



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS
DE HIDALGO**

Facultad de Biología

Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas
Conservación y Manejo de Recursos Naturales

HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS GÉNEROS
Dormitator y *Gobiomorus* (PISCES: ELEOTRIDAE)

Tesis

Que como requisito para obtener el grado de
Doctora en Ciencias

Presenta:

M.C. Sesángari Galván Quesada

Asesor: **Dr. Omar Domínguez Domínguez**

Co-asesor: **Dr. Omar Chassin Noria**

Comité sinodal: **Dr. Horacio Cano Camacho**

Dr. Juan Carlos Montero Castro

Dr. Ignacio Doadrio Villarejo

Morelia, Michoacán, México. Marzo de 2017.



**FACULTAD
DE
BIOLOGÍA**



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO

**Programa Institucional de
Doctorado en Ciencias Biológicas**


**DR. CARLOS CORTÉS PENAGOS
COORDINADOR GENERAL DEL PROGRAMA INSTITUCIONAL DE
DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
P R E S E N T E**

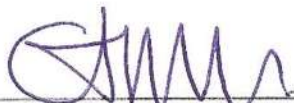
Por este conducto nos permitimos comunicarle que después de haber revisado el manuscrito final de la Tesis Titulada: "HISTORIA EVOLUTIVA DE LOS GÉNEROS *Dormitator* y *Gobiomorus* (PISCES: ELEOTRIDAE)" presentado por la M.C SESÁNGARI GALVÁN QUESADA, consideramos que reúne los requisitos suficientes para ser publicado y defendido en Examen de Grado de Doctora en Ciencias.

Sin otro particular por el momento, reiteramos a usted un cordial saludo.

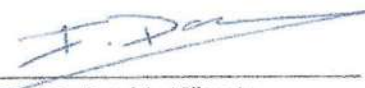
A T E N T A M E N T E

MIEMBROS DE LA COMISIÓN REVISORA


Dr. Omar Domínguez Domínguez
Director de Tesis


Dr. Omar Chassin Noria
Co tutor


Dr. Juan Carlos Montero Castro
Vocal


Dr. Ignacio Doadrio Villarejo
Vocal


Dr. Horacio Cano Camacho
Vocal

c.c.p. Archivo de la O CyMRN

Coordinación de Posgrado de la Facultad de Biología. Edif. "R" Planta Baja. Ciudad Universitaria, Morelia, Michoacán.
CP 58060. Tel/Fax. (443) 3167412. Email: neocccs@yahoo.com o pcerritosbarriga@gmail.com

AGRADECIMIENTOS

- Para la realización de este proyecto fue necesario el apoyo de innumerables personas e instituciones, a todas ellas les expreso mi sincero agradecimiento.
- Gracias nuevamente a la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y a la Facultad de Biología por albergarme durante la realización de mis estudios de doctorado.
- A mi asesor y co-asesor de tesis, por la confianza depositada en mí para emprender este proyecto y por su valiosa e inspiradora asesoría.
- Al Dr. Omar Domínguez Domínguez, por su apreciadas enseñanzas y consejos, tanto académicos como personales, por sus valiosas aportaciones, disposición, paciencia, comprensión, interés y apoyo incondicional, tanto en labores de campo como de laboratorio y gabinete, sin ello, no hubiera sido posible la realización del proyecto. Gracias por la oportunidad de formar parte de su laboratorio, y por ser un ejemplo a seguir para sus estudiantes.
- Al Dr. Omar Chassin Noria, por sus invaluable y enriquecedoras aportaciones, por su apoyo, comprensión y disposición durante el desarrollo del proyecto, por sus interesantes clases, por sus charlas amenas, por atender cada una de mis dudas y por sus aleccionadoras respuestas.
- Al Dr. Horacio Cano Camacho, por sus apreciadas enseñanzas, tanto en el aula como fuera de ella, por su trato amable, por su comprensión, en especial por su asesoría, disposición y apoyo durante la preparación y desarrollo de mi examen predoctoral.
- Al Dr. Juan Carlos Montero Castro, por todo su apoyo, por sus valiosas observaciones y sugerencias en enriquecimiento de la presente investigación, por sus alentadores comentarios, por su trato siempre cordial.
- Al Dr. Ignacio Doadrío Villaréjo, por sus invaluable enseñanzas académicas y personales, por proveerme una gran oportunidad de aprender y ganar experiencia en mi carrera. Por abrirnos las puertas de su laboratorio y de su hogar, y hacernos sentir como en casa. Por las interesantes charlas en distintos temas, por compartir su tiempo, su admirable conocimiento, sus intereses diversos, por

enriquecer mi persona con fantásticas experiencias. Por ser un modelo a seguir dentro de la ciencia.

- Al Dr. Javier Ponce Saavedra, por su apoyo constante y por su disposición durante mis estudios de posgrado, especialmente durante mi ingreso al doctorado.
- Al Dr. Miguel Martínez, por su interés y apoyo mostrado durante mis estudios de doctorado, por su amable trato y disposición para atender cualquier duda. Así como al coordinador general del PIDCB, Dr. Carlos Cortés Penagos.
- A Lilitiana Cerritos B., secretaria de posgrado de la Facultad de Biología, por su invaluable, constante y eficiente apoyo durante mis estudios, por atender cada una de mis dudas y necesidades y por su apreciable amistad.
- Al Dr. Fernando Alda, por el sustancial apoyo brindado durante mi estancia de investigación en el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, y especialmente por su ayuda, comentarios y sugerencias que mejoraron y enriquecieron este trabajo, de manera particular el primer capítulo.
- A todos mis compañeros y amigos del Laboratorio de Biología Acuática de la Facultad de Biología- UMSNH: Rodo, Diushi, Fer, Elo, Carmen, Edgar, Adrián, Aly, Juan, Gina, Adriana, Moí, Pao, Pao Torres, Bere, Chavo, Oscar, Leví, Pancho, Qtzal, Rodrigo, Paquito, Nayarit, Lore, Alma, Gaby, Yareli, Isai, Diego, Ivette, (espero haber recordado a todos;) así como a la Dra. Martina Medina y al M.C. Xavier, Madrigal. A todos ellos, gracias por su apoyo constante tanto en laboratorio como en campo, y por mantener siempre un ambiente agradable de trabajo y compañerismo.
- Agradezco a Rodo, Diushi y Fer por la valiosa ayuda que me brindaron durante la realización de este proyecto, atendiendo siempre mis numerosas dudas, por todo lo que enseñaron desde mi primer día en el laboratorio. Por su apoyo continuo y desinteresado, dándome la mano ante cualquier problema que se me presentaba. Igualmente a mis queridas Elo y Carmen, muchas gracias por su constante ayuda, por su agradable compañía y por su valiosa amistad.
- De manera especial quiero agradecer a las numerosas personas que colaboraron en las labores de colecta, trabajo fundamental para la realización de la presente tesis, gracias a cada una de ellas, demasiadas para ser nombradas todas, entre ellas muchos compañeros del laboratorio. Sin embargo, quiero mencionar a

Omar Domínguez, Ignacio Doadrío, Paloma Garzón, Rodo, Díushi, Elo, Carmen, Edgar, Fer, Chavo, Gína, Pao, Xavier, Carlos Pínacho, Oscar Lasso.

- Al Museo Nacional de Ciencias Naturales, en Madrid, en donde realicé una estancia de investigación, esencial en la realización de este trabajo, bajo la dirección del Dr. Ignacio Doadrío Villarejo. Además, agradezco a Sílvia Perea, Lourdes Alcaráz, Miriam Casal y Joana Robalo por su amistad y constante apoyo durante esta estancia.
- Al Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales, en Panamá, por permitir la realización de una estancia de investigación en sus instalaciones, bajo la dirección de Dr. Eldredge Bermingham, Dr. Fernando Alda y la M.C. Gisela R. Reina; así como a todas las personas de esta institución que brindaron su apoyo durante mi estancia Eyda Gómez, Oris Sanjur, Adriana Bilgray, Miriam Venegas-Anaya, Maribel González.
- A toda las las personas que conocí durante el desarrollo de este trabajo, que me brindaron su apoyo y amistad, y sobre todo a aquellas que hicieron mi estancia más confortable aún estando lejos de casa. De manera especial quiero agradecer a Paloma Garzón por su valiosa amistad, por su amable apoyo y hospitalidad.
- Al Parque Nacional Galápagos por las facilidades otorgadas para la realización de las colectas. Así como a todas las autoridades e instituciones que otorgaron los permisos necesarios para coleccionar los ejemplares para esta investigación.
- Agradezco a las instituciones que otorgaron apoyo financiero para la realización de este proyecto de investigación, entre ellas: Coordinación de la Investigación Científica-UMSNH (2010, 2011), PIFI-UMNSH (2012), PAPIIT-UNAM (No. IN207213), CONACYT No. 179048; Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC y Ministerio de Economía y Competitividad de España (No.CGL2013-41375-P), Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales de Panamá.
- A CONACYT por la beca de estudios de doctorado así como la beca mixta para la realización de la estancia de investigación en el MNCN, España. También al STRI por otorgarme la beca de pasantía Fellows Internship durante mi estancia en este instituto. A la American Genetic Association por la beca otorgada para asistir al Symposium of Genomics and Biodiversity 2011. A la Coordinación del Posgrado por el apoyo otorgado para la asistencia a eventos científicos.

DEDICATORIA

A mis queridos padres, por su amor, por su constante apoyo, por sus valiosas enseñanzas, paciencia y disposición, por alentarme a seguir adelante, por su respaldo, por estar presentes y por la confianza que han depositado en mí para alcanzar otro logro más. ¡Mamá, papá: gracias!

A mis hermanos y sobrinos. Gracias Daniela, Ileri y Yuri por su cariño, por creer en mí, por su constante apoyo y comprensión durante este proceso, los quiero.

A mis queridos Julieta y Luis Daniel, por llenar de alegría mi ser y por estar siempre pendientes de mí. A la hermosa Renatita, por su agradable ser y su linda sonrisa.

A la familia Quezada-Sánchez, a todos mis tíos, primos y sobrinos, especialmente a la memoria de mis queridos abuelos, mi Tita y mi Pate, gracias por sus valiosas enseñanzas, que siguen acompañándome todos los días.

A la familia Galván-Gutiérrez, en especial a mis abuelos, Ignacia y Juan, gracias por los buenos momentos y por sus grandes enseñanzas.

A la familia Soto-Rojas, por su cariño, apoyo y comprensión. Por sus palabras de aliento, por estar pendientes de mí y del desarrollo de este proyecto. A la memoria de Don Chon y de Mamá Esther.

A mis padrinos Rosa María y José Luis, con cariño por su constante apoyo y cuidados hacia mi familia. Gracias por el respaldo y la seguridad que me han brindado.

A mis queridos amigos Brenda, Claudia, Benjamín, Josué y Marco, gracias por su amistad incondicional, compañía, apoyo y gratas vivencias. Clau, una vez más, sin tu ayuda no hubiera logrado llegar hasta este momento.

A Octavio, por su amor, apoyo, paciencia y comprensión. Por alentarme a no desistir en los momentos difíciles y por hacerme ver lo agradable de la vida. Por acompañarme al realizar este proyecto y muchos más, gracias por todo lo compartido. ¡Te amo!

A Octavio Rodrigo, por iluminarme con tus brillantes ojitos, por la alegría de tu sonrisa, por la ternura de tus manitas. Por enseñarme que las mejores alegrías en la vida, no se planean, se desean. Por ser el regalo más maravilloso que jamás haya podido recibir y la motivación para alcanzar esta meta y muchas más. Gracias por las largas horas que soportaste sin mi compañía. Por el ánimo que me dabas cuando te traías tus juguetes junto a mi escritorio y me decías, tú trabajando y yo jugando, mientras me preguntabas constantemente, ¿ya terminaste tu tesis mamá? ¡Te quiero!

ÍNDICE

RESUMEN GENERAL	1
SUMMARY	3
I. INTRODUCCIÓN GENERAL.....	5
1.1. Factores geográficos que influyen en la distribución y en la historia evolutiva de los organismos	6
1.2. Características de historia de vida en peces diádromos y su relación con la estructuración genética de las especies	12
1.3. Grupo de estudio: Los eleótridos.....	14
1.3.1 Características generales de los géneros <i>Dormitator</i> y <i>Gobiomorus</i>	15
1.3.2. Distribución geográfica de los géneros <i>Dormitator</i> y <i>Gobiomorus</i>	17
1.3.3. Clasificación taxonómica de los géneros <i>Dormitator</i> y <i>Gobiomorus</i>	18
1.4. Estudio de la historia evolutiva a través de análisis moleculares	20
1.4.1. Marcadores moleculares.....	21
1.4.2. Métodos de inferencia filogenética molecular.....	24
1.4.2.1. Máxima Verosimilitud.....	25
1.4.2.2. Inferencia Bayesiana.....	26
1.4.3. Estimación de tiempos de divergencia.....	27
1.4.4. Aplicaciones de la inferencia filogenética molecular en estudios de peces	29
1.5. Modelo de estudio	32
1.6. Planteamiento del problema	33
1.7. Preguntas de investigación.....	33
1.8. Hipótesis	34
1.9. Justificación.....	34
1.10. Objetivos	36

1.11. Estructura de la presente tesis doctoral.....	36
II. RESULTADOS	38
CAPÍTULO 1: FILOGENIA MOLECULAR Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO DE PECES ANFÍDROMOS <i>Dormitator</i> GILL 1861 (TELEOSTEI: ELEOTRIDAE).....	39
CAPÍTULO 2. PRIMER REGISTRO Y AUMENTO DEL RANGO DE DISTRIBUCIÓN DE <i>Gobiomorus maculatus</i> (GÜNTHER 1859), (TELEOSTEI: ELEOTRIDAE) EN LA ISLA SAN CRISTOBAL, GALÁPAGOS.....	86
CAPÍTULO 3. FILOGENIA MOLECULAR Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO <i>Gobiomorus</i> LACÉPÈDE 1800 (TELEOSTEI: ELEOTRIDAE) EN AMÉRICA.....	98
III. DISCUSIÓN GENERAL.....	148
3.1. Patrones biogeográficos.....	149
3.2. Diferenciación de los linajes de <i>Dormitator</i> y <i>Gobiomorus</i> en las vertientes del Pacífico y Atlántico	151
3.3. Homogeneidad genética dentro del Pacífico	154
3.3.1. Costa continental	154
3.3.2. Galápagos	155
3.4. Estructuración genética dentro del Atlántico.....	157
3.4.1. Golfo de México y Caribe.....	157
3.4.2. Camerún.....	160
3.4.3. Oeste de Cuba.....	162
3.5. Implicaciones taxonómicas.....	165
IV. CONCLUSIONES GENERALES	169
V. PERSPECTIVAS Y/O RECOMENDACIONES	173
VI. BIBLIOGRAFÍA GENERAL	176
VII. INFORMACIÓN ADICIONAL.....	195

RESUMEN GENERAL

Las especies de peces de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus* pertenecen a la familia Eleotridae y son representantes de la ictiofauna anfídroma de la región tropical y subtropical. Las especies de eleótridos, aunque son dulceacuícolas, presentan una alta resistencia a variaciones de salinidad, lo que les confiere una elevada capacidad de dispersión. Presentan un rango amplio de distribución, que en su mayor parte es compartido por ambos géneros. En la vertiente del océano Pacífico se han registrado desde el Golfo de California hasta Perú, incluyendo las islas Galápagos. En cuanto a la vertiente del Atlántico, en América habitan las islas de Las Antillas, además de las costas continentales desde la Península de Florida hasta Surinam en el caso de *Gobiomorus*; y desde Carolina del Norte hasta Brasil para *Dormitator*, este último también habita desde Senegal hasta Angola, en el continente africano. El género *Dormitator* cuenta con cuatro especies descritas para las costas del Atlántico: *D. maculatus*, *D. cubanus*, *D. lophocephalus* y *D. lebretonis* (África), y una especie para el Pacífico: *D. latifrons*. Mientras que para *Gobiomorus* en el Atlántico se reconoce a *G. dormitor*, y en el Pacífico se registran dos especies: *G. maculatus* y *G. polylepis*. No obstante, existe incertidumbre taxonómica para ambos géneros, existiendo numerosas sinonimias. Con base en la distribución que presenta *Dormitator*, se ha planteado la hipótesis de que los patrones evolutivos de las especies de este género puedan ser explicados por vicarianza después de la fragmentación de Gondwana. Además, dentro de ambos géneros se ha supuesto la presencia de un par de especies geminadas (*D. latifrons*-*D. maculatus* y *G. maculatus*-*G. dormitor*), originadas como consecuencia del surgimiento del Istmo de Panamá y distribuidas actualmente en cada una de las vertientes oceánicas de América. Por lo que, las especies anfídromas de estos peces costeros representan un componente clave en el entendimiento de la compleja historia biológica y geográfica de la región Neotropical. Por lo tanto, la presente investigación tuvo como objetivo analizar la historia evolutiva de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus* con base en secuencias de ADN a lo largo de su distribución. Para lo cual, se tomaron muestras de tejido de las especies bajo estudio a lo largo de su rango de distribución. Se amplificaron tres marcadores moleculares, uno mitocondrial (citocromo *b*) y dos nucleares (rodopsina y beta actina), con los cuales se realizaron análisis filogenéticos y dataciones moleculares. En el género *Dormitator*, se identificaron dos linajes mitocondriales principales, uno que agrupa todas las muestras del Pacífico, y otro que incluye todas las muestras del Atlántico. Las poblaciones del linaje Pacífico (*D. latifrons*) mostraron homogeneidad genética a lo largo de toda su zona de distribución. En contraste, el del Atlántico exhibió una marcada estructuración geográfica que dio lugar a la formación de cuatro clados genéticamente diferenciados: Camerún (*D. lebretonis*), Oeste de Cuba (*D. cubanus*), Golfo de México (*D. maculatus*) y Caribe (*D. maculatus*). La información nuclear también recobra la formación de un linaje independiente dentro de cada vertiente oceánica en *Dormitator*, y además, recuperan la diferenciación del clado del Oeste de Cuba. Por su parte, dentro del género *Gobiomorus*, la reconstrucción mitocondrial y nuclear mostró la formación de dos linajes principales, uno que presenta la formación de dos clados hermanos: Pacífico A (con las muestras de *G. maculatus* de la costa pacífica continental) y Galápagos (con

las muestras colectadas en la Isla San Cristóbal). El segundo linaje de *Gobiomorus*, también se segrega en dos grupos: uno en la vertiente Pacífica que representa a la especie *G. polylepis*; y otro que a su vez está conformado por dos clados hermanos (*G. dormitor*): Golfo de México y Caribe. Todos los clados identificados en los dos géneros presentan distancias genéticas elevadas ($>\bar{D}p = 2\%$, citocromo *b*) con respecto a sus grupos más cercanos, lo que evidencia la posible presencia de diversidad críptica. En ambos géneros se muestra la separación de los linajes del Pacífico y del Atlántico, la cual fue estimada en ~ 1.5 Millones de años, y representa la datación más reciente reportada para linajes transístimicos. Los intervalos de tiempo de divergencia (95% HPD= 0.3 a 3.2 Ma) entre los linajes geminados de *Dormitator* y *Gobiomorus*, concuerdan con lo reportado para pares de especies geminadas de preferencias costeras o estuarinas, representando los últimos eventos de conexión entre las dos vertientes oceánicas. En el Pacífico, el género *Dormitator* mostró homogeneidad genética a lo largo de toda esta costa continental, mientras que *Gobiomorus* presentó la formación de tres clados: por un lado la especie *G. polylepis* y por el otro los dos linajes de *G. maculatus*, uno distribuido en la costa continental y otro restringido al archipiélago de las Galápagos. Este patrón de homogeneidad en la costa continental del Pacífico, puede ser explicado por el potencial de dispersión de las especies, así como por factores oceanográficos. Por otro lado, los patrones evolutivos que presentaron ambos géneros en el Atlántico fueron similares, con la formación de dos clados diferenciados genética y geográficamente, Caribe y Golfo de México. Por lo que, aunque la anfíromía de los eleótridos les ha permitido ocupar amplios rangos de distribución y colonizar ambientes lejanos, estos peces presentaron varias similitudes evolutivas con otras especies no anfíromas, como por ejemplo, una marcada diferenciación genética y geográfica en el Atlántico. De tal manera que, el potencial de dispersión no parece ser determinante en los patrones de estructuración de los linajes genéticos dentro del Atlántico. En cambio, factores abióticos parecen tener una mayor influencia en su estructuración genética y geográfica. Tal es el caso de eventos geológicos, climáticos y oceanográficos, así como la disponibilidad de hábitat, que propiciaron eventos aislamiento en las poblaciones. De manera que, la configuración genética de los clados identificados en los eleótridos es probablemente el resultado de una interacción entre una historia paleoclimática y oceanográfica compartida, factores ecológicos de disponibilidad de hábitat y características de historia de vida propias de las especies. El Istmo de Panamá mostró ser el evento geológico más importante en la historia evolutiva de los eleótridos. Primero, generando eventos de vicarianza entre las dos vertientes oceánicas y después, de dispersión y aislamiento dentro de cada vertiente, tras la serie de cambios ambientales que se desencadenaron como consecuencia de su establecimiento en el centro de América. Tales como la aparición de barreras vicariantes, fluctuaciones en el nivel mar y cambios en los patrones de corrientes marinas. Los resultados aportaron evidencia de posibles especies crípticas dentro de los linajes de *Dormitator* y *Gobiomorus* en el Golfo de México y el Caribe, así como de *Gobiomorus* en las Islas Galápagos. Se evidencia la necesidad de una revisión taxonómica dentro de los géneros. Finalmente se registra un aumento en el rango de distribución de la especie *D. cubanus* en la Isla de la Juventud, así como de *G. maculatus* en la Isla San Cristóbal en Galápagos. PECES, ELEÓTRIDOS, FILOGENIA MOLECULAR, RELOJ MOLECULAR, ANFÍROMOS.

SUMMARY

The species of the genera *Dormitator* and *Gobiomorus*, from the family Eleotridae, are representatives of the amphidromous fish fauna in the tropical and subtropical coastal environments. Although these are freshwater species, they have a high resistance to variations of salinity, which give them a high capacity of dispersion. They present a wide range of distribution, most of which is shared by both genera. In the Pacific slope of America they have been registered from the Gulf of California up to Perú, including Galápagos Island. As for the slope of the Atlantic Ocean, in America these genera are distributed at The Antilles and from the Peninsula of Florida up to Suriname in the case of *Gobiomorus*; and from North Carolina up to Brazil in the case of *Dormitator*, as well as from Senegal to Angola in África. Five species are recognized within *Dormitator*, four on the Atlantic coast: *D. maculatus*, *D. cubanus*, *D. lophocephalus* y *D. lebretonis* (África), and one species on the Pacific slope: *D. latifrons*. Whereas for *Gobiomorus*, on the Atlantic coast it is recognized the species *G. dormitor*, and on the Pacific there are two species: *G. maculatus* and *G. polylepis*. Nevertheless, there is a considerable taxonomical instability in both genera, existing numerous synonyms. Because of the distribution of *Dormitator*, it could be hypothesized that the evolutionary patterns in this genus could be explained by vicariance after Gondwana's fragmentation. In addition, inside both genera there has been supposed the presence of a couple of geminated species (*D. latifrons*-*D. maculatus* y *G. maculatus*-*G. dormitor*), originated as consequence of the emergence of the Isthmus of Panama, and distributed nowadays on each of the oceanic slopes of America. Hence, the amphidromous species of these coastal fishes represent a key component in the understanding of the biological and geographical complex history of the Neotropical region. However, the evolutionary relationships of this group has not been evaluated. Therefore, the present research had as aim to analyze the evolutionary history of *Dormitator* and *Gobiomorus*, based in sequences of DNA. For which, specimens of both genera were collected throughout their distribution range. We constructed a time-scaled molecular phylogeny of each fish genera using mitochondrial (Cytochrome *b*) and nuclear (Rhodopsin and β -actin) DNA sequence data to infer and date the cladogenetic events that drove the diversification of the genus and to relate them to the biogeographical history of their distribution region. Within *Dormitator*, two mitochondrial main lineages were identified, one that groups all the samples of the Pacific slope, and another one that includes all the samples of the Atlantic Ocean. The populations of the Pacific lineage (*D. latifrons*) showed genetic homogeneity along all the zone of distribution on this oceanic slope. In contrast, the Atlantic lineage exhibited a marked geographical structure that gave place to the formation of four clades genetically differentiated: Cameroon (*D. lebretonis*), West of Cuba (*D. cubanus*), Gulf of Mexico (*D. maculatus*) and Caribbean (*D. maculatus*). The nuclear information as well recovered the formation of an independent lineage inside every oceanic slope in *Dormitator*, and also the differentiation of the West of Cuba clade. Meanwhile, within *Gobiomorus* the mitochondrial and nuclear reconstructions showed the formation of two principal lineages. The first with two clades: Pacific A clade (with the samples of *G. maculatus* of the Pacific continental coast), and Galapagos clade (with the samples collected on

the San Cristobal Island). The second lineage is also segregated into two clades: one on the Pacific slope that represents the species *G. polylepis*; and another one that as well has two sister clades (*G. dormitor*): Gulf of Mexico and Caribbean. All the identified clades within both genera have high genetic distances ($>\bar{D}p = 2\%$, Cytochrome *b*) with respect to their nearest groups, which demonstrates the possible presence of cryptic diversity. In both genera, the mean divergence of the Pacific and Atlantic lineages was estimated at ~1.5 Million years ago, which represents the most recent date reported for geminated lineages. The time intervals of this divergence (95% HPD= 0.3 a 3.2 Ma) between the geminated lineages of *Dormitator* y *Gobiomorus* is similar to reported dates for geminated species pairs of coastal or estuarine preferences, representing the last events of connection between both oceanic slopes. On the Pacific slope, the genus *Dormitator* exhibited a genetic homogeneity throughout the entire continental coast, whereas *Gobiomorus* showed the formation of three clades: on the one hand the species *G. polylepis*, and for the other one, the two clades of *G. maculatus*, one from the continental coasts and another restricted to the Galapagos Archipelago. This pattern of homogeneity on the Pacific continental coast, could be explained by de dispersal potential of the species, as well as by oceanographic factors. On the other hand, on the Atlantic slope, the evolutionary patterns presented in both genera were similar, with the formation of two clades, differentiated genetical and geographically, Caribbean and Gulf of Mexico. Therefore, although the amphidromy of these eleotrids has allowed them to occupy wide ranges of distribution and to colonize distant environments, these fishes presented several evolutionary similarities with other non amphidromous species; for instance, a marked genetic and geographical differentiation in the Atlantic Ocean slope. Because of that, the dispersal potential does not seem to be determinant in the structure patterns of the genetic lineages in the Atlantic Ocean slope. In contrast, abiotic factors seem to have a major influence. Such is the case of geological, climatic and oceanographic events, as well as the availability of habitat, which propiciated events of isolation in the populations. Consequently, the genetic configuration of the identified clades in the studied eleotrids is probably the result of an interaction between a shared paleoclimatic and oceanographic history, ecological factors of availability of suitable habitat, and the particular life-history traits of the species. The Isthmus of Panama showed to be the most important geological event in the evolutionary history of the studied eleotrids. First, generating events of vicariance between both oceanic slopes of America, and later propitiating dispersion and isolation events inside every slope, after the series of environmental changes occurred as consequence of its establishment in the middle of the continent. Such as the vicariance barriers, fluctuations in the sea level and changes in the marine currents patterns. The present results provide evidence of possible cryptic species inside the lineages of *Dormitator* and *Gobiomorus* in the Gulf of Mexico and the Caribbean, as well as for *Gobiomorus* in the Galapagos Islands. Accordingly, a taxonomical review is needed in both genera. Finally, it is registered an increase in the distribution range of the species *D. cubanus* in the Juventud Island (Cuba), as well as of *G. maculatus* in San Cristobal Island (Galapagos).

I. INTRODUCCIÓN GENERAL

Las especies se distribuyen de manera diferencial en el planeta (Gaston 2000) y el entender los patrones en los que se encuentra dispuesta geográficamente esta diversidad ha despertado el interés científico desde tiempos remotos (Humboldt 1826, Günther 1867). En la primera mitad del siglo XIX, dadas las observaciones sobre diferentes regiones que eran habitadas por biotas propias, el científico inglés Lyell (1832) centraba sus investigaciones en entender cuáles eran las leyes que gobiernan la distribución espacial de los organismos. Este tipo de observaciones fueron retomadas posteriormente en los trabajos evolucionistas y biogeográficos de Darwin (1859) y Wallace (1876).

En las últimas décadas han aumentado los estudios que documentan patrones espaciales en la distribución de la biodiversidad a una amplia escala geográfica; generando hipótesis y explorando sus implicaciones (Gaston 2000). De manera general, se ha observado que la distribución de las especies y su historia evolutiva pueden ser el resultado de una combinación de factores históricos, tales como procesos geológicos, oceanográficos y climáticos, así como de factores ecológicos y de la propia historia de vida de las especies (Zardoya *et al.* 2004, Smith y Bermingham 2005).

1.1. Factores geográficos que influyen en la distribución y en la historia evolutiva de los organismos

Condiciones oceanográficas (corrientes marinas), eventos geológicos (formación o fragmentación de franjas de tierra), variaciones en las condiciones climáticas (periodos glaciales e interglaciales), son factores geográficos con un papel importante en la configuración genética de las especies así como en la distribución de sus linajes (Taylor y Hellberg 2003, Rocha *et al.* 2005). Estos factores pueden funcionar ya sea promoviendo o impidiendo el flujo de genes entre poblaciones (Taylor y Hellberg 2006; Pelc *et al.* 2009). Del mismo modo, pueden promover el surgimiento líneas diferentes de evolución entre las poblaciones, por

ejemplo, un aislamiento reproductivo que conlleva a una divergencia entre los linajes, afectando la historia evolutiva de las especies (Rocha *et al.* 2005).

La configuración de los continentes no ha permanecido estática a través del tiempo geológico. La distribución de la biodiversidad se ha relacionado con una compleja interacción entre la evolución de la Tierra y la historia evolutiva de los seres vivos (Contreras *et al.* 2001, Smith y Bermingham 2005). Deduciéndose que la evolución de la biota se encuentra ligada a la evolución de la Tierra. Así, resulta de interés el entender la historia evolutiva de las especies y los efectos ocasionados por estos cambios geográficos históricos sobre su distribución (Bagley y Johnson 2014).

El continente americano ha sido influido por una intrincada historia geológica y climática a través del tiempo (Coates y Stallard 2013). A lo largo de su territorio han sucedido diversos fenómenos que han producido tanto barreras como puentes que han afectado la distribución de los organismos, permitiendo las condiciones para la formación de nuevas especies o propiciando la extinción de diferentes taxa (Lessios 2008, Bagley y Johnson 2014).

Por ejemplo, la fuerte actividad tectónica y volcánica ocurrida desde el Mioceno (23 a 5.3 millones de años (Ma)), ha estado estrechamente vinculada con eventos cladogenéticos y de dispersión de especies (Lessios 2008, Coates y Stallard 2013). De la misma manera y más recientemente, durante el Plioceno (5.3 a 2.58 Ma) y el Pleistoceno (2.58 Ma hasta hace 11 700 años), sucedieron cambios geológicos y climáticos severos que representan importantes elementos históricos relacionados con la evolución de la biota (Hewitt 2000, Gagnon y Angers 2006, O'Dea y Collins 2013, Cerón-Souza *et al.* 2015). Las fluctuaciones climáticas del Pleistoceno han constituido un factor determinante en la estructuración genética y en la distribución geográfica que se observa en varias especies de peces marinos y de agua dulce (Gagnon y Angers 2006, Bagley y Johnson 2014). Por ejemplo, durante estos eventos los glaciares se extendieron a latitudes tales que el continente estuvo bajo la influencia de climas más fríos y templados, lo que generó un aislamiento de

las poblaciones marinas. Posteriormente, cuando los glaciares se retiraron hacia las regiones polares, tuvieron lugar eventos de recolonización mediante dispersión, propiciando el surgimiento de nuevas especies que pudieron extender su área de distribución (Durand *et al.* 1999, Ornelas-García *et al.* 2008, Bagley y Johnson 2014).

Particularmente en el centro de América, el surgimiento del istmo de Panamá, que conectó las masas continentales de Norteamérica, de origen laurásico, con la de Sudamérica, de origen gondwánico; es considerado como un evento geológico significativo que ha tenido amplio impacto en la biota de la región (Leigh *et al.* 2013). Este evento permitió la unión de las faunas terrestres de las zonas norte y sur hasta entonces separadas (Marshall 1988). Pero a su vez, representó una barrera entre las aguas oceánicas que separó la biota marina mesoamericana; aislando las poblaciones por un lado en la vertiente Pacífica y por otro en la vertiente Atlántica de América (Lessios 2008, Coates y Stallard 2013, Leigh *et al.* 2013).

La región del Istmo de Panamá ha sufrido una compleja y dinámica historia paleogeográfica (Coates y Stallard 2013), la cual pudo haber comenzado como un arco de islas volcánicas (Arco de Panamá) en el Cretácico tardío (100 a 66 Ma), que fue cambiando hasta conformar un puente terrestre en medio del continente americano en el Plioceno tardío (3.6 a 2.58 Ma), (Buchs *et al.* 2010). Sin embargo, el tiempo exacto del cierre del Istmo ha sido un tema de controversia. Por un lado, se ha postulado que el establecimiento del evento geológico ocurrió hace ~15 Ma (Montes *et al.* 2012a,b), e incluso se ha mencionado una datación del Istmo aún más temprana ~23 Ma (Bacon *et al.* 2015). No obstante, de manera general se ha aceptado el modelo “estándar” del cierre del Istmo de Panamá, que establece una datación en el Plioceno hace ~3.5 Ma (Coates y Obando 1996, Coates y Stallard 2013, Jackson y O’Dea 2013); y recientemente se ha puntualizado que el cierre final del puente Centroamericano ocurrió hace 2.8 Ma (O’Dea, 2016), como resultado del efecto conjunto de la elevación del Arco de Panamá y de la disminución del nivel del mar durante la formación de los glaciares (Bartoli *et al.* 2005).

Este evento histórico ha sido asociado con varios cambios ambientales importantes: en los patrones de corrientes marinas (Parrish 1993, Burton *et al.* 1997, Muss *et al.* 2001), en la salinidad, temperatura y productividad primaria de los océanos (Coates *et al.* 2003, Lessios 2008, Leigh *et al.* 2013, Bagley y Johnson 2014, O’Dea *et al.* 2016), así como modificaciones en el clima (Lear *et al.* 2003), que llegaron incluso a alterar los patrones climáticos mundiales (Coates y Obando 1996, Lessios 2008, Jackson y O’Dea 2013).

En cuanto a los ambientes dulceacuícolas de las vertientes oceánicas americanas, las cuencas costeras del Pacífico y del Atlántico han presentado una historia hidrográfica compleja, la cual no siempre es compartida entre ambas (Leigh *et al.* 2013, Bagley y Johnson 2014). Mientras la vertiente del Pacífico ha sido influenciada fuertemente por la tectónica de placas y cuenta con una plataforma costera estrecha en su mayor parte; la vertiente Atlántica ha mostrado condiciones más estables y, en lo general, presenta una plataforma continental más amplia, permitiendo la anastomosis de ríos en periodos donde el nivel del mar fue bajo (De la Lanza *et al.* 2012). Difieren también en la disponibilidad de hábitat para el establecimiento de las poblaciones de especies costeras (O’Dea *et al.* 2016), siendo este tipo de ambientes más continuos en el Pacífico (Muss *et al.* 2001). En cuanto a características oceanográficas ambas vertientes también son contrastantes, dado que la región tropical del Atlántico es una cuenca oceánica cerrada con sistemas de corrientes marinas estables (Muss *et al.* 2001), mientras que el Pacífico americano es una cuenca abierta con circulaciones oceánicas inestables y con una extensa mezcla de aguas debida a los eventos de El Niño (Haug y Tiedemann 1998, Muss *et al.* 2001).

