



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Facultad de Ciencias

ONTOGENIA Y SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA
DE LA FAMILIA GERREIDAE
(TELEOSTEI: PERCOIDEI)

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. EN C. JOSÉ LUIS ORTÍZ GALINDO

DIRECTOR DE TESIS: DR. JOSÉ LUIS CASTRO AGUIRRE
ASESOR: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES

MÉXICO, D.F.

MAYO, 2009



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS

Mi mas sincero reconocimiento a mi comité tutorial por haberme sabido conducir durante el desarrollo del presente trabajo. En particular debo reconocer la confianza y siempre buena disposición de mi director de tesis el Dr. José Luis Castro Aguirre, así como al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por su apoyo y su asesoría incondicional. De igual manera al Dr. Shelton Pleasants Aplegate (q.e.p.d.), quién me dio la oportunidad de conocerlo y aunque ya no se encuentra entre nosotros siempre me impulso en la concepción y desarrollo del trabajo.

También quiero agradecer a los Drs. Manuel A. Balcazar Lara, Gerardo Pérez Ponce de León, Juan Jacobo Schmitter Soto y Mónica González Isais por su apoyo solidario y sus atinadas criticas y sugerencias para mejorar la presente tesis.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por ser una institución congruente y preocupada por la formación de recursos humanos de alto nivel, ya que me permitió completar mi formación.

Al Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas dependiente del Instituto Politécnico Nacional por el apoyo económico dado a través de los proyectos “Sistemática y Biogeografía de las mojaras de la familia Gerreidae en México”, No. de clave CGPI 200014 y “Análisis filogenético y taxonómico de las mojaras de la familia Gerreidae en México”, No. de clave CGPI 20010315.

Al Dr. José De La Cruz Agüero por las facilidades otorgadas a través de la Colección Ictiológica-CICIMAR para la revisión de material biológico.

Al M. en C. Héctor Espinoza Pérez de la Colección Nacional de Peces del IBUNAM por el préstamo de material biológico y por sus aportaciones para mejorar al trabajo.

Por su colaboración en el trabajo de campo y de laboratorio le agradezco a mis estimados compañeros del grupo de Biología y Cultivo de Peces Marinos, a los Doctores Martín Oscar Rosales Velázquez y Carlos Alfonso Alvarez González, a los M. en C. Tanos Grayeb del Alamo, Víctor Carrasco Chávez, Nicolás Álvarez Pliego, Juan Manuel Martínez Brown, Alfredo Pérez Morales, Rubén Esteban García Gómez y Julio Sánchez Gallegos.

Por su apoyo en el procesamiento del material biológico y en la elaboración de los dibujos a mis compañeros Biól. Alberto Antuna Mendiola, M. en C. Bertha Liduvina PerezGómez Álvarez, M. en C. Gloria Luz Arce de la Peña, M. en C. Nicolás Álvarez Pliego, M. en C. Christian Liñán Rivera y Dr. Renato Peña Martínez.

A la Lic. Teresa Barriga Ramírez, Jefa de la Biblioteca "Reuben Lasker" por su apoyo en la obtención de bibliografía y por las facilidades brindadas para la culminación del presente trabajo.

DEDICATORIA

Este trabajo se lo dedico a la memoria de mi padre FILIBERTO ORTÍZ BETANZOS (q.e.p.d), quién fue un hombre que siempre lucho por darnos a mi y a mis hermanos lo mejor. De igual manera a mi madre EMMA GALINDO LUTRILLO, quién junto con mi padre hicieron posible que tuviéramos las oportunidades para superarnos y porque me dieron lo mas preciado que tengo que es la vida.

-A mi esposa MARÍA ELENA GÓMEZ ROJO por su amor, confianza y paciencia que siempre me ha manifestado y sobre todo por “coincidir” en nuestras vidas.

-A mis pequeños hijos MARÍA JOSÉ y LUIS ENRIQUE por ser nuestros angelitos y por ser el motivo de mi vida.

-A mi hermano FILIBERTO y a mi cuñadita comadrita MARY (q.e.p.d.), así como a mis sobrinas CLAUDIA y MARISOL por todo el cariño y todas las atenciones que siempre he recibido y por el calor de hogar.

-A mi hermana ARCELIA y mis sobrinos VANIA y MARCOS por los retos que nos hemos puesto en nuestra familia y por el cariño que siempre nos hemos manifestado.

-A mi hermano GUSTAVO ENRIQUE y mi ahijada EUNICE por todo el afecto que siempre me han demostrado.

-A CARLOS, ROCÍO, ILHUI, JAVIER Y ANDRÉS porque con ellos siempre he sentido el apoyo familiar.

-A mis suegros Don CARLOS y Doña LUPITA y a mis cuñados JAVIER, MARÚ, MARTHA, GABY y LAURA por haberme recibido en su familia y por todo el apoyo brindado.

-A CRUZ DEL CARMEN y FRANCESCO por los años de una buena amistad.

-A mi “mana” TERE con quién siempre he contado y a su esposo LORENZO por su amistad.

-A mis amigos ALFONSO y GLORIA por los buenos momentos que hemos vivido.

-A mis amigos SERAFÍN y CHELA por los ratos que hemos disfrutado.

-A mis compadres VÍCTOR y TANOS y a sus apreciables familias por el tiempo de convivencia.

-A mi compañero MARTÍN OSCAR por las experiencias que hemos compartido.

-Con afecto para mis colegas de la Colección Ictiológica JOSÉ LUIS, JOSÉ, ADRIÁN, NICOLÁS, FRANCISCO, VÍCTOR, LUIS y JARENY por los retos que tenemos por delante con este complejo grupo de las mojarras.

“Hasta la fecha, nosotros los morfólogos no tenemos la teoría total de la evolución. Pero parece ser que en el futuro cercano, los ecólogos, los genetistas y los biólogos del desarrollo pueden avocarse para crear tal teoría, usando sus propias investigaciones pero basadas en las nuestras.”

Alexei Nikolaeovich Severtsov, 1935

Fundador de la escuela soviética de Morfología Evolutiva

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	i
DEDICATORIA	iii
PENSAMIENTO	iv
LISTA DE TABLAS	v
LISTA DE FIGURAS	vii
RESUMEN	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	
2.1 PRINCIPIOS DE SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA	4
2.2 USOS DE LA ONTOGENIA PARA ESTUDIOS FILOGENÉTICOS	5
2.3 FILOGENIA DEL SUBORDEN PERCOIDEI	9
2.4 CARACTERES PARA ESTABLECER FILOGENIAS EN PERCOIDEOS BASALES	12
2.5 MATERIAL BIOLÓGICO PARA ESTUDIAR LA ONTOGENIA INICIAL	13
2.6 REVISIÓN HISTÓRICA DE LA CLASIFICACIÓN DE LA FAMILIA GERREIDAE	15
2.7 ESTUDIOS TAXONÓMICOS Y FILOGENÉTICOS DE GUERREIDOS	16
2.8 CARACTERES DE LA ONTOGENIA INICIAL EN GUERREIDOS	18
2.9 CARACTERES OSTEOLÓGICOS EN GUERREIDOS	19
3. OBJETIVOS	
3.1 OBJETIVO GENERAL	21
3.2 OBJETIVOS PARTICULARES	21
4. MÉTODOS Y TÉCNICAS	
4.1 ASPECTOS GENERALES	22
4.2 DESARROLLO EMBRIONARIO	23
4.3 CARACTERES MERÍSTICOS Y DEL DESARROLLO ÓSEO	24
4.4 CARACTERES ÓSEOS	27
4.4 ANÁLISIS FILOGENÉTICO	27

5. RESULTADOS	
5.1 DESARROLLO EMBRIONARIO	29
5.2 OBTENCIÓN DE CARACTERES DE LA EMBRIOLOGÍA	47
5.3 DESARROLLO ÓSEO	49
5.4 OBTENCIÓN DE CARACTERES MERÍSTICOS Y DEL DESARROLLO ÓSEO	63
5.5 CARACTERES ÓSEOS	71
5.6 ANÁLISIS FILOGENÉTICO	73
6. DISCUSIÓN	
6.1 OBTENCIÓN DE SERIES DE DESARROLLO	101
6.2 CARACTERES DE LA ONTOGENIA INICIAL	102
6.3 CARACTERES DEL DESARROLLO ÓSEO, MERÍSTICOS Y ÓSEOS	104
6.4 ANÁLISIS FILOGENÉTICO	107
7. CONCLUSIONES	110
8. BIBLIOGRAFÍA	111
9. ANEXOS	
9.1 ANEXO 1	131
9.2 ANEXO 2	139

RESUMEN

Los miembros de la familia Gerreidae se encuentran distribuidos en la mayoría de las aguas tropicales y subtropicales del mundo. La relación entre los géneros de esta familia se investigó con base en un análisis cladístico con caracteres morfológicos de periodos iniciales de vida (embrión, larva y juvenil) y de adultos. Se tomó como grupo interno a una especie selecta de cada uno de los géneros de gerreidos existentes: Tres géneros anfiamericanos *Diapterus* (*D. brevirostris*), *Eugerres* (*E. lineatus*) y *Eucinostomus* (*E. dowii*); un género no exclusivamente anfiamericano, sino tan bien con representantes en el Indo-Pacífico *Gerres* (*G. cinereus*); uno del Atlántico occidental *Ulaema* (*U. lefroyi*); uno del Indo-Pacífico *Pentaprion* (*P. longimanus*) y otro de Australia templada *Parequula* (*P. melbournensis*). El grupo externo estuvo constituido por una especie selecta de cada uno de los géneros representantes de familias de percoideos basales: *Lobotes* (*L. pacificus*, Lobotidae); *Lutjanus* (*L. peru*, Lutjanidae); *Paralabrax* (*P. maculatofasciatus*, Serranidae). La matriz de datos se integró con 64 caracteres embriológicos, merísticos y osteológicos; la polarización de los caracteres se llevó a cabo por el método del grupo externo y por la evidencia ontogenética. Para la reconstrucción filogenética se realizó una búsqueda exhaustiva en el programa PAUP 4.0b10, con lo cual se obtuvieron cinco árboles igualmente parsimoniosos (186 pasos, IC= 0.903; IH= 0.097; IR= 0.772; ICR= 0.697). Trece caracteres resultaron no informativos y fueron ignorados. El árbol de consenso estricto señala una politomía entre los taxa: *Lobotes*; el clado de los gerreidos americanos (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Ulaema*, *Eugerres* y *Diapterus*); *Pentaprion* y *Parequula*, lo cual dificultó la interpretación de las hipótesis. Se empleó el método de reducción segura para excluir a *Parequula*, por aportar la menor información, una vez que se volvió a correr el programa, se obtuvo un árbol que nos explica las relaciones filogenéticas de los Gerreidae. Las hipótesis que se reflejan de acuerdo a la evidencia son que el taxón *Lobotes* persiste como el grupo hermano de los gerreidos. La monofilia de la familia Gerreidae de acuerdo al análisis de Bootstrap y al valor de Bremer tuvo un apoyo moderado. Todos los géneros de gerreidos, excepto *Pentaprion*, constituyen la subfamilia monofilética Gerreinae, la cual se encuentra bien apoyada. A su vez la

subfamilia tiene dos tribus, la Gerreinini compuesta por los géneros *Gerres* y *Eucinostomus* y la tribu Diapterini, que incluye a los taxones *Diapterus*, *Eugerres* y *Ulaema*.

ABSTRACT

The family Gerreidae is distributed along the sea coasts of most tropical and the warmer temperate regions of the world. Relationships among genera are investigated based on cladistic analysis of adult and early ontogeny (embryo, larvae, and juveniles) morphological characters. The ingroup includes one select species of each genera; three genera are amphiamerican: *Diapterus* (*D. brevirostris*), *Eugerres* (*E. lineatus*) y *Eucinostomus* (*E. dowii*); one American and from the Indo-Pacific *Gerres* (*G. cinereus*); one of the Western Atlantic: *Ulaema* (*U. lefroyi*); another of the Indo-Pacific *Pentaprion* (*P. longimanus*); and one of temperate Australia *Parequula* (*P. melbournensis*). The outgroup was integrated by species of three genera, of families related to gerreids *Lobotes* (*L. pacificus*, Lobotidae); *Lutjanus* (*L. peru*, Lutjanidae); and *Paralabrax* (*P. maculatofasciatus*, Serranidae). The data matrix included 64 embryological, meristics, osteological development, and osteological characters. The polarization was made using the out-group method and on ontogenetic evidence. The trees were searched using the exhaustive search. Five equally parsimonious trees were obtained (186 steps, CI = 0.903; HI = 0.097; RI = 0.772; CRI = 0.697); 13 characters were not informative to the analysis and were ignored. Using strict consensus, a single tree was obtained showing an unresolved polytomy with *Lobotes*, the clade of American gerreids (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres*, and *Ulaema*), *Pentaprion* and *Parequula*, which are poorly resolved. Using safe taxonomic reduction method, *Parequula*, which contributes the least information, was excluded. Reanalyzing the data again we resolved a tree with the phylogenetic relationships of the Gerreidae. *Lobotes* persisted as the sister group of the gerreids and the monophyly of the Gerreidae according to Bootstrap analysis and the value of Bremer was moderately supported. All the gerreid genera except *Pentaprion* constituted the monophyletic subfamily Gerreinae which is good supported. The subfamily has two tribes, the Gerreiniini constituted by the genera *Gerres* and *Eucinostomus*, and the tribe Diapterini constituted by *Diapterus*, *Eugerres*, and *Ulaema*.

1. INTRODUCCIÓN

Los miembros de la familia Gerreidae pertenecen al suborden Percoidei, el más generalizado de los 20 subórdenes del orden Perciformes (Nelson, 2006). A su vez, la familia se ubica dentro de los “percoideos basales”, llamados así por presentar muchos caracteres generales en común (Gosline, 1966; Johnson, 1980), lo cual dificulta su taxonomía e incluso establecer sus relaciones filogenéticas.

Los peces de la familia Gerreidae, conocidos comúnmente como mojarras, son peces pequeños (la gran mayoría no rebasa los 40 cm de LT), plateados, con aleta caudal profundamente furcada. Sus mandíbulas están fuertemente proyectadas hacia abajo y en forma de tubo (Shaeffer y Rosen, 1961; Cyrus y Blaber, 1982). Este tipo de aparato bucofaringeo se relaciona con la obtención de una gran variedad de invertebrados bénticos (Cyrus y Blaber, 1983; González-Sanson y Rodríguez-Viñas, 1983; Aguirre-León y Yañez-Arancibia, 1986; Chávez-Comparan y Hammann, 1989; Alcántara-Santos y Gerson-Araujo, 1997). Además en este grupo taxonómico se han registrado cambios en la composición de la dieta en función de su desarrollo ontogenético (Kerschner *et al.*, 1985).

Se ha reconocido la validez taxonómica de siete géneros: *Gerres*, *Diapterus*, *Pentaprion*, *Eucinostomus*, *Parequula*, *Ulaema* y *Eugerres*, los cuales agrupan un total de 58 especies distribuidas geográficamente en la mayor parte de los ambientes costeros tropicales y subtropicales del globo (Meek y Hildebrand, 1925; Fowler, 1928, 1936; Zahuranec, 1967; Bohlke y Chaplin, 1968; Castro-Aguirre, 1978; Masuda *et al.*, 1984; Matheson y McEachran, 1984; Deckert y Greenfield, 1987; Iwatsuki *et al.*, 1996, 1998, 1999a, 1999b, 2001a, 2001b, 2002; Iwatsuki y Kimura, 1997; Grove y Lavenberg, 1997; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Iwatsuki y Heemstra, 2001;), incluyendo la región templada australiana (Scott *et al.*, 1980; Gomon *et al.*, 1994).

Por lo regular habitan las bahías, lagunas costeras y estuarios con fondos blandos, aunque también se pueden encontrar en fondos duros de consistencia rocosa, en donde existen grandes parches arenosos (Grove y Lavenberg, 1997; Thomson *et al.*, 2000). Un gran número de especies presentan una invasión periódica, estacional o cíclica hacia las aguas continentales e incluso hay una especie americana de agua

dulce restringida a México oriental y al norte de Guatemala (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Miller *et al.*, 2005). Además las especies de esta familia son un componente importante de las pesquerías locales de las costas (Fisher y Whitehead, 1974; Bussing, 1995; Mansor *et al.*, 1998; Woodland, 2001; Gilmore y Greenfield, 2002).

El registro fósil de la familia Gerreidae se hace evidente en muestras de otolitos del mar Caribe de dos especies de *Eucinostomus* y de *Moharra rhombea* (= *Diapterus rhombeus*) y se remonta al Mioceno temprano y medio (Nolf y Stringer, 1992).

Las características morfológicas que presentan las especies de esta familia son tan similares, que cuando se han realizado revisiones genéricas regionales es común que se encuentren especies que constituyen complejos de especies. Tal es el caso de las revisiones del género *Eucinostomus* por Zahuranec (1967) para el Pacífico oriental tropical, y por Matheson y McEachran (1984) para el Atlántico occidental tropical, así como los trabajos para establecer los seis complejos específicos de *Gerres* del Indo-Pacífico (Iwatsuki *et al.*, 1999b, 2001a, 2001b, 2002; Iwatsuki y Heemstra, 2001).

Otro tipo de confusión se ha dado en la nomenclatura de especies del género *Eugerres* y *Diapterus*, provocada en el primer género por errores en la asignación del número de branquiespinas de *E. axillaris* en lugar de *E. lineatus* (González-Acosta *et al.*, 2005) y en el segundo por la validez taxonómica de *Diapterus brevirostris* en lugar de *D. peruvianus*, ya que esta última paso a ser *Gerres peruvianus* con el estatus de especie "inserta sedis" (González-Acosta *et al.*, 2007).

Por otra parte, se han realizado estudios con caracteres morfológicos para tratar de resolver la filogenia de algunos géneros de la familia Gerreidae. El género *Eucinostomus* fue revisado por De La Cruz Agüero (2001), quien utilizó criterios morfométricos, merísticos y osteológicos, con los que demostró la monofilia del género y reconoció a *Gerres cinereus* como el grupo hermano, además incluyó el análisis biogeográfico para explicar la distribución actual de las especies del género *Eucinostomus* y de las especies *Gerres cinereus*, *Eugerres axillaris* (= *lineatus*) y *Diapterus peruvianus* (= *brevirostris*).

Mas adelante González-Acosta (2005), al investigar las relaciones filogenéticas del género *Eugerres* con base en caracteres morfométricos, merísticos y osteológicos, demostró la monofilia del género y que las especies *Diapterus auratus* y *D.*

peruvianus (= *brevirostris*) se reconocieron como el grupo hermano. También incluyó un análisis biogeográfico de las especies del género *Eugerres* y de las especies estudiadas de *Diapterus* y propuso un modelo vicariante para explicar el proceso cladogenético en relación con eventos paleoceanográficos y geotectónicos asociados con la última emergencia del istmo Centroamericano.

En un estudio con caracteres cariológicos de tres especies de *Eucinostomus* y una de *Eugerres* del Atlántico occidental, Ruiz-Carus y Uribe-Alcocer (2004) encontraron que estos caracteres no pueden ser utilizados con miembros de la familia Gerreidae para establecer relaciones filogenéticas, debido a la falta de cromosomas con banda-G.

Además se han utilizado caracteres moleculares, entre los que se incluyen datos de alozimas y de ADN mitocondrial, para proponer hipótesis sobre sus relaciones filogenéticas (Espinoza *et al.*, 1993; Ruiz-Carus y Uribe-Alcocer, 2003; Benítez-Cortés, 2005), pero estos estudios han sido limitados, ya que no incluyeron al menos un representante de los géneros que comprenden a la familia.

Con base a los estudios realizados hasta la fecha, se carece de una hipótesis filogenética comprensiva que nos ayude a resolver las relaciones intergenéricas de la familia Gerreidae.

2. ANTECEDENTES

2.1 PRINCIPIOS SOBRE SISTEMÁTICA FILOGENÉTICA

Desde los conceptos originales de Hennig (1968), la Sistemática Filogenética se basa en el estudio de los grupos monofiléticos, que se definen como grupos de especies descendientes de un mismo ancestro que incluye todos los descendientes de esta especie troncal, también es conocido como grupo natural.

De acuerdo con este concepto, al analizar un grupo natural mediante el método de la Sistemática Filogenética se pueden detectar las sinapomorfias (conjunto de caracteres apomórficos) que definen al grupo natural; mientras que podemos descartar el conjunto de caracteres ancestrales (plesiomórficos), que se conoce como simplisiomorfía y que se relaciona a los grupos parafiléticos, así como a las convergencias evolutivas, las cuales están más relacionadas con los grupos polifiléticos (Nelson, 1994).

Siendo así, para poder hacer un reconocimiento del grupo monofilético a estudiar se debe tener una información muy amplia sobre la taxonomía del grupo, ya que se requiere seleccionar los caracteres que permitirán establecer las relaciones filogenéticas, conocidos como caracteres homólogos o apomorfias. De una buena selección de los caracteres homólogos dependerá el éxito del estudio.

De acuerdo con Hennig (1968), el estudio de los caracteres debe ser a nivel de los semaforontes. Los semaforontes se refieren no solo a un individuo en un periodo determinado de su ciclo de vida, sino a todos los individuos dentro de una especie que definen cada periodo de vida.

Los semaforontes varían en el enfoque y depende sobre la distribución de los estados del carácter a considerar, ya que puede ser infinitamente pequeño (estadio) o comprender todo el ciclo de vida (Wheeler, 1990).

Por ejemplo, en peces se refiere a los periodos de embrión, larva, juvenil, adulto y senectud (Balon, 1984). Los tres primeros periodos de vida de los peces (embrión, larva y juvenil) comprenden la ontogenia inicial. A su vez estos periodos de la ontogenia inicial estan compuestos por fases y las fases por pasos (Balon, 2002).

2.2 USOS DE LA ONTOGENIA INICIAL PARA ESTUDIOS FILOGENÉTICOS

De acuerdo con la Sistemática Filogenética, existe interés en estudiar cómo los datos de las distintas fases del desarrollo pueden ser usados para reconstruir filogenias. Se reconoce el estudio de la ontogenia inicial como un elemento importante para establecer la filogenia de vertebrados (Nelson, 1973), ya que nos aporta dos tipos de información de uso potencial para la reconstrucción filogenética (Mabee, 1989, 2000).

- A. Datos de caracteres adicionales que complementan los datos de los adultos, considerados como caracteres de la ontogenia.
- B. Relaciones transformacionales que en ocasiones permiten construir hipótesis de homología, polaridad y orden de los estados del carácter.

A) CARACTERES DE LA ONTOGENIA INICIAL

Los caracteres diagnóstico que se presentan durante la ontogenia inicial, son el resultado de una secuencia de estados morfológicamente definidos arreglados en forma temporal. Éstos pueden presentarse en un estado estable durante la trayectoria ontogenética hacia un carácter de adulto o puede ser un carácter estrictamente de la ontogenia inicial y que desaparece durante el desarrollo (Webb, 1999).

Se han empleado caracteres de la ontogenia inicial con el fin de ampliar los caracteres de adultos en estudios filogenéticos de dos grupos taxonómicos de perciformes: Epinephelinae (Baldwin y Johnson, 1993) y Trichiuridae (Gago, 1997).

Según Balon (1981, 2002), la teoría de la ontogenia en saltos es el modelo del ciclo de vida jerárquico de cada periodo separado por límites naturales, y cada uno consiste de una secuencia de intervalos en saltos autoorganizados, llamados pasos, los cuales están separados por umbrales.

Además, en los estudios comparados, el modelo en saltos permite reconocer e interpretar cambios en los umbrales (por ejemplo la heterocronía), la cual comúnmente resulta de un nuevo estilo en el ciclo de vida y que es el instrumento en la adquisición de formas reconocidas como novedades evolutivas (Fink, 1982).

Se considera al mecanismo epigenético como la principal fuente de innovación morfológica en la evolución (Newman y Müller, 2000). Un ejemplo interesante, es la

epibolia que se presenta durante la gastrulación de los teleosteos (Collazo *et al.*, 1994). Otro ejemplo, es la capacidad de reaccionar a estímulos biomecánicos para formar cartílago y hueso que presenta el tejido conectivo y los tendones en vertebrados (Newman y Müller, 2000).

Desde los conceptos de De Beer (1930), la heterocronía se define como los cambios que se producen en el desarrollo de estructuras como consecuencia de las tasas de desarrollo; la definición de los cambios en las secuencias del desarrollo pueden originarse por los cambios en el inicio o el final de un proceso o por la misma tasa del proceso.

Asimismo, el principio de la heterocronía hace posible para cualquier estructura que aparezca mas tarde o mas temprano, así como con el mismo tiempo correspondiente, cuando se compara con una ontogenia previa (Gould, 2000). Incluso, algunos autores señalan que virtualmente cualquier cambio evolutivo en la ontogenia de la forma puede calificarse como heterocronía (McKinney y McNamara, 1991).

De acuerdo con Mabee (1993), los tipos de cambios que se presentan durante las trayectorias ontogenéticas son: adición terminal; borrado terminal; sustitución terminal; sustitución; adición no terminal; borrado no terminal; sustitución no terminal; reversión. De estos, los dos primeros son frecuentemente llamados peramorfosis y pedomorfosis respectivamente y son típicamente considerados las dos principales consecuencias morfológicas de la heterocronía (Alberch *et al.*, 1979).

Como lo establecieron Reilly *et al.* (1997), la pedomorfosis se define como el proceso que produce un descendiente con morfología de adulto similar a la morfología del juvenil de un ancestro (desaceleración, hipomorfosis, postdesplazamiento) y la peramorfosis, como el proceso que produce descendientes cuyas formas trascienden la de un ancestro (aceleración, hiper morfosis y predesplazamiento).

La heterocronía se ha usado principalmente para estudiar el cambio evolutivo y entender la evolución de los caracteres morfológicos (Klingenberg, 1998), aunque como está basada en ciertas suposiciones mecanísticas puede ser utilizada para estudiar procesos en tiempos de desarrollo, que no son ni estrictamente pedomórficos ni peramórficos; posteriormente tales cambios de desarrollo permiten la construcción

de hipótesis filogenéticas basadas directamente en un criterio ontogenético dinámico, mas que en el estático de las morfologías de los adultos (Strauss, 1990).

Diversos autores han documentado los cambios que se presentan en la forma de las estructuras durante el desarrollo del esqueleto de los vertebrados (Hall, 1975, 1984; Oster *et al.*, 1988) e incluso la heterocronía de la osificación craneal ha sido utilizada para distinguir variaciones en los patrones ontogenéticos entre géneros de peces atherinomorfos de la familia Poeciliidae (Strauss, 1990).

En un estudio osteológico, Johnson y Brothers (1993) señalaron que el género *Schindleria* es el resultado de un borrado terminal de la trayectoria ontogenética típica de los góbidos. Con base en un estudio realizado con los peces del suborden Notothenioidei, se encontró que la pedomorfosis juega un papel significativo en el origen de la diversidad morfológica (Voskoboinikova, 2001).

Es importante ubicar los procesos heterocrónicos al hacer estudios sobre el desarrollo, ya que la confusión quedó demostrada por Lovejoy (2000), cuando realizó una revisión sistemática con caracteres morfológicos y moleculares y encontró que el carácter del medio pico de los Hemiramphidae, mas que una condición pedomórfica de los Belonidae, representa una condición basal de este mismo grupo, aunque en realidad el estatus evolutivo de los Hemiramphidae es independiente del proceso formativo de la condición medio pico.

B) RELACIONES TRANSFORMACIONALES

B.1 HOMOLOGÍA

El reconocimiento y prueba de la homología filogenética es un procedimiento de dos pasos: primero se debe analizar la similitud y posteriormente se debe evaluar la congruencia (De Pinna, 1991).

La construcción de hipótesis de homología con ayuda de la ontogenia está basada en las características que comparte una historia filogenética común y se asume frecuentemente que están ligados a secuencias o mecanismos de desarrollo similares (Shubin, 1994).

Cuando se comparan dos o mas secuencias ontogenéticas, se requiere establecer correspondencias (homologías) entre estados embrionarios y entre estados

embrionarios y adultos. De igual forma, el grado de generalidad de un carácter está directamente determinado por observar en cuantas ontogenias aparece (Alberch, 1985).

Los datos ontogenéticos han sido usados para resolver dos problemas clave de la homología. El primero se refiere a distinguir entre similitudes homólogas y homoplásticas y el segundo se apoya con la explicación causal de conservacionismo y con las transformaciones morfológicas (Shubin, 1994).

B.2 POLARIDAD

La información sobre la polaridad de los caracteres o la dirección de la evolución, que consiste en establecer cuales estados del carácter son primitivos o ancestrales y cuales son avanzados o derivados, es uno de los aspectos mas importantes para hacer inferencias filogenéticas, ya que los estados del carácter derivados y compartidos son usados para distinguir grupos monofiléticos (Hennig, 1968).

La polarización de caracteres en la que se ocupan evidencias ontogenéticas, también se conoce como método directo y consiste en que dado un carácter ontogenético en una serie de transformación ontogenética, de un carácter observado mas general a un carácter observado menos general. Se considera al carácter más general como el primitivo (basal) y el menos general como el avanzado (derivado).

Además los caracteres que aparecen en la ontogenia de al menos un par de especies son designados como plesiomórficos, mientras que los caracteres que aparecen en la ontogenia de solo uno son designados como apomórficos (Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981).

Por lo tanto, el criterio ontogenético es inaplicable donde la transformación ontogenética no progresa de una mayor a una menor generalidad (Mabee, 1993). Además, un problema que presenta este método es que la aplicación del criterio de generalidad ha generado controversias (Mabee, 1996; Patterson, 1996).

El análisis filogenético se lleva a cabo por la investigación de similitudes, compartidas por alguno o todos los taxa bajo estudio. Aquellas similitudes cuyas distribuciones son congruentes con la hipótesis de mas parsimonia son corroboradas como

sinapomorfías y las que no se conocen como homoplasias y usualmente son el resultado de evolución convergente o paralela.

Otro problema que se presenta para utilizar el criterio ontogenético con el fin de polarizar caracteres, se debe a la falta de información del desarrollo ontogenético de los grupos bajo estudio (Wägele, 2005).

Con respecto al uso del criterio ontogenético para polarizar caracteres, en peces ha sido utilizado con caracteres merísticos y del desarrollo osteológico (Leis, 1986; Dunn, 1989).

B.3 ORDEN

El término ordenado o desordenado se aplica solo a caracteres multiestado, ya que los caracteres binarios de manera natural son ordenados. Estos dos términos se refieren a hipótesis de relaciones evolutivas o conexiones entre los estados del carácter, ello no implica dirección evolutiva. Al ordenar los estados del carácter se cuenta con su distribución topográfica pero no con su polaridad, la ontogenia es útil para inferir el orden de los estados del carácter. Cabe señalar que las hipótesis de los estados del carácter ordenadas y polarizadas, requieren información del grupo externo e información adicional que sea derivada de una hipótesis desordenada y no polarizada. Las hipótesis de orden y polaridad restringen el número de filogenias igualmente parsimoniosas que se producen en un análisis filogenético. Por lo que, una hipótesis de los estados del carácter que sea desordenada y no polarizada es la menos restrictiva, mientras que las hipótesis ordenadas y polarizadas son las más restrictivas (Mabee, 1989).

2.3 FILOGENIA DEL SUBORDEN PERCOIDEI

Los peces del suborden Percoidei fueron reconocidos por Regan (1913) como los Perciformes con ausencia de peculiaridades que caracterizan a los otros subordenes de Perciformes. En este mismo trabajo reviso caracteres osteológicos y describió setenta familias en forma consecutiva, su ordenamiento lo hizo a partir de los grupos más generalizados y terminó con las familias más aberrantes, en el caso de los mas

generalizados puso en primer orden a los que no tienen proceso escamoso en la axila de las aletas pélvicas y por último a los que sí tienen proceso escamoso.

Posteriormente, Jordan (1923) estableció su clasificación de los peces basado en caracteres externos y dentro del grupo de los Percoidei definió muchos arreglos taxonómicos artificiales, por lo que hasta la fecha se sigue prefiriendo el enfoque de Regan que el de Jordan, ya que da un mejor conocimiento de las interrelaciones entre los grupos que constituyen los percoideos.

Gosline (1968) describió las características generales del suborden Percoidei y mencionó que este suborden comprende la masa central de los perciformes.

Los estudios taxonómicos sobre los Percoidei, de acuerdo a Johnson (1980), históricamente se han desarrollado bajo dos esquemas. El primero consistió en describir algunos caracteres complejos, principalmente osteológicos, sin considerar el resto de los caracteres y se incluyen en el estudio un gran número de familias, algunos trabajos incluyen las siguientes estructuras: Huesos de la región etmoidea y cintura pectoral (Starks, 1926, 1930); cráneo (Gregory, 1933); esqueleto caudal (Monod, 1968); radios branquiostegos y aparato hioideo (McAllister, 1968); predorsales y cubierta subocular (Smith y Bailey, 1961, 1962); patrones de los accesorios de la rama lateral (Freihofner, 1963); espuela procurrente (Johnson, 1975); formas con cuerpo alto y armadura móvil de la cabeza (Gosline, 1985, 1989); articulación de la espina pélvica (Mok y Chang, 1986); arcos branquiales dorsales (Rosen y Patterson, 1990) y extensión posterior de la vejiga gaseosa (Tominaga *et al.*, 1996).

El principal problema que ha tenido este tipo de estudios es que al ser un estudio general, es muy difícil establecer cambios evolutivos dentro de un grupo taxonómico. No obstante, estos trabajos han servido como material de referencia para estudios filogenéticos.

El segundo esquema ha consistido en utilizar caracteres morfológicos para realizar estudios filogenéticos de una sola familia o complejos familiares, tales como: Serranidae (Katayama, 1959; Gosline, 1966); Apogonidae (Fraser, 1972); Carangidae de Japón (Susuki, 1962); Leiognathidae (James 1985a, 1985b); Lutjanidae de Cuba

(Vergara, 1980); Spariformes de Japón (Akazaki, 1958, 1962); Pempheridae (Tominaga, 1968) y Teraponidae (Vari, 1978).

Este tipo de estudios son muy valiosos, ya que en la medida en que se conozcan los detalles de las familias que integran al suborden Percoidei, nos acercaremos a un conocimiento de sus relaciones evolutivas. No obstante, algunos de estos trabajos presentan el problema de que solo incluyen a los representantes de ciertas regiones zoogeográficas o carecen del empleo de la metodología de la Sistemática Filogenética (Hennig, 1968).

Con gran parte de los estudios realizados con ambos enfoques, Johnson (1984) amplió los límites del Suborden Percoidei hasta 80 familias y debido a la dificultad de ubicar algunos grupos por la falta de estudios taxonómicos, incluyó 12 géneros como "insertae sedis". Esta clasificación toma en consideración caracteres merísticos y osteológicos de adultos, así como la información de los periodos iniciales de vida (embrión, larva y juvenil).

Mas adelante, el mismo Johnson (1993) señaló que el progreso en la clasificación de los Percoidei se ha dado en la diagnosis de familias monofiléticas y la reubicación de géneros a otras familias.

Como ejemplos podemos citar la reubicación de las familias Pomacentridae, Cichlidae, Embiotocidae, Labridae, Odacidae y Scaridae para la constitución del suborden Labroidei, tomando como base estudios anatómicos detallados (Kaufman y Liem, 1982). Así como la reubicación de familias en otros subordenes, como en el caso de los Ehipididae, que fueron reconocidos como el grupo basal de los Acanthuroidei por sus características anatómicas y por la evidencia de la larva (Tyler et al., 1989).

Posteriormente Nelson (1994b) reubica los 12 géneros "insertae sedis" y el grupo queda constituido por 71 familias. Recientemente el mismo Nelson (2006) reconoce que el suborden Percoidei esta constituido por 79 familias, de las cuales las diez familias con mas de 100 especies son: Serranidae (475); Apogonidae (273); Sciaenidae (270); Percidae (201); Haemulidae (145); Carangidae (140); Chaetodontidae (122); Pseudochromidae (119); Sparidae (115) y Lutjanidae (105).

Los estudios para resolver los límites y la monofilia de los grupos que constituyen los Percoidei, que se han basado en la metodología de la Sistemática Filogenética, han dado como resultado hipótesis congruentes, estos estudios han empleado diversos caracteres morfológicos: osteológicos (Chaetodontidae, Blum, 1988; Sciaenidae, Sasaki, 1989; Sparoidea, Carpenter y Johnson, 2002; Sparidae, Day, 2002; Echenoidea, O'Toole, 2002; Latidae, Otero, 2004); osteológicos y miológicos (Lutjanidae, Johnson, 1980; Carangidae, Mok, 1986; Plesiopidae, Mooi, 1993; Grammatidae, Gill y Mooi, 1993); merísticos, osteológicos y de la morfología de la escama (Priacanthidae, Starnes, 1988); merísticos, osteológicos y patrón de pigmentación (Caesionidae, Carpenter, 1990).

2.4 CARACTERES PARA ESTABLECER FILOGENIA EN PERCOIDEOS

Johnson (1980) señaló que los estudios osteológicos son valiosos para establecer relaciones filogenéticas dentro de los peces percoideos. Posteriormente el mismo autor (Johnson, 1984) ejemplificó la utilidad de la morfología larval para establecer relaciones filogenéticas de este grupo.

En la familia Serranidae, una de las familias más conflictivas de este suborden, se pudieron establecer las relaciones filogenéticas con base a los elementos predorsales (=supraneurales) (Kendall, 1976). Mas adelante, este arreglo fue corroborado por Kendall (1984) al utilizar caracteres del desarrollo embrionario y larval.

Otro trabajo interesante con esta familia fue el realizado por Leis (1986), ya que intentó utilizar los caracteres larvales para establecer la filogenia de la tribu Epinephelini. Uno de los principales problemas que presenta su árbol es que no incluyó a todos los géneros del grupo taxonómico, ya que debido a la falta de estudios larvales solo ocupó a seis géneros de los 14 que constituyen la tribu.

En el caso de la subfamilia Epinephelinae, con base en la morfología larval de *Gonioplectrus hispanus* se determinó que la especie está más ligada a los Epinephelinae que a los Anthiinae (Kendall y Fahay, 1979).

La utilidad de caracteres transitorios, como la morfología de las espinas de las aletas pélvicas, así como de los caracteres merísticos y su distribución geográfica de las

larvas de la tribu Epinephelini representadas en aguas americanas, permitió que se identificaran más del 50% de las especies (Johnson y Keener, 1984).

También, la evidencia larval de *Niphon spinosus* sirvió para apoyar la hipótesis de que la tribu Niphonini es el grupo hermano de las tribus Diploprionini, Liopropomini y Grammistini, más que de los Epinephelini (Johnson, 1988).

Finalmente, Baldwin y Johnson (1993) establecieron la filogenia de la subfamilia, basados en caracteres de la morfología larval y de adultos.

Por lo anterior, se considera que los caracteres osteológicos y del desarrollo osteológico, así como los caracteres de la ontogenia, son los más adecuados para realizar estudios de Sistemática Filogenética de los grupos taxonómicos que constituyen el suborden Percoidei, tales como los miembros de la familia Gerreidae, así como los de las familias Lobotidae, Serranidae y Lutjanidae entre otras.

2.5 MATERIAL BIOLÓGICO PARA ESTUDIAR LA ONTOGENIA INICIAL

La identificación de las distintas fases de la ontogenia inicial de peces del suborden Percoidei, que tienen un fuerte parentesco y no presentan características diagnósticas, requiere de la construcción de series de desarrollo continuas, lo cual se puede lograr por diversas fuentes (Sandknop *et al.*, 1984).

A pesar de que una de las principales fuentes son los arrastres de plancton, estos estudios presentan dos problemas principales. El primero es la identificación de los organismos, ya que el material biológico obtenido se daña mucho y existen pocos estudios regionales que nos permitan tener el universo completo de las larvas de las especies presentes a una escala mundial (Kendall y Matarese, 1994).

El segundo problema es la selectividad del método de captura, ya que el principal componente son las larvas en fase preflexión y flexión; es necesario utilizar otros métodos de captura para cubrir lo referente a las otras fases iniciales de vida. En el caso de larvas postflexión y prejuveniles, se recomiendan las capturas nocturnas con red de cuchara o con trampas con ayuda de luz (Klawe, 1960; Faber, 1982); mientras que para los juveniles se emplean las capturas con chinchorros charaleros (Cailliet *et al.*, 1986).

Estos métodos han sido utilizados con buen éxito para estudiar el desarrollo larvario de especies de lutjánidos: cuatro géneros de la subfamilia Etelinae (Leis y Lee, 1994); dos géneros de la subfamilia Paradichthyinae (Leis y Bray, 1995) y cuatro géneros de la subfamilia Caesioninae (Reader y Leis, 1996).

