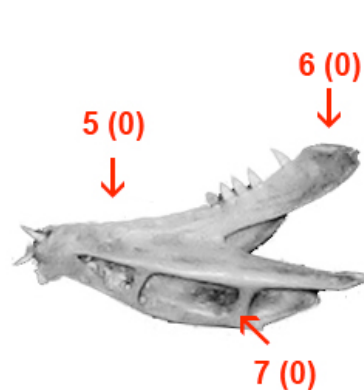
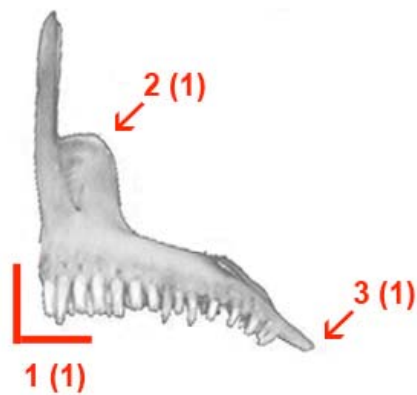
- J.** Proceso articular del urohial proyectado dorsalmente (0) proyectado anterodorsalmente (1)
- K.** Proceso articular del urohial plano (0) cilíndrico (1)
- L.** Láminas laterales del urohial poco desarrolladas (0) bien desarrolladas (1)
- 23.** Perfil posterior del supracleitrum uniformemente curvo (0) con una arista (1)
- M.** Apertura del canal sensorial del posttemporal en posición media pero haciendo contacto mas con el brazo superior que con el inferior (0) en contacto tanto con el brazo superior como con el inferior (1)
- 24.** Perfil posteroventral del postcleitrum superior sin expansión alar (0) con expansión (1)
- 25.** Número de espinas en la aleta dorsal XII (0) XI (1) XIII (2)
- 26.** Número de escamas en la línea lateral menos de 55 (0) más de 55 (1)
- 27.** Número de hileras de escamas entre la aleta dorsal y la línea lateral 9 ó menos (0) más de 9 (1)
- N.** Escamas sobre la línea lateral dispuestas en hileras oblicuas (0) paralelas (1)
- O.** Patrón de coloración sin barras (0) con barras (1)
- 28.** Patrón de coloración con líneas (0) sin líneas (1)
- 29.** Patrón de coloración sin estrías (0) con estrías (1)
- 30.** Punto oscuro sobre el pedúnculo caudal presente (0) ausente (1)
- 31.** Vomer largo cabe menos de 2 veces en la rama anterior del paraesfenoides (0) corto cabe 2 o mas veces (1)
- 32.** Mesetmoides con un surco posterior (0) protuberancia (1) recto ni protuberancia ni surco (2)
- 33.** Extremo anterior del vomer por delante de la protuberancia del mesetmoides (0) en línea recta (1)
- 34.** Unión entre el etmoides lateral (paretmoides) y el frontal evidente en vista dorsal (0) no evidente (1)
- 35.** Frontal no elevado posteriormente (0) elevado posteriormente conformando una porción notable de la cresta supraoccipital (1)
- 36.** Cresta ósea conformada tanto por el parietal como por el frontal (cresta temporal) (0) solo en el parietal (cresta parietal) (1) ausente totalmente (2)
- 37.** Cresta parietal poco desarrollada (0) bien desarrollada a manera de expansión alar (1) ausente (2)
- 38.** Proyección lateral media del esfenotico roma (0) puntiaguda (1)
- 39.** Proyección lateral media del esfenotico corta (0) larga (1)
- P.** Proyección anterior ventral del prootico esbelta (0) robusta (1)
- 40.** Cámara auditiva poco abombada (0) abombada (1)
- 41.** Quilla ventral del parasfenoides poco desarrollada (0) bien desarrollada (1)
- Q.** Foramen esfenotico ausente o muy reducido (0) presente (1)
- R.** La lamina ventral del basisfenoides poco desarrollada (0) bien desarrollada (1)
- S.** Foramen entre la unión de los frontales en su porción anterior dorsal presente (0) ausente (1)
- T.** Frontales completamente fusionados en su porción posterior (0) no completamente fusionados (1)
- 42.** Cresta supraoccipital pequeña altura igual o menor ala orbita ocular (0) cresta grande su altura mayor al orbita ocular (1)

