

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

**UNIDAD IZTAPALAPA
DIVISIÓN DE CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**



CASA ABIERTA AL TIEMPO

**“SISTEMÁTICA MOLECULAR DE CINCO ESPECIES DE
BAGRES DE LA FAMILIA ARIIDAE DE MÉXICO.”**

T E S I S

**QUE PARA OBTENER EL GRADO DE
DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

P R E S E N T A

GUADALUPE TENORIO COLÍN

CO-DIRECTORES DE TESIS:

Dr. Manuel Uribe Alcocer

Dr. Abel Sentíes Granados

ASESORA:

Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio

MÉXICO, D.F.

8 DE ABRIL DE 2011

El Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana pertenece al Padrón de Posgrados de Excelencia del CONACYT y cuenta con el apoyo del mismo Consejo con el convenio PFP-20-93.

**El jurado designado por la Comisión del Doctorado en Ciencias
Biológicas de la UAM (Unidades Cuajimalpa, Iztapalapa y
Xochimilco)**

Aprobó la Tesis que presentó

GUADALUPE TENORIO COLÍN

El día 8 de Abril de 2011.

Sinodales:

Dr. Abel Sentíes Granados (Presidente)

Dr. Manuel Uribe Alcocer (Secretario)

Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio (Vocal)

Dr. Edson Sandoval Castellanos (Vocal)

Dr. Píndaro Díaz Jaimes (Vocal)

COMITÉ TUTORIAL

Dr. Manuel Uribe Alcocer

Profesor Titular "C" Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. Abel Sentíes Granados

Profesor Titular "C" Universidad Autónoma Metropolitana- Iztapalapa

Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio

Investigadora Titular " B " (ECOSUR)
El Colegio de la Frontera Sur- Unidad San Cristóbal

SINODALES

Dr. Edson Sandoval Castellanos

Instituto de Ecología
Universidad Nacional Autónoma de México

Dr. Píndaro Díaz Jaimes

Profesor Titular "A", Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

El presente trabajo se realizó en el Laboratorio de Genética de Organismos Acuáticos del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México

ÍNDICE

INDICE GENERAL.....	6
INDICE DE TABLAS.....	8
INDICE DE FIGURAS.....	10
DEDICATORIAS.....	13
AGRADECIMIENTOS.....	14
RESUMEN	15
ABSTRACT	16
INTRODUCCIÓN.....	17
ANTECEDENTES.....	21
Taxonomía.....	31
Diagnos de la familia Ariidae.....	32
Diagnos de las cinco especies de bagres de la familia Ariidae estudiados.....	35
<i>Ariopsis felis</i>	35
<i>Ariopsis guatemalensis</i>	39
<i>Bagre marinus</i>	43
<i>Cathorops aguadulce</i>	46
<i>Cathorops fuerthii</i>	50
Estudios para estimar filogenias.....	54

OBJETIVOS.....	58
MATERIALES Y METODOS.....	59
A. Colecta de organismos.....	59
B. Identificación de especies.....	61
C. Análisis molecular – Análisis de aloenzimas.....	61
a) Preparación de muestras.....	61
b) Electroforesis en gel de almidón.....	62
c) Tinción histoquímica.....	62
d) Interpretación de los patrones de bandeo de los geles.....	64
e) Análisis de datos.....	65
RESULTADOS.....	67
Variabilidad genética.....	67
Estimadores de divergencia.....	74
Distancia genética.....	77
Análisis de conglomerados.....	80
DISCUSIÓN.....	84
CONCLUSIONES.....	95
PERSPECTIVAS.....	98
BIBLIOGRAFÍA.....	100
ANEXO: ARTÍCULO “Phylogenetics relationships among five marine catfish species (Pisces: Ariidae) from Mexico”.....	117

INDICE DE TABLAS

TABLA 1. Especies colectadas, localidad/fecha de colecta y número de ejemplares de cada localidad.....	60
TABLA 2. Lista de enzimas examinadas, número de clasificación de acuerdo a la International Union of Biochemistry (1984), estructura, sistema amortiguador, número de loci y tejido empleado reflejando la mayor actividad.....	63
TABLA 3. Frecuencias alélicas en 21 loci enzimáticos en 5 especies de bagres marinos y el número de individuos empleados en el análisis (N). Se muestra la heterocigosis promedio observada (H_o) y esperada (H_e) de acuerdo al equilibrio de Hardy-Weinberg de cada locus ji cuadrada (X^2), que indica la desviación al Equilibrio de Hardy-Weinberg y p, que indica la significancia de esta desviación.....	67
TABLA 4. Resumen de la variabilidad en 21 loci enzimáticos en las 5 especies de bagres marinos.....	72
Tabla 5. Resultados de ji-cuadrada (X^2), con el grado de significancia (p), en las especies que presentaron algún valor. Las líneas punteadas indican que el locus está fijado para un alelo.....	73
TABLA 6. Estimadores de divergencia de especies de Weir y Cockerham (1984) para las cinco especies de bagres.....	75

TABLA 7. Resumen del estadístico F (Coeficiente de consanguinidad (F_{IS}), Coeficiente de consanguinidad total (F_{IT}) e Índice de fijación (F_{ST}), estimados según Weir y Cockerham (1984) para cada loci “jackknifing” media, I.C (intervalo de confianza) del 95%, mediante bootstrapping para las cinco especies de bagres estudiadas..... 76

TABLA 8. Matriz de distancia genética de Rogers (1972), abajo de la diagonal y coeficiente de identidad genética de Rogers (1972), arriba de la diagonal, de las cinco especies de bagres, obtenidos mediante el análisis de Bootstrapping (remuestreo de 1000 réplicas) empleando el algoritmo UPGMA obtenido por TFPGA..... 77

TABLA 8. Matriz de distancia genética de Rogers (1972) debajo de la diagonal y coeficiente de identidad genética de Rogers (1972) arriba de la diagonal, de las cuatro poblaciones de *Cathorops aguadulce*, comparada con *Cathorops fuerthii* basada en el análisis de Bootstrapping (remuestreo de 1000 réplicas), mediante el algoritmo UPGMA obtenido por TFPGA..... 78

TABLA 10. Matriz de distancia genética de Rogers (1972), debajo de la diagonal de todas las especies de bagres, así como con los *Cathorops aguadulce* de las diferentes localidades, basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1000 réplicas) mediante el algoritmo UPGMA obtenido por TFPGA..... 79

TABLA 11. Matriz de distancia genética de Reynolds *et al* (1983), basado en el análisis Bootstrapping (5000 repeticiones) por el método de Neighbor Joining..... 79

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. Mapa que muestra las especies de bagres de la Familia Ariidae que se localizan en las Costas del Mar de Cortéz y Pacífico Mexicano, así como las del Golfo de México y Mar Caribe.....	19
Figura 2. Caracteres distintivos de <i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus). Tomado de Taylor y Menezes (1978). a) forma de la cabeza y placa, b) anatomía general y c) fotografía de ejemplar fijado.....	36
Figura 3. Distribución geográfica de <i>Ariopsis felis</i> (Linnaeus).....	37
Figura 4. Caracteres distintivos de <i>Ariopsis guatemalensis</i> (Günther). Tomado de Kailola y Bussing (1995). a) anatomía general, b) fotografía del ejemplar fijado y c) forma de cabeza y placa.....	40
Figura 5. Distribución geográfica de <i>Ariopsis guatemalensis</i> (Günther).....	41
Figura 6. Caracteres distintivos de <i>Bagre marinus</i> (Mitchill). Tomado de Taylor y Menezes (1978) a) anatomía general, b) fotografía del ejemplar fijado.....	44
Figura 7. Distribución geográfica de <i>Bagre marinus</i> (Mitchill).....	45
Figura 8. Caracteres distintivos de <i>Cathorops aguadulce</i> (Meek). Tomado de Lara-Domínguez, <i>et al</i> (1981). a) <i>Cathorops aguadulce</i> , b) dientes, c) placa palatina y d) fotografía de ejemplar fijado.....	47

Figura 9. Distribución geográfica de <i>Cathorops aguadulce</i> (Meeek).....	48
Figura 10. Caracteres distintivos de <i>Cathorops fuerthii</i> (Steindachner). Tomado de Kailola y Bussing (1995). a) anatomía general, b) fotografía de ejemplar fijado y c) placas dentarias y placa dorsal.....	52
Figura 11. Distribución geográfica de <i>Cathorops fuerthii</i> (Steindachner).....	53
Figura 12. Localidades de colecta de las cinco especies de bagres de la familia Ariidae analizadas.....	59
Figura 13. Dendograma de distancia mostrando las relaciones entre las especies de bagres, basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), empleando la distancia genética de Rogers (1972), mediante el algoritmo UPGMA obtenido de los 21 loci enzimáticos incluyéndose el soporte de cada nodo en % y entre paréntesis la distancia de cada nodo.....	80
Figura 14. Dendograma mostrando las relaciones entre los <i>Cathorops aguadulce</i> de diferentes localidades comparada con <i>Cathorops fuerthii</i> , basada en el análisis bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas) empleando la distancia genética de Rogers (1972), mediante el algoritmo UPGMA obtenido de los 21 loci enzimáticos, incluyéndose el soporte de cada nodo en % y entre paréntesis la distancia de cada nodo.....	81
Figura 15. Dendograma mostrando las relaciones entre las cinco especies de bagres, así como los <i>Cathorops aguadulce</i> de diferentes localidades basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), empleando la distancia genética de Rogers (1972), mediante el algoritmo UPGMA obtenido de los 21 loci	

enzimáticos, incluyéndose el soporte de cada nodo en % y entre paréntesis la distancia entre cada nodo..... 82

Figura 16. Árbol consenso mostrando las relaciones entre las especies de bagres, basado en las identidades genéticas analizadas por aloenzimas. El número arriba de cada nodo indica el valor de soporte bootstrapping..... 83

DEDICATORIAS

A la memoria de mi Padre

*Quien con su amor, espíritu,
honestidad y ejemplo ha
guiado e iluminado mi
camino por la vida.
Gracias Papá*

A mi Madre

*Porque Diós envía a los
Ángeles de diversas formas.
Gracias Mamá por ser mi
Ángel*

*Gracias a la vida
Que me ha dado
tanto...*

A mis hermanos

Arturo Por tu apoyo,
gracias
Y
Jorge- Porque has sido el
mejor hermano que me ha
enviado Dios.

A mis hijos: Lupita y Gustavo

*A mis dos grandes amores
por ser cada uno un milagro
en mi vida y hacerme tan
feliz.*

A mi compañero

Roberto –Amor, porque tu
amor y apoyo me ha
impulsado a nuevos retos.
Gracias por formar parte del
milagro de nuestra familia.
y por creer en mi

AGRADECIMIENTOS

Al Dr, Manuel Uribe Alcocer quien me recibió a pesar de la adversidad y me enseñó con su ejemplo a creer de nuevo que existen personas de noble corazón. Pero además por todo el conocimiento que desinteresadamente me ha transmitido, por su sabiduría, infinita paciencia y por su apoyo incondicional en todo momento. Mi más profundo reconocimiento y admiración.

Al Dra. Consuelo Lorenzo Monterrubio por ser una gran investigadora, de gran calidad humana y entereza a quien respeto y admiro.

Al Dr. Abel Senties Granados que me aceptó en circunstancias extraordinarias, por su trayectoria y conocimientos. Mis más sincera admiración.

Al Dr. Píndaro Díaz Jaimes, quien me abrió las puertas al conocimiento, me brindó todo su apoyo incondicional, su amistad, comprensión, paciencia y por crear y mantener la unión y compañerismo.

Al Dr. Edson Sandoval Castellanos a quien desde que conocí ha mostrado gran entereza, espíritu de superación, capacidad y por su amistad. Un ejemplo a seguir.

A la Dra. Reyna Fierro Pastrana quien creyó en mi y me brindó su apoyo luchando con gran entereza hasta el final. Mi eterna gratitud y reconocimiento.

A mis amigos de Laboratorio: Lulú, por tu comprensión, amistad y solidaridad, a Alma por su amistad y alegría, a Eva por ser tan tierna, a Uriel (Comando) por tu gran energía y ganas de vivir, a Edson por esa chispa y fortaleza, a Fer porque a cada cana nos hacías reír, a Emilio, porque con el chalequito nos brindaste mucha alegría A todos ustedes mi agradecimiento por su enorme corazón, vivencias, solidaridad y apoyo en los momentos más difíciles de mi vida.

Al personal académico del Laboratorio de Ictiología del Instituto de Biología de la UNAM, por su invaluable apoyo para la identificación de los ejemplares.

A todos aquellos de que alguna manera contribuyeron a la culminación de esta tesis.

RESUMEN

Se analizaron cinco especies representativas de los bagres marinos de la familia Ariidae procedentes de ambas costas de México, tanto del Pacífico como del Atlántico, mediante el uso de 21 loci aloenzimáticos (correspondiente a 16 enzimas) para profundizar en la filogenia de este grupo. De los 21 loci resueltos, 20 fueron polimórficos en *Cathorops aguadulce* (95.2%), 3 en *Cathorops fuerthii* (14.3%), 14 en *Ariopsis felis* (66.6%), 15 en *Ariopsis guatemalensis* (71.4%) y 11 en *Bagre marinus* (52.3%). El nivel inferior de variabilidad genética fue encontrada en *Ariopsis guatemalensis* con heterocigosis media observada (H_o) de 0.007, mientras que la variabilidad mayor se presentó en *Ariopsis felis* ($H_o = 0.086$). Los niveles de divergencia interespecífica estimados de los datos electroforéticos mostraron una clara separación entre los géneros *Cathorops*, *Bagre* y *Ariopsis*. Se hace una propuesta filogenética utilizando el método Neighbor Joining para agrupar las especies de acuerdo a las distancias genéticas de Reynolds *et al.* (1983) que mostró que las dos especies del género *Ariopsis*, se agrupan y que con *Bagre marinus* forman un nodo claramente separado de las especies del género *Cathorops*. El soporte de las ramas obtenido por la técnica de bootstrapping (con 5,000 réplicas) fue de 93.18% para la rama de *Ariopsis felis* con *Ariopsis guatemalensis*, y de 68.72% para las especies de *Cathorops*, respaldando la hipótesis de que el género *Ariopsis* forma un nodo estrechamente relacionado filogenéticamente con *Bagre marinus*, mientras que el género *Cathorops* está claramente separado del anterior.

Palabras clave: Ariidae, bagres, electroforesis, filogenética, aloenzimas.

ABSTRACT

We analyzed five representative species of marine catfish Ariidae family from both coasts of México (Pacific and Atlantic), through of the analysis, of the variability in 21 alloenzymatic loci to further the phylogeny of this group. Of the 21 loci resolved, 20 were polymorphic in *Cathorops aguadulce* (95.2%), 3 in *Cathorops fuerthii* (14.3%), 14 in *Ariopsis felis* (66.6%), 15 in *Ariopsis guatemalensis* (71.4%) and 11 in *Bagre marinus* (52.3%). The lower level of variability was found in *Ariopsis guatemalensis* with mean heterozygosity observed (H_o) of 0.007, while the greatest variability occurred in *Ariopsis felis* ($H_o=0.086$). The levels of interspecific divergence estimated from electrophoretic data showed a clear separation between the genus *Cathorops*, *Bagre* and *Ariopsis*. A proposal phylogenetic is made, using Neighbor Joining method for grouping species according to the genetic distances of Reynolds et al. (1983), showed that two species of *Ariopsis* are grouped and with *Bagre marinus* node form a clearly separate from the genus *Cathorops*. Support for the branches obtained by bootstrapping was of 93.18% for the branch of *Ariopsis felis* with *Ariopsis guatemalensis*, and 68.72% for *Cathorops* species, supporting the hypothesis that the genus *Ariopsis* forms a node close to *Bagre marinus*, while genus *Cathorops* is clearly separated from the latter.

Keywords: Ariidae, catfish, electrophoresis, phylogenetic, alozymes.

INTRODUCCIÓN.

Los bagres pertenecientes a la familia Ariidae (Bleeker, 1862), son peces de hábitos tanto marinos como estuarinos, con una amplia distribución en aguas tropicales y subtropicales de los océanos Atlántico, Índico y Pacífico. El grupo incluye al menos 150 especies válidas (el término válidas en taxonomía se refiere a grupos originalmente descritos). Betancur (2009a), menciona que son validados por estudios morfométricos previos pero que son incongruentes con las filogenias moleculares), las cuales habitan en aguas marinas de la plataforma continental, lagunas costeras y estuarios (Betancur et al., 2007; Marceniuk y Menezes, 2007). Adicionalmente, algunos ariidos se encuentran restringidos a ambientes estuarinos aunque se desconoce si dicha, condición implica primitivismo a invasión secundaria (Betancur, 2003, 2009a).

En el mundo son reconocidas dos subfamilias de bagres marinos, la Ariinae, que incluye cerca del 97% de la diversidad de ariidos y los Galeichthyinae (Acero y Betancur, 2007). Con tres especies extintas en el sur de África (*Galeichthys* sp., *G. ater*, *G. feliceps*) y una en el Pacífico peruano (*G. peruvianus*) (Betancur, 2009a).

Betancur (2009a), menciona que es posible considerar unas 20 especies para el Pacífico oriental (PO) y cerca de 30 para el Atlántico occidental (AO), aunque estos valores pueden estar subestimados. Lo anterior debido a la existencia de complejos de especies, dada su limitada capacidad de dispersión en los ambientes marinos como consecuencia de sus hábitos reproductivos (por ej. incubación oral) y por la aparente similitud morfológica entre especies no necesariamente relacionadas.

Una de las características más importantes de los bagres de la familia Ariidae es que son peces incubadores orales que están restringidos a las plataformas continentales, por lo que constituyen un grupo que es modelo biogeográfico para estudiar la distribución de peces marinos con reducida capacidad de dispersión (Betancur, 2003).

La distribución circuntropical de los ariidos en las plataformas continentales y su limitada dispersión hacia el océano abierto hace probable que hayan surgido antes de la separación final de Gondwana, que ocurrió al menos hace unos 84 millones de años (m.a) (Lundberg, 1993).

En el Pacífico Nororiental solo dos géneros de ariinos neotropicales *Ariopsis* y *Bagre*, se encuentran en la costa oriental de los Estados Unidos y México.

La riqueza de especies de ariinos en las provincias mexicanas y en el Mar de Cortés en el Pacífico Oriental es relativamente baja (con once especies de un total de 18) (Fig. 1). La mayor diversidad de esta subfamilia ocurre en: (1) la provincia Caribe Sur-Norte del Brasil, entre el Golfo de Urabá y la boca del río Amazonas, en el Atlántico Occidental; y (2) en la provincia Panámica, entre El Salvador y Ecuador, en el Pacífico Oriental (Acero, 2002; Robertson y Allen, 2002). Dado que estas dos provincias estuvieron unidas hasta hace sólo 3.2 millones de años, antes del cierre final del Istmo de Panamá en el Plioceno, sería posible pensar que compartiesen un elevado número de géneros. Esta teoría del trazo transístmico ofrece una explicación vicariante para la estrecha relación entre la fauna marina a cada lado del Continente Americano. Debido a que existen gran cantidad de géneros de ariidos distribuidos en

el PO y AO, se esperaría entonces, que algunos de estos estén implicados en eventos recientes de especiación transistmica (Betancur, 2003).



Figura 1. Mapa que muestra las especies de bagres de la Familia Ariidae que se localizan en las Costas del Mar de Cortés y Pacífico Mexicano, así como las del Golfo de México y Mar Caribe.

La familia ariidae es de gran importancia ecológica y económica en los ecosistemas costeros, por su diversidad, distribución y abundancia.

En el Continente Americano este grupo ha sido una de las fuentes más importantes en las pesquerías artesanales en la Laguna de Términos, Campeche, Camp., donde se puede encontrar *Ariopsis felis* (Linnaeus, 1766), (sinónimo *Aruis felis*), *Cathorops aguadulce* (Meek, 1904), (sinónimo *Arius melanopus*) (Lara-Domínguez et al., 1981), no solo en la actualidad (Kailola y Bussing, 1995; Acero, 2002) sino también para las culturas pre-colombinas (Cooke, 1993; Cooke y Ranere,

1999). En México la producción pesquera reportada en 2009 fue de 5,039 toneladas de peso desembarcado, lo que representa un volumen en peso vivo de 5,186 toneladas para consumo humano directo. Se ubica en el lugar número 31 dentro de la lista de participación de las principales especies con respecto al valor total de la producción pesquera nacional, lo que implica el 0.44% con un valor de \$75,179.00 pesos anuales.

ANTECEDENTES

La familia Ariidae (Bleeker, 1862) está formada principalmente por bagres de hábitos marinos y algunos de hábitos estuarinos, con una amplia distribución en aguas tropicales. Castro-Aguirre et al. (1999), consideran que la familia Ariidae es un complejo taxonómico que comprende 14 géneros y cerca de 120 especies, algunas de difícil identificación por su similitud morfológica. Por su parte, Betancur (2003), afirma que al menos existen 150 especies. Por esta razón, la taxonomía de los Ariidae no ha sido del todo clara en la definición de géneros y especies, principalmente en los del Atlántico (Wheeler y Baddockwaya, 1981; Higuchi, 1982), lo cual ha originado la frecuente aparición y persistencia de sinónimos (e.g. Meek, 1904; Regan, 1906-1908; Reséndez-Medina, 1983; Mayden et al., 1992; Fuentes-Mata et al., 1989; Kobelkowsky y Castillo-Rivera, 1995, Betancur, 2009b). Marceniuk y Menezes (2007), consideran que las dificultades en el reconocimiento de la identidad de especies y taxa monofiléticos son debidas principalmente a la amplia distribución geográfica del grupo y sobre todo a la similitud en la morfología externa de sus representantes y la carencia de series adecuadas de especímenes en colecciones de museos.

Castro-Aguirre et al. (1999), y Kobelkowsky y Castillo-Rivera (1995), aceptan el criterio geográfico de Taylor y Menezes (1978), en cuanto al reconocimiento del género *Ariopsis* Gill para agrupar a las diferentes especies que existen en el Atlántico hacia el norte del Ecuador y en cuanto a restringir el género *Arius* Valenciennes (1840) para aquéllas que se localizan en el hemisferio sur. Una de las especies

estudiadas en este trabajo *Cathorops aguadulce*, fue por largo tiempo considerada como *Arius melanopus*, especie identificada originalmente por Günther (1864) en América Central y registrada primero en las aguas mexicanas por Regan (1906-1908). Reséndez-Medina (1983), le asignó el nombre de *Arius aguadulce*, basado en la comunicación personal del Dr. Robert Miller de que el *Arius melanopus* no se encuentra en México y que las poblaciones del río Papaloapan estaban formalmente asignadas a un grupo correspondiente a los descritos por Meek (1904), como *Galeichthys aguadulce*. El nombre *Arius aguadulce* fue usado por Mayden (1992), y por Mayden et al. (1992). Por otro lado y de acuerdo con las claves de identificación de Taylor y Menezes (1978), Fuentes-Mata et al (1989), lo han considerado como *Cathorops aguadulce*, mientras que Kobelkowsky y Castillo-Rivera (1995) lo consideran como *Cathorops melanopus*. Sin embargo, Castro-Aguirre et al. (1999), mencionan que las especies que conforman al grupo de los *Cathorops*, no se encuentran adecuadamente definidas, por tanto su ubicación dentro del género y su correcta posición taxonómica deberán esperar una revisión completa del grupo. Adicionalmente mencionan que la especie *Cathorops aguadulce* ha sido confundida con *Cathorops melanopus*, sobre todo en el sur del Golfo de México debido a que se localiza en diferentes ambientes mixohalinos, *C. aguadulce* es la especie que tiene menor tolerancia hacia valores superiores a 15 ‰ (partes por mil) de salinidad, por lo cual se restringe a los ambientes dulceacuícolas y oligohalinos, mientras que *C. melanopus* habita áreas con salinidad más variable, por lo que se le puede encontrar en condiciones limnéticas, oligohalinas hasta eurihalinas o mayores (45‰ o más); sin embargo, el conocimiento de su halinotolerancia puede proporcionar una idea de su

ubicación ecótica en forma aproximada. Por su origen *C. aguadulce* podría considerarse como un elemento del componente marino eurihalino, aunque actualmente se encuentra restringida a ambientes dulceacuícolas y que, en términos evolutivos, se podría suponer que se encuentra en etapas iniciales de constituirse en una especie vicaria de México.

Ariopsis felis, fue originalmente descrita por Linnaeus como *Silirus felis* (1766), nombre que fue conservado hasta que Evermann y Goldsborough (1902), basados en el estudio morfológico de una muestra de Yucatán, lo designaron *Galeichthys felis*. Regan (1906-1908), lo consideró *Galeichthys guentheri*, y Taylor y Menezes (1978), basados en sus características morfológicas, en el número de placas dentarias y su distribución geográfica la consideraron como *Ariopsis felis*. En este estudio se utilizará este nombre.

Los estudios morfométricos han contribuido a profundizar en la sistemática de las especies de esta familia. Kobelkowsky y Castillo-Rivera (1995), examinaron el número de dientes faríngeos y longitud intestinal, en *Cathorops melanopus*, *Ariopsis felis* y *Bagre marinus*, quienes encontraron diferencias que permiten su identificación, detectando que aumenta gradualmente, reconociendo una secuencia de las especies en el siguiente orden: *Cathorops melanopus* (un par), *Ariopsis felis* (dos pares) y *Bagre marinus* (3 pares). En la vejiga natatoria, detectaron que el número de tabiques secundarios aumenta gradualmente en esta misma secuencia. Mientras que número y tamaño de las branquiespinas disminuye. Las diferencias de los resultados obtenidos permitieron que se lograra la separación de los tres géneros.

Estudios recientes en el ámbito de la morfometría de algunos peces ariidos mostró claras evidencias de monofilia en el grupo (Betancur 2003, Betancur et al., 2004, Acero y Betancur (2007).

Estudios basados en las secuencias de un fragmento de 2,922 pares de bases del genoma mitocondrial (citocromo b, ATP sintetasa 8 y 6, 12S y 16S) y 978 pb de un fragmento nuclear del gen activador de la recombinación 2 (rag2), proporcionaron las bases para proponer una hipótesis filogenética robusta de este grupo a través de los principios de máxima parsimonia (Betancur, 2003).

Betancur (2007), menciona que la monofilia de los ariidos ha sido bien soportada en el terreno morfométrico y molecular y que estudios recientes usando datos anatómicos y moleculares sugieren que los Ariidos es un grupo hermano de la familia Malagasy Archariidae. Desde el punto biogeográfico, los bagres marinos son solo de la familia siluriformes distribuidos en todos los continentes en las regiones tropicales y templadas. Se encuentran en tres principales provincias biogeográficas: el Nuevo mundo, Oeste y Sur de África y el Oeste-Indo Pacífico (divido en Madagascar, sureste de India Asia y Papúa Nueva Guinea-Australia). Están restringidos en las placas continentales, no solamente como adultos, por su conducta no pelágica, pero también en estados iniciales debido a sus hábitos reproductivos (incubadores orales). Esta incapacidad para dispersarse a través las aguas oceánicas sugiere que la diversificación ancestral de los ariidos fue dirigida por eventos de las placas tectónicas. Aunque se requiere un taxón más completo para proveer una hipótesis filogenética y biogeográfica comprensiva pero Betancur et al.,

2007 infieren escenarios que podrían explicar los patrones de distribución de los clados mayores recuperados.

Durante el Cretácico y Paleoceno, el Mar de Tethys fue la ruta marina tropical dominante que conectaba el océano Atlántico con el Índico. Muchos grupos marinos actualmente distribuidos a lo ancho del mundo han sido hipotetizados para representar relictos de Tethys (Betancur *et al.*, 2007)

La distribución de los ariinos modernos, predominantemente circuntropicales, comprenden un grupo de cerca del 97% de la diversidad de ariidos, pudiendo ser resultado de una diversificación ancestral a través del Mar de Tethys, antes del cierre final entre el inicio y mitad del Mioceno (Betancur, 2007).