El método alternativo es la obtención de series de desarrollo realizadas experimentalmente a partir de huevos (fases de segmentación y embrión del periodo embrionario) (Sandknop *et al.*, 1984). Los huevos pueden ser obtenidos por diversos métodos: a) arrastres de plancton; b) desove de peces adultos maduros capturados en el mar; c) desove de reproductores mantenidos en condiciones de laboratorio.

Los huevos pelágicos recolectados con arrastres de plancton superficiales se han utilizado para describir el periodo larvario y juvenil de especies de pocas familias: Haemulidae (Saksena y Richards, 1975); Sparidae (Houde y Potthoff, 1976; Matus-Nivón *et al.*, 1989); Sciaenidae (Watson, 1982; Ramírez-Sevilla *et al.*, 1988).

A partir de la técnica del desove de peces adultos maduros capturados en el mar, se han hecho descripciones de las fases iniciales de vida de especies de una gran cantidad de familias: Centropomidae (Lau y Shafland, 1982); Moronidae (Mansueti, 1958; Fritzsche y Johnson, 1980); Serranidae (Butler *et al.*, 1982); Carangidae (Fukuhara *et al.*, 1986; Poddosinikov y Chevelya, 1986); Lutjanidae (Richards y Saksena, 1980; Potthoff *et al.*, 1988); Haemulidae (Potthoff *et al.*, 1984); Sparidae (Houde y Potthoff, 1976; Fukuhara, 1977, 1991; Matsuoka, 1982; Griswold y McKenney, 1984; Matus-Nivón *et al.*, 1987; Fukuhara, 1991); Sciaenidae (Powell y Gordy, 1980; Moser *et al.*, 1983; Ramírez-Sevilla *et al.*, 1986).

En el caso de reproductores mantenidos en condiciones de laboratorio, se ha logrado inducir el desove espontáneo mediante tratamiento hormonal, con lo cual se ha obtenido el material para las descripciones de fases iniciales de vida de especies de varias familias: Moronidae (Devauchelle y Coves, 1988); Sillaginidae (Oozeki e Hirano, 1985); Serranidae (Gracia-López *et al.*, 2005); Lutjanidae (Rabalais *et al.*, 1980; Doi *et al.*, 1994); Sparidae (Dujakovic *et al.*, 1995; Fernández- Palacios *et al.*, 1994); Sciaenidae (Holt *et al.*, 1981; Middaugh y Yoakum, 1974; Fable *et al.*, 1978); Pomacanthidae (Hioki y Suzuki, 1995).

2.6 REVISIÓN HISTÓRICA DE LA CLASIFICACIÓN DE LA FAMILIA GERREIDAE

La situación taxonómica a nivel ordinal de la familia Gerreidae fue considerada a partir del género *Gerres*, que fue definido por Cuvier (1829) en la obra *Le Règne Animal*; no obstante el nombre había sido utilizado previamente por Quoy y Gaimard en 1824, quienes tomaron el nombre de un manuscrito de Cuvier. A partir de la gran obra de Cuvier y Valenciennes (1830), las especies pertenecientes al género *Gerres* fueron ubicadas en el grupo familiar de los “Ménides”, quienes habían sido separados de los peces del grupo familiar “Sparoïdes”, principalmente por la presencia de la boca protráctil y por el arreglo de las escamas a lo largo de la base de la aleta dorsal para formar una cubierta escamosa.

En el trabajo publicado por Günther en 1859, sobre el catálogo de los peces acantopterigios del Museo Británico, se volvió a situar a las 20 especies descritas hasta esa fecha en el género *Gerres*, a pesar de que había sido descrita *Eucinostomus argenteus* en 1859 por Baird y Girard. Además las especies del género *Gerres* fueron ubicadas en la familia Pristipomatidae.

La familia Gerreidae fue propuesta inicialmente por Bleeker en 1859 como el grupo “Gerreiformes”. A partir de 1862, Günther remueve al género *Gerres* y lo reubica en la nueva familia Gerridae (Gerreidae, sensu Bailey y Moore, 1963). Desde entonces ha sido muy complejo definir su status taxonómico familiar y genérico.

A pesar de que Starks (1911) estableció las diferencias esqueléticas que presentan los peces de la familia “Gerridae” (Gerreidae, sensu Bailey y Moore, 1963) y Leiognathidae, por lo que propuso se mantuvieran como familias diferentes, Regan (1913) unió estas dos familias y otros miembros afines en la familia Leiognathidae del Indo-Pacífico, incluyendo cuatro géneros *Gerres*, *Pentaprion*, *Leiognathus* y *Gazza*. Lo que motivo, la confusión de diversos autores, dado que a las especies de la familia Gerreidae de América anfitropical, fueron ubicadas como Leiognathidae.

Las diferencias morfológicas entre ambas familias, fueron establecidas por Munro (1955) y Herald (1967), ya que los miembros de la familia Leiognathidae tienen una espina nugal y pequeñas espinas a lo largo de la base de las aletas dorsal y anal, mientras que los guerreidos no presentan la espina nugal y a lo largo de la base de las aletas dorsal y anal tienen una vaina escamosa.

Como resultado de los estudios taxonómicos, el nombre de la familia Gerridae para las mojarras resulto homónimo de la familia de chinches acuáticas Gerridae, así que se determinó que para el nombre Gerridae tenía prioridad dicho grupo de insectos acuáticos del Suborden Heteroptera, por lo que el grupo de los peces tuvo que ser cambiado a Gerreidae (Bailey y Moore, 1963).

2.9 ESTUDIOS TAXONÓMICOS Y FILOGENÉTICOS DE LA FAMILIA GERREIDAE

Desde el trabajo de Regan (1913) se establecieron los límites de la familia Gerreidae y su relación estrecha con los miembros de la familia Lobotidae.

La situación taxonómica a nivel ordinal fue considerada a partir del género *Gerres*, que fue definido por Cuvier (1829) en la obra *Le Règne Animal*; no obstante el nombre había sido utilizado previamente por Quoy y Gaimard en 1824, quienes tomaron el nombre de un manuscrito de Cuvier.

Fue por ese motivo que Jordan y Evermann tomaron a *Gerres lineatus* (Humboldt, 1821), una especie americana, como la especie tipo, pero debido a que esta especie fue nombrada por Cuvier, pero no por Quoy & Gaimard, esta no pudo ser utilizada como la especie tipo de *Gerres*. Este mismo género llamado por Jordan y Evermann, se mantuvo con el nombre de *Diapterus*, tal como lo describió Ranzani en 1840.

Cantor (1849) describió a la especie *Equula longimana*, pero Bleeker (1850) la reubica en el género *Pentaprion* que es el género válido, finalmente de acuerdo al código de nomenclatura zoológica la especie queda como *Pentaprion longimanus* (Woodland, 2001).

En 1879 Steindachner describe la especie *Parequula bicornis*, como un nuevo género y una nueva especie de la familia Gerreidae, aunque se reconoció como sinónimo de la especie *Gerres melbournensis* descrita por Castelnau en 1872, debido a que si se trató de un nuevo género, actualmente se reconoce como *Parequula melbournensis* (Gomon *et al.*, 1994).

Posteriormente Jordan y Evermann (citado en Jordan, 1895) describieron el género *Ulaema*, a partir de la especie *Diapterus lefroyi* descrita por Goode (1874).

La primera revisión exhaustiva de la familia Gerreidae fue publicada por Jordan y Evermann (1896-1900) en su obra sobre los peces de Norte y Centroamérica, que fue

un estudio de carácter regional, ya que no incluyeron las especies de los géneros *Eucinostomus*, *Gerres*, *Parequula* y *Pentaprion* presentes en Africa oeste, el Indo-Pacífico y en Australia templada. En este estudio, se reconocieron cuatro géneros americanos: *Eucinostomus*, *Ulaema*, *Xystaema* y *Gerres*, este último con tres subgéneros: *Moharra*, *Diapterus* y *Gerres*.

Finalmente el género *Eugerres* fue descrito por Jordan y Evermann (1927) a partir de *Diapterus plumieri* (Cuvier), ya que separó de *Diapterus* aquellas especies con el preorbital (=lacrimal) aserrado y muy fuertes espinas dorsal y anal. No obstante, fue hasta el trabajo de Curran (1942) cuando se reconoció el género *Eugerres*.

En su trabajo publicado sobre los peces de Panamá, Meek y Hildebrand (1925) reconocieron sólo cuatro géneros (*Eucinostomus*, *Ulaema*, *Gerres* y *Diapterus*) y no le dieron validez al género *Moharra*, ya que lo citan como sinónimo de *Diapterus*.

Posteriormente, Jordan *et al.* (1930) elevaron los tres subgéneros de *Gerres* que habían descrito Jordan y Evermann (loc. cit.) a categoría de género y *Xystaema* fue relegado por sinonimia con el género *Gerres*; las especies asignadas al subgénero *Gerres* fueron cambiadas al nuevo género *Eugerres*.

El siguiente trabajo importante fue la disertación doctoral de Curran (1942), que al revisar el género *Eucinostomus* removió dos especies que reubicó en otros dos géneros: *Ulaema lefroyi* y *Xystaema (=Lepidochir) havana*. Además hizo un análisis de los géneros americanos de Gerreidae y presentó una clave taxonómica que utilizó la presencia o ausencia de aserraciones en el preopérculo y el preorbital (=lacrimal) y la presencia de un cono interhemal como sus principales características para reconocer a los géneros *Eugerres*, *Diapterus*, *Moharra*, *Gerres*, *Lepidochir*, *Ulaema* y *Eucinostomus*. Debido a que este trabajo no fue publicado, posteriormente se descartó *Lepidochir*, porque fue sinónimo de *Eucinostomus*.

La revisión de los géneros *Diapterus* y *Eugerres*, la realizó Deckert (1973) en su tesis de maestría y propuso a *Schizopterus* como un nuevo género para la especie *Diapterus aureolus*. Debido a que tampoco se publicó la descripción del nuevo género, la propuesta no tuvo validez.

Más adelante, Deckert y Greenfield (1987) al revisar los miembros del grupo de peces de la familia Gerreidae presentes en el Atlántico oeste con aserraciones sobre los

márgenes posterior e inferior del preopérculo, reconocieron a *Eugerres* como un género válido y separable de *Diapterus* y encontraron que *Moharra* era un sinónimo de *Diapterus*.

En un gran número de trabajos sobre fauna local y regional se ha mantenido el uso del nombre genérico de *Diapterus* (Fowler, 1944; Zarur, 1962; Miller, 1966; Álvarez del Villar, 1970; Castro-Aguirre *et al.*, 1970; Robins *et al.*, 1980) e inclusive recientemente Miller *et al.* (2005) reconocieron al género *Diapterus* con dos subgéneros (*Diapterus* y *Eugerres*).

Por otro lado, otros autores reconocieron la validez del género *Eugerres* (Guitart, 1977; Castro-Aguirre, 1978; Cervigon, 1993; Allen y Robertson, 1994; Chirichigno y Vélez, 1998; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Love *et al.*, 2005) para las especies que presentan dientes faríngeos inferiores de tipo molariforme, el preorbital (=lacrimal) provisto de aserraciones, las espinas fuertes en la aleta dorsal y anal y rayas laterales en los costados del cuerpo (Deckert, 1973; Deckert y Greenfield, 1987).

Por otra parte, se han realizado estudios con caracteres morfológicos para tratar de resolver la filogenia de algunos géneros de la familia Gerreidae, como *Eucinostomus*, que fue revisado por De la Cruz Agüero (2001) y el género *Eugerres* que reviso González-Acosta (2005).

De acuerdo a los trabajos publicados por Eschmeyer (1990, 1998), en la familia Gerreidae se reconocen siete géneros: *Gerres* Quoy & Gaimard (ex Cuvier), 1824; *Diapterus* Ranzani, 1842; *Pentaprion* Bleeker, 1850; *Eucinostomus* Baird & Girard in Baird, 1855; *Parequula* Steindachner, 1879; *Ulaema* Jordan y Evermann in Jordan, 1895; *Eugerres* Jordan y Evermann, 1927. De ellos, *Pentaprion*, *Parequula* y *Ulaema* son monotípicos.

2.8 CARACTERES DE LA ONTOGENIA INICIAL EN GUERREIDOS

Se han realizado estudios descriptivos de los periodos de la ontogenia inicial (embrión, larva y juvenil) de algunas especies de la familia Gerreidae.

A partir de material de campo, Mito (1963) describió los embriones, eleuteroembriones y larvas preflexión de *Gerres japonicus*. Debido a la dificultad de la

identificación, varios autores (Nair, 1952; Uchida *et al.*, 1958; Leis y Rennis, 1983) han descrito las larvas postflexión de *Gerres* spp.

En el caso del Pacífico oriental, Watson (1996) describió larvas de *Eucinostomus* spp. y resaltó la dificultad que existe para identificar embriones y larvas de este grupo. Mas recientemente, en las costas australianas Miskiewicz y Bruce (1998) describieron las larvas de *Gerres subfasciatus* y *Parequula melbournensis*, mientras que Jiménez-Rosenberg *et al.* (2003) describieron para el Pacífico oriental tropical, la larva, prejuvenil y juvenil de *Diapterus peruvianus* (*D. brevirostris*, sensu González-Acosta *et al.*, 2007).

A partir de caracteres merísticos, en las costas japonesas Kinoshita (1988) elaboró una clave taxonómica que permite reconocer las larvas flexión y postflexión de *Gerres oyena*, larvas postflexión y prejuveniles de *G. japonicus* y *G. abbreviatus* (= *erythrourus*), así como prejuveniles y juveniles de *G. filamentosus*.

En el caso del material obtenido para describir las fases iniciales de vida de especies de la familia Gerreidae mantenidas en condiciones de cautiverio, del Atlántico occidental se han descrito las fases del embrión, larva y juvenil de *Eugerres plumieri* (Borrero-Millares, 1979) y *E. brasilianus* (Eiras-Stofella y Fanta, 1991), así como para el Pacífico oriental tropical las fases del embrión, larva y juvenil de *Eugerres lineatus* y su desarrollo osteológico (Ortiz-Galindo *et al.*, 2008). Además, se describió el desarrollo osteológico de *Diapterus peruvianus* (= *D. brevirostris*) a partir de material de campo (Álvarez-Pliego, 2004).

2.9 CARACTERES OSTEOLÓGICOS EN GUERREIDOS

De los estudios osteológicos desarrollados con especies de la familia Gerreidae, existen diversos trabajos que servirán de base para revisar los caracteres que permitan establecer las relaciones filogenéticas del grupo.

Las diferencias entre el llamado hueso interhemal anterior que soporta las dos primeras espinas de la aleta anal en especies del Atlántico occidental, fueron descritas por Parr (1930). Este autor describió la forma de embudo de *Gerres* (= *Eucinostomus*) *havana* y *Ulaema lefroyi*, que culmina con la forma típica de estructura ahuecada, conocida como cono interhemal de *Eucinostomus californiensis*

(=*gracilis*), con respecto al de las especies de *Gerres cinereus*, *Diapterus rhombeus* y *Diapterus* (= *Eugerres*) *plumieri*, en donde no se presenta ninguna modificación de la estructura. No obstante las diferencias encontradas, este autor no reconoció ninguna relación filogenética con dicha estructura.

Gregory (1933) describió el cráneo de *Gerres* (= *Eugerres*) *lineatus* y mencionó que de acuerdo a sus características parece estar íntimamente ligado a Lutjanidae.

Otro trabajo importante fue el realizado por Picciolo (1960), quien describió la formación del cono interhemal durante el periodo juvenil (19 mm de longitud) de *Eucinostomus argenteus*, siendo la presencia de este cono un carácter diagnóstico.

Kusaka (1974) mostró los esquemas del urohial de dos especies del género *Gerres*, *G. macrosoma* (= *oblongus*) y *G. filamentosus* y encontró ligeras diferencias entre ellas, pero muy grandes diferencias con respecto al urohial de otras especies de familias tales como Lutjanidae, Haemulidae y Sparidae.

Andreata (1979) describió el esqueleto caudal de cuatro especies (*Diapterus brasilianus*, *D. olithostomus*, *D. rhombeus* y *Eucinostomus harengulus*) y señala diferencias genéricas con base al grado de fusión de los hipurales (lo cual no siempre es tan evidente). En el caso de las especies de *Diapterus* existen diferencias en la forma del epural 1, aunque se ha constatado que las diferencias son genéricas, ya que *D. brasilianus* ha sido reubicada en el género *Eugerres* (Deckert y Greenfield, 1987).

Andreata y Barbieri (1981) describieron detalladamente el cráneo de *Diapterus* (= *Eugerres*) *brasilianus* y Andreata (1989) el de dos especies de *Gerres*. De igual forma, Andreata (1989) describió la osteología cefálica de *Gerres cinereus*, *G. aprion* (= *Eucinostomus argenteus*), *Gerres* (= *Ulaema*) *lefroyi* y *Gerres* (= *Eucinostomus*) *gula*. Barceló-Márquez (1998) describió la osteología de *Diapterus rhombeus* y encontró de acuerdo a la evidencia osteológica, que esta especie está en un grupo más derivado de la familia.

Finalmente, Kobelkowsky (2004) describió la osteología de *Diapterus auratus* y mencionó que el hueso que mostró las mayores diferencias entre los géneros *Diapterus*, *Eugerres*, *Eucinostomus* y *Gerres* es el urohial.

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Establecer las relaciones filogenéticas a nivel genérico de la familia Gerreidae (*Parequula*, *Pentaprion*, *Eugerres*, *Diapterus*, *Ulaema*, *Gerres* y *Eucinostomus*).

3.2 OBJETIVOS PARTICULARES

- 3.1.1. Describir el desarrollo embrionario de al menos una especie de cada género de la familia Gerreidae presente en el Pacífico oriental tropical (*Diapterus peruvianus*, *Eugerres lineatus*, *Gerres cinereus* y *Eucinostomus dowii*) y de las especies *Paralabrax maculatofasciatus* y *Lutjanus peru*.
- 3.1.2. Obtener los datos merísticos de al menos una especie de cada género de la familia Gerreidae (*Parequula melbournensis*, *Pentaprion longimanus*, *Diapterus peruvianus*, *Eugerres lineatus*, *Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii* y *Ulaema lefroyi*) y de una especie de tres géneros de percoideos (*Lobotes pacificus*, *Lutjanus peru* y *Paralabrax maculatofasciatus*).
- 3.1.3. Describir el desarrollo osteológico y la osteología de al menos una especie de cada género de la familia Gerreidae presente en el Pacífico oriental tropical (*Diapterus peruvianus*, *Eugerres lineatus*, *Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii* y *Ulaema lefroyi*) y de una especie de tres géneros de percoideos *Lobotes* (*L. pacificus*), *Lutjanus* (*L. peru*) y *Paralabrax* (*P. maculatofasciatus*).
- 3.1.4. Realizar un análisis cladístico para obtener el árbol filogenético que permita plantear la hipótesis sobre las relaciones filogenéticas que presentan los géneros de la familia Gerreidae.

4. MÉTODOS Y TÉCNICAS

4.1 ASPECTOS GENERALES

Se llevó a cabo el análisis filogenético de los representantes genéricos de la familia Gerreidae, para lo que se utilizó una especie selecta de cada género como grupo interno (*Pentaprion longimanus*, *Parequula melbournensis*, *Ulaema lefroyi*, *Diapterus brevirostris*, *Eugerres lineatus*, *Gerres cinereus* y *Eucinostomus dowii*). En el caso del grupo externo, se empleó una especie selecta de cada una de tres de las familias filogenéticamente emparentadas con los guerreidos (*Lobotes pacificus*, Lobotidae; *Lutjanus peru*, Lutjanidae; *Paralabrax maculatofasciatus*, Serranidae).

El periodo embrionario se clasifica de acuerdo a Balon (1984) y está compuesto por las fases de segmentación, embrión y eleuteroembrión. La fase de segmentación se inicia cuando se fecunda el óvulo y termina antes del cierre del blastóporo. A partir del cierre del blastóporo, se inicia la fase de embrión, que culmina antes de la eclosión del huevo. Después de la eclosión del huevo, se inicia la fase de eleuteroembrión, la cual termina antes de la completa absorción del saco vitelino.

En el periodo larvario, se utiliza la clasificación propuesta por Kendall *et al.* (1984, modificada por Ortiz-Galindo *et al.*, 2008). En el caso de los peces en los que al término del asentamiento el juvenil se mantiene pelágico y la flexión del notocordio es el evento mas importante como en *Eugerres lineatus*, comprende las fases de preflexión, flexión y postflexión. La fase de preflexión, comprende a partir de la completa absorción del saco vitelino hasta antes del inicio de la flexión del notocordio. En el caso de la flexión, empieza a partir del inicio de la flexión del notocordio hasta antes de la completa formación de la placa hipúrica. La fase de postflexión, comprende a partir de la completa formación de la placa hipúrica hasta antes de la completa formación de los elementos de las aletas pares e impares (Ortiz-Galindo *et al.*, 2008).

Para el periodo juvenil se utiliza la nomenclatura propuesta por Hubbs (1958) y los límites los establece Ortiz-Galindo *et al.* (2008) en la descripción de *Eugerres lineatus*. Este periodo comprende las fases de prejuvenil y juvenil propiamente dicho. La fase prejuvenil, se inicia a partir de la completa formación de los elementos de las

aletas pares e impares y termina antes de que las escamas cubran el cuerpo completamente. La fase juvenil se inicia una vez cubierto el cuerpo de escamas hasta antes de la maduración de las gónadas.

El análisis sistemático se basó en los caracteres morfológicos que pudieron ser detectados en los diferentes periodos de vida de los peces (semaforontes, sensu Hennig, 1968). Estos caracteres se codificaron en el período de vida en el que se determinó el carácter, así tenemos caracteres del embrión, larva, juvenil y adulto. La obtención de los ejemplares para el estudio a realizar, se hizo a partir de diferentes orígenes.

4.2 DESARROLLO EMBRIONARIO

Para describir el desarrollo embrionario, se utilizaron ejemplares de las especies de guerreidos, lutjánidos y serránidos. En el caso de los guerreidos, la descripción del desarrollo se hizo con base en series de desarrollo efectuadas en el laboratorio, desde embriones obtenidos mediante fertilización artificial. Los organismos adultos maduros fueron capturados mediante un chinchorro charalero de 30 m de largo y 5 mm de abertura de malla. Posteriormente fueron transportados al laboratorio, donde se indujeron a desovar manualmente, obteniendo primero los ovocitos de la hembra en una bandeja, después se fertilizaron con el semen del macho y una vez fecundados los ovocitos, los huevos se lavaron con agua de mar esterilizada con ayuda de un tamiz de 500 μm . Por último, los huevecillos fecundados fueron resuspendidos en un vaso de precipitados de 1 litro.

En el caso del desarrollo del serránido, la cabrilla arenera (*Paralabrax maculatofasciatus*), se llevó a cabo a partir de huevecillos obtenidos de peces adultos acondicionados gonádicamente mediante fotoperiodo y temperatura en el laboratorio, de acuerdo a las condiciones establecidas por Rosales-Velazquez (1997).

Finalmente, para el huachinango del Pacífico (*Lutjanus peru*), el desarrollo se efectuó a partir de huevecillos obtenidos de organismos mantenidos en tanques interiores de 12 m³ y acondicionados gonádicamente mediante el fotoperiodo y la temperatura; el desove y la espermiación se indujeron mediante la aplicación de la hormona gonadotrofina coriónica humana (GCH), siguiendo la metodología establecida por

Watanabe et al. (1998). Posteriormente los huevecillos fueron fertilizados artificialmente, siguiendo los mismos pasos descritos para los guerreidos. En todos los casos, la siembra de los embriones se llevó a cabo en acuarios de 100 litros a una densidad de 50 embriones/litro y condiciones de fotoperiodo de 14:10 y una temperatura de 25 °C, que corresponden al verano. Una vez iniciado el desarrollo, cada vez que se observó un cambio importante se fijaron ejemplares y se tomaron imágenes, registrando los tiempos en los cuales sucedieron estos eventos. El desarrollo se siguió hasta el inicio de la larva preflexión, al término del período embrionario.

Para la descripción del período embrionario, se midió el diámetro del huevo, el diámetro del glóbulo de aceite y la longitud notocordal de los embriones, con ayuda de un microscopio estereoscópico a 40X y un analizador de imágenes Image Pro Plus 4.5. Asimismo, se consideró la posición del glóbulo de aceite y la pigmentación que se presentó a lo largo de todo el desarrollo embrionario.

4.3 CARACTERES MERÍSTICOS Y DEL DESARROLLO ÓSEO

Para obtener los ejemplares con los que se hizo la descripción de los caracteres merísticos y del desarrollo osteológico de los periodos de larva, juvenil y adulto, se recurrió a tres alternativas: una para ejemplares del serránido *Paralabrax maculatofasciatus* y obtenidos en laboratorio; la segunda con organismos de campo para las otras especies de guerreidos de la región del Pacífico oriental tropical (*Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii* y *Diapterus brevirostris*), el lutjánido (*Lutjanus peru*) y el lobótido (*Lobotes pacificus*); la tercera a partir de ejemplares obtenidos por intercambio con Museos. Esta opción fue para *Ulaema lefroyi* y *Pentaprion longimanus*. En el caso de *Parequula melbournensis* se recurrió a los caracteres merísticos, descritos en la bibliografía (Miskiewics y Bruce, 1998). Para el estudio del serránido, se tomó en cuenta el trabajo descriptivo realizado con la mojarra *Eugerres lineatus* (Ortiz-Galindo et al., 2008), que considera la descripción de los caracteres merísticos y del desarrollo óseo de ejemplares en condiciones de laboratorio. El desarrollo se llevó a cabo en acuarios bajo las mismas condiciones de fotoperiodo y temperatura en las que se obtuvieron las series de desarrollo embrionario. Se les

alimentó con el esquema establecido por Álvarez-González *et al.* (2001), iniciando con los rotíferos y con una sucesión de copépodos en sus diferentes estadios (nauplio, copepodito y adulto) y artemia (nauplio, metanauplio, juvenil y adulto). Esta alimentación se proporcionó en los primeros 35 días, tiempo en el cual se llevo a cabo la habituación alimentaria al alimento inerte. Después de este tiempo, se alimentaron con dieta inerte con un 55% de proteína.

Para la descripción, durante el desarrollo larvario se fijaron organismos de manera periódica, con formalina al 4% y en el caso de los juveniles se fijaron con la misma concentración de formalina hasta antes de los 15 mm de LP, en ejemplares mayores se utilizó formalina al 10%. En todos los casos, los organismos se anestesiaron previamente con Metil Sulfonato de Tricaína (MS222) para evitar el encogimiento. Los otros gerreidos, el lutjánido y el lobótido fueron obtenidos del campo, mediante capturas diurnas o nocturnas.

En el caso de las capturas diurnas, se utilizó un chinchorro charalero de 30 m de largo y 5 mm de abertura de malla, mientras que en las capturas nocturnas fue mediante una red de cuchara. Una vez capturados los organismos fueron fijados en formalina al 10%.

Todos los especímenes que se utilizaron para el estudio de los caracteres merísticos y del desarrollo óseo, se aclararon con tripsina y se tiñeron con la tinción diferencial de azul de alcian y alizarina, de acuerdo al método propuesto por Potthoff (1984). El número de especímenes fue de al menos 25 para cada serie de desarrollo, tal como lo recomendó Dunn (1989), excepto en el caso de *Gerres cinereus*, los lutjánidos y los lobótidos, ya que solo se contó con juveniles y adultos, debido a que sus larvas son muy difíciles de localizar. Con esta técnica se procesaron un total de 159 ejemplares y el intervalo de talla de cada especie se observa en la tabla 1.

Tabla 1. Ejemplares procesados mediante la técnica de aclaración y tinción de Potthoff (1984).

Especie	No. de ejemplares	Intervalo de talla (mm)
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	38	3.0-48.6
<i>Lutjanus peru</i>	10	73.2-126.9
<i>Lobotes pacificus</i>	6	29.1-254
<i>Gerres cinereus</i>	14	9.73-35.6
<i>Eucinostomus dowii</i>	28	5.0-95.7
<i>Ulaema lefroyi</i>	1	91.9
<i>Eugerres lineatus</i>	38	3.5-53.5
<i>Diapterus brevirostris</i>	22	10-69.0
<i>Pentaprion longimanus</i>	2	45.6-48.4
Total	159	

Los caracteres merísticos utilizados fueron los siguientes: número de espinas y radios de las aletas dorsal, anal, caudal, pectorales y pélvicas; número de branquiespinas, radios branquióstegos y vértebras.

La descripción del desarrollo óseo se realizó con base en la siguiente terminología: neurocráneo (Gregory, 1933; Harrington, 1955); mandíbulas (Johnson, 1980; Matsuoka, 1987); suspensorio, arcos hioideos y branquiales (Harrington, loc. cit.; McAllister, 1968; Nelson, 1969; Rosen, 1973); columna vertebral (Clothier, 1950); soportes de la aleta caudal (Gosline, 1961; Nybelin, 1963; Monod, 1968); soportes de las aletas dorsal y anal (Eaton, 1945; Smith y Bailey, 1961); supraneurales (Mabee, 1988); soportes de las aletas pélvicas y pectorales (Starks, 1930; Mok y Chang, 1986). Para la descripción adecuada de los elementos óseos, se realizaron disecciones de los organismos aclarados y se tomaron imágenes del lado izquierdo con ayuda de un analizador de imágenes (Image Pro Plus 4.5) acoplado a un microscopio estereoscópico (Olympus). Con el fin de determinar el desarrollo óseo de los ejemplares estudiados, se determinó la talla a la cual se dio inicio a la formación de la pieza como cartílago y posteriormente la talla en la que se osificó completamente.

4.4 CARACTERES ÓSEOS

En el caso de los adultos, los caracteres óseos se describieron a partir de ejemplares frescos que fueron desarticulados mediante el protocolo de Burns y Everly (2001). Con este método se desarticularon un total de 19 especímenes, el número de especímenes para cada especie se muestran en la tabla 2. Estas descripciones se basaron en las imágenes tomadas con una cámara digital (Sony, Mavica) y se realizaron dibujos con ayuda del paquete Adobe Illustrator 10.0. La nomenclatura utilizada para las regiones de las piezas óseas se complementó con el trabajo de Rojo (1991).

Tabla 2. Ejemplares desarticulados mediante la técnica de Burns y Everly (2001).

Especie	No. de ejemplares	Intervalo de talla (mm)
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	3	186-232
<i>Lutjanus peru</i>	3	180-200
<i>Lobotes pacificus</i>	1	242
<i>Gerres cinereus</i>	3	175-190
<i>Eucinostomus dowii</i>	3	110-122
<i>Eugerres lineatus</i>	3	148-170
<i>Diapterus brevirostris</i>	3	177-185
Total	19	

4.5 ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se obtuvo un total de 64 caracteres, organizados de acuerdo a los periodos de vida y representados en la tabla 3.

Los caracteres obtenidos fueron codificados de acuerdo al criterio de Farris *et al.* (1970). Para la polarización de los caracteres, se utilizó el método del grupo externo (Maddison *et al.*, 1984) y la polarización se complementó con la ayuda de la ontogenia (Nelson, 1978). El análisis de Parsimonia se llevó a cabo con el paquete PAUP ver. 4.0b10 (Swofford, 2002) con el algoritmo de búsqueda exhaustiva, los árboles fueron enraizados con los tres taxones de los grupos externos, de acuerdo a la recomendación de Barriel y Tassy (1998), los caracteres no informativos fueron

ignorados. Los caracteres fueron optimizados mediante la transformación ACCTRAN, la cual favorece reversiones sobre paralelismos (Swofford y Madisson, 1988), con base a los argumentos de De Pinna (1991). La distribución de caracteres se presentó de acuerdo a Reynoso y Callison (2000). Finalmente se llevó a cabo un análisis de Bootstrap con búsqueda heurística, replicas=100, con semilla inicial=1, muestreo Bootstrap sólo sobre caracteres no excluidos/no ignorados, branch-swapping realizada con TBR y opción MULPARS en efecto.

También para corroborar la robustez del árbol, a partir del árbol de consenso estricto se calcularon los valores de Bremer (1994), mediante el uso de los programas PAUP 4.0b10 y McClade 4.0.

5. RESULTADOS

5.1 DESARROLLO EMBRIONARIO

Se obtuvo el desarrollo embrionario de dos especies de la familia Gerreidae (*Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii*), una especie de la familia Serranidae (*Paralabrax maculatofasciatus*) y una especie de Lutjanidae (*Lutjanus peru*).

El desarrollo embrionario de las especies descritas comprende las fases de segmentación, embrión y eleuteroembrión, así como la fase de larva preflexión.

Además, se completó la información faltante del desarrollo embrionario (fase segmentación) de *Eugerres lineatus*.

A pesar de que Balon (2002), recomienda el uso de los pasos, como el periodo de desarrollo estable que está delimitado por umbrales, en el presente trabajo se hará la descripción de cada uno de los estadios que integran estas fases, tomando en cuenta lo establecido por Hennig (1968), en cuanto a que un semaforonte se puede caracterizar en un momento infinitamente pequeño, por lo que se describirán estadios.

Gerres cinereus

A) Fase de Segmentación: La fase de segmentación se inicia al momento de la fecundación de los ovocitos y culmina hasta antes de la formación de los rudimentos neurales primarios en el extremo anterior del cuerpo. En esta fase, los embriones están envueltos en un huevo que presenta un diámetro promedio de 0.70 mm (0.68-0.71 mm de intervalo); un solo glóbulo de aceite con un diámetro promedio de 0.20 mm (0.20-0.21 mm de intervalo) y tienen un espacio perivitelino estrecho.

Esta fase comprende los siguientes estadios:

- a) Una célula: Después de la fertilización, el corión empieza a separarse de la membrana celular del cigoto, dejando el espacio perivitelino y el citoplasma fluye hacia un polo del cigoto (Fig. 1A). Treinta minutos después se distingue ligeramente un blastodisco.
- b) Dos células: A los cuarenta minutos se lleva a cabo la primera segmentación meridional y divide al blastodisco en dos células de igual tamaño (Fig. 1B).

- c) Cuatro células: Cincuenta y cinco minutos después, se efectúa la segunda división, perpendicular a la primera, observándose que los dos primeros blastómeros se dividen en cuatro (Fig. 1C).
- d) Ocho células: Una hora y diecinueve minutos después, se da la tercera división, la cual es paralela a la primera, dando como consecuencia ocho células de igual longitud, aunque las cuatro células centrales son menos anchas que las cuatro exteriores (Fig. 1D).
- e) Dieciséis células: Una hora y treinta y un minutos mas tarde, se da la cuarta división, paralela a la primera y da como consecuencia dieciséis células de tamaño diferente.
- f) Treinta y dos células: Una hora y cuarenta y nueve minutos después, se da la quinta división, las células de la periferia del blastodermo son divididas meridionalmente y las células centrales horizontalmente.
- g) Mórula inicial: Tres horas después el número de capas de células, se incrementa de dos a tres en una cara lateral. El periblasto aun no se ha formado entre el blastodermo y el vitelo, cada célula entra en contacto con el vitelo y aún no se ha formado el blastocele (Fig. 1E).
- h) Mórula final: A las tres horas y treinta minutos, cuatro capas de células se encuentran en la cara lateral del blastodermo. Se inicia la formación del periblasto marginal entre el blastodermo y el vitelo. No hay blastocele (Fig. 1F).
- i) Blástula inicial: A las cuatro horas y cincuenta y siete minutos, se observa el periblasto marginal separado, como si fuera a migrar hacia el exterior.
- j) Blástula final: A las cinco horas y treinta minutos, la parte inferior del blastodermo confluye hacia el centro del vitelo, así que adquiere la forma de un lente biconvexo.
- k) Gástrula inicial: A las seis horas, se inician los movimientos epibólicos, conformándose el blastocele.
- l) Gástrula media: A las seis horas y diecisiete minutos después de la fertilización, se da la invaginación. Se forma un anillo germinal por el engrosamiento del blastodermo.

m) Gástrula final: A las ocho horas y siete minutos, apenas se observa la cubierta embrionaria.

B) Fase de Embrión: A partir de la aparición del embrión y termina previo a la eclosión. Comprende los siguientes estadios:

n) Aparición del embrión: Nueve horas y diez minutos después de la fertilización, se da la aparición del embrión, un extremo del embrión se engrosa y da origen a la cabeza, en contraposición del embrión se observa el glóbulo de aceite (Fig. 1G).

o) Formación de las vesículas ópticas: A las diez horas y quince minutos, los lados derecho e izquierdo de la cabeza, se engrosan y dan origen a las cápsulas ópticas.

p) Cierre del blastoporo: A las diez horas treinta minutos, se observa el cierre del blastoporo y aparece la vesícula de Kupffers en el lado ventral de la cola. Aparece la pigmentación sobre la parte anterodorsal del embrión y sobre el glóbulo de aceite.

q) Segmentación del embrión: A las trece horas y quince minutos, se distinguen los primeros somitas.

r) Formación de las vesículas auditivas: A las quince horas y treinta y cinco minutos, en los costados laterales del cerebro medio, se distinguen los otolitos en las cápsulas auditivas y se distinguen doce somitas.

s) Previo a la eclosión: A las diecinueve treinta horas después de la fertilización, el número de somitas alcanza los 20, se observa la cola mas alargada y se distingue un grupo de pigmentos sobre la parte dorsal del embrión, a partir de la nuca hasta un tercio del cuerpo (Fig. 1H).

C) Fase de Eleuteroembrión

u) Eleuteroembrión: Veintiún horas después de la fertilización, han eclosionado el 100% de los eleuteroembriones y se observa el glóbulo de aceite en posición ligeramente anterior (Fig. 1I).

- v) Absorción del vitelo: A las treinta y nueve horas, se ha completado la absorción del vitelo y , el glóbulo de aceite sigue presente. En el costado del cuerpo a la altura del miómero 14 se distingue un grupo de pigmentos a todo lo largo (Fig. 1J).

PERIODO LARVARIO: El periodo larvario se inicia a la completa absorción del saco vitelino con la fase de preflexión.

- w) Fase de preflexión: A las cincuenta y ocho horas, los ojos se han pigmentado y se observa la boca y el ano abierto (Fig. 1K).

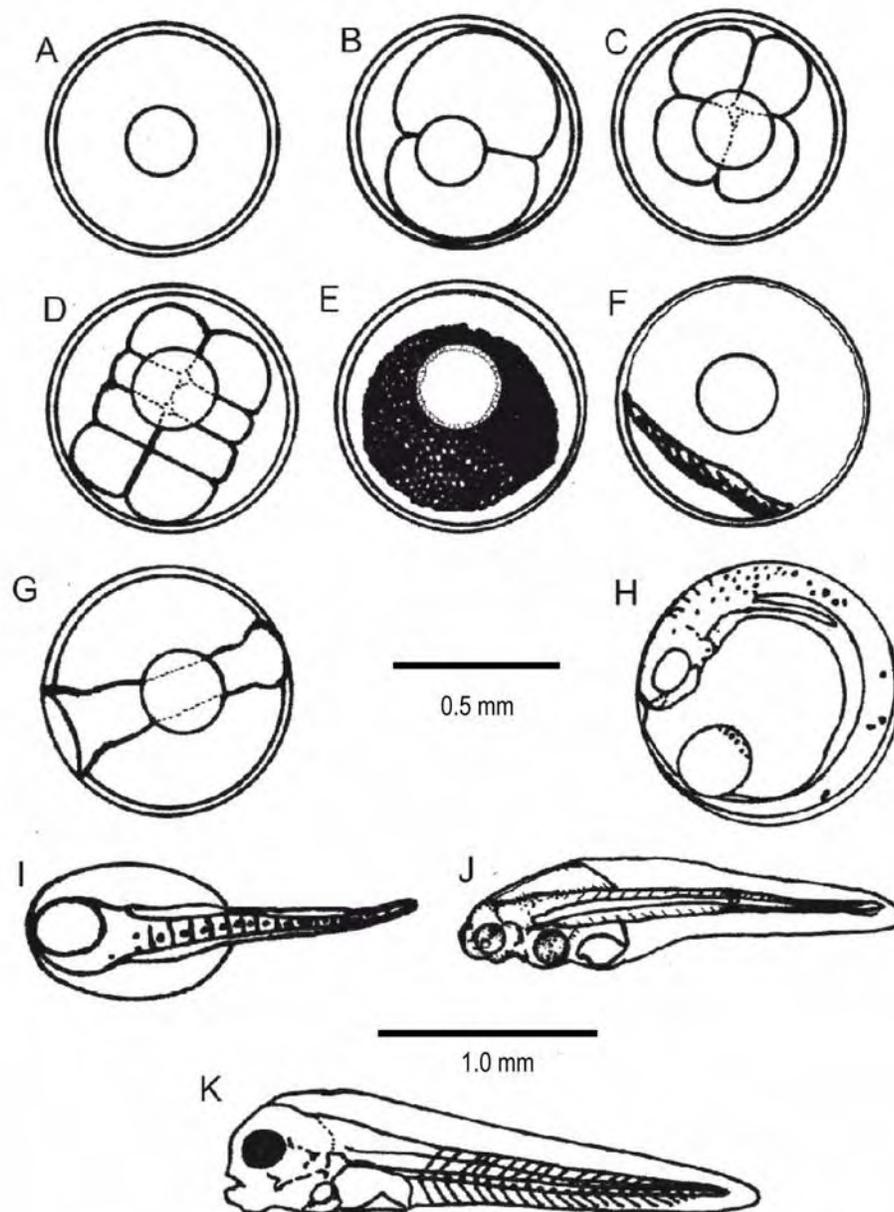


Figura 1. Desarrollo embrionario hasta fase de larva preflexión de *Gerres cinereus*. A) una célula, B) dos células, C) cuatro células, D) ocho células, E) mórula inicial, F) mórula final, G) aparición del embrión, H) previo a la eclosión, I) eleuteroembrión, J) absorción del vítelo, K) larva preflexión.