43. Septo entre los 2 forámenes posteriores de los frontales delgado (0) grueso superando la anchura del mismo foramen (1)
44. Margen de los forámenes posteriores liso (0) no liso (con proyecciones o protuberancias) (1)
45. Otolito (sagita) con depresión dorsal evidente (0) ausente (1)
46. Forma general del otolito globoso (0) discoidal (1) oval (2)
47. Quilla ventral del quinto ceratobranquial estrecha (0) expandida (1)
48. Brazos posteriores del quinto ceratobranquial largos (0) cortos (1)
49. Disminución progresiva de la anchura del glosohial desde su extremo anterior hasta el posterior (0) disminución solo hasta la mitad de la estructura (1)
- U. Quilla a lo largo del eje antero-posterior del glosohial presente (0) ausente (1)
50. Hipurales 1 y 2 fusionados completamente (0) no fusionados con un espacio interoseo evidente (1)
51. Espacio entre el parahipural y la espina hemal 2 amplio (0) estrecho (1)
52. Primera espina hemal ubicada en la vértebra 13 (0) 12 (1)

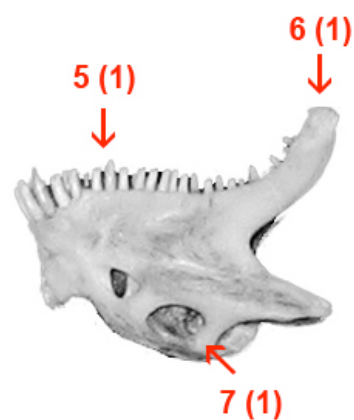
Anexo 3. Fotografía de las diferentes estructuras óseas con sus caracteres y estados.



Premaxila.

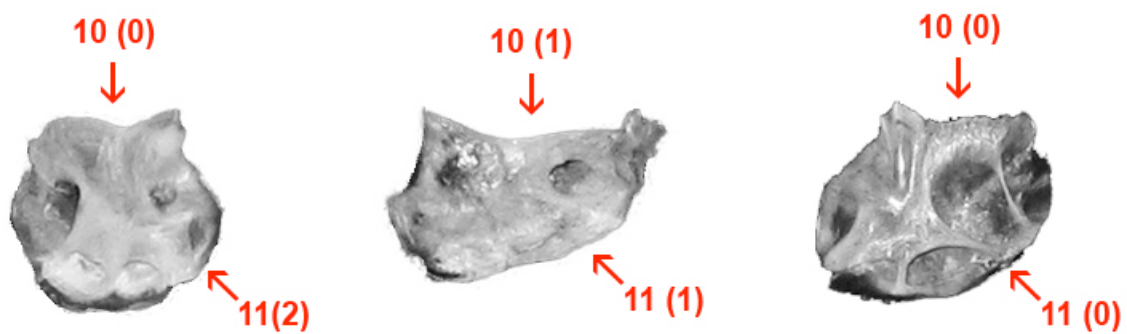


Dentario.



Angular.

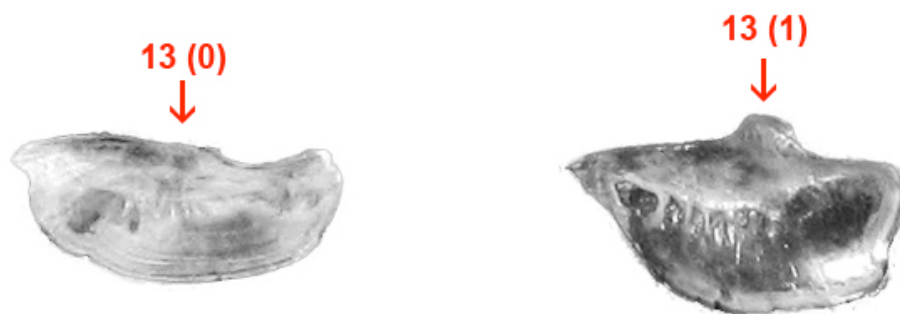




Lacrimales.