Betancur *et al.* (2007), reporta que la carencia de resolución o nodos pobremente soportados entre linajes de ariinos basales, sugiere que eventos de diversificación inicial pudieron haberse efectuado en periodos relativamente cortos. Esto puede explicar por qué las topologías obtenidas, no podían soportar la monofilia de los ariinos del nuevo Mundo. Con la excepción de unos pocos registros puntuales, los ariinos están ausentes en el Mar Mediterráneo, los remanentes del Mar de Tethys. Esto probablemente debido a la crisis de salinidad del Mar Mediterráneo (5-6 millones de años), el cual causó la extirpación local de varios taxa marinos.

Betancur (2003), menciona que se destaca el poder de resolución que ofrecen los marcadores mitocondriales codificantes de proteínas que empleó, como *cyt b* y ATPasa 8/6 para proveer hipótesis de relaciones al interior de la familia Ariidae. La señal filogenética de dichos loci fue potente para muchos casos a nivel familiar, subfamiliar, genérico y específico. Betancur (2003), argumenta que esto se explica

por la elevada cantidad de caracteres informativos del conjunto de datos combinado (38%) y por la aparente baja saturación de las transiciones totales. A pesar de la no linealidad entre transiciones en tercera posición y divergencias corregidas fue mayor. La inclusión adicional de marcadores ribosomales en la evidencia mitocondrial total, aumentó en cierta medida la señal filogenética, ya que se revelaron nodos con mayor soporte. Sin embargo, se mantuvieron varios clados con bajo soporte y se resolvieron otros nodos débiles que podrían estar explicando falsas politomías moleculares (Slowinski, 2001)

Betancur (2009 a, b), reportó nuevas filogenias moleculares de los ariidos del Nuevo Mundo y galeichthinos con la finalidad de cubrir un amplio espectro de taxas de diferentes provincias biogeográficas en donde obtuvo datos moleculares de otras 60 especies adicionales a las 63 previamente examinadas y propuso una filogenia más amplia de los taxas comprendidos en la subfamilia de los ariidos, proporcionando un recurso para futuros estudios comparativos y clasificaciones a través de la comparación de secuencias mitocondriales (citocromo b, ATP sintetasa 8 y 6, 12S y 16S ~3 kb) y de un marcador nuclear (*rag2*, ~1 kb) de especímenes representativos de diversas provincias biogeográficas que abarcan una amplia área de distribución de los bagres de este grupo.

Betancur (2009b), también reportó datos moleculares de otras especies para profundizar en la filogenia de los Ariinae e inferir escenarios históricos y biogeográficos en la evolución de este grupo. Los conflictos en las diferentes hipótesis filogenéticas también han tenido implicaciones en la clasificación, y aún

cuando tienen importancia económica, la taxonomía de los ariidos ha sido por mucho tiempo caótica.

Avise et al. (1987), analizaron dos distintas especies de bagres marinos que habitan en el Atlántico y norte de las costas del Golfo de México, en el sureste de los Estados Unidos, *Bagre marinus* y *Arius felis*. *Bagre marinus* es común en el norte de Carolina a Panamá. Ambas especies tienen historias de vida similares (descritas en detalle por Muncy y Wingo, 1983) y son incubadores orales. El desove se realiza en aguas superficiales o poco profundas durante los meses de primavera y verano. La incubación continúa por un periodo total de entre 8 a 11 semanas. Al término de este periodo emergen los juveniles de 6 a 8 cm de longitud que gradualmente van incorporándose a los hábitos y tipo de alimentación de los adultos escarbando el fondo. En virtud de que la fase pelágica está ausente, la dispersión y potencial flujo genético, son determinados por el movimiento de juveniles y adultos. Los bagres marinos son fuertes y activos nadadores con una tendencia estacional a moverse a aguas profundas en los meses fríos (Mucy y Wingo, 1983); sin embargo, el movimiento lateral a lo largo de la costa no ha sido documentado. Avise et al. (1987), registraron 1,700 sitios de restricción empleando mtDNA (DNA mitocondrial), obtuvieron 11 genotipos mtDNA entre 60 bagres *A. felis*. Un promedio de 57 fragmentos de restricción por individuo fueron ensayados, encontrando longitudes de aproximadamente 16.6 kilobases para *Arius felis*. Este estimado está dentro del rango de tamaños de mtDNA reportados para vertebrados y otros animales superiores. Para bagre, no hay evidencia de diferencias de tamaño de mtDNA a gran escala entre individuos o por heteroplasmia (existencia de distintos tipos de DNA

mitocondrial presentes en la misma célula) dentro de individuos (Bermingham et al., 1986). El análisis de cluster obtenido reveló que los clones siete, ocho, nueve y once son reconocidos como un ensamblaje distinto medio o clado, definido por el patrón *XbaI*"D", soportado por el 81% del nivel por el criterio de bootstrapping. No hubo otros ensamblajes dentro de *A. felis* que fueran similarmente soportados a un nivel mayor a 80%. Para *B. marinus* que fue muestreado mucho menos intensivamente, pero se obtuvieron cuatro mtDNA genotipos entre doce individuos colectados de las costas del Atlántico y del Golfo, el genotipo más común se presentó en siete individuos; sin embargo, dos pares de genotipos formaron diferentes cluster en el fenograma UPGMA con un soporte del 93% de nivel de confianza por análisis de bootstrapping. En contraste con la menor diferenciación entre genotipos dentro ya sea *A. felis* o *B. marinus*, el mtDNA de estas dos especies es muy distinto ($p= 0.130$). Las moléculas de mtDNA de *A. felis* y *B. marinus* muestran limitada secuencia de divergencia. Todos los estimados de secuencias de divergencia intraespecífica fueron menores al 1% y la mayoría de las diferencias genotípicas involucra solamente uno a tres cambios en los sitios de restricción. La distancia genética entre este par de especies es de 0.13. Brown et al. (1979), sugirió que en mamíferos el mtDNA diverge a una tasa inicial del 2% por millón de años y que tasas similares pueden ser aplicadas en otros animales superiores (Vawter y Brown, 1986). Si tales tasas son aplicadas a estos valores de divergencia en peces, entonces se esperaría que la separación de *A. felis* de *B. marinus* dataría de 6.5 millones de años. No obstante los bagres marinos muestran contrastantes patrones de diferenciación

geográfica en el sureste de los Estados Unidos, con respecto a la distribución de especies y la variación intraespecífica de mtDNA (Avisé et al., 1987)

Avisé et al. (1987) mencionan que *A. felis* y *B. marinus* están ampliamente distribuidos a lo largo de las costas del Atlántico y Golfo. Encontraron que las frecuencias genotípicas de los sitios de restricción estudiados no cambiaron significativamente. Además que tanto genotipos comunes como raros (cuando están presentes en dos o más individuos) se encuentran geográficamente distribuidos. Y que el mayor agrupamiento filogenético de los genotipos detectados dentro de cada una de las especies, estuvieron presentes en frecuencias similares tanto en los ejemplares del Atlántico, como del Golfo.

En cuanto a la importancia de este grupo, muchos bagres son de gran valor comercial debido a su gran talla, abundancia en ciertas localidades, durabilidad y calidad de su carne. Se capturan con una gran variedad de artes y generalmente se comercializan en fresco, ahumado o escabeche (Kailola y Bussing, 1995). En México básicamente se comercializa fresco o congelado (Anuario Estadístico, 2009), pero se prepara en diversos platillos como caldo, tamal y hasta canapés.

Del total desembarcado 2,744 toneladas corresponden al litoral del Pacífico, cuyos estados productores son: Sonora, Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y Chiapas; y 1,158 toneladas para las costas del Golfo de México y el Caribe, siendo Tamaulipas, Veracruz, Tabasco, Campeche, Yucatán y Quintana Roo los estados productores. Adicionalmente se reportaron 1,136 toneladas para las entidades que no tienen litoral (Anuario Estadístico, 2009). Por lo que respecta al peso vivo, 2,839 toneladas corresponden al litoral del Pacífico, 1,198

toneladas para el Golfo de México y el Caribe, mientras que 1,150 toneladas para las áreas en donde no hay litoral, cuyo destino es para consumo humano directo. Dentro de las especies que se reportan en las pesquerías del litoral del Pacífico Mexicano están nueve especies, entre la que destaca *Ariopsis guatemalensis*, que se encuentra asociada a los robalos (Carta Nacional Pesquera, 2010). De las pesquerías del Golfo de México y Mar Caribe, solamente encontramos a dos especies *Ariopsis felis* y *Bagre marinus*.

Es de destacar que en ambos casos, la pesca del Pacífico Mexicano, como del Golfo del México son consideradas pesca ribereña compuesta de una diversidad específica tan amplia que comprende desde los recursos asociados a la línea de costa y ambientes lagunares, estuarinos, e incluso visitantes ocasionales a las aguas continentales (ríos); hasta las comunidades de peces marinos asociados a fondos someros o profundos de tipo rocoso o arrecifal y fondos suaves, arenosos, arcillosos o fangosos en la columna de agua desde la costa hasta el borde de la plataforma continental externa, cerca de 200 metros de profundidad (Carta Nacional Pesquera, 2010).

A pesar de la importancia económica y alimentaria que representan algunas especies de bagres en nuestro país, la clasificación taxonómica a nivel específico de muchos ariidos no ha sido resuelta debido a su relativa homogeneidad morfológica (Betancur, 2003).

En México, los bagres marinos representan un recurso pesquero para consumo humano, por lo que es importante conocer y esclarecer el estatus de este grupo, sobre todo para evaluar el stock de bagre (*Ariopsis felis*), en Tamaulipas y

Veracruz y el stock de bagre bandera (*Bagre marinus*) en Tabasco, Campeche y Veracruz, para regular esta actividad económico-productiva, ya que se reporta que la pesquería de éste último se encuentra en su máximo aprovechamiento sustentable en el Golfo de México, y que en los estados de Tabasco y Campeche ya se encuentra en deterioro para el *Bagre marinus* (Carta Nacional Pesquera, 2010). Además de ser un grupo de peces interesantes para estudiar, por sus hábitos reproductivos (incubadores bucales), hábitats (marinos, estuarinos y de agua dulce), distribución en ambas costas de México, pero con reducidas capacidades de dispersión, similitudes morfológicas y por una historia evolutiva antigua.

Para la captura de *Ariopsis felis* y *Bagre marinus* se emplean embarcaciones de 7 a 8.2 metros con motor fuera de borda, utilizando básicamente palangre de fondo de 300 a 1,500 anzuelos de tipo noruego para su captura (Carta Nacional Pesquera, 2010). Al parecer se desconocen los datos de pesquerías de las especies de *Cathorops aguadulce* y *Cathorops fuerthii*, probablemente porque representen pesquería artesanales muy locales.

Taxonomía

La taxonomía de las cinco especies de bagres marinos analizados en el presente trabajo: *Ariopsis felis*, *Ariopsis guatemalensis*, *Cathorops aguadulce*, *Cathorops fuerthii* y *Bagre marinus* es la siguiente (Castro-Aguirre et al., 1999):

Phylum Chordata
Subphylum Vertebrata

Superclase	Gnathostomata
Clase	Actinopterygii
Superorden	Ostariophysi
Orden	Siluriformes
Suborden	Siluroidei
Familia	Ariidae
Género	<i>Ariopsis</i>
Especies	<i>Ariopsis felis</i> <i>Ariopsis guatemalensis</i>
Género	<i>Bagre</i>
Especie	<i>Bagre marinus</i>
Género	<i>Cathorops</i>
Especies	<i>Cathorops aguadulce</i> <i>Cathorops fuerthii</i>

Diagnosis de la familia Ariidae. Son peces de talla mediana a grande (25 a 100 centímetros), de cuerpo alargado y robusto. Su cabeza es de cónica a redondeada y achatada; la boca es de terminal a inferior; los dientes son finos, cuneiformes, cónicos y aguzados, o bien granulares; los dientes de las mandíbulas están dispuestos en bandas anchas o estrechas; los dientes del paladar, cuando están presentes, están agrupados en placas pequeñas o grandes (que pueden estar reducidas en los machos durante el periodo de incubación); el hueso paraesfenoides también puede llevar dientes. Los ojos por lo general libres, raramente están cubiertos por la piel; poseen orificios nasales anteriores y posteriores muy juntos a cada lado del hocico; el posterior más o menos cubierto por un pliegue cutáneo; 2, 4 o 6 barbillones en torno a la boca; un par maxilar, uno mandibular (ausente en los

individuos del género *Bagre*) y uno mentoniano. Las membranas branquióstegas están unidas y adheridas al istmo anteriormente, su borde posterior está libre o adherido al istmo, por lo cual las aberturas branquiales varían de amplias a restringidas, según las especies; de 5 a 7 radios branquióstegos. El dorso de la cabeza está parcialmente cubierto por un escudo óseo claramente visible a través de la piel en la mayoría de las especies, aunque escondido bajo un grueso tejido muscular cutáneo en otras; el escudo puede ser liso, rugoso, estriado o granuloso, y su región posterior (proceso supra-occipital) se extiende posteriormente hasta la placa predorsal (o nugal) en la mayor parte de las especies; a menudo existe un surco dorsal mediano o fontanela entre los orificios nasales y el proceso supra-occipital. El número total de branquiespinas en el primer arco varía de 9 a más de 50; las branquiespinas siempre están presentes a lo largo del borde posterior del tercer y del cuarto par de arcos branquiales, y en algunos casos, también de los 2 primeros arcos (Kailola y Bussing, 1995).

La aleta dorsal está situada por delante del punto medio del cuerpo, con una espina larga y aserrada, precedida por otra muy corta y ancha (a menudo en forma de escudo) y seguida por 7 radios ramificados. La aleta adiposa siempre está presente por encima de la anal y esta tiene de 14 a 33 radios. Las aletas pectorales se encuentran en posición baja, con una espina larga y aserrada y con 8 a 13 radios ramificados; las aletas pélvicas no tienen espinas y poseen 6 radios ramificados, y el radio interno se encuentra a menudo modificado en las hembras sexualmente maduras; la aleta caudal se encuentra profundamente ahorquillada, con 15 radios principales, de los cuales 13 son ramificados (la fórmula radial es: 1, 6 + 7, 1). El

cuerpo es desnudo, con la línea lateral que termina en la base de la caudal, ya sea encorvándose hacia arriba o bifurcándose. La vejiga natatoria es generalmente ovalada y sacciforme, pero en algunas especies está fuertemente achatada y en otras está dividida en una cámara anterior y otra posterior (Kailola y Bussing, 1995).

Los dos tercios superiores del cuerpo varían del pardo oscuro o negrozco a café o azul claro, muchas veces con reflejos azulados, verdosos, violeta o cobrizos, raramente con manchas o una franja lateral plateada; parte baja del cuerpo más clara, amarilla, crema, blanca o plateada, frecuentemente con finas puntuaciones pardas. Las aletas son amarillas-opacas, a menudo con bordes oscuros o manchas en la región proximal, especialmente la superficie dorsal de las aletas pares. Los barbillones varían de marrón oscuro a blanco; el peritoneo y la cavidad bucofaríngea son ocasionalmente oscuros o negros (Kailola y Bussing, 1995).

Los bagres viven en aguas marinas, salobres y dulces de las regiones tropicales y templadas del mundo. La mayoría de las especies están confinadas en áreas marinas costeras, pero unas pocas se encuentran en aguas dulces de ríos y lagos. Son abundantes en áreas de manglares y grandes estuarios de río de aguas turbias. Su dieta alimentaria varía desde omnívora a muy especializada y los ejemplares de gran talla a menudo consumen exclusivamente grandes crustáceos y teleósteos. Los bagres de cola ahorquillada tienen un modo de reproducción muy especial; las hembras depositan un número reducido de grandes óvulos (hasta 2 cm de diámetro) que, después de la fecundación, son incubados por el macho dentro de la cavidad bucal hasta el momento de la eclosión y reabsorción del saco vitelino (Kailola y Bussing, 1995).

Diagnosis de las cinco especies de bagres de la familia Ariidae estudiados.

Ariopsis felis (Linnaeus, 1766).

Referencia principal: Robins, C.R. y G.C. Ray. 1986. (Ref. 7251).

Otros nombres científicos en uso. (Froese, R. y D. Pauly. 2010).

Sinónimo	Autor
<i>Ariopsis felis</i>	(Linnaeus, 1766)
<i>Arius felis</i>	(Linnaeus, 1766)
<i>Arius milberti</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1840)
<i>Galeichthys felis</i>	(Linnaeus, 1766)
<i>Galeichthys milberti</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1840)
<i>Hexanemichthys felis</i>	(Linnaeus, 1766)
<i>Silurus felis</i>	(Linnaeus, 1766)

Caracteres distintivos de la especie (Taylor y Menezes, 1978). Cabeza redondeada, ligeramente aplanada, boca redondeada transversalmente, boca inferior, 3 pares de barbillones (1 maxilar y 2 mentonianos) alrededor de la boca. Los barbillones maxilares alcanzan justo la aleta pectoral, escudo en la cabeza muy visible, muy rugoso, extendiéndose anteriormente al lado opuesto de los ojos, el proceso supra-occipital ancho en la base, angosto y truncado posteriormente con una ligera quilla media; placa predorsal en forma de media luna y rugosa; una larga fontanela continua hacia atrás, llegando casi al proceso occipital (Fig. 2a); dientes palatinos viliformes o granulares en dos pares de parches, el parche anterior

pequeño contiguo con uno largo; alrededor de dos posteriores elípticos y separados ampliamente uno de otro; unas pocas branquiespinas en la parte posterior del primer arco branquial, principalmente confinados en la parte superior del borde; número total de branquiespinas del primer arco branquial de 13 a 16. Aletas dorsal y pectoral fuertemente aserradas, espina eréctil; una bien desarrollada aleta adiposa presente, rayos suaves en aleta pectoral, usualmente 10 (Fig. 2b y 2c).

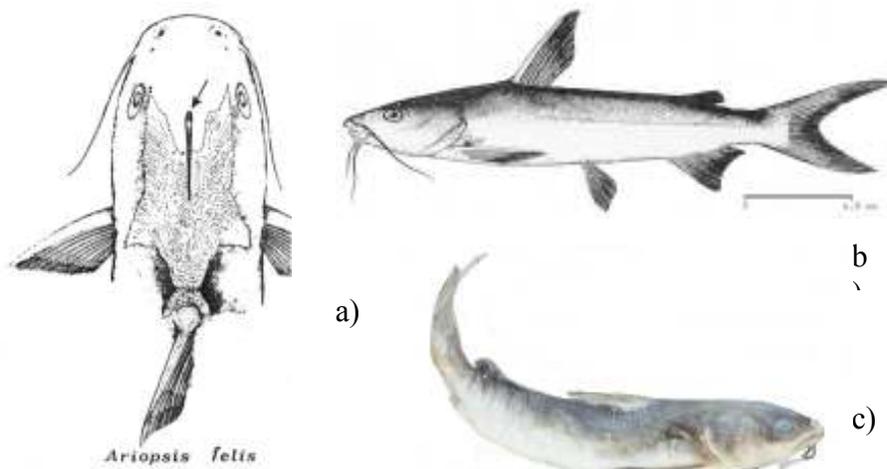


Figura 2. Caracteres distintivos. Dibujo y fotografía de un ejemplar de *Ariopsis felis* (Linnaeus). a) Forma de cabeza y placa, b) anatomía general. Tomado de Taylor y Menezes (1978) y c) fotografía de ejemplar fijado obtenido para este estudio.

Coloración. Café a café oscuro o azul oscuro en la parte superior, sombreado blanquecino en la parte inferior.

Tamaño. La talla máxima es de cerca de 35 centímetros (cm); común 25 cm.

Distribución geográfica. Costa Atlántica desde el Norte de Carolina a Florida, y en el Golfo de México a Yucatán. Encontrado en aguas turbias, sobre fondos fangosos, principalmente a lo largo de costas y en ríos y estuarios, ocasionalmente entra a aguas dulces (Castro-Aguirre et al., 1999), (Fig. 3).

Localidades mexicanas de registro: Ríos Bravo y Soto la Marina, y laguna Madre de Tamaulipas; lagunas de Tamiahua, Alvarado, Tampamachoco y Mandinga, Veracruz; ríos Papaloapan y Coatzacoalcos, Veracruz; lagunas de Chiltepec, la Machona y el Carmen, Tabasco; Emiliano Zapata, Tabasco; laguna de Términos y río Champotón, Campeche; Ciénegas de Progreso, Yucatán. (Castro-Aguirre et al., 1999).

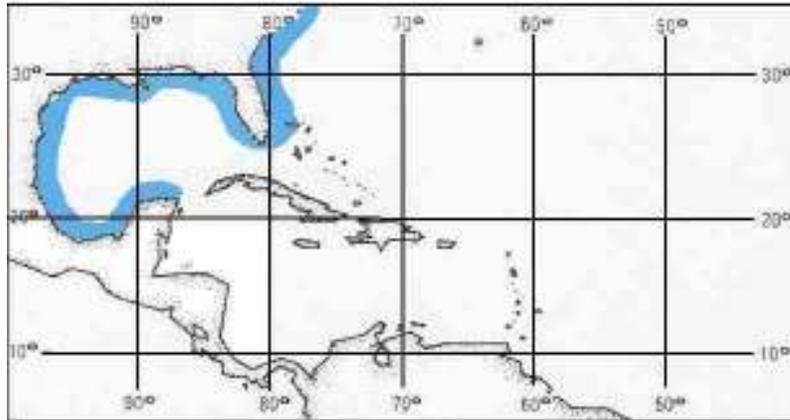


Figura 3. Distribución geográfica de *Ariopsis felis* (Linnaeus). La zona sombreada en azul indica el área de distribución

Habitat. Castro-Aguirre et al., 1999, mencionan que esta especie puede considerarse dentro del conjunto marino eurihalino. Así se le ha encontrado en lugares como el río Champotón, Campeche, que no presenta ninguna influencia marina y en la laguna Madre de Tamaulipas, que puede llegar a tener condiciones hipersalinas. Es uno de los bagres más abundantes en costas mexicanas y aunque existen pocos datos sobre su biología se conoce que tienen incubación oral y que los juveniles tienden a permanecer un tiempo más o menos largo en ambientes oligohalinos o limnéticos de los sistemas estuarino-lagunares. Los adultos de mayor tamaño y por ende de mayor edad permanecen en aguas de mayor salinidad. A partir de entonces se dirigen hacia la zona nerítica adyacente, donde se localizan sobre fondos fangosos o arenosos y frecuentemente se convierten en depredadores de especies de mayor interés comercial como los camarones. Sería de gran importancia emprender el estudio de su autoecología en relación con la dinámica poblacional de esos crustáceos, pues sin duda los bagres aunque omnívoros, muestran preferencia sobre dichos macroinvertebrados.

Captura, principales áreas de pesca y utilización. Esta especie es capturada principalmente por arrastre de fondo por medio de redes de arrastre o por líneas de ganchos (Taylor y Menezes, 1978).

Ariopsis guatemalensis (Günther, 1864).

Referencia principal: Kailola, P.J. y W.A. Bussing. 1995. (Ref. 9271)

Otros nombres científicos en uso. (Froese, R. y D. Pauly. 2010).

Sinónimo	Autor
<i>Ariopsis guatemalensis</i>	(Günther, 1864)
<i>Arius caeruleus</i>	(Günther, 1864)
<i>Galeichthys azureus</i>	(Jordan, 1895)
<i>Galeichthys caeruleus</i>	(Günther, 1864)
<i>Hexanematichthys caeruleus</i>	(Günther, 1864)
<i>Hexanematichthys guatemalensis</i>	(Günther, 1864)
<i>Sciades guatemalensis</i>	(Günther, 1864)
<i>Tachisurus caeruleus</i>	(Günther, 1864)
<i>Tachisurus guatemalensis</i>	(Günther, 1864)

Caracteres distintivos de la especie (Kailola y Bussing, 1995). Cuerpo moderadamente alargado y robusto (Fig. 4a y 4b). Cabeza larga y achatada, su longitud comprende entre 3.2 a 3.8 veces la longitud estándar. Hocico ampliamente redondeado; con boca moderadamente amplia, subterminal; ojo comprendido de 5 a 9 veces en la longitud de la cabeza, y de 2.5 a 4 veces en el espacio interorbitario carnosos. Escudo cefálico ancho y densamente granuloso, la zona granulosa extendida en forma de dos anchas placas oblongas por encima de los ojos; espacio interorbitario plano; surco dorsal mediano corto, lanceolado, moderadamente profundo hacia atrás, poco notorio en los adultos, su borde anterior está muy por delante del proceso supraoccipital (Fig. 4b). Éste último es de forma triangular, con el

ápice truncado, bordes laterales rectos y una quilla mediana baja; placa predorsal estrecha y semilunar. Dientes mandibulares viliformes, los del paladar algo cónicos, dispuestos en cuatro grupos: dos placas vomerinas ovales apenas separadas en la línea media y contiguas a dos placas laterales ovales alargadas, sólo ligeramente más grandes. Los barbillones maxilares se extienden hasta el borde posterior de la cabeza o el extremo del proceso humeral (juveniles), pero son bastante más cortos en los adultos. Número total de branquiespinas en el primer arco branquial 6 ó 7 + 11 a 14; borde posterior de los 2 primeros arcos sin branquiespinas. Base de la aleta adiposa 3/4 (o subigual) de aquélla de la dorsal, y situada por encima del punto medio de la anal; aleta anal con 17 a 20 radios blandos; aletas pectorales con 1 espina y 10 a 11 radios; la espina robusta, su borde interno moderada a fuertemente aserrado.

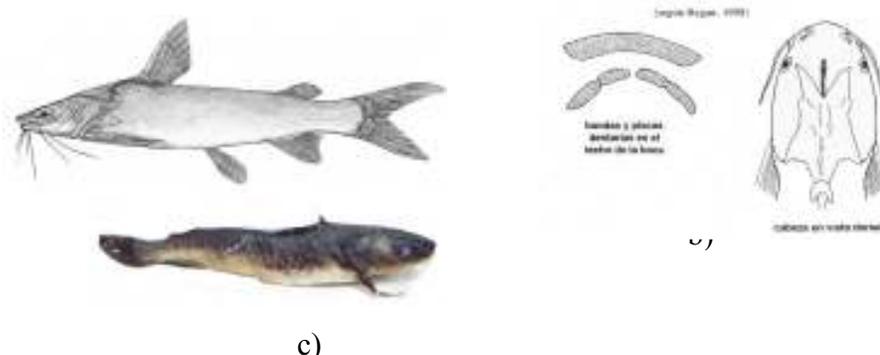


Figura 4. Caracteres distintivos. Dibujo y fotografía de un ejemplar de *Ariopsis guatemalensis* (Günther). a) Anatomía general, b) forma de cabeza y placa. Tomado de Kailola y Bussing (1995), y c) fotografía de ejemplar fijado obtenido para este estudio.

Coloración. Dorso negro-azulado a negro, vientre blanco a plateado; flancos verde violeta iridiscente. Aletas oscuras, a excepción de la superficie dorsal de las pectorales y pélvicas y del lóbulo distal de la anal y caudal, que son pardo oscuros o

negros; barbillones maxilares negros dorsalmente y blancos ventralmente (Kailola y Bussing, 1995).

Tamaño. La talla máxima es de 37 cm de longitud total (Kailola y Bussing, 1995).

Distribución geográfica. En el Pacífico oriental desde el Golfo de California y Mazatlán, Sinaloa, México, hasta Guatemala y Panamá (Castro-Aguirre et al., 1999), (Fig. 5).

Localidades continentales de registro en México: Desembocadura del río Colorado y Laguna de San Juan, Sonora; Río Presidio y lagunas de Huizache-Caimanero, Sinaloa; Laguna Agua Brava, Nayarit; estuario del río Balsas, Michoacán; lagunas de Coyuca y Tres Palos, Apozahualco, Chautengo, Tecomate, Mitla, Nuxco, Cuajo y Postosí, Guerrero; lagunas Inferior, Superior, Oriental y Occidental y río Ostuta, Oaxaca; Mar Muerto, Chiapas (Castro-Aguirre et al., 1999).

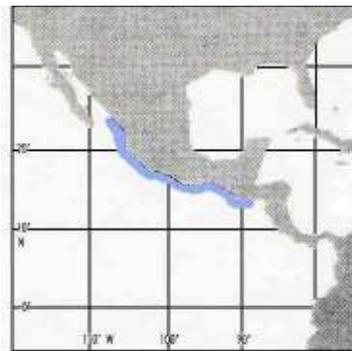


Figura 5. Distribución geográfica de *Ariopsis guatemalensis* (Günther). La zona sombreada en azul indica el área de distribución.

