UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL MUGÍLIDO ANFIAMERICANO *AGONOSTOMUS MONTICOLA* (BRANCOFT, 1834) (TELEOSTEI: MUGILIDAE) A TRAVÉS DE SU DISTRIBUCIÓN MESOAMERICANA

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

BERTHA PAULINA DIAZ MURILLO

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS
POSGRADO EN OCEANOGRAFIA COSTERA

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL MUGÍLIDO ANFIAMERICANO *AGONOSTOMUS MONTICOLA* (BRANCOFT, 1834) (TELEOSTEI: MUGILIDAE) A TRAVÉS DE SU DISTRIBUCIÓN MESOAMERICANA

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

BERTHA PAULINA DIAZ MURILLO

Aprobado por:

Dr. Gorgonio Ruiz Campos
Director

Dr. Faustino Camarena Rosales
Sinodal

Dr. Francisco Javier García De León
Sinodal

Dr. Jorge Ledesma Vázquez
Sinodal

Dr. Jorge Adrian Rosales Casián
Sinodal

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE BAJA CALIFORNIA
FACULTAD DE CIENCIAS MARINAS
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES OCEANOLÓGICAS

CARACTERIZACIÓN MORFOLÓGICA DEL MUGÍLIDO (BRANCOFT, 1834) (TELEOSTEI: MUGILIDAE) ANFIAMERICANO *AGONOSTOMUS MONTICOLA* A TRAVÉS DE SU DISTRIBUCIÓN MESOAMERICANA

TESIS

QUE PARA CUBRIR PARCIALMENTE LOS REQUISITOS NECESARIOS PARA OBTENER EL GRADO DE

DOCTOR EN CIENCIAS EN OCEANOGRAFÍA COSTERA

PRESENTA

BERTHA PAULINA DIAZ MURILLO

ENSENADA, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO

Ya te lo he ordenado !Sé fuerte y valiente. No tengas miedo ni te desanimes! El señor tu Dios te acompañará dondequiera que vayas ”

Josué 1-9

Agradecimientos

Gracias a Dios por las oportunidades que me ha dado y por las personas que ha puesto en mi camino para seguir adelante con mi proyecto de vida. En primer lugar a mis padres, a quienes dedico este trabajo, porque sin ellos jamás hubiera sido posible concluir esta etapa tan importante en mi vida; quiero que sepan que estoy muy orgullosa de ser su hija y deseo de todo corazón que estén orgullosos de ser mis padres, y a Edgar Vega por su paciencia y apoyo.

También quiero agradecer a mi director de tesis, Dr. Gorgonio Ruiz Campos, por su apoyo, paciencia y sabios consejos durante todo el proceso de desarrollo de la tesis, pero sobre todo para guiarme como estudiante, profesionista y persona. A todos los miembros de mi comité revisor: Dr. Francisco Javier García De León, Dr. Faustino Camarena Rosales, Dr. Jorge Ledesma Vázquez y Dr. Jorge Adrián Rosales Casián, por el tiempo y dedicación brindada para que la presente tesis concluyera de la mejor manera. Muy en particular deseo agradecer al Dr. Faustino Camarena Rosales y Dr. Francisco Javier García De León (Paco), por el tiempo dedicado para el entrenamiento en sus respectivos laboratorios. Gracias infinitas!!!.

De igual manera a aquellas personas que de manera externa tuvieron aportaciones excepcionales en cuanto a la obtención de material biológico, el Dr. Kyle Piller de la Universidad del Sureste de Luisiana (SLU) y a todo su equipo de trabajo; Erica Rottmann Lemons, David Camak ("the candyman") y Diego J. Elías Díaz; Bill Ludt y Dr. Prosanta Chakrabarty de la Universidad Estatal de Luisiana (LSU), y al Dr. Caleb D. McMahan por su invaluable ayuda para la realización de este proyecto y su

equipo de trabajo (Kevin Swagel y Susan Mochel) del The Field Museum Natural History de Chicago, Illinois. Para la recolecta en campo extiendo mi agradecimiento al M.C. Sergio Sánchez-Gonzáles (Universidad Autónoma de Sinaloa), M.C. Agustín Camacho-Rodríguez (Universidad de Guadalajara), y a los Drs. Juan Carlos Chávez-Comparán y Adrián Tintos Gómez (Universidad de Colima).

Agradezco profundamente a las instituciones que me apoyaron durante todo el proceso de mí programa doctoral, en particular a la Universidad Autónoma de Baja California a través de la Facultad de Ciencias Marinas y la Facultad de Ciencias (Laboratorio de Vertebrados), así como al Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (Laboratorio de Genética para la Conservación), por permitirme hacer uso de sus instalaciones. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios del programa de Doctorado en Oceanografía Costera. Al Cuerpo Académico Estudios Relativos a la Biodiversidad de la Facultad de Ciencias de la Universidad Autónoma de Baja California por el apoyo económico y logístico para la recolecta de especímenes de estudio en los ríos de Baja California Sur, Sinaloa y Colima. La parte final de este tesis fue apoyada económicamente por el programa de becas mixtas CONACyt-FOBESII no. 290923 para la realización de una estancia en el extranjero.

Finalmente a todos mis colegas y mis amigos en Ensenada por su apoyo, consejos, porras y regaños (cuando fue necesario), por ser amigos y por ser familia cuando fue necesario y en particular a las familias Valenzuela y Mendoza, a mis

compañeros Rubi Anadely Nava Ortega, Daniela Valenzuela López, Cecilia Chapa Balcorta y Carlos Rangel Jefroc.

Índice **Página**

Listado de Figuras …… 8

Listado de Tablas ……. 12

Resumen …… 17

Abstract …… 18

Introducción ……. 19

Antecedentes …….. 23

Justificación ……..……. 31

Objetivo……..…….. 34

Objetivos específicos ……..……. 34

Material y Método …..……. 35

Obtención de muestras biológicas ……..……. 35

Obtención de datos merísticos ……. 37

Morfología lineal ……. 39

Análisis estadísticos ……..…… 46

Morfología geométrica ……. 41

Análisis estadísticos …….. 57

Regresión multivariada ……..……. 57

Métodos de Ordenación ……..……..…… 58

Resultados …… 60

Análisis de Función Discriminante para poblaciones de la vertiente Pacifico ……. 66

Análisis de Función Discriminante para poblaciones de la vertiente Atlántico ……. 72

Análisis de morfología por linajes por linajes de *Agonostomus monticola* …….……...…….. 77

Análisis Merístico de Poblaciones de la vertiente Pacifico……. 87

Análisis Merístico de Poblaciones de la vertiente Atlántico ……. 91

Análisis de Morfometría Geométrica ……..…... 96

Discusión …… 106

Conclusiones…… 113

Referencias …….. 115

Anexo 1...……..……. 121

Anexo 2. ……..……. 123

Listado de Figuras **Pagina**

Figura 1.- Espécimen del mugílido de montaña *Agonostomus monticola* recolectado del Río Canoas, en Colima, México (Fotografía: Gorgonio Ruiz Campos). 21

Figura 2.- Hábitat típico de *Agonostomus monticola* en la localidad de Las Peñitas del río Marabasco, Cihuatlán, Jalisco, 8 de marzo de 2014. (Fotografía por Gorgonio Ruiz-Campos). 21

Figura 3.- Localidades de recolecta en las diferentes cuencas hidrológicas para *Agonostomus monticola*. **Pacífico:** 1= La Paz, 2= Fuerte, 3= Sinaloa, 4= San Lorenzo, 5= Piaxtla, 6= Presidio, 7= Baluarte, 8= Ameca, 9 = María García, 10= Tomatlán, 12= Ayuquila, 13= Purificación, 14= Verde, y 15= Suchiate. **Atlántico:** 16= Soto La Marina, 17= San Luis Potosí, 18= Río Milk, 19= Lancetilla, 20 = Río Danto, 21= Cuero y Salado, 22= Bonito, 23= Limón, 24= Boca del Toro, y 25= Colón. 36

Figura 4.- Diagrama de los caracteres merísticos del protocolo estandarizado de Hubbs y Lagler (1958) considerados para el análisis morfológico comparativo de *Agonostomus monticola* (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo). 38

Figura 5.- Diagrama de las medidas somáticas lineales con base en el protocolo tradicional de Hubbs y Lagler (1958) para el análisis morfológico comparativo de *Agonostomus monticola* a través de su distribución mesoamericana (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo). 41

Figura 6.- Diagrama de las medidas lineales con base en el protocolo de cuadriláteros continuos de Strauss y Bookstein (1982) consideradas para el análisis morfológico comparativo de *Agonostomus monticola* a través de su distribución mesoamericana (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo). 41

Figura 7.- Diagrama que ilustra la ubicación de los puntos homólogos (puntos de referencia o "landmarks*"* en números de color negro) y puntos deslizantes (o "semilandmarks" en números de color rojo) considerados en el método de morfología geométrica para el análisis de la variación morfológica de *Agonostomus monticola* (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo). 50

Figura 8.- Diagrama que representa desplazamiento del centroide del objeto de estudio a la coordenada de origen (0,0) o traslación con base en el modelo generalizado de superimposición de Procrustes (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo). 55

Figura 9.- Diagrama del escalamiento del espécimen cuando el tamaño del centroide es igual a 1, se logra dividiendo cada coordenada de cada punto homologo por el tamaño del centroide de esa configuración (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo). 55

Figura 10.- Movimiento de un objeto alrededor de un eje, de tal modo que se minimizan la suma de distancias cuadradas entre landmarks homólogos (de entre todos los landmarks) (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo). 56

Figura 11.- Análisis de función discriminante de las variables canónicas cv1 y cv2 para las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Pacifico. 70

Figura 12.- Gráfica de dispersión de centroides para especímenes de los linajes de *Agonostomus monticola* de la vertiente Atlántico, considerando las raíces canónicas 1 y 2. 76

Figura 13.- Promedio e intervalo de confianza 95% de las variables morfométricas con mayor coeficiente de variación para linajes propuestos por McMahan et al. (2013) y analizados mediante morfología lineal en *Agonostomus monticola*. () del origen de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M4-8), (b) de la inserción posterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M5-8), (c) de la inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M9-10), (d) longitud de la base de la primera aleta dorsal (M4-5), (e) del origen superior de la aleta anal al origen inferior de la aleta anal (M12-13), (f) longitud de la primera dorsal (Ld1), (g) longitud de la boca (Lb) y (h) longitud cefálica (LC). 78

Figura 14.- Gráfica de dispersión de centroides para especímenes de los linajes de *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana, considerando las raíces canónicas 1 y 2 del Análisis de Función Discriminante por linajes por McMahan et al. (2013) y analizados mediante morfología lineal. 83

Figura 15.- Fenograma construido mediante las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) a partir de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013), comparados mediante el análisis de función discriminante de distancias corporales estandarizadas. 86

Figura 16.- Gráfica con valores promedio e intervalos de variación de los caracteres merísticos para las poblaciones de *Agonostomus monticola* consideradas en el análisis merístico en la vertiente Pacifica: (a) número de radios de la segunda aleta dorsal, (b) número de radios de la aleta anal, (c) número de radios en la aleta pectoral, (d) número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, (e) número de escamas ventrales, y (f) número de escamas dorsales. Las localidades están ordenadas de norte a sur. 89

Figura 17.- Gráfica con valores promedio e intervalos de variación de los caracteres merísticos para las poblaciones de *Agonostomus monticola* consideradas en el análisis merístico en la vertiente Atlántica. (a) número de radios de la segunda aleta dorsal, (b) número de radios de la aleta anal, (c) número de número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, (d) número de escamas ventrales, y (e) número de escamas dorsales). 93

Figura 18.- Relación de los valores de la forma (variables de forma *x,* y Regression score 1) y de la talla (*centro size*) para cada uno de los individuos de cada linaje propuesto por McMahan et al. (2013) para *Agonostomus monticola*. 96

Figura 19.- Relación de variables de forma (variables de forma *x,* y) y variables de talla (*centro size*) para cada uno de los linajes propuestos por McMahan et al. (2013) para *Agonostomus monticola*. A: linaje de Caribe (n= 146), B: linaje de Golfo de México (n= 10), C: linaje de Pacífico-A (n= 220), y D: linaje de Pacífico-B (n= 27). 96

Figura 20.- Gráfica de dispersión de centroides para los individuos de los de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013) en su distribución anfiamericana, considerando las raíces canónicas (canonical variates) 1 y 2. 99

Figura 21.- Gradilla de deformación de las variables canónicas 1 (VC1) y 2 (VC2) de los linajes de *Agonostomus monticola*, denotando las puntos de referencia ("landarmarks") donde se encuentra la mayor variación de la forma. Factor de escala 10. 99

Figura 22.- Gradilla de deformación para las formas geométricas promedio de cada uno de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013). 102

Figura 23.- Fenograma obtenido de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) de los linajes propuestos por McMahan et al. (2013) para *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana, comparados mediante el análisis de variables canónicas aplicado a datos de morfometría geométrica. 102

Figura 24.- Histograma de dispersión de centroides para los individuos de *Agonostomus monticola* en su distribución anfiamericana, considerando las raíces canónicas 1 y 2 del análisis de función discriminante para la comparación de individuos por vertiente. 104

Figura 25.- *Agonostomus monticola.* **Datos del ejemplar:** número de catálogo: LZUMZ-6576. Longitud patrón: 64.44 mm. Capturado en la localidad de Punta Arenas, Costa Rica, 1989. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo. 123

Figura 26.- *Agonostomus* monticola. **Datos del ejemplar.** Linaje del Pacífico-B, número. de catálogo: SLU 6616. Longitud patrón: 115.2 mm capturado en una localidad del Río Ayuquila en Jalisco, México, 2012. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo. 124

Figura 27.- *Agonostomus monticola*. **Datos del ejemplar:** Linaje del Caribe, número de catálogo: LSUMZ 14870. Longitud patrón: 114.5 mm. Capturado en una localidad de la región de Bocas del Toro, Panamá, 2011. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo. 125

Figura 28.- *Agonostomus monticola.* **Datos del ejemplar:** Linaje del Pacífico-A, número de catálogo: UABC-2848. Longitud patrón: 125.51 mm. Capturado en la localidad del Río Fuerte en Sinaloa, México, 2012. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo. 126

Listado de Tablas **Pagina**

Tabla I.- Lista de nombres que han sido reconocidos como sinónimos nomenclatoriales del basónimo *Agonostomus monticola* Bancroft, 1834 25

Tabla II.- Distancias morfométricas (medidas lineales) basadas en el protocolo de cuadriláteros continuos de Strauss y Bookstein (1982) consideradas para el análisis morfométrico de *Agonostomus monticola* a través de su distribución mesoamericana. 42

Tabla III.- Lotes de recolecta y coordenadas geográficas de las localidades de los especímenes de *Agonostomus monticola* dentro de su distribución anfiamericana. (ND= dato no disponible). 47

Tabla IV.- Puntos homólogos de referencia (cotas anatómicas o "landmarks") utilizados para el análisis geométrico de la variación morfológica de *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana. 51

Tabla V.- Promedio (P) y coeficiente de variación (CV) de caracteres morfométricos estandarizados de poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente del océano Pacífico. Las abreviaciones de los caracteres morfométricos son descritos en material y métodos (ver Tabla II). Poblaciones 1: El Fuerte, 2: Sinaloa, 3: La Paz, 4: San Lorenzo, 5: Piaxtla, 6: Presidio, 7: Baluarte, 8: Ameca, 9: M. García, 10: Tomatlán, 11: Ayuquila, y 12: Suchiate. 61

Tabla VI.- Promedio (P) y coeficiente de variación (CV) de caracteres morfométricos estandarizados de poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente del océano Atlántico. Las abreviaciones de los caracteres morfométricos son descritos en material y métodos (ver Tabla II). Poblaciones 1: Soto la Marina-S.L.P., 2: Río Milk, 3: Lancetilla, 4: Río Danto, 5: Cuero y Salado, 6: Bonito, 7: Limón, 8: Boca del Toro, y 9: Colón 63

Tabla VII.- Promedio (P), valores mínimos (Mn), máximos (Mx), desviación estándar (DS) y coeficiente de variación (CV) de caracteres morfométricos estandarizados de poblaciones de *Agonostomus monticola* por vertiente costera; A= Pacífico (n= 238), B= Atlántico (n= 155) y C = Ambas vertientes (n= 393). Las abreviaciones de los caracteres morfométricos son descritas en material y métodos (ver Tabla II). 64

Tabla VIII.- Valores de Lambda de Wilks, significancia (p) y tolerancia para las variables morfométricas obtenidas del análisis de función discriminante (AFD) de las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Pacífico. Las abreviaciones de las variables morfométricas son descritas en material y métodos (ver Tabla II). Variables significativas en negritas. 67

Tabla IX.- Coeficientes estandarizados de las variables canónicas (raíces) resultantes del análisis de función discriminante para los datos morfométricos de las poblaciones de *Agonostomus monticola* de la vertiente Pacífico. Las abreviaciones de las variables morfométricas son descritas en material y métodos (ver Tabla II). 68

Tabla X.- Número y porcentaje de asignación correcta de individuos para las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Pacífico**.** Fuerte (n= 8), Sinaloa (n= 16), La Paz (n= 6), S. Lorenzo (n= 42), Piaxtla (n= 17), Presidio (n= 20), Baluarte (n= 21), Ameca (n= 10), M. García (n= 19), Tomatlán (n= 10), Ayuiquila (n= 43) y Chiapas (n= 26). 71

Tabla XI.- Valores de Lambda de Wilks, significancia (p) y tolerancia para las variables morfométricas obtenidas del análisis de función discriminante de las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Atlántico. Las abreviaciones de las variables morfométricas son descritas en material y métodos (ver Tabla II). Variables significativas en negritas. 73

Tabla XII.- Coeficientes estandarizados de las variables canónicas (raíces) resultantes del análisis de función discriminante para los datos morfométricos de los ejemplares de *Agonostomus monticola* en las poblaciones de la vertiente Atlántico. Las abreviaciones de las variables son descritos en material y métodos (ver Tabla II). 74

Tabla XIII.- Número y porcentaje de individuos con asignación correcta para las poblaciones examinadas de *Agonostomus monticola* de la vertiente Atlántico. 76

Tabla XIV.- Valores de Lambda de Wilks, significancia (p) y tolerancia para las variables morfométricas obtenidas del análisis de función discriminante de los linajes de *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana. Las abreviaciones de las variables son descritas en material y métodos (ver Tabla II). Variables significativas en negritas. 81

Tabla XV.- Coeficientes estandarizados de las variables canónicas (raíces) resultantes del análisis de función discriminante para los datos morfométricos de los ejemplares de *Agonostomus monticola* analizados por linajes en su distribución mesoamericana. Las abreviaciones de las variables son descritas en material y métodos (ver Tabla II). 82

Tabla XVI.- Porcentajes de asignación correcta dentro de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al (2013). 84

Tabla XVII.- Promedio (prom), moda (M), e intervalo [mínimo (Mn) y máximo (Mx)] de los caracteres merísticos para las nueve poblaciones de *Agonostomus monticola* examinadas en la vertiente Pacífico. 1: Fuerte (n=8), 2: Sinaloa (n= 16), 3: La Paz (n=7), 4: S. Lorenzo (n= 42), 5: Piaxtla (n= 17), 6: Presidio (n= 20), 7: Baluarte (n= 21), 8: Ayuquila (n=42), y 9: Suchiate. 88

Tabla XVIII.- Medidas de tendencia central (promedio [prom], moda [M]) y de dispersión (intervalo: valor mínimo [Mn] y máximo [Mx]) para cada uno de los caracteres merísticos examinados en las nueve poblaciones de *Agonostomus monticola* de la vertiente Atlántico. 1: Soto La Marina- San Luis Potosí (n= 9), 2: Río Milk (n= 7), 3: Lancetilla (n= 20), 4: Río Danto (n= 36), 5: Cuero y Salado (n= 9), 6: Bonito (n= 32), 7: Limón (n= 11), 8: Boca del Toro (n= 11) y 9: Colón (n=20). 92

Tabla XIX.- Valores de suma de cuadrados de la regresiones de los valores de forma (coordenadas de Procrustes) con valores de talla (*centro size*) para cada uno de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013). SCP = suma de cuadrados predicha, y SCR = suma de cuadrados residual. Valores significativos en negritas. 98

Tabla XX.- Valores de Eigen para cada variable o raíz canónica (VC) con su respectivo porcentaje de variabilidad aportada y acumulada en el análisis de la morfometría geométrica de los linajes de *Agonostomus monticola.* 98

Tabla XXI.- Valores de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) obtenidos del análisis de variables canónicas de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al (2013). 100

Tabla XXII.- Distancias de las variables de forma (distancia Procrustes) de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013). 100

Tabla XXIII.- Tabla de valores de significativos (*) de las distancias de Procrustes para el análisis de función discriminante de comparación entre los individuos de las vertientes Pacífico y Atlántico. 104

Tabla XXIV.- Tabla de valores de significativos (*) de las distancias de Procrustes para el análisis de función discriminante de comparación por pares de linajes [(Caribe-Golfo de México), (Caribe - Pacífico-A), (Caribe - Pacífico-B), (Golfo de México - Pacífico-B) y (Pacífico-A - Pacífico-B)] de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013). 105

Resumen

La variación morfológica del mugílido de montaña *Agonostomus monticola* (Bancroft, 1857) fue evaluada a partir de ejemplares recolectados en 25 sitios (cuencas) de muestreo, a través de su distribución mesoamericana (cuencas Pacífico y Atlántico-Caribe). El análisis morfológico fue basado en 36 medidas corporales estandarizadas (método de cuadriláteros continuos) y 19 puntos de referencia (método de morfometría geométrica) en 419 ejemplares adultos examinados. El análisis de función discriminante reveló al menos 19 caracteres morfológicos con variación significativa entre grupos. Con base en las distancias cuadráticas de Mahalanobis de los datos morfométricos estandarizados, tres grupos fueron formados en el análisis de agrupamiento (Pacífico-A, Pacífico-B y NE México-Caribe), siendo el grupo Pacífico-B (cuenca de Ayuquila) el más disímil. Este agrupamiento es correspondiente a aquél previamente identificado por técnicas genéticas. Este patrón de agrupación fue semejante al obtenido por la técnica de morfometría geométrica. Se concluye que *Agonostomus monticola* representa un complejo de entidades evolutivas geográficamente diferenciadas, dos en el Pacífico oriental, y al menos una en el Atlántico occidental.

Abstract

Morphological variation of the mountain mullet *Agonostomus monticola* (Bancroft, 1857) was assessed with specimens collected from 25 sample sites (river basins) throughout its Middle American distribution (Pacific and Atlantic-Caribbean drainages). Morphological analysis was based on 36 standardized body measurements (box truss method) and 19 landmarks (geometric morphometrics method) on 419 examined adults. The discriminant function analysis revealed at least 19 morphological characters with significant variation among groups. Based on the square Mahalanobis' distances for the standardized morphometric values, three groups were formed in cluster analysis (Pacific-A, Pacific-B and NE México-Caribbean) where the Pacific-B (Ayuquila river basin) was the most different group. This same grouping pattern was also demonstrated by the geometric morphometric techniques and is corresponding to that previously identified by genetic techniques. This study concludes that *A. monticola* represents a complex of differentiated geographically evolutionary entities, two in the eastern Pacific and at least one in the NE-Mexico-Caribbean.

1. INTRODUCCION

Los peces de la familia Mugilidae conocidos comúnmente como "lisas" están representados por alrededor de 75 especies nominales (Nelson 2006), las cuales en su mayoría pertenecen al componente marino y algunos al componente periférico (Castro-Aguirre et al., 1999). Los miembros de esta familia habitan preferentemente los ambientes estuarino-lagunares de las regiones tropicales y subtropicales del mundo (42° N- 42° S) (Thomson, 1997). En general estos miembros se consideran de amplio ámbito de distribución y a pesar de presentar una relativa uniformidad morfológica, se han demostrado que poseen patrones inusuales de variación genética entre poblaciones geográficamente distantes (Castro-Aguirre et al., 1999; Crosetti et al., 1994; Durand et al., 2012a; Durand et al., 2012b).

Tradicionalmente la base para el reconocimiento taxonómico de los mugílidos ha sido enfocada en los caracteres merísticos y en la morfología externa lineal (Harrison et al., 2007). En este sentido, los miembros de esta familia se distinguen por la presencia de dos aletas dorsales perfectamente separadas (IV, 8-10), una aleta anal con dos o tres espinas y 7-11 radios, aletas pectorales en posición alta con respecto al cuerpo y aletas pélvicas en posición sub-abdominal. Carecen además de una línea lateral evidente y poseen escamas de tipo ctenoideo (con excepción del genero *Mysus*) (Nelson, 2006). A niveles taxonómicos de género y especie, los atributos con valor diagnóstico incluyen el número y la estructura de las escamas, posición relativa de las nostrilas, forma del estómago, número de branquiespinas en el limbo inferior del primer

arco branquial, forma del hueso preorbital, así como la ausencia o presencia de un párpado adiposo (Thomson, 1997).

Todos los mugílidos son desovadores marinos y suelen ser exitosos en un amplio intervalo de salinidad, e incluso han sido introducidos en cuerpos dulceacuícolas y salobres para la creación de nuevas pesquerías (Cardona, 2006). Este grupo de gran importancia comercial es posiblemente el que sostiene las pesquerías con mayor distribución mundial (Liu et al., 2010). Empero, a pesar de la importancia económica, abundancia y amplia distribución de los mugílidos, muchos de sus miembros carecen aún de información completa sobre su morfología, taxonomía y biogeografía, como es el caso del género *Agonostomus* en América.

Dentro de los mugílidos, el género *Agonostomus* incluye a las siguientes tres especies; *A. monticola*, *A. telfairii* y *A. catalai* (Harrison y Howes, 1991; McMahan et al., 2013; Thomson, 1997). Una de estas especies, *A. monticola* (Figura 1) es considerada como una forma anfiadroma que utiliza tanto los ambientes marinos como dulceacuícolas durante su ciclo de vida, siendo estos últimos donde pasa la mayor parte de su vida adulta (Cooke y Jiménez, 2008; Ribeiro y Villalobos, 2010). Es un pez de talla media, ya que es poco frecuente que supere los 250 milímetros de longitud patrón. También, es conocido por ser un nadador frenético, que por su preferencia por hábitats de aguas claras y de corriente (Figura 2) suele hacer difícil atrapar en gran número (Cooke y Jiménez, 2008).

Figura 1.- Espécimen del mugílido de montaña *Agonostomus monticola* recolectado del Río Canoas, en Colima, México (Fotografía: Gorgonio Ruiz Campos).

Figura 2.- Hábitat típico de *Agonostomus monticola* en la localidad de Las Peñitas del río Marabasco, Cihuatlán, Jalisco, 8 de marzo de 2014. (Fotografía por Gorgonio Ruiz-Campos).

Su distribución geográfica comprende ambas vertientes del continente americano, en el Pacífico desde el Río Yaqui en Sonora (Hendrickson et al., 1980) y la Sierra La Giganta y los ríos San Pedro y Las Pocitas en Baja California Sur, México (Follett, 1960; Ruiz-Campos, 2010; Ruiz-Campos et al., 2002) hasta Colombia. En el Atlántico se distribuye desde Florida y la cuenca del Río Bravo (Balderas, 1972) y del Río Tamesí, Tamaulipas (De León-García et al., 2005) hasta Venezuela y en algunas islas de las Antillas (Castro-Aguirre et al., 1999), desde la costa hasta 1500 msnm, en temperaturas entre los 20 y 31ºC (Miller et al., 2005).

Agonostomus monticola es conocida como lisa de montaña ("mountain mullet"), trucha de agua caliente o tepemechín. En regiones de Centro América es la única especie íctica que se captura mediante pesquería artesanal en sitios donde predomina la agricultura (Cooke y Jiménez, 2008). En esos biotopos se han estudiado sus hábitos alimenticios y se han descrito como de tipo omnívoro, ya que se alimenta principalmente de insectos acuáticos, crustáceos y algas (Bussing, 1987; Cotta-Ribeiro y Molina-Ureña, 2009).

2. ANTECEDENTES

2.1 Taxonomía y Distribución

Históricamente la estabilidad taxonómica de los miembros de este grupo ha sido bastante cuestionada. Desde 1940, Berg enlistó a las familias Mugilidae, Atherinidae y Sphyraenidae dentro del orden Mugiliformes. Sin embargo, Gosline (1971) ubicó a este grupo como una forma primitiva dentro del orden Perciformes, principalmente con base en caracteres óseos. No obstante, dicha ubicación taxonómica fue rechazada en trabajos posteriores por Greenwood et al. (1966), Nelson (1984) y Johnson y Patterson (1993). Actualmente el orden Mugiliformes comprende únicamente a la familia Mugilidae (cf. Nelson, 2006).

Alrededor de 280 especies nominales han sido descritas en la familia Mugilidae (Durand et al., 2012b; Harrison et al., 2007), de las cuales solamente 75 son actualmente reconocidas como válidas (Nelson, 2006). Pocos han sido los estudios de revisión de la familia Mugilidae (Ghasemzadeh, 1998; Harrison y Howes, 1991; Schultz, 1946; Thomson, 1997), sin embargo, éstos han caído en constantes contradicciones sobre la sistemática de esta familia, particularmente debido a la morfología conservativa de sus miembros, así como a la escasez de caracteres taxonómicos útiles (diagnósticos) para su discriminación (Aurelle et al., 2008) y a la poca representación de ejemplares a través de sus ámbitos de distribución conocida. Esta condición es reflejo de la inestabilidad taxonómica y nomenclatural del grupo (Harrison et al., 2007).

A pesar de lo anterior, la taxonomía y la nomenclatura del género *Mugil* son consideradas menos inestables que otros como *Liza* y *Dajaus*, los cuales han sufrido considerables cambios (Durand et al., 2012a). Por otro lado, los taxa de mugílidos distribuidos en la zonas mediterráneas de Eurasia son los que se encuentran mejor estudiados en comparación con aquéllos de las regiones del continente Africano, y particularmente el Americano (Durand y Borsa, 2015).

