



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE CARIBE

Evaluación del estatus taxonómico de la mojarra rayada (Pisces: Gerreidae: *Eugerres*) en el Caribe de Colombia

Luz Helena Gualdrón Martínez

Universidad Nacional de Colombia

Instituto de Estudios en Ciencias del Mar - CECIMAR

Convenio Universidad Nacional de Colombia - INVEMAR

Santa Marta, D.T.C.H., Colombia

2016

Evaluación del estatus taxonómico de la mojarra rayada (Pisces: Gerreidae: *Eugerres*) en el Caribe de Colombia

Luz Helena Gualdrón Martínez

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias – Biología - Línea de Biología Marina

Director:

Ph. D. Arturo Acero Pizarro

Codirector:

M. Sc. Juan Carlos Narváez Barandica

Asesor:

M. Sc. Efraín Vilorio Maestre

Línea de Investigación:

Biología Marina

Grupo de Investigación:

Fauna Marina Colombiana: Biodiversidad y Usos

Universidad Nacional de Colombia
Instituto de Estudios en Ciencias del Mar – CECIMAR
Convenio Universidad Nacional de Colombia - INVEMAR
Santa Marta, D.T.C.H., Colombia
2016

A mi Madre...

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia Sede Caribe en convenio con el INVEMAR por abrirme sus puertas para continuar mi formación profesional en el seno de la investigación.

De manera especial agradezco a mi tutor y director de tesis, el profesor Arturo Acero Pizarro, por brindarme su apoyo y dedicación durante este proceso; así como por su manera generosa de compartir conocimientos. Igualmente a los docentes de la Sede Caribe, profesor Néstor Campos y profesor Sven Sea, quienes hacen de la ciencia un bien común.

Al Sistema de Información de la Investigación de la Universidad Nacional de Colombia (HERMES) dentro de la Convocatoria del Programa Nacional de Proyectos para el Fortalecimiento de la Investigación, la Creación y la Innovación en Posgrados de la Universidad Nacional de Colombia 2013-2015, por el apoyo financiero para la ejecución de este proyecto.

Mi agradecimiento también va dirigido a mi codirector de tesis, el profesor Juan Carlos Narváez y al Grupo de Investigación Biodiversidad y Ecología Aplicada del laboratorio de Genética Molecular de la Universidad del Magdalena, en donde se realizó gran parte de esta investigación. Así como a mi asesor de tesis, el investigador Efraín Viloría, por su ayuda en el trabajo de campo, pilar de este estudio.

Resumen

El estatus taxonómico de especies amenazadas debe ser establecido con precisión para su adecuado manejo y conservación. En el Caribe colombiano la mojarra rayada ha sido considerada como un recurso pesquero de importancia comercial fuertemente impactado en la actualidad. La taxonomía del género *Eugerres* es ampliamente inestable debido a la complejidad de los caracteres morfológicos y a la subjetividad en algunas descripciones de sus especies. Para el Atlántico occidental han sido reconocidas generalmente tres especies válidas: *Eugerres brasiliensis* y *Eugerres plumieri* (marino-estuarinas) y *Eugerres mexicanus* (dulceacuícola). Recientemente, ha sido redescrita *Eugerres awlae* como una especie válida, considerada anteriormente como sinonimia de *E. plumieri*. Aunque del Caribe colombiano se registra solo *E. plumieri*, se revisó la presencia de las otras especies descritas para el género para poder determinar a qué especies se les debe proponer estrategias de manejo y conservación. Se recolectaron en total 142 ejemplares del género procedentes de cinco localidades de pesca artesanal (La Guajira-Urabá, más material proveniente de isla Margarita, Venezuela). Los individuos se identificaron a partir de sus atributos morfológicos y del análisis de un fragmento del gen mitocondrial COI. El porcentaje de divergencia nucleotídica de estas secuencias fue menor a 1% y mayor a 1,6% respecto a otras especies del género. El análisis filogenético molecular agrupó estas secuencias con las obtenidas de las bases de datos en línea correspondientes a *E. plumieri*. Estos resultados determinan la presencia de una sola especie (*E. plumieri*) dentro del complejo de mojarra rayada para el Caribe colombiano. De esta manera, el presente estudio busca aportar al conocimiento sobre este importante recurso pesquero con el fin de implementar medidas de manejo adecuadas para su recuperación.

Palabras clave: Estatus taxonómico, Citocromo c oxidasa subunidad I, *Eugerres*, Caribe de Colombia.

Abstract

The taxonomic status of endangered species must be accurately established for proper management and conservation. In the Colombian Caribbean the striped mojarra has been considered a fishery resource of commercial importance and nowadays is having a strong impact. The taxonomy of the genus *Eugerres* is highly unstable due to the complexity of morphological characters and the subjectivity found in some descriptions of their species. For the western Atlantic three valid species have been generally recognized: *Eugerres brasiliensis* and *Eugerres plumieri* (marine and estuarine) and *Eugerres mexicanus* (freshwater). Recently, *Eugerres awlae* has been described as valid specie previously considered synonym of *E. plumieri*. Although only *E. plumieri* has been recorded from the Colombian Caribbean, the presence of the other described species was checked to determine which species have to receive conservation and management strategies. A total of 141 specimens of the genus from five artisanal fishing locations (La Guajira - Urabá, plus material from Margarita Island, Venezuela) was collected. Individuals were classified following their morphological attributes. Then, a segment of mitochondrial COI gene was subsequently analyzed. The percentage of nucleotide divergence of these sequences was less than 1% and 1.6 % higher compared to other species of the genus. Molecular phylogenetic analysis grouped these sequences with those corresponding to *E. plumieri* obtained from online databases. These results determine the presence of a single species (*E. plumieri*) of striped mojarra in the southern Caribbean. Thus, the present study seeks to contribute to knowledge about this important fishery resource in order to implement appropriate management for recovery.

Keywords: Taxonomic status, cytochrome C oxidase subunit I, *Eugerres*, Colombian Caribbean

Contenido

	Pág.
Resumen	IX
Introducción	1
1. Objetivos	7
1.1 Objetivo general.....	7
1.1.1 Objetivos específicos	7
2. Metodología	9
2.1 Área de estudio.....	9
2.2 Obtención de muestras.....	9
2.3 Análisis merístico y morfológico.....	11
2.4 Análisis morfométrico.....	12
2.5 Análisis Molecular.....	13
2.5.1 Extracción de ADN y amplificación.....	13
2.5.2 Secuenciación, edición y alineamiento.....	14
2.5.3 Análisis de secuencias.....	14
3. Resultados	17
3.1 Análisis merístico y morfológico.....	17
3.2 Análisis morfométrico.....	21
3.3 Análisis molecular.....	22
3.3.1 Modelos de sustitución nucleotídica	23
3.3.2 Divergencia genética.....	23
3.3.3 Análisis filogenético.....	26
4. Discusión	31
4.1 Análisis morfológico y merístico.....	31
4.2 Análisis multivariado	32
4.3 Análisis molecular.....	33
4.3.1 Divergencia genética.....	33
4.3.2 Análisis filogenético.....	35
5. Conclusiones y recomendaciones	37
5.1 Conclusiones	37
5.2 Recomendaciones	37
A. Anexo: Lista de las secuencias empleadas en los análisis moleculares	39
Bibliografía	43

Introducción

La mojarra rayada, perteneciente a la familia Gerreidae, es una especie íctica de talla pequeña a mediana, cuerpo fuertemente comprimido y boca extremadamente protrusible (Deckert y Greenfield (1987). Las mojarras se encuentran en áreas costeras someras y en aguas cristalinas alrededor de islas, sobre fondos fangosos y arenosos, en estuarios, lagunas hipersalinas y agua dulce. Son particularmente abundantes en hábitats estuarinos y las especies de mayor tamaño se consideran de importancia comercial (Cervigón, 1993). Debido a la inestabilidad taxonómica y filogenética de la familia Gerreidae ésta ha sido objeto de varios estudios en este ámbito, tanto a nivel de géneros como de especies.

Los estudios taxonómicos en peces están basados tradicionalmente en el análisis de los caracteres morfológicos externos o diversas medidas relativas de las partes del cuerpo (Kullander, 1999). Adicionalmente, existen otros caracteres importantes que deben ser examinados con técnicas de disección y otros medios de diagnóstico internos como número de vertebras, morfología de los otolitos, entre otros, que ayudan en el reconocimiento, identificación y clasificación de las especies (Strauss y Bond, 1990). A pesar de esto, en ocasiones los atributos morfológicos poseen un limitado valor para propósitos de identificación y diferenciación en aquellas especies que presentan una considerable variación intraespecífica y pequeñas diferencias interespecíficas (Teletchea, 2009). Esta situación es evidente en el género *Eugerres* Jordan y Evermann 1927, cuya taxonomía es ampliamente inestable debido a la complejidad de los caracteres morfológicos y a la subjetividad encontrada en algunas descripciones de sus especies (Ruíz y Uribe, 2004; Calado *et al.*, 2013).

En la práctica, la taxonomía de grupos particulares puede ser resuelta con suficientes datos morfológicos, reproductivos y genéticos (Frankham *et al.*, 2010). Dentro del concepto de especie uno de los criterios que permiten separarlas corresponde a los mecanismos de aislamiento reproductivo, que proporcionan medios prácticos para delimitar las especies genéticamente.

Para el Atlántico occidental han sido reconocidas tres especies válidas por Deckert y Greenfield (1987) y Gilmore y Greenfield (2003): *Eugerres brasilianus* (Cuvier, 1830) y *Eugerres plumieri* (Cuvier, 1830), de hábitats marinos y estuarinos, y *Eugerres mexicanus* (Steindachner, 1862), restringida a hábitats dulceacuícolas. Las dos primeras especies, a pesar de ser simpátricas en un área de transición entre Belice, Panamá y Cuba, mostraron una distribución típica de *E. brasilianus* en el sur del continente, mientras que *E. plumieri* presentó una distribución en la parte norte, y pueden ser diferenciadas por la fórmula de la aleta anal y el número de branquiespinas del lóbulo inferior del primer arco branquial (Cervigón, 1993). Por otra parte, González (2005) en su tesis doctoral realizó un estudio sistemático y biogeográfico del género registrando la presencia de *E. brasilianus*, *E. plumieri* y una nueva forma de *Eugerres*, todas distribuidas en los sistemas estuarino-costeros del Atlántico occidental. Posteriormente, González *et al.* (2007), en una revisión del género, indican la presencia de tres especies simpátricas de hábitats marino-estuarinos y señalan la utilidad de la fórmula de la aleta anal (A) y el número de branquiespinas del lóbulo inferior del primer arco branquial (Be) con fines de identificación: *E. brasilianus* (A III,7; Be 9–11, moda 10), *E. plumieri* (A III,8; Be 13–17, moda 14) y *E. awlae* (A III,8; Be 14–17, moda 16). En consecuencia, a partir de este último estudio, concluyeron redescubriendo a *E. awlae* Schultz 1949 como una especie válida de gerréido simpátrica a sus congéneres; esta especie nominal fue considerada sinonimia de *E. plumieri* por unos 40 años (Deckert y Greenfield, 1987; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; McEachran y Fechhelm, 2005), con localidad tipo Lago de Maracaibo (Venezuela), sistema aledaño a la costa Caribe colombiana.