Hábitat. Esta especie se podría catalogar dentro del componente marino eurihalino, aunque su hábitat preferencial son los ambientes de tipo mixohalino dentro de las lagunas costeras y estuarios. En la zona nerítica adyacente se ha detectado como un

activo depredador de otros organismos de importancia comercial, como el camarón; no obstante, gran parte de su autoecología se desconoce, aunque Yáñez-Arancibia et al., (1976) y Warburton (1978a), proporcionaron alguna información sobre estos aspectos en las poblaciones que frecuentan las lagunas costeras con bocas efímeras de Guerrero y de las lagunas Huizache-Caimanero (Castro-Aguirre et al., 1999).

Captura, principales áreas de pesca y utilización. Su interés como objeto de pesca potencial o de cultivo, tal como lo sugirieron Berdegué (1956), Yáñez-Arancibia et al (1976) y Warburton (1978.), es incongruente con la realidad, ya que ésta, como otras especies de bagres estuarino lagunares, son consideradas por los pescadores como una auténtica plaga por su gran abundancia, que impide la realización adecuada de las operaciones de pesca. Aunado a ello, sus hábitos omnívoros los capacita para alimentarse de todo tipo de ingestas, incluyendo excremento humano y de ganado, así como desperdicios de toda índole, que son frecuentes en las inmediaciones de los sistemas de ambientes mixohalinos. Con todo, e independientemente del potencial pesquero o piscícola que dichos autores les atribuyeron, su importancia se manifiesta por el valor ecológico que tienen; es decir, como consumidores eurípagos en las cadenas tróficas de esos sistemas, que se traduce en alta depredación de camarón y estadios juveniles de peces de valor comercial, como robalo y pargo, que incursionan hacia las localidades mencionadas (Castro-Aguirre et al., 1999).

Bagre marinus (Mitchill, 1815).

Referencia principal: Robins, C.R. y G.C. Ray. 1986. (Ref. 7251)

Otros nombres científicos en uso. (Froese, R. y D. Pauly. 2010).

Sinónimo	Autor
<i>Aelurichthys longispinis</i>	(Günter, 1864)
<i>Bagre marina</i>	(Mitchill, 1815)
<i>Felichthys marinus</i>	(Mitchill, 1815)
<i>Galeichthys bajiensis</i>	(Castelnau, 1855)
<i>Galeichthys blochii</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1840)
<i>Galeichthys parrae</i>	(Cuvier y Valenciennes, 1840)
<i>Silurus marinus</i>	(Mitchill, 1815)

Caracteres distintivos de la especie (Kailola y Bussing, 1995). Cabeza arqueada, ligeramente deprimida, nariz redondeada transversalmente, boca ligeramente inferior; dos pares de barbillones alrededor de la boca, uno mentoniano y el otro maxilar; los barbillones maxilares son filamentosos y son tan largos que alcanzan la parte filamentosas de las aletas pectoral y dorsal, parecidos a listones, pero los barbillones maxilares no alcanzan la aleta anal; el escudo cefálico ligeramente oscurecido; el proceso supra-occipital relativamente estrecho, rematando en una punta, levemente dirigido hasta toparse con la placa predorsal en forma de media luna; dientes en el paladar en cuatro parches formando un arco transversal, cada parche del mismo largo y ancho. Aletas dorsal y pectorales con una espina aserrada

eréctil; presenta aleta adiposa bien desarrollada; aleta anal corta con 22 a 28 rayos (Fig. 6 a y 6b).

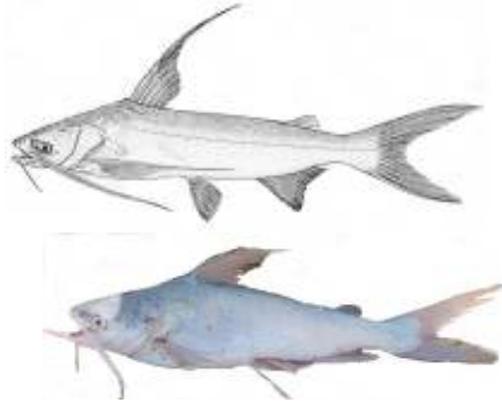


Figura 6. Caracteres distintivos. Dibujo y fotografía de *Bagre marinus* (Mitchill). a) Anatomía general. Tomado de Taylor y Menezes (1978) y b) fotografía de ejemplar fijado obtenido para este estudio.

Coloración. Gris azulado a café oscuro en la parte superior y blanquecino en la parte inferior.

Tamaño. Se ha reportado que puede alcanzar hasta los 100 cm, pero lo común es de 50 cm.

Distribución geográfica. En el Atlántico occidental desde Cabo Cod (Massachusetts), Estados Unidos de Norteamérica hasta Bahía, Brasil (Castro-Aguirre et al., 1999), (Fig.7).

Localidades mexicanas de registro. Laguna Madre de Tamaulipas; Lagunas de Tamiahua, Tampamachoco, Mandinga, Alvarado y Sontecomapan, Veracruz; estuario del río Tuxpan, Veracruz; lagunas El Carmen-Machona-Redonda, Tabasco; Laguna de Términos, Campeche; río Champotón, Campeche (a 18 km. del mar);

Ciénegas cercanas a Progreso, Yucatán; Bahía de Chetumal, Quintana Roo (Castro-Aguirre *et al.*, 1999).

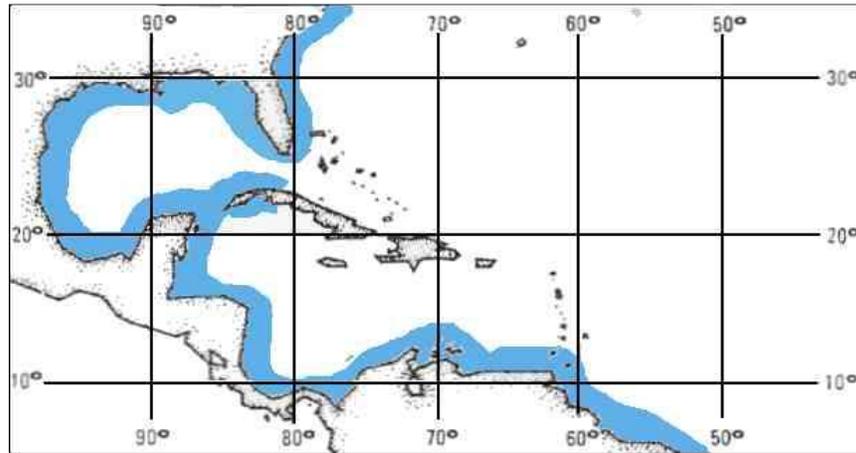


Figura 7. Distribución geográfica de *Bagre marinus* (Mitchill). La zona sombreada en azul, indica el área de distribución.

Hábitat. Esta especie pertenece al conjunto marino eurihalino, ya que se han capturado ejemplares en ambientes con salinidades ente 3.7 a 37.4‰ (partes por mil). Es muy común dentro de estuarios, lagunas costeras, aunque también es componente importante de la fauna de acompañamiento de camarón de la zona nerítica (Castro-Aguirre *et al.*, 1999).

Captura, principales áreas de pesca y utilización. Esta especie es capturada principalmente por arrastre de fondo por medio de redes de arrastre o por líneas de ganchos (Taylor y Menezes, 1978).

Se consume fresco de manera ocasional (Taylor y Menezes, 1978).

Cathorops aguadulce (Meek, 1904).

Referencia principal: Marceniuk, A.P. y R. Betancur-R. 2008. (Ref. 75004)

Otros nombres científicos en uso. (Froese, R. y D. Pauly. 2010).

Sinónimo	Autor
<i>Arius aguadulce</i>	(Meek, 1904)
<i>Cathorops aguadulce</i>	(Meek, 1904)
<i>Galeichthys aguadulce</i>	(Meek, 1904)

Caracteres distintivos de la especie. La boca es ventral, tiene una posición subterminal y no es protractil. Está bordeada por un par de tentáculos maxilares y dos pares de tentáculos mentales. Los tentáculos (barbillones) maxilares están soportados por los reducidos huesos maxilares, los tentáculos mentales tienen una base cartilaginosa en la musculatura intramandibular. Los dientes son por lo general setiformes y se emplazan en bandas continuas sobre los huesos premaxilares y dentarios; en el paladar se encuentra un par de placas dentarias, con dientes palatinos de tipo molariformes (Fig. 8 a 8d). Las branquiespinas se encuentran en ambos bordes de los arcos branquiales 1-4 y en el borde anterior del arco 5. Su tamaño decrece gradualmente del 1º al último arco. Presenta 17 branquiespinas en el 1er arco branquial, mientras que en el 2º arco presenta solo 14 (Kobelkowsky y Castillo Rivera, 1995).

El diámetro ocular en ejemplares de 180 a 200 milímetros (mm) es seis veces mayor en comparación a la longitud cefálica. La espina de la aleta dorsal es 1.8

veces mayor que la longitud cefálica y subigual a la espina de los pectorales, cuyo borde es fuertemente aserrado (Álvarez del Villar, 1970).

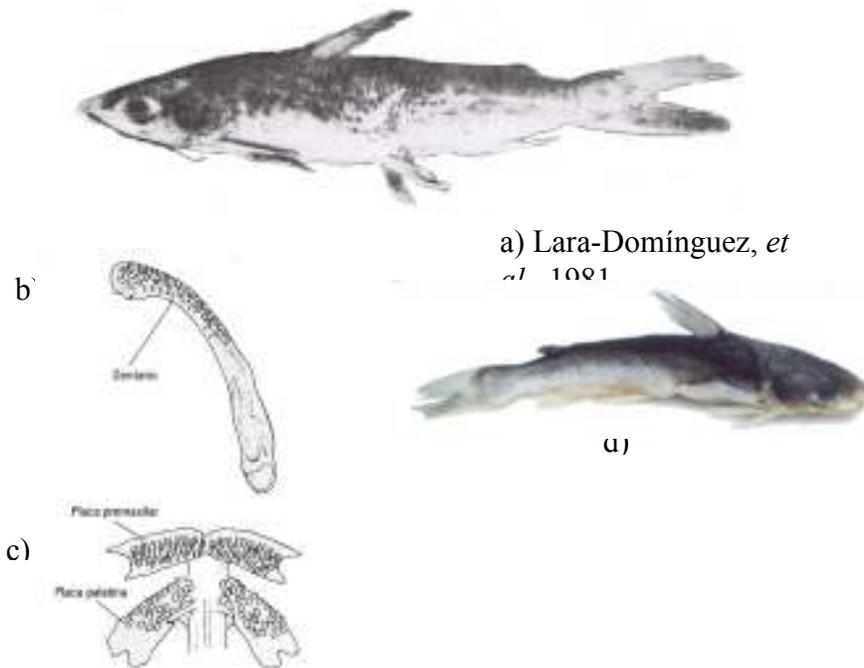


Figura 8. Caracteres distintivos. Dibujos y fotografía de *Cathorops aguadulce* (Meek). a) Fotografía de *Cathorops aguadulce*, b) Dientes y c) Placa palatina. Tomado de Lara-Domínguez, et al. (1981), y d) fotografía de ejemplar fijado obtenido para este estudio.

Coloración. Dorso café claro, vientre blanco a plateado.

Distribución geográfica. En el Atlántico occidental desde la cuenca del río Papaloapan, Veracruz, México, hasta la cuenca del río Polochic, Guatemala (Castro-Aguirre et al., 1999), (Fig. 9).

Localidades mexicanas de registro. Lagunas de Tamiahua, Tampamachoco, Mandinga, Alvarado y Sontecomapan, Veracruz; ríos Tuxpan, Papaloapan y Coatzacoalcos, Veracruz; lagunas del Carmen y Machona, Tabasco; Río Champotón y Laguna de Términos, Campeche; Río Lacantún y Laguna Colorada, Chiapas. (Castro-Aguirre., 1999).



Figura 9. Distribución geográfica de *Cathorops aguadulce* (Meek). La zona sombreada en azul indica el área de distribución

Hábitat. Esta especie ha sido confundida con *Cathorops melanopus* en diversos ambientes mixohalinos, sobre todo del sur del Golfo de México; sin embargo, el conocimiento de su tolerancia a la salinidad (halinotolerancia) puede proporcionar

una idea aproximada de su ubicación ecológica y requerimientos biológicos (ubicación ecótica). De hecho, casi todas sus referencias, dentro de las zonas estuarino-lagunares con un gran aporte de aguas fluviales y limnéticas, como de la laguna de Términos y áreas aledañas, podrían corresponder a *C. aguadulce* la cual, aunque eurihalina se localiza preferentemente en áreas de muy baja o nula salinidad. Esto fue reconocido por Miller (1976), pero ignorado por autores subsecuentes. Por su origen podría incluirse en el componente marino eurihalino, pero por su comportamiento y requerimientos ecológicos, se le clasificaría dentro del componente periférico (especies dulceacuícolas cuya afinidad con grupos marinos es muy acentuada) de Myers (1940 y 1963), aunque actualmente restringida a los ambientes dulceacuícolas. En términos evolutivos, podría suponerse que se encuentra en etapas iniciales de constituirse una especie vicaria en el sentido de Myers (*loc. cit*) (Castro-Aguirre et al., 1999).

Captura, principales áreas de pesca y utilización. Presenta una alta frecuencia de pesca (Lara-Domínguez et al., 1981).

Cathorops fuerthii (Steindachner, 1877)

Referencia principal: Kailola, P.J. y W.A. Bussing. 1995. (Ref. 9271)

Otros nombres científicos en uso. (Froese, R. y D. Pauly. 2010).

Sinónimo	Autor
<i>Arius fuerthii</i>	(Steindachner, 1877)
<i>Cathorops fuerthii</i>	(Steindachner, 1877)
<i>Galeichthys fuerthii</i>	(Steindachner, 1877)
<i>Tachisurus fuerthii</i>	(Steindachner, 1877)
<i>Tachisurus evermanni</i>	(Gilbert y Starks, 1904)
<i>Tachisurus fuerthii</i>	(Steindachner, 1877)

Caracteres distintivos de la especie (Kailola y Bussing, 1995).

Cuerpo moderadamente robusto: Cabeza sólo levemente más ancha que alta, estrechándose anteriormente, y comprendida de 3.3 a 3.9 veces en la longitud estándar; hocico angosto, truncado o levemente redondeado; boca pequeña, subterminal; labios moderadamente carnosos y delgados, crenulados; paladar y arcos branquiales con cojinetes y flecos carnosos poco prominentes; ojo comprendido de 4.6 a 8 veces en la longitud de la cabeza, y de 3 a 4 veces en el espacio interorbitario carnosos. Escudo cefálico fino a moderadamente granuloso, y con crestas que se extienden anteriormente por encima del ojo y hasta el hocico; a la lateral del etmoides levemente prominente por delante del ojo; proceso supraoccipital

corto y triangular, su quilla baja y redondeada, bordes laterales cóncavos o rectos, y el ápice truncado o redondeado; placa predorsal angosta; surco dorsal mediano estrecho, interrumpido, presente en el hocico y por delante del proceso supraoccipital, a veces escondido bajo la piel en, y por delante de, la región interorbitaria. Aberturas branquiales restringidas, las membranas forman pliegues bajos a través del istmo o confluyen en su línea media. Dientes premaxilares finos y agudos, dispuestos en una banda continua cuya anchura es 5 a 9 veces mayor que su longitud; dientes mandibulares similares a los premaxilares, a excepción de la serie interna cuyos dientes son molariformes; dientes vomerinos ausentes; dientes del paladar cónicos y romos, dispuestos en dos placas grandes, subovales, apenas separadas. Los barbillones maxilares alcanzan hasta las aletas pectorales (Fig. 10a y 10b). Número total de branquiespinas en el primer arco branquial: 4 a 7 + 10 a 12; todos los arcos llevan branquiespinas en su borde posterior. Pedúnculo caudal 1.8 a 2.3 veces más largo que alto. Base de la aleta adiposa corta, situada por encima de los 2/3 de la anal; aleta anal con 19 a 22 (raramente 23) radios; aletas pectorales con 1 espina y 10 u 11 radios, borde interno de la espina finamente aserrado; lóbulos de la caudal romos, anchos y cortos.

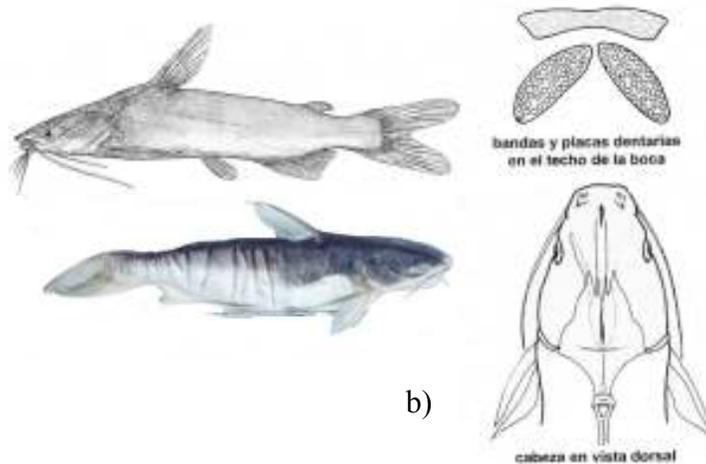


Figura 10. Caracteres distintivos. Dibujos y fotografía de *Cathorops fuerthii* (Steindachner). a) Anatomía general, y b) placas dentarias y placa dorsal. Tomado de Kailola y Bussing (1995) y c) fotografía de ejemplar fijado obtenido para este estudio.

Coloración. Dorso azul o marrón claro a oscuro con reflejos iridiscentes, vientre claro; aletas oscuras, verdosas; aletas pares de color grisáceo uniforme; barbillones grisáceos (Kailola y Bussing, 1995).

Tamaño. La talla máxima que alcanza es de 28 cm de longitud estándar (Kailola y Bussing, 1995).

Distribución geográfica. Desde el Golfo de California a Perú (Castro-Aguirre *et al.*, 1999), (Fig. 11).

Localidades mexicanas de registro. Laguna de San Juan y Río Ahomé, Sonora; Lagunas Huizache-Caimanero, Sinaloa; Laguna Agua Brava, Nayarit; Laguna de

Chautengo, Guerrero; Lagunas Superior, Inferior, Oriental y Occidental, Oaxaca; Mar Muerto, Chiapas (Castro-Aguirre *et al.*, 1999).

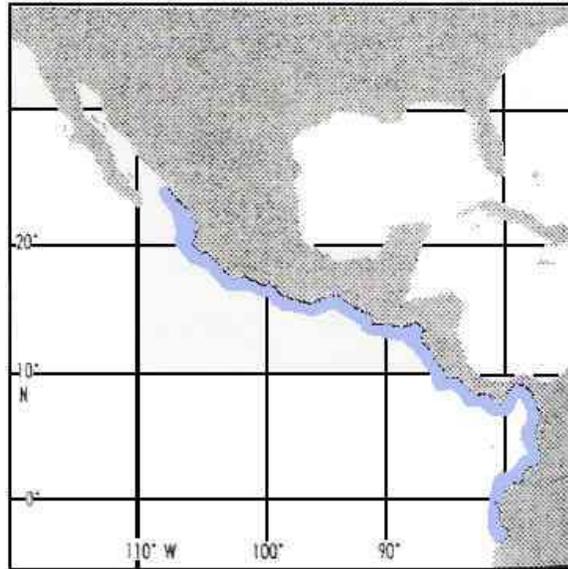


Figura 11. Distribución geográfica de *Cathorops fuerthii* (Steindachner). La zona sombreada en azul indica el área de distribución.

Hábitat. Muy común y hasta cierto punto abundante en lagunas costeras de tipo mesohalino hasta hipersalino, tales como las mencionadas anteriormente. Parece ser poco frecuente en la zona nerítica adyacente, lo cual se ha documentado en diversos estudios sobre la fauna asociada a la pesca de camarón. Debido a sus hábitos y comportamiento podría clasificarse dentro del componente marino eurihalino (Castro-Aguirre *et al.*, 1999).

Captura, principales áreas de pesca y utilización. Capturado con líneas y anzuelos, no hay datos estadísticos de su captura. Comercializado fresco (Kailola y Bussing, 1995).

Estudios para estimar filogenias.

La identificación de subconjuntos de una especie (*stocks*) de peces ha sido durante mucho tiempo campo fértil de trabajo para los morfólogos. Grandes cantidades de datos han sido y continúan siendo colectados de muchas especies de peces de importancia comercial, pero desde que en 1960 surgieron avances metodológicos muy importantes en campo de la biología molecular (Ayala, 1976, Nei y Koehn, 1983), el uso de caracteres moleculares en la biología pesquera se ha incrementado exponencialmente (Ryman y Utter, 1987).

Dada la gran cantidad de estudios moleculares en peces, el mejor recurso para los morfólogos es también continuar el estudio de la variabilidad morfológica, para poder establecer si existen interrelaciones de los caracteres morfológicos con los moleculares. No obstante, un considerable número de debates ha surgido sobre si las características morfométricas o las moleculares son inherentemente la mejor fuente de información para la estimación de filogenias (Patterson, 1987). Algunos autores han argumentado que los caracteres moleculares brindan una señal muy débil (por ej. Kluge, 1983), mientras que otros han sostenido que los caracteres morfológicos son propensos a ser engañosos ya que piensan que no son informativos en los análisis (por ej., Frelin y Vuilleumier, 1979; Sibley y Ahlquist, 1987). Sin embargo, las aloenzimas se han usado para detectar especies crípticas y

para recobrar filogenias de especies morfológicamente similares (Moritz y Hillis, 1996). En general, se puede decir que ninguno de los dos conjuntos de datos (morfológicos o moleculares) es mejor o peor que el otro, y estudios que incorporen a ambos darán mejores descripciones e interrelaciones de la diversidad biológica que los que se enfoquen sólo en uno de los dos tipos de caracteres (Moritz y Hillis, 1996). Según Moritz y Hillis (1996), el problema que el sistemático debe afrontar, no es cuál de los dos tipos de caracteres es mejor, sino más bien, que las preguntas más relevantes para la realización de estudios de sistemática son 1) si los caracteres examinados muestran suficiente variación para responder las preguntas planteadas, 2) si los caracteres tienen una clara e independiente base genética, y 3) si los datos colectados pueden ser analizados mediante una metodología que posibilite el comparar y combinar hipótesis filogenéticas derivadas de ella.

Goyenechea y Contreras-Ramos (2007), mencionan que algunos morfólogos critican a quienes hacen filogenias sólo de tipo molecular con el argumento de que ellos desconocen a los organismos con los que trabajan y no los podrían identificar en la naturaleza, pues el conocimiento biológico de los grupos es un punto de referencia para sustentar los resultados de un análisis molecular. Al paso de los años, el uso de los caracteres moleculares ha ido en aumento y en la actualidad su aplicación es muy frecuente. En última instancia, ambos tipos de datos generan hipótesis independientes e igualmente válidas, por lo que la supuesta controversia está condenada al olvido.

Los primeros estudios morfométricos en bagres fueron realizados por Day (1877, 1889), quien propuso un esquema filogenético de 23 especies de bagres

mediante el empleo de características merísticas y morfométricas en la aleta anal, y utilizó la longitud relativa de la cabeza y el diámetro del ojo como caracteres diagnósticos, combinados con la forma y tamaño de las bandas dentarias en el paladar. Weber y Beaufort (1913), también utilizaron estos patrones de dentición, junto con la forma del proceso occipital para separar las especies de este género. Smith (1945), consideró los patrones de dentición como uno de los caracteres taxonómicos más importantes: “el carácter más importante para la separación de especies son los dientes”. Chandy (1954), elaboró una clave para la identificación de especies del género *Arius* presentes en las costas de la India basada principalmente en los patrones de dentición en el paladar. Ictiólogos posteriores también han empleado esta característica (Munro, 1955; Smith, 1962; Wongratana y Bathia, 1974; Misra, 1976). Taylor y Menezes (1978) adoptaron la longitud de la fontanela de la cabeza, y la forma del escudo cefálico para separar las especies del género *Ariopsis* del Oeste Central del Atlántico; mientras que Kobelkowsky y Castillo-Rivera (1995) emplearon la dentición mandibular y palatina, así como el aparato branquial de los bagres del Golfo de México

Parece ser que para la separación de varias especies de *Ariopsis*, el patrón de los parches dentarios del paladar ineludiblemente deben permanecer. No obstante, puede ser indicado que mientras el contorno básico, el número y posición de los parches permanezca constante, el tamaño, número y naturaleza de cada diente varía grandemente y se altera considerablemente con la edad y crecimiento.

El estudio de los caracteres taxonómicos tradicionalmente empleados en combinación con caracteres o marcadores moleculares han resultado en una

herramienta útil para elucidar problemas taxonómicos (Awise, 1994). Moyle y Cech (1988) han establecido que el uso de metodologías electroforéticas en la identificación del patrón de proteínas en especies de peces, proporciona caracteres bien definidos por la presencia-ausencia de electromorfos y su posición en un gel para examinar la variación genética en el nivel inter-específico.

Cariotipos de diversas especies de esta familia han sido estudiados para buscar indicios de sus relaciones filogenéticas. No obstante, el análisis de la evolución cromosómica reflejada en el número y fórmulas cromosómicas han mostrado una marcada estabilidad cariotípica que no ofrecen utilidad para inferencias filogenéticas para este grupo (Le Grande, 1980; Rishi et al., 1983; Fitzsimmons et al., 1988; García-Molina y Uribe-Alcocer, 1989; Gomes et al., 1990; Gomes et al., 1992; Gomes et al., 1994; Uribe-Alcocer y Díaz-Jaimes, 2000). Otros estudios de caracteres genéticos basados en electroforesis de proteínas han sido altamente efectivos para detectar la variabilidad genética y para evaluar las relaciones interespecíficas entre los diferentes grupos de peces (Awise, 1994; Ruiz-Carús y Uribe-Alcocer, 2003), incluyendo especies crípticas (Lima et al., 2005).

El propósito de este trabajo es evaluar la variabilidad genética, así como las relaciones filogenéticas por medio del análisis electroforéticos de 21 loci aloenzimáticos de tres especies de bagres de la familia Ariidae presentes en las costas del Golfo de México, *Ariopsis felis* (Linnaeus, 1766), *Bagre marinus* (Mitchill, 1815) y *Cathorops agudulce* (Meek, 1904) y de dos especies del Pacífico Mexicano, *Cathorops fuerthii* (Steindachner, 1877) y *Ariopsis guatemalensis* (Günther, 1864).

OBJETIVOS.

Objetivo general:

Analizar la variabilidad genética y filogenética en las cinco especies de bagres marinos de la familia Ariidae presentes en las costas de México.

Objetivos particulares:

1. Estimar la variabilidad genética de las cinco especies de bagres pertenecientes a la familia Ariidae por medio del análisis de 21 loci aloenzimáticos.
2. Determinar la presencia de divergencia genética entre las cinco especies de bagres, así como sus relaciones en términos de identidad y distancia genéticas.
3. Evaluar las relaciones filogenéticas existentes de las diferentes especies del estudio.

MATERIAL Y MÉTODOS.

A. Colecta de organismos

Los organismos estudiados fueron obtenidos a través de los pescadores, empleando las artes de pesca locales de los sitios de abundancia de las especies, comprendiendo localidades en el Golfo de México y el Pacífico Mexicano (Fig. 12 y Tabla 1). Un ejemplar de la Familia Heptepartidae, *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864), fue empleado como elemento para enraizar el árbol resultante. A cada uno de los ejemplares de las especies estudiadas se les practicó el análisis molecular. Este último consistente del análisis aloenzimático en tejido hepático y muscular.



Figura 12. Localidades de colecta de las cinco especies de bagres de la familia Ariidae analizadas.

Tabla 1. Especies colectadas, localidad / fecha de colecta y número de ejemplares de cada localidad.

