



CENTRO DE INVESTIGACIONES BIOLÓGICAS
DEL NOROESTE, S.C.

Programa de Estudios de Posgrado

EVOLUCIÓN, FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA DE LA
SUBFAMILIA HAEMULINAE
(PERCOIDEI:HAEMULIDAE) EN EL NUEVO
MUNDO.

TESIS

Que para obtener el grado de

Doctor en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación Biología Marina)

Presenta

JOSE JULIÁN TAVERA VARGAS

La Paz, Baja California Sur, Mayo de 2012

ACTA DE LIBERACION DE TESIS

En la Ciudad de La Paz, B. C. S., siendo las 10:00 horas del día 02 del Mes de Mayo del 2012 se procedió por los abajo firmantes, miembros de la Comisión Revisora de Tesis avalada por la Dirección de Estudios de Posgrado del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S. C., a liberar la Tesis de Grado titulada:

"EVOLUCIÓN, FILOGENIA Y BIOGEOGRAFÍA DE LA SUBFAMILIA HAEMULINAE (Percoidei:Haemulidae) EN EL NUEVO MUNDO."

Presentada por el alumno:

Jose Julián Tavera Vargas

Aspirante al Grado de DOCTOR EN CIENCIAS EN EL USO, MANEJO Y PRESERVACION DE LOS RECURSOS NATURALES CON ORIENTACION EN Biología Marina

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

Dr. Eduardo Balart Paz
CO-DIRECTOR DE TESIS

Dr. Giacomo Bernardi
CO-DIRECTOR DE TESIS

Dr. Arturo Acero Pizarro
CO-TUTOR

Dr. Jose De La Cruz Agüero
CO TUTOR

Dra. Ana María Ibarra Humphries
CO-TUTOR

DRA. ELISA SERVIERE ZARAGOZA,
DIRECTORA DE ESTUDIOS DE POSGRADO

RESUMEN

La familia Haemulidae está dividida en dos sub-familias, Haemulinae y Plectorhinchinae, entre las dos incluyen 17 géneros y alrededor de 145 especies. Estos peces tienen una amplia distribución geográfica, incluyendo ambientes ecológicos contrastantes, lo cual deriva en un alto potencial para la prueba de hipótesis evolutivas. Las relaciones filogenéticas de la familia se examinaron usando genes mitocondriales y representantes de otras familias de percomorfos como grupo externo, mediante métodos Bayesianos y de Máxima Verosimilitud. También se exploraron las relaciones entre las especies de haemúlidos americanos, a partir de cinco marcadores moleculares (tres mitocondriales y dos nucleares), las cuales sirvieron de base para evaluar la historia evolutiva, la diversificación ecológica y los patrones de especiación en este grupo de peces. Los genes mitocondriales y los diferentes métodos de reconstrucción apuntan a la familia Sillaginidae como el grupo hermano de los Haemulidae (aunque los valores de soporte fueron bajos). En las relaciones al interior de los haemulinos todas las topologías soportan la existencia de las dos subfamilias, Haemulinae, Plectorhinchinae. El análisis reveló que el género *Pomadasys* es polifilético y *Haemulon*, *Anisotremus*, y *Plectorhinchus* son parafiléticos. Solo cuatro de los siete, presuntamente, pares de especies geminadas fueron recuperados en este trabajo, sin embargo se demuestra que la divergencia no fue simultánea.

Usando 17 cotas anatómicas (landmarks), que representan la morfología externa, se probó que si existe señal filogenética en ellas, y no se encontró una clara relación entre el hábitat y el morfo espacio utilizando funciones discriminantes y regresiones múltiples filogenéticas de mínimos cuadrados.

Los análisis moleculares revelaron que el uso diferencial del hábitat pudo haber tenido un papel importante en la dinámica de especiación de este grupo de peces, en particular entre las especies del Nuevo Mundo de las cuales se tuvo una extensa representación tanto de ejemplares como de especies.

Este estudio provee una nueva hipótesis acerca del grupo hermano de la familia Haemulidae y una filogenia robusta de esta última. La presencia de géneros para y polifileticos apunta a la necesidad de nuevos arreglos taxonómicos al interior de la familia. Un muestreo muy escaso de las especies de *Pomadasys* del Viejo Mundo evita que se pueda concluir de manera definitiva si el origen de la sub familia Haemulinae tuvo lugar en el Nuevo Mundo, sin embargo nuestros datos así lo sugieren. Este estudio además ilustra como la historia de vida y el hábitat influyen las trayectorias evolutivas y de especiación.

ABSTRACT

The fish family Haemulidae is divided in two subfamilies, Haemulinae and Plectorhynchinae (sweetlips), including approximately 17 genera and 145 species. The family has a broad geographic distribution that encompasses contrasting ecological habitats resulting in a unique potential for evolutionary hypotheses testing. In the present work we have examined the phylogenetic relationships of the family using selected representatives of additional Percomorpha based on Bayesian and Maximum likelihood methods by means of three mitochondrial genes. We also developed a phylogenetic hypothesis of the New World species based on five molecular markers (three mitochondrial and two nuclear) as a framework to evaluate the evolutionary history, the ecological diversification and speciation patterns of this group. Mitochondrial genes and different reconstruction methods consistently recovered a monophyletic Haemulidae with the Sillaginidae as its sister clade (although with low support values). We also present a robust molecular phylogeny of Haemulinae based on the combined data of two nuclear and three mitochondrial genes. All topologies support the monophyly of both sub-families (Haemulinae, Plectorhynchinae). The genus *Pomadasys* was shown to be polyphyletic and *Haemulon*, *Anisotremus*, and *Plectorhinchus* were found to be paraphyletic. Four of seven presumed geminate pairs were indeed found to be sister species, however our data did not support a contemporaneous divergence.

17 landmarks were selected to represent external morphology of grunts, phylogenetic signal was confirmed by means of permutations, but we didn't find a relationship of the

habitat with the morpho-space as evaluated by means of discriminant functions and multiple generalized minimum square phylogenetic regressions.

Molecular analyses also revealed that differential use of habitat might have played an important role in the speciation dynamics of this group of fishes, in particular among New World species where extensive sample coverage was available.

This study provides a new hypothesis for the sister clade of Hamulidae and a robust phylogeny of the latter. The presence of para- and polyphyletic genera underscores the need for a taxonomic reassessment within the family. A scarce sampling of the Old World *Pomadasys* species prevents us to definitively point to a New World origin of the subfamily Hamulinae, however our data suggest that this is likely to be the case. This study also illustrates how life history habitat influences speciation and evolutionary trajectories.

DEDICATORIA

Al final de cuatro punto cinco años de doctorado, escribo una de las grandes conclusiones dentro de la sección de dedicatoria y no en la de conclusiones como todas las demás. Cualquier persona que ha escrito una tesis entiende el sentimiento de estar escribiendo las conclusiones. Una rara mezcla de insatisfacción, alegría, rabia, epifanías, pseudoepifanías nonepifanías, antiepifanías, y otras cosas. Si algo se me complica en la vida es hilar las ideas, llevo ya varias horas sentado tratando de escribir algo coherente y emotivo pero no puedo, así que decidí que en esta sección no me va a importar, si las ideas son coherentes, si cité bien la bibliografía, si me comí algunos (todos) acentos, si las sumatorias de las tablas no cuadran etc.. etc..

Esta parte que están leyendo la estoy escribiendo un día antes de que alguien pueda leerla, o sea un día antes de imprimir la tesis y quisiera poder plasmar el mismo efecto en estas líneas que aquel que produce mirar a la cámara al momento de tomarse una fotografía, y luego, cuando la ves puedes mirar a los ojos de las personas sin importar el ángulo desde donde las veas. Ese efecto me encanta y me deslumbra cada vez que lo veo.

Bueno retomo, después de mucho tiempo de estudio ---- carajo con este word que me cambia las palabras.....-----una de mis grandes conclusiones es

- Sí existe algo más relativo que el tiempo, el cerebro humano. (Lo escribí como se debe escribir una conclusión en la tesis real con esos puntitos que también pueden ser números, o figuras si es que se meten en la opción de personalizar la viñeta donde les deben aparecer dentro de las letras Webdings, Wingdings, Wingsdings2 y Wingdings3).

El cerebro humano es mas relativo que todo.... y adentro del cerebro el tiempo es relativo (esto quiere decir que es doblemente relativo). Quizá por esta suma de factores es que siento que el tiempo transcurre cada vez más rápido, a mí me parece que los días se estuvieran acortando. Cada vez el tiempo va más deprisa como si la tierra girara hoy más rápido que hace unos años, yo sí creo que el tiempo definitivamente va más rápido.

Parece que fue ayer cuando hice simbiosis con una rana, y esta relación hizo que se se me pasaran volando: **la combi**, el cacahuete japonés, las Islas, el buceo, Matilde y Tequila, El Cañon de la Zorra, Camino Real, el Real Zamesta F.C, La rodilla, Las Cachoras, Max y Maye, Rockband, Risk, Comitán, el Kite-Surf, Santa Cruz, la nieve, el antebrazo de la rana, Villas del encanto, el vuelo de Maye, Pulga, el Wii de Polo y Angie, Salsipuedes, El Conejo, Cabo Pulmo, Baja Paradise, Rocksport-Neta, la rodilla otra vez, Las Panteras, Chimoltrufia, la mirlita, las tocho-pesadillas, varias champions, el box de los sábados, el mar sobretodo el mar, todo fue más divertido teniendo una amiga para compartirlo, desafortunadamente estas letras no le dan alcance a mi gratitud.

Quiero dedicar esta tesis a todos los amigos que compartieron con la rana, el pájaro, la mirla, y los perros. En realidad se la dedico mas a la rana, la mirla y los perros, pero también a los amigos. Se que a Polo le va a gustar que le agradezca, por eso comienzo por él: a Carlos Julio Polo Silva y Angélica María Barrera García (creo), Eduardo Maciel, Carlos Niño y Pilar Blanco con sus retoños: Garbanzito y el Gringuito, ya me aburrí de tartar de acordarme de los apellidos así que de aquí en adelante puro nombre, Fabián y Margarita, Ivan, Panchito, Las Cachoras, Las Panteras y sus panteros, Rocksport-Neta, Lau y Paul Ahuja alias: Pablito (poca fiesta), me dio sueño me voy a dormir a ver si me acuerdo

de alguien mas mañana temprano, ademas se me acabo la inspiración. Imprimiedo me acorde del Cremas, Rafa y March, El Tocayo, Fausto, Masso, Tripp por causa de estos últimos me toco imprimir de nuevo esta página.

AGRADECIMIENTOS

Primero al CIBNOR como institución receptora de éste estudio de Posgrado. A CONACyT por la beca con número de registro 213311 y por la beca mixta. A los proyectos que apoyaron el desarrollo de esta investigación doctoral: UC-Mexus, CONABIO CT001 y a los proyectos internos del CIBNOR EP2 y EP3. Agradezco a los laboratorios de Ecología y Evolución de Peces de la Universidad de California sede Santa Cruz, al Museo Smitshoniano de Washington D.C., a la colección ictiológica del CICIMAR-IPN, a la colección ictiológica del CIBNOR, al laboratorio de Recursos Nectónicos y Ecología de Arrecifes, al Laboratorio de Genética Acuicola del CIBNOR.

A mis codirectores y miembros del comité tutorial: Eduardo F. Balart Páez, Giacomo Bernardi, Arturo Acero Pizarro, José de La Cruz Agüero, Ana María Ibarra, , Francisco García-Rodríguez, Pedro Cruz Hernández, por todo su apoyo.

Finalmente, pero no por eso menos importante, a Lucía Campos, Noemí Bocanegra, Ruth Ochoa, Deivis Palacios, Mauricio Montoya, Horacio Sandoval, Ana María Talamantes, Esther Ojeda, Claudia Olachea, Tania Nuñez, Osvelia Ibarra, Leticia González, Elisa Serviere, Adriana Martinez, Victor Cota, Jorge Chollet, Francisco Vergara, Armando Medina, Victor Tapia, Angel Payan.

En la distancia a Marloes Poortvliet, Ricardo Beldade, Rodrigo Beas, Alicia Abadia, Devon, Louise y Fiona Pearse.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	i
ABSTRACT	iii
DEDICATORIA	v
AGRADECIMIENTOS	viii
ÍNDICE DE FIGURAS	xi
ÍNDICE DE TABLAS	xiii
INTRODUCCIÓN	14
Características de la familia Haemulidae	18
Haemulidae como unidad taxonómica	20
OBJETIVOS	23
Objetivo General	23
Objetivos Particulares	23
HIPÓTESIS	24
MATERIALES Y MÉTODOS	25
Recolecta e identificación del material biológico	25
Filogenia molecular	27
Extracción y amplificación de ADN.....	27
Reconstrucción filogenética.....	29
Análisis de saturación	34
Árboles calibrados en el tiempo	34
Morfometría geométrica	35
Digitalización de las imágenes.....	35
Superposición de hitos.....	36
Análisis de ordenación.....	37
Señal filogenética	38
Análisis de la talla	39
Relación entre el hábitat y la forma.....	39
Análisis de disparidad.....	40
Filogenia morfométrica	40
Análisis del hábitat ancestral	41
Reconstrucción ancestral de áreas	42
RESULTADOS	44
Taxonomía	44
Filogenia molecular	49
Análisis de saturación	50
Modelos de sustitución nucleotídica.....	50
Análisis de relaciones intra-familiares.....	53
Relaciones al interior de la familia Haemulidae.....	55
Temporalidad de la divergencia	62
Morfometria geométrica	64

Superposición de cotas.....	64
Análisis multidimensional de ordenación.....	65
Señal filogenética.....	71
Influencia de la talla en la forma.....	72
Relación entre la forma y el hábitat.....	73
Análisis de disparidad.....	75
Filogenia morfométrica.....	76
Reconstrucción ancestral del hábitat y de las áreas de distribución.....	78
DISCUSIÓN.....	82
Comentarios taxonómicos.....	82
Morfometría geométrica.....	87
Historia evolutiva de los Haemulinae.....	92
CONCLUSIONES.....	98
BIBLIOGRAFÍA.....	101

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Cotas anatómicas usadas para representar la morfología externa de los haemúlidos.	36
Figura 2. Relaciones interfamiliares de los haemúlidos obtenidas en este estudio. Los círculos sobre los nodos indican la probabilidad posterior (pp): círculos negros ($pp \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq pp < 0.95$), círculos blancos ($pp < 0.70$). Los círculos por debajo de la rama indican el soporte de bootstrap de las diez corridas independientes de Máxima Verosimilitud (bs), izquierda árbol de Inferencia Bayesiana (IB), derecha Máxima Verosimilitud (MV): círculos negros ($bs P \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq bs < 0.95$), círculos blancos ($50 \leq bs < 70$), línea $< 50\%$	54
Figura 3. El árbol de la izquierda corresponde a la inferencia Bayesiana (IB), y el de la derecha a Maxima Verosimilitud (MV). Los círculos sobre los nodos indican la probabilidad posterior (pp): círculos negros ($pp \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq pp < 0.95$), círculos blancos ($pp < 0.7$). Los círculos por debajo de la rama indican el soporte de bootstrap corridas de Máxima Verosimilitud (bs): círculos negros ($bs P \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq bs < 0.95$), círculos blancos ($0.5 \leq bs < 0.7$), línea < 0.5	58
Figura 4. Árbol relativo al tiempo mediante inferencia Bayesiana mediante coalescencia de genes a partir de *BEAST. Las barras de los nodos están coloreadas de acuerdo con el valor de la probabilidad posterior: negro ($pp \geq 0.95$), gris ($0.70 \leq pp < 0.95$), blanco ($pp < 0.70$).	59
Figura 5. Árbol relativo al tiempo mediante inferencia Bayesiana a partir de la matriz concatenada en BEAST.	60
Figura 6. Valores de los nodos de los tACMR extraídos a partir de 100 muestras aleatorias de la distribución.	64
Figura 7. Correlación entre las distancias de Procrustes y tangentes euclidianas.	65
Figura 8. Histograma de la varianza en cada componente principal de la forma.	66
Figura 9. Variabilidad de la forma en los dos primeros componentes principales. Los puntos corresponden a las especies y el color al género que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje. Los puntos de la izquierda corresponden a la totalidad de los individuos y los de la derecha la configuración consenso por especie.	66
Figura 10. Variabilidad de la forma en los componentes principales 1 y 3. Los puntos corresponden a las especies y el color al género al que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje. Los puntos de la izquierda corresponden a la totalidad de los individuos y los de la derecha a la configuración consenso por especie.	67
Figura 11. Árbol molecular sobrepuesto sobre el espacio de forma.	68
Figura 12. Variabilidad de la forma en los componentes evolutivos principales 1, 2 y 3. Los puntos corresponden a las especies y el color al género al que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje.	69
Figura 13. Histograma de la varianza en cada componente principal de la forma.	70
Figura 14. Variabilidad de la forma en la dos primeras variables canónicas. Los puntos corresponden a las especies y el color al género al que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje. Los puntos de la izquierda corresponden a la totalidad de los individuos y los de la derecha a la configuración consenso por especie.	70
Figura 15. Relación de la talla centroide con la filogenia molecular.	72
Figura 16. Análisis discriminante de la morfología usando el hábitat como factor de agrupación sin incluir el efecto de la filogenia.	73
Figura 17. Análisis discriminante de la morfología usando el hábitat como factor de agrupación removiendo el efecto de la filogenia.	74

Figura 18. Valores de disparidad parcial, entre y al interior de los géneros.	75
Figura 19. Árbol filogenético de Máxima Verosimilitud reconstruido a partir de los datos morfométricos. Los colores corresponden a los géneros.	77
Figura 20. Reconstrucción ancestral de hábitat mediante el modelo reversible ARD, usando la librería APE dentro del paquete R.....	79
Figura 21. Reconstrucción ancestral de áreas. Tres diferentes métodos fueron usados. Izquierda S- DIVA; centro DIVA bayesiano; y derecho DEC usando LAGRANGE.....	80

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla I. Diferencias entre las subfamilias Haemulinae y Plectorhinchinae según Johnson (1980).....	22
Tabla II. Número de especies de haemulidos recolectados por continente y cuenca oceánica. PO: Pacífico Oriental, AOcc: Atlántico Occidental, IP: IndoPacífico, MD: Mediterráneo, MR: Mar Rojo, POcc: Pacífico Occidental. NM: Nuevo Mundo.	26
Tabla III. Iniciadores usados para amplificar las regiones de los Haemúlidos y familias afines.	29
Tabla IV. Secuencias tomadas del GenBank.	30
Tabla V. Arreglos taxonómicos de los géneros de la subfamilia Haemulinae.	45
Tabla VI. Número de sitios, especies y secuencias analizadas para cada uno de los marcadores aislados.	50
Tabla VII. Valores de $-\ln$ de la verosimilitud de cada una de las corridas mediante el programa RAXML.	55
Tabla VIII. Eigenvalores, porcentaje de la varianza, y de la varianza acumulada en los diez primeros componentes principales de forma.	65
Tabla IX. Valores de las distancias de Procrustes entre los grupos (géneros) del análisis canónico. En la parte inferior de la matriz se encuentran los valores de las distancias y en la parte superior el valor de p después de las 100 permutaciones.....	71
Tabla X. Valores estadísticos de la regresión múltiple filogenética.	74
Tabla XI. Valores de vecino más cercano por género. Pomadasys1 corresponde a las especies P. macracanthus.....	76

INTRODUCCIÓN

Durante siglos, los naturalistas han tratado de detectar, describir y explicar la diversidad del mundo biológico, sin embargo fue hasta 1758 con la formalización del sistema de nomenclatura jerárquico de Carl von Linnaeus, donde se establecieron las bases para describir y categorizar esta diversidad biológica. Este sistema (jerárquico) fue inicialmente, y en algunos casos permanece siendo, independiente de la teoría evolutiva, incluso los primeros evolucionistas como Bufón se opusieron al trabajo de Linnaeus, sin embargo autores posteriores (Lamarck, Darwin, Haeckel) optaron por este sistema para producir clasificaciones basadas en relaciones filogenéticas. Las primeras clasificaciones filogenéticas no fueron más que estimaciones basadas en criterios poco objetivos de los expertos de cada grupo taxonómico (Hillis *et al.*, 1996). El cambio notorio surge con el trabajo del entomólogo alemán Will Hennig (1950, 1966), quien define un método objetivo para reconstruir la historia evolutiva de los organismos, basándose en atributos compartidos entre los organismos tanto fósiles como vivientes.

Caillet *et al.* (1986) definen la clasificación filogenética como una hipótesis evolutiva, la cual sugiere que las especies o grupos de especies clasificados y dispuestos juntos en un taxón, están más cercanamente relacionados genealógicamente entre ellos que con cualquier otro grupo. Sin embargo, no es posible conocer con certeza la filogenia de un grupo de especies, solo se puede hacer una hipótesis a partir de la mejor evidencia disponible (Ponder y Lindberg, 2008).

Una filogenia robusta es un prerrequisito para poder realizar un análisis crítico de las relaciones evolutivas de cualquier grupo de organismos y además aporta un marco de referencia sólido sobre el cual es posible estudiar no solo el cambio entre las especies sino su origen: los eventos de especiación que conllevan a la diversidad orgánica. La información filogenética puede ser empleada para hacer predicciones acerca del origen de nuevos caracteres o estados, de la evolución de la diversidad morfológica y/o genética, de la ecología, de la fisiología o incluso de la proteómica de taxa no estudiadas (Ponder y Lindberg, 2008).

Ninguna propiedad caracteriza de manera tan exclusiva a la vida como el proceso de evolución. De ahí que el entendimiento de este proceso involucre un análisis funcional, histórico y ecológico; esta visión holística de forma y función claramente requiere la integración de información normalmente considerada en diferentes disciplinas de la biología (morfología, genética, ecología) (Wainwright y Reilly, 1994).

Con respecto a la relación estructura-función, los estudios morfológicos pueden revelar factores selectivos en los ambientes, que restringen la respuesta de un fenotipo a estos factores. Al grado que la morfología puede determinar el ámbito ecológico del fenotipo, limitando la distribución ecológica y geográfica (Ricklefs y Miles, 1994). El proceso histórico es incluido gracias al análisis filogenético en donde se incorpora el factor tiempo, implícito en todos los procesos de cambio. En todos los casos la morfología representa aspectos que relacionan al organismo con el ambiente.

Dentro de la filogenia (historia evolutiva), los organismos comparten ciertos caracteres incluyendo el material hereditario, que sugiere un solo origen monofilético de la vida. La proliferación de formas (cladogénesis) y la cantidad de cambio sin que ocurran eventos de

ramificación (anagénesis), son dos procesos que deben ser entendidos de la mejor manera si se busca comprender la historia evolutiva de un linaje particular. La mayoría de los estudios que utilizan marcadores moleculares estiman las relaciones genéticas en algún punto de un continuo jerárquico de divergencias evolutivas. Los distintos tipos de marcadores proveen información genética diferente, idealmente localizada en diversos horizontes temporales dentro de esta jerarquía (Avice, 2004).

Virtualmente todos los estudios comparativos de la variación biológica entre las especies dependen del marco filogenético para su interpretación (Hillis y Bull, 1991). La importancia de los datos genéticos radica en el fundamento de que la filogenia es la historia evolutiva de las especies y esta historia es escrita bajo el precepto de la herencia o transmisión génica, es decir los caracteres heredados son aquellos que acarrearán la información que pasará a las siguientes generaciones y por lo tanto son el objeto de estudio. Esta transmisión génica es una de las principales críticas por parte de los genetistas a los datos morfológicos, la incertidumbre de si un carácter fenotípico es en realidad el resultado de la historia evolutiva o por su parte tiene un fuerte componente ambiental que lo modifica, sin que esta alteración sea necesariamente heredable, y por el contrario, se deba a un determinado grado de plasticidad fenotípica adaptativa, la cual puede presentarse en uno o más organismos, llegando incluso a presentarse clinas morfológicas en algunos caracteres (Avice, 2004).

La posibilidad de incluir información evolutiva proveniente de distintas fuentes, constituye una gran ventaja al momento de proponer una hipótesis filogenética, ya que cada disciplina empleada, con sus ventajas y desventajas, contiene fragmentos de una misma historia que en conjunto permite tener una visión más completa de un proceso complejo y reticulado

como es la evolución que difícilmente puede ser abordado y comprendido bajo una sola óptica. Otro punto central para la filogenia es distinguir el componente de similitud biológica debido a la relación de descendencia a partir de un ancestro común (homología), de aquel que es ocasionado por la convergencia evolutiva a partir de ancestros diferentes (analogía). Las clasificaciones evolutivas deben reflejar caracteres homólogos que genuinamente demuestren descendencia genealógica (Avice, 2004). Este punto es también controversial cuando se trabaja con datos fenotípicos exclusivamente, ya que estos caracteres pueden evolucionar independientemente si la presión selectiva es suficiente para inducir respuestas adaptativas a desafíos ambientales comunes. Sin embargo el genotipo no es inmune a la selección, y de ahí que también para estos trabajos se busquen marcadores moleculares neutros, es decir que no están sujetos al proceso de selección natural.

Bajo la teoría de la evolución por mutación neutral propuesta por Kimura en 1968, las diferentes formas de los genes, o los alelos, no necesariamente confieren un ajuste diferencial o adaptativo a sus portadores, resultando en que la gran mayoría de las sustituciones evolutivas debidas a mutaciones neutras al nivel molecular sean fijadas aleatoriamente por la deriva genética, o por la selectividad neutral. Esta teoría de la neutralidad de Kimura revolucionó la manera de pensar de muchos investigadores, los cuales hasta los trabajos de este autor asumían que la única fuente de variación era la selección natural de Darwin (Avice, 2004).

La práctica de combinar grupos de datos independientes (morfológicos o fenotípicos y moleculares) en un solo análisis filogenético sigue siendo debatida; sin embargo, los procedimientos usados para evaluar los patrones de discordancia entre las particiones de datos proveen no solo las bases para decidir como conducir mejor un análisis filogenético

de este tipo, sino que además permiten mejorar el entendimiento de las fuerzas que moldean la evolución de muchos caracteres (Farias *et al.*, 2000).

En algunos taxa donde los caracteres morfológicos no son lo suficientemente resolutivos, ya sea debido a altos niveles de homoplasia y/o a la baja o alta plasticidad morfológica, los datos moleculares han mostrado ser de mucha utilidad (Bernardi *et al.*, 2004). Sin embargo, la información proveniente de cada uno de ellos no es excluyente y puede, y debería ser, analizada de manera conjunta para soportar con mayor robustez una hipótesis filogenética.

Características de la familia Haemulidae

La familia Haemulidae está constituida por 17 géneros y aproximadamente 150 especies. Su distribución es circumtropical en los océanos Atlántico, Índico y Pacífico (Nelson, 2006). En América 11 de 13 géneros y 40 especies se encuentran habitando el Pacífico Oriental y 7 géneros y 28 especies están restringidos al Atlántico Occidental, con una sola especie aparentemente compartida entre las dos cuencas. Los hemúlidos son habitantes principalmente de ambientes marinos, algunos estuarinos y solamente pocas especies habitan en agua dulce. Se caracterizan por tener una boca pequeña con labios gruesos. La mayoría presentan dientes vomerinos. Usualmente presentan poros en el mentón, siete radios branquióstegos, 26 ó 27 vértebras (10 u 11 + 16). Los adultos son típicamente inactivos durante el día, refugiándose cerca o debajo de objetos sumergidos, rocas o arrecifes coralinos; se dispersan para alimentarse sobre invertebrados bentónicos en la noche. Son desovadores pelágicos. La talla máxima registrada es de 60 cm, aproximadamente.

El nombre común (roncadores o rancos) se debe al sonido que emiten al frotar los dientes faríngeos superiores con los inferiores. La amplificación ocurre al presionar contra la pared dorsal del esófago la vejiga gaseosa, la cual se encuentra conectada por su extremo anterior al borde posterior de la placa faríngea; el sonido puede ser producido tanto dentro del agua como fuera de ella (Burkenroad, 1930).