Para el Caribe colombiano se registra únicamente a *E. plumieri* (Deckert y Greenfield, 1987; Cervigón, 1993; Acero *et al.*, 2002); la cual ha sido tradicionalmente considerada como un recurso pesquero de gran importancia comercial. A su vez, desempeña un importante rol de balance o regulación energética del ecosistema, al ser una especie omnívora, catalogada como un consumidor de primer orden (Yáñez y Nugent, 1977), que al trasladarse de los estuarios hacia la zona costera de manera cíclica en sus eventos reproductivos (Rueda y Santos-Martínez, 1999), participa en la conducción de energía dentro del sistema a través de las tramas tróficas y de exportación de la misma hacia los ecosistemas vecinos. Dicho recurso anteriormente abundante en las costas y sistemas estuarinos del país ha sido objeto de una fuerte presión pesquera, con fines de sustento

de las poblaciones de pescadores y de comercialización hacia el norte y centro del país, así como de una acelerada degradación de su hábitat y agotamiento de sus fuentes alimenticias, producto de actividades antropogénicas. En este contexto, *E. plumieri* se encuentra incluida en el Libro Rojo de Peces Marinos de Colombia, categorizada como especie vulnerable (VU) (Acero *et al.*, 2002). Por su parte, Vilorio *et al.* (2012) registran para la Ciénaga Grande de Santa Marta (CGSM), el mayor sistema estuarino del Caribe colombiano, el colapso de la pesquería de esta especie con una disminución de *E. plumieri* de un 23% del total de capturas de pescado en el período de 1994-1996 a menos de 1% en 2007. En consecuencia, una reducción en el tamaño de la población debido a la sobrepesca o a la fragmentación de hábitats, puede eliminar de la población individuos portadores de variabilidad genética adaptativa y fragmentar su *pool* genético, disminuyendo su potencial evolutivo y adaptativo, lo cual en especies vulnerables incrementa su probabilidad de extinción.

Por consiguiente, el estatus taxonómico de especies amenazadas debe ser establecido con precisión; en este sentido la información genética brinda una ayuda importante en la resolución de incertidumbres taxonómicas y es usada para definir las correspondientes unidades de manejo (Frankham *et al.*, 2002). Durante los últimos años, la biología molecular ha revolucionado la investigación en el campo de la sistemática y la taxonomía, principalmente en la resolución de incertidumbres taxonómicas derivadas de las limitaciones propias de las técnicas de diagnóstico tradicionales basadas en atributos morfológicos, particularmente entre especies evolutivamente muy cercanas y con poca variación interespecífica.

En este sentido, los marcadores moleculares agrupan un conjunto de técnicas que permiten visualizar la presencia de variantes alélicas (polimorfismo) en secuencias específicas del ADN ayudando a discriminar eficazmente entre grupos, poblaciones, cepas, especies y grupos taxonómicos mayores (Astorga, 2008). Entre estos ADN *barcoding* es un método de diagnóstico molecular que provee una rápida y certera identificación a nivel de especie a partir del análisis de secuencias de ADN mitocondrial (Hebert y Gregory, 2005; Valdez *et al.*, 2010). Un enfoque recientemente establecido para la taxonomía busca identificar especies únicamente sobre la base de un código de barras genético (DNA *barcode*) que consiste en una o unas pocas secuencias de ADN, como por ejemplo la región de 648 pb del gen mitocondrial citocromo c oxidasa I (COI) actualmente

utilizado en animales (Freeland, 2005). De esta manera es posible obtener identificaciones rápidas, precisas y automatizables de especies, utilizando regiones cortas y estandarizadas de genes como marcadores internos específicos (Hebert *et al.*, 2003).

Dentro del área de sistemática molecular, esta herramienta ha sido ampliamente utilizada de manera exitosa en varios estudios de taxonomía en peces. Ward *et al.* (2005) validaron la eficacia del gen COI en la identificación de un amplio grupo de peces teleósteos y cartilagosos en Australia. Por su parte, Kim *et al.* (2010) evaluaron la utilidad del ADN *barcoding* en la identificación de un amplio número de peces dulceacuícolas y 1339 especies marinas, a partir de los cuales desarrollaron un sistema de identificación molecular para peces, denominado MISF por sus siglas en inglés. De manera similar, la región estándar de COI fue secuenciada en diversos especímenes de peces marinos capturados en China, encontrando una distancia genética media 50 veces más alta entre las especies que dentro de las especies, con un K2P (Kimura *two parameter*) de distancia genética promedio de 15,742% entre congéneres y sólo un 0,319% para individuos de la misma especie (Zhang, 2011). En el Caribe de Colombia, Betancur y Acero (2005) describieron una nueva especie de chivo (familia Ariidae) de La Guajira, designada como *Cathorops wayuu*, basándose en evidencias morfológicas y moleculares de la región mitocondrial Cytb y ATP sintetasa 8/6.

Con la implementación de las herramientas moleculares se han desarrollado recientemente estudios taxonómicos de la familia Gerreidae. Miranda-Marín (2014) realizó un estudio filogenético del género *Eugerres* para el Pacífico y el Atlántico, en donde corrobora la validez taxonómica de las tres especies marino-estuarinas del Atlántico occidental, proporcionando secuencias de un fragmento del gen COI de la especie recientemente redescrita "*E. awlae*", a partir de material proveniente del Caribe norte (Río Hondo-Quintana Roo) y del Golfo de México (Boca del Río-Veracruz).

Por otra parte, Martínez-Guevara (2015) analizó los niveles de divergencia genética inter e intraespecífica para las especies de la familia a partir de secuencias parciales de ADN mitocondrial (COI, 12SrRNA, 16SrRNA) y ADN nuclear (RAG1) encontrando divergencias genéticas que oscilaron entre 1% y 24% para COI; 0,7% a 19% en 12SrRNA; 1% a 13%; para 16SrRNA; y en RAG1 de 0,5% a 2%; dichos niveles fueron aceptables para discriminar entre las especies.

En consecuencia, y dada la dificultad que presenta el grupo designado como mojarra rayada en su ámbito taxonómico y ecológico para el Caribe colombiano, se hace necesario evaluar ¿Cuál es la diversidad del género *Eugerres* en el Caribe de Colombia?, con el fin de dirigir de manera adecuada medidas de manejo hacia este importante recurso pesquero que permitan la recuperación de la especie.

1.Objetivos

1.1 Objetivo general

Evaluar el estatus taxonómico de los especímenes de mojarra rayada presentes en el Caribe de Colombia.

1.1.1 Objetivos específicos

- Establecer las distintas morfoespecies de los organismos objeto de estudio con base en las claves de identificación taxonómica
- Identificar a nivel de especie los ejemplares designados bajo el nombre de mojarra rayada en el Caribe colombiano a partir de técnicas morfométricas y moleculares

2. Metodología

2.1 Área de estudio

El Caribe de Colombia se encuentra localizado en el extremo noroeste de Suramérica con una longitud de línea costera de 1760 km (Figura 2-1). En general, esta zona se encuentra bajo la influencia de los desplazamientos de la Zona de Convergencia Intertropical y del sistema de vientos Alisios. Presenta un clima tropical semiárido con dos periodos climáticos principales, una época seca en diciembre-abril y una de máxima precipitación de agosto a noviembre, con un período de transición entre mayo y junio. Recibe aportes de agua dulce desde las cuencas hidrográficas de la alta Guajira en el norte y en el oeste de la Sierra Nevada de Santa Marta, la CGSM, el río Magdalena, el río Sinú, el río Atrato y otros aportes menores (CORPES, 1992; Posada y Henao, 2008).

La circulación superficial del mar Caribe colombiano está dominada por dos sistemas de corrientes, la corriente superficial del Caribe y la contracorriente del Darién o de Panamá-Colombia. La temperatura del agua de mar a nivel superficial varía desde 26 °C en la época seca hasta 29 °C en la de lluvias; la salinidad presenta valores típicos marinos con fluctuaciones anuales por el aporte de los ríos (Andrade, 2000).

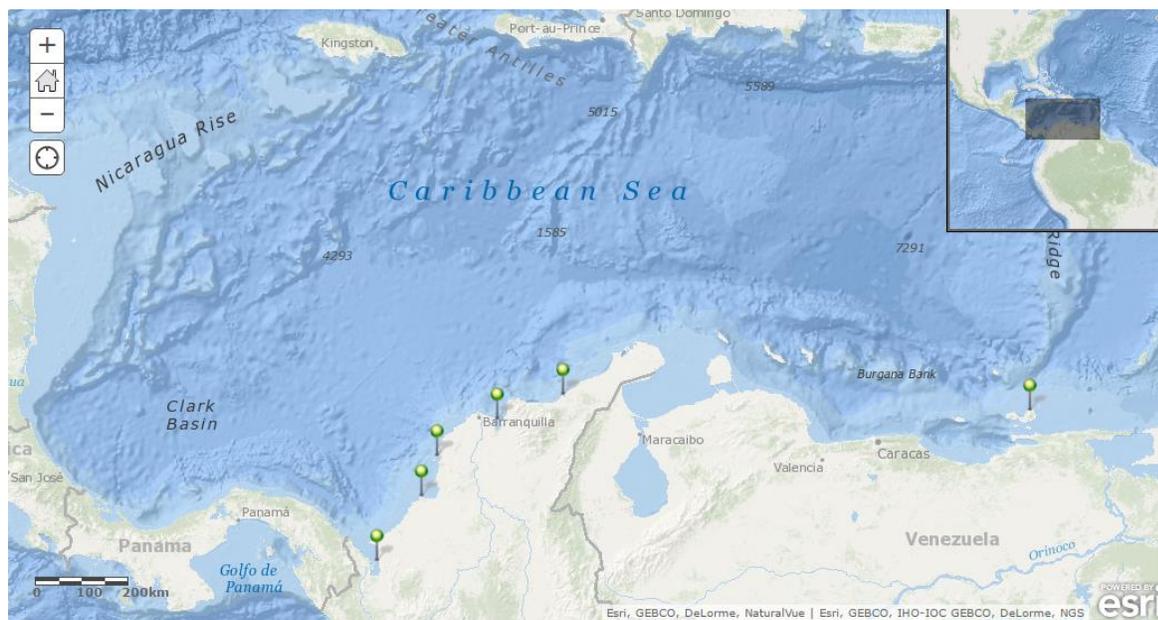
2.2 Obtención de muestras

Para la ejecución del presente estudio se obtuvo un total de 142 ejemplares de mojarra rayada provenientes de la pesca artesanal de cinco localidades en el Caribe continental de Colombia; específicamente 41 de Turbo en el golfo de Urabá (Antioquia), 26 de Cispatá en el golfo de Morrosquillo (Córdoba), 8 de Cartagena en el departamento de Bolívar, 26 de la CGSM en el departamento de Magdalena y 41 de la península de la Guajira. El Caribe insular colombiano (archipiélago de San Andrés y Providencia) no se incluyó en este análisis debido a que pese a estar registrada la especie (Barriga *et al.*, 1969) no se tienen datos recientes de su incidencia en la zona. Adicionalmente, se obtuvo muestra de tejido

(aleta caudal o pectoral) de 22 ejemplares provenientes de Cartagena y 15 de Venezuela (isla Margarita).

Los ejemplares fueron trasladados al laboratorio húmedo de la Universidad Nacional de Colombia, sede Caribe, dentro de las instalaciones del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras, Invemar. Los especímenes de registro fueron inicialmente fijados en formol al 10% y posteriormente preservados en etanol al 70%, para ser examinados a partir de las claves de identificación propuestas para las especies del género *Eugerres*. Las muestras fueron depositadas en la colección ictiológica del Museo de Historia Natural Marina de Colombia (MHNMC) en el Invemar. De cada uno de los especímenes recolectados se obtuvo un segmento de aleta pectoral o caudal; los segmentos obtenidos fueron preservados en etanol al 96% en tubos de microcentrífuga de 1,5 ml a -20°C , y posteriormente se trasladaron al Laboratorio de Genética de la Universidad del Magdalena, para su análisis molecular.

Figura 2-1: Área de estudio. Caribe de Colombia con sus respectivos sitios de muestreo: Turbo, Cispatá, Cartagena, CGSM y la Guajira. Se incluyó adicionalmente un sitio de muestreo en el Caribe venezolano, específicamente isla Margarita.



ArcGIS® software by Esri. ArcGIS® and ArcMap™. Copyright © Esri. All rights reserved.