La lisa de montaña *Agonostomus monticola* fue descrita originalmente por Brancoft en 1834, a partir de ejemplares recolectados en Jamaica (localidad tipo). Regan (1906-1908) reconoció al menos seis especies de *Agonostomus* en su distribución mesoamericana y caribeña. Más tarde, Meek y Hildenbrand (1916) reconocieron dos especies *A. monticola* y *A. macracanthus*, a la vez colocaron en sinonimia a *A. nasutus* que había sido previamente reconocida por Günther. Posteriormente en 1970, Mago Leccia colocó en sinonimia a dos especies del género *Agonostomus* (*A. monticola* y *A. microps*) que habían sido descritas por Günther en 1861 de las aguas continentales de Venezuela (Jordan y Evermann, 1896; Miller et al., 2005). Por otro lado, en el extremo sur de la península de Baja California en México, Vaillant (1894) describió una forma nueva de mugílido para la Sierra de Cacachilas, al sureste de la ciudad de La Paz, la cual fue nombrada como *Neomugil digueti*. Esta forma fue eventualmente colocada en sinonimia con *A. monticola* (Follett, 1960) pero su identidad definitiva aún no ha sido corroborada con análisis morfométricos y genéticos (Tabla I). Actualmente, *A. monticola* es la única especie válida del género para su distribución mesoamericana y su clasificación sigue lo propuesto por Nelson (2006).

Tabla I.- Lista de nombres que han sido reconocidos como sinónimos nomenclatoriales del basónimo *Agonostomus monticola* Bancroft, 1834.

Nombre	**Autor**
Mugil monticola	(Brancoft, 1836)
Dajaus monticola	Valenciennes, 1836
Mugil irretitus	Gosse, 1851
Agonostoma monticola	Günther, 1861
Agonostoma microps	Günther, 1861
Agonostoma nasatum	Günther, 1861
Agonostoma percoides	Günther, 1861
Agonostomus microps	Jordan & Evermann, 1896
Agonostomus nasatum	Jordan & Culver, 1895
Dajaus nasutus	Kner & Steindachner, 1865
Dajaus elongatus	Kner & Steindachner, 1865
Neomugil digueti	Vaillant, 1894
Agonostomus percoides	Jordan & Evermann, 1896
Agonostomus salvinii	Regan, 1907
Agonostomus macracanthus	Regan, 1907
Joturus daguae	Eigenmann, 1917
Agonostoma squamipinne	Mohr, 1927
Agonostomus hanockei	Seale, 1932
Agonostomus digueti	Schultz, 1946

A pesar de que *Agonostomus monticola* es considerada una especie con amplia distribución geográfica en ambas vertientes americanas, los estudios de su biología, ecología y dinámica poblacional han sido pocos y puntuales tanto temporal como geográficamente. Como se ha mencionado, su variación morfológica ha sido escasamente valorada en un contexto metapoblacional (Castro-Aguirre et al., 1999) y solamente existe un estudio sobre la variación morfológica de esta especie en un área muy confinada de su distribución en el Pacífico mexicano (Camacho-Rodríguez y Lozano-Vilano, 2004).

Recientes estudios moleculares de *Agonostomus monticola* (e.g., Durand y Borsa, 2015) han demostrado la invalidez de considerar a esta especie como una forma con distribución anfiamericana, con poblaciones genuinamente diferenciadas tanto en el Atlántico-Caribe como en el Pacífico americano. McMahan et al. (2013) con base en datos moleculares (mitocondriales y nucleares), señalaron que existen al menos cuatro linajes de este taxón y que concurren en aguas mexicanas, dos de éstos en el Pacífico con un origen que se remonta entre el Mioceno tardío y medio (14.7 a 7.0 millones de años) y dos para el Atlántico, uno de ellos en el Golfo de México y el otro en el Caribe; todo ello obliga a una reconsideración profunda en cuanto a su patrón de distribución.

2. 2 Aspectos biológicos de la especie

Tradicionalmente el mugílido de montaña *A. monticola* había sido considerado como un organismo de tipo catádromo (Anderson, 1957; Ribeiro y Villalobos, 2010), esto debido a que los organismos juveniles son encontrados típicamente en estuarios, mientras que organismos adultos se encuentran en los ríos de montaña. Sin embargo, en estudios recientes, mediante análisis de isotopía en los otolitos de algunas poblaciones de *A. monticola*, se ha mostrado que el desove ocurre en ambientes dulceacuícolas y que los patrones de movimientos descubiertos son consistentes con un ciclo de vida anfiadromo. Para la temporada de desove se ha encontrado que a diferencia de lo supuesto para la especie, presenta una bajo grado de dispersión (Smith y Kwak, 2014). Cabe señalar que la diferencia entre hábitos catádromos y anfiadromos

yace en la migración, en donde el primer caso incluye a organismos que al momento de desovar migran al ambiente marino para posteriormente regresar a sus hábitats dulceacuícolas, mientras que en el segundo pasan la mayor parte de su vida en ambientes dulceacuícolas donde desovan y posteriormente, las larvas son transportadas al mar antes de su migración de regreso a los ríos (McDowall, 1997). En el caso de *Agonostomus monticola*, debido a que la temporada reproductiva típicamente coincide con la época de lluvias (Cruz, 1987; Phillip, 1993), los huevos son transportadas pasivamente hacia ambientes marinos donde eclosionan (Smith y Kwak, 2014).

2.3 Reseña histórica sobre morfología

Dentro de la familia Mugilidae, la mayor parte de los trabajos morfológicos descriptivos, ecológicos, genéticos entre otros, han sido realizados en los géneros *Mugil* y *Liza*, los cuales representan la mayor diversidad de especies (*Liza*), así como la mayor abundancia de sus poblaciones (*Mugil*).

De acuerdo con el estudio de Corti y Crosetti (1996), las poblaciones de mugílidos muestran patrones de morfología geométrica lo suficientemente distintas como para permitir una discriminación entre grupos (*stock*). Señalando además que existe una clara correspondencia entre relaciones morfométricas y áreas geográficas (Corti y Crosetti, 1996).

Para el reconocimiento de poblaciones, especies y géneros, otros métodos de morfométrica geométrica (e.g., Análisis de Fourier) han sido aplicados en escamas de peces de la familia Mugílidae, en los que se encontró que el poder de discriminación era mayor en áreas geográficas más distantes (Ibañez et al., 2007). Otros estudios comparativos son mediante el método de cuadriláteros contiguos de Strauss y Bookstein (1982) para diferentes especies de los géneros *Mugil, Liza, Chelon* y *Oedalechilus* (Turan et al., 2010).

El estudio de la forma o morfología es crucial para muchos tipos de investigaciones biológicas, debido a la variedad de procesos tanto ecológicos, biológicos y evolutivos que producen diferencias entre los individuos y sus partes (*e.g.* estado de salud, mutaciones, desarrollo ontogenético, adaptaciones ambientales locales, entre otros). Es por ello la importancia del uso de las técnicas morfométricas que permiten el análisis de los procesos, la variedad de formas, así como sus transformaciones ontogénicas (Zelditch et al., 2012).

Dentro de la morfología, la morfometría es considerada una disciplina que también deriva de la ciencia estadística, ya que trata el análisis cuantitativo de la forma. En este sentido, el término “forma” es utilizado para denotar todas las propiedades geométricas independientes de un objeto (Mitteroecker y Gunz, 2009). Los análisis de forma, morfometría y morfometría geométrica son técnicas utilizadas para quien tiene como objetivos principales el esclarecimiento de los límites entre unidades biológicas (stocks, poblaciones, especies, etc.), así como describir patrones biogeográficos e inferir relaciones filogenéticas entre grupos (Loy, 1996). En general, existen tres

vertientes distintas de la morfometría, mismas que pueden distinguirse por la naturaleza de los datos que son analizados. (1) *Morfometría tradicional* que incluye la morfología en términos de longitudes, proporciones y ángulos. (2) *Morfometría geométrica*, que se basa en “landmarks” o puntos de referencia homólogos (constelación de puntos anatómicos discretos). (3) *Morfometría de contorno*, la cual representa el contorno de la forma de las curvas más externas de la forma perimetral (Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2012).

El desarrollo de la morfometría moderna, y en particular de las técnicas de morfometría geométrica, han sido inspiradas en el trabajo clásico de "*On Growth and Form" (Sobre Crecimiento y Forma)* del matemático escocés Sir D' Arcy Thompson de 1917, sin embargo sus conceptos no pudieron ser materializados hasta a mediados del siglo veinte, gracias al desarrollo de herramientas apropiadas, principalmente aquellas basadas en programas computacionales de manejo de datos (Adams et al., 2004). Desde entonces, la corriente de la morfometría ha ido madurando como un conjunto de pruebas y procedimientos y no como análisis inconexos, proporcionando respuestas más completas a las preguntas relativas a la morfología, filogenia, morfología funcional y de desarrollo (Adams et al., 2004; Zelditch et al., 2012).

El campo actual de la morfometría geométrica es definido por la fusión de la geometría con la biología, cuyo florecimiento inició en la década de 1980-1990, bajo el argumento de analizar las formas biológicas de manera que preserven su integridad física en dos o tres dimensiones (Bookstein, 1982). Kendall en 1977 definió la “forma” como "toda la información geométrica que permanece una vez que los efectos de la

posición, escala y rotación han sido removidos". En este concepto, la escala es lo que habitualmente nombramos como talla (Zelditch et al., 2012). El método de morfometría geométrica posee un fundamento biológico gracias al uso de puntos de referencia anatómicos.

Tres tipos de puntos de referencia ("landmarks") fueron categorizadas por Bookstein (1992), las cuales son:

a) **Tipo 1**: se refiere a puntos ubicados en yuxtaposiciones discretas de tejidos, en sitios claramente reconocibles como puntos de referencia. Este tipo de punto de referencia es considerado el más óptimo.

b) **Tipo 2:** aunque son vistos como "problemáticos", suelen ser indispensables cuando no existe una estructura óptima discreta, además que se utilizan para recuperar la información del contorno o curvatura de la forma a tratar.

c) **Tipo 3:** no deberían ser considerados propiamente como "landmarks", ya que utilizan como referencia otra estructura lejana, suelen ser reconstruidos geométricamente.

Idealmente los "landmarks" son anatómicamente homólogos, proporcionan una adecuada cobertura de la forma y se encuentran de manera repetitiva sobre el cuerpo, además de ser fáciles de ubicar. Se recomienda que no deben de migrar de ubicación (morfogénesis) y deben de ubicarse en el mismo plano (Bookstein, 1982; Rohlf, 1998; Zelditch et al., 2012).

3. Justificación

En las ciencias biológicas es importante entender la compleja interacción que regula la traducción del genotipo al fenotipo. La variación fenotípica resulta tanto de la interacción del componente genético como de los factores ambientales. A esta compleja relación se le asocia con el término de variabilidad, la cual es entendida como el potencial de un organismo a variar y que manifiesta límites, tendencias o direcciones (Zelditch et al., 1995).

Algunos procesos biológicos que produce diferencias en la configuración externa entre los individuos o sus partes, suelen ser el desarrollo ontogenético, adaptación local a factores ambientales o geográficos, diversificación y/o convergencia evolutiva, etc. En los peces, muchos linajes dentro del grupo de teleósteos exhiben una compleja diversidad de la forma corporal; la cual ha sido ligada a la diversificación ecológica, por ejemplo para la adquisición de algún alimento en particular (Zelditch et al., 1995, 2012).

La significancia adaptativa de las características morfológicas puede agregar poder a la interpretación de los patrones de variación. Por ejemplo, en peces la forma del cuerpo, talla y la posición de las aletas son adaptaciones para el movimiento (Webb, 1984) mientras que la posición de la boca, la forma de la cabeza y de los dientes son caracteres asociados con la ecología trófica (Costa y Cataudella, 2007).

El reconocimiento categórico de especie es utilizado por muchas organizaciones como la unidad de manejo, donde es de suma importancia el conocimiento de la

variación intraespecífica de sus poblaciones para su manejo, además de incluir información biológica que permite diferenciar las unidades discretas o grupos locales de especies (MacLean y Evans, 1981). En este sentido, el análisis de la forma corporal juega un papel muy importante en muchos tipos de estudios biológicos.

En la actualidad, todas las aplicaciones de las técnicas morfométricas ofrecen beneficios a diversos campos de la investigación (taxonomía, sistemática, biogeografía, ecología, manejo de recursos, entre otros) (Zelditch et al., 2012). Además, los biólogos, manejadores y sistematistas constantemente están interesados en cuantificar las diferencias que existe entre formas biológicas (especies/poblaciones) que tradicionalmente se realizan mediante las herramientas de morfometría (Strauss y Bookstein, 1982).

La especie *Agonostomus monticola* es de gran valor económico como recurso pesquero ya que es una fuente importante en las regiones donde es abundante, especialmente en Centroamérica (Cooke y Jiménez, 2008; Ribeiro y Villalobos, 2010) y algunas regiones del Pacífico Mexicano (Torres-Navarro y Lyons, 1999). A pesar de su distribución anfiamericana, naturaleza diádroma y que ha sido considerada como una especie basal dentro del grupo (Nelson, 2006; Schultz, 1946; Thomson, 1997), no existe suficiente información desde una perspectiva bionómica, y en particular sobre su variación morfológica a través de su distribución geográfica.

Resalta la importancia en los peces de la familia Mugilidae y en particular de *A. monticola* delimitar las unidades poblaciones así como de especies. Las diferencias entre las mismas son herramientas de primera mano para el manejo de este recurso

pesquero. En virtud de lo anterior, el presente estudio constituye la primera evaluación de la variación morfológica (merística y morfométrica) de la lisa de montaña *Agonostomus monticola*, a través de su ámbito de distribución mesoamericana.

4. Objetivo

Determinar y comparar la variación morfométrica y merística de las poblaciones de *Agonostomus monticola* a través de su ámbito de distribución anfiamericana, mediante el análisis de 42 caracteres corporales basadas en técnicas merísticas y de morfometría lineal y geométrica, todo ello para identificar caracteres morfológicos de utilidad diagnóstica para el reconocimiento de sus poblaciones.

4.1 Objetivos específicos

- Evaluar las características morfométricas y merísticas de las poblaciones de *A. monticola* a través de su distribución mesoamericana.
- Caracterizar y comparar la variación morfológica tanto morfométrica como merística de *A. monticola*, a través de su distribución mesoamericana.
- Determinar los caracteres morfológicos de valor diagnóstico para la identificación de poblaciones o grupos de poblaciones de *A. monticola.*
- Distinguir la distribución geográfica actual de los grupos de poblaciones reconocidos para este taxón, basado en el análisis de la variación morfológica tanto merística como morfométrica.

5. Material y Métodos

5. 1 Obtención de muestras biológicas

Los especímenes examinados de *Agonostomus monticola* fueron recolectados en 25 cuencas hidrológicas a lo largo de su distribución mesoamericana (Figura 3), durante el periodo de 1983-2012 (Tabla II). Los ejemplares fueron capturados utilizando redes de tipo atarraya y chinchorro en hábitats de corriente.

Los ejemplares recién capturados de *A. monticola* fueron colocados en bolsas de plástico conteniendo una etiqueta con los datos de recolecta (localidad, coordenadas geográficas, fecha, recolector y observaciones generales), enseguida fueron colocados en hielo para su traslado al laboratorio. Una vez en el laboratorio, los ejemplares fueron tratados de la siguiente manera: una muestra de tejido de aleta fue colocada en frascos ependorf de 1.5 ml debidamente etiquetados y con alcohol etílico (CH_3-CH_2-OH) no desnaturalizado al 96% de concentración. Los ejemplares enteros fueron fijados en una solución de formaldehído (H_2C=0) al 10% de concentración, neutralizado con borato de sodio ($Na_2B_4O_7 \cdot 10H_2O$) durante un periodo de siete días. Posteriormente, los ejemplares fueron colocados en agua durante un día y enseguida en alcohol etílico al 70% para su preservación. Para este estudio solo fueron seleccionados organismos adultos a partir de una talla ≥ 40 mm de longitud patrón.

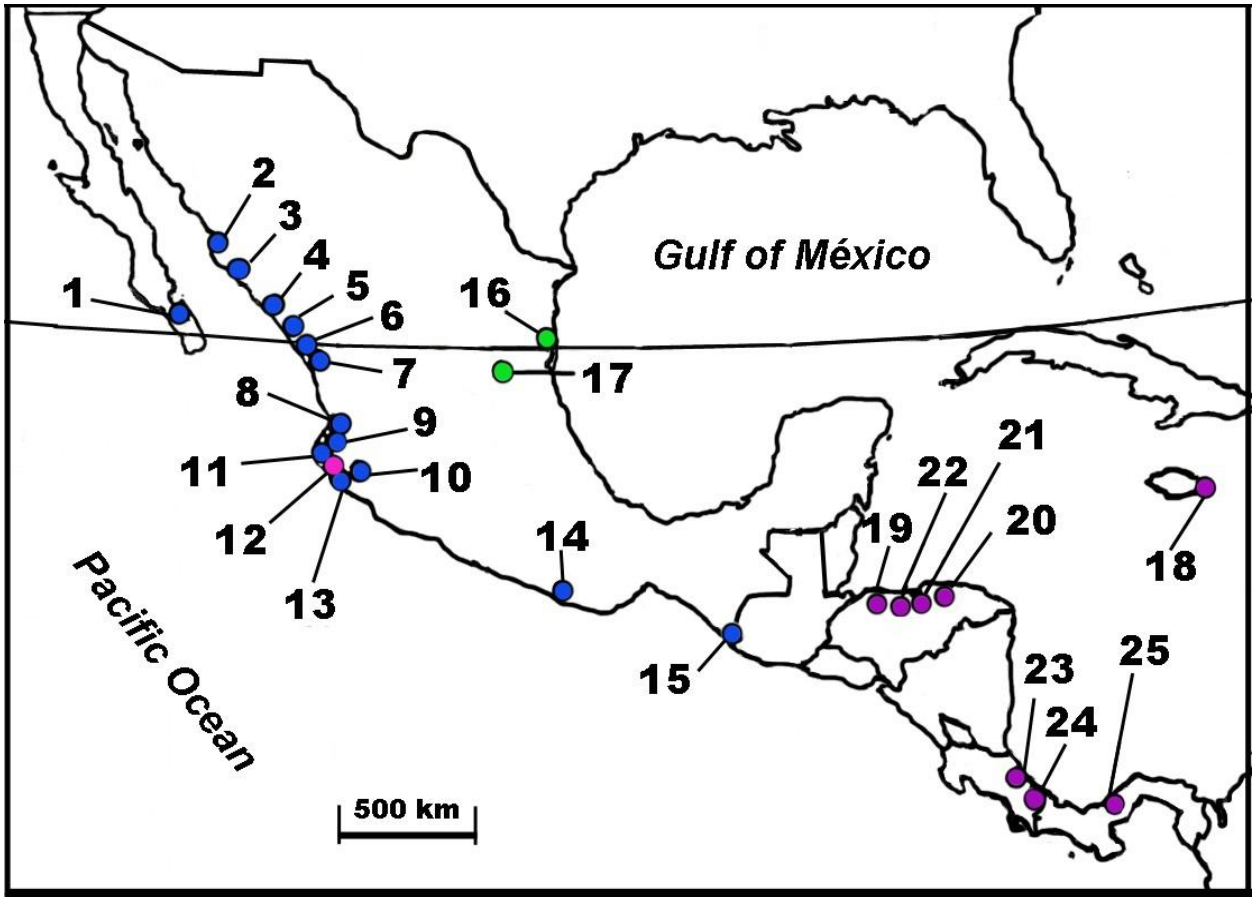


Figura 3.- Localidades de recolecta en las diferentes cuencas hidrológicas para *Agonostomus monticola*. **Pacífico:** 1= La Paz, 2= Fuerte, 3= Sinaloa, 4= San Lorenzo, 5= Piaxtla, 6= Presidio, 7= Baluarte, 8= Ameca, 9 = María García, 10= Tomatlán, 12= Ayuquila, 13= Purificación, 14= Verde, y 15= Suchiate. **Atlántico:** 16= Soto La Marina, 17= San Luis Potosí, 18= Río Milk, 19= Lancetilla, 20 = Río Danto, 21= Cuero y Salado, 22= Bonito, 23= Limón, 24= Boca del Toro, y 25= Colón.

Los ejemplares recolectados en aguas mexicanas fueron depositados en las colecciones ictiológicas de la Universidad Autónoma de Baja California (UABC), Ensenada, Baja California, México; Universidad Autónoma de Nuevo León (UANL), Monterrey, Nuevo León, México; y Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias de la Universidad Autónoma de Guadalajara (CUCBA-UDG), Guadalajara, Jalisco, México. Otros especímenes fueron examinados de las colecciones ictiológicas de los Estados Unidos de América: Southern Louisiana University (SLU) en Hammob, Louisiana; Louisiana State University (LSU) en Baton Rouge, Louisiana, EUA; University of Southern Mississippi (USM) en Hattiesburg, Mississippi; y The Field Museum of Natural History (FMNH) en Chicago, Illinois (ver detalles de registros en Tabla II, Anexo 1). Información curatorial de los especímenes examinados se detallan en la Tabla II y el Anexo 1.

5.2 Obtención de datos merísticos

Un total de 192 especímenes adultos de *Agonostomus monticola* fueron examinados para la caracterización merística comparativa a través de su ámbito de distribución anfiamericana, siguiendo el método estandarizado de Hubbs y Lagler (1958). Los caracteres cuantificados fueron: número de elementos de espinas y radios en la primera (A1) y segunda aleta dorsal (A2), número de elementos de espinas y radios en la aleta anal (A3), (B1) número de radios branquiostegos, (B2) número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, (C1) número de escamas desde la base de las aletas pélvicas al origen de la aleta anal, y (C2) número de escamas entre la primera y la segunda aleta dorsal (Figura 4).

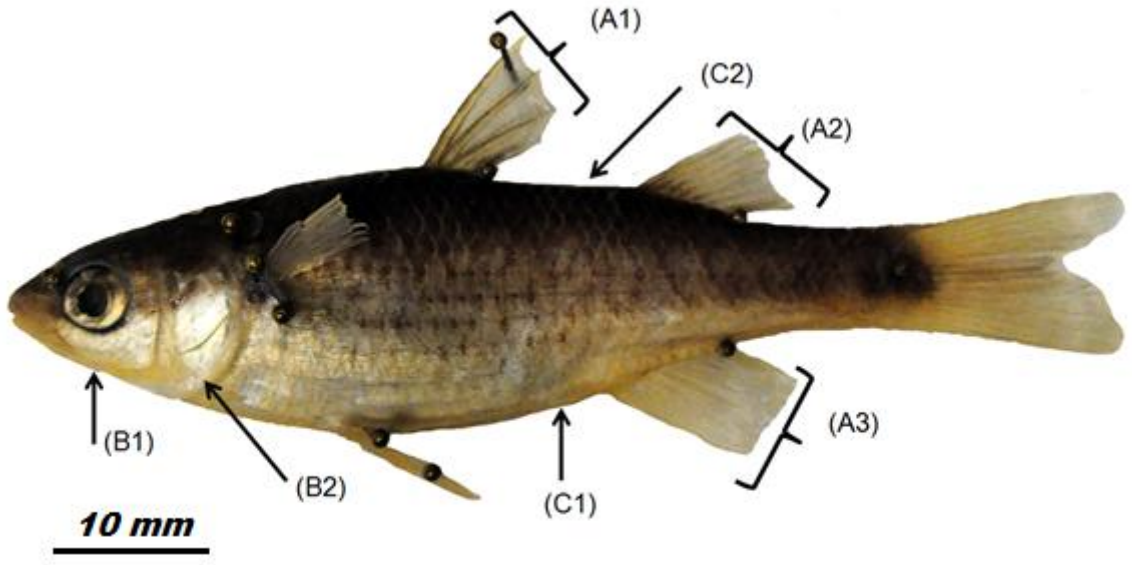


Figura 4.- Diagrama de los caracteres merísticos del protocolo estandarizado de Hubbs y Lagler (1958) considerados para el análisis morfológico comparativo de *Agonostomus monticola* (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo).

5.3 Morfología lineal

Para el análisis de morfología lineal un total de 419 ejemplares fueron medidos, en el que 36 distancias lineales corporales fueron consideradas de acuerdo a los protocolos de Hubbs y Lagler (1958), así como aquél de Strauss y Bookstein (1982), mismos que se describen a continuación.

Método estandarizado de Hubbs y Lagler (1958).

Las distancias corporales de este protocolo se ilustran en la Figura 5 y se describen como sigue: longitud patrón (Ls), longitud de la aleta caudal (Lca), diámetro del ojo (Do), altura mínima del cuerpo (Am), altura máxima del cuerpo (Amx), longitud de la aleta pélvica (Lv), longitud de la primera aleta dorsal (Ld1), longitud de la segunda aleta dorsal (Ld2), longitud de la aleta pectoral (Lp), longitud de la boca (Lb), longitud del hocico (Lh), longitud cefálica (LC), y longitud de la aleta anal (Aa).

Método de cuadriláteros continuos de Strauss y Bookstein (1982).

Las distancias morfométricas de este protocolo se enlistan en la Tabla III y se ilustran en la Figura 6. Este procedimiento consiste en ordenar sistemáticamente un grupo de distancias medidas a través de puntos de referencia pre-seleccionados o *"landmarks"*, los cuales se ubican sobre puntos anatómicos representativos de carácter evolutivo y que se consideran de origen homólogo, situación que garantiza una base científica de comparación. Este procedimiento de distancias que conforman un sistema de enrrejado brinda también una mayor cobertura de la forma corporal de los ejemplares bajo estudio.

Algunas de las ventajas que ofrece este método son: (1) cobertura y orientación del cuerpo que muestran diferencias en una plano tanto vertical como horizontal; (2) configuración de los puntos de referencia que pueden ser reconstruidos a partir de las distancias medidas, sin comprometer información; (3) remoción y reducción de errores estadísticos de los datos principales que se utilizarán para el análisis; y (4) las formas enteras de los ejemplares pueden ser promediadas por grupos de interés (e.g. poblaciones, especies, sexo, etc.) (Strauss y Bookstein, 1982; Bookstein et al., 1985; Reyes-Valdés, 2011).

Cada ejemplar fue medido utilizando un vernier digital (precisión, 0.01 mm) conectado a una computadora personal, en donde las medidas registradas fueron capturadas en un formato de tabla en hoja de cálculo Excel®. Todas las mediciones se realizaron en el lado izquierdo de cada espécimen. Con la finalidad de disminuir el sesgo en la medición de los ejemplares, todas las medidas fueron obtenidas por una misma persona.

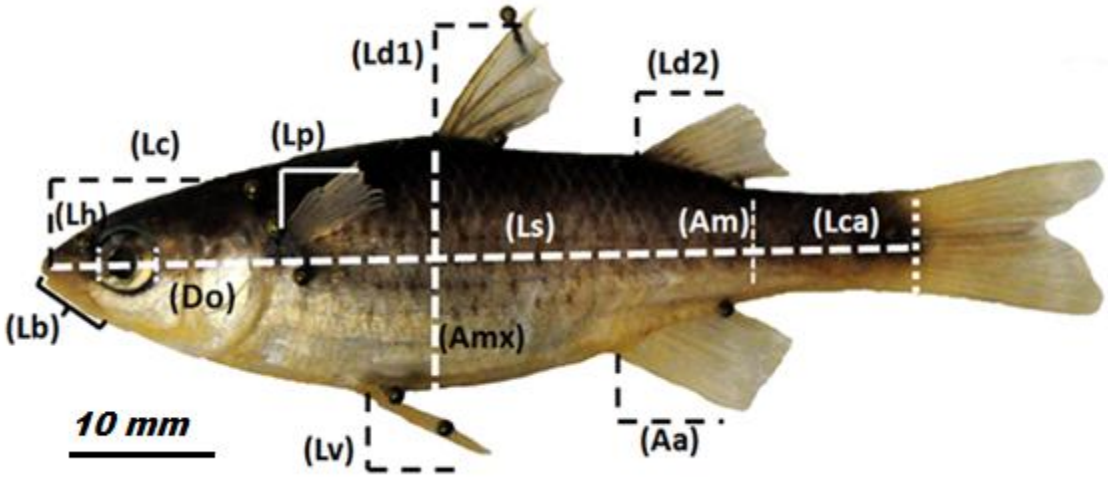


Figura 5.- Diagrama de las medidas somáticas lineales con base en el protocolo tradicional de Hubbs y Lagler (1958) para el análisis morfológico comparativo de *Agonostomus monticola* a través de su distribución mesoamericana (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo).

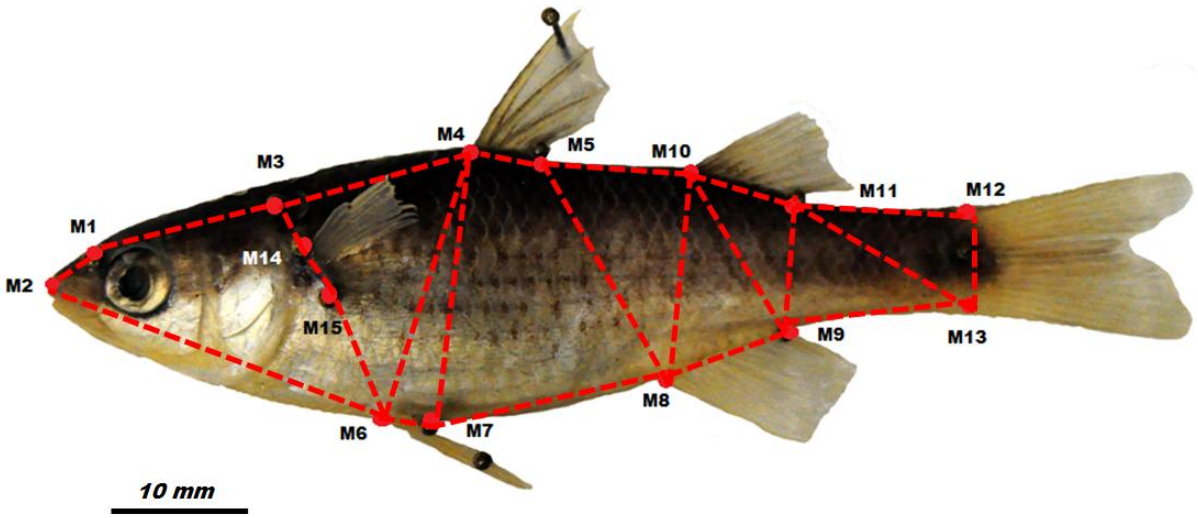


Figura 6.- Diagrama de las medidas lineales con base en el protocolo de cuadriláteros continuos de Strauss y Bookstein (1982) consideradas para el análisis morfológico comparativo de *Agonostomus monticola* a través de su distribución mesoamericana (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo).