Eucinostomus dowii

A) Fase de Segmentación: Los embriones están envueltos en un huevo que presenta un diámetro promedio de 0.63 mm (0.62-0.64 mm de intervalo); un solo glóbulo de aceite con un diámetro promedio de 0.20 mm (0.18-0.21 mm de intervalo) y tienen un espacio perivitelino estrecho.

Esta fase comprende los siguientes estadios:

- a) Una célula: El corión empieza a separarse de la membrana celular del cigoto, dejando el espacio perivitelino y el citoplasma fluye hacia un polo del cigoto (Fig. 2A). Treinta minutos después se distingue ligeramente un blastodisco.
- b) Dos células: A los cuarenta y cinco minutos se efectúa la primera segmentación meridional y divide al blastodisco en dos células de igual tamaño con forma de lenteja (Fig. 2B).
- c) Cuatro células: Cincuenta y cinco minutos después, se efectúa la segunda división, perpendicular a la primera, observándose que los dos primeros blastomeros se dividen en cuatro (Fig. 2C).
- d) Ocho células: Una hora y quince minutos después, se lleva a cabo la tercera división, la cual es paralela a la primera, dando como consecuencia ocho células de igual longitud, aunque las cuatro células centrales son menos anchas que las cuatro exteriores (Fig. 2D).
- e) Dieciséis células: En una hora y treinta minutos, se da la cuarta división, paralela a la primera y da como consecuencia dieciséis células, las ocho centrales en forma de cuadro y de igual tamaño, mientras que las ocho exteriores se observan de tamaño diferente (Fig. 2E).
- f) Treinta y dos células: A la hora y cuarenta y dos minutos, se da la quinta división, las células de la periferia del blastodermo son divididas meridionalmente y las células centrales horizontalmente.
- g) Mórula inicial: A las dos horas y cincuenta y cinco minutos el número de capas de células, se incrementa de dos a tres en una cara lateral. El periblasto aún no se ha formado entre el blastodermo y el vitelo; cada célula entra en contacto directamente con el vitelo y aún no se ha formado el blastocelo (Fig. 2F).

- h) Mórula final: A las tres horas y cuarenta minutos, cuatro capas de células se encuentran en la cara lateral del blastodermo. Se inicia la formación del periblasto marginal entre el blastodermo y el vitelo. No hay blastocele (Fig. 2G).
- i) Blástula inicial: A las cinco horas y diez minutos, se observa el periblasto marginal separado, como si fuera a migrar hacia el exterior.
- j) Blástula final: A las cinco horas y treinta minutos, la parte inferior del blastodermo confluye hacia el centro del vitelo, así que adquiere la forma de un lente biconvexo.
- k) Gástrula inicial: A las seis horas diez minutos, se inician los movimientos epibólicos, conformándose el blastocelo.
- l) Gástrula media: A las seis horas y treinta minutos, se lleva a cabo la invaginación y se forma un anillo germinal por el engrosamiento del blastodermo.
- m) Gástrula final: A las siete horas y veinte minutos, apenas se observa la cubierta embrionaria.

B) Fase de Embrión: Comprende los siguientes estadios:

- n) Aparición del embrión: A las nueve horas y treinta minutos, se da la aparición del embrión, un extremo del embrión se engruesa y da origen a la cabeza, en contraposición del embrión se observa el glóbulo de aceite.
- o) Formación de las vesículas ópticas: A las diez horas y cincuenta y cinco minutos, los lados derecho e izquierdo de la cabeza, se engruesan y dan origen a las cápsulas ópticas.
- p) Cierre del blastoporo: A las once horas y treinta minutos, se observa el cierre del blastoporo y aparece la vesícula de Kupffers en el lado ventral de la cola. Aparece la pigmentación sobre la parte dorsal del embrión y sobre el glóbulo de aceite.
- q) Segmentación del embrión: A las doce horas y quince minutos, se distinguen los primeras somitas.

- r) Formación de las vesículas auditivas. A las catorce horas y cincuenta minutos, en los costados laterales del cerebro medio, se distinguen los otolitos en las cápsulas auditivas, se distinguen diez somitas (Fig. 2H).
- s) Previo a la eclosión: A las veinte horas y treinta minutos después de la fertilización, el embrión ya está listo para eclosionar.

C) Fase de Eleuteroembrión

- t) Eleuteroembrión: A las veintidós horas y quince minutos después de la fertilización, han eclosionado el 100% de los eleuteroembriones y se observa el glóbulo de aceite en posición media, en la región anterodorsal del embrión se distingue un gran número de pigmentos (Fig. 2I).
- u) Absorción del vítelo: A las treinta y siete horas, se ha completado la absorción del vítelo, faltando aún el glóbulo de aceite.

PERIODO LARVARIO

- v) Fase de Preflexión: A las cincuenta y nueve horas, los ojos se han pigmentado y se observa la boca abierta y el ano abierto (Fig. 2J).

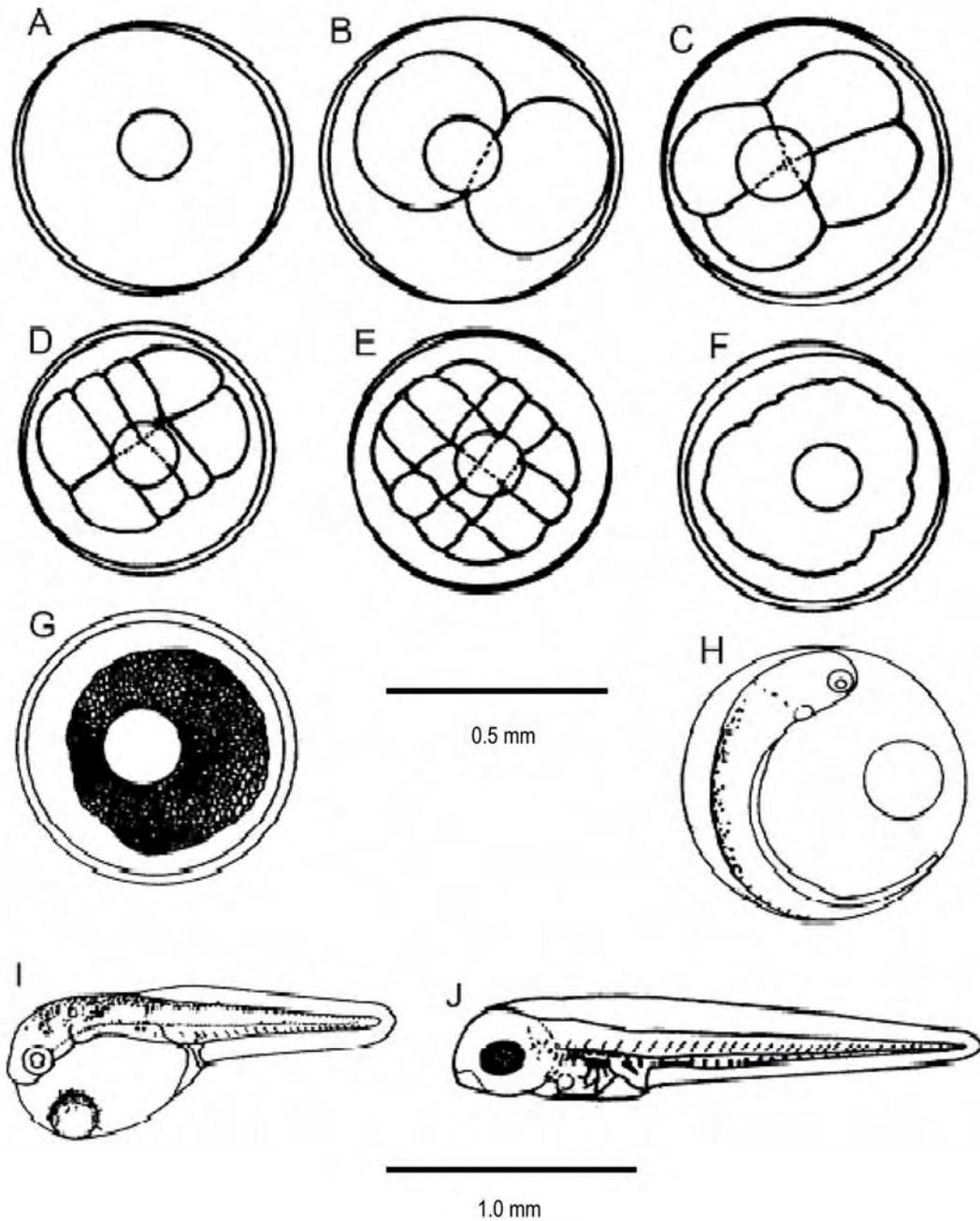


Figura 2. Desarrollo embrionario hasta fase de larva preflexión de *Eucinostomus dowii*. A) una célula, B) dos células, C) cuatro células, D) ocho células, E) 16 células, F) mórula inicial, G) mórula final, H) formación de las vesículas auditivas, I) eleutheroembrión, J) larva preflexión.

Lutjanus peru

A) Fase de Segmentación: Los embriones están envueltos en un huevo que presenta un diámetro promedio de 0.77 mm (0.73-0.83 mm de intervalo); un solo glóbulo de aceite con un diámetro promedio de 0.11 mm (0.11-0.12 mm de intervalo) y tienen un espacio perivitelino estrecho.

Esta fase comprende los siguientes estadios:

- a) Una célula: Después de la fertilización, el corión empieza a separarse de la membrana celular del cigoto, dejando el espacio perivitelino y el citoplasma fluye hacia un polo del cigoto (Fig. 3A). Veintiséis minutos después se distingue ligeramente un blastodisco.
- b) Dos células: A los cincuenta y dos minutos se lleva a cabo la primera segmentación meridional y divide al blastodisco en dos células de igual tamaño y con forma de lentejas (Fig. 3B).
- c) Cuatro células: Una hora y diez minutos después, se efectúa la segunda división, perpendicular a la primera, observándose que los dos primeros blastómeros se dividen en cuatro (Fig. 3C).
- d) Ocho células: Una hora y cuarenta y cinco minutos después, se da la tercera división, la cual es paralela a la primera, dando como consecuencia ocho células de igual longitud, aunque las cuatro células centrales son un poco más alargadas y menos anchas que las cuatro exteriores (Fig. 3D).
- e) Dieciséis células: Dos horas y cinco minutos más tarde, se da la cuarta división, paralela a la primera y da como consecuencia dieciséis células de tamaño semejante.
- f) Treinta y dos células: Dos horas y veinte minutos después, se da la quinta división, las células de la periferia del blastodermo son divididas meridionalmente y las células centrales horizontalmente.
- g) Mórula inicial: A las tres horas y cinco minutos después el número de capas de células, se incrementa de dos a tres en una cara lateral. El periblasto aun no se ha formado entre el blastodermo y el vitelo, cada célula entra en contacto directamente con el vitelo y aún no se ha formado el blastocele.

- h) Mórula final: A las tres horas y cuarenta y cinco minutos, cuatro capas de células se encuentran en la cara lateral del blastodermo. Se inicia la formación del periblasto marginal entre el blastodermo y el vitelo. No hay blastocele (Fig. 3E).
- i) Blástula inicial: A las cuatro horas y cincuenta y siete minutos, se observa el periblasto marginal separado, como si fuera a migrar hacia el exterior.
- j) Blástula final: A las cinco horas y treinta minutos, la parte inferior del blastodermo confluye hacia el centro del vitelo, así que adquiere la forma de un lente biconvexo (Fig. 3F).
- k) Gástrula inicial: A las ocho horas y treinta minutos, se inician los movimientos epibólicos, conformándose el blastocele.
- l) Gástrula media: A las seis horas y diecisiete minutos después de la fertilización, se da la invaginación. Se forma un anillo germinal por el engrosamiento del blastodermo.
- m) Gástrula final: A las diez horas y treinta minutos, apenas se observa la cubierta embrionaria.

B) Fase de Embrión: Comprende los siguientes estadios:

- n) Aparición del embrión: Doce horas y veinte minutos después de la fertilización, se da la aparición del embrión, en contraposición del embrión se observa el glóbulo de aceite.
- o) Formación de las vesículas ópticas: A las trece horas, los lados derecho e izquierdo de la cabeza, se engruesan y dan origen a las cápsulas ópticas (Fig. 3G).
- p) Cierre del blastoporo: A las catorce horas y cuarenta minutos, se observa el cierre del blastoporo y aparece la vesícula de Kupffers en el lado ventral de la cola, se empiezan a distinguir las primeras somitas.
- q) Segmentación del embrión: A las quince horas y veinticinco minutos, se distinguen las primeras somitas (Fig. 3H).
- r) Formación de las vesículas auditivas: A las dieciocho horas y diez minutos, en los costados laterales del cerebro medio, se distinguen los otolitos en las

cápsulas auditivas, también se observan doce somitas. Se inicia la pigmentación sobre la parte antero-dorsal del embrión y sobre el glóbulo de aceite.

- s) Previo a la eclosión: A las veinticinco horas y cuarenta minutos después de la fertilización, el número de somitas alcanza los 20, se observa la cola mas alargada y se distingue un gran número de pigmentos a lo largo de casi toda la región dorsal del embrión (Fig. 3I).

C) Fase de Eleuteroembrión

- t) Eleuteroembrión: Veintisiete horas después de la fertilización, han eclosionado el 100% de los eleuteroembriones y se observa el glóbulo de aceite en posición anterior proyectado hacia delante (Fig. 3J).
- u) Absorción del vitelo: A las treinta y nueve horas, se ha completado la absorción del vitelo, faltando aún el glóbulo de aceite. En el costado del cuerpo a la altura del miomero 14 se distingue un grupo de pigmentos a todo lo largo.

PERIODO LARVARIO

- v) Fase de Preflexión: A las cincuenta y ocho horas, los ojos se han pigmentado y se observa la boca abierta y el ano abierto (Fig. 3K).

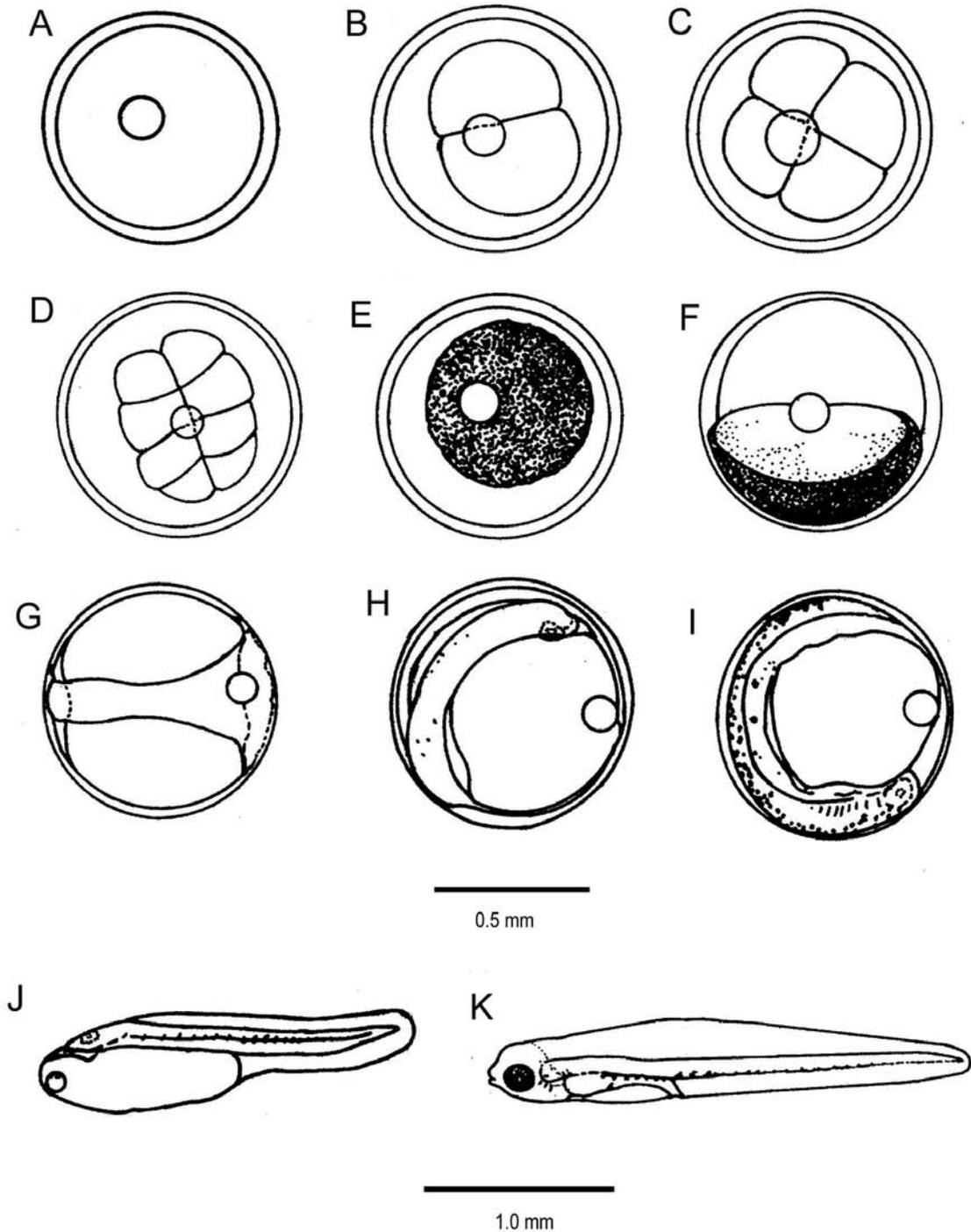


Figura 3. Desarrollo embrionario hasta fase de larva preflexión de *Lutjanus peru*.

A) una célula, B) dos células, C) cuatro células, D) ocho células, E) mórula final, F) blástula inicial, G) formación de las vesículas ópticas, H) segmentación del embrión, I) previo a la eclosión, J) eleutheroembrión, K) larva preflexión.

Paralabrax maculatofasciatus

A) Fase de Segmentación: Los embriones están envueltos en un huevo que presenta un diámetro promedio de 0.85 mm (0.84-0.86 mm de intervalo); un solo glóbulo de aceite, con un diámetro promedio de 0.16 mm (0.16-0.17 mm de intervalo) y un espacio perivitelino estrecho.

Esta fase se compone por los estadios siguientes:

- a) Una célula: Después de la fertilización, el corión empieza a separarse de la membrana celular del cigoto, dejando el espacio perivitelino y el citoplasma fluye hacia un polo del cigoto (Fig. 4A). Treinta y cinco minutos después se distingue ligeramente un blastodisco.
- b) Dos células: A los cuarenta minutos se lleva a cabo la primera segmentación meridional y divide al blastodisco en dos células de igual tamaño (Fig. 4B).
- c) Cuatro células: Cincuenta y cuatro minutos después, se efectúa la segunda división, perpendicular a la primera, observándose que los dos primeros blastomeros se dividen en cuatro blastomeros iguales en forma de gajos (Fig. 4C).
- d) Ocho células: Una hora y diez minutos después, se da la tercera división, la cual es transversal a la primera, dando como consecuencia ocho células, las cuatro centrales con la base en medio y mas angosta y las cuatro exteriores en forma de rosetas (Fig. 4D).
- e) Dieciséis células: Una hora y veintidós minutos mas tarde, se da la cuarta división, paralela a la primera y da como consecuencia dieciséis células (Fig. 4E).
- f) Treinta y dos células: Una hora y treinta minutos después, se da la quinta división, las células de la periferia del blastodermo son divididas meridionalmente y las células centrales horizontalmente.
- g) Mórula inicial: Tres horas y cinco minutos después el número de capas de células, se incrementa de dos a tres en una cara lateral. El periblasto aún no se ha formado entre el blastodermo y el vitelo, cada célula entra en contacto directamente con el vitelo y aún no se ha formado el blastocelo.

- h) Mórula final: A las tres horas y cuarenta minutos, cuatro capas de células se encuentran en la cara lateral del blastodermo. Se inicia la formación del periblasto marginal entre el blastodermo y el vitelo. No hay blastocelo.
- i) Blástula inicial: A las cuatro horas y quince minutos, se observa el periblasto marginal separado, como si fuera a migrar hacia el exterior (Fig. 4F).
- j) Blástula final: A las cinco horas y treinta minutos, la parte inferior del blastodermo confluye hacia el centro del vitelo, así que adquiere la forma de un lente biconvexo.
- k) Gástrula inicial: A las seis horas y quince minutos, se inician los movimientos epibólicos, conformándose el blastocelo (Fig. 4G).
- l) Gástrula media: A las seis horas y cuarenta y cinco minutos después de la fertilización, se da la invaginación. Se forma un anillo germinal por el engrosamiento del blastodermo.
- m) Gástrula final: A las siete horas y treinta minutos, apenas se observa la cubierta embrionaria.

B) Fase de Embrión: Comprende los siguientes estadios:

- n) Aparición del embrión: Ocho horas y treinta minutos después de la fertilización, se da la aparición del embrión, un extremo del embrión se engruesa y da origen a la cabeza, en contraposición del embrión se observa el glóbulo de aceite.
- o) Formación de las vesículas ópticas: A las nueve horas y cuarenta minutos, los lados derecho e izquierdo de la cabeza, se engruesan y dan origen a las cápsulas ópticas (Fig. 4H).
- p) Cierre del blastoporo: A las diez horas y cinco minutos, se observa el cierre del blastoporo y aparece la vesícula de Kupffers en el lado ventral de la cola. Aparece la pigmentación sobre la parte antero-dorsal del embrión y sobre el glóbulo de aceite (Fig. 4I).
- q) Segmentación del embrión: A las doce horas y quince minutos, se distinguen los primeros somitas.

- r) Formación de las vesículas auditivas: A las catorce horas y cincuenta minutos, en los costados laterales del cerebro medio, se observan los otolitos en las cápsulas auditivas y se distinguen doce somitas (Fig. 4J).
- s) Previo a la eclosión: A las diecinueve horas y quince minutos después de la fertilización, el número de somitas alcanza los 20, se observa la cola mas alargada y se distingue un grupo de pigmentos sobre la parte dorsal del embrión, a partir de la nuca hasta un tercio del cuerpo.

C) Fase de Eleuteroembrión

- t) Eleuteroembrión: Veintiuna horas después de la fertilización, han eclosionado el 100% de los eleuteroembriones y se observa el glóbulo de aceite en posición media. Sobre el costado del cuerpo se observan cuatro pigmentos dendríticos, el primero se encuentra a la altura de la nuca con prolongaciones dorsales; el segundo se encuentra a la altura de la parte media del saco vitelino; el tercero sobre el sincitio y presenta prolongaciones dorsales y en la parte inferior las dendritas se extienden en la base; el cuarto esta a la altura de los 2/3 del cuerpo del embrión y tiene dos centros dendríticos (Fig. 4K).
- u) Absorción del vitelo: A las sesenta y un horas, se ha completado la absorción del vitelo, faltando aún el glóbulo de aceite. En el costado del cuerpo a la altura del miomero 14 se distingue un grupo de pigmentos a todo lo largo (Fig. 4L).

PERIODO LARVARIO

- v) Fase de Preflexión: A las cincuenta y nueve horas, los ojos se han pigmentado y se observa la boca y el ano abierto (Fig. 4M).

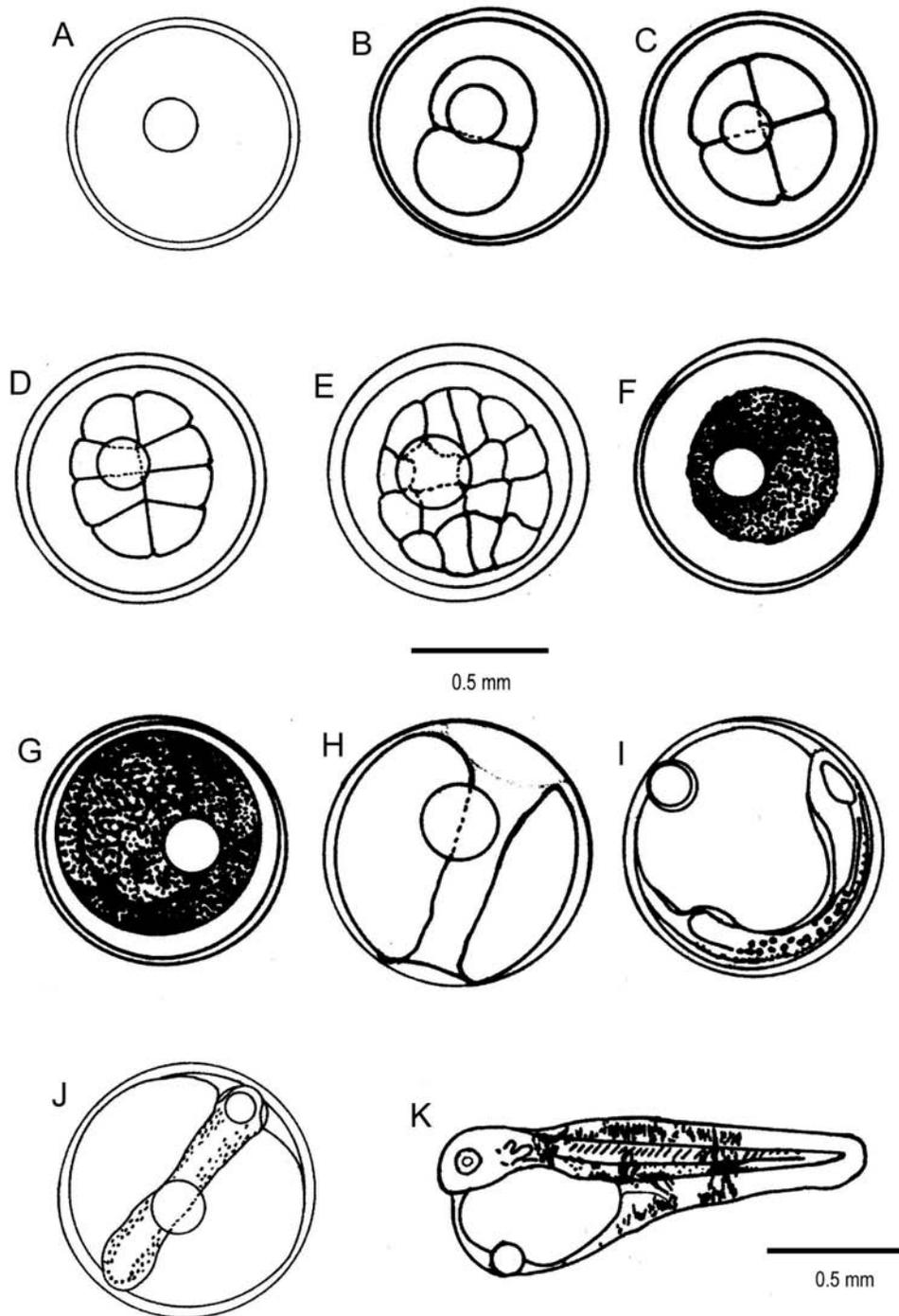


Figura 4. Desarrollo embrionario hasta fase de larva preflexión de *Paralabrax maculatofasciatus*. A) una célula, B) dos células, C) cuatro células, D) ocho células, E) 16 células, F) blástula inicial, G) gástrula inicial, H) formación de las vesículas ópticas, I) cierre del blastoporo, J) formación de las vesículas auditivas, K) eleutheroembrión, L) absorción de saco vitelino, M) larva preflexión. (ver sig. hoja)

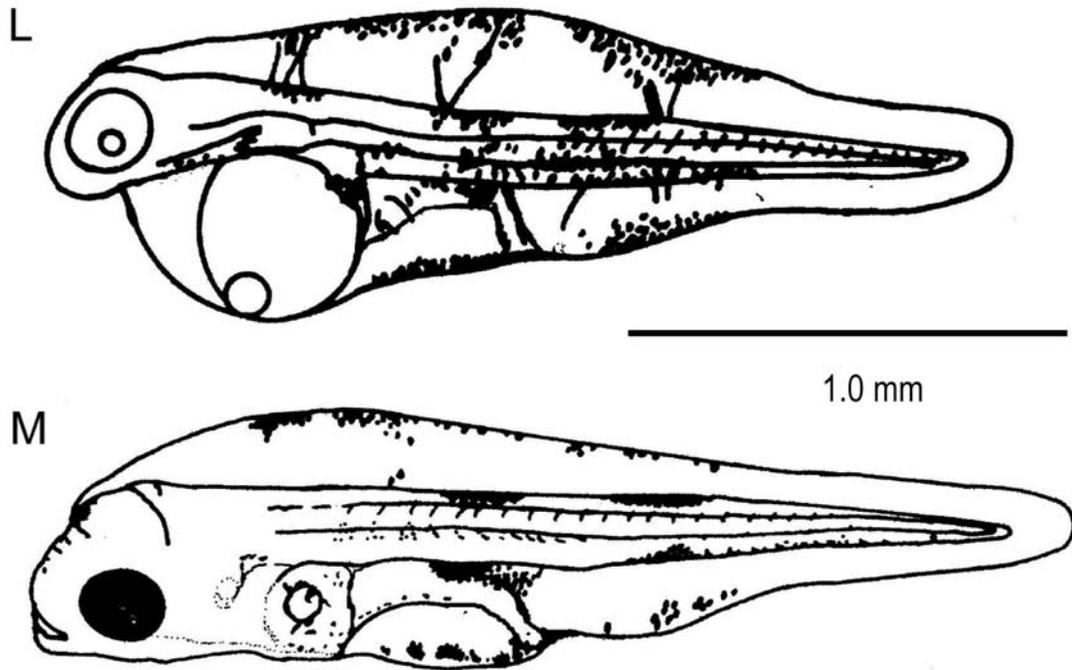


Figura 4 (Continuación)

Eugerres lineatus

En esta especie se logró obtener la secuencia del desarrollo de la fase de segmentación, información que faltaba en el trabajo de Ortíz-Galindo et al. (2008).

Así, se corroboró que las divisiones se dan de la misma forma que lo descrito para las otras especies de gerreidos (*Gerres cinereus* y *Eucinostomus dowii*), con los estadios de 2, 4, 8, 16 y 32 células, así como la mórula y la blástula con las mismas características.

5.2 OBTENCIÓN DE CARACTERES DE LA EMBRIOLOGÍA

De acuerdo con los resultados observados en la tabla 3, durante la fase de segmentación y de embrión, se observan diferencias en el diámetro promedio del huevo y el diámetro promedio del glóbulo de aceite. En el caso del diámetro del huevo, se observa que se conforman tres grupos: el primero constituido por *Paralabrax maculatofasciatus* y *Lutjanus peru*, huevo grande; el segundo por *Eugerres lineatus* y *Gerres cinereus*, huevo mediano; y el tercero con *Eucinostomus dowii*, huevo chico. Para el glóbulo de aceite, su diámetro promedio, permite reconocer dos grupos: el primero por *Paralabrax maculatofasciatus* y *Lutjanus peru*, glóbulo chico; y el segundo por las especies de gerreidos estudiadas *Eugerres lineatus*, *Gerres cinereus* y *Eucinostomus dowii*, glóbulo grande.

Tabla 3. Características del desarrollo embrionario de las especies de gerreidos, serránidos y lutjánidos.

Especie	Diámetro del huevo (mm)	Diámetro del glóbulo de aceite (mm)	Posición de glóbulo de aceite	del LN (mm) de Eleuteroembrión
<i>Gerres cinereus</i>	0.70	0.20	anterior	1.78
<i>Eucinostomus dowii</i>	0.63	0.20	media	1.56
<i>Eugerres lineatus</i>	0.69	0.19	media	1.05
<i>Lutjanus peru</i>	0.76	0.15	anterior	1.97
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i>	0.85	0.16	media	1.51

De acuerdo al desarrollo, en la fase de segmentación en el paso de dos células, en términos generales se observa un desarrollo similar en todas las especies. En el paso de ocho células, se distinguen diferencias en la forma de la tercera división de *Paralabrax maculatofasciatus*, *Lutjanus peru* y el resto de las especies de gerreidos descritos. Se observa una tendencia que va del arreglo de los blastómeros de *Paralabrax* que tienen un aspecto en forma de rosetas, hasta el de *Lutjanus* en el que se observan los cuatro blastómeros del centro más anchos que los cuatro de los extremos. Mientras que en el caso de los gerreidos, estos muestran blastómeros del mismo ancho.

En la fase de embrión, se distinguen diferencias con respecto a la pigmentación, en cuanto al tiempo en la aparición de los pigmentos y sobre qué región. En la especie *Lutjanus peru*, esta se da en un mayor tiempo (18h, 10 min) y sobre la parte media, mientras que en el resto de las especies, la pigmentación se presenta, en un tiempo más corto y sobre la parte anterodorsal. Para la fase de eleuteroembrión, se siguen observando diferencias en la pigmentación, ya que *Lutjanus peru*, sigue poco pigmentado, mientras que las dos especies de Gerreidae, muestran un gran número de pigmentos distribuidos sobre la parte dorsal. En cambio, *Paralabrax maculatofasciatus*, tiene otra pigmentación, ya que se distingue un pigmento dendrítico sobre la nuca, un par de pigmentos dendríticos en posición dorsal y ventral al notocordio a la altura de la parte media del sincitio y un par más con el mismo arreglo por atrás del ano. A la completa absorción del saco vitelino, en la fase de larva preflexión, las dos especies de Gerreidae, presentan una pigmentación similar, que consiste en una serie de melanóforos sobre la parte ventral de los miómeros, a partir del ano hasta el extremo posterior del notocordio. Debido a que las diferencias no son consistentes, ya que cambian con respecto al desarrollo, no se considera este carácter para el análisis cladístico.

Otro carácter importante durante esta fase, es la posición del glóbulo de aceite, encontrando que *Eucinostomus dowii* y *Paralabrax maculatofasciatus*, comparten la posición media, diferenciándose de *Gerres cinereus* y *Lutjanus peru*, ya que su posición es ligeramente anterior y posterior (Figs. 1D y 3D).

Siendo así, de acuerdo a los datos aportados por la embriología, se seleccionaron los siguientes caracteres: estadio ocho células; diámetro promedio del huevo; diámetro promedio del glóbulo de aceite; posición del glóbulo de aceite.

5.3 DESARROLLO ÓSEO

Se obtuvo el desarrollo óseo de una especie de la familia Serranidae (*Paralabrax maculatofasciatus*), a partir de experiencias en el laboratorio; del trabajo de Ortiz-Galindo et al. (2008) se obtuvieron los cambios durante el desarrollo óseo para *Eugerres lineatus* desarrollados en el laboratorio y se complementó con material de campo; en el caso de *Eucinostomus dowii*, al poder reconocer la especie con material de campo, se logró hacer la descripción de los cambios durante el desarrollo larvario hasta su transformación al juvenil; en los casos de *Diapterus brevirostris* y *Gerres cinereus* se lograron describir los cambios óseos de los periodos juvenil y adulto.

A) *Paralabrax maculatofasciatus*

Con base en ejemplares desarrollados en laboratorio, es posible hacer una descripción detallada de la formación de los elementos de las regiones hioidea y branquial, así como el desarrollo de los esqueletos axial y apendicular.

REGIÓN HIOIDEA Y BRANQUIAL (Tabla 3)

En la fase de eleuteroembrion, a los 2.5 mm LN (longitud notocordal), en las regiones hioidea y branquial, aún no se distinguen branquiespinas ni radios branquióstegos.

A partir del inicio de la fase de preflexión (2.2 mm LN), se distinguen los elementos de estas regiones, en la región hioidea se distinguen el interhial, el epihial, el ceratohial y el hipohial en forma cartilaginosa, sin que haya ningún radio branquióstego. En la región branquial, el basibranchial está unido al glosohial, del cual en su parte anterior se originan tres arcos faríngeos, constituidos por los hipobranquiales, los ceratobranquiales y los epibranchiales; el cuarto arco faríngeo se origina del basibranchial posterior, este tiene forma de V y está constituido por el hipobranquial y el ceratobranquial.

A los 4.5 mm LP (longitud patrón), se hacen evidentes seis radios branquióstegos sobre el cerato-epihial. A los 5.3 mm de LP, en la región hioidea se osifican los elementos y se presentan siete radios branquióstegos, mientras que en la región branquial se observan siete branquiespinas sobre el ceratobranquial del primer arco faríngeo.

A los 9.4 mm de LP, se observan siete radios branquióstegos en la región hioidea y 9 branquiespinas sobre el ceratobranquial del primer arco faríngeo.

Cuando se alcanzan los 13.9 mm de LP, existen sobre la rama inferior 11 branquiespinas, el número registrado para adultos. A 19.3 mm de LP ya no se observa ningún otro cambio con respecto al número de branquiespinas y radios branquióstegos.

Tabla 4. Datos merísticos de radios branquióstegos y branquiespinas de larvas y juveniles de *Paralabrax maculatofasciatus*, obtenidos en laboratorio. H, hipobranquial; C, ceratobranquial; E, epibranquial.

LN o LP mm	Radios branquióstegos	Branquiespinas			Total
		H	C	E	
2.2*					
2.4*					
2.5					
2.8					
3.0					
3.7					
4.1					
4.2					
4.4					
4.5	6	-	-	-	
4.8	6	-	-	-	
5.0	6	-	-	-	
5.3	7	2	7	1	10
5.4a	7	1	5	0	6
5.4b	7	0	7	0	7
5.6	7	0	5	0	5
5.9	7	0	7	0	7
6.9	7	0	9	2	11
9.4	7	2	9	3	14
9.8a	7	1m	9	3m	13
9.8b	7	3	10	2	15
11.1	7	1m	8	3m	12
12.8	7	2	9	3	14
12.9	7	2	9	3	14
13.3	7	3	9	3	15
13.9	7	3	10	4	17
14.1	7	3	10	4	17
19.3	7	3	10	4	17

La línea discontinua marca la división entre las larvas y los juveniles.

* LN, longitud notocordal

ESQUELETO AXIAL (Tabla 5)

De acuerdo a lo que se observa en la tabla 5, los centros vertebrales se hacen evidentes en el periodo larvario a partir de los 4.4 mm LN y constituyen 10 centros vertebrales precáudales y 14 caudales. En el periodo juvenil, a los 9.4 mm LP se osifican completamente los arcos neurales y los hemales, al igual que las espinas neurales y hemales. Mas adelante, a los 13.9 mm de LP, se osifican completamente los centros vertebrales.

ESQUELETO APENDICULAR (Tabla 5)

Aleta Dorsal: En el periodo larvario a los 5.3 mm LP, se hacen evidentes las espinas y radios de la aleta dorsal, observándose una fórmula de III,6, posteriormente a los 6.9 mm LP se completa la formación de los elementos de esta aleta, al presentar una fórmula de X,13.

Aleta Anal: Al igual que en la dorsal, desde los 5.28 mm de LP y aún en el periodo larvario se hacen evidentes III,7 espinas y radios, que es la cuenta que presentan los adultos.

Aleta Caudal: En el caso de los radios de la aleta caudal, en el periodo larvario, a los 4.5 mm LP se hacen evidentes 5+4 (dorsal+ventral) radios primarios y 5+3 procurrentes. En el caso de los radios primarios, la cuenta se completa a los 5.9 mm LP, mientras que los procurrentes a los 9.4 mm LP, talla correspondiente aún al periodo larvario.

Otro evento a destacar es el desarrollo de los soportes de la aleta caudal, durante el periodo larval a partir de los 4.2 mm LN se observan tres elementos cartilagosos (pHi, Hi1, 2), posteriormente a los 4.5 mm LP se hacen evidentes los seis elementos cartilagosos (pHi, Hi1,2, 3, 4, 5). A lo largo de todo el desarrollo larvario y en el periodo juvenil no se observa ninguna fusión de los soportes, hasta los 48.6 mm LP se mantienen estos elementos separados (PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5).