Los hemúlidos son considerados uno de los recursos ícticos más importantes en las capturas de las pesquerías ribereñas en todo el margen tropical y subtropical de las dos costas de América, donde es considerada de importancia comercial para el consumo humano (Froese y Pauly, 2009). La distribución geográfica de los hemúlidos en ambas costas del continente americano los señala como un grupo con un elevado potencial para estudios biogeográficos, ya que presenta especies distribuidas en islas exclusivamente oceánicas con congéneres ligados estrictamente a ambientes costeros, como el caso de *Anisotremus* y *Orthopristis*; poblaciones disyuntas separadas por eventos vicariantes, como la apertura del Golfo de California; la hipótesis del levantamiento del Istmo de Panamá; y la barrera de la desembocadura del río Amazonas como límite superior e inferior de la distribución de algunas especies.

Por todo lo anterior y 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 actuales e incluso precolombinas (Marcus *et al.*, 1999), hasta la fecha se han realizado pocos trabajos enfocados a resolver las relaciones filogenéticas y evolutivas al interior de la familia (Bernardi *et al.*, 2008; Rocha *et al.*, 2008; Tavera *et al.*, 2011). Los trabajos existentes se han limitado a desarrollar parcialmente algunos temas como ecología y taxonomía (Courtenay, 1961; Böhlke y Chaplin, 1968; Randall, 1968; Hong, 1977; Acero y Garzón,

1982; Cervigón, 1993; Allen y Robertson, 1994; McKay y Schneider, 1995; Hoese *et al.*, 1998; Thomson *et al.*, 2000; Chirichigno y Cornejo, 2001; McKay, 2001; Carpenter, 2002; Lindeman y Toxey, 2003; Humann y DeLoach, 2004; McEachran y Fechhelm, 2005). De ahí la importancia y relevancia de este estudio, el cual busca no solo esclarecer las relaciones filogenéticas al interior de este grupo, sino tratar de dilucidar los diferentes escenarios biogeográficos y evolutivos que han podido llevar a la actual conformación tanto geográfica como de diversidad específica y ecomorfológica al interior de este importante linaje de peces.

Haemulidae como unidad taxonómica

La familia Haemulidae, al igual que la totalidad de los seres vivos, ha experimentado numerosos cambios en su nomenclatura, relacionados con el constante desarrollo tanto de la taxonomía como de la sistemática. A esto se le suma el rápido crecimiento de numerosas herramientas disponibles en la actualidad, las que permiten a los taxónomos abordar las relaciones de las especies desde panoramas diferentes con la finalidad de incorporar un mayor espectro de caracteres que permitan disponer esta diversidad en sistemas de clasificación coherentes con la historia evolutiva de las especies. En la actualidad la familia Haemulidae incluye varias familias previamente descritas y reconocidas bajo los nombres: Gaterinidae, Haemulonidae, Hapalogenyidae, Pomadasyidae, Pristipomidae, Pristipomatidae, Plectorhinchidae y Xenichthyidae.

La familia Haemulidae pertenece al orden Perciformes, el taxón más diversificado de todos los órdenes de peces, siendo incluso el orden más numeroso entre todos los demás vertebrados. Sin embargo, éste no constituye un grupo monofilético, presentando familias

en muchos subórdenes que no pueden ser definidas en términos de caracteres derivados compartidos. Su clasificación no se encuentra resuelta totalmente y sigue sujeta a constantes cambios que buscan una mejor representación de la historia evolutiva de sus miembros (Nelson, 2006).

Los Perciformes son el grupo dominante en muchas aguas tropicales y subtropicales del mundo; contiene 18 subórdenes, tres de los cuales poseen la mayoría de las familias, géneros y especies. Dentro de uno de estos subórdenes, el Percoidei, se incluye la familia Haemulidae. En general, la ubicación filética de muchas familias al interior de Percoidei permanece incierta, ya que no existe un intento serio de diagnosticar su monofilia (Johnson, 1993).

Johnson (1980), basado en caracteres óseos y miológicos, postula la existencia de tres superfamilias monofiléticas dentro de Percoidei: Lutjanoidea (Lutjanidae y Caesionidae), Sparoidea (Sparidae, Centracanthidae, Lethrinidae y Nemipteridae) y Haemuloidea (Haemulidae e Inermiidae). Sin embargo, en su estudio de estas tres superfamilias centrales de Percoidei no encuentra evidencia que relacione más cercanamente a ninguna de ellas entre sí que con cualquier otra familia de percoideos. Al interior de Haemuloidea agrupa a Haemulidae e Inermiidae, postulando una aparente cercanía filogenética entre ellas.

Rocha *et al.* (2008), en un trabajo molecular sobre la biogeografía histórica y los modos de especiación del género *Haemulon*, proponen una hipótesis filogenética donde la especie *Inermia vittata* (Poey, 1860) se anida al interior del género *Haemulon*. Este resultado lleva a los autores a proponer que la especie sea tratada como *Haemulon vittatum* (Poey, 1860).

Inermia vittata y *Emmelichthys atlanticus* estaban incluidas y agrupadas juntas en la familia Inermiidae, debido a que su mandíbula posee un sistema altamente protusible.

Johnson (1980) consideró que esta familia de solo dos especies, era derivada de Haemulidae. Otros autores concluyen que la familia Sparidae podría ser el grupo hermano de los haemúlidos, aunque mencionan que sus valores de soporte para esta hipótesis filogenética son bastante bajos (Carpenter y Johnson, 2002).

Al interior de la familia, Johnson (1980) subdivide el grupo en dos subfamilias: Plectorhynchinae, restringida al Indo Pacífico occidental y el Atlántico oriental, y Haemulinae, circunscrita al Nuevo Mundo o América, con un solo género (*Pomadasy*) compartido entre ambos grupos.

En la siguiente tabla (I) se enumeran las características tomadas en cuenta para dividir la familia en éstos dos subgrupos.

Tabla I. Diferencias entre las subfamilias Haemulinae y Plectorhinchinae según Johnson (1980).

	Haemulinae	Plectorhinchinae
Géneros	12 endémicos 1 compartido	6 endémicos 1 compartido
Espinas dorsales	XI – XIV	IX – XIV
Radios dorsales	11 – 18	17 – 26
Aleta anal	III, 7 – 18	III, 6 – 8
Poros mentonianos	1 foseta longitudinal o 2 poros laterales detrás de la sínfisis o ambos	Hilera de 4 a 6 poros laterales, sin foseta longitudinal
Vértebras	10+16 ocasionalmente 10+17	11+16
Epipleurales	7 – 11	10 – 12
Costillas pleurales	8	9
Predorsales	0/0+0/2+1/1/ , en <i>Xenocys</i> 0/0/0+2/1/	0/0+0/2+1/1/ , en <i>Diagrama</i> 0/0+0/2/1/
Foramen beryciforme en el ceratohyal	Presente solo en <i>Anisotremus</i>	Presente
Tercera placa epibranquial	Usualmente presente; ausente en <i>Brachydeuterus</i> y <i>Xenocys</i>	Ausente
Retractor dorsalis	Grande, con 2 fibras parcialmente separables originadas en la segunda y tercera vértebras	Una sola fibra, originándose únicamente en la segunda vértebra

OBJETIVOS

Objetivo General

- Proponer una hipótesis evolutiva y biogeográfica robusta para los haemúlidos de América, basada en las relaciones filogenéticas, empleando evidencia genética, morfológica y ecológica.

Objetivos Particulares

- Esclarecer los posibles conflictos taxonómicos al interior de la familia.
- Confirmar la monofilia y por lo tanto la existencia como grupo natural de la subfamilia Haemulinae.
- Elaborar una hipótesis filogenética, incorporando evidencia tanto genética como morfológica.
- Definir las relaciones intra e intergenéricas del grupo de especies estudiadas.
- Describir los cambios morfométricos de las especies y/o linajes.
- Comprobar la existencia de una posible relación entre la morfología externa, la filogenia y la ecología de las especies y/o linajes.
- Investigar si existe un efecto evolutivo asociado con la preferencia del hábitat y si este está relacionado a su vez con los eventos de radiación al interior de la familia.
- Esquematizar el o los posibles escenarios biogeográficos que pudieron haber llevado a la conformación de la actual distribución de estas especies en el continente americano.

HIPÓTESIS

El uso combinado de evidencia genética, morfológica, y ecológica, permitirá esclarecer las relaciones filogenéticas de la familia Haemulidae, particularmente si su taxonomía (sus géneros y especies) se encuentra bien definida, si existe la monofilia genérica al nivel molecular y morfológico, y si los clados encontrados en esta familia concuerdan con grupos ecológico-funcionales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolecta e identificación del material biológico

La recolecta de las especies se realizó en diferentes campos pesqueros, mercados y en salidas de campo a lo largo de las dos costas mexicanas. Aquellas especies no comunes o poco abundantes, y aquellas que no se consiguieron directamente, fueron solicitadas a museos o colecciones nacionales e internacionales que las poseían. Las muestras confinadas a las aguas del Caribe sur y del Pacífico oriental sur fueron recolectadas con la colaboración del Dr. Arturo Acero, ictiólogo de la Universidad Nacional de Colombia. La cantidad de ejemplares tratados por especie fluctuó entre dos a 15 o más individuos por especie. La identificación de las especies se realizó mediante las claves existentes para la familia (Cervigón, 1993; McKay y Schneider *en* Fischer *et al.*, 1995; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Robertson y Allen, 2002) así como bibliografía especializada. A todos los organismos se les tomaron las medidas morfométricas y conteos necesarios, y se depositaron en las colecciones ictiológicas del CIBNOR y CICIMAR-IPN. De cada uno de los ejemplares se tomó una muestra de tejido muscular para el análisis molecular. Trece especies pertenecientes a siete familias presuntamente relacionadas (Gerreidae, Lobotidae, Lutjanidae, Priacanthidae, Sciaenidae, Sparidae y Terapontidae) fueron recolectadas, aparte de 14 especies adicionales incluidas en las familias Berycidae, Caesionidae, Emmelichthyidae, Hapalogenyidae, Kuhliidae, Lethrinidae, Lutjanidae, Sciaenidae y Sillaginidae, que fueron obtenidas de la base de datos del GenBank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank>).

En total, 80 especies de 15 familias fueron usadas para este estudio (Anexo I). Especímenes de 55 especies de los haemúlidos del continente americano fueron recolectados cubriendo 74% de la totalidad de especies del Pacífico oriental y 86% del Atlántico occidental, (Tabla II), incluyendo todos excepto dos de los trece géneros válidos del continente Americano.

Tabla II. Número de especies de haemulidos recolectados por continente y cuenca oceánica. PO: Pacífico Oriental, AOcc: Atlántico Occidental, IP: IndoPacífico, MD: Mediterráneo, MR: Mar Rojo, POcc: Pacífico Occidental. NM: Nuevo Mundo.

Especies recolectadas por género	Cuenca Oceánica						Especies recolectadas	Total
	América		IndoPacífico y Europa					
	PO	AOcc	IP	MD	MR	POcc		
<i>Anisotremus</i>	5	3					8	8
<i>Conodon</i>	1	1					2	3
<i>Genyatremus</i>	2	1					3	3
<i>Haemulon</i>	6	13					20	23
<i>Haemulopsis</i>	4						4	4
<i>Isacia</i>	1						1	1
<i>Microlepidotus</i>	2						2	2
<i>Orthopristis</i>	2	2					4	7
<i>Pomadasys</i>	3	2		1	1	2	8	36
<i>Xenichthys</i>	1						1	3
<i>Xenistius</i>	1						1	1
<i>Diagramma</i>			1			1	2	5
<i>Plectorhinchus</i>			7			4	8	35
Total	28	22	8	1	1	4	64	
Especies faltantes								
<i>Boridia</i>		1						
<i>Conodon</i>	1							
<i>Haemulon</i>		3						
<i>Orthopristis</i>	3							
<i>Pomadasys</i>	3		18	2	2	13		28
<i>Xenichthys</i>	2							
<i>Xenocys</i>	1							
Total	10	4						
TOTAL	38	26						
% muestreado	74	86						

Filogenia molecular

Extracción y amplificación de ADN

La extracción de ADN se efectuó mediante la digestión de 250 mg de músculo usando proteinasa K en un amortiguador de rompimiento (10 mM Tris, 400 mM NaCl, 2 mM EDTA, 1% SDS) e incubando la solución durante 18 horas a 55 °C. Posteriormente se realizó una purificación usando cloroformo y precipitación en etanol (Sambrook *et al.*, 1989).

La identificación y las relaciones moleculares de los haemúlidos se basó en los siguientes marcadores, mitocondriales y nucleares. Dentro de los mitocondriales se utilizó al gen Citocromo C Oxidasa subunidad I (COI), la Citocromo B (CytB) y el gen ribosomal (rARN-16S), y dentro de los genes nucleares se utilizaron el gen activante de la recombinación 2 (RAG2) y el primer intrón del gen ribosomal S7 (RPS7). Las secuencias de ADN del CytB, COI, RPS7 y RAG2 han sido usadas previamente para explorar las relaciones filogenéticas de los géneros *Anisotremus* y *Haemulon* (Bernardi y Lape, 2005; Bernardi *et al.*, 2008; Rocha *et al.*, 2008).

Genes mitocondriales: La citocromo C oxidasa es una enzima clave en el metabolismo aeróbico celular (Rumbley *et al.*, 1999). El gen Citocromo B es una proteína transmembrana que es la subunidad catalítica central del Ubiquinol: Citocromo C reductasa, una enzima presente en la cadena respiratoria de la mitocondria (Liderad y Roe, 1997); Citocromo C y el polipéptido I Quinol oxidasa son las unidades principales del complejo citocromo C oxidasa. El gen ARNr-16S es uno de los únicos dos genes ARNr codificando para la conformación del ribosoma en la mitocondria, ambos de los cuales son codificados a partir del ADN mitocondrial en organismos eucariotas: una molécula de

ARNr 16S que forma la subunidad mayor y otra 12S que forma la subunidad menor del ribosoma mitocondrial animal. El ARNr-16S, tiene un rol estructural, actuando como guía para definir las posiciones de las proteínas ribosomales (Weisburg *et al.*, 1991).

Los genes mitocondriales comparten una misma historia evolutiva, siendo su herencia materna y clonal, lo cual implica que el genoma mitocondrial se comporta como una sola unidad evolutiva no recombinante (Galtier *et al.*, 2009). Esto simplifica considerablemente el análisis debido que estos genes comparten una genealogía común siendo solamente diferentes los patrones evolutivos al interior de cada gen. Es importante resaltar que se han registrado casos de material mitocondrial heredado a partir de linajes paternos (Schwartz y Vissing, 2002; Bandelt *et al.*, 2005).

Genes nucleares: El Rag1 y Rag2 son dos proteínas necesarias para la recombinación génica de la inmunoglobulina y de las células T receptoras. RAG significa gen activante de la recombinación por sus siglas en ingles (recombination-activating gene) (Janeway *et al.*, 2005). Por ultimo el gen S7 o RPS7 (Ribosomal Protein S7) codifica para la proteína ribosomal S7. Las proteínas ribosomales codificadas por genes nucleares forman los ribosomas citoplásmicos, los cuales traducen los ARNm para producir proteínas. La proteína S7 es una de las dos que inicia el ensamblaje de las sub-unidades ribosomales del gen 30S y se requiere para el empaquetamiento apropiado del dominio mayor 3' del gen 16S del ARN ribosomal (Hosaka *et al.*, 1997; Wimberly *et al.*, 1997). Todas las reacciones de PCR fueron realizadas a partir de un volumen total de 13 µl conteniendo 0.5 µl de ADN total templado o molde, 0.625 µl de cada primer (*forward-reverse*), y 11.25 µl de Thermo Scientific 1.1x PCR Master Mix (2.5mM MgCl₂).

La amplificación por PCR siguió los siguientes pasos: Una desnaturalización inicial de 1 a 3 min, 30-35 ciclos a 94 °C por 45 s, seguidos de 45 s a una temperatura de alineamiento de entre 52–56 °C, y 60 s a 72 °C con una extensión final de 3 min a 72 °C. Para la amplificación se usaron cebadores universales o diseñados *de novo*. Las secuencias de los cebadores con sus autorías se presentan en la Tabla III. La secuenciación fue realizada unidireccionalmente utilizando un secuenciador automático ABI 3100 (Applied Biosystems, Foster City, CA).

Tabla III. Iniciadores usados para amplificar las regiones de los Haemúlidos y familias afines.

Gen	Cebador	Secuencia 5' - 3'	Referencia
16S	16SAR	CGC CTG TTT ATC AAA AAC AT	Palumbi 1996
	16SBR	CCG GTC TGA ACT CAG ATC ACG	Palumbi 1996
COI	CO1_VF2T1	TCA ACC AAC CAC AAA GAC ATT GGC AC	Ward <i>et al.</i> 2005
	CO1_VR1dT1	TAG ACT TCT GGG TGG CCR AAR AAY CA	Ivanova <i>et al.</i> 2006
CytB	Gludgl	TGA CTT GAA RAA CCA YCG TTG	Palumbi <i>et al.</i> 1991
	CB3H	GAA TGA TAY TTC CTA TTT GCC	Palumbi <i>et al.</i> 1991
	Hae_Gludgl	GAY GCA YTA RTY GAY CTY CCR GC	This study
	Hae_CB3H	GGG TCY CCI ARI ARR TTI GG	Este estudio
RAG2	RAG2-F1	GAG GGC CAT CTC CTT CTC CAA	Lovejoy 1999
	RAG2-R3	GAT GGC CTT CCC TCT GTG GGT AC	Lovejoy 1999
	RAG2_HaeFw	CTY GAY CCY TAT GAT GGG C	Este estudio
	RAG2_HaeRv	TCT GTG GGT ACA CCA AGT A	Este estudio
S7	S7RPEX1F	TGG CCT CTT CCT TGG CCG TC	Chow y Hazama 1998
	S7RPEX2R	AAC TCG TCT GGC TTT TCG CC	Chow y Hazama 1998

Reconstrucción filogenética

Para la edición de la secuencias se usó el programa Geneious (Biomatters), el mismo que contiene la rutina MAFFT (Kato *et al.*, 2002) empleado para la alineación de las mismas. Una vez editadas y alineadas las secuencias se recortaron al tamaño de la secuencia más corta para mantener la consistencia de los datos. Posteriormente se realizó una búsqueda especializada (Blast) en el NCBI GenBank con el fin de confirmar que efectivamente el

fragmento de secuencia obtenido, fuera correspondiente al gen que se pretendía amplificar. En el caso de los marcadores nucleares, los individuos heterocigotos fueron codificados de acuerdo con los códigos de ambigüedad de la IUPAC.

Para reconstruir las relaciones filogenéticas de los “roncos” se elaboraron dos matrices diferentes; la primera con la finalidad de explorar las relaciones familiares de los haemúlidos, para la cual se incluyó material exclusivamente de los genes mitocondriales (CytB, COI, 16S); para este análisis se descargaron secuencias provenientes de la base de datos del GenBank (Tabla IV). La segunda matriz incluye los cinco genes amplificados, incluyendo los tres mitocondriales y los dos nucleares, para todos las especies de haemúlidos muestreadas y fue usada para explorar las relaciones al interior de los haemúlidos.

Tabla IV. Secuencias tomadas del GenBank.

Familia/Especie	COI	Cyt b	16S
Sparidae			
<i>Archosargus probatocephalus</i>	EU752061	AF240716	EU239803
Berycidae			
<i>Beryx splendens</i>	AP002939	AP002939	AP002939
Caesionidae			
<i>Caesio caerulaurea</i>	GU804898	DQ784748	DQ784724
Sciaenidae			
<i>Cynoscion arenarius</i>	GQ220004	EU180144	EU239807
Emmelichthyidae			
<i>Emmelichthys struhsakeri</i>	AP004446	AP004446	AP004446
Hapalogenyidae			
<i>Hapalogenys nigripinnis</i>	HM754620	HM754620	HM754620
Kuhliidae			
<i>Kuhlia mugil</i>	NC_013142	NC_013142	NC_013142
Lethrinidae			
<i>Lethrinus lentjan</i>	EF607440	AF381267	DQ532896
Lutjanidae			
<i>Lutjanus argentimaculatus</i>	EU600127	EF025494	DQ444481
<i>Lutjanus bengalensis</i>	NC_011275	NC_011275	NC_011275
<i>Lutjanus campechanus</i>	EU752114	AY374294	AY857940
Sillaginidae			
<i>Sillago bassensis</i>	HM131484	HM131464	GQ412300
<i>Sillago sihama</i>	HM131477	HM131455	EU257202

El programa Jmodeltest 0.1.1 (Posada, 2008) se usó para determinar el modelo de sustitución al que mejor se ajustaran los datos para cada uno de los genes. Los criterios de información usados para seleccionar el modelo fueron el Bayesiano y el corregido de Akaike. Los análisis fueron realizados de manera independiente para cada gen y en una matriz concatenada con una serie de particiones (por gen, mitocondrial-nuclear, estructura secundaria para el rARN y los genes codificantes por posición de codón). Según el modelo calculado por Jmodeltest se incorporaron estos valores (proporción de sitios invariables, la distribución gamma, las proporciones de cada base de aminoácidos), para alimentar la información usada en los programas GARLI v2.0 (Zwickl, 2006), RAXML-GUI 0.93 (Stamatakis, 2006) y Mr Bayes v3.2 (Roquist y Huelsenbeck, 2003) para encontrar la hipótesis filogenética que mejor se ajuste a estos genes dadas las condiciones de su evolución.

Para la reconstrucción filogenética se usaron los criterios Bayesianos (MrBayes, BEAST) y de máxima verosimilitud (GARLI, RAXML). La máxima verosimilitud se define como la cantidad proporcional a la probabilidad de observar los datos dado un modelo preestablecido. Así, si se tiene un modelo, se puede calcular la probabilidad de que los datos realmente se observen, como una función de los parámetros que se desconocen; esta búsqueda tiene por objetivo encontrar la topología que maximice determinado parámetro (estimación puntual), en este caso la verosimilitud. Por otro lado el método Bayesiano no busca una sola topología óptima sino una población de árboles muestreados en función de su probabilidad posterior. La inferencia bayesiana se basa en la interrelación cuantitativa entre la verosimilitud y las distribuciones anteriores y posteriores de probabilidad de todos los parámetros considerados en el modelo.

Para GARLI se realizaron cinco corridas independientes, usando los valores obtenidos en el Jmodeltest con el criterio de detención automática, permitiendo que estos valores sean estimados nuevamente durante la ejecución, terminando la búsqueda cuando el valor de $-\ln$ de verosimilitud permanece constante por más de 20,000 iteraciones consecutivas; se conservó el árbol que maximice este valor en cada corrida. El soporte fue evaluado mediante 100 replicas de bootstrap. Para esto se usó el árbol seleccionado a partir de cada corrida usando la rutina SumTrees de DendroPy 3.7.0 (Sukumaran y Holder, 2010). El programa RAXML fue a su vez ejecutado cinco veces independientemente con 500 procedimientos de bootstrap. La regla de mayoría se usó para calcular el consenso usando el programa Phyutility 2.2 (Smith y Dunn, 2008).

La inferencia bayesiana se exploró usando el programa Mr.Bayes 3.2 (Roquist y Huelsenbeck, 2003) ajustando las probabilidades a priori al modelo evolutivo sugerido por Jmodeltest permitiendo que los valores sean recalculados durante la corrida. Cuatro cadenas de Markov fueron usadas para muestrear la superficie del espacio de probabilidad en dos corridas simultáneas pero independientes usando dos árboles tomados al azar como inicio para la exploración; el número de generaciones de muestreo fluctuó dependiendo de la convergencia de las cadenas, la frecuencia de muestreo fue cada 100 generaciones. Las dos corridas fueron combinadas y el 25% de los árboles iniciales fueron descartados como fase de calentamiento. Para evaluar que la corrida fuera suficiente para representar el espacio de probabilidad posterior de todos los parámetros del modelo, se usó el tamaño efectivo de muestreo, estadístico que se obtuvo con el programa Tracer 1.5 (Rambaut y Drummond, 2007).

La congruencia entre las diferentes topologías fue evaluada con las pruebas de Shimodaira-Hasegawa y la del radio del Log de la verosimilitud (Likelihood ratio test; LRT) implementados en PAUP v.4.0b10 (Phylogenetic Analysis Under Parsimony) (Swofford, 2001). Para evitar el error sistemático que puede ocasionar la inconsistencia en las topologías debido a la atracción de ramas largas, los grupos externos fueron removidos de los análisis y tanto los modelos como los árboles fueron recalculados para fines de esta prueba.

El método Bayesiano de coalescencia multiespecífico y multilocus (*BEAST) fue también empleado, ya que ha sido demostrado de manera teórica y empírica que tiene un mejor desempeño que los métodos de análisis concatenados (Heled y Drummond, 2010). Este método estima simultáneamente múltiples árboles de genes embebidos en un árbol compartido por especies, especificando las relaciones ancestrales (topología) simultáneamente que los tiempos de divergencia entre los linajes. La prueba del radio del Log de la verosimilitud (LRT), implementada en el programa PAUP, fue usada para probar la hipótesis nula de que los datos evolucionan conforme al modelo del reloj molecular estricto.

El análisis que explora las relaciones moleculares interfamiliares fue enraizado usando la especie *Beryx splendens*. Los Beryciformes han sido consistentemente encontrados como el grupo hermano de los Percomorpha (Johnson y Patterson, 1993; Smith y Wheeler, 2006; Smith y Craig, 2007). Las relaciones al interior de la subfamilia Haemulinae fueron exploradas usando dos especies del género *Plectorhinchus*, miembros que pertenecen al grupo hermano.

Análisis de saturación

Las mutaciones ocurren con el tiempo, y así un par de secuencias homólogas incrementarán sus diferencias con el transcurso del mismo. El número de diferencias observadas entre estas secuencias se acumula de manera lineal en un principio; sin embargo gradualmente, mientras algunos nucleótidos experimentan más de una sustitución, las diferencias observadas entre las secuencias se convierten en un indicador débil de la divergencia actual. Eventualmente, la tasa a la cual se originan nuevas diferencias será igual a la tasa a la cual los mismos nucleótidos surgen por múltiples sustituciones. En este punto las secuencias no podrán indicar mayores diferencias; a este fenómeno se le conoce con el nombre de saturación (Kocher y Carleton, 1997).

Es de esperar que la divergencia entre las secuencias no sea demasiado conservada ni tan divergente para experimentar una saturación substancial; esta saturación obscurece la información filogenética contenida en los datos (Xia y Lemey, 2009). Para calcular la tasa de saturación de las secuencias, se graficaron las transiciones y las transversiones de nucleótidos totales contra la distancia genética (p) entre especies. Esta última sin haber sido corregida conforme al modelo de evolución calculado previamente. También se usó el método de Xia implementado en el programa Dambe (Xia y Xie, 2001).

Árboles calibrados en el tiempo

Para la comparación de los diferentes escenarios de divergencia temporal se planteó como hipótesis nula que todos los pares de especies presuntamente transistmicos (Jordan, 1908; Lessios, 2008), recuperados mediante los análisis filogenéticos, fueran contemporáneos.

Para esto se usó el programa BEAST v1.6.1 (Drummond y Rambaut, 2007) calculando un árbol relativo al tiempo. El árbol semilla fue preparado en el programa Treedit (Rambaut y Charleston, 2002), a partir del filograma obtenido en Mr.Bayes, haciéndolo ultramétrico mediante la transformación no-paramétrica de suavizado de tasa (NPRS) (Sanderson, 1997). Alternativamente los nodos fueron calibrados usando una distribución normal con media de 3.2 ± 0.25 de desviación estándar, de esta manera el 95 % del intervalo de confianza corresponde a los límites superior e inferior en millones de años calculada para el cierre final del Istmo de Panamá (Duque-Caro, 1990; Coates y Obando, 1996). El modelo de evolución para el árbol fue siguiendo el proceso de origen de especies de Yule y el reloj molecular fue estimado mediante un modelo relajado con distribución log normal (Drummond *et al.*, 2006). El tamaño de las cadenas fue de 10 millones de generaciones con los parámetros muestreados cada 1000. Las estadísticas de convergencia fueron monitoreadas en Tracer version1.5. TreeAnnotator v1.6.1 (Rambaut y Drummond, 2007), fue usado para obtener el árbol de máxima credibilidad a partir de los 10,000 árboles después de descartar 25% de la fase de calentamiento.