En el proceso de formación del Istmo de Panamá, las características de las dos vertientes oceánicas de América se fueron haciendo contrastantes (Coates *et al.* 2003), ya que este evento histórico indujo cambios ambientales divergentes en ambos océanos (Leigh *et al.* 2013). Las aguas del Atlántico se tornaron más saladas (Lunt *et al.* 2008) y con menos nutrientes (Haug *et al.* 2001), con un colapso en la

productividad planctónica (O’Dea *et al.* 2007) por la restricción del paso de aguas desde el Pacífico hacia el Caribe (O’Dea *et al.* 2016). Lo cual originó un profundo cambio en la estructura de las comunidades y de los ambientes de las costas del Caribe (Kirby y Jackson 2004), así como en las historias de vida de los animales que ahí habitaban (O’Dea y Jackson 2009). Aumentaron las deposiciones de carbonatos (Haug y Tiedeman 1998), lo que permitió la proliferación de arrecifes de coral en las condiciones de oligotrofia del Caribe (Cronin y Dowsett 1996, Johnson *et al.* 2008). Las fluctuaciones estacionales de temperatura en el agua marina del Caribe disminuyeron (O’Dea *et al.* 2007). Fue entonces que el Caribe sufrió una profunda transformación ambiental, ecológica y evolutiva (O’Dea *et al.* 2016), (e.g. recambio taxonómico en corales y moluscos, Jackson *et al.* 1993).

Por su parte, el Pacífico se volvió más estacional, menos salino y más turbio (Coates *et al.* 2003). Aumentaron los afloramientos costeros (Chaisson y Ravelo 2000), que favorecieron el establecimiento de ecosistemas ricos en el desarrollo planctónico, en donde la productividad primaria está dominada por el plancton de las aguas superficiales (Leigh *et al.* 2013). Además, en el fondo marino del Pacífico abundan los organismos de rápido crecimiento que se alimentan de detritus (Leigh *et al.* 2013). De esta forma, el Pacífico se caracterizó por una riqueza de peces pelágicos y por un pobre desarrollo de arrecifes de coral (Jackson y D’Croze 1999). Estos cambios ambientales alteraron el curso de la evolución, afectando la historia evolutiva y distribución de los organismos presentes en la región (Leigh *et al.* 2013).

Este escenario de cambios geográficos y ambientales en el centro del continente americano contribuyó a moldear la distribución de la fauna de la región, y ofrece una oportunidad excepcional para estudiar eventos de dispersión, aislamiento, establecimiento de comunidades y diversificación de los taxa hermanos presentes en condiciones ambientales contrastantes (Leigh *et al.* 2013). Por ejemplo, propició sucesos alopátricos aislando la fauna marina y costera de ambas vertientes oceánicas del continente americano; lo que subsecuentemente dió lugar al

surgimiento de las denominadas “especies geminadas transístmicas” (Bermingham y Martin 1998).

Es así que existen, de acuerdo con Jordan (1908), un elevado número de pares de estas especies estrechamente relacionadas; que son por definición taxa hermanos hipotéticamente separados por el evento geológico a partir de una sola especie ancestral, dando como resultado dos especies hijas. Una en cada lado del Istmo centroamericano, en donde cada una continuó su propia trayectoria evolutiva, en ambientes nuevos y cambiantes (Jordan 1908, Lessios 2008). El tiempo de divergencia entre estos pares de especies ha sido utilizado para calcular tasas de evolución molecular (Bermingham *et al.* 1997, Knowlton y Weigt 1998). Los eventos de divergencia más recientes entre pares de especies geminadas proveen evidencia biológica sobre el cierre final del Istmo de Panamá. La identificación de dichas ocurrencias se ha basado en registros fósiles o en inferencias de dataciones de divergencias entre pares de especies a través de filogenias moleculares (Lessios 2008, Jackson y O’Dea 2013).

Desde un punto de vista biogeográfico, se ha postulado que la distribución actual de taxa relacionados dentro de grupos monofiléticos refleja la fragmentación de biotas ancestrales ampliamente distribuidas. Por lo que distribuciones geográficas concordantes entre linajes evolutivos independientes revelan la influencia de una historia geológica y climática compartida (Bermingham y Avise 1986).

La estructuración geográfica de los linajes genéticos es producto del efecto que han tenido tanto factores históricos como contemporáneos, que han impedido el flujo genético entre poblaciones de manera geográfica o ecológica, dando como resultado una estructuración de las poblaciones de determinados taxa a lo largo de su rango de distribución (Bowen y Avise 1990).

De este modo, la identificación de eventos geológicos y climáticos históricos comunes que han influenciado la historia evolutiva de especies co-distribuidas,

representa una primera aproximación para entender procesos concordantes entre diferentes taxa dentro de una misma área geográfica. Sin embargo, se ha detectado que los eventos geológicos y climáticos históricos pueden afectar a los organismos en diferentes maneras dentro de una misma región, por lo que dicha concordancia no siempre se cumple en especies co-distribuidas (Bermingham y Martin 1998, Doadrio y Domínguez-Domínguez 2004, Miura *et al.* 2010). En su lugar, pueden presentarse heterogeneidades genéticas entre especies, que pueden ser resultado de una variación en las características ecológicas o de historia de vida particulares de cada especie (González 2007, Alva-Campbell *et al.* 2010, Reid *et al.* 2010).

1.2. Características de historia de vida en peces diádromos y su relación con la estructuración genética de las especies

Algunas características intrínsecas de las especies pueden afectar el grado de diferenciación genética entre especies cercanamente relacionadas y co-distribuidas, propiciando o reduciendo el flujo genético entre sus poblaciones (Zardoya *et al.* 2004, González 2007). Tales diferencias pueden incluir asincronía en el tiempo de reproducción y en la duración de la etapa larvaria, las variaciones en tolerancias ambientales (por ejemplo, capacidad fisiológica ante variaciones de salinidad, temperatura, etc.), así como en el potencial de dispersión, entre otras (Zardoya *et al.* 2004, Alva-Campbell *et al.* 2010, Reid *et al.* 2010).

Durante la etapa larvaria planctónica que presentan algunas especies marinas, es posible la dispersión de los organismos entre distintas poblaciones. La duración de esta etapa larvaria está relacionada con el nivel de flujo génico entre las poblaciones (Mora y Sale 2002). Asimismo, en la etapa adulta, ciertos organismos presentan características como la capacidad de sobrevivir en ambientes cambiantes, que también puede influir en la variación genética de sus poblaciones, permitiendo un flujo génico sin barreras para la dispersión (Rocha 2003, Pelc *et al.* 2009, Luiz *et al.* 2012).

De manera particular, los peces, el grupo de vertebrados más numeroso (~27,000 especies), presentan una amplia diversidad de estrategias biológicas y ecológicas que les ha permitido adaptarse a prácticamente cualquier ambiente que contenga agua en estado líquido (Nelson 2006). Por ejemplo, exhiben diferentes tipos de comportamiento migratorio (McDowall 2001). Por un lado, existen especies que no realizan movimientos considerables y otras que sí lo hacen y que se clasifican como migratorias o también llamadas diádromas. Éstas, realizan movimientos especializados regulares, estacionales u obligados, entre aguas dulces y marinas, a lo largo de su ciclo de vida. Es así que los peces diádromos se encuentran diferenciados de acuerdo a este tipo de comportamiento en anádromos, catádromos y anfídromos (McDowall 1988, Cook *et al.* 2009).

Los peces anádromos se caracterizan por nacer en aguas dulces, pasar la mayor parte de su vida en agua marina, para posteriormente regresar al agua dulce a reproducirse; el ejemplo clásico es el del salmón (*Salmo* sp). A su vez, los catádromos pasan la mayor parte de su vida en agua dulce en donde crecen, y regresan al mar, en donde nacieron, para su reproducción; tal como lo hace la anguila (*Anguilla anguilla* L. 1758). Los peces anfídromos por su parte, suelen moverse entre el mar y agua dulce o viceversa durante su ciclo de vida, pero no por cuestiones reproductivas. Las larvas de este tipo de peces recién eclosionadas en agua dulce, vagan río abajo hacia el mar o el estero, para luego regresar río arriba como post-larva hacia hábitats dulceacuícolas, en donde se encuentran normalmente los adultos (McDowall 1988, 2004, 2007).

Debido a esta relación intermedia entre aguas oceánicas y continentales, los peces con este tipo de comportamiento migratorio, y en comparación con otras especies que carecen de una tolerancia fisiológica ante variaciones de salinidad, presentan características que les confieren cierto potencial de dispersión durante alguna fase de su ciclo de vida (McDowall 1999). Lo cual, les permite teóricamente ocupar rangos extensos de distribución geográfica a lo largo de gradientes latitudinales amplios, con pocas barreras para su dispersión (Chubb *et al.* 1998).

En consecuencia, la distribución que presentan las especies migratorias puede estar afectando la variación y estructuración genética entre sus poblaciones, en donde el flujo génico puede verse favorecido, generando una baja diferenciación genética a lo largo de rangos amplios de distribución geográfica (Shulman y Bermingham 1995, Chubb *et al.* 1998, Leathwick *et al.* 2008, Bagley y Johnson 2014).

1.3. Grupo de estudio: Los eleótridos

En la región neotropical, los ambientes costeros albergan un número importante de especies de peces diádromos, en donde se incluyen los góbidos (Gobiidae), los mujílidos (Mugilidae) y los eleótridos (Eleotridae) (McMahan *et al.* 2013). En la presente investigación se estudiaron las especies anfídromas de dos géneros de la familia Eleotridae, *Dormitator* y *Gobiomorus*, que pertenece al orden Gobiiformes (Nelson *et al.* 2016). Esta fauna representa un importante componente de la biodiversidad de los ecosistemas costeros tropical y subtropical, sin embargo, existen pocos estudios sobre ellos (Violante-González *et al.* 2008).

El nombre común de los peces de esta familia, “dormilones”, viene del aparente sedentarismo natural de los individuos adultos, al parecer carentes de motilidad la mayor parte del tiempo, una estrategia para capturar presas o para pasar desapercibido ante depredadores (Lacépède 1800, Nordlie y Haney 1993).

La familia Eleotridae está compuesta por cerca de 26 géneros y 139 especies, con una distribución tropical y subtropical en todo el mundo (Nelson *et al.* 2016). En la región neotropical está representada por seis géneros, entre los cuales destacan *Dormitator* Gill 1861 y *Gobiomorus* Lacépède 1800 (Figs. 1 y 2); distribuidos en ambas vertientes oceánicas de América (Nelson 1994). Además, con base en datos morfológicos se ha determinado la presencia de al menos un par de especies geminadas transístmicas para ambos géneros (Jordan 1908, Follet 1960).



Figura 1. *Dormitator latifrons*

Localidad de colecta Las Lisas, Chiquimulilla, Guatemala. No. 24632-Colección de Peces de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. Edición: Eloísa Torres.



Figura 2. *Gobiomorus maculatus*

Localidad de colecta Las Lisas, Chiquimulilla, Guatemala. No. 24674-Colección de Peces de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.

1.3.1 Características generales de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus*

Las especies de ambos géneros de eleótridos son abundantes e importantes componentes de la diversidad íctica neotropical (Bermingham y Martin 1998, Violante-González *et al.* 2008). Habitan las partes bajas de ríos, arroyos, corrientes costeras pequeñas, marismas, bahías, estanques turbios, esteros y lagunas, en ambientes costeros de dulceacuícolas a salobres (Nordlie y Haney 1993). En general, en la estación seca están restringidas a lagunas costeras, mientras que en la temporada de lluvias pueden remontar los ríos (Miller *et al.* 2005). Poseen una resistencia fisiológica que les confiere la capacidad de sobrevivir en ambientes deficientes de oxígeno y resistir variaciones notables de salinidad y temperatura (Ancieta y Landa 1977, Winemiller y Ponwith 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999).

La biología y el ciclo de vida de las especies de eleótridos han sido poco estudiados. Estos peces son ovíparos y se sabe que sus larvas flotan a la deriva y llegan al mar donde pasan una cantidad de tiempo variable, dispersándose potencialmente a largas distancias, antes de regresar al agua dulce (Myers 1949). Las especies de *Dormitator* y *Gobiomorus* han sido reconocidas de manera general como anfídromas. Sin embargo, algunos individuos de *G. dormitor* Lacépède 1800 se han clasificado recientemente como “semi-anfídromas”, término introducido por Smith y Kwak (2014), después de haber identificado individuos de la especie que llevan a cabo todo su ciclo de vida únicamente en agua dulce.

Con base en la carencia de registros de individuos adultos en el mar, aparentemente no pueden penetrar ni moverse en aguas marinas. Sin embargo, aunque son peces dulceacuícolas, dada su alta resistencia fisiológica ante variaciones notables de salinidad (Ancieta y Landa 1977, Castro-Aguirre *et al.* 1999) podrían tener mayor capacidad de dispersión, en comparación con otras especies carentes de esta tolerancia, como las especies primarias (propiedades dulceacuícolas).

En cuanto a hábitos alimenticios, se ha observado que las especies de *Dormitator* consumen principalmente detritos. Cumpliendo una función relevante dado el papel ecológico que desempeñan, ya que en lagunas costeras convierten la energía de los detritos en formas útiles para organismos de estratos tróficos superiores (Yáñez-Arancibia y Díaz-González 1977).

Mientras que las especies de *Gobiomorus* presentan una alimentación carnívora, principalmente camarones y peces. *G. dormitor* generalmente permanece en el sustrato y ataca a sus presas en hábitats abiertos. Esta especie ha sido asociada a hábitats más abiertos en comparación con *G. maculatus* (Günther 1859), que habita zonas cerradas con vegetación densa (Miller 1959, Castro-Aguirre *et al.* 1999).

Los trabajos sobre estos géneros son escasos y se centran básicamente en describir su abundancia, el papel ecológico que tienen en diferentes cuerpos de agua y sistemas lagunares; y su implementación como cultivo en el caso de *Dormitator*, dado que en Sudamérica es de consumo humano (Yáñez-Aranciba y Díaz-González 1977, Hendrickx *et al.* 1996, Clive *et al.* 1995, Castro *et al.* 2005).

1.3.2. Distribución geográfica de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus*

La distribución de *Dormitator* en las costas del océano Pacífico Oriental Tropical (POT) va desde el Golfo de California hasta Perú (Miller *et al.* 2005) y ha sido reportada también en las Islas Galápagos (Massay y Mosquera 1992). Para la vertiente atlántica americana (Atlántico Occidental Tropical: AOCT) se ha registrado desde Carolina del Norte en Estados Unidos hasta el sureste de Brasil, incluyendo Las Antillas (Kullander 2003, Miller *et al.* 2005). Este género además cuenta con representantes distribuidos en la costa atlántica africana (Atlántico Oriental Tropical: AOT) desde Senegal hasta Angola (Harrison y Miller 1992), (Fig. 3).

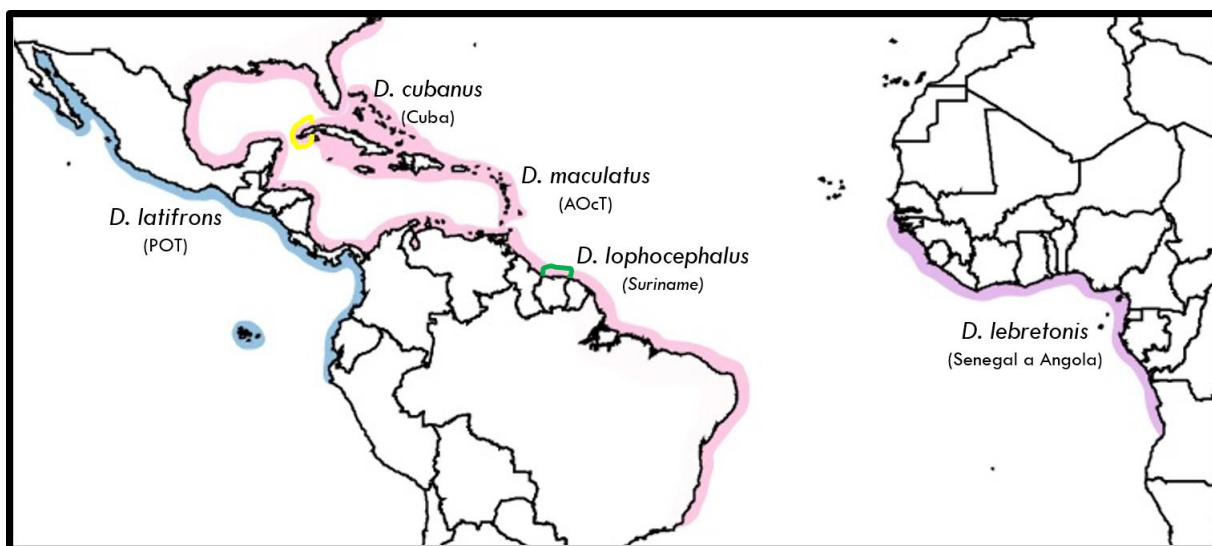


Figura 3. Distribución geográfica del género *Dormitator*.

En color azul: *D. latifrons*, Pacífico Oriental Tropical (POT). En color rosa: la distribución de *D. maculatus* a lo largo del Atlántico Occidental Tropical (AOCT), dentro de la cual se muestra la delimitación de la distribución de *D. cubanus* con una línea amarilla, y de *D. lophocephalus* con una línea verde. En morado: *D. lebretonis*, Atlántico Oriental Tropical (AOT).

Por su parte, el género *Gobiomorus* se distribuye en el POT desde el río Yaqui en el estado mexicano de Sonora hacia el sur hasta Perú y en el AOcT desde la península de Florida hasta Surinam en Sudamérica, incluyendo Las Antillas (Miller *et al.* 2005), (Fig. 4).

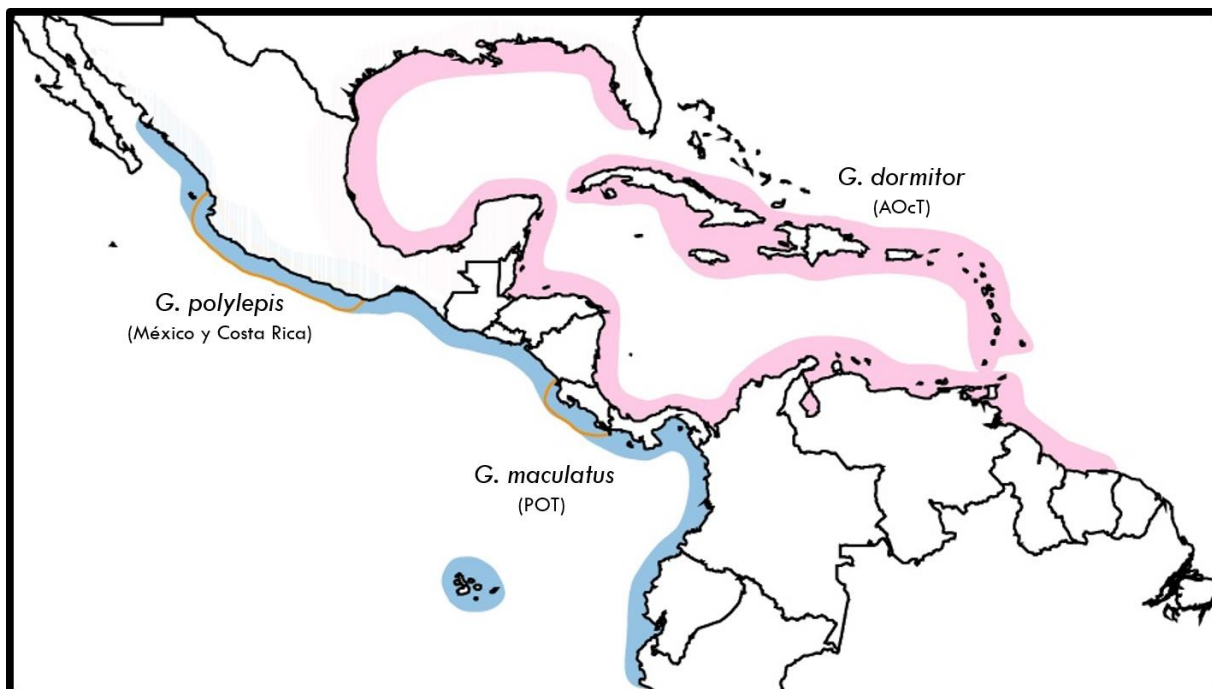


Figura 4. Distribución geográfica del género *Gobiomorus*,
En color rosa: *G. dormitor*, Atlántico Occidental Tropical (AOcT). En azul: *G. maculatus*, Pacífico Oriental Tropical (POT) y delimitado con líneas naranja: *G. polylepis*.

1.3.3. Clasificación taxonómica de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus*

Para el género *Dormitator* se reconocen cinco especies en base a datos morfológicos, cuatro en la vertiente Atlántica (Harrison y Miller 1992, Kullander 2003, Eschmeyer *et al.* 2016, Froese y Pauly 2016): *D. maculatus* (Bloch 1792) cuya descripción la sitúa en el AOcT (sin más precisión de su distribución), desde Estados Unidos hasta el sudeste de Brasil; *D. cubanus* Ginsburg 1953, la cual está restringida a la parte occidental de Cuba (particularmente en la región de Pinar del Río); *D. lophocephalus* Hoedeman 1951, identificada únicamente en las costas de Surinam; y *D. lebretonis* (Steindachner 1870), distribuida en ambientes costeros africanos en el AOT, desde Senegal hasta Angola. Por otro lado, para la vertiente

Pacífica sólo se reconoce una especie: *D. latifrons* (Richardson 1844), la cual se encuentra distribuida a lo largo del POT. Dentro de esta vertiente oceánica se ha mencionado la presencia de dos subspecies, aunque su validez está en discusión: *D. latifrons mexicanus* Ginsburg 1953, restringida a las costas de México, y *D. latifrons latifrons* distribuida en el resto de la costa del Pacífico. Además, las especies *D. latifrons* y *D. maculatus* han sido consideradas como especies geminadas transistmicas de acuerdo a similitudes morfológicas (Jordan 1908, Follet 1960).

Por su parte, mediante el análisis de cariotipos en especies del género *Dormitator* se propuso que las poblaciones del Golfo de México y del Pacífico mexicano deberían ser consideradas una sola especie (Uribe-Alcocer *et al.* 1983). Asimismo, fueron comparados los cariotipos entre especies de *Dormitator* y *Gobiomorus* del Golfo de México, en donde encontraron similitudes en el número diploide (46 y 48 respectivamente); sin embargo, las numerosas diferencias en otros rasgos citogenéticos no demostraron relaciones filogenéticas cercanas (Maldonado-Monroy *et al.* 1985).

Por su parte, el género *Gobiomorus* consta de tres especies descritas con base en datos morfológicos (Kullander 2003, Eschmeyer *et al.* 2016, Froese y Pauly 2016). Dos en el POT: *G. polylepis* Ginsburg 1953, restringida a las aguas costeras de México y de Costa Rica, co-distribuida con *G. maculatus* (Günther 1859), la cual extiende su distribución desde Sonora hasta el norte de Perú. La otra especie, *G. dormitor* Lacepède 1800, se distribuye en el AOCT, desde la península de Florida hasta Surinam en Sudamérica, incluyendo Las Antillas (Bussing 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005). Dentro de este género también ha sido identificado un par de especies geminadas transistmicas: *G. maculatus* y *G. dormitor* (Jordan 1908, Follet 1960).

Debido probablemente a su amplio rango de distribución y su variabilidad morfológica, existe incertidumbre en la clasificación taxonómica de las especies de ambos géneros, incluyendo al menos 20 sinonimias para *Dormitator* y 12 para

Gobiomorus (Harrison y Miller 1992, Kullander 2003, Eschmeyer *et al.* 2016, Froese y Pauly 2016). Aun así, las especies de ambos géneros han sido incluidas en muy pocos estudios taxonómicos (Akihito *et al.* 2000, Thacker y Hardman 2005, Agorreta *et al.* 2013), mientras que la diversidad genética de las especies y sus relaciones filogenéticas son prácticamente desconocidas.

1.4. Estudio de la historia evolutiva a través de análisis moleculares

El proceso de evolución en los seres vivos se ha definido como un suceso de descendencia con modificación a partir de un ancestro común (Darwin 1859). Darwin esquematizó por medio de líneas la divergencia de las especies, generación tras generación, representando cada línea los diferentes taxa que se bifurcan como las ramas de un árbol. Es así que las relaciones evolutivas entre los organismos pueden ser representadas por medio de filogenias (árboles), que son obtenidas a través de métodos de inferencia filogenética (Yang y Rannala 2012). En el ámbito molecular, la información utilizada para la estimación de la historia evolutiva de los organismos proviene del material genético de especies contemporáneas, o en casos excepcionales de fósiles (Swofford *et al.* 1996).

Con este tipo de métodos es posible reconstruir árboles evolutivos de genes que pueden ser de amplia aplicación en la sistemática, en la estimación de tiempos de divergencia entre linajes, en la reconstrucción de procesos de ancestría-descendencia, en la dinámica poblacional, en la genética de poblaciones, en los procesos de especiación, entre muchas otras (Felsenstein 1985, Yang y Rannala 2012, Bagley y Johnson 2014).

Los estudios filogenéticos han sido usados desde el siglo XIX en la sistemática, sin embargo, es hasta hace aproximadamente 50 años cuando se desarrollaron métodos utilizando algoritmos matemáticos para la reconstrucción de relaciones evolutivas. Este tipo de inferencias filogenéticas a nivel molecular pudo ser posible con la aparición de las primeras secuencias de proteínas (Yang y

Rannala 2012). La disponibilidad de información molecular y las herramientas para su análisis han sido de gran importancia en la biogeografía, la cual se vio favorecida con los avances en las técnicas de secuenciación de ADN (e.g. Reacción en Cadena de la Polimerasa (PCR), secuenciación automatizada), así como métodos filogenéticos moleculares (Riddle *et al.* 2008, Knowles 2009, Hickerson *et al.* 2010); los cuales proveen, por ejemplo, de metodologías para las estimaciones de tiempos de divergencia entre linajes genéticos de los diferentes taxa (Bagley y Johnson 2014).

1.4.1. Marcadores moleculares

Inicialmente, el estudio de las relaciones filogenéticas era basado en caracteres fenotípicos, sobre todo morfológicos. Sin embargo, tenían la limitación de que seres anatómicamente dispares (como los animales y las plantas) no podían ser analizados en conjunto. Además de que podían incluirse caracteres homoplásicos en el análisis, cuya similitud no se debe a un ancestro común, lo que conlleva a reconstrucciones evolutivas erróneas (Staton 2000). Los avances en las técnicas de análisis desde Henning (1965) y en la biología molecular han permitido superar esta limitación, abriendo la posibilidad de incorporar de alguna manera a la generalidad de los organismos. Lo cual puede ser posible al elegir como marcador una molécula compartida entre los organismos bajo estudio. Entre los marcadores moleculares más comúnmente utilizados en los análisis filogenéticos de animales, se encuentran las secuencias de ADN de origen mitocondrial y nuclear (Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez 2009). Además, otra de las ventajas del uso de análisis moleculares, reside en la posibilidad de utilizar un número considerablemente mayor de caracteres, comparado con los enfoques morfológicos (Bagley y Johnson 2014).

El genoma mitocondrial ha sido ampliamente usado como marcador molecular en estudios de animales, debido a que posee una elevada tasa de mutación, a su tamaño efectivo poblacional reducido (lo cual favorece la fijación de las mutaciones), a su herencia casi exclusivamente materna y a su falta de recombinación (Lanteri y

Confalonieri 2003, Domínguez-Domínguez y Vázquez-Domínguez 2009). Asimismo, el ADN mitocondrial ha sido altamente informativo y robusto en la reconstrucción de historias evolutivas poblacionales y en la delimitación de especies (Avice 2000). Su uso también fue facilitado por la disponibilidad de cebadores (primers) para amplificar (vía PCR) varias regiones del ADN mitocondrial en una amplia variedad de animales (Palumbi *et al.* 1991). El ADN mitocondrial en animales consiste en una molécula circular de doble cadena, covalentemente cerrada, de un tamaño de 13 a 20 kilobases (Kb), que corresponden generalmente a 13 genes codificantes de proteínas, 22 genes de RNA de transferencia (tRNA) y dos genes de ARN ribosomal (rRNA). Además, cuenta con una región no codificante, llamada región control ó D-loop, que controla la replicación y la transcripción. Los genes tRNA y rRNA están involucrados en la traducción de proteínas, mientras que los genes codificantes de proteínas codifican subunidades de la cadena respiratoria (citocromo b, citocromo c-oxidasa I-III, NADH deshidrogenasa 1-4, 4L, 5 y 6, ATP sintetasa 6 y 8), (Avice 1994).

Se ha observado que el ADN mitocondrial evoluciona a una tasa entre 5 a 10 veces más rápida que la de los genes nucleares, aunque esto varía a lo largo de los diferentes genes y taxa (Moore 1995). La elevada velocidad de evolución de los genes mitocondriales es probablemente producida por su alta tasa de mutación, que es favorecida por el hecho que este genoma se encuentra en múltiples copias por mitocondria y a la baja eficiencia de su sistema de reparación del ADN, aumentando así la probabilidad de nuevas mutaciones (Avice 2000, Irisarri 2012). Por lo tanto, la divergencia ocurre más rápido en el ADN mitocondrial, comparado con el nuclear, lo que hace particularmente útiles a los genes mitocondriales como marcadores moleculares en el estudio de eventos de divergencia recientes de poblaciones con-específicas o de especies cercanamente relacionadas (Avice 1994, Moore 1995).

Por otro lado, las secuencias de ADN nuclear, debido a que generalmente presentan una tasa de evolución baja, proveen de una herramienta que permite registrar procesos más antiguos, como la identificación de barreras para el flujo genético a largo tiempo entre taxa (Avice *et al.* 1987). El ADN nuclear se encuentra

organizado en los cromosomas, la mayor parte de él corresponde a ADN no codificante (~90% en vertebrados), (Irisarri 2012). De manera general, los animales presentan dos alelos por cada locus en el genoma nuclear, es decir, son diploides; en contraste con el genoma mitocondrial que es haploide. Los genes nucleares presentan diferentes grados de variación en sus secuencias, dependiendo de las fuerzas selectivas a las que estén sometidos en función del tipo de proteína para la que codifiquen (Hillis 1987). Sin embargo, el uso de ADN nuclear, implica problemas inherentes a la recombinación y a la posibilidad que cada uno de los loci arrojen historias evolutivas independientes (Vázquez-Domínguez *et al.* 2009).

Asimismo, aunque el ADN mitocondrial ofrece buena resolución para inferir relaciones filogenéticas intraespecíficas, es importante tener en cuenta que una filogenia mitocondrial solo registra los cambios evolutivos transmitidos por herencia materna, lo cual puede diferir del registro de los cambios evolutivos del organismo entero (Moore *et al.* 1995). Por tanto, una filogenia es fortalecida al incluir también la información genética nuclear, la cual es transmitida por ambos progenitores y que constituye la mayor parte del genoma de un organismo, proporcionando una estimación adicional independiente que permite verificar la congruencia entre las señales filogenéticas mitocondriales (Picq 2012).

Por esta razón, está en aumento el uso combinado y compartido de genealogías obtenidas a partir de datos de ADN mitocondrial y nuclear, que aportan mayor soporte a las relaciones filogenéticas. Se ha detectado que aumentando el número de genes utilizados (Rokas y Carroll 2005, Isarri 2012), así como empleando tanto marcadores mitocondriales como nucleares, se incrementa significativamente la precisión filogenética (San Mauro *et al.* 2009, Bagley y Johnson 2014). De esta forma, es posible distinguir entre la importancia relativa que tienen los eventos históricos y las características biológicas en la conformación de la historia evolutiva de las especies, así como comprender sus patrones de distribución geográfica (González 2007, Bagley y Johnson 2014).

1.4.2. Métodos de inferencia filogenética molecular

Dentro de los métodos de inferencia filogenética, existen los que usan algoritmos y los que usan un criterio de optimización. Los métodos algorítmicos consisten en la construcción de un árbol siguiendo una secuencia específica de pasos. Dentro de estos métodos se incluyen los basados en distancias genéticas como el del “vecino más cercano”. Los métodos de distancia primero calculan las distancias pareadas entre todas las secuencias analizadas para construir una matriz de distancias, con la cual posteriormente construyen un árbol filogenético, el cual minimiza las diferencias (distancias) entre los taxa analizados (Swofford *et al.* 1996). Este tipo de métodos son rápidos, sin embargo, no toman en cuenta las variaciones de las estimaciones de distancias grandes, pierden información cuando los alineamientos son traducidos a distancias, además de que la similitud encontrada puede deberse a homoplasia y no a una relación de ancestría común (Yang y Rannala 2012).

En contraste, los métodos de criterios de optimización usan la información contenida en las secuencias de ADN de manera más eficiente considerando cada sitio del alineamiento, con una cierta medida de la certeza del resultado obtenido. Entre estos métodos se encuentran: máxima parsimonia (MP), máxima verosimilitud (MV) e inferencia Bayesiana (IB). Estos inician con la generación de árboles usando algoritmos, y en seguida evalúan esos árboles para encontrar el mejor de ellos (Swofford *et al.* 1996). Idealmente, el árbol con la mayor puntuación puede ser identificado una vez que se han comparado todos los árboles posibles. Sin embargo, dado que el número posible de árboles es generalmente elevado (ej. >30 millones de árboles enraizados para una matriz de diez secuencias), las búsquedas exhaustivas de árboles son metodológicamente inviables, por lo que se usan métodos de búsqueda heurística, por ejemplo (Felsenstein 1978). Estos enfoques heurísticos generan un árbol inicial usando un algoritmo rápido para después llevar a cabo arreglos locales para mejorar la puntuación del árbol, y aunque no se garantiza encontrar el mejor árbol, si es posible analizar la mayor cantidad de árboles posibles

umentando la oportunidad de encontrarlo (Yang y Rannala 2012). Los métodos de MV y de IB son usados con mayor frecuencia en estudios recientes sobre las relaciones evolutivas de diferentes especies animales, aportando resultados robustos (Irisarri 2012). Estos métodos se describen brevemente a continuación.

1.4.2.1. Máxima Verosimilitud

La aplicación del principio de verosimilitud en los análisis filogenéticos permite estudiar las relaciones evolutivas desde un punto de vista estadístico, permitiendo un marco para la estimación de patrones históricos, deduciendo parámetros intrínsecos de procesos evolutivos, y probando hipótesis bajo el soporte de la teoría neutral de la evolución molecular (Kumar *et al.* 2012). El principio de verosimilitud se define como la probabilidad de que un modelo evolutivo dado pueda dar lugar a los datos observados, bajo un árbol filogenético determinado, asumiendo que el modelo evolutivo usado es correcto (Swofford *et al.* 1996).

Los modelos evolutivos son descripciones probabilísticas del proceso evolutivo y difieren entre ellos en las suposiciones sobre dicho proceso. Estos modelos de la evolución de las secuencias de ADN toman en cuenta la frecuencia de las múltiples sustituciones que ocurren a lo largo de ellas. Constituyen una parte esencial para la inferencia estadística de filogenias, ya que permiten calcular las probabilidades de cambio entre estados de carácter, pero dada la variedad de modelos disponibles, es necesario un criterio objetivo para la selección del modelo adecuado. Por lo que el modelo evolutivo más apropiado es aquel que se ajusta mejor a los datos, y su determinación es necesaria en la realización de este tipo de análisis filogenéticos (Posada 2009).

La valoración del árbol usando la función de máxima verosimilitud es calculada de inicio para cada sitio, como la suma de las probabilidades de cada reconstrucción posible de estados ancestrales dado un modelo de evolución determinado (Swofford *et al.* 1996). Entonces, asumiendo que los sitios evolucionan de manera independiente, la verosimilitud de todo el árbol es calculada como el producto de las

verosimilitudes de cada sitio (Swofford *et al.* 1996). De este modo, en la estimación de un árbol de MV dos pasos están involucrados, primero las longitudes de ramas son optimizadas para calcular el valor de verosimilitud para cada árbol candidato, posteriormente, se usa un método heurístico para explorar el espacio de muestreo y encontrar el mejor árbol que maximice la función de verosimilitud (Yang y Rannala 2012). Simulaciones han mostrado que el método de MV presenta mayor eficiencia en obtener el árbol más probable que los métodos de MP y que los de distancias (Yang y Rannala 2012, Felsenstein 2015). En el caso del método de MV, se implementa un método de remuestreo llamado bootstrap (Felsenstein 1985, Susko 2010). Este método genera réplicas de los datos muestreando al azar a partir de los datos reales y provee un valor de la robustez de los resultados obtenidos en la filogenia dado en porcentaje. Algunos autores han mostrado que valores de bootstrap por arriba del 75% en una relación filogenética obtenida, es indicativo de que los datos reales respaldan dicha relación con cierto grado de confiabilidad (Hillis y Bull 1993).