Aletas Pectorales: En el caso de esta aleta, en el periodo larvario a los 4.8 mm LP se observan 8 radios, posteriormente a los 5.9 mm LP se completa la cuenta merística de 16.

Aletas Pélvicas: Los radios hacen su aparición, en el periodo larvario a partir de los 5.4 mm LP, en esta talla puede haber organismos con una sola espina y sin radios y otros con la formula completa de I,5.

Tabla 5. Datos merísticos de larvas y juveniles de *Paralabrax maculatofasciatus*, obtenidos en laboratorio. LP, longitud patrón; prim., radios primarios; proc., radios procurrentes.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
2.2*									
2.4*									
2.5									
2.8									
3.0									
3.7									
4.1									
4.2									PHi, Hi 1,2
4.4							10	14	PHi, Hi 1, 2, 3, 4
4.5			5+4	4+3			10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
4.8			5+3	4+3	8		10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
5.0			5+4	5+3			10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
5.3	VIII,14	II,8	7+6	0	8		10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
5.4a	III,7	II,7	8+7	0	4	I,0	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
5.4b	III,8	II,8	8+7	0	0	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
5.6	III,9	II,9	8+7	6+5	0	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
5.9	X,13	III,7	9+8	6+5	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
6.9	X,14	III,7	9+8	7+7	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
9.4	X,13	II,4	9+8	9+9	17	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
9.8	X,14	III,7	9+8	9+9	17	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
11.1	X,15	III,7	9+8	9+9	15	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
12.8	X,14	III,7	9+8	8+9	15	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
12.9	X,14	III,7	9+8	10+9	15	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
13.3	X,14	III,7	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
13.9	X,14	III,7	9+8	9+8	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
14.1	X,13	III,7	9+8	9+9	17	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
15	X,14	III,7	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
17.5	X,14	III,7	9+8	10+11	17	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
19.3	IX,14	III,7	9+8	10+10	15	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
20.1	X,14	III,7	9+8	11+10	17	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
23.7	X,14	III,7	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
24.6	X,14	III,7	9+8	10+12	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
27.7	X,14	III,7	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
28.2	X,14	III,7	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
37.9	X,13	III,7	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
41.6a	X,14	III,7	9+8	12+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
41.6b	X,14	III,7	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
48.6	X,14	III,7	9+8	8+9	17	I,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5

La línea discontinua marca la división entre las larvas y los juveniles.

* LN, longitud notocordal

B) *Eugerres lineatus*

La descripción del desarrollo del esqueleto axial y apendicular, toma como base el trabajo de laboratorio previo de Ortíz-Galindo et al. (2008), en el cual se describe el periodo larvario hasta su transformación al juvenil en un intervalo de 3.5 mm LN hasta los 29.7 mm LP. El resto de las tallas (26.5 a 53.35 mm LP) se obtienen a partir de ejemplares recolectados en el campo.

ESQUELETO AXIAL (Tabla 6)

La diferenciación y osificación de las vértebras se detecta a los 4.9 mm LP, con una cuenta de 10 centros vertebrales precáudales y 14 caudales. A los 7.3 mm LP se han osificado todos los arcos neurales y hemales, al igual que la mayor parte de las espinas neurales y hemales, excepto las dos últimas hemales que se mantienen cartilaginosas y autógenas; del segundo al décimo arco hemal se observan costillas pleurales osificadas. En el periodo juvenil, a los 13.9 mm LP las dos últimas espinas hemales se osifican.

ESQUELETO APENDICULAR (Tabla 6)

Aleta Dorsal: A los 4.3 mm LP en el periodo larvario, se inicia la formación de los radios con nueve elementos. Posteriormente en este mismo periodo de desarrollo, a los 7 mm LP se completa la cuenta merística de IX,10.

Aleta Anal: El desarrollo de la anal se inicia en el periodo larvario a los 4.3 mm LP y el desarrollo de II,i,8 se completa en el periodo juvenil a los 10 mm LP.

Aleta Caudal: En la aleta caudal, el desarrollo se inicia en el periodo larvario a los 3.5 mm LN, con la observación de 6+5 radios primarios; los radios procurrentes se hacen evidentes a los 3.6 mm LN, con un solo elemento ventral (0+1). En el caso de los radios primarios, la cuenta merística se completa en el periodo larvario a los 7.3 mm LP, con un total de 9+8, mientras que los radios procurrentes se completan en el periodo juvenil a los 10 mm LP.

Con respecto a los soportes de la aleta caudal, en el periodo larvario a los 3.4 mm LN se observan cuatro elementos cartilagosos (PHi, Hi1, 2, 3). A partir de los 3.6 mm LP se completan los seis elementos cartilagosos (PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5), éstos se mantienen separados hasta el periodo juvenil a los 10 mm LP, talla en la cual se fusiona el Hipural 1 y el Hipural 2, quedando la evidencia de un foramen Hi1-2(for). Posteriormente, a los 26.7 mm LP se inicia la fusión de los hipurales 3 y 4, dejando también un foramen Hi3-4(for). A los 36.8 mm LP se completa la fusión de los hipurales 3 y 4 (Hi3-4) y a los 48.3 mm la de los hipurales 1 y 2 (Hi1-2).

Aletas Pectorales: En el caso de esta aleta, en el periodo larvario a los 7.0 mm LP se observan 15 radios.

Aletas Pélvicas: Los radios hacen su aparición en el periodo larvario a partir de los 7.0 mm LP con la fórmula completa de I,5.

Tabla 6. Datos merísticos de larvas y juveniles de *Eugerres lineatus*, obtenidos en laboratorio y campo.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud	Caud.	
3.5*	-	-	6+5	-	-	-			PHi, Hi1,2, 3
3.6a*	-	-	6+5	-	-	-			PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
3.6b*	-	-	8+7	0+1	-	-			PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
3.7*	-	-	-	-	-	-			PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
4.3	9	II,8	8+7	0+2	-	-	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
4.6	IV,9	II,8	8+8	1+3	-	-	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
4.9	VIII,9	II,8	8+7	0+2	-	-	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
6.8	**	II,i,7	9+7	9+8	-	-	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
7	IX,10	II,i,7	**	**	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
7.3	IX,10	II,i,7	9+8	9+7	13	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
10	IX,10	II,i,8	9+8	10+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
11.5	IX,10	II,i,8	9+8	10+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
12	X,10	II,i,8	9+8	10+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
12	IX,10	II,i,8	8+8	9+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
13	IX,10	II,i,8	9+8	10+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
13.8	IX,10	II,i,7	8+8	10+9	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
13.9	IX,10	II,i,8	9+8	10+10	14	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
15	X,9	II,i,8	9+8	10+8	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
16.2	X,9	II,i,7	9+8	10+9	14	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
17.3	IX,9	II,i,8	9+8	10+8	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
18	IX,10	II,i,8	9+8	10+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
20.5	IX,10	II,i,8	9+8	9+8	14	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
21.3	IX,10	II,i,8	9+8	10+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
21.8	IX,10	II,i,8	9+8	9+8	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
22.2	IX,10	II,i,8	9+8	10+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
24.1	IX,10	II,i,8	9+8	10+9	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
29.7	IX,10	II,i,8	9+8	10+9	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
26.5	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3, 4, 5
26.7	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3- 4(for), 5
32.5	IX,10	III,8	9+8	11+9	16	1,5	10	14	PHi, Hi1- 2(for), 3- 4(for), 5
36.8	IX,10	III,8	9+8	11+10	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
40.3	IX,10	III,8	9+8	9+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
47.7	IX,10	III,8	9+8	9+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
48.3	IX,10	III,8	9+8	9+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
49.6	IX,10	III,8	9+8	9+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
50.0	IX,10	III,8	9+8	9+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
51.1	IX,10	III,8	9+8	9+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
53.35	IX,10	III,8	9+8	10+8	16	1,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5

* LN, Longitud Notocordal;

La línea discontinua separa a las larvas de los juveniles.

La línea fragmentada divide el material de laboratorio (Ortiz-Galindo *et al.*, 2008) de el de campo.

**ejemplares dañados

C) *Eucinostomus dowii*

En este caso, la descripción del desarrollo del esqueleto axial y apendicular, se basa en el material recolectado en el campo. El reconocimiento de esta especie con el resto de los gerreidos con fórmula anal III,7 (*Eucinostomus* spp. y *Gerres cinereus*), es posible por la heterocronia del desarrollo de los soportes de la aleta anal, ya que esta especie se distingue porque en las tallas de 4.8 mm LP aun se observa que se están fusionando los radiales proximales y distales de los pterigióforos 1 y 2.

ESQUELETO AXIAL (Tabla 7)

Los 10 centros vertebrales precáudales y 14 caudales se distinguen desde el periodo larvario a los 4.8 mm LP. A los 5.0 mm LP se inicia la osificación de las espinas hemales y neurales. De acuerdo al material con que contamos, hasta los 19.4 mm LP correspondiente al periodo juvenil se osifican los arcos neurales y hemales, así como los centros vertebrales.

ESQUELETO APENDICULAR (Tabla 7)

Aleta Dorsal: A los 4.8 mm LP en el periodo larvario, se completa la cuenta merística de IX,10.

Aleta Anal: El desarrollo de la anal, se inicia en el periodo larvario a los 4.8 mm LP, con una cuenta de II,i,7 que corresponde al adulto.

Aleta Caudal: En la aleta caudal, a los 4.8 mm LP ya se ha completado la cuenta de 9+8 radios primarios y se observan 5+5 radios procurrentes; En el caso de los radios procurrentes, la cuenta de 12+12 se completa a los 8.9 mm LP en el periodo juvenil.

Con respecto a los soportes de la aleta caudal, a los 4.8 mm LP en el periodo larvario se observan el parahipural y los cinco hipurales sin ninguna fusión (PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5), posteriormente a los 7.9 mm LP existe la evidencia de una ranura entre los hipurales 3 y 4 (PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5), más adelante en el periodo juvenil a los 12.5 mm LP, se observa también una ranura entre los hipurales 1 y 2 (PHi, Hi1-2(ran), 3-4(ran), 5). A una talla mayor (22.8 mm LP) se completa la fusión de los hipurales 3 y 4

y entre los hipurales 1 y 2 solo queda la evidencia de un foramen (PHi, Hi1-2(for), 3-4,5). Esta condición se mantiene invariable hasta los 95.7 mm LP.

Aletas Pectorales: En el caso de estas aletas, en el periodo larvario a los 4.8 mm LP se observan 10 radios, posteriormente a los 7.9 mm LP se completa la cuenta merística de 15.

Aletas Pélvicas: A partir de los 4.8 mm, los organismos ya tienen la cuenta completa de 1,5.

Tabla 7. Datos merísticos de larvas y juveniles de *Eucinostomus dowii*, obtenidos en campo.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
4.8	IX,10	II,i,7	9+8	5+5	10	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
5.0	IX,10	III,7	9+8	5+4	10	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
7.9	IX,10	III,7	9+8	9+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
8.1	IX,10	III,7	9+8	9+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
8.2	IX,10	III,7	9+8	9+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
8.8a	IX,10	III,7	9+8	10+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
8.8b	IX,10	III,7	9+8	11+9	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
8.9a	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
8.9b	IX,10	II,i,7	9+8	10+10	14	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
10.08	IX,10	III,7	9+8	10+10,	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
10.1	IX,10	III,7	9+8	10+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3-4(ran), 5
12.5	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(ran), 3-4(ran), 5
12.9	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(ran), 5
13.1	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(ran), 5
13.3	IX,10	II,i,7	9+8	12+12,	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(ran), 5
13.6	IX,10	II,i,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(ran), 5
19.4	IX,10	III,7	9+8	10+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
21.9	IX,10	III,7	9+8	11+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
22.8	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
26.8	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
27.2	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
28.5	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for),3-4, 5
29.7	IX,10	III,7	9+8	12+13	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for),3-4, 5
37.2	IX,10	III,7	9+8	11+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
39.6	IX,10	III,7	9+8	10+11	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
40	IX,10	III,7	9+8	10+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
40.6	IX,10	III,7	9+8	12+12	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
62.8	IX,10	III,7	9+8	11+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
65.6	IX,10	III,7	9+8	11+11	14	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
73.3	IX,10	III,7	9+8	11+11	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for),3-4, 5
85.1	IX,10	III,7	9+8	11+11	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for),3-4, 5
94.5	IX,10	III,7	9+8	11+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for),3-4, 5
95.3	IX,10	III,7	9+8	11+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for),3-4, 5
95.7	IX,10	III,7	9+8	11+10	15	1,5	10	14	PHi, Hi1-2(for),3-4, 5

La línea discontinua separa a las larvas de los juveniles

D) *Diapterus brevirostris*

En este caso, la descripción del desarrollo del esqueleto axial y apendicular en juveniles y adultos, se basa en el material recolectado en el campo. El reconocimiento de esta especie con el resto de los gerreidos con fórmula anal III,8 (*Diapterus* y *Eugerres*) y con la presencia de dientes caniniformes en la placa faringea inferior a los 19.4 mm LP, a diferencia de la especie *Eugerres lineatus*, que a esa talla ya presenta dientes papiliformes en la placa faringea, de acuerdo a Ortíz-Galindo *et al.* (2008).

ESQUELETO AXIAL (Tabla 8)

A partir de la talla de 19.4 mm LP se observan perfectamente osificadas 10 vértebras precaudales y 14 caudales.

ESQUELETO APENDICULAR (Tabla 8)

Aleta Dorsal: Desde los 19.4 mm LP en el periodo juvenil se observa la fórmula dorsal de IX,10.

Aleta Anal: A la misma talla de 19.4 mm LP, la aleta anal del juvenil se caracteriza por presentar una fórmula de III,8 que corresponde al adulto.

Aleta Caudal: En la aleta caudal, el juvenil de 19.4 mm LP presenta una cuenta de 9+8 radios primarios y 10+9 radios procurrentes. Esta cuenta puede variar a lo largo del desarrollo (19.4-69 mm LP) de 10-11+9-10. En el caso de los soportes de la aleta caudal, a los 19.4 mm LP en el periodo juvenil se observa el parahipural y el hipural 5, además se distingue un foramen entre los hipurales 1 y 2, así como los hipurales 3 y 4, que queda como evidencia de la fusión de dichos hipurales. Posteriormente, a los 44.6 mm LP se ha completado la fusión de los hipurales 1-2 y 3-4, que es la condición final.

Aletas Pectorales: En el caso de estas aletas, a lo largo de todo el intervalo de desarrollo descrito, se mantiene el número de 16 radios.

Aletas Pélvicas: Desde los 19.4 hasta los 69 mm LP se mantuvo la cuenta de I,5.

Tabla 8. Datos merísticos de juveniles y adultos de *Diapterus brevirostris*, obtenidos en campo.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aleta pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
19.4	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
21.1	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
21.6	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
21.7	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
23.1	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
24.2	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for), 5
29	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4(for peq.), 5
44.6	IX,10	III,8	9+8	10+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
50.2	IX,10	III,8	9+8	11+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
57.2	IX,10	III,8	9+8	10+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
61.3	IX,10	III,8	9+8	10+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
61.9	IX,10	III,8	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
62.5	IX,10	III,8	9+8	11+10	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5
69	IX,10	III,8	9+8	11+9	16	I,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5

E) *Gerres cinereus*

En este caso, la descripción del desarrollo del esqueleto axial y apendicular en juveniles y adultos, se basa en el material recolectado en el campo. El reconocimiento de esta especie con el resto de los gerreidos con fórmula anal III,7 (*Gerres* y *Eucinostomus*) y por el número de radios procurrentes en el soporte de la aleta caudal, ya que *Gerres cinereus* tiene de 8-9+8 a diferencia de las especies de *Eucinostomus* que presenta de 10-11+10, con base a lo establecido por De La Cruz Agüero (2001).

ESQUELETO AXIAL (Tabla 9)

A la talla de 53.3 mm LP hay 10 vértebras precaudales y 14 caudales.

ESQUELETO APENDICULAR (Tabla 9)

Aleta Dorsal: A partir de los 53.3 y hasta los 61.6 mm LP se observa la fórmula dorsal de IX,10.

Aleta Anal: Desde la talla de 53.3 mm LP, la aleta anal tiene la fórmula de III,8.

Aleta Caudal: En el intervalo descrito (53.3-61.6 mm LP) en los soportes de esta aleta se observa lo siguiente: el parahipural; un foramen entre los hipurales 1 y 2; los hipurales 3 y 4 están completamente fusionados; hipural 5.

Aletas Pectorales: A lo largo de todo el intervalo de desarrollo descrito, existen 15 radios.

Aletas Pélvicas: A partir de los 53.3 mm LP hay una fórmula de I,5 y esta cuenta no varía hasta los 61.6 mm LP.

Tabla 9. Datos merísticos de juveniles y adultos de *Gerres cinereus*, obtenidos en campo.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
53.3	IX,10	III,7	9+8	8+8	15	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
57.1	IX,10	III,7	9+8	9+8	15	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
60	IX,10	III,7	9+8	9+8	15	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5
61.6	IX,10	III,7	9+8	9+8	15	I,5	10	14	PHi, Hi1-2(for), 3-4, 5

5.4 OBTENCIÓN DE CARACTERES MERÍSTICOS Y DEL DESARROLLO ÓSEO

Con la información obtenida de los desarrollos osteológicos de las especies *Paralabrax maculatofasciatus*, *Eugerres lineatus*, *Eucinostomus dowii*, *Diapterus brevirostris* y *Gerres cinereus* y complementadas con los datos del resto de las especies estudiadas: *Lobotes pacificus* (Tabla 10); *Lutjanus peru* (Tabla 11); *Pentaprion longimanus* (Tabla 12) y *Ulaema lefroyi* (Tabla 13), se construyeron las tablas 14, 15 y 16 y en ellas se resume la información de los datos merísticos de las regiones faríngea y hioidea, así como del esqueleto axial y apendicular de las especies estudiadas. Con esta información, seleccionamos los caracteres que se definen en los periodos larvario y juvenil.

Tabla 10. Cuentas merísticas de juveniles y adultos de *Lobotes pacificus*, obtenidos en campo.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
29.5	XII,14	III,11	9+8	4+4	16	1,5	11	13	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
38.2	XII,15	III,10	9+8	4+4	16	1,5	11	13	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
49.5	XII,15	III,11	9+8	4+4	16	1,5	11	13	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
123	XII,14	III,10	9+8	4+4	16	1,5	11	13	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
197	XII,15	III,11	9+8	4+4*	16	1,5	11	13	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
230	XII,15	III,11	9+8	4+4	16	1,5	11	13	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
241	XII,15	III,11	9+8	4+4	16	1,5	11	13	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5

Tabla 11. Datos merísticos de juveniles y adultos de *Lutjanus peru*, obtenidos en campo.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
74.15	X,12	III,8	9+8	10+10	17	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
147	XI,12	III,8	9+8	10+11	16	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
158	XI,12	III,8	9+8	9+9	16	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
167	XI,12	III,8	9+8	9+9	18	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5
213	XI,12	III,8	9+8	10+11	17	1,5	10	14	PHi, Hi1, 2, 3, 4, 5

Tabla 12. Datos merísticos de juveniles y adultos de *Pentaprion longimanus*.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
45.6	IX,15	V,13	9,8	11,10	16?	1,5	10	14	PHi-1(for)-2(for), 3-4, 5-ur1-ur2
48.4	IX,15	V,13	9,8	11,11	16	1,5	10	14	PHi-1(for)-2(for), 3-4, 5-ur1-ur2

Tabla 13. Datos merísticos de un juvenil de *Ulaema lefroyi*.

LP (mm)	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aleta pélvicas	Vértebras		Soportes Caudal
			prim.	proc.			Precaud.	Caud.	
91.9	IX,10	II,8	9+8	11+10	14	1,5	10	14	PHi, Hi1-2, 3-4, 5, Ur1-2

En el periodo larvario, se definen los caracteres: Número de vértebras precaudales, caudales; número de radios branquióstegos; presencia de cartílagos radiales distales en los soportes de la aleta caudal; número de elementos en la aleta anal; número de elementos de la aleta dorsal.

En el número de vértebras precaudales y caudales, se observan dos grupos claramente diferenciados: el primero conformado por las especies de *Paralabrax maculatofasciatus*, *Lutjanus peru*, *Eugerres lineatus*, *Diapterus brevirostris*, *Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii*, *Ulaema lefroyi*, *Pentaprion longimanus* y *Parequula melbournensis*, ya que todas ellas tienen 10 vértebras precaudales y 14 caudales, haciendo un total de 24; el segundo por *Lobotes pacificus*, aunque el número también es de 24 su distribución es diferente, ya que presentan 11 vértebras precaudales y 13 caudales (Tabla 14).

El número de radios branquióstegos, también presenta dos grupos: el primero integrado por las especies con siete, que son *Paralabrax maculatofasciatus* y

Lutjanus peru y el segundo por las especies de *Lobotes pacificus* y el resto de los guerreidos, que presentan seis (Tabla 15).

Los cartílagos radiales distales, están ausentes en las especies de *Paralabrax maculatofasciatus*, *Lutjanus peru* y *Lobotes pacificus*, pero sí se presentan en las especies de guerreidos estudiadas *Eugerres lineatus*, *Diapterus brevirostris*, *Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii*, *Ulaema lefroyi* y *Pentaprion longimanus*.

En el número de elementos de la aleta anal, se distinguen seis grupos: el primero constituido por las especies *Paralabrax maculatofasciatus*, *Gerres cinereus* y *Eucinostomus dowii*, que presentan una fórmula de II,i-III,7; el segundo por *Ulaema lefroyi* con II,8; el tercero por *Lutjanus peru*, *Eugerres lineatus* y *Diapterus brevirostris*, con una fórmula de II,i-III,8; el cuarto por *Lobotes surinamensis* con III,10-11; el quinto de *Parequula melbournensis* con III,16-18; y el sexto con V,13 que corresponde a *Pentaprion longimanus* (Tabla 16).

Tabla 14. Elementos de la columna vertebral y soportes de la aleta caudal de juveniles y adultos de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas.

Especie	Vértebras		Soportes Caudal
	precaud.	caud.	
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i> ¹	10	14	No hay fusión
<i>Lutjanus peru</i> ²	10	14	No hay fusión
<i>Lobotes pacificus</i> ^{2,4}	11	13	No hay fusión
<i>Eugerres lineatus</i> ^{2,5}	10	14	Hi1-2(for), 10 mm; 1-2, 48.3 mm LP Hi3-4(for), 26.7 mm; 3-4, 36.8 mm LP
<i>Diapterus brevirostris</i> ²	10	14	Hi1-2(for), 19.4 mm; 1-2, 44.6 mm LP Hi3-4(for), 19.4 mm; 3-4, 44.6 mm LP
<i>Gerres cinereus</i> ²	10	14	Hi1-2(for), 53.3 mm LP Hi3-4, 53.3 mm LP
<i>Eucinostomus dowii</i> ²	10	14	Hi3-4(ran), 7.94 mm; 3-4(for), 19.4 mm; 3-4, 22.8 mm LP Hi1-2(ran), 12.5 mm; 1-2(for), 12.9 mm LP
<i>Ulaema lefroyi</i> ³	10	14	Hi1-2, 91.9 mm LP Hi3-4, 91.9 mm LP Ur1-2, 91.9 mm LP
<i>Pentaprion longimanus</i> ³	10	14	Hi1-2(for), 45.6 mm LP Hi3-4, 45.6 mm LP
<i>Parequula melbournensis</i> ⁶	10	14	No hay información-

¹ Obtenidos en laboratorio² Obtenidos en campo³ Material prestado por la Colección Ictiológica del CICIMAR⁴ Material prestado por la Colección Nacional de Peces del IBUNAM⁵ Ortiz-Galindo et al., 2008⁶ Miskiewicz y Trnski, 1998

Tabla 15. Formación de las regiones hioidea y faringea de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. E: epibranchiales; C: ceratobranchiales; H: hipobranchiales; T: total.

Especie	LP mm	Radios branquióstegos	LP mm	Branquiespinas			
				E	C	H	T
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i> ¹	4.5	7	13.9	3	10	4	17
<i>Lutjanus peru</i> ²	74.2	7	74.2	5	14	3	22
<i>Lobotes surinamensis</i> ^{2,4}	29.5	6	29.5	2	10	3	17
<i>Eugerres axillaris</i> ^{2,5}	4.3	6	7.0	2	10-12	2	14-16
<i>Diapterus brevirostris</i> ²	19.4	6	19.4	3	8	3	14
<i>Gerres cinereus</i> ²	53.3	6	53.3	2	10	3	15
<i>Eucinostomus dowii</i> ²	4.8	6	8.9	2	8	2	12
<i>Ulaema lefroyi</i> ³	91.9	6	*				
<i>Pentaprion longimanus</i> ³	45.6	6	*				
<i>Parequula melbournensis</i> ⁶	**	-	**	-	-	-	

¹ Obtenidos en laboratorio

² Obtenidos en campo

³ Material prestado por la Colección Ictiológica del CICIMAR

⁴ Material prestado por la Colección Nacional de Peces del IBUNAM

⁵ Ortíz-Galindo et al., 2008

⁶ Miskiewicz y Trnski, 1998

* No se pudieron observar por no poder hacer la disección del material biológico

**No disponible en la bibliografía

Tabla 16. Elementos de las aletas pares e impares de juveniles y adultos de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidis y guerreidos estudiadas.

Especie	Aleta dorsal	Aleta anal	Aleta caudal		Aletas pectorales	Aletas pélvicas
			prim.	proc.		
<i>Paralabrax maculatofasciatus</i> ¹	IX-X,13-14	III,7	9+8	10-12+9-12	16-17	1,5
<i>Lutjanus peru</i> ¹	X-XI,12	III,8	9+8	10+10	16-18	1,5
<i>Lobotes surinamensis</i> ^{2,4}	XII,14-15	III,10-11	9+8	4+4	16	1,5
<i>Eugerres axillaris</i> ^{2,5}	IX,10	II,i-III,8	9+8	9-11+8-10	14-16	1,5
<i>Diapterus brevirostris</i> ²	IX,10	II,i-III,8	9+8	10-11+9-10	16	1,5
<i>Gerres cinereus</i> ²	IX,10	III,7	9+8	8-9+8	15	1,5
<i>Eucinostomus dowii</i> ²	IX, 10	II,i-III,7	9+8	10-12+10-13	14-15	1,5
<i>Ulaema lefroyi</i> ¹	IX,10	II,8	9+8	11+11	14	1,5
<i>Pentaprion longimanus</i> ⁴	IX,15	V,13	9+8	11+10-11	16	1,5
<i>Parequula melbournensis</i> ⁶	IX,16-17	III,16-18	9+8	No hay información	14-15	1,5

¹ Obtenidos en laboratorio² Obtenidos en campo³ Material prestado por la Colección Ictiológica del CICIMAR⁴ Material prestado por la Colección Nacional de Peces del IBUNAM⁵ Ortíz-Galindo et al., 2008⁶ Miskiewicz y Trnski, 1998

Para el periodo juvenil se definen los siguientes caracteres: soportes de la aleta anal; soportes de la aleta dorsal; forma de los estribos dorsal y anal; fusión de hipurales; forma del epural 1.

En el caso de los soportes de la aleta anal, se distinguen cuatro grupos: el primero conformado por presentar una base estrecha y radiales proximales alargados fusionados y alargados, que presentan las especies de *Paralabrax maculatofasciatus* y *Lutjanus peru*; el segundo lo constituyen las especies de *Lobotes pacificus* y *Gerres cinereus*, con una base mas amplia y radiales proximales fusionados alargados; el tercer grupo lo integran las especies *Eugerres lineatus* y *Diapterus brevirostris*, que tienen base amplia y los radiales proximales fusionados cortos; el cuarto grupo, constituido por la especie *Eucinostomus dowii*, que presenta una base en forma de cono y ahuecada.

Para los soportes de la aleta dorsal, se reconocen cuatro grupos: el primero constituido por *Paralabrax maculatofasciatus* y *Lutjanus peru*, que presentan la primera espina medianamente larga y recta y la segunda larga y recta, sin proceso anterior en el extremo distal de los pterigióforos fusionados; el segundo por *Lobotes pacificus*, con las espinas de las mismas características que el primero, pero con un proceso anterior en el extremo distal de los pterigióforos fusionados; el tercero lo constituyen las especies de *Gerres cinereus*, *Eugerres lineatus* y *Diapterus brevirostris*, que presentan la primera espina corta y recta y la segunda espina larga y curvada, los pterigióforos fusionados tienen forma triangular y el extremo proximal termina en forma de punta alargada; el cuarto grupo lo conforma la especie *Eucinostomus dowii*, se caracteriza por presentar las dos espinas de las mismas características que las del tercer grupo, pero los pterigióforos fusionados tienen forma de hoja y el extremo proximal termina en punta corta.

La forma de los estribos dorsal y anal, presentan cinco grupos: el primero lo constituye las especies de *Paralabrax maculatofasciatus* y *Lobotes pacificus*, en las que se presenta poco desarrollo; en el segundo esta *Lutjanus peru* y se caracteriza por presentar el estribo dorsal en forma de rombo con una punta roma en la parte

media y el anal en forma de yunque; el tercer grupo lo constituyen las especies de *Diapterus brevirostris* y *Eugerres lineatus*, que presentan los estribos dorsal y anal con los extremos de forma redondeada; el cuarto grupo lo conforma *Gerres cinereus*, que se caracteriza por un estribo dorsal que termina en forma de sombrero con un ligero ápice y el estribo anal en forma de sombrero con un ápice; el quinto grupo lo constituyen *Ulaema lefroyi* y *Eucinostomus dowii*, en los que ambos estribos terminan en forma de sombrero con un ápice elevado.

En el caso de la fusión de hipurales, se reconocen tres grupos: el primero constituido por *Paralabrax maculatofasciatus*, *Lutjanus peru* y *Lobotes pacificus*, los cuales presentan los cinco elementos hipurales separados; el segundo lo integran *Eugerres lineatus*, *Diapterus brevirostris* y *Ulaema lefroyi*, que presentan los hipurales 1 y 2 completamente fusionados (Hi1-2) y los hipurales 3 y 4 también completamente fusionados (Hi3-4); el tercero esta conformado por *Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii* y *Pentaprion longimanus*, en los que se presentan los hipurales 1 y 2 fusionados con la evidencia de un foramen Hi1-2(for) y los hipurales 3 y 4 completamente fusionados Hi3-4 (tabla 13).

La forma del epural 1, presenta cinco grupos: el primero constituido por *Paralabrax maculatofasciatus*, *Lutjanus peru* y *Lobotes pacificus*, en los cuales el extremo proximal está en forma recta; el segundo tiene el extremo proximal en forma de gancho y lo constituye *Diapterus brevirostris*; el tercero se caracteriza por presentar el extremo proximal un poco ensanchado y lo representa *Eugerres lineatus*; el cuarto caracteriza a *Eucinostomus dowii*, que presenta un extremo proximal en forma de bota; el quinto esta representado por *Pentaprion longimanus*, ya que presenta un extremo distal hacia la parte proximal bifurcado, la rama anterior larga y cubre la superficie del arco neural especializado, la rama posterior corta, el vértice dorsal de la rama anterior cubierto por una membrana.

5.5 CARACTERES ÓSEOS

En el caso de los adultos, se utilizaron los caracteres óseos que presentaron variaciones y se describieron por región anatómica, estando integrados de la siguiente manera.

Neurocráneo

En la región olfatoria, se seleccionó el prevomer. Para la región orbital, se tomaron en cuenta el esfenótico y el lacrimal (=preorbital). En la región ótica el paraesfenoides. De igual forma se consideraron el pterótico, el supraoccipital y los frontales.

Branquiocráneo

De esta región se consideraron los siguientes huesos: articular, dentario, maxilar y premaxilar.

Región faríngea

En este caso, se consideraron los siguientes huesos: basibranquial 1, basibranquial 2, basibranquial 3, epibranquial 1, epibranquial 2, epibranquial 3, epibranquial 4, faringobranquial 4, hipobranquial 1, hipobranquial 2, hipobranquial 3 y ceratobranquial 5.

Región hioidea

De esta región, se tomaron en cuenta los huesos cerato-epihial y urohial.

Serie opercular

En esta serie, se encontraron cuatro huesos con posibilidades: opérculo, preopérculo, interopérculo, subopérculo.

Suspensorio

En esta región se consideraron los siguientes huesos: cuadrado, hiomandibular, ectopterigoides, metapterigoides, endopterigoides, palatino, simpléctico.

Columna vertebral

En esta región, fueron considerados la primera vértebra (el atlas), así como la última vértebra precaudal y la primera caudal.

Aleta dorsal

Se consideraron los supraneurales.

Aleta caudal

Se considero la forma del parahipural.

Aletas pélvicas

El hueso que fue considerado en esta región, fue el basipterigio.

Aletas pectorales

En esta aleta fueron tomados en cuenta los siguientes huesos: cleitro, escápula, postcleitro 1, postcleitro 2, posttemporal y supracleitro.

5.6 ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Con los datos codificados se construyó la matriz de datos (Tabla 17).

Tabla 17. Matriz de los caracteres codificados para tres taxones de los grupos externos (*Paralabrax maculatofasciatus*, *Lutjanus peru* y *Lobotes pacificus*) y siete del grupo interno de la familia Gerreidae (*Gerres cinereus*, *Diapterus brevirostris*, *Eugerres lineatus*, *Eucinostomus dowii*, *Ulaema lefroyi*, *Pentaprion longimanus* y *Parequula melbournensis*).

Caracteres						
Taxón	1	2	3	4	5	6
<i>Paralabrax</i>	0000000002000030000320000000000000020000010101100100010001000100					
<i>Lutjanus</i>	1012000001010030111110010000000110111010000010100100000010111021					
<i>Lobotes</i>	?0??111100100101231000010111111221202?11031101011001101001200010					
<i>Gerres</i>	2121010023231052220231121222212231312024222222213222213222322332					
<i>Diapterus</i>	?212010013222042220432121222223242323022112332122312233131432332					
<i>Eugerres</i>	2220011013223042221231221222212232323123103232221332212021422232					
<i>Eucinostomus</i>	22200110333420523212322212222223131402321222223322324221522243					
<i>Ulaema</i>	????01102321201?3??					
<i>Pentaprion</i>	????01134232402?02023???2202????1????????????????????????????????					
<i>Parequula</i>	????01?2?2????????????????????????????????1????????????????????????					

Al analizar la matriz de datos se obtuvieron cinco árboles igualmente parsimoniosos (186 pasos. Índice de Consistencia, IC= 0.903. Índice de Homoplasia, IH= 0.097. Índice de Retención, IR= 0.772. Índice de Consistencia Reescalada, ICR=0.697). Al hacer el análisis de cada árbol, se observa que *Parequula* se presenta en diferentes lugares en los árboles. Así, se pudo observar que se encuentra como grupo mas derivado de la familia Gerreidae (Figs. 5A-B). También se puede encontrar junto con *Pentaprion* como el grupo mas derivado de los taxones analizados (Fig. 5C). Otra posibilidad, es que se encuentre como grupo derivado del clado que constituyen *Gerres-Eucinostomus-Diapterus-Eugerres-Ulaema* (Fig. 5D). Finalmente, puede formar en conjunto con el taxón *Lobotes* el grupo basal de la familia Gerreidae (Fig. 5E).

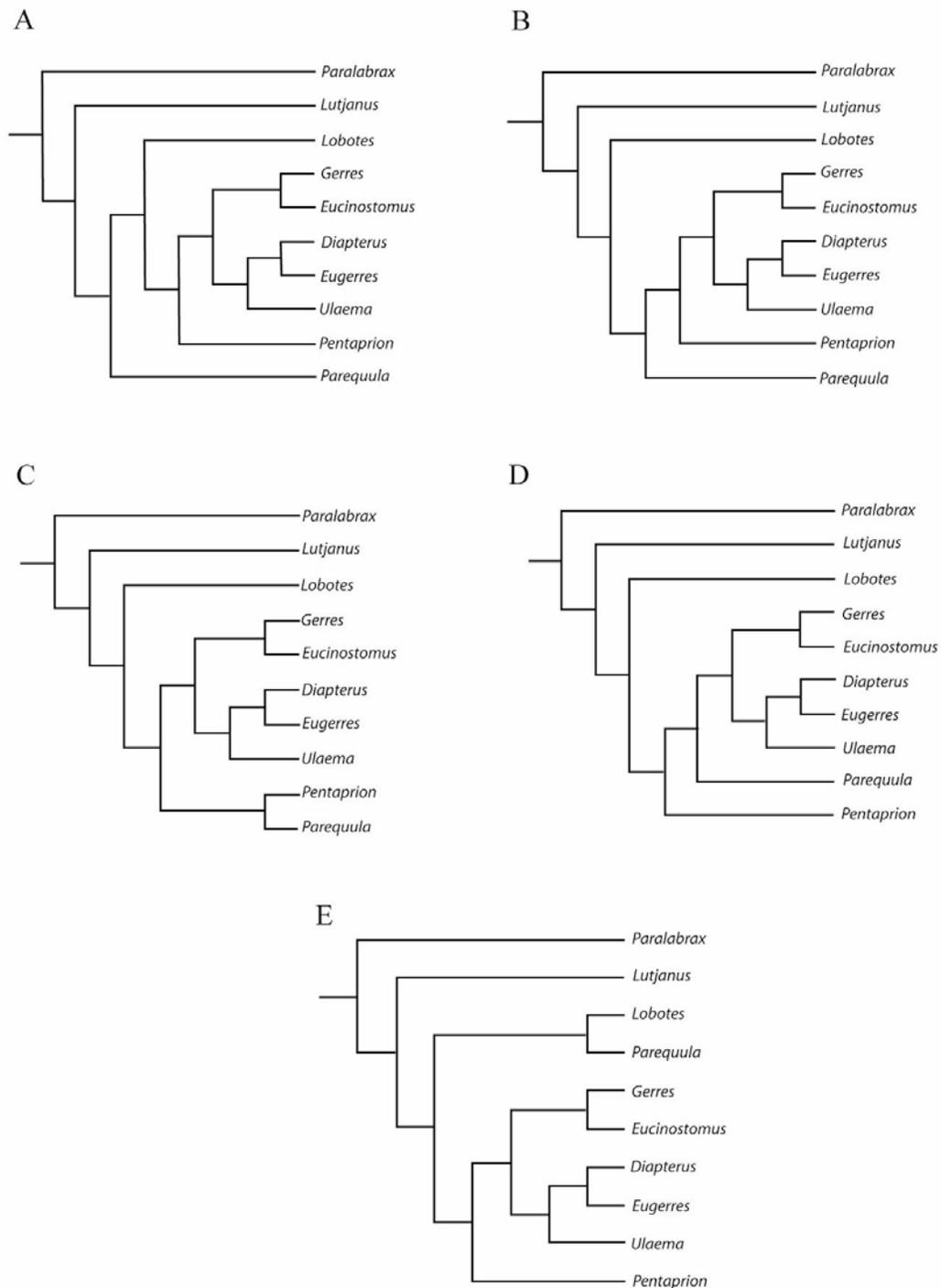


Figura 5. Árboles igualmente parsimoniosos (A-E), que muestran las hipótesis de las relaciones filogenéticas existentes entre los géneros de la familia Gerreidae y los grupos externos. Descripción de los árboles (186 pasos; IC = 0.903; IH = 0.097; IR = 0.772; ICR = 0.697).

Se recurrió al método de consenso estricto, con lo cual se obtuvo un árbol que presenta una politomía no resuelta, representada por *Lobotes*-el clado constituido por *Gerres-Eucinostomus-Diapterus-Eugerres-Ulaema*, *Pentaprion* y *Parequula* (Fig. 6). Esta politomía es provocada aparentemente por un taxón problemático, el correspondiente a *Parequula*, en parte debido a que es el taxon que tiene la menor información. Este tipo de situaciones de taxones con poca información han sido analizadas por Wilkinson (1995a, 1995b) quien recomendó el uso del método de reducción taxonómica segura, con el fin de corregir los datos faltantes. Este método ha sido empleado previamente por Norell y De Queiroz (1991), Wilkinson y Benton (1995) y Reynoso (1996). El método de reducción taxonómica segura se emplea siempre y cuando se verifique que no afecta la topología ni la distribución de caracteres de los árboles resultantes.