Costas del Pacífico Mexicano:

Especie	Localidad/Fecha de colecta	No. ejemplares
<i>Cathorops fuerthii</i>	Tapo "El Botadero", Mpio de Walamo, Sin./Marzo-1998.	11
<i>Ariopsis guatemalensis</i>	Laguna de 3 Palos, Gro./ Julio-1997	16
<i>Ariopsis guatemalensis</i>	Tapo "El Botadero", Mpio. de Walamo, Sin./Marzo/1998.	19
<i>Ariopsis guatemalensis</i>	Laguna de 3 Palos, Gro. /Octubre-1998.	44
Subtotal		90

Costas del Golfo de México:

Especie	Localidad/Fecha de colecta	No. ejemplares
<i>Ariopsis felis</i>	Estación 29*,56* y 56B*/Agosto-1997.	40
<i>Bagre marinus</i>	Estación 56* y 56B*/Agosto -1997	11
<i>Cathorops aguadulce</i>	Laguna de Alvarado, Ver. /Julio-1997.	6
<i>Cathorops aguadulce</i>	Laguna de Alvarado, Ver. /Mayo- 1998.	50
<i>Cathorops aguadulce</i>	Sontecomapan./ Ver. /Mayo- 1998.	8
<i>Cathorops aguadulce</i>	La Antigua, Ver./Mayo-1998	13
<i>Cathorops aguadulce</i>	La Mancha, Ver./Mayo- 1998	3
Subtotal		131
TOTAL		221

* NOTA: Estas estaciones pertenecen al viaje de crucero oceanográfico denominado "Impacto I" efectuado del 11 al 17 de agosto de 1997 a bordo del Buque Oceanográfico "Justo Sierra" de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), en la Sonda de Campeche cuyas coordenadas son: estación 29 posición inicial 18°57'07" 92° 24' .40", posición final 18°54'31" 92°26'.20"; estación 56 posición inicial 19°12'.627" 92°08'.857" posición final 19°12'.213" 92°09'.614" y estación 56B posición inicial 18°54'.38" 92°00'.537" posición final 18°55'.463" 92°01'.710".

B. Identificación de especies.

Los ejemplares del género *Ariopsis* fueron identificados de acuerdo a las claves taxonómicas de Castro-Aguirre (1978) y de Kailola y Bussing (1995). Mientras que para la identificación de los ejemplares del género *Cathorops*, de ambas costas mexicanas, fue conforme a las claves de Castro-Aguirre (1999) y Taylor y Menezes (1978).

Para la identificación de las especies y/o corroboración de su identidad se contó con la colaboración del personal académico del Laboratorio de Ictiología del Instituto de Biología de la UNAM.

C. Análisis Molecular - Análisis de aloenzimas

Electroforesis horizontal en gel de almidón

a) Preparación de muestras.- Se obtuvieron pequeños trozos de hígado y de tejido muscular de cada uno de los ejemplares, que se colocaron en tubos criogénicos (NUNC) previamente rotulados y se congelaron en nitrógeno líquido para su transportación al laboratorio. La extracción de las enzimas se llevó al cabo mediante maceración manual con un pistilo de acero y punta de teflón en 750 μ l de solución homogenizadora elaborada con agua desionizada, trizma base y NADP a pH 7.0 para obtener el extracto crudo. Cada extracto fue adsorbido en pequeñas tiras de papel filtro Whatman No. 3 (10 mm. x 2 mm.) para su corrimiento electroforético.

b) Electroforesis en gel de almidón.- Los corrimientos electroforéticos se realizaron en geles de almidón colocados en cámaras de electroforesis horizontales preparados con diferentes sistemas amortiguadores (Tabla 2) a una concentración del 10.5 % (peso/volumen) y enfriados antes de insertar la mecha de papel filtro humedecida con el extracto del tejido, colocando 30 muestras por gel, En el primer carril se colocó una mecha con una solución colorante conteniendo azul de bromofenol como indicador de corrimiento. La electroforesis se efectuó en frío, en el interior de un refrigerador y en la parte superior del gel se colocó un molde con hielo picado para evitar la desnaturalización de las aloenzimas por calentamiento. Las soluciones amortiguadoras que proporcionaron la mejor resolución en todos los loci son mostradas en la Tabla 2.

c) Tinción histoquímica.- Cuando el colorante llega al final del extremo opuesto se da por concluido el corrimiento, por lo que cada gel fue retirado de la cámara y con un cortador especial, el gel es rebanado, obteniendo entre seis o siete rebanadas de 1.5 mm. de grosor. Cada rebanada es colocada en una caja de plástico para realizar las tinciones, siguiendo los métodos histoquímicos de Selander et al. (1971) y Harris y Hopkinson (1976). Las rebanadas fueron incubadas a 37 °C durante 15 minutos o hasta lograr la definición de las bandas. Las enzimas registradas, junto con los sistemas amortiguadores, estructura y número de loci observados son mostrados en la Tabla 2.

Tabla 2. Lista de enzimas examinadas, número de clasificación de acuerdo a la International Union of Biochemistry (1984), estructura, sistema amortiguador con tiempos de corrimiento y voltaje/miliamperes (Selander et al. ,1971), empleado, número de loci y tejido elegido para analizar por su mayor actividad enzimática.

Enzima	No. E.C.	Estructura	Sistema amortiguador Duración-Horas Volts/mÅ	No. loci	Tejido
OXIDOREDUCTASAS					
Alcohol deshidrogenasa (ADH)	1.1.1.1	Dímero	Tris – Glicina 16 Horas 240/35	1	Hígado
Isocitrato deshidrogenasa (IDH)	1.1.1.42	Dímero	Tris – Malato 17 Horas 120/55	2	Hígado Músculo
Fosfogluconato deshidrogenasa (6PGD)	1.1.1.44	Dímero	Tris- Malato 17 Horas 120/55	1	Hígado
Lactato deshidrogenasa (LDH)	1.1.1.27	Tetramero	Tris – Malato 17 Horas 120/55	2	Hígado Músculo
Malato deshidrogenasa (MDH)	1.1.1.37	Dímero	Tris - Citrato I 16 Horas 240/35	2	Músculo
α -Glicerol fosfato deshidrogenasa (α -GPD)	1.1.1.8	Dímero	Tris – Malato 17 Horas 120/55	1	Hígado Músculo
Glutamato deshidrogenasa (GLUD)	1.4.1.3	Tetramero	Tris – Glicina 16 Horas 240/35	1	Hígado
PEPTIDASAS					
Leucil-glicil-glicina (LGG)	3.4.11.4	Monómero	Tris – Glicina 16 Horas 240/35	1	Hígado
L-leucil alanil (LA)	3.4.11.1	Monómero	Tris – Glicina 16 Horas 240/35	1	Hígado
L-fenil alanil- L-prolina (PAP)		Monómero	Tris – Glicina 16 Horas 240/35	1	Hígado
CINASA					
Adenilato cinasa (AK)	2.7.4.3	Monómero	Tris – Glicina 16 Horas	1	Hígado

				240/35		
TRANSFERASA						
Aspartato amino transferasa (AAT) O (GOT)	2.6.1.1	Dímero	Tris - Citrato I 16 Horas 240/35	2	Músculo	
DISMUTASA						
Superóxido dismutasa (SOD)	1.15.1.1	Dímero	Tris – Glicina 16 Horas 240/35	1	Hígado	
ISOMERASA						
Glucosa fosfato isomerasa (GPI)	5.3.1.9	Dímero	Tris – Glicina 16 Horas 240/35	2	Hígado	
ESTERASA						
Esterasa (EST)	3.1.1.1	Monómero o dímero	Tris - Citrato I 16 Horas 240/35	1	Músculo	
OTRAS ENZIMAS						
Enzima málica (ME)	1.1.1.40	Tetramero	Tris - Citrato I 16 Horas 240/35	1	Músculo	

d) Interpretación de los patrones de bandeo de los geles.- Cuando aparecieron las bandas, los geles fueron fijados con una solución de ácido acético, metanol y agua en una proporción de 5:5:1. y registrados mediante fotografías. La lectura de los geles se realizó considerando la estructura de la enzima (monomérica, dimérica o tetramérica), movilidad, número de loci y los alelos presentes en cada gel siguiendo los criterios descritos por Utter (1986). Adicionalmente, con la finalidad de tener una orientación del número de loci, número de alelos por locus y estructura de la enzima, se consultaron resultados de estudios realizados en especies afines o similares a las del presente estudio como el de Suzuky y Phan (1990b). La nomenclatura de los loci y sus alelos se realizó mediante los criterios descritos por Shaklee et al. (1989).

e) Análisis de datos.- Mediante el programa BIOSYS-1 (Swofford y Selander, 1989) se calcularon las frecuencias alélicas de cada locus, la variabilidad así como el porcentaje de loci polimórficos, considerando polimórficos los loci que tuvieran la frecuencia del alelo más común no excede el 0.95 Se comparó la heterocigocidad observada con la esperada bajo el equilibrio de Hardy-Weinberg, mediante una prueba de χ^2 con un 95% de confianza.

Los estimadores de divergencia poblacional propuestos por Weir y Cockerham (1984) de f (estimador de la variabilidad que existe dentro de una población), θ (estimador de la variabilidad que existe entre las poblaciones) y F (suma ponderada de los dos estimadores anteriores, homólogos a los estadísticos de Wright (1978), fueron utilizados porque a diferencia de estos últimos generan estimaciones que incluyen correcciones al sesgo atribuido al caso de loci múltiples, número de alelos por loci y toman en cuenta posibles diferencias en el tamaño entre las poblaciones a comparar. Se estimaron los intervalos de confianza (I.C) al 95 % para los estadísticos θ , f y F , mediante la generación de un proceso de simulación de 1,000 repeticiones, utilizando el método de bootstrapping. Para cada muestra, la media y la desviación estándar fueron obtenidas mediante la utilización del procedimiento de "jackknifing".

Para estimar la homogeneidad de las frecuencias alélicas entre las especies y determinar la presencia de diferenciación genética atribuida a diferencias en la distribución de los alelos entre muestras, se utilizó la prueba exacta de Raymond y Rousset (1955), utilizando una simulación de 5,000 combinaciones aleatorias de

las mismas frecuencias alélicas en las muestras analizadas. La diferenciación genética se cuantificó también con los estadísticos F de Weir y Cockerham (1984). El estadístico F_{IS} (coeficiente de consanguinidad) mide el déficit de heterocigotos, mientras que F_{ST} (índice de fijación) lo mide entre especies y F_{IT} (coeficiente de consanguinidad total) que calcula el déficit global de heterocigotos, con un I.C. del 95% (intervalo de confianza).

La identidad y la distancia genética entre las especies y poblaciones se calcularon siguiendo el procedimiento de Rogers (1972). Finalmente con el programa TFGA (Miller, 1997), se aplicó un remuestreo por Bootstrap (utilizando 1,000 repeticiones) de los mismos datos para estimar el soporte de las ramificaciones del árbol resultante por el método UPGMA (Felsenstein, 1985), a partir de las cuales se elaboró un dendograma, tanto para el análisis de las cinco especies, así como del análisis interespecífico e interpoblacional de *C. aguadulce* con *C. fuerthii*, con la finalidad de comparar las diferentes poblaciones muestreadas.

Adicionalmente, las similitudes genéticas e identidades entre especies fueron calculada siguiendo los procedimientos de Reynolds et al. (1983) y, con la finalidad de dar un mayor soporte a nivel filogenético, se empleó el método de Neighbor Joining del programa Phylip 3.67. Un remuestreo de la base de datos fue efectuada por medio de bootstrapping (con 5,000 repeticiones), obteniéndose un dendograma (árbol consenso) de las relaciones de las cinco especies estudiadas, con los soportes estadísticos indicados por la longitud de las ramas.

RESULTADOS

Variabilidad genética.

De los 21 loci resueltos, 20 fueron polimórficos en *C. aguadulce* (95.2%), 3 en *C. fuerthii* (14.3%), 14 en *A. felis* (66.6%), 15 en *A. guatemalensis* (71.4%) y 11 en *B. marinus* (52.3%), con un polimorfismo promedio para las cinco especies de 59.96%. Se detectó un locus monomórficos común para las cinco especies: el de la enzima ADH. En la Tabla 3 se muestran las frecuencias de los alelos de los 21 loci, así como las heterocigosis observadas y esperadas de acuerdo al equilibrio de Hardy-Weinberg para cada especie, así como el valor de ji cuadrada (X^2) y el valor de significancia de esta desviación.

Tabla 3. Frecuencias alélicas en 21 loci enzimáticos en cinco especies de bagres marinos; y el número de individuos empleados para el análisis (N). Se muestra la heterocigosis promedio observada (H_o) y esperada (H_e) de acuerdo al Equilibrio de Hardy-Weinberg de cada locus, ji cuadrada (X^2), que indica la desviación al Equilibrio de Hardy-Weinberg y p, que indica la significancia de esta desviación.

		Especies				
Locus	Alelos	<i>C. aguadulce</i>	<i>C. fuerthii</i>	<i>A.felis</i>	<i>A. guatemalensis</i>	<i>B. marinus</i>
LDH-1	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.788	1.000	1.000	1.000	1.000
	B	0.194	0.000	0.000	0.000	0.000
	C	0.019	0.000	0.000	0.000	0.000
	H_o	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000
	H_e	0.344	0.000	0.000	0.000	0.000
	X^2	112.19	-----	-----	-----	-----
	p	<0.0001	-----	-----	-----	-----
α -GPD	(N)	63	11	40	79	11
	A	0.889	0.182	0.975	0.962	1.000
	B	0.095	0.818	0.025	0.038	0.000
	C	0.016	0.000	0.000	0.000	0.000
	H_o	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Sistemática molecular de cinco especies de bagres de la familia Ariidae de México.

	<i>He</i>	0.202	0.312	0.049	0.074	0.000
	X^2	126.00	11.00	40.00	79.00	-----
	<i>p</i>	<0.0001	0.0009	<0.0001	< 0.0001	-----
GLUD	(N)	80	11	38	79	11
	A	0.813	1.000	0.684	0.177	0.545
	B	0.087	0.000	0.158	0.772	0.455
	C	0.100	0.000	0.105	0.038	0.000
	D	0.000	0.000	0.053	0.013	0.000
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.053	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.324	0.000	0.500	0.373	0.519
	X^2	160.00	-----	100.00	237.00	11.00
	<i>p</i>	<0.0001	-----	<0.0001	< 0.0001	0.0009
6PGD	(N)	80	7	21	74	11
	A	0.688	0.429	1.00	0.851	0.000
	B	0.237	0.571	0.000	0.149	1.000
	C	0.075	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.025	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.468	0.527	0.000	0.255	0.000
	X^2	149.07	7.00	-----	74.00	-----
	<i>p</i>	<0.0001	0.0082	-----	< 0.0001	-----
ME	(N)	78	11	40	73	11
	A	0.756	0.000	0.550	0.877	0.500
	B	0.218	1.000	0.450	0.123	0.500
	C	0.026	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.205	0.000	0.900	0.027	1.000
	<i>He</i>	0.382	0.000	0.501	0.218	0.524
	X^2	36.16	-----	26.77	55.66	11.00
	<i>p</i>	<0.0001	-----	<0.0001	< 0.0001	0.0009
MDH-1	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.925	1.000	1.000	1.000	1.000
	B	0.075	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.140	0.000	0.000	0.000	0.000
	X^2	80.00	-----	-----	-----	-----
	<i>p</i>	<0.0001	-----	-----	-----	-----
MDH-2	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.919	0.545	1.000	0.975	1.000
	B	0.081	0.182	0.000	0.025	0.000
	C	0.000	0.273	0.000	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.013	0.909	0.000	0.051	0.000
	<i>He</i>	0.150	0.623	0.000	0.050	0.000
	X^2	67.16	7.63	-----	0.0533	-----
	<i>p</i>	<0.0001	0.0541	-----	0.8174	-----

Sistemática molecular de cinco especies de bagres de la familia Ariidae de México.

GOT-1	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.837	0.000	0.613	0.956	1.000
	B	0.162	1.000	0.387	0.044	0.000
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.175	0.038	0.000
	<i>He</i>	0.274	0.000	0.481	0.085	0.000
	X^2	80.00	-----	15.94	24.03	-----
	<i>p</i>	<0.0001	-----	0.0001	< 0.0001	-----
GOT-2	(N)	80	11	20	79	11
	A	0.887	0.000	1.000	1.000	0.191
	B	0.112	1.000	0.000	0.000	0.909
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.201	0.000	0.000	0.000	0.173
	X^2	80.00	-----	-----	79.00	11.00
	<i>p</i>	<0.0001	-----	-----	< 0.0001	0.0009
IDH-1	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.913	1.000	0.975	0.962	1.000
	B	0.087	0.000	0.025	0.038	0.000
	C	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.075	0.000	0.050	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.161	0.000	0.049	0.074	0.000
	X^2	22.50	-----	0.02	-----	-----
<i>p</i>	<0.0001	-----	0.8712	-----	-----	
IDH-2	(N)	80	11	29	73	11
	A	0.675	1.000	0.966	1.000	1.000
	B	0.262	0.000	0.000	0.000	0.000
	C	0.063	0.000	0.034	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.200	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.475	0.000	0.068	0.000	0.000
	X^2	53.84	-----	29.00	-----	-----
<i>p</i>	<0.0001	-----	<0.0001	-----	-----	
EST	(N)	78	11	10	68	11
	A	0.885	1.000	0.700	1.000	0.455
	B	0.109	0.000	0.300	0.000	0.545
	C	0.006	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.013	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.207	0.000	0.442	0.000	0.519
	X^2	78.26	-----	10.00	-----	11.00
<i>p</i>	<0.0001	-----	0.0016	-----	0.0009	
LGG-1	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.913	1.000	0.000	0.203	0.000
	B	0.075	0.000	0.075	0.000	0.000
	C	0.013	0.000	0.925	0.797	1.000
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Sistemática molecular de cinco especies de bagres de la familia Ariidae de México.

	<i>He</i>	0.163	0.000	0.141	0.325	0.000
	χ^2	160.00	-----	40.00	79.00	-----
	<i>p</i>	<0.0001	-----	< 0.0001	< 0.0001	-----
LDH-2	(N)	80	11	39	79	7
	A	0.913	1.000	0.000	0.127	0.143
	B	0.075	0.000	0.000	0.316	0.000
	C	0.013	0.000	1.000	0.392	0.000
	D	0.000	0.000	0.000	0.000	0.857
	E	0.000	0.000	0.000	0.165	0.000
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.163	0.000	0.000	0.707	0.264
	χ^2	160.00	-----	-----	237.00	7.00
	<i>p</i>	< 0.0001	-----	-----	< 0.0001	0.0082
LA	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.813	1.000	0.000	0.000	0.000
	B	0.063	0.000	0.000	0.127	0.045
	C	0.125	0.000	0.000	0.076	0.000
	D	0.000	0.000	1.000	0.797	0.955
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.091
	<i>He</i>	0.322	0.000	0.000	0.344	0.091
	χ^2	160.00	-----	-----	158.00	0.0249
	<i>p</i>	<.00001	-----	-----	< 0.0001	0.8745
GPI-1	(N)	80	11	40	78	11
	A	0.712	1.000	0.688	0.974	0.091
	B	0.237	0.000	0.188	0.000	0.364
	C	0.050	0.000	0.125	0.013	0.000
	D	0.000	0.000	0.000	0.013	0.545
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.375	0.026	0.000
	<i>He</i>	0.436	0.000	0.483	0.051	0.589
	χ^2	160.00	-----	3.44	78.01	22.00
	<i>p</i>	<0.0001	-----	0.3277	< 0.0001	0.0001
GPI-2	(N)	62	11	40	79	11
	A	0.718	1.000	0.738	0.063	0.000
	B	0.282	0.000	0.262	0.127	0.864
	C	0.000	0.000	0.000	0.810	0.136
	<i>Ho</i>	0.016	0.000	0.025	0.000	0.273
	<i>He</i>	0.408	0.000	0.392	0.326	0.247
	χ^2	57.16	-----	35.00	158.00	0.2742
	<i>p</i>	<0.0001	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.6005
PAP	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.762	1.000	0.250	0.076	0.045
	B	0.225	0.000	0.300	0.835	0.000
	C	0.013	0.000	0.450	0.089	0.955

	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.091
	<i>He</i>	0.370	0.000	0.653	0.290	0.091
	χ^2	160.00	-----	80.00	158.00	0.0249
	<i>p</i>	<.0001	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.8745
SOD	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.825	1.000	0.075	0.101	0.727
	B	0.087	0.000	0.925	0.430	0.000
	C	0.087	0.000	0.000	0.468	0.273
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.306	0.000	0.141	0.529	0.416
	χ^2	160.00	-----	40.00	158.00	11.00
	<i>p</i>	<0.0001	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.0009
ADH	(N)	80	11	40	79	11
	A	0.975	1.000	0.975	1.000	1.000
	B	0.025	0.000	0.025	0.000	0.000
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	<i>He</i>	0.049	0.000	0.049	0.000	0.000
	χ^2	80.00	-----	40.00	-----	----
	<i>p</i>	<0.0001	-----	< 0.0001	----	----
AK	(N)	80	11	40	79	11
	A	1.000	1.000	0.637	0.937	0.318
	B	0.000	0.000	0.262	0.063	0.545
	C	0.000	0.000	0.075	0.000	0.091
	D	0.000	0.000	0.025	0.000	0.045
	<i>Ho</i>	0.000	0.000	0.225	0.000	0.091
	<i>He</i>	0.000	0.000	0.525	0.119	0.619
	χ^2	-----	-----	36.03	79.00	22.00
	<i>p</i>	-----	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.0011

NOTA: La línea punteada significa que el locus está fijado para un alelo.

La comparación de la variabilidad genética entre las especies de bagres son resumidos en la Tabla 4. El nivel más bajo de variabilidad genética fue encontrada en *Ariopsis guatemalensis* con heterocigosis media observada (*Ho*) de 0.007, mientras que la variabilidad más alta se presentó en *Ariopsis felis* (*Ho* = 0.086). El porcentaje de loci polimórficos más alto se encontró en *Cathorops aguadulce*, siendo del 90.5%, mientras que el valor más bajo se encontró en *Cathorops fuerthii*, con un valor de

14.3%. En cuanto al tamaño promedio de muestra por locus, el valor más alto fue encontrado en *Cathorops aguadulce*, con un valor de 78.1, mientras que el valor más bajo se registró en *Bagre marinus* con un valor de 10.8; pero si se analiza el número promedio de alelos por locus, se observa que el valor más alto fue para *Cathorops aguadulce* (2.6), mientras que el valor más bajo se registró en *Cathorops fuerthii* (1.2).

Tabla 4. Resumen de la variabilidad genética en 21 loci enzimáticos en las cinco especies de bagres marinos. Error estándar en paréntesis.

Especie	Tamaño promedio de muestra por locus	No. promedio de alelos por locus	Porcentaje de loci polimórficos	Heterocigosidad media	
				Observada (Ho)	Esperado** (He)
1. <i>Cathorops aguadulce</i>	78.1 (1.1)	2.6 (0.1)	90.5	0.027 (.013)	0.264 (.029)
2. <i>Cathorops fuerthii</i>	10.8 (0.2)	1.2 (0.1)	14.3	0.043 (.043)	0.070 (.040)
3. <i>Ariopsis felis</i>	36.0 (1.9)	2.0 (0.2)	47.6	0.086 (.046)	0.213 (.052)
4. <i>Ariopsis guatemalensis</i>	77.6 (0.7)	2.1 (0.2)	47.6	0.007 (.003)	0.185 (.045)
5. <i>Bagre marinus</i>	10.8 (0.2)	1.7 (0.2)	42.8	0.074 (.048)	0.193 (.051)

* Un locus es considerado polimórfico si la frecuencia del alelo más común no excede 0.95

** Estimado imparcial (ver Nei, 1978)

La prueba de ji cuadrada (X^2) (Tabla 5), para contrastar las frecuencias heterocigóticas observadas con las esperadas de acuerdo al Equilibrio de Hardy-Weinberg, mostró que en *Cathorops fuerthii*, los loci 6PGD ($X^2 = 7.00$, $p = 0.082$); MDH-2 ($X^2 = 7.63$, $p = 0.541$); en *Ariopsis felis*, los loci IDH-2 ($X^2 = 0.02$, $p = 0.8712$); EST ($X^2 = 10.00$, $p = 0.0016$); GPI-2 ($X^2 = 3.44$, $p = 0.3277$); para *Ariopsis guatemalensis* el locus MDH-2 ($X^2 = 0.05$, $p = 0.8174$); y para *Bagre marinus*, los loci

LDH-2 ($X^2 = 7.00$, $p = 0.082$); LA ($X^2 = 0.0249$, $p = 0.8745$); GPI-2 ($X^2 = 0.2742$, $p = 0.6005$); PAP ($X^2 = 0.0249$, $p = 0.8745$); y AK ($X^2 = 22.22$, $p = 0.0011$), fueron los que se encontraron en equilibrio de Hardy-Weinberg, el resto de los loci mostraron estar fuera de este Equilibrio.

Tabla 5. Resultados de ji-cuadrada (X^2), con el grado de significancia (p), en las especies que se presentaron valores. Las líneas punteadas indican que el locus está fijado para un alelo

ENZIMA		<i>C. fuerthii</i>	<i>A. felis</i>	<i>A. guatemalensis</i>	<i>B. marinus</i>
GPD	X^2	11.00	40.00	79.00	-----
	P	0.0009	< 0.0001	< 0.0001	-----
GLUD	X^2	-----	100.00	237.00	11.00
	P	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.0009
6PGD	X^2	7.00	-----	74.00	-----
	P	0.0082	-----	< 0.0001	-----
ME	X^2	-----	26.77	55.66	11.00
	P	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.0009
MDH-2	X^2	7.63	-----	0.05	-----
	P	0.0541	-----	0.8174	-----
GOT-2	X^2	-----	-----	79.00	11.00
	P	-----	-----	< 0.0001	0.0009
IDH-1	X^2	-----	0.02	-----	-----
	P	-----	0.8712	-----	-----
EST	X^2	-----	10.00	-----	11.00
	P	-----	0.0016	-----	0.0009
LDH-2	X^2	-----	-----	237.00	7.00
	P	-----	-----	< 0.0001	0.0082
LA	X^2	-----	-----	158.00	0.0249
	P	-----	-----	< 0.0001	0.8745
GPI-1	X^2	-----	3.44	78.01	22.00
	P	-----	0.3277	< 0.0001	0.0001
GPI-2	X^2	-----	35.00	158.00	0.2742
	P	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.6005
PAP	X^2	-----	80.00	158.00	0.0249
	P	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.8745
AK	X^2	-----	36.03	79.00	22.22
	P	-----	< 0.0001	< 0.0001	0.0011

Estimadores de divergencia

Los estimadores de divergencia de especies propuestos por Weir y Cockerham (1984) para los 21 loci, se muestran en la tabla 6, así como el valor promedio, desviación estándar y el intervalo de confianza (I.C) al 95%, obtenidos mediante el método de bootstrapping por loci.

El estadístico F , un estimador de subdivisión total de las especies, registró un promedio de 0.9183, con una desviación estándar de 0.0391 y un intervalo de confianza (I.C.) al 95%, de 0.8213 a 0.9711. El estadístico θ , el cual es un estimador de la subdivisión entre especies, registró un valor promedio de 0.4756, que representa un 4.7% de la variabilidad atribuible a diferenciación genética, (I.C. 0.3779 a 0.5407). Finalmente el índice de endogamia f fue alto con un valor promedio de 0.8416; sin embargo, el sesgo atribuido al muestreo fue bajo con un valor de 0.0684 (I.C. al 95% de 0.6977 a 0.9408). El locus ME fue el que mostró la variación mayor, con un valor de F de 0.9488, la mayor parte de esta variación fue aportada por el coeficiente de endogamia ($f = 0.9008$) y muy poca por el coeficiente de diferenciación entre las especies ($\theta = 0.4838$); mientras que el locus que presentó la menor variación fue LDH-2, que mostró un valor de $F = 0.9072$, que al igual que ME, la mayor variación fue aportada por el coeficiente de endogamia ($f = 0.8285$) y muy poca por el coeficiente de diferenciación entre especies ($\theta = 0.4592$).

Tabla 6. Estimadores de divergencia de especies de Weir y Cockerham (1984) estimados a través de 21 loci analizados en las cinco especies de bagres estudiadas.