Tabla II.- Distancias morfométricas (medidas lineales) basadas en el protocolo de cuadriláteros continuos de Strauss y Bookstein (1982) consideradas para el análisis morfométrico de *Agonostomus monticola* a través de su distribución mesoamericana.

Código	Carácter morfométrico
M1-2	Del nostrilo a la punta del hocico
M1-3	Del nostrilo al origen superior del opérculo
M3-4	Del origen superior de opérculo a la inserción anterior de la primera aleta dorsal
M2-6	De la punta del hocico a la inserción de la aleta pélvica
M4-5	Longitud de la base de la primera aleta dorsal
M5-10	Inserción posterior de la primera aleta dorsal a la inserción anterior de la segunda aleta dorsal
M4-6	De la inserción anterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta pélvica
M4-7	Del origen de la primera aleta dorsal a la inserción posterior de la aleta pélvica
M6-7	Longitud de la base de la aleta pélvica
M7-8	De la inserción posterior de la aleta pélvica al origen de la aleta anal
M4-8	Del origen de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal
M5-8	Inserción posterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal
M8-9	Longitud de la base de la aleta anal
M8-10	Origen de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal
M9-10	De la inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal
M10-11	Longitud de la base de la segunda aleta dorsal
M9-11	Inserción posterior de la segunda aleta dorsal a la inserción posterior de la aleta anal
M11-12	Inserción posterior de la segunda aleta dorsal al origen superior de la aleta caudal
M11-13	De la inserción posterior de la aleta anal a la inserción inferior de la aleta caudal
M12-13	Del origen superior de la aleta caudal al origen inferior de la aleta caudal
M9-13	De la inserción posterior de la aleta anal a la inserción inferior de la aleta caudal

Tabla II.- Continuación

Código	Carácter morfométrico
M3-14	Del origen superior del opérculo a la inserción superior de la aleta pectoral
M14-15	Longitud de la base de la aleta pectoral
M12-13	Del origen superior de la aleta caudal al origen inferior de la aleta caudal
M9-13	De la inserción posterior de la aleta anal a la inserción inferior de la aleta caudal
M3-14	Del origen superior del opérculo a la inserción superior de la aleta pectoral
M14-15	Longitud de la base de la aleta pectoral
M6-15	De la inserción inferior de la aleta pectoral al origen de la aleta pélvica

5.4 Análisis estadísticos

Una vez confeccionada la base de datos con los valores morfométricos originales de las medidas lineales, se realizó un análisis exploratorio de los mismos a fin de detectar datos inusuales o erróneos. Este análisis se llevó para cada carácter somático mediante una gráfica de dispersión de la medida de longitud patrón (x) y las del carácter (y) de cada uno de los ejemplares examinados. Subsecuentemente se obtuvieron los estadísticos descriptivos de tendencia central (promedio y moda) y de dispersión (intervalo, desviación estándar y coeficiente de variación).

La variación de las medidas morfológicas para cada una de las localidades muestreadas fue representada por gráficas de tipo cajas y bigotes utilizando el paquete estadístico Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2002).

Estandarización de medidas lineales (remoción del efecto de alometría)

Los valores originales de cada una de las distancias morfométrica expresadas en milímetros (mm) de cada uno de los ejemplares incluidos en el presente estudio, fueron normalizados mediante la ecuación de regresión descrita por Elliott et al. (1995), la cual permite remover el efecto de alometría por el tamaño de los individuos, además de homogeneizar su varianza (Jolicoeur, 1963; Reyes-Valdez et al., 2011). La normalización de las medidas somáticas fue realizada con la ecuación:

$$Ms = Mo\ (Ls/Lo)^{b}$$

Donde, Ms = medida corporal normalizada, Mo = valor medido (mm) del carácter, Ls = longitud patrón promedio (mm) de todos los especímenes de todas las poblaciones

comparadas, Lo = longitud patrón (mm) del espécimen, y la pendiente "b" se calculó para cada carácter mediante la ecuación no lineal ($M = aL^b$), donde la constante " b" se calculó a partir de la regresión de log Mo en log Lo, utilizando todos los ejemplares de cada población. Los valores morfométricos normalizados fueron comparados entre sitios de recolecta (cuencas hidrológicas) reconocidos *a priori,* mediante un análisis de función discriminante de paso por paso hacia adelante, todo ello con el paquete estadístico Statistica 6.0 (StatSoft Inc., 2002).

Este análisis multifactorial antes citado permitió determinar que variable o combinación de variables (distancias corporales) discriminan mejor entre los grupos o poblaciones comparados, y consecuentemente identificar a la(s) población(es) con el mayor grado de diferencia. La significancia estadística se determinó con el cálculo del estadístico Lambda de Wilks (λ), la cual es un estadístico estándar que es usado para denotar el poder discriminante del modelo, cuyos valores pueden oscilar entre 1.0 (sin poder discriminante) y 0.0 (poder discriminante perfecto). Los coeficientes estandarizados de las variables canónicas fueron determinados para estimar la contribución de cada una de ellas en cada función canónica, por lo cual el valor de cada coeficiente estandarizado indica el poder de separación o discriminación de las variables dentro del análisis (Pires Da Silva et al., 2001). Finalmente, se confeccionaron dendrogramas con base en las distancias cuadráticas de Mahalanobis de los caracteres morfológicos examinados con el propósito de ilustrar la separación y/o afinidad morfológica entre los grupos comparados.

Morfometría Geométrica

Se obtuvieron imágenes digitales (fotografías) con una cámara Nikon® COOLPIX S2600 (16 megapixeles) con una longitud focal de 23 mm. Esta cámara fue acoplada a un soporte fotográfico ("stand") que permitió mantener la posición de la cámara en forma paralela a la plataforma sobre la que se colocaron los ejemplares, reduciendo así el sesgo por efecto del ángulo de obtención de la imagen. Cada imagen fue obtenida sobre el lado izquierdo del ejemplar. Los ejemplares fueron colocados sobre una base de poliuretano de tonalidad obscura para maximizar el contraste del contorno de los mismos.

Para asegurar la precisión en las mediciones entre los puntos de referencia seleccionados ("landmarks"), se utilizaron alfileres entomológicos que fueron colocados en dichos puntos con el propósito de resaltar la estructura en cuestión. Cada imagen fue capturada junto a un factor de escala (milimétrica) y de una etiqueta con un código que incluye el lugar donde se encuentran depositados (UABC, UANL, CUCBA-UDG, SLU, USL, USM, FMNH), un número que indica el registro de catálogo seguido por un guión que señala el número del ejemplar dentro del lote examinado (Tabla III).

Para llevar a cabo este método geométrico fue necesario que los organismos seleccionados cumplieran con la condición de presentar un cuerpo intacto y completo, sin daños físicos que modifiquen la configuración del mismo o que no presentaran deformación aparente alguna. Solo fueron considerados ejemplares adultos mayores a 40 mm de longitud patrón.

Tabla III.- Lotes de recolecta y coordenadas geográficas de las localidades de los especímenes de *Agonostomus monticola* dentro de su distribución anfiamericana. (ND= dato no disponible).

Lote	N	Localidad	Ubicación N	Ubicación W	Fecha de Captura
UABC-2239	14	Presidio, Sinaloa, México	23° 35' 03.8"	106° 08' 50.0"	01-Noviembre-2008
UABC-2242	10	Piaxtla, Sinaloa, México	23°53´3.8"	106°37´17.2"	14- Abril- 2006
UABC-2351	2	Arroyo las Pocitas, BCS, México	23° 53' 03 "	106° 37' 15.3"	15- Junio-2010
UABC-2241	9	San Lorenzo, Sinaloa, México	25° 14' 00"	108° 07' 00"	08- Marzo-2008
UABC-2349	3	Arroyo las Pocitas, BCS, México	ND	ND	15- Junio-2010
UABC-2848	8	Fuerte, Sinaloa, México	24° 48'	109° 25'	18-Octubre-2012
UABC-2218	1	Baluarte, Sinaloa, México	23° 01' 56.3"	105° 46' 56.2"	15-Abril-2009
UABC-2846	16	Río Sinaloa, Sinaloa, México	24° 49' 22"	108° 13' 24"	17- Octubre- 2012
UABC-2844	8	Piaxtla, Sinaloa, México	23° 53' 03 "	106° 37' 15.3"	19- Octubre-2012
UABC-2845	33	San Lorenzo, Sinaloa México	25° 14' 00"	108° 07' 00"	22- Octubre- 2012
UABC-2240	20	Baluarte, Sinaloa, México	23° 01' 56.3"	105° 46' 56.2"	15- Abril- 2005
UABC-2252	3	Presidio, Sinaloa, México	23° 35' 1.62"	106° 81' 51.8 "	13- Septiembre-2008
UABC-2067	1	Presidio, Sinaloa, México	23° 35' 1.62"	106° 81' 51.8 "	14- Septiembre-2008
UABC-1278	1	Sierra de la Laguna, BCS, México	23º 25' 57.8"	110º 02' 43.3"	13- Noviembre- 2001
UANL-17909	12	Suchiate, Chiapas, México	14° 31' 48"	92° 13' 36"	31- Mayo-2006
UANL-18023	2	Suchiate, Chiapas, México	14° 31' 48"	92° 13' 36"	05- Junio-2006
UANL-17917	2	Suchiate, Chiapas, México	ND	ND	31- Mayo-2006
UANL-14178	2	Suchiate, Chiapas, México	ND	ND	29- Mayo-1983
UANL-17975	3	Suchiate, Chiapas, México	ND	ND	02- Junio- 2006
UANL-14189	2	Río Verde, Oaxaca, México	16º 5' 13"	-97° 43' 29"	15- Mayo- 1983
UANL-14123	1	Río Verde, Oaxaca, México	16º 5' 13"	-97° 43' 29"	16- Mayo- 1980
UANL-17995	1	Río Verde, Oaxaca, México	ND	ND	03- Junio- 2006
UANL-18041	4	Río Verde, Oaxaca, México	ND	ND	06- Junio- 2006
UANL-14737	1	La Paz, BCS, México	ND	ND	21- Julio- 2000
UDG-187	3	María García, Jalisco, México	14° 40' 7"	-105° 8' 49"	21- Enero- 2000
UDG-173	4	Ameca, Jalisco, México	20° 43' 32.6"	-105° 08' 59"	09- Agosto-2000

Tabla III.- Continuación

Lote	N	Localidad	Latitud	Altitud	Fecha de Captura
UDG-162	5	María García, Jalisco, México	14° 40' 7"	-105° 8' 49"	06- Marzo- 2001
UDG-200	1	María García, Jalisco, México	14° 40' 7"	-105° 8' 49"	08- Agosto- 2000
UDG-194	3	Nogalito, Jalisco, México	ND	ND	01- Agosto- 2000
UDG-182	4	Ameca, Jalisco, México	20° 43' 32.6"	-105° 08' 59.3"	22- Abril- 2000
UDG-198	4	Tomatlán, Jalisco, México	19° 56' 29"	-105° 14' 26"	02- Septiembre- 2001
UDG-206	4	Ameca, Jalisco, México	20° 43' 32.6"	-105° 08' 59"	16- Febrero- 2002
UDG-159	2	Nogalito, Jalisco, México	ND	ND	16- Febrero- 2002
UDG-166	1	Nogalito, Jalisco, México	ND	ND	29- Septiembre- 2001
SLU-6616	38	Ayuquila, Jalisco, México	19° 38' 35 "	-104° 02' 35"	18- Enero- 2012
SLU-6636	5	Ayuquila, Jalisco, México	19° 38' 35 "	-104° 02' 35"	09- Enero- 2010
UANL-14940	4	Soto La Marina, Tamaulipas, México	ND	ND	16- Sep-2000
UANL-9356	1	Veracruz, Mexico	ND	ND	23- Noviembre- 1973
UANL-1416	2	Parás, Nuevo León, México	ND	ND	23- Junio- 1972
SLU-6383	5	Río Milk, Jamaica	ND	ND	24- Junio- 2009
SLU-6342	2	Morant, Jamaica	17° 53' 47"	-76°25' 42"	24- Junio- 2009
LSUMZ- 14404	12	Cuero y Salado, Honduras	15° 47' 71"	-87° 08' 71"	Sin fecha
LSUMZ-14769	2	Siaxola, Limón, Costa Rica	9° 34' 1.9"	-82° 34' 1.9 "	22- Febrero- 2011
LSUMZ-14870	6	Changuinola, Panamá	9° 26' 52"	-82° 27' 7.6 "	09- Abril- 2011
LSUMZ-14846	7	Viento Frio, Colón, Panamá	9° 34' 35"	-79° 29' 03"	4- Abril- 2011
LSUMZ-79	2	Tamazunchale, S.L.P, México	21° 15' 40"	-98° 49' 17 "	21- Julio- 1953
LSUMZ-14741	6	Bananito, Limón, Costa Rica	9° 55' 5.6"	-83° 00' 15 "	21- Febrero- 2011
LSUMZ-14899	2	Risco, Boca del Toro, Panamá	9° 14' 8.7"	-82° 26' 39 "	09- Abril- 2011
LSUMZ-14868	2	Viento Frio, Boca del Toro, Panamá	9° 02' 26"	-82° 17' 27"	09- Abril- 2011
LSUMZ-14737	3	Río Sarapiqui, Limón, Costa Rica	10° 30' 39"	-84° 01' 48 "	21- Febrero- 2011
LSUMZ-14894	1	Guarúamo, Boca del Toro, Panamá	8° 54' 54"	-82° 11' 16 "	08-Abril-2011

Tabla III.- Continuación

Lote	N	Localidad	Latitud	Altitud	Fecha de Captura
LSUMZ-14855	1	Nombre de Dios, Colón, Panamá	9° 32' 49"	-79° 27' 26"	04- Abril- 2011
USM-31051	6	Danto, Atlántida, Honduras	15° 44' 23"	-86° 46' 58 "	02- Febrero- 2006
USM-31033	5	Danto, Atlántida, Honduras	15° 44' 56"	-86° 48' 40 "	11- Mayo- 2011
USM-45495	4	Danto, Atlántida, Honduras	15° 44' 28"	-86° 47' 55 "	19- Enero- 2014
USM-31024	11	Danto, Atlántida, Honduras	15° 45' 33"	-86° 48' 53 "	04- Noviembre- 2005
USM-45500	5	Danto, Atlántida, Honduras	15° 44' 55"	-86° 48' 27 "	02- Febrero- 2008
USM-31041	5	Danto, Atlántida, Honduras	15° 44' 28"	-86° 47' 55 "	20- Febrero- 2006
USM-43227	3	Cuero y Salado, Honduras	15° 45' 33"	-86° 57' 08 "	22- Marzo- 2013
USM-43156	2	Cuero y Salado, Honduras	14° 46' 53"	-87° 05' 29 "	15- Mayo- 2013
USM-43187	2	Cuero y Salado, Honduras	15° 46' 48"	-87° 30' 00 "	15- Marzo- 2014
USM-43188	2	Cuero y Salado, Honduras	15° 45' 56"	-86° 59' 57 "	17- Marzo-2013
USM-4548	2	Bonito, Honduras	ND	ND	09- Enero- 2014
USM-45465	4	Bonito, Honduras	15° 42' 12"	-86° 41' 45"	18- Enero- 2014
USM-4573	2	Bonito, Honduras	ND	ND	18- Enero- 2014
USM-45460	12	Bonito, Honduras	15° 41' 57"	-86° 50' 48"	18- Enero- 2014
USM-45464	12	Bonito, Honduras	15° 42' 1.3"	-86° 51' 29"	18- Enero- 2014
USM-31850	5	Lancetilla, Atlantida, Honduras	15° 42' 44"	-87° 27' 28"	17- Septiembre- 2014
USM-35617	4	Lancetilla, Honduras	15° 44' 23"	-87° 24' 18"	10- Diciembre- 2009
USM-45543	2	Lancetilla, Honduras	15° 43' 19"	-87° 27' 26"	21- Enero- 2014
USM-45535	2	Lancetilla, Honduras	15° 44' 28"	-87° 27' 15"	21- Enero- 2014
USM-35683	2	Lancetilla, Honduras	15° 44' 21"	-87° 27' 25 "	11- Diciembre-2009
USM-35664	3	Lancetilla, Honduras	15° 43' 53"	-87° 27' 13 "	11- Diciembre-2009
USM-31819	1	Vieja Gualosa, Lancetilla, Honduras	15° 44' 43"	-87° 27' 2.6 "	17- Septiembre- 2014
USM-45627	3	Lancetilla, Honduras	15° 43' 51"	-87° 27' 10 "	23- Enero- 2014

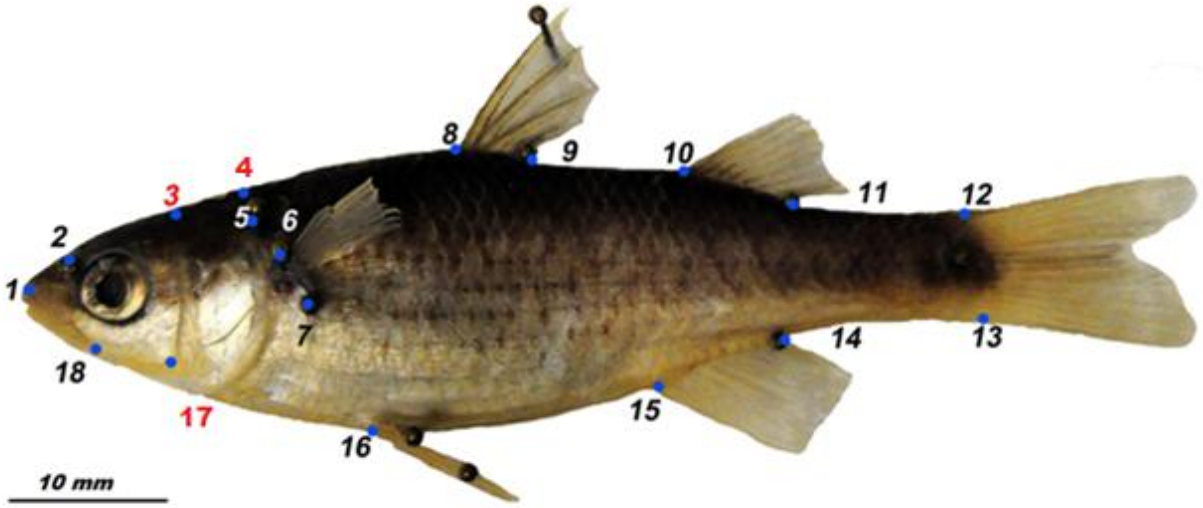


Figura 7.- Diagrama que ilustra la ubicación de los puntos homólogos (puntos de referencia o "landmarks" en números de color negro) y puntos deslizantes (o "semilandmarks" en números de color rojo) considerados en el método de morfología geométrica para el análisis de la variación morfológica de *Agonostomus monticola* (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo).

Tabla IV.- Puntos homólogos de referencia (cotas anatómicas o “landmarks”) utilizados para el análisis geométrico de la variación morfológica de *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana.

Punto de referencia (landmark)	Descripción
1	Punta del hocico o punto anterior del cuerpo
2	Nostrilo a nivel de la parte superior de la curvatura del nostrilo
3	Punto deslizante de curvatura cefálica entre el nostrilo y el punto ubicado sobre el origen superior del opérculo
4	Punto deslizante de curvatura cefálica entre el punto 3 y la Inserción anterior de la primera aleta dorsal
5	Origen superior del opérculo
6	Inserción superior de la aleta pélvica
7	Inserción inferior de la aleta pélvica
8	Inserción anterior de la primera aleta dorsal
9	Inserción posterior de la primera aleta dorsal
10	Inserción anterior de la segunda aleta dorsal
11	Inserción posterior de la segunda aleta dorsal
12	Origen superior de la aleta caudal
13	Origen inferior de la aleta caudal
14	Inserción posterior de la aleta anal
15	Inserción anterior de la aleta anal
16	Inserción anterior de la aleta pélvica
17	Punto deslizante en la parte media de curvatura inferior del hueso opercular
18	Punto de unión (comisura) entre la mandíbula superior e inferior

Con la finalidad de describir la forma geométrica de *Agonostomus monticola*, 18 puntos de referencia fueron seleccionados (Figura 7, Tabla IV), de los cuales tres son considerados como semilandmarks (puntos 3, 4 y 17) bajos los criterios de homología, adecuada cobertura corporal, propiedad de repetición, consistencia en la posición, coplanaridad de puntos, y relativa facilidad de captura (cf. Zeldicht et al., 2010).

Para este análisis se seleccionaron puntos homólogos ("landmarks") de tipo 1, ya que son considerados como los más confiables para observar de manera más precisa el efecto de los procesos biológicos (Bookstein, 1982). Asimismo, dada la necesidad de incorporar información relevante con respecto al contorno de la forma bajo estudio, se consideraron “landmark tipo 2” o “semilandmark”; los cuales son puntos que subyacen en el contorno superior de la región cefálica-frontal (puntos 3 y 4; Figura 7) y cuya radiación de medidas a partir de un punto de origen permite cubrir y definir los contornos y curvaturas de la forma (Zeldicht et al., 2010).

Una vez obtenidas las imágenes de los especímenes se procedió a la digitalización y captura de los puntos homólogos (landmarks) sobre estas mismas para lo cual se utilizó la serie de paquetería TPS (Rohlf, 2004a). El primer paso fue construir un archivo de formato TPS, con el software TPSutil y posteriormente digitalizar los landmarks con el uso del software TPSdig. En este análisis fueron incluidos 229 ejemplares para la vertiente Pacífica y 196 para la vertiente Atlántica. Todos los puntos homólogos fueron colocados siempre en el mismo orden y se revisó meticulosamente que todos los ejemplares presentaran el mismo número de puntos homólogos correspondientes.

Cada uno de los ejemplares representó una configuración de landmarks conocida como matriz o *datum*. La configuración de esta matriz está dada por dimensiones K x M en un plano de coordenadas cartesianas, donde K representa el número de landmarks y M representa la dimensionalidad (2D) (Zelditch et al., 2012). El conjunto de matrices es sobre el cual se aplican todos los procedimientos estadísticos para el análisis de la forma.

Para corregir una de las fuentes de error más comunes cuando el cuerpo de los ejemplares adquiere una posición curvada por efecto del proceso de conservación y fijación en alcohol etílico o formaldehido, se utilizó el programa TPSutil (Rohlf, 2004c) mediante la aplicación de la función "*Unbend Specimens"* que ajusta una curva cuadrática a través de un conjunto de *landmark*s y luego "relaja" la configuración completa de modo que la curva cuadrática estimada se transforma en línea recta. El siguiente paso es observar la presencia de datos aberrantes o erróneos, para lo cual se efectuó un análisis exploratorio de componentes principales en el software TPSrelw (Rohlf, 2004c).

El paso siguiente en el análisis fue remover cualquier efecto de ubicación, rotación y talla de los ejemplares seleccionados mediante la aplicación del modelo de superimposición generalizada de Procrustes (Rohlf y Slice,1990) mediante el software MorphoJ (Klingenberg, 2011). El método de superimposición generalizado de Procustes puede ser descrito en tres fases como sigue:

1) **Traslación.** Consiste en el desplazamiento del centroide del objeto bajo estudio a la coordenada de origen (0,0) (Figura 8), lo cual se logra restando las coordenadas de su centroide a partir de las coordenadas correspondientes (X o Y) de cada punto de interés. Esto traduce cada centroide al origen, entonces las coordenadas de los puntos de referencia reflejan su desviación desde el centroide (Zelditch et al., 2012).

2) **Escala**: Se remueve el efecto aportado por el tamaño (talla) de los organismos. Debido a que los organismos han sido previamente removidos a sus coordenadas de origen, el tamaño del centroide es igual a 1. La escalación de las configuraciones de los landmarks a 1 se logra dividiendo cada coordenada de cada uno de los landmarks por el tamaño del *centro size* de esa configuración (Figura 9) (Zelditch et al., 2012).

3) **Rotación:** Es el movimiento de un objeto alrededor de un eje. Para esta fase se elige una configuración como referencia, y enseguida se gira la segunda configuración, de tal modo que se minimizan la suma de distancias cuadradas entre landmarks homólogos entre todas las formas (Figura 10)(Zelditch et al., 1995).

Para los análisis de regresión de variables independientes fue necesario obtener la variable del "*centro size",* la cual es calculada como la raíz cuadrada de la suma de las distancias cuadráticas de cada "landmark" al centroide de la configuración de los "landmarks" (Rodríguez-Mendoza, 2013; Rohlf, 2004b; Slice et al., 1996).

Figura 8.- Diagrama que representa desplazamiento del centroide del objeto de estudio a la coordenada de origen (0,0) o traslación con base en el modelo generalizado de superimposición de Procrustes (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo).

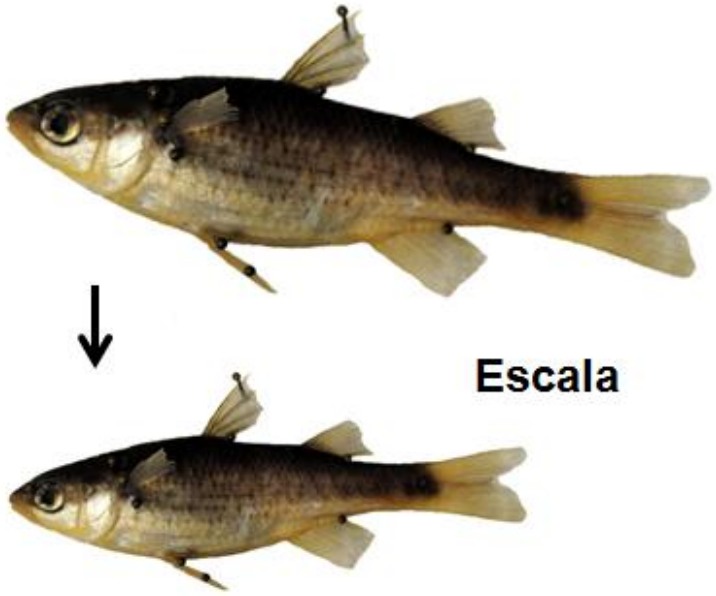


Figura 9.- Diagrama del escalamiento del espécimen cuando el tamaño del centroide es igual a 1, se logra dividiendo cada coordenada de cada punto homologo por el tamaño del centroide de esa configuración (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo).

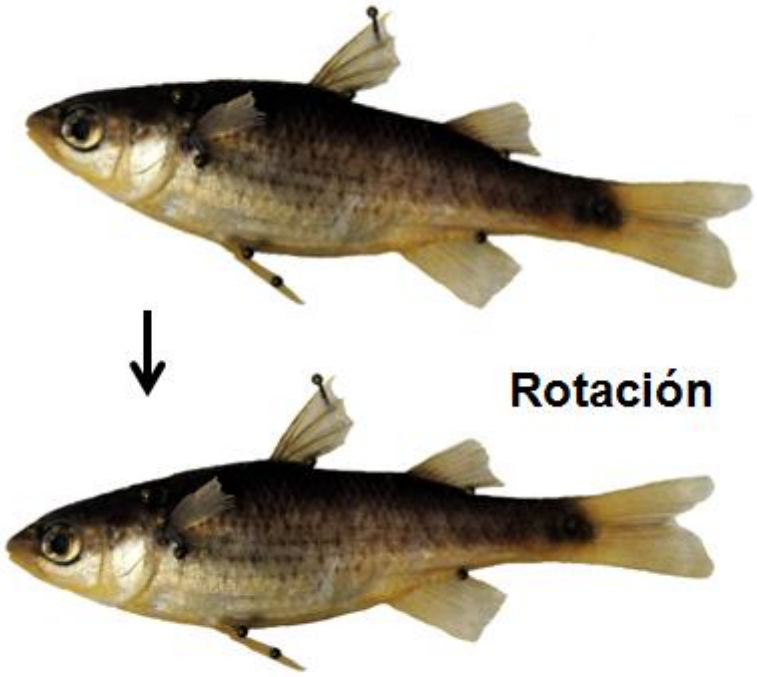


Figura 10.- Movimiento de un objeto alrededor de un eje, de tal modo que se minimizan la suma de distancias cuadradas entre landmarks homólogos (de entre todos los landmarks) (Imagen por Bertha Paulina Díaz Murillo).

Análisis estadístico

Una vez que son removidos todos los efectos de no forma, los procedimientos estadísticos pueden ser aplicados. Los datos obtenidos a través de los métodos de morfometría geométrica son de naturaleza multivariada.

Regresión Multivariada

Por medio de una regresión lineal multivariada se determinó el porcentaje de variación debido al efecto de alometría, determinando la influencia del factor talla sobre la variable de forma. La regresión lineal multivariada se aplicó entre la variables de forma (matriz de datos *x* y *y*) o variables independientes y variables de talla (centro "size") o variable dependiente. Este método separó la variación en las variables dependientes que se predicen por la variable independiente del componente residual de la variación. El componente predicho se puede calcular a partir de la pendiente de la línea de regresión y la desviación del punto de datos de la media en la dirección de su tamaño (Rodríguez-Mendoza, 2013).

El valor residual es la diferencia entre la desviación total de la forma del punto de datos a partir de la media y del componente predicho (Klingenberg, 2011). El uso de los residuos de una regresión de la forma es para análisis adicionales posteriores (Rodríguez-Mendoza, 2013). Este cálculo fue realizado en el software MorphoJ (Klingenberg, 2011). La cantidad de variación de la forma con respecto a la talla se expresó como un porcentaje de la variación total en torno a medias de la muestra. Se

utilizó una prueba de permutación utilizando 10,000 permutaciones para probar la hipótesis nula de independencia entre la forma y el tamaño.