Subopérculo.



Íteropérculo.

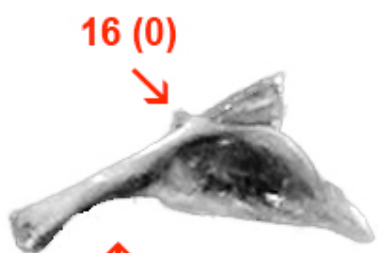


← 14 (0)



← 14 (1)

Hyomandibular.



16 (0)



↑ 15 (0)

↖ 17 (0)



16 (1)



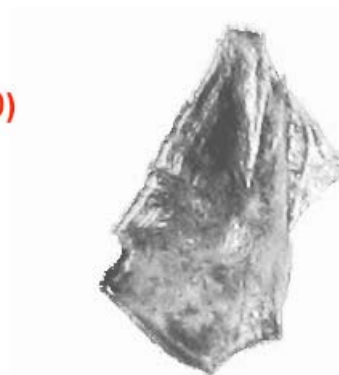
↑ 15 (1)

↖ 17 (0)

Palatino.



18 (0)



18 (1)



18 (2)



Metapteriogoides.



Ectopteriogoides.



Simplectico.



Cerato-epihial.



Interhial.



← 23 (0)



← 23 (1)

Supracleithrum.



← 24 (0)



← 24 (1)

Postcleithrum.



↑ 31 (0)

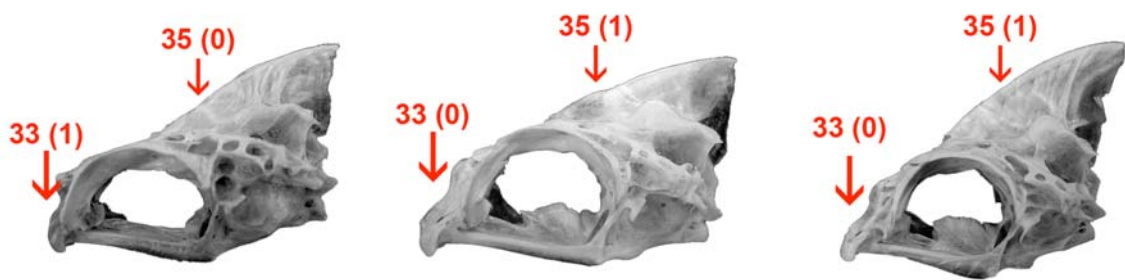


↑ 31 (1)

Vomer.



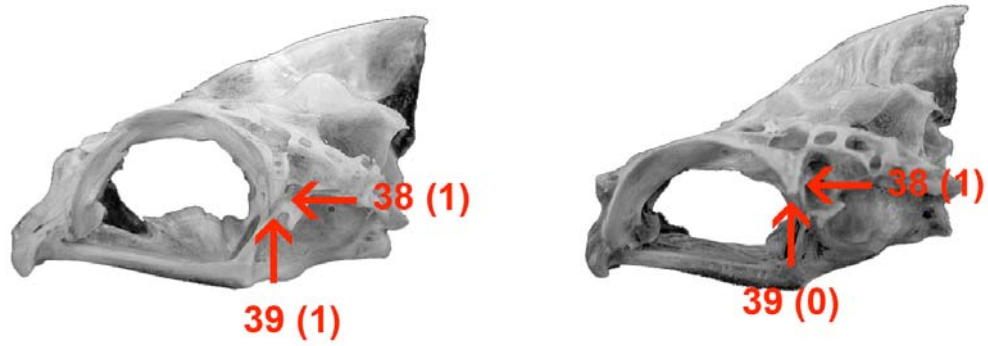
Mesetmoides; Unión frontales-parietales.