Morfometría geométrica

Digitalización de las imágenes

Con el fin de evaluar el espacio de forma que ocupan las especies de haemúlidos, todos los ejemplares (entre 3 a 14 por especie) muestreados fueron fotografiados en su lado izquierdo. Un total de 17 cotas anatómicas que representan la morfología externa general de los individuos fueron seleccionados como se indica en la Figura 1. Para la digitalización de los hitos se empleó el programa TPS Dig (Rohlf, 1998a). Una vez digitalizados los hitos

se emplearon los programas de la serie TPS (Rohlf, 1998a), IMP (Sheets, 2011a; 2011b; 2012) y MorphoJ (Klingenberg, 2011), para el análisis de la forma.

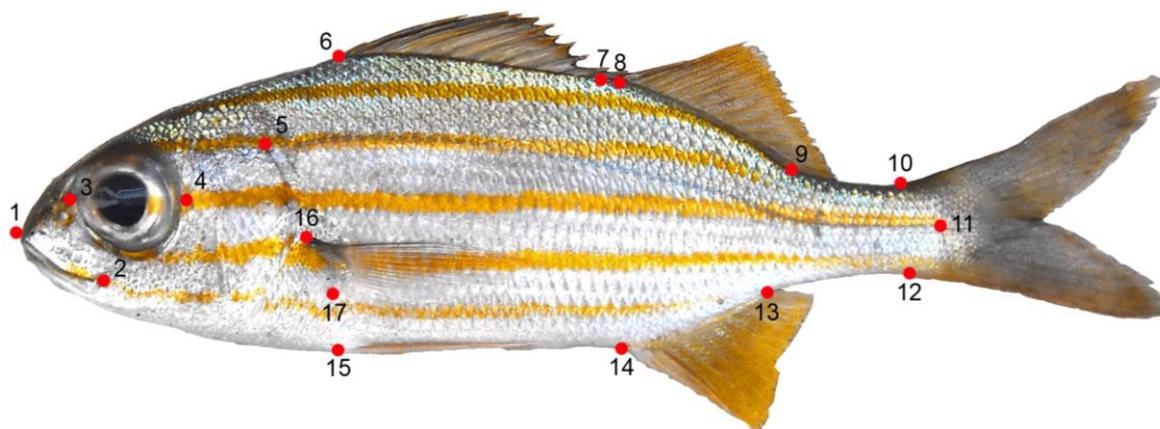


Figura 1. Cotas anatómicas usadas para representar la morfología externa de los haemúlidos.

Superposición de hitos

Los métodos de puntos anatómicos están basados en su mayoría en la definición de espacio de forma desarrollada por Kendall (1984). Donde las formas (como son concebidas por la configuración de los hitos digitalizados) pueden ser consideradas como puntos en un espacio multidimensional. Las distancias entre puntos en este espacio son invariables, aunque existan diferencias en la locación, orientación y escalamiento del sistema de coordenadas empleado en la digitalización de los especímenes. Aunque la geometría del espacio de forma de Kendall es complicada, ésta puede ser visualizada como un esfera multidimensional, donde las distancias apropiadas entre los puntos son llamadas distancias de Procrustes las cuales son geodésicas y usualmente son medidas en radianes. El poder de este método geométrico consiste en que captura todas las posibles variaciones de forma que

puedan existir en la configuración de los hitos, excluyendo la información que aporta la variación en translación, rotación y tamaño (Rohlf, 1999b).

Con el fin de corroborar qué tan acertada es la referencia con respecto al espacio de forma multidimensional de Kendall, se utiliza el programa Tpsmall (Rohlf, 1999a) con el cual se realiza una regresión lineal entre las distancias del espacio tangente y las de Procrustes.

Análisis de ordenación

El método de los ejes relativos de deformación produce una ordenación sobre la cual se distribuyen la totalidad de los ejemplares en los diferentes componentes de forma, basándose en los datos originados a partir de los hitos seleccionados, y consiste en ajustar a una función un sistema de coordenadas x-y de hitos para cada espécimen dentro de una muestra (Zelditch *et al.*, 2004). La configuración de landmarks es trasladada, escalada y rotada para minimizar el cuadrado de la suma de las distancias que corresponden a los landmarks de cada individuo a la media. La variación entre los especímenes dentro de la muestra es luego descrita en términos de varianza en los parámetros de las funciones. Esto es expresado en una matriz de energía de doblamiento basada en las coordenadas de los hitos de la configuración consenso. Este consenso es usualmente conocido como centroide, el cual no es más que la configuración media de hitos después de algunos alineamientos apropiados de los especímenes, y se obtiene seleccionando arbitrariamente el primer espécimen como referencia y superponiendo todos los demás a éste (Zelditch *et al.*, 2004). Los ejes de deformación relativa son vectores de componentes principales en el morfoespacio y son usados para describir las mayores tendencias de la variación de la forma entre los especímenes a manera de deformación (variación de forma no uniforme)

(Rohlf, 1999a). La ordenación inicial fue realizada para todos los ejemplares; sin embargo, para una mejor visualización de los datos, se estimó el consenso de forma para cada una de las especies mediante una superposición ortogonal de mínimos cuadrados usando el programa TPSSuper (Rohlf,1999a).

La ordenación puede ser ajustada de acuerdo a una filogenia donde la longitud de las ramas es un parámetro que contiene información de cambio y tiempo entre las especies. Este procedimiento se realizó en MorphoJ (Klingenberg, 2011) introduciendo el árbol molecular calibrado ajustando el cambio de forma con respecto a la longitud de las ramas. La varianza contenida en cada eje se muestra en un histograma y el cambio de forma se hace mediante grillas de deformación y/o vectores de magnitud.

Adicionalmente se realizaron análisis canónicos de ordenación para encontrar los ejes en los cuales la discriminación entre los grupos, definidos a priori, es la mejor. Estos ejes maximizan la varianza entre grupos relativa a la varianza al interior de los mismos. Para este fin se usaron los géneros, de acuerdo a la filogenia molecular como codificadores.

Señal filogenética

Al contar con una fuente externa de las relaciones evolutivas (filogenia molecular) es posible probar si una o más variables contienen señal filogenética, es decir la medida estadística de dependencia entre los caracteres de las especies, debido a las relaciones filogenéticas. Para probar la presencia de señal filogenética en los datos morfométricos se usó el método de Klingenberg y Gidaszewski (2010), el cual simula la hipótesis nula de ausencia completa de estructura filogenética permutando los datos de forma entre las taxa terminales. Para tener en cuenta la incertidumbre en la filogenia estimada esta permutación

fue realizada sobre la base de 500 árboles escogidos de manera aleatoria de la distribución posterior de árboles de la corrida calibrada de BEAST. Una ventaja de este conjunto de árboles es que además de la información topológica la longitud de las ramas se encuentra calibrada en función al tiempo, lo cual a su vez puede ser empleado para estimar el cambio de forma teniendo en cuenta este parámetro. La señal filogenética del hábitat con respecto a las variables de forma también fue probada mediante la librería Caper (Orme *et al.*, 2012) dentro del ambiente R v 2.14.2.

Análisis de la talla

Para evaluar qué tanto puede influir la talla en el cambio de la forma, se probó si existía señal filogenética en ésta y posteriormente se realizó una regresión lineal usando el logaritmo de la talla centroide contra las variables de forma usando el programa MorphoJ (Klingenberg, 2012).

Relación entre el hábitat y la forma

Esta relación fue explorada con dos métodos diferentes. El primero se basa en contrastes independientes (Felsenstein, 1985), el cual permite remover la señal filogenética contenida entre las variables, bajo el supuesto de movimiento browniano, en donde las diferencias o “contrastos” entre taxones hermanos (puntas o nodos adyacentes) son independientes entre sí. Posteriormente se codificaron las especies y sus nodos de acuerdo al hábitat. Estos contrastes independientes fueron después sometidos a una prueba de función discriminante para comprobar si es posible diferenciar, de acuerdo al hábitat de las especies, un lugar determinado del morfo espacio.

El segundo método fue realizado mediante regresiones múltiples filogenéticas. Para este proceso los datos fueron primero corregidos (Revell, 2009) introduciendo en los datos la correlación existente debida a la filogenia, para después poder ser tenida en cuenta usando la rutina de regresión filogenética de mínimos cuadrados. Esta rutina se encuentra incluida en la librería Caper (Orme *et al.*, 2012) dentro del ambiente R v 2.14.2.

Análisis de disparidad

Los métodos estadísticos para analizar la disparidad morfológica permiten examinar la estructura del morfo-espacio. Para estimar la distribución de la diversidad morfológica entre los géneros, se calcularon los valores parciales de disparidad para cada grupo en el programa DispBox v. 7 (Sheets, 2006). La disparidad es una medida de la cantidad de variación morfológica en un grupo de muestras, teniendo en cuenta el volumen hiperdimensional ocupado por el morfo-espacio, las distancias relativas entre las muestras y el número de las mismas.

Adicionalmente, mediante el algoritmo del vecino más cercano (Foote, 1993), se probaron las hipótesis de que a.) las especies estén agrupadas juntas (menores valores de distancia); b.) las especies están distribuidas de manera aleatoria (valores intermedios); o c.) las especies están dispersas de manera uniforme no aleatoria cubriendo toda el área del morfoespacio (altos valores).

Filogenia morfométrica

Con el programa TPSsuper (Rohlf, 1998a) se genera una configuración centroide por especie y se introduce en el programa TPSrelw (Rohlf, 1998a), en donde se obtiene la

matriz ponderada de los ejes de deformación relativa para el valor medio de la configuración de hitos para cada especie. Con la matriz ponderada obtenida a partir del centroide de cada especie se estimó un árbol, usando el procedimiento de máxima verosimilitud en el programa PHYLIP v. 3.69 (Felsenstein, 2009) mediante la rutina CONT (variables continuas, árbol no enraizado, orden aleatorio de las muestras y 100 réplicas), empleando la optimización de arreglos globales y aleatorizando el proceso de adición de especies. El árbol obtenido con el software Phylip se introduce en el programa Tpstree (Rohlf, 1999a), el cual permite observar la representación gráfica de la forma en el punto escogido, sobre el cual se analiza la variación de posición de los hitos en el espacio de forma sobre cada uno de los nodos del árbol. La configuración de los hitos se presenta en forma de gradillas de deformación acompañada de los respectivos vectores de cambio. Las comparaciones de la variación de la forma fueron realizadas usando a la especie más basal como referencia, debido a su posición en el árbol.

Análisis del hábitat ancestral

Dos estados fueron fácilmente identificados para todas las especies de haemúlidos incluidas en la literatura publicada (Courtenay, 1961; Böhlke y Chaplin, 1968; Randall, 1968; Hong, 1977; Acero y Garzón, 1982; Cervigón, 1993; Allen y Robertson, 1994; McKay y Schneider, 1995; Hoese *et al.*, 1998; Thomson *et al.*, 2000; Chirichigno y Cornejo, 2001; McKay, 2001; Carpenter, 2002; Lindeman y Toxey, 2003; Humann y DeLoach, 2004; McEachran y Fechhelm, 2005). Especies de “fondo duro”, aquellas que son comúnmente encontradas en arrecifes de coral y/o rocosos, por otro lado las especies

de “fondo blando” corresponden a aquellas especies que son encontradas habitualmente sobre fondos arenoso y/o lodosos.

La función ace de APE (Paradis *et al.*, 2004) (bajo R v2.13.1) fue usada para reconstruir el estado ancestral de los caracteres usando máxima verosimilitud. El modelo que mejor se ajustó a los datos fue el irreversible (ARD), la estimación fue efectuada simultáneamente en los valores ancestrales y en la varianza del proceso del modelo Browniano. Esta estimación fue basada en el árbol de máxima credibilidad de BEAST para la subfamilia Haemulinae.

Reconstrucción ancestral de áreas

Para este análisis las distribuciones actuales fueron tomadas de la literatura (Courtenay, 1961; Böhlke y Chaplin, 1968; Randall, 1968; Hong, 1977; Acero y Garzón, 1982; Cervigón, 1993; Allen y Robertson, 1994; McKay y Schneider, 1995; Hoese *et al.*, 1998; Thomson *et al.*, 2000; Chirichigno y Cornejo, 2001; McKay, 2001; Carpenter, 2002; Lindeman y Toxey, 2003; Humann y DeLoach, 2004; McEachran y Fechhelm, 2005) y las áreas fueron definidas de acuerdo con la cuenca oceánica siendo: (AOcc) Atlántico occidental; (PO) Pacífico oriental; (IP) Indo-Pacífico. Se usaron tres métodos alternativos de reconstrucción: (1) el análisis tradicional de dispersión-vicarianza (DIVA) (Ronquist, 1997) (2) el análisis Bayesiano modificado (Nylander *et al.*, 2008), ambos implementados en el programa RASP (Yu *et al.*, 2010; Yu *et al.*, 2011), y (3) el análisis de cladogénesis de dispersión-extinción (DEC) mediante el programa LAGRANGE (Ree *et al.*, 2005; Ree y Smith, 2011). Para incorporar la incertidumbre en la filogenia, 500 árboles tomados aleatoriamente de la distribución de árboles de BEAST fueron seleccionados y la

información de los nodos fue resumida y graficada a manera de diagramas de pasteles en cada uno de los nodos correspondientes.

RESULTADOS

Taxonomía

Definir correctamente la nomenclatura de un grupo biológico es una necesidad primordial si se pretende proponer un esquema de clasificación congruente entre la evolución y los niveles de jerarquía que han sido asignados al mismo. El nombre de la familia (Haemulidae) es asignado por prioridad a Richardson, 1848, sin embargo revisando este trabajo, el autor describe bajo el nombre de “Haemulonidae” especies correspondientes a los géneros *Diagramma* y *Glaucosoma* de aguas de Australia, peces que en la actualidad no están asignados a la familia Haemulidae. Por otro lado, Günther (1859) propone el nombre Pristipomatidae y agrupa en él una serie de familias de ambos continentes, las cuales corresponden taxonómicamente a lo que en la actualidad se conoce como Haemulidae. Autores posteriores emplean Haemulidae cuando se refieren a las especies americanas exclusivamente, lo cual ha podido ser mal interpretado y adoptado como de uso general para todos los miembros (viejo y nuevo mundo) de la familia. El conflicto radica en si seguir usando este nombre en pro de la estabilidad taxonómica, aun cuando éste fue designado originalmente con base en organismos que no corresponden a este grupo de peces, o por el contrario cambiar y usar el primer nombre correcto, objetivamente asignado a especies y grupos de especies claramente incluidas y definidas en este taxa.

La siguiente tabla resume los diferentes nombres empleados para referirse a los géneros actuales de la familia Haemulidae [modificado de Eschmeyer (2000) y Jordan (1923)].

Tabla V. Arreglos taxonómicos de los géneros de la subfamilia Haemulinae.

NOMBRE	DESCRIPCIÓN	ESPECIES TIPO
<i>Anisotremus</i> Anisotremus	Gill, 1861 p. 105	Masc. <i>Sparus virginicus</i> Linnaeus 1758. Tipo por monotipia.
<i>Genytremus</i>	Gill, 1862 p. 256	Masc. <i>Pristipoma bilineatum</i> Cuvier 1830. Tipo por designación original. Sinónimo de <i>Anisotremus</i> Gill 1861.
<i>Paraconodon</i>	Bleeker, 1876 p. 247	Masc. <i>Conodon pacifici</i> Günther 1864. Tipo por designación original. Sinónimo de <i>Anisotremus</i> Gill 1861.
Boridia Boridia	Cuvier en Cuvier & Valenciennes, 1830 p. 154	Fem. <i>Boridia grossidens</i> Cuvier 1830. Tipo por monotipia.
Conodon <i>Apostata</i>	Haeckel en Canestrini, 1860 p. 309	Masc. <i>Apostata calcarifer</i> Heckel 1860. Canestrini indica que <i>A. calcarifer</i> puede ser identificado con <i>Perca plumieri</i> Cuvier & Valenciennes; esto es indefinido, así que el tipo es por monotipia. Sinónimo de <i>Conodon</i> Cuvier 1830.
Conodon	Cuvier en Cuvier & Valenciennes, 1830 p. 156	Masc. <i>Conodon antillanus</i> Cuvier 1830. Tipo por monotipia.
<i>Paraconodon</i>	Bleeker, 1876 p. 272	Masc. <i>Conodon pacifici</i> Günther 1864. Tipo por designación original. Sinónimo de <i>Anisotremus</i> Gill 1861.
<i>Spinipercina</i>	Fowler, 1944 p. 245	Fem. <i>Spinipercina grayi</i> Fowler 1944. Tipo por designación original (monotípico). Basado en un espécimen postlarval. Sinónimo de <i>Conodon</i> Cuvier 1830.
Genyatremus Genyatremus	Gill, 1862 p. 256	Masc. <i>Diagramma cavifrons</i> Cuvier 1830. Tipo por designación original. Non <i>Lutjanus luteus</i> Bloch 1790.
Haemulon <i>Anarmostu</i>	Putnam (ex Scutter) 1863, p. 12	Masc. <i>Diabasis flavolineatus</i> Desmarest 1823. Tipo por subsecuente designación. Dos especies incluidas. Objetivamente invalido; preocupado por <i>Anosmostus</i> SON DOS NOMBRES DISTINTOS! Loew 1860 en Diptera, aparentemente no remplazado Sinónimo de <i>Haemulon</i> Cuvier 1829.

NOMBRE	DESCRIPCIÓN	ESPECIES TIPO	continuación
<i>Bathystoma</i>	Scudder en Putnam, 1863 p. 12	Neut. <i>Haemulon jeniguano</i> Poey 1860. Tipo por designación subsecuente. Sinónimo de <i>Haemulon</i> Cuvier 1829.	
<i>Brachygenys</i>	Poey (ex Scutter), 1868 p. 319	Fem. <i>Haemulon taeniatum</i> Poey 1860. Tipo por monotipia. Sinónimo de <i>Haemulon</i> Cuvier 1829.	
<i>Diabasis</i>	Desmarest, 1823 p. 30-34	Fem. <i>Diabasis parra</i> Desmarest 1823. Tipo por designación subsecuente. Fowler cita <i>Diabasis</i> Desmarest 1818 no revisado. La designación tipo más antigua es posiblemente Jordan & Evermann 1898 p 1291. Aparentemente pre-ocupado en Coleoptera. Sinonimo de <i>Haemulon</i> Cuvier, 1829.	
<i>Haemulon</i>	Cuvier, 1829 p. 175	Neut. <i>Haemulon elegans</i> Cuvier 1829 (on? <i>Anthias formosus</i> Bloch). Tipo por designación subsecuente. Tipo aparentemente designado primero por Jordan 1917 p128. Escrito <i>Haemulon</i> por Swainson 1839 p.17. <i>Haemylum</i> por Scudder 1863 p 12. <i>Haemylum</i> por Agassiz 1846 p 170. Válido como <i>Haemulon</i> Cuvier 1829.	
<i>Isaciops</i>	Miles, 1953, p 273	Masc. <i>Isaciops facis</i> Miles 1953. Tipo por monotipo. Sinónimo de <i>Haemulon</i> Cuvier 1829.	
<i>Lythrulon</i> (subgénero de <i>Haemulon</i>)	Jordan & Swain, 1884 p. 284, 287, 315	Neut. <i>Haemulon flaviguttatus</i> Gill 1862. Tipo por designación original (monotípico) Sinónimo de <i>Haemulon</i> Cuvier 1829.	
<i>Orthostoechus</i>	Gill, 1862 p. 255	Masc. <i>Orthostoechus maculicauda</i> Gill, 1862. Tipo por monotipo. Sinónimo de <i>Haemulon</i> Cuvier 1829	
<i>Haemulopsis</i> <i>Haemulopsis</i> (subgénero de <i>Pristipoma</i>)	Steindachner, 1869 p. 128	Fem. <i>Haemulon corvinaeforme</i> Steindachner 1868. Tipo por designación Jordan 1919 p 355. Sinónimo de <i>Pomadasy</i> Lacépède 1802 con tipo <i>H. nitidum</i> . Sinónimo de <i>Pomadasy</i> , pero valido como subgénero (López 1981). Sinónimo de <i>Brachydeuterus</i> Gill, 1862 Tipo por subsecuente designación, Roux 1973 p 391. Valido como <i>Haemulopsis</i> Steindachner 1869.	
<i>Isacia</i> <i>Isacia</i>	Jordan & Fesler, 1893 p. 501	Fem. <i>Pristipoma conceptionis</i> Cuvier 1830 Tipo por designación original (monotípico) Valido como <i>Isacia</i> Jordan & Fesler 1893.	

NOMBRE	DESCRIPCIÓN	ESPECIES TIPO	continuación
<i>Microlepidotus</i>			
<i>Isaciella</i> (subgénero de <i>Orthopristis</i>)	Jordan & Fesler, 1893 p. 495, 497, 500	Fem. <i>Pristipoma brevipinne</i> Steindachner 1869. Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Microlepidotus</i> Gill 1862.	
<i>Microlepidotus</i>	Gill, 1862 p. 255	Masc. <i>Microlepidotus inornatus</i> Gill 1862 Tipo por monotipia. Valido como <i>Microlepidotus</i> Gill 1862.	
<i>Orthopristis</i>			
<i>Evapristis</i>	Jordan & Evermann, 1896 p. 388.	Fem. <i>Orthopristis lethopristis</i> Jordan & Fesler 1889. Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Orthopristis</i> Girard 1858.	
<i>Isaciella</i> (subgénero de <i>Orthopristis</i>)	Jordan & Fesler, 1893 p. 495, 497, 500	Fem. <i>Pristipoma brevipinne</i> Steindachner 1869. Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Microlepidotus</i> Gill 1862.	
<i>Lepidopristis</i> (subgénero de <i>Orthopristis</i>)	Fowler, 1944 p. 328	Fem. <i>Orthopristis forbesi</i> Jordan & Starks 1897. Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Orthopristis</i> Girard 1858.	
<i>Lepthaemulon</i> (subgénero de <i>Orthopristis</i>)	Fowler & Bean, 1923 p. 14	Neut. <i>Orthopristis rhabdotus</i> Fowler & Bean 1923. Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Orthopristis</i> Girard 1858.	
<i>Orthopristis</i>	Girard, 1858 p. 167	Fem. <i>Orthopristis duplex</i> Girard 1858. Tipo por monotipo. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802. Roux, 1973 p. 391 Válido como <i>Orthopristis</i> Girard 1858.	
<i>Pristocantharus</i>	Gill, 1862 p. 256	Masc. <i>Pristipoma cantharinum</i> Jenyns 1840. Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Orthopristis</i> Girard 1858.	
<i>Pomadasys</i>			
<i>Anomalodon</i>	Bowdich, 1825 pl. xii, p. 237	Masc. <i>Anomalodon incisus</i> Bowdich 1825. Tipo por monotipo. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802.	
<i>Dacymba</i>	Jordan & Hubbs, 1917 p. 464	Fem. <i>Pristipoma bennettii</i> Lowe 1838. Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802.	
<i>Haemulopsis</i> (subgénero de <i>Pristipoma</i>)	Steindachner, 1869 p. 128	Fem. <i>Haemulon corvinaeforme</i> Steindachner 1868. Tipo por designación Jordan 1919 p. 355 Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802 con tipo <i>H. nitidum</i> . Sinónimo de <i>Pomadasys</i> pero válido como subgénero (López 1981). Sinónimo de <i>Brachydeuterus</i> Gill 1862 Tipo por subsecuente designación, Roux 1973 p 391. Valido como <i>Haemulopsis</i> Steindachner 1869.	

NOMBRE	DESCRIPCIÓN	ESPECIES TIPO	continuación
<i>Orthopristis</i>	Girard, 1858 p. 167	Fem. <i>Orthopristis duplex</i> Girard 1858. Tipo por monotipo. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802 (Roux, 1973 p. 391) Valido como <i>Orthopristis</i> Girard 1858.	
<i>Polotus</i>	Blyth, 1858 p. 283	Masc. <i>Polotus nitidus</i> Blyth 1858. Tipo por monotipo. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède, 1802.	
<i>Pomadasyina</i> (subgénero de <i>Pomadasys</i>)	Fowler, 1931 p. 304	Fem. <i>Anthias grunniens</i> Forster 1801. Tipo por designación original. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802.	
<i>Pomadasys</i>	Lacepède, 1802 p. 515	Masc. <i>Sciaena argentea</i> Forsskål 1775. Tipo por monotipo. Escrito <i>Pomadasis</i> en la literatura más antigua. Válido como <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802.	
<i>Pristipoma</i>	Quoy y Gaimard (Cuvier), 1824 p. 320	Neut. <i>Pristipoma sexlineatum</i> Quoy & Gaimard 1824. Tipo por monotipo. Nombre a partir de "Les Pristipomes" Cuvier 1816 p 279. Latinizado posteriormente por Oken 1817 como <i>Pristipomus</i> , aparentemente disponible con el tipo mencionado. Escrito <i>Pristapoma</i> en la literatura más antigua. Sinónimo de <i>Pristipomus</i> Oken 1817, el cual es un sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802	
<i>Pristipomus</i>	Oken (ex Cuvier), 1817 p. 1182	Fem. <i>Lutjanus hasta</i> Bloch 1790. Tipo por subsecuente designación. Basado en "Les Pristipomes" of Cuvier 1816 p. 279. Tipo designado por Jordan 1817 p103. Escrito <i>Pristopoma</i> en la literatura más antigua. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802.	
<i>Rhencus</i>	Jordan & Evermann, 1896 p. 387	Masc. <i>Pristipoma panamense</i> Steindachner 1876. Tipo por designación original (monotípico). Mal escrito como <i>Rhencus</i> por Jordan & Evermann 1898 p1329. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802.	
<i>Rhonciscus</i>	Jordan & Evermann, 1896 p. 387	Masc. <i>Pristipoma crocro</i> Cuvier 1830. Tipo por designacion original. Sinónimo de <i>Pomadasys</i> Lacepède 1802.	
<i>Xenocys</i> <i>Xenocys</i>	Jordan & Bollman, 1890 p. 160	Fem. <i>Xenocys jessiae</i> Jordan & Bollman 1890 Tipo por designación original (monotípico). Válido como <i>Xenocys</i> Jordan & Bollman 1890.	

NOMBRE	DESCRIPCIÓN	ESPECIES TIPO	continuación
<i>Xenistius</i> <i>Xenistius</i>	Jordan & Gilbert, 1883 p. 920	Masc. <i>Xenichthys californiensis</i> Steindachner 1876. Tipo por designación original (monotípico). Escrito <i>Xenisteus</i> por Neave 1940 p 666. Válido como <i>Xenistius</i> Jordan & Gilbert 1883. Considerado sinónimo de <i>Haemulon californiensis</i> (Steindachner 1876) por Sanciangco <i>et al</i> , 2011.	
<i>Xenichthys</i> <i>Cheiroxenichthys</i> (subgénero de <i>Xenichthys</i>)	Fowler, 1930 p. 634	Masc. <i>Xenichthys agassizii</i> Steindachner 1876 Tipo por designación original (monotípico). Sinónimo de <i>Xenichthys</i> Gill 1863.	
<i>Xenichthys</i>	Gill, 1863 p. 81	Masc. <i>Xenichthys xanti</i> Gill 1863. Tipo por monotipo. Válido como <i>Xenichthys</i> Gill 1863.	
<i>Xenistius</i>	Jordan & Gilbert, 1883 p. 920	Masc. <i>Xenichthys californiensis</i> Steindachner 1876. Tipo por designación original (monotípico). Escrito <i>Xenisteus</i> por Neave 1940 p 666. Válido como <i>Xenistius</i> Jordan & Gilbert 1883.	

Usando la evidencia de la filogenia molecular fue posible evaluar objetivamente la existencia genealógica de estos géneros y, para mantener una nomenclatura relacionada con los clados recuperados en este trabajo, es necesaria una reestructuración nomenclatural en algunos de estos grupos (ver adelante). El número de especies actualmente válidas para la subfamilia Haemulinae en las dos costas de América es de 67.