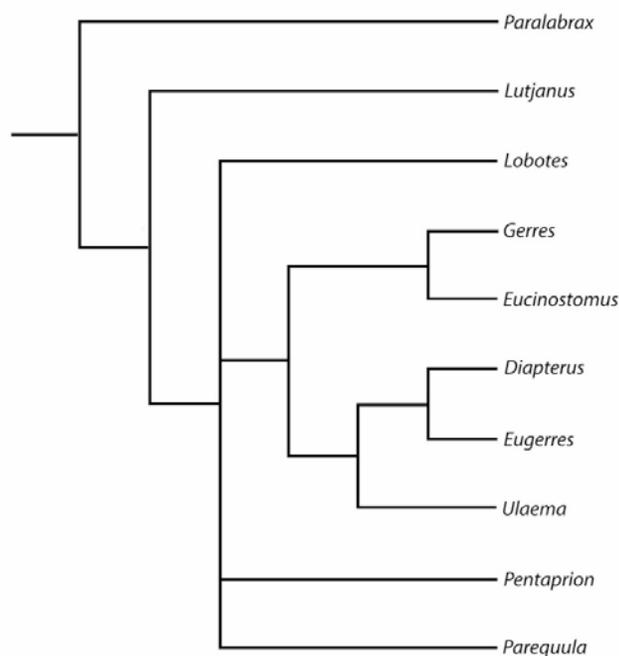


Figura 6. Consenso estricto de cinco árboles igualmente parsimoniosos que muestra las relaciones de *Paralabrax*, *Lutjanus* y *Lobotes* con todos los miembros de la familia Gerreidae. El árbol es el resultado de una búsqueda exhaustiva usando PAUP.

De los 64 caracteres utilizados, 52 fueron informativos para el análisis cladístico, los cuales se detallan con sus estados de carácter en el anexo 1.

Las relaciones filogenéticas de la familia Gerreidae, se representan en el cladograma de la figura 7 (anexo 2 para ver lista de apomofias).

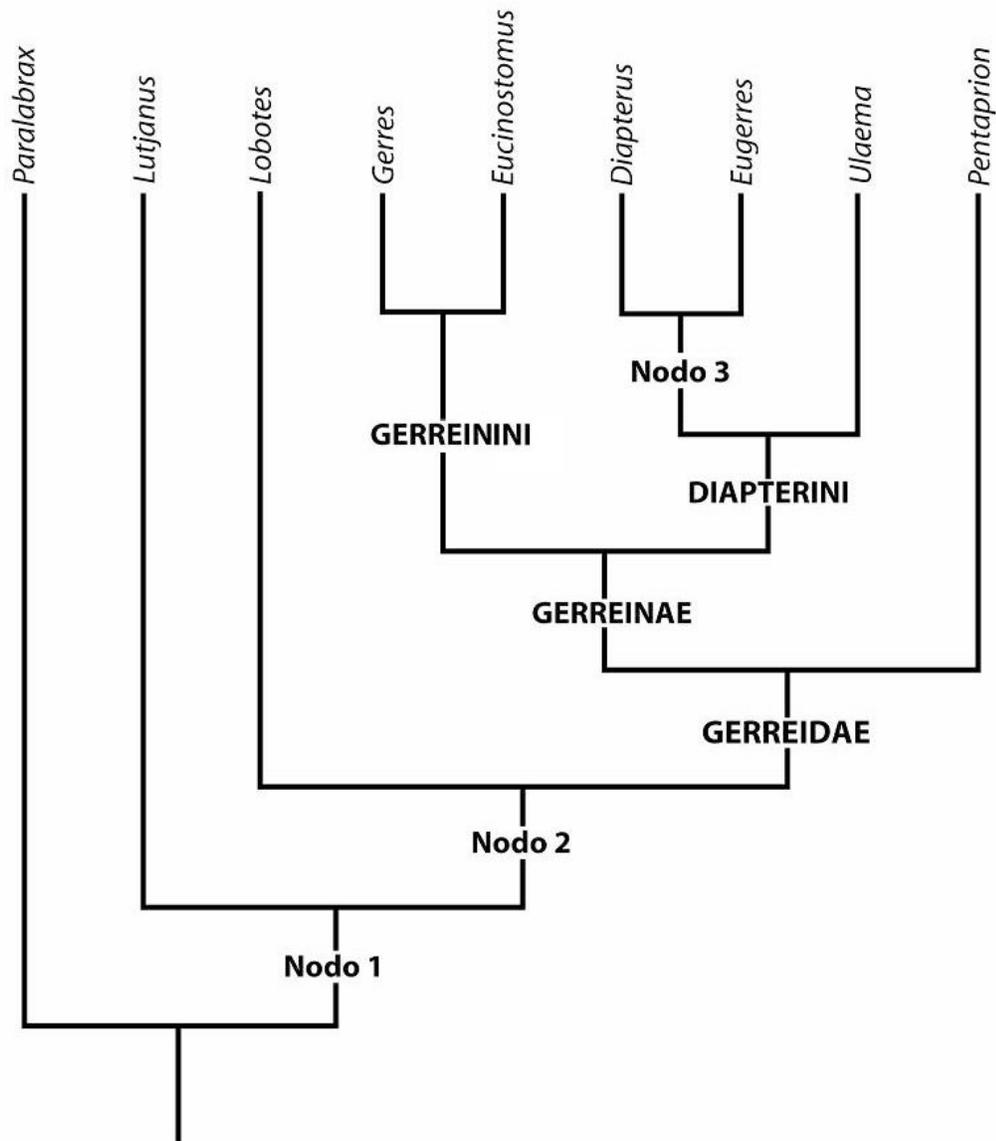


Figura 7. Cladograma que muestra las relaciones hipotéticas entre los géneros de la familia Gerreidae (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres*, *Ulaema* y *Pentaprión*) y los grupos externos (*Paralabrax*, *Lutjanus* y *Lobotes*). Se excluyó el género *Parequula* por el método de reducción taxonómica segura.

A continuación se describen los caracteres apomórficos que soportan los nodos del árbol que muestra las relaciones hipotéticas entre los géneros de la familia Gerreidae (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres*, *Ulaema* y *Pentaprion*) y los grupos externos (*Paralabrax*, *Lutjanus* y *Lobotes*).

Nodo 1

- 1 (24). Basipterigio con proceso postpélvico más largo que el subpélvico y en forma de gancho. Este carácter muestra una tendencia hacia la reducción, ya que en el caso de *Paralabrax* se observa un proceso en forma de cuerno, proyectado hacia la parte anterior, mientras que para *Lutjanus* y *Lobotes*, el proceso postpélvico tiene forma de gancho proyectado hacia la parte posterior y en el caso de los miembros de la familia Gerreidae existe la evidencia de que el proceso postpélvico termina en una punta truncada dirigida hacia la parte posterior. Este carácter es empleado por Carpenter y Johnson (2002), la condición basal la presentan los representantes de los Nemipteridae, Sparidae y Centracanthidae en los que el proceso subpélvico es más largo que el postpélvico y está dirigido principalmente hacia la parte anterior que ventralmente; la siguiente condición la representa *Morone*, donde ambos procesos tienen la misma longitud y la condición más derivada de *Lutjanus* se caracteriza porque el proceso postpélvico es más largo que el subpélvico y está dirigido hacia la parte anterior y no ventralmente.
- 2 (33). Supraoccipital con cresta poco elevada. En el caso de este carácter del neurocráneo, la tendencia evolutiva que se marca, es hacia la mayor elevación del elemento óseo. En el caso del grupo basal *Paralabrax* (Fig. 8A) no se observa ninguna elevación, mientras que en *Lutjanus* se observa poco elevado (Fig. 8B). Este carácter, también fue utilizado por Vergara (1980) y señala la condición basal poco elevada que se presenta en *Centropomus undecimalis*, con respecto a la condición derivada de las especies de Lutjanidae analizadas, en las que se observa de moderada a muy elevada.
- 3 (39). Paraésfenoides en una cara lateral de forma recta, los extremos anterior y posterior se encuentran en un solo eje. En el género *Paralabrax*, se observa el estado del carácter basal del paraésfenoides, ya que se mantiene en un solo eje. A

partir de *Lutjanus*, *Lobotes* y los miembros de la familia Gerreidae, esta pieza sufre una flexión. En *Lutjanus* y *Lobotes*, se distingue un lóbulo en la cara posterodorsal, el cual se modifica en forma de punta para *Diapterus*, *Gerres* y *Eugerres*, la tendencia encuentra su condición mas derivada en un paraésfenoides fuertemente curvado y un extremo posterior ensanchado para *Eucinostomus*. La condición basal fue descrita por Otero (2004) como paraésfenoides recto que presenta *Lates niloticus* y va de ligeramente curvado hasta la condición mas derivada que es fuertemente torcido que se presenta en *L. microlepis*, *L. stappersi* y *L. mariae*.

- 4 (62). Metapterigoides con una lámina ascendente del hiomandibular amplia. Este carácter, muestra su condición basal para el caso de *Paralabrax*, ya que la lámina es amplia. En *Lutjanus*, se observa un metapterigoides completamente modificado, ya que la lámina es reducida. La condición de la lámina ascendente amplia fue descrita por Johnson (1980); también Otero (2004) la señalo en las especies de *Lates* del subgénero *Lates* y la condición derivada de la lámina ascendente estrecha para las especies de *Lates* del lago Tangañica. En *Lobotes* y los miembros de la familia Gerreidae analizados, la condición derivada es la ausencia de la lámina ascendente del hiomandibular.

Lutjanus

- 5 (4). En el eleuteroembrión, la posición del glóbulo de aceite es muy adelante de la región cefálica (Fig. 3J). Este carácter muestra su condición basal en *Paralabrax* (Fig. 4K), debido a que el glóbulo de aceite esta en posición media, lo anterior lo establece Kendall (1984), ya que los Serraninae son el grupo basal de la familia Serranidae y presentan esta condición primitiva, este autor también señalo que el estado del carácter de la posición del glóbulo de aceite en posición anterior de los Epinephelinae, es la condición derivada de la familia Serranidae. La posición anterior del glóbulo de aceite para *Lutjanus*, nos corrobora lo señalado por Johnson (1980), ya que la subfamilia Lutjaninae es el grupo mas derivado, dentro de la familia Lutjanidae. Esta situación se desconoce para *Lobotes*, pero en el caso de los miembros de la familia Gerreidae en los que se estudió, se observa

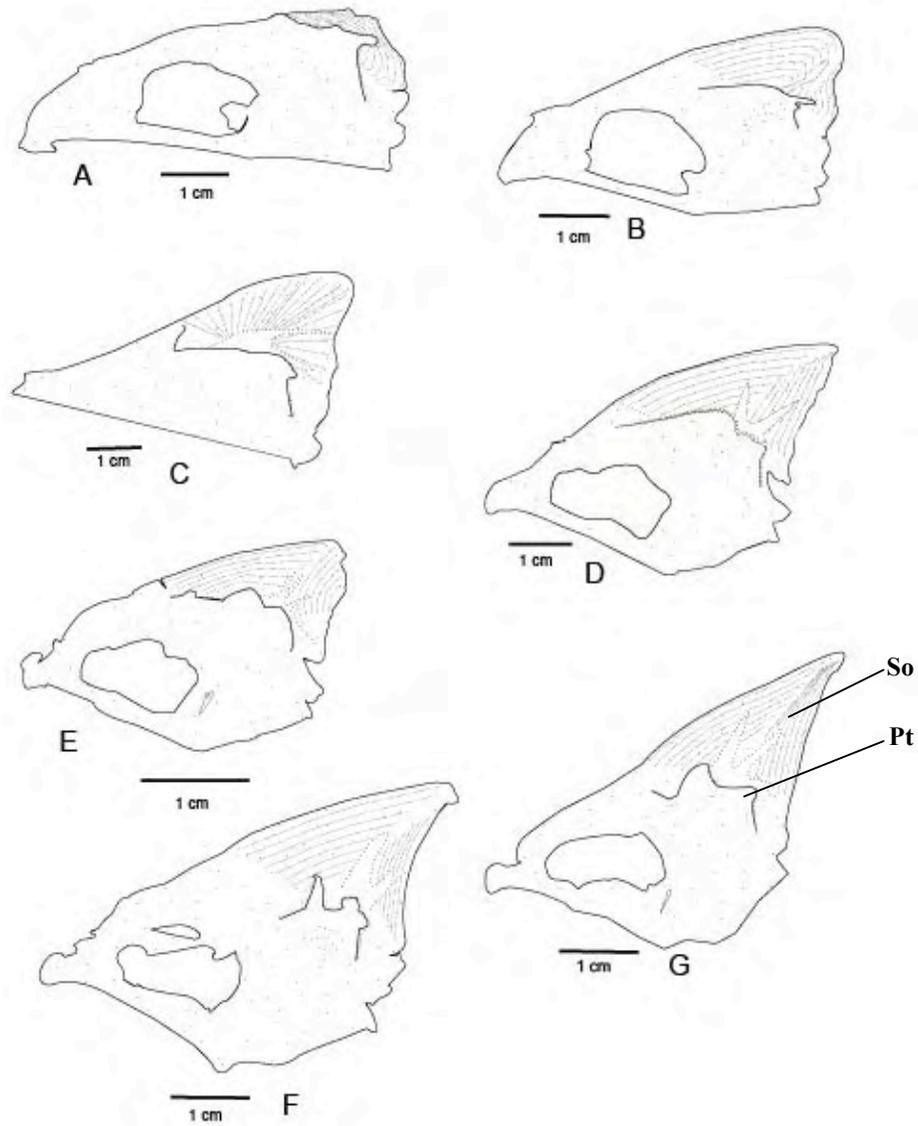


Figura 8. Neurocráneo de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Paralabrax maculatofasciatus* 224 mm LP; B) *Lutjanus peru* 200 mm LP; C) *Lobotes pacificus* 242 mm LP; D) *Gerres cinereus* 183 mm LP; E) *Eucinostomus dowii* 122 mm LP; F) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP; G) *Eugerres lineatus* 156 mm LP. Pt, Pterótico; So, Supraoccipital.

la condición primitiva de posición media en *Eucinostomus* y *Eugerres* (Fig. 2I), mientras que para *Gerres*, se observa el glóbulo de aceite en posición ligeramente anterior (Fig. 1I).

- 6 (10). El número de elementos de la aleta dorsal es de X-XI, 12. Este carácter, muestra una tendencia evolutiva hacia la reducción en el número de espinas (Tabla 16). En su estado basal, *Paralabrax*, tiene de 9 a 10 espinas y de 13 a 14 radios. Esto se modifica para el caso de *Lutjanus*, ya que se incrementa una espina y se pierde 1 radio.
- 7 (12). Estribo de los soportes de las aletas dorsal y anal, el extremo distal dorsal en forma de rombo, con una punta roma en la parte media y el anal en forma de yunque. Este carácter, tiene en *Paralabrax* y *Lobotes* (Figs.9A-B) su condición basal, ya que sus extremos distales presentan solo una protuberancia. Para el caso de *Lutjanus* (Fig. 9C), se observa en el estribo el extremo distal dorsal con una protuberancia en forma de rombo con una punta roma, mientras que el estribo del extremo distal anal
- 8 (17). Tres Supraneurales, el primero en su extremo distal con un proceso largo dirigido hacia la parte anterior y uno corto hacia la posterior. Los diferentes estados del carácter observados, nos permiten argumentar la tendencia hacia la complejidad. En *Paralabrax*, se observa la condición ancestral, ya que los supraneurales muestran un aspecto delgado y de forma irregular (Fig. 10A). Esta misma condición ancestral fue descrita por Akazaki (1962) en Haemulidae y Nemipteridae. De igual forma Carpenter y Johnson (2002) indicaron la forma de las puntas distales de los supraneurales como redondeadas la condición ancestral, mientras que los Lethrinidae presentan proyecciones en las puntas, tomada como la condición derivada forma una terminación en forma de yunque.

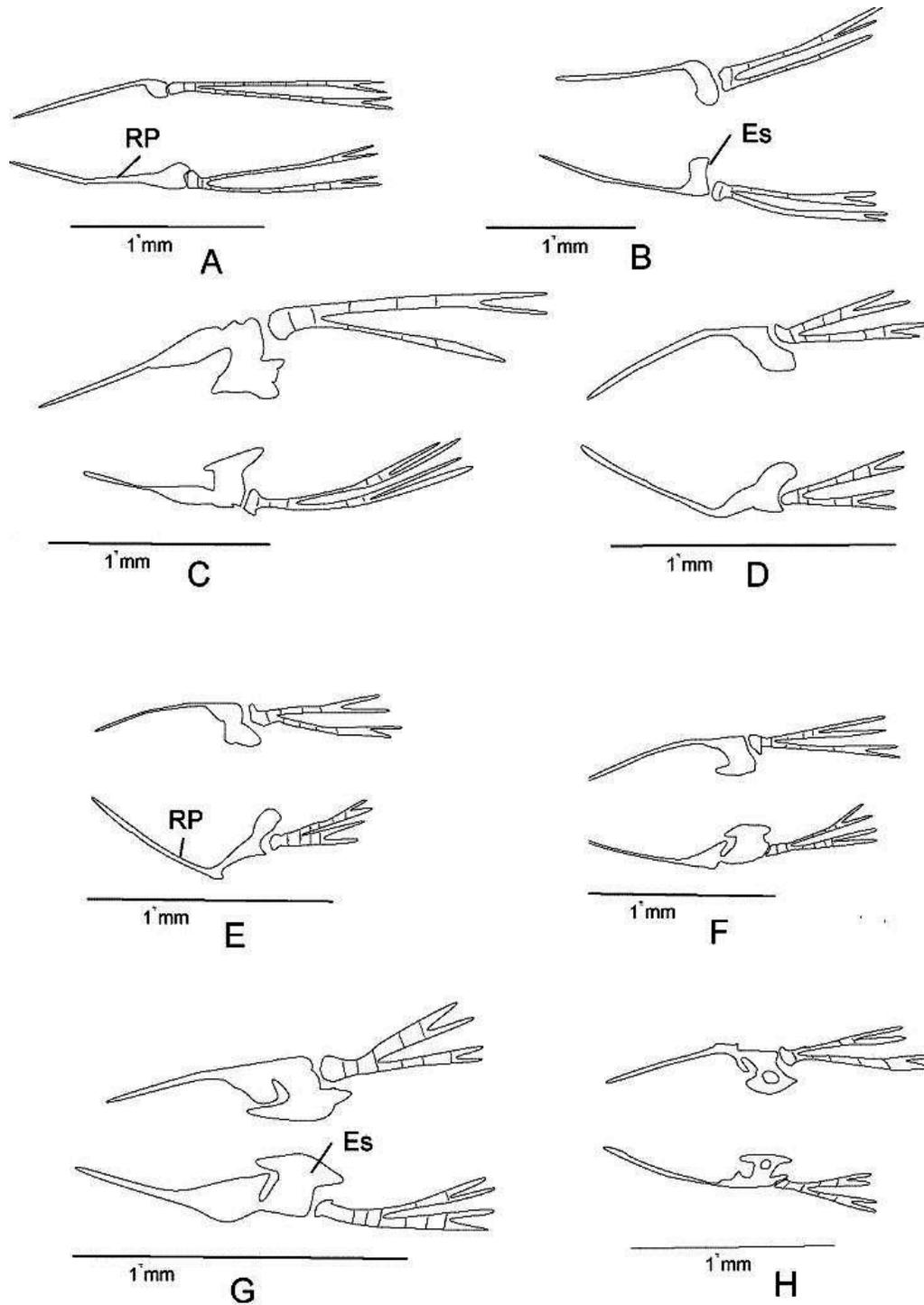


Figura 9. Estribos de los soportes de las aletas dorsal y anal de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Paralabrax maculatofasciatus* 224 mm LP, B) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, C) *Lutjanus peru* 185 mm LP, D) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, E) *Eugerres lineatus* 156 mm LP, F) *Gerres cinereus* 183 mm LP, G) *Ulaema lefroyi* 91.9 mm LP, H) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP. Es, Estribo; RP, Radial Proximal.

- 9 (42). El basibranchial 3 presenta forma alargada, el extremo anterior en forma de copa y el extremo posterior ancho. Esta condición que presenta *Lutjanus* es la más ancestral, comparada contra el resto de los géneros analizados.
- 10 (44). El epibranchial 2 delgado y forma un ángulo aproximado de 120 ° con una membrana en el vértice dorsal. La condición que muestra *Lutjanus*, es la ancestral, ya que se observa una tendencia hacia la reducción, en *Lobotes* y *Paralabrax*, se observa el epibranchial 2 un poco mas grueso, no formando un ángulo de 120 ° y sin membrana en el vértice dorsal. En *Eugerres*, *Eucinostomus* y *Gerres*, se observan mas engrosados y cortos, presentándose la condición mas derivada en *Diapterus*, que se observa reducido y mas engrosado y con un proceso en el vértice interno.
- 11 (45). El epibranchial 3 presenta un proceso en la parte media en forma de punta roma. A diferencia de *Paralabrax* y *Lobotes*, donde la condición ancestral se observa con un proceso en la parte media engrosado que termina en forma truncada, en *Lutjanus* el proceso en la parte media alargado termina en forma de punta roma. Mas adelante la condición derivada que presentan *Eucinostomus* y *Gerres*, es que el proceso de la parte media termina en punta. La condición mas derivada se observa en *Diapterus* y en *Eugerres*, ya que el proceso alargado en la parte
- 12 (46). El epibranchial 4 delgado en el extremo proximal con una membrana en la cara dorsal y el extremo distal se ensancha en forma redondeada. En el caso de *Lutjanus*, esta condición es la ancestral, ya que en los otros dos géneros del grupo externo (*Paralabrax* y *Lobotes*), el extremo proximal es un poco mas alargado. La condición mas derivada se presenta, en el resto de los gerreidos (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Eugerres* y *Diapterus*) la condición que se observa, es el extremo proximal mas alargado. media termina de forma truncada.

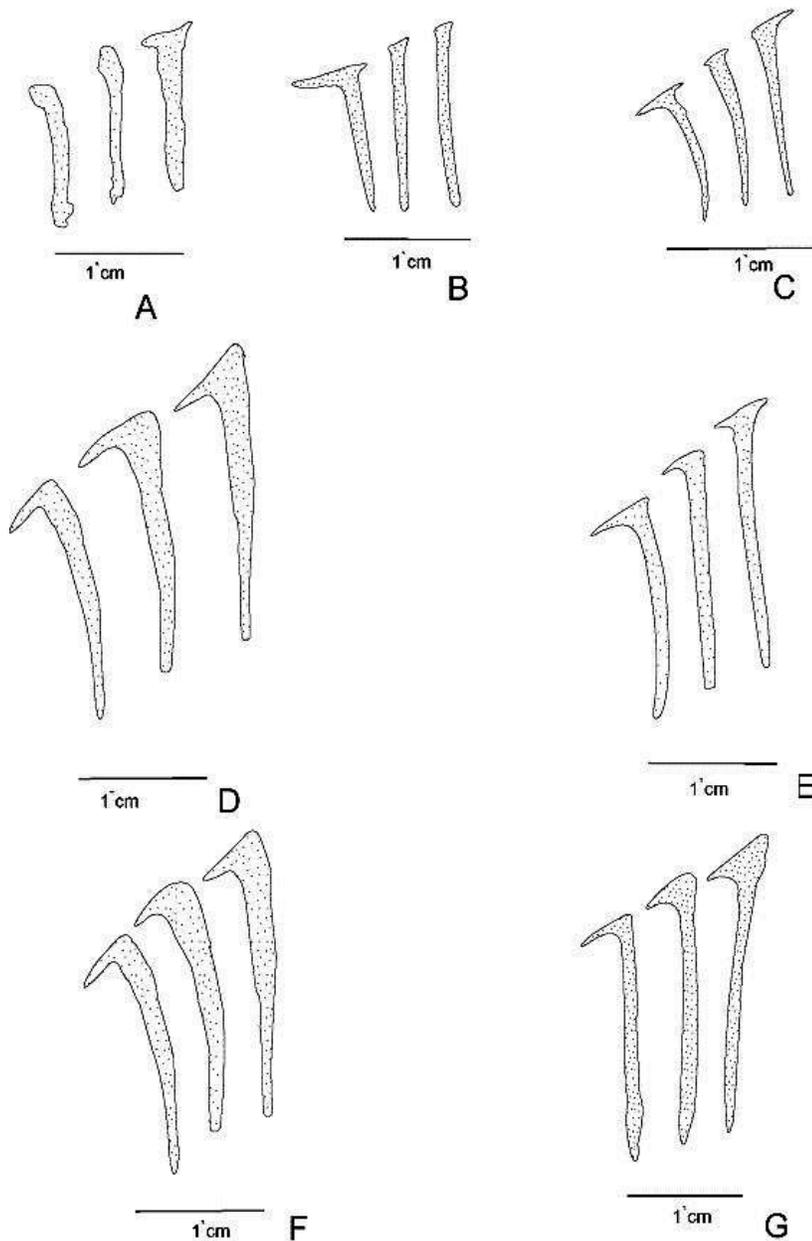


Figura 10. Elementos supraneurales de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Paralabrax maculatofasciatus* 232 mm LP, B) *Lutjanus peru* 200 mm LP, C) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP, D) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, E) *Gerres cinereus* 183 mm LP, F) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, G) *Eugerres lineatus* 148 mm LP.

- 13 (57). Subopérculo con un proceso anterodorsal en forma de gancho recto y con la base estrecha. Esta condición que presenta *Lutjanus* es la mas ancestral, ya que se observa una tendencia hacia la formación de un gancho curvo y con base ancha en el caso de *Paralabrax* y *Lobotes*, mientras que la tendencia es hacia la forma de espina de este proceso, que en el caso de *Gerres*, *Eucinostomus* y *Eugerres* se sigue manteniendo en el ángulo anterior, mientras que en la condición mas derivada que presenta *Diapterus*. Este proceso sigue teniendo forma de espina, pero su origen es cerca del ángulo y no en el.
- 14 (60). Endopterigoides con borde anterior redondeado y base anterior plana y base posterior en un ángulo de 45°. La condición de *Lutjanus*, se diferencia de la condición mas primitiva que presentan *Paralabrax* y *Lobotes*, en que la base termina en punta. En el caso de los guerreidos todos presentan una estructura membranosa, aunque se reconocen diferentes estados del carácter. La condición más basal de los guerreidos se observa en *Gerres* y *Eucinostomus*, ya que presentan la cara anterior redondeado y una base estrecha que termina en punta. La siguiente condición la presenta *Eugerres*, ya que la cara anterior esta recta y contiene una base estrecha que termina en punta. La condición más derivada la presenta *Diapterus*, ya que su cara anterior termina en punta y la base termina en punta ancha.
- 15 (61). Hiomandibular con proceso ascendente largo, delgado y de forma recta, la faceta posterior termina con una pequeña proyección. El estado del carácter que se presenta en *Lutjanus*, difiere de la condición más ancestral de *Paralabrax* y *Lobotes*, en donde la faceta posterior termina en un ápice trunco. En el resto de los guerreidos (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Eugerres* y *Diapterus*), se presenta la condición mas derivada, que consiste en un proceso ascendente largo, ensanchado en su parte media y curvado, la faceta posterior termina con un ápice truncado. De acuerdo con Otero (2004) los miembros de la familia Latidae presentan un hiomandibular típico perciforme, semejante al que se presenta en *Lutjanus*.

16 (64). Simpléctico en el extremo superior con una membrana en la parte posterior. La condición de *Lutjanus* es derivada a *Paralabrax* y *Lobotes*, al no presentar una membrana en el extremo superior. En el caso de los guerreidos, la condición más ancestral la presenta *Gerres*, *Eucinostomus* y *Diapterus*, ya que el extremo superior termina en punta. El género *Eugerres* presenta la condición más derivada, con el extremo superior que termina en una bifurcación.

Nodo 2 *Lobotes* + Gerreidae

17 (6). Número de radios branquióstegos 6. En la condición primitiva, los géneros de *Lutjanus* y *Paralabrax* presentan 7 radios branquióstegos, lo cual nos habla de una tendencia a la reducción. Esta condición es referida como la condición ancestral de percoideos típicos (Gosline, 1968; McAllister, 1968; Johnson, 1984).

18 (7). Cartílagos radiales distales presentes. A diferencia de los géneros *Paralabrax* y *Lutjanus*, en donde la condición que se observa es la falta de estos cartílagos.

19 (30). Última vértebra precaudal extremos distales fusionados. En el caso de la condición ancestral que se presenta en *Paralabrax* y *Lutjanus*, los extremos distales están abiertos en forma de V (Figs. 11A-B) y no están fusionados como se observa en *Lobotes* o con una pequeña muesca en los extremos distales como en el resto de guerreidos *Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus* y *Eugerres* (Figs. 11C-G).

20 (48). Hipobranquial 1 con el extremo proximal acampanado y sin cuello de botella. La tendencia evolutiva de este carácter es hacia la reducción de la pieza ósea. En la condición más ancestral, en *Paralabrax* y *Lutjanus* se reconoce el acampanado con un cuello de botella y un hipobranquial 1 largo (Figs. 12A-B). A partir de *Lobotes*, se observa el acampanado sin cuello de botella (Fig. 12C) y en el resto de los guerreidos, en los géneros más ancestrales (*Diapterus* y *Eugerres*, Figs. 12D-E) se observa el acampanado y un proceso pequeño en la parte dorsal. Finalmente la condición más derivada se presenta en *Gerres* y *Eucinostomus*, al presentar un hipobranquial 1 con un acampanado estrecho. 21 (49). Hipobranquial 2 alargado y con el extremo proximal acampanado. Esta es la condición basal, en el resto de los géneros (*Paralabrax*, *Lobotes*, *Diapterus*, *Eugerres*, *Gerres* y

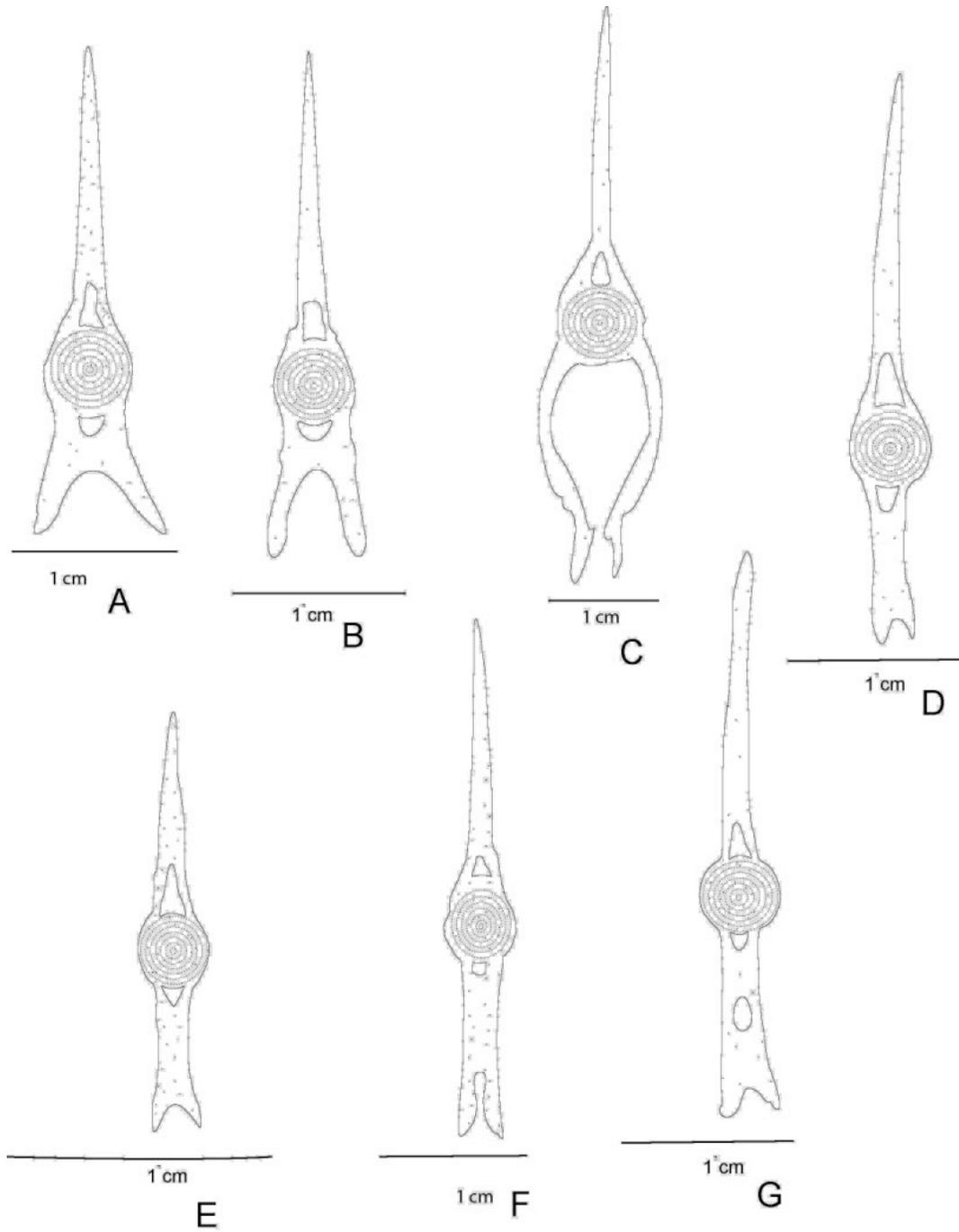


Figura 11. Última vértebra precaudal, vista anterior de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Parabrax maculatofasciatus* 224 mm LP, B) *Lutjanus peru* 200 mm LP, C) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, D) *Gerres cinereus* 183 mm LP, E) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP, F) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, G) *Eugerres lineatus* 156 mm LP.

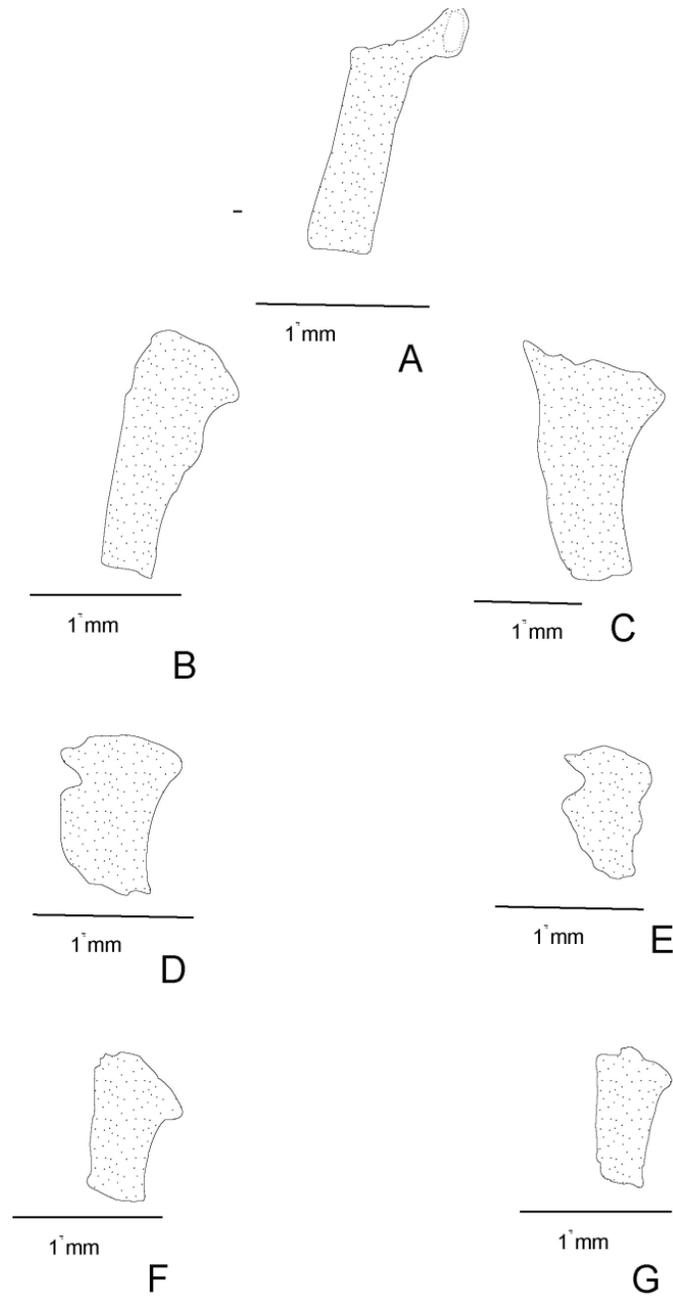


Figura 12. Hipobranquial 1 de la región branquial de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Paralabrax maculatofasciatus* 224 mm LP, B) *Lutjanus peru* 185 mm LP, C) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, D) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, E) *Eugerres lineatus* 156 mm LP, F) *Gerres cinereus* 183 mm LP, G) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP.

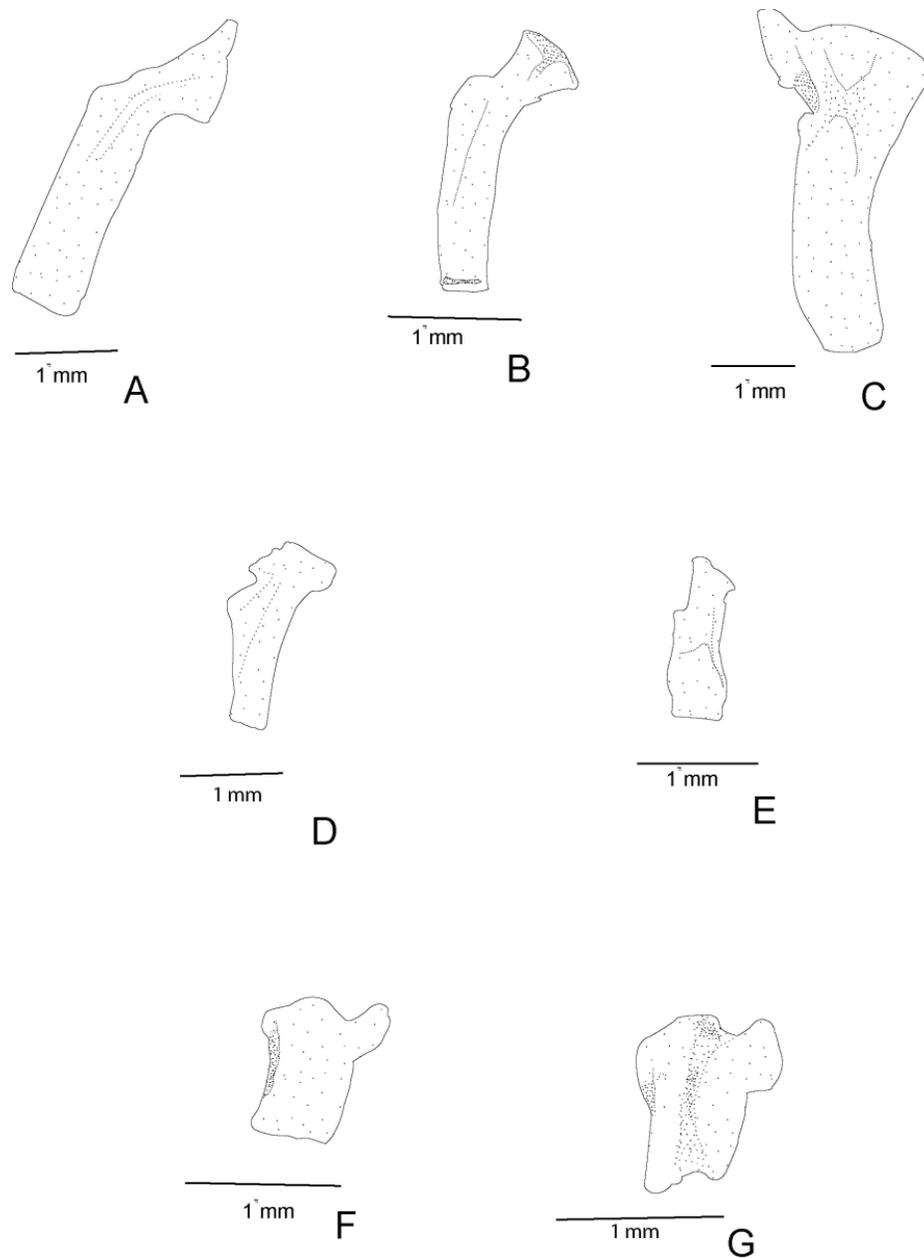


Figura 13. Hipobranquial 2 de la región branquial de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y gerreidos estudiadas. A) *Lutjanus peru* 185 mm LP, B) *Paralabrax maculatofasciatus* 224 mm LP, C) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, D) *Gerres cinereus* 183 mm LP, E) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP, F) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, G) *Eugerres lineatus* 156 mm LP.

Eucinostomus) se observa un extremo proximal sin acampanado y solamente ensanchado (Figs. 13A-G).