Métodos de ordenación

Análisis de Variables Canonícas (AVC): Se utilizó un AVC con el propósito de simplificar la descripción de las diferencias entre los grupos, mediante funciones matemáticas que pueden usarse para asignar muestras de los grupos declarados *a priori*, actuando como una función discriminante multieje (Zelditch et al., 2012). Asimismo este procedimiento permite determinar la tasa a la cual los individuos son asignados correctamente a una clase o categorías de clados (Slice et al., 1996; Zelditch et al., 1995; Zelditch et al., 2012). El análisis en cuestión fue realizado en el software MorphoJ (Klingenberg, 2011) y se utilizó como variables categóricas *a priori* los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013: Pacifico-A, Pacifico-B, NE-México y Caribe), los cuales fueron reconocidos como genéticamente aislados.

Análisis de Función Discriminante (AFD): Se utilizó para examinar la separación entre dos grupos de observaciones que son conocidos *a priori*. La implementación del AFD fue en MorphoJ (Klingenberg, 2011). Este software realiza un análisis por pares seleccionados, donde la confiabilidad de la discriminación es evaluada mediante una prueba de validación cruzada ("leave-one-out cross-validation"). La validación se contrastó de la siguiente manera: (a) entre los linajes propuestos por técnicas genéticas

con el propósito de corroborar la designación de especies cripticas, y (b) entre las dos vertientes oceánicas (Atlántico y Pacífico) para probar la validez de que esta especie es de distribución anfiamericana.

6. RESULTADOS

Los estadígrafos descriptivos de tendencia central (promedio) y de dispersión (intervalo, desviación estándar y coeficiente de variación) para los 36 caracteres morfométricos estandarizados (medidas lineales) de las poblaciones de *Agonostomus monticola* examinadas, son presentados en las tablas V y VI para las vertientes Pacífico y Atlántico, respectivamente.

Las variables que presentaron un mayor coeficiente de variación (CV) para la vertiente del Pacífico fueron: longitud de la base de la aleta pélvica (M6-7, 23.6%), distancia del origen superior del opérculo a la inserción superior de la aleta pectoral (M3-14, 18.1%) y la distancia del nostrilo a la punta del hocico (M1-2, 17.2%). En lo que respecta a las variables que presentaron un mayor coeficiente de variación para la vertiente del Atlántico, éstas fueron la longitud de la base de la aleta pélvica (M6-7, 20.9%), la distancia del origen superior del opérculo a la inserción superior de la aleta pectoral (M3-14, 16.08%) y la longitud de la boca (Lb, 14.3%).

Tabla V.- Promedio (P) y coeficiente de variación (CV) de caracteres morfométricos estandarizados de poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente del océano Pacífico. Las abreviaciones de los caracteres morfométricos son descritos en material y métodos (ver Tabla II). Poblaciones 1: El Fuerte, 2: Sinaloa, 3: La Paz, 4: San Lorenzo, 5: Piaxtla, 6: Presidio, 7: Baluarte, 8: Ameca, 9: M. García, 10: Tomatlán, 11: Ayuquila, y 12: Suchiate.

Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	CV
LC1	20.17	18.64	18.97	19.48	19.33	17.93	20.19	21.23	18.86	17.51	18.72	19.58	**10.41**
Do	6.96	6.81	6.46	7.13	6.33	6.76	6.63	6.39	7.03	6.97	7.23	6.74	**7.84**
Am	10.60	10.36	11.06	10.49	10.86	10.41	10.21	9.93	10.59	9.99	10.59	10.35	**7.24**
Amx	24.54	23.97	26.10	25.35	25.90	24.30	22.35	22.87	25.45	25.72	26.96	23.56	**9.23**
Lv	16.98	16.22	15.23	15.62	15.15	16.12	15.20	16.23	16.62	15.29	17.30	17.49	**9.35**
Ld1	16.68	14.99	15.09	14.91	14.67	14.90	14.90	14.76	15.08	14.62	15.54	15.12	**8.36**
Ld2	15.99	15.39	16.05	15.62	15.66	15.85	14.70	16.11	15.93	15.86	16.54	16.01	**9.03**
Lp	18.20	17.26	17.05	16.81	16.73	17.07	16.23	17.56	17.36	17.88	18.05	18.07	**9.43**
Lb	7.03	7.09	7.59	7.11	7.30	7.39	7.69	7.64	8.25	8.07	7.69	7.74	**12.47**
Lh	6.74	6.40	6.22	6.65	6.83	6.70	6.53	7.22	7.43	6.96	7.20	7.34	**11.59**
LC	25.35	24.81	24.57	24.61	25.53	25.67	24.18	26.30	26.39	25.24	26.44	25.24	**9.41**
Aa	19.91	18.66	17.30	17.61	17.46	18.89	17.47	17.21	17.05	15.69	18.22	18.14	**9.49**
M1-2	5.08	5.04	4.91	5.03	5.24	5.04	5.36	6.48	6.03	5.76	5.88	5.69	**17.20**
M1-3	19.12	18.34	18.20	19.18	18.64	18.96	18.16	18.76	18.59	19.02	19.53	18.32	**8.14**
M3-4	24.54	23.75	24.90	24.07	24.73	24.10	24.98	22.63	24.99	22.91	24.45	23.35	**11.59**
M2-6	37.47	36.05	37.09	37.07	37.57	37.37	35.55	37.48	39.05	36.68	37.76	36.04	**6.51**
M4-5	6.78	6.93	7.07	7.03	6.28	6.3	6.91	6.80	6.95	7.41	7.52	7.05	**15.26**
M5-10	16.45	16.45	18.35	15.68	16.51	17.60	16.99	15.54	15.55	13.95	15.04	16.27	**12.76**
M4-6	27.47	26.49	27.63	27.96	28.72	26.84	25.02	26.90	28.24	28.31	29.08	27.13	**7.61**
M4-7	24.65	23.99	25.36	25.86	26.95	24.30	23.15	24.91	25.97	26.00	26.87	24.75	**8.99**
M6-7	4.31	3.77	3.32	3.65	4.04	5.31	4.01	4.38	4.96	4.54	4.34	5.77	**23.60**
M7-8	22.91	21.79	25.18	22.99	24.32	22.87	22.91	23.66	23.36	21.85	24.36	21.15	**11.20**
M4-8	30.33	30.28	32.90	31.64	32.08	30.38	30.87	30.57	31.89	31.28	32.62	30.39	**6.47**

Tabla V.- Continuación

Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	**CV**
M5-8	25.19	25.15	28.11	26.19	27.27	24.93	25.36	24.91	26.79	25.17	26.89	24.36	**7.31**
M8-9	13.25	13.17	12.94	12.95	12.92	13.42	13.48	13.31	14.46	12.27	13.82	13.88	**11.77**
M8-10	22.33	21.47	21.52	21.68	21.06	20.78	20.52	20.65	21.50	21.56	22.74	20.98	**7.57**
M9-10	18.77	18.46	18.99	19.17	19.29	18.58	18.18	18.34	19.61	18.85	19.99	18.56	**6.70**
M10-11	9.50	10.54	10.58	10.78	10.96	10.42	10.84	10.51	11.57	10.32	11.22	11.34	**10.83**
M9-11	13.86	13.00	13.61	13.37	13.57	13.07	12.53	13.05	13.03	12.77	13.42	12.92	**7.66**
M11-12	16.13	14.05	16.21	14.43	14.58	14.85	15.77	14.90	15.49	14.32	15.50	14.69	**10.03**
M11-13	20.47	18.59	20.35	19.53	19.49	19.25	19.83	18.79	19.00	18.01	19.96	19.06	**7.15**
M12-13	10.45	9.91	10.05	10.49	11.11	10.40	10.03	10.44	10.82	10.35	11.15	10.89	**9.20**
M9-13	16.49	16.08	16.02	15.83	15.08	15.45	16.43	16.10	16.02	14.31	16.92	16.17	**9.76**
M3-14	3.94	3.74	5.12	4.20	4.50	4.65	4.27	5.29	4.81	4.60	4.53	4.50	**18.15**
M14-15	5.77	5.45	5.04	5.47	5.83	5.65	5.28	6.30	6.01	6.00	6.02	5.97	**11.50**
M6-15	13.43	13.16	14.09	13.78	14.06	13.33	12.44	12.14	13.35	13.22	13.11	12.33	**10.07**
N	**8**	**16**	**6**	**42**	**17**	**20**	**21**	**10**	**19**	**10**	**43**	**26**	**238**
LP(prom)	108.9	76.9	130.7	92.9	101.4	99.6	81.8	122.4	92.4	84.3	122.6	87.6	99.4
LP(min)	62.8	46.9	68.4	67.3	41.1	49	61.3	78	79.1	75.4	90.7	61	41.1
LP(max)	125.5	92.6	254.0	137.2	232	216.0	112.6	454.6	134.2	96.9	199.5	120.4	454.6

Tabla VI.- Promedio (P) y coeficiente de variación (CV) de caracteres morfométricos estandarizados de poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente del océano Atlántico. Las abreviaciones de los caracteres morfométricos son descritos en material y métodos (ver Tabla II). Poblaciones 1: Soto la Marina-S.L.P., 2: Río Milk, 3: Lancetilla, 4: Río Danto, 5: Cuero y Salado, 6: Bonito, 7: Limón, 8: Boca del Toro, y 9: Colón

Carácter	1	2	3	4	5	6	7	8	9	CV
LC1	17.29	15.79	16.14	15.64	16.00	16.05	15.97	16.45	17.01	**7.76**
Do	6.32	6.97	7.07	7.33	6.42	7.28	6.73	6.08	6.80	**8.38**
Am	8.45	8.94	8.51	8.39	8.63	8.22	8.77	8.72	8.46	**5.70**
Amx	20.50	23.84	22.62	22.71	21.94	22.02	21.92	22.06	21.09	**6.99**
Lv	14.85	14.81	14.86	16.54	15.25	17.22	15.75	14.33	15.06	**9.94**
Ld1	13.88	14.18	14.16	14.81	12.94	14.62	14.31	13.90	13.92	**7.72**
Ld2	13.93	13.80	14.49	14.86	14.08	15.03	14.00	13.63	13.73	**8.07**
Lp	15.86	16.61	16.00	17.07	16.13	17.47	16.27	15.07	15.67	**7.43**
Lb	6.21	7.27	7.90	8.38	7.77	8.32	7.90	7.64	7.70	**14.28**
Lh	6.17	6.59	6.53	7.04	6.59	6.55	6.65	6.59	6.53	**8.95**
LC	21.13	22.36	23.12	23.82	22.97	23.34	22.95	22.43	22.58	**5.83**
Aa	15.18	16.11	16.16	16.76	16.31	17.18	15.24	14.73	16.00	**8.58**
M1-2	4.62	5.03	5.05	5.18	4.95	5.06	5.13	5.36	4.97	**12.15**
M1-3	15.79	17.05	16.51	16.99	16.01	16.87	16.59	15.86	16.24	**6.51**
M3-4	19.44	21.38	20.30	20.14	20.08	20.09	19.34	20.46	19.25	**6.93**
M2-6	30.13	31.85	31.83	31.87	32.83	30.95	31.29	31.51	31.74	**5.13**
M4-5	6.04	6.81	6.05	6.29	5.87	6.06	6.52	6.22	6.22	**11.34**
M5-10	13.67	12.53	12.85	11.78	13.10	12.46	12.18	12.42	11.65	**11.31**
M4-6	22.75	25.48	24.59	24.67	23.27	24.34	23.48	23.48	22.89	**6.50**
M4-7	20.29	23.53	22.72	22.44	21.71	21.94	21.34	21.20	20.93	**7.51**
M6-7	4.97	3.67	4.04	4.62	3.55	3.90	4.16	4.64	3.76	**20.92**
M7-8	19.09	19.84	18.57	19.32	19.42	19.76	19.62	18.79	20.11	**9.06**
M4-8	25.80	27.11	26.41	26.18	26.76	25.94	26.53	26.43	25.19	**4.87**
M5-8	21.12	23.29	21.44	21.31	21.94	20.98	21.24	21.27	20.28	**6.20**
M8-9	11.06	11.56	11.70	11.30	11.62	11.35	10.37	10.91	11.19	**8.72**
M8-10	17.39	19.48	18.90	18.37	18.55	18.04	18.58	18.23	17.61	**5.72**
M9-10	15.45	16.75	15.55	15.83	15.80	15.42	16.21	15.88	15.21	**4.97**
M10-11	9.32	8.89	8.93	8.65	8.69	8.85	8.40	8.76	8.77	**10.58**
M9-11	10.96	11.70	10.99	10.86	11.69	10.85	11.38	11.39	10.83	**6.09**
M11-12	13.86	13.54	14.01	12.57	13.66	13.55	12.62	14.14	13.99	**10.50**
M11-13	16.84	17.33	17.48	16.04	17.05	16.66	17.10	17.84	16.80	**7.29**
M12-13	8.84	9.13	9.14	8.99	8.61	8.57	8.77	8.90	8.73	**6.10**
M9-13	14.63	14.59	14.73	14.37	14.83	14.80	14.53	15.33	15.16	**9.48**
M3-14	3.73	3.54	3.95	4.04	4.00	4.11	3.58	4.08	3.71	**16.08**
M14-15	5.18	5.14	4.92	5.12	5.64	4.91	5.05	5.09	4.94	**13.93**
M6-15	10.26	11.68	10.95	10.95	10.98	10.38	10.86	10.87	10.11	**10.28**
N		**7**	**20**	**36**	**9**	**32**	**11**	**11**	**20**	**155**
LP(prom)		98.8	67	87.1	69.8	83.2	77.1	70.8	84	82.7
LP(min)		60.4	50.8	60	56.2	62.5	58.7	55.9	55.4	50.8
LP(max)		157	96.9	171.5	109.3	174.1	127.3	114.5	136.1	201

Tabla VII.- Promedio (P), valores mínimos (Mn), máximos (Mx), desviación estándar (DS) y coeficiente de variación (CV) de caracteres morfométricos estandarizados de poblaciones de *Agonostomus monticola* por vertiente costera; A= Pacífico (n= 238), B= Atlántico (n= 155) y C = Ambas vertientes (n= 393). Las abreviaciones de los caracteres morfométricos son descritas en material y métodos (ver Tabla II).

	A					B					C				
Carácter	P	Mn	Mx	DS	CV	P	Mn	Mx	DS	CV	P	Mn	Mx	DS	CV
Lcaudal	19.2	13.8	30.8	2.0	10.4	16.2	12.3	19.0	1.3	7.8	18.0	8.3	30.8	2.3	**12.9**
Do	6.9	5.5	8.3	0.5	7.8	7.0	5.5	8.0	0.6	8.4	6.9	4.5	8.3	0.6	**8.3**
Am	10.5	9.1	15.4	0.8	7.2	8.5	7.4	9.8	0.5	5.7	9.7	4.2	15.4	1.2	**12.4**
Amx	25.0	19.7	36.2	2.3	9.2	22.1	18.3	28.7	1.5	7.0	23.8	11.2	36.2	2.5	**10.6**
Lv	16.3	7.8	25.4	1.5	9.4	15.8	12.7	19.2	1.6	9.9	16.1	7.8	25.4	1.6	**10.0**
Ld1	15.1	11.3	22.3	1.3	8.4	14.3	11.7	18.6	1.1	7.7	14.8	8.3	22.3	1.3	**8.8**
Ld2	15.8	11.1	27.3	1.4	9.0	14.4	12.2	17.4	1.2	8.1	15.3	6.8	27.3	1.6	**10.2**
Lp	17.3	7.2	28.3	1.6	9.4	16.5	12.6	19.2	1.2	7.4	17.0	7.2	28.3	1.6	**9.5**
Lb	7.5	5.4	13.5	0.9	12.5	7.9	5.4	11.7	1.1	**14.3**	7.7	4.3	13.5	1.1	**13.7**
Lh	6.9	4.1	12.9	0.8	11.6	6.6	5.0	8.3	0.6	9.0	6.8	3.5	12.9	0.8	**11.2**
LC	25.4	6.9	41.6	2.4	9.4	23.0	19.2	27.1	1.3	5.8	24.5	6.9	41.6	2.4	**10.0**
Aa	17.9	8.6	27.3	1.7	9.5	16.3	12.0	19.3	1.4	8.6	17.2	7.9	27.3	1.8	**10.5**
M1-2	5.5	3.7	15.0	0.9	**17.2**	5.1	3.5	6.8	0.6	12.1	5.3	2.8	15.0	0.9	**16.3**
M1-3	18.8	7.4	30.6	1.5	8.1	16.6	12.1	20.2	1.1	6.5	18.0	7.4	30.6	1.8	**10.1**
M3-4	24.2	17.7	43.4	2.8	11.6	20.0	15.8	23.1	1.4	6.9	22.6	8.7	43.4	3.3	**14.6**
M2-6	37.1	33.6	63.2	2.4	**6.5**	31.5	27.7	38.2	1.6	**5.1**	35.0	16.6	63.2	3.6	**10.2**
M4-5	7.0	3.1	10.5	1.1	15.3	6.2	4.3	8.2	0.7	11.3	6.7	2.9	12.6	1.1	**16.1**
M5-10	16.0	7.2	25.5	2.0	12.8	12.4	9.2	15.8	1.4	11.3	14.6	6.5	25.5	2.6	**17.6**
M4-6	27.6	23.5	39.6	2.1	7.6	24.0	20.1	29.9	1.6	6.5	26.2	12.3	39.6	2.7	**10.2**
M4-7	25.4	21.1	37.1	2.3	9.0	21.9	18.0	29.1	1.6	7.5	24.0	11.2	37.1	2.7	**11.4**
M6-7	4.4	2.1	7.6	1.0	**23.6**	4.2	2.7	6.5	0.9	**20.9**	4.4	1.7	28.0	1.5	**35.5**

Tabla VII.- Continuación

	A					B					C				
Carácter	P	Mn	Mx	DS	CV	P	Mn	Mx	DS	CV	P	Mn	Mx	DS	CV
M7-8	23.1	15.2	38.0	2.6	11.2	19.4	15.0	24.0	1.8	9.1	21.6	4.5	38.0	3.1	14.3
M4-8	31.4	26.6	47.5	2.0	6.5	26.1	22.7	29.7	1.3	4.9	29.3	12.7	47.5	3.2	10.9
M5-8	25.9	21.2	36.7	1.9	7.3	21.2	16.9	26.4	1.3	6.2	24.1	10.7	36.7	2.9	12.1
M8-9	13.4	6.3	27.5	1.6	11.8	11.3	8.7	15.4	1.0	8.7	12.6	5.5	27.5	1.8	14.0
M8-10	21.5	10.6	30.7	1.6	7.6	18.3	16.0	22.1	1.0	5.7	20.2	9.1	30.7	2.2	10.8
M9-10	19.0	16.0	28.2	1.3	6.7	15.7	13.9	17.5	0.8	5.0	17.7	7.7	28.2	2.0	11.4
M10-11	10.9	5.8	16.0	1.2	10.8	8.8	5.9	11.8	0.9	10.6	10.1	4.9	20.1	1.6	15.9
M9-11	13.2	11.0	18.9	1.0	7.7	11.0	9.5	12.8	0.7	6.1	12.3	5.6	18.9	1.4	11.4
M11-12	15.0	11.4	19.0	1.5	10.0	13.5	9.3	16.3	1.4	10.5	14.4	6.1	19.0	1.7	11.8
M11-13	19.4	13.1	26.7	1.4	7.2	16.8	13.8	20.6	1.2	7.3	18.4	8.2	26.7	1.9	10.2
M12-13	10.6	7.9	18.4	1.0	9.2	8.8	7.6	10.7	0.5	6.1	9.9	4.4	18.4	1.3	13.0
M9-13	16.0	9.8	20.3	1.6	9.8	14.7	10.1	18.3	1.4	9.5	15.5	7.4	20.3	1.7	10.8
M3-14	4.5	3.0	8.6	0.8	18.1	3.9	2.7	5.6	0.6	16.1	4.3	1.8	8.6	0.8	18.9
M14-15	5.7	4.1	9.0	0.7	11.5	5.1	3.7	6.8	0.7	13.9	5.5	2.7	13.0	0.9	15.6
M6-15	13.2	6.2	21.0	1.3	10.1	10.7	7.3	13.1	1.1	10.3	12.2	6.1	21.0	1.8	14.5

Por otro lado, las siguientes variables presentaron un menor coeficiente de variación para la vertiente Pacífico: distancia del origen de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M4-8, 6.5%), distancia del nostrilo al origen de la aleta pélvica (M2-6, 6.5%) y distancia de la inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M9-10, 6.7%). Por su parte, las variables que presentaron menor coeficiente de variación para la vertiente Atlántico fueron la distancia del origen de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M4-8, 4.9%), distancia de la inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M9-10, 5.0%) y distancia del nostrilo al origen de la aleta pélvica (M2-6, 5.1%) (Tabla VI).

Análisis de función discriminante (AFD)

Poblaciones de la vertiente Pacífico. El AFD de los ejemplares de las 12 poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Pacífico mostró que 22 de los 35 caracteres morfométricos (medidas lineales) que entraron en el modelo resultaron ser estadísticamente significativas (Tabla VIII). El valor global del Lambda (λ) de Wilks fue 0.0029, con una valor de significancia < 0.001 (Tabla VIII). Los cinco caracteres con mayor poder discriminativo fueron la longitud de la base de la aleta pélvica (M6-7, λ = 0.004), altura de la aleta anal (Aa, λ = 0.004), longitud de la aleta pélvica (Lv, λ = 0.003), altura máxima corporal (Amx, λ = 0.003) y distancia de la punta del hocico a la inserción de la aleta pélvica (M2-6, λ = 0.003).

Tabla VIII.- Valores de Lambda de Wilks, significancia (p) y tolerancia para las variables morfométricas obtenidas del análisis de función discriminante (AFD) de las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Pacífico. Las abreviaciones de las variables morfométricas son descritas en material y métodos (ver Tabla II). Variables significativas en negritas.

Variables	Lambda de Wilks	F-remove	p-level	Toler.
Lcaudal	**0.0036**	**3.6398**	**0.0001**	**0.6226**
Do	**0.0036**	**3.6709**	**0.0001**	**0.6974**
Am	**0.0036**	**3.6372**	**0.0001**	**0.3477**
Amx	**0.0037**	**4.4464**	**0.0000**	**0.1808**
Lv	**0.0038**	**5.1630**	**0.0000**	**0.4687**
Ld1	0.0032	1.5051	0.1322	0.5488
Ld2	**0.0033**	**1.9067**	**0.0406**	**0.3853**
Lp	0.0031	1.1543	0.3216	0.5102
Lb	**0.0035**	**3.4220**	**0.0002**	**0.5702**
Lh	**0.0034**	**2.7274**	**0.0027**	**0.4211**
LC	0.0031	1.2158	0.2787	0.6251
Aa	**0.0041**	**6.7563**	**0.0000**	**0.4299**
M1-2	0.0031	1.2377	0.2644	0.7565
M1-3	**0.0034**	**2.5819**	**0.0044**	**0.4051**
M3-4	0.0032	1.3916	0.1794	0.6183
M2-6	**0.0037**	**4.2111**	**0.0000**	**0.2161**
M4-5	0.0031	1.0031	0.4452	0.6151
M5-10	**0.0036**	**3.6786**	**0.0001**	**0.6936**
M4-6	0.0031	1.2041	0.2865	0.1635
M4-7	**0.0033**	**2.0471**	**0.0261**	**0.2035**
M6-7	**0.0046**	**9.9595**	**0.0000**	**0.6633**
M7-8	0.0032	1.6083	0.0989	0.6150
M4-8	0.0031	1.1940	0.2934	0.2346
M5-8	**0.0033**	**2.0548**	**0.0255**	**0.3582**
M8-10	**0.0036**	**3.6688**	**0.0001**	**0.2774**
M9-10	0.0031	1.0602	0.3957	0.2555
M9-11	**0.0033**	**2.1413**	**0.0193**	**0.3979**
M10-11	**0.0034**	**3.0047**	**0.0010**	**0.6214**
M11-12	**0.0033**	**2.2618**	**0.0130**	**0.6549**
M11-13	0.0032	1.3268	0.2121	0.5290
M12-13	**0.0036**	**4.0266**	**0.0000**	**0.3807**
M9-13	**0.0034**	**2.7592**	**0.0024**	**0.7456**
M3-14	**0.0034**	**2.6710**	**0.0033**	**0.6993**
M14-15	0.0032	1.5807	0.1070	0.6428
M6-15	0.0032	1.6981	0.0762	0.4512
Total del Agrupamiento	0.00294			

Tabla IX.- Coeficientes estandarizados de las variables canónicas (raíces) resultantes del análisis de función discriminante para los datos morfométricos de las poblaciones de *Agonostomus monticola* de la vertiente Pacífico. Las abreviaciones de las variables morfométricas son descritas en material y métodos (ver Tabla II).

Variables	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4	Raíz 5	Raíz 6	Raíz 7	Raíz 8
M6-7	-0.4997	0.5217	0.0528	0.4773	0.3106	0.0591	-0.0881	0.0631
Amx	0.5883	-0.7494	-0.1087	0.9113	0.2117	0.2350	-0.2753	0.3315
Aa	0.5355	0.1891	0.7647	0.0176	0.0843	0.3297	0.2626	0.0892
Lv	-0.5791	-0.1895	0.2149	0.3813	-0.2679	-0.2061	0.2139	0.0971
M5-10	0.1096	0.4637	0.2954	0.2522	-0.0088	-0.0345	0.0048	0.2270
Lcaudal	0.1683	0.1303	0.0304	-0.6475	-0.2601	0.0564	0.1935	-0.0993
Lb	-0.0446	0.3447	-0.2559	0.3124	-0.3977	-0.1061	-0.3557	-0.1444
Do	-0.0964	-0.1601	0.4234	0.1866	0.1023	-0.3682	-0.1046	-0.2842
M6-15	0.3475	0.1118	0.0450	-0.0125	0.3641	-0.2985	-0.1494	0.0650
M4-7	-0.3791	0.3983	-0.1101	-0.6082	-0.2522	0.0936	0.4188	0.1069
M11-12	-0.0726	-0.1696	-0.1757	0.3413	0.0692	0.3285	-0.1389	-0.3478
M2-6	0.1699	0.1984	-0.5378	0.4328	0.6955	-0.2288	0.4253	-1.1036
Lh	-0.3843	0.2384	0.0618	-0.4181	-0.1744	-0.3280	0.2194	-0.0652
M10-11	-0.1437	0.1005	0.1684	0.0755	-0.3666	-0.5253	0.3338	0.2180
M8-10	-0.1288	-0.5887	0.7200	-0.0358	-0.2042	0.3206	-0.3407	-0.1965
M1-3	0.0731	-0.2927	0.3332	-0.3934	0.0285	0.1822	-0.2905	0.3259
M12-13	-0.5155	-0.4311	0.3870	-0.1678	0.0745	0.1100	0.0740	0.2522
Am	0.5447	0.2574	-0.2756	0.4292	-0.2314	-0.2458	0.2067	0.3080
M5-8	0.1751	0.0939	-0.3190	0.4519	-0.3591	-0.1131	0.3948	-0.1079
M3-14	0.0492	0.1011	-0.2438	0.0450	-0.0345	0.5305	-0.2016	0.2113
M9-13	-0.1940	-0.2249	0.2697	0.1853	-0.2846	0.0009	0.2184	0.0950
Ld2	0.0090	-0.2053	-0.3928	-0.0890	0.1177	0.2064	-0.5235	0.2554
M14-15	-0.2163	-0.0508	-0.1798	-0.2165	0.2290	0.1600	0.0749	-0.1879
M9-11	0.2000	0.0469	0.1364	-0.4591	0.4778	0.0739	0.1766	-0.1075
M4-5	0.0439	0.0303	0.0899	-0.1074	-0.2248	-0.1036	-0.2929	0.1377
M3-4	0.2649	0.0218	-0.1818	0.2013	-0.0710	-0.2516	0.0240	-0.0878
M11-13	0.1428	0.1940	0.0909	-0.0005	-0.2269	0.1400	0.0723	0.0515
M7-8	0.0570	0.0000	0.0279	0.1549	-0.2347	0.5247	0.0733	0.1325
Ld1	0.1436	-0.0507	-0.0587	0.0007	-0.0491	0.1863	0.0802	-0.5424
M1-2	-0.2271	0.0902	-0.0014	-0.0392	-0.2015	0.2032	-0.0180	-0.0919
M4-6	-0.3055	-0.2796	-0.3034	-0.3715	0.2953	-0.2491	0.2133	-0.0531
LC	-0.0169	-0.2387	-0.0622	0.1079	0.1794	0.0655	0.2705	0.2327
M4-8	-0.0068	0.0215	-0.1579	-0.1635	-0.4245	-0.0524	-0.6410	0.4125
Lp	-0.0955	0.1804	0.0786	-0.2094	0.2179	0.0740	-0.2238	0.2588
M9-10	-0.3671	-0.1771	-0.1273	-0.0870	0.1804	-0.1144	0.2434	-0.2349
Eigenval.	2.7505	1.9529	1.2493	0.9108	0.8005	0.4678	0.3590	0.2945
Cum.Prop	0.2974	0.5085	0.6436	0.7420	0.8286	0.8791	0.9179	0.9498

En el AFD, la primera raíz o variable canónica (vc1) contribuyó con el 29.7% del total de la variación explicada, mientras que la segunda raíz canónica (vc2) aportó el 21% (Tabla IX). En la vc1 los tres caracteres que ejercieron mayor peso fueron la altura máxima (Amx, 0.588), la longitud de la aleta pélvica (Lv, -0.579) y la altura mínima del cuerpo (Am, 0.535). Por otro lado, los tres caracteres que aportaron un mayor efecto sobre la cv2 fueron nuevamente la altura máxima del cuerpo (Amx, -0.749), la distancia del origen de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M8-10, -0.589) y la longitud de la base de la aleta pélvica (M6-7, 0.522).