2.3 Análisis merístico y morfológico

La correspondencia de los individuos al género *Eugerres* se estableció con base en las descripciones propuestas por Randall y Vergara (1978), Deckert y Greenfield (1987), Gilmore y Greenfield (2003) y McEachran y Fechhelm (2010), principalmente porque *Eugerres* presenta el margen inferior del preopérculo y del hueso preorbital aserrados a diferencia de los otros géneros de gerréidos. Para la asignación inicial de los ejemplares a las diferentes morfoespecies, se consideraron los atributos morfológicos y merísticos (Tabla 2-1) mencionados en las claves taxonómicas propuestas por González *et al.* (2007).

Tabla 2-1: Caracteres diagnósticos de las especies marino estuarinas del género *Eugerres* del Atlántico occidental según González *et al.* (2007). 2EA, segunda espina de la aleta anal; 2ED, segunda espina de la aleta dorsal; A, aleta anal; Be, branquiespinas; PC, pedúnculo caudal; AC, aleta caudal; 1ED, primera espina de la aleta dorsal

	2EA deprimida	2ED deprimida	Perfil predorsal	Fórmula A	Be rama inferior primer arco branquial
<i>E. plumieri</i>	Traspasa el punto medio del PC, pero no llega a la base de la AC	Alcanza la base del 1° al 4° radio de la dorsal	asciende suavemente desde el rostro a la 1ED	III,8	13-17(14)
<i>E. awlae</i>	Sobrepasa la base de la AC	Alcanza la base del 5° al 6° radio de la dorsal	Convexo, asciende abruptamente del rostro a la 1ED	III,8	14-17(16)
<i>E. brasilianus</i>	-	-	-	III,7	9-11(10)

Las medidas tradicionales se obtuvieron con el empleo de un vernier con precisión de 0,05 mm: 1. longitud total (LT), 2. longitud estándar (LE), 3. longitud furcal (LF), 4. longitud cefálica, 5. diámetro ocular, 6. longitud preorbital, 7. longitud del rostro, 8. distancia predorsal, 9. distancia prepélvica, 10. distancia prepectoral, 11. distancia preanal, 12. altura máxima del cuerpo, 13. longitud del pedúnculo caudal, 14. longitud de la aleta dorsal, 15. longitud de la aleta pectoral, 16. longitud de la aleta pélvica, 17. longitud de la base de la aleta dorsal, 18. longitud de la base de la aleta pectoral, 19. longitud de la base de la aleta pélvica, 20. longitud de la base de la aleta anal. Además, se midió la longitud de la segunda espina de la aleta dorsal (21) y de la segunda espina de la aleta anal (22), de acuerdo con los criterios de González *et al.* (2007).

2.4 Análisis morfométrico

Se realizó un análisis discriminante para determinar diferencias morfométricas entre los morfotipos (*E. plumieri*, *E. awlae* e Intermedio) con el objetivo de corroborar la hipotética presencia de *E. awlae* en Colombia. Para configurar la matriz se tomaron la totalidad las muestras provenientes de todos los sitios de muestreos para saber qué individuos clasificaban como *E. plumieri* y *E. awlae*, según las descripciones merísticas y morfológicas de González *et al.* (2007). Posteriormente se hizo otro análisis entre las localidades (Turbo, Bahía de Cispatá, Cartagena, CGSM y La Guajira) para determinar los posibles lugares donde tiene presencia *E. awlae* y también para medir el nivel de variación geográfica de las mojarra rayadas en Colombia.

Para realizar el análisis, se utilizaron todas las medidas mencionadas anteriormente, excepto las que describen el tamaño de los peces (LT, LE y LF). Previo al análisis, se hizo un proceso de estandarización de cada una de las medidas para eliminar el efecto del tamaño de los peces y así lograr una discriminación en la forma. El procedimiento se basó en el propuesto por Elliot *et al.* (1995), el cual consiste en la siguiente formula: $Ms=Mo(Ls/Lo)^b$, donde Ms es la medida estandarizada de cada individuo; Mo es la longitud del caracter medido; Ls es la longitud estándar promedio de todos los peces de todas las localidades; Lo es la longitud estándar de cada individuo; y b es la pendiente calculada a partir de la regresión entre las medidas originales del caracter de todos los individuos de todas las muestras y la longitud estándar de cada individuo.

Se implementó el estadístico lambda de Wilk's para evaluar la significancia de discriminación de los grupos a partir de las funciones discriminantes canónicas. Posteriormente, se generó un gráfico canónico para visualizar la discriminación de los grupos a partir de las variantes canónicas. El procedimiento se realizó con el software PAST (Hammer *et al.*, 2001).

2.5 Análisis Molecular

2.5.1 Extracción de ADN y amplificación

Se obtuvo ADN de un total de 48 individuos del Caribe colombiano representantes de los distintos morfotipos designados a partir del análisis morfológico y de 15 muestras de tejido del Caribe de Venezuela (isla Margarita). Para la obtención de ADN de las muestras de tejido preservadas en etanol a 96% se siguió el protocolo de extracción con sales propuesto por Miller *et al.* (1988) modificado. En un tubo Eppendorf con 300 µl de solución lisis (SDS 2 %) se adicionó un fragmento de tejido de 3 mm² y 2 µl de proteinasa K. Las muestras se incubaron durante seis horas a 55°C, luego de lo cual se les adicionó 500 µl de acetato de amonio, se agitaron con vórtex y se centrifugaron a 13000 rpm por 20 min. Se transfirieron 500 µl del sobrenadante a otro tubo estéril con igual volumen de isopropanol y se incubaron por 1 h a -20°C. Para la precipitación de ADN se centrifugaron las muestras a 13000 rpm por 20 min, se retiró el isopropanol por decantación y se lavó el pellet centrifugando por 10 min a 13000 rpm con etanol a 70%. Finalmente las muestras se secaron y el ADN fue resuspendido en 50 µl de solución TE buffer. El ADN extraído se verificó con una electroforesis en gel de agarosa a 1,5%.

Se amplificó un fragmento del gen mitocondrial Citocromo c oxidasa subunidad I-COI por medio de una reacción en cadena de la polimerasa (PCR), implementando los cebadores universales propuestos por Ward *et al.* (2005):

COI Fish F1 F: 5`-TCA ACC AAC CAC AAA GAC ATT GGC AC-3`

Fish R1 R: 5`-TAG ACT TCT GGG TGG CCA AAG AAT CA-3`

Cada reacción se realizó a partir de un volumen de 25 µl conteniendo: 5 µl de solución buffer (5X), 2,0 mM MgCl₂, 1 µl de desoxirribonucleótidos-trifosfato (dNTPs) de concentración 10 mM, 0,5 µl de cada cebador (forward y reverse), 0,1 U/ml de ADN Taq polimerasa y 1,5 µl del ADN de la muestra. Las condiciones del termociclador ESCO Swift™ Max Pro para la amplificación consistieron en una fase de desnaturalización inicial de 5 min a 95°C; seguido de 35 ciclos, cada uno de los cuales consistió en 30 seg a 95°C, 1 min a 50°C y 1 min a 72°C; y una extensión final a 72°C por 10 min. Los fragmentos amplificados fueron teñidos con GelRed™, comprobados mediante electroforesis en gel de

agarosa a 2% y visualizados en un foto-documentador de geles de luz ultravioleta (UV). El tamaño de los amplicones se verificó con el marcador de peso molecular HypperLadder™ IV.

2.5.2 Secuenciación, edición y alineamiento

Los productos de la amplificación se purificaron y secuenciaron en Macrogen Inc. (Seul, Corea). Las secuencias de COI obtenidas fueron comparadas con secuencias que se encuentran en las bases datos Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/Genbank/>) para tener una aproximación a la identidad taxonómica de las muestras y corroborar la correspondencia de los fragmentos con el gen objeto de estudio con el programa BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) (Altschul *et al.*, 1990).

Las secuencias se editaron con el software Geneious® v5.4 (Drummond *et al.*, 2011). Se incluyeron las secuencias correspondientes a ejemplares de las cinco localidades del área de estudio en el Caribe colombiano junto con otras del Caribe de Venezuela, representantes de los distintos morfotipos designados con base en los análisis morfológicos; adicionalmente se incluyeron secuencias del género y de la familia de las bases de datos en línea (Tabla 2-2) y de estudios moleculares recientes (Miranda-Marín, 2014). La totalidad de las secuencias analizadas en este estudio se menciona en el Anexo A.

El alineamiento múltiple se generó mediante el algoritmo *Muscle* (Edgar, 2004) con el software MEGA® v5 (Tamura *et al.*, 2011).

2.5.3 Análisis de secuencias

Con el fin de calcular el nivel de divergencia genética de las secuencias se generó una matriz de distancias genéticas pareadas a partir del alineamiento múltiple de 74 secuencias, en la que se incluyeron las de *E. plumieri* y *E. brasilianus* de las bases de datos en línea (Genbank) y secuencias de “*E. awlae*” publicadas por Miranda-Marín (2014) como referencia, junto con las 48 secuencias de Colombia y las 15 de Venezuela correspondientes al presente estudio.

A partir del alineamiento múltiple de secuencias generado, se calcularon las distancias genéticas por pares intra e interespecíficas con base en el modelo de sustitución nucleotídica Kimura 2-parámetros (KP2) (Kimura, 1980) con el software MEGA® v5 (Tamura *et al.*, 2011).

Con el fin de corroborar la identidad taxonómica de las secuencias del área de estudio se implementó un análisis filogenético molecular de máxima verosimilitud (ML, Maximum Likelihood) basado en el modelo de sustitución nucleotídica HKY+I según el criterio de información bayesiano (BIC, por sus siglas en inglés) en MEGA® v5 (Tamura *et al.*, 2011).

Adicionalmente, se realizó un análisis a partir de inferencia bayesiana con el programa Mr. Bayes® v3.2.2 (Ronquist y Huelsenbeck, 2003) con el modelo de sustitución HKY+G según el criterio de información de Akaike (AIC, por sus siglas en inglés) sugerido por el programa MrModelTest (Nylander, 2004) ejecutado en PAUP* (Swofford, 2002), junto con el alineamiento múltiple de secuencias en formato NEXUS. El análisis se realizó para 20'000.000 de generaciones con una frecuencia de muestreo de cada 100 generaciones, en dos corridas simultáneas con cuatro cadenas de MCMC, una fría y tres calientes, con una temperatura de 0,2.

Tabla 2-2: Secuencias utilizadas en los análisis moleculares obtenidas en el sitio web del Centro Canadiense para la Amplificación del Código de Barras de la Vida BOLD-Systems (http://www.boldsystems.org/index.php/Public_BINSearch?searchtype=records), Miranda-Marín (2014) y las generadas a partir de este estudio.

Especie	Denominación	No. Acceso (Genbank)	N	Referencia
<i>Eugerres plumieri</i>	Eplmxc	GU225250- GU225252	3	Valdez <i>et al.</i> (2010)
<i>Eugerres plumieri</i>	Col		48	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	Ven		15	Este estudio
<i>Eugerres brasilianus</i>	Ebras	JQ365349 JQ365353	2	Ribeiro <i>et al.</i> (2012)
" <i>Eugerres awlae</i> "	Eaw		6	Miranda-Marín (2014)
<i>Diapterus auratus</i>	Daur	KJ468679	1	Vergara <i>et al.</i> (2014)

3. Resultados

3.1 Análisis merístico y morfológico

Con base en los atributos diagnósticos para la discriminación de las especies marino-estuarinas del género *Eugerres* del Atlántico occidental propuestos por González *et al.* (2007), se observó que por lo general los organismos presentaron en su merística de 14 a 15 branquiespinas en la rama inferior del primer arco branquial y un conteo de III, 8 en la aleta anal, acorde con las descripciones de *E. plumieri* y *E. awlae*, las cuales presentan solapamiento en estos conteos. Se encontró un solo ejemplar que exhibe la fórmula de la aleta anal registrada para *E. brasilianus*, pero los conteos de branquiespinas no soportan su adjudicación para esta especie (Tabla 3-1).