<i>Locí</i>	<i>F</i>	θ	<i>f</i>
LDH-1	0.9151	0.4773	0.8375
α -GPD	0.9140	0.4730	0.8368
GLUD	0.9105	0.4764	0.8291
6-PGD	0.9128	0.4281	0.8316
ME	0.9488	0.4838	0.9008
MDH-1	0.9161	0.4750	0.8402
MDH-2	0.9228	0.4762	0.8526
GOT-1	0.9179	0.4758	0.8434
GOT-2	0.9126	0.4614	0.8378
IDH-1	0.9194	0.4763	0.8461
IDH-2	0.9229	0.4795	0.8518
EST	0.9147	0.4766	0.8370
LGG-1	0.9089	0.4525	0.8336
LDH-2	0.9072	0.4592	0.8285
LA	0.9086	0.4528	0.8329
GPI-1	0.9214	0.4827	0.8481
GPI-2	0.9110	0.4649	0.8337
PAP	0.9089	0.4704	0.8279
SOD	0.9080	0.4681	0.8270
ADH	0.9159	0.4738	0.8401
AK	0.9191	0.4773	0.8452
Media	0.9183	0.4756	0.8416
Desv. estándar	0.0391	0.0398	0.0684
I.C. 95%	0.8213-0.9711	0.3779-0.5407	0.6977-0.9408

La tabla 7, muestra el resumen del estadístico F en las cinco especies de bagres estudiadas. Se puede observar que el coeficiente de consanguinidad (F_{IS}) mostró un valor mínimo de 0.004 para ME y un máximo de 1.00 para GOT-2, LGG-1, LDH-2, SOD y ADH, con un promedio de 0.785, para el coeficiente de consanguinidad total (F_{IT}) el valor mínimo se registró en ME con 0.240 y los valores de 1.0 se registraron en GOT-2, LGG-1, LGH-1, SOD y ADH, mientras que para el Índice de fijación (F_{ST}), el valor promedio para todas las especies fue de 0.603, con un intervalo que va de 0.194 para ADH a 0.805 para LGG-1.

TABLA 7. Resumen del estadístico F . Coeficiente de consanguinidad (F_{IS}), Coeficiente de consanguinidad total (F_{IT}) e Índice de fijación (F_{ST}), estimados según Weir y Cockerham (1984) para cada loci "jackknifing" media, I.C (intervalo de confianza) del 95%, mediante bootstrapping para las cinco especies de bagres estudiadas.

Locus	F_{IS}	F_{IT}	F_{ST}
LDH-1	0.938	0.972	0.551
GPD	0.974	0.991	0.667
GLUD	0.974	0.987	0.505
6PGD	0.983	0.992	0.559
ME	0.004	0.483	0.485
MDH-1	0.135	0.240	0.330
MDH-2	0.396	0.713	0.524
GOT-1	0.838	0.948	0.681
GOT-2	1.000	1.000	0.788
IDH-1	0.830	0.943	0.667
IDH-2	0.704	0.872	0.566
EST	0.874	0.940	0.526
LGG-1	1.000	1.000	0.805
LDH-2	1.000	1.000	0.710
LA	0.927	0.979	0.717
GP1-1	0.836	0.917	0.497
GPI-2	0.825	0.940	0.658
PAP	0.959	0.980	0.498

SOD	1.000	1.000	0.698
ADH	1.000	1.000	0.194
AK	0.743	0.841	0.383
Mean	0.785	0.915	0.603

Distancia Genética

Los resultados de las distancias genéticas de Rogers, 1972 y de identidad de Rogers, 1972, para cada una de las especies, son mostrados en la Tabla 8.

Tabla 8. Matriz de distancia genética de Rogers (1972), abajo de la diagonal y de identidad genética de Rogers (1972), arriba de la diagonal, de las cinco especies de bagres, obtenidos mediante el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), empleando el algoritmo UPGMA obtenido por TFPGA.

Especie	1	2	3	4	5
1. <i>Cathorops aguadulce</i>	*****	0.717	0.696	0.6859	0.5647
2. <i>Cathorops fuerthii</i>	0.2827	*****	0.532	0.5164	0.4861
3. <i>Ariopsis felis</i>	0.3040	0.4680	*****	0.7686	0.6742
4. <i>Ariopsis guatemalensis</i>	0.3141	0.4836	0.2314	*****	0.6355
5. <i>Bagre marinus</i>	0.4353	0.5139	0.3258	0.3645	*****

Adicionalmente a las poblaciones de *Cathorops aguadulce* obtenidas de diferentes localidades del estado de Veracruz, se les realizó una comparación interpoblacional con los de ejemplares de *C. fuerthii*, obtenidos del Pacífico Mexicano, incluyendo un bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), mediante el algoritmo UPGMA obtenido con el programa TFPGA, y se obtuvieron los valores de identidad genética de Rogers (1972), mostrados en la Tabla 9. En ella se puede observar que los ejemplares de las localidades de La Mancha, Ver. y la Antigua

muestran una similitud muy estrecha con un valor de 0.8835, e igualmente que los organismos de las localidades de Sontecomapan y Alvarado muestran un valor muy cercano de similitud, siendo de 0.8248.

Tabla 9. Matriz de distancia genética de Rogers (1972), abajo de la diagonal y de identidad genética de Rogers (1972), arriba de la diagonal, de las cuatro poblaciones de *Cathrops aguadulce*, comparada con *Cathrops fuerthii*, basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), mediante el algoritmo UPGMA obtenido por TFPGA.

Especie	1	2	3	4	5
1. <i>C. aguadulce Alvarado</i>	*****	0.8248	0.8071	0.8141	0.7197
2. <i>C. aguadulce Sontecomapan</i>	0.1752	*****	0.8077	0.798	0.6807
3. <i>C. Aguadulce La Mancha</i>	0.1929	0.1923	*****	0.8835	0.7548
4. <i>C. Aguadulce La Antigua</i>	0.1859	0.2020	0.1165	*****	0.6996
5. <i>C. fuerthii</i>	0.2803	0.3193	0.2452	0.3004	*****

Finalmente, a los ejemplares de *Cathrops aguadulce* obtenidas de diferentes localidades del estado de Veracruz, los de ejemplares de *C. fuerthii*, obtenidos del Pacífico Mexicano, se les incorporan las dos especies de *Ariopsis* (*A. felis* y *A. guatemalensis*) y de *Bagre marinus*, para también efectuarles un bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), mediante el algoritmo UPGMA obtenido con el programa TFPGA, con la finalidad de obtener la identidad genética de Rogers (1972), que son mostrados en la Tabla 10.

Tabla 10. Matriz de distancia genética de Rogers (1972), de todas las especies de bagres, incluyendo los *Cathorops aguadulce* de las diferentes localidades, basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), mediante el algoritmo UPGMA obtenido por TFPGA.

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. <i>Rhamdia guatemalensis</i>	*****								
2. <i>C. aguadulce</i> –Alvarado	0.6528	*****							
3. <i>C. aguadulce</i> – Sontecomapan	0.6997	0.1468	*****						
4. <i>C. aguadulce</i> – La Mancha	0.7007	0.1934	0.1823	*****					
5. <i>C. aguadulce</i> – La Antigua	0.6611	0.1870	0.1883	0.1165	*****				
6. <i>Ariopsis felis</i>	0.8017	0.2878	0.3538	0.3735	0.3911	*****			
7. <i>Bagre marinus</i>	0.7236	0.4341	0.4041	0.5328	0.5404	0.3415	*****		
8. <i>Ariopsis guatemalensis</i>	0.6121	0.2137	0.3123	0.3220	0.3431	0.2602	0.4186	*****	
9. <i>Cathorops fuerthii</i>	0.5511	0.2860	0.3056	0.2520	0.3064	0.4756	0.5244	0.3500	*****

Las distancias genéticas de Reynolds et al. (1983) (Tabla 11 sobre la diagonal), variaron de 0.340, para la comparación entre *A. felis* y *A. guatemalensis*, a 0.920 entre *C. fuerthii* y *Rhamdia guatemalensis*.

Tabla 11. Matriz de distancia de Reynolds et al. (1983), basado en el análisis bootstrapping (5,000 repeticiones) por el método de Neighbor Joining.

ESPECIE	1	2	3	4	5	6
1. <i>C. aguadulce</i>	*****	0.478	0.441	0.444	0.561	0.791
2. <i>C. fuerthii</i>		*****	0.714	0.760	0.763	0.920
3. <i>A. felis</i>			*****	0.340	0.535	0.858
4. <i>A. guatemalensis</i>				*****	0.570	0.869
5. <i>B. marinus</i>					*****	0.855
6. <i>R. guatemalensis</i>						*****

Análisis de conglomerados.

El análisis con el método UPGMA para agrupar a las cinco especies en función de sus distancias genéticas calculadas según el coeficiente de distancia genética de Rogers (1972), mostró que las dos especies de *Ariopsis* forman un nodo claramente separado del otro nodo conformado por las dos especies de *Cathorops*. Sin embargo, *Bagre marinus* mostró mayor similitud con el nodo de las especies de *Ariopsis* (Fig. 13).

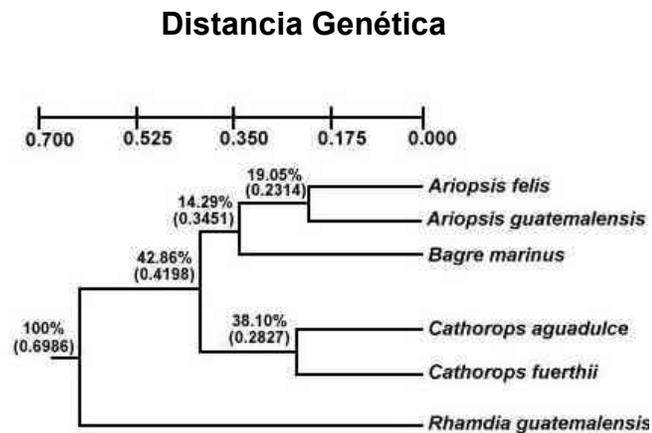


Figura 13. Dendrograma de distancia mostrando las relaciones entre las especies de bagres, basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), empleando el la distancia genética de Rogers (1972), mediante el algoritmo UPGMA obtenido de los 21 loci enzimáticos, incluyéndose el soporte de cada, nodo en % y entre paréntesis la distancia entre cada nodo.

Al efectuar el mismo procedimiento de agrupación por el método UPGMA, para *Cathorops aguadulce* de las diferentes localidades, comparada con *Cathorops fuerthii* obtenidos en el Pacífico Mexicano, muestra que los organismos de las localidades de La Mancha y La Antigua, Veracruz, forman un nodo claramente

separado del nodo conformado por los *Cathorops* de Alvarado con Sontecomapan, Veracruz, lo cual es congruente con la ubicación geográfica; es decir, La Mancha y la Antigua son localidades muy cercanas, así como Alvarado con Sontecomapan (Fig. 14).

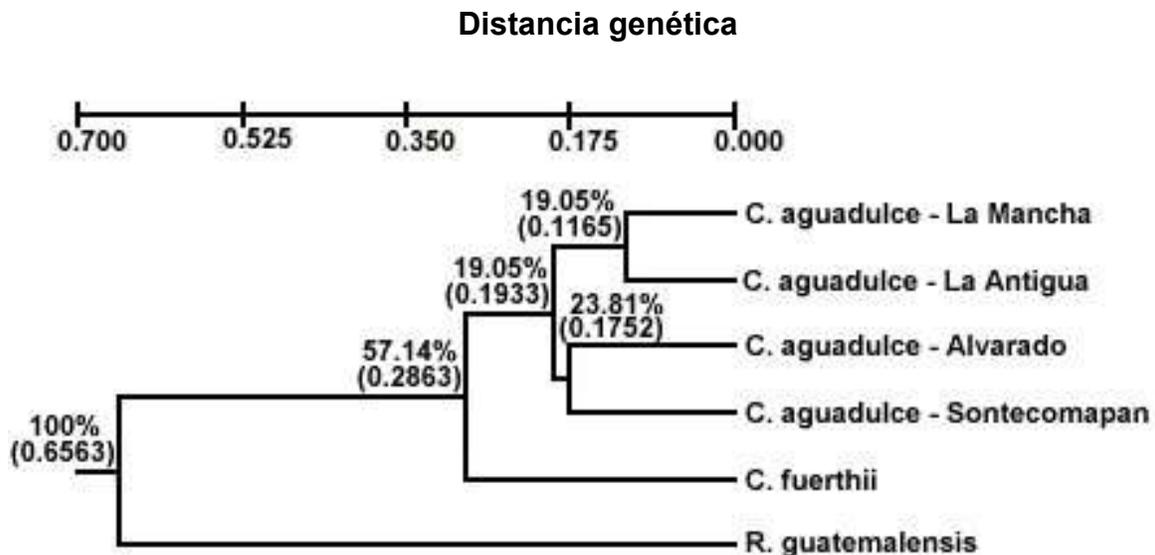


Figura 14. Dendrograma mostrando las relaciones entre los *Cathorops aguadulce* de diferentes localidades comparada con *Cathorops fuerthii*, basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), empleando la distancia genética de Rogers (1972), mediante el algoritmo UPGMA obtenido de los 21 loci enzimáticos, incluyéndose el soporte de cada nodo en % y entre paréntesis la distancia entre cada nodo .

Al agrupar bajo el mismo método a todas las especies de bagres, pero con los *Cathorops aguadulce* de las diferentes localidades del Estado de Veracruz, se sigue manteniendo la misma estructura de agrupamiento; es decir, un nodo para los

Cathorops aguadulce de la Mancha con la Antigua, un segundo nodo con los ejemplares de Alvarado con Sontecomapan, al nodo de los *Cathorops aguadulce* se une *Cathorops fuerthii*, el siguiente nodo está constituido por las dos especies de *Ariopsis* (*A. felis* y *A. guatemalensis*), a este nodo se une *Bagre marinus* y finalmente *R. guatemalensis* para enraizar (Fig. 15)

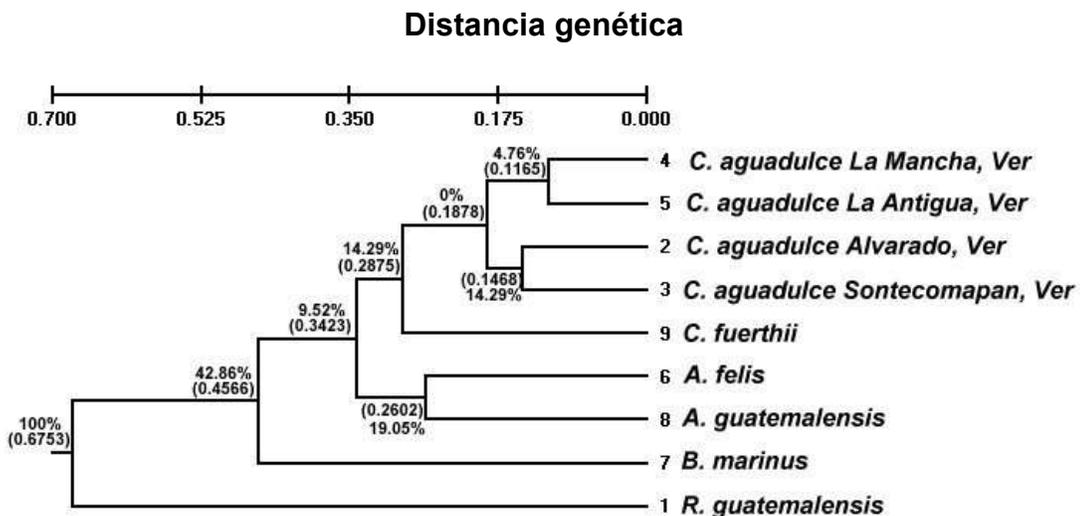


Figura 15. Dendrograma mostrando las relaciones entre las cinco especies bagres, así como los *Cathorops aguadulce* de diferentes localidades basada en el análisis de bootstrapping (remuestreo de 1,000 réplicas), empleando la distancia genética de Rogers (1972), mediante el algoritmo UPGMA obtenido de los 21 loci enzimáticos, incluyéndose el soporte de cada nodo en % y entre paréntesis la distancia entre cada nodo .

Por último, el análisis con el método Neighbor Joining empleado para agrupar las especies de acuerdo a las distancias genéticas de Reynolds et al (1983) mostró

que las dos especies del género *Ariopsis*, se agrupan y que con *Bagre marinus* ellos forman un nodo claramente separado de las especies del género *Cathorops* (Fig. 16). El soporte de las ramas obtenido por bootstrapping fue de 93.18% para la rama de *A. felis* con *A. guatemalensis*, y de 68.72% para las especies de *Cathorops*, respaldando la hipótesis de que el género *Ariopsis* forma un nodo estrecho con *B. marinus*, mientras que el género *Cathorops* está claramente separado del anterior.

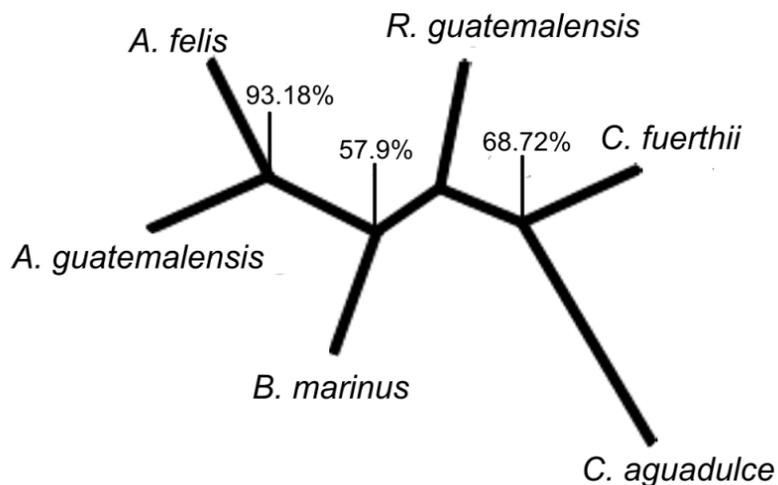


Figura 16. Árbol consenso mostrando las relaciones entre las especies de bagres basado en las identidades genéticas analizadas por aloenzimas. El número arriba de cada nodo, indica el valor de soporte bootstrapping..

DISCUSIÓN

Variabilidad genética

Los aspectos más relevantes que se desprenden del presente estudio realizado en la familia Ariidae se enumeran a continuación:

- a) los bajos niveles de variabilidad genética que fueron encontrados en *Ariopsis guatemalensis* (0.007) y de *Cathorops aguadulce* (0.027), están dentro de los niveles reportados por Suzuki y Phan (1990b), para los peces ariidos de Brasil, en los cuales los niveles de heterocigosis observada varió de 0.001 en *Netuma barba* (Lacépède, 1803) a 0.075 en *C. spixii* (Agassiz, 1829). Es de destacar que estos autores reportaron solamente seis loci polimórficos de un total de diecisiete, mientras que en este estudio el polimorfismo fue detectado en 17 de los 21 loci aloenzimáticos (80.25%) para las cinco especies analizadas. Esta diferencia en el polimorfismo, podría ser debida a: 1) nuestro tamaño de muestra, 2) a que los organismos de este estudio aunque son pertenecientes a esta familia, no son las mismas especies del estudio de Brasil, realizado por Suzuki y Phan (1990b) o 3) debido a las diferencias en movilidad aloenzimática presentada a diferentes niveles.
- b) En este estudio el polimorfismo a nivel intragenérico del grupo *Ariopsis*; es decir, *Ariopsis felis* y *Ariopsis guatemalensis* fue de 47.6%, para cada una de las especies. De manera muy cercana se encuentra *Bagre marinus* con un valor de polimorfismo del 42.8%. Para el caso de las dos especies de *Cathorops* el resultado de polimorfismo es muy contrastante, ya que *C. aguadulce* tuvo un valor de 90.5%, mientras que *C. fuerthii* 14.3%, diferencias

específicas probablemente relacionadas con tamaño de muestra de ambas especies. A nivel intergenérico los valores también son muy contrastantes aún cuando la cantidad de ejemplares de *Cathorops aguadulce* (80 ejemplares) es similar a los *Ariospsis guatemalensis* (79 ejemplares), por lo que en este caso se considera que no estaría influyendo de manera determinante el tamaño de muestra. Sin embargo, algunos autores como Gillespie y Kojima (1968); Gillespie y Langley (1974); Johnson (1974), han sugerido que la variabilidad genética puede estar relacionada con la función fisiológica de la enzima y la teoría de que la variabilidad de las enzimas de sustrato no específico y variable es mayor. Por otro lado, hay quienes se oponen a esta teoría como Anderson (1982), quien argumenta que las enzimas de sustrato variable pueden necesitar una estructura primaria altamente conservada para poder mantener la flexibilidad funcional. Suzuki y Phan (1990b), mencionan que la influencia de la función enzimática a nivel de variabilidad genética en bagres marinos no ha sido demostrada, toda vez que las enzimas de diferentes clases funcionales no muestran diferencias significativas en las heterocigocidades. Resultados similares se han reportado en peces teleósteos marinos (Smith y Fujio, 1982).

- c) La deficiencia de heterocigotos como la encontrada en este trabajo, reflejada en las heterocigocidades observadas (H_o), heterocigocidades esperadas (H_e) y los valores obtenidos de la prueba de ji cuadrada (X^2), han sido poco comunes dentro de los datos provenientes de los teleósteos marinos (Fujio et al., 1983). Los mecanismos que inducen las deficiencias observadas en

bagres marinos, son desconocidos (Suzuki y Phan,1990b). Se han sugerido algunas hipótesis, para tratar de explicar la deficiencia de heterocigotos en los bagres marinos, tales como selección contra heterocigotos, el efecto Wahlund (exceso de homocigotos en poblaciones subdivididas o subestructuradas), error de muestreo y endogamia, y aún el registro erróneo del fenotipo en el gel, todos ellos elementos que pueden contribuir a obtener estos resultados.

- d) Por lo que se refiere a la endogamia, los resultados aquí obtenidos muestran aparentemente coeficientes de endogamia altos y si se considera que el sesgo atribuido al muestreo fue bajo con un valor de 0.0684 (I.C. al 95% de 0.6977 a 0.9408) entonces es pertinente aclarar que dichos coeficientes de endogamia se calculan con base en dichos déficits de heterocigotos, y por lo tanto probablemente no son evidencia contundente de endogamia sino de deficiencia de heterocigosis probablemente debida a otros factores como la deriva genética.
- e) No existen otros estudios sobre los estimadores de divergencia de Weir y Cockerham (1984), en estas especies que puedan aportar datos con los que se pudieran establecer comparaciones. En este trabajo sólo se estimaron a través de los loci analizados en las cinco especies de bagres estudiadas, mostrando que sólo 4.7% de la variabilidad es atribuible a diferenciación genética, con una desviación estándar de 0.0398 (I.C. de 0.3779 a 0.5407). Sin embargo, Betancur (2003), obtuvo valores porcentuales de divergencia genética entre taxa terminales de acuerdo con el modelo K2 (Kimura-2-parámetros) para citocromo b y la ATPasa 8 y 6, obteniendo resultados con

valores menores al 3%, detectando una posible especiación transistmica reciente para los géneros involucrados en este escenario que son '*Arius A*' (Betancur, 2003 refiere A "*Arius A*" para nombrar a linajes no estrechamente relacionados debido a la no monofilia el género *Arius* con estatus genérico incierto, pero previamente asignado a este grupo), *Ariopsis* y *Cathorops*. Adicionalmente obtuvo los datos pareados de divergencia genética corregidos por K2 para las regiones de los genes ribosomales 12S y 16S. Finalmente graficó los resultados de los cinco loci mitocondriales analizados contra las distancias K2 de la región nuclear RAG2 en individuos comunes con la finalidad de dar una estima de las tasas evolutivas entre las diferentes regiones génicas; sin embargo los datos de divergencia sugieren eventos cladogenéticos recientes, así como eventos recientes de especiación.

- f) El estadístico F , muestra que los valores obtenidos por F_{IS} evidencian un alto grado de deficiencia de heterocigotos en 18 de los 21 loci, siendo ME el loci con el valor más bajo (0.04), seguido por MDH-1 (0.135) y por MDH-2 (0.396), denotando que en estos tres loci la heterocigosis es alta con respecto al resto de los loci. Si se analiza desde el estadístico F_{IT} al mostrar valores muy cercanos a 1 o algunos de ellos con el valor de 1 como GOT-2, LGG-1, LDH-2, SOD y ADH, estaría indicando que hay una deficiencia de heterocigotos, probablemente como un alto nivel de consanguinidad, mientras que los resultados de F_{ST} , mostraron que los niveles de fijación con un valor medio de 0.603; es decir, un 60% son debidos a la deriva genética.

Distancia genética, análisis de conglomerados y filogenia.

Los valores de identidad genética obtenidos muestran congruencia con los reportados por Rodríguez-Estrada (1999), tanto a nivel intragenérico como intergenérico, con valores obtenidos en un estudio de proteínas totales de músculo. Del mismo modo, los dendogramas obtenidos empleando el coeficiente de distancia genética de Rogers (1972), concuerdan en el agrupamiento de especies obtenido por Rodríguez-Estrada (1999); es decir, forma un nodo para las especies de *Cathorops*, otro completamente separado para las especies de *Ariopsis* y *Bagre marinus* que se encuentra estrechamente relacionado con las especies de *Ariopsis* en estudio. Esta misma topología es obtenida por Suzuki y Phan (1990a) con isoenzimas al agrupar a las especies de *Cathorops* con las especies del género *Bagre*.

El dendograma obtenido con los ejemplares de *Cathorops* aguadulce de diferentes localidades del Estado de Veracruz, comparado con el *Cathorops fuerthii* de las costas del Pacífico Mexicano, muestra dos nodos; consistentes con la ubicación geográfica; es decir, La Mancha y la Antigua son localidades muy cercanas (alrededor de 52 Km), y sus ejemplares muestran mayor similitud, así como Alvarado con Sontecomapan (93 km aproximadamente).

Por lo que respecta a las relaciones filogenéticas, el dendograma obtenido empleando el coeficiente de distancia de Rogers (1972), comparado con el árbol consenso muestran semejanzas en cuanto a la topología general para la agrupación de géneros, aún cuando el dendograma fue obtenido por el algoritmo UPGMA. El algoritmo UPGMA originalmente fue diseñado para representar similitud fenotípica; sin embargo, cuando se emplean marcadores que son resultado de una condición

genotípica podemos cuantificar los diferentes estados (e.g. homócigos y heterócigos), y se pueden cuantificar a manera de distancia o similitud genética; mientras que el árbol consenso fue obtenido por el método de Neighbour Joining, que permitió obtener una topología de mayor certeza y que además es consistente con el dendograma obtenido por UPGMA.

Por otro lado, nuestros resultados concuerdan con la separación de especies encontrada por Kobelkowsky y Castillo Rivera (1995), quienes con estructuras morfológicas relacionadas con los análisis del tracto digestivo de *A. felis*, *B. marinus* y *C. aguadulce*, muestran que el número y posición de los dientes faríngeos, longitud intestinal y el número de paredes secundarias de sus vejigas natatorias se incrementa gradualmente en la secuencia *Cathorops aguadulce* – *Ariopsis felis* - *Bagre marinus*, mientras que el número y tamaño de branquiespinas disminuye, logrando características diagnósticas diferenciales que permiten la identificación de los tres géneros. Pero Acero et al. (2005) utilizan las diferencias en el desarrollo de las aletas pélvicas en las hembras del género *Ariopsis*, como característica diferencial entre los géneros *Ariopsis* y *Cathorops*, aunque en el género *Cathorops* el dimorfismo en las estructuras pélvicas es menos pronunciado, aún en peces maduros. No obstante, en este género la diferenciación a nivel de la cintura escapular es más contrastante que en *Ariopsis*, y los dientes molariformes del paladar de *Cathorops*, una autopomorfia del género, son menos numerosos en machos que en hembras (Betancur et al., 2004). Del mismo modo nuestros resultados son congruentes con lo encontrado por Avise et al. (1987) quien efectuó

análisis de ADN mitocondrial (mtDNA), en el sentido de que logró separar a *Arius felis* de *Bagre marinus*

La reproducción de los Ariidos involucra un mayor desarrollo de las aletas pélvicas en hembras para sostener la masa de huevos durante el desove e incubación durante varias semanas por machos (Acero, 2003). Una cintura escapular menos fuerte y rígida puede ser importante en los machos para facilitar la expansión de la cavidad bucofaríngea para la incubación oral y un desarrollo menor de los dientes del paladar de la boca pueda ser favorable, para evitar el daño o maltrato de los huevos y larvas (Acero, et al., 2005). La incubación oral limita la capacidad de dispersión, lo que conlleva a altos niveles de endemismo de las especies, lo cual resultó en una distribución continental restringida (Betancur, 2009b).