En la Figura 11 se ilustra la dispersión de los individuos de las poblaciones de la vertiente Pacífico graficando las variables canónicas 1 y 2. Cabe señalar que los individuos de las poblaciones de las cuencas de Ayuquila y de Suchiate aparecen relativamente segregados del conjunto de poblaciones, siendo la población de la cuenca de Ayuquila ligeramente segregada sobre la vc2, mientras que la población de la cuenca de Suchiate también lo hace sobre la cv1.

El resultado de la asignación correcta mediante los valores obtenidos de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) (Tabla X) se detallan en una matriz de clasificación, con un porcentaje global de asignación correcta *a priori* de 88.2% para las poblaciones de *Agonostomus monticola* de la vertiente del Pacífico. De estas poblaciones, las correspondientes a las cuencas de La Paz, Baluarte y Ameca presentaron un 100% de clasificación correcta; por su parte, la cuenca del Presidio resultó con el valor más bajo (65%), seguido por la población de la cuenca del Piaxtla con 70.6%.

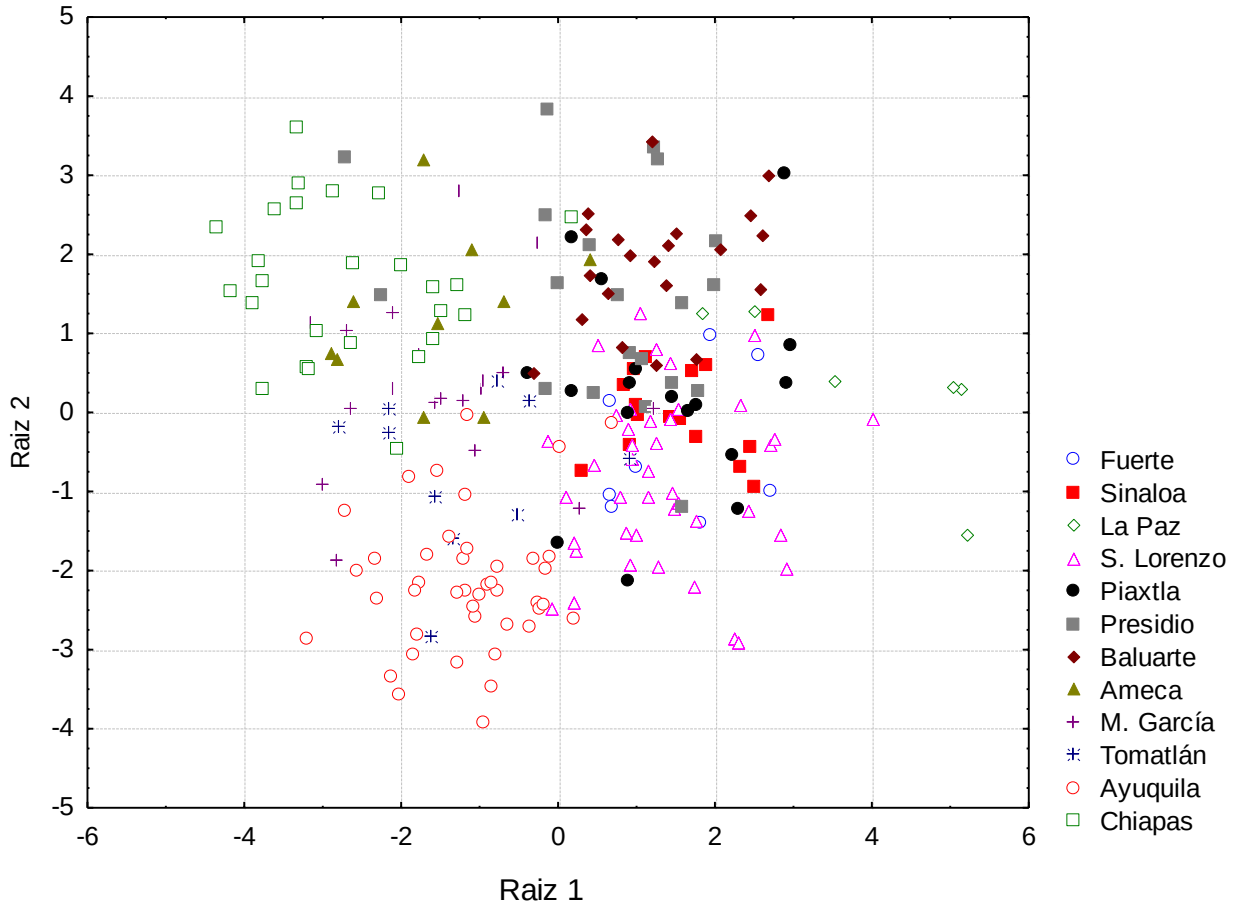


Figura 11.- Análisis de función discriminante de las variables canónicas cv1 y cv2 para las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Pacifico.

Tabla X.- Número y porcentaje de asignación correcta de individuos para las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Pacífico**.** Fuerte (n= 8), Sinaloa (n= 16), La Paz (n= 6), S. Lorenzo (n= 42), Piaxtla (n= 17), Presidio (n= 20), Baluarte (n= 21), Ameca (n= 10), M. García (n= 19), Tomatlán (n= 10), Ayuiquila (n= 43) y Chiapas (n= 26).

	%	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1 Fuerte	87.5	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
2 Sinaloa	87.5	0	14	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
3 La Paz	100.0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4 S. Lorenzo	90.5	0	1	0	38	1	0	0	0	0	0	2	0
5 Piaxtla	70.6	0	0	0	3	12	0	1	0	1	0	0	0
6 Presidio	65.0	0	2	0	0	2	13	1	0	0	0	0	2
7 Baluarte	100.0	0	0	0	0	0	0	21	0	0	0	0	0
8 Ameca	100.0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0
9 M. García	89.5	0	0	0	1	0	0	0	0	17	1	0	0
10 Tomatlán	80.0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	8	0	0
11 Ayuquila	95.3	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	41	0
12 Chiapas	88.5	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	23
Total	88.2												

Poblaciones de la vertiente Atlántico. El AFD de los ejemplares de *Agonostomus monticola* indicó que solamente nueve de las 27 variables morfométricas que entraron en el modelo resultaron ser estadísticamente significativas. El valor de Lambda de Wilks general resulto significativo ($\lambda = 0.0137$), con una valor de significancia $p < 0.001$. En este análisis las cinco variables con mayor poder discriminativo fueron; la base de la aleta pélvica (M6-7, $\lambda = 0.019$), diámetro del ojo (Do, $\lambda = 0.018$), longitud de la aleta pélvica (Lv, $\lambda = 0.017$), la distancia de la inserción posterior de la aleta anal a la inserción inferior de la aleta caudal (M11-13, $\lambda = 0.016$), y la distancia del origen de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M8-10, $\lambda = 0.016$) (Tabla XI).

La raíz canónica 1 (vc1) del AFD de las poblaciones de la vertiente Atlántico explicó el 38.5% de la variación total, mientras que la vc2 aportó el 15.7% de esta variación. Las tres variables que ejercieron mayor aporte a la variación total explicada en la vc1 fueron: inserción anterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta pélvica (M4-6, 0.552), diámetro del ojo (Do, 0.539) y la distancia del origen de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M4-8, -0.413). En lo que respecta a la raíz canónica 2 (vc2), las tres variables que aportaron la mayor variación explicada fueron la distancia del origen de la primera aleta dorsal a la inserción posterior de la aleta pélvica (M4-7, 0.757), longitud de la aleta pélvica (Lv, -0.710) y la distancia del origen de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M8-10, 0.514) (Tabla XII).

Tabla XI.- Valores de Lambda de Wilks, significancia (p) y tolerancia para las variables morfométricas obtenidas del análisis de función discriminante de las poblaciones de *Agonostomus monticola* en la vertiente Atlántico. Las abreviaciones de las variables morfométricas son descritas en material y métodos (ver Tabla II). Variables significativas en negritas.

Variables	Lambda Wilks'	F-remove	p-level	Toler.
Lcaudal	0.0153	1.5272	0.1554	0.6214
Do	**0.0189**	**5.2590**	**0.0000**	**0.7220**
Am	0.0154	1.7052	0.1045	0.4871
Amx	**0.0159**	**2.1369**	**0.0378**	**0.0887**
Lv	**0.0176**	**3.9644**	**0.0004**	**0.5261**
Ld1	0.0156	1.8566	0.0737	0.7118
Lp	0.0152	1.4257	0.1932	0.7222
LC	0.0153	1.5911	0.1351	0.4211
Aa	0.0155	1.7481	0.0948	0.6223
M1-2	0.0153	1.5625	0.1439	0.6260
M1-3	0.0150	1.2104	0.2992	0.5748
M2-6	0.0157	1.9481	0.0594	0.5698
M4-5	0.0150	1.2604	0.2712	0.6718
M5-10	0.0157	1.9228	0.0631	0.6199
M4-6	0.0148	1.0448	0.4070	0.1459
M4-7	0.0155	1.7904	0.0860	0.1232
M6-7	**0.0192**	**5.5885**	**0.0000**	**0.6448**
M4-8	0.0155	1.7626	0.0917	0.2637
M5-8	**0.0161**	**2.3516**	**0.0223**	**0.2819**
M8-9	**0.0158**	**2.0721**	**0.0442**	**0.7464**
M8-10	**0.0164**	**2.7198**	**0.0088**	**0.2277**
M9-10	0.0144	0.6636	0.7225	0.5579
M11-12	0.0157	1.9337	0.0615	0.6281
M11-13	**0.0169**	**3.1582**	**0.0029**	**0.7559**
M12-13	**0.0159**	**2.1507**	**0.0365**	**0.5440**
M3-14	0.0149	1.0969	0.3706	0.7561
M14-15	0.0154	1.7008	0.1056	0.7807
Total de agrupamiento	0.0139			

Tabla XII.- Coeficientes estandarizados de las variables canónicas (raíces) resultantes del análisis de función discriminante para los datos morfométricos de los ejemplares de *Agonostomus monticola* en las poblaciones de la vertiente Atlántico. Las abreviaciones de las variables son descritos en material y métodos (ver Tabla II).

Variables	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3	Raíz 4	Raíz 5	Raíz 6	Raíz 7
Do	0.5399	0.3732	0.3419	0.0607	-0.1015	-0.2131	-0.2528
Lv	0.2637	-0.7109	-0.3756	0.1028	-0.2717	0.0940	0.2224
M8-10	-0.1561	0.5143	-0.0828	0.3718	-0.6672	0.1949	-1.0204
M6-7	0.0138	-0.2353	0.6642	-0.5822	0.4247	0.0921	-0.1777
M5-10	0.0767	-0.3432	-0.0375	-0.0436	0.2941	-0.0811	-0.5611
M9-10	-0.0256	-0.1468	0.2144	0.2811	0.1987	0.0232	-0.0944
M4-6	0.5528	0.0014	0.2180	-0.2948	0.0435	-0.3216	-0.4494
M4-8	-0.4135	-0.4855	-0.3349	-0.2003	-0.2693	0.2002	-0.4809
M11-13	-0.3708	0.1061	-0.2447	0.2559	-0.3348	0.1211	-0.3150
M12-13	0.1768	0.2214	0.3566	-0.5851	0.0000	0.0973	0.0749
Amx	-0.0239	-0.4191	0.4711	0.1151	0.6586	0.9328	1.5409
M5-8	-0.1534	0.4052	-0.2420	0.1619	0.9066	-0.3163	0.3998
M8-9	0.2003	0.2465	-0.2796	-0.2502	0.3454	0.0154	0.1625
M2-6	-0.1365	0.4260	-0.2953	-0.1899	-0.0061	-0.1552	0.4056
M1-2	-0.3091	-0.0286	-0.1427	0.0609	-0.3749	0.2151	-0.0324
Lp	0.2296	-0.1362	-0.0820	0.1621	0.3111	-0.2260	-0.2695
M4-5	-0.1597	0.2893	0.0818	0.2053	0.0810	-0.2981	0.2485
M14-15	-0.1701	-0.1776	-0.0381	-0.1112	0.4837	0.1085	0.0239
Ld1	-0.0544	0.0044	0.4026	0.0903	-0.4491	0.0141	-0.1973
Aa	0.2362	0.0853	-0.3393	-0.3002	0.2786	-0.1339	0.1565
M11-12	0.1687	0.0659	-0.2980	-0.4918	-0.0270	0.1905	0.0163
Am	-0.2323	-0.1325	0.2108	0.4634	0.1606	-0.4769	-0.0455
M4-7	0.4123	0.7572	-0.4033	-0.2912	-0.5134	-0.2722	-0.3430
Lcaudal	0.0126	0.1697	0.0174	-0.2869	-0.3259	-0.4791	-0.0340
LC	0.0904	-0.2480	0.0287	0.2378	0.0447	0.5647	-0.0983
M1-3	-0.0626	0.2983	0.0632	0.3176	0.0227	-0.3731	0.0367
M3-14	0.1127	-0.1060	-0.1426	-0.1126	0.1786	0.3534	0.0579
Eigenval.	2.4778	1.0124	0.8435	0.6202	0.5508	0.3570	0.3307
Cum.Prop	0.3853	0.5427	0.6739	0.7703	0.8560	0.9115	0.9629

En la gráfica de dispersión de las raíces canónicas 1 y 2 (Figura 12) para los individuos de las poblaciones de la vertiente Atlántico, no existe una segregación clara de los individuos de *Agonostomus monticola* por poblaciones o cuencas; no obstante, el porcentaje de asignación correcta de los individuos de la cuenca del Río Milk en Jamaica fue 100% (Tabla XIII).

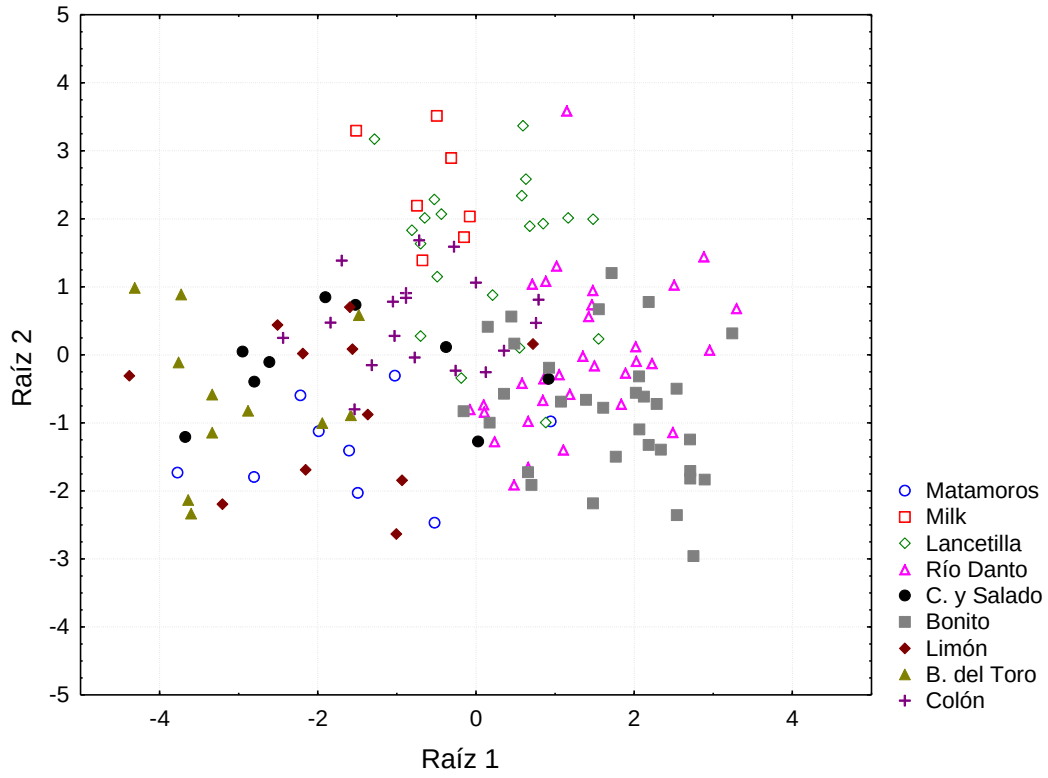


Figura 12.- Gráfica de dispersión de centroides para especímenes de los linajes de *Agonostomus monticola* de la vertiente Atlántico, considerando las raíces canónicas 1 y 2.

Tabla XIII.- Número y porcentaje de individuos con asignación correcta para las poblaciones examinadas de *Agonostomus monticola* de la vertiente Atlántico.

	%	1	2	3	4	5	6	7	8	9
ST-S.L.P	77.8	7	0	0	1	0	1	0	0	0
Jamaica	100	0	7	0	0	0	0	0	0	0
Lancetilla	60	0	2	12	3	0	1	0	0	2
Río Danto	84.4	0	0	2	27	0	3	0	0	0
C. y Salado	77.8	0	0	1	0	7	0	0	1	0
Bonito	84.4	0	0	1	1	0	27	0	0	3
Limón	81.8	0	0	0	1	0	0	9	1	0
B. del Toro	100	0	0	0	0	0	0	0	11	0
Colón	66.7	0	1	1	2	0	1	1	0	12
Total	79.9									

Análisis de morfología por linajes de *Agonostomus monticola*

Para el análisis de agrupamiento se empleó como marco de referencia el estudio de McMahan et al. (2013), el cual agrupó a las diferentes poblaciones de *Agonostomus monticola* mediante evidencias genéticas, donde s consideran a esta especie como un complejo críptico compuesto por cuatro linajes que corresponden mayormente a las cuencas oceánicas: Pacífico-A, Pacífico-B, Caribe y Golfo de México.

En el presente trabajo, el linaje denominado como Pacífico-A incluyó a las poblaciones mexicanas de la vertiente del Pacífico-A (n= 157), desde Sinaloa hasta Chiapas, además de la parte sureña de la península de Baja California; y el Pacífico-B que incluyó únicamente a la cuenca de Ayuquila, Jalisco (n= 42). Mientras que de lado de la vertiente Atlántico, los linajes del Golfo de México incluyeron a las cuencas mexicanas (n= 17) y del Caribe–Centroamérica (n = 146).

En la Figura 13 se muestran los estadígrafos descriptivos (promedio e intervalo de confianza al 95%) de las variables morfométricas (medidas lineales) con los coeficientes de variación más altos. Se observa que la población de la cuenca de Ayuquila (Pacífico-B) posee cuatro caracteres morfométricos cuyos valores promedio e intervalo de confianza al 95% no se traslapan con aquéllos de los demás linajes, siendo éstos: la distancia del origen de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M4-8), distancia de la inserción posterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M5-8), distancia de la inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M9-10), y distancia del origen superior de la aleta caudal al origen inferior de la aleta caudal (M12-13).

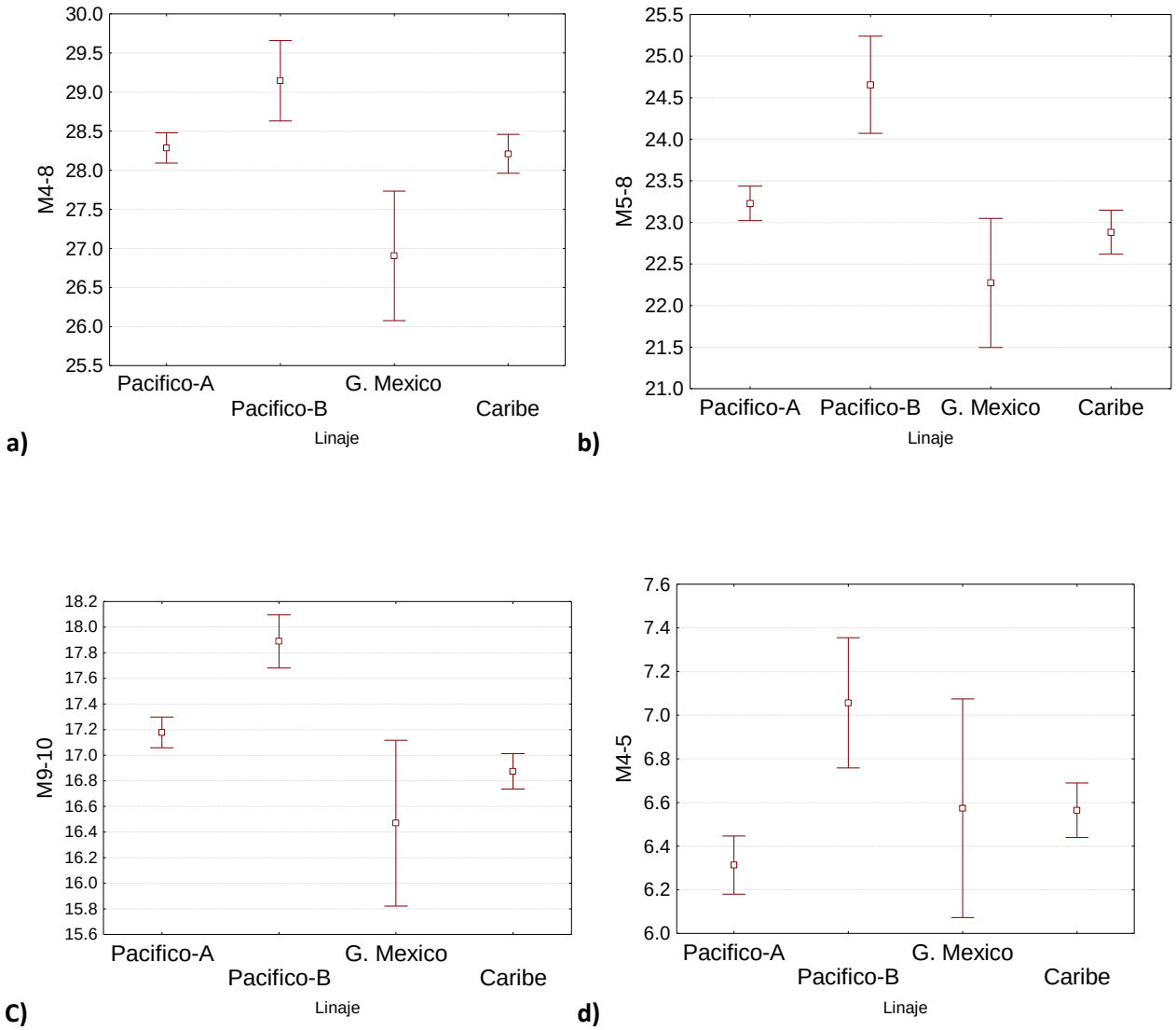


Figura 13.- Promedio e intervalo de confianza 95% de las variables morfométricas con mayor coeficiente de variación para linajes propuestos por McMahan et al. (2013) y analizados mediante morfología lineal en *Agonostomus monticola*. () del origen de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M4-8), (b) de la inserción posterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M5-8), (c) de la inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M9-10), (d) longitud de la base de la primera aleta dorsal (M4-5), (e) del origen superior de la aleta anal al origen inferior de la aleta anal (M12-13), (f) longitud de la primera dorsal (Ld1), (g) longitud de la boca (Lb) y (h) longitud cefálica (LC).

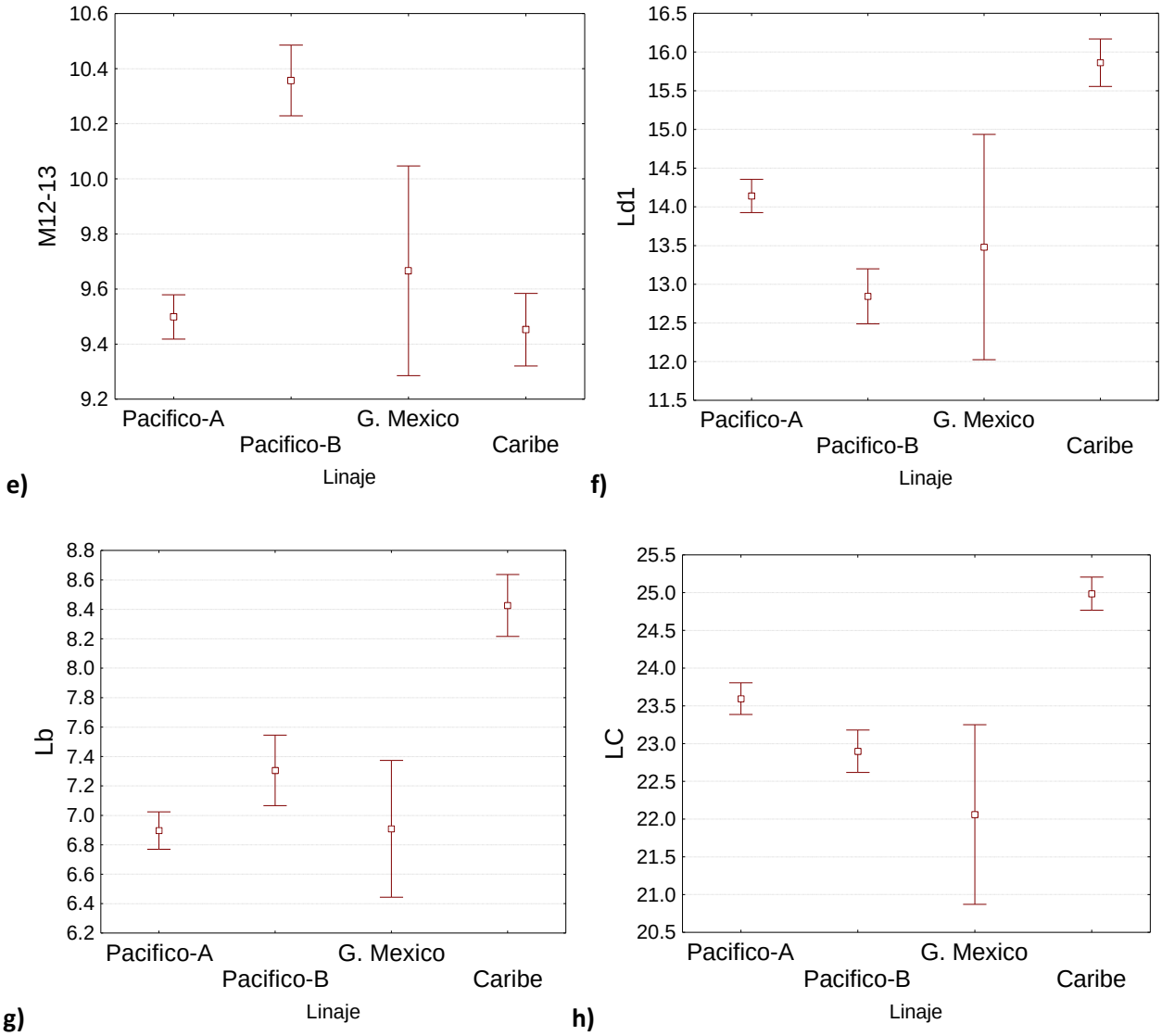


Figura 13.- Continuación

Por otro lado, las distancia de la longitud de la primera aleta dorsal (Ld1), longitud de la boca (Lb) y longitud cefálica (LC) presentaron valores promedios más altos para el linaje del Caribe.

Análisis de función discriminante (AFD)

El análisis de función discriminante de variables morfométricas (distancias lineales) arrojó un valor de Lambda global (λ) de 0.11648 y un valor de determinación (r^2) de 0.861, este último confirmando la robustez del modelo. En el análisis que aquí concierne, 18 de las 29 variables que entraron en el modelo resultaron ser estadísticamente significativas ($p<0.000$) para la discriminación entre linajes (Tabla XIV). Las cinco variables o caracteres morfométricos que presentaron un mayor poder de discriminación fueron la altura máxima del cuerpo (Amx, λ = 0.132), longitud de la boca (Lb, λ = 0.131), altura mínima del cuerpo (Am, λ = 0.128), longitud del hocico (Lh, λ = 0.127), y la distancia de la inserción posterior de la primera aleta dorsal a la inserción anterior de la segunda aleta dorsal (M5-10, λ = 0.125) (Tabla XIV).

La raíz canónica 1 (vc1) del análisis de función discriminante permitió explicar el 73% de la variabilidad total, mientras que la raíz canónica 2 explico únicamente el 21% de la variación total. Los cinco caracteres morfométricos con mayor aportación a la variación explicada de la primera raíz canónica fueron: la altura máxima del cuerpo (Amx, -0.8107); longitud de la boca (Lb, -0.4279); longitud del hocico (Lh, -0.3898); altura mínima del cuerpo (Am, 0.3841) y la distancia de la inserción anterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta pélvica (M4-6, -0.2998).

Tabla XIV.- Valores de Lambda de Wilks, significancia (p) y tolerancia para las variables morfométricas obtenidas del análisis de función discriminante de los linajes de *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana. Las abreviaciones de las variables son descritas en material y métodos (ver Tabla II). Variables significativas en negritas.

Variable	Lambda de Wilks	p-level	Toler.
Lv	**0.1217**	**0.001**	**0.5326**
Do	**0.1246**	**0.000**	**0.2212**
Lb	**0.1316**	**0.000**	**0.5915**
Amx	**0.1329**	**0.000**	**0.1755**
M11-12	**0.1246**	**0.000**	**0.6544**
Am	**0.1284**	**0.000**	**0.6277**
M9-10	**0.1215**	**0.001**	**0.5570**
M5-10	**0.1254**	**0.000**	**0.5115**
M4-7	0.1173	0.466	0.2014
M9-13	**0.1208**	**0.004**	**0.7098**
M14-15	**0.1205**	**0.007**	**0.7664**
M6-15	**0.1223**	**0.000**	**0.6354**
M10-11	**0.1194**	**0.029**	**0.7775**
Lh	**0.1270**	**0.000**	**0.5337**
LC	**0.1201**	**0.012**	**0.3978**
M12-13	**0.1221**	**0.000**	**0.6592**
M9-11	**0.1209**	**0.004**	**0.6442**
M7-8	**0.1210**	**0.003**	**0.4909**
M8-10	0.1195	0.028	0.2629
Ld1	0.1190	0.052	0.3967
M4-6	0.1184	0.122	0.1807
Lp	0.1186	0.090	0.5280
M3-4	0.1182	0.163	0.5320
M6-7	0.1182	0.145	0.6482
M3-14	0.1180	0.188	0.8564
M11-13	0.1180	0.198	0.7406
Aa	0.1181	0.184	0.6802
M4-8	0.1178	0.251	0.4637
Lcaudal	0.1175	0.368	0.8102

Tabla XV.- Coeficientes estandarizados de las variables canónicas (raíces) resultantes del análisis de función discriminante para los datos morfométricos de los ejemplares de *Agonostomus monticola* analizados por linajes en su distribución mesoamericana. Las abreviaciones de las variables son descritas en material y métodos (ver Tabla II).