Filogenia molecular

El alineamiento final para la primera matriz (empleada para explorar las relaciones familiares) fue de 1789 pb, con 806 sitios variables, de los cuales 696 (39%) fueron parsimoniosamente informativos. La segunda matriz usada para indagar al interior de la subfamilia Haemulinae, incluye más del 80 % de los representantes de la familia en ambas cuencas del continente Americano (Pacífico, Atlántico). La matriz concatenada consiste de

2909 pares de bases (pb), de las cuales 1228 fueron variables, y 983 (33.8%) parsimoniosamente informativas. En la tabla VI se presenta un resumen del número de pares de bases así como el número total de individuos y especies analizadas en cada uno de los genes usados en el estudio, incluyendo las especies tomadas del GenBank.

Tabla VI. Número de sitios, especies y secuencias analizadas para cada uno de los marcadores aislados.

	CytB	COI	16S	RAG2	S7
Número de sitios	723	517	549	662	443
Número de especies	82	81	82	82	82
Número de organismos	295	285	276	261	223

Análisis de saturación

Los análisis de saturación fueron positivos solamente en la tercera posición de los codones del gen Citocromo-B cuando se incluyó en la matriz tanto el grupo interno como el externo, sin embargo no fue significativa solamente al incluir el grupo interno.

El Citocromo-B es uno de los genes de mayor uso para trabajos de filogenia, y es probablemente el gen mitocondrial mejor conocido con respecto a su estructura y función (Esposti *et al.*, 1993). Este gen contiene posiciones de los codones que evolucionan rápido y otras que evolucionan lento (Farias *et al.*, 2001). Sin embargo algunos problemas han sido encontrados cuando se usa sólo el Citocromo-B, como sesgo por la composición nucleotídica, diferentes tasas de variación entre linajes, saturación en el tercer codón e información limitada en la primera y segunda posición (Meyer, 1994).

Modelos de sustitución nucleotídica

El modelo de sustitución nucleotídica (evolución) fue calculado para cada uno de los fragmentos de los genes, así como para otras opciones de partición (e.g., mitocondriales-

nucleares), para todas las especies e individuos secuenciados. En todos los casos el método corregido de Akaike fue el empleado para seleccionar el modelo que mejor se ajusta a la evolución de las secuencias. A continuación se enumeran los modelos para las dos matrices así como los valores de sus parámetros para cada gen y/o partición.

Matriz 1. Relaciones inter-familiares

COI: 517 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 8358.3781$: **TIM2+I+G**, donde: $\text{freqA} = 0.2748$, $\text{freqC} = 0.3292$, $\text{freqG} = 0.1086$, $\text{freqT} = 0.2874$, $R(a) [AC] = 0.5499$, $R(b) [AG] = 15.1020$, $R(c) [AT] = 0.5499$, $R(d) [CG] = 1.0000$, $R(e) [CT] = 6.1371$, $R(f) [GT] = 1.0000$; $p\text{-inv} = 0.5480$, $\gamma = 0.5490$.

CytB: 723 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 12046.2605$: **TPM3uf+I+G**, donde: $\text{freqA} = 0.2899$, $\text{freqC} = 0.4048$, $\text{freqG} = 0.0978$, $\text{freqT} = 0.2076$; $R(a) [AC] = 0.4364$, $R(b) [AG] = 7.2563$, $R(c) [AT] = 1.0000$, $R(d) [CG] = 0.4364$, $R(e) [CT] = 7.2563$, $R(f) [GT] = 1.0000$; $p\text{-inv} = 0.3940$, $\gamma = 0.3900$

16S: 549 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 5876.1663$: **TIM2+I+G**, donde: $\text{freqA} = 0.3003$, $\text{freqC} = 0.2555$, $\text{freqG} = 0.2265$, $\text{freqT} = 0.2177$; $R(a) [AC] = 6.3871$, $R(b) [AG] = 15.4431$, $R(c) [AT] = 6.3871$, $R(d) [CG] = 1.0000$, $R(e) [CT] = 32.9338$, $R(f) [GT] = 1.0000$; $p\text{-inv} = 0.3290$, $\gamma = 0.4710$

Matriz 2. Relaciones intrafamiliares

COI: 517 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 7408.2416$: **TIM1+I+G**, donde: $\text{freqA} = 0.2348$, $\text{freqC} = 0.3613$, $\text{freqG} = 0.1435$, $\text{freqT} = 0.2604$; $R(a) [AC] = 1.0000$, $R(b) [AG] = 14.2598$, $R(c) [AT] = 0.8126$, $R(d) [CG] = 0.8126$, $R(e) [CT] = 8.6893$, $R(f) [GT] = 1.0000$; $p\text{-inv} = 0.6140$, $\gamma = 1.1870$

CytB: 723 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 10720.8392$: **TIM2+I+G**, donde: $\text{freqA} = 0.2601$, $\text{freqC} = 0.4286$, $\text{freqG} = 0.1000$, $\text{freqT} = 0.2112$; $R(a) [AC] = 0.4458$, $R(b) [AG] = 9.7351$, $R(c) [AT] = 0.4458$, $R(d) [CG] = 1.0000$, $R(e) [CT] = 6.4623$, $R(f) [GT] = 1.0000$; $p\text{-inv} = 0.5370$, $\gamma = 0.7930$.

16S: 549 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 3851.7413$: **TIM2+I+G**, donde: $\text{freqA} = 0.2962$, $\text{freqC} = 0.2893$, $\text{freqG} = 0.2132$, $\text{freqT} = 0.2013$; $R(a) [AC] = 3.2821$, $R(b) [AG] = 14.4273$, $R(c) [AT] = 3.2821$, $R(d) [CG] = 1.0000$, $R(e) [CT] = 24.6587$, $R(f) [GT] = 1.0000$; $p\text{-inv} = 0.5250$, $\gamma = 0.3900$.

RAG2: 662 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 3267.1351$: **TPM2+G**, donde: $R(a) [AC] = 1.4354$, $R(b) [AG] = 6.5634$, $R(c) [AT] = 1.4354$, $R(d) [CG] = 1.0000$, $R(e) [CT] = 6.5634$, $R(f) [GT] = 1.0000$; $\gamma = 0.3580$.

S7: 443 sitios, modelo seleccionado con un valor de $-\ln L = 4183.0961$: **HKY+G**, donde: $\text{freqA} = 0.2468$, $\text{freqC} = 0.2059$, $\text{freqG} = 0.2575$, $\text{freqT} = 0.2898$; $\kappa = 2.8126$ ($t_i/t_v = 1.3864$), $\gamma = 1.0740$.

Una vez seleccionado el modelo éste fue empleado para la reconstrucción filogenética tanto de Máxima Verosimilitud como Bayesiana. Los árboles de Máxima Verosimilitud obtenidos a partir de las varias corridas independientes de los programas RAxML y GARLI fueron idénticos, difiriendo únicamente en los valores de soporte de las ramas por lo cual solo se muestra una única topología (Figuras 2 y 3). Así mismo, se presentó una evidente congruencia entre las topologías encontradas a partir de los diferentes escenarios de partición examinados mediante el método Bayesiano en el programa MrBayes 3.2 (Figuras 2 y 3).

Análisis de relaciones intra-familiares

La información filogenética aportada por nuestros datos resultó en la propuesta de una nueva relación, la cual sugiere que la familia Sillaginidae puede ser el grupo hermano de Haemulidae, y éstas dos hermanas de la rama compuesta por ((Gerreidae-Hapalogenyidae)Lobotidae), aunque la mayoría de los valores de soporte se encontraron por debajo de 0.75 de probabilidad posterior y 75% en el caso de bootstrapping (Figura 2).

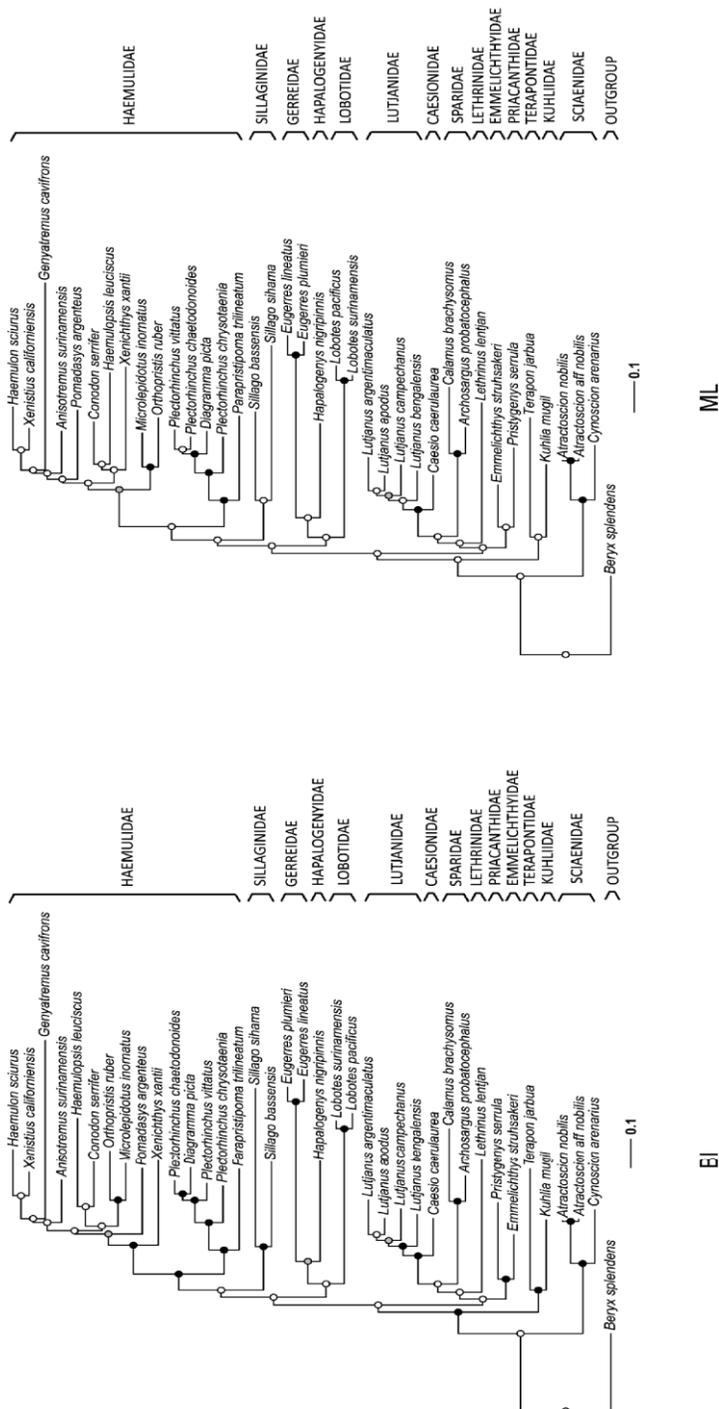


Figura 2. Relaciones interfamiliares de los haemúlidos obtenidas en este estudio. Los círculos sobre los nodos indican la probabilidad posterior (pp): círculos negros ($pp \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq pp < 0.95$), círculos blancos ($pp < 0.70$). Los círculos por debajo de la rama indican el soporte de bootstrap de las diez corridas independientes de Máxima Verosimilitud (bs), izquierda árbol de Inferencia Bayesiana (IB), derecha Máxima Verosimilitud (MV): círculos negros ($bs \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq bs < 0.95$), círculos blancos ($0.50 \leq bs < 0.70$), línea $< 50\%$.

La familia de las mojaras (i.e. Gerreidae) fue recuperada hermana de Hapalogenyidae, un grupo previamente incluido al interior de Haemulidae, y las dos agrupadas junto con Lobotidae (Figura 2). Una rama diferente, donde Emmelichthyidae se relaciona con Priacanthidae con un alto valor de soporte y juntas aparecen como hermanas de la rama (Lethrinidae (Sparidae (Lutjanidae-Caesionidae))). Lutjanidae fuertemente soportada como hermana de Caesionidae. Terapontidae y Kuliidae agrupadas como hermanas con una notable valor de soporte y relacionada con las ramas previamente mencionadas. Finalmente Sciaenidae aparece como la rama basal entre las familias incluidas en este estudio (Figura 2).

Relaciones al interior de la familia Haemulidae

La búsqueda del árbol de Máxima Verosimilitud fue realizada diez veces de manera independiente, arrojando los siguientes resultados (Tabla VII).

Tabla VII. Valores de $-\ln$ de la verosimilitud de cada una de las corridas mediante el programa RAxML.

Número de corridas	Intra-familiar	Inter-familiar
Corrida 1	-26853.587563	-30771.754676
Corrida 2	-26849.768112	-30772.001879
Corrida 3	-26859.043657	-30771.878109
Corrida 4	-26859.415527	-30771.866294
Corrida 5	-26854.029037	-30771.844587
Corrida 6	-26843.649440	-30772.471763
Corrida 7	-26854.191134	-30772.199655
Corrida 8	-26849.842578	-30772.130456
Corrida 9	-26861.560193	-30771.875966
Corrida 10	-26850.462189	-30770.189529

El que se mantenga el valor $-\ln$ MV cercano entre sí en cada corrida nos indica que la búsqueda está encontrando, en realidad, el árbol al cual se ajustan mejor los datos, conforme a las secuencias obtenidas. Una alta variabilidad en este valor apuntaría hacia falsos verdaderos (islas de árboles).

La supuesta relación entre las subfamilias Haemulinae y Plectorhynchinae fue recuperada en todos los análisis (i.e esquemas de partición y métodos de búsqueda) con un alto valor de soporte (Figura 2). Una divergencia notoria (de 24 a 41% de distancia genética corregida a través de todos los genes combinados) existe entre los dos clados. Las distancias genéticas corregidas al interior de la sub-familia Haemulinae fluctuaron entre 1 a 34% mientras que para su contraparte, Plectorhynchinae, fueron del 8 al 15%.

Sin embargo, los valores de las distancias de ésta última subfamilia están subestimados debido al poco número de especies muestreadas; mientras que para los haemulinos, se incluyeron todas con excepción de las especies endémicas, la cantidad de especies incluidas de plectorinchinos representa solo una mínima parte de su diversidad.

A pesar de lo anterior, se demuestra que el género *Plectorhynchus* es parafilético debido a la inclusión de *Diagramma picta* (Figura 2). Las especies tipo de los géneros *Plectorhynchus* y *Diagramma*, *P. chaetodontoides* y *D. picta* respectivamente, fueron incluidas en éste estudio y fueron recuperadas como hermanas, encontrándose su rama anidada al interior del género *Plectorhynchus*, estando las dos relacionadas con *P. vittatus* con un alto valor de soporte. Nuestros datos ubican a *Parapristipoma trilineatum* como la especie más basal de los demás plectorinchinos usados en este estudio (Figura 2).

Cuando se comparan los valores de p de las pruebas de Shimodaira-Hasegawa (SH) para el conjunto de datos de los haemulinos, el valor medio estimado de los cinco genes combinados se encuentra incluido dentro de los límites de confianza para cada gen individual y esquema de partición, aun cuando los estimados individuales difieren entre sí. Esto puede deberse a variación estocástica, por lo tanto la matriz combinada puede ser aceptada como un buen estimador de los demás parámetros (i.e. genes) (Hillis *et al.*, 1990),

y su topología es presentada, haciendo referencia a cada método de estimación, con sus respectivos valores de soporte, los cuales son altos en la mayoría de los nodos (Figura 3).

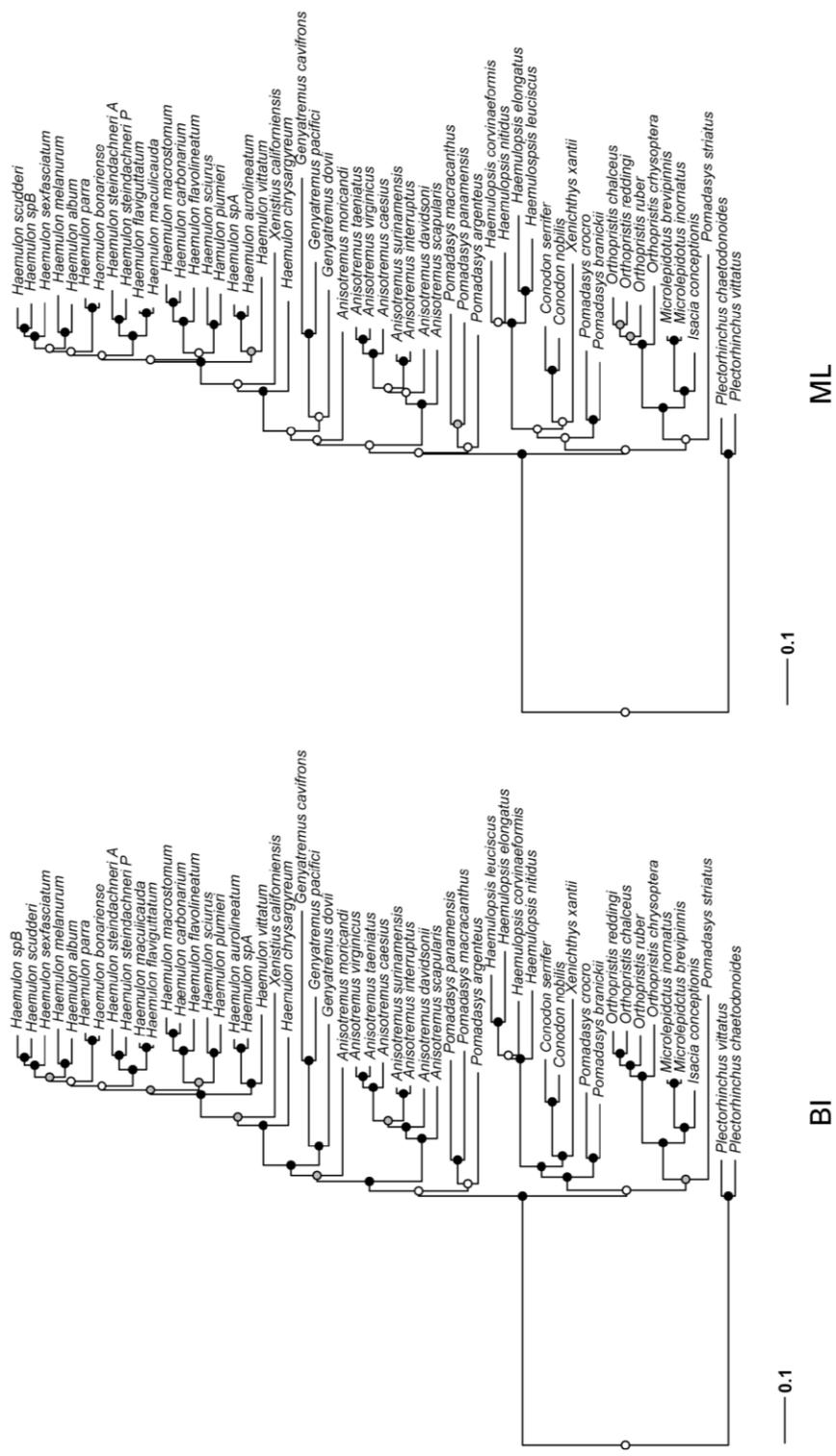


Figura 3. El árbol de la izquierda corresponde a la inferencia Bayesiana (IB), y el de la derecha a Máxima Verosimilitud (MV). Los círculos sobre los nodos indican la probabilidad posterior (pp): círculos negros ($pp \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq pp < 0.95$), círculos blancos ($pp < 0.7$). Los círculos por debajo de la rama indican el soporte de bootstrap corridas de Máxima Verosimilitud (bs): círculos negros ($bs P \geq 0.95$), círculos grises ($0.70 \leq bs < 0.95$), círculos blancos ($0.5 \leq bs < 0.7$), línea < 0.5 .

La topología para los haemulinos obtenida a partir del método *BEAST (Figura 4) fue similar a aquella de la matriz concatenada bajo IB (Figura 5), aunque varió en la posición de *Anisotremus moricandi*, *Genyatremus dovii*, *Xenichthys xantii* y en la rama que incluye a *Pomadasys argenteus*, *P. macracanthus* y *P. panamensis*.

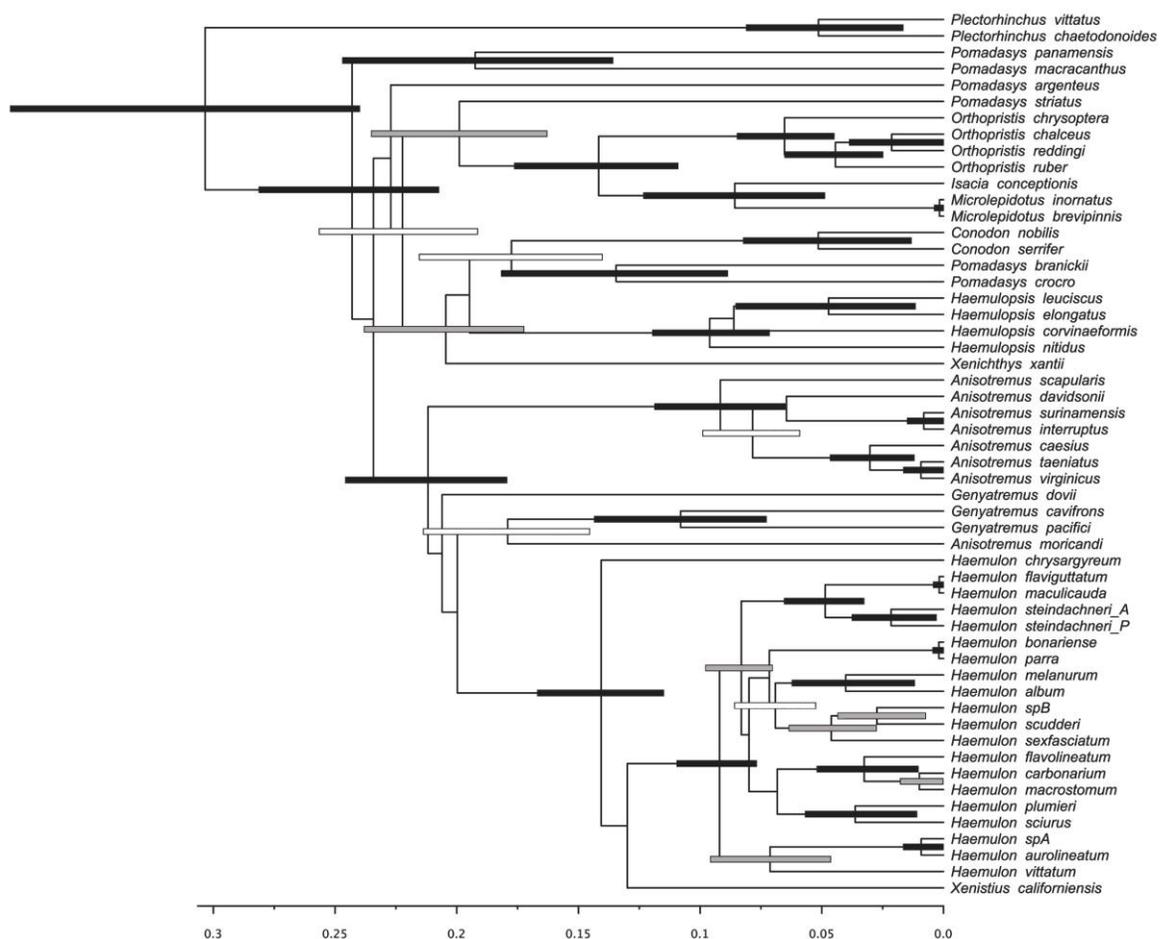


Figura 4. Árbol relativo al tiempo mediante inferencia Bayesiana mediante coalescencia de genes a partir de *BEAST. Las barras de los nodos están coloreadas de acuerdo con el valor de la probabilidad posterior: negro ($pp \geq 0.95$), gris ($0.70 \leq pp < 0.95$), blanco ($pp < 0.70$).

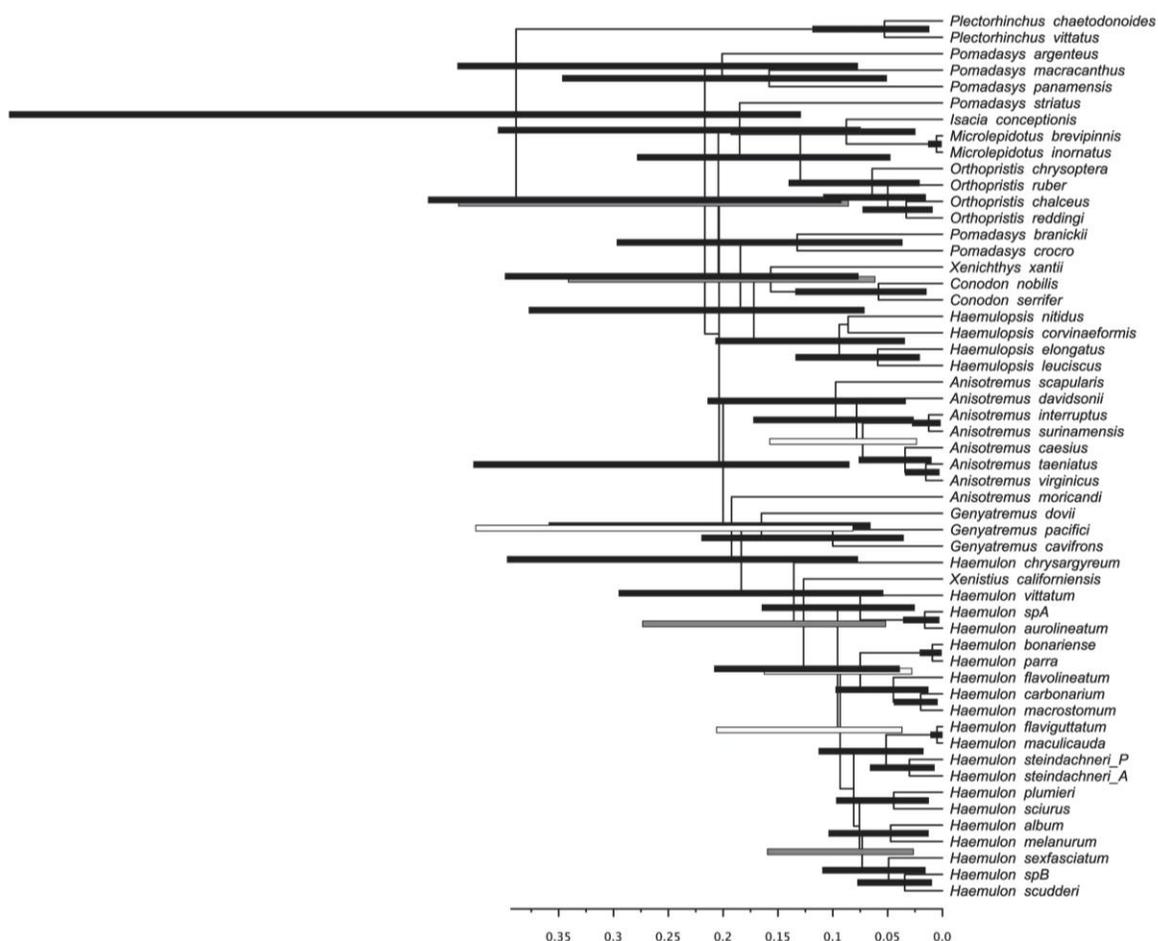


Figura 5. Árbol relativo al tiempo mediante inferencia Bayesiana a partir de la matriz concatenada en BEAST. Las barras de los nodos están coloreadas de acuerdo al valor de la probabilidad posterior: negro ($pp \geq 0.95$), gris ($0.70 \leq pp < 0.95$), blanco ($pp < 0.70$).

Se corroboró la monofilia de la subfamilia Haemulinae, observándose un único origen para todos los roncós de América; sin embargo, la inclusión de las dos especies provenientes del Pacífico occidental: *Pomadasys argenteus* y *P. striatus* (Figuras 3-5), sugiere que no todas las especies fueron retenidas en esta área geográfica. Esto evidencia la necesidad de un muestreo exhaustivo en las especies de “*Pomadasys*” del Viejo Mundo para confirmar esta hipótesis.