Las especies de ariidos de los géneros *Cathorops* y *Ariopsis* estudiadas son especies representativas transistmicas: *C. aguadulce* y *A. felis* se encuentran en el Golfo de México y *C. fuerthii* y *A. guatemalensis* en el Océano Pacífico. Diferentes niveles de distancia genética surgieron cuando las especies de cada género fueron agrupadas, 0.478 en el caso de las especies de *Cathorops* y 0.340 en las especies de *Ariopsis*. La distancia entre *Cathorops aguadulce* con las especies de *Ariopsis* es de 0.441 para *A. felis* y de 0.444 para *A. guatemalensis*, mientras que *Cathorops fuerthii* mostró una mayor distancia con respecto a estas dos especies, de 0.714 y de 0.760 respectivamente. Se cree que esta diferencia podría estar relacionada al tiempo independiente de divergencia evolutiva, desde el establecimiento del aislamiento reproductivo entre especies congénicas, hecho que podría coincidir con la emergencia del Istmo de Panamá hace 3 a 3.5 millones de años (Keigwin,

1978; Coates et al., 1992). Betancur (2003), describió este evento como vicariante y mencionó que cuatro eventos recientes de especiación transistmicos pueden ser identificados en la familia, dos de los cuales están presentes en el grupo (*'Arius A'*). Los bajos niveles de divergencia entre *'Arius A' cookei* y *A. aff. cookei* (Betancur, 2003 refiere a *'Arius A' cookei* cuando se identificaron complejos hipotéticos de especies, por lo que optó por referir a los especímenes colectados cerca de la localidad tipo a la especie nominal y las entidades "affinis" muestreadas lejos del locotipo como "aff") (1.7%), y los patrones de distribución encontrados en otros peces marinos, sugiere una reciente conexión entre el Océano Pacífico y la cuenca del río Atrato. La diversificación del linaje de los Ariinos parece haber ocurrido en periodos cortos, acaso en el Mar de Tethys, inmediatamente antes del cierre final, esto explicaría por qué no se detectó la monofilia de los ariinos Americanos (Betancur, 2003).

Betancur (2003) sugirió la existencia de dos linajes en la familia Ariidae y propuso las subfamilias Ariinae y la Galeichthyinae (Acero y Betancur, 2007), ésta última como una nueva subfamilia, corroborando la monofilia y validando el género *Ariopsis*, *Bagre* (Cloquet, 1816), *Cathorops* y *Galeichthys* (Velenciennes, 1840). *Cathorops aguadulce* es en gran medida, una especie confinada a ambientes dulceacuícolas, esporádicamente presente en las bocas de los ríos (i. e. peces dulceacuícolas secundarios: Hubbs y Miller, 1960; Marceniuk, 1997; Castro-Aguirre et al., 1999; Acero, 2002; Acero y Betancur, 2002a; Marceniuk y Ferraris, 2003). *Cathorops aguadulce* es probablemente una especie relacionada a *Cathorops melanopus* (Marceniuk, 1997), implicando un origen dulceacuícola común, aunque es

necesario examinar ejemplares de estas dos especies de *Cathorops* en un contexto filogenético para proveer una conclusión más específica (Betancur, 2003). Aunque Betancur en 2003, menciona que el hecho de que, existan discrepancias entre datos moleculares y morfológicos dentro del género *Cathorops*, pareciera existir una convergencia morfológica. Esta teoría ha sido puesta a prueba pero hasta ahora la monofilia ha sido aceptada y confirmada. En 1997, Marceniuk realizó una revisión taxonómica de diversas especies de *Cathorops* en ambas costas del Continente Americano basada en métodos discriminantes con datos morfométricos y sugirió que sinapomorfias osteológicas confirman la monofilia del género. Los trabajos realizados por Betancur et al. (2004), Marceniuk (2007), Acero y Betancur (2007), Marceniuk y Betancur (2008) y Betancur (2009a), coinciden en que hasta ahora los resultados soportan y confirman la monofilia de los Ariidos. Sin embargo, esta monofilia basada y validada a través de estudios morfológicos previos, no es congruente con las filogenias moleculares, mencionando que no han sido seriamente cuestionadas (Betancur, 2009b).

De acuerdo a Betancur (2003; 2010), la restricción a ambientes dulceacuícolas de algunas de las especies estudiadas, involucra al menos tres eventos de invasión secundaria en los ariinos neotropicales; es decir, son peces de aguadulce con capacidad osmoreguladora para tolerar ambientes marinos por tiempos variables, implicando una reversión a la condición primitiva en OTOPHYSI (superorden de peces de origen dulceacuícola, al que pertenece el orden Siluriformes, que vivieron durante el Jurásico hace 200-145 millones de años, inmediatamente antes de la ruptura de supercontinente Pangea). El confinamiento de *Potamarius* (Hubbs y

Miller, 1960) *C. aguadulce*, *C. melanopus* y otros peces marinos en las cuencas de los ríos Usumacinta e Izabal, puede explicarse por historias compartidas o por condiciones ecológicas particulares tales como elevadas concentraciones iónicas e insaturación ecológica de ictiofauna primaria (peces dulceacuícolas obligados que no poseen mecanismos de osmoregulación), que favorece la invasión de estos sistemas (Betancur, 2003).

Diversos autores han puntualizado que la mayoría de las especies de *Cathorops* y *Ariopsis* presentan tendencias anádromas (que van del mar a agua dulce), por lo que los podemos encontrar tanto en ambientes dulceacuícolas como marinos, entrando en las partes bajas e incluso altas de los ríos (Cervigón, 1991; Marceniuk, 1997; McEachran y Fechhelm, 1998; Lucas y Baras, 2001; Acero, 2002; Robertson y Allen, 2002; Betancur, 2003).

Un patrón similar de diferenciación ha sido encontrado en el género *Centropomus* (Lacépède, 1802) del este del Pacífico tropical. La especie *C. robalito* (Jordan y Gilbert, 1882), con hábitos oceánicos y aparentemente con una gran capacidad de dispersión larval, muestra mayor homogeneidad poblacional por presentar una migración más elevada debido probablemente a su tendencia a permanecer más tiempo en alta mar, mientras que en la costa, las especies dependiente de agua dulce o salobre *C. viridis* (Lockington, 1877) y *C. medius* (Günther, 1864), que están confinada principalmente a estuarios y lagunas costeras mostraron mayor diferenciación interpoblacional (Díaz.-Jaimes et al., 2007).

Los resultados obtenidos en este trabajo han mostrado consistencia tanto en la separación de las especies de *Ariopsis*, *Cathorops* y *Bagre*, como en la topología

de los agrupamientos obtenidos por diversos autores como Avise et al. (1987); Susuki y Phan (1990a), Kobelkowsky y Castillo Rivera (1995), Rodríguez-Estrada (1999); Betancur (2003); Betancur et al. (2004); Betancur et al. (2007); Acero y Betancur (2007); Betancur (2009); Betancur y Armbruster (2009); Betancur (2010) ya sea por métodos morfométricos o por métodos moleculares abarcando desde las proteínas totales de músculo o por marcadores basados en las secuencias de un fragmento de 2,922 pares de bases del genoma mitocondrial (citocromo b, ATP sintetasa 8 y 6, 12S y 16S) y 978 pb del fragmento nuclear (gen activador de la recombinación 2).

Aunque los ariinos son predominantemente marinos y potencialmente capaces de dispersarse a lo largo de la placa continental, el hecho de que la mayoría de los taxa con limitada capacidad de dispersión estén agrupadas en los clados mayores de Gondwana y que la relación entre estos clados coincidan grandemente (o que al menos no con significativas incongruencias) con las historia geológica del supercontinente, sugiriendo vicarianza vía deriva continental (Betancur. 2009b). Sin embargo, estudios recientes con técnicas de relojes moleculares han revelado tiempos de divergencia recientes, como para ser explicado por vicarianza por deriva continental.

CONCLUSIONES.

Entre los resultados más relevantes en los estudios realizados en la familia Ariidae destacan los siguientes:

- De los 21 loci resueltos, 20 fueron polimórficos en *C. aguadulce* (95.2%), 3 en *C. fuerthii* (14.3%), 14 en *A. felis* (66.6%), 15 en *A. guatemalensis* (71.4%) y 11 en *B. marinus* (52.3%). Estos datos representan un polimorfismo promedio del 59.96 %
- Se detectó solamente un locus monomórficos común para las cinco especies el de la enzima ADH.
- En este estudio se logró estimar la variabilidad genética, y aunque los resultados fueron bajos están dentro de los niveles reportados para los peces ariidos de Brasil
- Al analizar la deficiencia de heterocigotos encontrada en este trabajo muestran que el sesgo atribuido al muestreo fue bajo con un valor de 0.0684.
- La especie que mostró mayor número de loci dentro del equilibrio de Hardy-Weinberg fue *Bagre marinus* (cinco loci), mientras que la que mostró menor número de loci en equilibrio fue *Ariopsis guatemalensis*; sin embargo, este mismo locus (MDH-2) también está en equilibrio en *Cathorops fuerthii*.
- *Cathorops aguadulce* es la única especie que en todos sus loci mostró no estar en equilibrio de Hardy-Weinberg, ya que los valores de X^2 , siempre mostraron probabilidades <0.0001
- El estadístico θ , el cual representa estimador de la subdivisión entre especies, detectó solo el 4.7% de la variabilidad atribuible a diferenciación genética.

- Los resultados del estadístico F mostraron que para la deficiencia de heretocigotos analizada por FIS es muy alto, encontrándose en 18 de 21 loci, sin embargo al analizar con el estadístico FIT revela un alto nivel de consanguinidad, por otro lado el estadístico FST reveló que la deficiencia de heterocigotos podría deberse a la deriva genética.
- Los valores de identidad genética obtenidos muestran congruencia con los reportados por Rodríguez-Estrada (1999), tanto a nivel intragenérico como intergenérico, con valores obtenidos en un estudio de proteínas totales de músculo.
- En cuanto a sus relaciones filogenéticas, los dendogramas obtenidos empleando el coeficiente de distancia de Rogers (1972), así como el árbol consenso concuerdan en la topología general para la separación de especies, aún cuando el primero fue obtenido por el algoritmo UPGMA y el árbol consenso fue obtenido por el método de Neighborn Joining, que permitió obtener una topología de mayor certeza y que además es coincidente que la obtenida por UPGMA. Por llamarlo así, los datos soportaron la prueba de ambos métodos dando la misma topología.
- Los dendogramas aquí obtenidos, también concuerdan en su topología en cuanto a la separación de géneros incluso de especies, con los resultados reportado por estudios morfométrico-merísticos, así como por proteínas totales de músculo y análisis de ADN y ADN mitocondriales.
- En el dendograma obtenido con las cuatro poblaciones de *Cathorops aguadulce* de diferentes localidades del estado de Veracruz, se muestra que los ejemplares

de la Mancha y la Antigua, son muy similares, este mismo patrón se pudo observar en el agrupamiento con los ejemplares de Alvarado con Sontecomapan.

PERSPECTIVAS.

- En México se requieren estudios filogenéticos sobre este grupo ya que son muy pocos y con pocas especies.
- Son necesarios estudios con metodologías morfométrico-merísticas, así como moleculares que abarquen mayor número de marcadores que aporten información que permita identificar a las diferentes especies de bagres marinos que se reportan para las costas del Pacífico Mexicano y del Golfo de México a efecto de evitar confusiones y sinonimias, así como esclarecer su taxonomía, empleando de preferencia ejemplares frescos. Ya que en México no existen estudios de esta naturaleza.
- Tratar de detectar con otras metodologías moleculares, como el ADN la persistencia de la deficiencia de heterocigotos, la posible causa de este fenómeno y los efectos y/o consecuencias que podría generar en estas especies.
- Esclarecer las relaciones filogenéticas de las especies de bagres existentes en México.
- Realizar estudios biogeográficos de este grupo en México, ya que es muy poco lo que se conoce.
- Considerando que representan un recurso pesquero local, determinar si existen subpoblaciones dentro de las poblaciones de *Cathorops aguadulce*, y si la pesquería influye de manera determinante.
- Tomando en cuenta que la pesquería del bagre ya está en su máximo en el Golfo de México y que en otras regiones del Golfo está en deterioro, es

conveniente realizar análisis genético poblacional con la finalidad de contribuir a tener un mejor conocimiento de la explotación pesquera y poder regularla o administrarla adecuadamente a fin de evitar que se agote y desaparezcan estas especies en donde hay sobreexplotación además de conservar este recurso.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acero**, P. A. 2002. Ariidae. In: K. E. Carpenter (Ed). *The living marine resources of the Western Central Atlantic*. Vol. II. FAO, Roma, pp. 831-852.
- Acero**, P.A. 2003. Siluriformes: Catfishes. Pp.351-367. In: M. Hutchins, D. A Thoney, P. V Loiselle y N Schlager (Ed.), *Grzimek's Animal Life Encyclopedia*, seg. Ed, vol 4, Fishes I. Gale Group, Farmington Hillis, EE.UU.
- Acero**, P. A. y R. Betancur-R. 2002a. *Arius cookei*, a new species of ariid catfish from the tropical American Pacific. *Aqua Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 5(4): 133-138.
- Acero**, P. A. y R. Betancur-R. 2007. Monophyly, affinities, and subfamilial clades of sea catfishes (Siluriformes: Ariidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 18(2): 133–143. También disponible en:
<http://www.ricardobetancur.com/publications>.
- Acero**, P. A., R. Betancur-R., A. Polanco F. y N. Chaparro. 2005. Diferenciación sexual temprana a nivel óseo en dos géneros de bagres marinos (Pisces: Ariidae) del Caribe. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 163: 37–43.
- Álvarez del Villar**, J. 1970. *Peces mexicanos (claves)*. Instituto Nacional de Investigaciones Biológico Pesqueras. Secretaría de Industria y Comercio. México, D.F. 166 p.
- Anderson**, R. C. 1982. Isozyme variation in euphauidiids. Ph. Thesis. University Of East Anglia.

Anuario Estadístico – 2009. http://www.conapesca.sagarpa.gob.mx/wb/cona/cona_Estadística_pesquera_y_acuicola.

Avise, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York. 511 p.

Avise, J. C., C. Reeb y N.C. Saunders. 1987. Geographic population structure and species differences in mitochondrial DNA of mouthbrooding marine catfishes (Ariidae) and demersal spawning toadfishes (Batrachoididae). *Evolution* 41(3): 991-1002.

Ayala, F. J. 1976. *Molecular evolution*. Sinauer Assoc., Sunderland Assoc., Sunderland, MA. 277p.

Berdegúe, A. T. 1956. *Peces de importancia comercial en la costa nor-occidental de México*. Dirección General de Pescae Industrias Conexas. Secretaría de Marina, México 345 p.

Bermingham, E., T. Lamb, y J. C. Avise. 1986. Size polymorfism and heteroplasmy in the mitochondrial DNA of lower vertebrates. *Journal of Heredity* 77: 249-251.

Betancur-R, R. 2003. Filogenia de los bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) del Nuevo Mundo. Tesis de Maestría en Ciencias, Universidad Nacional de Colombia-INVEMAR, Bogotá. 121pp. También disponible en: <http://www.ricardobetancur.com/publications>.

Betancur-R, R. 2009a. Systematics and evolutionary history of sea catfishes (Siluriformes: Ariidae). Ph.D. Dissertation, Auburn University, Auburn. 200 p. También disponible en: <http://www.ricardobetancur.com/publications>.

Betancur-R, R. 2009b. Molecular phylogenetics and evolutionary history of ariid catfishes revisited: a comprehensive sampling. *BMC Evolutionary Biology* 9: 175. También disponible en: <http://www.ricardobetancur.com/publications>.

Betancur-R, R. 2010. Molecular phylogenetics supports multiple evolutionary transitions from marine to freshwater habitats in ariid catfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55(1):249-258. También disponible en: <http://www.ricardobetancur.com/publications>.

Betancur-R, R. y J. W. Armbruster. 2009. Molecular clocks provide new insights into the evolutionary history of galeichthyine sea catfishes. *Evolution* 63(5): 1232-1243.

Betancur-R, R., A. Acero P y L. M. Mejía-Ladino. 2004. Sistemática filogenética preliminar de algunos bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) neotropicales [Preliminary phylogenetic analysis of some Neotropical sea catfishes (Siluriformes: Ariidae)]. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 158: 61–85. También disponible en: <http://www.ricardobetancur.com/publications>.

Betancur-R, R., A. Acero P., E. Bermingham y R. Cooke. 2007. Systematics and biogeography of New World sea catfishes (Siluriformes: Ariidae) as inferred from mitochondrial, nuclear, and morphological evidence. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45(1): 339–357.

Brown, W. M., M. George, Jr., y A.C. Wilson. 1979. Rapid evolution of animal mitochondrial DNA. *Proceedings Natural of Academy Science.. U.S.A.* 76: 1967-1971.

CARTA NACIONAL PESQUERA – 2010: <http://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/CARTA%20NACIONAL%20PESQUERA/SAGARPA%20%20CartaNacionaPesquera.pdf>

Castelnau, F. L. 1855. Poissons. *In: Animaux nouveaux or rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para; exécutée par ordre du gouvernement Français pendant les années 1843 a 1847. Part 7, Zoologie.* Paris (P. Bertrand). Animaux nouveaux or rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro a Lima, v. 2: i-xii + 1-112, Pls. 1-50. [Complete name: François Louis Nompar de Caumont La Force, comte de Castelnau; he also used the names Francis de Castelnau, François Laporte and François Delaporte. He most often published with "de'.]

Castro-Aguirre, J. L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. Dirección General. *Instituto Nacional de la Pesca.* México. *Serie Científica* 19: 298 p.

Castro-Aguirre, J. L., H. S. Espinosa P. y J. J. Schmitter-Soto. 1999. *Ictiofauna Estuarino-Lagunar y Vicaria de México.* Colección Textos Politécnicos. Serie Biotecnologías. Ed. Limusa. México, D.F. pp. 140-158, 521-532..

Cervigón, F. 1991. *Los peces marinos de Venezuela.* Segunda edición. Vol. 1. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 423 p.

- Chandy, M.** 1954. A key for the identification of the catfishes of genus *Tachysurus* LaCepede, with a catalogue of the specimens in the collection of the Indian Museum (Zool. Surv.). *Records of the Indian Museum* 51: 1–18.
- Coates, A. G., Jackson, J. B., Collins, L. S., Cranin, T. M., Dowset, H. J., Bybell, L. M., Jung, P., y Obando, J. O.** 1992. Closure of the isthmus of Panama. The near-shore marine record of Costa Rica and Western Panama. *Geological Society of America. Bulletin* 104: 814-828.
- Cooke, R.** 1993. The past and present distribution of sea catfishes (Ariidae) in a small estuarine embayment in Panama: relevance to pre Columbian fishing practices. *Arqueología Contemporánea* 4: 57-74.
- Cooke, R. y A. J. Ranere.** 1999. Precolumbian fishing on the Pacific coast of Panama. Pp. 103-122. In: M. Blake (Ed), *Pacific Latin America in Prehistory: The Evolution of Archaic and Formative Cultures*. Washington State University Press, Pullman.
- Cuvier, G. y A. Valenciennes** 1840. Histoire naturelle des poissons. Tome quinzième. Suite du livre dix-septième. Siluroïdes. Histoire naturelle des poissons. v. 15: i-xxxi + 1-540, Pls. 421-455. [Valenciennes authored volume. i-xxiv + 1-397 in Strasbourg edition.]
- Day, F.** 1877. *The fishes of India; being a natural history of the fishes known to inhabit the seas and fresh waters of India, Burma, and Ceylon.*, Bernard Quarich, London Part 3: 369-552.
- Day, F.** 1889. *Fishes*. Vol. I., p. 1-548. In W.T. Blanford (ed.). *The fauna of British India, including Ceylon and Burma*. Taylor and Francis, London.
-

- Díaz-Jaimes**, P., Sandoval-Castellanos, E. y Uribe-Alcoccer, M. 2007. Comparative population structure of three snook species (Centropomidae) from the eastern central Pacific. *Ichthyological Research* 54 (4): 380-387.
- Evermann**, B.W y E. L. Golsborough. 1902. A Report on Fishes Collected in Mexico and Central America, with Notes and Descriptions of Five Species. *Bulletin. U.S. Fisheries Commerce* 21 (1901):137-159.
- Felsenstein**, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- Fitzsimmons**, J. M., LeGrande, W. H. y Korth, J. W. 1988. Karyology of the marine catfish *Bagremarinus* (Ariidae) with an analysis of chromosome number among siluriform fishes. *Japanese Journal of Ichthyology* 35: 189-193.
- Froese**, R. y D. Pauly. Editors. 2010. FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (11/2010).
- Frelin**, C., y F. Vuilleumier. 1979. Biochemical methods and reasoning in systematics. *Z. Zoological Systematic Evolution* 17: 1- 10.
- Fuentes-Mata**, P., Espinosa-Pérez, H. y Luna-Wiarco, J. 1989. Nuevos registros de peces en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología*. Universidad Nacional Autónoma de México. *Serie. Zoología* 60 (2): 257-262.
- Fujio**, Y., Yamanaka, R. y Smith, P.J. 1983. Genetic variation in marine mollusc. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries* 49: 1809-1817.
- García-Molina**, F. y Uribe-Alcoccer, M. 1989. Análisis cromosómico del Bagre Marino *Ariusfelis* (Ariidae: Siluriformes) de la Región de la Laguna de Términos
-

Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*. Universidad Nacional Autónoma de México 16: 69-74.

Gilbert, C. H. y E. C. Starks. 1904. The fishes of Panama Bay. *Memoirs of the California Academy of Sciences* v. 4: 1-304, Pls. 1-33. [Also reprinted as *Contrib. Biol. Hopkins Seaside Lab.* No. 32:1-304, Pls. 1-33 in which publication date of February 6, 1904 was given in a prefatory note.]

Gillespie, J. H. y Kojima, K. 1968. The degree of polymorphisms in enzymes involved in energy production compared to that in non-specific enzymes in two *Drosophila anassae* populations. *Proceedings National Academy of Sciences*. U.S.A., 61: 582-585.

Gillespie, J. H. y Langley, C. H. 1974. A general model to account for enzyme variation in natural populations. *Genetics* 76: 837-848.

Gomes, V., Phan, V. N. y Passos, M. J. A. C. R. 1990. The karyotype of a marine catfish, *Bagre bagre*, from Brazil. *Japanese Journal of Ichthyology* 37: 321-323.

Gomes, V., Phan, V. N. y Passos, M. J. A. C. R. 1992. The karyotype of *Cathorops* sp. a marine catfish from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanografico*. Sao Paulo 40: 87-91.

Gomes, V., Phan, V. N. y Passos, M.J.A.C.R. 1994. Karyotypes of three species of marine catfishes from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanografico*. S Paulo 42: 55-61.

Günther, A. 1864. Catalogue of the fishes in the British Museum. Catalogue of the Physostomi, containing the families Siluridae, Characinidae, Haplochitonidae,

- Sternoptychidae, Scopelidae, Stomiatidae in the collection of the British Museum. Catalogue of the fishes in the British Museum. v. 5: i-xxii + 1-455.
- Harris**, H. A. y D. A. Hopkinson. 1976. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. American Elsevier Publishing Company, Inc. New York. 306p.
- Higuchi**, H. 1982. Estudo osteológico de bagres marinhos do litoral sul do Brasil (Osteichthyes: Siluroidei: Ariidae). Dissertação de mestrado Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. 135 p.
- Hubbs**, C. L. y R. R. Miller. 1960. *Potamarius*, a new genus of ariid catfishes from the fresh waters of Middle America. *Copeia* 1960 (2): 101-112.
- International Union of Biochemistry**. 1984. *Enzyme nomenclature. Recommendations of the Nomenclature Committee of the International Union of Biochemistry*. Academic Press, Inc. New York. 646 p.
- Johnson**, G. B. 1974. Enzyme polymorphism and metabolism. *Science*, 184: 28-37.
- Jordan**, D. S. 1895. The fishes of Sinaloa. Proceedings of the California Academy of Sciences (Series 2) v. 5: 377-514, Pls. 26-55. [Also reprinted as Contrib. Biol. Hopkins Seaside Lab. No. 1: 377-514, Pls. 26-55 in which publication date of September 7, 1895 was given in a prefatory note. Signature date of 15 August 1895 but not publication date.]
- Kailola**, P. J. y W. A. Bussing. 1995. Ariidae. Bagres marinos *In*: W. Fischer, F., Krupp, W. Schneider., C. Sommer., K. E. Carpenter & ZV. Niem (Eds). *Guía FAO para identificación de Especies para los Fines de la Pesca, Pacífico Centro-Oriental*. Vol. II, Parte 1. FAO, Roma, pp. 860-886.

- Keigwin, L. D.** 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific and Caribbean sea cores. *Geology* 6: 630-634.
- Kluge, A. G.** 1983. Cladistics and the classification of the great apes, pp. 151-177. *In*: R. L. Ciohan y T. Stuessy (eds.). *Cladistics, perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. Columbia University Press, New York.
- Kobelkowsky, D. A. y Castillo-Rivera, M.** 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica* 5 (1-2): 95-103.
- Lara-Domínguez, A.L., A. Yáñez-Arancibia, y F. Amezcua Linares.** 1981., Biología y ecología del bagre *Arius melanopus* Günther en la Laguna de Términos, Sur del Golfo de México. (Pisces: Ariidae): *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología*, Universidad Nacional Autónoma de México: 267-304.
- LeGrande, W. H.** 1980. The chromosome complement of *Arius felis* (Siluriformes: Ariidae). *Japanese Journal of Ichthyology* 27: 82-84.
- Lima, D., J. E. P. Freitas., M. E. Araujo y A. M. Sole-Cava.** 2005. Genetic detection of cryptic species in the frillfin goby *Bathygobiussoporator*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, Volume 320 (2): 211-223.
- Linnaeus, C.** 1766. Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. Systema naturae sive regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Laurentii Salvii, Holmiae. 12th ed. v. 1 (pt 1): 1-532. [Nantes
-

and Pisces on pp. 394-532. Author's name given as Carolus à Linné. Photographs and notes on some Linnaeus specimens are at <http://www.linnean-online.org/view/fish/fish.html>.]

Lucas, M. C. y E. Baras. 2001. *Migration of freshwater fishes*. Blackwell Science, Oxford. 420 p.

Lundberg, J. G. 1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problem with a paradigm. Pp. 156-199. *In*: P. Goldblatt (Ed.), *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven.

Marceniuk, A. 1997. Revisão sistemática do género (Osteichthyes: Siluriformes, Ariidae). Tesis M. Sc. Universidade do São Paulo, São Paulo, 315 p.

Marceniuk, A. P. 2007. Description of *Cathorops manglarensis*, a new species from the Colombian Pacific, with redescription of *Cathorops multiradiatus* (Siluriformes; Ariidae). *Zootaxa* 1529: 33-48.

Marceniuk, A. P. y R. Betancur-R. 2008. Revision of the species of the genus *Cathorops* (Siluriformes: Ariidae) from Mesoamerica and the Central American Caribbean, with description of three new species. *Neotropical Ichthyology* 6(1): 25–44. También disponible en: <http://www.ricardobetancur.com/publications>.

Marceniuk, A. P. y Ferraris, C. J., Jr. 2003. Ariidae. *In*: Reis, R. E., Kullander, S. O. & Ferraris, C. J., Jr. (Eds.). *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil, pp. 447–455.