1.4.2.2. Inferencia Bayesiana

En contraposición al método de MV, que explica los datos a partir de los árboles filogenéticos de acuerdo un modelo de evolución (Felsenstein 1985), la IB estima cómo de bien son explicados los árboles filogenéticos a partir de los datos (Huelsenbeck *et al.* 2001). Además, en la estadística bayesiana los parámetros de los modelos son considerados variables aleatorias con distribuciones estadísticas en lugar de constantes desconocidas, como en el método de MV (Yang y Rannala 2012). En el método bayesiano, antes de realizarse los análisis, a los parámetros se les asigna una distribución a priori, lo que es combinado con los datos para obtener su distribución posterior. Dado que computacionalmente es imposible calcular directamente las probabilidades posteriores, se utilizan los algoritmos de las cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) para generar una muestra de la distribución posterior. El MCMC es un algoritmo de simulación que evita el cálculo directo de las probabilidades posteriores, comenzando a partir de un árbol aleatorio y la búsqueda

se mueve de un árbol a otro, muestreando un universo de árboles en proporción a sus probabilidades posteriores (Yang y Rannala 2012).

Este método estima simultáneamente el árbol y los valores de probabilidades posteriores, por lo que sus resultados son fáciles de interpretar: la probabilidad posterior de un árbol es la probabilidad de que el árbol sea el correcto, dados los datos y el modelo (Yang y Rannala 2012). Por lo tanto, una vez obtenida la hipótesis filogenética por IB, los valores de probabilidades posteriores son indicativos de la robustez o de la fiabilidad de los resultados. Cifras superiores a 0.9 de probabilidades posteriores son las comúnmente aceptadas como valores robustos (Yang y Rannala 1997).

1.4.3. Estimación de tiempos de divergencia

A nivel molecular, es posible estudiar cómo las moléculas han cambiado a lo largo del tiempo evolutivo. Esta evolución puede ser observada como cambios en los nucleótidos del ADN, cuyas secuencias contienen información útil para estimar tiempos de divergencia entre linajes (Kimura 1968). Dado que las especies se encuentran reproductivamente aisladas entre sí y evolucionan de manera independiente, es de esperar que vayan acumulando diferencias genéticas a medida que pasa el tiempo. Aquellas especies genéticamente más similares compartirán un ancestro común más reciente que el que comparten con otras especies con las que son genéticamente más distintas (Aguadé 2000). La estimación de los tiempos de divergencia en las relaciones filogenéticas de secuencias de ADN representa un componente importante en muchos estudios moleculares evolutivos sobre diferentes taxa (Ho y Phillips 2009).

Al hacer una comparación de las secuencias de ADN de diferentes especies, se detectó una relación lineal entre la cantidad de sustituciones (cambios de los estados de carácter en las secuencias, resultados de mutaciones al azar) y su tiempo de divergencia, a lo que se le denominó reloj molecular (Zuckerkandl y Pauling

1965). Por tanto, la tasa de sustitución (cantidad de sustituciones ocurridas en cada sitio de la secuencia por unidad de tiempo) de cada gen o proteína en particular parecía ser constante a lo largo del tiempo: las sustituciones se producen a un ritmo invariable; asumiendo que la mayoría de los cambios observados en las secuencias de aminoácidos de las proteínas corresponden a mutaciones neutras (Kimura 1968). Es así que los métodos de reloj molecular cuentan con medios para estimar tasas de evolución y tiempos de divergencia, con el uso de información genética, lo que permite obtener una secuencia de los procesos de bifurcación en un árbol filogenético en una escala temporal (Ho y Duchêne 2014).

Sin embargo, actualmente es sabido que el procedimiento para la estimación de tiempos de divergencia es considerablemente más complejo de lo que inicialmente fue descrito por Zuckerkandl y Pauling (1965), (Ho y Phillips 2009). Posteriormente, se identificó por ejemplo, que existe variación en las tasas de sustitución entre los diferentes genes y taxa, especialmente entre taxa divergentes (Ho y Duchêne 2014). Como resultado, los métodos de reloj molecular han experimentado una considerable evolución a lo largo de las últimas décadas (Ho *et al.* 2015). En donde, uno de los métodos de reloj molecular más utilizados en los análisis de secuencias de ADN es el relajado, que toma en cuenta la variación de las tasas de evolución que se observa entre los diferentes linajes, estimándose así los tiempos con mayor precisión (Hedges y Kumar 2009).

Para realizar estimaciones de divergencia entre linajes es necesario hacer una calibración del reloj molecular, que establezca la cantidad de cambio genético por unidad de tiempo evolutivo (Ho y Phillips 2009). En algunos casos, las calibraciones se han hecho usando estimaciones previas de tasas de sustitución, calculadas independientemente para taxa relacionados (Bagley y Johnson 2014, Ho y Phillips 2009). Sin embargo, se ha cuestionado el uso de tasas de evolución “estándar” y no siempre hay disponible una estimación adecuada para los loci y los taxa estudiados (Ho y Phillips 2009). Por lo que las calibraciones se han enfocado en el uso de fechas conocidas que provengan de fuentes independientes, como del registro fósil o

de dataciones de eventos geológicos (Ho y Duchêne 2014, Ho *et al.* 2015, O'Dea *et al.* 2016). La apropiada elección del punto de calibración es una parte fundamental en una datación molecular (Ho y Phillips 2009). El uso de múltiples calibraciones (o puntos de calibración) implementados a lo largo del árbol filogenético permite una estimación de la escala temporal con mayor precisión (Drummond *et al.* 2006, Ho y Duchêne 2014).

1.4.4. Aplicaciones de la inferencia filogenética molecular en estudios de peces

A través de análisis de secuencias de genes mediante la implementación de métodos filogenéticos, diferentes estudios moleculares han podido detectar la existencia de poblaciones estructuradas o diferenciadas genéticamente (Hey y Machado 2003, Zardoya *et al.* 2004, Alva-Campbell *et al.* 2010, Irisarri 2012). Dicha estructura puede ser rastreada a través del tiempo por medio de señales genéticas contenidas en el genoma de los organismos; en donde se encuentra un registro de los cambios genéticos ocurridos (Ho y Duchêne 2014). Integrando la información contenida en el ADN de los organismos, ya sea de origen mitocondrial o nuclear, se ha podido reconstruir la historia evolutiva de las especies, lográndose un mayor entendimiento de cómo cambios históricos y recientes pudieron haber afectado la distribución de una especie (Alva-Campbell *et al.* 2010).

Este enfoque de investigación permite determinar el efecto de los eventos históricos en la composición genética y en la distribución actual de los linajes estudiados, en un marco espacial y temporal, dando un reflejo de la interacción entre los procesos genealógicos y la dinámica de los procesos históricos de la tierra, ya sean geológicos o climáticos (Lanteri y Confalonieri 2003, Taillebois *et al.* 2013, Cowman y Bellwood 2013).

La información registrada en los fósiles ha sido particularmente útil en el estudio de procesos de diversificación y de expansión originados por eventos geológicos, como es el caso del surgimiento del Istmo de Panamá, sobre todo de

mamíferos terrestres (Marshall 1988). Anteriormente, el conocimiento sobre los tiempos evolutivos de los diferentes taxa estaba basado totalmente en el registro fósil (Ho y Duchêne 2014). Sin embargo, no todos los taxa se encuentran bien representados por fósiles, como por ejemplo los peces. En tales casos, con el desarrollo del reloj molecular (Zuckerlandl y Pauling 1965), datos moleculares han jugado un papel importante en el entendimiento de la historia evolutiva y el tiempo de los eventos de dispersión o de aislamiento de los diferentes taxa de la región (i.e. Bermingham y Martin 1998, Reeves y Bermingham 2006, Ornelas-García *et al.* 2008, Alda *et al.* 2013).

Este tipo de investigaciones se han llevado a cabo en varios grupos de peces, sobre todo en especies dulceacuícolas (Rauchenberger 1988, Bermingham y Martin 1998, Martin y Bermingham 1998, Perdices *et al.* 2002, Perdices *et al.* 2005, Hrbek *et al.* 2007, Ornelas-García *et al.* 2008, Doadrio *et al.* 2009). Sin embargo, trabajos con peces diádromos, específicamente con especies anfídromas son limitados (McMahan *et al.* 2013).

Por ejemplo, un estudio reciente en *Agonostomus monticola* (Bancroft 1834), una especie diádroma del grupo de los mujílidos, demostró la existencia de cuatro grupos genéticamente divergentes a lo largo de su rango de distribución entre las costas del Pacífico y del Atlántico de Norte y Centroamérica (McMahan *et al.* 2013). Estos resultados son en su mayor parte congruentes con los principales eventos geológicos ocurridos en la región. Tales como el movimiento del bloque Chortis en Centroamérica y las etapas tempranas de la formación del Istmo de Panamá; subrayando la importancia de eventos geológicos históricos y patrones de corrientes marinas sobre la generación de diversidad críptica en especies diádromas.

De manera singular, el estudio de especies transístmicas, proveen una oportunidad para evaluar factores generadores de diversidad biológica, debido a que el tiempo desde el aislamiento entre ambas especies puede ser estimado usando el registro geológico. El tiempo en el que ocurrió el cierre final de Centroamérica provee

una base para inferir tasas de evolución molecular (Bermingham *et al.* 1997). Por lo que ha sido usado para estimar tiempos de divergencia entre linajes (Bermingham y Lessios 1993, Craig *et al.* 2004); empleándolo como referencia para calibrar relojes moleculares de especies geminadas transístmicas (Vermeij 1993, Bermingham *et al.* 1997, Marko 2002).

Comparaciones en los tiempos de divergencia molecular entre pares de especies geminadas no sustentan un tiempo de separación único y simultáneo para todos los taxa (Lessios 2008, Bacon *et al.* 2015, O'Dea *et al.* 2016). Resultados que sugieren que las diferentes especies han respondido de manera particular a la compleja evolución geológica del Istmo de Panamá y al subsecuente desarrollo de nuevos hábitats disponibles (Coates *et al.* 1992, Bermingham *et al.* 1997, Lessios 2008, Bacon *et al.* 2015). Por ejemplo, pares de especies geminadas de gasterópodos habitantes de manglares de la zona supralitoral mostraron divergencias genéticas menores comparados con lo reportado para aquellas especies habitantes de ambientes de zonas infralitorales (Miura *et al.* 2000).

Por lo que, diferencias ecológicas, tales como la profundidad del hábitat ocupado por los individuos (como aguas someras o profundas), pueden influenciar en el tiempo de separación entre los clados geminados transístmicos. De esta forma, los tiempos de divergencia en especies que viven en aguas someras, pueden reflejar las etapas finales de la conexión interoceánica antes del cierre del Istmo (~3 Ma, Tringali *et al.* 1999, Miura *et al.* 2000, Craig *et al.* 2004, Bellwood *et al.* 2010, Coppard *et al.* 2013, Cerón-Souza *et al.* 2015). Al contrario, especies residentes de hábitat marinos profundos pueden tener dataciones de divergencia más antiguas (~10 Ma Tringali *et al.* 1999, Frédérich *et al.* 2013; ~18 Ma, Knowlton *et al.* 1993, Knowlton y Weigt 1998, Hurt *et al.* 2009). De esta manera, el cierre del estrecho de Panamá ha sido considerado como un proceso prolongado y no puntual (Coates y Stallard 2013), que ha afectado de manera diferencial a las especies (Hurt *et al.* 2009, Reid *et al.* 2010, Cowman y Bellwood 2013).

Aunque existen diferentes historias biogeográficas de la influencia del estrecho de Panamá en la distribución de varios grupos de especies animales, resulta interesante conocer cómo se comporta ante este escenario la compleja diversidad de organismos distribuidos en la región (Reid *et al.* 2010). Este tipo de comparaciones moleculares entre especies transistmicas han sido llevadas a cabo en moluscos, equinodermos, crustáceos y teleósteos (Lessios 2008, Bacon *et al.* 2015, O’Dea *et al.* 2016). Sin embargo, no se han realizado comparaciones entre las especies anfídromas y bentónicas, que presentan características y requerimientos de hábitat que podrían conferirles patrones de respuesta singulares.

1.5. Modelo de estudio

En la presente investigación se tomó como modelo de estudio a las especies de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus* pertenecientes a la familia Eleotridae. Estos géneros son de especial interés en los estudios evolutivos y biogeográficos por su comportamiento migratorio anfídromo, su tolerancia eco-fisiológica ante ambientes variables, la distribución en ambas costas del continente americano, y compartida entre sus diferentes especies, además de la existencia de especies geminadas transistmicas en ambos géneros. A pesar de estas características los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus* han sido objeto de muy pocos estudios y representan un componente clave en el entendimiento de la compleja historia biológica y geográfica de Mesoamérica y el Caribe.

Por lo que un análisis molecular de individuos de las especies de *Dormitator* y *Gobiomorus*, basado en la información de secuencias de ADN mitocondrial y nuclear, integrando características intrínsecas de las especies y la dinámica de los procesos de la Tierra, permitirá obtener información, en el tiempo y en el espacio, sobre los eventos de evolución genética entre los linajes de ambos géneros, para lograr un entendimiento de la historia evolutiva y de la distribución geográfica de las especies.

1.6. Planteamiento del problema

El estudio de especies anfíromas en general ha sido poco abordado, y las relaciones filogenéticas de este tipo de especies son desconocidos. Para lograr un entendimiento integral de los patrones de distribución geográfica de los linajes genéticos de las diferentes especies co-distribuidas en la región neotropical, es preciso conocer la historia evolutiva de las especies anfíromas distribuidas en la región y la manera en que esta ha sido afectada por factores tanto geográficos históricos (cambios geológicos y climáticos, así como patrones de corrientes marinas), como intrínsecos de cada especie (características eco-fisiológicas y de historia de vida particulares).

1.7. Preguntas de investigación

En el presente estudio se pretendió responder varias preguntas de investigación, tales como:

1. ¿Cuáles son las relaciones filogenéticas de las especies de *Dormitator* y *Gobiomorus*?
2. ¿Cuál es la escala temporal de los eventos cladogenéticos presentes en ambos géneros?
3. ¿Qué efecto han tenido los factores geológicos y climáticos históricos en la historia evolutiva y en la distribución geográfica de las especies?
4. ¿Cuál es el efecto que ha tenido el comportamiento migratorio anfídromo en la historia evolutiva y en la distribución geográfica de las especies?
5. ¿Los linajes transístmicos divergieron simultáneamente con el cierre del Istmo de Panamá?
6. ¿La historia de separación entre los linajes es congruente para las especies de ambos géneros?

7. ¿Cuál es el efecto que han tenido las características contrastantes de cada vertiente oceánica en la historia evolutiva y en la distribución geográfica de las especies de eleótridos que las habitan?
8. ¿La clasificación taxonómica actual de las especies de ambos géneros se respalda con información molecular?
9. ¿Existen linajes genéticos independientes adicionales a los ya identificados anteriormente con datos morfológicos?

1.8. Hipótesis

Por tanto, la presente tesis doctoral parte de la hipótesis general de que las especies anfídromas de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus*, co-distribuidas en las vertientes pacífica y atlántica del continente americano, presentan una historia evolutiva compartida entre ambos géneros, y a la vez contrastante con la de otras especies de peces no anfídromas. Por lo que, se espera que su historia evolutiva y su distribución geográfica hayan sido afectadas de manera particular por eventos geológicos, climáticos y oceanográficos históricos ocurridos en su área de distribución y a la vez por las características intrínsecas de sus especies; generando divergencias genéticas entre sus linajes a lo largo de las diferencias ambientales presentes en el área en la que ocurren.

1.9. Justificación

Resulta necesario un análisis de la historia evolutiva de las especies diádromas, especialmente de especies anfídromas hasta ahora poco estudiadas, que aborde de manera conjunta los probables factores determinantes en la configuración de sus relaciones evolutivas, así como de sus patrones de distribución geográfica, para ser contrastados con los patrones mostrados por especies no anfídromas. De esta forma, se pretende generar la información necesaria para una mejor

comprensión, en términos globales, de la biogeografía histórica de toda la región donde se distribuyen las especies de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus*.

Si bien, existen diferentes hipótesis sobre la influencia del estrecho de Panamá y la separación de las islas del Caribe en la biogeografía de diferentes especies animales, la mayoría de ellas se han realizado con organismos terrestres, y los trabajos que involucran especies acuáticas han dejado de lado las investigaciones que incluyan especies con requerimientos eco-fisiológicos y ambientales particulares, como es el caso de los Eleótridos. Asimismo, entender la historia evolutiva de una especie es en sí mismo importante, aún así, resulta de mayor interés y con mayor aportación identificar concordancias entre diferentes taxa co-distribuidos en una misma área geográfica.

Investigaciones enfocadas en la historia evolutiva con técnicas moleculares de especies de peces diádromas son escasas, a pesar de la importancia de estudiar la variación genética de este tipo de peces en el entendimiento de la evolución de los ambientes costeros y su influencia sobre la distribución geográfica de los organismos. Del mismo modo, estudios sobre la estructuración genética y la variación de las poblaciones de especies ampliamente distribuidas permite desvelar la posible presencia de linajes crípticos, cuya identificación puede ser usada para un mejor entendimiento de la historia biogeográfica de la región. Además, el conocimiento de la variación genética de las poblaciones estudiadas, así como de sus patrones de fragmentación o conectividad, son necesarios para un adecuado manejo que garantice la conservación tanto de la diversidad genética de los linajes evolutivos, como de los ambientes en los que habitan. Tal es el caso de los ambientes costeros de manglares, que se encuentran dentro de los más amenazados a nivel mundial (Valiela *et al.* 2001).

1.10. Objetivos

En el presente estudio se planteó como objetivo general realizar un análisis de la historia evolutiva de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus* con base en secuencias de ADN a lo largo de su rango de distribución. Con los siguientes objetivos particulares:

- 1) Inferir y datar las relaciones filogenéticas de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus*.
- 2) Identificar el efecto de factores históricos y de las características de su historia de vida en los patrones evolutivos y de distribución geográfica de las especies de ambos géneros.
- 3) Comparar las relaciones evolutivas y la distribución de las especies en cada una de las vertientes oceánicas
- 4) Determinar la validez del arreglo taxonómico actual para las especies de ambos géneros y la de las especies geminadas establecidas. Así como desvelar la posible existencia de nuevos linajes genéticos.

1.11. Estructura de la presente tesis doctoral

Los resultados obtenidos en esta investigación se encuentran estructurados a manera de capítulos respondiendo a los objetivos planteados. El primer capítulo versa sobre la historia evolutiva del género *Dormitator*, con implicaciones biogeográficas y comentarios taxonómicos. El segundo capítulo que presenta el primer registro de *Gobiomorus* en la Isla San Cristóbal en el archipiélago de las Galápagos, aumentando su rango de distribución geográfica conocido hasta el momento. El tercer capítulo aborda las relaciones filogenéticas del género *Gobiomorus*. El primer capítulo ya se encuentra publicado en la revista científica Plos One (Galván-Quesada S., I. Doadrio, F. Alda, A. Perdices, R.G. Reina, M. García Varela, N. Hernández, A. Campos Mendoza, E. Bermingham y O. Domínguez-

Domínguez. 2016. Molecular Phylogeny and Biogeography of the Amphidromous Fish Genus *Dormitator* Gill 1861 (Teleostei: Eleotridae). PLoS ONE 11(4): e0153538. doi:10.1371/journal.pone.0153538); y se presenta tal cual ha sido publicado. Después de los tres capítulos del apartado de resultados, se hace una discusión general. En seguida se enumeran las conclusiones generales a las que se llegaron tras la realización de esta tesis. También se describen algunas perspectivas y recomendaciones. Y finalmente, en el último apartado se referencia la bibliografía citada en esta introducción y en la discusión general.

II. RESULTADOS

**CAPÍTULO 1: FILOGENIA MOLECULAR Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO DE
PECES ANFÍDROMOS *Dormitator* GILL 1861 (TELEOSTEI: ELEOTRIDAE)**



PLOS ONE Journal: Original Article, 11(4): e0153538. doi:10.1371/journal.pone.0153538

Molecular Phylogeny and Biogeography of the Amphidromous Fish Genus *Dormitator* Gill 1861 (Teleostei: Eleotridae)

Sesángari Galván-Quesada^{1,2*}, Ignacio Doadrio³, Fernando Alda^{4,#a}, Anabel Perdices^{3,4}, Ruth Gisela Reina⁴, Martín García Varela⁵, Natividad Hernández⁶, Antonio Campos Mendoza², Eldredge Bermingham^{4,#b} and Omar Domínguez-Domínguez^{2*}

¹ Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.

² Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.

³ Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC. Madrid, Spain.

⁴ Smithsonian Tropical Research Institute (STRI), Apartado 2072. Balboa, Republic of Panama.

⁵ Instituto de Biología, Universidad Autónoma de México. Distrito Federal, México.

⁶ Instituto de Medicina Tropical Pedro Kourí. Apartado 601. La Habana, Cuba.

#a Current Address: Museum of Natural Science, Department of Biological Sciences, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, United States of America.

#b Current Address: Patricia and Phillip Frost Museum of Science, Miami, Florida, United States of America.

* Corresponding Authors

E-mail: galygq@hotmail.com (SGQ), goodeido@yahoo.com.mx (ODD)

Abstract

Species of the genus *Dormitator*, also known as sleepers, are representatives of the amphidromous freshwater fish fauna that inhabit the tropical and subtropical coastal environments of the Americas and Western Africa. Because of the distribution of this genus, it could be hypothesized that the evolutionary patterns in this genus, including a pair of geminate species across the Central American Isthmus, could be explained by vicariance following the break-up of Gondwana. However, the evolutionary history of this group has not been evaluated. We constructed a time-scaled molecular phylogeny of *Dormitator* using mitochondrial (Cytochrome *b*) and nuclear (Rhodopsin and β -actin) DNA sequence data to infer and date the cladogenetic events that drove the diversification of the genus and to relate them to the biogeographical history of Central America. Two divergent lineages of *Dormitator* were recovered: one that included all of the Pacific samples and another that included all of the eastern and western Atlantic samples. In contrast to the Pacific lineage, which showed no phylogeographic structure, the Atlantic lineage was geographically structured into four clades: Cameroon, Gulf of Mexico, West Cuba and Caribbean, showing evidence of potential cryptic species. The separation of the Pacific and Atlantic lineages was estimated to have occurred ~1 million years ago (Mya), whereas the four Atlantic clades showed mean times of divergence between 0.2 and 0.4 Mya. The splitting times of *Dormitator* between ocean basins are similar to those estimated for other geminate species pairs with shoreline estuarine preferences, which may indicate that the common evolutionary histories of the different clades are the result of isolation events associated with the closure of the Central American Isthmus and the subsequent climatic and oceanographic changes.

Introduction

Fish display a wide array of life-history strategies, many of which affect their dispersal potential and their subsequent geographic differentiation and intraspecific variability [1-3]. The implications and differences in ecology, evolutionary history and biogeography associated with different life-history strategies have been the focus of scientific debate from the time of Darwin [4] until the present [5-8]. For example, diadromy is a life-history behavior in which individuals spend predictable phases of their life cycle in freshwater rivers or in the ocean, typically for feeding or reproduction [9]. Because of their intermediate relationships with the continental and marine realms, fishes with this life-history strategy are usually characterized by high dispersal potential, widespread distributions and shallow genetic differentiation [5,10].

Brackish environments in the Neotropics host a substantial amount of diadromous fish fauna, including gobies, mullets, snooks and sleepers. However, few studies have been conducted on these groups of fish, which represent an important component of the biodiversity of these ecosystems [11]. Investigations of the evolutionary history of diadromous taxa are even rarer despite the value of studying their genetic variation for understanding the evolution of coastal environments and its influence on species geographic distribution [12]. For example, a recent study of *Agonostomus monticola* highlighted the importance of major vicariant events in generating cryptic diversity in diadromous species [10].

In the Neotropics, the closing of the Central American Seaway represented a dramatic event separating marine and coastal organisms and facilitating the emergence of geminate species pairs on each side of the Isthmus that followed independent evolutionary trajectories [13]. However, comparisons of divergence times among geminate species pairs do not support a single and simultaneous divergence time for all taxa, suggesting that species might have responded differently to the complex geological evolution of the Isthmus and its new habitat development [14-16].

For instance, geminate pairs of gastropods inhabiting high intertidal mangroves show shallower genetic divergences compared to those inhabiting lower intertidal and subtidal environments [17]. Hence, ecological differences, such as habitat depth, may influence the timing of separation between geminate clades [17,18].

Fish species of the genus *Dormitator* Gill 1861 (Teleostei: Eleotridae) are amphidromous, which is a form of diadromy in which adults live and reproduce in freshwaters. After the eggs hatch, the larvae of this kind of species drift to the sea, where they spend a variable amount of time, potentially dispersing long distances, before returning to freshwater streams [19]. Their common name “sleepers” arises from the apparent lack of motility of these species as adults [20]. *Dormitator* inhabit freshwater and brackish environments along the tropical and subtropical coasts and estuaries of the eastern Pacific and Atlantic Oceans [21,22].

On the Pacific coast, the genus is distributed from the Gulf of California to Peru [22], including the Galapagos Islands [23]. On the western Atlantic coast, the distribution area ranges from North Carolina to Brazil [22], including the Antilles. On the eastern Atlantic coast, the genus ranges from Senegal to Angola [24]. Four species are recognized in the Atlantic [24-27]: *Dormitator maculatus* (Bloch 1792), which is found in the western Atlantic from southern USA to Central America and southeastern Brazil; *Dormitator cubanus* Ginsburg 1953 in western Cuba (Pinar del Río); *Dormitator lophocephalus* Hoedeman 1951 in Suriname; and *Dormitator lebretonis* (Steindachner 1870) occurring from Senegal to Namibia. In contrast, only one species is found on the eastern Pacific coast: *Dormitator latifrons* (Richardson 1844). Within this region, *Dormitator latifrons mexicanus* Ginsburg 1953, restricted to the Pacific coast of Mexico, has been described as a distinct subspecies from the nominal *Dormitator latifrons latifrons*.

Probably because of its wide distribution range, *Dormitator* species have suffered from considerable taxonomic instability, including the use of at least 20 synonyms [24-27]. However, *Dormitator* have been the subject of few systematic

studies [28-30], and their genetic diversity and phylogenetic relationships are unknown. Furthermore, because of the species distribution on both sides of the Atlantic and their allopatric distribution on the Pacific and the Atlantic slopes of the Americas, it could be hypothesized that the splitting of continentally disjunct lineages of *Dormitator* coincides with the break-up of Gondwana in the Early Cretaceous and that this genus may include at least one pair of geminate species: *D. latifrons* and *D. maculatus* [13,31].

The genus *Dormitator* is therefore a good model to 1) study the effects of geological events and life-history strategies (amphidromy) on species divergence and distribution patterns and 2) uncover hidden diversity of putative cryptic and geminate species pairs by using molecular methods. To address these objectives, we inferred a molecular (mitochondrial and nuclear) phylogenetic hypothesis of *Dormitator* species and used molecular clock analyses to investigate the patterns and timescale of lineage divergence across its distribution in America and Africa.

Materials and Methods

Ethics statement

Field collections did not involve endangered or protected species. Field and laboratory protocols used in this study, including sampling procedures, were reviewed and approved by the Mexican Ministry of Environmental and Natural Resources (SEMARNAT), under collection permit number FAUT 0202. Further approval by an ethics committee was not necessary because this research did not include animal experimentation. Samples requested from other institutions, such as the Smithsonian Tropical Research Institute Neotropical Fish Collection (STRI, Panama) and Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC, Spain), were also used. These samples were collected following sampling procedures reviewed and approved by STRI's

“Institutional Animal Care and Use Committee” and by CSIC’s “Ethics Committee”, respectively.

Specimen collection

Specimens were captured with seine, gill nets or electrofishing when possible. Immediately after capture, all individuals were anesthetized using Tricaine methanesulfonate (MS-222) to alleviate suffering. Tissue samples (~3 mm² fin clips) were obtained, preserved in 95% ethanol or DMSO buffer and stored at 4°C. Once tissue samples were collected, fish were released at the same collecting site after confirming recovery of total motility (n = 100), or fish were humanely euthanized with an overdose of MS-222 (n = 158). Death was confirmed after no gill movement was observed for at least 10 minutes. Specimens were then individually tagged, fixed in formalin and then transferred to 70% ethanol for long-term storage. Voucher specimens are deposited in the Colección Ictiológica de la Facultad de Biología (CPUM-Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Mexico), Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC Spain), Smithsonian Tropical Research Institute Neotropical Fish Collection (Panama) and Colección Nacional de Peces, Instituto de Biología (Universidad Nacional Autónoma de México, Mexico).

Dormitator specimens were collected from coastal environments along the Pacific and Atlantic slopes of the Americas and the eastern Atlantic coast of Africa. According to the described species distribution, our sampling, comprising 84 collecting locations, included specimens of *D. latifrons* (both putative subspecies), *D. maculatus*, *D. cubanus* and *D. lebretonis* (Fig 1, Table 1). Additionally, samples of *Gobiomorus dormitor* and *Eleotris senegalensis* were included in the analyses as outgroups because of their close evolutionary relationship with *Dormitator* [28-30].

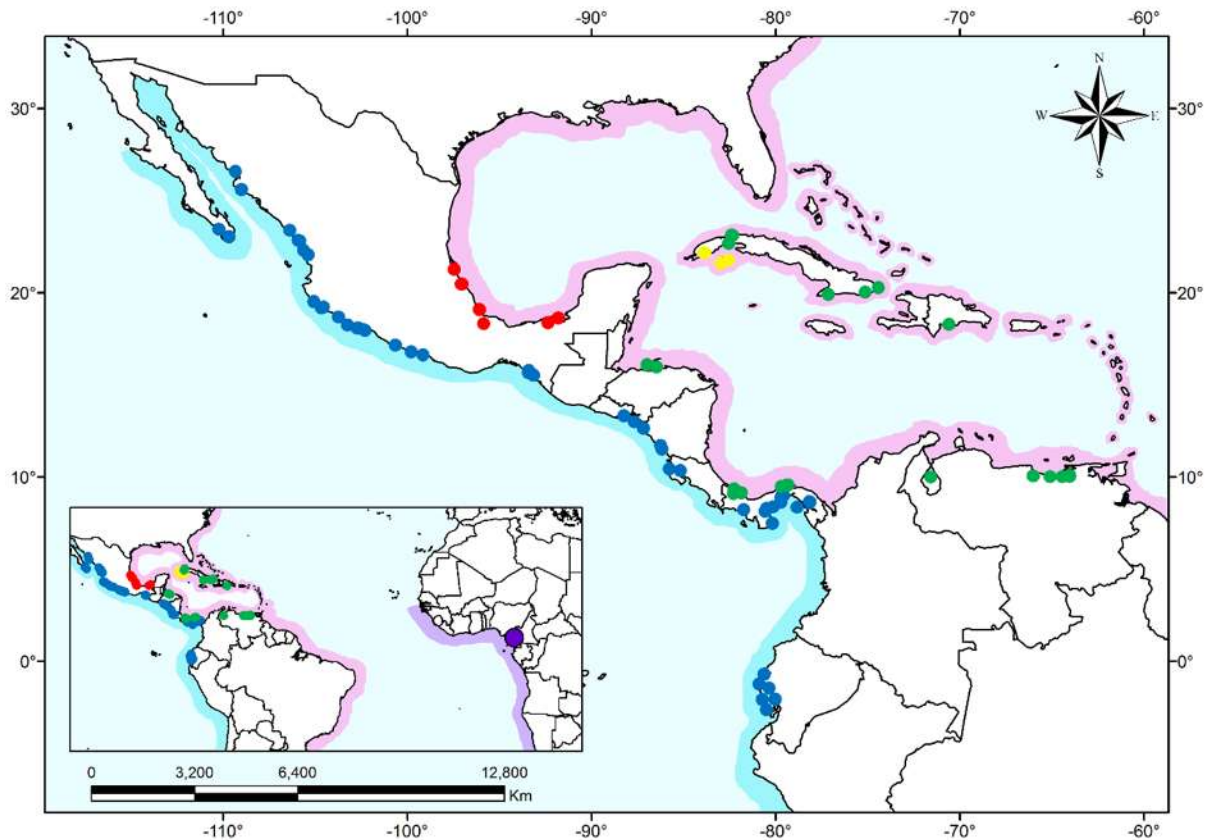


Fig 1. Distribution of *Dormitator* species and sampling locations. Shaded areas represent the distribution range of *Dormitator*. Blue shading indicates the Pacific distribution (*D. latifrons*), pink shading indicates the western Atlantic distribution (including *D. maculatus*, *D. cubanus* and *D. lophocephalus*), and purple shading indicates the eastern Atlantic distribution areas (*D. lebretonis*). Dots represent sampling locations, and the colors represent the monophyletic groups recovered by our phylogenetic hypothesis (Figs 2, 4 and 5). Dot color code: blue = Pacific; red = Gulf of Mexico; purple = Cameroon; green = Caribbean; and yellow = West Cuba.

Table 1. Summary of *Dormitator* samples and locations analyzed in this study.