Variable	Raíz 1	Raíz 2	Raíz 3
Lv	-0.2647	0.2488	0.0152
Do	-0.2647	-0.7059	-0.3090
Lb	-0.4279	-0.3157	0.2743
Amx	-0.8107	0.6837	-0.2119
M11-12	-0.3594	0.0341	-0.1425
Am	0.3841	-0.2891	0.0688
M9-10	0.2018	0.3021	0.1311
M5-10	0.2815	-0.3648	-0.3330
M4-7	0.1720	-0.0815	0.2376
M9-13	-0.1670	0.2554	-0.0040
M14-15	0.0131	-0.0290	-0.4834
M6-15	0.1935	-0.3178	-0.0854
M10-11	0.1811	0.0760	-0.1628
Lh	-0.3898	-0.2098	-0.3535
LC	0.2326	0.0328	0.4388
M12-13	0.0959	0.3704	0.0856
M9-11	-0.0939	-0.3268	-0.1024
M7-8	-0.1846	0.3277	-0.1238
M8-10	-0.2531	0.2051	0.3942
Ld1	-0.2174	-0.1801	-0.1478
M4-6	0.2998	-0.2165	-0.0699
Lp	-0.0938	-0.2035	-0.2201
M3-4	-0.1611	0.0774	0.1608
M6-7	-0.0683	0.0357	-0.3234
M3-14	0.1153	0.0216	0.1721
M11-13	-0.1499	0.0321	0.0423
Aa	0.0737	0.1659	0.1348
M4-8	0.0933	0.1894	0.1027
Lcaudal	0.0502	-0.0935	-0.1661
Eigenval.	2.8675	0.8162	0.2222
Cum.Prop	0.7341	0.9431	1.0000

En la raíz canónica 2, los caracteres que más aportaron a la variación explicada fueron: diámetro del ojo (Do, -0.7056), altura máxima (Amx, 0.6837); distancia del origen superior de la aleta caudal al origen inferior de la aleta caudal (M12-13, 0.3704); distancia de la inserción posterior de la segunda aleta dorsal a la inserción posterior de la aleta anal (M9-11, -0.3268); y de la inserción posterior de la aleta pélvica al origen de la aleta anal (M7-8, 0.3277) (Tabla XV).

En la gráfica de dispersión (Figura 14) de las raíces canónicas 1 (vc1) y 2 (vc2) que representan el 94 % de la variabilidad total explicada, se aprecia la separación de tres de los cuatro grupos de linajes (Pacífico-A, Pacífico-B, Golfo de México y Caribe) propuestos por McMahan et al. (2013).

El resultado de la asignación "*a priori*" correcta mediante los valores obtenidos de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) se muestra en la tabla XVI. En esta última tabla se observa que el linaje del Pacífico-B fue el que presentó el mayor porcentaje de asignación correcta (97.6%) de los individuos (n=42). Asimismo, el linaje del Golfo de México fue el de menor éxito en la asignación correcta con 66.7%. El porcentaje global obtenido en la matriz de clasificación fue de 92.6% (Tabla XVI).

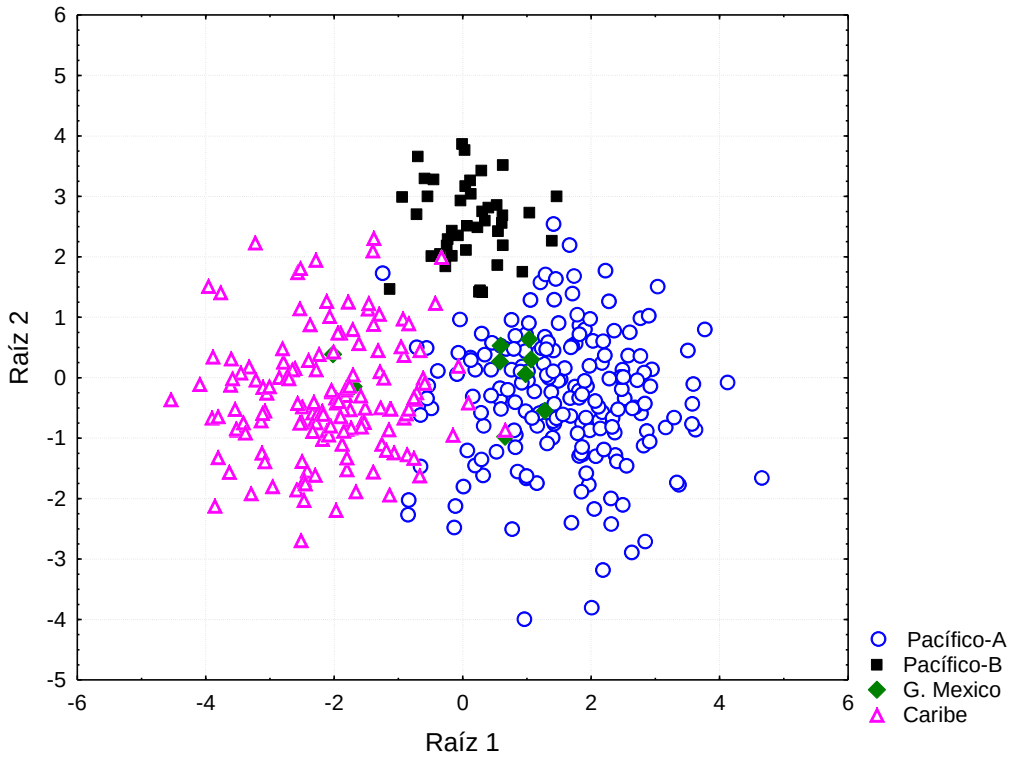


Figura 14.- Gráfica de dispersión de centroides para especímenes de los linajes de *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana, considerando las raíces canónicas 1 y 2 del Análisis de Función Discriminante por linajes por McMahan et al. (2013) y analizados mediante morfología lineal.

Tabla XVI.- Porcentajes de asignación correcta dentro de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al (2013).

	%	Pacífico-A	Pacífico-B	G. México	Caribe
Pacífico-A	91.7	177	2	3	11
Pacífico-B	97.6	0	41	0	1
G. México	66.7	1	0	6	2
Caribe	93.8	4	4	1	137
Total	92.6	182	47	10	151

Con las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) se confeccionó un fenograma o arreglo de distancias de enlace utilizando el criterio de un solo ligamento y la distancia métrica de Chevechyk. En esta gráfica los linajes del Pacífico mexicano (A y B) se agrupan y muestran una mayor similitud con el linaje del Golfo de México; el linaje del Caribe es el linaje más distinto (Figura 15).

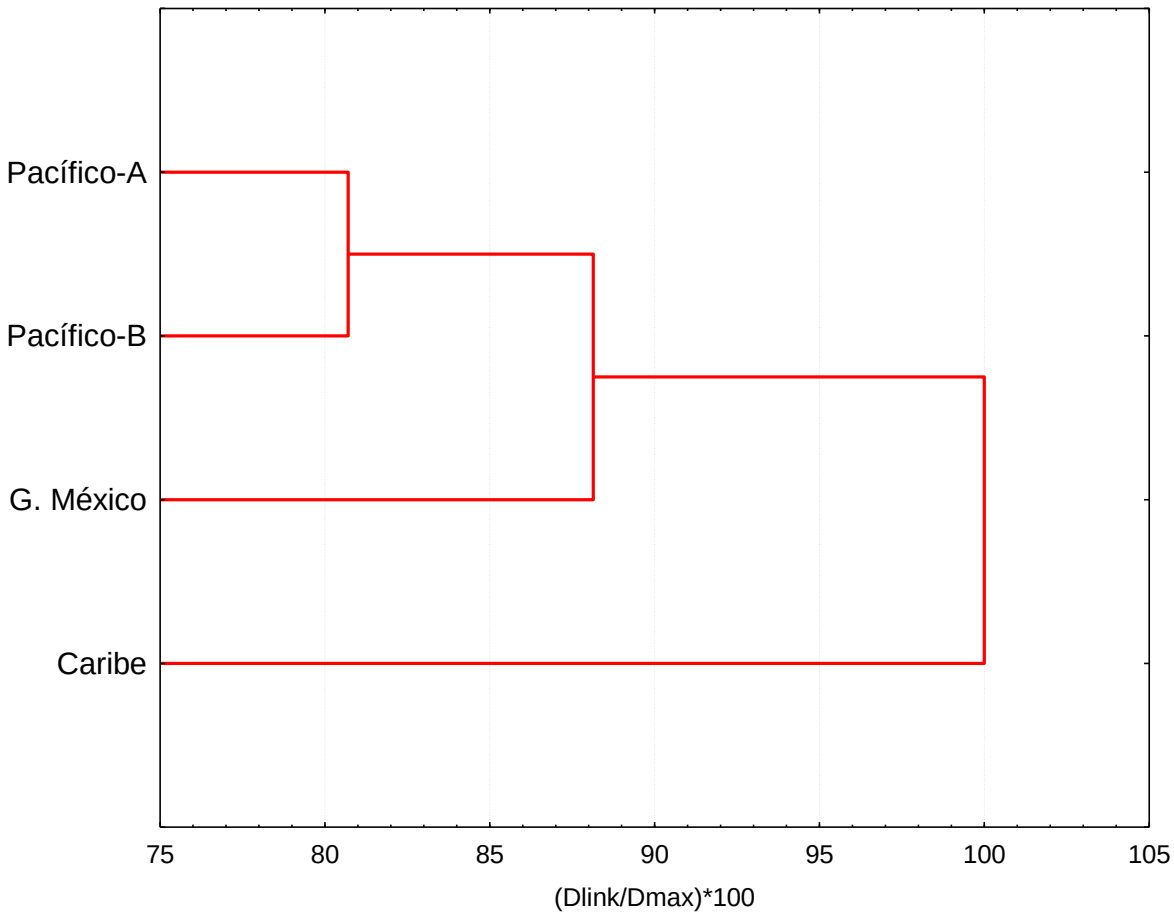


Figura 15.- Fenograma construido mediante las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) a partir de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013), comparados mediante el análisis de función discriminante de distancias corporales estandarizadas.

Análisis Merístico de Poblaciones de la vertiente Pacifico

Los estadígrafos descriptivos de tendencia central y dispersión de los caracteres merísticos de las nueve poblaciones de *Agonostomus monticola* examinadas procedentes de la vertiente Pacífico se presentan en la tabla XVII.

El número de radios en la segunda aleta dorsal y número de radios en la aleta anal fueron los caracteres que exhibieron valores promedio constantes a través de las diferentes poblaciones examinadas, mientras que los caracteres que registraron una mayor variación fueron el número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial y el número de escamas entre la aleta pélvica y la aleta anal. De igual manera, en la Figura 16, se muestra los valores de promedio e intervalo de confianza del 95% de los caracteres merísticos para las poblaciones examinadas de *A. monticola*.

Tabla XVII.- Promedio (prom), moda (M), e intervalo [mínimo (Mn) y máximo (Mx)] de los caracteres merísticos para las nueve poblaciones de *Agonostomus monticola* examinadas en la vertiente Pacífico. 1: Fuerte (n=8), 2: Sinaloa (n= 16), 3: La Paz (n=7), 4: S. Lorenzo (n= 42), 5: Piaxtla (n= 17), 6: Presidio (n= 20), 7: Baluarte (n= 21), 8: Ayuquila (n=42), y 9: Suchiate.

Poblaciones	1				2				3			
Variables	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx
Radios dorsales	9	9	9	9	9.1	9	9	10	9	9	9	9
Radios anales	9.4	9	9	10	9.9	10	9	10	9.7	10	9	10
Radios pectorales	14.2	14	14	15	14.4	14	13	15	15.1	15	14	16
Branquiespinas	20.9	20	18	23	18.2	17	17	21	18.4	18	17	21
Escamas ventrales	11	11	10	12	10.6	11	9	12	10.9	11	9	12
Escamas dorsales	6.8	6	6	8	7.3	7	6	9	9.1	9	8	11

Poblaciones	4				5				6			
Variables	Prom	M	Mn	mx	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	mx
Radios dorsales	9	9	8	10	8.9	9	8	9	9.1	9	9	10
Radios anales	10	10	9	11	9.8	10	9	10	9.8	10	9	10
Radios pectorales	14.7	15	14	16	14.4	14	13	16	14.7	14	13	16
Branquiespinas	16.6	17	15	19	17.1	17	15	19	18.2	19	16	20
Escamas ventrales	10.7	11	8	14	10.8	11	9	13	11.8	13	10	13
Escamas dorsales	8.4	8	7	11	8.9	8	7	11	9.9	9	7	12

Poblaciones	7				8				9			
Variables	Prom	M	Mn	mx	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	mx
Radios dorsales	9.1	9	9	10	8.8	9	8	10	9	9	9	9
Radios anales	10	10	9	10	9.9	10	9	10	10	10	10	10
Radios pectorales	14.8	15	14	16	14.8	15	14	17	14.9	15	14	16
Branquiespinas	17.1	17	15	20	18.3	18	16	21	17.4	18	15	19
Escamas ventrales	10.7	10	7	13	11.4	11	10	13	9.9	10	8	12
Escamas dorsales	10.3	10	7	13	9.7	9	8	11	9.8	10	8	11

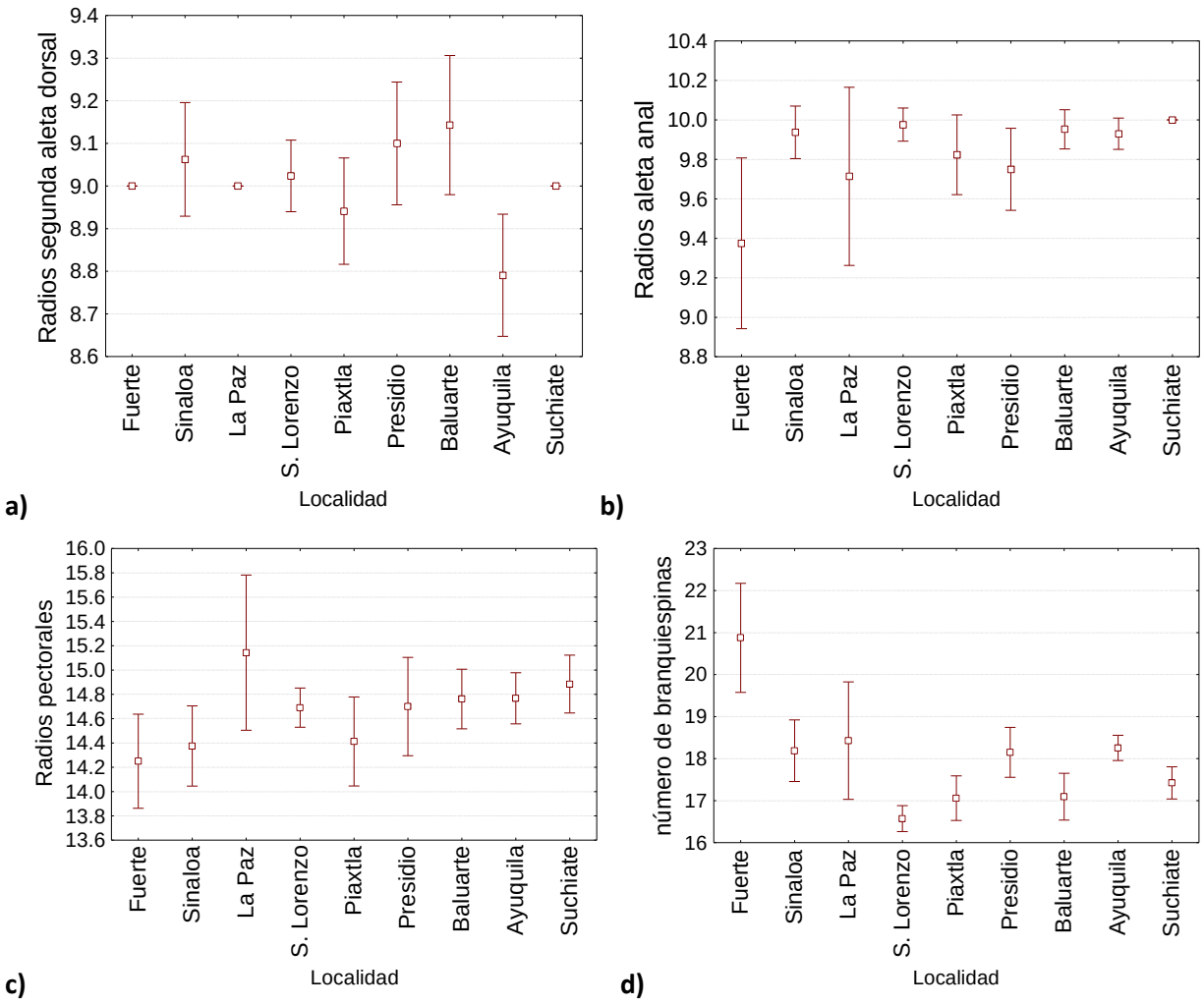
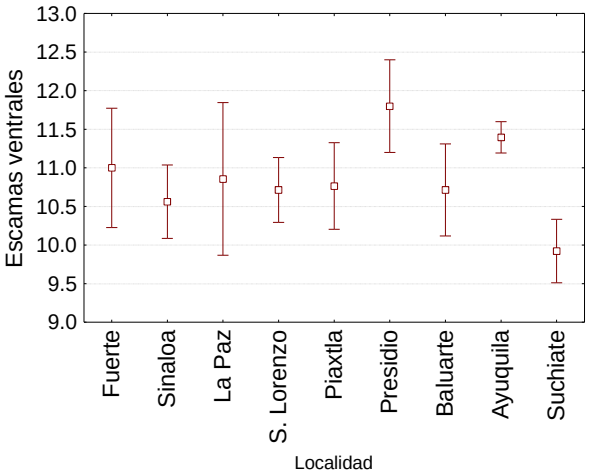
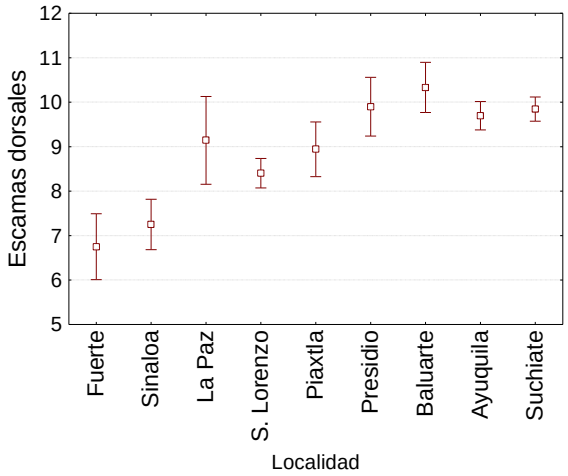


Figura 16.- Gráfica con valores promedio e intervalos de variación de los caracteres merísticos para las poblaciones de *Agonostomus monticola* consideradas en el análisis merístico en la vertiente Pacifica: (a) número de radios de la segunda aleta dorsal, (b) número de radios de la aleta anal, (c) número de radios en la aleta pectoral, (d) número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, (e) número de escamas ventrales, y (f) número de escamas dorsales. Las localidades están ordenadas de norte a sur.



e)



f)

Figura 16.- Continuación

En la Figura 16 se puede apreciar una relativa variación geográfica clinal de algunos caracteres merísticos (radios de la aleta anal, radios pectorales y escamas dorsales) con una tendencia a aumentar de norte a sur; por el contrario algunos caracteres merísticos como el número de escamas ventrales y el número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, muestran una tendencia a disminuir en sentido de norte a sur.

Análisis Merístico de Poblaciones de la vertiente Atlántico

Se presenta la estadística descriptiva (Tabla XVIII) de los caracteres merísticos de las poblaciones de *Agonostomus monticola* examinadas en la vertiente Atlántico. La variación geográfica de los caracteres merísticos de las nueve poblaciones de la vertiente Atlántico se presenten en la Figura 17, en la que se incluyen el número de radios dorsales y radios anales, número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, radios pectorales y escamas dorsales y ventrales. Es importante notar que la población más norteña (Tamaulipas) tiende a presentar valores mayores para los radios pectorales y las escamas tanto ventrales como dorsales, y los valores menores para el número de branquiespinas.

Tabla XVIII.- Medidas de tendencia central (promedio [prom], moda [M]) y de dispersión (intervalo: valor mínimo [Mn] y máximo [Mx]) para cada uno de los caracteres merísticos examinados en las nueve poblaciones de *Agonostomus monticola* de la vertiente Atlántico. 1: Soto La Marina- San Luis Potosí (n= 9), 2: Río Milk (n= 7), 3: Lancetilla (n= 20), 4: Río Danto (n= 36), 5: Cuero y Salado (n= 9), 6: Bonito (n= 32), 7: Limón (n= 11), 8: Boca del Toro (n= 11) y 9: Colón (n=20).

Poblaciones			1				2				3	
Variables	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx
Radios dorsales	9	9	9	9	8.86	9	8	9	8	8	7	9
Radios anales	9.89	10	9	10	9.57	10	9	10	9.9	10	9	10
Radios pectorales	15.11	15	15	16	14.43	14	14	15	14.35	15	12	15
Branquiespinas	17.22	17	16	19	18.57	18	18	20	18.15	18	17	19
Escamas ventrales	9.89	9	9	11	9.43	9	9	11	8.4	9	7	9
Escamas dorsales	9.22	9	8	10	8.29	8	8	9	7.85	8	7	9

Poblaciones			4				5				6	
Variables	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx
Radios dorsales	8.14	8	8	9	8	8	8	8	8	8	8	8
Radios anales	9.92	10	9	10	9.78	10	9	10	9.78	10	9	11
Radios pectorales	14.44	14	13	15	14.22	14	13	15	14.44	15	12	16
Branquiespinas	17.64	18	10	19	17.78	17	17	19	18.13	18	16	20
Escamas ventrales	8.47	9	7	10	8.44	9	7	9	9.06	9	8	11
Escamas dorsales	8.03	8	7	10	7.89	8	7	9	8.56	8	7	10

Poblaciones			7				8				9	
Variables	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx	Prom	M	Mn	Mx
Radios dorsales	8.64	Multiple	8	10	8.0	8	7	9	8.7	8	8	10
Radios anales	9.73	10	9	10	9.7	10	9	10	9.7	10	9	10
Radios pectorales	14.64	15	14	15	14.5	15	14	15	14.45	15	13	15
Branquiespinas	18.45	18	17	20	18.5	18	18	19	18.5	18	17	20
Escamas ventrales	9.09	9	8	10	8.9	9	8	10	8.75	9	8	10
Escamas dorsales	8.45	8	8	10	8.5	9	8	9	8.3	8	7	11

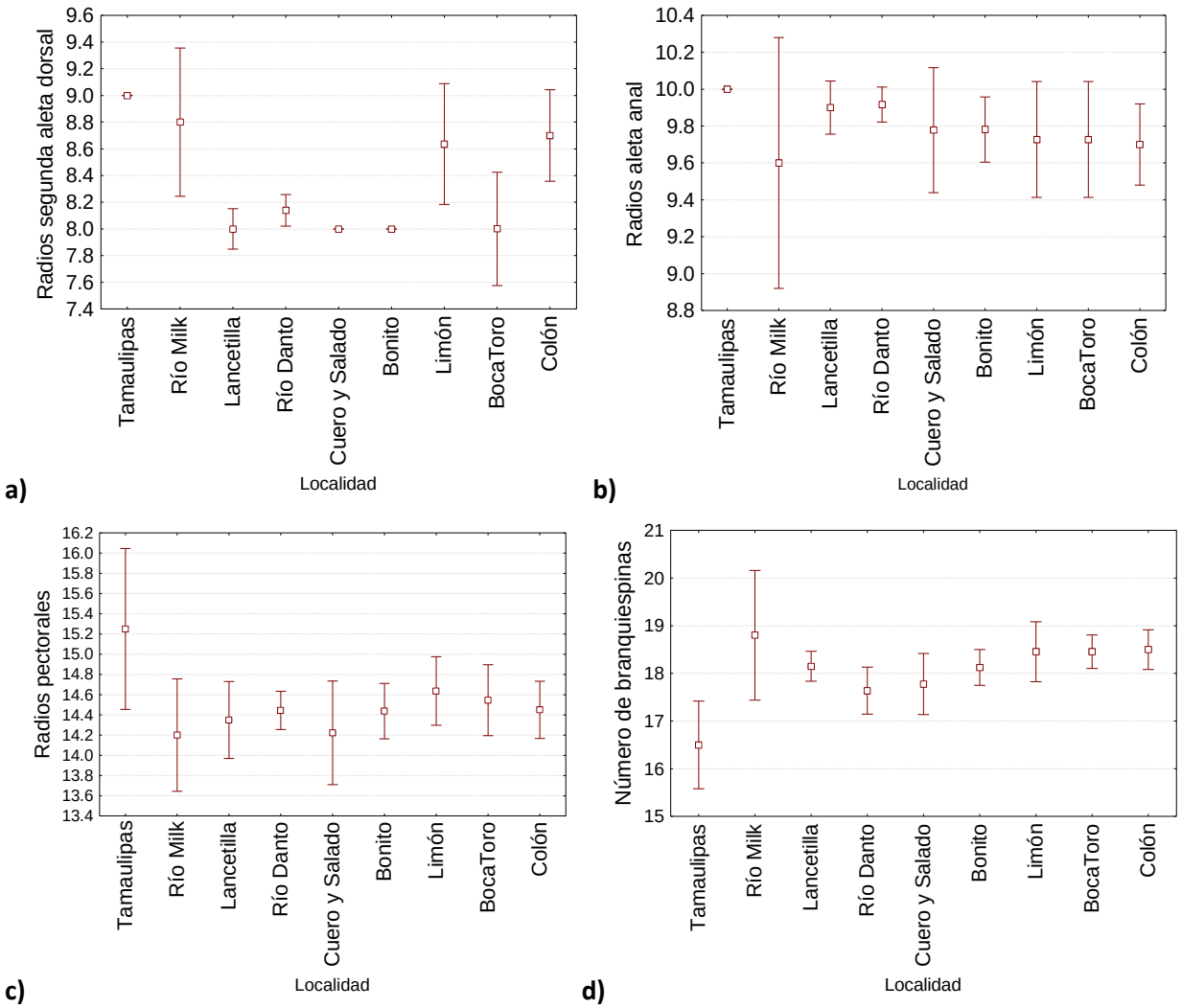
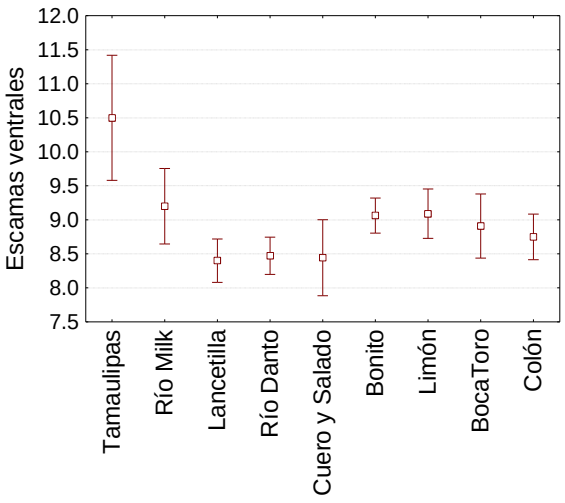
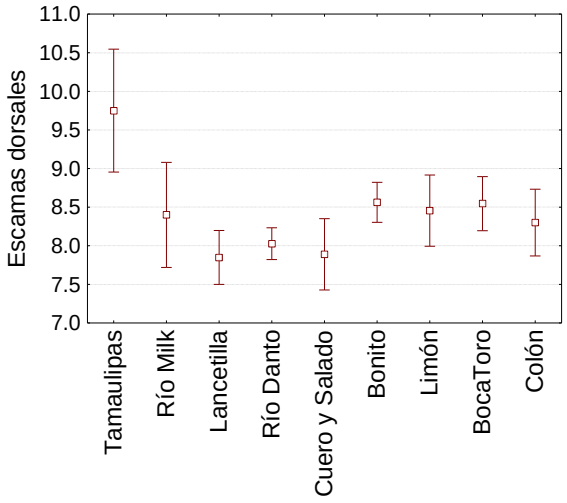


Figura 17.- Gráfica con valores promedio e intervalos de variación de los caracteres merísticos para las poblaciones de *Agonostomus monticola* consideradas en el análisis merístico en la vertiente Atlántica. (a) número de radios de la segunda aleta dorsal, (b) número de radios de la aleta anal, (c) número de número de branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, (d) número de escamas ventrales, y (e) número de escamas dorsales).



e)



f)

Figura 17.- Continuación

Análisis de morfometría geométrica

Como parte del análisis de la morfometría geométrica de las poblaciones y grupos conocidos de *Agonostomus monticola*, se evaluó el porcentaje de la variación de la forma generada por medio de la alometría ontogenética. Esta variación en los linajes conocidos *a priori* (Pacífico- A, Pacífico- B, G. de México y Caribe) se muestra en las Figura 18, donde se proyecta el resultado de la regresión multivariada de las variables de forma ("*shape score", X, Y*) con respecto a las variables de talla (*centro size*) de cada ejemplar. En esta regresión se encontró que la variación de la forma se distribuyó de manera homogénea en todos los grupos estudiados.

El análisis de regresión indicó que el crecimiento ontogénico de los individuos permite explicar un 7.45% del porcentaje de la variación de la forma. De manera individual, el porcentaje de la alometría ontogenética para cada uno de los linajes fue como sigue: Caribe (8.61%), Golfo de México (28%), Pacífico-A (7%), y Pacífico-B (23%) (Figura 20a-d).