Al interior de Haemulinae todas las topologías obtenidas con los diferentes métodos fueron consistentes al recuperar la existencia de varios clados con altos valores de soporte ($IB \geq 0.95$; RAxML $\geq 95\%$; Garli $\geq 95\%$). Sin embargo, las relaciones entre ellos no fueron completamente resueltas (Fig. 3-5). Doce de trece géneros fueron muestreados, de los cuales ocho contienen más de una especie válida. De esos ocho, la monofilia de cinco, *Conodon*, *Haemulopsis*, *Genyatremus*, *Microlepidotus* y *Orthopristis* fue recuperada consistentemente por nuestros datos. Por otro lado, la monofilia del género *Haemulon*, el más numeroso de los géneros exclusivos del nuevo Mundo, fue rechazada por la inclusión de la salema (i.e *Xenistiustus californiensis*). El segundo género más numeroso, *Anisotremus*, estuvo compuesto por siete especies y no por diez como se encontraba previamente registrado en la literatura. En los métodos basados en la matriz concatenada el burrito rayado *Anisotremus moricandi* no se agrupó con otra especie, aunque sí aparece relacionado con el linaje principal de las demás especies de *Anisotremus*. Por otro lado *BEAST lo recupera como hermano de *Genyatremus pacifici* y *G. cavifrons*, aunque con valores muy bajos de probabilidad posterior. Las anteriormente llamadas *Anisotremus*, *Genyatremus dovii* y *G. pacifici* se agrupan juntas en el hasta hace poco género monotípico *Genyatremus*, en los análisis basados en la concatenación. Estos resultados son consistentes con los presentados por Bernardi *et al.* (2008) y Tavera *et al.* (2011), dado el grupo externo que presentan estos últimos. Sin embargo en el análisis coalescente *G. dovii* fue recuperada como la especie hermana de la rama que incluye a los demás *Genyatremus* + *Anisotremus moricandi* y el clado (*Haemulon*+*Xenistiustus*).

El género más numeroso de la subfamilia, *Pomadasya*, el cual contiene alrededor de 36 especies, con una amplia distribución regional y global, fue encontrado parafilético, con

especies incluidas en tres ramas distintas a lo largo de las distintas topologías (Figuras 3-5). La especie tipo, *P. argenteus*, fue recuperada en una rama junto con *P. macracanthus* y *P. panamensis* con un valor bajo de soporte 18% para MV o 0.61 de probabilidad posterior en IB. Las reconstrucciones de MV forzando la monofilia de *Pomadasys* resultaron en topologías significativamente peores en términos de verosimilitud (prueba de SH $p=0.00$).

Temporalidad de la divergencia

Las especies transistmicas (Jordan, 1908) han sido usadas ampliamente para calibrar la temporalidad de las hipótesis filogenéticas (para una revisión de este evento geológico y algunas de sus consecuencias biológicas ver Lessios, 2008). La calibración temporal de la divergencia en los miembros de la subfamilia Haemulinae puede ser evaluada mediante cuatro pares de especies geminadas: *Anisotremus interruptus* - *A. surinamensis*, *Anisotremus taeniatus* - *A. virginicus*, *Conodon nobilis* - *C. serrifer* y *Haemulon steindachneri* Pacífico - *H. steindachneri* Atlántico. El par de especies *Pomadasys branickii* - *P. crocro* originalmente propuesto por Jordan en su trabajo de la ley de especies geminadas fue recuperado en este trabajo, sin embargo la falta de datos pertenecientes a la especie *P. bayanus*, una especie morfológica y ecológicamente muy similar a *P. crocro* evita que se pueda corroborar a este como un verdadero par de especies hermanas separadas por el levantamiento del istmo de Panamá. Otros pares como *Haemulon scudderi* - *H. parra* y *H. sexfasciatum* - *H. album*, los cuales fueron incluidos originalmente en el trabajo de Jordan, (1908), no fueron recuperados como especies hermanas en este estudio y su similitud se debe mas a convergencia morfológica que a una relación ancestro-descendiente como se demuestra en este estudio y en el de Rocha *et al.* (2008).

Todos los análisis encuentran monofíleticamente recíprocos a estos cuatro (*bona fide*) pares de especies aunque la magnitud de la divergencia genética (i.e distancia genética corregida), en los cinco genes, es inconsistente con un aislamiento simultaneo como se puede ver en la Figuras 4 y 5.

El árbol calibrado (i.e relativo al tiempo) mediante el programa (BEAST) permite concluir que las tasas son similares entre los cuatro pares, favoreciendo la hipótesis, donde los tiempos de divergencia no ocurren de manera simultanea, a pesar de que se observa un traslape en los intervalos de credibilidad (IC) al 95%. En el 69% de los árboles el tACMR del par *A. taeniatus*+*A. virginicus* fue mayor que aquel de *A. interruptus*+*A. surinamensis* con un valor de Ln factor Bayes de 0.839; 99-98% tACMR del par de especies de *Haemulon* fue mayor que cualquiera de los dos pares de *Anisotremus* (Ln BF de 4.88 a 3.86); y en el 98% de las ocasiones el tACMR de *Conodon* fue mayor al de *Haemulon* con Ln BF= 3.87. Por lo tanto y a pesar del traslape del IC de los nodos del tACMR, en todos menos entre los pares de *Anisotremus*, los tiempos de divergencia fueron diferentes (Figura 6).

La diferencia en los tiempos de divergencia genética entre las especies geminadas resultó en un amplio ámbito temporal de escenarios de especiación, sin embargo asociar las distancias genéticas de los nodos que incluyen al ACMR de cada par de *Anisotremus* con el evento final del cierre del istmo de Panamá parece razonable.

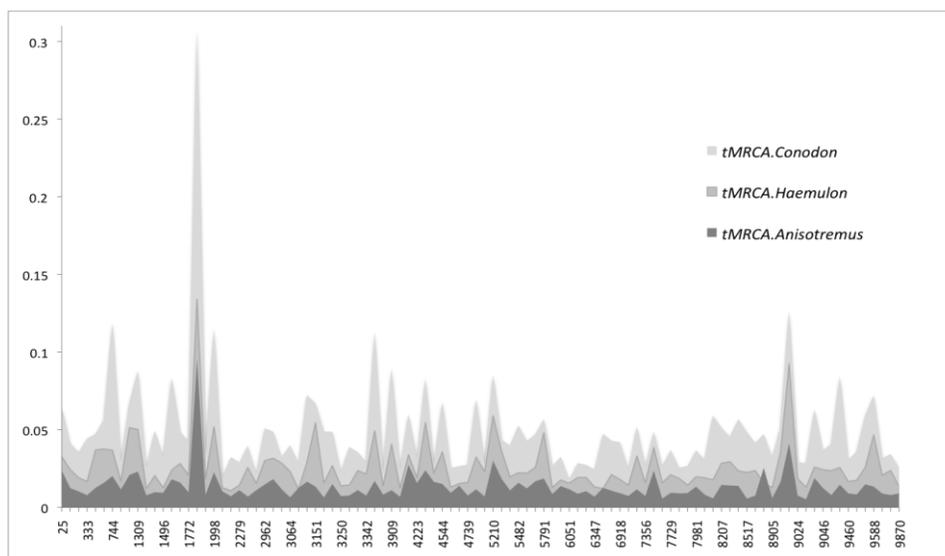


Figura 6. Valores de los nodos de los tACMR extraídos a partir de 100 muestras aleatorias de la distribución de los 10000 árboles obtenidos mediante *BEAST. Los nodos empleados fueron (*A.surinamensis*+*A.interruptus*, *C.nobilis*+*C.serrifer*, *H.steindachneri* Pacífico oriental + *H.steindachneri* Atlántico occidental).

Morfometría geométrica

Superposición de cotas

La relación entre las distancias de Procrustes proyectadas del espacio multidimensional de Kendall al espacio tangente euclidiano puede ser observada en la figura 7. La relación es casi lineal y por lo tanto se confirma que la variabilidad en este espacio multidimensional no es lo suficientemente grande para afectar el análisis estadístico de las distancias en un espacio euclidiano (Rohlf, 1999a).

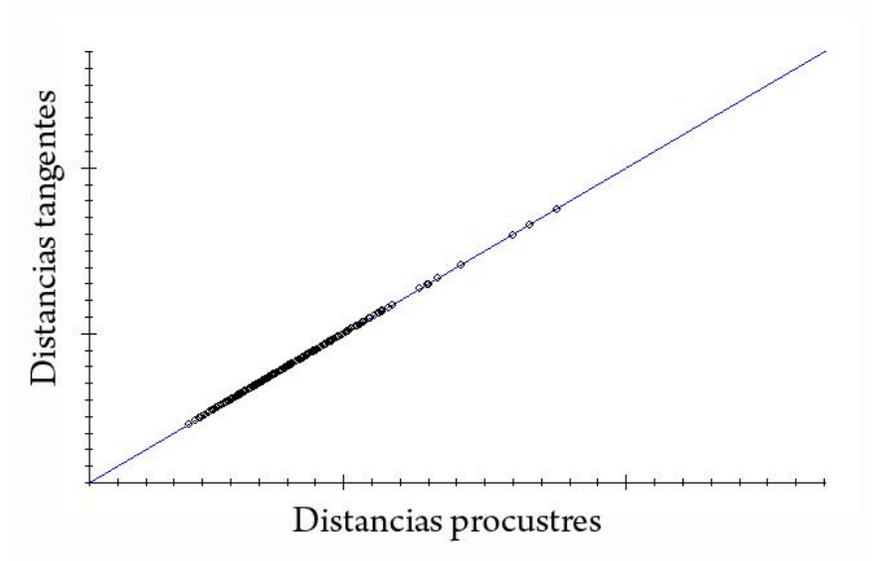


Figura 7. Correlación entre las distancias de Procrustes y tangentes euclidianas.

Análisis multidimensional de ordenación

La superposición del conjunto de los 17 hitos de cada uno de los 280 especímenes, muestra que un 92.20% de la varianza total se agrupa en los diez primeros componentes principales (PCA) (ver tabla VIII y figura 8). Debido a que la mayor cantidad de varianza se acumula en los tres primeros componentes (67.4%), a continuación se describe el cambio de forma en cada uno de dichos ejes.

Tabla VIII. Eigenvalores, porcentaje de la varianza, y de la varianza acumulada en los diez primeros componentes principales de forma.

Componente principal	Eigenvalor	% Varianza	% Varianza acumulada
1	0.00211764	50.353	50.353
2	0.00061358	14.590	64.943
3	0.00043218	10.276	75.219
4	0.00025275	6.010	81.229
5	0.00014846	3.530	84.759
6	0.00013733	3.265	88.025
7	0.00009864	2.345	90.370
8	0.00008217	1.954	92.324
9	0.00005372	1.277	93.602
10	0.00004638	1.103	94.704

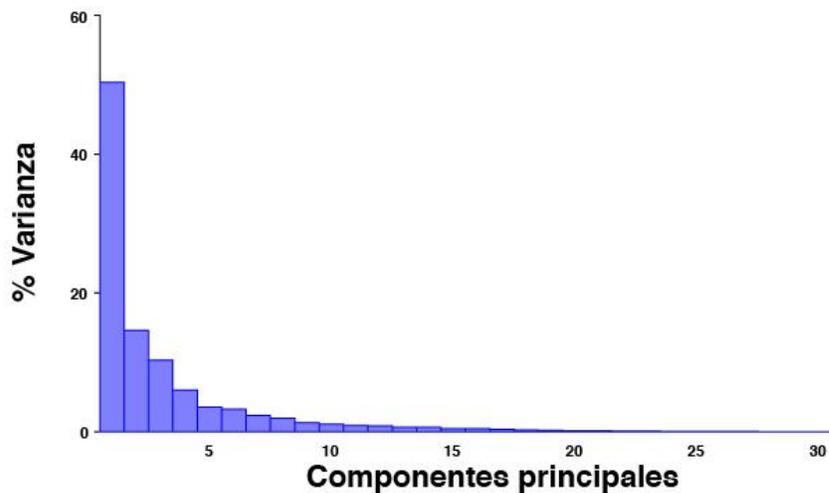


Figura 8. Histograma de la varianza en cada componente principal de la forma.

En la Figura 9 se observa la configuración consenso obtenida con los respectivos desplazamientos en dirección y magnitud de cada uno de los hitos anatómicos, para la totalidad de especímenes muestreados.

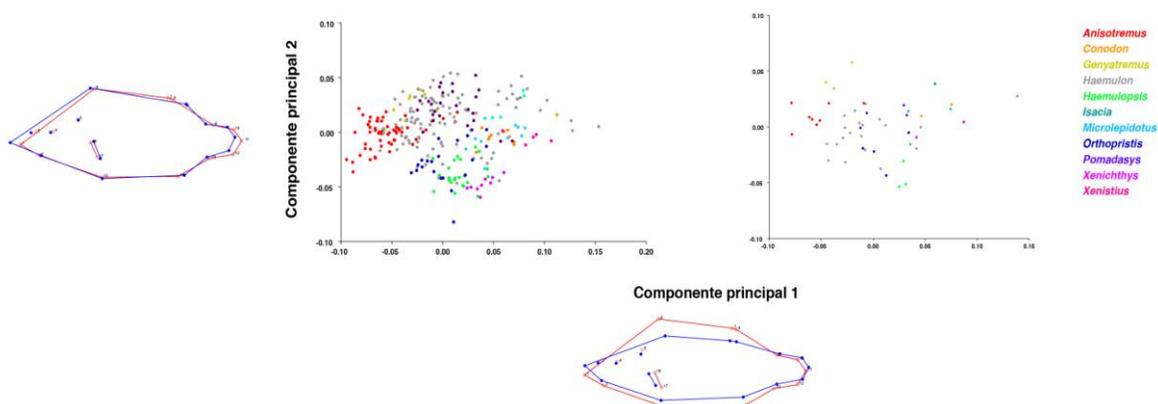


Figura 9. Variabilidad de la forma en los dos primeros componentes principales. Los puntos corresponden a las especies y el color al género que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje. Los puntos de la izquierda corresponden a la totalidad de los individuos y los de la derecha la configuración consenso por especie.

Se puede observar que la variabilidad morfológica asociada con el componente principal 1 (Figura 9) está relacionada con la altura del cuerpo, la posición relativa de la boca, la base de la aleta pectoral y el área del pedúnculo caudal. Hacia el extremo derecho del eje (forma roja) se encuentran las especies más altas, con la mandíbula superior en posición terminal, con un pedúnculo caudal más alto aunque similar en área, la aleta pectoral ubicada en una posición ligeramente posterior y su base también más amplia. Hacia el lado opuesto del mismo componente (líneas azules) se observan las formas elongadas de boca evidentemente superior, una aleta pectoral más anterior, de ángulo más agudo (con respecto a una línea longitudinal imaginaria) y con la base ligeramente más pequeña y el pedúnculo caudales mas largo. En el componente 2 (Figura 9) los cambios de forma están relacionados primordialmente con la longitud de la cabeza, la longitud de la aleta dorsal y el área del pedúnculo caudal.

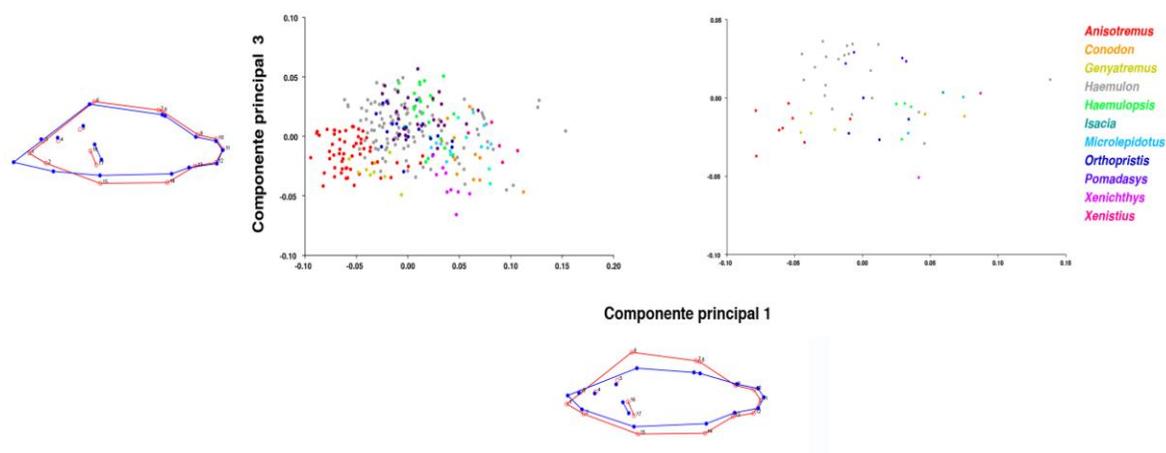


Figura 10. Variabilidad de la forma en los componentes principales 1 y 3. Los puntos corresponden a las especies y el color al género al que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje. Los puntos de la izquierda corresponden a la totalidad de los individuos y los de la derecha a la configuración consenso por especie.

El componente 3 (Figura 10) presenta un cambio de forma relacionado con el tamaño y posición de la mandíbula superior (landmarks 1-2), así como una evidente reducción, del perfil ventral del organismo, y de la aleta anal (landmarks 13-14).

La relación entre la filogenia y el espacio multidimensional de la forma puede ser vista en la Figura 11, en donde se proyecta el árbol filogenético obtenido a partir de los datos moleculares en el morfo-espacio de los haemúlidos en los tres primeros componentes principales. Se puede observar que las ramas se encuentran relativamente bien separadas y que conforman espacios comunes de forma en casi la mayoría de los géneros, indicando probablemente una relación estrecha entre forma e historia evolutiva.

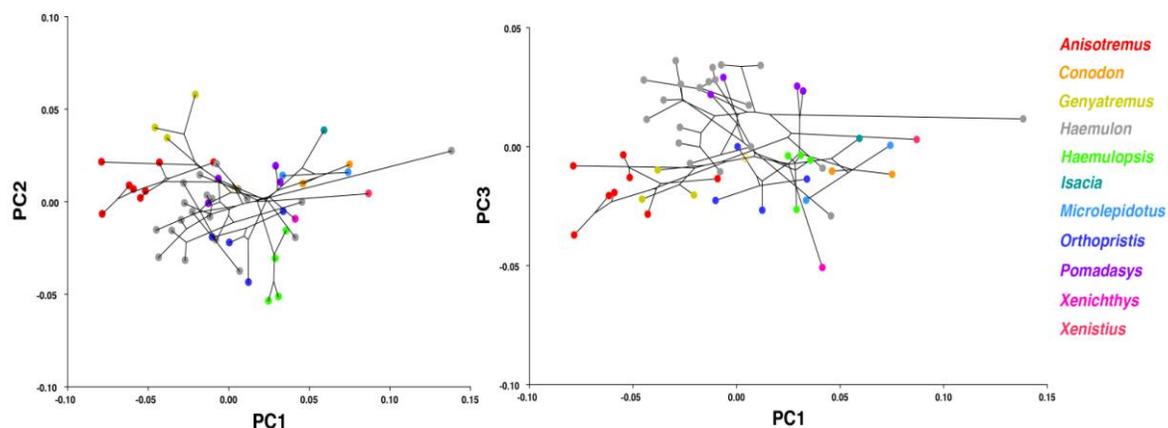


Figura 11. Árbol molecular sobrepuesto sobre el espacio de forma.

Por lo tanto y para tener en cuenta la información proveniente de la filogenia se realizó un análisis de componentes principales evolutivos. Mientras un análisis de componentes principales tradicional rota la nube de datos para maximizar la varianza entre grupos, el análisis evolutivo rota los datos para maximizar el cambio evolutivo. Este último basado en

la longitud de las ramas y en la topología del árbol filogenético mapeado en éste espacio morfológico (Schlick-Steiner *et al.*, 2006).

La nueva configuración de puntos puede ser observada en la Figura 12 donde es posible apreciar una mayor acumulación de las especies hacia el centro del morfo espacio desvaneciéndose ligeramante la señal filogenética. Además se resaltan las especies cuya morfología y cambio evolutivo son más extremos (e.g. *Anisotremus moricandi* en un lado de la distribución y *Haemulon vittatum* en el otro) sobre todo en el componente 1 donde la varianza explicada es 47.1% de la varianza total (Figura 13). La notable separación de estas especies de la nube principal de datos indica un elevado cambio morfológico, asociado con su historia evolutiva.

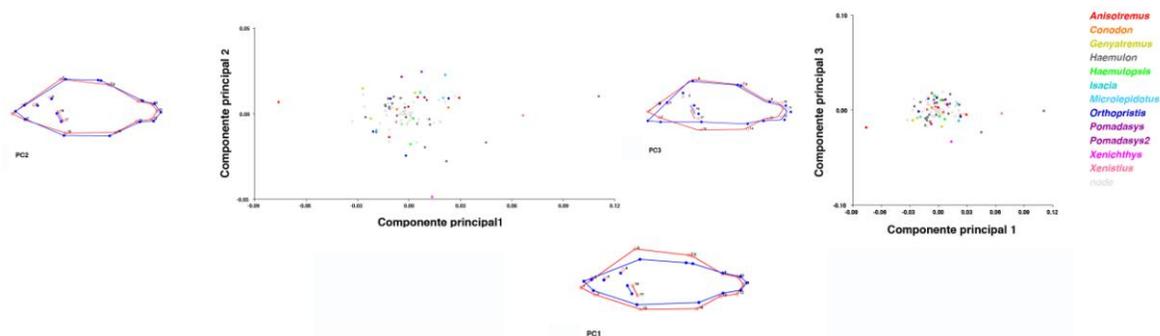


Figura 12. Variabilidad de la forma en los componentes evolutivos principales 1, 2 y 3. Los puntos corresponden a las especies y el color al género al que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje.

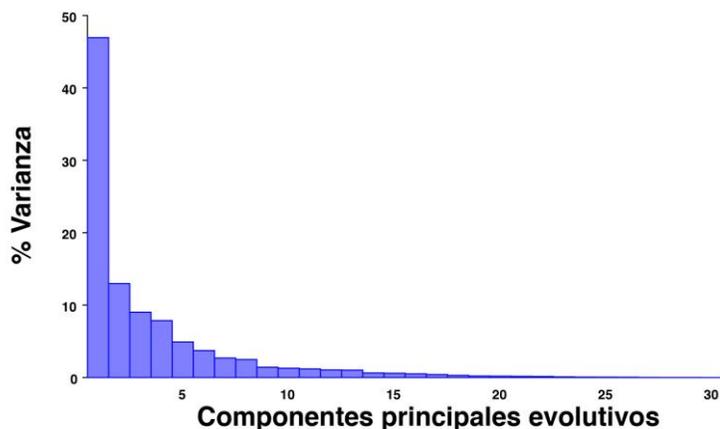


Figura 13. Histograma de la varianza en cada componente principal de la forma.

A pesar de que gráficamente mediante el análisis canónico se observa una separación posible de las especies por géneros (Figura 14), la cantidad de permutaciones que resultan estadísticamente significativas para discriminar es bajo.

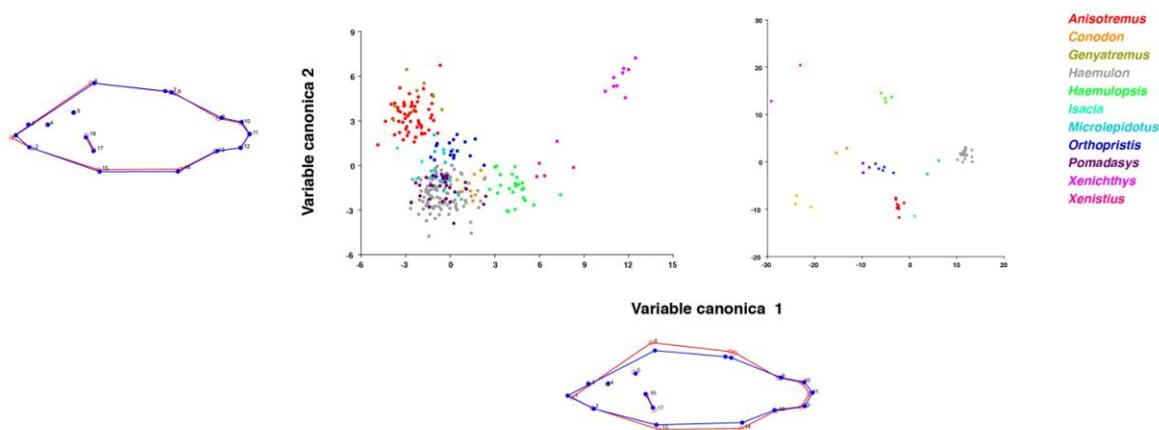


Figura 14. Variabilidad de la forma en la dos primeras variables canónicas. Los puntos corresponden a las especies y el color al género al que pertenecen. La distribución de las cotas en los dos puntos extremos (azul-rojo) de cada componente se muestran al lado izquierdo e inferior de su respectivo eje. Los puntos de la izquierda corresponden a la totalidad de los individuos y los de la derecha a la configuración consenso por especie.

Por otro lado, las distancias de Procrustes variaron de 0.0467 a 0.1466 y, de acuerdo con las permutaciones, solamente es posible distinguir entre las medias de *Genyatremus* con respecto a *Microlepidotus* y *Pomadasyss* (Tabla IX).

Tabla IX. Valores de las distancias de Procrustes entre los grupos (géneros) del análisis canónico. En la parte inferior de la matriz se encuentran los valores de las distancias y en la parte superior el valor de p después de las 100 permutaciones.

	<i>Anisotremus</i>	<i>A_moricandi</i>	<i>Conodon</i>	<i>Genyatremus</i>	<i>Haemulon</i>	<i>Haemulopsis</i>	<i>Isacia</i>	<i>Microlepidotus</i>	<i>Orthopristis</i>	<i>Pomadasyss1</i>	<i>Pomadasyss2</i>	<i>Xenichthys</i>
<i>Anisotremus</i>	0.000	0.357	0.0125	0.024	0.001	0.001	0.036	0.005	0.001	0.010	0.004	0.007
<i>A_moricandi</i>	0.047	0.000	0.3353	0.167	0.049	0.201	1.000	0.328	0.067	0.336	0.341	1.000
<i>Conodon</i>	0.116	0.147	0	0.035	0.044	0.016	0.340	0.333	0.064	0.330	0.331	0.332
<i>Genyatremus</i>	0.048	0.066	0.1052	0.000	0.020	0.004	0.085	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.173
<i>Haemulon</i>	0.062	0.090	0.0786	0.071	0.000	0.022	0.086	0.083	0.055	0.177	0.119	0.070
<i>Haemulopsis</i>	0.096	0.128	0.066	0.107	0.058	0.000	0.067	0.037	0.021	0.024	0.039	0.115
<i>Isacia</i>	0.120	0.145	0.0431	0.106	0.085	0.089	0.000	0.666	0.079	0.339	0.340	1.000
<i>Microlepidotus</i>	0.108	0.137	0.0419	0.098	0.069	0.064	0.044	0.000	0.046	0.343	0.338	0.333
<i>Orthopristis</i>	0.074	0.108	0.0756	0.082	0.049	0.039	0.092	0.065	0.000	0.012	0.044	0.204
<i>Pomadasyss1</i>	0.068	0.085	0.0877	0.074	0.044	0.073	0.087	0.084	0.065	0.000	0.339	0.330
<i>Pomadasyss2</i>	0.097	0.120	0.0606	0.086	0.052	0.067	0.057	0.049	0.062	0.052	0.000	0.332
<i>Xenichthys</i>	0.120	0.143	0.086	0.120	0.099	0.084	0.101	0.083	0.089	0.117	0.109	0.000

Señal filogenética

Los valores de p para las 100 permutaciones de la señal filogenética en los 500 árboles arrojaron un valor de $p < 0.001$. Esto significa que al permutar la forma en las ramas terminales, la longitud del árbol nunca fue menor que aquella cuando cada forma corresponde a su rama (i.e especie). Lo anterior demuestra que existe una fuerte señal filogenética en los datos morfométricos, es decir que la forma es un reflejo de la historia evolutiva compartida y por lo tanto las especies no cumplen el supuesto estadístico de independencia. Por lo tanto, para los análisis posteriores los datos tienen que ser tratados teniendo en cuenta esta interdependencia (i.e la filogenia).