Location No.	Species	Location Name	Location Code	Country	Oceanic slope	No. of Cytb sequences (GenBank accession numbers: KU764789-KU765046)	No. of Rh sequences (GenBank accession numbers: KU765049-KU765129)	No. of β -actin sequences (GenBank accession numbers: KU958384-KU958464)	Clade (Concatenated data set)
1	<i>D. latifrons</i>	Estero La Poza, Todos Santos, Baja California Sur	BCS1MEX	Mexico	Pacific	4	1	1	Pacific
2	<i>D. latifrons</i>	Oasis San José del Cabo, Baja California Sur	BCS2MEX	Mexico	Pacific	3	1	1	Pacific
3	<i>D. latifrons</i>	Río Las Bocas, Sonora	Son1MEX	Mexico	Pacific	1	1	1	Pacific
4	<i>D. latifrons</i>	Arroyo El Guajare, Sonora	Son2MEX	Mexico	Pacific	3	2	2	Pacific
5	<i>D. latifrons</i>	Topolobampo, Sinaloa	Sin1MEX	Mexico	Pacific	4	1	1	Pacific
6	<i>D. latifrons</i>	Laguna Las Cañas, Escuinapa, Sinaloa	Sin2MEX	Mexico	Pacific	3	2	2	Pacific
7	<i>D. latifrons</i>	Poza, Escuinapa, Sinaloa	Sin3MEX	Mexico	Pacific	3	2	2	Pacific
8	<i>D. latifrons</i>	Laguna El Huizache, Walamo, Sinaloa	Sin4MEX	Mexico	Pacific	3	2	2	Pacific
9	<i>D. latifrons</i>	San Pedro, Nayarit	NayMEX	Mexico	Pacific	4	2	2	Pacific
10	<i>D. latifrons</i>	Barra de Navidad, Jalisco	Jal1MEX	Mexico	Pacific	3	2	2	Pacific
11	<i>D. latifrons</i>	Arroyo Seco, Jalisco	Jal2MEX	Mexico	Pacific	4	2	2	Pacific
12	<i>D. latifrons</i>	Estero Chamela, Jalisco	Jal3MEX	Mexico	Pacific	4	1	1	Pacific
13	<i>D. latifrons</i>	Boca de Apiza, Colima	ColMEX	Mexico	Pacific	2	2	2	Pacific
14	<i>D. latifrons</i>	Barra de Pichi, Michoacán	Mich1MEX	Mexico	Pacific	14	3	3	Pacific
15	<i>D. latifrons</i>	Cachán, Michoacán	Mich3MEX	Mexico	Pacific	2	1	1	Pacific
16	<i>D. latifrons</i>	Estero Teolán, Michoacán	Mich4MEX	Mexico	Pacific	4	2	2	Pacific
17	<i>D. latifrons</i>	Estero Santa Ana, Michoacán	Mich6MEX	Mexico	Pacific	2	2	2	Pacific
18	<i>D. latifrons</i>	Estero Mexcalhuacan, Michoacán	Mich7MEX	Mexico	Pacific	1	1	1	Pacific
19	<i>D. latifrons</i>	El Tamarindo Chautengo, Guerrero	Gro1MEX	Mexico	Pacific	3	1	1	Pacific
20	<i>D. latifrons</i>	Laguna Tres Palos, Guerrero	Gro2MEX	Mexico	Pacific	4	2	2	Pacific
21	<i>D. latifrons</i>	La Vinata, Guerrero	Gro3MEX	Mexico	Pacific	6	2	2	Pacific
22	<i>D. latifrons</i>	Riön Pijijapan, Chiapas	Chis1MEX	Mexico	Pacific	4	0	0	Pacific
23	<i>D. latifrons</i>	La Conquista, Chiapas	Chis2MEX	Mexico	Pacific	5	0	0	Pacific
24	<i>D. latifrons</i>	Joaquín Amaro, Pijijapan, Chiapas	Chis3MEX	Mexico	Pacific	4	0	0	Pacific
25	<i>D. latifrons</i>	El Tránsito cerca de San Miguel	TranSA	El Salvador	Pacific	3	0	0	Pacific
26	<i>D. latifrons</i>	Barranco, Río Escalante	BarrNI	Nicaragua	Pacific	2	1	1	Pacific
27	<i>D. latifrons</i>	El Viejo, Río Atoya	AtoyNI	Nicaragua	Pacific	4	2	2	Pacific
28	<i>D. latifrons</i>	Israel, Río La Chepa	ChepNI	Nicaragua	Pacific	1	1	1	Pacific
29	<i>D. latifrons</i>	Río Escalante	EscaNI	Nicaragua	Pacific	2	0	0	Pacific
30	<i>D. latifrons</i>	Guanacaste	GuanCR	Costa Rica	Pacific	1	0	0	Pacific
31	<i>D. latifrons</i>	Río Canas	CanaCR	Costa Rica	Pacific	2	0	0	Pacific
32	<i>D. latifrons</i>	Puerto Caimito	PrtoPA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific
33	<i>D. latifrons</i>	Río Chico-Río Grande	ChicPA	Panama	Pacific	10	0	0	Pacific
34	<i>D. latifrons</i>	Río Farallon	FaraPA	Panama	Pacific	2	0	0	Pacific
35	<i>D. latifrons</i>	Río Santa María oxbow	MariPA	Panama	Pacific	2	0	0	Pacific
36	<i>D. latifrons</i>	Río El Pajonal	PajoPA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific
37	<i>D. latifrons</i>	Río Grande Empire Range pools above Bridge	GranPA	Panama	Pacific	2	0	0	Pacific
38	<i>D. latifrons</i>	Punta Chame outer beach and inside lagoon	ChamPA	Panama	Pacific	2	2	2	Pacific
39	<i>D. latifrons</i>	Río Zapallal	ZapaPA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific
40	<i>D. latifrons</i>	Station near Santa Fe, Darien	DariPA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific
41	<i>D. latifrons</i>	Río Cardenas	Car1PA	Panama	Pacific	4	0	0	Pacific
42	<i>D. latifrons</i>	Isla del Rey	ReyPA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific
43	<i>D. latifrons</i>	Río Cardenas 2	Car2PA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific

Historia evolutiva de los géneros *Dormitor* y *Gobiomorus* (Pisces:Eleotridae)

44	<i>D. latifrons</i>	Río Caimito	CaimPA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific
45	<i>D. latifrons</i>	Río Santiago	SantPA	Panama	Pacific	1	0	0	Pacific
46	<i>D. latifrons</i>	Río Cardenas 3	Car3PA	Panama	Pacific	2	0	0	Pacific
47	<i>D. latifrons</i>	Puerto Cayo	CayoEC	Ecuador	Pacific	2	1	1	Pacific
48	<i>D. latifrons</i>	Estero Puerto López	LopeEC	Ecuador	Pacific	2	0	0	Pacific
49	<i>D. latifrons</i>	Yampe	YampEC	Ecuador	Pacific	2	2	2	Pacific
50	<i>D. latifrons</i>	Dos Mangas del pozo	MangEC	Ecuador	Pacific	3	0	0	Pacific
51	<i>D. latifrons</i>	Playa Guayas	GuayEC	Ecuador	Pacific	3	0	0	Pacific
52	<i>D. latifrons</i>	Barrio San Vicente	ViceEC	Ecuador	Pacific	2	1	1	Pacific
53	<i>D. maculatus</i>	Laguna de Tamiahua, Veracruz	Ver1MEX	Mexico	Atlantic	10	2	2	Gulf of Mexico
54	<i>D. maculatus</i>	Tecolutla, Veracruz	Ver2MEX	Mexico	Atlantic	10	3	3	Gulf of Mexico
55	<i>D. maculatus</i>	Tlacotalpan, Veracruz	Ver3MEX	Mexico	Atlantic	9	3	3	Gulf of Mexico
56	<i>D. maculatus</i>	Puente Las Cañas, Veracruz	Ver4MEX	Mexico	Atlantic	5	2	2	Gulf of Mexico
57	<i>D. maculatus</i>	Arroyo Moreno, Boca del Río, Veracruz	Ver5MEX	Mexico	Atlantic	7	2	2	Gulf of Mexico
58	<i>D. maculatus</i>	El Ancla, Campeche	CampMEX	Mexico	Atlantic	3	2	2	Gulf of Mexico
59	<i>D. maculatus</i>	Puente Guao, Tabasco	TabMEX	Mexico	Atlantic	1	0	0	Gulf of Mexico
60	<i>D. cubanus</i>	La Fe, Isla de la Juventud	LaFeCU	Cuba	Atlantic	3	1	1	West Cuba
61	<i>D. cubanus</i>	Mella, Isla de la Juventud	MeICU	Cuba	Atlantic	2	2	2	West Cuba
62	<i>D. cubanus</i>	La Reforma, Isla de la Juventud	RefoCU	Cuba	Atlantic	2	2	2	West Cuba
63	<i>D. cubanus</i>	Boca de Galafre, Pinar del Río	GalaCU	Cuba	Atlantic	2	1	1	West Cuba
64	<i>D. maculatus</i>	Guajaiton	GuajCU	Cuba	Atlantic	1	0	0	Caribbean
65	<i>D. maculatus</i>	Guanabo	GuanCU	Cuba	Atlantic	3	0	0	Caribbean
66	<i>D. maculatus</i>	Mota Dos, Gramma	MotaCU	Cuba	Atlantic	1	0	0	Caribbean
67	<i>D. maculatus</i>	Paraguay, Guantánamo	ParaCU	Cuba	Atlantic	2	1	1	Caribbean
68	<i>D. maculatus</i>	Ojo de Agua, Baracoa, Guantánamo	OjoCU	Cuba	Atlantic	4	3	3	Caribbean
69	<i>D. maculatus</i>	La Habana	HabaCU	Cuba	Atlantic	5	3	3	Caribbean
70	<i>D. maculatus</i>	República Dominicana	DR	Dominican Republic	Atlantic	3	0	0	Caribbean
71	<i>D. maculatus</i>	Jicotea Pond	JicoHO	Honduras	Atlantic	3	0	0	Caribbean
72	<i>D. maculatus</i>	Cayo Cochino	CayoHO	Honduras	Atlantic	2	0	0	Caribbean
73	<i>D. maculatus</i>	Río Cuanche	CuanPA	Panama	Atlantic	9	1	1	Caribbean
74	<i>D. maculatus</i>	Laguna de Chiriquí, Quebrada Larga	ChirPA	Panama	Atlantic	1	0	0	Caribbean
75	<i>D. maculatus</i>	Quebrada San Juan Río Cuango	JuanPA	Panama	Atlantic	3	1	1	Caribbean
76	<i>D. maculatus</i>	Quebrada on Km34 at Punta Peña-Road to Almirante	PenaPA	Panama	Atlantic	1	0	0	Caribbean
77	<i>D. maculatus</i>	2 quebradas before Big Creek - Isla Colón	ColoPA	Panama	Atlantic	1	0	0	Caribbean
78	<i>D. maculatus</i>	Río Cuango	CuangPA	Panama	Atlantic	1	0	0	Caribbean
79	<i>D. maculatus</i>	Barcelona-Playa Lido	LidoVE	Venezuela	Atlantic	2	2	2	Caribbean
80	<i>D. maculatus</i>	Estero at Playa el Arapito	ArapVE	Venezuela	Atlantic	3	0	0	Caribbean
81	<i>D. maculatus</i>	Tacarigua de la Laguna	TacaVE	Venezuela	Atlantic	1	1	1	Caribbean
82	<i>D. maculatus</i>	Chirimena	ChirVE	Venezuela	Atlantic	3	0	0	Caribbean
83	<i>D. maculatus</i>	Malabe, Boca del Río, Margarita	MalaVE	Venezuela	Atlantic	3	3	3	Caribbean
84	<i>D. lebretonis</i>	Cameroon, site AT4758	CAM	Cameroon	Atlantic	1	1	1	Cameroon
	<i>Eleotris senegalensis</i>	Cameroon, site AT4758	CAM	Cameroon	Atlantic	KU764787	KU765047	KU958383	Outgroup
85	<i>Gobiomorus dormitor</i>	Río Camoapa	CamoNI	Nicaragua	Atlantic	KU764788	KU765048	KU958382	Outgroup

DNA sequencing

Whole genomic DNA was extracted from all of the tissue samples using a standard proteinase K and phenol-chloroform protocol [32] or Qiagen DNeasy Tissue Kits (Qiagen, Inc., Valencia, CA, USA). The mitochondrial Cytochrome *b* gene (*Cytb*) was amplified by polymerase chain reaction (PCR) using the primers GluDG [33] and H16460 [34]. Additionally, a subset of samples representative of the genetic variation found in the *Cytb* gene tree were sequenced using the primers RhF193 and RhR1039 [35] and the primers BactFor and BactRev [36] for the nuclear Rhodopsin (Rh) and Beta actin (β -actin) genes, respectively. PCRs were carried out in 25 μ L volume reactions containing the following: 10X reaction buffer, 0.5 μ M each primer, 0.2 mM dNTP, 2 mM MgCl₂ and 1U of Taq DNA polymerase (Invitrogen).

Thermocycling conditions consisted in an initial denaturation step at 94°C (2 min) followed by different time and temperature cycles depending on the gene: 35 cycles of denaturation at 94°C (45 s), annealing at 46°C (1 min) and extension at 72°C (90 s) for *Cytb*; 5 cycles of denaturation at 94°C (30 s), annealing at 50°C (45 s) and extension at 72°C (45 s), followed by 35 cycles of denaturation at 94°C (30 s), annealing at 54°C (45 s) and extension at 72°C (45 s) for Rh; 35 cycles of denaturation at 94°C (30 s), annealing at 55°C (40 s), extension at 72°C (90 s) for β -actin and a final extension at 72°C (5 min) in all cases.

All gene fragments were sequenced in both directions using the same PCR primers. Sequencing was performed by MACROGEN Inc. (Korea) sequencing service, High-Throughput Genomics Unit sequencing service (USA) and the Smithsonian Tropical Research Institute sequencing facility (Panama). Chromatograms were visually examined and then edited and assembled using Bioedit 7.2.5 [37]. DNA sequences are available in the GenBank database under the following accession numbers: KU764787-KU765046 for *Cytb*, KU765047-KU765129 for Rh and KU958382-KU958464 for β -actin.

Phylogenetic inference

The evolutionary substitution models that best fit our data were determined for each gene using jModeltest2 [38] and the Akaike information criterion (AIC, Table 2). Once best-fit models were determined, they were used in all of the subsequent analyses. Phylogenetic hypotheses were independently inferred for each molecular marker, nuclear data set (Rh + β -actin) and the complete concatenated data set (Cytb + Rh + β -actin). Concatenated data sets only included individuals for which all genes were successfully sequenced. Maximum likelihood (ML) trees were generated using RAxMLBlackBox [39]. Genes were considered as individual partitions and treated independently with respect to evolutionary models and the optimization of branch lengths. Node support was assessed using 100 bootstrap ML replicates. Bayesian inference (BI) analyses were performed using MrBayes v.3.2.2 [40] via the CIPRES portal [41]. Each gene was considered as a distinct partition with unlinked maximum likelihood models. Two simultaneous Markov chain Monte Carlo (MCMC) searches were completed with four chains for 1×10^7 generations, and trees were sampled every 1000 generations with the first 25% of the trees discarded as burn-in. Convergence between runs was assessed by monitoring the standard deviation of split frequencies with MrBayes v.3.2.2 and by using the effective sampling size (ESS) criterion in Tracer v.1.6 [42].

Table 2. Gene information and selected evolutionary models.

Gene	Sample size	Sequence length (bp)	Variable sites	Parsimony informative sites	Substitution model
Cytochrome b (Cytb)	258	1041	306 (29.5%)	202 (19.4%)	GTR+I+G
Rhodopsin (Rh)	81	831	38 (4.6%)	19 (2.3%)	HKY
Beta actin (β-actin)	81	972	52 (5.3%)	34 (3.5%)	K80

Mean uncorrected genetic p -distances (D_p) and their associated standard errors (S.E., 1000 bootstrap replicates) were calculated for the three genes independently and for the complete concatenated data set (Cytb + Rh + β -actin) within and between clades using MEGA v.6 [43].

Species tree and estimates of divergence time

The time to the most recent common ancestor (TMRCA) and confidence intervals (95% highest posterior density: HPD) were estimated for each clade in the *Cytb* data set using a relaxed molecular clock with an uncorrelated lognormal distribution of rates in BEAST v.1.8.0 [45]. A Yule speciation model was assumed as a tree prior (i.e., a constant rate of speciation per lineage [45]). Two independent analyses were performed by running the MCMC for 5×10^7 generations, with trees sampled every 5000 generations. The runs were examined for convergence and adequate ESS using Tracer v.1.6 and combined using LogCombiner v.1.8.0 with a burn-in fraction of 10%. The final consensus tree was produced using TreeAnnotator v.1.8.0.

To calibrate the molecular clock, we used previously published sequence and fossil record data of Gobiiformes (S1 Table). Because the Yule speciation model assumes that each tip of the tree represents one species, we selected one sequence from each of the main lineages of *Dormitator* here generated and included 37 sequences from 32 genera of Gobiiformes and two genera of Kurtiformes (S2 Table) to infer a molecular phylogeny anchored by four calibration points derived from six fossil species of Gobiiformes, with mean ages ranging from 12.5 to 52 million years ago (Mya) (S1 Table). To account for uncertainties in fossil dates or conflicts between fossils and molecules [46], fossil data points were included as soft calibration points using lognormal prior distributions in the stem nodes of interest.

Also, we estimated divergence times among *Dormitator* clades using the multispecies coalescent method *BEAST implemented in BEAST v.1.8.0. This method estimates a species tree while taking into account variation among gene trees [47]. We ran *BEAST using all sequences from all individuals and assigning them to five species, corresponding to the monophyletic clades obtained in the previous gene-tree phylogenetic hypothesis.

We used a relaxed lognormal molecular clock and a Birth-Death speciation model for each gene tree. We calibrated the molecular clock, incorporating as normal prior the substitution rate of 5.49×10^{-2} substitutions/site/million years (S.D. = 2.94×10^{-2}) estimated for the *Cytb* gene in the fossil calibrated phylogeny of Gobiiformes described above, and estimated the substitution rate of Rh and β -actin genes relative to *Cytb*. We performed two independent MCMC runs, each for 5×10^7 generations, sampling every 5000 iterations. Each run was checked for convergence and adequate ESS sampling in Tracer v.1.8, combined using LogCombiner v.1.8.0 and summarized with TreeAnnotator v.1.8.0. All BEAST v.1.8.0 analyses were run in the CIPRES portal.

Results

Mitochondrial and nuclear gene trees

The mitochondrial *Cytb* gene was sequenced for 258 individuals of *Dormitator* (Table 1), which showed 306 variable positions among the 1041 base pairs (bp) sequenced (see Table 2 for additional polymorphism information and selected evolutionary models). The ML and BI *Cytb* gene trees produced identical topologies (Fig 2) that showed two largely divergent ($D_p = 8.8\%$, S.E. = 0.8%) and highly supported lineages (bootstrap support, Bs = 100, and Bayesian posterior probability, Pp = 100).

One lineage included all specimens identified as *D. latifrons* from the Pacific coast, and the other lineage included all specimens from the Atlantic coast, including *D. maculatus*, *D. cubanus* and *D. lebretonis*. The Pacific lineage showed a complete lack of phylogeographic structure from North Mexico to Ecuador. Conversely, four geographically structured clades were recovered in the Atlantic lineage with a within-group mean sequence divergence of $D_p = 3\%$ (S.E. = 0.3%). One clade in the Gulf of Mexico was formed by *D. maculatus* and represented the sister group to the other three clades ($D_p = 4.7 - 6.7\%$, Table 3). The West Cuba clade included individuals

from Isla de la Juventud and the province of Pinar del Río on the island of Cuba, the type locality of *D. cubanus*. The West Cuba clade was sister to the Caribbean clade ($D_p = 2.8\%$, S.E. = 0.5, Table 3), which included all of the remaining Western Atlantic and Caribbean *D. maculatus* samples from the Dominican Republic, Cuba, Honduras, Nicaragua, Panama and Venezuela. The sample of *D. lebretonis* from Cameroon was recovered as the sister of the West Cuba and Caribbean clades; however, the support for this finding was low.

Table 3. Mean p -distances between and within *Dormitator* clades obtained in the present phylogenetic analysis.

	Pacific lineage	Gulf of Mexico	Cameroon	Caribbean	West Cuba
Pacific lineage	0.6 (0.1)	4.1 (0.3)	4.8 (0.4)	3.9 (0.4)	4.0 (0.4)
Gulf of Mexico	8.9 (0.9)	0.5 (0.1)	2.7 (0.3)	1.8 (0.2)	2.1 (0.2)
Cameroon	10.3 (1.0)	6.7 (0.8)	N/C	2.5 (0.3)	2.7 (0.3)
Caribbean	8.6 (0.8)	4.7 (0.6)	6.1 (0.7)	1.1 (0.2)	1.3 (0.2)
West Cuba	8.6 (0.8)	4.8 (0.6)	5.9 (0.7)	2.8 (0.5)	0.2 (0.1)

Mean p -distances (D_p) in percentages of the *Cytb* gene (under the diagonal) and the concatenated data set *Cytb* + Rh + β -actin (over the diagonal) between clades. The values in the diagonal (in bold) correspond to the distance within each clade for the *Cytb* gene. N/C=Not calculated. The numbers between parentheses are standard errors.

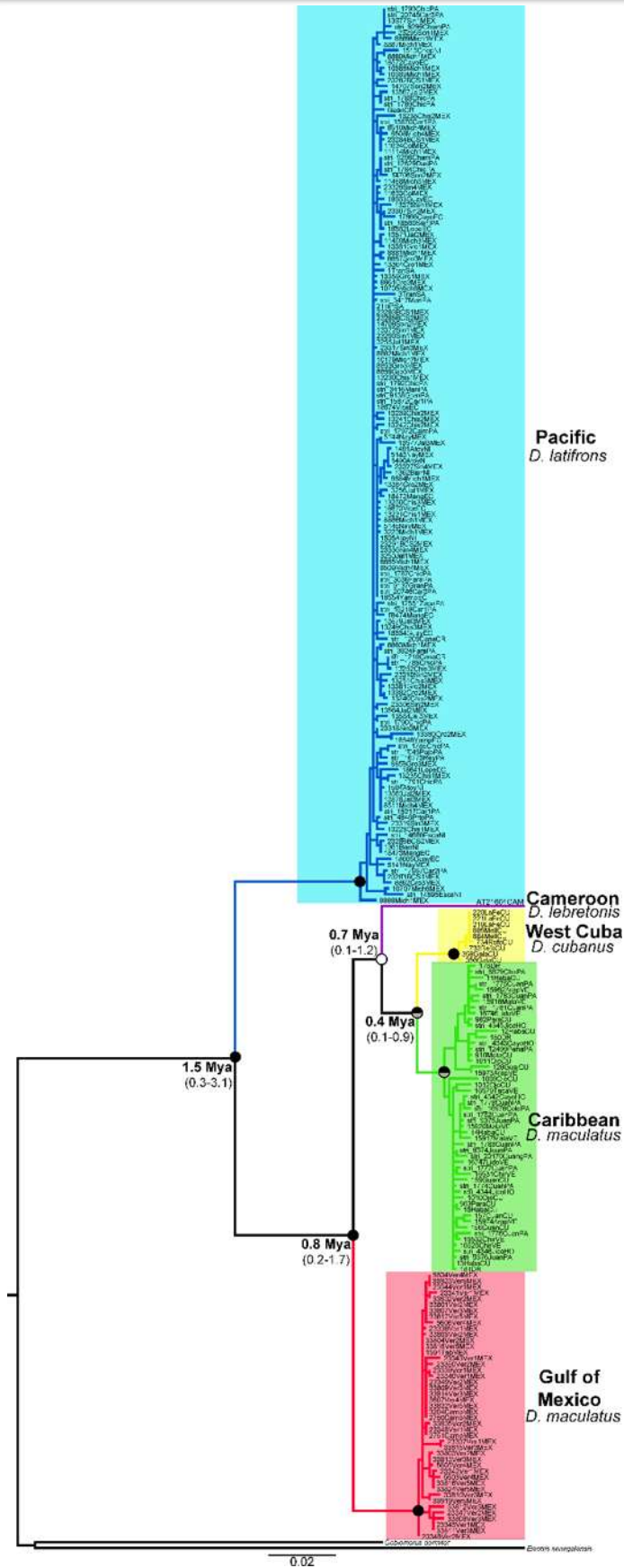


Fig 2. Phylogenetic hypothesis of *Dormitator* based on mitochondrial *Cytb* gene sequences.

The bullets on the nodes indicate posterior probabilities (Pp) rendered by the BI analysis (upper half) and bootstrap support (Bs) for the ML analysis (lower half). Black: high support (Pp \geq 0.99, Bs \geq 90%), gray: good support (Pp \geq 0.90, Bs \geq 65%), and white: low (Pp < 0.90, Bs < 65%). Numbers at the left of the nodes indicate the estimated mean tMRCA in Mya for each node, and between parenthesis the 95% HPD confidence intervals for each estimated date. The colors of the clades correspond to the geographic origin of the sample locations (colored dots in Fig 1).

The Rh gene (831 bp) was sequenced in 81 individuals and included 38 variable sites, whereas the β -actin gene (972 bp) was sequenced in 81 individuals and included 52 variable sites (Tables 1 and 2). The selected evolutionary models for the nuclear markers are shown in Table 2. The ML and BI reconstructions revealed the same topology for each nuclear gene separately (data not shown). Here, we present the phylogenetic hypothesis generated by the Rh + β -actin concatenated data set (Fig 3).

The nuclear (Rh + β -actin) phylogenetic hypothesis was consistent with the *Cytb* gene tree, revealing the two Pacific and Atlantic major lineages with high support (Pp \geq 0.99, Bs \geq 90%) and with genetic divergences ranging from $D_p = 0.8\%$ (S.E. = 0.3%) to $D_p = 1.6\%$ (S.E. = 0.4%) for Rh and β -actin, respectively. However, within the Atlantic lineage, only two clades were recovered by both nuclear genes: the West Cuba clade and the remaining Atlantic *Dormitator* samples, including *D. maculatus* from the Gulf of Mexico and the Caribbean and *D. lebretonis* from Cameroon. Average D_p values between these Atlantic clades ranged from 0.5% (S.E. = 0.2%) to 0.4% (S.E. = 0.2%) for Rh and β -actin, respectively.

The complete concatenated data set (*Cytb* + Rh + β -actin) analysis (Fig 4) produced a topology that was congruent with that of the previously described *Cytb* gene tree (Fig 2), with the highest support for the African *D. lebretonis* sister relationship occurring with the West Cuba and Caribbean clades. The Pacific and Atlantic lineages showed an overall D_p of 4.0% (S.E. = 0.4%).

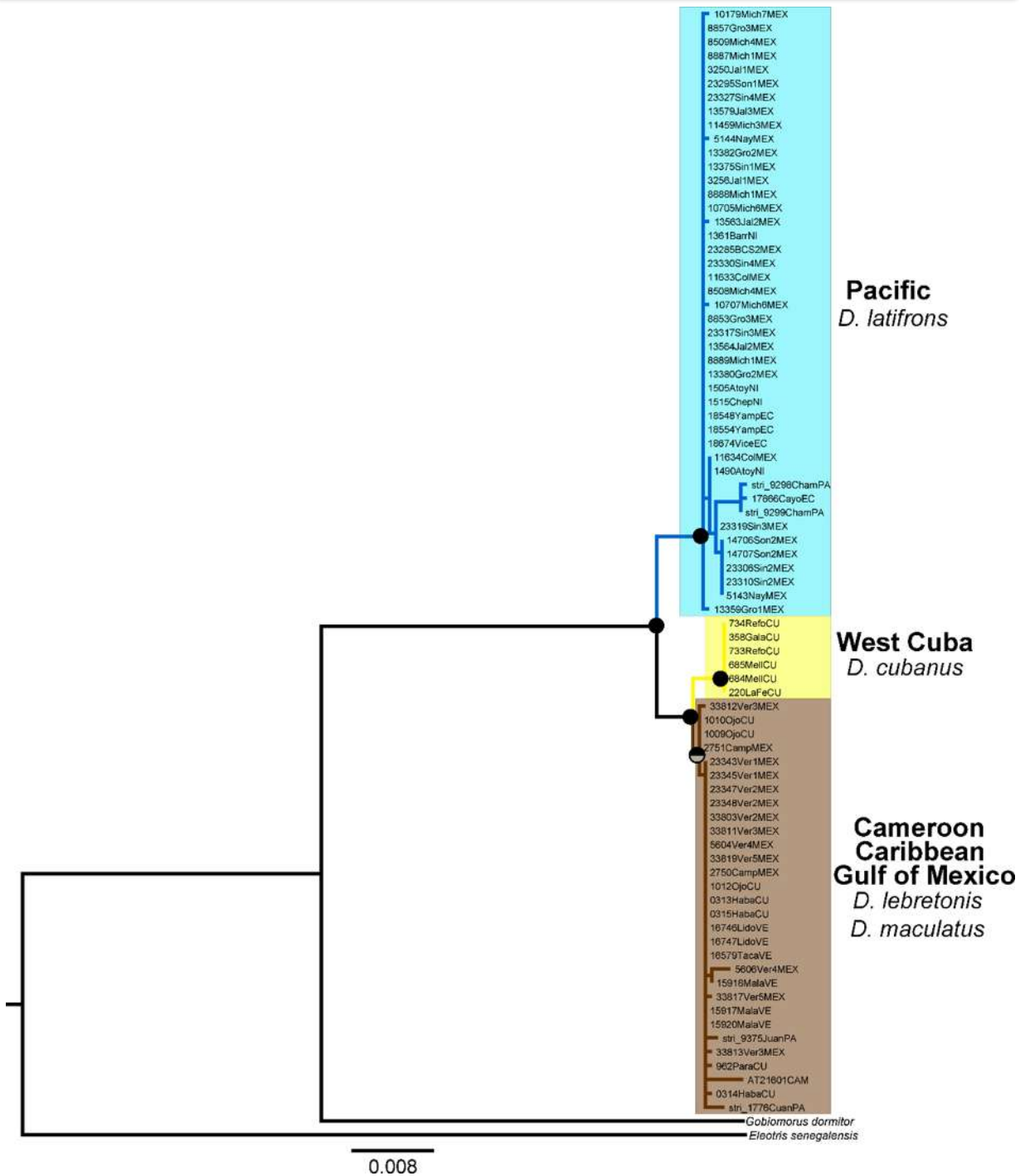


Fig 3. Phylogenetic hypothesis of *Dormitator* based on nuclear genes (Rh + β -actin) sequences. The bullets on the nodes indicate posterior probabilities (Pp) rendered by the BI analysis (upper half) and bootstrap support (Bs) for the ML analysis (lower half). Black: high support (Pp \geq 0.99, Bs \geq 90%) and gray: good support (Pp \geq 0.90, Bs \geq 65%). Colors of the clades: blue = Pacific, yellow = West Cuba, and brown = Gulf of Mexico + Cameroon + Caribbean

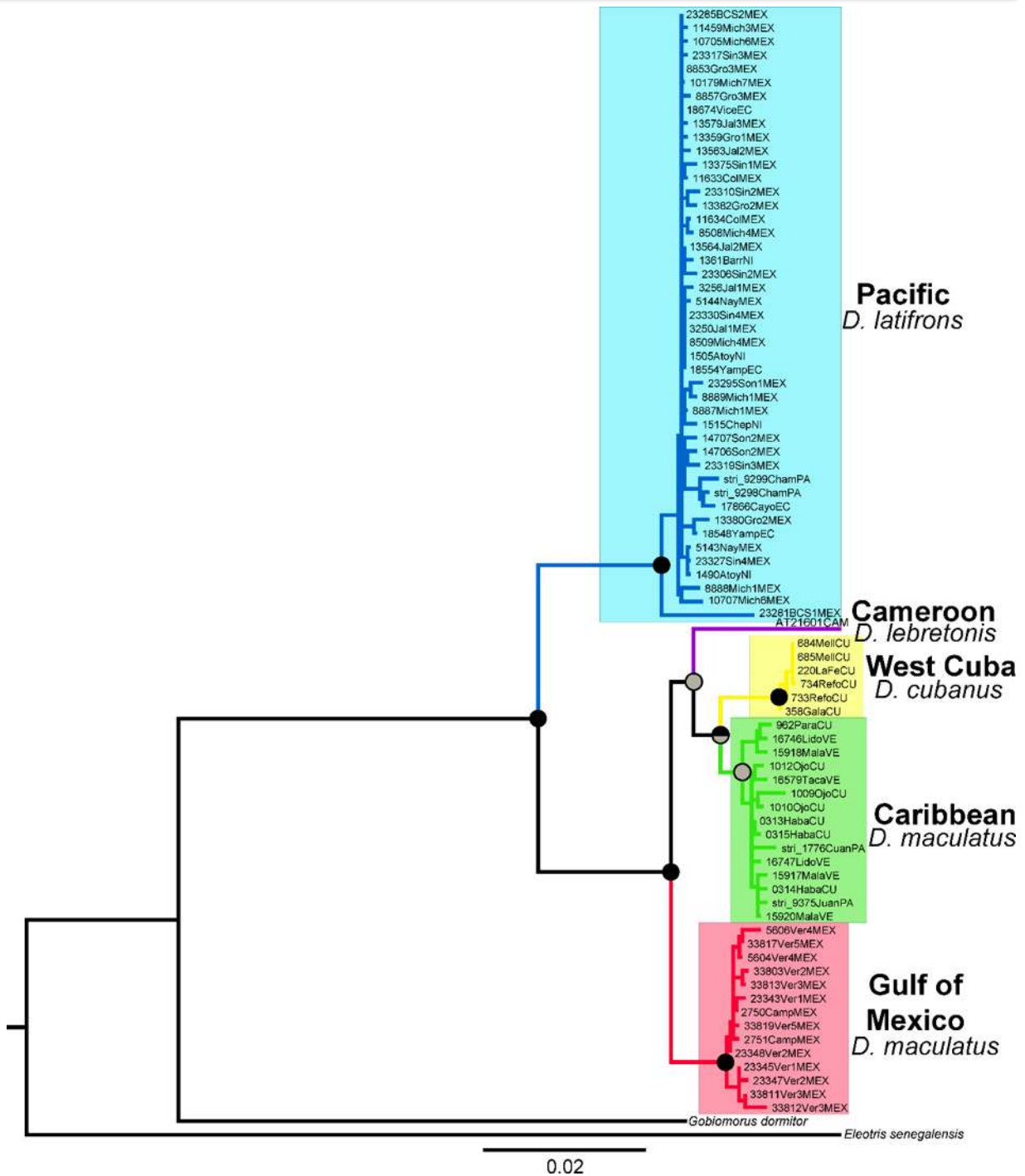


Fig 4. Phylogenetic hypothesis of *Dormitator* based on the concatenated mitochondrial and nuclear (*Cytb* + *Rh* + β -actin) genes sequences. The bullets on the nodes indicate posterior probabilities (Pp) rendered by the BI analysis (upper half) and bootstrap support (Bs) for the ML analysis (lower half). Black: high support (Pp \geq 0.99, Bs \geq 90%) and gray: good support (Pp \geq 0.90, Bs \geq 65%). The colors of the clades correspond to the geographic origin of the sample locations (colored dots in Fig 1).

Species tree and molecular dating

The molecular clock analysis results indicated a mean TMRCA between the Pacific and Atlantic lineages of 1.5 Mya (95% HPD: 0.3 – 3.1 Mya), which corresponded to the Mid- to Late Pliocene period (1.75 - 5.3 Mya) (Fig 2, S1 Fig). The divergence times among the Atlantic lineage clades were all recent and showed overlapping confidence intervals, indicating that all of these cladogenetic events occurred during the Pleistocene (95% HPD ranging between 0.1 - 1.7 Mya). The TMRCA ranged from 0.8 Mya (95% HPD: 0.2 – 1.7 Mya) for the split between the Gulf of Mexico and remaining Atlantic clades (Cameroon, West Cuba and Caribbean) to 0.4 Mya (95% HPD: 0.1 – 0.9 Mya) for the West Cuba and Caribbean clades. The mean divergence of the Africa and Western Atlantic clades was estimated at 0.7 Mya (95% HPD: 0.1 – 1.2 Mya) (Fig 2, S1 Fig).

The species-tree hypothesis agreed with the mitochondrial and concatenated gene trees in recovering the Pacific and Atlantic *Dormitator* as reciprocally monophyletic groups but differed regarding the relationships among Atlantic *Dormitator* taxa (Fig 5). *Dormitator lebretonis* from Cameroon was recovered in a basal position from the remaining Atlantic species (Pp = 0.75). Also, *D. maculatus* from the Gulf of Mexico and the Caribbean were recovered as sister taxa (Pp = 0.96), and *D. cubanus* was sister to them (Pp = 0.75). Divergence time estimates for these cladogenetic events were younger, although similar and with overlapping 95% HPD, than the estimates obtained for the fossil calibrated *Cytb* gene tree (Fig 2, S1 Fig). The main event that split the Atlantic and Pacific lineages was dated ~0.98 Mya (95% HPD: 0.45-1.34), and the divergence between *D. lebretonis* and the western Atlantic taxa was dated at 0.43 Mya (95% HPD: 0.28-0.63). Within the western Atlantic, mean divergence times ranged between 0.19 and 0.35 Mya.

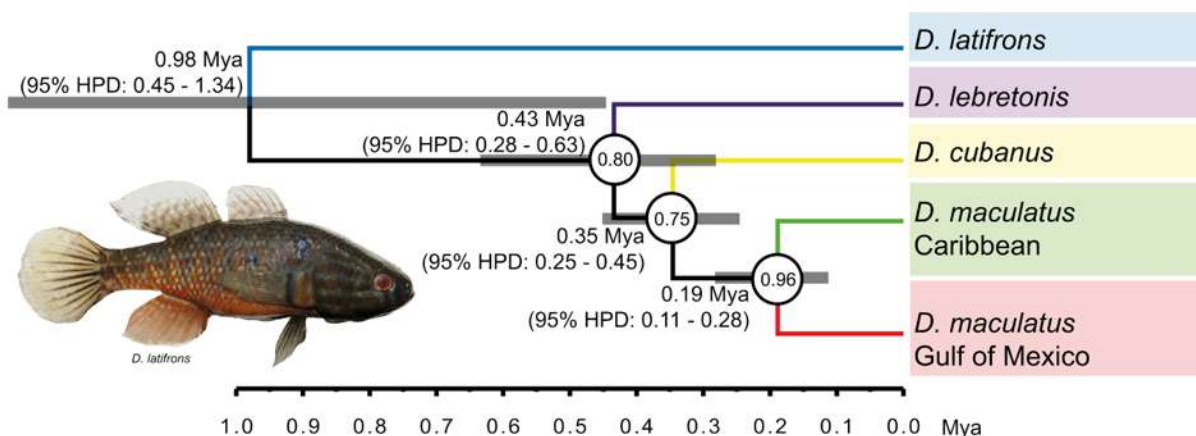


Fig 5. Time-calibrated *Dormitator* species tree hypothesis, based on the multispecies coalescent analyses of *Cytb*, *Rh* and β -actin genes. Numbers at the left of the nodes indicate the estimated mean tMRCA in Mya for each node, and horizontal grey bars at nodes represent the 95% HPD intervals for each estimated date. Node circles indicate posterior probabilities values (Pp) for the *BEAST analysis. The scale bar below the tree shows time in Mya. The colors of the clades correspond to the geographic origin of the sample locations (colored dots in Fig 1). Image of *D. latifrons* was obtained from the CPUM-Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México; voucher specimen No. 24632.

Discussion

Species show different responses to common geological and environmental processes. As a consequence, their resulting evolutionary patterns may also differ because they depend on the relative roles of geological and ecological factors and their interaction with species-specific life-history traits [48,49]. These differences have been widely explored and compared across a broad range of taxa in Central America (see Bacon *et al.* [16] for a recent review), including fish (e.g. [50-54]), and reconciled multiple pulses of dispersal and vicariance. The timing of these events was most likely associated not only with the variable availability of land and marine and freshwater corridors but also with the establishment of suitable climates and environments during the formation of the Isthmus [16]. However, how these factors affect the evolutionary patterns of amphidromous fish like *Dormitator* species had never been addressed before.

Species with an amphidromous life-history strategy would be expected to show different evolutionary patterns compared to strictly marine or freshwater species [10,55,56]. Contrary to this prediction, and despite the supposed capability of its larvae for long-distance dispersal through marine environments, *Dormitator* showed many evolutionary similarities with other freshwater fish, such as an absence of phylogeographic structure on the Pacific coast and a high phylogeographic structure in the Atlantic. Furthermore, the estimated time of vicariance between ocean basins was among the most recent reported to date, suggesting that gene flow existed between oceans until the very last stages of formation of the Central American Isthmus in the late Pliocene-Pleistocene period.