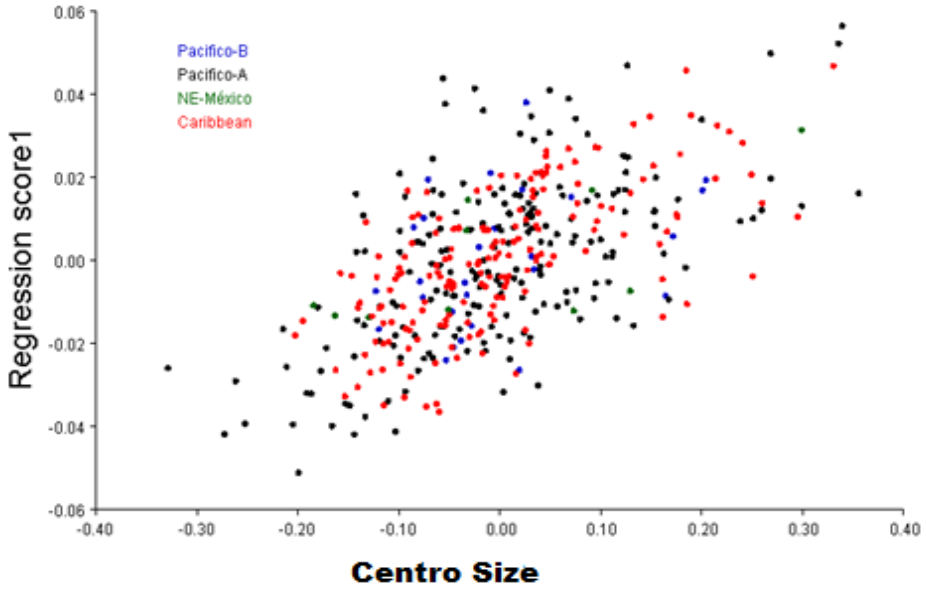


Figura 18.- Relación de los valores de la forma (variables de forma *x,* y Regression score 1) y de la talla (*centro size*) para cada uno de los individuos de cada linaje propuesto por McMahan et al. (2013) para *Agonostomus monticola*.

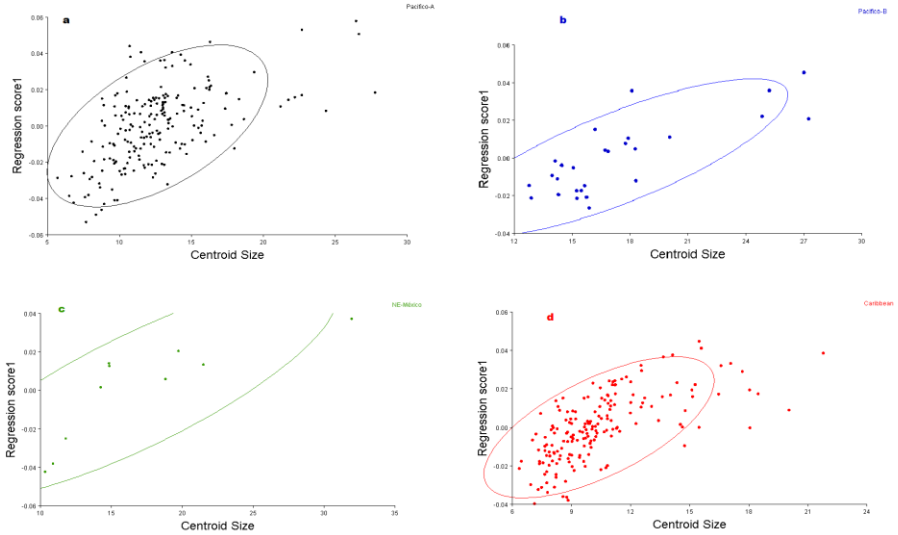


Figura 19.- Relación de variables de forma (variables de forma *x,* y) y variables de talla (*centro size*) para cada uno de los linajes propuestos por McMahan et al. (2013) para *Agonostomus monticola*. A: linaje de Caribe (n= 146), B: linaje de Golfo de México (n= 10), C: linaje de Pacífico-A (n= 220), y D: linaje de Pacífico-B (n= 27).

Una vez determinada el porcentaje de alometría ontogenético para los linajes de *Agonostomus monticola* se procedió al análisis de variables canónicas (AVC), en donde se obtuvo que el porcentaje de varianza explicada por la raíz canónica 1 (VC1) fue 77.2%, mientras que en la segunda raíz canónica (VC2) se logró explicar el 17.9%; las dos raíces combinadas explicaron el 95% de la variación total (Tabla XIX).

En la Figura 20 se muestra que en las VC1 existe una relación de agrupamiento de modo negativo para el linaje del Caribe y positivo para el linaje del Pacífico-A. Por otro lado, se puede observar que los individuos pertenecientes al linaje del Pacífico-B exhiben una relación de agrupamiento de manera positiva sobre la VC2, mientras que el resto de los linajes se agrupan de manera negativa.

En la Figura 21 se muestra la gráfica de gradillas de deformación, donde se observa aquellos puntos de referencia ("landmarks") que presentaron una mayor variación y que están asociadas con la región cefálica, particularmente en la parte anterior frontal de la cabeza (semi-"landmark" 3), la comisura de la boca ("landmark" 18) y la flexión inferior del preopérculo ("landmark" 17). También se puede distinguir la deformación asociada a la aleta anal (13 y 14).

Tabla XIX.- Valores de suma de cuadrados de la regresiones de los valores de forma (coordenadas de Procrustes) con valores de talla (*centro size*) para cada uno de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013). SCP = suma de cuadrados predicha, y SCR = suma de cuadrados residual. Valores significativos en negritas.

Linajes	Suma de cuadrados	*P*
Pacífico -A	SCP	**0.027**
	SCR	0.354
Pacífico -B	SCP	**0.006**
	SCR	0.021
G. de México	SCP	**0.004**
	SCR	0.010
Caribe	SCP	**0.022**
	SCR	0.241

Valor de permutación contra hipótesis nula de independencia. Número de iteraciones aleatorias: 10000. Valor de p <0.0001.

Tabla XX.- Valores de Eigen para cada variable o raíz canónica (VC) con su respectivo porcentaje de variabilidad aportada y acumulada en el análisis de la morfometría geométrica de los linajes de *Agonostomus monticola.*

VC	Valor Eigen	% de Varianza	Varianza acumulada
1	4.27870	77.23	77.23
2	0.99533	17.96	95.19
3	0.26602	4.80	100

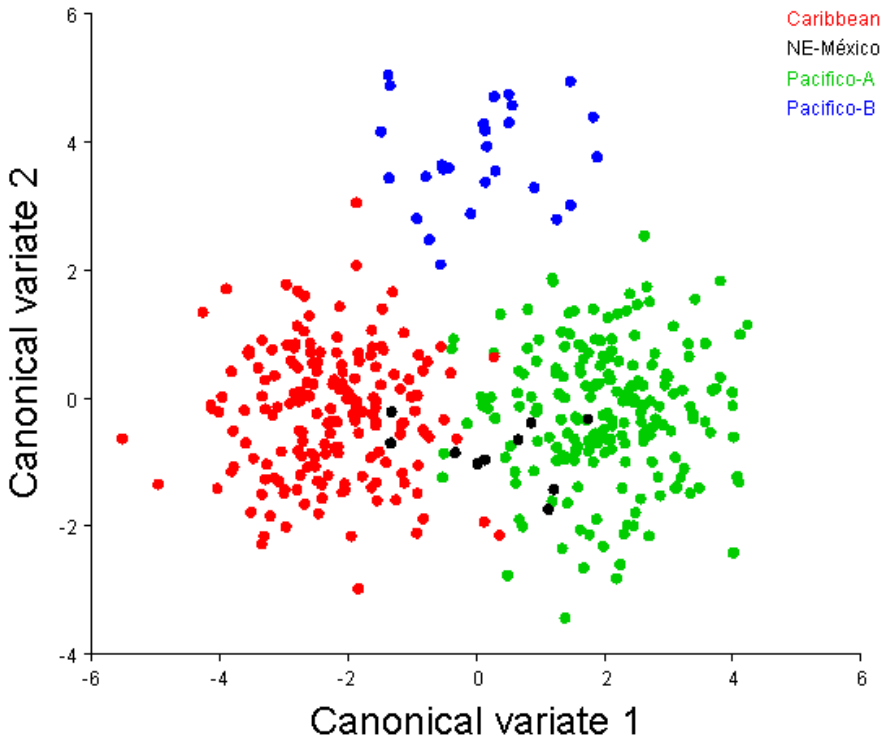


Figura 20.- Gráfica de dispersión de centroides para los individuos de los de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013) en su distribución anfiamericana, considerando las raíces canónicas (canonical variates) 1 y 2.

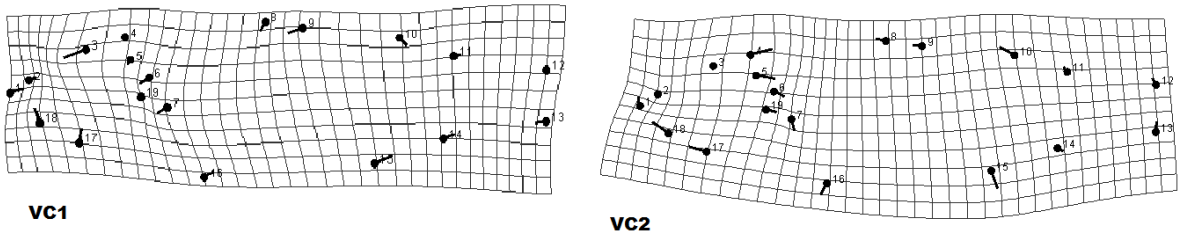


Figura 21.- Gradilla de deformación de las variables canónicas 1 (VC1) y 2 (VC2) de los linajes de *Agonostomus monticola*, denotando las puntos de referencia ("landarmarks") donde se encuentra la mayor variación de la forma. Factor de escala 10.

Los valores de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) muestran un menor valor de distancia entre los linajes del Golfo de México y el Pacífico-A, siendo éstos los más similares geométricamente. La prueba de permutación contra la hipótesis nula de independencia, basado en un número de iteraciones aleatorias de 10000, arrojó valores estadísticamente significativos ($P<0.0001$) (Tabla XX).

Por su parte, las distancias entre los grupos o linajes en relación a las variables de forma (distancia Procrustes) indican que aquellos linajes menos parecidos en su forma geométrica son aquellos del Golfo de México con el Pacífico-B (cuenca de Ayuquila, Jalisco, México), mientras que los más parecidos entre sí fueron del Golfo de México (Cuencas de Soto la Marina en Tamaulipas y Tamazunchale en San Luis Potosí) y Pacífico-A. Todos los valores resultaron ser estadísticamente significativos a un nivel de 0.05 (Tabla XXI).

La forma promedio de los linajes de acuerdo al análisis de morfometría geométrica se muestra en la Figura 22. Se observa que los organismos provenientes del linaje del Golfo de México presentaron una mayor variación dentro del grupo, mientras que los organismos del Pacífico-A son los que presentaron una menor grado de deformación (variación) corporal.

Tabla XXI.- Valores de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) obtenidos del análisis de variables canónicas de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al (2013).

	Caribe	G. México	Pacífico-A	Pacífico-B
Caribe	0.000			
G. México	4.2543	0.000		
Pacífico-A	4.3182	3.8346	0.000	
Pacífico-B	4.6503	5.5384	4.4844	0.000
* Caribe				
*G. México	< 0.0001			
* Pacífico-A	< 0.0001	< 0.0001		
* Pacífico-B	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	

*Valor de permutación contra hipótesis nula de independencia. Número de iteraciones aleatorias: 10000. Valor de P<0.0001.

Tabla XXII.- Distancias de las variables de forma (distancia Procrustes) de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013).

	Caribe	G. México	Pacífico-A	Pacífico-B
Caribe	0.000			
G. México	0.0333	0.000		
Pacífico-A	0.0243	0.0231	0.000	
Pacífico-B	0.0299	0.0422	0.0274	0.000
* Caribe				
* México	< 0.0001			
* Pacífico-A	< 0.0001	0.0084		
* Pacífico-B	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	

*Valor de permutación contra hipótesis nula de independencia. Número de iteraciones aleatorias: 10000. Valor de P<0.0001.

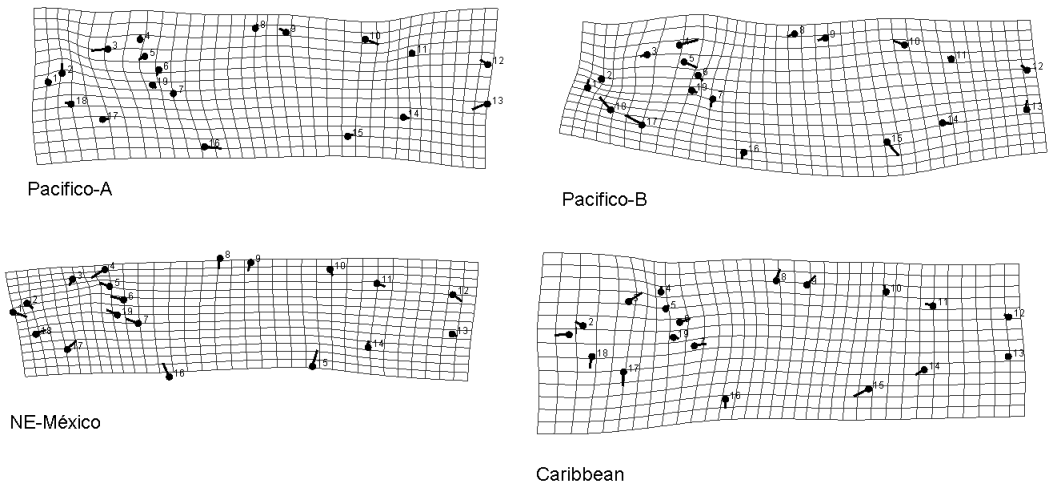


Figura 22.- Gradilla de deformación para las formas geométricas promedio de cada uno de los linajes de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013).

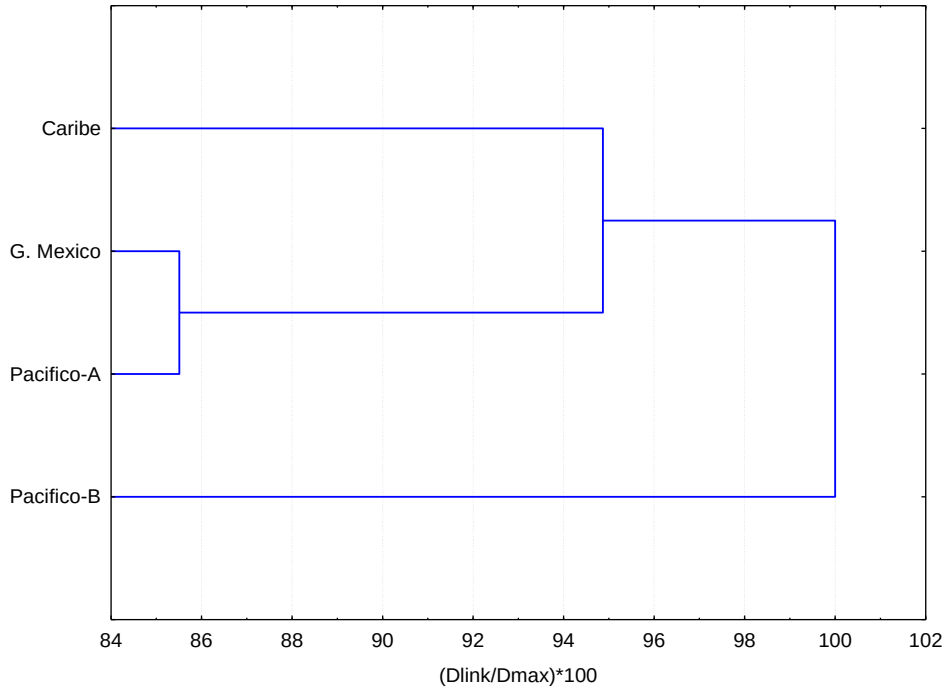


Figura 23.- Fenograma obtenido de las distancias cuadráticas de Mahalanobis (D^2) de los linajes propuestos por McMahan et al. (2013) para *Agonostomus monticola* en su distribución mesoamericana, comparados mediante el análisis de variables canónicas aplicado a datos de morfometría geométrica.

Análisis de Función Discriminante (AFD)

El análisis de función discriminante (AFD) fue utilizada para examinar la separación entre dos grupos de datos de interés. En el presente caso para corroborar la hipótesis de la presencia de diferentes formas anatómicas entre las vertientes Pacífico y Atlántico se llevó a cabo un análisis de función discriminante para las distancias Procrustes de los ejemplares por vertiente. Posteriormente y con el propósito de valorar el grado de disimilitud entre los linajes conocidos (Pacífico-A, Pacífico-B, Golfo de México y Caribe), se llevaron a cabo contrastes múltiples para cada caso [(Caribe - Golfo de México), (Caribe - Pacífico-A), (Caribe - Pacífico-B), (Golfo de México - Pacífico-B) y (Pacífico-A - Pacífico-B)].

Los resultados se muestran como contrastes de pares de grupos, a su vez, se proporciona una tasa de asignación correcta para los grupos comparados. La confiabilidad de la discriminación fue evaluada por una prueba de validación cruzada **(*leave-one-out cross-validation*).** Dicha validación es computacionalmente intensiva, sobre todo si la dimensionalidad de los datos es alta.

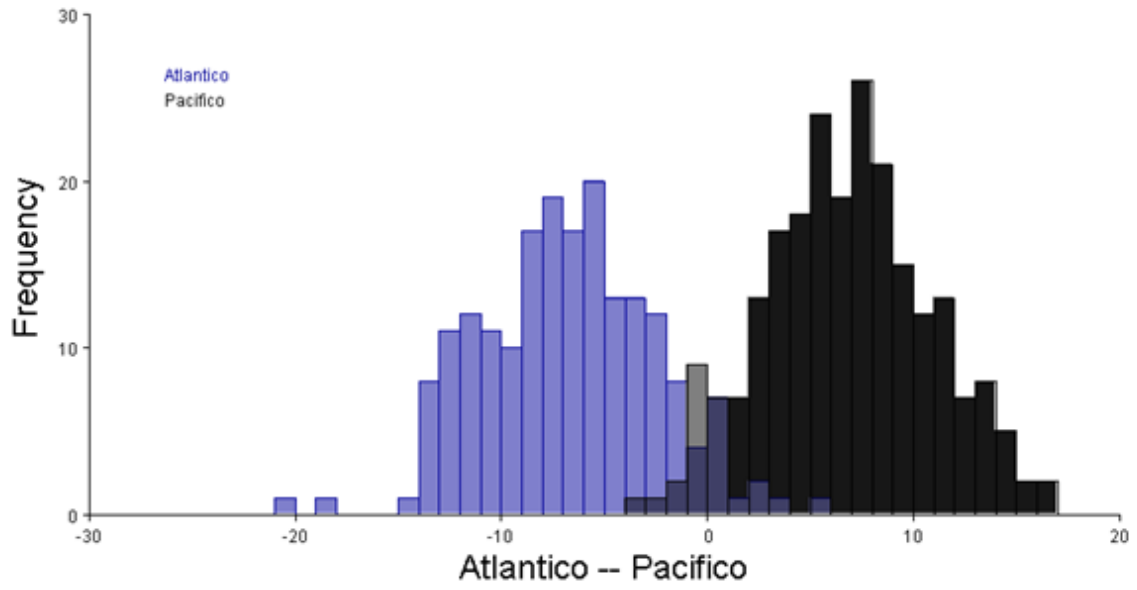


Figura 24.- Histograma de dispersión de centroides para los individuos de *Agonostomus monticola* en su distribución anfiamericana, considerando las raíces canónicas 1 y 2 del análisis de función discriminante para la comparación de individuos por vertiente.

Tabla XXIII.- Tabla de valores de significativos (*) de las distancias de Procrustes para el análisis de función discriminante de comparación entre los individuos de las vertientes Pacífico y Atlántico.

Nivel P.	Vertientes	Grupos 1	Grupo 2	Total
		Atlántico	Pacífico	
<.0001*	Atlántico*	178	12	190
	Pacífico*	13	216	229

*Valor de permutación contra hipótesis nula de independencia. Número de iteraciones aleatorias: 10000. Valor de P<0.0001.

Tabla XXIV.- Tabla de valores de significativos (*) de las distancias de Procrustes para el análisis de función discriminante de comparación por pares de linajes [(Caribe-Golfo de México), (Caribe - Pacífico-A), (Caribe - Pacífico-B), (Golfo de México - Pacífico-B) y (Pacífico-A - Pacífico-B)] de *Agonostomus monticola* propuestos por McMahan et al. (2013).

D.P / Nivel P.	Gpo 1/ Gpo 2	Grupos 1	Grupo 2	Total
		Caribe	G. México	
0.03328	Caribe	178	2	180
< 0.0001	G. México	3	7	10
		Caribe	Pacífico-A	
0.02433	Caribe	177	3	180
< 0.0001	Pacífico-A	8	194	202
		Caribe	Pacífico-B	
0.02991	Caribe	180	0	180
< 0.0001	Total	0	27	27
		G. México	Pacífico-B	
0.04216	G. México	10	0	10
< 0.0001	Pacífico-B	1	26	27
		Pacífico-A	Pacífico-B	
0.02739	Pacífico-A	201	1	202
< 0.0001	Pacífico-B	0	27	27

7. Discusión

El presente estudio referente a la variación morfológica de la lisa de montaña *Agonostomus monticola* a través de su ámbito de distribución mesoamericana que abarca ambas vertientes oceánicas, aportó 22 caracteres morfométricos (18 lineales y cuatro geométricos) con poder de discriminación significativa para la separación de los linajes previamente referidos por técnicas genéticas (Pacífico-A, Pacífico-B, Golfo de México y Caribe). Los caracteres con mayor poder discriminativo estuvieron asociados con la altura máxima del cuerpo, la longitud de la boca, la longitud del hocico, la altura mínima del cuerpo, el diámetro del ojo y la inserción posterior de la primera aleta dorsal a la inserción anterior de la segunda aleta dorsal. De igual manera, las cotas anatómicas más importantes del análisis de morfometría geométrica para la discriminación entre los linajes estuvieron asociadas a la longitud de la base de la aleta anal (cotas 14 y 15) y la región cefálica (3 y 18).

Los resultados anteriores sobre este particular, ponen de manifiesto la escasa atención que había sido puesta por otros estudios previos (cf. Schultz, 1946; Harrison y Howes, 1991, Thompson, 1997), en cuantificar la variación morfológica de este taxón en un sentido macrogeográfico o metapoblacional.

Es importante señalar que los intervalos de variación de algunos de los caracteres morfométricos lineales aquí examinados son concordantes con aquellos previamente reportados para esta especie, estos últimos basados en medidas lineales no estandarizadas (cf. Thompson, 1997; Camacho-Rodríguez y Lozano-Vilano, 2004).

No obstante, el presente trabajo con una significativa mayor cobertura geográfica y de especímenes examinado, ofrece nuevas descripciones de caracteres morfológicos de utilidad para la discriminación de formas referidas a linajes, así como en la descripción de la variación geográfica de las poblaciones en ambas vertientes de América.

A pesar de la aparente similitud morfológica que ha sido previamente atribuida a *Agonostomus monticola* a través de su ámbito distribución geográfica anfiamericano (cf. Harrison y Howes, 1991; Thompson, 1997); en el presente trabajo se evaluó la variación morfológica mediante protocolos de morfometría lineal y de morfometría geométrica que permitieron cuantificar de una forma más amplia la variación interpoblacional a través de su distribución geográfica mesoamericana, todo ello resultando en la identificación de diferentes formas y en la descripción de nuevos caracteres de utilidad diagnóstica para su separación.

En relación a las posibles formas de *A. monticola*, Miller et al. (2005) señalaron la presencia de más de una forma (haciendo referencia a un clado) dentro de este taxón en aguas continentales de la vertiente del Pacífico Mexicano. De igual manera, trabajos recientes basados en genética molecular, en particular Durand et al. (2012) y McMahan et al. (2013), ponen de manifiesto la existencia de tres y cuatro linajes, respectivamente, para esta especie en su distribución mesoamericana (dos en el Atlántico y dos más en el Pacífico), mismos que probablemente se originaron en el Oligoceno tardío (3 a 4 millones de años) (Farris et al., 2011).

La especie *A. monticola* considerada de origen Neotropical muestra una distribución que se ajusta al modelo general de especies geminada propuesto por Jordan en 1908 (Bermingham et al., 1997). La ruta evolutiva resultante en su modo más común fue la vicarianza, en la que de una especie origen surgen dos o más especies descendientes con la formación subsecuente de un clado monofiletico, debido a procesos geológicos que modifican los ámbitos de las especies ancestrales, lo cual aísla poblaciones en ambientes física o ecológicamente diferentes. Otros procesos como la disrupción y fragmentación de las cuencas, así como el aislamiento en cuencas cerradas (endorreicas) pueden promover y acentuar el aislamiento de poblaciones (Miller et al., 2005).

Ambos Durand et al. (2012) y McMahan et al. (2013) coincidieron en la posible existencia de un complejo de especies cripticas dentro de *Agonostomus monticola*. Estas especies crípticas poseen una morfología externa muy similar que dificulta su identificación taxonómica, aunque la exploración en el presente estudio de una mayor gama de medidas corporales basadas en morfometría lineal y geométrica ha permitido identificar caracteres que separan a los individuos del linaje Pacífico-B (cuenca de Ayuquila, Jalisco, México) de aquellas del Pacífico-A. Estos caracteres discriminantes fueron: (1) distancia de la inserción posterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M5-8), (2) inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M9-10), y (3) origen superior de la aleta caudal al origen inferior de la aleta caudal (M12-13). Mientras que para el Caribe y Golfo de México, los caracteres morfológicos de mayor importancia discriminante fueron: (1) longitud de la primera aleta dorsal (Ld1), (2) longitud de la boca (Lb), y (3) longitud cefálica (LC).

Es importante señalar la importancia del estudio detallado de las especies crípticas, así como las consideraciones de conservación y manejo, debido a que pueden requerir condiciones o estrategias de conservación distintas de acuerdo a los caracteres bionómicos de cada grupo (Bickford et al., 2007).

En el caso de los grupos de poblaciones de *A. monticola* presentes en la vertiente Atlántico (Caribe y Golfo de México), a pesar de su gran similitud morfológica , como fue demostrada en el presente estudio, existe evidencia molecular reciente que sustenta la presencia de diferentes grupos o linajes (Durand et al., 2012; McMahan et al., 2013; Durand y Borsa, 2015). En este sentido, McMahan et al. (op. cit.) formularon una hipótesis para los linajes del Atlántico (Golfo de México y Caribe) que afirma la existencia de un aislamiento genético entre ellos debido a la ausencia de ríos en la península de Yucatán que promuevan el flujo genético entre las poblaciones de las cuencas caribeñas y aquellas norteñas del Golfo de México.

El hecho de que algunas especies o grupos no sean distinguibles o que lo sean con mucha dificultad, mediante su morfología, tiene implicaciones biológicas, por ejemplo pueden permanecer en un pico adaptativo difícil de salir; en el que aunque sigan cambiando a nivel genético, ecológico, o etológico, su morfología sea óptima y no necesite cambiar (Saez, 2009). De igual manera condiciones ambientales extremas pueden imponer la estabilización de la selección en la morfología, la reducción o eliminación cambio morfológico sin dejar de acompañarse con procesos de especiación (Bickford et al., 2007).

En el fenograma mostrado en la figura 23 basado en las distancias cuadráticas de Mahalanobis de los caracteres morfológicos examinados de *Agonostomus monticola*, cubriendo su distribución mesoamericana, se distinguen dos grandes ramas (grupos), siendo la primera rama correspondiente a individuos distribuidos en el Pacífico-A (excepto la cuenca Ayuquila), Golfo de México y cuencas del Caribe; mientras que el segundo grupo estuvo representado únicamente por individuos de la cuenca del Río Ayuquila (Pacífico-B). En el primer grupo se incluyen individuos procedentes de una amplia distribución geográfica dentro del Pacífico Mexicano, cuya conectividad ha sido facilitada por eventos dispersión vía corrientes oceanográficas superficiales que favorecen la panmixia. En este mismo tenor, diversos autores (e.g., Anderson, 1957; Cruz; 1987; Phillips, 1993) han sugerido que *Agonostomus monticola* migra desde los ríos de las montañas al mar abierto para llevar a cabo la etapa reproductiva del desove. Dicha deducción es sustentada principalmente porque estadios de vida tempranos (juveniles) de esta especie han sido encontrados en sitios cercanos a las bocas de los ríos, mientras que estadios de vida adultos han sido recolectados en las partes altas de los ríos. Las corrientes superficiales en el Pacífico Mexicano son consideradas como el principal promotor de la mezcla de individuos entre las poblaciones de *Mugil curema*, tal como ocurre para otras poblaciones de mugílidos (Ibáñez et al., 2012).

Por otro lado, un posible escenario para explicar la discontinuidad geográfica y genética de los linajes identificados en el Pacífico (Pacífico-A y Pacífico-B), está basado en el hecho de que la reproducción de los adultos y la crianza de juveniles se dé completamente en condiciones dulceacuícolas sin migración a aguas costeras. Por lo que, se sugiere necesario promover el estudio osteológico comparativo de estos

linajes, así como de sus respectivos ciclos de vida con la finalidad de clarificar sus relaciones filogenéticas, biogeográficas y ecogeográficas.

En el presente estudio morfológico a nivel de las poblaciones de *A. monticola,* resalta la variación merística latitudinal que expresan algunos caracteres como el número de branquiespinas, así como el número de escamas entre la aleta pélvica y la aleta anal; estos dos caracteres siguen la regla eco-geográfica de Jordan (1891), cuyos números de elementos tienden a incrementarse en un sentido latitudinal de sur a norte (Reyes-Valdez, 2011).