- Marceniuk, A. P. y N. A. Menezes.** 2007. Systematics of the family Ariidae (Ostariophysi Siluriformes), with a redefinition of the genera. *Zootaxia* 1416: 1-126.
- Mayden, R. L.** 1992. Systematics, historical ecology, and North American freshwater fishes. Stanford University Press, CA. 969 pp.
- Mayden, R. L., Burr, B. M., Page L. M. y Miller, R. R.** 1992. The native freshwater fishes of North America, *In*: R. L. Mayden (Ed). *Systematics, Historical Ecology and North American Freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, Cal. pp. 827-863.
- McEachran J. D. y J. D. Fechhelm.** 1998. *Fishes of the Gulf of México*. University of Texas Press, Texas. Vol. 1.1112 p.
- Meek, S. E.** 1904. The fresh-water fishes of Mexico north of the isthmus of Tehuantepec. Field Columbian Museum, Zoological Series v. 5: i-lxiii + 1-252, Pls. 1-17.
- Miller, R. R.** 1966. Geographical distribution of Central American Freshwater Fishes. *Copeia* (4): 773-802.
- Miller, M. P.** 1997. *Tools for population genetic analyses (TFPGA) version 1.3.A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data*. Computer software distributed by author.
- Misra, K. S.** 1976. Pisces. Delhi, Manager of Publications. Vol. 2, 417 p.
- Mitchill, S. L.** 1815. The fishes of New York described and arranged. Transactions of the Literary and Philosophical Society of New York v. 1: 355-492, Pls. 1-6.

Moyle, P. B., y J. J. Cech, Jr. 1988. *Fishes: an introduction to ichthyology*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, NJ. 559 pp.

Muncy, R. J. y W. M. Wingo. 1983. Species profiles: Life histories and environmental requirements of coastal fishes and invertebrates (Gulf of Mexico)- Sea catfish and gafftopsail catfish. U.S. Fish and Wildlife Service. Division of Biological Service. FWS/OBS-8211.5. U.S. Army Corps of Engineers. TR EL-82-4, Vicksburg, M. S. *In: Avise, J. C., C. A. Reer and N.C. Saunders.* 1987. Geographical population structure and species differences in mitochondrial DNA of mouthbrooding marine catfishes (Ariidae) and demersal spawning toadfishes (Batrachoididae) *Evolution* 41 (5): 991-1002.

Munro, I.S.R. 1955. *The marine and fresh water fishes of Ceylon*. Halstead Press, Sydney. 351 p.

Myers, G. S. 1940. Fresh-water fishes and West-Indian Zoogeography. Annual Report Smithsonian Institute for 1937 (1940): 339-364.

Myers, G. S. 1963. The fresh-water fish fauna of North America. Proceedings of the XVI International Congress of Zoology 4: 20-27.

Nei, M. 1978. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics*. 89:583-590

Nei, M., y R. K. Koehn. 1983. *Evolution of genes and proteins*. Sinauer Assoc. Sunderland, MA. 380p.

Patterson, C. (ed.). 1987. *Molecules and morphology in evolution: Conflict or compromise*. Cambridge University Press. Cambridge. 229 pp.

Regan, C. T. 1906-1908. Pisces. *In: Biologia Centrali Americana* 8: 1-201.

- Reséndez-Medina, A.** 1983. Hidrología e ictiofauna de la laguna de Zontecomapan, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México* 53. Serie Zoología (1): 385-417.
- Reynolds, J. B., B. S Weir y C. C Cockerham.** 1983. Estimation of the concestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics* 105: 767-779.
- Rishi, K. K., Singh, J. y Haoban, M. S.** 1983. Karyological study on a marine catfish *Arius dussumieri* (Val.) (Ariidae: Siluriformes). *Chromosome Information Service* 34: 7-9.
- Robertson, D. R. y G. R. Allen.** 2002. *Shore fishes of the tropical eastern Pacific: an information system.* Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. CD.
- Robins, C.R. y G.C. Ray** 1986 A field guide to Atlantic coast fishes of North America. Houghton Mifflin Company, Boston, U.S.A. 354 p.
- Rodríguez-Estrada, U.** 1999. Caracterización electroforética de las proteínas totales del tejido muscular de cinco especies de bagres de la familia Ariidae de la República Mexicana. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana, Córdoba, Ver. 81p.
- Rogers, J. S.** 1972. Measures of similarity and genetic distance. Studies in genetic VII. Univ. Texas. Publs. (7213): 145-153.
- Ruiz-Carus, R. y Uribe-Alcocer, M.** 2003. Phylogenetic assessment of *Eucinostomusgula*, *Eugerresplumieri*, and *Diapterusauratus* (Gerreidae: Pisces) based on allozyme and mtDNA analyses. *Caribbean Journal of Science* 39 (1): 109-115.
-

- Ryman**, N. y F. M. Utter. 1987. Population genetics and fisheries management. Univ. Washingtong Press, Seattle, 425 p.
- Sibley**, C. G. y J. E. Ahlquist. 1987. DNA hybridization evidence of hominid phylogeny: results from an expanded data set. *Journal of Molecular Evolution* 26: 99-121.
- Selander**, R. K., M. H. Smith., J. Y. Yang., E. Johnson y J. B. Gentry. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* I, variation in the old field mouse (*Peromyscus polionatus*). *Studies in Genetics* 6: 49-90.
- Shaklee**, J. B., F. W. Allendorf., D. C. Morizoty G. S. Whitt. 1989. Genetic nomenclature for protein coding loci fish: Proposed guidelines. *American Fisheries Society Transaction* 118: 218- 227.
- Slowinski**, J. B. 2001. Molecular polytomies. *Molecular Pgylogenetics and Evolution*. 19:114-120
- Smith** H.M. 1965. The fresh-water fishes of Siam, or Thailand., Bull. United States National Musseum 188:633 p.
- Smith**, J.L.B. 1962. The moray eels of the western Indian Ocean and the Red Sea., *Ichthiology Bulletin of the Depatment of Zoology*. Rhodes Univ., Grahamstown 23:421-444.
- Smith**, P. J. y Fujio, Y. 1982. Genetic variation in marine teleost: high variability in habitat specialist and low variability in habitat generalist. *Marine Biology* 69: 7-20.

Steindachner, F. 1877. Ichthyologische Beiträge. IV. [With subtitles i-iv.]. Anzeiger der Akademie der Wissenschaften in Wien v. 72 (1. Abth.): 551-616, Pl. 1-13. [Dated Dec. 1876, actually published in 1877.]

Suzuki, H y Phan, V. N. 1990a. Electrophoretic study on intraspecific variation and interspecific relationship of marine catfishes (Siluriformes, Ariidae) of Cananea (Sao Paulo, Brazil) 1 General proteins of eye-lens and skeletal muscle. Boletim do Instituto Oceanografico. S. Paulo 38 (1): 31-42.

Suzuki, H. y Phan, V. N. 1990b. Electrophoretic study on intraspecific variation and interspecific relationship of marine catfishes (Siluriformes: Ariidae) of Cananea (São Paulo, Brazil) 2. Isozymes of skeletal muscle. *Boletim do Instituto Oceanografico. S. Paulo* 38 (4): 43-55.

Swofford, D. y R. B. Selander. 1989. *Biosys-1. A computer program for the analysis of allelic variation in population genetics and biochemical systematics*. Release 1.7 Department of genetics and Development, University of Illinois. 65 p.

Taylor, W. R. y Menezes, N. A. 1978. Family Ariidae. *In: W. Fischer (Ed). Western Central Atlantic (fishing area 31) FAO species identification sheets for fishery purposes*. Rome, Vol.1.FAO, Roma.

Uribe-Alcocer, M. y Díaz-Jaimes, P. 2000. Fish chromosomes as biomarkers of genotoxic damage and proposal for the use of tropical catfish species for short-term screening of genotoxic agents. *Biomonitoring and Biomarkers as Indicator of Environmental Change*. Vol. II: *In: Butterworth F. M., Gunatilaka, A. y Gonshebbatt, M. E. (Eds.) Plenum Press, N. Y.* pp. 361-390.

- Utter, F. M.** 1986. Validity of electrophoresis in identifying fish populations structures.
In: D. Hedgecock (Ed). Workshop on identify in fish subpopulations. 14 – 19.
Calif. Sea Grant Coll. Program Publ. T-CSGCD-013.
- Vawter, L. y W. M. Brown.** 1986. Nuclear and mitochondrial DNA comparisons reveal extreme rate variation in the molecular clock. *Science* 234: 184-196.
- Warburton, K.** 1978a. Community structure, abundance and diversity of the fish of a Mexican coastal lagoon. *Estuarine and Coastal Marine Science* 497-519. 7.
- Weber, M. y L. F. de Beaufort.** 1913. *The fishes of the Indo-Australian Archipelago. II.- Malacopterygii, Myctophoidea, Ostariophysii: I.- Siluroidea.* E.J. Brill, Leiden. 404 p.
- Weir, B. S y C. C. Cockerham.** 1984. Estimating F-statistics for the alalysis of populations structure. *Evolution.* 38: 1358-1370.
- Wheeler, A. y Baddokwaya, A.** 1981. The generic nomenclature of the marine catfishes usually referred to the genus *Arius* (Osteichthyes: Siluriformes). *Journal of Natural History* 15 (5): 769-773.
- Wilson, A. C., Sarich V.M y Maxson L. R.** 1974. The importance of gene rearrangement in evolution: evidence from studies of rates of chromosomal, protein and anatomical evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA* 71: 3028-3030.
- Wilson, A. C., Carlson S.S. y White T. J .** 1977. Biochemical evolution. *Annual Review of Biochememistry.* 46: 473-639.
- Wongratana, T. y U. Bathia,** 1974, Ariidae. *In W. Fischer and P.J.P. Whitehead* (eds.) *FAO species identification sheets for fishery purposes. Eastern Indian*
-

Ocean (fishing area 57) and Western Central Pacific (Fishing Area 71). volume 1. [pag. var.]. FAO, Rome.

Yáñez-Arancibia, A., J. Curiel-Gómez. y V. Leyton. 1976. Prospección biológica y ecológica del bagre marino *Galeichthys caerulescens* (Günther) en el sistema lagunar costero de Guerrero, México (Pisces: Ariidae). Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México. 125-180.3 (1)

ANEXO

ARTÍCULO

“Phylogenetic relationships among five marine catfish species (Pisces: Ariidae) from Mexico”

“Relaciones filogenéticas entre 5 especies de bagres (Pisces: Ariidae) de México”.

Guadalupe Tenorio-Colín, 1,2,* Uriel Rodríguez-Estrada,
Manuel Uribe-Alcocer⁴ and Píndaro Díaz-Jaimes.

Hidrobiológica 20(3): 265-273

Phylogenetic relationships among five marine catfish species (Pisces: Ariidae) from Mexico

Relaciones filogenéticas entre 5 especies de bagres (Pisces: Ariidae) de México

Guadalupe Tenorio-Colín,^{1,2*} Uriel Rodríguez-Estrada,³
Manuel Uribe-Alcocer⁴ and Píndaro Díaz-Jaimes⁴

¹ Universidad del Mar. Ciudad Universitaria Km. 1.5 Carretera a Zipolite s/n. Puerto Ángel, Oaxaca 70902, México

² Doctorado en Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana, México

³ Universidad Católica de Temuco. Escuela de Acuicultura, Laboratorio de Nutrición Acuicola. Avenida Rudecindo Ortega 02950, Campus Norte, Temuco, Chile

⁴ Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-305, México, D. F. 04510, México
e-mail: tenorio@angel.umar.mx

Tenorio-Colín, G., U. Rodríguez-Estrada, M. Uribe-Alcocer and P. Díaz-Jaimes. 2010. Phylogenetic relationships among five marine catfish species (Pisces: Ariidae) from México. *Hidrobiológica* 20(3): 265-273

ABSTRACT

The systematics of the marine catfish of the family Ariidae is controversial because at the present time the number of species and genera in the family, or their relationships, remain uncertain. Phylogenetic relationships among five representative species of marine catfish of the family Ariidae from both the Pacific and the Atlantic coasts of Mexico were assessed by the analysis of the variability in 21 alloenzymatic loci, and by the comparison of the electrophoretic patterns of whole muscle proteins. Interspecific genetic divergence levels obtained by both electrophoretic methods showed a clear separation among the genera *Cathorops*, *Bagre* and *Ariopsis*, as well as in the studied species of *Cathorops* and *Ariopsis*, with *Bagre marinus* showing a greater genetic similarity with the *Ariopsis* group. Finally, our results contribute to the definition of the presence of this species in the coasts of the Gulf of Mexico

Key words: Phylogeny, catfish, Ariidae, electrophoresis, isoenzymes.

RESUMEN

La sistemática de los bagres marinos pertenecientes a la familia Ariidae es controversial, porque hasta la actualidad, no se conoce con exactitud el número de especies y géneros existentes en la familia, ni las relaciones que se establecen entre ellos. En el presente trabajo se estudiaron las relaciones filogenéticas entre cinco especies representativas de bagres marinos de la familia Ariidae, de ambas costas del Pacífico y del Atlántico Mexicano. El mencionado análisis se llevó a cabo mediante el análisis de la variabilidad en 21 loci aloenzimáticos y a través de la comparación de patrones electroforéticos de proteínas totales de músculo. Los niveles de divergencia interespecífica obtenidos por ambos métodos electroforéticos mostraron una clara separación entre los géneros *Cathorops*, *Bagre* y *Ariopsis*, así como entre las especies estudiadas de *Cathorops* y *Ariopsis* con *Bagre marinus*, mostrando una mayor similitud genética con el grupo *Ariopsis*. Los resultados obtenidos en este estudio contribuyen al establecimiento de la presencia de estas especies a lo largo de las costas del Golfo de México.

Palabras clave: Filogenia, bagres, Ariidae, electroforesis, isoenzimas.

INTRODUCTION

The family Ariidae (Bleeker, 1862) includes catfish distributed mainly in the warm and tropical waters of both, marine and estuarine habitats. Castro-Aguirre *et al.* (1999) considered the family Ariidae to be a taxonomic assemblage of 14 genera with approximately 120 species, some of them complex and difficult to identify because of their morphological similarity while Betancur (2003) stated that at least 150 species have been recognised. The systematics of the Ariidae has not been clear in the definition of the species and genera, especially those of the Atlantic (Wheeler & Baddockwaya, 1981; Higuchi, 1982), which has brought about the occurrence and persistence of frequent synonyms (e.g. Meek, 1904; Regan, 1906-1908; Reséndez-Medina, 1983; Fuentes-Mata *et al.*, 1989; Mayden *et al.*, 1992; Kobelkowsky & Castillo-Rivera, 1995). According to Marceniuk & Menezes (2007) the main problems in recognising species identity and monophyletic taxa are due to the wide geographical distribution of the group and the overall similarity in the external morphology of its species, together with a lack of adequate specimens in museum collections.

Thus, it is important to test some of the hypotheses on the taxonomy of the group with genetic methods, including for instance, the proposals of Taylor & Menezes (1978) and Kailola & Bussing (1995), as well as Castro-Aguirre *et al.* (1999) and Kobelkowsky & Castillo-Rivera (1995) on the separation of the catfish of the genus *Ariopsis* Gill (1861) from those of the *Arius* Valenciennes (1840) group, based on the geography of their distribution. According to this hypothesis, the genus *Ariopsis* (Gill, 1861) is found north of the Equator while the genus *Arius* is found in the southern hemisphere.

Morphological studies have been carried out to contribute to the understanding of the systematics of the catfish of this family. Kobelkowsky & Castillo-Rivera (1995) examined the number of pharyngeal teeth in *Cathorops melanopus* (Günther, 1864), *Ariopsis felis* (Linnaeus, 1766) and *Bagre marinus* (Mitchill, 1815), and found that differences help identify these species. *Cathorops melanopus* present one pair of teeth, *Ariopsis felis* two pairs and *Bagre marinus* three pairs.

Recent studies on the morphometry of some ariid fish have provided clear evidences of the monophyly of the group (Betancur, 2003; Acero & Betancur, 2007; Betancur *et al.*, 2004).

The karyotypes of several species of this family have been made looking for clues of their phyletic relationships. Nevertheless, the analysis of chromosome evolution reflected in chromosome numbers and formulas have shown a remarkable karyotype stability not useful to make phylogenetic inferences about the group (Le Grande, 1980; Rishi *et al.*, 1983; Fitzsimmons *et al.*, 1988; García-Molina & Uribe-Alcocer, 1989; Gomes *et al.*, 1990; Gomes *et al.*, 1992; Gomes *et al.*, 1994; Uribe-Alcocer & Díaz-Jaimes, 2000). Other studies of genetic characters based on protein elec-

trophoresis have been highly effective to detect variability and to evaluate interspecific relationships among different fish groups (Avisé, 1994; Ruiz-Carús & Uribe-Alcocer, 2003). Another genetic study, based on the sequences of a 2922 pb fragment of the mitochondrial genome (cytochrome b, ATP synthase 8 and 6, 12S and 16S), and on a 978 pb nuclear fragment (activating gene of the recombination 2), provided a robust phylogenetic analysis of this group by maximum parsimony (Betancur, 2003).

Betancur (2009a) reported new molecular phylogenies of the New World ariids and galeichthyins, and proposed an inclusive phylogeny of the ariid taxa, providing a framework for future comparative studies and classifications by the comparison of the mitochondrial sequences (cytochrome b, ATP synthase 8 and 6, 12S and 16S ~3 kb) and a nuclear marker (rag2, ~1 kb) of specimens representing several biogeographic provinces from the wide distribution area of the catfish group. Betancur (2009b) also reported molecular data of further species to deepen in the phylogenies of the Ariinae, and to infer historical and biogeographical scenarios in the evolution of this group.

The purpose of this work was to evaluate the extent of genetic divergence among five ariid catfish species: *Ariopsis felis* (Linnaeus, 1766), *Bagre marinus* (Mitchill, 1815) and *Cathorops agaudulce* (Meek, 1904) of the Gulf of Mexico, and *Cathorops fuerthii* (Steindachner, 1877) and *Ariopsis guatemalensis* (Günther, 1864) of the Pacific coast, through the analysis of electrophoretic patterns of whole muscle protein extracts in polyacrilamide gels and the electrophoretic analysis of 21 alloenzymatic loci, to contribute to the understanding of the systematics of this group. Genetic studies based on protein electrophoresis have proved to be highly effective to detect variability and to evaluate relationships at the species level for different fish groups (Avisé, 1994; Ruiz-Carús & Uribe-Alcocer, 2003), including cryptic species (Lima *et al.*, 2005).

MATERIALS AND METHODS

Specimens of *Cathorops fuerthii* (n = 11) and *Ariopsis guatemalensis* (n = 60) from the Mexican Pacific coast were collected by cast net in Laguna de Tres Palos, in the Mexican state of Guerrero. Ten additional specimens of the first species were also collected further north, in the state of Sinaloa. In the southeastern Gulf of Mexico off Campeche, 40 specimens of *Ariopsis felis* and 11 of *Bagre marinus* were collected with a dredge net during the oceanographic campaign "Impacto I", aboard the R/V Justo Sierra (UNAM). Eighty additional specimens of *Cathorops agaudulce* were collected from several lagoons of the state of Veracruz: Alvarado, Sontecomapan, La Antigua and La Mancha. A specimen of the family Heptapteridae (Gill, 1861), *Rhamdia guatemalensis* (Günther, 1864), was used as an external reference. Specimens of *Ariopsis* were identified following the taxonomic keys of Castro-Aguirre (1978), Kailola & Bussing (1995), and those of *Cathorops*, following the keys of Castro-Aguirre *et al.* (1999) and Taylor &

Menezes (1978).

Whole muscle proteins. Samples of whole muscle protein were prepared by homogenising approximately 1 g of muscle tissue in 750 µl of Tris (Sigma T-1503) -Glycine (Sigma G-6761), pH 8.9 buffer followed by centrifugation at 4,000 rpm for 10 min. Supernatant fraction was kept at -20 °C until the electrophoretic run. Electrophoresis was carried out in 10% polyacrilamide gels (Sigma A-8887 and M-2022) (Fernström & Moberg, 1977). A discontinuous electrophoretic buffer system was used with 0.04M Tris (Sigma-T-1503) -0.052M Glycine (Sigma-G-6761) at a pH of 8.9 for the cathode, and 0.1M Tris (T-1503) -1N HCl (50 ml), pH 8.1 for the anode. The run was made at 30 mA for 2 hours. The general protein stain used was Comassie blue (Sigma B-0630) (Ferguson, 1980).

Whole muscle protein band patterns were analysed qualitatively by determining their presence/absence in the gels, and quantitatively by determining the absolute frequencies of the resolved bands. Ferguson's (1980) similarity coefficient, that considers the number of shared bands between two species relative to the total number of bands resolved, was computed. A matrix of presence/absence of electromorphs was produced in order to construct a dendrogram following the UPGMA method, as implemented in the Jump (JMP) version 3.1.2 programme (Sall *et al.*, 1989-1995). Every species was considered as an Operative Taxonomic Unit (OTU), and the resolved electromorphs as a double state character, that is, as binary data that denote the presence or absence of bands (Crisci & López-Armengol, 1983). A dendrogram was constructed later for a cluster analysis, where the average taxonomic distance was inversely proportional to the similarity coefficient, considering the value 0 as taxonomic distance zero and the value 1 as the maximum taxonomic distance.

Allozymes. Samples of liver and muscle tissue were frozen with liquid nitrogen for transportation to the Laboratory of Genetics, Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Mexico City. Extracts were obtained by grinding tissues on ice in 750 µl of homogenising solution consisting of 0.001M Trizma base (Sigma T-1503), 0.0001M EDTA (Sigma ED2SS) and 0.00005M NADP (Sigma N-3886) at a pH of 7.

Electrophoretic assays were conducted in horizontal 10.5% (weight/volume) starch gels (Sigma Chemicals, St. Louis, Mo, Cat. S-4501). The buffer solutions used were: 0.10M Tris - 0.10M Malate - 0.01M EDTA (Sigma T-1503, Sigma M-0375, Sigma-ED2SS), for enzymes isocitrate dehydrogenase (IDH EC. 1.1.1.42), phosphogluconate dehydrogenase (6PGD; EC. 1.1.1.44), lactate dehydrogenase (LDH; EC. 1.1.1.27), and glycerol phosphate dehydrogenase (α -GPD; EC. 1.1.1.8); 0.223M Tris - 0.086M Citrate I (Sigma T-1503, Sigma C-7129), for Aspartate aminotransferase (AAT; EC. 2.6.1.1), esterases (EST; EC. 3.1.1.1), malate dehydrogenase (MDH; EC. 1.1.1.37), and the malic enzyme (ME; EC 1.1.1.40); and the buf-

fer 0.025 M Tris - 0.192M Glycine (Sigma T-503, Sigma G-6761), for alcohol dehydrogenase (ADH; EC. 1.1.1.1), gluconate dehydrogenase (GLUD; EC. 1.4.1.3), leucil-glycyl-glycine (LGG; EC. 3.4.11.4), leucyl alanine (LA; EC. 3.4.11.1), leucyl-proline (PAP; EC. 3.4.11.5), superoxid dismutase (SOD; EC.1.15.1.1), glucose phosphate isomerase (GPI; EC. 5.3.1.9.), and adenylate kinase (AK; EC. 2.7.4.3).

Once the electrophoretic assay was concluded, each gel was cut into five or six thin slices that were stained following the histochemical methods of Selander *et al.* (1971) and Harris & Hopkinson (1976). The slices were incubated at 37°C for 15 min or until clear bands appeared on the gels.

The interpretation of the bands followed Utter (1986), and the loci and allele nomenclature followed the guidelines proposed by Shaklee *et al.* (1989).

The programme TFGA (Miller, 1997) was used to compute allelic frequencies, the mean observed and expected heterozygosity for every locus, and the percentage of polymorphic loci under the criterion of 95% of frequency for the most common allele. Genetic similarities and identities between species were computed following the procedure of Reynolds *et al.* (1983). Finally, using the Phylip 3.67 programme and the method of Neighbor Joining, a resampling of the data base was carried out by "Bootstrap" (5000 iterations), and a dendrogram was obtained (consensus tree) for the relationship of the five studied species (Felsenstein, 1985), with the length of the branches indicated by brackets.

RESULTS

Whole muscle proteins. Figure 1 shows the electrophoretic patterns found in the whole muscle protein runs of the five catfish species studied.

A total of 22 different bands were identified for the five ariid species studied, and three additional bands were detected in *R. guatemalensis* (Figure 1). Twelve bands were found in specimens of *Cathorops aguadulce*, nine in *Cathorops fuerthii*, 11 in *Ariopsis felis*, eight in *Ariopsis guatemalensis*, 10 in *Bagre marinus* and only six in the specimen of the outside group of *Rhamdia guatemalensis*. At the intrageneric level, *C. aguadulce* shared eight bands (66.6%) with *C. fuerthii*, and *A. felis* also shared eight bands (88.9%) with *A. guatemalensis*.

At the species level, *C. aguadulce* showed the highest number of bands with 12 (54.55%) out of the 22 bands resolved, whereas *B. marinus* presented the lowest number of bands with nine (40%). Only band 18 of *B. marinus* was diagnostic for this species, as it was exclusive and present with a 100% frequency. The presence of other bands may be highly indicative of other species, as in the case of bands 13, 14 and 16 that may indicate the presence of *C. aguadulce*, the only species where they occur, although with frequencies below 100%. Likewise, at the intergeneric level, the joint

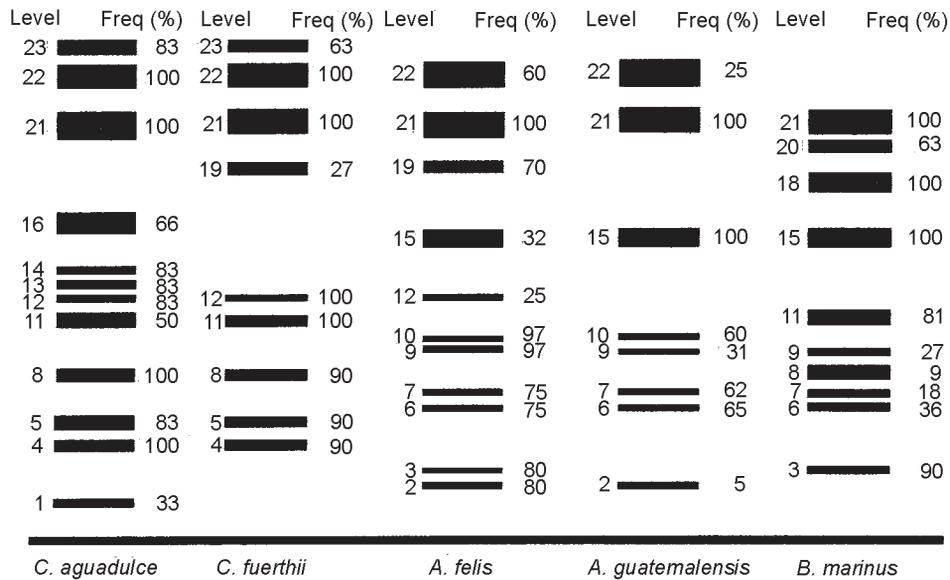


Figure 1. Electropherogram of the total proteins in five species of catfish. On the left of each band is the number assigned to the level found, and on the right side is, the percentage of the presence of this band in the species.

presence of some bands (5 and 23), although not at frequencies of 100%, could nonetheless be diagnostic for the identification of the genus *Cathorops*, as well as band 2 that is found exclusively in the genus *Ariopsis*.

Intragenetic comparisons show that the two species of the genus *Cathorops* share eight of the 12 bands present in this genus (4, 5, 8, 11, 12, 21, 22 and 23), representing 66.6%. The two analysed species of the genus *Ariopsis* showed a greater similarity (88.8%) by sharing eight of the nine bands resolved (2, 6, 7, 9, 10, 15, 21 and 22). Bands 21 and 22 are shared by the genera *Cathorops* and *Ariopsis*, but they consistently appear together only in *Cathorops* with frequencies of 100%, while lower values for band 22 are found in the genus *Ariopsis*. When comparing the genus *Cathorops* and *Bagre marinus*, only three bands (8, 11 and 21) are shared, whereas the genus *Ariopsis* and *Bagre marinus* share five bands (6, 7, 9, 15 and 21) indicating that there is a greater affinity in this latter case.