Influencia de la talla en la forma

La señal filogenética de la talla centroide fue probada de la misma manera que para los datos morfométricos y después de las 10000 permutaciones en los 500 árboles el valor de p fue 0.4278. Esto indica que la talla centroide es independiente de la historia evolutiva. La representación gráfica de la ausencia de señal filogenética en los datos morfométricos puede ser observada en la Figura 15.

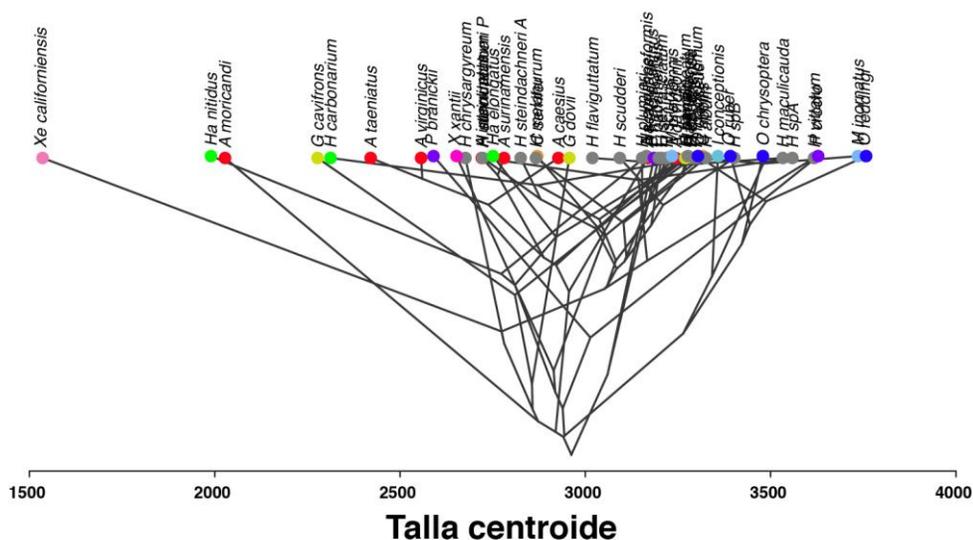


Figura 15. Relación de la talla centroide con la filogenia molecular.

La relación entre la forma y la talla centroide se examinó mediante una regresión lineal en donde los valores de talla fueron transformados a logaritmo para asegurarse que la magnitud del cambio no estuviera relacionada con el valor del mismo (mayores cambios son menos probables cuando el valor del carácter es pequeño). El valor, en porcentaje, de la variabilidad de la forma que puede ser atribuido a la talla centroide fue de 1.9041%, el cual es prácticamente despreciable, por lo cual se concluye que el tamaño no es un factor

determinante en las diferencias de forma entre las especies y por lo tanto no es tenido en cuenta en análisis posteriores.

Relación entre la forma y el hábitat

El análisis discriminante de la forma sin tener en cuenta la dependencia de las especies debido a su historia evolutiva común (filogenia) puede ser observado en la Figura 16, en donde es posible separar las medias de los grupos. El valor de la media de las distancias de Mahalanobis fue 7.0505 con un valor de p (paramétrico) <0.0001 , mientras que la media de las distancias de Procrustes es de 0.0290 con un valor de T (equivalente al valor de p de las distancias de Mahalanobis) de <0.0001 . Lo cual indica que es posible separar el morfoespacio de las especies de acuerdo al hábitat que ocupan.

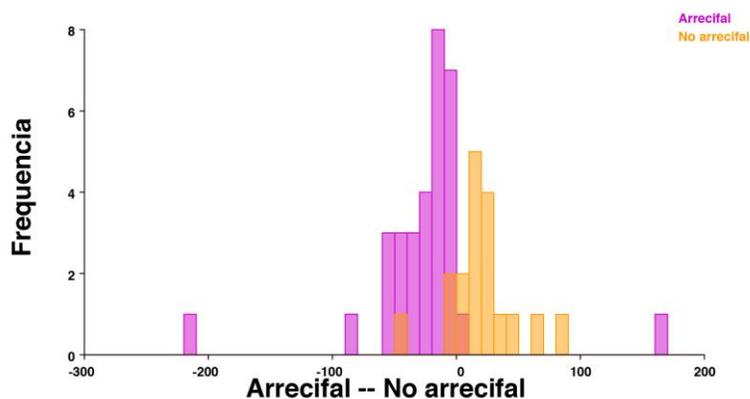


Figura 16. Análisis discriminante de la morfología usando el hábitat como factor de agrupación sin incluir el efecto de la filogenia.

Sin embargo, el resultado es completamente opuesto si se remueve el efecto de la filogenia ya sea mediante contraste independiente (Figura 17) o mediante la regresión filogenética múltiple de mínimos cuadrados (Tabla X).

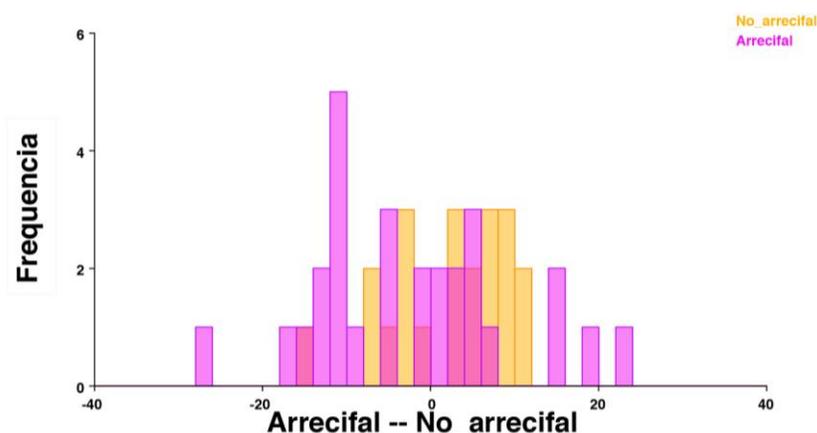


Figura 17. Análisis discriminante de la morfología usando el hábitat como factor de agrupación removiendo el efecto de la filogenia.

Tabla X. Valores estadísticos de la regresión múltiple filogenética.

	Estimado	Error estándar	t-valor	Pr(> t)
(Intercepto)	-0.014143	0.344475	-0.0411	0.9674
Hábitat	0.026372	0.439144	0.0601	0.9524

Los valores de la media de las distancias de Mahalanobis para los datos de los contrastes independientes fue de 3.2971 con un valor p (paramétrico) de 0.1290 y la media de las distancias de Procrustes fue 0.1420 con una T cuadrada de 0.1160. En ambos casos no significativa, es decir que no es posible discriminar entre la forma de los dos grupos.

La regresión múltiple usando los cuatro primeros componentes principales ajustados mediante el método de Revell (2008) arrojó los siguientes resultados: un valor de lambda de 0.499; este valor tiene dos aplicaciones: 1) probar la señal filogenética, al ser estadísticamente diferente de 0 indica que sí hay señal en los datos morfométricos, lo cual confirma el resultado del método de las permutaciones, 2) probar si los datos se ajustan al modelo de movimiento Browniano, al ser también estadísticamente diferente de 1, indica que los datos se comportan diferente a este modelo (Browniano), como en este caso.

El resultado de la regresión múltiple indica que al tener en cuenta la filogenia no existe relación entre las variables de forma y el hábitat, como lo indica el valor ajustado de R (-0.02076) y su valor p (0.9964).

Análisis de disparidad

Los valores de disparidad morfológica entre linajes (géneros) (Figura 18) indica que *Haemulon* es el grupo con mayor disparidad parcial (0.00171) e *Isacia* el menor (0.00014). Cabe resaltar que en éste análisis se incluyeron tres linajes monofiléticos (*Isacia Xenichthys*, *A. moricandi*), lo cual para ellos la medida de disparidad es en realidad una diferencia entre individuos, mientras que en los grupos de más de una especie la diferencia es entre individuos pero asociada a la media de sus especies.

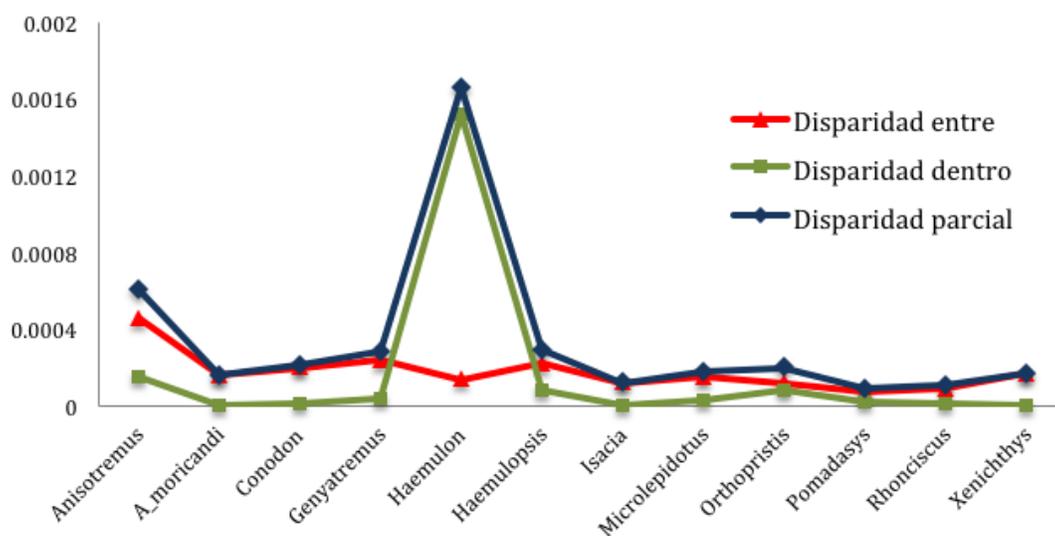


Figura 18. Valores de disparidad parcial, entre y al interior de los géneros.

La disparidad parcial se puede descomponer en la variabilidad entre y la variabilidad al interior de los grupos (Figura 18). El grupo con mayor disparidad (entre) con respecto a los

demás fue *Anisotremus* (0.0005) mientras que en este caso *Haemulon* obtuvo un valor medio (0.00015). La variabilidad al interior de los linajes (intra) fue marcadamente superior en *Haemulon* (0.00157) mientras que el grupo que le siguió, un orden de magnitud más abajo, fue *Anisotremus* (0.00018).

Los valores de vecino más cercano para cada linaje (excluyendo los monotípicos) se muestran en la tabla XI. Los valores de la simulaciones indican que en todos los casos el espacio morfológico de las especies se distribuye de manera agrupada.

Tabla XI. Valores de vecino más cercano por género. *Pomadasys1* corresponde a las especies *P. macracanthus* y *P. panamensis* mientras que *Pomadasys2* a *P. crocro* y *P. Branickii*.

Género	Media vecino más cercano	Rango 95p	Desviación estándar	Número de simulaciones mayores
<i>Anisotremus</i>	0.0349	0.0466 a 0.0493	0.0007	0
<i>Conodon</i>	0.0365	0.0433 to 0.0492	0.0015	0
<i>Genyatremus</i>	0.0424	0.0449 to 0.0510	0.0016	0
<i>Haemulon</i>	0.0384	0.0621 to 0.0659	0.0010	0
<i>Haemulopsis</i>	0.0303	0.0319 to 0.0358	0.0011	0
<i>Isacia</i>	0.0329	0.0387 to 0.0471	0.0022	0
<i>Microlepidotus</i>	0.0285	0.0354 to 0.0425	0.0019	0
<i>Orthopristis</i>	0.0360	0.0438 to 0.0489	0.0013	0
<i>Pomadasys1</i>	0.0372	0.0394 to 0.0444	0.0012	0
<i>Pomadasys2</i>	0.0428	0.0471 to 0.0537	0.0017	0
<i>Xenichthys</i>	0.0303	0.0319 to 0.0358	0.0011	0

Filogenia morfométrica

La hipótesis filogenética obtenida a partir de todos los ejes relativos de deformación del consenso de cada especie se muestra en la Figura 19. Es posible corroborar de acuerdo a la topología que efectivamente existe un nivel significativo de señal filogenética en estos datos, sin embargo esta no es lo suficientemente robusta como para reconstruir las

relaciones evolutivas a esta escala. Quizá separando los linajes a priori y realizando el análisis individualmente sea posible obtener una mejor resolución.

Se hace evidente que el género *Haemulon* es el más disperso a lo largo del árbol con especies separadas en al menos dos grandes ramas, confirmando lo ya mencionado en el análisis de disparidad. Es necesario recalcar que éste linaje es el más numeroso dentro de los haemúlidos americanos y algunas de las pruebas son sensibles al tamaño de los grupos.

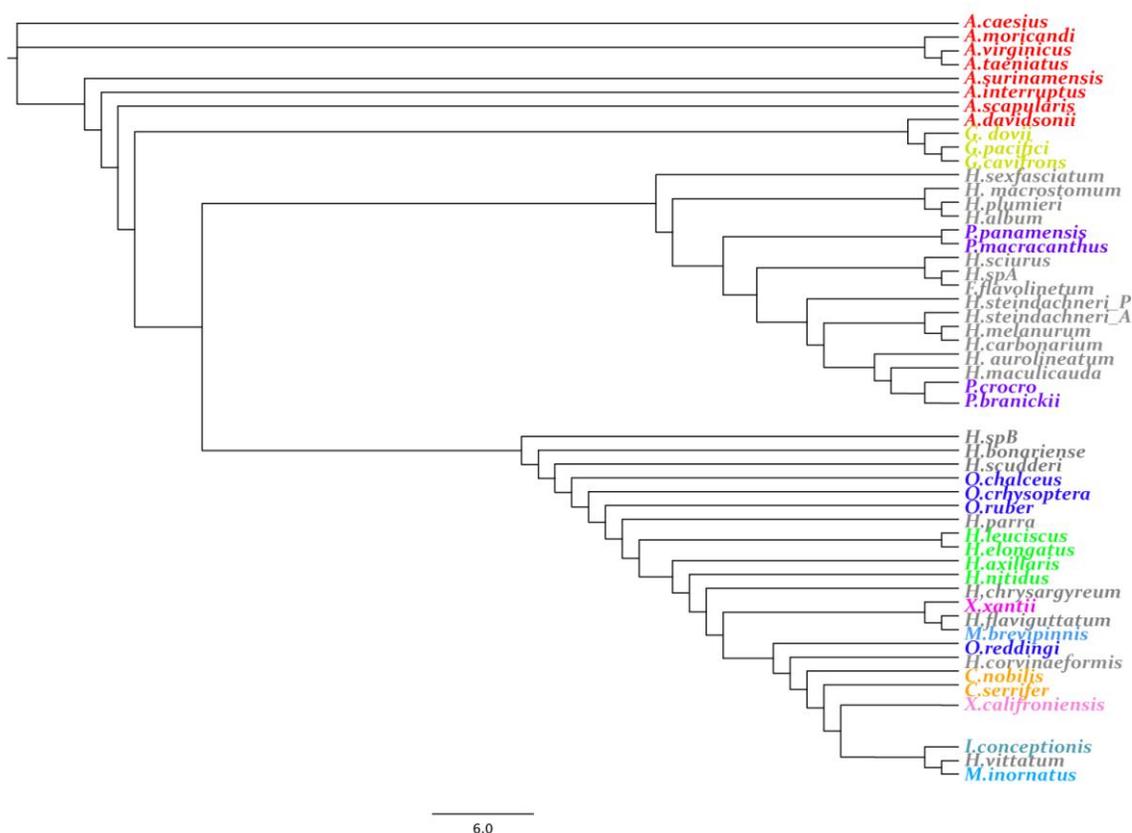


Figura 19. Árbol filogenético de Máxima Verosimilitud reconstruido a partir de los datos morfométricos. Los colores corresponden a los géneros.

El patrón de ramificación indica periodos de cambio relacionados con eventos cladogénicos mientras que otros se encuentran dominados principalmente por cambios morfológicos sin que se originen nuevas especies o linajes (anagénesis).

Reconstrucción ancestral del hábitat y de las áreas de distribución.

Los roncós han evolucionado a lo largo del mundo en amplias áreas costeras en dos ambientes principales, fondos blandos (arenosos y/o lodosos) y fondos duros (rocosos y/o arrecifales). Esta repartición ecológica es altamente concordante con la filogenia obtenida. De hecho no se presentó un clado que incluyera especies habitando diferentes tipos de ambiente. De ahí que nuestros resultados apunten a que la cladogénesis en los roncós del Nuevo Mundo es consistente con el hábitat y, también, como se menciona más adelante, con el origen geográfico de los linajes.

Debido a que la matriz del hábitat es solo de dos caracteres, las pruebas del modelo incluye solo dos posibilidades: ER (Equal Rates; tasas iguales), el cual implica una sola tasa de cambio entre los estados y ARD (All Rates Different: todas las tasas diferentes) el cual permite direccionalidad. La verosimilitud (likelihood) de los modelos fue -15.74729 para ER y -13.79735 para ARD. La prueba de verosimilitud (likelihood) para saber si los valores son diferentes entre sí arrojó un valor de $p = 0.0483$ favoreciendo al segundo; el modelo ARD incluye más parámetros que el ER, y es bien sabido que adicionar parámetros incrementa el valor de ajuste del modelo a los datos (i.e verosimilitud). Las tasas de cambio del modelo ARD fueron de 1.614 de no-arrecifal hacia arrecifal y de 0.00 al contrario. La reconstrucción de los estados del carácter (hábitat) pueden ser vistos en la Figura 20.

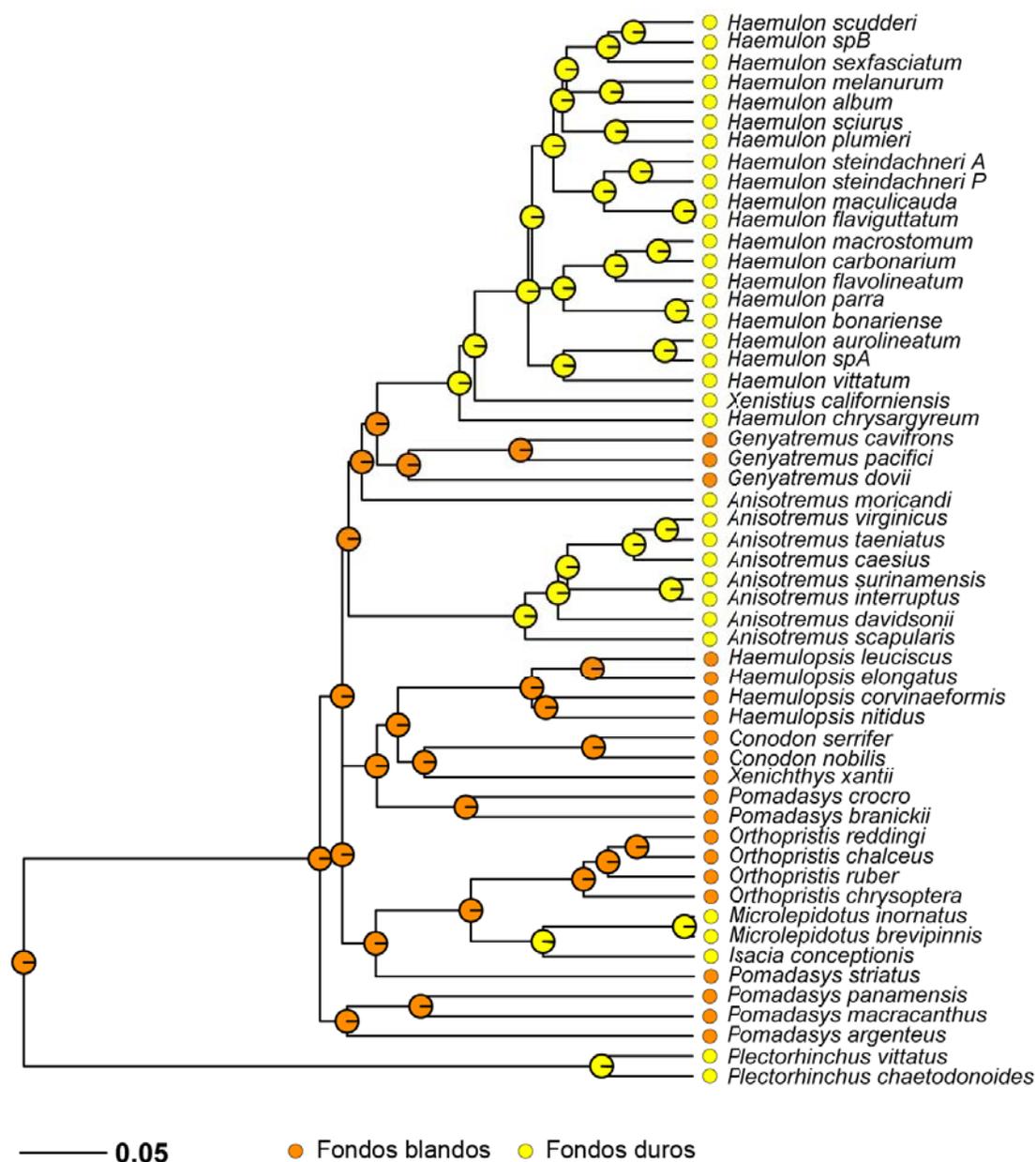


Figura 20. Reconstrucción ancestral de hábitat mediante el modelo reversible ARD, usando la librería APE dentro del paquete R.

Los escenarios de biogeografía histórica, inferidos a partir de los análisis usando los programas LAGRANGE (DEC) y RASP (S-DIVA, y Bayesiano), son presentados en la Figura 21.

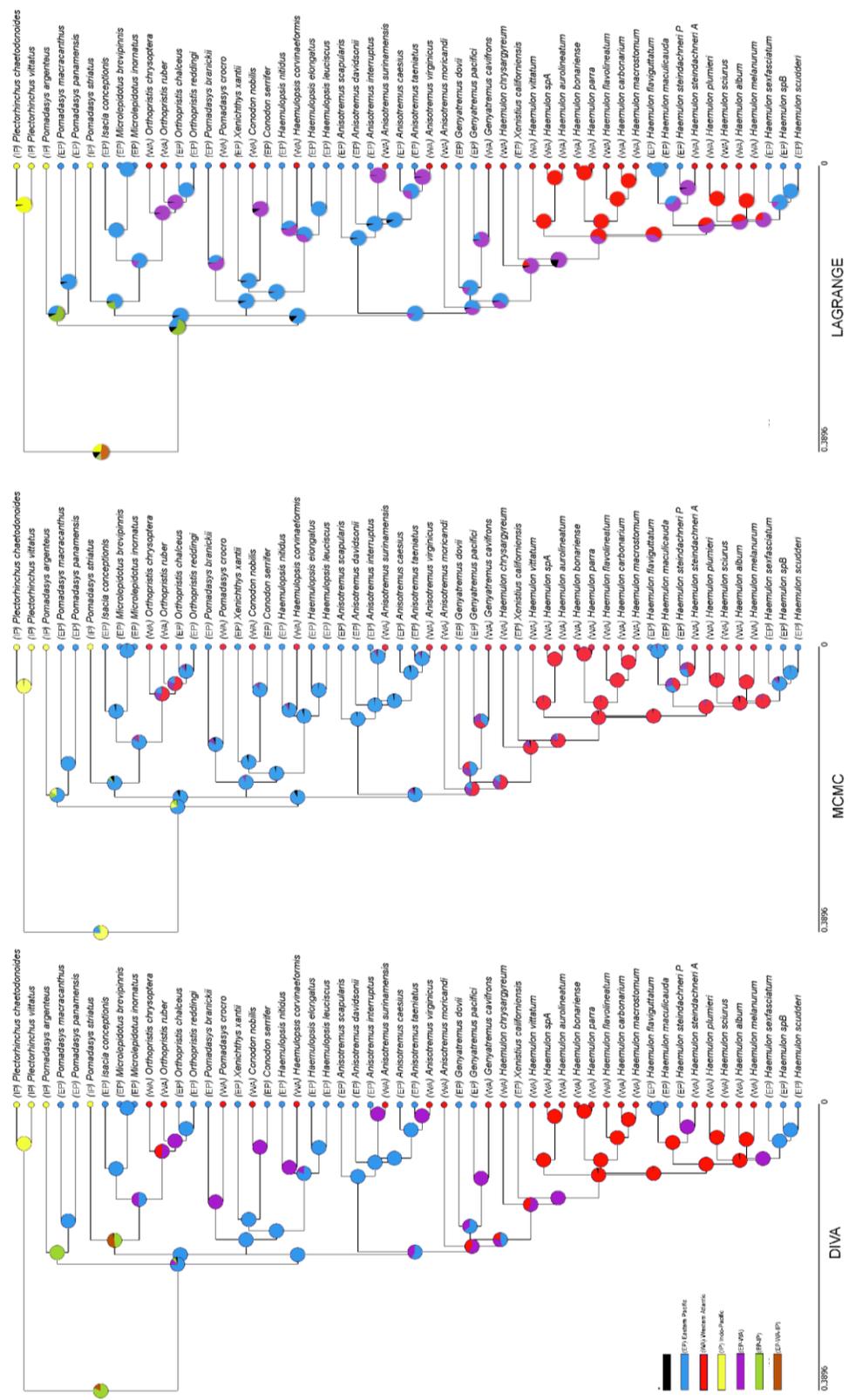


Figure 21. Reconstrucción ancestral de áreas. Tres diferentes métodos fueron usados. Izquierda S-DIVA; centro DIVA bayesiano; y derecho DEC usando LAGRANGE.

Las áreas ancestrales inferidas para los nodos internos usando el método Bayesiano corresponden altamente con los resultados obtenidos con la reconstrucción del hábitat (Figura 20). Este método estima menos áreas ancestrales combinadas que los métodos de DEC y S-DIVA.

La reconstrucción de máxima verosimilitud difiere de las demás al proponer que el ancestro común más cercano (ACMR) apareció en una amplia área entre el océano Pacífico oriental y el occidental, mientras que en los dos métodos restantes el área más probable de origen de los roncós del Nuevo Mundo fue el Pacífico oriental. La expansión del ámbito hacia el Atlántico occidental ocurrió mucho después en la historia evolutiva de esta familia, principalmente con el ACMR de los clados *Haemulon*, *Genyatremus* y *Anisotremus moricandi*. Algunos eventos de movimiento entre las cuencas ocurrieron posteriormente, antes del levantamiento final del istmo de Panamá. Este evento geológico ha sido ampliamente relacionado con la divergencia de especies marinas en ambas cuencas y se ha estimado que pudo haber ocurrido en el Plioceno hace alrededor de 3.5-3.1 MA, aunque, este suceso pudo haber ocasionado barreras ecológicas mucho antes del levantamiento y cierre total (Bernardi y Lape, 2005).

DISCUSIÓN

Comentarios taxonómicos

Los haemúlidos han sido incluidos en el grupo de peces llamado “percoideos basales”, esta hipótesis se ha propuesto tanto con datos morfológicos como moleculares (Johnson, 1980; Rosen y Patterson, 1990; Johnson y Patterson, 1993; Randall, 1997; Orrell y Carpenter, 2004; Sale, 2004; Rocha *et al.*, 2008). Sin embargo, las relaciones familiares de los haemúlidos no ha sido el tema central de algún estudio hasta ahora.

Los resultados obtenidos en este trabajo difieren de todos los estudios previos al recuperar la familia Sillaginidae como el grupo hermano de Haemulidae (Figura 1). Sillaginidae y Haemulidae han sido incluidos en estudios anteriores como en el de Smith y Craig (2007), quienes recuperaron una rama que incluye ((*Sayago-Callanthias*)(*Pseudupeneus-Dactylopterus*)) dentro de una rama basal sin relación cercana con Haemulidae. Por otro lado, Li *et al.* (2009) recuperaron a *Sillago* dentro de una politomía que también incluye entre otras familias la rama compuesta por Haemulidae+Sciaenidae.