Tabla 3-1: Distribución de frecuencias de los caracteres merísticos diagnósticos propuestos por González *et al.* (2007) de los ejemplares del género *Eugerres* analizados. Las modas y el número de ejemplares se presentan en negritas.

LE (mm)	Branquiespinas (rama inferior primer arco)						Fórmula aleta anal			
	13	14	15	16	17	N	III, 7	III, 8	IV, 8	N
110-149	-	11	14	6	3		-	38	1	
150-189	4	37	24	6	2		1	83	-	
190-229	-	2	8	1	-		-	16	-	
230-270	-	-	-	-	-		-	1	-	
n	4	50	46	13	5	118	1	138	1	140

En cuanto a los atributos morfológicos sugeridos para diferenciar a *E. plumieri* de *E. awlae* (Tabla 3-2), se encontró la presencia de representantes de los dos morfoespecies y se designó un morfotipo adicional (Intermedio) que presentó caracteres combinados de los dos anteriores, predominando éste último en el análisis (63,4%).

Tabla 3-2: Frecuencia de los caracteres diagnósticos propuestos por González *et al.* (2007) de los organismos del género *Eugerres* designados a los distintos morfotipos. Las modas y el número de ejemplares se presentan en negritas.

Morfotipo	Alcance de la 2ED deprimida (radio de la aleta dorsal)							Alcance de la 2EA deprimida		Perfil predorsal		N
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	PmPC	BC	Lineal	Convexo	
<i>E. plumieri</i> (154-200 mm)		7	12	3				22		22		22
<i>E. awlae</i> (114-172 mm)					13	9	5		27		27	27
Intermedio (123-269 mm)	1	15	27	33	7	2		63	22	72	13	85

Al analizar la incidencia de los caracteres diagnósticos en la muestra respecto a la longitud estándar (Tabla 3-3), se encontró una prevalencia de organismos en los cuales la segunda espina de la aleta dorsal al deprimirla alcanza la base del tercer al cuarto radio de la aleta dorsal (55,9%), un 63,3% de individuos en los que la segunda espina de la aleta anal al deprimirla llega el punto medio del pedúnculo caudal (acordes con los sugeridos para *E. plumieri*) y un 73% en los cuales el perfil predorsal es convexo. Adicionalmente, se pudo determinar que la mayoría de los atributos que designan a la especie nominal *E. awlae* (alcance de 2ED y 2EA) se presentaron principalmente en los ejemplares de menores tallas (110-189 mm).

La correspondencia de cada uno de los ejemplares analizados a sus respectivos morfotipos (*E. plumieri*, *E. awlae* e Intermedio) se observa en la Tabla 3-4; los individuos que no pudieron ser clasificados por presentar alteraciones en sus caracteres diagnósticos se incluyeron en la categoría ND (no hay datos).

Tabla 3-3: Distribución de frecuencias de los ejemplares con base en los atributos morfológicos diagnósticos del género *Eugerres*. LE, longitud estándar; 2ED, segunda espina de la aleta dorsal; 2EA, segunda espina de la aleta anal; PmPC, punto medio del pedúnculo caudal; BC, base de la aleta caudal; R, rostro; 1ED, primera espina de la aleta dorsal.

LE (mm)	Alcance de la 2ED deprimida (radio de la aleta dorsal)								Alcance de la 2EA deprimida		
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	N	PmPC	BC	N
110-149	-	-	4	8	8	12	4		10	27	
150-189	-	11	31	28	12	-	1		61	24	
190-229	-	11	5	-	-	-	-		16	-	
230-270	1	-	-	-	-	-	-		1	-	
n	1	22	40	36	20	12	5	136	88	51	139

Perfil predorsal			
LE (mm)	Lineal (ascenso suave desde el R a la 1ED)	Convexo (ascenso abrupto desde el R a la 1ED)	N
110-149	7	32	
150-189	28	57	
190-229	3	13	
230-270		1	
N	38	103	141

Tabla 3-4: Asignación de los ejemplares a los distintos morfotipos encontrados a partir del análisis morfológico y merístico. Cgsm (Ciénaga Grande de Santa Marta), cpt (Cispatá), ctg (Cartagena), gjr (Guajira), trb (Turbo) y ND (no presenta datos suficientes). Los ejemplares en negrilla indican los implementados para el análisis molecular (42).

Morfotipo	<i>E. plumieri</i>	<i>E. awlae</i>	Intermedio			ND
Ejemplar	cgsm04	cgsm03	cgsm01	ctg04	trb15	cgsm23
	cgsm24	cgsm05	cgsm02	ctg05	trb16	ctg08
	cpt01	cgsm09	cgsm06	ctg06	trb19	gjr03
	cpt05	cgsm16	cgsm07	ctg07	trb21	gjr07
	cpt08	cgsm18	cgsm08	gjr04	trb22	gjr26
	cpt11	cpt06	cgsm10	gjr05	trb23	gjr29
	cpt16	cpt10	cgsm11	gjr06	trb24	trb18
	cpt17	cpt18	cgsm12	gjr08	trb25	
	cpt21	ctg02	cgsm13	gjr11	trb26	
	cpt22	gjr09	cgsm14	gjr13	trb27	
	cpt25	gjr10	cgsm15	gjr14	trb29	
	cpt26	gjr27	cgsm17	gjr15	trb30	
	gjr01	gjr30	cgsm19	gjr16	trb31	
	gjr02	gjr33	cgsm20	gjr18	trb32	
	gjr12	gjr34	cgsm21	gjr20	trb33	
	gjr17	gjr36	cgsm22	gjr22	trb34	
	gjr19	gjr37	cgsm25	gjr24	trb35	
	gjr21	gjr38	cpt02	gjr25	trb36	
	gjr23	gjr39	cpt03	gjr28	trb37	
	trb20	gjr40	cpt04	gjr31	trb38	
	trb28	gjr41	cpt07	gjr32	trb40	
	trb39	trb03	cpt09	gjr35		
		trb08	cpt12	trb01		
		trb11	cpt13	trb02		
		trb14	cpt14	trb04		
		trb17	cpt15	trb05		
		trb41	cpt19	trb06		
			cpt20	trb07		
			cpt23	trb09		
			cpt24	trb10		
			ctg01	trb12		
			ctg03	trb13		
	N	22	27	85		
LE (mm)	[154-200]	[114-172]	[123-269]			[123-189]

3.2 Análisis morfométrico

El análisis discriminante determinó que no hay diferencias morfométricas entre los tres tipos de morfos identificados según las descripciones merísticas y morfológicas de González *et al.* (2007) (Λ de Wilk's=0,6414; $F=1,479$; $p>0,05$; Figura 3-1). Esto permite concluir que desde el punto de vista morfométrico no se tiene la presencia de *E. awlae* en el Caribe de Colombia. En contraste, se observó una discriminación morfométrica entre las localidades, excepto con Cartagena, que no presentó diferencias con ninguna localidad (Λ de Wilk's=0,094; $F=4,76$; $p<0,01$; Figura 3-2; Tabla 3-5).

Figura 3-1: Diagrama de dispersión de la discriminación de los tres morfotipos a partir de las funciones discriminantes canónicas.

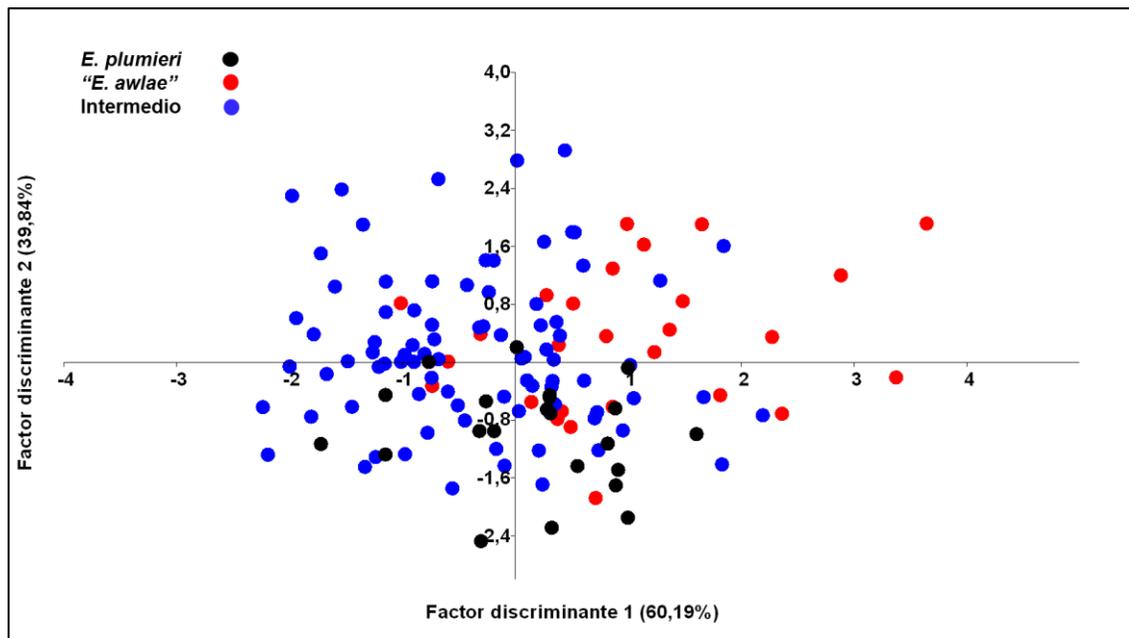


Figura 3-2: Diagrama de dispersión de la discriminación de las cinco localidades a partir de las funciones discriminantes canónicas.

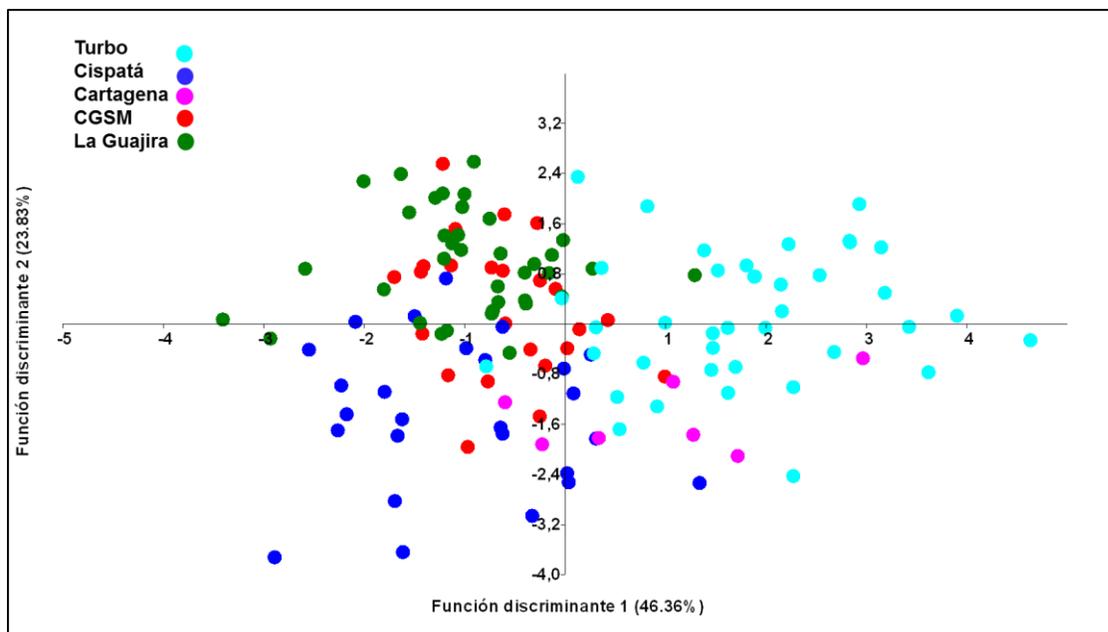


Tabla 3-5: Distancias pareadas del análisis discriminante entre los puntos de muestreo del Caribe de Colombia. Los valores sombreados muestran las comparaciones por pares que presentan diferencias.

	incgsm01	plcpt01	inctg01	plgjr01	intrb01
incgsm01		0,023054	1	0,0132813	3,57522E-05
plcpt01	0,023054		1	0,00292574	1,70292E-06
inctg01	1	1		0,131156	0,634038
plgjr01	0,0132813	0,00292574	0,131156		1,0593E-07
intrb01	3,57522E-05	1,70292E-06	0,634038	1,0593E-07	

3.3 Análisis molecular

Se obtuvo un total de 48 secuencias del Caribe de Colombia y 15 del Caribe venezolano de un fragmento de 582 pb del gen mitocondrial COI. La totalidad de las secuencias mostraron un alto grado de correspondencia con las secuencias de *E. plumieri* de las bases de datos en línea de acuerdo con la aproximación taxonómica generada con el programa BLAST (Altschul *et al.*, 1990). Esta asignación no es concluyente debido a que solo se

encuentran publicadas en Genbank secuencias de dos de las tres especies marino-estuarinas descritas para el Atlántico occidental (*E. plumieri* y *E. brasiliensis*); la comparación con las secuencias de "*E. awlae*" se realizó mediante análisis posteriores con las secuencias publicadas en el estudio de Miranda-Marín (2014).