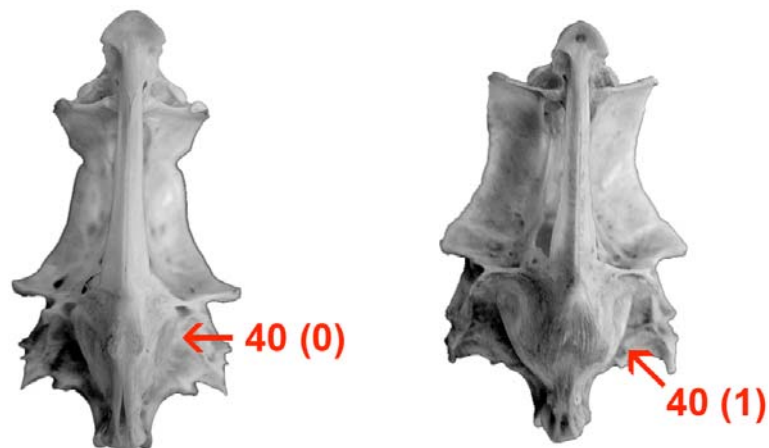
Proyección del vomer; Frontal en la cresta supraoccipital.



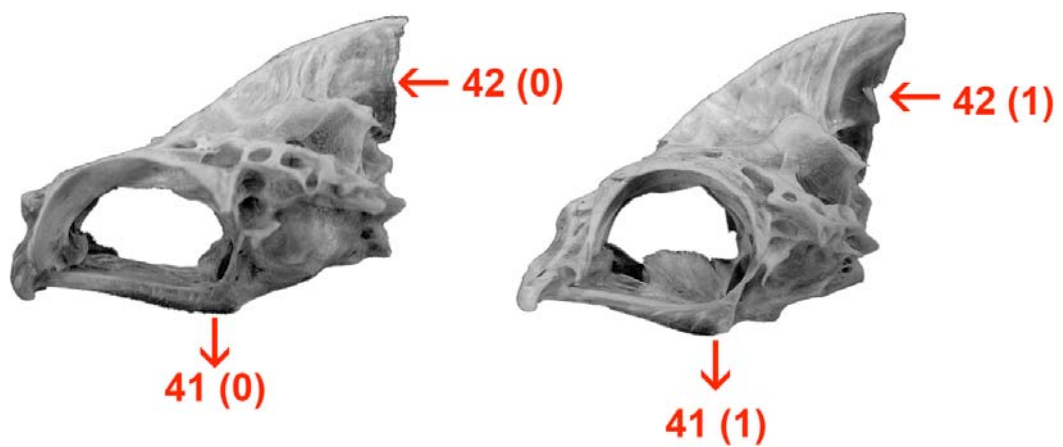
Cresta fronto-parietal.



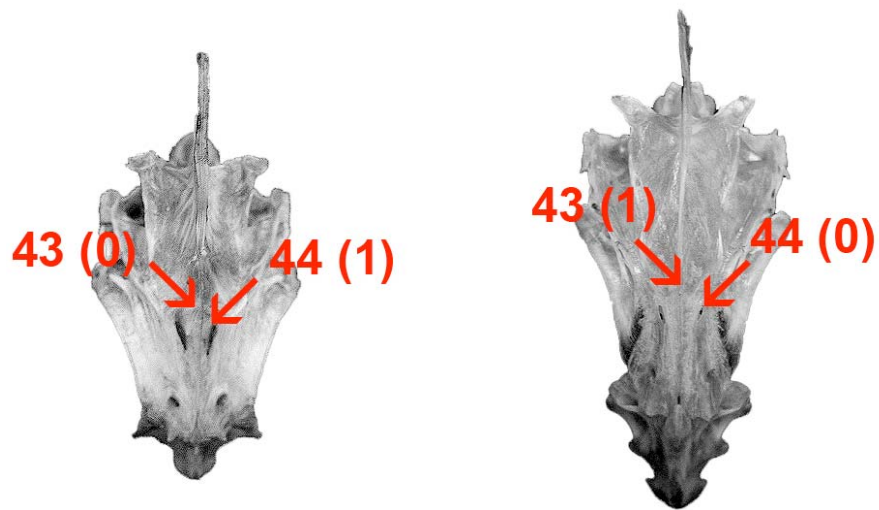
Esfenotico.