Lobotes

- 22 (10). Número de elementos de la aleta dorsal: XII, 14-15. En el caso de *Lobotes*, el número de espinas se incrementa a 12 y el número de radios se mantiene dentro de la condición basal (14-15). En donde si se observa completamente la tendencia hacia la reducción, es en los miembros de la familia Gerreidae, ya que su fórmula de IX,10 es constante, excepto en *Pentaprion* y *Parequula*, ya que presentan de 15 y de 16-17 radios respectivamente, lo cual nos hace pensar en la condición ancestral, aunque la tendencia de este carácter es difícil de establecer. Algo similar les ocurrió a Baldwin y Johnson (1993) al emplear el carácter de 13 espinas de la dorsal, como un carácter derivado de los Epinephelinae dentro de la familia Serranidae y la condición primitiva de los Anthinae y los Serraninae de 10 espinas o menos, aunque la polaridad del carácter dio equívoco.
- 23 (17). Primer supraneural en el extremo distal con una proyección moderada hacia la parte anterior, tercero en el extremo distal con una proyección moderada hacia la parte posterior. Lo mas notorio de este carácter, es que en *Lobotes* (Fig. 10D) se presenta una condición mas emparentada con el resto de los guerreidos (Figs. 10E-G), que con *Eucinostomus* (Fig. 10C). El valor de este carácter para establecer relaciones filogenéticas fue probado por Kendall (1976) en el caso de las subfamilias que integran a la familia Serranidae, aunque la variante fue la reducción en número o de las piezas óseas, más que la forma tan particular que caracteriza a los guerreidos.
- 24 (27). Maxilar con el extremo posterior redondeado y superficie ligeramente rugosa. La condición que se presenta en *Lobotes* (Fig. 14C) se distingue de la condición ancestral de *Paralabrax* y *Lutjanus* (Figs. 14A-B), ya que la superficie del hueso esta ligeramente plegada. De igual forma se distingue del resto de los guerreidos *Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres*, porque en ellos la superficie está completamente plegada (Figs. 14D-G).

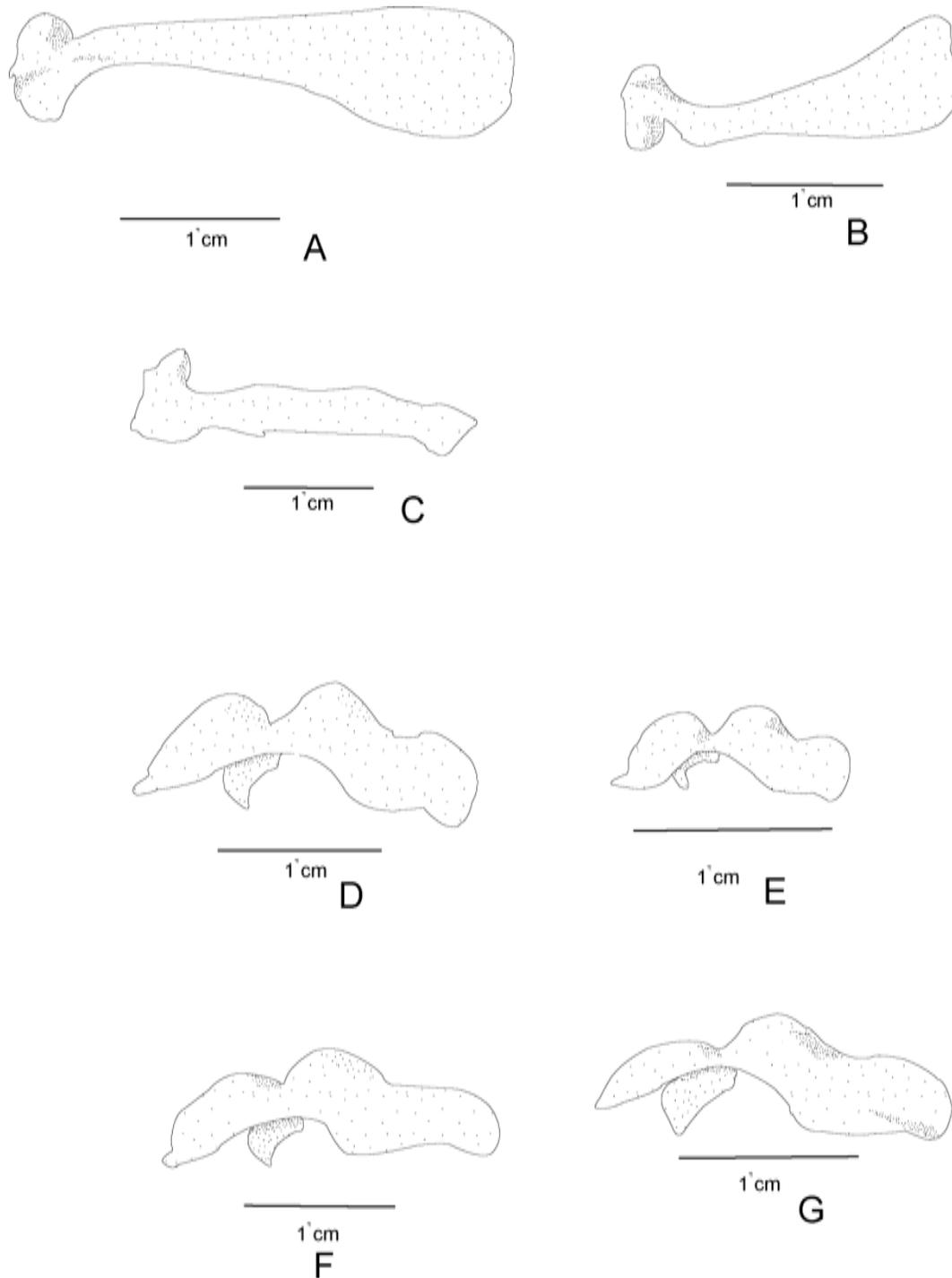


Figura 14. Maxilar de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Paralabrax maculatofasciatus* 224 mm LP, B) *Lutjanus peru* 200 mm LP, C) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, D) *Gerres cinereus* 183 mm LP, E) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP, F) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, G) *Eugerres lineatus* 156 mm LP.

- 25 (33). Supraoccipital con cresta elevada. Esta condición, se distingue de la condición primitiva de *Paralabrax* y *Lutjanus* (Figs. 8A y 8B), ya que se presenta con una elevación (Fig. 8C). En el caso de los miembros de la familia Gerreidae, se mantiene la tendencia evolutiva hacia la mayor elevación, ya que *Gerres*, *Eucinostomus* y *Diapterus* (Figs. 8D-F) muestran muy desarrollada la cresta, que se magnifica incluso en terminar en forma de punta, para el caso de *Eugerres* (Fig. 8G).
- 26 (36). Los extremos laterales del hueso esfenótico terminan en forma truncada. Esta es la condición basal, se diferencia de *Lutjanus*, *Gerres* y *Eucinostomus*, ya que estos géneros presentan los extremos laterales en forma de punta, mientras que la condición mas derivada, se presenta en *Paralabrax*, *Diapterus* y *Eugerres*.
- 27 (42). Basibranquial 3 formado de dos partes, la parte anterior se estrecha. En el caso de *Lobotes*, se observa una tendencia hacia el ensanchamiento de la parte media. En el género *Gerres*, la tendencia sigue siendo hacia mostrar la parte media ensanchada y un cuello de botella corto y estrecho. La siguiente condición, la muestran *Paralabrax*, *Eucinostomus* y *Diapterus*, en los cuales el basibranquial 3, tiene la forma en la parte superior de un cuello de botella largo y amplio y con la parte media ensanchada. La condición mas derivada la presenta *Eugerres*, ya que se observa un cuello de botella largo pero la parte media estrecha. Este carácter fue utilizado por Nelson (1969), para distinguir entre dos géneros de carángidos, aunque más bien se refirió a la distribución de las placas dentales sobre los basibranquiales, más que en las formas.

Gerreidae

- 28 (12). Forma de estribo en el soporte mas posterior de las aletas dorsal y anal, los dos extremos distales terminan de forma redondeada, radiales proximales de apariencia delgada. En el caso de los miembros de la familia Gerreidae, se observa una tendencia a presentar estribos con terminaciones superiores hacia la formación de un sombrero con ápice elevado, así como a que los radiales proximales presenten protuberancias; la condición basal se presenta en *Diapterus*

y *Eugerres* (Figs. 9D y 9E), ya que se observan los extremos superiores de los estribos de forma redondeada y los radiales proximales de apariencia delgada. La siguiente condición la presenta *Gerres* (Fig. 9F), ya que el extremo superior del estribo anal forma un ápice y tiene una protuberancia, mientras que en el extremo superior del estribo dorsal se distingue cierta forma de sombrero sin ápice. La condición mas derivada la presentan *Ulaema* y *Eucinostomus* (Figs. 9G y 9H), ya que ambos extremos superiores de los estribos terminan en forma de sombrero con un ápice y los radiales proximales presentan una protuberancia.

Gerreinae

- 29 (10). Dorsal IX,10. Esta condición se mantiene constante en los géneros *Gerres*, *Eucinostomus*, *Ulaema*, *Diapterus* y *Eugerres*. Lo cual nos indica la condición mas derivada del grupo.
- 30 (17). Los tres supraneurales con proyecciones moderadas hacia adelante en los extremos distales (Figs. 10D-G).
- 31 (27). Maxilar con la superficie completamente plegada. Esta condición se presenta en los géneros *Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus* y *Eugerres* (Figs. 14D-G), siendo la condición mas derivada.
- 33 (3). Supraoccipital con una cresta con elevación mayor. Esta condición, se presenta en *Gerres*, *Eucinostomus* y *Diapterus* (Figs. 8D y E). Con su condición derivada en *Eugerres* (Fig. 8F), ya que además de presentar una cresta supraoccipital fuertemente elevada, ésta termina en forma de punta.

Gerreinini

- 34 (49). Hipobranquial 2 de longitud corta sin muesca en el extremo proximal. Este carácter adquiere su condición mas derivada en los géneros *Gerres* y *Eucinostomus* (Figs. 13D y 13E), ya que se presenta de tamaño reducido y con una muesca en la cara anterodorsal.

Gerres

- 35 (2). Diámetro promedio del huevo de 0.67 a 0.74 mm. Se encuentra en una situación intermedia, ya que *Paralabrax* y *Lutjanus* presentan diámetro promedio mas grande (> 0.74 mm), mientras que en *Eugerres* y *Eucinostomus*, el diámetro promedio es mas chico. La tendencia hacia la reducción en el tamaño del diámetro del huevo en peces teleósteos, ha sido reportado como un carácter derivado (Collazo *et al.*, 1994).
- 36 (4). En el eleuteroembrión la posición del glóbulo de aceite, está ligeramente adelante de la región cefálica.
- 37 (7). Prevómer con el extremo anterior en forma de flecha.
- 38 (13). Fusión de hipurales Hi 1-2 (ranura), 3-4, 5.
- 39 (40). Basihial en forma de bastón.
- 40 (42). Basibranquial 3 redondeado en la parte anterior.
- 41 (50). Hipobranquial 3 vértice del ángulo engrosado

Eucinostomus

- 42 (9). Soporte anterior de la aleta anal con una base ancha y radiales proximales formando un cono ahuecado que recibe la parte anterior de la vejiga gaseosa.
- 43 (30). Apófisis de la última vertebra precaudal con los extremos abiertos hasta la parte distal.
- 44 (37). Prevómer con el extremo anterior de forma redondeada y una bifurcación en la parte media.
- 45 (48). Hipobranquial 1 con un extremo proximal acampanado estrecho
- 46 (53). Urohial con el origen de la porción dorsal alejado de la base anterior.
- 47 (54). Interopérculo con el ápice redondeado y dirigido hacia la parte anterior y una prolongación superior.
- 48 (55). Opérculo de apariencia delgada, en la parte posteroventral con una muesca.
- 49 (64). Simpléctico extremo superior en la parte apical con una bifurcación.

Diapterini

- 50 (11). Primeras dos espinas anteriores de la aleta dorsal, la primera corta y la segunda curvada (Figs. 16E-F).

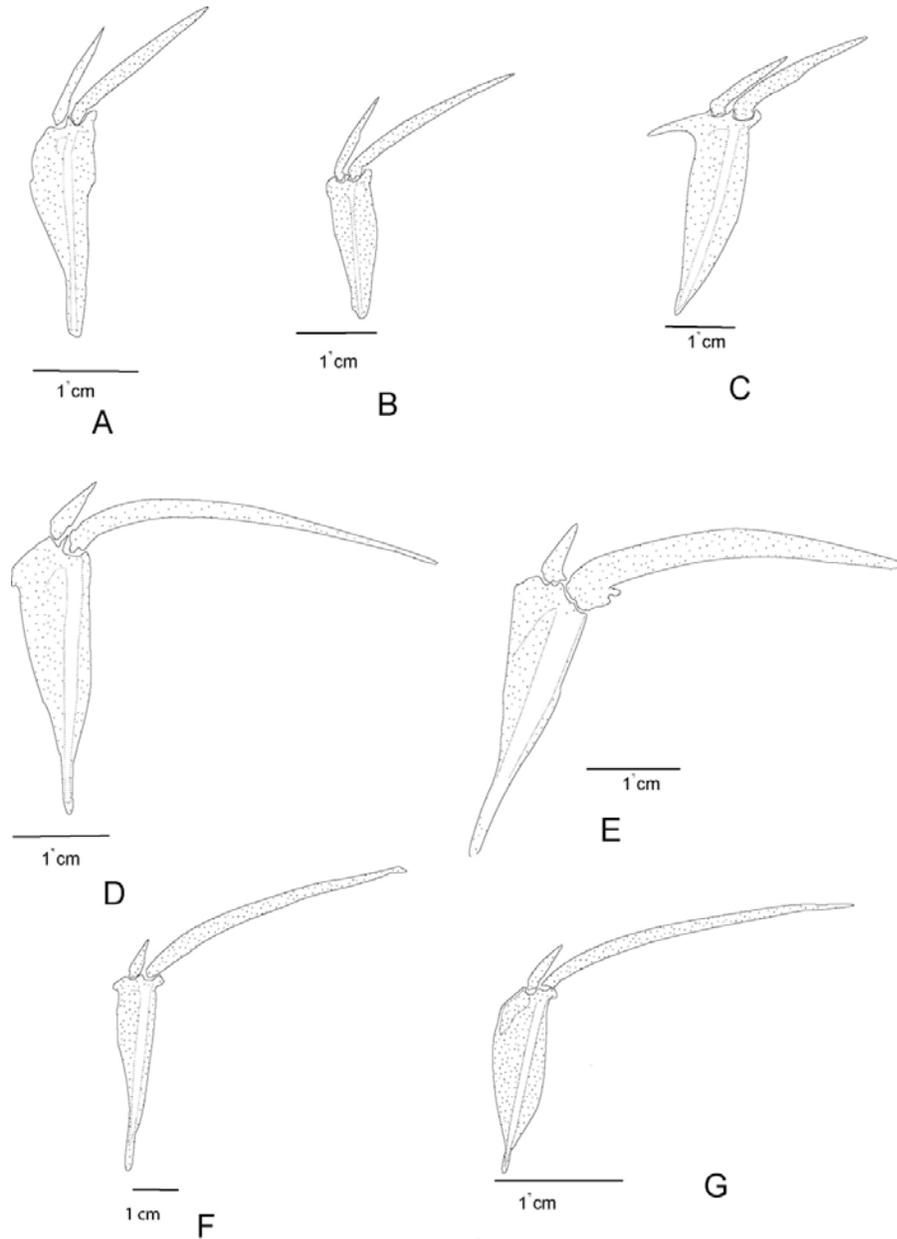


Figura 15. Pterigióforos más anteriores de la aleta dorsal de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Paralabrax maculatofasciatus* 224 mm LP, B) *Lutjanus peru* 200 mm LP, C) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, D) *Gerres cinereus* 183 mm LP, E) *Eugerres lineatus* 156 mm LP, F) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, G) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP.

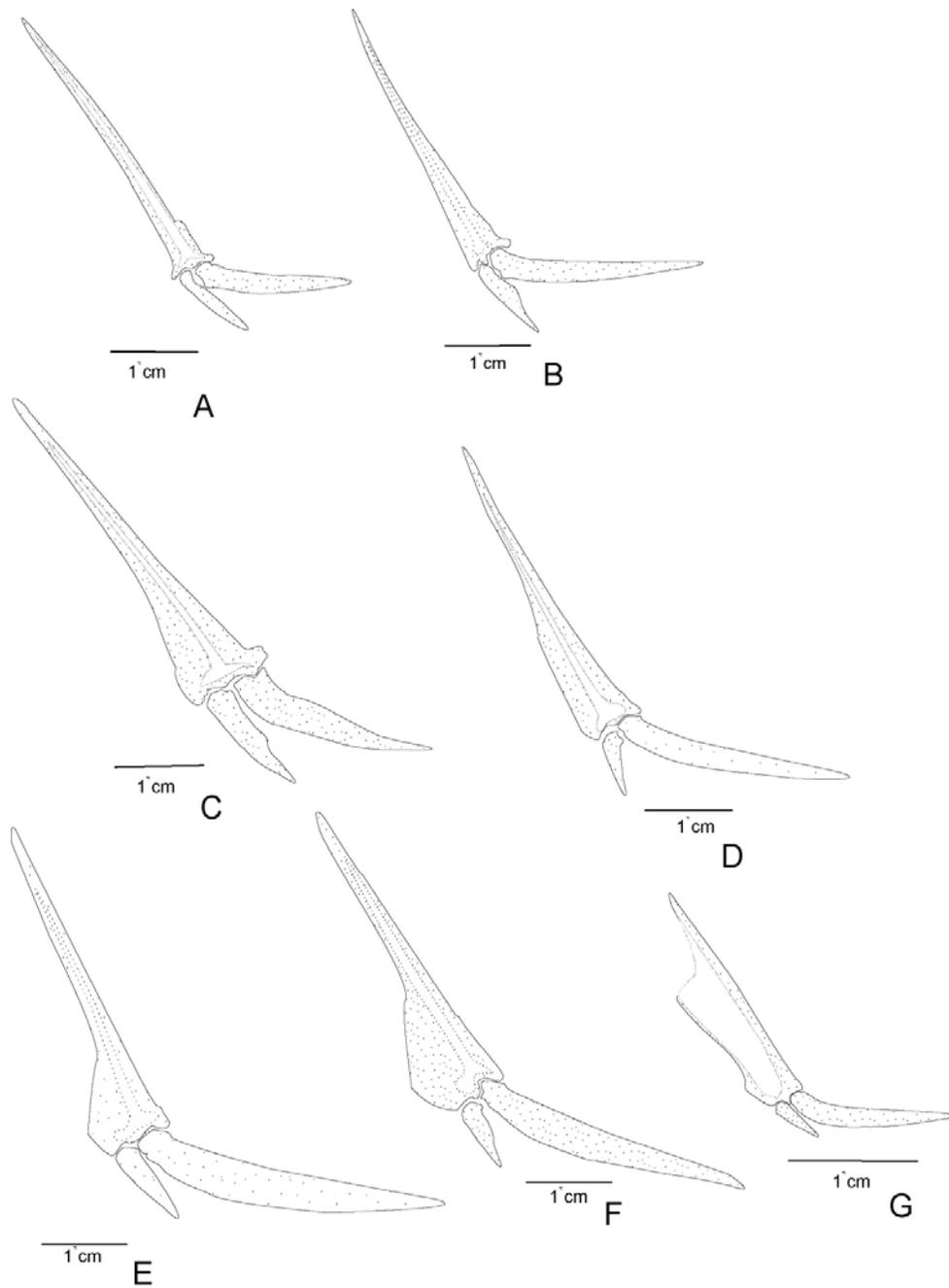


Figura 16. Estructura interhemal de la parte más anterior de la aleta anal de las especies de serránidos, lutjánidos, lobótidos y guerreidos estudiadas. A) *Paralabrax maculatofasciatus* 224 mm LP, B) *Lutjanus peru* 200 mm LP, C) *Lobotes pacificus* 242 mm LP, D) *Gerres cinereus* 183 mm LP, E) *Eugerres lineatus* 156 mm LP, F) *Diapterus brevirostris* 180 mm LP, G) *Eucinostomus dowii* 110 mm LP.

Nodo 3

- 51 (9). Soporte de la parte anterior de la aleta anal con base un poco más ancha y radiales proximales fusionados y alargados (Figs. 17E-F).
- 52 (17). 3 Supraneurales, en el primero con una proyección moderada hacia adelante en el extremo distal, tercero con una proyección moderada hacia atrás en el extremo distal (10E-F).

Diapterus

- 53 (4). Huevos con un diámetro promedio < 0.67 mm.
- 54 (7). Presencia de cartílagos radiales distales.
- 55 (30). Última vértebra precaudal con los extremos abiertos hasta la parte distal.
- 56 (31). Primera vértebra caudal con la espina neural inclinada y de forma recta con una membrana en la cara ventral.
- 57 (33). Cresta supraoccipital fuertemente elevada, su extremo superior en forma de punta.
- 58 (40). Basihial 1 de forma de mazo ensanchado.
- 59 (44). Epibranquial 2 de longitud reducida y con una muesca en el vértice.
- 60 (49). Hipobranquial 2 de longitud corta con una muesca en el extremo proximal.
- 61 (54). Interopérculo parte anterior con el vértice redondeado y un proceso anterodorsal con el extremo en punta roma.
- 62 (56). Preopérculo con el borde inferior con aserraciones.
- 63 (57). Subopérculo con un proceso anterodorsal cerca del vértice, en forma de gancho y con la base estrecha.
- 64 (60). Endopterigoides, elemento membranoso, borde anterior trunco y base pequeña en forma de triángulo.

Eugerres

- 65 (13). Fusión de hipurales Hi 1-2, 3-4, 5.
- 66 (42). Basibranquial 3 con un cuello de botella corto y estrecho, con la parte media ensanchada.
- 67 (43). Epibranquial 1 el proceso termina en forma de gancho corto y truncado.

68 (55). Opérculo de apariencia delgada sin espinas y en la parte posterior con una protuberancia en la parte media.

Ulaema

69 (12). Ambos extremos distales terminan en forma de sombrero con un ápice elevado, radial proximal dorsal y anal con una protuberancia.

Pentaprion

70 (8). El número de elementos de la aleta anal es de V,13.

El estudio de las relaciones filogenéticas de los guerreidos, ha sido un aspecto muy complejo, considerando que su estatus taxonómico ha estado ligado a una gran serie de controversias y contradicciones.

De acuerdo a las relaciones filogenéticas que se observan en la figura 17, el género *Lobotes* es el grupo hermano de la familia Gerreidae y está fuertemente apoyado con un valor de bootstrap de 85%. Como se puede observar en la figura 18, este grupo comparte 6 caracteres apomórficos: seis radios branquióstegos; soportes de la aleta caudal con cartílagos radiales distales; primera vértebra caudal presenta espinas hemales fusionadas en su extremo distal; hipobranquial 1 con el extremo proximal acampanado y sin cuello de botella; hipobranquial 2 alargado y con el extremo proximal acampanado.

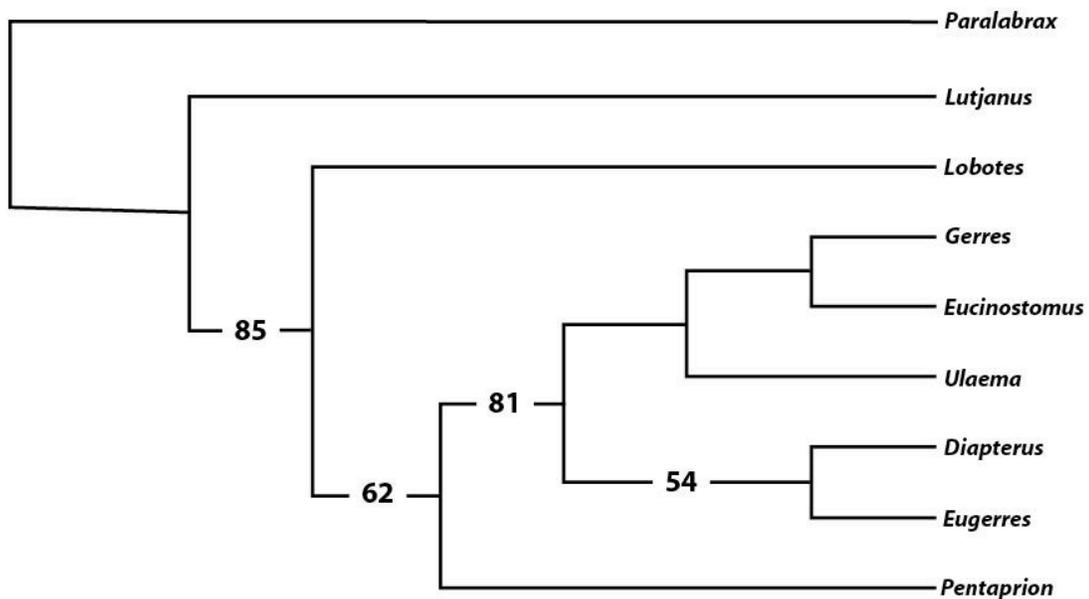


Figura 17. Árbol de consenso de Bootstrap por la regla de mayoría al 50% de los géneros de la familia Gerreidae (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres*, *Ulaema* y *Pentaprion*) y los grupos externos (*Paralabrax*, *Lutjanus* y *Lobotes*).

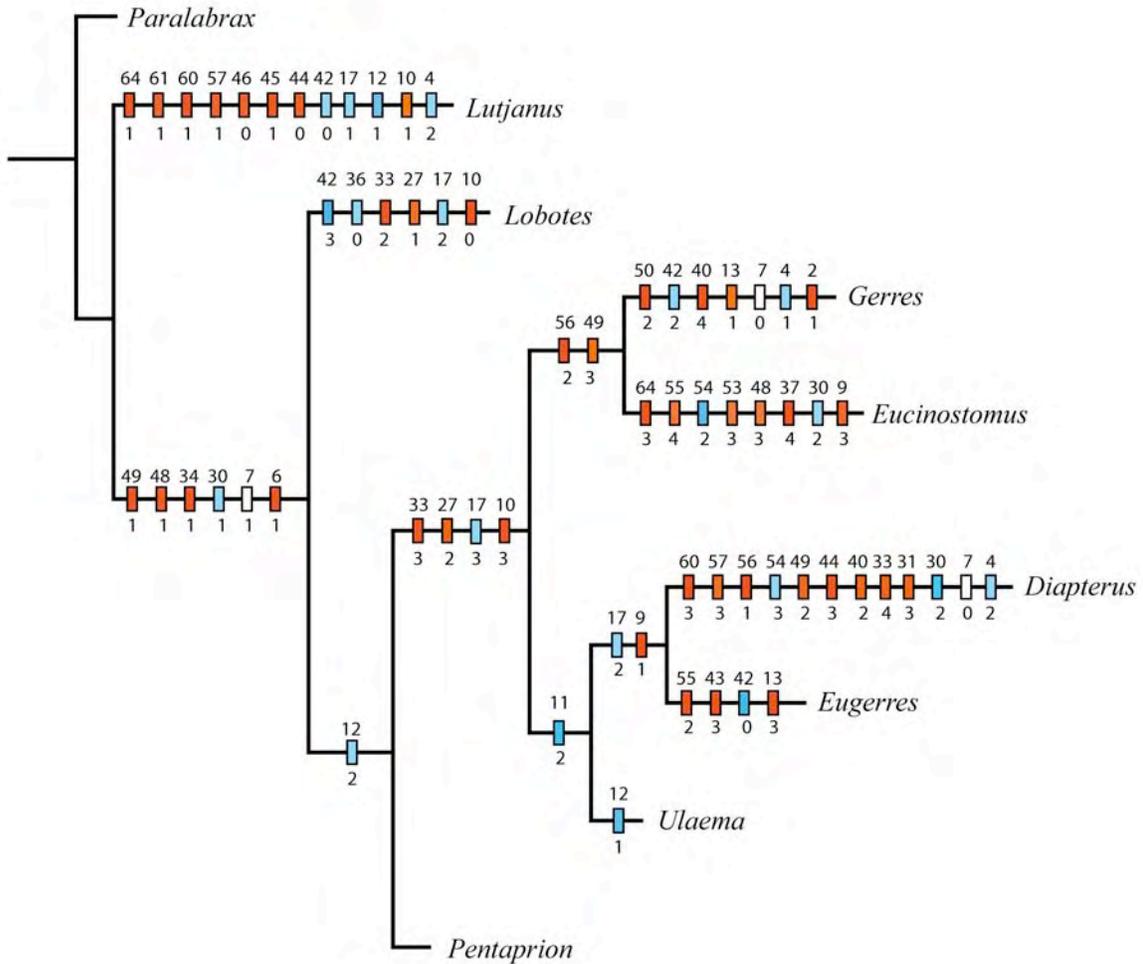


Figura 18. Árbol que muestra los caracteres apomórficos que soportan las ramas de las relaciones hipotéticas entre los géneros de la familia Gerreidae (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres*, *Ulaema* y *Pentaprion*) y los grupos externos (*Paralabrax*, *Lutjanus* y *Lobotes*).

La monofilia de la familia Gerreidae está corroborada con un valor bajo de bootstrap de 62% (Fig. 17) y de acuerdo a la figura 18, presenta una apomorfia (forma de los estribos dorsal y anal).

En lo que se refiere a la subfamilia Gerreinae, se encuentra plenamente apoyada con un 81% de bootstrap (Fig. 17) y la sinapomorfia del grupo la constituyen cuatro caracteres (Fig. 18): fórmula de la aleta dorsal IX,10; los tres supraneurales en los extremos distales

presentan proyecciones moderadas hacia la parte anterior; maxilar con la superficie completamente plegada y el supraoccipital presenta una cresta con una elevación mayor. La tribu Diapterini tiene un valor bajo de Bootstrap de 54%, ya que la rama se encuentra sostenida por un solo carácter soportes mas anteriores de la aleta dorsal con la primera espina corta y recta, la segunda espina larga y curvada, los pterigioforos fusionados 1 y 2 forman una base en forma de hoja, el extremo proximal termina en punta corta.

En lo que respecta al análisis de Bremer, en la figura 19, se observa que el valor mas alto es el 2 y corresponde a la subfamilia Gerreinae. En el caso de las tribus Gerreinini y Diapterini estos clados están medianamente apoyados con un valor de 1, mientras que el clado *Diapterus-Eugerres* se encuentra bien apoyado.

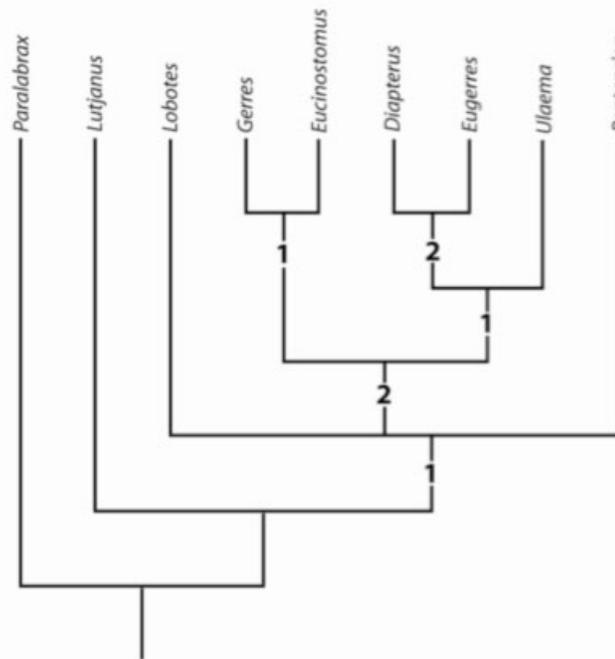


Figura 19. Análisis de Bremer para evaluar el árbol que explica las relaciones filogenéticas de los géneros de la familia Gerreidae (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres*, *Ulaema* y *Pentaprion*) y los grupos externos (*Paralabrax*, *Lutjanus* y *Lobotes*).

6. DISCUSIÓN

6.1 OBTENCIÓN DE SERIES DE DESARROLLO

Una parte fundamental para utilizar la ontogenia en estudios de sistemática filogenética es poder contar con series de desarrollo confiables, en las cuales se puedan analizar los caracteres de la ontogenia a considerar. Para este fin, uno de los principales problemas a resolver es la identificación de embriones y larvas (Richards, 1985; Kendall y Matarese, 1994).

Debido a que existen pocos trabajos sobre el desarrollo ontogenético de las especies seleccionadas en el presente estudio (Watson, 1996; Jiménez-Rosenberg *et al.*, 2003; Ortíz-Galindo *et al.*, 2008), fue necesario recurrir a la construcción de series de desarrollo experimentales a partir del desove manual de organismos madurados sexualmente en el campo o madurados bajo condiciones controladas y desovados de manera espontánea o por medio de hormonas (Sandknop *et al.*, 1984).

En el caso de las dos especies de guerreidos desovadas en el campo (*Gerres cinereus* y *Eucinostomus dowii*), el alimento que se ofreció no tuvo el éxito que se esperaba, de acuerdo a los resultados obtenidos por varios autores (Millares *et al.*, 1979; Eiras-Stofella y Fanta, 1991; Ortíz-Galindo *et al.*, 2008) con especies del género *Eugerres*. A pesar de lo anterior, se pudo obtener material que cubre el periodo embrionario y la fase preflexión. Esta metodología ha sido utilizada para describir las fases iniciales de vida de especies de diversas familias del suborden Percoidei: Carangidae (Poddosinikov y Chevelya, 1986); Lutjanidae (Richards y Saksena, 1980; Rabalais *et al.*, 1980); Sciaenidae (Holt *et al.*, 1981); Sparidae (Matus-Nivón *et al.*, 1987).

Otra fuente importante de material para hacer estos estudios y que se utilizó para *Paralabrax maculatofasciatus* y *Lutjanus peru*, es el desove de peces mantenidos en cautiverio y acondicionados sexualmente; aunque en esta última fuente, se requiere contar con tanques bajo condiciones controladas (fotoperiodo y temperatura), siendo el método mas seguro, pero a su vez el que demanda mayor infraestructura, ya que se deben tener sistemas de cultivo y sistemas de producción de alimento vivo, no obstante ha demostrado su éxito en diversas especies de percoideos Sciaenidae (Powell y Gordy, 1980; Moser *et al.*, 1983; Ramírez-Sevilla *et al.*, 1986); Centropomidae (Lau y Shafland, 1982); Moronidae (Mansueti, 1958; Fritzsche y Johnson, 1980); Serranidae

(Butler *et al.*, 1982; Gracia-López *et al.*, 2005); Carangidae (Fukuhara *et al.*, 1986; Potthoff *et al.*, 1988); Haemulidae (Potthoff *et al.*, 1984); Sparidae (Houde y Potthoff, 1976; Fukuhara, 1977; Matsuoka, 1982; Griswold y McKenney, 1984; Fukuhara, 1991).

En lo que respecta a la serie de desarrollo construida a partir de embriones obtenidos por el desove espontáneo de la cabrilla arenera (*Paralabrax maculatofasciatus*), así como por el desove inducido por medio de hormonas del huachinango (*Lutjanus peru*), en ambos casos se obtiene material de primera calidad, aunque solo con la cabrilla se logró obtener toda la serie hasta su transformación al juvenil, ya que en el caso del huachinango, debido al tamaño pequeño de la boca, solo fue posible obtener la serie hasta la larva preflexión.

Otra parte del material (embriones y larvas) se obtuvo por medio de arrastres superficiales de plancton y algunos otros organismos de los periodos larvario y juvenil fueron obtenidos por capturas nocturnas con redes de cuchara (Klawe, 1960; Faber, 1982), este material junto con el obtenido por medio del chinchorro charalero (Cailliet *et al.*, 1986) sirvió para complementar y construir las series de desarrollo.

Aunque el éxito de esta metodología implica un gran esfuerzo, ya que la reconstrucción debe ir desde el individuo más pequeño del periodo larvario hasta el juvenil o hasta que se reconozcan sus caracteres diagnósticos de las especies en cuestión, su factibilidad de esta metodología ha sido corroborada por diversos autores (Watson, 1982; Leis y Lee, 1994; Leis y Bray, 1995; Reader y Leis, 1996; Jiménez-Rosenberg *et al.*, 2003).

6.2 CARACTERES DE LA ONTOGENIA INICIAL

La aplicación estricta de la metodología propuesta por Hennig (1968) para establecer los estudios sobre Sistemática Filogenética, deben incluir los caracteres que se presentan durante los periodos de desarrollo a lo largo de todo el ciclo de vida.

El uso de los caracteres de la ontogenia inicial (embrión, larva y juvenil) en estudios filogenéticos de peces ha sido planteado desde hace mucho tiempo por Orton (1953), posteriormente Ahlstrom y Moser (1976) señalaron que los caracteres morfológicos y merísticos de las larvas de peces no solo tenían valor taxonómico, sino que tales caracteres podían ser utilizados para inferir afinidades filogenéticas.

El papel que ha desempeñado la ontogenia para resolver la sistemática filogenética de la familia Gerreidae, ha sido principalmente en aportar caracteres extra para complementar los de los adultos.

En lo que respecta a los caracteres de la ontogenia, durante este estudio se consideraron 15 caracteres (cuatro del periodo embrionario, siete del periodo larvario y cuatro del periodo juvenil), de los cuales, 12 fueron informativos para la sistemática (tres del periodo embrionario, seis del periodo larvario y tres del periodo juvenil).

Dentro de los caracteres del periodo embrionario, destaca el hecho de que los caracteres informativos fueron los relacionados con la morfología de la fase de segmentación y de embrión (diámetro del huevo, diámetro del glóbulo de aceite), así como de la fase de eleuteroembrión (posición del glóbulo de aceite); mientras que cuando se utilizó el estadio de ocho células (fase de segmentación) éste no fue informativo, en parte quizás por ser un estadio dinámico y también por la falta de información de las especies de los grupos genéricos faltantes (*Lobotes*, *Ulaema*, *Diapterus*, *Pentaprion* y *Parequula*). Algo similar le ocurrió a Dunn (1989), quien encontró un alto nivel de homoplasias, aparentemente debido a la falta de los estados del carácter de tres de los géneros incluidos en el estudio filogenético de los Gadidae.

En el periodo larvario, de los caracteres propuestos (número de vértebras precaudales, caudales; número de radios branquiostegos; presencia de cartílagos radiales distales; número de elementos de la aleta anal; forma de los soportes mas anteriores de la aleta anal; número de elementos de la aleta dorsal; forma de los soportes mas anteriores de la aleta dorsal), solo el carácter sobre el número de vértebras precaudales y caudales, no fue informativo, debido en gran medida a que la condición 11 vértebras precaudales y 13 caudales, es un carácter autapomórfico de *Lobotes pacificus*.

Con respecto al periodo juvenil, se propusieron cuatro caracteres (forma de los estribos de las aletas dorsal y anal; fusión de los hipurales, número de radios caudales procurrentes, forma del epural 1), de los cuales solo el carácter del número de radios procurrentes no fue informativo, quizás debido a su alta variabilidad interespecífica.

Finalmente, se reconoce la importancia del uso de los caracteres de la ontogenia inicial, ya que el carácter forma de los estribos de las aletas dorsal y anal que se define en el periodo juvenil, es el que apoya la monofilia de la familia Gerreidae.

La importancia del uso de caracteres de la ontogenia es resaltada por Gago (1997), ya que seis caracteres apoyan la monofilia de varios grupos de la familia Trichiuridae.

La posibilidad que brinda la ontogenia para ordenar los caracteres (Mabee, 1989; 1993), depende de poder contar con la descripción de los periodos iniciales de vida de las especies bajo estudio, lo cual nos permite conocer todos los estados del carácter de la serie de transformación. De lo contrario, podríamos cometer el error de restringir la posibilidad de encontrar el árbol mas parsimonioso, por lo que se recomienda que los caracteres sean analizados con la opción desordenados (Mabee, 1989). En el presente trabajo, fue la opción que se escogió, ya que falta mucha información de tres taxones (*Ulaema*, *Pentaprion* y *Parequula*).

6.3 CARACTERES DEL DESARROLLO ÓSEO, MERÍSTICOS Y ÓSEOS

El uso de material aclarado con la técnica de Potthoff (1984) permite contar con material de buena calidad para observar los cambios del desarrollo óseo y poder establecer la polaridad de los caracteres (Mabee, 1989). El principal problema es contar con series de desarrollo completas para poder distinguir la heterocronía de estructuras óseas, como el cráneo, la columna vertebral y los elementos y los soportes de las aletas (Strauss, 1990). Una vez construidas las series, podemos obtener caracteres del desarrollo óseo y merísticos.