3.3.1 Modelos de sustitución nucleotídica

Los modelos de sustitución nucleotídica se estimaron de manera independiente para cada una de las pruebas (Tabla 3-6). Los modelos para el cálculo de las distancias genéticas, así como el de máxima verosimilitud, se hallaron con el software MEGA® v5 (Tamura *et al.*, 2011). Para el análisis de inferencia bayesiana el modelo se halló mediante la implementación del programa MrModelTest (Nylander, 2004)

3.3.2 Divergencia genética

Las distancias genéticas por pares calculadas con base en el grado de sustitución nucleotídica para las secuencias correspondientes al Caribe de Colombia junto con las de Venezuela que se generaron en este estudio, arrojaron valores que oscilaron entre 0 y 0,9%. Resultados similares (0 a 0,7%) se encontraron entre las anteriores y las secuencias de *E. plumieri* de las bases de datos en línea. En relación con las otras secuencias de referencia se observaron mayores distancias genéticas, encontrando valores entre 1,6-2,5% respecto a "*E. awlae*" y de 9,7-11,1% para *E. brasiliensis*. En consecuencia se asume la correspondencia taxonómica de las secuencias del Caribe de Colombia, así como las obtenidas para Venezuela, con *E. plumieri* (Figura 3-3). En la primera columna se muestran en gris claro las secuencias obtenidas en este estudio (63) y en color gris oscuro las secuencias de referencia de *Eugerres plumieri* (3) y de *Eugerres brasiliensis* (2) publicadas en Genbank, junto con las de "*E. awlae*" (6) publicadas por Miranda-Marín (2014).

El valor de los promedios de los porcentajes de divergencia nucleotídica entre especies junto con el error estándar se presentan en la Tabla 3-7.

Tabla 3-6: Modelos de sustitución nucleotídica implementados en los análisis moleculares.

Análisis	Filogenético		
	Taxonómico	Máxima verosimilitud	Inferencia Bayesiana
Prueba	Matriz distancia genética		
Secuencias	74	75	75
Modelo	K2	HKY+I	HKY+G
Parámetros	146	156	-
BIC	3909,858	5710,32494	-
AICc	2644,96	4352,6188	2899,4312
lnL	-1175980	-2019,76095	-1444,7156
(+I)	0	0,64953127	0
(+G)	0	0	0,2346
R	4,47	3,19430707	-
f(A)	0,25	0,22638015	0,2184
f(T)	0,25	0,27513723	0,2777
f(C)	0,250	0,31249163	0,3098
f(G)	0,25	0,18599098	0,1942
r(AT)	0,023	0,03	-
r(AC)	0,023	0,04	-
r(AG)	0,204	0,14	-
r(TA)	0,023	0,03	-
r(TC)	0,204	0,23	-
r(TG)	0,023	0,02	-
r(CA)	0,023	0,03	-
r(CT)	0,204	0,21	-
r(CG)	0,023	0,02	-
r(GA)	0,204	0,17	-
r(GT)	0,023	0,03	-
r(GC)	0,023	0,04	-

Figura 3-3: Matriz de distancias genéticas pareadas de 74 secuencias de un fragmento del gen mitocondrial COI de las especies marino-estuarinas del Atlántico occidental del género *Eugerres*.

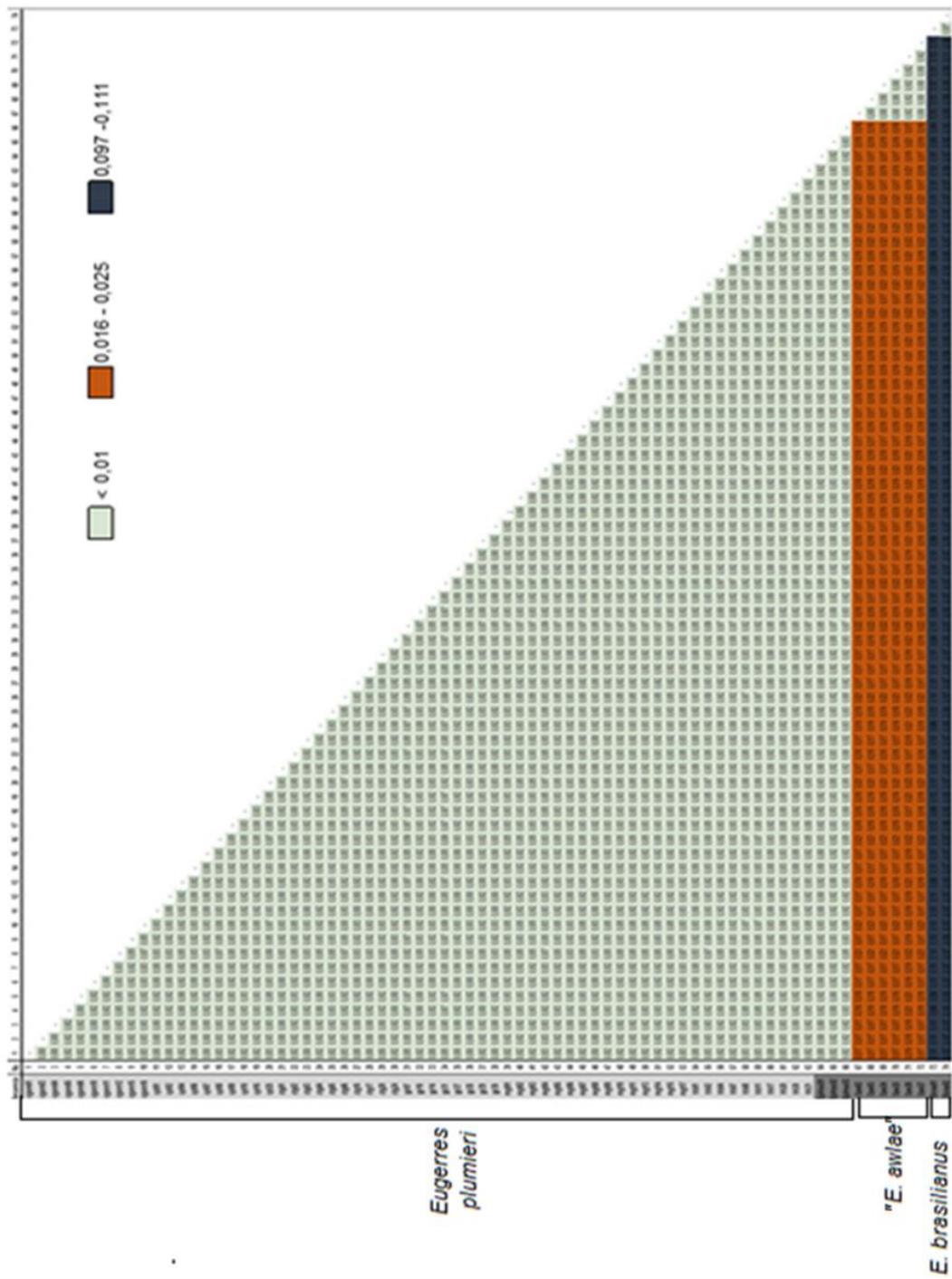


Tabla 3-7: Divergencia nucleotídica promedio (diagonal inferior) y error estándar (diagonal superior) entre las tres especies marino-estuarinas del Atlántico occidental del género *Eugerres*.

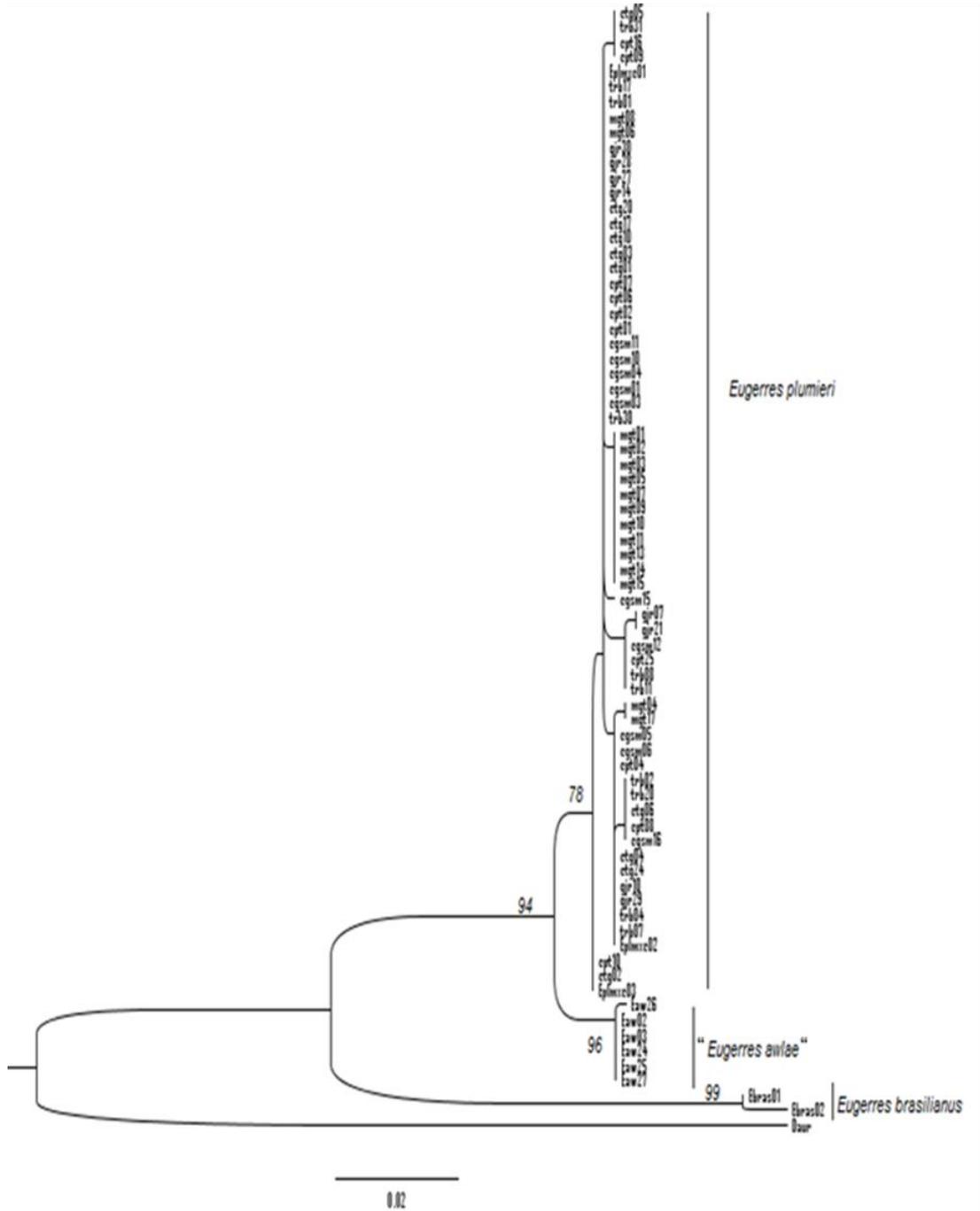
Especie	<i>E. plumieri</i>	<i>E. awlae</i>	<i>E. brasilianus</i>
<i>E. plumieri</i>	-	0,0051	0,0142
<i>E. awlae</i>	1,57	-	0,0149
<i>E. brasilianus</i>	10,39	10,53	-

3.3.3 Análisis filogenético

Los patrones de divergencia genética y relaciones filogenéticas de las secuencias de ADNm de un fragmento del gen COI de tres especies marino estuarinas del Atlántico occidental del género *Eugerres* sugeridos por las distancias pareadas, se corroboraron y visualizaron gráficamente mediante los análisis filogenéticos de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana.