Pacific-Atlantic split

The closure of the Central American Isthmus is the major vicariant event that shaped the phylogenetic structure of *Dormitator*. The finding of a Pacific-Atlantic divergence rather than the expected Africa-America divergence rejects the hypothesis that the evolutionary patterns of *Dormitator* can be explained only by vicariance following the break-up of Gondwana. In contrast, this pattern suggests a widespread ancestral distribution of the genus or an American origin with dispersal to Africa following the closure of the Isthmus. Early transisthmian differentiation led to the formation of two main lineages of *Dormitator*: one lineage composed of the species from the Pacific basin (*D. latifrons*) and the other lineage composed of the species sampled in the Atlantic basin (*D. maculatus*, *D. cubanus* and *D. lebretonis*). This relationship was independently recovered by both mitochondrial and nuclear genes, even though the latter have been considered to evolve at a rate not fast enough to resolve transisthmian divergences [15]. Here, despite their slower substitution rate and higher effective population size, nuclear loci provided a clear pattern of divergence that indicated a complete interruption of gene flow between oceans.

The divergence between the Pacific and Atlantic *Cytb* lineages of *Dormitator* was estimated at between 0.3 and 3.1 Mya, which is consistent with a final closure of

the Central American Seaway during the Late Pliocene (ca. 2.8 Mya, sensu Coates *et al.* [57]). The species tree analysis, on the other hand, estimated a younger date for this event (0.45-1-34 Mya). This pattern is expected according to the multispecies coalescent, which predicts that gene divergence will predate species divergence [58] and furthermore suggests that gene flow could have occurred across the Isthmus of Panama until very recent times during the Pleistocene. Divergence times between geminate species pairs, however, remain a subject of debate. According to Lessios [15], 30% of 115 species pairs of geminate clades (including echinoids, crustaceans, mollusks and fish) were likely to have diverged ca. 2.8 Mya, approximately 63% were separated at some point earlier during the long period of geological upheavals associated with the rising Isthmus, and 7% may have maintained genetic connections after the Isthmus closure. More recently, Bacon *et al.* [16] provided evidence that transisthmian divergence was a complex process that proceeded over at least two stages at approximately 24 Mya and 8 Mya. Furthermore, a significant decrease in the migration rates of marine organisms was detected at 2 Mya (1.03-4.35 Mya) [16], which is highly consistent with the divergence time estimated for *Dormitator*. Apparently, the large variation in divergence times is not predicted by intrinsic species biological factors. Rather, it seems that these differences are better explained by extrinsic features controlling habitat formation and availability during the geological development of the region [16]. This differentiation has been tested in the gastropod genera *Cerithium* and *Cerithidea*, in which geminate species inhabiting high intertidal mangrove habitats exhibit less evolutionary divergence than those that inhabit lower intertidal and subtidal habitats [17]. It is assumed that mangrove or estuarine habitats were the last to disappear during the Central American Seaway closure, thus allowing species that inhabited these environments, such as *Dormitator*, to maintain gene flow until the final closure of the seaway. Therefore, the divergence times of these species pairs most accurately correspond to the final completion of the Isthmus of Panama because they represent the milestone for the last connectivity events between oceans.

Pacific lineage

Dormitator in the Pacific showed a total absence of phylogeographic structure from Northern Mexico to Ecuador, indicating high gene flow across the distribution range of *D. latifrons*. Therefore, molecular data do not support the morphological differentiation of the subspecies of *D. latifrons mexicanus* in the eastern Pacific [59]. The genetic homogeneity across the Pacific distribution of *Dormitator* could be a product of their amphidromous life-history strategy, which potentially allows for long-distance dispersal during the marine larval stages, and their tolerance to salinity, which could also facilitate marine dispersal during adult stages [60,61]. Reduced genetic structure across the lower Central American Pacific coast has also been reported among primary freshwater fish species, which, contrary to amphidromous fish, do not tolerate salinity [51,54,62]. In such cases, it has been proposed that the lower sea levels during the last glacial maxima may have favored population dispersal and expansion events via river anastomosis [62]. If accepted, this hypothesis would indicate that the common pattern of low phylogeographical structure across the Pacific coast is not explained by biotic factors, such as amphidromy, but rather by abiotic factors, such as geology and climatic changes.

Atlantic lineage differentiation

The Atlantic lineage of *Dormitator* contained three species: *D. maculatus*, *D. cubanus* and *D. lebretonis*, all of which were reciprocally monophyletic, although their relationships showed conflicting results between the gene trees and the species tree analyses. For example, in the *Cytb* and concatenated gene trees, *D. maculatus* from the Gulf of Mexico and the Caribbean represented two non-sister clades, while the species tree recovered these clades as sisters with high support. Additionally, the large genetic divergence between the two clades of *D. maculatus* (*Cytb* $D_p = 4.7 \pm 0.6$) might warrant a taxonomic revision because they might constitute cryptic species. Although cryptic evolutionary lineages are expected in widely distributed species, including amphidromous species [12], further analyses that incorporate

missing species of the genus, such as *D. lophocephalus* from Suriname, could help to determine the validity of these species as well as their distribution ranges. The four Atlantic clades showed distinct and geographically delimited distributions, suggesting that phylogenetic structure may be the result of long-term vicariance and barriers to dispersal among basins within the Caribbean. This pattern is expected and consistent with the higher historical isolation of the Caribbean compared to the Pacific drainages [50,54,62].

Gulf of Mexico clade

The youngest cladogenetic event within the *Dormitator* Atlantic lineage, as inferred by the multispecies coalescence analysis, corresponds to the divergence of the Gulf of Mexico and Caribbean clades approximately 0.19 Mya (95% HPD: 0.11 – 0.28 Mya). This divergence could have resulted from a combination of factors and a series of Pleistocene oceanographic changes that followed the closure of the Panama Isthmus. Oceanographic changes included variations of the sea level and changes in salinity, temperature and current patterns, such as the intensification of the Loop Current, the Florida Current, the Equatorial Undercurrent and the Gulf Stream [63]. All of these factors had major effects on marine paleobiogeography and paleoceanography [64] and may have also caused the isolation of populations in the Gulf of Mexico. In particular, the Loop Current has been proposed to play an important role as a barrier between the Gulf of Mexico and the Caribbean [10]. This current moves north between the Yucatán Peninsula and Cuba and recirculates to travel between Florida and Cuba [65]. Additionally, because currents along the coast of the Gulf of Mexico are not very strong, it is unlikely that *Dormitator* could be dispersed over long distances during their marine larval stage. In addition, the Yucatán Peninsula has been largely recognized as an area with a meager fish fauna because of its lack of surface river systems [22]. Consequently, this peninsula could have constituted a barrier to dispersal between the Caribbean and the Gulf of Mexico basins [10].

The large divergence observed in *Dormitator* for the Gulf of Mexico clade is also consistent with its delimitation as a separate biogeographic region from the Greater Caribbean, which is based on shore-fishes distribution data [66] and the genetic discontinuity observed in multiple co-distributed marine taxa [67-70]. Recent climatic events are hypothesized to have strongly influenced the distributions and genetic signatures of taxa between the Atlantic and Gulf of Mexico ocean basins [68,71]. For example, the reduced sea levels associated with the glacial maxima might have led to the isolation of the western part of the Gulf of Mexico, which represents a refuge area for populations of estuarine species [67]. However, this expected phylogenetic separation between the Gulf of Mexico and the Atlantic Ocean basins is not observed in several near and offshore marine species and may not be, due to these species' greater dispersal capabilities [67] (also see Soltis *et al.* [70]). Thus, it appears that vicariant scenarios alone cannot explain this phylogenetic break and the current phylogeographic pattern is likely the result of the interplay among the shared paleoclimatic history, ecological factors and species-specific life-history traits [67,68,70].

Cameroon

The divergence of *D. lebretonis* from the western Atlantic species occurred between 0.28 and 0.63 Mya. The short elapsed time since the split, as well as the retained ancestral polymorphisms or recent trans-Atlantic gene flow, could explain why this divergence was only recovered by the mitochondrial and combined data sets and not by any combination of the nuclear markers analyzed [12,15]. Similarly, differences in effective population size and gene flow rates between populations on both sides of the Atlantic might explain the discordant results of the gene and species trees [58]. Unfortunately, these hypotheses remain untested because only one sample of *D. lebretonis* could be included in the study. Therefore, these results must be interpreted cautiously.

The sister relationship of the African *D. lebretonis* and the rest of the American Atlantic clades both rejects the vicariant hypothesis of a Gondwanan origin of *Dormitator* and postdates by almost 20 million years Rosen's [72] Eastern Atlantic/Western Atlantic generalized track hypothesis, proposing that sister species distributed across the Atlantic regions were the result of Cenozoic (65–20 million years ago) spreading across the Atlantic basin. Several groups of fish share this amphi-Atlantic distribution [73-76], and despite genetic differentiation between Atlantic coasts, certain authors consider the mid-Atlantic Barrier (> 3500 km of deep ocean) to act as a soft barrier for marine species [76]. In fact, patterns showing a greater resemblance between taxa on both sides of the Atlantic than between the western Atlantic and eastern Pacific are not uncommon for estuarine taxa. For example, for the mangroves *Avicennia germinans* and *Rhizophora mangle*, which also show current trans-Atlantic gene flow [77], a strong role of contemporary currents has been proposed in shaping their genetic landscape. The main currents are the North Equatorial Current and South Equatorial Current, which travel from east to west, and the North Equatorial Counter Current, which travels from west to east. All of them were established following the breakup of West Gondwana and have maintained the same direction connecting the Americas with West Africa since the final closure of the Central American Isthmus [78-81]. Because of the ecological and biogeographical resemblances among *Rhizophora*, *Avicennia* and *Dormitator*, it is likely that these species, as well as other amphidromous or estuarine fish (e.g., *Eleotris*), are affected by similar processes that allow long-distance dispersal through marine current drift. However, the degree of isolation and contemporary gene flow across the Atlantic should be addressed by examining a wider sample of African populations.

Caribbean and West Cuba clades

The island of Cuba harbored two clades of *Dormitator*, with non-overlapping distributions. The West Cuba clade was restricted to Juventud Island and Pinar del Río Province locations in the western region of Cuba, which fits with the distribution of *D. cubanus* according to Ginsburg [59]. The Caribbean clade included the eastern

region of Cuba as well as Dominican Republic, Honduras, Nicaragua, Panama and Venezuela, and corresponded to the distribution range of *D. maculatus*.

The gene trees showed a closer relationship between the West Cuba clade and the Caribbean clade, while the species tree showed West Cuba as the sister taxon of *D. maculatus* from the Caribbean and the Gulf of Mexico clades. Additionally, the West Cuba clade was the only clade recovered by the nuclear gene trees as distinct within the Atlantic basin. This discrepancy between molecular markers and methods might suggest a selective or demographic process through which nuclear alleles evolved or were sorted faster than mitochondrial alleles. One possibility is that this process could have been favored by drift in a population with a small effective size after the isolation of western Cuba as a result of climatic changes, current shifts and sea level variations [82].

Considering the large and homogeneous distributions of most species or clades of *Dormitator*, the small geographic scale of differentiation and the highly restricted distribution of *D. cubanus* is remarkable. Yet the pattern and timing of cladogenesis in Cuban *Dormitator* match previous biogeographic studies on fish and amphibians that support the paleogeographic hypothesis that Juventud Island has been isolated from Cuba at least since the Oligocene and more recently during the Pleistocene period [72,83-86]. Within the endemic Cuban poeciliid tribe Girardinini, the isolation of Juventud Island and western Cuba (Guanahacabibes Peninsula at Pinar del Río Province) has been proposed as a vicariant event promoting speciation in this group of fish [85]. For example, the presence of *Quintana*, the sister group of all Girardinini, in Juventud Island could explain an ancient isolation event between the two islands. Additionally, a more recent isolation during the late Pliocene-Pleistocene would be supported by the well-differentiated populations of *Glaridichthys falcatus* in Juventud Island and central Cuba, and by *Girardinus rivasi*, which is endemic to Juventud Island [85]. These two species and populations of Juventud Island present *Cytb* divergences from their closest relatives in Cuba ($D_p = 1.7$ to 2.4% between *G. falcatus* populations and $D_p = 1.1$ to 1.8% between *G. rivasi* and *G. microdactylus*)

that were similar to those observed between *D. cubanus* and *D. maculatus* ($D_p = 2.8 \pm 0.4\%$), suggesting coeval cladogenetic events. A concordant pattern was observed in the *Peltophryne* toad radiation, with reciprocally monophyletic populations in Juventud Island and Cuba (*Peltophryne empusa* and *Peltophryne peltocephala*) and species with distributions limited to western Cuba (*Peltophryne fustiger*). In this case, genetic divergences were shallow but significant (16S $D_p = 0.8-0.4\%$, COI $D_p = 2.1-0.6\%$) and suggest a recent Pleistocene-Holocene separation between the islands of Juventud and Cuba [86]. A similar speciation pattern might also exist in marine taxa from Juventud Island. For example, the coral reef fish *Gramma dejongi* was described as an endemic species from this region, but contrary to *Dormitator*, it shows no mitochondrial genetic differentiation relative to co-occurring congeneric species. Therefore, this difference has been proposed as a case of incipient speciation or even a local color variant of the sympatric and widespread *Gramma loreto* [87].

The deep phylogenetic differentiation observed in the Atlantic lineage supports the current species of *Dormitator* and provides evidence for possible cryptic species. Even the lowest sequence divergence among Atlantic clades, which was observed between the West Cuba and Caribbean clades (Cytb $D_p = 2.8\%$), largely exceeds the 2% sequence divergence generally accepted as a cut-off value between sister species of vertebrates [88]. Our molecular data support the validity of *D. cubanus*, the distribution of which is consistent with the original description of the species [59] from Pinar del Río and extends its range to Juventud Island. The parapatric occurrence of *D. cubanus* with *D. maculatus* in Cuba was also noted, although more recent works had exclusively indicated the presence of *D. maculatus* in all the Cuban territory [89,90].

Conclusion

This work is the first study to address the evolutionary history of the amphidromous fish genus *Dormitator*. Despite the expected long-distance dispersal

capability of these species based on their amphidromous life-style, vicariant geological processes rather than life-history traits appear to be the main drivers of speciation in *Dormitator*. First, the presence of geminate lineages of *Dormitator* across the Pacific and Atlantic slopes confirms the importance of the Central American Isthmus in the evolutionary history of the genus. Second, the four geographically delimited Atlantic clades appear to be shaped by isolation processes that are largely congruent with geologic and oceanographic events related to the closure of the Central America Isthmus. The high genetic structure and isolation of the Caribbean basin is consistent with patterns observed in both primary freshwater and marine shore fish and further contrasts with the genetic homogeneity along the Pacific coast. This pattern is shared among other species with much lower dispersal capabilities and is likely caused by enhanced river connectivity during periods with lower sea levels in the last glacial maximum. Comparative studies of other fish sympatric to *Dormitator* could provide further information on the relative roles of abiotic (i.e., geological and climatic) and biotic processes (i.e., species ecology and life-history traits) in the evolutionary history and biogeographic patterns of amphidromous neotropical fishes.

Acknowledgments

We would like to acknowledge all of the people who helped with field trips and/or laboratory work: Paloma Garzón, Adolfo de Sostoa, Silvia Perea, Lourdes Alcaraz, Diushi Keri Corona, Rodolfo Pérez, Salvador Romero, Georgina Palacios, Carmen Pedraza, Eloísa Torres, Edgar Sandoval, Fernando Mar, Adrián García, Alfrancis Arredondo, Carlos Pinacho, Arturo Angulo, Enrique Barraza, Oscar Lasso, Eyda Gómez, Heidi Banford, Claudia De Jesús and Xavier Madrigal. We thank A.J. Turner for his help revising the English. We also thank the Agencia Nacional del Ambiente de Panamá and all the authorities and institutions that issued the permits necessary to collect specimens for this research. The authors appreciate the helpful comments and discussion provided by the academic editor and two anonymous reviewers that significantly improved this paper.

References

1. Shulman MJ, Bermingham E. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution*. 1995;49: 897-910. doi: [10.2307/2410412](https://doi.org/10.2307/2410412).
2. Chubb AL, Zink RM, Fitzsimons JM. Patterns of mtDNA variation in Hawaiian freshwater fishes: the phylogeographic consequences of amphidromy. *J Hered*. 1998;89: 8-16. doi: [10.1093/jhered/89.1.8](https://doi.org/10.1093/jhered/89.1.8).
3. McDowall RM. Diadromy, diversity and divergence: implications for speciation processes in fishes. *Fish Fish*. 2001;2: 278-285. doi: [10.1046/j.1467-2960.2001.00050.x](https://doi.org/10.1046/j.1467-2960.2001.00050.x).
4. McDowall RM. *Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments*. London, UK: Croom Helm; 1988.
5. McDowall RM. Diadromy and genetic diversity in Nearctic and Palearctic fishes. *Mol Ecol*. 1999;8: 527-528. doi: [10.1046/j.1365-294x.1999.00560.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1999.00560.x).
6. Leathwick JR, Elith J, Chadderton WL, Rowe D, Hastie T. Dispersal, disturbance and the contrasting biogeographies of New Zealand's diadromous and non-diadromous fish species. *J Biogeogr*. 2008;35: 1481–1497. doi: [10.1111/j.1365-2699.2008.01887.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01887.x).
7. Darwin C. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. 6th ed. London: Murray; 1872.
8. Béguer M, Beaulaton L, Rochard E. Distribution and richness of diadromous fish assemblages in Western Europe: large-scale explanatory factors. *Ecol Freshwat Fish*. 2007;16: 221–237. doi: [10.1111/j.1600-0633.2006.00214.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00214.x).
9. Cook BD, Bernays S, Pringle CM, Hughes JM. Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes. *J North American Benthol Soc*. 2009;28: 709-718. doi: [10.1899/09-008.1](https://doi.org/10.1899/09-008.1).

10. McMahan CD, Davis MP, Domínguez-Domínguez O, García de León FJ, Doadrio I, Piller KR. From the mountains to the sea: phylogeography and cryptic diversity within the mountain mullet, *Agonostomus monticola* (Teleostei: Mugilidae). J Biogeogr. 2013;40: 894-904. doi: [10.1111/jbi.12036](https://doi.org/10.1111/jbi.12036).
11. Violante-González J, Rojas-Herrera A, Aguirre-Macedo ML. Seasonal patterns in metazoan parasite community of the “fat sleeper” *Dormitator latifrons* (Pisces: Eleotridae) from Tres Palos lagoon, Guerrero, México. Rev Biol Trop. 2008;56: 1419–1427.
12. Taillebois L, Castelin M, Ovenden JR, Bonillo C, Keith P. Contrasting genetic structure among populations of two amphidromous fish species (Sicydiinae) in the Central West Pacific. PLOS ONE. 2013;8: e75465. doi: [10.1371/journal.pone.0075465](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0075465).
13. Jordan DS. The law of geminate species. Am Nat. 1908;42: 73-80. doi: [10.1086/278905](https://doi.org/10.1086/278905).
14. Bermingham E, McCafferty SS, Martin AP. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian isthmus. In: Kocher TD, Stepien CA, editors. Molecular systematics of fishes. San Diego, California, USA: Academic Press; 1997. pp. 113-128.
15. Lessios HA. The great American schism: divergence of marine organisms after the rise of the Central American isthmus. Annu Rev Ecol Evol Syst. 2008;39: 63–91. doi: [10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095815](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095815).
16. Bacon CD, Silvestro D, Jaramillo C, Smith BT, Chakrabarty P, Antonelli A. Biological evidence supports an early and complex emergence of the isthmus of Panama. Proc Natl Acad Sci U S A. 2015;112: 6110-6115. doi: [10.1073/pnas.1423853112](https://doi.org/10.1073/pnas.1423853112).
17. Miura O, Torchin ME, Bermingham E. Molecular phylogenetics reveals differential divergence of coastal snails separated by the Isthmus of Panama. Mol Phylogenet Evol. 2010;56: 40-48. doi: [10.1016/j.ympev.2010.04.012](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.012).
18. Knowlton N, Weigt LA. New dates and new rates for divergence across the isthmus of Panama. Proc R Soc London Ser B. 1998;265: 2257–2263. doi: [10.1098/rspb.1998.0568](https://doi.org/10.1098/rspb.1998.0568).

19. Myers GS. Usage of anadromous, catadromous, and allied terms for migratory fishes. *Copeia*. 1949;2: 89-97. doi: [10.2307/1438482](https://doi.org/10.2307/1438482).
20. Nordlie FG, Haney DC. Euryhaline adaptations in the fat sleeper *Dormitator maculatus*. *J Fish Biol.* 1993;43: 433-439. doi: [10.1111/j.1095-8649.1993.tb00578.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00578.x).
21. Nelson DJ. *Fishes of the world*. 2nd ed. New York: John Wiley and Sons; 1994.
22. Miller RR, Minckley WL, Norris SM. *Freshwater fishes of México*. Chicago: The University of Chicago Press; 2005.
23. Massay S, Mosquera R. Presence of chame *Dormitator latifrom* (Richardson, 1844) (Pisces: Eleotridae), in the Galapagos Islands, Ecuador. *J Fish Biol.* 1992;40: 815-816. doi: [10.1111/j.1095-8649.1992.tb02627.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02627.x).
24. Harrison J, Miller P. Eleotridae. In: Lévêque C, Paugy D, Teugels GG, editors. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest*. Tomo 2. Paris, France: ORSTOM Editions; 1992.
25. Kullander SO. Gobiidae (Gobies). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ Jr, editors. *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Brasil: EDIPUCRS; 2003. pp. 657-665.
26. Eschmeyer WN, editor. *Catalog of fishes*. California Academy of Sciences; 2015. Available: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Accessed 11 June 2015.
27. Froese R, Pauly D, editors. *FishBase*. 2015. Available: www.fishbase.org. Accessed 11 June 2015.
28. Akihito, Iwata AA, Kobayashi T, Ikeo K, Imanishi T, Ono H, *et al.* Evolutionary aspects of gobioid fishes based upon a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome b genes. *Gene*. 2000;259: 5–15. doi: [10.1016/S0378-1119\(00\)00488-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1119(00)00488-1).
29. Thacker CE, Hardman MA. Molecular phylogeny of basal gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidi). *Mol Phylogenet Evol.* 2005;37: 858–871. doi: [10.1016/j.ympev.2005.05.004](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.05.004).

30. Agorreta A, San Mauro D, Schlieven U, Van Tassell JL, Kovačić M, Zardoya R, *et al.* Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies. *Mol Phylogenet Evol.* 2013;69: 619-633. doi: [10.1016/j.ympev.2013.07.017](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2013.07.017).
31. Follett WI. The fresh-water fishes-their origins and affinities. *Syst Zool.* 1960;9: 212-232. doi: [10.2307/2411968](https://doi.org/10.2307/2411968).
32. Sambrook J, Fritsch EF, Maniatis T. *Molecular cloning: a laboratory manual.* Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory; 1989.
33. Palumbi SR. Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. In: Hillis DM, Moritz C, Mable BK, editors. *Molecular systematics.* 2nd ed. Sunderland MA: Sinauer Associates; 1996. pp. 205-247.
34. Perdices A, Bermingham E, Montilla A, Doadrio I. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Mol Phylogenet Evol.* 2002;25: 172–189. doi: [10.1016/S1055-7903\(02\)00224-5](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00224-5).
35. Chen WJ, Bonillo C, Lecointre G. Repeatability of clades as a criterion of reliability: a case study for molecular phylogeny of Acanthomorpha (Teleostei) with larger number of taxa. *Mol Phylogenet Evol.* 2003;26: 262-288. doi: [10.1016/S1055-7903\(02\)00371-8](https://doi.org/10.1016/S1055-7903(02)00371-8).
36. Robalo JI, Sousa Santos C, Levy A, Almada VC. Molecular insights on the taxonomic position of the paternal ancestor of the *Squalius alburnoides* hybridogenetic complex. *Mol Phylogenet Evol.* 2006;39: 276-281. doi: [10.1016/j.ympev.2005.08.009](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.08.009).
37. Hall TA. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment Editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser.* 1999;41: 95–98.
38. Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nat Methods.* 2012;9: 772. doi: [10.1038/nmeth.2109](https://doi.org/10.1038/nmeth.2109).
39. Stamatakis A, Hoover P, Rougemont J. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Syst Biol.* 2008;57: 758-771. doi: [10.1080/10635150802429642](https://doi.org/10.1080/10635150802429642).

40. Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, *et al.* MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol.* 2012;61: 539–542. doi: [10.1093/sysbio/sys029](https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029).
41. Miller MA, Pfeiffer W, Schwartz T. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. In: Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 14 Nov. 2010, New Orleans, LA. Piscataway, NJ: IEEE; 2010. pp. 1-8.
42. Rambaut A, Suchard MA, Xie D, Drummond AJ. Tracer v 1.6. 2014. Available: <http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
43. Tamura K, Stecher G, Peterson D, Filipiński A, Kumar S. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol.* 2013;30: 2725-2729. doi: [10.1093/molbev/mst197](https://doi.org/10.1093/molbev/mst197).
44. Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A. Bayesian phylogenetics with BEAUTi and the BEAST 1.7. *Mol Biol Evol.* 2012;29: 1969-1973.
45. Drummond AJ, Ho SY, Phillips MJ, Rambaut A. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLOS Biol.* 2006;4: e88. doi: [10.1371/journal.pbio.0040088](https://doi.org/10.1371/journal.pbio.0040088).
46. Yang Z, Rannala B. Bayesian estimation of species divergence times under a molecular clock using multiple fossil calibrations with soft bounds. *Mol Biol Evol.* 2006;23: 212-226. doi: [10.1093/molbev/msj024](https://doi.org/10.1093/molbev/msj024).
47. Heled J, Drummond AJ. Bayesian inference of species trees from multilocus data. *Mol Biol Evol.* 2010;27: 570–580.
48. Bloom DD, Lovejoy NR. The evolutionary origins of diadromy inferred from a time-calibrated phylogeny for Clupeiformes (herring and allies). *Proc Biol Sci.* 2014;281: 20132081. doi: [10.1098/rspb.2013.2081](https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2081).
49. Paz A, Ibáñez R, Lips KR, Crawford AJ. Testing the role of ecology and life history in structuring genetic variation across a landscape: a trait-based phylogeographic approach. *Mol Ecol.* 2015;24: 3723-3737. doi: [10.1111/mec.13275](https://doi.org/10.1111/mec.13275).
50. Bermingham E, Martín AP. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: testing shared history to infer the evolutionary landscape of

- lower Central America. *Mol Ecol.* 1998;7: 499-517. doi: [10.1046/j.1365-294x.1998.00358.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.1998.00358.x).
51. Reeves RG, Bermingham E. Colonization, population expansion, and lineage turnover: phylogeography of Mesoamerican characiform fish. *Biol J Linn Soc.* 2006;88: 235-255. doi: [10.1111/j.1095-8312.2006.00619.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2006.00619.x).
52. Perdices A, Doadrio I, Bermingham E. Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Mol Phylogenet Evol.* 2005;37: 460–473. doi: [10.1016/j.ympev.2005.01.020](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2005.01.020).
53. Ornelas-García CP, Domínguez-Domínguez O, Doadrio I. Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evol Biol.* 2008;8: 340. doi: [10.1186/1471-2148-8-340](https://doi.org/10.1186/1471-2148-8-340).
54. Picq S, Alda F, Krahe R, Bermingham E. Miocene and Pliocene colonization of the Central American isthmus by the weakly electric fish *Brachyhypopomus occidentalis* (Hypopomidae, Gymnotiformes). *J Biogeogr.* 2014;41: 1520-1532. doi: [10.1111/jbi.12309](https://doi.org/10.1111/jbi.12309).
55. Tringali MD, Bert TM, Seyoum S, Bermingham E, Bartolacci D. Molecular phylogenetics and ecological diversification of the transisthmian fish genus *Centropomus* (Perciformes: Centropomidae). *Mol Phylogenet Evol.* 1999;13: 193-207. doi: [10.1006/mpev.1999.0624](https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0624).
56. Craig MT, Hastings PA, Pondella DJ II. Speciation in the Central American seaway: the importance of taxon sampling in the identification of trans-isthmian geminate pairs. *J Biogeogr.* 2004;31: 1085-1091. doi: [10.1111/j.1365-2699.2004.01035.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01035.x).
57. Coates AG, McNeill DF, Aubry MP, Berggren WA, Collins LS. An introduction to the geology of the Bocas del Toro archipelago, Panama. *Carib J Sci.* 2005;41: 374–391.
58. Edwards SV, Beerli P. Perspective: gene divergence, population divergence, and the variance in coalescence time in phylogeographic studies. *Evolution.* 2000;54: 1839–1854.

59. Ginsburg I. Ten new American gobioid fishes in the United States National Museum, including additions to a revision of *Gobionellus*. Jour Wash Acad Sci. 1953;43: 18-26.
60. Ancieta DF, Landa A. Reseña taxonómica y biológica de los peces cultivados en el área andina incluyendo la Costa del Perú. FAO Inf Pesca. 1977;2: 106-113.
61. Castro-Aguirre JL, Schmitter-Soto JJ, Espinoza Pérez H. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. CICIMAR-IPN. México, D. F.: Limusa Noriega; 1999.
62. Smith SA, Bermingham E. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. J Biogeogr. 2005;32: 1835-1854. doi: [10.1111/j.1365-2699.2005.01317.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01317.x).
63. Schmidt DN. The closure history of the Central American seaway: evidence from isotopes and fossils to models and molecules. In: William M, Haywood AM, Gregory FJ, Schmidt DN, editors. Deep-time perspectives on climatic change: marrying the signal from computer models and biological proxies. London, UK: Geological Society Publishing House; 2007. pp. 427-442.
64. Cronin TM, Dowsett HJ. Biotic and oceanographic response to the Pliocene closing of the Central American isthmus. In: Jackson JBC, Budd AF, Coates AG, editors. Evolution and environment in tropical America. Chicago, IL: Chicago University Press; 1996. pp. 76-104.
65. Coats DA. Chapter 6. The loop current. In: Milliman JD, Imamura E, editors. The physical oceanography of the U.S. Atlantic and Eastern Gulf of Mexico. Herndon, VA, USA: U.S. Department of the Interior, Mineral Management Service, Atlantic OCS Region; 1992.
66. Robertson DR, Cramer KL. Defining and dividing the greater Caribbean: insights from the biogeography of shorefishes. PLOS ONE. 2014;9: e102918. doi: [10.1371/journal.pone.0102918](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102918).
67. Bowen BW, Avise JC. Genetic structure of Atlantic and Gulf of Mexico populations of sea bass, menhaden, and sturgeon: influence of zoogeographic factors and life-history patterns. Mar Biol. 1990;107: 371-381. doi: [10.1007/BF01313418](https://doi.org/10.1007/BF01313418).

68. Avise JC. Phylogeography, the history and formation of species. Cambridge, MA: Harvard University Press; 2000.
69. Palumbi SR. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu Rev Ecol Syst.* 1994;25: 547-572. doi: [10.1146/annurev.es.25.110194.002555](https://doi.org/10.1146/annurev.es.25.110194.002555).
70. Soltis DE, Morris AB, McLachlan JS, Manos PS, Soltis PS. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Mol Ecol.* 2006;15: 4261-4293. doi: [10.1111/j.1365-294X.2006.03061.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.03061.x).
71. Avise JC. Population structure and biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Okies.* 1992;63: 62-76.
72. Rosen DE. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Ann Mo Bot Gard.* 1985;72: 636-659. doi: [10.2307/2399218](https://doi.org/10.2307/2399218).
73. Haug GH, Tiedemann R. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature.* 1998;393: 673–676.
74. Muss A, Robertson DR, Stepien CA, Wirtz P, Bowen BW. Phylogeography of *Ophioblennius*: the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution.* 2001;55: 561–572. doi: [10.1554/0014-3820\(2001\)055\[0561:POOTRO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1554/0014-3820(2001)055[0561:POOTRO]2.0.CO;2).
75. Carlin JL, Robertson DR, Bowen BW. Ancient divergences and recent connections in two tropical Atlantic reef fishes *Epinephelus adscensionis* and *Rypticus saponaceus* (Percoidae: Serranidae). *Mar Biol.* 2003;143: 1057–1069. doi: [10.1007/s00227-003-1151-3](https://doi.org/10.1007/s00227-003-1151-3).
76. Floeter SR, Rocha LA, Robertson DR, Joyeux JC, Smith-Vaniz WF, Wirtz P, *et al.* Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J Biogeogr.* 2008;35: 22–47. doi: [10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x).
77. Cerón-Souza I, González EG, Schwarzbach AE, Salas-Leiva DE, Rivera-Ocasio E, Toro-Perea N, *et al.* Contrasting demographic history and gene flow patterns of two mangrove species on either side of the Central American isthmus. *Ecol Evol.* 2015;5: 3486–3499. doi: [10.1002/ece3.1569](https://doi.org/10.1002/ece3.1569).

78. Richardson PL, Walsh D. Mapping climatological seasonal variations of surface currents in the tropical Atlantic using ship drifts. *J Geophys Res.* 1986;91: 10537–10550. doi: [10.1029/JC091iC09p10537](https://doi.org/10.1029/JC091iC09p10537).
79. Parrish JT. The paleogeography of the opening south Atlantic. In: Georgeand W, Lavocat R, editors. *The Africa-South America connection*. Oxford: Clarendon Press; 1993. pp. 8–41.
80. Stramma L, Schott F. The mean flow field of the tropical Atlantic Ocean. *Deep Sea Res Part II Topical Stud Oceanogr.* 1999;46: 279–303. doi: [10.1016/S0967-0645\(98\)00109-X](https://doi.org/10.1016/S0967-0645(98)00109-X).
81. Renner SS. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *Int J Plant Sci.* 2004;16S: S23–S33.
82. Taylor MS, Hellberg ME. Genetic evidence for local retention of pelagic larvae in a Caribbean reef fish. *Science.* 2003;299: 107-109. doi: [10.1126/science.1079365](https://doi.org/10.1126/science.1079365).
83. Rauchenberger M. Historical biogeography of Poeciliid fishes in the Caribbean. *Syst Biol.* 1988;37: 356-365. doi: [10.1093/sysbio/37.4.356](https://doi.org/10.1093/sysbio/37.4.356).
84. Iturralde-Vinent MA, MacPhee RDE. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bull Am Mus Nat Hist.* 1999;238: 1–95.
85. Doadrio I, Perea S, Alcaraz L, Hernández N. Molecular phylogeny and biogeography of the Cuban genus *Girardinus* Poey, 1854 and relationships within the tribe Girardinini (Actinopterygii, Poeciliidae). *Mol Phylogenet Evol.* 2009;50: 16-30. doi: [10.1016/j.ympev.2008.09.014](https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.09.014).
86. Alonso R, Crawford AJ, Bermingham E. Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: *Peltophryne*) based on mitochondrial and nuclear genes. *J Biogeogr.* 2012;39: 434-451. doi: [10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x).
87. Victor BC, Randall, JE. *Gramma dejongi*, a New Basslet (Perciformes: Grammatidae) from Cuba, a sympatric sibling species of *G. loreto*. *Zool. Stud.* 2010;49: 865-871.

88. Johns GC, Avise JC. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Mol Biol Evol.* 1998;15: 1481-1490. doi: [10.1093/oxfordjournals.molbev.a025875](https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a025875).
89. Vergara RR. Principales características de la ictiofauna dulceacuícola cubana. La Habana, Cuba: Editorial Academia; 1992.
90. Lara A, Ponce de León JL, Rodríguez R, Casane D, Côté G, Bernatchez L, *et al.* DNA barcoding of Cuban freshwater fishes: evidence for cryptic species and taxonomic conflicts. *Mol Ecol Resour.* 2010;10: 421–430. doi: [10.1111/j.1755-0998.2009.02785.x](https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2009.02785.x).

Supporting Information

S1 Table. Fossil species of Gobiiformes used to calibrate the *Dormitator* molecular clock analysis.