En el presente estudio se recuperó consistentemente una rama compuesta por Lobotidae (Gerreidae-Hapalogenyidae) como el grupo hermano del clado Haemulidae+Sillaginidae.

La relación *Hapalogenys*-Haemulidae ha sido motivo de discusión debido a su similitud morfológica. Sin embargo, Johnson (1984) encontró que existen mayores similitudes morfológicas con otros grupos como: la rugosidad de la superficie del frontal la cual es similar a aquella encontrada en algunos apogonidos, brámidos y serránidos, así como en *Acanthocephala*, *Lobotes*, *Pseudopentaceros* y *Sphyrænops*, también la forma de la cresta la cual parece una espina proyectándose mas allá del margen posterior del cráneo, esta se

hace evidente desde el estado de preflexión en las larvas de dichas especies. Este tipo de cresta caracteriza las larvas de los cepólidos, leiognátidos, letrínidos, (lobótidos?), pentacerótidos, priacántidos y *Scombrops*. Esta evidencia, junto con otra previamente publicada (Leis y Carson-Ewart, 2000), sugiere una posible relación entre *Hapalogenys* y Lobotidae, una relación confirmada por el presente estudio molecular (Figura 2).

La relación entre Lutjanidae y Caesionidae también fue consistentemente corroborada, con altos valores de soporte en los dos métodos de reconstrucción empleados (Figura 2), confirmando la superfamilia Lutjanoidea, hipótesis morfológica propuesta por Johnson (1980). Estas dos familias (Lujanidae, Caesionidae) fueron relacionadas con Sparidae y Lethrinidae, dos de las cuatro familias propuestas también por Johnson (1980), como miembros del grupo familiar Sparoidea. Este grupo putativo no fue recuperado en el presente trabajo aunque los valores de soporte para estas relaciones fue bajo. Dentro de esta misma rama en posición basal se encontró invariablemente la rama conformada por Priacanthidae y Emmelichthyidae con altos valores de soporte indistintamente del método (i.e Bayesiano o de Máxima Verosimilitud). Este hallazgo difiere del Smith y Craig (2007), quienes hipotetizan una relación entre Priacanthidae y Lethrinidae. Los resultados presentados no solamente no recuperan esta relación sino que ubican a estas dos familias en diferentes ramas dentro del árbol (Figura 2).

Terapontidae y Kuhliidae fueron agrupadas juntas en un clado altamente soportado y juntas aparecen como la rama hermana de las demás familias previamente mencionadas con un alto valor de soporte (Figura 2). Esta relación también fue encontrada por Smith y Wheeler (2006), con quien nuestros resultados concuerdan dadas las diferencias de las familias incluidas en los respectivos análisis.

Finalmente, Sciaenidae fue recuperada como una rama basal solitaria, hermana de todas las demás familias incluidas en este estudio (Figura 2). De ahí radica la gran diferencia entre este trabajo y el de Li *et al.* (2009), quienes proponen que Sciaenidae y Haemulidae son familias hermanas. Nuestros resultados también difieren de aquellos presentados por Orrell y Carpenter (2004), Chen *et al.* (2007) y Smith y Craig (2007). Las diferencias encontradas pueden ser debidas a muchos factores entre los cuales se pueden mencionar la diferencia del tipo, y número de marcadores moleculares empleados, además de las especies incluidas.

Si se comparan nuestros resultados con algunos trabajos destacados en el área morfológica (e.g. Rosen, 1990) existen puntos de acuerdo así como discrepancias. Rosen (1990) concluye que las superfamilias Sparoidea y Haemuloidea se encuentran relacionadas con su visión de los Pharyngognathi incluyendo la familia Gerreidae. Nuestro datos moleculares concuerdan parcialmente con esta conclusión como se observa en la Figura 2.

La subdivisión de los haemúlidos en dos subfamilias propuesta por Johnson (1980), empleando información morfológica, Plectorhynchinae y Haemulinae, fue concordante con todos nuestros análisis incluso al nivel de genes individuales. Dentro de los Plectorhynchinae, *Diagramma picta* (Thunberg 1792) se encontró anidada al interior de *Plectorhinchus*, siendo ésta la especie tipo; este resultado indica que *Diagramma* Oken 1817 debe ser considerado sinónimo de *Plectorhinchus* Lacepède 1801, lo cual había sido sugerido previamente por Konchina (1975).

Dentro de Haemulinae, mediante el programa *BEAST usando la rutina de coalescencia de genes, se recuperó una división temprana de *Pomadasys macracanthus* y *P. panamensis* de todas las demás especies, seguida de una rama solitaria conformada por *P. argenteus*, la

cual se ubica como la especie hermana de las restantes especies de haemúlidos incluidos. Por otro lado, la concatenación de los genes en BEAST ubica estas tres especies en la misma rama basal. Aun con esta diferencia topológica es claro que estas especies (posiblemente juntas con otras especies no incluidas del Viejo Mundo) representan el linaje basal de los haemulinos.

El clado que incluye a los restantes haemulinos se ve dividido en dos linajes, cada cual ecológicamente distinto. Mientras que en una de las ramas se encuentran la mayoría de las especies asociadas con fondos blandos, en el otro linaje se observan aquellas especies asociadas principalmente con ambientes arrecifales ya sean rocosos y/o coralinos (e.g. *Haemulon*, *Anisotremus*).

Dentro del clado de fondo blando, se encuentra el género circunglobal *Pomadasys* con el mayor número de especies de la familia (36); sin embargo, los resultados indican que se trata de un grupo polifilético (Fig. 3-5). Lacépède (1802) designó a *Sciaena argentea* (Forsskål 1775) como la especie tipo de este género; por lo tanto, siguiendo las reglas del código de nomenclatura zoológica cualquier especie anidada junto con ella puede ser asociada con el nombre *Pomadasys*. De acuerdo con el método de coalescencia de genes (i.e. *BEAST), *P. argenteus* no se encuentra emparentada dentro del mismo clado con ninguna especie de “*Pomadasys*” ni del Viejo ni del Nuevo Mundo, incluidas en este estudio. De manera contrastante, el método estándar de concatenación (i.e. BEAST) agrupó las especies (*P. argenteus* (*P. macracanthus*-*P. panamensis*)) indicando que hace falta mucho más esfuerzo de muestreo en este género. A pesar de lo anterior, los resultados aquí expuestos son suficientes para designar algunas especies erróneamente clasificadas en géneros nuevos o previamente disponibles, y mantener la clasificación acorde con la

existencia de grupos naturales. Como, por ejemplo, las especies *P. croco* y *P. branickii*, relacionadas entre sí formando un clado. Estas especies fueron originalmente descritas como *Pristipoma* Quoy y Gaimard (*ex* Cuvier) 1824. Sin embargo, este nombre genérico no es aplicable para ningún haemúlido debido a que su especie tipo, *Pristipoma sexlineatum*, pertenece a la familia Terapontidae. El nombre *Rhonciscus*, propuesto por Jordan y Evermann (1898) como un subgénero de *Pomadasys* ya ha sido usado para incluir estas dos especies y se encuentra disponible.

También, algunas especies de *Pomadasys* deben ser incluidas en géneros pre-existentes, como es el caso de *Pomadasys corvinaeformis*, la cual fue recuperada consistentemente dentro del género *Haemulopsis*. De hecho, *P. corvinaeformis* fue originalmente designada por Steindachner (1869) como la especie tipo de *Haemulopsis*, una observación consistente con los resultados de éste estudio y la compleja historia taxonómica de este género (López, 1981).

Los datos recuperaron un clado bien soportado que incluye a los géneros *Anisotremus*, *Haemulon*, *Genyatremus*, y *Xenistiis* (Figuras 3-5). Las relaciones entre ellos presentaron bajos valores de soporte en Máxima Verosimilitud (MV), mientras que la inferencia Bayesiana (IB) recuperó con una alta probabilidad posterior a *Genyatremus* como el clado hermano de *H.chrysargyreum* + *Xenistiis* + *Haemulon*. Por otro lado, *A. moricandi* se ubicó como una rama intermedia solitaria pero hermana de los dos linajes anteriores con un valor de 0.82 de probabilidad posterior; por último, *Anisotremus (sensu stricto)* se encontró como la rama más basal dentro de este clado.

Haemulon es el género más numeroso dentro de los haemúlidos del Nuevo Mundo, inclusive con algunas especies aun no descritas (Figuras 3-5). La evidencia indica que

Haemulon es parafilético debido a la inclusión de *Xenistius californiensis*, el cual se anida entre *H. chrysargyreum* (el más basal y divergente de los haemúlidos) y las demás especies del género. La relación entre estas dos especies permanece incierta ya que el soporte de estas ramas es débil en ambos métodos, lo que no permite llegar a una conclusión definitiva. Más información es necesaria (i.e morfológica, o más loci) para resolver este conflicto topológico, aun así, si estas dos especies pertenecen o no al género *Haemulon* es una pregunta abierta y depende de la corriente filosófica (divisores y agrupadores) que se siga para incluirlos en un sistema de clasificación. La posibilidad sería que *Xenistius* sea considerado otra especie de *Haemulon*, o un nuevo género debe ser usado para *H. chrysargyreum*; para tales efectos, el género *Brachygenys* estaría disponible y ya ha sido usado para nombrar esta especie. Para las restantes especies de *Haemulon* no hay problema ya que constituyen una rama monofilética altamente soportada en todos los métodos.

El género *Genyatremus sensu* Tavera *et al.* (2011) fue encontrado monofilético al incluir las dos especies previamente bajo *Anisotremus* (Figuras 3-5). Al contrario de lo sucedido con *Anisotremus* el cual no es monofilético al encontrarse *A. moricandi* anidado entre otros clados (i. e *Anisotremus*, *Haemulon*, *Genyatremus*). *Anisotremus moricandi* exhibe características morfológicas tanto de *Haemulon* como de *Anisotremus*, con requerimientos ecológicos específicos distintos de otras especies de roncós (Acero y Garzón, 1982) y con una distribución geográfica muy distintiva, lo cual lo convierte en un caso interesante que merece más atención.

Morfometría geométrica

La mayor variabilidad (51%; Figura 8) del morfo-espacio delimitado por las 17 cotas anatómicas (Figura 1) se encuentra relacionada con el componente principal 1, siendo en

todos los casos mucho más del doble de la variabilidad contenida en cualquier otro componente (Figura 8). Esto indica que la variabilidad de la forma se encuentra altamente concentrada en una dirección asociada con la altura del cuerpo, la posición y longitud de la mandíbula superior, el área del pedúnculo caudal y la ubicación, inclinación y amplitud de la aleta pectoral (Figura 9 y 10). La altura del cuerpo puede asociarse con las teorías hidrodinámicas que indican que un cuerpo más fusiforme reduce la resistencia, y como consecuencia reduce el gasto energético necesario para mantenerse en movimiento (Langherans, 2003).

A su vez los cambios asociados con la posición y tamaño de la mandíbula superior, sugieren que existe un potencial efecto evolutivo en la forma relacionado con la ecología trófica. Este resultado es equivalente a aquel encontrado en los ciclidos de los lagos Malawi y Tanganyika por Kassam *et al.* (2003). Desafortunadamente, a pesar de existir una evidente relación entre forma y función en los haemúlidos americanos, la información disponible de las dietas es escasa y éste efecto no pudo ser probado estadísticamente.

La variación morfológica de los haemúlidos contiene una alta carga de señal evolutiva (Figura 11) y por lo tanto la disparidad en el morfo-espacio está dominada principalmente por la historia evolutiva compartida entre los linajes, el mismo resultado fue encontrado para la familia Percidae (Guill *et al.*, 2003). A diferencia de lo presentado por Klingerberg *et al.* (2012), la incertidumbre debido a la reconstrucción filogenética no tiene efecto en esta conclusión ya que en todos los casos, las permutaciones arrojaron valores de P menores a 0.001.

Cuando la información filogenética (incluyendo topología y longitud de las ramas) es tomada en cuenta, en un análisis evolutivo de componentes principales, las especies que

aparecen como valores extremos en el espacio de forma del componente evolutivo 1 (Figura 12) son *Anisotremus moricandi* y *Haemulon vittatum*. Esta última especie ya aparecía como punto extremo aun sin que la filogenia hubiera sido tomada en cuenta (Figura 9 y 10). El caso de *A. moricandi* es aun más interesante, ya que cuando se ignoran las relaciones evolutivas la posición en el espacio de forma que ocupa esta especie es muy similar a aquella que ocupan otras especies del género *Anisotremus*. Sin embargo al ser tomada en cuenta la filogenia, esta especie aparece muy alejada de la nube principal de puntos donde se incluyen las demás especies de *Anisotremus*. Lo anterior puede estar indicando que, aunque el morfo-espacio ocupado sea similar, la magnitud del cambio es mucho mayor en *A. moricandi* que en sus supuestos congéneres. Las implicaciones evolutivas al respecto permanecen ocultas, pero es evidente que este caso merece una mayor atención.

El caso de *Haemulon vittatum* es similar en divergencia morfológica aunque, a diferencia de *A. moricandi*, la rama que contiene a esta especie es bastante corta. En ambos casos la variabilidad es extrema, sin embargo el tiempo evolutivo transcurrido para que se originara esta disparidad no es comparable. Mientras en *H. vittatum* el tiempo es poco (rama corta) en *A. moricandi* el tiempo es muy grande (rama larga), lo cual pone en evidencia una notoria diferencia en la tasa de evolución morfológica asociada con estas dos especies.

En el análisis canónico todos los géneros pudieron ser separados gráficamente, como se observa en la figura 14, aunque el poder estadístico no fue significativo. Este resultado es consistente con la clasificación de las especies en géneros debido a su morfología externa, pero evidencia que existe una considerable cantidad de traslape fenotípico, lo cual es

similar a lo encontrado para otros organismos con una elevada plasticidad morfológica (Huber, 1996; Stuefer y Huber, 1998; Klingenberg *et al.*, 2012).

La influencia que puede ejercer el tamaño (*i.e.* talla) sobre la forma ha sido ampliamente estudiada (Klingenberg y Spence, 1997; Clabaut *et al.*, 2007; Frédérick *et al.*, 2008; Blob *et al.*, 2010). El tamaño corporal ha sido tradicionalmente considerado un factor determinante en la ecología y la fisiología de las especies (Klingenberg y Spence, 1997). Sin embargo, su influencia, como la de muchos otros factores, puede estar determinada por la historia evolutiva y por lo tanto contener una alta señal filogenética. La talla (centroide) de las especies de haemúlidos incluidos en este trabajo no presentó relación con la filogenia (Figura 15), como lo indica las pruebas de permutación, por lo tanto no se aplicó algún tipo de corrección filogenética para probar su influencia en las demás variables de forma.

El porcentaje de la varianza morfológica explicado por la talla centroide fue solamente del 1.9%, por lo cual no fue tomada en cuenta como una variable que tenga una marcada influencia en la conformación del morfo-espacio de los haemúlidos americanos, motivo por el cual no se realizaron análisis detallados y/o específicos para remover el efecto de esta variable.

Este estudio, al contrario de lo demostrado por Clabaut *et al.* (2007) en los cíclidos de los lagos africanos (Malawi y Tanganyka), revela que no existe influencia del hábitat en la morfología externa de los haemúlidos americanos. En contraste, la filogenia sí afecta y de manera marcada la evolución de la forma. Es probable que la influencia del hábitat sea imperceptible en la morfología externa (Figura 17; Tabla X) aunque detectable en otros niveles (*i.e.* morfología relacionada con las funciones tróficas).

La alta disparidad parcial encontrada en el género *Haemulon* es un resultado esperado, ya que se ha demostrado que esta medida tiene una relación directa con el número de especies (Clabaut *et al.*, 2007). Al estar desbalanceada la distribución de especies al interior de los linajes, *Haemulon* (grupo con mayor cantidad de especies) no sólo domina los valores de disparidad intragenérica (Figura 18), sino que tiene una marcada influencia en el cálculo de la media de la forma, por lo cual ocupa una amplia zona central del morfo-espacio (excluyendo *H. vittatum*) (Figura 12).

Continuamente se discute si se deben usar, y cómo, los datos morfométricos para la reconstrucción filogenética. Un gran número de argumentos en contra y a favor se debaten acerca de las variables y la homología biológica (ver revisión en MacLeod, 2001; Catalano, *et al.*, 2010). Aunque la intención de este trabajo no es proponer una hipótesis de las relaciones evolutivas de los haemúlidos a partir de los datos morfométricos, se realizó una reconstrucción filogenética de máxima verosimilitud empleando todos los ejes relativos de deformación obtenidos a partir de la superposición de Procrustes como variables de forma. A pesar de la clara señal filogenética contenida en la morfología externa de los haemúlidos, estos datos no representan filogenias más robustas recuperadas con otros métodos (Figura 19). Estos conflictos entre el árbol morfométrico y el (bien soportado) árbol molecular indican que la morfología externa no permite la correcta estimación de la historia evolutiva de los rancos. Es probable que en categorías menores, quizá por debajo del nivel genérico, estos datos se aproximen más, como se observa en este estudio y otros (Acero *et al.*, 2005). Los altos niveles de homoplasia pueden ser una de las razones de porqué los datos morfométricos fallan a la hora de reconstruir la historia evolutiva. También los modelos en los que se basan los métodos de estimación filogenética con caracteres cuantitativos

(modelo Browniano usado en máxima verosimilitud e.g., Felsenstein, 2009), suponen un comportamiento de los datos. Aun si todas las suposiciones de éstos modelos se cumplieran, existe el problema entre los tiempos de divergencia y las diferencias fenotípicas (Klingerberg y Gidaszewski, 2010). Como conclusión, a pesar de encontrarse una fuerte señal filogenética, esto no implica que las relaciones filogenéticas de los haemúlidos puedan ser reconstruidas de manera efectiva por los datos morfométricos, este caso así lo demuestra al igual que los datos presentados por Klingerberg y Gidaszewski (2010).

Historia evolutiva de los Haemulinae

Todos los métodos analíticos produjeron una filogenia congruente y bien resuelta de las 57 especies de haemulidos incluidas, alternativamente dos métodos diferentes que permiten obtener cronogramas (i.e árboles calibrados en el tiempo) (*BEAST y BEAST) fueron empleados mediante un modelo de reloj molecular relajado (Figuras 4 y 5, respectivamente). El método de concatenación (BEAST) asume que todos los datos evolucionan de acuerdo con un solo árbol evolutivo, ignorando la ocurrencia de diferentes historias evolutivas en los diferentes loci, lo cual puede resultar en árboles bien soportados pero de topologías incorrectas; en los métodos de coalescencia (*BEAST), por su parte, el árbol de especies que se obtiene es aquel que minimiza el número de coalescencias necesarias para que el árbol de especies sea compatible con el de cada loci (Kubatko y Degnan, 2007; Degnan y Rosenberg, 2009; Heled y Drummond, 2010). Los resultados aquí presentados son consistentes al recuperar la mayoría de los clados bajo los dos métodos con las excepciones mencionadas anteriormente; sin embargo, la longitud de las

ramas, el valor de los nodos y los intervalos de confianza, son sustancialmente sensibles al método empleado (Figuras 4 y 5).

En estudios previos, se han observado diferentes niveles de divergencia genética entre múltiples pares de especies (emparentadas) y consideradas transístmicas, como en camarones (Knowlton *et al.*, 1993; Knowlton y Weigt, 1998), bivalvos (Marko, 2002), y ahora roncós (Figura 6). Tres diferentes estados de divergencia fueron identificados para las especies de roncós transístmicos, tanto en el método de concatenación como en el de coalescencia. Estas diferencias puede asociarse con al menos dos hipótesis: 1) diferencia en el tiempo de divergencia entre las especies hermanas: Una divergencia más pequeña puede ser atribuida a un contacto secundario entre los linajes en separación, durante una apertura del istmo de Panamá que pudo haber ocurrido aproximadamente hace 2 MA (Cronin, 1996), opuesto a la hipótesis de aislamiento total después de emergido el puente terrestre hace alrededor de 3.1 a 3.5 MA, como indican Bernardi y Lape (2005). O incluso los cambios oceanográficos producidos por este evento pudieron ocasionar que la especiación comenzara mucho tiempo antes del cierre total del istmo; 2) las diferencias pueden atribuirse a tasas diferenciales de sustitución nucleotídica entre los linajes, o a una combinación de todas las anteriores.

El árbol calibrado (i.e relativo al tiempo) mediante el programa (BEAST) permite concluir que las tasas son similares entre los cuatro pares, favoreciendo la primera hipótesis, donde los tiempos de divergencia no ocurren de manera simultánea, a pesar de que se observa un traslape en los intervalos de credibilidad (IC) al 95%.

Los roncós, por todas las características previamente mencionadas, presentan una oportunidad única para estudiar el papel del hábitat, el origen geográfico, la divergencia

genética y los tiempos de diversificación. Muy temprano en la historia evolutiva de la familia, las especies de Plectorhinchinae divergieron de los demás roncós (Haemulinae). Adicionalmente a la diversificación morfológica y genética, la historia evolutiva incluye diversificación ecológica (Hardy y Linder, 2005).

Los plectorinquinós se diversificaron en el Indo-Pacífico en un grupo de aproximadamente 50 especies muy homogéneas en su morfología y en la preferencia del hábitat (arrecifales), pero con gran diferenciación en los patrones de coloración, una característica muy conspicua en los peces de coral donde el sentido de la vista desempeña un papel muy importante (McFarland, 1991). Por otro lado, durante el mismo periodo de tiempo, los haemulinos se diversificaron hasta alcanzar alrededor de 110 especies que invadieron una gran variedad de regiones (Pacífico y Atlántico occidental) y hábitats (templados, tropicales, arrecifes de coral, fondos rocosos, arenosos y lodosos).

Al modelar la preferencia de hábitat de las especies de haemulinos del Nuevo Mundo se identificaron tres eventos independientes de invasión a los ambientes de fondos duros (Figura 20). De la misma manera, se identificó que el linaje ancestral que dió origen a toda esta diversidad pudo presentar preferencia por los ambientes de fondo blando y estar distribuido en el océano Pacífico (Figura 21). Esta especie o linaje hipotético pudo haberse distribuido en ambientes muy similares a aquellos que existen hoy en día a lo largo de la costa del Pacífico americano. Con respecto a las áreas de distribución ancestral, aunque existen algunas diferencias sutiles en los métodos empleados, todos convergen en identificar al océano Pacífico como la cuenca donde se originó toda la diversidad que vemos actualmente en el continente americano, con eventos posteriores de dispersión hacia el Atlántico occidental y finalmente una separación mediante eventos recientes de

vicarianza (e.g., levantamiento del istmo de Panamá). A pesar de lo anterior los métodos no concuerdan en la distribución del ancestro común que pudo haber dado origen a los roncós del Nuevo Mundo, quizá un muestreo más intensivo de la diversidad de *Pomadasys* (*sensu lato*) del Viejo Mundo pueda proveer las bases para responder esta pregunta. También encontrar fuentes confiables para calibrar temporalmente los árboles puede que ayude a entender y relacionar algunos eventos geológicos con la historia evolutiva de los roncós.

La asociación de la geografía y la preferencia de hábitat pudieron haber tenido un efecto sinérgico que impactó definitivamente la diversidad de los roncós. Geográficamente las dos cuencas (Atlántico occidental y Pacífico oriental) fueron una sola unidad durante la mayoría del tiempo de diversificación de estas especies y, como no hay evidencia para pensar que existe una limitante para la dispersión de estas especies que les impidiera atravesar grandes distancias ya sea nadando o a través de sus larvas, es muy probable que las especies tuvieran amplios ámbitos de distribución muy similares a los existentes en la actualidad, con especies distribuidas desde los Estados Unidos al Perú por el Pacífico y desde los Estados Unidos al Brasil por el Atlántico. Más aún, como lo exhibe el género “*Pomadasys*”, donde las especies del Indo-Pacífico aparecen anidadas al interior de las del Nuevo Mundo, es evidencia de que barreras geográficas aun más amplias han sido ya superadas anteriormente durante la evolución de este grupo de peces, pero quizá fue el hábitat y no la geografía la que ocasionó que la tasa de diversificación se incrementara (Figuras 20 y 21) al invadir el Atlántico occidental, con la diferencia tan evidente en las características del ambiente. En general, las especies del Atlántico occidental ocupan ambientes de aguas claras y fondos duros, mientras que las del Pacífico oriental habitan

primordialmente fondos de otro tipo. La especiación en los dos océanos pudo haber seguido rutas diferentes, con más linajes pero de menos especies en el Pacífico oriental. Las características contrastantes del agua (p. ej., turbidez) y de los fondos pudieron haber ocasionado que la especiación en las dos cuencas siguiera caminos diferentes. De hecho, mientras que las especies distribuidas en los fondos de coral presentan coloraciones llamativas, aquellas que habitan ambientes turbios presentan coloraciones muy homogéneas y poco llamativas. Quizá el sonido pueda tener un efecto desconocido en la evolución de este último grupo, donde la comunicación visual parece no tener importancia. El sonido ha sido reconocido como un medio de reconocimiento en muchos grupos de peces, incluyendo las vaquitas (*Hypoplectrus*, Serranidae) y en las damiselas (Pomacentridae) (Rice y Nobel, 2003). De manera similar los roncós tienen la habilidad de producir sonidos y, por lo tanto, son candidatos ideales para este tipo de estudios.

La especiación en los roncós parece haber seguido los pasos de la radiación evolutiva propuesta por Streelman y Danley (2003). El primer paso involucra el uso preferencial del hábitat, seguido de las respectivas especializaciones morfológicas relacionadas principalmente con los recursos tróficos y por último la evolución en la comunicación sensorial.

La actual distribución geográfica de las especies hermanas, exhibe un patrón quizá relacionado con la preferencia del hábitat y la historia evolutiva compartida de las especies. Mientras la mayoría de las especies hermanas del género *Haemulon* son simpátricas (Rocha *et al.*, 2008), las especies hermanas de los géneros *Microlepidotus* y *Orthopristis* presentan distribuciones que no se traslapan a pesar de ser adyacentes. En ausencia de barreras geográficas, este patrón puede apuntar hacia la especiación parapátrica como la

forma más probable mediante la cual estas especies se originaron. Por otro lado, *Anisotremus*, *Conodon*, y *Genyatremus* exhiben un patrón alopátrico, donde la diversificación se puede relacionar con los diferentes momentos durante el levantamiento del istmo de Panamá. Este patrón es similar al presentado en los gobios, donde las especies simpátricas son comunes en los géneros *Trigobius* y *Risor* y en su mayoría ausentes en *Elacatinus* (Taylor y Hellberg, 2005).

Muchos clados experimentan pulsos de rápida radiación, en los cuales un gran número de nuevas especies se originan en periodos de tiempo cortos. Estas radiaciones pueden ser adaptativas (diferenciación ecológica), no adaptativas, o una combinación de las dos (Schluter, 2000). Una consecuencia potencial de esta rápida radiación, es que disminuya drásticamente el tiempo efectivo para que evolucionen barreras reproductivas (pre o post cigóticas), dejando sujetas a las especies a procesos de hibridación introgresiva (hibridación en la cual existe intercambio actual de genes entre especies, y no solo producción de descendencia inviable o infértil) (Seehausen, 2004).

CONCLUSIONES

La monofilia de la familia Haemulidae fue comprobada usando cinco marcadores moleculares y varios métodos de reconstrucción filogenética.

La división morfológica de las subfamilias Haemulinae y Plectorhynchinae, concuerda con clados moleculares bien definidos, y se comprueba su afinidad como grupos hermanos.

A pesar de que la topología de los haemúlidos parece resuelta, el soporte de algunas ramas fue bajo, indicando que algunas relaciones intergenéricas deben ser tratadas de manera preliminar.

Los cambios morfométricos principales entre las especies de haemúlidos se encuentran asociados con la altura del cuerpo, la posición y longitud de la mandíbula superior, el área del pedúnculo caudal y la ubicación, inclinación y amplitud de la aleta pectoral.

La variación morfológica de los haemúlidos contiene una alta carga de señal filogenética y por lo tanto la diparidad en el morfo-espacio esta dominada principalmente por la historia evolutiva compartida entre los linajes.