El filograma obtenido mediante el análisis de Máxima Verosimilitud muestra valores de soporte de nodos, calculados por medio de una prueba de remuestreo *Bootstrap* con 10000 repeticiones (Figura 3-4). Los mayores valores de soporte correspondieron a *E. brasilianus* (99%) y “*E. awlae*” (96%), mientras que *E. plumieri* presentó un 78%. De igual forma el nodo interno que soporta los taxones de “*E. awlae*” y *E. plumieri* presentó un alto valor (94%).

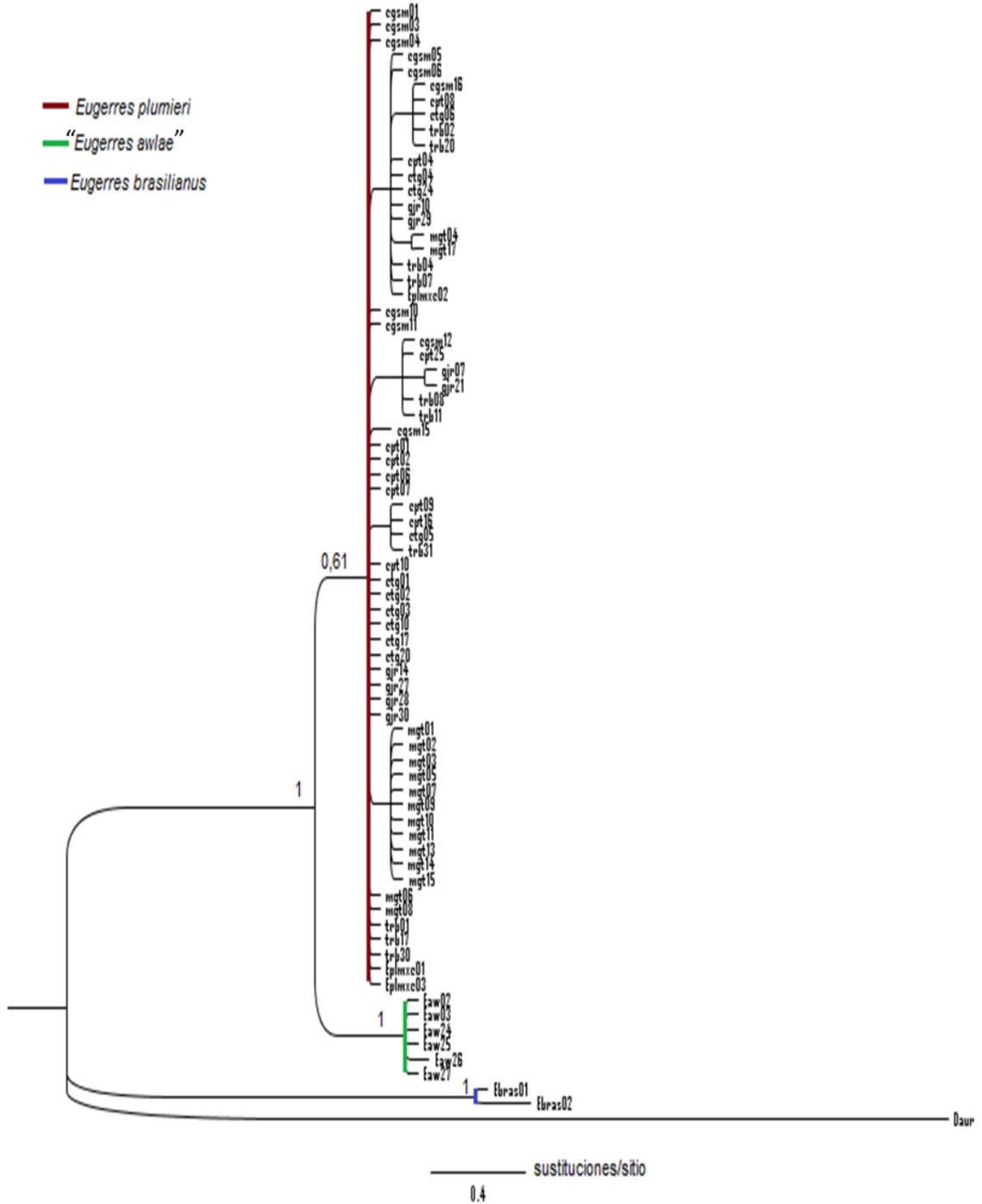
Figura 3-4: Árbol obtenido a partir del método de Máxima Verosimilitud de un fragmento del gen mitocondrial COI para las secuencias de las especies estuarino-costeras del género *Eugerres* del Atlántico occidental.



En cuanto al análisis filogenético de Inferencia Bayesiana se generó un árbol a partir de la máxima probabilidad posterior; los valores de cada nodo representan la probabilidad de ocurrencia de éste en el análisis. Como se observa en la Figura 3-5, el filograma presenta una topología muy similar a la inferida en el análisis de Máxima Verosimilitud; al igual que los valores de soporte de los nodos, cuya probabilidad posterior fue uno para los taxones de *E. brasiliensis* y "*E. awlæ*", así como para el nodo interno de esta última y *E. plumieri*.

En concordancia con las estimaciones de las distancias genéticas, los análisis filogenéticos corroboraron la adjudicación taxonómica de las secuencias de las cinco localidades del Caribe de Colombia y de isla Margarita (Venezuela) con el taxón correspondiente a *E. plumieri*.

Figura 3-5: Árbol generado a partir del método de Inferencia Bayesiana para el gen COI para las secuencias de las especies estuarino-costeras del género *Eugerres* del Atlántico occidental.



4. Discusión

El reconocimiento, la categorización y el adecuado manejo de la biodiversidad son uno de los principales desafíos de la biología moderna. La determinación taxonómica de las especies de manera tradicional se ha sustentado en la valoración de los atributos morfológicos más conspicuos de los organismos, siendo en ocasiones insuficientes para discriminar entre grupos íntimamente relacionados. Para superar estas limitaciones, estudios recientes han implementado una taxonomía integrativa (Dayrat, 2005; Will *et al.*, 2005) que combina las metodologías morfológicas tradicionales con técnicas moleculares para delimitación de los taxones en términos biológicos y evolutivos.

La importancia de una asignación taxonómica certera es principalmente relevante en especies categorizadas en algún grado de amenaza, así como en aquellas de valor comercial, las cuales aún en la actualidad pueden encontrarse identificadas de manera errónea o sin describir (Winston, 1999). Los peces de la familia Gerreidae históricamente se han caracterizado por la inestabilidad en la taxonomía de sus géneros y especies, ocasionando continuos cambios nomenclaturales (Castro-Aguirre *et al.*, 1999; González, 2005), debido a la similitud de la morfología externa que se presenta en el grupo, así como a la ambigüedad en las descripciones de sus especies, haciendo de su taxonomía un tema continuo de debate.

4.1 Análisis morfológico y merístico

El análisis morfológico de los atributos diagnósticos propuestos por González *et al.* (2007) en las claves de identificación para la separación de las tres especies marino estuarinas de mojarra rayada del Atlántico occidental, permitió diferenciar preliminarmente dos morfoespecies, *E. plumieri* y la recientemente redescrita *E. awlae*. Adicionalmente, se estableció otro morfotipo intermedio en el cual se incluyeron los peces en los que estos caracteres se encuentran mezclados.

Por otra parte, no se evidenció a nivel morfológico la presencia de ningún ejemplar de *E. brasilianus*, la cual puede separarse de sus congéneres del Atlántico de manera certera a partir de su merística (fórmula de la aleta anal y conteo de branquiespinas de la rama inferior del primer arco branquial).

Es importante resaltar que los peces agrupados acá como *E. awlae* corresponden principalmente a individuos de tallas inferiores (114-172 mm LE) para este estudio, mientras que los ejemplares asignados al morfotipo de *E. plumieri* y al intermedio presentaron un ámbito de tallas más amplio (123-269 mm LE). Esto podría deberse a que tanto a nivel intraespecífico como entre especies diversas medidas corporales, inclusive las diagnósticas presentan una fuerte dependencia con la talla de los individuos (Strauss, 1985; Ponton y Mérigoux, 2000), por lo cual no se descarta que se trate de una sola especie con variación fenotípica ontogénica.

En consecuencia, con base en las descripciones propuestas recientemente para el género *Eugerres*, se presume la presencia de *E. plumieri* y de la recientemente redescrita *E. awlae* para el área de estudio con cierto grado de incertidumbre, debido a la escasa fiabilidad de estos rasgos por su constante superposición, principalmente en las etapas larvianas y estadios juveniles dentro de este grupo (González, 2005), adicionalmente se descarta la presencia en el Caribe colombiano de *E. brasilianus*, al no encontrarse correspondencia de ninguno de los ejemplares con su descripción.

4.2 Análisis multivariado

A partir del análisis discriminante entre los distintos morfotipos previamente establecidos, se encontró que no presentan diferencias significativas. Esto indica que las descripciones morfológicas para clasificar los individuos de *E. plumieri* y *E. awlae*, según González *et al.* (2007), no son las indicadas para separarlos. Es probable que los caracteres propuestos por estos autores sean un artificio que ignora la naturaleza del desarrollo ontogénico dentro de estas dos mojarra, ya que en estado juvenil algunas especies son difíciles de separar (Ponton y Mérigoux, 2000). En este estudio la mayoría de los individuos identificados como *E. awlae* en el conjunto de muestras (Tabla 3-4) estuvo conformada por peces menores a

154 mm (70.4%). Por lo anterior, haber eliminado el efecto del tamaño en el análisis discriminante ayudó a determinar que la forma de las mojarras recolectadas en el Caribe de Colombia son iguales indistintamente del tamaño y de la clasificación basada en González *et al.* (2007). Así pues, se concluye que no hay evidencias morfométricas que indiquen de la presencia de *E. awlae* en aguas marinas-costeras del Caribe de Colombia.

Por otro lado, fue evidente que las mojarras rayadas presentaron diferencias morfométricas desde el punto de vista geográfico. Se observó que cuatro de las cinco localidades del Caribe de Colombia difieren morfométricamente y es probable que se deba a la variación de las condiciones ambientales particulares de cada uno de los sitios muestreado (Langerhans *et al.*, 2003; Trapani, 2003; Narváez *et al.*, 2005).