Calibration	Fossil	Formation or geographic locale(s)	Formation age	Age (Mya)	Reference
C1	<i>Lepidocottus papyraceus</i> (Agassiz)	Italy	Lower Oligocene	35	[1]
C1	<i>Lepidocottus gracilis</i> Laube	Eastern Germany	Lower Oligocene	35	[1]
C2	<i>Gobiidarum nolfi</i> n.sp.	Gujarat, India	Lower Eocene	52	[2]
C2	<i>Gobiidarum vastani</i> n.sp.	Gujarat, India	Lower Eocene	52	[2]
C3	<i>Gobiomorphus</i>	Central Otago, New Zealand	Early Miocene	20-16	[3]
C4	<i>Gobius multipinnatus</i> Meyer, 1848	Italy	Mid Miocene	15-10	[4]

S1 Table references:

1. Gierl C, Reichenbacher B, Gaudant J, Erpenbeck D, Pharissat A. An extraordinary gobioid fish fossil from Southern France. PLOS ONE. 2013;8: e64117. doi: 10.1371/journal.pone.0064117.
2. Bajpai S, Kapur VV. Oldest known gobiids from vastan lignite mine (early Eocene), Surat district, Gujarat. Curr Sci. 2004;87: 433–435.
3. McDowall RM, Kennedy EM, Lindqvist JK, Lee DE, Alloway BV, Gregory MR. Probable *Gobiomorphus* fossils from the Miocene and Pleistocene of New Zealand (Teleostei: Eleotridae). J R Soc N Z. 2006;36: 97-99. doi: 10.1080/03014223.2006.9517803.
4. Simonović PD. Phylogenetic relationships of the Ponto-Caspian gobies and their relationships to the Atlantic-Mediterranean Gobiinae. J Fish Biol. 1999;54: 533-555.

S2 Table. Species, GenBank accession number and fossil calibration points for each individual included in the *Dormitator* molecular clock analysis based on cytochrome b (Cytb) sequences.

Species	Calibration point	Cytb	Reference
<i>Acentrogobius chlorostigmatoides</i>	C2	NC020346	[1]
<i>Acentrogobius pflaumii</i>	C2	NC018064	[2]
<i>Amoya chusanensis</i>	C2	NC020347	[3]
<i>Awaous guamensis</i>	C2	JN387630	[4]
<i>Boleophthalmus boddarti</i>	C2	NC023468	[5]
<i>Bostrychus sinensis</i>	C1, C2	AY722236	[6]
<i>Butis butis</i>	C1, C2	KF415524	[7]
<i>Chaeturichthys stigmatias</i>	C2	NC020786	[8]
<i>Chromogobius zebratus</i>	C2, C4	FJ526783	[9]
<i>Eleotris acanthopoma</i>	C2	AP004455	[10]
<i>Gillichthys mirabilis</i>	C2	NC012906	Bentley and Wiley (unpublished)
<i>Glossogobius circumspectus</i>	C2	NC018824	Xu, Jin, and Wang (unpublished)
<i>Gobiomorphus coxii</i>	C2, C3	AY722220	[6]
<i>Gobiomorphus hubbsi</i>	C2, C3	AY722227	[6]
<i>Gobius niger</i>	C2	FJ526782	[9]
<i>Kraemeria cunicularia</i>	C2	AB021250	[11]
<i>Kribia nana</i>	C1, C2	AY722222	[9]
<i>Lophiogobius ocellicauda</i>	C2	NC020783	[12]
<i>Luciogobius platycephalus</i>	C2	NC019811	[13]
<i>Millerigobius microcephalus</i>	C2, C4	KF415611	[7]
<i>Odontamblyopus rubicundus</i>	C2	NC019647	[14]
<i>Odontobutis potamophila</i>	C2	KF874495	Li, Liu, Li, and Kuang (unpublished)
<i>Ophiocara porocephala</i>	C1, C2	AY722250	[6]
<i>Oxyeleotris marmorata</i>	C1, C2	AY722252	[6]
<i>Oxyeleotris selheimi</i>	C1, C2	AY722238	[6]
<i>Oxyurichthys formosanus</i>	C2	NC020345	[15]
<i>Pseudogobius javanicus</i>	C2	NC022186	[16]

<i>Rhinogobius giurinus</i>	C2	NC022692	[17]
<i>Rhyacichthys aspro</i>	C2	AP004454	[10]
<i>Scartelaos histophorus</i>	C2	NC017888	[18]
<i>Sicyopterus japonicas</i>	C2	NC018826	[19]
<i>Sicyopterus lagocephalus</i>	C2	NC022838	[20]
<i>Stiphodon alcedo</i>	C2	NC018054	[21]
<i>Synechogobius ommaturus</i>	C2	NC020767	[22]
<i>Tridentiger barbatus</i>	C2	NC018823	[14]
<i>Kurtus gulliveri</i>		EU380974	[23]
<i>Apogon semilineatus</i>		NC022510	[24]

S2 Table references:

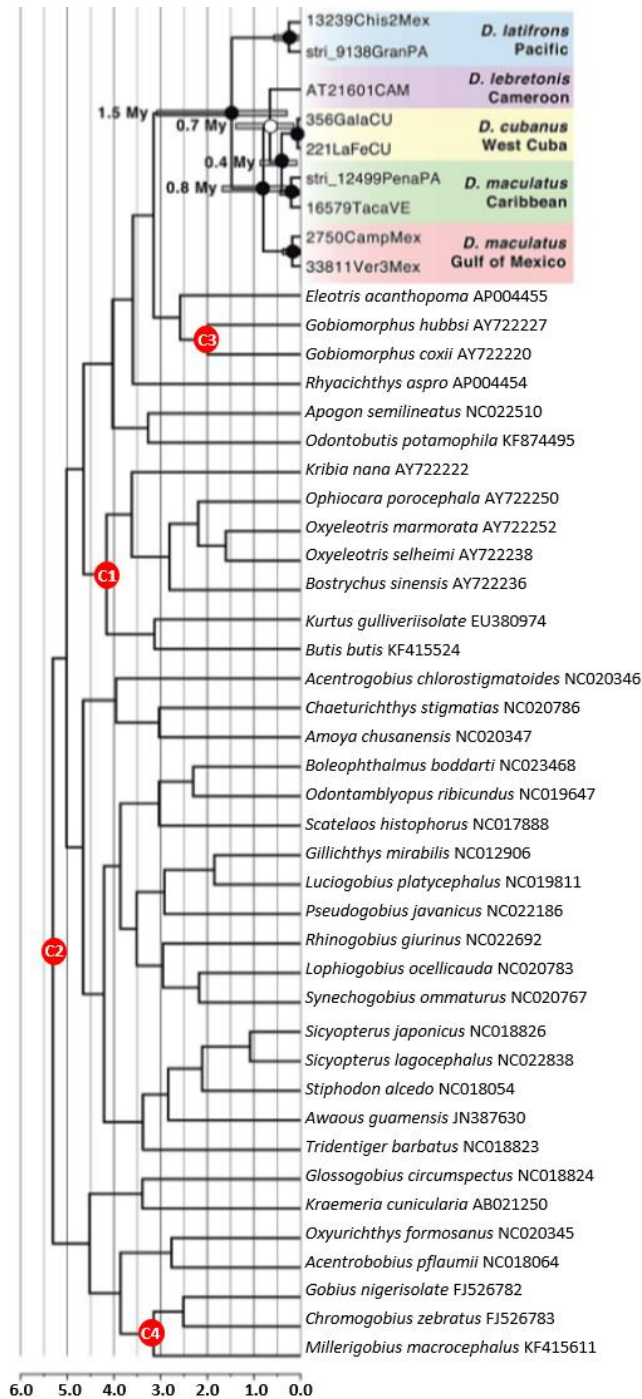
1. Jin X, Liu X, Sun Y. Complete mitochondrial genome of the Greenspot goby *Acentrogobius chlorostigmatoides* (Perciformes, Gobioidae): repetitive sequences in the control region. *Mitochondrial DNA*. 2013;24: 400-402. doi: 10.3109/19401736.2013.763244.
2. Jin X, Wang R, Zhao S, Xu T, Shi G. Complete mitochondrial genome of the striped sandgoby *Acentrogobius pflaumii* (Perciformes, Gobiidae). *Mitochondrial DNA*. 2012;23: 420-422. doi: 10.3109/19401736.2012.710213
3. Jin X, Zhao S, Sun Y. Complete mitochondrial genome sequence and structure of control region of the *Amoya chusanensis* (Perciformes, Gobioidae). *Mitochondrial DNA*. 2013;24: 403-405. doi: 10.3109/19401736.2013.763245.
4. Lindstrom DP, Blum MJ, Walter RP, Gagne RB, Gilliam JF. Molecular and morphological evidence of distinct evolutionary lineages of *Awaous guamensis* in Hawaii and Guam. *Copeia*. 2012;2012: 293-300.
5. Zhang YT, Ghaffar MA, Li Z, Chen W, Chen SX, Hong WS. Complete mitochondrial genome of the mudskipper *Boleophthalmus boddarti* (Perciformes, Gobiidae). *Mitochondrial DNA*. 2014 Jan 17. doi: 10.3109/19401736.2013.873901.
6. Thacker CE, Hardman MA. Molecular phylogeny of basal gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei:

- Perciformes: Gobioidae). *Mol Phylogenet Evol.* 2005;37: 858-871. doi: 10.1016/j.ympev.2005.05.004.
7. Agorreta A, San Mauro D, Schliewen U, Van Tassell JL, Kovačić M, Zardoya R, *et al.* Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies. *Mol Phylogenet Evol.* 2013;69: 619-633. doi: 10.1016/j.ympev.2013.07.017.
 8. Sun Y, Jin X, Zhao S, Liu X. Mitochondrial genome of *Cryptocentrus yatsui* (Perciformes, Gobioidae) and phylogenetic consideration within the genus *Cryptocentrus*. *Mitochondrial DNA.* 2013;24: 376-378. doi: 10.3109/19401736.2013.763236.
 9. Neilson ME, Stepien CA. Escape from the Ponto-Caspian: evolution and biogeography of an endemic goby species flock (Benthophilinae: Gobiidae: Teleostei). *Mol Phylogenet Evol.* 2009;52: 84-102. doi: 10.1016/j.ympev.2008.12.023.
 10. Miya M, Takeshima H, Endo H, Ishiguro NB, Inoue JG, Mukai T, *et al.* Major patterns of higher teleostean phylogenies: a new perspective based on 100 complete mitochondrial DNA sequences. *Mol Phylogenet Evol.* 2003;26: 121-138. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00332-9.
 11. Akihito IA, Iwata A, Kobayashi T, Ikeo K, Imanishi T, Ono H, *et al.* Evolutionary aspects of gobioid fishes based upon a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome b genes. *Gene.* 2000;259: 5-15. doi: 10.1016/S0378-1119(00)00488-1.
 12. Quan X, Jin X, Sun Y. The complete mitochondrial genome of *Lophiogobius ocellicauda* (Perciformes, Gobiidae). *Mitochondrial DNA.* 2014;25: 95-97. doi: 10.3109/19401736.2013.784753.
 13. Jin X, Sun Y, Zhao S, Wang R. Mitochondrial genome of the *Luciogobius platycephalus* (Perciformes, Gobioidae). *Mitochondrial DNA.* 2013;24: 379-381. doi: 10.3109/19401736.2013.763237.
 14. Liu T, Jin X, Wang R, Xu T. Complete sequence of the mitochondrial genome of *Odontamblyopus rubicundus* (Perciformes: Gobiidae): genome

- characterization and phylogenetic analysis. *J Genet.* 2013;92: 423-432. doi: 10.1007/s12041-013-0283-6.
15. Sun Y, Wei T, Jin X. Unusual features of control region and a novel NADH 6 genes in mitochondrial genome of the finespot goby, *Chaeturichthys stigmatias* (Perciformes, Gobiidae). *Mitochondrial. DNA.* 2013 Oct 9. doi: 10.3109/19401736.2013.840598.
16. Huang SP, Shen CN, Chen IS. The complete mitochondrial genome of the Java fat-nose goby *Pseudogobius javanicus* (Teleostei, Gobiidae). *Mitochondrial. DNA.* 2013;26: 159-161. doi: 10.3109/19401736.2013.819502.
17. Xie L, Yang X, Ma Z, Yang RC. Complete mitochondrial genome of *Rhinogobius giurinus* (Perciformes: Gobiidae: Gobionellinae). *Mitochondrial. DNA.* 2015;26: 321-322. doi: 10.3109/19401736.2013.830293.
18. Quan X, Jin X, Wang R, Xu T, Shi G. Complete mitochondrial genome of the walking goby *Scartelaos histophorus* (Perciformes, Gobiidae). *Mitochondrial DNA.* 2012;23: 298-300. doi: 10.3109/19401736.2012.674127.
19. Chiang TY, Chen IS, Lin HD, Chang WB, Ju YM. Complete mitochondrial genome of *Sicyopterus japonicus* (Perciformes, Gobiidae). *Mitochondrial DNA.* 2013;24: 191-193. doi: 10.3109/19401736.2012.744980.
20. Chiang TY, Chen IS, Lin HD, Hsiao ST, Ju YM. Complete mitochondrial genome of the amphidromous, red-tailed goby *Sicyopterus lagocephalus* (Pallas) (Teleostei, Gobiidae). *Mitochondrial. DNA.* 2013 Oct 9. doi: 10.3109/19401736.2013.840600.
21. Maeda K, Mukai T, Tachihara K. A new species of amphidromous goby, *Stiphodon alcedo*, from the Ryukyu archipelago (Gobiidae: Sicydiinae). *Cybiurn.* 2011;35: 285-298.
22. Jin X, Gao Y, Xu T, Shi G, Zhao S, Sun Y. Complete mitochondrial genome of the Asian freshwater goby *Synechogobius ommaturus* (Perciformes, Gobioidae). *Mitochondrial DNA.* 2013;24: 83-85. doi: 10.3109/19401736.2012.717937.

23. Thacker C. Phylogeny of Gobioidae and placement within Acanthomorpha, with a new classification and investigation of diversification and character evolution. *Copeia*. 2009;2009: 93-104. doi: 10.1643/CI-08-004.
24. Miya M, Friedman M, Satoh TP, Takeshima H, Sado T, Iwasaki W, *et al.* Evolutionary origin of the Scombridae (tunas and mackerels): members of a Paleogene adaptive radiation with 14 other pelagic fish families. *PLOS ONE*. 2013;8: e73535. doi: 10.1371/journal.pone.0073535.

S1 Fig. Time-calibrated phylogenetic reconstruction of *Dormitator* and 37 Gobiiformes taxa based on mitochondrial *Cytb* sequences.



Within *Dormitator* (colored area), horizontal grey bars represent the 95% highest posterior density of the estimated time to the most recent common ancestor (tMRCA) in Mya for each node. Numbers at the left of the grey bars indicate the estimated mean tMRCA. The colors of the clades correspond to the geographic origin of the sample locations (as in Fig1). Bullets represent posterior probability support for each node. Black bullets represent $Pp = 1$, and white bullets represent $Pp = 0.6$. Red circles represent the four fossil calibrations used to time-constrain each node in the molecular clock analysis (Table S2). The scale bar below the tree shows time in Mya.

CAPÍTULO 2. PRIMER REGISTRO Y AUMENTO DEL RANGO DE DISTRIBUCIÓN DE *Gobiomorus maculatus* (GÜNTHER 1859), (TELEOSTEI: ELEOTRIDAE) EN LA ISLA SAN CRISTOBAL, GALÁPAGOS.



En proceso de envío a la Revista Mexicana de Biodiversidad para su publicación

PRIMER REGISTRO Y AUMENTO DEL RANGO DE DISTRIBUCIÓN DE *Gobiomorus maculatus* (GÜNTHER 1859), (TELEOSTEI: ELEOTRIDAE) EN LA ISLA SAN CRISTÓBAL, GALÁPAGOS

Sesángari Galván-Quesada^{1,2}, Eduardo Espinoza³ y Omar Domínguez-Domínguez²

¹ Programa Institucional de Doctorado en Ciencias Biológicas, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.

² Laboratorio de Biología Acuática, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán, México.

³ Dirección del Parque Nacional Galápagos, Puerto Ayora, Isla Santa Cruz, Galápagos, Ecuador.

Resumen

La especie *Gobiomorus maculatus* (Günther 1859) se encuentra ampliamente distribuida en la zona costera continental del Pacífico Tropical Oriental. En el archipiélago de las Galápagos había sido registrada en la Isla Santa Cruz a partir de un solo individuo colectado en 1992. Se registra por primera vez en la Isla San Cristóbal, en donde cinco especímenes fueron recolectados en dos localidades en 2012 y 2014. Estas ocurrencias aumentan el rango de distribución de la especie en el archipiélago.

Palabras clave: eleótridos, islas oceánicas, ampliación de rango, dormilón manchado

La familia Eleotridae cuenta con aproximadamente 26 géneros y 139 especies (Nelson *et al.* 2016) que habitan aguas dulces, salobres y saladas en la mayor parte de las áreas costeras tropicales y subtropicales (Miller *et al.* 2005, Nelson *et al.* 2016). De manera general, los eleótridos se caracterizan por presentar las aletas pélvicas separadas (no fusionadas); la posición de la boca nunca es inferior; dos aletas dorsales, de las cuales la espinosa tiene 2-8 espinas flexibles, escamas cicloides o ctenoides, seis radios branquiostegos y de 25 a 28 vértebras (Nelson *et al.* 2016). La mayoría de las especies son pequeñas, entre 110 y 300 mm de longitud total, sin embargo existen especies que alcanzan los 600 mm (Miller *et al.* 2005, Nelson *et al.* 2016).

Dentro de esta familia, las especies del género *Gobiomorus*, son comúnmente llamados dormilones debido a la falta de motilidad de los individuos durante el día, al parecer como una estrategia de defensa y alimentación (Lacépède 1800). Son considerados organismos de hábitos nocturnos (Miller 1959, Nordlie y Haney 1993).

El género está actualmente conformado por tres especies: *G. dormitor* Lacépède 1800, presente en la costa atlántica americana desde Florida hasta Surinam (Kullander 2003), *G. polylepis* Ginsburg 1953, con una distribución disyunta en la costa del Pacífico de México y Costa Rica y *G. maculatus* (Günther 1859) con una distribución más extendida desde el Golfo de California hasta Perú.

Gobiomorus maculatus (Günther 1859) fue descrita para los Andes de Ecuador, y actualmente se sabe que se encuentra ampliamente distribuida en el Pacífico Oriental Tropical, desde el río Yaqui (Sonora, México) y Cabo San Lucas (Baja California Sur, México) hasta Perú, incluyendo las Islas Cocos y Galápagos.

De manera general, *Gobiomorus maculatus* se diferencia del resto de las especies del género por presentar 11 radios en la aleta anal (raramente 10), 13 radios caudales (rara vez 14 o 15) y de 50 a 57 escamas en una serie lateral (Miller *et al.* 2005). Habita principalmente arroyos arenosos o fangosos de bajo gradiente,

en aguas estancadas tranquilas cubiertas de vegetación, esteros y lagunas costeras, en ambientes dulceacuícolas y salobres, ocasionalmente en ambiente marino (Miller 1959, Grove y Lavenberg 1997, Miller *et al.* 2005). Esta especie presenta una alta resistencia fisiológica ante variaciones de salinidad y temperatura (Winemiller y Ponwith 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999).

Las especies del género *Gobiomorus* han sido caracterizadas como anfídromas, que es un tipo de diadromía en la cual los adultos viven y se reproducen en ambientes dulceacuícolas, cuyas larvas recién eclosionadas derivan hacia el mar, en donde pasan un periodo de tiempo variable, lo que les confiere cierto potencial de dispersión antes de regresar al agua dulce (Myers 1949, Smith y Kwak 2014).

Estos peces son carnívoros inactivos que principalmente se alimentan de otros peces así como de crustáceos, usando una estrategia de “estar-y-esperar” (Grove y Lavenberg 1997), generalmente permanecen en el sustrato protegidos bajo la vegetación en espera de sus presas a las que ataca en lugares abiertos (Miller 1959, Castro-Aguirre *et al.* 1999).

Los eleótridos son uno de los pocos grupos de organismos de ambientes dulceacuícolas en las Islas Galápagos. Dentro de la ictiofauna dulceacuícola del archipiélago, tres de las seis especies registradas en sus islas (Santa Cruz, San Cristóbal, Floreana, Isabella) son eleótridos (*Gobiomorus maculatus*, *Dormitator latifrons* y *Eleotris picta*); todas ellas de origen marino (Grove y Lavenberg 1997).

Gobiomorus maculatus es considerada una especie rara en el archipiélago de las Galápagos, sólo conocida por un individuo colectado justo frente a la Estación Científica de la Fundación Darwin en 1992, en la Isla Santa Cruz (Grove y Lavenberg 1997), en donde está reportada como nativa (Tirado-Sánchez *et al.* 2014).

Durante una expedición a la Isla San Cristóbal, archipiélago de las Galápagos, se colectaron dos especímenes de *Gobiomorus maculatus* en el estero ubicado al

lado de La Marina (coordenadas: 0°54'11.54" S, 89°36'45.58" O; colectores: Oscar Lasso Alcalá, Eloísa Torres Hernández y Salvador Romero Gallardo) en febrero de 2012 y tres ejemplares en la Mega Poza La Honda (coordenadas: 0°56'23.4"S, 89°29'26.7" O; colectores: Omar Domínguez Domínguez, Paola Torres Chávez, Carmen del Rocío Pedraza y Eloísa Torres Hernández) en febrero de 2014, en esta última, al menos cinco organismos más fueron observados (Figs. 1 y 2).

Las colectas se realizaron con la ayuda de una red tipo chinchorro (2 pulgadas de abertura de malla) y con una atarraya (2m de diámetro). Inmediatamente después de su captura los organismos fueron sacrificados con una sobredosis del anestésico Metanosulfonato de tricaina (MS-222). Una vez confirmada su muerte tras un periodo de al menos 10 minutos sin movimiento branquial, a cada ejemplar se le tomó una muestra de tejido (~3mm² de aleta pectoral) que fue fijado en alcohol al 95%, para posteriormente ser mantenido en ultracongelación. Los ejemplares fueron etiquetados individualmente, fijados en formalina al 4% y después transferidos a alcohol al 70% para su conservación. Los peces y los tejidos fueron depositados en la Colección de Peces (CPUM) y en la Colección de Tejidos (CTUM) de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, con los números de catálogo: 7260-CPUM (CTUM: 17568 y 17569) Estero al lado de La Marina y 3730-CPUM (CTUM: 25481, 25530 y 25531) Mega Poza La Honda.

Los organismos recolectados fueron identificados como *Gobiomorus maculatus* utilizando las claves propuestas por Bussing (1998), Castro-Aguirre *et al.* (1999) y Miller *et al.* (2005). En el cuadro 1 se encuentran los resultados de las mediciones merísticas y morfológicas realizadas a los especímenes. Un ejemplar colectado en Mega Poza La Honda se muestra en la figura 3.

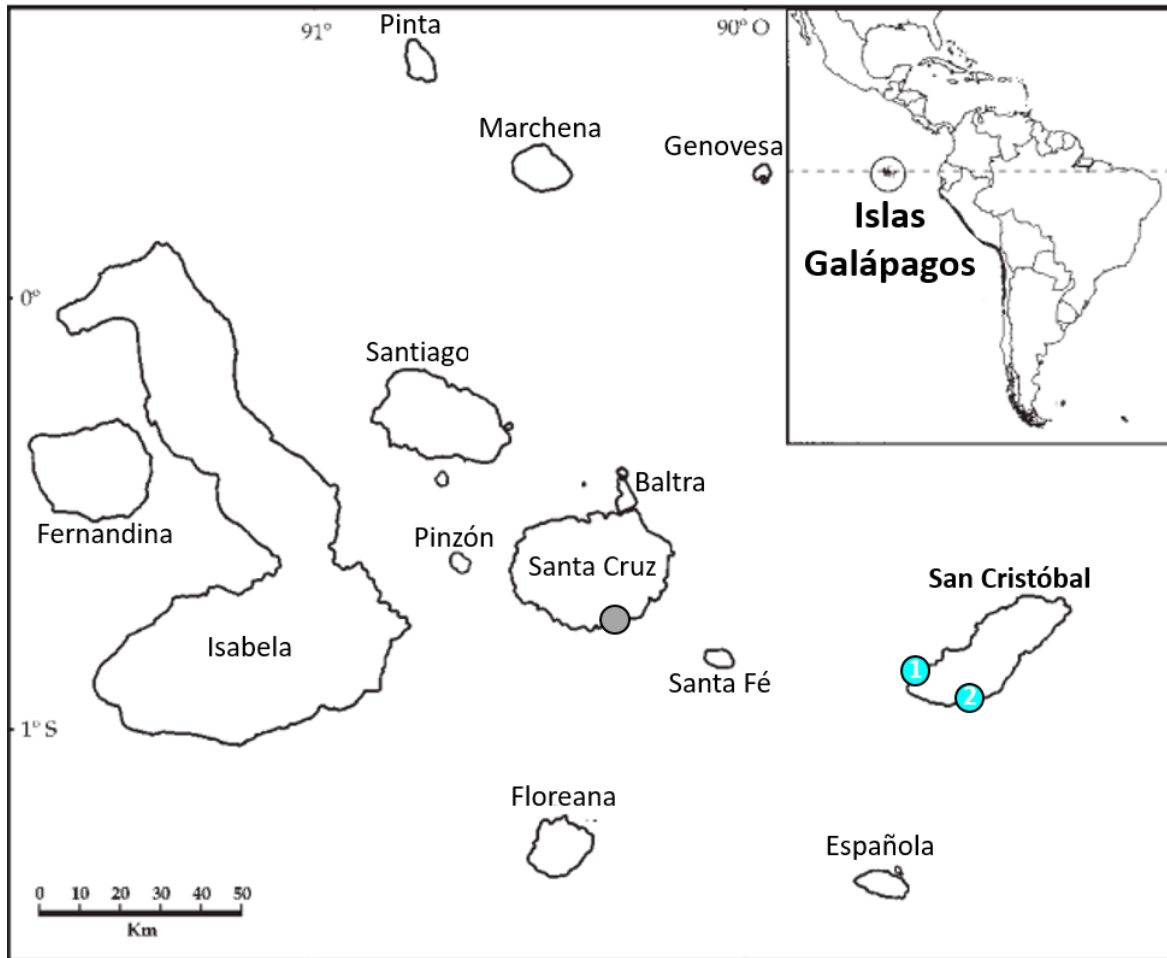


Figura 1. Localización geográfica de los puntos de colecta de *Gobiomorus maculatus* en la Isla San Cristóbal, en el archipiélago de las Galápagos. Los puntos azules indican las localidades de colecta del presente trabajo: 1) Estero al lado de la Marina y 2) Mega Poza La Honda. El punto gris indica lugar de colecta del individuo reportado en la Isla Santa Cruz en 1992, frente a la Estación Científica de la Fundación Darwin (Grove y Lavenberg 1997).



Figura 2. Mega Poza La Honda en la Isla San Cristóbal, en el archipiélado de las Galápagos. Localidad donde fueron colectados tres especímenes de *Gobiomorus maculatus*. Fotos por Omar Domínguez Domínguez y Carmen del Rocío Pedraza Marrón, Colección de Peces de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.

Cuadro 1. Medidas morfológicas y merísticas de los cinco especímenes de *Gobiomorus maculatus* de la Isla San Cristóbal, Archipiélago de las Galápagos.

Especie	Localidad	No. catálogo CPUM	No. Tejido CTUM	Espinas 1ª dorsal	Radio dorsal	Radio anal	Radio pectoral	Radio ventral	Radio caudal	Escamas longitudinales	Longitud total	Longitud estándar	Altura máxima	Longitud cefálica
<i>G. maculatus</i>	Estero al lado de la Marina	7260	17568	6	11	12	16	5	20	56	94	75	16	26
<i>G. maculatus</i>	Estero al lado de la Marina	7260	17569	6	11	12	16	5	22	56	85	68	14.5	123
<i>G. maculatus</i>	Mega Poza La Honda	3730	25481	6	11	12	16	5	20	56	210	175	41	58
<i>G. maculatus</i>	Mega Poza La Honda	3730	25530	6	11	12	16	5	20	56	244	197	49	64
<i>G. maculatus</i>	Mega Poza La Honda	3730	25531	6	11	12	16	5	22	56	170	142	31	47
<i>G. maculatus (continental)</i>	Maruata, Michoacán, México	4920	13249	6	10	10	15	6	22	54	88	70	12	23.5
<i>G. polylepis</i>	Maruata, Michoacán, México	4918	13720	6	10	9	16	5	16	73	71	58.5	10	16

Medidas morfológicas en milímetros. Números de espinas y radios de las respectivas aletas. De manera comparativa se incluyen en las dos últimas filas las medidas de un ejemplar de *G. maculatus* continental y de un ejemplar de *G. polylepis*, ambos de una localidad de la costa de Michoacán. México. CPUM: Colección de Peces de la Universidad Michoacana. CTUM: Colección de Teidos de la Universidad Michoacana.



Figura 3. Ejemplar de *Gobiomorus maculatus* de la Mega Poza La Honda, Isla San Cristóbal, Archipiélago de las Galápagos. Registro CPUM-3730 Colección de Peces de la Universidad Michoacana y CTUM-25481 Colección de Tejidos de la Universidad Michoacana. Especímen de 210mm de longitud estándar. Foto por Carmen del Rocío Pedraza Marrón. Colección de Peces de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México.

La presencia de la especie *Gobiomorus maculatus* a partir de la recolecta de un solo organismo en la Isla Santa Cruz no permitía establecer si la especie es residente del archipiélago. En general, varias de las especies reportadas o descritas en las Galápagos corresponden a capturas únicas, la mayoría de las veces de un único ejemplar, lo que evidencia la aparente rareza de ciertas especies, la falta de colectas, o la naturaleza efímera de algunas especies que llegan ocasionalmente a estas islas (McCosker 1987). Con la colecta de cinco organismos y la observación de otros cinco en la Isla San Cristóbal, no solo se aumenta el rango de distribución de la especie dentro del archipiélago, sino que se confirma la presencia de una población estable para esta isla.

La mayoría de las especies endémicas de Galápagos están más relacionadas con sus congéneres del Pacífico Oriental Tropical continental, que con algún ancestro del Pacífico Indo-occidental (McCosker *et al.* 1978). Si la presencia de *Gobiomorus maculatus* en la Isla San Cristóbal se dió de manera natural, ésta debió

haber sido por dispersión desde el continente. Esto no es difícil de imaginar dado el potencial de dispersión y la elevada tolerancia a la salinidad que presenta la especie, pudiendo llegar individuos (en etapa larvaria) al archipiélago arrastrados por las corrientes marinas, como la Corriente de Panamá, que acarrea aguas cálidas desde las costas pacíficas de Panamá hasta las Galápagos (Robinson 1987).

Se ha observado que la diversidad de especies en una isla oceánica aumenta en correlación con su superficie, su elevación, cantidad de zonas ecológicas y edad geológica (Lanteri 2001). En este sentido, San Cristóbal y Santa Cruz, las islas más antiguas del archipiélago, son las que presentan el mayor número de zonas ecológicas y también la mayor cantidad de especies en Galápagos. Por ejemplo, en San Cristóbal se encuentra la mayoría de las especies endémicas de insectos (Lanteri 2001). Es sabido que San Cristóbal ha sido la primera de las islas en ser colonizada desde el continente por la mayoría de los organismos que han alcanzado el archipiélago, siendo además la isla más próxima al continente (Grehan 2001, Lanteri 2001). Asimismo, San Cristóbal es la única isla del archipiélago que cuenta con un arroyo dulceacuícola permanente, en donde pueden darse las condiciones necesarias para el establecimiento de especies de agua dulce y salobre (Grove y Lavenberg 1997).

La poca frecuencia de reportes de *Gobiomorus maculatus* en el archipiélago de las Galápagos puede deberse a que es una especie restringida en las pocas zonas con aporte de agua dulce del archipiélago, siendo en su mayoría zonas de difícil acceso, además que debido a sus hábitos sedentarios y nocturnos ha pasado desapercibida en la mayoría de las expediciones científicas. Por lo que podría haber un número mayor de especies aún no detectadas dentro de la ictiofauna costera de Galápagos.

Agradecimientos

Este trabajo fue financiado por la Coordinación de la Investigación Científica de la Universidad Michoacana (2010, 2011), Programa PIFI-UMSNH 2012, Parque

Nacional Galápagos y CONACYT CB-240875-2014. SGQ agradece al CONACYT por la beca No. 216640 otorgada. Un especial agradecimiento a todas las personas que ayudaron en la recolecta de los organismos. Los muestreos se hicieron bajo el permiso PC-01-12 y 38/2014 PNG.

Referencias

1. Castro-Aguirre J.L, Schmitter-Soto J.J. y H.S. Espinoza P. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. CICIMAR-IPN. Limusa Noriega editores. México, D. F. 705 pp.
2. Bussing W. 1998. Peces de las aguas continentales de Costa Rica. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
3. Grehan J. R. 2001. Islas Galápagos: Biogeografía, Tectónica y Evolución en un Archipiélago Oceánico. En: Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos (Llorente-Bousquets J. y J. J. Morrone eds.). Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. Pp. 153-160.
4. Ginsburg I. 1953. Ten new American gobioid fishes in the United States National Museum, including additions to a revision of *Gobionellus*. Jour. Washington Acad. Sci., 43:18-26.
5. Grove y Lavenberg. 1997. Fishes of the Galapagos Islands. Stanford University Press.
6. Günther 1859. Catalogue of the fishes in the British Museum. Vol. 1:505.
7. Kullander S. O. 2003. Gobiidae (Gobies). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ Jr, editors. Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Brasil: EDIPUCRS. pp. 657-665.
8. Lacépède. 1800. Histoire Naturelle des Poissons. Vol. II, Paris, France. p. 599.
9. Lanteri A.A. 2001. Biogeografía de las Islas Galápagos: Principales aportes de los estudios filogenéticos. En: Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos (Llorente-Bousquets J. y J. J. Morrone eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. Pp. 141-151.

10. McCosker JE. 1987. The fishes of the Galápagos Islands. *Oceanus*. 30 (2):28–32.
11. McCosker J.E., L. R. Taylor Jr. y R. R. Warner. 1978. Ichthyological studies at Galapagos.
12. Miller R. R. 1959. Variation, distribution and relationships of the Mexican eleotrid fish *Gobiomorus polylepis*. *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan, USA*. No. 607:1-11.
13. Miller R. R., W. L. Minckley y S. M. Norris. 2005. *Freshwater Fishes of México*. The University of Chicago Press. 490 pp.
14. Myers G.S. 1949. Usage of anadromous, catadromous, and allied terms for migratory fishes. *Copeia*. 2: 89–97. doi: 10.2307/1438482.
15. Nelson J.S., T. C. Grande, y M. V. H. Wilson. 2016. *Fishes of the world*. 5th Edition. John Wiley and Sons. New Jersey.
16. Nordlie F. G. y D. C. Haney. 1993. Euryhaline adaptations in the fat sleeper *Dormitator maculatus*. *Journal of Fish Biology*. 43:433-439.
17. Robinson G.R. 1987. Negative effects of the 1982-83 El Niño on Galápagos marine life. *Oceanus*. 30 (2):42-48.
18. Smith W. E. y T. J. Kwak 2014. Otolith microchemistry of tropical diadromous fishes: Spatial and migratory dynamics. *Journal of Fish Biology* 84:4. Doi: 10.1111/jfb.12317.
19. Tirado-Sánchez N., McCosker J., Ruiz D., Chiriboga A. y Banks S. 2014. CDF Checklist of Galapagos Fish. *In*: Bungartz, F., Herrera, H., Jaramillo, P., Tirado, N., Jiménez-Uzcátegui, G., Ruiz, D., Guézou, A. & Ziemmeck, F. (eds.). *Charles Darwin Foundation Galapagos Species Checklists Darwin*. Charles Darwin Foundation. Puerto Ayora, Galapagos: <http://darwinfoundation.org/datazone/checklists/vertebrates/pisces/> Last updated 23 Jan 2014.
20. Winemiller K. O. y B. J. Ponwith. 1998. Comparative ecology of eleotrid fishes in Central American coastal streams. *Environmental Biology of fishes* 53:373-384. DOI: 10.1023/A:1007422821071

**CAPÍTULO 3. FILOGENIA MOLECULAR Y BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO
Gobiomorus LACÉPÈDE 1800 (TELEOSTEI: ELEOTRIDAE) EN AMÉRICA**



RESUMEN

Las especies de peces del género *Gobiomorus* (familia Eleotridae) presentan una distribución tropical y subtropical en las costas del continente Americano, habitan ambientes costeros dulceacuícolas y salobres. Son representantes de la ictiofauna anfídroma de la región Neotropical. El género consta de tres especies reconocidas, dos en la vertiente Pacífica: *G. polylepis*, con distribución disyunta en la costa de México y Costa Rica, co-distribuida con *G. maculatus*, la cual extiende su distribución desde el norte de México hasta Perú, incluyendo las Islas Galápagos y Cocos, y una especie en la vertiente Atlántica: *G. dormitor*, que se distribuye desde la península de Florida hasta Surinam en Sudamérica, incluyendo Las Antillas. *G. maculatus* y *G. dormitor* han sido consideradas especies geminadas transístmicas. La presente investigación surge debido a la carencia de trabajos a gran escala de los procesos y patrones que han moldeado la historia evolutiva de especies anfídromas, las cuales pueden soportar rangos amplios de salinidad y en teoría tendrían una elevada capacidad de dispersión entre sus poblaciones. El objetivo de la presente investigación fue analizar las relaciones filogenéticas del género *Gobiomorus*. Se realizaron reconstrucciones filogenéticas por los métodos de Máxima Verosimilitud e Inferencia Bayesiana, usando tres marcadores moleculares, citocromo b (mitocondrial), rodopsina y beta actina (nucleares). Los tres marcadores muestran las mismas relaciones, pero difieren en el valor de soporte. Se observa la formación de dos linajes principales. El primero está representado por dos clados hermanos en el Pacífico, que corresponden a *G. maculatus*: un clado agrupa las muestras recolectadas en las costas continentales y otro a los organismos procedentes de la Isla San Cristóbal, Galápagos. El segundo linaje está conformado por dos clados, uno reúne las muestras de las costas de Michoacán y Costa Rica, que corresponden a *G. polylepis*; y el otro clado agrupa a todas las muestras de la vertiente Atlántica que corresponden a *G. dormitor*. Este último clado está formado por dos grupos hermanos: Golfo de México y Caribe. Los resultados revelaron la existencia de linajes evolutivos independientes que superan al número de especies reconocidas para el género. Barreras geológicas, patrones de corrientes marinas, cambios climáticos, así como las características de anfídromía de las especies, tuvieron en cierta medida una influencia en la distribución geográfica de sus clados. Asimismo, se estimó que la divergencia entre los linajes geminados de *Gobiomorus* ocurrió hace 1.59 Ma (95% HPD: 0.7-3.2 Ma), por lo que el establecimiento tardío del Istmo de Panamá fue un evento vicariante determinante en la configuración de las relaciones filogenéticas del género.