Las especies morfológicamente más extremas son *Anisotremus moricandi* y *Haemulon vittatum*, encontrados en lados opuestos del espacio de forma total de los haemúlidos americanos.

La talla no presenta señal filogenética y constituye un porcentaje mínimo del cambio de forma entre las especies.

El hábitat resulto ser un mal predictor de la morfología externa de los haemúlidos americanos.

A pesar de la alta señal filogenética contenida en la morfología externa, esta información no es lo suficientemente robusta para permitir una correcta estimación de la historia evolutiva de los roncós americanos.

Los roncós del Nuevo Mundo se pueden agrupar en dos grandes grupos ecológicos (habitantes de fondos duros, y fondos blandos), y se demuestra que la afinidad por los fondos duros ha evolucionado tres veces de manera independiente dentro de estas especies.

La diversificación de la familia puede estar relacionada con esta división ecológica, generando más linajes pero de menos especies en los fondos blandos principalmente del Pacífico oriental y menos linajes pero de más especies en los fondos duros, típicos, del Atlántico occidental.

La diversificación de la familia Haemulidae pudo estar relacionada de manera sinérgica por la preferencia de hábitat y la distribución geográfica.

Se hipotetiza que el origen mas probable de las especies de haemúlidos del Nuevo Mundo tuvo lugar en el océano Pacífico con dispersiones más recientes hacia el Atlántico occidental.

El cierre del istmo de Panamá sin duda resultó en divergencia alopátrica de especies, sin embargo se detectaron tres diferentes pulsos temporales de diversificación que dieron origen a los cuatro pares de especies geminadas.

BIBLIOGRAFÍA

- Acero P, A y Garzón J. 1982. Rediscovery of *Anisotremus moricandi* (Perciformes: Haemulidae), including a redescription of the species and comments on its ecology and distribution. *Copeia*: 613–618.
- Acero P, A, Tavera J. J. y Reyes J. 2005. Systematics of the genus *Bagre* (Siluriformes: Ariidae): A morphometric approach. *Cybium* 29(2): 127-133.
- Allen G. R. y Robertson D. R. 1994. Fishes of the tropical eastern Pacific: University of Hawaiian Press.
- Allen G, Steene R, Humann P y DeLoach N. 2003. Reef fish identification: tropical Pacific: New World Publications.
- Avice J. C. 2004. Molecular markers, natural history, and evolution. Second edition. Sinauer. U.S.A. 684 pp.
- Bandelt H-J, Kong Q-P, Parson W y Salas A. 2005. More evidence for non-maternal inheritance of mitochondrial DNA?. *Journal of Medical Genetics*. 42:957-960
- Bellwood D. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs. In: Coral reef fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem. Sale P (eds). San Diego: Academic Press.
- 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.
- Bernardi G, D'Onofrio G, Caccio S, y G. Bernardi. 1993. Molecular phylogeny of bony fishes, based on the amino acid sequence of the growth hormone. *J. Mol. Evol.* 37. 644–649.
- Bernardi G, Bucciarelli G, Costagliola D, D. R. Robertson y Heiser J. B. 1994. Evolution of coral reef fish *Thalassoma* spp. (Labridae). 1. Molecular phylogeny and biogeography. *Marine Biology* (2004) 144: 369–375.
- Bernardi G, Alva–Campbell Y.R, Gasparini J.L y Floeter S.R. 2008. Molecular ecology, speciation, and evolution of the reef fish genus *Anisotremus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 48:929–935.

- Blob R. W, Kawano S. M, Moody K. N, Bridges W. C, Maie T. Ptacek M. B, Julius M. L. y Schoenfuss H. L. 2010. Morphological selection and the evaluation of potential tradeoffs between escape from predators and the climbing of waterfalls in the Hawaiian stream goby *Sicyopterus stimpsoni*. *Integrative and Comparative Biology*, volume 50, number 6, 1185–1199.
- Böhlke J. E y Chaplin C. C. G. 1968. *Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters*. Wynnewood, Livingston.
- Burkenroad M. D. 1930. Sound production in the Haemulidae. *Copeia* (1):17–18.
- Caillet G. M, Love M. S. y Ebeling A. W. 1986. *Fishes. A field and laboratory manual* Belmont, California. 194 pp.
- Carpenter K. E. y Johnson G. D. 2002. A phylogeny of sparoid fishes (Perciformes, Percoidei) based on morphology. *Ichthyol Res*, 49: 114–127.
- Castro-Aguirre J. L, Espinosa H. y Schmitter–Soto J. J. 1999. Ictiofauna estuarino lagunar y vicaria de Mexico. *Limusa. Colección de textos politecnicos biotecnologicos*. 711 pp.
- Catalano S. A, Goloboff P. A y Giannini N. P. 2010. Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics*, 26: 539–549.
- Cervigon F. 1993. *Los peces marinos de Venezuela*. Fundación Científica los Roques. Caracas. Vol III.
- Chen W-J, Ruiz-Carus R, y Ortí G. 2007. Relationships among four genera of mojarras (Teleostei: Perciformes: Gerreidae) from the western Atlantic and their tentative placement among percomorph fishes. *Journal of Fish Biology*, 70:202–218.
- Chirichigno N. F y Cornejo M. U. 2001. *Catálogo comentado de los peces marinos del Perú*. Callao, Perú: Instituto del Mar del Perú.
- Clabaut C, Bunje P. M. E, Salzburger W y Meyer A. 2007. Geometric morphometric analyses provide evidence for the adaptive character of the Tanganyikan cichlid fish radiations. *Evolution*. 61(3):560–78.
- Coates A. G y Obando J. A. 1996. The geologic evolution of the Central American Isthmus. En: *Evolution and environment in tropical America*. Jackson J. B. C, Budd

- A. F, y Coates A. G (eds). University of Chicago Press. 21–56.
- Courtenay W. R. 1961. Western Atlantic fishes of the genus *Haemulon* (Pomadasyidae): systematic status and juvenile pigmentation. *Bulletin of Marine Science*, 11(1):66–149.
- Cronin T. M, y Dowsett H. J. 1996. Biotic and oceanographic response to the Pliocene closing of the Central American Isthmus. *Evolution and environment in tropical America*. En: *Evolution and environment in tropical America*. Jackson J. B. C, Budd A. F, y Coates A. G (eds). University of Chicago Press. 76–104.
- Degnan J. H y Rosenberg N. A. 2009. Gene tree discordance, phylogenetic inference and the multispecies coalescent. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(6):332–340.
- Dettai A, y Lecointre G. 2005. Further support for the clades obtained by multiple molecular phylogenies in the acanthomorph bush. *Comptes Rendus Biologies*, 328(7):674–689.
- Drummond A. J, y Rambaut A. 2007. BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology*, 7(1):214.
- Drummond A. J, Ho S. Y. W, Phillips M. J y Rambaut A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biology*, 4(5):699.
- Duque-Caro H. 1990. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama seaway. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 77:203–234.
- Eschmeyer W. N. y Fricke R. (eds.) *Catalog of Fishes* electronic version (30 September 2011). <http://research.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>.
- Esposti D. M, De Vries S, Crimi M, Ghelli A, Patarnello T, y Meyer A. 1993. Mitochondrial cytochrome *b*: evolution and structure of the protein. *Biochem Biophys Acta* 1143:243–271.
- Farias I. P, Orti G, y Meyer A. 2000. Total Evidence: Molecules, Morphology, and the Phylogenetics of Cichlid Fishes. *Journal of Experimental Zoology (Mol Dev Evol)* 288:76–92.
- Farias I. P, Orti G, Sampaio I, Schneider H, y Meyer A. 2001. The Cytochrome *b* Gene as a

- phylogenetic marker: The limits of resolution for analyzing relationships among cichlid fishes. *Journal of Molecular Evolution*. 53:89–103.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*. Vol. 125, No. 1: 1-15.
- Felsenstein J. 2009. PHYLIP. Phylogeny Inference Package. Version 3.69. Available from:<http://home.cc.umanitoba.ca/~psgendb/doc/Phylip/main.html>.
- Foote M. 1993. Contributions of individual taxa to overall morphological disparity. *Paleobiology* 19:403-419.
- Frédérich B, Pilet A, Parmentier E, y Vandewalle P. 2008. Comparative trophic morphology in eight species of damselfishes (Pomacentridae). *Journal of Morphology*. 269:175–188.
- Froese R, y Pauly D. (Editors). 2011. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (10/2011).
- Galtier N, Nabholz B, Glémin S y Hurst G. D. D. 2009. Mitochondrial DNA as a marker of molecular diversity: a reappraisal. *Molecular Ecology*. 18:4541–4550.
- Guill J. M, Heins D. C, y Hood C. S. 2003. The effect of phylogeny on interspecific body shape variation in darters (Pisces: Percidae). *Systematic Biology*. 52(4):488–500.
- Hardy C. R y Linder H. P. 2005. Intraspecific variability and timing in ancestral ecology reconstruction: a test case from the Cape flora. *Systematic Biology*, 54(2):299.
- Heemstra P y Randall J. 1977. A revision of the Emmelichthyidae (Pisces : Perciformes). *Marine and Freshwater Research*, 28:361.
- Heled J y Drummond A. J. 2010. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Molecular biology and evolution*, 27:570–580.
- Hillis D. M. y Bull J. J. 1991. Of genes and genomes. *Science* 254: 528–558.
- Hillis D. M, Moritz C y Mable B. K. 1996. *Molecular Systematics*. Second edition. Sinauer Associates, Inc.U.S.A. 655 pp.
- Hoese H. D, Moore R. H, Sonnier F y Bowman D. 1998. *Fishes of the Gulf of Mexico: Texas, Louisiana, and adjacent waters*: Texas A&M University Press College Station.

- Hong S. L. 1977. Review of Eastern Pacific Haemulon with Notes on Juvenile Pigmentation. *Copeia* :493–501.
- Hosaka H., Nakagawa A, Tanaka I, Harada N, Sano K, Kimura M, Yao M. y Wakatsushi S. 1997. Ribosomal protein S7: a new RNA-binding motif with structural similarities to a DNA architectural factor. *Structure*, 5, 1199-1208.
- Huber H. 1996. Plasticity of internodes and petioles in prostrate and erect *Potentilla* species. *Functional Ecology*. 10: 401–409.
- Humann P y DeLoach N. 2004. Reef fish identification: Baja to Panama: New World Pubns Inc.
- Iwatsuki Y y Russell B. C. 2006. Revision of the genus *Hapalogenys* (Teleostei: Perciformes) with two new species from the Indo–West Pacific. *Memoirs of Museum Victoria*. 63:29–46.
- Janeway C. A, Travers P, Walport M y Shlomchik M. J. 2005. Immunobiology: The Immune System in Health and Disease. New York, NY: Garland Science Publishing.
- 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. 1984. Percoidei. Development and Relationships. En: Ontogeny and systematics of fishes. Moser H.G, Richards W.J, Cohen D.M, Fahay M.P, Kendall A.W y Richardson S.L (eds), vol. 1: American Society of Ichthyologists and Herpetologist: 464–498.
- Johnson G. D. 1993. Percomorph phylogeny: progress and problems. *Bulletin of Marine Science* 52:3–28.
- Johnson G. D y Patterson C. 1993. Percomorph phylogeny—a survey of Acanthomorphs and a new proposal. *Bulletin of Marine Science* 52(1):554–626.
- Jordan D. S. 1908. The law of geminate species. *American Naturalist*, 42(494):73–80.
- Jordan D. S. 1923. The genera of fishes and a classification of fishes. (reimpreso en 1963). Stanford University Press. 800 pp.
- Jordan D. S, y Evermann B. W. 1898. The fishes of North and Middle America: a

- descriptive catalogue of the species of fish-like vertebrates found in the waters of North America, north of the Isthmus of Panama: Govt. print. off.
- Kassam D. D, Adams D. C, Hori M y Yamaoka K. 2003. Morphometric analysis on ecomorphologically equivalent cichlid species from Lakes Malawi and Tanganyika. *Journal of Zoology*. 260: 153–157.
- Katoh K, Misawa K, Kuma K–I, y Miyata T. 2002. MAFFT: a novel method for rapid multiple sequence alignment based on fast Fourier transform. *Nucleic Acids Research*, 30(14):3059–3066.
- Kendall D.G. 1984. Shape manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. *Bulletin London Mathematical Society* 16: 81-121.
- Kimura M. 1991. Recent developments of the neutral theory viewed from the wrightian tradition of theoretical population genetics. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences. U.S.A.* 88: 5969–5973.
- Kitching I. J, Forey P. L, Humphries C. J. y Williams D. M. 1998. *Cladistics. The theory and practice of parsimony análisis*. Second edition. Oxford science publications. 228 pp.
- Klingenberg C. P. 2011. MORPHOJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11, 353–357.
- Klingenberg, C. P. y Gidaszewski, N. A. 2010. Testing and quantifying phylogenetic signals and homoplasy in morphometric data. *Systematic Biology* 59: 245–261.
- Klingenberg C. P. y Spence, J. R. 1997. On the role of body size for live-history evolution. *Ecological Entomology* 22; 55–68.
- Klingenberg C. P, Duttke S, Whelan S, y Kim M. 2012. Developmental plasticity, morphological variation and evolvability: a multilevel analysis of morphometric integration in the shape of compound leaves. *Journal of Evolutionary Biology* 25: 115–129.
- Knowlton N y Weigt L. A. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 265:2257–2263.

- Knowlton N, Weigt L. A, Solórzano L. A, Mills D. K, y Bermingham E. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science*, 260(5114):1629–1632.
- Kocher T. D. y Carleton K. C. 1997. Base substitution in fish mitochondrial DNA: Patterns and rates. En: Kocher T. D and Stepien C. A. (eds). *Molecular Systematics of fishes*. Academic Press. U.S.A. 314 pp.
- Konchina Y. V. 1975. The systematics and distribution of the grunt family (Pomadasyidae). *Journal of Ichthyology*. 16:883–900.
- Kubatko L. S y Degnan J. H. 2007. Inconsistency of phylogenetic estimates from concatenated data under coalescence. *Systematic Biology*, 56(1):17.
- Langerhans R. B, Layman C. A, Langerhans A. K. y Dewitt T. J. 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*. 80, 689–698.
- Leis J. M y Carson–Ewart B. M. 2000. *The larvae of Indo–Pacific coastal fishes: an identification guide to marine fish larvae*, vol. 2: Brill Academic Pub.
- Lessios H. A. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms After the Rise of the Central American Isthmus. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 39:63–91.
- Li B, Dettai A, Cruaud C, Couloux A, Desoutter–Meniger M y Lecointre G. 2009 RNF213, a new nuclear marker for acanthomorph phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50:345–363.
- Lindeman K. C y Toxey C. S. 2003. Haemulidae. En: *The living marine resources of the Western Central Atlantic*. Carpenter K. E (ed), vol. 3. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1522–1550.
- López M. 1981. Los "roncadores" del género *Pomadasys* (Haemulopsis) (Pisces: Haemulidae) de la costa Pacífica de Centro América. *Revista de Biología Tropical*, 29(1):83–94.
- Lovejoy N. 1999. *Systematics, Biogeography and Evolution of Needlefishes (Teleostei: Belonidae)*. Cornell University, Ithaca, NY.

- Lovejoy N. R., Iranpour M y Collette B. B. 2004. Phylogeny and jaw ontogeny of beloniform fishes. *Integrative and Comparative Biology*; 44, (5) 366–377.
- Lydeard C y Roe, K. J. 1997. The phylogenetic utility of the mitochondrial cytochrome b gene for inferring relationships among Actinopterygian Fishes. En: Kocher T. D, y Stepien C. A. (eds). *Molecular Systematics of fishes*. Academic Press. U.S.A. 314 pp.
- MacLeod N. 2001. Landmarks, localizability and the use of morphometrics in phylogenetic analysis. in Adrain, J., Edgecombe, G y Lieberman, B., eds., *Fossils, Phylogeny and Form*: New York, Kluwer Academic/Plenum Press, New York, p. 197–233.
- Maddison D. R. y Maddison W. P. 2005. *MacClade 4.08*. Sinauer associates, Sunderland, Massachussets.
- Marcus J, Sommer J. D. y Glew C. P. 1999. Fish and mammals in the economy of ancient Peruvian kingdom. *Proceedings of the National Academy of Sciences of U.S.A.* 96: 6564–6570.
- Marko P.B. 2002. Fossil calibration of molecular clocks and the divergence times of geminate species pairs separated by the Isthmus of Panama. *Molecular Biology and Evolution*, 19(11):2005–2021.
- McEachran J. D y Fechhelm J. D. 2005. *Fishes of the Gulf of Mexico: Scorpaeniformes to tetraodontiforms*, vol. 2: University of Texas Press, Austin.
- McFarland W.N. 1991. The visual world of coral reef fishes. En: *The ecology of fishes on coral reefs*. Edited by Sale P. F. Academic Press. 16–38.
- McKay R. J. 2001. Haemulidae (= Pomadasyidae). Grunts (also sweetlips, rubberlips, hotlips, and velvetchins). En: *FAO species identification guide for fishery purposes The living marine resources of the Western Central Pacific Volume V Bony fishes part 3 (Menidae to Pomacentridae)*. Carpenter K.E y Niem V.H. (eds) Roma: FAO: 2961–2989.
- McKay R. J. y Schneider M. 1995. En: Fischer W, Krupp W, Schneider C, Sommer K, Carpenter E y Niem H. (eds). *Guía Fao para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro oriental*. Roma. Vol II y III.

- Meyer A. 1994. Shortcomings of the cytochrome *b* gene as a molecular marker. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(8):278–280.
- Myers R. F. 1989. *Micronesian reef fishes: a practical guide to the identification of the coral reef fishes of the tropical central and western Pacific*: Coral Graphics.
- Nei M y Kumar S. 2000. *Molecular evolution and phylogenetics*. Oxford University Press. U.S.A. 333 pp.
- Nelson J. S. 2006. *Fishes of the world*. 4th edition. John Wiley and Sons, Inc. New Jersey. 601 pp.
- Nylander J. A. A, Olsson U, Alstrom P y Sanmartín I. 2008. Accounting for phylogenetic uncertainty in biogeography: a Bayesian approach to dispersal–vicariance analysis of the thrushes (Aves: Turdus). *Systematic Biology*, 57(2):257.
- Orme C. D. L, Freckleton R. P, Thomas G. H, Petzoldt T, Fritz S. A. e Isaac N. J. B. 2012. *Caper: Comparative Analyses of Phylogenetics and Evolution in R*. Manual available at: <http://cran.r-project.org/web/packages/caper/vignettes/caper.pdf>
- Orrell T. M y Carpenter K. E. 2004. A phylogeny of the fish family Sparidae (porgies) inferred from mitochondrial sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 32:425–434.
- Page R. D. 1996. Tree view: An application to display phylogenetics trees on personal computers. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 357–358.
- Palumbi S, Martin A, Romano S, McMillian W. O, Stice L y Grabowski, G. 1991. *The Simple Fool's Guide to PCR*. University of Hawaii, Honolulu. 46 pp.
- Paradis E, Claude J y Strimmer K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2):289.
- Ponder W. F y Lindberg D. R. 2008. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press. 469 pp.
- Posada D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Molecular Biology and Evolution*, 25(7):1253.
- Rambaut A y Charleston M. 2002. *TreeEdit: phylogenetic tree editor*. Program distributed by the authors <http://evolve.zoo.ox.ac.uk/software/TreeEdit/main.html>.

- Rambaut A y Drummond A. J. 2007. Tracer v1. 4. Available free from <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
- Rambaut A, Drummond A. J. 2007. TreeAnnotator. Available from: <http://beast.bio.ed.ac.uk/TreeAnnotator>.
- Randall J. 1968. Caribbean Reef Fishes, First edn. New York: T.F.H Publications, Inc. 318 pp.
- Randall J. E, Allen G. R y Steene R. C. 1997. Fishes of the great barrier reef and coral sea: University of Hawaiian Press.
- Ree R. H, Moore B. R, Webb C. O y Donoghue M. J. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. *Evolution*, 59(11):2299–2311.
- Ree R. H y Smith S. A. 2008. Maximum likelihood inference of geographic range evolution by dispersal, local extinction, and cladogenesis. *Systematic Biology*, 57(1):4–14.
- Revell L. J. 2009. Size-correction and principal components for interspecific comparative studies. *Evolution*. Volume 63, Issue 12: 3258–3268.
- Rice A. N y Lobel P. S. 2003. The pharyngeal jaw apparatus of the Cichlidae and Pomacentridae: function in feeding and sound production. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 13(4):433–444.
- Ricklefs R. E y Miles D. B. 1994. Ecological and Evolutionary Inference from Morphology: An Ecological Perspective. En: Wainwright P, and Reilly S. M.(eds). *Ecological Morphology. Integrative organismal biology*. The University Chicago Press. Chicago and London. 367 pp.
- Robertson D. R. y Allen G. R. 2002. Peces costeros del Pacífico oriental tropical un sistema de información. Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, Balboa Panamá, CD.
- Rocha L. A, Lindeman K. C, Rocha C. R y Lessios H. A. 2008. Historical biogeography and speciation in the reef fish genus *Haemulon* (Teleostei: Haemulidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 918–928.

- Rohlf F. J. 1990. Morphometrics. *An. Rev. Ecol. Syst.* 21: 299-316.
- _____ 1998a. TPS versión 1.18. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, EE. UU.
- _____ 1998b. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. *Syst. Biol.* 47(1): 147-158.
- _____ 1999a. TPS versión 1.18. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, EE. UU.
- _____ 1999b. On the use of spaces to compare morphometrics methods. *Hystrix*, 11 (1): 1-17.
- _____ 1999c. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Clas.* 16: 197-223.
- _____ 2000. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am. J. Phys. Anthr.* 111: 463-478.
- Ronquist F. 1997. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology*, 46(1):195–203.
- Ronquist F y Huelsenbeck J. P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12):1572.
- Rosen D. E y Patterson C. 1990. On Müller's and Cuvier's concepts of pharyngognath and labyrinth fishes and the classification of percomorph fishes: with an atlas of percomorph dorsal gill arches. *American Museum Novitates*. (2983):1–57.
- Rumbley J, Gennis R. B, Garcia–Horsman J. A, Barquera B y Ma J. 1994. The superfamily of heme–copper respiratory oxidases. *Journal Bacteriology* 176 (18): 5587–5600.
- Sale P. F. 2004. *Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. New York: Academic Press.
- Sale P. F. 1991. *The ecology of fishes on coral reefs*: Academic Press.
- Sambrook J, Fritsch E. F y Maniatis T. 1989. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*, Vol. 1. second ed. Cold Spring Harbor Laboratory, Cold Spring Harbor, NY.
- Sanderson M. J. 1997. A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. *Molecular Biology and Evolution*, 14(12):1218–1231.

- Schlick-Steiner B. C, Steiner, F. M, Moder K, Seifert B, Sanetra M, Dyreson E, StauVer C y Christian E. 2006. A multidisciplinary approach reveals cryptic diversity in Western Palearctic Tetramorium ants (Hymenoptera: Formicidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 259–273.
- Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford Univ. Press, Oxford, U.K.
- Schwartz M y Vissing J. 2002. Paternal Inheritance of Mitochondrial DNA. *New England Journal of Medicine*. 347:576-580.
- Seehausen O. 2004. Hybridization and adaptive radiation. *Trends Ecol. Evol.* 19:198–207.
- Sheets H. D. 2006. Disparity Box, IMP. Canisius College, Buffalo, NY.
- Sheets H. D. 2011a. CoordGenMac7a, IMP. Canisius College, Buffalo, NY.
- Sheets H. D. 2011b. CVAGenMac7b, IMP. Canisius College, Buffalo, NY.
- Sheets H. D. 2012. PCAGenMac7a, IMP. Canisius College, Buffalo, NY.
- Smith S. A y Dunn C. W. 2008. Phyutility: a phyloinformatics tool for trees, alignments and molecular data. *Bioinformatics*, 24(5):715.
- Smith W. L y Wheeler W. C. 2006. Venom evolution widespread in fishes: a phylogenetic road map for the bioprospecting of piscine venoms. *The Journal of heredity*. 97:206–217.
- Smith W. L y Craig M. T. 2007. Casting the percomorph net widely: The importance of broad taxonomic sampling in the search for the placement of serranid and percid fishes. *Copeia*. 35–55.
- Springer V. G y Raasch M. S. 1995. Fishes, angling, and finfish fisheries on stamps of the world, vol. 129: American Tropical Association. *Fishes on Stamps Handbook*.
- Stamatakis A. 2006. RAxML–VI–HPC: maximum likelihood–based phylogenetic analyses with thousands of taxa and mixed models. *Bioinformatics*, 22(21):2688.
- Streelman J. T y Danley P. D. 2003. The stages of vertebrate evolutionary radiation. *Trends in Ecology & Evolution*, 18:126–131.
- Streelman J. T y Karl S. A. 1997. Reconstructing labroid evolution using single–copy nuclear DNA. *Proceedings of the Royal Society of London B* 264, 1011–1020.
- Stuefer J. F. y Huber H. 1998. Differential effects of light quantity and spectral light

- quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. *Oecologia* (Berl.) 117: 1–8.
- Sukumaran J y Holder M. T. 2010. DendroPy: a Python library for phylogenetic computing. *Bioinformatics*, 26(12):1569.
- Swofford D. L. 2003. PAUP*. Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods). Version 4. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tavera J. J, Acero P. A, De La Cruz–Agüero J y Balart E. 2011. Phylogeny and reclassification of the species of two neotropical grunt genera, *Anisotremus* Gill, 1861 and *Genyatremus* Gill 1862 (Perciformes: Haemulidae), based on morphological evidence. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 49(4): 315–323.
- Taylor M. S y Hellberg M. E. 2005. Marine radiations at small geographic scales: speciation in neotropical reef gobies (Elacatinus). *Evolution*, 59:374–385.
- Thomson D. A, Findley L. T y Kerstitch A. N. 2000 Reef fishes of the Sea of Cortez: The rocky–shore fishes of the Gulf of California, vol. 44: University of Texas Press.
- Wainwright P y Reilly S. M. 1994. Introduction. En: Wainwright P, and Reilly S. M. (eds). *Ecological Morphology. Integrative organismal biology*. The University Chicago Press. Chicago and London. 367 pp.
- Weisburg W. G, Barns S. M, Pelletier D. A y Lane D. J. 1991. 16S ribosomal DNA amplification for phylogenetic study. *J Bacteriol* 173 (2): 697–703.
- Whited G. M y Gibson D. T. 1991. Toluene–4–Monooxygenase, a Three–component enzyme system that catalyzes the oxidation of Toluene to p–Cresol in *Pseudomonas mendocina* KR1. *Journal of Bacteriology*. Vol 173. (9): 3010–3016.
- Wimberly B. T, White S. W y Ramakrishnan V. 1997. The structure of ribosomal protein S7 at 1.9 Å resolution reveals a beta–hairpin motif that binds double–stranded nucleic acids. *Structure*, Vol 5. (9): 1187–1198.
- Xia X y Lemey P. 2009. Assessing substitution saturation with DAMBE. In: *The phylogenetic handbook: a practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Lemey P. S. M, Vandamme A. M, and Ebooks C. (eds).

- Cambridge University Press. 611–626.
- Xia X y Xie Z. 2001. DAMBE: Data Analysis in Molecular Biology and Evolution. *Journal of Heredity*, 92:371–373.
- Yu Y, Harris A. J y He X. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal–Vicariance Analysis): A tool for inferring biogeographic histories. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56(2):848–850.
- Yu Y, Harris A. J y He X. J. 2011. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies) [v.1.107]. In.: <http://mnh.scu.edu.cn/soft/blog/RASP>.
- Zelditch M. L, Swiderski D. L, Sheets H. D, and Fink W. L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer* Elsevier Academic Press, New York and London, 437p.
- Zwickl D. J. 2006a. Genetic algorithm approaches for the phylogenetic analysis of large biological sequence datasets under the maximum likelihood criterion. The University of Texas at Austin.
- Zwickl, D. J. 2006b. GARLI, Genetic Algorithm for Rapid Likelihood Inference, Versión 0.951. Available from: <http://www.bio.utexas.edu/faculty/antisense/garli/Garli.html>