Ferguson's identity coefficients, shown in table 1, were obtained by computing the number of shared bands between two taxa relative to the total number of bands, in order to evaluate their proximity. It is important to point out that the average taxonomic distance is inversely proportional to the identity coefficient, and that when one increases, the other one decreases proportionally. Values range from one to zero. Estimations close to one indicate no differences, whereas values tending to zero indicate larger differences. In this study, the coefficients presented a range of values of 0 to 0.66, the highest corresponding to the comparison between the species of the genus *Cathorops* (0.66). The species of *Ariopsis* had a coefficient of 0.63. The similarity coefficient between *Bagre marinus* and *A. guatemalensis* had values of 0.6 and 0.54 when compared with *A. felis*, indicating a closer proximity between these genera. Smaller similarity values, from 0.16 to 0.36, were recorded for the intergeneric comparisons, particularly in the comparison among the species of the genera *Cathorops* and *Ariopsis* (Table 1).

Table 1. Identity Coefficients (Ferguson, 1980) below the diagonal and genetic distance matrix (D) (Reynolds et al., 1983) above the diagonal, based on Bootstrap analyses (5000 replicates) by method of Neighbor Joining.

	<i>C. aguadulce</i>	<i>C. fuerthii</i>	<i>A. felis</i>	<i>A. guatemalensis</i>	<i>B. marinus</i>	<i>R. guatemalensis</i>
<i>C. aguadulce</i>	***	0.478	0.441	0.444	0.561	0.791
<i>C. fuerthii</i>	0.66	***	0.714	0.760	0.763	0.920
<i>A. felis</i>	0.25	0.36	***	0.340	0.535	0.858
<i>A. guatemalensis</i>	0.16	0.22	0.63	***	0.570	0.869
<i>B. marinus</i>	0.25	0.3	0.54	0.6	***	0.855
<i>R. guatemalensis</i>	0.18	0.22	0.09	0.0	0.1	***

The dendrogram based on these coefficients is shown in figure 2, and illustrates a clear separation between the genus *Cathorops* and the cluster of the *Ariopsis* species and *Bagre marinus*.

Allozymes. Of the 21 resolved loci, 20 were polymorphic in *C. aguadulce* (95.2%), three in *C. fuerthii* (14.3%), 14 in *A. felis* (66.6%), 15 in *A. guatemalensis* (71.4%) and 11 in *B. marinus* (52.3%). No monomorphic locus was found in any of the analysed species. A summary of genetic variability found in the 21 enzyme loci analysed in the five studied species of marine catfish is shown in table 2.

The lowest level of variability was recorded for *C. fuerthii* with an expected average heterozygosity (H_e) of 0.070, and the highest level was recorded for *Ariopsis felis* ($H_e = 0.213$), followed closely by *B. marinus* ($H_e = 0.193$) (Table 2). The genetic distances of Reynolds *et al.* (1983) (Table 1 over the diagonal) ranged from 0.340, for the comparison between *A. felis* and *A. guatemalensis*, to 0.920 between *C. fuerthii* and *Rhamdia guatemalensis*. The Neighbor Joining analysis used to cluster species according to the genetic distances of Reynolds *et al.* (1983) showed that the species of the genus *Ariopsis* cluster together, and that with

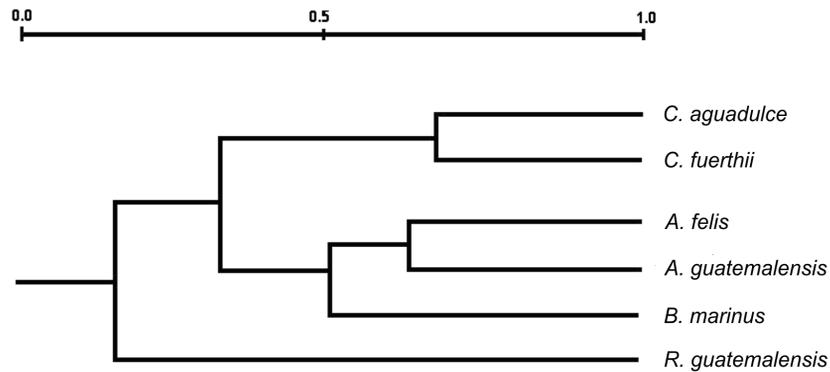


Figure 2. UPGMA dendrogram that showed the taxonomic relationships among catfish species based on the identity coefficients of the electropherograms of whole muscle extracts.

Table 2. Summary of the variability at 21 enzyme loci in five species of marine catfish. Standard error in parentheses.

Population	Average sample size per locus	Average of alleles per locus	Percentage of polymorphic loci	Mean Direct Expected*	Heterozygosity
1. <i>Cathorops aguadulce</i>	78.1	2.6	90.5	.027	.264
	(1.1)	(.1)		(.013)	(.029)
2. <i>Cathorops fuerthii</i>	10.8	1.2	14.3	.043	.070
	(.2)	(.1)		(.043)	(.040)
3. <i>Ariopsis felis</i>	36.0	2.0	47.6	.086	.213
	(1.9)	(.2)		(.046)	(.052)
4. <i>Ariopsis guatemalensis</i>	77.6	2.1	47.6	.007	.185
	(.7)	(.2)		(.003)	(.045)
5. <i>Bagre marinus</i>	10.8	1.7	42.8	.074	.193
	(.2)	(.2)		(.048)	(.051)

Note: A locus is considered polymorphic if the frequency of the most common allele does not exceed 0.95.

* Unbiased estimate (see Nei, 1978).

Bagre marinus they form a node that is clearly separated from the species of the genus *Cathorops* (Figure 3). The support of the branches obtained by the bootstrap was of 93.18% for the *A. felis* and *A. guatemalensis* branch, and of 68.72% for the species of *Cathorops*, supporting the hypothesis that the genus *Ariopsis* forms a node close to *B. marinus*, while the genus *Cathorops* is clearly separated from the latter.

DISCUSSION

The lowest level of genetic variability was recorded for *C. fuerthii*, within the range of the values reported by Suzuki & Phan (1990) for the ariid fish of Brazil, in which the levels of expected heterozygosity vary from 0.0018 in *Netuma barba* (Lacépède, 1803) to 0.0887 in *C. Spixii* (Agassiz, 1829). The differences found may be due to the fact that these authors report only six polymorphic loci, while in this study polymorphism was detected in 17 alloenzymatic loci for the five analysed species. The differences could also be due to our larger sample size.

Our findings agree with the results of the morphological comparison of the digestive tract structures of *A. felis*, *B. marinus* and *C. aguadulce*, that indicated that the number and position of pharyngeal teeth, the length of the intestine and the number of secondary walls in the swimming bladders increase gradually in the sequence *Cathorops aguadulce* - *Ariopsis felis* - *Bagre marinus* (Kobekowsky & Castillo Rivera, 1995). Acero *et al.* (2005) found differences between the genera *Ariopsis* and *Cathorops* with respect to the enormous development of the pelvic fins in the females of *Ariopsis*, whereas in *Cathorops* the dimorphism in the pelvic structures, even in mature fish, is less pronounced. However, the differentiation of the shoulder girdle in this genus is more contrasting than in *Ariopsis*, and the molariform teeth in the palate of *Cathorops*, an autapomorphy of the genus, are less numerous in the males than in the females (Betancur *et al.*, 2004).

Reproduction in ariids involves the greater development of the pelvic fins of the females to sustain the egg mass at the time

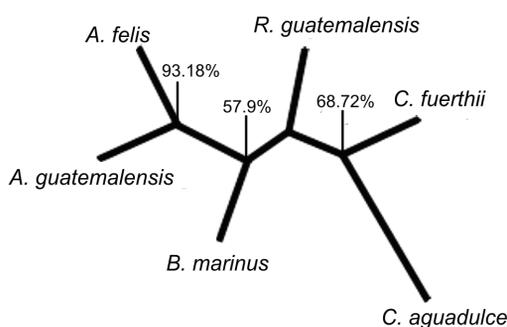


Figure 3. Consensus tree that showed the relationships among catfish species based on the genetic identities of the analyzed alloenzymes. The number above every node indicates the Bootstrap support value.

of spawning and for hatching for several weeks. A less strong and rigid girdle may be important in the males to facilitate the expansion of the bucco-pharyngeal cavity for oral incubation, and a smaller development of the pharyngeal teeth may be advantageous to avoid damage and mistreating of eggs and larvae (Acero *et al.*, 2005).

The ariid species of the genera *Cathorops* and *Ariopsis* studied in the present work, are representative trans-isthmian species: *C. aguadulce* and *A. felis* are found in the Gulf of Mexico, and *C. fuerthii* and *A. guatemalensis* in the Pacific Ocean. Different levels of genetic distance appeared when the species of each genus were clustered: 0.478 in the case of *Cathorops* species and 0.340 in the *Ariopsis* species. The distance between *C. aguadulce* and the *Ariopsis* species is 0.441 for *A. felis* and 0.444 for *A. guatemalensis*, while *C. fuerthii* presented a larger distance with respect to these two species, of 0.714 and 0.760 respectively. These differentiation levels are considered to be related to the time of independent evolutionary divergence, since the concurrent establishment of reproductive isolation between the congeneric species should coincide with the emergence of the Panama isthmus about 3 to 3.5 million years ago (Keigwin, 1978; Coates *et al.*, 1992). Betancur (2003) described this event as vicarious and mentioned that four recent events of trans-isthmian speciation may be identified in the family, two of which are present in the group ('*Arius A*'). The low values of genetic divergence between '*Arius A*' *cookei* and *A. aff. cookei* (1.7%), and their distribution patterns found also in other marine fish, suggest a recent connection between the Pacific Ocean and the Atrato river basin. The diversification of the Ariinae lineages seems to have happened for short periods a long time ago, perhaps in the Tethys Sea before its final closure, and could explain the monophyly of the American ariines.

Betancur (2003) suggested the existence of two lineages in the family Ariidae: he proposed the Ariinae, and the Galeichthyinae (Acero & Betancur, 2007) as a new subfamily, corroborating the monophyly and validating the genera *Ariopsis*, *Bagre* (Cloquet, 1816), *Cathorops* and *Galeichthys* (Velenciennes, 1840).

Cathorops aguadulce is largely one species confined to freshwater environments, sporadically present in river mouths (i.e. secondary freshwater fish) (Hubbs & Miller, 1960; Marceniuk, 1997; Castro-Aguirre *et al.*, 1999; Acero, 2002; Acero & Betancur, 2002; Marceniuk & Ferraris, 2003) It is a species probably related to *C. melanopus* (Marceniuk, 1997), implying a common freshwater origin, although the examination of samples of this species, in a phylogenetic context, is needed to test this proposal (Betancur, 2003).

Although Betancur (2003) found that discrepancies between molecular and morphological data of the genus *Cathorops* could imply a morphological convergence, this theory has been tested and the monophyly of the group has been established. Marceniuk

(1997) made a taxonomic revision of several species of *Cathorops* of both coasts of the American continent, based on discriminate methods with morphometric data, and suggested that osteological synapomorphies confirm the monophyly of the genus.

The studies of Betancur *et al.* (2004), Marceniuk (2007), Ace-ro & Betancur (2007), Marceniuk & Betancur (2008) and Betancur (2009a) coincided in the results obtained so far, and support and confirm the monophyly of the ariids. Nevertheless, this monophyly, based and validated through previous morphological studies, is not congruent with molecular phylogenies and has been challenged (Betancur, 2009b).

According to Betancur (2003, 2010), the restriction to fresh-water environments of some of the studied species involves at least three events of secondary invasion of neotropical ariines, and implies a reversal to the primitive conditions of the Otophysi. The confinement of *Potamarius* (Hubbs & Miller, 1960), *C. agudulce* / *C. melanopus* and other marine fish to the basins of the river Usumacinta and Izabal, can be explained by shared histories or particular ecological conditions, such as high ionic concentrations and an ecological unsaturation of primary ichthyofauna that favoured the invasion of these systems (Betancur, 2003).

Several authors have pointed out that most species of *Cathorops* and *Ariopsis* present anadromous trends, and occur in both marine and fresh water environments entering the lower and even the higher areas of the rivers (Cervigón, 1991; Marceniuk, 1997; McEachran & Fechhelm, 1998; Lucas & Baras, 2001; Acero, 2002; Robertson & Allen, 2002; Betancur, 2003).

A similar pattern of differentiation has been found for the genus *Centropomus* (Lacépède, 1802) of the eastern tropical Pacific. The species *C. robalito* (Jordan y Gilbert, 1882), with oceanic habits and a seemingly larger larval dispersal capacity, has been found to be homogenous, while the coastal and fresh or brackish water-dependent species *C. viridis* (Lockington, 1877) and *C. medius* (Günther, 1864), that are confined mainly to estuaries and coastal lagoons, revealed some population structure (Díaz-Jaimés *et al.*, 2007).

The dendrograms derived from the 21 allozymatic loci showed the same topology as the dendrogram built with the total proteins of muscle tissue, evaluated by means of the similarity coefficient of Ferguson (1980), corroborating the consistency of these methods in this study, and their likely usefulness for the study of phylogenetic relationships among these fish groups. Likewise, the general topology of the trees obtained by Betancur (2003), by maximum parsimony achieved through mitochondrial DNA (cytochrome b, ATP synthase 8 and 6, 12S and 16S), nuclear fragment (activating gene of the recombination 2) and morphometrics, agree with our results in clustering the *Cathorops* species apart from the *Ariopsis* species. The genus *Bagre* is also separated from these two genera, but is closer to *Ariopsis*. Simi-

larly, Kobelkowsky & Castillo-Rivera (1995) and Taylor & Menezes (1978) concurred in the acknowledgement of clear cut anatomical differences among these three genera, as mentioned above and as found in our study.

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was part of the project for the Doctorate Programme in Biological Sciences of the Universidad Autónoma Metropolitana, plantel Iztapalpa, a programme within the PNCP (Programa Nacional de Posgrados de Calidad del CONACYT, No: 0307-O). The first author received a scholarship awarded by CONACYT (No.83532). The valuable help of Alma Delia Hernández Pérez, Ma. de Lourdes Barbosa Saldaña and Edson Sandoval Castellanos, as well as the observations and support of José Ángel Ronsón Paulín, Pedro Cervantes Hernández and Derek Brockett are gratefully acknowledged. The valuable comments of two anonymous reviewers are also gratefully acknowledged.

REFERENCES

- ACERO, P. A. 2002. Ariidae. In: K. E. Carpenter (Ed.). *The living marine resources of the Western Central Atlantic*. Vol. II. FAO, Roma, pp. 831-852.
- ACERO, P. A. & R. BETANCUR-R. 2002. *Arius cookei*, a new species of ariid catfish from the tropical American Pacific. *Aqua Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 5(4): 133-138.
- ACERO, P. A. & R. BETANCUR-R. 2007. Monophyly, affinities, and subfamilial clades of sea catfishes (Siluriformes: Ariidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 18(2): 133-143.
- ACERO, P. A., R. BETANCUR-R, A. F. POLANCO & N. CHAPARRO. 2005. Diferenciación sexual temprana a nivel óseo en dos géneros de bagres marinos (Pisces: Ariidae) del Caribe. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales*, 163: 37-43.
- AVISE, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, New York. 511 p.
- BETANCUR-R, R. 2003. Filogenia de los bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) del Nuevo Mundo. Tesis de Maestría en Ciencias, Universidad Nacional de Colombia-INVEMAR, Bogotá. 121 pp.
- BETANCUR-R, R. 2009a. Systematics and evolutionary history of sea catfishes (Siluriformes: Ariidae). Ph.D. Dissertation, Auburn University, Auburn. 200 p.
- BETANCUR-R, R. 2009b. Molecular phylogenetics and evolutionary history of ariid catfishes revisited: a comprehensive sampling. *Evolutionary Biology* 9: 175. Betancur-R, R. 2010. Molecular phylogenetics supports multiple evolutionary transitions from marine to freshwater habitats in ariid catfishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55(1): 249-258.

- BETANCUR-R, R., A. ACERO & L. M. MEJÍA-LADINO. 2004. Sistemática filogenética preliminar de algunos bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) neotropicales [Preliminary phylogenetic analysis of some Neotropical sea catfishes (Siluriformes: Ariidae)]. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 158: 61-85.
- CASTRO-AGUIRRE, J. L. 1978. Catálogo sistemático de los peces marinos que penetran a las aguas continentales de México con aspectos zoogeográficos y ecológicos. *Instituto Nacional de la Pesca. México. Serie Científica* 19: 298 p.
- CASTRO-AGUIRRE, J. L., H. S. ESPINOSA & J. J. SCHMITTER-SOTO. 1999. *Ictiofauna Estuarino-Lagunar y Vicaria de México*. Colección Textos Politécnicos. Serie Biotecnologías. Ed. Limusa. México, D.F. pp. 140-158, 521-532.
- CERVIGÓN, F. 1991. *Los peces marinos de Venezuela*. Segunda edición. Vol. 1. Fundación Científica Los Roques, Caracas. 423 p.
- COATES, A. G., J. B. JACKSON, L. S. COLLINS, T. M. CRANIN, H. J. DOWSET, L. M. BYBELL, P. JUNG & J. O. OBANDO. 1992. Closure of the isthmus of Panama. The near-shore marine record of Costa Rica and Western Panama. *Geological Society of America. Bulletin* 104: 814-828.
- CRISCI, J. V. & M. F. LÓPEZ-A. 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D. C. 132 p.
- DÍAZ-JAIMES, P., E. SANDOVAL-CASTELLANOS & M. URIBE-ALCOCCER. 2007. Comparative population structure of three snook species (Centropomidae) from the eastern central Pacific. *Ichthyological Research* 54(4): 380-387.
- FEHRNTRÖM, H. & U. MOBERG. 1977. *SDS Conventional Polyacrylamide Gel Electrophoresis with LKB 2117 Multiphor Application LKB Produkter*, Note 306, Sweden. 15 p.
- FELSENSTEIN, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution* 39: 783-791.
- FERGUSON, A. 1980. *Biochemical systematic and evolution*. John Wiley and Sons, New York. 194 p.
- FITZSIMMONS, J. M., W. H. LEGRANDE & J. W. KORTH. 1988. Karyology of the marine catfish *Bagre marinus* (Ariidae) with an analysis of chromosome number among siluriform fishes. *Japanese Journal of Ichthyology* 35: 189-193.
- FUENTES-MATA, P., H. ESPINOSA-PÉREZ & J. LUNA-WIARCO. 1989. Nuevos registros de peces en la laguna de Sontecomapan, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. Serie. Zoología* 60(2): 257-262.
- GARCÍA-MOLINA, F. & M. URIBE-ALCOCCER. 1989. Análisis cromosómico del Bagre Marino *Arius felis* (Ariidae: Siluriformes) de la Región de la Laguna de Términos Campeche. *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México* 16: 69-74.
- GOMES, V., V. N. PHAN & M. J. A. C. R. PASSOS. 1990. The karyotype of a marine catfish *Bagre bagre* from Brazil. *Japanese Journal of Ichthyology* 37: 321-323.
- GOMES, V., V. N. PHAN. & M. J. A. C. R. PASSOS. 1992. The karyotype of *Cathorops sp.* a marine catfish from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. São Paulo 40: 87-91.
- GOMES, V., V.N. PHAN & M.J.A.C.R. PASSOS. 1994. Karyotypes of three species of marine catfishes from Brazil. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. São Paulo 42: 55-61.
- HARRIS, H. A. & D. A. HOPKINSON. 1976. *Handbook of enzyme electrophoresis in human genetics*. American Elsevier Publishing Company, Inc. New York. 306 p.
- HIGUCHI, H. 1982. Estudo osteológico do bagres marinhos do litoral sul do Brasil (Osteichthyes: Siluroidei: Ariidae). Dissertação do mestrado. Universidade do São Paulo. Instituto de Biociências, Brasil. 135 p.
- HUBBS, C. L. & R. R. MILLER. 1960. *Potamarius*, a new genus of ariid catfishes from the fresh waters of Middle America. *Copeia* 1960(2): 101-112.
- KAILOLA, P. J. & W. A. BUSSING. 1995. Ariidae. In: Fischer, F., W. Krupp, F. Schneider, C. Sommer, K. E. Carpenter & ZV. Niem (Eds.). *Guía FAO para identificación de Especies para los Fines de la Pesca, Pacífico Centro-Oriental*. Vol. II, Parte 1. FAO, Roma, pp. 860-886.
- KEIGWIN, L. D. 1978. Pliocene closing of the Isthmus of Panama based on biostratigraphic evidence from nearby Pacific and Caribbean sea cores. *Geology* 6: 630-634.
- KOBELKOWSKY, D. A. & M. CASTILLO-RIVERA. 1995. Sistema digestivo y alimentación de los bagres (Pisces: Ariidae) del Golfo de México. *Hidrobiológica* 5(1-2): 95-103.
- LEGRANDE, W. H. 1980. The chromosome complement of *Arius felis* (Siluriformes: Ariidae). *Japanese Journal of Ichthyology* 27: 82-84.
- LIMA, D., J. E. P. FREITAS, M. E. ARAUJO & A. M. SOLE-CAVA. 2005. Genetic detection of cryptic species in the frillfin goby *Bathygobius soporator*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 320(2): 211-223.
- LUCAS, M. C. & E. BARAS. 2001. *Migration of freshwater fishes*. Blackwell Science, Oxford. 420 p.
- MARCENIUK, A. 1997. Revisão sistemática do género (Osteichthyes: Siluriformes, Ariidae). Dissertação do mestrado. Universidade do São Paulo, Brasil. 315 p.
- MARCENIUK, A. P. 2007. Description of *Cathorops manglarensis*, a new species from the Colombian Pacific, with redescription of *Cathorops multiradiatus* (Siluriformes; Ariidae). *Zootaxa* 1529: 33-48.
- MARCENIUK, A. P. & R. BETANCUR-R. 2008. Revision of the species of the genus *Cathorops* (Siluriformes: Ariidae) from Mesoamerica and the Central American Caribbean, with description of three new species. *Neotropical Ichthyology* 6(1): 25-44.

- MARCENIUK, A. P. & C. J. FERRARIS. 2003. Ariidae. In: Reis, R. E., S. O. Kullander & C. J. Ferraris (Eds.). *Checklist of the Freshwater Fishes of South and Central America*. Edipucrs, Porto Alegre, Brazil, pp. 447-455.
- MARCENIUK, A. P. & N. A. MENEZES. 2007. Systematics of the family Ariidae (Ostariophysi Siluriformes), with a redefinition of the genera. *Zootaxia* 1416: 1-126.
- McEACHRAN J. D. & J. D. FECHHELM. 1998. *Fishes of the Gulf of México*. University of Texas Press, Texas. Vol. 1. 1112 p.
- MAYDEN, R. L., B. M. BURR, L. M. PAGE & R. R. MILLER. 1992. The native freshwater fishes of North America, In: R. L. Mayden (Ed.). *Systematics, Historical Ecology and North American Freshwater fishes*. Stanford University Press, Stanford, California pp. 827-863.
- MEEK, S. E. 1904. The Fresh Water Fishes of Mexico North of The Isthmus of Tehuantepec. *Publication Field Columbian Museum Zoological Series* 5: 1-252.
- MILLER, M. P. 1997. *Tools for population genetic analyses (TFPGA) version 1.3. A windows program for the analysis of allozyme and molecular population genetic data*.
- REGAN, C. T. 1906-1908. Pisces. In: *Biologia Centrali Americana* 8: 1-201.
- RESÉNDEZ-MEDINA, A. 1983. Hidrología e ictiofauna de la laguna de Zontecomapan, Veracruz, México. *Anales del Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México* 53. Serie Zoología (1): 385-417.
- REYNOLDS, J. B., B. S. WEIR & C. C. COCKERHAM. 1983. Estimation of the coancestry coefficient: basis for a short-term genetic distance. *Genetics* 105: 767-779.
- RISHI, K. K., J. SINGH & M. S. HAOBAN. 1983. Karyological study on a marine catfish *Arius dussumieri* (Val.) (Ariidae: Siluriformes). *Chromosome Information Service* 34: 7-9.
- ROBERTSON, D. R. & G. R. ALLEN. 2002. *Shore fishes of the tropical eastern Pacific: an information system*. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. CD.
- RUIZ-CARUS, R. & M. URIBE-ALCOCER. 2003. Phylogenetic assessment of *Eucinostomus gula*, *Eugerres plumieri* and *Diapterus auratus* (Gerreidae: Pisces) based on allozyme and mtDNA analyses. *Caribbean Journal of Science* 39(1): 109-115.
- SALL, J., K. HECHT, M. D. TILLEY & R. POTTER. 1989-1995. *JMP Statistics Made Visual, versión 3.1.2*. SAS Institute Inc.
- SELANDER, R. K., M. H. SMITH, J. Y. YANG, E. JOHNSON & J. B. GENTRY. 1971. Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus* I, variation in the old field mouse (*Peromyscus polionotus*). *Studies in Genetics* 6: 49-90.
- SHAKLEE, J. B., F. W. ALLENDORF, D. C. MORIZOT & G. S. WHITT. 1989. Genetic nomenclature for protein coding loci fish: Proposed guidelines. *American Fisheries Society Transaction* 118: 218-227.
- SUZUKI, H. & V. N. PHAN. 1990. Electrophoretic study on intraspecific variation and interspecific relationship of marine catfishes (Siluriformes: Ariidae) of Cananea (São Paulo, Brazil) 2. Isozymes of skeletal muscle. *Boletim do Instituto Oceanográfico*. São Paulo 38(4): 43-55.
- TAYLOR, W. R. & N. A. MENEZES. 1978. Family Ariidae. In: W. Fischer (Ed.). *Western Central Atlantic (fishing area 31) FAO species identification sheets for fishery purposes*. Rome, Vol. 1. FAO, Roma.
- URIBE-ALCOCER, M. & P. DÍAZ-JAIMES. 2000. Fish chromosomes as biomarkers of genotoxic damage and proposal for the use of tropical catfish species for short-term screening of genotoxic agents. Biomonitoring and Biomarkers as Indicator of Environmental Change. Vol. II: In: Butterworth F. M., A. Gunatilaka & M. E. Gensebatt (Eds.). Plenum Press, NY. pp. 361-390.
- UTTER, F. M. 1986. Validity of electrophoresis in identifying fish populations structures. In: D. Hedgecock (Ed.). *Workshop on identify in fish subpopulations. 14 - 19*. California Sea Grant collection.
- WHEELER, A. & A. BADDOKWAYA. 1981. The generic nomenclature of the marine catfishes usually referred to the genus *Arius* (Osteichthyes: Siluriformes). *Journal of Natural History* 15(5): 769-773.

Recibido:

Aceptado:



Casa abierta al tiempo

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA METROPOLITANA

ACTA DE DISERTACIÓN PÚBLICA

No. 00005

Matrícula: 096359303

SISTEMATICA MOLECULAR DE CINCO ESPECIES DE BAGRES DE LA FAMILIA ARIIDAE DE MEXICO

En México, D.F., se presentaron a las 10:00 horas del día 8 del mes de abril del año 2011 en la Unidad Iztapalapa de la Universidad Autónoma Metropolitana, los suscritos miembros del jurado:

- DR. ABEL SENTIES GRANADOS
- DR. EDSON SANDOVAL CASTELLANOS
- DRA. CONSUELO LORENZO MONTEERRUBIO
- DRA. MARIA JESUS FERRARA GUERRERO
- DR. MANUEL URIBE ALCOCER

Bajo la Presidencia del primero y con carácter de Secretario el último, se reunieron a la presentación de la Disertación Pública cuya denominación aparece al margen, para la obtención del grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y DE LA SALUD

DE: GUADALUPE TENORIO COLIN

y de acuerdo con el artículo 78 fracción IV del Reglamento de Estudios Superiores de la Universidad Autónoma Metropolitana, los miembros del jurado resolvieron:

APROBAR

Acto continuo, el presidente del jurado comunicó a la interesada el resultado de la evaluación y, en caso aprobatorio, le fue tomada la protesta.



GUADALUPE TENORIO COLIN
ALUMNA

REVISÓ

LIC. JULIO CESAR DE LARA ISASSI
DIRECTOR DE SISTEMAS ESCOLARES

DIRECTOR DE LA DIVISIÓN DE CBS

DR. RUBEN ROMAN RAMOS

PRESIDENTE

DR. ABEL SENTIES GRANADOS

VOCAL

DR. EDSON SANDOVAL CASTELLANOS

VOCAL

DRA. CONSUELO LORENZO MONTEERRUBIO

VOCAL

DRA. MARIA JESUS FERRARA GUERRERO

SECRETARIO

DR. MANUEL URIBE ALCOCER