INTRODUCCIÓN

Entender los factores y procesos que gobiernan la distribución geográfica de las especies en una región determinada ha sido tema de innumerables investigaciones desde tiempos remotos (Humboldt 1826, Lyell 1832). En este sentido, la biogeografía histórica trata de descifrar las relaciones entre la historia geofísica de la Tierra y la distribución geográfica de los organismos (Gaston 2000, Llorente *et al.* 2001). Es así que, se ha postulado que distribuciones geográficas concordantes entre linajes evolutivos independientes pueden ser indicativos de la influencia compartida de una historia geológica común (Bermingham y Avise 1986).

Las diferentes regiones geográficas del planeta han estado en constante evolución, y la configuración de los continentes no ha permanecido estática a través del tiempo geológico. Tal es el caso del continente americano, que ha sufrido una compleja historia geológica y climática a lo largo de su formación (O’Dea y Collins 2013). En donde el surgimiento del Istmo de Panamá, constituye un evento geológico significativo que sirvió de conexión entre los organismos terrestres de ambos hemisferios, pero a la vez formó una barrera separando la biota presente en las aguas oceánicas mesoamericanas (Leigh *et al.* 2013). La fecha de culminación del Istmo ha sido ampliamente discutida (ver Bacon *et al.* 2015, O’Dea *et al.* 2016), sin embargo, los estudios más recientes han concluido en que ocurrió hace 2.8 millones de años (Ma), (Coates *et al.* 2005, O’Dea *et al.* 2016).

El cierre de Centroamérica ocasionó múltiples alteraciones geográficas y ambientales, que llegaron incluso a afectar el clima global (Lessios 2008). Las características de las dos vertientes oceánicas de América se hicieron contrastantes (Bagley y Johnson 2014), ya que el establecimiento del Istmo de Panamá generó cambios en la salinidad, temperatura, productividad primaria de los océanos, así como en la cantidad y tipo de hábitat disponible para el establecimiento de los organismos presentes (Alva-Campbell *et al.* 2010, Bagley y Johnson 2014), además

de que afectó los patrones de corrientes marinas (Coates y Obando 1996, Lessios 2008, O'Dea *et al.* 2016). Lo cual ha propiciado eventos de cladogénesis y de extinción, así como de expansión o disminución en los rangos de distribución de diferentes taxa (Lessios 2008).

En este escenario alopátrico tuvo lugar el surgimiento de pares de especies geminadas transístmicas, taxa hermanos hipotéticamente separados por el evento geológico a partir de una sola especie ancestral, una en cada vertiente oceánica del continente (Jordan 1908, Vermeij 1993). Estas especies transístmicas proveen una oportunidad de evaluar factores generadores de diversidad biológica (Bermingham y Lessios 1993, Bermingham *et al.* 1997, Marko 2002). Aunque teóricamente se esperaría que todos los pares geminados hayan divergido de manera simultánea con el establecimiento del Istmo de Panamá, comparaciones moleculares no respaldan un único y simultáneo evento divergente para todos los taxa analizados: moluscos (Miura *et al.* 2000), equinodermos (Lessios 1981, Bermingham y Lessios 1993), crustáceos (Knowlton y Weigt 1998) y teleósteos (Bermingham *et al.* 1997, Tringali *et al.* 1999, Craig *et al.* 2004, McMahan *et al.* 2013, Galván-Quesada *et al.* 2016). Esto sugiere que las especies presentan respuestas diferenciales ante la compleja evolución geológica centroamericana y el subsecuente desarrollo de nuevos hábitats en ambas vertientes oceánicas, y que pueden deberse a las diferencias ecológicas o de historia de vida intrínsecas de cada especie (Lessios 2008, Bacon *et al.* 2015).

Los procesos históricos ocurridos en las diferentes regiones geográficas han podido moldear la distribución geográfica de los organismos, y a su vez influir en la historia evolutiva de las especies (González 2007). Sin embargo, se ha propuesto que no toda la fauna ha sido afectada de igual manera por los mismos eventos geológicos y climáticos de una región determinada (Bermingham y Martin 1998 y Perdices *et al.* 2005). Como consecuencia, los patrones evolutivos de las diferentes especies co-distribuidas pueden diferir de acuerdo a características particulares de historia de vida de cada especie (Bloom y Lovejoy 2014, Paz *et al.* 2015). Por este motivo, factores intrínsecos de las especies, tales como la duración de su etapa

larvaria, cuidado parental, comportamiento migratorio, entre otras, también pueden jugar un papel preponderante en la estructuración genética de sus poblaciones (Zardoya *et al.* 2004, Cook *et al.* 2009).

En la región Neotropical, los ecosistemas costeros albergan un elevado número de especies de peces, entre los que se encuentran las especies diádromas, que constituyen un componente importante de estos sistemas dada su relación intermedia con los ambientes continentales dulceacuícolas y marinos. Estos organismos presentan una alta tolerancia a los cambios de salinidad y realizan movimientos especializados regulares, estacionales u obligados, entre aguas dulces y saladas a lo largo de su ciclo de vida (McDowall 1988, McDowall 2001). Por ello, las especies diádromas podrían presentar una respuesta diferencial a los procesos geológicos y climáticos históricos comparada con la de aquellas especies estrictamente dulceacuícolas o marinas (McMahan *et al.* 2013, Galván-Quesada *et al.* 2016).

Estudios sobre las relaciones evolutivas de diferentes especies de peces dulceacuícolas en la región Neotropical han demostrado que mientras que algunas especies primarias (estrictamente dulceacuícolas) como los carácidos (Bermingham y Martin 1998 y Ornelas-García *et al.* 2008) y pimelódidos (Perdices *et al.* 2002) han sido incapaces de cruzar masas de agua saladas; otras especies secundarias (con cierta tolerancia a aguas salobres) como los cíclidos (Chakrabarty 2006), Cyprinodontiformes (Murphy y Collier 1996) y los synbranquidos (Perdices *et al.* 2005) pudieron dispersarse entre aguas epicontinentales a través de aguas marinas, lo que ha ocasionado grupos co-distribuidos con historias evolutivas diferentes. Por su parte, se esperaría que la elevada tolerancia fisiológica a diferencias de salinidad de las especies diádromas, les permitiera ocupar rangos extensos de distribución geográfica a lo largo de gradientes latitudinales amplios, con pocas barreras para su dispersión (McDowall 1999, Chubb *et al.* 1998). En consecuencia, el potencial de dispersión de las especies diádromas puede estar afectando sus patrones de distribución geográfica, y a la vez su variación y estructuración genética, propiciándo

con ello una disminución en la diferenciación genética de sus poblaciones (Shulman y Bermingham 1995, Chubb *et al.* 1998, Leathwick *et al.* 2008).

En este sentido, estudios recientes en especies diádromas de las familias Mugilidae (*Agonostomus monticola*) y Eleotridae (*Dormitator*) han identificado un elevado potencial de dispersión a través de los ambientes costeros en la zona de distribución de algunas especies. De esta forma, el agua marina no parece representar una barrera importante para la dispersión de las diferentes poblaciones, las cuales presentaron una homogeneidad genética (McMahan *et al.* 2013, Galván-Quesada *et al.* 2016). Así mismo, en estos estudios también se ha puesto en evidencia la importancia de eventos vicariantes en la configuración de la historia evolutiva de dichas especies diádromas, que han permitido diferenciaciones genéticas y la generación de diversidad críptica.

Las especies de peces del género *Gobiomorus* Lacépède 1800 (familia Eleotridae), presentan un tipo de diadromía, la anfidromía, en la cual los organismos suelen moverse entre agua dulce y marina durante todo su ciclo de vida sin implicaciones reproductivas (McDowall 1988, 2004, 2007). Estas especies habitan en los ecosistemas costeros de la región neotropical, en ambas vertientes oceánicas de América (Fig. 1), (Miller 1966, Myers 1966, Nelson *et al.* 2016). Ocupan ambientes costeros de dulceacuícolas a salobres en las partes bajas de ríos, arroyos, corrientes costeras pequeñas, marismas, bahías, estanques turbios y lagunas (Miller 1959, Miller *et al.* 2005).

De acuerdo a datos morfológicos, actualmente se reconocen tres especies dentro del género *Gobiomorus* (Bussing 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005, Froese y Pauly 2016, Eschmeyer *et al.* 2016). Dos de estas especies están presentes en la costa del Pacífico americano: *G. polylepis*, con distribución disyunta en la costa de México y Costa Rica, co-distribuida con *G. maculatus*, la cual extiende su distribución desde el Río Yaqui (Sonora) hasta Perú, incluyendo las Islas Galápagos y Cocos. La otra especie, *G. dormitor*, se distribuye

en la vertiente Atlántica, desde la península de Florida hasta Surinam, incluyendo Las Antillas. Dentro de estas especies, *G. maculatus* y *G. dormitor* constituirían lo que se ha llamado especies geminadas transístmicas (Jordan 1908, Follet 1960).

Son escasas las investigaciones llevadas a cabo sobre este grupo de peces. Por ejemplo, aunque el género cuenta con siete sinonimias y su clasificación taxonómica actual es incierta (Froese y Pauly 2016, Eschmeyer *et al.* 2016), este grupo ha sido poco estudiado desde una perspectiva sistemática (Akihito *et al.* 2000, Agorreta *et al.* 2013). Más aún, las relaciones filogenéticas de sus especies, así como la diversidad genética de sus poblaciones son aún desconocidas, a pesar de la importancia del estudio de la historia evolutiva de organismos diádromos en el entendimiento de la evolución de los ambientes costeros y su influencia en la distribución geográfica de las especies que ahí habitan (McMahan *et al.* 2013, Taillebois *et al.* 2013).

Por consiguiente, en el presente estudio se analizó la historia evolutiva de las especies del género *Gobiomorus*, con la finalidad de 1) conocer, en una escala espacial y temporal, los patrones de divergencia de los linajes del género a lo largo de su zona de distribución geográfica, 2) determinar los posibles factores que han moldeado la configuración de las relaciones filogenéticas y distribución del género, y 3) identificar la posible existencia de diversidad críptica y poner a prueba la hipótesis de la existencia de especies geminadas transístmicas dentro del género. Para lo cual se realizaron inferencias filogenéticas moleculares en las tres especies descritas de *Gobiomorus*, a través de tres marcadores (uno mitocondrial y dos nucleares), y se aplicó un análisis de reloj molecular para datar los eventos cladogenéticos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Se muestrearon un total de 56 localidades a lo largo de la zona de distribución del género *Gobiomorus* en las costas del Atlántico y del Pacífico en Mesoamérica, incluyendo las Islas Galápagos y la Española (Fig. 1, Cuadro 1). De acuerdo a la distribución, el muestreo incluye especímenes de las tres especies reconocidas para el género.

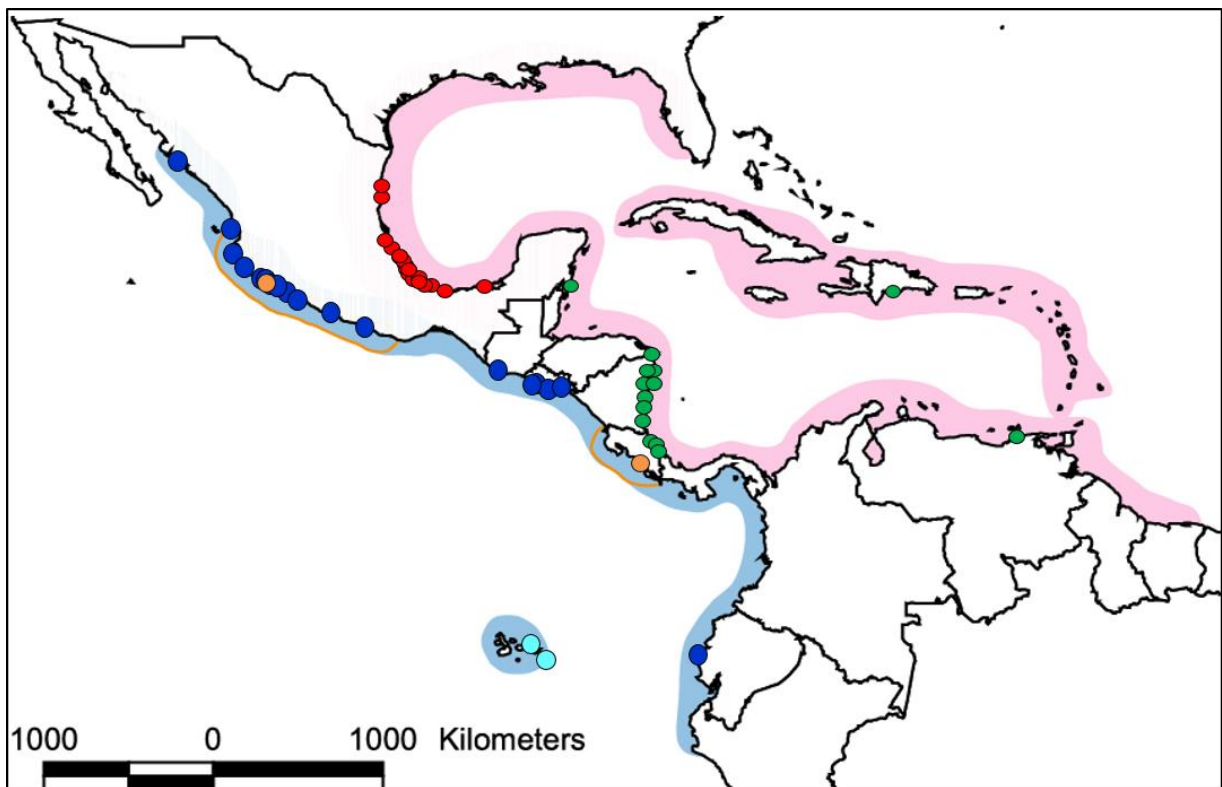


Figura 1. Distribución geográfica de las especies del género *Gobiomorus* y localidades de muestreo. Las áreas sombreadas representan las zonas de distribución: rosa, *G. dormitator* y azul, *G. maculatus*, líneas naranjas, *G. polylepis*. Los puntos indican las localidades de muestreo, los colores representan los clados encontrados en las reconstrucciones filogenéticas (Figs. 2 a 4), verde: Caribe, rojo: Golfo de México, azul marino: Pacífico A, naranja: Pacífico B y turquesa: Galápagos.

Cuadro 1. Localidades de colecta y muestras analizadas en la presente filogenia del género *Gobiomorus*.

Especie	Localidad	Clave Localidad	País	Vertiente	Cytb	Rho	β -actin	Clado
<i>G. maculatus</i>	Río Elota en Ceuta	SinMEX	México	Pacífico	3	0	0	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	San Pedro, río Mezquital	NayMEX	México	Pacífico	3	1	0	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Estero Ameca, Puerto Vallarta	Jal1MEX	México	Pacífico	1	2	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Estero Chamela	Jal2MEX	México	Pacífico	0	1	1	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	La Boquita, Manzanillo	ColMEX	México	Pacífico	0	2	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Boca de Apiza	Mich1MEX	México	Pacífico	0	2	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Cachán, Aquila	Mich2MEX	México	Pacífico	2	2	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Huahua, Aquila	Mich4MEX	México	Pacífico	0	1	1	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Estero Teolán	Mich5MEX	México	Pacífico	2	2	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Chuta, Lázaro Cárdenas	Mich6MEX	México	Pacífico	1	1	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Maruata	Mich8MEX	México	Pacífico	1	1	1	Pacífico A
<i>G. popylepis</i>					3	3	3	Pacífico B
<i>G. maculatus</i>	Barra de Pichi	Mich10MEX	México	Pacífico	0	7	5	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Las gatas, Zihuatanejo	Gro1MEX	México	Pacífico	1	2	1	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	La Vinata	Gro2MEX	México	Pacífico	1	1	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Las Lisas, Chiquimulilla	LisaGUA	Guatemala	Pacífico	2	6	7	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Estero Mizata	MizaSA	El Salvador	Pacífico	0	2	2	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Barra San Antonio Acajutla	AcajSA	El Salvador	Pacífico	0	2	3	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Estero Los Cóbanos	CobaSA	El Salvador	Pacífico	0	5	5	Pacífico A
<i>G. maculatus</i>	Barra Santiago Jujutla	JujuSA	El Salvador	Pacífico	0	0	1	Pacífico A
<i>G. polylepis</i>	Hatillo Viejo	HatiCR	Costa Rica	Pacífico	1	1	1	Pacífico B
<i>G. maculatus</i>	Estero al lado de la Marina, Isla San Cristóbal	Gal1EC	Ecuador	Pacífico	2	2	2	Galápagos
<i>G. maculatus</i>	Mega PozaLa Honda, Isla San Cristóbal	Gal2EC	Ecuador	Pacífico	2	3	3	Galápagos
<i>G. dormitor</i>	Río Frío, Tamaulipas	Tam1MEX	México	Atlántico	1	1	3	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Arroyo San Rafael, Tamaulipas	Tam2MEX	México	Atlántico	0	0	1	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Puente El Alazan, río Tuxpan	Ver1MEX	México	Atlántico	1	0	0	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Pantepec	Ver2MEX	México	Atlántico	3	2	2	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Llanos Río Pantepec	Ver3MEX	México	Atlántico	3	1	2	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Río Tuxpan	Ver4MEX	México	Atlántico	4	1	2	Golfo de México

Historia evolutiva de los géneros *Dormitator* y *Gobiomorus* (Pisces:Eleotridae)

<i>G. dormitor</i>	Río Hondo, Nautla	Ver5MEX	México	Atlántico	2	0	1	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Oxitempla, río Tuxpan	Ver6MEX	México	Atlántico	1	1	1	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Río Cazones	Ver7MEX	México	Atlántico	7	2	2	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Huanal, río Diamante	Ver8MEX	México	Atlántico	3	3	3	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Amajac, Pánuco	Ver9MEX	México	Atlántico	2	2	1	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	La Cortadura, Pánuco	Ver10MEX	México	Atlántico	1	0	0	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Puente Las Cañas, Tecolutla	Ver11MEX	México	Atlántico	2	1	0	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Río Chichicatzapa	Ver12MEX	México	Atlántico	4	1	1	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	La Palmilla Río Bobo	Ver13MEX	México	Atlántico	2	0	1	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Ribera del río Mizantla	Ver14MEX	México	Atlántico	3	1	0	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Río Atocpan Chachalcas	Ver15MEX	México	Atlántico	4	1	1	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	La Tinaja, río Atoyac	Ver16MEX	México	Atlántico	1	0	0	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Agua dulce, Coatzacoalcos	Ver17MEX	México	Atlántico	3	0	0	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Teapa, Grijalva-Usumacinta	TabMEX	México	Atlántico	1	0	0	Golfo de México
<i>G. dormitor</i>	Puente Ucum, río Hondo, Chetumal	QrooMEX	México	Atlántico	2	1	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Grande	GranNI	Nicaragua	Atlántico	0	1	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Camoapa	CamoNI	Nicaragua	Atlántico	2	2	2	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Tepenaguasapa	TepeNI	Nicaragua	Atlántico	2	0	2	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Mico	MicoNI	Nicaragua	Atlántico	1	1	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Pacora	PacoNI	Nicaragua	Atlántico	1	1	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Cárdenas	CardNI	Nicaragua	Atlántico	3	2	2	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Mena	MenaNI	Nicaragua	Atlántico	1	0	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Cañita	CaniNI	Nicaragua	Atlántico	1	0	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Estero Puerto Viejo	ViejCR	Costa Rica	Atlántico	0	0	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río cerca de Manzanillo	ManzCR	Costa Rica	Atlántico	2	2	2	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Río Bananitos	BanaCR	Costa Rica	Atlántico	2	2	2	Caribe
<i>G. dormitor</i>	Playa Colorada, Sucre	SucrVE	Venezuela	Atlántico	1	1	1	Caribe
<i>G. dormitor</i>	República Dominicana	RD	Rep. Dominicana	Atlántico	0	2	2	Caribe
<i>Eleotris senegalensis</i>	Camerún, sitio AT4758	CAM	Camerún	Atlántico	1	1	1	Grupo externo
<i>Dormitator cubanus</i>	La Fé, Isla de la Juventud	LaFeCU	Cuba	Atlántico	1	1	1	Grupo externo

Los ejemplares se capturaron con ayuda de una red tipo chinchorro (10m de largo y 2 pulgadas de abertura de malla), con una atarraya (2m de diámetro) o con pesca eléctrica. Inmediatamente después de su captura, se anestesiaron con Metanosulfonato de tricaina (MS-222) para reducir su posible estrés durante su posterior manipulación. A cada individuo se le tomó una muestra de tejido (aleta pectoral), la cual se preservó en etanol al 95% para su posterior resguardo a -80 ° C en la Colección de Tejidos (CTUM) del Laboratorio de Biología Acuática, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y en la Colección de Tejidos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN_DNA). Tras la toma de muestras de tejido se verificó la recuperación de la motilidad total de los ejemplares y se devolvieron al mismo lugar de muestro. Para su correcta identificación taxonómica en el laboratorio, algunos de los ejemplares fueron sacrificados con una sobredosis de MS-222. La muerte fue confirmada tras no observarse movimiento branquial durante al menos 10 minutos. Posteriormente los ejemplares fueron fijados con formol al 4% y conservados en etanol al 70%, todos los organismos fueron depositaron en la Colección de Peces (CPUM) del Laboratorio de Biología Acuática de la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo y en la Colección Ictiológica del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (MNCN_ICTIO). Adicionalmente, dadas sus relaciones evolutivas cercanas, muestras de *Dormitator latifrons*, *Eleotris senegalensis* (Cuadro 1) fueron incluidas en los análisis filogenéticos como grupo externo (Akihito *et al.* 2000, Thacker y Hardman 2005, Agorreta *et al.* 2013).

Secuenciación

Se realizó la extracción de ADN de cada muestra de tejido con el método estándar proteinasa K y fenol-cloroformo (Sambrook *et al.* 1989) o con el kit de extracción QUIAGEN DNeasy Tissue, siguiendo el protocolo del fabricante (Qiagen, Inc., Valencia, CA, USA).

Como marcador molecular mitocondrial se amplificó el gen citocromo b (*Cytb*, 1140 pb), a través del método de reacción en cadena de la polimerasa (PCR) y usando los primers GluDG (Palumbi *et al.* 1996) y H16460 (Perdices *et al.* 2002). Adicionalmente, una submuestra de especímenes fue secuenciada para los genes nucleares rodopsina (Rho, 832 pb) y beta actina (β -actin, 1011 pb); usando los primers RhF193 y RhR1039 (Chen *et al.* 2003) y BactFor y BactRev (Robalo *et al.* 2006), respectivamente.

Las reacciones de amplificación se llevaron a cabo en un volumen final de 25 μ l para cada muestra de ADN, que contenía: 10X reaction buffer, 0.5 μ M de cada primer, 0.2mM dNTP, 2mM de MgCl₂ y 1U de Taq ADN polimerasa (Invitrogen). Bajo el siguiente protocolo en termociclador: desnaturalización inicial a 94°C (2 minutos), seguido de ciclos de diferente tiempo y temperatura dependiendo de cada uno de los tres genes: *Cytb*, 35 ciclos de desnaturalización del ADN a 94°C (45 segundos), alineamiento de los primers a 46°C (60 segundos) y síntesis a 72°C (90 segundos); Rho, 5 ciclos de desnaturalización del ADN a 94°C (30 segundos), alineamiento de los primers a 50°C (45 segundos) y síntesis a 72°C (45 segundos), seguidos de 35 ciclos de desnaturalización del ADN a 94°C (30 segundos), alineamiento de los primers a 54°C (45 segundos) y síntesis a 72°C (45 segundos); y β -actin, 35 ciclos de desnaturalización del ADN a 94°C (30 segundos), alineamiento de los primers a 55°C (40 segundos) y síntesis a 72°C (90 segundos), con una extensión final a 72°C (5 minutos) en todos los casos.

Para la visualización de los productos de PCR se utilizaron geles de agarosa al 1.5% teñidos con sybr-safe. Después del proceso de electroforesis los geles se visualizaron en un transiluminador de luz UV y se analizaron con el software "Quantity One" (Sambrook y Russell 2001). Los productos de PCR fueron enviados para su secuenciación a: MACROGEN Inc. Sequencing Service (Korea y Holanda) o a High-Throughput Sequencing solutions de la Universidad de Washington. Todos los genes fueron secuenciados en ambas direcciones con los mismos primers usados en

las PCRs. Una vez obtenidos, los cromatogramas fueron examinados y editados visualmente con ayuda del programa BioEdit v7.2.5 (Hall 1999).

Análisis filogenéticos

Con las secuencias obtenidas se conformaron tres conjuntos de datos, uno para cada gen: *Cytb*, *Rho* y β -actin. Para cada uno se identificó el modelo evolutivo que mejor se ajustó a los datos, con el criterio de información Akaike (AIC) usando el programa jModeltest2 (Darriba *et al.* 2012). Una vez determinados los modelos evolutivos, estos fueron usados en los análisis subsecuentes.

Se realizaron reconstrucciones filogenéticas con cada uno de los conjuntos de datos a través de dos métodos de inferencia. Las reconstrucciones con el método de máxima verosimilitud (MV) se llevaron a cabo en el programa Mega v.6.0 (Tamura *et al.* 2013), en donde los soportes de los nodos fueron estimados con 1000 réplicas de bootstrap. Así mismo, se utilizó el método de inferencia Bayesiana (IB) en el programa Mr. Bayes v3.2.2 (Ronquist *et al.* 2012). Para la IB se corrieron dos búsquedas simultáneas con Cadenas de Markov Monte Carlo (MCMC) y con cuatro cadenas de 1×10^5 generaciones, muestreando árboles cada 1000 generaciones, y descartando el 25% de los árboles generados como burn-in en el programa TreeAnnotator v.1.8.3 (Rambaut y Drummond 2010). La convergencia entre las corridas fue evaluada a través de los valores de desviación estándar de las frecuencias en Mr Bayes v3.2.2 y usando el criterio del tamaño efectivo de la muestra (ESS por sus siglas en inglés Effective Sample Size) en Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.* 2014). El árbol fue visualizado en el programa FigTree v.1.4.2 (Rambaut *et al.* 2014).

Se calcularon también las distancias genéticas medias no corregidas (\bar{D}_p) y sus errores estándar (E.E.), con 1000 réplicas de bootstrap, entre y dentro de los linajes usando el programa Mega v.6.0 (Tamura *et al.* 2013), para cada uno de los genes.

Estimación de tiempos de divergencia

Con los datos mitocondriales se calculó el tiempo al ancestro común más reciente en millones de años (Ma) con sus intervalos de confianza (95% highest posterior density: HPD) para cada clado. Se usó un reloj molecular relajado con una distribución logarítmica normal en el paquete BEAST 1.8.0 (Drummond *et al.* 2012) y el modelo de especiación Birth-Death como prior (Drummond *et al.* 2006). Para calibrar el reloj molecular se usó la tasa de sustitución de 5.49×10^{-2} sustituciones/sitio/millón de años (S.D.= 2.94×10^{-2}), de acuerdo a lo estimado para *Cytb* del género *Dormitator* (Galván-Quesada *et al.* 2016), otro género de la familia Eleotridae cercanamente relacionado con *Gobiomorus*. Se llevaron a cabo dos análisis independientes corriendo las cadenas de Markov Monte Carlo por 5×10^7 generaciones, muestreando árboles cada 5000 generaciones. Se examinó el tamaño efectivo de muestra, así como la convergencia y estacionalidad de los diferentes parámetros en Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.* 2014). Las corridas fueron combinadas usando LogCombiner 1.8 con un burn-in del 10%. El árbol consenso final fue generado usando TreeAnnotator 1.8.3 (Rambaut y Drummond 2010) y visualizado FigTree v.1.4.2 (Rambaut *et al.* 2014).

RESULTADOS

Reconstrucción filogenética

Se secuenciaron 91 individuos de *Gobiomorus* del gen mitocondrial *Cytb*, 81 del gen *Rho* y 91 para el gen β -actin, procedentes de 56 localidades de muestreo en las vertientes americanas del Atlántico y del Pacífico, incluyendo las Islas Galápagos (Cuadro 1 y Fig. 1). En el cuadro 2 se presentan las características de los genes y los modelos evolutivos usados para cada uno.

Cuadro 2. Información sobre los genes estudiados y sus modelos evolutivos.

Gen	No. secuencias	Longitud (pb)	Sitios variables	Sitios parsimoniosamente informativos	Modelo evolutivo
Citocromo b (Cytb)	91	1140	453	331	TN93+I
Rodopsina (Rho)	81	870	47	42	HKY
Beta actina (β-actin)	91	1011	84	75	K2

Las relaciones filogenéticas encontradas para los tres genes son similares (Fig. 2-4). En primera instancia se observa la formación de dos linajes principales, con distancias genéticas de $\bar{D}p = 18.5\%$ (E.E.=1.1%) para *Cytb*, $\bar{D}p = 3.8\%$ (E.E.=0.6%) para *Rho* y $\bar{D}p = 4.9\%$ (E.E.=0.7%) para β -actin. El linaje I agrupa las muestras que corresponden a *G. maculatus* procedentes de localidades de colecta a todo lo largo del Pacífico. Este grupo se encuentra a la vez dividido en dos clados: el clado Galápagos, que agrupa las muestras recolectadas en la Isla San Cristóbal en el archipiélago de las Galápagos y el clado Pacífico A, que incluye muestras recolectadas en el Pacífico continental, en México (Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán y Guerrero), Guatemala y El Salvador; con una distancia genética entre ambos clados de $\bar{D}p = 2.1\%$ (E.E.=0.4%), $\bar{D}p = 1.1\%$ (E.E.=0.4%) y $\bar{D}p = 1.3\%$ (E.E.=0.3%) para *Cytb*, *Rho* y β -actin respectivamente (Cuadros 3 y 4). El segundo linaje incluye especímenes del Pacífico y del Atlántico, y se encuentra dividido en dos clados, diferenciados por una distancia genética de $\bar{D}p = 13.2\%$ (E.E.=1.0%), $\bar{D}p = 1.1\%$ (E.E.=0.4%) y $\bar{D}p = 1.6\%$ (E.E.=0.4%) para *Cytb*, *Rho* y β -actin respectivamente. El primer clado, Pacífico B, incluye a los individuos identificados como *G. polylepis*, recolectados en la costa pacífica de México (Michoacán) y de Costa Rica. El segundo clado, Atlántico, está representado por los especímenes identificados como *G. dormitor*, recolectados a lo largo de la costa atlántica. Este clado a la vez está dividido en dos grupos hermanos: Golfo de México (con las muestras de Tamaulipas, Veracruz y Tabasco) y Caribe (México (Quintana Roo), Nicaragua, Costa Rica, Venezuela y República Dominicana); diferenciados por una

distancia genética de $\bar{D}p = 11\%$ (E.E.=1.0%), $\bar{D}p = 0.1\%$ (E.E.=0.1%) y $\bar{D}p = 0.8\%$ (E.E.=0.3%) para *Cytb*, *Rho* y β -actin respectivamente.

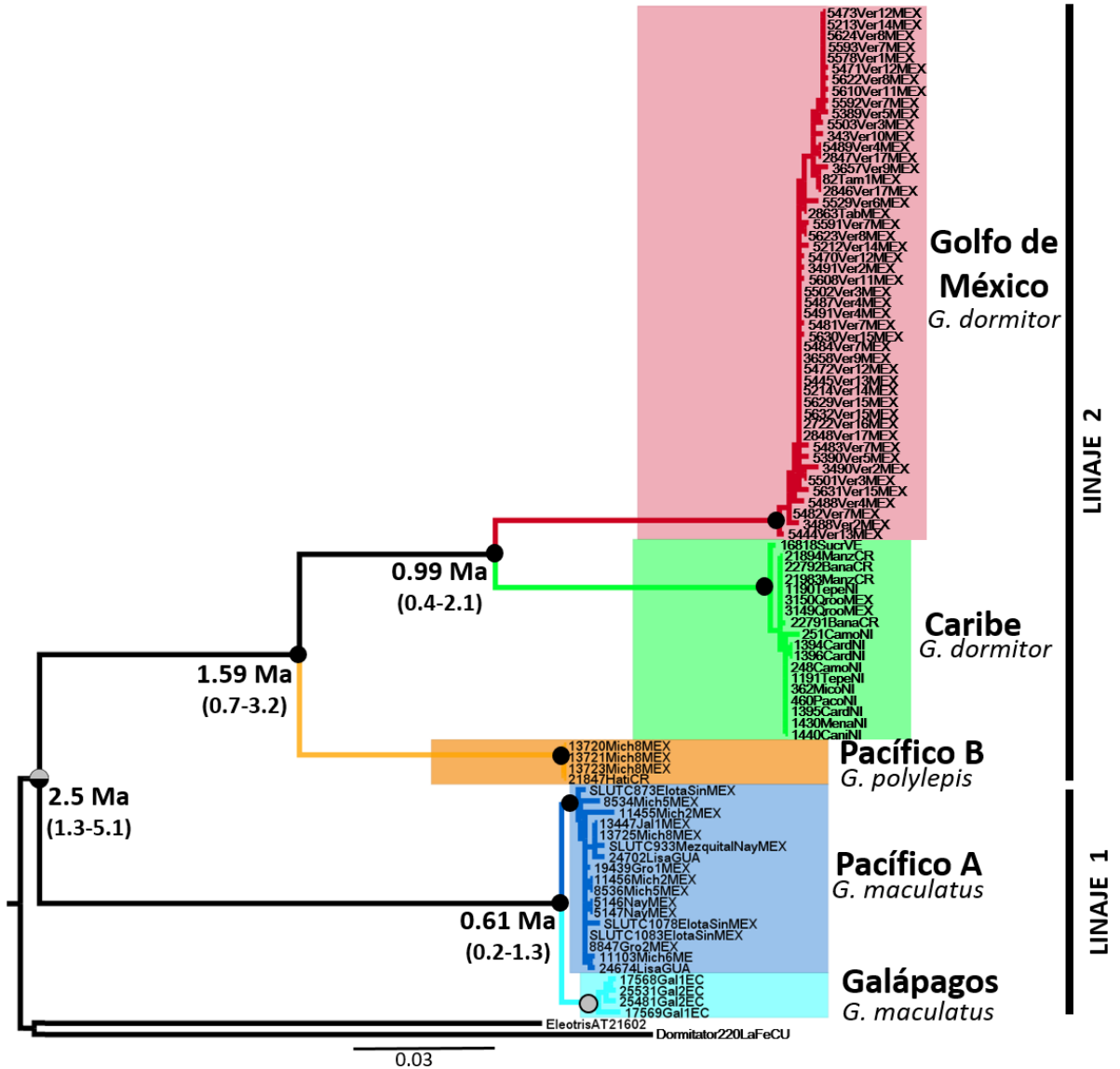


Figura 2. Reconstrucción filogenética de *Gobiomorus* basada en secuencias del gen *Cytb*. Los círculos en los nodos indican las probabilidades posteriores (Pp) del análisis Bayesiano (IB) en la mitad superior y los valores de bootstrap (Bs) del análisis de máxima verosimilitud (MV) en la mitad inferior. Color negro: Pp \geq 0.99, Bs \geq 90%, color gris: Pp \geq 0.90, Bs \geq 65%, y color blanco: Pp $<$ 0.90, Bs $<$ 65%. En los nodos las dataciones en millones de años (Ma). Colores de los grupos se corresponden con sus localidades de procedencia en el mapa de la figura 1.