Cámara auditiva.



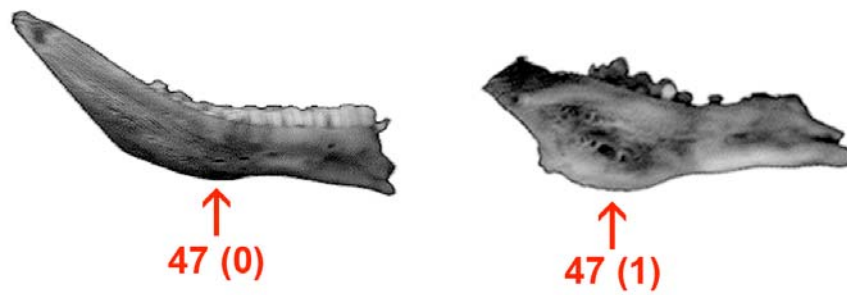
Paraesfenoides; Cresta supraoccipital.



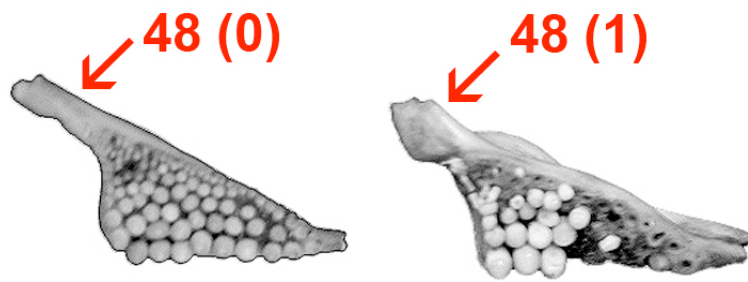
Forámenes en los frontales.



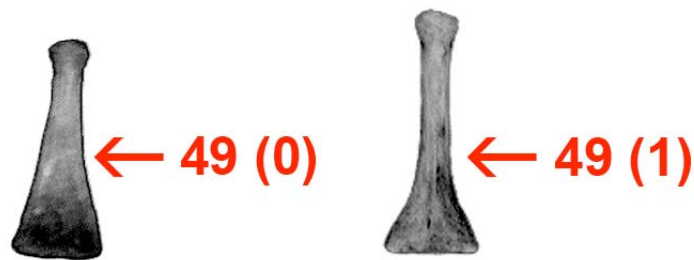
Otolitos.



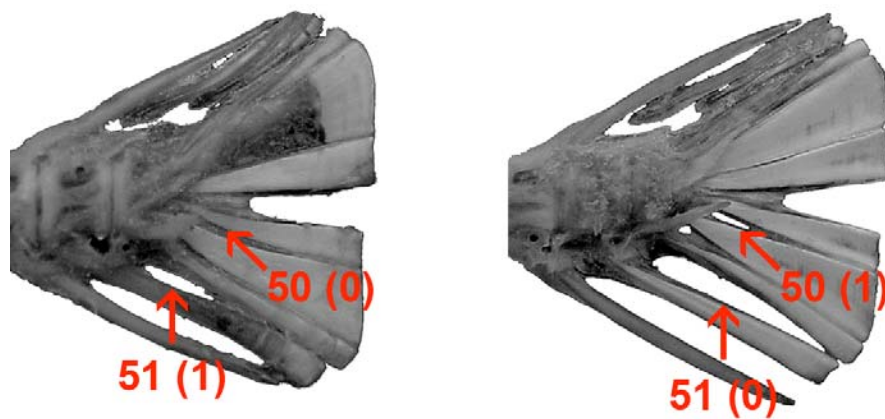
Quinto ceratobranchial vista lateral.



Quinto ceratobranquial vista dorsal.



Glosohial.



Grado de fusión hipural uno y dos; espacio parahipural segunda espina hemal.