Este mismo comportamiento latitudinal puede ser observado en las poblaciones de *A. monticola* de las cuencas de la vertiente Atlántico, particularmente en la longitud de la base de la aleta pélvica y en la longitud de la segunda aleta dorsal, número de radios pectorales, número de escamas entre la aleta pélvica y la aleta anal, y número de escamas entre la primera y segunda aleta dorsal.

Debido a la variación que muestran algunos caracteres merísticos de *Agonostomus monticola* en su ámbito de distribución geográfica, se han descrito varias formas que eventualmente han caído en sinonimias, por ejemplo la descripción de *Dajaus elongatus* dada por Kner y Steindachner (1865) coincide con la descripción de *A. monticola*. *A. salvini* fue descrito por medio de la presencia de una aleta pectoral más corta que *A. nasatus*, no obstante la colección de organismos revisados incluía intergrados. Por su partr, *A. squamipinne* fue descrito por Mohr en 1927 debido a la supuesta presencia de una escama axilar pectoral, sin embargo el ejemplar tipo carece

de esta estructura y su configuración corresponder a la de un típico *A. monticola* (Thompson, 1997).

Por otro lado, *Joturus dajae* fue descrito de ejemplares obtenidos en la costa del Pacífico colombiano por Eigenmann en 1917, quien lo reportó como un mugílido de labio superior terminal, lo que suponía más a una lisa de montaña *A. monticola.* Posteriormente en 1927, Seale proclamó que *A. hancoki* difiere de *A. nasatus* (= *A. monticola*) por la presencia de aletas pélvicas tan largas como las aletas pectorales. Sin embargo, el ejemplar tipo de *A. nasatus* tiene las aletas pélvicas ligeramente más cortas que las aletas pectorales, además de lo anterior, ninguna otra diferencia significativa fue reportada por Seale (Thompson, 1997).

8. Conclusiones

i. Este es el primer estudio sobre la variación morfológica de *Agonostomus monticola* que cubre la mayor parte de su distribución geográfica conocida y la mayor representación de especímenes examinados.

ii. Basado en el análisis de los caracteres morfológicos se reconoció la presencia de cuatro formas dentro de *A. monticola,* las cuales concuerdan con aquellas previamente identificadas mediante técnicas moleculares.

iii. Los caracteres morfológicos con mayor variación para el linaje denominado Pacifico-B fueron: (1) distancia de la inserción posterior de la primera aleta dorsal al origen de la aleta anal (M5-8), (2) inserción posterior de la aleta anal al origen de la segunda aleta dorsal (M9-10), y (3) origen superior de la aleta caudal al origen inferior de la aleta caudal (M12-13); para el linaje denominado Caribe, los caracteres morfológicos de mayor variación fueron: (1) longitud de la primera aleta dorsal (Ld1), (2) longitud de la boca (Lb), y (3) longitud cefálica (LC).

iv. Los linajes de Pacifico-A y Golfo de México resultaron ser más afines en cuanto a su morfología lineal y geométrica, mientras que el linaje del Paicifco-B resultó ser el más disímil al resto de los linajes comparados.

v. Seis caracteres merísticos manifiestan una variación geográfica latitudinal entre las poblaciones examinadas de *A. monticola* en su distribución mesoamericana (número de braquiespinas, número de escamas dorsales, número de escamas ventrales, número radios en la segunda aleta dorsal y número de radios en la aleta anal).

vi. El carácter merístico en *A. monticola* con mayor variación clinal para ambas vertientes costeras (Pacifico y Atlántico) fue el número de branquiespinas.

vii. Es importante realizar estudios osteológicos comparativos, genética poblacional y bionomía de los diferentes linajes aquí identificados, todo ello para determinar los atributos bioecológicos particulares y las relaciones filogeográficas y ecogeográficas de estos linajes.

LITERATURA CITADA

Adams, D. C., F. J. Rohlf, y D. E. Slice. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the 'revolution'. Italian Journal of Zoology 71(1):5-16.

Anderson, W. W. 1957. Larval forms of the fresh-water mullet (*Agonostomus monticola*) from the open ocean off the Bahamas and south Atlantic coast of the United States. US Government Printing Office.

Aurelle, D., R. Barthelemy, J. Quignard, M. Trabelsi, y E. Faure. 2008. Molecular phylogeny of Mugilidae (Teleostei: Perciformes). Open Mar. Biol. J 2:29-37.

Balderas, A. J. C. 2004. Homenaje al Doctor Andrés Reséndez Medina: un ictiólogo mexicano. Direccion de Publicaciones Universidad Autonoma de Nuevo León.

Balderas, S. C. 1972. *Agonostomus monticola* (Bancroft): primer registro de la familia Mugilidae en Nuevo León, México. Universidad Autónoma de Nuevo León, Instituto de Investigaciones Científicas.

Bickford, D., D. J. Lohman, N. S. Sodhi, P. K.L. Ng, R. Meier, K. Winker, K. K. Ingram y I. Das. 2007. Cryptic species as a window on diversity and conservation. TRENDS in Ecology and Evolution. 22: 148-155.

Bookstein, F. L. 1982. Foundations of morphometrics. Annual Review of Ecology and Systematics:451-470.

Bussing, W. A. 1987. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Editorial Universidad de Costa Rica.

Camacho-Rodríguez, A. & M. L. Lozano-Vilano. 2004. Distribución y variación morfométrica de *Agonostomus monticola* en la costa del Jalisco, México. Pp 251- 259. In: Lozano-Vilano, M. L & A. J. Contreras-Balderas. (Eds). 2004. Homenaje al Dr. Andrés Reséndez Medina: un ictiólogo mexicano. Monterrey, México: Universidad Autónoma de Nuevo León, 251-259.

Cardona, L. 2006. Habitat selection by grey mullets (Osteichthyes: Mugilidae) in Mediterranean estuaries: the role of salinity. Scientia Marina 70(3):443-455.

Castro-Aguirre, J. L., H. E. Pérez, y J. J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Editorial Limusa.

Cooke, R., y M. Jiménez. 2008. Pre-Columbian use of freshwater fish in the Santa Maria biogeographical province, Panama. Quaternary International 185(1):46-58.

Corti, M., y D. Crosetti. 1996. Geographic variation in the grey mullet: a geometric morphometric analysis using partial warp scores. Journal of fish biology 48(2):255-269.

Costa, C., y S. Cataudella. 2007. Relationship between shape and trophic ecology of selected species of Sparids of the Caprolace coastal lagoon (Central Tyrrhenian sea). Environmental Biology of Fishes 78(2):115-123.

Cotta-Ribeiro, T., y H. Molina-Ureña. 2009. Ontogenic changes in the feeding habits of the fishes *Agonostomus monticola* (Mugilidae) and *Brycon behreae* (Characidae), Térraba River, Costa Rica. Rev. Biol. Trop 57(1):285-290.

Crosetti, D., W. Nelson, y J. Avise. 1994. Pronounced genetic structure of mitochondrial DNA among populations of the circumglobally distributed grey mullet (*Mugil cephalus*). Journal of fish biology 44(1):47-58.

Cruz, G. A. 1987. Reproductive Biology and Feeding Habits of Cuyamel, Joturus Pichardi and Tepemechín, *Agonostomus monticola* (Pisces; Mugilidae) from Rio Plátano, Mosquitia, Honduras. Bulletin of Marine Science 40(1):63-72.

de León, F. J. G., D. G. Tirado, D. A. Hendrickson y H. E. Pérez. 2005. Fishes of the continental waters of Tamaulipas: Diversity and conservation status. Biodiversity, Ecosystems, and Conservation in Northern Mexico:138.

Durand, J.-D., y P. Borsa. 2015. Mitochondrial phylogeny of grey mullets (Acanthopterygii: Mugilidae) suggests high proportion of cryptic species. Comptes rendus biologies 338(4):266-277.

Durand, J.-D., W.-J. Chen, K.-N. Shen, C. Fu, y P. Borsa. 2012a. Genus-level taxonomic changes implied by the mitochondrial phylogeny of grey mullets (Teleostei: Mugilidae). Comptes rendus biologies 335(10):687-697.

Durand, J.-D., and coauthors. 2012b. Systematics of the grey mullets (Teleostei: Mugiliformes: Mugilidae): molecular phylogenetic evidence challenges two centuries of morphology-based taxonomy. Molecular Phylogenetics and Evolution 64(1):73-92.

Elliott, N., K. Haskard, y J. Koslow. 1995. Morphometric analysis of orange roughy (*Hoplostethus atlanticus*) off the continental slope of southern Australia. Journal of fish biology 46(2):202-220.

Farris, D. W., C. Jaramillo, G. Restrepo-Moreno, S. A. Montes, A. Cardona, A. Mora, R. J. Speakman, M. D. Glascok y V. Valencia. 2011. Fracturing of the Panamanian Isthmus during collision with South America. Geology. 39: 1007-1010.

Franco??

Follett, W. 1960. The fresh-water fishes—their origins and affinities. Systematic Biology 9(3-4):212-232.

Ghasemzadeh, J. 1998. Phylogeny and systematics of Indo-Pacific mullets (Teleostei: Mugilidae) with special reference to the mullets of Australia. Macquarie University Sydney, Australia.

Harrison, I., M. Nirchio, C. Oliveira, E. Ron, y J. Gaviria. 2007. A new species of mullet (Teleostei: Mugilidae) from Venezuela, with a discussion on the taxonomy of Mugil gaimardianus. Journal of fish biology 71(sa):76-97.

Harrison, I. J., y G. J. Howes. 1991. The pharyngobranchial organ of mugilid fishes; its structure, variability, ontogeny, possible function and taxonomic utility. Bulletin of the British Museum, Natural History. Zoology 57(2):111-132.

Hendrickson, D. A., W. Minckley, R. R. Miller, D. J. Siebart, y P. H. Minckley. 1980. Fishes of the Rio Yaqui Basin, Mexico and United States. Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science:65-106.

Hubss, C. L. y K. F. Lagler. 1958. Fishes of the Great Lakes Region. University of Michigan. Press Ann, Arbor, Michigan. 213 PP.

Ibañez, A. L., I. G. Cowx, y P. O'Higgins. 2007. Geometric morphometric analysis of fish scales for identifying genera, species, and local populations within the Mugilidae. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64(8):1091-1100.

Jolicoeur, P. 1963. 193. Note: The Multivariate Generalization of the Allometry Equation. Biometrics:497-499.

Jordan, D. S. 1891. Relations of temperature to vertebrate among fishes. Proceedings of the United State National Museum. 14: 107-120.

Jordan, D.S., y B.W. Evermann. 1896. The fishes of North and Middle America. Bulletin of the United States National Museum, No. 47. Part I. Págs. 1-954.

Klingenberg, C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. Molecular ecology resources 11(2):353-357.

Liu, J.-Y., C. L. Brown, y T.-B. Yang. 2010. Phylogenetic relationships of mullets (Mugilidae) in China Seas based on partial sequences of two mitochondrial genes. Biochemical Systematics and Ecology 38(4):647-655.

Loy, A. 1996. An introduction to geometric morphometrics and intraspecific variation. Pages 271-273 *in* Advances in morphometrics. Springer.

MacLean, J., y D. Evans. 1981. The stock concept, discreteness of fish stocks, and fisheries management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38(12):1889-1898.

McDowall, R. M. 1997. The evolution of diadromy in fishes (revisited) and its place in phylogenetic analysis. Reviews in Fish Biology and Fisheries 7(4):443-462.

McMahan, C. D., and coauthors. 2013. From the mountains to the sea: phylogeography and cryptic diversity within the mountain mullet, Agonostomus monticola (Teleostei: Mugilidae). Journal of Biogeography 40(5):894-904.

Miller, R. R. M., W. Norris, y S. M. R. R. Miller. 2005. Freshwater fishes of Mexico.

Mitteroecker, P., y P. Gunz. 2009. Advances in geometric morphometrics. Evolutionary Biology 36(2):235-247.

Nelson, J. S. 2006. Fishes of the World. John Wiley & Sons. 601 PP.

Phillip, D. T. 1993. Reproduction and feeding of the mountain mullet, *Agonostomus monticola*, in Trinidad, West Indies. Environmental Biology of Fishes 37(1):47-55.

Reyes-Valdez, C. A. 2011. Caracterizacion Morfometrica y Meristica de Poblaciones Costeras y Continentales del Genero *Fundulus* (Teleostei: Fundulidae), de la Peninsula de Baja California, México. Tesis para obtener el grado de Doctor en Oceanografia Costera. Universidad Autonoma de Baja California. México. 151 PP.

Reyes-Valdez, C. A., G. Ruiz-Campos, F. Camarena-Rosales, J. L. Castro-Aguirre, y G. Bernardi. 2011. Population morphometric variation of the endemic freshwater killifish, *Fundulus lima* (Teleostei: Fundulidae), and its coastal relative F. parvipinnis from the Baja California Peninsula, Mexico. Reviews in Fish Biology and Fisheries 21(3):543-558.

Ribeiro, T. C., y G. U. Villalobos. 2010. Distribution of *Agonostomus monticola* and Brycon behreae in the Río Grande de Térraba, Costa Rica and relations with water flow. Neotropical Ichthyology 8(4):841-849.

Rodríguez-Mendoza, R. 2013. Population structure of the bluemouth, *Helicolenus dactylopterus* (Teleostei: Sebastidae), in the Northeast Atlantic and Mediterranean using geometric morphometric techniques.

Rohlf, F. 2004a. Tps series. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook.

Rohlf, F. 2004b. tpsRelw, version 1.39. Stony Brook, New York: Department of Ecology and Evolution.

Rohlf, F. 2004c. tpsUtil, file utility program. version 1.26. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook.

Rohlf, F. J. 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. Systematic Biology:147-158.

Rohlf, F. J., y D. Slice. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Systematic Biology 39(1):40-59.

Ruiz-Campos, G. 2010. Catálogo de peces dulceacuícolas de Baja California Sur. Instituto Nacional de Ecología, Semarnat, México, DF.

Ruiz-Campos, G., y coauthors. 2002. An annotated distributional checklist of the freshwater fish from Baja California Sur, Mexico. Reviews in Fish Biology and Fisheries 12(2-3):143-155.

Sáez, A. G. 2009. Genes y especies. *Ecosistemas* 18:3-9.

Schultz, L. P. 1946. A revision of the genera of mullets, fishes of the family Mugilidae, with descriptions of three new genera.

Slice, D., F. Bookstein, L. Marcus, y F. Rohlf. 1996. Appendix I: a glossary for geometric morphometrics. NATO ASI SERIES A LIFE SCIENCES 284:531-552.

Smith, W., y T. Kwak. 2014. Otolith microchemistry of tropical diadromous fishes: spatial and migratory dynamics. Journal of fish biology 84(4):913-928.

Strauss, R. E., y F. L. Bookstein. 1982. The truss: body form reconstructions in morphometrics. Systematic Biology 31(2):113-135.

Thomson, J. M. 1997. The Mugilidae of the world. Memoirs of the Queensland Museum 41(pt 3).

Torres-Navarrol, C. I., y J. Lyons. 1999. Diet of *Agonostomus monticola* (Pisces: MugHidae) in the Río Ayuquila, Sierra de Manantlán Biosphel'c Reserve, México. Rev. Biol. Trop 47(4):1087-1092.

Webb, P. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. American Zoologist 24(1):107-120.

Zelditch, M. L., W. L. Fink, y D. L. Swiderski. 1995. Morphometrics, homology, and phylogenetics: quantified characters as synapomorphies. Systematic Biology 44(2):179-189.

Zelditch, M. L., D. L. Swiderski, y H. D. Sheets. 2012. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Academic Press.

Anexo 1: Material examinado

Vertiente del Pacífico:

Sinaloa. Cuenca del: Río Fuerte: UABC-2848 [n= 8]; Río Sinaloa de Leyva UABC-2846 [n= 16]; Río San Lorenzo: UABC-2241 [n= 9], UABC-2845 [n= 33]; Río Piaxtla: UABC-2242 [n= 10], UABC-2844 [n= 7]; Río Presidio: UABC-2239 [n = 14], UABC-2065 [n= 2], UABC-2052 [n= 3], UABC-2067 [n= 1]; Río Baluarte: UABC-2218 [n= 1], UABC-2240 [n= 20]. **Baja California Sur.** La Paz (arroyos): UANL-14736 [n= 1], UABC-2251 [n= 2], UABC-2349 [n= 3], UABC-1278 [n= 1]. **Oaxaca**. Cuencas de: Río Verde UANL-14189 [n= 3], UANL-14123 [n= 1]. **Chiapas**. Cuencas de: Río Suchiate: UANL-17909 [n= 12], UANL-18023 [n= 2], UANL-17917 [n= 2], UANL-14178 [n= 2], UANL-17975 [n= 3], UANL-17995 [n= 1], UANL-18041 [n= 4], UANL-14737 [n= 1]. **Jalisco.** Cuencas de: María García CUCBA-187 [n= 3], CUCBA-162 [n= 5], CUCBA-200 [n= 1], CUCBA-179 [n= 4], CUCBA-207 [n= 6], Ameca CUCBA-173 [n= 4], CUCBA-204 [n= 3], CUCBA-206 [n= 4], Los Arcos CUCBA-194 [n= 3], CUCBA-159 [n= 2], CUCBA-166 [n= 2], Pitillal CUCBA-182 [n= 4], Tomatlán CUCBA 198 [n= 4], CUCBA-164 [n= 3].

Vertiente del Atlántico:

México: Tamaulipas: Soto La Marina UANL-14940 [n= 7], San Luis Potosí LSUMZ 79 [n= 2], Veracruz FMNH 4578 [n=8]. **Jamaica:** Cuencas del Río Milk SLU 6383 [n= 5], SLU 6342 [n= 2], SLU 6347 [n= 4]. **Costa Rica:** Punta arenas LSUMZ 6564 [n= 1], LSUMZ 6565 [n= 2], LSUMZ 6576 [n= 1], LSUMZ 6563 [n= 1] Limón LSUMZ 14769

[n=2], LSUMZ 14741 [n= 6], LSUMZ 14737 [n= 3], LSUMZ 14741 [n= 6], LSUMZ 14737 [n= 3]. **Honduras:** Colón LSUMZ 14404 [n= 12], LSUMZ 14846 [n= 7], LSUMZ 14855 [n = 1], Río Danto USM-31051 [n= 6], USM-31033 [n= 5], USM-45495 [n= 4], USM-31024 [n= 11], USM-45500 [n= 5], USM-31041 [n= 5], Cuero y Salado: USM-43227 [n= 3], USM-43156 [n= 2], USM-43187 [n= 2], USM-43188 [n= 2], Río Bonito USM-4547 [n= 2], USM-45465 [n= 4], USM-45473 [n= 2], 45460 [n= 12], USM-45464 [n= 12], Lancetilla USM-31850 [n= 50], USM-35617 [n= 4], USM-45543 [n= 2], USM-45535 [n= 2], USM-35683 [n= 2], USM- 35664 [n= 3], USM-31819 [n= 1], USM-45627 [n= 3]. **Panamá:** Boca del Toro LSUMZ 14870-1 [n= 6], LSUMZ 14899 [n=2], LSUMZ 14868 [n= 2], LSUMZ 14894 [n= 1], LSUMZ 14899 [n= 2], LSUMZ 14868 [n=2], LSUMZ 14894 [n= 1].

Anexo 2. Sinopsis descriptiva de los linajes de *Agonostomus monticola*

Género: *Agonostomus.* La inserción superior de la aleta pectoral a nivel del borde superior de la pupila sin escama axilar alargada. Origen de la primera aleta dorsal más próximo al hocico que a la base caudal. Dos espinas anales en adultos; escamas de tipo ctenoide; sin espinas operculares; aleta caudal furcada; cierre de la boca en posición oblicúa. Maxila derecha sin curvatura por debajo de la comisura; sin dientes labiales; dientes sésiles; carece de párpado adiposo (Thompson, 1997).

Especie: *Agonostomus monticola.* Aleta dorsal IV-8, aleta anal II-10, pectoral 16, escamas en línea lateral (no evidente) 41-47, cuerpo robusto, cabeza redondeada, relación diámetro del ojo y longitud cefálica decrece con la edad. Hileras de dientes externos usualmente unicúspides; comisura de la boca en posición vertical a nivel del nostrilo posterior y el ojo; aletas pectorales alcanzan el origen de la primera aleta dorsal; altura del origen de las aletas pélvicas más cerca del origen de la aleta pectoral que al de la primera aleta dorsal. Origen de la segunda aleta dorsal situado comparativamente a la mitad de la base de la aleta anal; 13 escamas desde la apertura del opérculo a la altura del origen de la primera aleta dorsal (Thompson, 1997).

Figura 25.- *Agonostomus monticola.* **Datos del ejemplar:** número de catálogo: LZUMZ-6576. Longitud patrón: 64.44 mm. Capturado en la localidad de Punta Arenas, Costa Rica, 1989. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo.

Pacífico-B: Nueve radios en la segunda aleta dorsal, 10 radios en la aleta anal, 15 radios en la aleta pectoral, 18 branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, 11 escamas ventrales y 10 escamas entre la primera y la segunda aleta dorsal. La distancia de la inserción posterior de la aleta pélvica a la inserción anterior de la aleta anal cabe cuatro veces en la longitud patrón; longitud de la base del pedúnculo caudal cabe nueve veces en la longitud patrón; longitud del diámetro del ojo cabe cuatro veces en la longitud cefálica.

Figura 26.- *Agonostomus* monticola. **Datos del ejemplar.** Linaje del Pacífico-B, número. de catálogo: SLU 6616. Longitud patrón: 115.2 mm capturado en una localidad del Río Ayuquila en Jalisco, México, 2012. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo.

Caribe: Ocho radios en la segunda aleta dorsal, nueve radios en la aleta anal, 14 radios en la aleta pectoral, 18 branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, nueve escamas ventrales, y ocho escamas entre la primera y la segunda aleta dorsal. Longitud de la aleta anal 5.2 veces en la longitud patrón; longitud de la primera aleta dorsal cabe 5.7 veces en la longitud patrón; longitud de la aleta pectoral cabe cinco veces en la longitud patrón; longitud de la boca 2.9 veces en la longitud cefálica.

Figura 27.- *Agonostomus monticola*. **Datos del ejemplar:** Linaje del Caribe, número de catálogo: LSUMZ 14870. Longitud patrón: 114.5 mm. Capturado en una localidad de la región de Bocas del Toro, Panamá, 2011. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo.

Pacífico -A: Posee nueve radios en la segunda aleta dorsal, 10 radios en la aleta anal, 15 radios en la aleta pectoral, 18 branquiespinas en el limbo inferior del primer arco branquial, 11 escamas ventrales y nueve escamas entre la primera y la segunda aleta dorsal. Base de la primera aleta dorsal 14.5 veces en la longitud patrón; distancia de la inserción posterior de la aleta pélvica a la inserción anterior de la aleta anal cabe 4.5 veces en la longitud patrón; longitud de la boca cabe 3.4 veces en la longitud cefálica.

Figura 28.- *Agonostomus monticola.* **Datos del ejemplar:** Linaje del Pacífico-A, número de catálogo: UABC-2848. Longitud patrón: 125.51 mm. Capturado en la localidad del Río Fuerte en Sinaloa, México, 2012. Fotografía por Bertha Paulina Díaz Murillo.

Glosario

Alometría: Cuando las proporciones corporales de un individuo cambian con el tamaño o edad del mismo. El término alometría fue acuñado por Huxley y Teissier en 1936.

Análisis de Función Discriminante (AFD): Un tipo de análisis de regresión donde la variable dependiente es categórica y tiene como categorías la etiqueta de cada uno de los grupos, además que de las variables independientes son continuas y determinan a qué grupos pertenecen los objetos. Este análisis permite encontrar las relaciones lineales entre las variables continuas que mejor discriminen a los grupos donde fueron clasificados los objetos de estudio.

Análisis de Variables Canónicas: Un método para encontrar un eje a lo largo de los cuales los grupos se encuentran mejor discriminados. Dichos ejes (variables canónicas) maximizan la varianza entre grupos en relación con aquélla dentro del grupo. El puntaje de los individuos a lo largo de los ejes puede ser usado para asignar a los especímenes (incluyendo a los desconocidos) a determinados grupos.

Anfiamericana: Son aquellas especies que están presentes en ambos lados del continente americano en los océanos Atlántico y Pacífico; éstas pueden tener una distribución amplia o estar limitadas a aguas cálidas.

Anfiadromía: Son organismos anfiádromos aquellos que realizan migración hacia el mar en estado larval y que regresa al ambiente dulceacuícola como juvenil, en este último pasando la mayor parte de su ciclo de vida.

Biogeografía: Es la disciplina de las ciencias biológicas que se encarga documentar y esclarecer los patrones espaciales de la biodiversidad en su dimensión histórica y actual, así como de los factores causales involucrados en dichos patrones.

Catádromo: Tipo de diadromía en el que los organismos crecen y se alimentan en ambientes dulceacuícolas previo a su migración en estado adulto al mar, en este último ambiente solo para fines de reproducción.

Centroid size (tamaño del baricentro): Es una medida de talla que es matemáticamente independiente de la forma. Para calcular esta escala geométrica se estima el cuadrado de cada distancia de cada landmark al centroide del objeto, sumando todos cuadrados y tomando la raíz cuadrada de la suma de los mismos.

Configuración consenso: Corresponde a un grupo de puntos homólogos (coordenadas) que representan la tendencia central de una muestra para el proceso de superposición, la matriz de peso o cualquier otro propósito morfométrico. Generalmente es estimada para optimizar alguna medida de ajuste a la muestra completa.

Deformación: Se refiere a una función que calcula la desviación de la forma entre dos objetos correspondientes a partir de una ubicación promedio.

Diadromía: Es un término utilizado para describir la migración de aguas continentales o dulceacuícolas al mar. Estas migraciones son movimientos regulares y fisiológicamente mediados que ocurren en fases predecibles del ciclo de vida, las cuales incluyen a la mayoría de los miembros de una población y que usualmente son obligatorias.

Digitalización: Extracción pura de la información geométrica de un cuerpo, convertida a un plano cartesiano de coordenadas X, Y (2D) o X, Y, Z (3D).

Dimorfismo: Fenómeno en que se dan dos formas distintas en su morfología externa en una determinada especie.

Distancia cuadrática de Mahalanobis (D^2): Es la distancia cuadrada entre dos medias divididas entre la matriz de la varianza-covarianza de las muestras agrupadas.

Especie: Categoría fundamental dentro de la taxonomía; complejo de poblaciones que pueden estar espacialmente vicariadas (separadas) y que conjunto conforman una pila genética, potencialmente interactiva.

Eurihalino: Especie u organismo que tolera en el medio amplias oscilaciones en la concentración de sales.

Filogenia: Relaciones evolutivas entre un ancestro y todos sus descendientes conocidos.

Gradilla de deformación: También llamada análisis de placa delgada, es una función de interpolación utilizada para predecir la diferencia entre una forma de referencia y otra en todos los puntos de la forma a comparar. Esta función de interpolación minimiza la energía de flexión de la deformación, lo cual es equivalente a modelar la deformación de la mejor manera posible, dado los landmarks observados, teniendo así un enfoque parsimonioso de la función de interpolación.

Homología: Es considerada como un atributo o característica derivada que comparten dos o más especies, que puede o no haberse modificado y que tiene un ancestro común. Dentro del contexto de la morfometría geométrica, la homología hace referencia a un punto o estructura en un espécimen que corresponde al "mismo punto" para todos los individuos considerados.

Omnívoro: Organismo que se alimenta de toda clase de sustancias orgánicas tanto vegetales como animales.

Landmark (o punto de referencia): Puntos discretos anatómicos que pueden ser reconocidos como el mismo punto en todos los objetos o individuos bajo estudio.

Merístico: Se refiriere a aquellos caracteres anatómicos discretos que son contables, como sería el número de radios en las aletas de los peces.

Método de Procrustes: Es un término para los métodos de mínimos cuadrados para estimar la varianza en los parámetros de las transformaciones de la similitud Euclidiana. Este método ha tenido muchas transformaciones, siendo el análisis Procrustes ordinario el que actualmente es más utilizado y perfeccionado. El nombre Procrustes o en su traducción al español “estirador” se refiere a un bandido de la mitología griega que daba posada en su casa a viajeros y los acostaba en camas más grandes o más pequeñas que su tamaño, según era el caso; para después matarlos ajustándolos al tamaño de la cama, ya fuera alargándolos a martillazos o cortándolos.

Morfología: En biología, constituye el estudio de las formas de los seres vivos y de las modificaciones o transformaciones que experimentan.

Morfometría: Estudio cuantitativo de las formas, su variación, así como de factores o variables que introducen la variación.

Morfología geométrica: Es el estudio cuantitativo de las formas de los órganos y de las partes del cuerpo, y examina la tendencia central, variaciones, diferencias y asociaciones de la forma, con factores extrínsecos. Esto lo hace estudiando la variación de la forma y su covariación con otras variables; es decir que su objeto no es la forma en sí misma, sino sus asociaciones, causas y efectos.

Población: Conjunto de individuos que concurren en tiempo y espacio y que interactúan entre sí, también desde el punto de vista reproductivo.

Relative warp analysis (Análisis de deformación relativa): Componentes principales de puntajes de deformación parciales. A veces ponderado para enfatizar los componentes de energía de deformación baja o alta (la ponderación se realiza mediante el establecimiento de parámetros α a un valor distinto de 0).

Semilandmark (puntos de referencia relativos): Puntos que sirven para describir una curva que bordee la forma analizada. Permiten incorporar información de la curva sobre la que se encuentran entre cada uno de los puntos seleccionados. No son reconocidos como landmarks verdaderos debido a que carecen de puntos de referencia homólogos, debido a que la posición de éstos a lo largo de la curva es considerada arbitraria.

Variable de forma: Término general para cualquier variable que exprese la forma de un objeto, incluyendo; radios, ángulos, coordenadas de forma obtenidas por método de superimposición o coeficientes de vectores obtenidos por análisis de deformación parcial, componentes principales, análisis de regresión, etc. Las variables de forma son invariantes bajo los métodos de traslación, escala y rotación.