En el presente trabajo, se siguió el criterio establecido por Ortíz-Galindo *et al.* (2008) para el reconocimiento de los grupos genéricos *Eugerres-Diapterus* y *Gerres-Eucinostomus*, con base al número de elementos de la aleta anal, ya que *Eugerres-Diapterus* tiene II,i-III,8, mientras que *Gerres-Eucinostomus* tiene II,i-III,7. De igual forma, la estructura que soporta las dos primeras espinas de la aleta anal es útil para distinguir los juveniles de los géneros *Eucinostomus*, *Gerres*, *Eugerres* y *Diapterus*, ya que Picciolo (1960) registró la formación del cono interhemal en *Eucinostomus argenteus* a los 19 mm de LP, mientras que el cono está ausente durante la ontogenia de *Eugerres lineatus* (Ortíz-Galindo *et al.*, 2008) y falta en juveniles de *Diapterus* y *Gerres*. Además la formación de piezas óseas que mostraron diferentes procesos heterocrónicos, como la fusión de los dos pterigióforos distales mas anteriores de la aleta anal, que en el caso de las especies de *Eucinostomus* permitió reconocer la

especie *E. dowii* de las otras especies presentes en la costa noroccidental de México. Esta misma situación de reconocer los procesos heterocrónicos es señalada por Baldwin y Johnson (1993), cuando utilizan caracteres del desarrollo óseo para realizar el análisis cladista de la subfamilia Epinephelinae. Una posibilidad mas de aprovechar los estudios de los caracteres del desarrollo óseo, la señalo Gago (1997), ya que observó que los radiales simples de los pterigióforos de la aleta anal en los taxa Ecaudata, son el resultado de la fusión de tres radiales separados.

Otra posibilidad que brindó el análisis de procesos heterocrónicos a lo largo de las series de transformación en el estudio filogenético de la familia Gerreidae, fue la fusión de los hipurales, ya que en los cuatro géneros de la subfamilia Gerreinae se fusionan los hipurales 1-2 y 3-4, aunque el proceso se inicia a diferentes tiempos.

En los peces adultos, la utilización del protocolo de Burns y Everly (2001), permite conocer al detalle la morfología de las piezas óseas, si acaso el problema que se presenta es la identificación de las estructuras, aunque esto es reforzado con el material aclarado por el método de Potthoff (1984). Otro apoyo importante para la utilización de estos caracteres, son los trabajos óseos que se han desarrollado con especies de la familia Gerreidae (Parr, 1930; Gregory, 1930; Picciolo, 1960; Kusaka, 1974; Andreatta, 1979, 1989; Andreatta y Barbieri, 1981; Rosen y Patterson, 1990), así como los del desarrollo óseo (Álvarez-Pliego, 2004; Ortiz-Galindo *et al.*, 2008).

Con respecto a los caracteres óseos, para el estudio se utilizaron un total de 48 caracteres (siete del neurocráneo, cuatro del branquiocráneo, 13 de la región faríngea, dos de la región hioidea, cuatro de la serie opercular, siete del suspensorio, tres de la columna vertebral, uno de la aleta dorsal, uno de la aleta caudal, uno de las aletas pélvicas y seis de las aletas pectorales.

De estos caracteres 40 fueron informativos para la sistemática (tres del neurocráneo, cuatro del branquiocráneo, 13 de la región faríngea, 2 de la región hioidea, 4 de la serie opercular, 4 del suspensorio, 3 de la columna vertebral, 1 de la aleta dorsal, 1 de la aleta caudal, 1 de las aletas pélvicas y 3 de las aletas pectorales.

En el caso del neurocráneo es de llamar la atención que uno de los caracteres que no fue informativo para la sistemática fue el lacrimal, a pesar de que diversos autores señalaron su utilidad para distinguir al género *Eugerres* (Curran, 1942; Deckert, 1973;

Deckert y Greenfield, 1987), lo cual nos indica que solo sirve para distinguir entre *Diapterus* pero no para comparaciones intergenéricas de la familia Gerreidae ni con los grupos externos utilizados en este estudio. Además de que el empleo del preorbital (=lacrimal) con aserraciones, como único carácter diagnóstico está muy limitado en ejemplares pequeños. Así, Aguirre-León et al. (1982) indicaron esto en individuos de *E. plumieri* menores de 90 mm de LP en el Golfo de México. Asimismo, en la costa noroccidental de México para *E. lineatus* se hace evidente a los 53.5 mm de LP (Ortiz-Galindo et al., 2008)

En el caso de los que si fueron informativos la forma en que termina el hueso pterótico es uno de los caracteres que define al grupo Lobotes + Gerreidae, donde se observa que el estado del carácter que se presenta en los géneros *Paralabrax* y *Lutjanus* es a no presentar una proyección.

También tenemos el caso del supraoccipital, ya que se observa la tendencia evolutiva del desarrollo de la cresta, el género *Paralabrax* se caracteriza por no presentar elevación, posteriormente se observa una cresta poco elevada en *Lutjanus* y con elevación en *Lobotes*, mientras que los miembros de la subfamilia Gerreinae muestran una mayor elevación y fuertemente elevada, siendo este último el estado del carácter mas avanzado que corresponde al género *Eugerres*. Esta tendencia evolutiva fue corroborada por Vergara (1980) en su estudio de las relaciones filogenéticas de la familia Lutjanidae en Cuba, al observar el poco desarrollo de *Centropomus undecimalis* en comparación con las especies de *Lutjanus* estudiadas.

Con respecto al branquiocráneo, todos los caracteres fueron útiles para la sistemática, pero destaca la forma del maxilar, ya que la forma de la superficie del proceso caudal completamente rugosa es uno de los caracteres que define a la subfamilia Gerreinae, mientras que en *Lobotes* se observa la tendencia a presentar la superficie ligeramente rugosa y en *Lutjanus* y *Paralabrax* la superficie es lisa.

En la región faríngea todos los caracteres seleccionados fueron útiles para la sistemática, pero destacan el hipobranquial 1 y el 2, ya que son de los caracteres que definen la relación entre *Lobotes* y Gerreidae, por que se observa una tendencia evolutiva hacia la reducción de la pieza. En el caso del hipobranquial 2 en los representantes de la subfamilia Gerreini, se observa la condición mas derivada, ya

que además de la reducción de la pieza se observa una muesca en la cara anterodorsal.

En la serie opercular, la forma del preoperculo define a la tribu Gerreinini, ya que se presenta la condición mas derivada al no tener aserraciones en su margen. Este caracter ha sido utilizado tradicionalmente para distinguir a los miembros de los géneros *Gerres* y *Eucinostomus* de *Diapterus* y *Eugerres* en las costas de América (Curran, 1942).

Podemos mencionar que el mayor número de modificaciones que se presentan en los miembros de la familia Gerreidae con respecto a los miembros de los grupos externos (*Paralabrax*, *Lutjanus* y *Lobotes*), obedece al hecho de sus diferentes hábitos alimentarios que presentan, ya que los grupos externos presentan un aparato bucofaringeo adaptado para la captura de presas y los miembros de la familia Gerreidae presentan un aparato filtrador que captura organismos benticos, siendo estos últimos el grupo mas derivado de acuerdo a lo establecido por Gosline (1989).

Aunque estos resultados no son concluyentes hasta que no hayamos hecho los estudios del desarrollo embrionario, desarrollo óseo y óseos de las especies de los géneros *Ulaema*, *Pentaprion* y *Parequula*.

6. 4 ANÁLISIS FILOGENÉTICO

El estudio de las relaciones filogenéticas de los Gerreidae, ha sido un aspecto muy complejo, considerando que su estatus taxonómico ha estado ligado a una gran serie de controversias y contradicciones.

De acuerdo con los resultados del análisis filogenético, se corrobora lo establecido por Regan (1913), que la familia Lobotidae (*Lobotes*) es el grupo hermano de la familia Gerreidae. También se discute la monofilia de los representantes genéricos de la familia Gerreidae, donde se propone que los géneros *Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres* y *Ulaema* constituyen la subfamilia Gerreinae; mientras que *Pentaprion* se mantiene como el representante genérico de la familia Gerreidae más derivado. Esta situación de *Ulaema* de estar como el grupo derivado de la subfamilia Gerreinae, contrasta con lo descrito por Curran (1942), con respecto a que *Eucinostomus* es el género con los caracteres mas derivados, aunque este tipo de situaciones se presenta

cuando sólo se consideran algunos caracteres para establecer las relaciones filogenéticas de los grupos taxonómicos, como es el caso de la estructura interhemal en la forma de cono ahuecado.

Con respecto a la posición de *Ulaema lefroyi* en la tribu Diapterini, es el resultado mas controversial, ya que debido a las características de la forma de la estructura interhemal, desde el trabajo de Parr (1930) se consideró a *Ulaema* cercana a *Eucinostomus*, esto mismo fue retomado en el trabajo de Curran (1942) e incluso algunos autores, la reconocen como *Eucinostomus lefroyi* (Gómez-Soto y Contreras-Balderas, 1988; Lozano-Vilano *et al.*, 1993).

La ubicación del género *Gerres* como grupo hermano de *Eucinostomus*, corrobora lo descrito por De La Cruz-Agüero (2001), aunque este autor solo utilizó caracteres del complejo caudal, preoperculo y preorbital (=lacrimal), lo cual demuestra la fuerte afinidad filogenética entre estos dos géneros. Esto mismo fue corroborado mediante un estudio de filogenia molecular realizado por Benítez-Cortés (2005).

De acuerdo al árbol que nos resuelve las relaciones filogenéticas de la familia Gerreidae a nivel genérico, la monofilia de la familia Gerreidae y la pertinencia del género *Lobotes* como grupo hermano, coincide con lo propuesto por diversos autores (Regan, 1913; Gosline, 1966, 1968).

Además, fue posible el reconocimiento pleno (cuatro caracteres sinapomorficos) de la subfamilia Gerreinae, compuesta por los géneros con representantes en costas americanas (*Gerres*, *Eucinostomus*, *Diapterus*, *Eugerres* y *Ulaema*).

Otro aspecto importante del estudio, es que se corroboró la pertinencia de los géneros *Eugerres* y *Ulaema*, a pesar de que algunos autores tienen dudas sobre su validez taxonómica (Gómez-Soto y Contreras-Balderas, 1988; Lozano-Vilano *et al.*, 1993; Miller *et al.*, 2005).

En el caso de la tribu Diapterini, compuesta por los géneros *Diapterus*, *Eugerres* y *Ulaema*, la condición derivada de *Ulaema*, contrasta fuertemente con lo propuesto por Curran (1942), ya que se esperaba, que la fórmula de II,8 de *Ulaema*, fuera mas una modificación del II,i-III, 7 de *Gerres* y *Eucinostomus* y que se tratara de un proceso pedomórfico durante la trayectoria ontogenética, es decir que la tercera espina se mantuviera como radio. Aunque el hecho, de que *Ulaema* se encuentre ubicado en la

tribu Diapterini, parece indicar mas bien, que se perdió una espina en la aleta anal. No obstante estos resultados no son definitivos, ya que se requiere completar los datos faltantes de la matriz para los géneros de *Ulaema*, *Pentaprion* y *Parequula*, con el fin de volver a correr el programa para tener un árbol que explique mejor las relaciones filogenéticas.

7. CONCLUSIONES

1. El uso de la ontogenia inicial, en el caso del estudio filogenético de grupos basales del suborden Percoidei, como el caso de la familia Gerreidae, permitió la adición de caracteres embriológicos, larvales y juveniles como complemento a los caracteres de adultos.

2. El empleo de los caracteres morfológicos de la ontogenia inicial y de adultos, permite la reconstrucción filogenética de las especies selectas de la familia Gerreidae (*Gerres cinereus*, *Eucinostomus dowii*, *Diapterus brevirostris*, *Eugerres lineatus*, *Ulaema lefroyi* y *Pentaprion longimanus*), así como de las especies del grupo externo (*Paralabrax maculatofasciatus*, *Lutjanus peru* y *Lobotes pacificus*). La especie *Parequula melbournensis* se excluyó del análisis por falta de información.

De acuerdo al análisis filogenético tenemos lo siguiente:

- a) La persistencia del género *Lobotes* como grupo hermano de la familia Gerreidae esta bien apoyado.
- b) La monofilia de la familia Gerreidae es corroborada pero no bien apoyada.
- c) Todos los géneros de gerreidos excepto *Pentaprion*, constituyen la subfamilia Gerreinae y su monofilia está bien apoyada por cuatro caracteres sinapomórficos, fórmula dorsal IX,10, los tres supraneurales con proyecciones moderadas hacia delante en los extremos distales, maxilar con la superficie completamente plegada y supraoccipital con una cresta con elevación mayor.
- d) La subfamilia Gerreinae esta compuesta por dos tribus, la tribu Gerreinini constituida por los géneros *Gerres* y *Eucinostomus* y la tribu Diapterini constituida por los géneros *Eugerres*, *Diapterus* y *Ulaema*.

Anexo 1. Caracteres y estados de carácter utilizados en el análisis de las relaciones de los géneros de la familia Gerreidae y géneros de las familias Lobotidae, Lutjanidae y Serranidae. Los caracteres están agrupados por periodo de desarrollo y por tipo de carácter o por región anatómica. Los números empleados en los caracteres corresponden a los mismos que se han utilizado durante el texto.

No.

Periodo embrionario

- | | |
|---|---|
| 2 | Diámetro promedio del huevo: 0 = >0.74 mm; 1 = de 0.67 a 0.74 mm; 2 = < 0.67 mm. |
| 3 | Diámetro promedio del glóbulo de aceite: 0 = >0.18 a 0.20 mm; 1 = 0.18 a 0.16 mm; 2 = < 0.16 mm. |
| 4 | Posición del glóbulo de aceite: 0 = posición media, por debajo de la región cefálica del eleuteroembrión; 1 = ligeramente adelante de la región cefálica del eleuteroembrión; 2 = muy adelante de la región cefálica del eleuteroembrión. |

Periodo larvario

- | | |
|----|--|
| 6 | No. de radios branquiostegos: 0 = 7 radios; 1 = 6 radios. |
| 7 | Cartílagos radiales distales: 0 = ausencia; 1 = presencia |
| 8 | Elementos de la aleta anal: 0 = II,i-III,7; 1 = II,8; 2 = II,i-III,8; 3 = III, 10-11; 4 = III, 16-18; 5 = V, 13. |
| 9 | Soportes mas anteriores de la aleta anal: 0 = base estrecha y radiales proximales fusionados y alargados; 1 = base un poco mas ancha y radiales proximales fusionados y alargados; 2 = base ancha y radiales proximales formando una campana; 3 = base ancha y radiales proximales formando un cono. |
| 10 | No. de elementos aleta dorsal: 0 = IX-X, 13-15; 1 = X-XI, 12; 2 = IX-XI, 13-17; 3 = IX,10. |
| 11 | Soportes mas anteriores de la aleta dorsal: 0 = 1ª espina larga y recta, 2ª espina mas larga que la primera y recta; 1 = 1ª espina larga y recta, 2ª espina mas larga que la primera y recta, parte distal de los pterigioforos 1 y 2 fusionados, con un proceso hacia la parte anterior; 2 = 1ª espina corta y recta, 2ª espina larga y curvada, los pterigioforos fusionados 1 y 2 forman una base |

en forma de triangulo, el extremo proximal termina en una punta alargada; 3 = 1ª espina corta y recta, 2ª espina larga y curvada, los pterigioforos fusionados 1 y 2 forman una base en forma de hoja, el extremo proximal termina en punta corta.

Periodo juvenil

- 12 Forma de estribo en el soporte mas posterior de las aletas dorsal y anal: 0 = ambos extremos distales con poco desarrollo, radial proximal de apariencia delgada; 1 = el extremo distal dorsal en forma de rombo, con una punta roma en la parte media y el anal en forma de yunque, con el radial proximal ensanchado en su extremo superior; 2 = los dos extremos distales terminan de forma redondeada, radiales proximales de apariencia delgada; 3 = el extremo distal dorsal termina en forma de sombrero con un ligero ápice y el extremo distal anal en forma de sombrero con un ápice, radial proximal anal con una protuberancia ; 4 = ambos extremos distales terminan en forma de sombrero con un ápice elevado, radial proximal dorsal y anal con una protuberancia.
- 13 Fusión de hipurales: 0 = sin fusión; 1 = fusión Hi 1-2 (ranura), 3-4, 5; 2 = Fusión Hi 1-2 (foramen), 3-4, 5; 3 = Fusión Hi 1-2, 3-4, 5; 4 = fusión pHi-Hi1-2 (foramen), 3-4, 5.
- 15 Forma de epural 1: 0 = parte proximal de forma recta; 1 = parte proximal en forma de gancho; 2 = parte proximal un poco ensanchada; 3 = parte proximal en forma de bota; 4 = ampliamente ensanchada con un eje en la parte distal y hacia la parte proximal bifurcado, la rama anterior larga y cubre la superficie del arco neural especializado, la rama posterior corta, el vértice dorsal de la rama anterior cubierto por una membrana.

Periodo adulto

- 16 Parahipural: 0 = proceso hipurapófisis termina en punta; 1 = proceso hipurapófisis termina redondeado; 2 = proceso hipurapófisis termina en forma de martillo.
- 17 Supraneurales: 0 = Los dos primeros de forma alargada y con punta redondeada y el tercero con un ligero proceso anterior; 1 = 1° en el extremo distal con un proceso fuerte anterior y un pequeño proceso posterior; 2 = 1° en el extremo distal con un proceso moderado anterior, 3° en el extremo distal con un proceso moderado posterior; 3 = los tres predorsales en los extremos distales con procesos moderados anteriores.
- 19 Escápula: 0 = presencia de foramen grande; 1 = presencia de foramen chico.
- 22 Posttemporal: 0 = parte posterior del cuerpo con pequeñas serraciones; 1 = parte posterior del cuerpo membranosa, su parte dorsal llega hasta la parte media del proceso mesial; 2 = parte posterior del cuerpo membranosa, su parte dorsal llega mas alla de la parte media del proceso mesial.
- 23 Supracleitro: 0 = de aspecto grueso; 1 = de aspecto adelgazado en forma de rombo con una escotadura en el margen anterior derecho; 2 = de aspecto adelgazado en forma de rombo sin escotadura en el margen anterior derecho.
- 24 Basipterigio: 0 = Proceso postpélvico mas largo que el proceso subpélvico, dirigido posterior y en forma de cuerno; 1 = Proceso postpélvico mas largo que el subpélvico, dirigido posterior y con terminación en forma de gancho; 2 = Proceso postpélvico posterior con terminación en forma truncada y proceso subpélvico reducido a un muñón.
- 25 Retroarticular: 0 = Proceso coronoide ligeramente desviado hacia la parte anterior y termina de forma redondeado; 1 = Proceso coronoide desviado fuertemente hacia la parte posterior, dando la apariencia de un gancho.
- 26 Dentario: 0 = Proceso coronoide en dirección posterior y termina en forma redondeada; 1 = Proceso coronoide en dirección posterior y termina en forma de flecha con desviación dorsal; 2 = Proceso coronoide recto y termina en forma truncada.

- 27 Maxilar: 0 = Proceso caudal ampliamente extendido con una superficie lisa; 1 = Proceso caudal ligeramente extendido con una superficie ligeramente rugosa; 2 = Con una superficie completamente rugosa.
- 28 Premaxilar: 0 = Proceso ascendente corto, delgado y separado del proceso articular, proceso maxilar con una base ancha y termina en forma de lóbulo, no se distingue el proceso caudal; 1 = Proceso ascendente corto, delgado y fusionado al proceso articular, proceso maxilar con una base ancha y termina con un ápice, no se distingue el proceso caudal; 2 = Proceso ascendente largo y mas ancho que los anteriores, no se distingue el proceso articular, proceso maxilar con una base reducida y termina en forma de lóbulo, se distingue un proceso caudal con una base reducida.
- 29 Atlas: 0 = Arco y espina neural anchos, prezygoapofisis anterior dorsal y precigoapofisis anterior ventral poco desarrollados; 1 = arco y espina neural ancha y precigoapofisis anterior dorsal y precigoapofisis anterior ventral desarrollados; 2 = arco y espina neural mas ancha y precigoapofisis anterior dorsal y prezygoapofisis anterior ventral desarrollados.
- 30 Última vértebra precaudal: 0 = espinas hemales con los extremos distales separados; 1 = espinas hemales con los extremos distales fusionados; 2 = espinas hemales con los extremos distales ligeramente separados por una muesca.
- 31 Primera vértebra caudal: 0 = de cara lateral la espina neural inclinada pero de forma recta y la espina hemal forma un ángulo de 110 grados y esta engrosada; 1= la espina neural está inclinada de forma recta y la espina hemal se observa curvada y delgada; 2 = espina neural inclinada y curvada, la espina hemal con un ángulo de 110°; 3 = espina neural inclinada y de forma recta con una membrana en la cara ventral.
- 33 Supraoccipital: 0 = sin cresta; 1 = con cresta poco elevada; 2 = cresta elevada; 3 = cresta con una mayor elevación; 4= cresta fuertemente elevada, su extremo superior en forma de punta.

- 34 Pterótico: 0 = extremo distal termina en forma de punta recta; 1 = termina con una pequeña proyección hacia la derecha; 2 = termina con una proyección hacia la derecha; 3= termina con una proyección larga hacia la derecha.
- 36 Dermoesfenótico: 0 = procesos distales terminan en forma truncada; 1 = procesos distales terminan en forma de punta; 2 = procesos distales terminan en forma de una pequeña protuberancia.
- 37 Prevomer: 0 = cabeza anterior en forma de flecha; 1 = cabeza anterior con una punta sobresaliente en la parte media; 2 = cabeza anterior en forma ovalada; 3 = cabeza anterior de forma redondeada; 4 = cabeza anterior de forma redondeada con una bifurcación en la parte media.
- 39 Paraésfenoides: 0 = vista lateral de forma recta, los procesos anterior y posterior en un solo eje, con un proceso alar poco desarrollado; 1 = formando un eje ligeramente inclinado con proceso basioccipital derecho bien desarrollado; 2 = formando eje ligeramente inclinado, con una hendidura posterior bien desarrollada.
- 40 Basihial 1: 0 = de vista dorsal el extremo inferior termina en forma redondeada hacia el extremo superior se ensancha, dando la apariencia de un mazo; 1 = en forma de corbata con el extremo anterior mas grande; 2 = de forma de mazo ensanchado; 3 = cara dorsal mas delgado; 4 = forma de bastón.
- 41 Basibranquial 2: 0 = parte posterior con base ancha; 1 = forma de embudo, con su extremo anterior ligeramente estrecho y el posterior amplio; 2 = forma de jarrón.
- 42 Basibranquial 3: 0 = en forma alargada, con el extremo anterior en forma de copa y con el extremo posterior ancho; 1 = en la parte media se observa un ensanchamiento y el extremo posterior delgado; 2 = con un cuello de botella corto y estrecho, con la parte media ensanchada; 3 = con un cuello de botella largo y amplio, con la parte media ensanchada; 4 = con un cuello de botella largo y la parte media no ensanchada.
- 43 Epibranquial 1: 0 = presenta un proceso en la parte posterodorsal, que termina de forma rectangular; 1 = el proceso termina de forma redondeada con

- terminación truncada; 2 = el proceso termina en forma de gancho largo y truncado; 3 = el proceso termina en forma de gancho corto y truncado.
- 44 Epibranquial 2: 0 = delgado y de longitud alargada y formando un ángulo aproximado de 120° con una membrana en el vértice dorsal; 1 = de longitud alargada sin membrana; 2 = de longitud pequeña y engrosado; 3 = de longitud reducida y con un proceso en el vértice interno.
- 45 Epibranquial 3: 0 = de forma curvada con un proceso en la parte media engrosado que termina en forma truncada; 1 = de forma curvada con un proceso en la parte media en forma de punta roma; 2 = de forma curvada con un proceso en la parte media que termina en punta; 3 = de forma curvada con un proceso en la parte media que termina en forma truncada.
- 46 Epibranquial 4: 0 = delgado con el extremo proximal corto y con una membrana en la cara dorsal y el extremo distal se ensancha terminando en forma redondeada; 1 = el extremo proximal un poco alargado; 2 = el extremo proximal muy alargado.
- 47 Faringobranquial 4: 0 = crecimiento membranoso en la parte inferior dorsal en forma de triángulo; 1 = de forma redondeada; 2 = de forma de triángulo truncado.
- 48 Hipobranquial 1: 0 = extremo proximal con un acampanado y cuello de botella; 1 = acampanado amplio, sin cuello de botella; 2 = acampanado con un pequeño proceso en la parte dorsal; 3 = acampanado estrecho.
- 49 Hipobranquial 2: 0 = largo con el extremo proximal acampanado; 1 = largo con el extremo proximal ensanchado; 2 = corto con una muesca en el extremo proximal; 3 = corto sin muesca en el extremo proximal.
- 50 Hipobranquial 3: 0 = formando un ángulo de 90°; 1 = extremo proximal abocinado; 2 = vértice del ángulo engrosado; 3 = engrosado y membranoso.
- 51 Ceratobranquial 5: 0 = tipo de dientes caniniformes; 1 = tipo de dientes papiliformes; 2 = tipo de dientes mamiliformes; 3 = semimolariformes; 4 = molariformes.

- 52 Cerato-epihial: 0 = ceratohial y epihial no fusionados, el ceratohial con un proceso anterior; 1 = ceratohial y epihial no fusionados, el ceratohial sin proceso anterior; 2 = ceratohial y epihial fusionados.
- 53 Urohial: 0 = presenta una hendidura posterior amplia; 1 = con crestas, sin hendidura posterior; 2 = de aspecto membranoso, ala dorsal con una base a lo largo de la cresta lateral ; 3 = ala dorsal con una base no a lo largo de la cresta lateral.
- 54 Interopérculo: 0 = el margen anterior con un vértice en forma de punta; 1 = el margen anterior termina de forma redondeada y un proceso anteroventral redondeado; 2 = margen anterior termina de forma redondeada y con un proceso anteroventral que termina de forma puntiagudo; 3 = margen anterior con el vértice redondeado y un proceso anteroventral con el extremo en forma de punta roma.
- 55 Opérculo: 0 = con 3 espinas, dos pequeñas en los extremos y una grande en la parte media; 1 = elemento de apariencia engrosada con una espina pequeña; 2 = elemento de apariencia delgada sin espinas y en la parte posterior con un protuberancia en la parte media; 3 = elemento de apariencia delgada en la parte posterior sin protuberancia en la parte media, termina en punta; 4 = elemento de apariencia delgada, en la parte posteroventral con una hendidura posterior.
- 56 Preopérculo: 0 = margen ventral y anterior con aserraciones; 1 = margen ventral con aserraciones; 2 = margen ventral con borde liso.
- 57 Subopérculo: 0 = proceso anterodorsal en el vértice, en forma de gancho recto y con la base estrecha; 1 = proceso anterodorsal en el vértice, en forma de gancho grande y con la base ancha; 2 = proceso anterodorsal en el vértice, en forma de gancho grande y con la base estrecha; 3 = proceso anterodorsal cerca del vértice, en forma de gancho y con la base estrecha.
- 60 Endopterigoides: 0 = margen anterior redondeado y margen ventral amplio y termina en forma de punta; 1 = margen anterior redondeado con margen anterior plano y margen posterior en un ángulo de 45 grados; 2 = elemento membranoso, margen anterior redondeado y margen ventral pequeño que

- termina en forma de pico; 3 = elemento membranoso, margen anterior con el extremo trunco y termina en forma de punta; 4 = elemento membranoso, margen anterior termina en forma de punta y con margen ventral ligeramente redondeado.
- 61 Hiomandibular: 0 = proceso ascendente largo, delgado y de forma recta, la faceta posterior termina en un extremo plano y ala anterior amplia; 1 = proceso ascendente largo, delgado y de forma recta, la faceta posterior termina con una pequeña proyección y ala anterior amplia; 2 = proceso ascendente largo, ensanchado ensanchado en su parte media y curvado, la faceta posterior termina en forma recta con una proyección trunca y el ala anterior estrecha.
- 62 Metapterigoides: 0 = lámina ascendente del hiomandibular amplia; 1 = lámina ascendente del hiomandibular reducida; 2 = lámina ascendente del hiomandibular ausente.
- 64 Simpléctico: 0 = cabeza redondeado sin cresta anterior ni posterior; 1 = cabeza con cresta anterior bien desarrollada; 2 = cabeza con cresta anterior bien desarrollada y termina en punta; 3 = cabeza con cresta anterior que termina en la parte apical con una bifurcación.

Anexo 2. Lista de apomorfias. Optimización de los estados del carácter Acctran. Asterisco (*) indica caracteres ambiguos. La numeración de los nodos hace referencia a la figura 7.

Nodo 1: 3(1)*, 8(2), 19(1)*, 24(1), 33(1), 36(1)*, 37(1)*, 39(1), 54(0)*, 62(0).
Lutjanus: 4(2), 10(1), 12(1), 17(1), 42(0), 44(0), 45(1), 46(0), 57(1), 60(1), 61(1), 64(1).
 Nodo 2: 3(2)*, 6(1), 7(1), 11(1)*, 15(0)*, 16(1)*, 26(1)*, 28(1)*, 29(1)*, 30(1), 31(1)*,
 34(1), 37(2)*, 40(1)*, 43(1)*, 47(0)*, 48(1), 49(1), 50(0)*, 52(1)*, 53(1)*, 55(1)*.
Lobotes: 8(3), 10(0), 14(1), 17(2), 27(1), 33(2), 36(0), 42(3).
Gerreidae: 2(2)*, 9(2)*, 11(3)*, 12(2), 13(2)*, 15(1)*, 16(2)*, 19(0)*, 22(1)*, 23(1)*,
 24(2)*, 25(1)*, 26(2)*, 28(2)*, 29(2)*, 31(2)*, 39(2)*, 40(3)*, 41(1)*, 43(2)*, 44(2)*,
 45(2)*, 46(2)*, 47(2)*, 50(3)*, 51(1)*, 52(2)*, 53(2)*, 54(1)*, 55(3)*, 57(2)*, 60(2)*,
 61(2)*, 62(2)*, 64(2)*.
Gerreinae: 10(3), 17(3), 27(2), 33(3).
Gerreinini: 8(0)*, 12(3)*, 15(5)*, 41(2)*, 49(3), 51(2)*, 56(2).
Gerres: 2(1), 4(1), 7(0), 11(1)*, 13(1), 40(4), 42(2), 50(2), 62(3)*.
Eucinostomus: 9(3), 12(4)*, 19(1)*, 22(2)*, 23(2)*, 30(2), 37(4), 48(3), 53(3), 54(2),
 55(4), 64(3).
Diapterini: 11(2), 34(2)*, 36(2)*, 37(3)*, 45(3)*, 48(2)*.
 Nodo 3: 9(1), 15(4)*, 17(2).
Diapterus: 3(1)*, 4(2), 7(0), 22(2)*, 30(2), 31(3), 33(4), 40(2), 44(3), 47(1)*, 49(2),
 54(3), 56(1), 57(3), 60(3), 62(3)*.
Eugerres: 13(3), 19(1)*, 23(2)*, 42(0), 43(3), 51(3)*, 55(2).
Ulaema: 8(1)*, 12(1)
Pentaprion: 8(5), 9(4)*, 13(4)*, 15(2)*, 25(2)*.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Aguirre-León, A. y A. Yañez-Arancibia. 1986. Las mojaras de la laguna de Términos: Taxonomía, Biología, Ecología y Dinámica Trófica (Pisces: Gerreidae). *An. Inst. Cienc. Mar y Limnol. UNAM* 13(1): 369-444.
- Ahlstrom, E.H. y H.G. Moser. 1976. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. *Rev. Trav. Inst. Peches Marit.* 40: 379-398.
- Akazaki, M. 1958. Studies on the orbital bones of sparoid fishes. *Zool. Mag.* 67(10): 26-29.
- Akazaki, M. 1962. *Studies on the spariform fishes-anatomy, phylogeny, ecology, and taxonomy.* Kosugi Co. Ltd, Osaka. 368 pp.
- Alberch, P. 1985. Problems with the interpretation of developmental sequences. *Syst. Zool.* 34(1): 46-58.
- Alberch, P., S.J. Gould, G. Oster y D. Wake. 1979. Size and shape in ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 5: 296-317.
- Alcántara-Santos, A.C. y F. Gerson-Araujo. 1997. Hábitos alimentares de *Gerres aprion* (Cuvier, 1829), (Actinopterygii, Gerreidae) na baía de Sepetiba (RJ). *Sitientibus, Feira de Santana* 17: 185-195.
- Allen, G.R. y D.R. Robertson. 1994. *Fishes of the tropical eastern Pacific.* Univ. Hawaii Press, Honolulu. 332 pp.
- Álvarez del Villar, J. 1970. Peces mexicanos (claves). *Inst. Nat. Inv. Biol. Pesq. Mex. Ser. Inv. Pesq.* 1: 1-166.
- Álvarez-González, A., J.L. Ortiz-Galindo, S. Dumas, S.F. Martínez-Díaz, D.E. Hernández-Ceballos, T. Grayeb del Alamo, M. Moreno-Legorreta, R. Peña-Martínez y R. Civera-Cerecedo. 2001. Effect of stocking density on the growth and survival sand bass *Paralabrax maculatofasciatus* larvae in a closed recirculating system. *J. World Aquacult. Soc.* 32(1): 130-137.
- Álvarez-Pliego, N. 2004. Desarrollo osteológico de *Diapterus peruvianus* (Cuvier, 1830) (Percoidei: Gerreidae). Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN, La Paz, B.C.S., México. 80 pp.
- Andreatta, J.V. 1979. Osteología da nadadeira caudal de *Diapterus Ranzani* e *Eucinostomus* Baird & Girard (Perciformes, Percoidei, Gerreidae). *Rev. Brasil. Biol.* 39(1): 237-258.

- Andreato, J.V. 1989. Sobre a osteología cefálica das espécies de *Gerres* Quoy & Gaimard, 1824 (Pisces: Perciformes: Gerreidae) que ocorrem em águas brasileiras. *Acta Biologica Leopoldensia* 11(2): 165-202.
- Andreato, J.V. y L.R.R. Barbieri. 1981. Osteologia do crânio de *Diapterus brasiliensis* Cuvier, 1830 (Perciformes, Percoidae, Gerreidae). *Rev. Brasil. Biol.* 41(3): 565-574.
- Bailey, R.M. y T.E. Moore. 1963. Request that the International Commission rule to correct homonymy in names of the family-group based on *Gerris* and *Gerres*. *Bull. Zool. Nomencl.* 20, part 4: 307-308.
- Baldwin, C.C. y G.D. Johnson. 1993. Phylogeny of the Epinephelinae (Teleostei: Serranidae). *Bull. Mar. Sci.* 52: 240-283.
- Balon, E.K. 1981. Saltatory processes and altricial to precocial forms in the ontogeny of fishes. *Am. Zool.* 21: 573-596.
- Balon, E.K. 1984. Reflections on some decisive events in the early life of fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 178-185.
- Balon, E.K. 2002. Epigenetic processes, when *natura non facit saltum* becomes a myth, and alternative ontogenies a mechanism of evolution. *Environ. Biol. Fishes* 65: 1-35.
- Barceló-Márquez, A. C. 1998. Osteología de *Diapterus rhombeus* (Valenciennes, 1830) (Pisces: Gerreidae). Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente. Venezuela. 99 pp.
- Barriel, V. y P. Tassy. 1998. Rooting with multiple outgroups: consensus versus parsimony. *Cladistics* 14: 193-200.
- Benítez-Cortés, O. 2005. Contribución al estudio de la filogenia molecular de los peces de la familia Gerreidae en México. Tesis de Maestría en Ciencias. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. 54 pp.
- Berry, F.H. 1964. Aspects of the development of the upper jaw bones in teleosts. *Copeia* 1964: 375-384.
- Blum, S.D., Jr. 1988. The osteology and phylogeny of the Chaetodontidae (Teleostei: Perciformes). Ph. D. Thesis. University of Hawaii. 390 pp.
- Boglione, C., B. Bertolini, M. Russiello y S. Cataudella. 1992. Embryonic and larval development of the thick-lipped Mullet (*Chelon labrosus*) under controlled reproduction conditions. *Aquaculture* 101: 349-359.

- Bohlke, J.E. y C.C.G. Chaplin. 1968. *Fishes of the Bahamas and adjacent tropical waters*. Livingston Publ. Co., Wynnwood, Pa. 771 pp.
- Borrero, M. y N. Millares. 1979. Cultivo de larvas y juveniles del patao *Eugerres plumieri* (Pisces: Gerreidae) en condiciones de laboratorio. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 4: 21-42.
- Bremer, K. 1994. Branch support and tree stability. *Cladistics* 10: 295-304.
- Brooks, D. R. y E. O. Wiley. 1985. Theories and methods in different approaches to phylogenetic systematics. *Cladistics* 1: 1-11.
- Bussing, W.A. 1995. Gerreidae, pp. 1114-1128. In: W. Fisher, F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem. *Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. II. Vertebrados-Parte 1*. FAO, Roma.
- Butler, J.L., H.G. Moser, G.S. Hageman y L. Nordgren. 1982. Developmental stages of three California sea basses (*Paralabrax*, Pisces, Serranidae). *Cal. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.* 23: 252-268.
- Cailliet, G.M., M.S. Love y A.W. Ebeling. 1986. *Fishes: A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history*. Wadsworth Publ. Co. 194 pp.
- Carpenter, K.E. 1990. A phylogenetic analysis of the Caesionidae (Perciformes: Lutjanoidea). *Copeia* 1990: 692-717.
- Carpenter, K.E. y G.D. Johnson. 2002. A phylogeny of sparoid fishes (Perciformes, Percoidei) based on morphology. *Ichthyol. Res.* 49: 114-127.
- Castro-Aguirre, J.L. 1978. *Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos*. Ser. Cient. 19. Dirección General del Instituto Nacional de Pesca, México. 298 pp.
- Castro-Aguirre, J.L., J. Arvizu y J. Páez B. 1970. Contribución al conocimiento de los peces del golfo de California. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 21: 107-181.
- Castro-Aguirre, J.L., H.S. Espinoza-Pérez y J.J. Schmitter-Soto. 1999. *Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México*. Ed. Limusa, México. 711 pp.
- Cervigón, F. 1993. *Los peces marinos de Venezuela*. Vol. II. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 497 pp.

- Chávez-Comparan, J.C. y M.G. Hammann. 1989. Dieta de las mojaras, *Gerres cinereus* y *Diapterus peruvianus* (Pisces: Gerreidae) en la laguna de Cuyutlán, Colima, México, durante verano. *Ciencias Mar.* 15(3): 71-80.
- Chirichigno, F.N. y J. Vélez. 1998. *Clave para identificar los peces marinos del Perú*. 2da. ed. revisada y actualizada, Publicación Especial. Instituto del Mar del Perú, Callao. 496 pp.
- Clothier, C.R. 1950. A key to some southern California fishes based on vertebral characters. *Fish Bull.* 79: 1-83.
- Collazo, A., J.A. Bolker y R. Séller. 1994. A phylogenetic perspective on teleost gastrulation. *American Nat.* 144(1): 133-152.
- Curran, H.W. 1942. A systematic revision of the gerrid fishes referred to the genus *Eucinostomus* with a discussion of their distribution and speciation. Ph. D. Diss. Univ. Michigan. E.U.A. 183 pp.
- Cuvier, G.E. 1829. *Le règne animal: distributé d'après son organisation, pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie comparée. Tome II.* Chez Déterville, libraire, Paris. 532 pp.
- Cuvier, G.E. y Valenciennes. 1830. *Histoire naturelle des poissons. Tome Sixième. Livré VI. Partie I. Des Sparoïdes; Partie II. Des Ménides.* Strasburg Ed., Paris. 559 pp.
- Cyrus, D.P. y S.J.M. Blaber. 1982. Mouthpart structure and function and the feeding mechanism of *Gerres* (Teleostei). *S.-Afr. Tydskr. Dierk.* 17: 117-121.
- Cyrus, D.P. y S.J.M. Blaber. 1983. The food and feeding ecology of Gerreidae, Bleeker, 1859, in the estuaries of Natal. *J. Fish Biol.* 22: 373-393.
- Day, J.J. 2002. Phylogenetic relationships of the Sparidae (Teleostei: Percoidei) and implications for convergent trophic evolution. *Biol. J. Linn. Soc.* 76: 269-301.
- De Beer, G.R. 1930. *Embriology and evolution.* Clarendon Press, Oxford, U.K.
- De La Cruz-Agüero, J. 2001. Sistemática y Biogeografía de las especies del género *Eucinostomus* (Teleostei: Gerreidae). Tesis de Doctorado CICIMAR-IPN. México. 181 pp.
- De Pinna, M. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367-394.
- De Queiroz, K. 1985. The ontogenetic method for determining character polarity and its relevance to phylogenetic systematics. *Syst. Zool.* 34(3): 280-299.