4.3 Análisis molecular

En taxonomía, las limitaciones propias de los sistemas de identificación basados en la morfología condujeron a la implementación de nuevas herramientas a partir del análisis del ADN para el reconocimiento de los taxones (Hebert *et al.*, 2003). Sin embargo, debido a la amplia variedad de genes y métodos de análisis empleados, se seleccionaron una serie de genes uniformes presentes en todas las especies, denominados *barcodes* (Stoeckle, 2003). Entre estos, el gen mitocondrial COI ha sido considerado como el núcleo de los sistemas de bioidentificación a nivel global (Hebert *et al.*, 2003; Hebert y Gregory, 2005), debido a que presenta una divergencia sustancial de secuencia entre taxones congéneres y una escasez relativa de variación dentro de las especies.

4.3.1 Divergencia genética

Los resultados obtenidos del análisis de distancias genéticas pareadas de 48 secuencias de un fragmento del gen mitocondrial COI de mojarras rayadas del Caribe colombiano seleccionadas de los distintos morfotipos encontrados en los análisis morfológicos y de 15 secuencias correspondientes al Caribe venezolano presentaron los menores porcentajes de sustitución nucleotídica con respecto a las secuencias de *E. plumieri* de México, publicadas en línea, con una media de 0,3%. Estos valores sugieren la correspondencia de la totalidad de los ejemplares obtenidos en este estudio al taxón identificado como *E. plumieri*, de acuerdo con las divergencias genéticas intraespecíficas encontradas en peces para el gen COI que oscilan entre 0,21-0,48% (Ward *et al.*, 2005; Steinke *et al.*, 2009;

Ward, 2009; Kim *et al.*, 2010), y las registradas para la especie (0,36%) por Martínez-Guevara (2015).

Con respecto a la divergencia genética interespecífica se presentó una escasa diferencia entre *E. plumieri* y "*E. awlae*" (1,9%), similar a las señaladas para estas dos especies en recientes estudios moleculares del género *Eugerres* (Miranda-Marín, 2014) y de la familia Gerreidae (Martínez-Guevara, 2015) que registraron valores de 2,2 y 1,62% respectivamente; siendo esta divergencia la más baja encontrada entre las especies de la familia de acuerdo con esta última autora. Estas distancias interespecíficas a partir del análisis de fragmentos de COI son menores a las encontradas por Ward (2009) para peces (3%) y mucho más bajas a las registradas en otros estudios realizados igualmente en peces (Ward *et al.*, 2005; Steinke *et al.*, 2009; Kim *et al.*, 2010; Ribeiro *et al.*, 2012); sin embargo, estas diferencias pueden deberse a las variaciones en las tasas de mutación presentes en los distintos linajes.

Un caso similar se presentó dentro de este mismo género en un estudio realizado por González y Rodiles (2013), los cuales a partir de una revisión del componente dulceacuícola a lo largo de la cuenca del sistema Grijalva-Usumacinta, describen una nueva especie del género *Eugerres* (*Eugerres castroaguirrei*) con base en análisis morfométricos que difiere de *E. mexicanus* (anteriormente considerada como la única especie de agua dulce de la familia Gerreidae) en su fenotipo. En un estudio posterior, Martínez-Guevara *et al.* (2015) realizaron un estudio molecular para estas dos especies y encontrando divergencias genéticas de 0% para todos los marcadores analizados COI, 12SrRNA, 16SrRNA y RAG1; por lo cual estos autores atribuyen estas diferencias fenotípicas a un polimorfismo intraespecífico sumado a la plasticidad fenotípica de la especie, siendo catalogada *E. castroaguirrei* como una sinonimia junior de *E. mexicanus*.

Por otra parte, Miranda-Marín (2014), Martínez-Guevara (2015) y Martínez-Guevara *et al.* (2015) encontraron porcentajes de divergencia genética para *E. plumieri* y *E. brasiliensis* entre 10 y 11,5%, lo cual concuerda con el valor encontrado en este estudio (10,4%) y con lo señalado por diversos autores, que registran un ámbito de divergencia interespecífica en peces que varió entre los diferentes estudios del 3 al 13,96% (Ward *et al.*, 2005; Steinke *et al.*, 2009; Ward, 2009; Kim *et al.*, 2010).

4.3.2 Análisis filogenético

Los resultados encontrados a partir de los análisis filogenéticos de máxima verosimilitud e inferencia bayesiana corroboran los datos obtenidos del análisis de distancias pareadas de las secuencias analizadas, así como la correspondencia de las mismas a un determinado taxón. Los filogramas generados por los dos análisis presentaron topologías muy similares y separaron de manera contundente las tres especies estuarino-costeras del género *Eugerres* del Atlántico occidental consideradas como válidas. De igual modo, como lo sugiere los porcentajes de divergencia genética, las secuencias generadas en este estudio (Colombia y Venezuela) fueron agrupadas dentro de un mismo taxón con las secuencias de *E. plumieri* provenientes de México empleadas como referencia.

La discriminación entre las especies *E. plumieri* y "*E. awlae*" en ambos análisis presentaron valores altos de soporte de nodo con un 94% de *bootstrap* en el análisis de Máxima Verosimilitud y uno de probabilidad posterior en el análisis de Inferencia Bayesiana, los cuales fueron congruentes con los resultados de los análisis filogenéticos realizados en este grupo (Miranda-Marín 2014; Martínez-Guevara, 2015). Por ello, se puede inferir que se trata de dos entidades taxonómicas diferentes, muy cercanas a nivel evolutivo (Miranda-Marín, 2014) con un tiempo de divergencia específica posterior al último cierre del istmo de Panamá, aproximadamente hace 3,5 m.a. (Martínez –Guevara, 2015).

Adicionalmente, es importante resaltar el hecho de no haber encontrado indicios de la presencia de *E. awlae* dentro de los ejemplares acá estudiados (Colombia y Venezuela), a pesar de ser el Lago de Maracaibo (Venezuela) la localidad tipo designada para la especie. Esto puede deberse, a que la especie erradamente denominada *E. awlae* se encuentra restringida al Caribe norte y al golfo de México (Martínez-Guevara, 2015) de donde proviene el material genético disponible. Por otra parte, el holotipo de *E. awlae* (USNM 121721, 74 mm LE), escogido por Schultz (1949), corresponde a un ejemplar juvenil que, como se ha mencionado anteriormente, son difíciles de categorizar debido al solapamiento de sus caracteres diagnósticos. En consecuencia, aunque se evidencia la presencia de dos grupos taxonómicos diferentes a partir del análisis molecular, es posible que el espécimen tipo de *E. awlae* corresponda a un juvenil de *E. plumieri* (Greenfield, 1987) debido a su procedencia (Lago de Maracaibo) y a que ésta fue la única especie presente en el Caribe sur de acuerdo a este estudio, por lo cual *E. awlae* debería

seguirse considerando como sinonimia de *E. plumieri* y la nueva especie, restringida al Golfo de México y al Caribe norte, debería ser descrita oficialmente para la ciencia.

De esta manera, se confirma la presencia de una sola especie de mojarra rayada para el Caribe colombiano correspondiente a *Eugerres plumieri*, siendo ésta la unidad de manejo sobre la cual se deben dirigir los esfuerzos y las medidas de conservación en nuestro país.

5. Conclusiones y recomendaciones

5.1 Conclusiones

Las poblaciones de mojarra rayada presentes en el Caribe colombiano corresponden a una única entidad taxonómica, para la cual el nombre válido es *Eugerres plumieri*.

Existe material genético de la especie designada como "*E awlae*" procedente de México pero no se encontró evidencia genética de ésta en el Caribe sur, por lo cual muy probablemente se trate de una nueva especie que debe ser descrita para la ciencia y en consecuencia el nombre de *Eugerres awlae* (descrita por Schultz del lago de Maracaibo) no es aplicable a esta especie ya que este estudio demuestra la presencia de una única especie en el Caribe sur correspondiente a *Eugerres plumieri*.

Existe ambigüedad en las descripciones y claves de identificación propuestas para la discriminación entre *Eugerres plumieri* y la especie designada en México como "*Eugerres awlae*" dificultando la asignación taxonómica de sus ejemplares.

Las técnicas de análisis molecular de secuencias del gen mitocondrial citocromo oxidasa subunidad 1 (COI), son una herramienta útil para la determinación taxonómica de los ejemplares correspondientes a las especies de mojarra rayada que presentan escasa diferenciación interespecífica a nivel morfológico.

5.2 Recomendaciones

Es pertinente la formulación de claves de identificación más detalladas que permitan discriminar de manera precisa entre las especies marino-estuarinas del género *Eugerres* del Atlántico occidental, incluyendo una redescrición taxonómica completa de *Eugerres*

plumieri de acuerdo a los caracteres reportados por González *et al.* (2007) y los encontrados en este estudio, así como de la nueva especie del Golfo de México.

Se requiere el desarrollo de estudios filogeográficos de las especies de mojarra rayada del Atlántico occidental que permitan esclarecer sus ámbitos de distribución.

Es necesario realizar estudios de genética poblacional de la especie *Eugerres plumieri* en el Caribe colombiano que permitan establecer adecuadamente unidades de manejo para la conservación de la especie.

A. Anexo: Lista de las secuencias empleadas en los análisis moleculares.

Espece	Secuencia	Localidad	No. acceso Genbank	Referencia
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm01	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm03	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm04	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm05	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm06	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm10	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm11	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm12	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm15	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cgsm16	CGSM, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt01	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt02	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt04	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt06	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt07	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt08	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt09	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt10	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt16	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	cpt25	Cispatá, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg01	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg02	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg03	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg04	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg05	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg06	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg10	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg17	Cartagena, COL	-	Este estudio

**A. Anexo
(Continuación)**

Especie	Secuencia	Localidad	No. acceso Genbank	Referencia
<i>Eugerres plumieri</i>	ctg24	Cartagena, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr07	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr10	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr14	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr21	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr27	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr28	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr29	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	gjr30	Guajira, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb01	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb02	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb04	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb07	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb08	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb11	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb17	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb20	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb30	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	trb31	Turbo, COL	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt01	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt02	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt03	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt04	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt05	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt06	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt07	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt08	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt09	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt10	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt11	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt13	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt14	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt15	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	mgt17	Isla Margarita, VEN	-	Este estudio
<i>Eugerres plumieri</i>	Eplmxc01	Celestun, MXC	GU225250	Valdez <i>et al.</i> (2010)
<i>Eugerres plumieri</i>	Eplmxc02	Bahía Chetumal, MXC	GU225251	Valdez <i>et al.</i> (2010)
<i>Eugerres plumieri</i>	Eplmxc03	Bahía Chetumal, MXC	GU225252	Valdez <i>et al.</i> (2010)
" <i>Eugerres awlae</i> "	Eaw02	Boca del Río, MXC	-	Miranda-Marín (2014)
" <i>Eugerres awlae</i> "	Eaw03	Boca del Río, MXC	-	Miranda-Marín (2014)

**A. Anexo
(continuación)**

Especie	Secuencia	Localidad	No. acceso Genbank	Referencia
<i>"Eugerres awlae"</i>	Eaw24	Río Hondo, MXC	-	Miranda-Marín (2014)
<i>"Eugerres awlae"</i>	Eaw25	Río Hondo, MXC	-	Miranda-Marín (2014)
<i>"Eugerres awlae"</i>	Eaw26	Río Hondo, MXC	-	Miranda-Marín (2014)
<i>"Eugerres awlae"</i>	Eaw27	Río Hondo, MXC	-	Miranda-Marín (2014)
<i>Eugerres brasilianus</i>	Ebras01	Sao Paulo, BRA	JQ365349	Ribeiro <i>et al.</i> (2012)
<i>Eugerres brasilianus</i>	Ebras02	Sao Paulo, BRA	JQ365353	Ribeiro <i>et al.</i> (2012)
<i>Diapterus auratus</i>	Daur	MXC	KJ468679	Vergara <i>et al.</i> (2014)

Bibliografía

- Acero P., A., L.S. Mejía y M. Santos-Acevedo. 2002. *Eugerres plumieri*, 103-106. En: Mejía, L.S. y A. Acero P. (Eds.). Libro rojo de peces marinos de Colombia. INVEMAR. Instituto de Ciencias Naturales- Universidad Nacional de Colombia, Ministerio de Medio Ambiente. La Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Bogotá.
- Altschul, S. F., Gish, W., Miller, W., Myers, E. W. y D. J. Lipman. 1990. Basic local alignment search tool. *Journal of Molecular Biology*, 215(3), 403-410.
- Andrade, C. 2000. The circulation and variability of the Colombian Basin in the Caribbean Sea. Tesis Ph. D. University of Wales, Gales. 223 p.
- Astorga, M.P. 2008. Estado actual del uso de marcadores moleculares en moluscos bivalvos de importancia para la acuicultura. En A. Lovatelli, A. Farías e I. Uriarte (Eds.). Estado actual del cultivo y manejo de moluscos bivalvos y su proyección futura: factores que afectan su sustentabilidad en América Latina. Taller Técnico Regional de la FAO. 20–24 de agosto de 2007, Puerto Montt, Chile. FAO Actas de Pesca y Acuicultura. No. 12. Roma, FAO. pp. 277–287.
- Barriga, E., Hernández, C., Jaramillo, I., Mora, L. E., Pinto, P. y P. M. Ruiz. 1969. La isla de San Andrés. Contribución al conocimiento de su ecología, flora, fauna y pesca. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Betancur, R. y A. Acero P. 2005. Description of *Cathorops mapale*, a new species of sea catfish (Siluriformes: Ariidae) from the Colombian Caribbean, based on morphological and mitochondrial evidence. *Zootaxa*, 1045: 45-60.