- Deckert, G.D. 1973. A systematic revision of the genera *Diapterus* and *Eugerres*: with the description of a new genus, *Schizopterus* (Pisces: Gerreidae). M. Sc. Thesis. Northern Illinois University. E.U.A. 74 pp.
- Deckert, G.D. y D.W. Greenfield. 1987. A review of the Western Atlantic species of genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia* 1987(1): 182-194.
- Devauchelle, N. y D. Coves. 1988. The characteristics of sea bass (*Dicentrarchus labrax*) eggs: description, biochemical composition and hatching performances. *Aquat. Living Resour.* 1: 223-230.
- Ditty, J.G., y R.F. Shaw. 1994. Larval development of tripletail, *Lobotes surinamensis* (Pisces: Lobotidae), and their spatial and temporal distribution in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* 92: 33-45.
- Doi, M., H. Kohno, Y. Taki, A. Ohno y T. Singhagraiwan. 1994. Morphological development of eggs, larvae and juveniles of the red snapper, *Lutjanus argentimaculatus* (Pisces: Lutjanidae). *J. Tokyo Univ. Fish.* 81(2): 135-153.
- Dujakovic, J.J., J. Dulcic e I. Katavic. 1995. Embryonic and yolk-sac larval development of the sparid *Dentex (Dentex) dentex* (Linnaeus, 1758). *Fish. Res.* 24: 91-97.
- Dunn, J.R. 1983. The utility of developmental osteology in taxonomic and systematic studies of teleost larvae: A review. *NOAA Tech. Rep. NMFS Circ.* 450, 19 pp.
- Dunn, J.R. 1989. A provisional phylogeny of gadid fishes based on adult and early life-history characters, pp. 209-235. In: D.M. Cohen (ed.). *Papers on the systematics of gadiform fishes*. Sci. Ser. No. 32, Nat. Hist. Mus. Los Angeles, Co.
- Eaton, T.H., Jr. 1945. Skeletal support of the median fins of fishes. *J. Morphol.* 76: 193-212.
- Eiras-Stofella, D.R. y E. Fanta. 1991. Ontogenesis of *Eugerres brasiliensis* (Cuvier, 1830) (Pisces-Gerreidae) obtained by fertilization "in vitro". *Rev. Biol. Mar. Valparaiso* 26(1): 21-36.
- Eschmeyer, W.N. 1990. *Catalog of the genera of recent fishes*. California Academy of Sciences, San Francisco. 697 pp.
- Eschmeyer, W.N. 1998. *Catalog of fishes. Vol. 3*. Calif. Acad. Sci. 2905 pp.
- Espinoza, G., E. Gutierrez y M. Báez-Hidalgo. 1993. Relaciones entre cuatro especies de peces de la familia Gerreidae sobre la base de 9 loci electroforéticos. *Rev. Inv. Mar. Cuba* 14(2-3): 132-137.

- Faber, D.J. 1982. Fish larvae caught by a light-trap at littoral sites in Lac Heney, Quebec, 1979 and 1980, pp. 42-46. In: Proc. 5th. Annual Larval Fish Conference. La. Coop. Fish. Res. Unit, Baton Rouge, LA.
- Fable, Jr., W.A., T.D. Williams y C.R. Arnold. 1978. Description of reared eggs and young larvae of the spotted seatrout, *Cynoscion nebulosus*. *Fish. Bull.* 76(1): 65-71.
- Farris, J.S., A.G. Kluge y M.J. Eckart. 1970. A numerical approach to phylogenetic systematics. *Syst. Zool.* 19: 172-189.
- Felsenstein, J. 1984. Distance methods for inferring phylogenies: A justification. *Evolution* 38(1): 16-24.
- Fernández-Palacios, H., D. Montero, J. Socorro, M.S. Izquierdo, J.M. Vergara. 1994. First studies on spawning, embryonic and larval development of *Dentex gibbosus* (Rafinesque, 1810) (Osteichthyes, Sparidae) under controlled conditions. *Aquaculture* 122: 63-73.
- Fink, W.L. 1982. The conceptual relationship between ontogeny and phylogeny. *Paleobiology* 8(3): 254-264.
- Fisher, W. y P.J.P. Whitehead (eds.). 1974. *FAO Species identification sheets for fishery purposes: Eastern Indian Ocean (fishing area 57) and Western Central Pacific (fishing area 71)*, Vol. 2. FAO, Rome.
- Fraser, T.H. 1972. Comparative osteology of the shallow water cardinal fishes (Perciformes: Apogonidae) with reference to the systematics and evolution of the family. J.L.B. Smith Inst. *Ichthyol. Bull. Rhodes Univ.* 34: 1-105.
- Freihofer, W.C. 1963. Patterns of the ramus lateralis accesorius and their systematic significance in teleostean fishes. *Stanford Ichthyol. Bull.* 8(2): 80-189.
- Fritzsche, R.A. y G.D. Johnson. 1980. Early osteological development of white perch and striped bass with emphasis on identification of their larvae. *Trans. Am. Fish. Soc.* 109: 387-406.
- Fowler, H.W. 1928. *The fishes of Oceania*. Mem. Bishop Mus. Honolulu 10: 1-540 pp.
- Fowler, H.W. 1936. *The marine fishes of West Africa*. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 1493 pp.
- Fowler, H.W. 1944. The fishes. In : Results of the fifth George Vanderbilt Expedition (1941). Bahamas, Caribbean Sea, Panama, Galapagos Archipiélago and Mexican Pacific Islands. *Monogr. Acad. Nat. Sci. Phila.* 6: 57-583.

- Fukuhara, O. 1977. Some morphological observations on larvae and juveniles of the kurodai, *Mylio macrocephalus* (Sparidae: Teleostei) reared in the laboratory. *Bull. Nansei Reg. Fish. Res. Lab.* 10: 1-16.
- Fukuhara, O. 1991. Size and age transformation in red sea bream, *Pagrus major*, reared in the laboratory. *Aquaculture* 95: 117-124.
- Fukuhara, O., T. Nakagawa y T. Fukunaga. 1986. Larval and juvenile development of yellowtail reared in the laboratory. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 52(12): 2091-2098.
- Gill, A.C. y R.D. Mooi. 1993. Monophyly of the Grammatidae and of the Notograptidae, with evidence for their phylogenetic positions among perciforms. *Bull. Mar. Sci.* 52: 327-350.
- Gilmore, R.G. y D.W. Greenfield. 2002. Gerreidae. Mojaras, pp. 1506-1513. In: K.E. Carpenter (ed.). *The living marine resources of the Western Central Atlantic. Vol. 3 bony fishes Part. 2 (Opisthognathidae to Molidae), sea turtles and marine mammals*. FAO Species identification guide for fishery purposes and American Society of Ichthyologists and Herpetologists Special Publication No. 5. FAO, Rome.
- Gómez-Soto, A. y S. Contreras-Balderas. 1988. Ictiofauna de la laguna Madre, Tamaulipas, México, pp 8-17. In: Memorias Congreso Nacional de Zoología.
- Gomon, M.F., C.J.M. Glover y R.H. Kuitert. 1994. *The fishes of Australia's south coast*. State Print. Adelaide, Australia. 992 pp.
- González-Acosta, A.F. 2005. Estudio sistemático y biogeográfico del género *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). Tesis de Doctorado. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. 206 pp.
- González-Acosta, A.F., J. De la Cruz-Agüero y J.L. Castro-Aguirre. 2005. A review of Eastern Pacific species of the genus *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). *Bull. Mar. Sci.* 76(3): 661-673.
- González-Acosta, A., P. Béarez, N. Álvarez-Pliego, J. De La Cruz Agüero y J.L. Castro-Aguirre. 2007. On the taxonomic status of *Diapterus peruvianus* (Cuvier, 1830) and reinstatement of *Diapterus brevirostris* (Sauvage, 1879) (Teleostei: Gerreidae). *Cybium*, 31: 369-377.
- González-Sanson, G. y L. Rodríguez-Viñas. 1983. Alimentación natural de *Eugerres brasiliensis* (Cuvier) y *Gerres cinereus* (Walbaum) (Pisces: Gerreidae) en las lagunas costeras de Tunas de Zaza, Cuba. *Rev. Cub. Inv. Mar.* 4(1): 91-134.
- Gosline, W.A. 1961. The perciform caudal skeleton. *Copeia* 1961(3): 265-270.

- Gosline, W.A. 1966. The limits of the fish family Serranidae, with notes on other lower percoids. *Proc. Calif. Acad. Sci.* 33(6): 91-112.
- Gosline, W.A. 1968. The suborders of perciform fishes. *Proc. U.S. Natl. Mus.* 124: 1-78.
- Gosline, W.A. 1985. Relationships among some relatively deep-bodied Percoid fish groups. *Jap. J. Ichthyol.* 31(4): 351-357.
- Gosline, W.A. 1989. Movable head armature in higher teleostean fishes. *Environ. Biol. Fishes* 24(1): 75-79.
- Gould, S.J. 2000. Of coiled oysters and big brains: how to rescue the terminology of heterochrony, now gone astray. *Evo. Devel.* 2(5): 241-248.
- Greenfield, D.W. y J.E. Thomerson. 1997. *Fishes of the continental waters of Belize*. Univ. Press Florida, Gainesville. 311 pp.
- Gregory, W.K. 1933. Fish skulls. A study of the evolution of natural mechanism. *Trans. Am. Philos. Soc. Ser.* 23: 75-481.
- Griswold, C.A. y T. W. McKenney. 1984. Larval development of the scup, *Stenotomus chrysops* (Pisces: Sparidae). *Fish. Bull.* 82(1): 77-83.
- Grove, J.S. y R.J. Lavenberg. 1997. *The fishes of the Galapagos Islands*. Stanford University Press. Stanford. 863 pp.
- Guitart, D.J. 1977. *Sinopsis de los peces marinos de Cuba, Vol. 3. Orden Perciformes, Suborden Percoidei*. Academia de Ciencias de Cuba, La Habana. 325-608 pp.
- Günther, A. 1859. *Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum. Vol. First*. Taylor and Francis, London. 524 pp.
- Günther, A. 1862. *Catalogue of the Acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum. Vol. Fourth*. Taylor and Francis, London. 534 pp.
- Hall, B.K. 1975. Evolutionary consequences of skeletal differentiation. *Am. Zool.* 15: 329-350.
- Hall, B.K. 1984. Developmental processes underlying heterochrony as an evolutionary mechanism. *Can. J. Zool.* 62: 1-7.

- Harrington, R.W. Jr. 1955. The osteocranium of the american cyprinid fish, *Notropis bifrenatus*, with an annotated synonymy of teleost skull bones. *Copeia* 1955(4): 267-290.
- Hennig, W. 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Manuales EUDEBA, Buenos Aires. 353 pp.
- Herald, E.S. 1961. *Living fishes of the world*. DoubleDay and Co., New York. 304 pp.
- Hioki, S. y K. Suzuki. 1995. Spawning behavior, eggs, and larvae of the Angelfish, *Chaetodontoplus mesoleucus*, in the Aquarium. *J. Fac. Mar. Sci. Technol. Tokai Univ.* 39: 195-205.
- Holt, J., A.G. Johnson, C.R. Arnold, W.A. Fable, Jr. y T.D. Williams. 1981. Description of eggs and larvae of laboratory reared red drum, *Sciaenops ocellata*. *Copeia* 1981(4): 751-756.
- Houde, E.D. y T. Potthoff. 1976. Egg and larval development of the sea bream *Archosargus rhomboidalis* (Linnaeus): Pisces, Sparidae. *Bull. Mar. Sci.* 26(4): 506-529.
- Hubbs, C.L. 1958. *Dikelorhynchus* and *Kanazawaichthys*: nominal fish genera interpreted as based on prejuveniles of *Malacanthus* and *Antennarius* respectively. *Copeia* 1958(4): 282-285.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura, H. Kishimoto y T. Yoshino. 1996. Validity of the gerreid fish, *Gerres macracanthus* Bleeker, 1854, with designation of a lectotype and designation of a neotype for *G. filamentosus* Cuvier, 1829. *Ibid.* 43: 417-429.
- Iwatsuki, Y. y S. Kimura. 1997. *Gerres methueni* Regan, 1920, a senior synonym of *G. rappi* (Barnard, 1927) (Pisces: Gerreidae). *Ichthyol. Res.* 44: 1-7.
- Iwatsuki, Y. y P.C. Heemstra. 2001. *Gerres phaiya*: A new species of gerreid fish (Teleostei: Perciformes: Gerreidae) from India, with comments on *Gerres poietii* and the *Gerres erythrourus* complex. *Copeia* 2001(4): 1043-1049.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura y T. Yoshino. 1998. Redescription of *Gerres erythrourus* (Bloch, 1791), a senior synonym of *G. abbreviatus* Bleeker, 1850 (Teleostei: Perciformes: Gerreidae). *Copeia* 1998(1): 165-172.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura y T. Yoshino. 1999a. Description of *Gerres chrysops* sp. Nov. from Thailand and redescription of *Gerres setifer* (Hamilton, 1822) and *G. decacanthus* (Bleeker, 1865) (Perciformes: Gerreidae). *Ichthyol. Res.* 46(1): 27-41.

- Iwatsuki, Y., S. Kimura y T. Yoshino. 1999b. Redescription of *Gerres baconensis* (Evermann & Seale, 1907), *G. equulus* Temminck & Schlegel, 1844 and *G. oyena* (Forsskal, 1775), included in the “*G. oyena* complex”, with notes on other related species (Perciformes: Gerreidae). *Ichthyol. Res.* 46(4): 377-395.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura y T. Yoshino. 2001a. New species of *Gerres* from the Southern Malay Peninsula, belonging to the *Gerres setifer* complex (Perciformes: Gerreidae). *Copeia* 2001(1): 164-168.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura y T. Yoshino. 2001b. Redescription of *Gerres longirostris* (Lacepede, 1801) and *Gerres oblongus* Cuvier in Cuvier and Valenciennes, 1830, included in the *Gerres longirostris* complex (Perciformes: Gerreidae). *Ibid.* 2001: 954-965.
- Iwatsuki, Y., S. Kimura y T. Yoshino. 2002. A new species: *Gerres microphthalmus* (Perciformes: Gerreidae) from Japan with notes on limited distribution, included in the “*G. filamentosus* complex”. *Ichthyol. Res.* 49: 133-139.
- James, P.S.B.R. 1985a. Comparative osteology of the fishes of the family Leiognathidae. *Indian J. Fish.* 32(3): 309-358.
- James, P.S.B.R. 1985b. Comparative osteology of the fishes of the family Leiognathidae. Part. 2: Relationships among the genera and the species. *Indian J. Fish.* 32(4): 395-416.
- Jiménez-Rosenberg, S.P.A., E. González-Navarro y R.J. Saldierna-Martínez. 2003. Larval, pre-juvenile and juvenile development of *Diapterus peruvianus* (Perciformes: Gerreidae). *Rev. Biol. Trop.* 51: 479-488.
- Johnson, G.D. 1975. The procurrent spur: An undescribed perciform caudal character and its phylogenetic implications. *Ocass. Pap. Calif. Acad. Sci.* 121: 1-23.
- Johnson, G.D. 1980. The limits and relationships of the Lutjanidae and associated families. *Bull. Scrips Inst. Oceanogr. Univ. Calif.* 24: 1-114.
- Johnson, G.D. 1984. Percoidei: Development and relationships, pp. 464-498. In: H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. y S.L. Richardson (eds.). *Ontogeny and Systematics of fishes*. Am. Assoc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub. 1.
- Johnson, G.D. 1988. *Niphon spinosus*, a primitive Epinepheline serranid: Corroborative evidence from the larvae. *Jap. J. Ichthyol.* 35(1): 7-18.
- Johnson, G.D. y P. Keener. 1984. Aid to identification of American grouper larvae. *Bull. Mar. Sci.* 34(1): 106-134.

- Jordan, D.S. y B.W. Evermann. 1896-1900. The fishes of North and Middle America. *Bull. U.S. Nat. Mus.* 47(14). 3313 pp.
- Jordan, D.S. y B.W. Evermann. 1927. New genera and species of North American fishes. *Proc. Calif. Acad. Sci* 16(4), No. 15: 501-507.
- Jordan, D.S., B.W., Evermann y H.W. Clark. 1930. Checklist of the fishes and fishlike vertebrates of North and middle America, north of the northern boundary of Venezuela and Colombia. *Rept. U.S. Comm. Fish.* (1928) 2: 1-670.
- Katayama, M. 1959. Studies on the serranid fishes of Japan (I). *Bull. Fac. Educ. Yamaguchi Univ.* 8(2): 103-180.
- Kendall, A.W. Jr. 1976. Predorsal and associated bones in serranid and grammistid fishes. *Bull. Mar. Sci.* 26(4): 585-592.
- Kendall, A.W., Jr. 1984. Serranidae: Development and Relationships, pp. 499-510. In: H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. y S.L. Richardson (eds.). *Ontogeny and Systematics of fishes*. Am. Assoc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub. 1.
- Kendall, A.W., Jr. y M.P. Fahay. 1979. Larva of the serranid fish *Gonioplectrus hispanus* with comments on its relationships. *Bull. Mar. Sci.* 29: 117-121.
- Kendall, A.W., Jr. y A.C. Matarese. 1994. Status of early life history descriptions of marine teleosts. *Fish. Bull.* 92(4): 725-736.
- Kendall, A.W., Jr., E.H. Ahlstrom y H.G. Moser. 1984. Early life history stages of fishes and their characters, pp. 11-22. In: H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. y S.L. Richardson (eds.). *Ontogeny and Systematics of fishes*. Am. Assoc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub. 1.
- Kerschner, B., M.S. Peterson y R. G. Gilmore, Jr. 1985. Ecotopic and ontogenetic trophic variation in mojarra (Pisces: Gerreidae). *Estuaries* 8(3): 311-322.
- Kinoshita, I. 1988. Gerreidae, pp. 496-499. In: Okiyama, M (ed.). *An atlas of the early stage fishes in Japan*. Ed. Tokai Univ., Tokyo.
- Klawe, W.L. 1960. Animals from night-light collections. In: R.W. Holmes y M. Blackburn (eds.). *Physical, chemical and biological observations in the eastern Tropical Pacific Ocean-Scot Expedition, Abril-June, 1958*. U.S. Fish Wildl. Serv. SSRF 345.
- Klingenberg, C. P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biol. Rev.* 73: 79-123.

- Kobelkowsky, A. 2004. Osteología de la mojarra de mar, *Diapterus auratus* Ranzani (Teleostei: Gerreidae). *Hidrobiologica* 14(1): 1-10.
- Kusaka, T. 1974. *The urohyal of fishes*. Univ. Tokyo Press. 320 pp.
- Lau, S.R. y P.L. Shafland. 1982. Larval development of snook, *Centropomus undecimalis* (Pisces: Centropomidae). *Copeia* 1982(3): 618-627.
- Leis, J.M. 1986. Larval development in four species of Indo-Pacific coral trout *Plectropomus* (Pisces: Serranidae: Epinephelinae) with an analysis of the relationships of the genus. *Bull. Mar. Sci.* 38(3): 525-552.
- Leis, J.M. y D.J. Bray. 1995. Larval development in the lutjanid subfamily Paradichthyinae (Pisces): the genera *Symphorus* and *Symphorichthys*. *Bull. Mar. Sci.* 56(2): 418-433.
- Leis, J.M. y K. Lee. 1994. Larval development in the lutjanid subfamily Etelinae (Pisces): the genera *Aphareus*, *Aprion*, *Etelis* y *Pristipomoides*. *Bull. Mar. Sci.* 55(1): 46-125.
- Leis, J.M. y D.S. Rennis. 1983. *The larvae of Indo-Pacific coral reef fishes*. New South Wales Univ. Press, Honolulu. 269 pp.
- Love, M.S., C.W. Mecklenburg, T.A. Mecklenburg y L.K. Thorsteinson. 2005. *Resource inventory of marine and estuarine fishes of the west coast and Alaska: A checklist of north Pacific and Arctic ocean species from Baja California to the Alaska-Yukon border*. U.S. Department of the Interior, U.S. Geological survey, Biological Resources Division, Seattle, Wash.
- Lozano-Vilano, M.L., M.E. García Ramírez y S. Contreras-Balderas. 1993, pp. 576-595. In: S.I. Salazar-Vallejo y N.E. González (eds.). *Biodiversidad marina y costera de México*. CONABIO-CIQRO.
- Mabee, P.M. 1988. Supraneural and predorsal bones in fishes: development and homologues. *Copeia* 1988(4): 827-838.
- Mabee, P.M. 1989. Assumptions underlying the use of ontogenetic sequences for determining character state order. *Trans. Am. Fish. Soc.* 118: 151-158.
- Mabee, P.M. 1993. Phylogenetic interpretation of ontogenetic change: sorting out the actual and artefactual in an empirical case study of centrarchid fishes. *Zool. J. Linn. Soc.* 107: 175-291.
- Mabee, P.M. 1996. Forum: Reassessing the ontogenetic criterion: A response to Patterson. *Cladistics* 12: 169-176.

- Mabee, P.M. 2000. Developmental data and phylogenetic systematics: Evolution of the vertebrate limb. *Amer. Zool.* 40: 789-800.
- Maddison, W.P., M.J. Donoghue y D.R. Maddison. 1984. Outgroup analysis and parsimony. *Syst. Zool.* 33: 83-103.
- Mansueti, R. 1958. Eggs, larvae and young of the striped bass, *Roccus saxatilis*. *Chesapeake Biol. Lab. Contrib.* 112: 1-35.
- Matheson, R.E. y J.D. McEachran. 1984. Taxonomic studies of the *Eucinostomus argenteus* complex (Pisces: Gerreidae): preliminary studies of external morphology. *Copeia* 1984: 893-902.
- Matsuoka, M. 1987. Development of the skeletal tissues and skeletal muscles in the red sea bream. *Bull. Seikai Reg. Fish. Res. Lab.* 65: 1-114.
- Masuda, H., K. Amaoka, C. Araga, T. Uyeno y T. Yoshino. 1984. *The fishes of the Japanese Archipelago*. Tokai Univ. Press. 370 pp.
- Matsuoka, M. 1982. Development of vertebral column and caudal skeleton of the red sea bream, *Pagrus major*. *Jap. J. Ichthyol.* 29(3): 285-294.
- Matus-Nivón, E., R. Ramírez-Sevilla y R. Martínez-Pecero. 1987. Descripción del huevo y primeras fases larvales de *Calamus brachysomus* (Lockington) (Pisces: Sparidae). *Inv. Mar. CICIMAR* 3(2): 43-51.
- Matus-Nivón, E., R. Ramírez-Sevilla; R. Martínez-Pecero y J.L. Ortiz-Galindo. 1989. Descripción de la larva y juvenil del Mojarrón *Calamus brachysomus* (Lockington) (Pisces: Sparidae). *Inv. Mar. CICIMAR* 4(2): 141-150.
- McAllister, D.E. 1968. The evolution of branchiostegals-and associated opercular, gular, and hyoid bones-and the classification of telostome fishes, living and fossil. *Bull. Natl. Mus. Can.* No. 221: 239 pp.
- McKinney, M.L. y K.J. McNamara. 1991. *Heterochrony, the evolution of ontogeny*. Plenum, New York. 456 pp.
- Meek, S.E. y S.F. Hildebrand. 1925. *The marine fishes of Panama. Part II*. Field Mus. Nat. Hist. Pub. 226, Zool. Ser. 15: 331-707.
- Middaugh, D.P. y R.L. Yoakum. 1974. The use of chorionic gonadotropin to induce laboratory spawning of the Atlantic croaker, *Micropogon undulatus*, with notes on subsequent embryonic development. *Chesapeake Sci.* 15(2): 110-114.
- Millares, N., M. Borrero y E. González. 1979. Desove inducido en *Eugerres plumieri* (patao) en condiciones de laboratorio. *Rev. Cub. Inv. Pesq.* 4(1): 65-87.

- Miller, R.R. 1966. Geographical distribution of central american freshwater fishes. *Copeia* 1966(4): 773-802.
- Miller, R.R., W.L. Minckley y S.M. Norris. 2005. *Freshwater fishes of México*. The University of Chicago Press, Chicago. 490 pp.
- Miskiewicz A.G. y B.D. Bruce. 1998. Gerreidae: Silver biddies, pp. 226-231. In: Neira, F.J., A.G. Miskiewicz y T. Trnski. (eds.). *Larvae of temperate Australian fishes: Laboratory guide for larval identification*. Univ. Western Australia Press, Melbourne.
- Mito, S. 1963. Pelagic fish eggs from Japanese waters. III Percina. *Jap. J. Ichthyol.* 11: 39-64. (en japonés, resumen en Inglés).
- Mok, H.-K. 1986. Myology, osteology, and phylogeny of carangid fishes, pp. 950-951. In Uyeno, T., R. Arai, T. Taniuchi, K. Matsuura (eds.). *Indo-pacific fish-biology. Proceedings of the second International Conference on Indo-pacific fishes. Tokyo july-29-august-3, 1985*.
- Mok, H.-K. y H.-J. Chang. 1986. Articulation of the pelvic spine in Acanthopterygian fishes, with notes on its phylogenetic implications. *Jap. J. Ichthyol.* 33(2): 146-150.
- Monod, T. 1968. Le complexe urophore des poissons téléostéens. *Mem. Inst. Fondamental d'Afr. Noire*. No. 81. 705 pp.
- Mooi, R.D. 1993. Phylogeny of the Plesiopidae (Pisces: Perciformes) with evidence for the inclusion of the Acanthoclinidae. *Bull. Mar. Sci.* 52: 284-326.
- Moser, H.G., D.A. Ambrose, M.S. Busby, J.L. Butler, E.M. Sandknop, B.Y. Sumida y E.G. Stevens. 1983. Description of early stages of with sea bass, *Atractoscion nobilis*, with notes on distribution. *Cal. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.* 27: 162-169.
- Munro, I.S.R. 1955. *The marine and fresh water fishes of Ceylon*. Halstead Press, Sydney.
- Nair, R.V. 1952. Studies on some post-larval fishes of the Madras plankton. *Proc. Indian Acad. Sci. Sec. B* 35: 225-244.
- Nelson, G.J. 1969. Gill arches and the phylogeny of fishes, with notes on the classification of vertebrates. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 141: 475-552.
- Nelson, G.J. 1973. The higher-level phylogeny of vertebrates. *Syst. Zool.* 22: 87-91.

- Nelson, G.J. 1978. Ontogeny, phylogeny, paleontology, and the biogenetic law. *Syst. Zool.* 27: 324-345.
- Nelson, G.J. 1994. Homology and Systematics, pp. 101-149. In: B.K. Hall (ed.). *Homology: The hierarchical basis of Comparative Biology*. Academic Press.
- Nelson, G.J. y N. Platnick. 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press, New York.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the world*. 3rd ed. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York. 600 pp.
- Nelson, J.S. 2006. *Fishes of the world*. 4a ed. John Wiley & Sons, Inc., Nueva York. 601 pp.
- Newman, S.A. y G.B. Müller. 2000. Epigenetic mechanisms of character origination. *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* 288: 304-317.
- Nolf, D. y G.L. Stringer. 1992. Neogene paleontology in the northern Dominican Republic: 14. Otoliths of teleostean fishes. *Bull. Am. Paleontology* 102(340): 46-81.
- Nybelin, O. 1963. Zur morphologie und terminologie des schwanzskelettes der Actinopterygier. *Ark. Zool. Ser.* 2(15): 485-516.
- Oozeki, Y. y R. Hirano. 1985. Effects of temperature changes on the development of eggs of the japanese whiting *Sillago japonica* Temminck et Schlegel. *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.* 51(4): 557-572.
- Ortiz-Galindo, J.L., J.L. Castro-Aguirre, E.F. Balart y N. Álvarez-Pliego. 2008. Description of ontogeny and osteological development of the streaked mojarra *Eugerres lineatus*. *Zootaxa* 1911: 1-30.
- Orton, G.L. 1953. The systematics of vertebrate larvae. *Syst. Zool.* 2: 63-75.
- Oster, G.F., N. Shubin, J.D. Murray y P. Alberch. 1988. Evolution and morphogenetic rules: The shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny. *Evolution* 42: 862-884.
- O'Toole, B. 2002. Phylogeny of the species of the superfamily Echenoidea (Perciformes: Carangoidei: Echeneidae, Rachycentridae, and Coryphaenidae), with an interpretation of echeneid hitchhiking behaviour. *Can. J. Zool.* 80: 596-623.
- Otero, O. 2004. Anatomy, systematics and phylogeny of both recent and fossil latid fishes (Teleostei, Perciformes, Latidae). *Zool. J. Linn. Soc.* 141: 81-133.

- Parr, A.E. 1930. Scientific results of the third oceanographic expedition of the "Pawnee" 1927. Teleostean shore and shallow water fishes from the Bahamas and Turks Island. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 3(4): 1-148, figs. 1-38.
- Patterson, C. 1996. Forum: Comments on Mabee's "empirical rejection of the ontogenetic polarity criterion". *Cladistics* 12: 147-167.
- Picciolo, A. 1960. The development of the anterior interhaemal cone of *Eucinostomus argentus* Baird and Girard. *Copeia* 1960(1): 70-71.
- Podosinnikov, A.Y. y V.I. Chevelya. 1986. Information on the development of species of the genus *Trachurus* (Carangidae). *J. Ichthyol.* 26(1): 43-52.
- Potthoff, T. 1984. Clearing and staining techniques, pp. 35-37. In H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. y S.L. Richardson (eds.). *Ontogeny and Systematics of fishes*. Am. Assoc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub. 1.
- Potthoff, T., S. Kelley y L.A. Collins. 1988. Osteological development of the red snapper, *Lutjanus campechanus* (Lutjanidae). *Bull. Mar. Sci.* 43(1): 1-40.
- Potthoff, T., S. Kelley, M. Moe y F. Young. 1984. Description of porkfish (*Anisotremus virginicus*, Haemulidae) and their osteological development. *Bull. Mar. Sci.* 34(1): 21-59.
- Powell, A.B. y H.R. Gordy. 1980. Egg and larval development of the spot, *Leiostomus xanthurus* (Sciaenidae). *Fish. Bull.* 78(3): 701-714.
- Quoy, J.R. C. y P. Gaimard. 1824-1825. Descriptions des poissons, pp. 192-401. Chapitre IX. In: L. de Freycinet (ed.). *Voyage autour du monde.. execute sur les corvettes de S.M. "L'Uranie" et "La Physicenne" pendant les années 1817-1820*. Paris.
- Rabalais, N.N., S.C. Rabalais y C.R. Arnold. 1980. Description of eggs and larvae of laboratory reared red snapper (*Lutjanus campechanus*). *Copeia* 1980(4): 704-708.
- Ramírez-Sevilla, R., E. Matus-Nivón y R. Martínez-Pecero. 1986. Descripción del huevo y larva temprana de *Cynoscion parvipinnis* Ayres (Pisces: Sciaenidae). *Inv. Mar. CICIMAR* 3(1): 39-51.
- Reader, S.E. y J.M. Leis. 1996. Larval development in the lutjanid subfamily Caesioninae (Pisces): the genera *Caesio*, *Dipterygonotus*, *Gymnocaesio*, and *Pterocaesio*. *Bull. Mar. Sci.* 59(1): 310-369.

- Regan, C.T. 1913. Classification of the percoid fishes. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 12(8): 111-145.
- Reilly, S.M., Wiley, E.O. y D.J. Meinhardt. 1997. An integrative approach to heterochrony: distinction between interspecific and intraspecific phenomena. *Biol. J. Linn. Soc.* 60: 119-143.
- Reynoso, V.-H. 1996. Early Cretaceous lepidosaurs (Reptilia: Diapsida) from Central México and the phylogeny of the Lepidosauromorpha. Ph. D. thesis. McGill University, Montreal. Canada.
- Reynoso, V.-H. y G. Callison. 2000. A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, México. *Zool. J. Linn. Soc.* 130: 183-212.
- Richards, W.J. y V.P. Saksena. 1980. Description of larvae and early juveniles of laboratory-reared gray snapper, *Lutjanus griseus* (Linnaeus) (Pisces, Lutjanidae). *Bull. Mar. Sci.* 30(2): 515-522.
- Robins, C.R., R.M. Bailey, C.E. Bond, J.R. Brooker, E. A. Lachner, R.N. Lea y W.B. Scott. 1980. *A list of common scientific names of fishes from the United States and Canada*. 4ª. Ed. Am. Fish. Soc. Spec. Publ. 12.
- Rojo, A.L. 1991. *Dictionary of evolutionary fish osteology*. CRC Press, Inc., Boca Raton, Florida. 273 pp.
- Rosales-Velásquez, M. O. 1997. Efecto de la alimentación sobre los desoves de la cabrilla arenera *Paralabrax maculatofasciatus* (Teleostei: Serranidae) mantenida en cautiverio. Tesis de Maestría. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas-IPN. México.
- Rosen, D.E. 1973. Interrelationships of higher euteleostean fishes, pp. 397-513. In P.H. Greenwood, R.S. Miles y C. Patterson (eds.). *Interrelationships of fishes*. *Zool. J. Linn. Soc.* 53(Supp. 1).
- Rosen, D.E. y C. Patterson. 1990. 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. *Am. Mus. Novitates* No. 2983. 57 pp.
- Ruiz-Carus, R. y M. Uribe-Alcocer. 2003. Phylogenetic assessment of *Eucinostomus gula*, *Eugerres plumieri*, and *Diapterus auratus* (Pisces: Gerreidae) based on allozyme and mtDNA analyses. *Carib. J. Sci.* 39(1): 109-115.
- Ruiz-Carus, R. y M. Uribe-Alcocer. 2004. Karyotype análisis of *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, and *Eugerres plumieri* (Teleostei, Gerreidae) from Florida and Puerto Rico. *Env. Biol. Fishes* 67: 269-276.

- Saksena, V.P. y W.J. Richards. 1975. Description of eggs and larvae of laboratory reared white grunt, *Haemulon plumieri* (Lacepede) (Pisces: Pomadasidae). *Bull. Mar. Sci.* 25(4): 523-526.
- Sandknop, E.M., B.Y. Sumida y H.G. Moser. 1984. Early life history descriptions, pp. 23-24. In: H.G. Moser, W.J. Richards, D.M. Cohen, M.P. Fahay, A.W. Kendall, Jr. y S.L. Richardson (eds.). *Ontogeny and Systematics of fishes*. Am. Assoc. Ichthyol. Herpetol. Spec. Pub. 1.
- Sasaki, K. 1989. Phylogeny of the family Sciaenidae, with notes on its zoogeography (Teleostei: Perciformes). *Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ.* 36: 1-137.
- Scott, T.D., C.J.M. Glover y R.V. Southcott. 1980. *The marine and freshwater fishes of south Australia*. D.J. Woolman, Gov. Printer, South Australia. 392 pp.
- Schulmeister, S. y W.C. Wheeler. 2004. Comparative and phylogenetic analysis of developmental sequences. *Evol. Develop.* 6(1): 50-57.
- Shaeffer, B. y D.E. Rosen. 1961. Major adaptative levels of the Actinopterygian feeding mechanism. *Am. Zool.* 1: 87-204.
- Shubin, N.H. 1994. History, ontogeny, and evolution of the archetype, pp. 249-271. In B.K. Hall (ed.). *Homology: The hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press. Inc.
- Smith, C.L. y R.M. Bailey. 1961. Evolution of the dorsal-fin support of percoid fishes. *Pap. Mich. Acad. Sci. Art. Let.* 46: 345-363.
- Smith, C.L. y R.M. Bailey. 1962. The subocular shelf of fishes. *J. Morphol.* 110(1): 1-17.
- Starks, E.C. 1911. The osteology and relationship of *Leiognathus*, a genus of scombroid fishes. *Stanford Univ. Press* 5: 5-15.
- Starks, E.C. 1926. Bones of the ethmoid region of the fish skull. *Stanford Univ. Publ. Biol. Sci.* 4: 139-338.
- Starks, E.C. 1930. The primary shoulder girdle. *Stanford Univ. Publ. Biol. Sci.* 6: 149-239.
- Starnes, W. 1988. Revision, phylogeny and biogeographic comments on the circumtropical marine percoid fish family Priacanthidae. *Bull. Mar. Sci.* 43(2): 117-203.
- Strauss, R.E. 1990. Heterochronic variation in the developmental timing of cranial ossifications in Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes). *Evolution* 44(6): 1558-1567.

- Suzuki, K. 1962. Anatomical and taxonomical studies on the carangid fishes of Japan. *Rep. Fac. Fish. Prefect. Univ. Mie* 4(2): 43-232.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP-Phylogenetic analysis using Parsimony (and other methods). ver. 4.0 Sunderland. MA. Sinauer Associates.
- Swofford, D.L. y W.P. Maddison. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathem. Biosci.* 87:199-229.
- Swofford, D.L. y G.J. Olsen, 1990. Phylogenie reconstruction, 411-501 pp. In. D.M. Hillis y C. Moritz (eds.). Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Thomson, D.A., L.T. Findley y A.N. Kerstitch. 2000. *Reef fishes of the sea of Cortez: The rocky-shore fishes of the Gulf of California*. Revised edition. University of Texas Press, Austin. 353 pp.
- Tominaga, Y. 1968. Internal morphology, mutual relationships and systematic position of the fishes belonging to the family Pempheridae. *Jap. J. Ichthyol.* 15(2): 43-95.
- Tominaga, Y., K. Sakamoto y K. Matsuura. 1996. *Posterior extensión of the swimbladder in percoid fishes, with a literatura survey of other teleosts*. Bull. No. 36, The University Museum, The University of Tokyo. 53 pp.
- Uchida, K., S. Imai, S. Mito, S. Fujita, M. Ueno, Y. Shojima, T. Senta, M. Tahuka e Y. Dotsu. 1958. *Studies on the eggs, larvae, and juveniles of japanese fishes, Series 1*. Second Lab. Fish. Biol. Fish. Dep. Faculty Agricult. Fukuoka: Kyushu Univ. Japan. 89 pp y 86 plates. (en japonés).
- Vari, R.P. 1978. The terapon perches (Percoidei, Teraponidae). A cladistic analysis and taxonomic revision. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 159(5): 177-340.
- Vergara, R.R. 1980. Consideraciones filogenéticas sobre las especies cubanas del género *Lutjanus* (Lutjanidae, Perciformes, Teleostei). Academia de Ciencias de Cuba. Informe Científico-Técnico No. 113. 39 pp.
- Voskoboinikova, O.S. 2001. Evolutionary significance of heterochronies in the development of the bony skeleton in fishes of the suborden Notothenioidei (Perciformes). *J. Ichthyol.* 41(6): 415-424.
- Wägele, J.W. 1996. First principles of phylogenetic systematics, a basis for numerical methods used for morphological and molecular characters. *Vie Milieu* 46(2): 125-138.
- Wägele, J.W. 2005. *Foundations of phylogenetic systematics*. 2nd ed. revised. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen. 365 pp.

- Wartrous, L.E., y Q.D. Wheeler. 1981. The outgroup comparison method of character analysis. *Syst. Zool.* 30: 1-11.
- Watanabe, W.O., E.P. Ellis, J. Chávez y C. Manfredi. 1998. Artificial propagation of mutton snaper, *Lutjanus analis*, a new candidate marine fish species for aquaculture. *J. World Aquacult. Soc.* 29(2): 176-187.
- Watson, W. 1982. Development of eggs and larvae of the white croaker, *Genyonemus lineatus* Ayres (Pisces: Sciaenidae) of the Southern California coast. *Fish. Bull.* 80(3): 403-417.
- Watson, W. 1996. Gerreidae: Mojarras, pp. 998-1001. In Moser, H.G. (ed.). *The early stages of fishes in the California Current Region*. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Atlas No. 33. Allen Press Inc., Lawrence.
- Webb, J.F. 1999. Larvae in fish development and evolution, pp. 109-158. In B.K. Hall y M.H. Wake (eds.). *The origin and evolution of larval forms*. Academic Press, San Diego, Calif. U.S.A.
- Wheeler, Q.D. 1990. Ontogeny and character phylogeny. *Cladistics* 6: 225-268.
- Wiley, E.O., D. Siegel-Causey, D.R. Brooks y V.A. Funk. 1991. *The complete cladist: A primer of phylogenetic procedures*. Univ. Kansas, Mus. Nat. Hist. Spec. Pub. No. 19. 158 pp.
- Wilkinson, M. 1992. Ordered versus unordered characters. *Cladistics* 8: 375-385.
- Wilkinson, M. 1995a. Coping with abundant missing entries in phylogenetic inference using parsimony. *Syst. Biol.* 44(4): 501-514.
- Wilkinson, M. 1995b. More on reduced consensus methods. *Syst. Biol.* 44: 435-439.
- Wilkinson, M. y M.J. Benton. 1996. Sphenodontid phylogeny and the problems of multiple trees. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 351: 1-16.
- Woodland, D.J. 2001. Gerreidae. Mojarras (silverbiddies), pp. 2946-2960. In: K.E. Carpenter y V.H. Niem (eds.). *FAO species identification guide for fishery purposes. The living marine resources of the Western Central Pacific. Vol. 5 bony fishes part 3 (Menidae to Pomacentridae)*, FAO, Rome.
- Zahuranec, B.J. 1967. The gerreid fishes of genus *Eucinostomus* in the Eastern Pacific. M. Sc. Thesis. San Diego Univ. Calif. 106 pp.
- Zarur, M.A. 1962. Algunas consideraciones geobiológicas de la laguna de Términos, Camp. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.* 23: 51-63.