- Calado, L., Bertollo, L., Costa, G. y W. Molina. 2013. Cytogenetic studies of Atlantic mojarras (Perciformes – Gerreidae): chromosomal mapping of 5S and 18S ribosomal genes using double FISH. *Aquaculture Research*, 44 (5): 829–835.
- Castro-Aguirre, J. L., Espinosa-Pérez, H. S. y J. J. Schmitter-Soto. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. Ed. Limusa-Noriega, México. 711 p.
- Cervigón, M. F. 1993. Los peces marinos de Venezuela, segunda edición, Vol. 2. Fundación Científica Los Roques, Caracas, 498 p.
- CORPES. 1992. El Caribe colombiano. Realidad ambiental y desarrollo. Consejo Regional Planificación Costa Atlántica, Santa Marta. 275 p.
- Dayrat, B. (2005). Towards integrative taxonomy. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3): 407-415.
- Deckert, G.D. y D.W. Greenfield. 1987. A review of the western Atlantic species of the genera *Diapterus* and *Eugerres* (Pisces: Gerreidae). *Copeia* (1):182-194.
- Drummond, A. J., Ashton, B., Buxton, S., Cheung, M., Cooper, A., Duran, C., Field, M., Heled, J., Kearse, M., Markowitz, S., Moir, R., Stones-Havas, S., Sturrock, S., Thierer, T. y A. Wilson. 2011. *Geneious v5.4*. <http://www.geneious.com/>.
- Edgar, R.C. 2004. MUSCLE: a multiple sequence alignment method with reduced time and space complexity. *BMC Bioinformatics*, 5: 1-19.
- Elliott, N., Haskard, K. 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.

- Frankham, R., Ballou J.D. y D.A. Briscoe. 2002. Introduction to conservation genetics. Cambridge University Press, Cambridge.
- Frankham, R., Ballou, J.D. y D.A. Briscoe. 2010. Introduction to Conservation Genetics, 2nd edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Freeland J.R. 2005. Molecular ecology. John Wiley and Sons Ltd, Chichester, Inglaterra. 400 p
- Gilmore, R. G., Jr. y D. W. Greenfield. 2003. Gerreidae (1506-1521). In K. E. Carpenter (Ed.). The living marine resources of the western central Atlantic, FAO species identification guide for fishery purposes. Vol. 3, part 2. FAO, Roma.
- González, F. y R. Rodiles. 2013. New species of *Eugerres* from the Usumacinta Province, Mexico and Guatemala with a redescription of *E. mexicanus* (Steindachner, 1863) (Teleostei: Gerreidae). Neotropical Ichthyology, 11 (2), 307-318.
- González, F., De la Cruz, J. y J. Castro. 2007. A review of the marine western Atlantic species of the genus *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). Bulletin of Marine Science, 80(1): 109–124.
- González, F. 2005. Estudio sistemático y biogeográfico del género *Eugerres* (Perciformes: Gerreidae). Trabajo de grado (Doctor en Ciencias Marinas), Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas, La Paz.
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T. y P. D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analyses. Paleontología Electrónica, 4(1): 9 p.
- Hebert, P. y T. Gregory. 2005. The promise of DNA barcoding for taxonomy. Systematic Biology, 54, 852-859.

- Hebert, P., Ratnasingham, S. y J. de Ward. 2003. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270 (Suppl 1): S96-S99.
- Kim, S., Eo, H. S., Koo, H., Choi, J. K. y W. Kim. 2010. DNA barcode-based molecular identification system for fish species. *Molecules and Cells*, 30 (6): 507-512.
- Kimura, M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*, 16: 111–120.
- Kullander, S. O. 1999. Fish species: how and why. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 9: 325-352.
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Langerhans, A. K. y T. J. Dewitt. 2003. Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society* 80(4): 689-698.
- Martínez Guevara, A. 2015. Taxonomía, filogenia y patrones de divergencia genética de la familia Gerreidae (Teleostei: Perciformes) en América. Disertación Doctoral, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Martínez-Guevara, A., García-Rodríguez, F. J., Cota-Gómez, V. M., Hernández-Gómez, R. E., Perera-García, M. A. y J. de la Cruz-Agüero. 2015. *Eugerres castroaguirrei* González-Acosta et Rodiles-Hernández, 2013 is a junior synonym of *Eugerres mexicanus* (Steindachner, 1863) (Actinopterygii: Perciformes: Gerreidae). *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 45 (4): 393–401.
- McEachran, J. D. y J. D. Fechhelm. 2010. Fishes of the Gulf of Mexico, vol. 2: Scorpaeniformes to Tetraodontiformes. University of Texas Press, Austin. 344-346.

- McEachran, J. D. y Fechhelm, J. D. 2005. Fishes of the Gulf of Mexico, vol. 2: Scorpaeniformes to Tetraodontiformes, 1014 p.
- Miller, S. A., Dykes, D. D. y H. F. R. N Polesky. 1988. A simple salting out procedure for extracting DNA from human nucleated cells. *Nucleic acids research*, 16 (3): 1215.
- Miranda-Marín, I. 2014. Filogenia molecular del género *Eugerres* Jordan y Evermann, 1927 (Teleostei: Gerreidae). Disertación Doctoral, Instituto Politécnico Nacional. Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas.
- Narváez, J. C., Acero, A. y J. Blanco. 2005. Variación morfométrica en poblaciones naturalizadas y domesticadas de la tilapia del Nilo *Oreochromis niloticus* (Teleostei: Cichlidae) en el norte de Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 29 (112): 383-394.
- Nylander, J. A. 2004. MrModeltest v2. Program distributed by the author. Evolutionary Biology Centre, Uppsala University, 2.
- Ponton, D. y S. Mérioux. 2000. Comparative morphology and diet of young cichlids in the dammed Sinnamary river, French Guiana, South America. *Journal of fish biology*, 56(1), 87-102.
- Posada, B. O. y W. Henao. 2008. Diagnóstico de la erosión en la zona costera del Caribe colombiano. Serie de Publicaciones Especiales No. 13, Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR, Santa Marta. 96 p.
- Randall, J. E. y R. Vergara. 1978. Gerreidae. In W. Fischer (ed.) FAO species identification sheets for fishery purposes. Western Central Atlantic (Fishing Area 31). Vol. 2. pág. var.
- Ribeiro, A. D. O., Caires, R. A., Mariguela, T. C., Pereira, L. H. G., Hanner, R. y C. Oliveira. 2012. DNA barcodes identify marine fishes of São Paulo State, Brazil. *Molecular Ecology Resources*, 12 (6): 1012-1020.

- Ronquist, F. y J. P. Huelsenbeck. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19 (12), 1572-1574.
- Rueda, M. y A. Santos-Martínez. 1999. Population dynamics of the striped mojarra *Eugerres plumieri* from the Ciénaga Grande de Santa Marta, Colombia. *Fisheries Research*, 42 (1): 155-166.
- Ruiz, R. y M. Uribe. 2004. Karyotype analysis of *Eucinostomus argenteus*, *E. gula*, *E. harengulus*, and *Eugerres plumieri* (Teleostei, Gerreidae) from Florida and Puerto Rico. *Environmental Biology of Fishes* 67, 269–276.
- Steinke, D., Zemlak, T. S. y P. D. Hebert. 2009. Barcoding Nemo: DNA-based identifications for the ornamental fish trade. *PLoS One*, 4 (7), e6300.
- Stoeckle, M. 2003. Taxonomy, DNA, and the bar code of life. *BioScience*, 53 (9): 796-797.
- Strauss, R. E. y C. E. Bond. 1990. Taxonomic methods: morphology. In: C.B. Schreck y P.B. Moyle (Eds) *Methods for fish biology*. American Fisheries Society, Maryland, 109–140.
- Strauss, R. E. 1985. Evolutionary allometry and variation in body form in the South American catfish genus *Corydoras* (Callichthyidae). *Systematic Zoology*, 34: 381-396.
- Swofford, D. L. 2002. PAUP 4.0b10: Phylogenetic analysis using parsimony, Sinauer Associates, Sunderland, MA, U.S.A.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M. y S. Kumar. 2011. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony method. *Molecular Biological Evolution*, 28: 2731-2739.

- Teletchea, F. 2009. Molecular identification methods of fish species: reassessment and possible applications. *Reviews of Fish Biology and Fisheries*, 19: 265–293.
- Trapani, J. 2003. Morphological variability in *Cichlasoma minckleyi*, the Cuatro Ciénegas cichlid. *Journal of Fish Biology*, 62: 276-298.
- Valdez, M., Vásquez, L., Elías, M., Ivanova, N. y P. Herbert 2010. Using DNA barcodes to connect adults and early life stages of marine fishes from the Yucatán Peninsula, Mexico: Potential in fisheries management. *Marine and Freshwater Research*, 61: 665–671
- Vergara, F., García, F., Tavera, J., De Luna, E. y J. De La Cruz-Agüero. 2014. Molecular and morphometric systematics of *Diapterus* (Perciformes, Gerreidae). *Zoologica Scripta*, 43(4), 338-350.
- Viloria, E., Acero P., A y J. Blanco. 2012. El colapso de la pesquería de la mojarra rayada *Eugerres plumieri* (Pisces: Gerreidae) en la Ciénaga Grande de Santa Marta: ¿Causas pesqueras, ambientales o biológicas? *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras*, 41(2): 399-428.
- Ward, R. D. 2009. DNA barcode divergence among species and genera of birds and fishes. *Molecular Ecology Resources*, 9 (4): 1077-1085.
- Ward, R. D., Zemlak, T. S., Innes, B. H., Last, P. R. y P. D. Hebert. 2005. DNA barcoding Australia's fish species. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 360: 1847–1857.
- Will, K. W., Mishler, B. D. y Q. D. Wheeler. 2005. The perils of DNA barcoding and the need for integrative taxonomy. *Systematic Biology*, 54 (5): 844-851.
- Winston, J. E. 1999. Describing species: Practical taxonomic procedure for biologists. Columbia University Press. Nueva York. 518 p.

Yáñez, A. y R. Nugent. 1977. El papel ecológico de los peces en estuarios y lagunas costeras. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología* (4): 107-144.

Zhang, J. 2011. Species identification of marine fishes in China with DNA barcoding. *Evidence-Based Complementary and Alternative Medicine*, 2011, 978253.