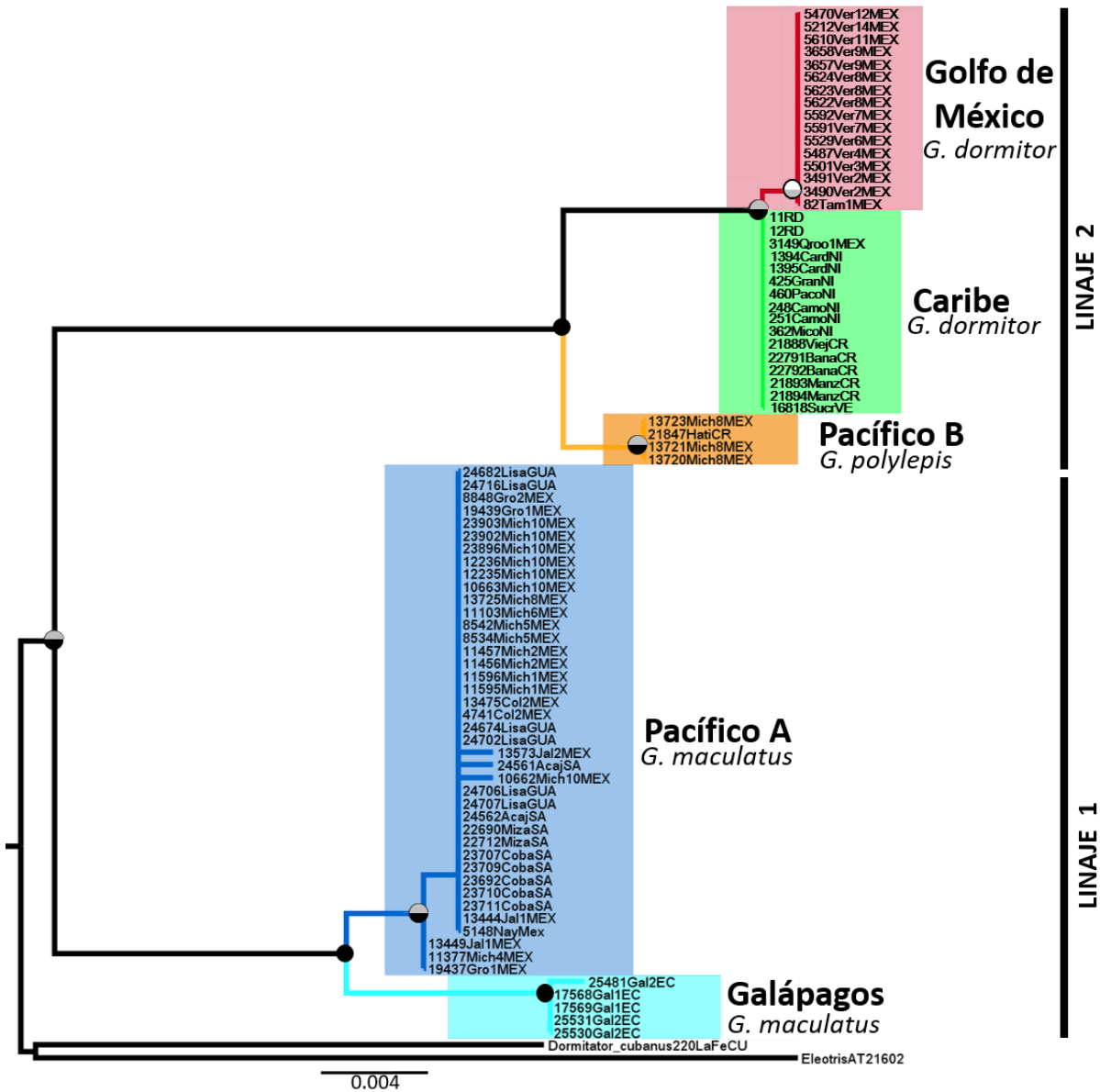


Figura 3. Reconstrucción filogenética de *Gobiomorus*, basada en el gen rodopsina. Los círculos en los nodos indican las probabilidades posteriores (Pp) del análisis Bayesiano (IB) en la mitad superior y los valores de bootstrap (Bs) del análisis de máxima verosimilitud (MV) en la mitad inferior.

Color negro: Pp \geq 0.99, Bs \geq 90%, color gris: Pp \geq 0.90, Bs \geq 65%, y color blanco: Pp $<$ 0.90, Bs $<$ 65%. Los colores de los clados se corresponden con sus localidades de procedencia en el mapa de la figura 1.

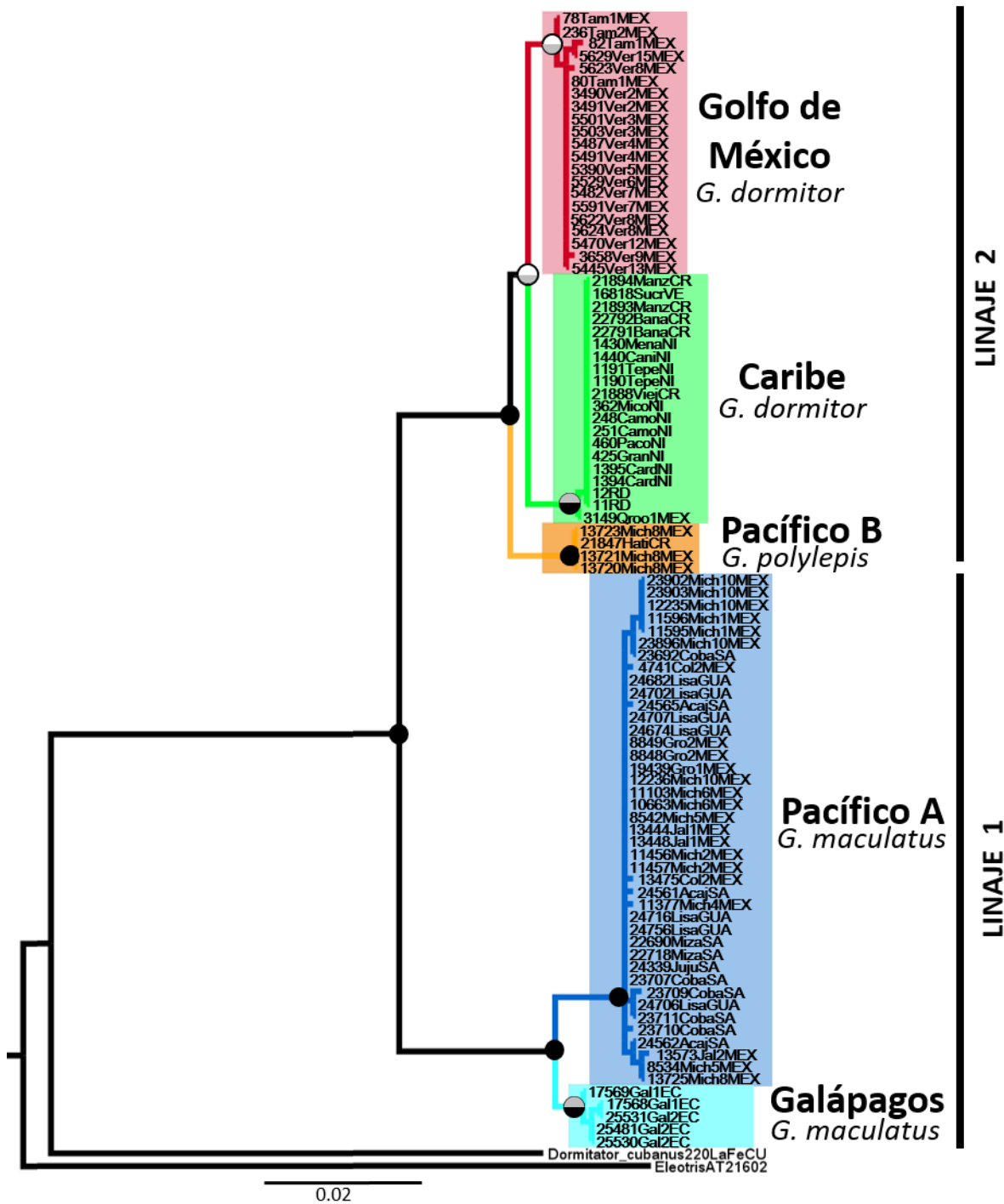


Figura 4. Reconstrucción filogenética de *Gobiomorus*, basada en el gen Beta actina. Los círculos en los nodos indican las probabilidades posteriores (Pp) del análisis Bayesiano (IB) en la mitad superior y los valores de bootstrap (Bs) del análisis de máxima verosimilitud (MV) en la mitad inferior.

Color negro: Pp \geq 0.99, Bs \geq 90%, color gris: Pp \geq 0.90, Bs \geq 65%, y color blanco: Pp $<$ 0.90, Bs $<$ 65%. Los colores de los grupos se corresponden con sus localidades de procedencia en el mapa de la figura 1.

Cuadro 3. Distancias genéticas entre y dentro de los clados obtenidos en la reconstrucción filogenética de *Gobiomorus* con el gen *Cytb*

	Caribe	Golfo de México	Pacífico A	Pacífico B	Galápagos
Caribe	0.1 (0.1)				
Golfo de México	11 (1.0)	0.5 (0.1)			
Pacífico A	19.4 (1.2)	18.1 (1.1)	0.4 (0.1)		
Pacífico B	12.3 (1.2)	13.5 (1.1)	17.1 (1.1)	0.0 (0.0)	
Galápagos	20.2 (1.2)	18.7 (1.1)	2.1 (0.3)	18 (1.1)	0.6 (0.2)

Distancias genéticas ($\bar{D}p$) en porcentajes y sus errores estándar entre paréntesis (E.E.) entre clados, y en la diagonal distancia genética dentro de cada clado.

Cuadro 4. Distancias genéticas entre los clados obtenidos en la reconstrucción filogenética de *Gobiomorus* con los genes nucleares

	Caribe	Golfo de México	Pacífico A	Pacífico B	Galápagos
Caribe		0.8 (0.3)	4.9 (0.7)	1.8 (0.4)	4.2 (0.7)
Golfo de México	0.1 (0.1)		5.0 (0.7)	1.5 (0.4)	4.4 (0.7)
Pacífico A	3.7 (0.6)	3.9 (0.6)		5.0 (0.7)	1.3 (0.3)
Pacífico B	1.0 (0.3)	1.1 (0.4)	3.5 (0.6)		4.5 (0.7)
Galápagos	3.9 (0.7)	4.0 (0.6)	1.1 (0.3)	3.6 (0.7)	

Distancias genéticas ($\bar{D}p$) en porcentajes y sus errores estándar entre paréntesis (E.E.) entre clados para Rodopsina (debajo de la diagonal) y para Beta actina (sobre la diagonal).

Datación molecular

Los resultados del análisis del reloj molecular indican una datación estimada de 2.5 Ma (95% HPD: 1.3-5.1 Ma) entre los dos linajes principales: 1) Pacífico A + Galápagos y 2) Pacífico B y Caribe + Golfo. Mientras que para los clados Pacífico B *versus* Caribe + Golfo fue calculada en 1.59 Ma (95% HPD: 0.7-3.2 Ma), que marca la separación de los linajes de *Gobiomorus* en las dos vertientes oceánicas americanas. Por su parte, los grupos del Caribe y del Golfo de México presentan un tiempo de divergencia de 0.99 Ma (95% HPD: 0.4-2.1 Ma). Y finalmente el evento cladogenético más reciente registrado fue la separación de los clados Pacífico A y Galápagos, con una datación de 0.61 Ma (95% HPD: 0.2-1.3 Ma).

DISCUSIÓN

De manera general, los patrones de distribución genética de las especies de *Gobiomorus* aquí reportados presentaron cierta relación con factores geográficos históricos ocurridos en su zona de distribución. Los cuales, han generado eventos vicariantes que aislaron a las poblaciones de estos peces en las diferentes cuencas costeras en las que habitan dentro del Atlántico. Asimismo, factores oceanográficos y el elevado potencial de dispersión de las especies les ha permitido ocupar amplios rangos de distribución, tal como ocurre a lo largo de toda la costa continental pacífica.

Los resultados de las reconstrucciones filogenéticas obtenidas muestran la formación de varios grupos genéticamente diferenciados, soportados por ambos métodos de inferencia filogenética. De manera general, en las costas pacíficas las poblaciones de las especies continentales muestran una falta de estructuración geográfica a lo largo de toda esta vertiente. Sin embargo, dentro del Pacífico, las poblaciones de las Islas Galápagos muestran una diferenciación genética con

respecto a las del continente. Mientras que las poblaciones del Atlántico revelan una marcada estructuración geográfica, con la formación de dos clados hermanos. Las estructuras genéticas contrastantes presentadas por ambos géneros de eleótridos, *Dormitator* y *Gobiomorus*, entre las dos vertientes oceánicas son indicativas de la influencia de los factores biogeográficos en la historia evolutiva de los taxa habitantes de ambientes costeros de la región neotropical (Muss *et al.* 2001, McMahan *et al.* 2013, Galván-Quesada *et al.* 2016), y se detallan a continuación.

1) Separación de los dos linajes principales

El primer evento cladogenético registrado en la inferencia filogenética de *Gobiomorus*, corresponde a la separación de los dos linajes principales, que segrega por un lado a los clados **Pacífico A** y **Galápagos** (Linaje 1), y por otro a los clados **Pacífico B**, **Caribe** y **Golfo de México** (Linaje 2). Ambos linajes presentan una elevada distancia genética, tanto mitocondrial, $\bar{D}p = 18.5\%$ (E.E. 1.1%), como nuclear, $\bar{D}p = 3.8\%$ (E.E. 0.6%) y $\bar{D}p = 4.9\%$ (E.E. 0.7%), para Rho y β actin respectivamente. El tiempo al ancestro común más reciente entre ellos fue estimado en 2.5 Ma (95% HPD: 1.3-5.1 Ma), a finales del periodo Plioceno (5.3-2.58 Ma) y principios del Pleistoceno (2.58-0.0117 Ma).

La datación de la separación de los dos linajes principales de *Gobiomorus* (2.5 Ma) coincide con el establecimiento de las glaciaciones, cuyo inicio se ha estimado que ocurrió hace aproximadamente ~2.6 Ma (O'Dea *et al.* 2016). Estos periodos se han caracterizado por la segregación de poblaciones de diferentes taxa de la región (Bowen y Avise 1990), ocasionada por las fluctuaciones en el nivel del mar asociadas con los periodos glaciares durante los pasados 2 Ma. Por lo que, durante los máximos glaciares, cuando el nivel del mar fue reducido, algunas zonas de la región pudieron servir de refugios para poblaciones estuarinas, antes ampliamente distribuidas. Estos cambios en el nivel del mar se han considerado como generadores de eventos de especiación (Reid *et al.* 2010), lo que pudo ser más marcado en los ambientes costeros de manglares, dado que son altamente sensibles

a este tipo de variaciones, siendo ampliamente reducidos durante los periodos de regresión (Woodfoffe y Grindrod 1991, Sun *et al.* 2000). Asimismo, durante este periodo las características oceanográficas de las dos vertientes oceánicas sufrieron cambios significativos (O'Dea *et al.* 2007) que pudieron favorecer el distanciamiento de los dos linajes principales de *Gobiomorus*, ya que generaron modificaciones en los ambientes costeros, que pudieron ser la causa del comienzo de la diferenciación de *Gobiomorus* en el Pacífico (*G. maculatus*). Del mismo modo, varios taxa marinos tropicales han divergido dentro de la misma vertiente oceánica, favorecidos por los cambios ambientales y oceanográficos ocurridos antes del cierre final del Istmo de Panamá (Jackson y O'Dea 2013).

2) Diferenciación dentro del Linaje 1 (*Gobiomorus maculatus*)

Dentro de la vertiente pacífica, en el linaje 1 se muestra la formación de dos clados hermanos: **Pacífico A** y **Galápagos**, que corresponden a la especie *Gobiomorus maculatus*. Los ejemplares del clado **Pacífico A** presentan una distribución desde el norte de México hasta Costa Rica, mientras que el clado **Galápagos** está conformado por los especímenes de la Isla San Cristóbal de dicho archipiélago.

Ambos clados corresponden a la distribución reportada para *G. maculatus*, sin embargo, existe una distancia genética entre ellos de $\bar{D}p = 2.1\%$ con el marcador mitocondrial, valor ligeramente por encima del estimado para diferenciar entre especies hermanas de vertebrados: $\bar{D}p = 2\%$, para el gen citocromo b (Avice 2000). Los genes nucleares también reflejan la diferenciación de los clados **Pacífico A** y **Galápagos**, con distancias genéticas de $\bar{D}p = 1.1\%$ y $\bar{D}p = 1.3\%$ con Rho y β actin, respectivamente.

Se estimó que la divergencia entre **Pacífico A** y **Galápagos** ocurrió hace aproximadamente 0.61 Ma (95% HPD:0.2-1.3 Ma), durante el Pleistoceno. Periodo

caracterizado por los cambios oceanográficos y climáticos antes descritos (Lessios 2008), factores que han tenido efectos significativos en la paleobiogeografía marina (Cronin y Dowsett 1996). Por ejemplo, la elevación del nivel del mar ocurrida hace ~0.63 Ma durante un periodo interglacial (Bagley y Johnson 2014), fecha en la cual ocurrió una transgresión que permitió cierta estabilidad en las condiciones ambientales (O'Dea *et al.* 2016).

Pacífico A

El clado **Pacífico A** muestra una falta de estructuración geográfica con una homogeneidad genética en sus poblaciones, extendida desde el norte de México hasta Costa Rica. Lo cual indica que existe dispersión de los individuos a lo largo de toda la costa Pacífica. Lo que puede estar favorecido por las características de historia de vida de *Gobiomorus*, dado que su estrategia anfídroma le confiere potencial de dispersión a larga distancia durante sus etapas larvarias y tolerancia a la salinidad del agua marina, facilitando incluso la dispersión de individuos en su etapa adulta (Ancieta y Landa 1977, Castro-Aguirre *et al.* 1999). La homogeneidad genética de *G. maculatus* en el Pacífico continental denota la ausencia de barreras que impidan el flujo génico entre las poblaciones del clado **Pacífico A** (Bermingham y Martin 1998). En donde el patrón de corrientes costeras que fluyen a lo largo de la zona de distribución pudo haber contribuido a que sus poblaciones se encuentren conectadas genéticamente (Muss *et al.* 2001, Kessler 2006, Freitas *et al.* 2014).

Algunas especies de peces dulceacuícolas primarios también han mostrado cierta homogeneidad genética en el Pacífico, aunque a una escala geográfica muy reducida (ej. en la zona de Panamá) (Smith y Bermingham 2005, Reeves y Bermingham 2006, Picq *et al.* 2014). Asimismo, la especie *Ophioblennius steindachneri* Jordan y Evermann 1898 (familia Blenniidae) que ocupa un rango amplio de distribución, tal como *Gobiomorus maculatus*, el cual abarca la totalidad del Pacífico Oriental Tropical, ha presentado bajos o incluso nulos niveles de diferenciación poblacional a lo largo de toda esta costa, en donde la continuidad de

hábitat y la inestabilidad oceanográfica han permitido un flujo genético en esta especie de hábitats marinos someros (Muss *et al.* 2001). Del mismo modo que *Gobiomorus*, otras especies diádromas han mostrado una homogeneidad genética a gran escala en las costas pacíficas. Tal es el caso de *Agonostomus monticola* (Bancroft 1834), que presenta homogeneidad genética en poblaciones que van desde el norte de México hasta Panamá (McMahan *et al.* 2013), así como la especie anfídroma *Dormitator latifrons* desde el norte de México hasta Ecuador (Galván-Quesada *et al.* 2016); patrón que se ha atribuido al elevado potencial de dispersión de estas especies y a la falta de barreras en la costa continental del Pacífico que aislen sus poblaciones.

Galápagos

Las islas oceánicas, como las Galápagos, constituyen sistemas únicos que permiten el estudio de procesos de dispersión y colonización de nuevos ambientes, así como de distintos modelos de especiación (Lanteri 2001). Debido a su origen volcánico, estas islas nunca han estado en contacto directo con América continental y se ha asumido que la mayoría de sus especies proviene de colonizaciones desde el exterior, favorecidas por factores oceanográficos (Grehan 2001). Por lo que los colonizadores debieron haber cruzado una barrera oceánica desde sus áreas de origen en América, ya que la evidencia de las placas tectónicas excluye alguna dispersión mediada por factores geológicos (Grehan 2001). La mayoría de las especies marinas endémicas de Galápagos están más estrechamente relacionadas con sus congéneres del Pacífico Oriental Tropical continental, que con algún ancestro del Pacífico Indo-occidental (McCosker *et al.* 1978).

La colonización de las Islas Galápagos ha sido posible gracias a la influencia de las diferentes corrientes marinas que confluyen hacia el archipiélago (Robinson 1987, McCosker 1987), ya que estos factores oceanográficos se han considerado como los medios principales de transporte de los organismos que llegan a las islas (Grove y Lavenberg 1997). Por ejemplo, se ha registrado que la Corriente de Humboldt ha acarreado troncos y gran cantidad de materia vegetal depositada por

los ríos que desembocan en las costas pacíficas continentales de Sudamérica, siendo el medio de dispersión asumido para varias especies de vertebrados y artrópodos que han llegado así transportados en un periodo calculado de dos semanas desde las costas de Ecuador (Lanteri 2001). Sin embargo, esta corriente acarrea aguas frías, lo que puede impedir que las especies tropicales, como *Gobiomorus maculatus*, sean transportadas por este medio.

En contraste, la Corriente de Panamá, es un flujo que acarrea aguas cálidas desde las costas del Pacífico continental de la Bahía de Panamá hasta el archipiélago. Estas aguas son superficiales, bajas en salinidad y nutrientes. La intensidad de esta corriente varía durante el año y ocasiona la temporada más húmeda y cálida en Galápagos durante los meses de enero a marzo, con chubascos tropicales ocasionales (Robinson 1987). Por lo que la dispersión de *Gobiomorus* hacia Galápagos pudo darse a través de esta corriente oceánica, mediante la cual pudo ser transportada desde las costas continentales del centro de América.

Asímismo, la presencia de la especie en estas islas se vió favorecida por su tolerancia a la salinidad. De esta manera, *Gobiomorus* pudo colonizar las Galápagos, llegando en primera instancia a San Cristóbal, que es la isla más cercana al continente (Grehan 2001, Lanteri 2001) y en la que fueron colectados los ejemplares aquí analizados. En donde pudo establecerse en tiempos recientes (0.61 Ma), después de que los constantes cambios ambientales ocurridos en el Pleistoceno (2.58 - 0.0117 Ma) se estabilizaron y permitieron la formación de hábitats adecuados para su establecimiento. Por ejemplo, el aumento en el nivel del mar hace ~0.63 Ma (Bagley y Johnson 2014, O’Dea *et al.* 2016), después de un periodo glacial pudo favorecer la dispersión de *Gobiomorus* desde el continente hasta el archipiélago. Así mismo, una vez que cesaron las fluctuaciones del nivel del mar durante este periodo interglacial y que se establecieron los patrones de corrientes marinas, tras la restricción del paso de aguas marinas desde el Pacífico hacia el Atlántico por el cierre del Istmo de Panamá, los nuevos patrones de vientos transportaron mayor cantidad de humedad hacia el Pacífico (Lunt *et al.* 2008), generando condiciones

más húmedas en Galápagos, de reciente formación (Johnson y Raven 1973), favoreciendo finalmente la formación de zonas de agua dulce en el archipiélago, particularmente en San Cristóbal (Robinson 1987). Las extremas variaciones climáticas durante los ciclos glaciares e interglaciares del Pleistoceno han influenciado en gran medida la evolución de la biota de las Galápagos, provocando cambios en el ambiente, extinciones de especies, así como favoreciendo la especiación de los taxones que han podido adaptarse a las condiciones ambientales (Lanteri 2001). Se ha postulado que el potencial de dispersión de la biota de las Galápagos puede ser correlacionado con las restricciones de la sobrevivencia ecológica en una región insular reducida y geológicamente inestable (Grehan 2001), por lo cual la disponibilidad de hábitat adecuado para el establecimiento de los diferentes taxa es un factor determinante en el éxito de las colonizaciones hacia estas islas.

Dada la variación en la periodicidad que han sufrido los patrones de corrientes en la zona, el evento de dispersión de *Gobiomorus* hacia las Islas Galápagos pudo ser un fenómeno estocástico (Robinson 1987). En donde una vez establecidas sus poblaciones, estas pudieron diferenciarse de su ancestro continental gracias al aislamiento geográfico del archipiélago, el cual se encuentra separado del continente por una barrera oceánica de aproximadamente 1000 Km (Grove y Lavenberg 1997). Lo que limitó el flujo génico y permitió que la deriva génica y las adaptaciones locales generaran diversidad genética, con respecto a las poblaciones continentales. Se ha planteado que las especies endémicas de Galápagos han permanecido ahí “atrapadas”, después de un evento excepcional que les permitió colonizar tales islas tan distantes (Bernardi *et al.* 2014), tal puede ser el caso de *Gobiomorus*.

La diversidad de especies en una isla oceánica depende de su superficie, su elevación, la disponibilidad de hábitats, su nivel de aislamiento y su edad geológica (Grove y Lavenberg 1997, Lanteri 2001). En este sentido, el mayor número de zonas ecológicas y también la mayor cantidad de especies se encuentran en San Cristóbal

y Santa Cruz, estas dos islas son a la vez las más antiguas del archipiélago (Lanteri 2001).

La presencia de peces de agua dulce en las Islas Galápagos es reducida, sólo se encuentran seis especies (tres de ellas son eleótridos), todas de origen marino y no estrictamente dulceacuícolas (Grove y Lavenberg 1997). Lo cual se ha explicado tanto por la escasez de hábitats dulceacuícolas dentro de las islas, como por el deficiente potencial de dispersión intrínseco de estas especies a través de aguas marinas. La única isla del archipiélago en donde existe un arroyo de agua dulce permanente es San Cristóbal; sin embargo, *Gobiomorus maculatus* no se había registrado antes en esta isla, solo en Santa Cruz (Grove y Lavenberg 1997, Tirado-Sánchez *et al.* 2014).

Se sabe que Galápagos alberga un número considerable de especies endémicas de peces costeros (17%), las cuales se encuentran generalmente bien diferenciadas de sus grupos hermanos continentales (McCosker 1987). Y aunque son escasos los estudios filogenéticos sobre la ictiofauna de las Galápagos (Bernardi *et al.* 2014), los resultados aquí reportados podrían respaldar la diferenciación de las Islas Galápagos como una provincia biogeográfica independiente dentro del Pacífico Oriental Tropical (Hastings 2000), sin embargo, esto debe ser tomado con cautela debido a la falta de muestras de la parte continental del sur de América.

3) Separación de Pacífico *versus* Atlántico

Dentro del Linaje 2, se muestra la formación de dos clados bien diferenciados, uno en la vertiente pacífica (**Pacífico B**) y otro en la vertiente atlántica (**Golfo de México + Caribe**). Esta diferenciación transísmica fue recuperada tanto con la información mitocondrial ($\bar{D}p = 13.2\%$) como por la nuclear ($\bar{D}p = 1.1\%$ y $\bar{D}p = 1.6\%$, Rho y β actin, respectivamente), indicando una interrupción del flujo génico entre los linajes de ambas vertientes. El tiempo de divergencia estimado de esta separación fue de 1.59 Ma (95% HPD: 0.7-3.2 Ma), cuyos intervalos se encuentran entre el Plioceno tardío (3.6 – 2.58 Ma) y el Pleistoceno temprano (2.58 – 0.781 Ma). Los

intervalos de tiempo estimados para *Gobiomorus* (de 0.7 a 3.2 Ma) recaen dentro del periodo en el que se ha datado que ocurrió el cierre del puente centroamericano (2.8 Ma; Coates *et al.* 2005, O'Dea *et al.* 2016).

Estos resultados soportan la hipótesis de que ambos linajes geminados (**Pacífico B** y **Golfo de México + Caribe**), detuvieron su flujo génico con el surgimiento de la barrera vicariante, para después divergir de manera independiente en cada vertiente. En donde cada linaje estuvo expuesto a distintos ambientes, en los cuales los procesos ocurridos tras el cierre del Istmo generaron fluctuaciones en el nivel del mar, cambios en la salinidad, en la temperatura y en los patrones de corrientes (Muss *et al.* 2001, Lessios 2008, Bacon *et al.* 2015).

Existen especies geminadas transístmicas en las que sus tiempos de divergencia genética concuerdan con el surgimiento de la barrera geográfica centroamericana en el Plioceno tardío, hace 2.8 Ma (Coates *et al.* 2005, O'Dea *et al.* 2016). Entre estos pares de especies transístmicas, organismos marinos de hábitats someros como los equinodermos del género *Mellita* son los que han presentado las edades de divergencia más recientes, 3.21 Ma (95% HPD: 2.51 – 3.91 Ma, Coppard *et al.* 2013). En otro ejemplo, los peces de preferencias costeras del conjunto de *Dermatolepis*, mostraron una especiación atribuida a la aparición de la barrera centroamericana (~3 Ma, Craig *et al.* 2004). Asimismo, dentro de los moluscos costeros del género *Cerithidea*, se estimó un tiempo de divergencia de 3.1 – 2.8 Ma entre *C. pliculosa* y *C. californica*, y de 3.7 Ma entre *C. lutosum* y *C. stercusmuscarum* (Miura *et al.* 2010).

Sin embargo, la datación aquí estimada de 1.59 Ma para *Gobiomorus* es aún más reciente; y concuerda con lo reportado para los linajes geminados de los peces anfídromos del género *Dormitator* de la misma familia Eleotridae, en donde se ha identificado un tiempo de divergencia genética de 1.5 Ma mediante el gen *Cytb* (Galván-Quesada *et al.* 2016). Lo cual coincide con la identificación de un decremento significativo en las tasas de migración de organismos marinos entre

ambas vertientes, estimado hace aproximadamente 2 Ma (1.03-4.35 Ma, Bacon *et al.* 2015). Lo que sugiere que el flujo genético entre ambos océanos en estas especies de eleótridos existió hasta las últimas etapas de la formación del Istmo de Panamá en el Pleistoceno, y confirma que las especies de hábitats costeros, habitantes de manglares o estuarinos, exhiben divergencias menores comparados con las especies que ocupan hábitats más profundos, dado que fueron probablemente los últimos en ser separados con la aparición de la barrera centroamericana (Knowlton y Weigt 1998, Muss *et al.* 2001, Hurt *et al.* 2009). Permitiendo de este modo, que las especies habitantes de estos ambientes, tales como *Gobiomorus*, mantuvieran cierto flujo génico hasta las etapas finales del evento geológico, representando los últimos eventos de conectividad entre los dos océanos (Cerón-Souza *et al.* 2015, Galván-Quesada *et al.* 2016).

Pacífico B (*Gobiomorus polylepis*)

El clado **Pacífico B** está conformado por los organismos identificados como *Gobiomorus polylepis*, procedentes de las costas mexicanas de Colima, Jalisco y Michoacán, así como de las de Costa Rica, en donde presentan una distribución disyunta. Miller (1959) ha señalado que esta distribución disyunta podría estar indicando que el hábitat es una limitante para el establecimiento de los migrantes en áreas intermedias, pero también podría ser indicativo de falta de muestreos en zonas intermedias.

Es probable que *Gobiomorus polylepis* se haya establecido en el Pacífico, en la etapa final de la formación del Istmo de Panamá. Esta hipótesis es congruente con lo establecido por Miller (1959), quien identificó una mayor relación entre *G. polylepis* y *G. dormitor* (la especie del Atlántico), que con respecto a la otra especie del Pacífico, *G. maculatus*. El autor sostiene que a partir de *G. dormitor* se derivó la especie *G. polylepis*, y que esta pasó a la vertiente pacífica a través de un paso marítimo que se extendía a través del Istmo de Tehuantepec desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno medio (postulado por Mayr 1946). Sin embargo, la existencia de este paso marino es incierta (Durham *et al.* 1955). Aunque hasta el momento no se

ha relacionado algún evento geológico puntual con el patrón de divergencia de los clados dentro del Pacífico de *Gobiomorus*, la inferencia filogenética mitocondrial aquí reportada es evidencia de una relación más estrecha de *G. polylepis* con su congénere del Atlántico (Figs. 2-4).

Una vez en la vertiente pacífica, *Gobiomorus polylepis* se estableció en simpatría con los individuos de *G. maculatus* (Pacífico A), distribuidos ampliamente en las costas del Pacífico. La distribución compartida de algunas poblaciones pudo ser posible por la diferencia en el tipo de hábitat que usualmente ocupan ambas especies (Miller 1959). Aunque ambas son habitantes de ambientes costeros, *G. polylepis* muestra predilección por las corrientes de moderadas a rápidas, cercanas a zonas rocosas, y de agua dulce, raramente salobre; en lugar de ambientes arenosos o turbios y de aguas más quietas y cubiertas de vegetación que ocupa tanto *G. maculatus* como *G. dormitor* (en el Atlántico), ambas comúnmente encontradas en aguas salobres, e incluso *G. dormitor* ha sido registrada en aguas marinas (Miller 1959, Castro-Aguirre *et al.* 1999). En *G. polylepis*, el desarrollo de escamas más pequeñas y un cuerpo más robusto y con mayor peso (comparado con *G. dormitor*) pueden ser adaptaciones que le permitieron su desarrollo en ambientes con corrientes más rápidas, ocupando un nicho ecológico diferenciado (Miller 1959).

Diferenciación dentro del Atlántico (*Gobiomorus dormitor*): Golfo de México y Caribe

En la vertiente atlántica se recuperan dos clados hermanos, Golfo de México y Caribe. Los cuales presentan una fuerte correspondencia geográfica, con distancias genéticas elevadas para el gen mitocondrial: $\bar{D}p = 11\%$, así como para los genes nucleares: $\bar{D}p = 0.1\%$ y $\bar{D}p = 0.8\%$, Rho y β actin, respectivamente. Ambos clados divergieron de su ancestro común más reciente hace aproximadamente 0.99 Ma (95% HPD:0.4-2.1 Ma), evento ocurrido durante el Pleistoceno (2.58 – 0.0117 Ma). Resultados que sugieren un aislamiento histórico de ambos clados y de la existencia de barreras que han impedido la dispersión entre las cuencas del Atlántico. Este patrón es de esperarse dado el mayor aislamiento histórico que ha sufrido el Caribe,

comparado con el Pacífico (Bermingham y Martin 1998, Muss *et al.* 2001, Picq *et al.* 2014, Smith y Bermingham 2005).

De manera consistente, y con un rango de distribución similar a las especies de *Gobiomorus*, la especie diádroma *Agonostomus monticola* presenta una diferenciación entre sus poblaciones del Atlántico (McMahan *et al.* 2013). En donde el Caribe y el Golfo de México también se recuperan como linajes independientes, con una distancia genética de $\bar{D}p = 8.2\%$ (*Cytb*). Sin embargo, ambos clados no son grupos hermanos entre sí y presentan un tiempo de divergencia previo al aquí reportado (~20 Ma). Del mismo modo, las poblaciones de *Dormitator* dentro de la vertiente atlántica se encuentran estructuradas geográficamente en dos clados hermanos que corresponden también a las cuencas del Golfo de México y del Caribe, con una distancia genética de $\bar{D}p = 4.8\%$ y con un tiempo de divergencia calculado hace aproximadamente 0.8 Ma (*Cytb*; Galván-Quesada *et al.* 2016). En estos estudios se han identificado factores abióticos vicariantes, tanto geológicos como oceanográficos, que han propiciado la diferenciación de los dos clados en el Atlántico.

De este modo, la estructuración geográfica de los clados de *Gobiomorus* dentro del Atlántico puede ser el resultado de una combinación de factores que han actuado como barreras para la dispersión. Tales como la discontinuidad del hábitat y la serie de cambios oceanográficos ocurridos en el Pleistoceno como consecuencia del establecimiento del Istmo de Panamá (Lessios 2008, Saarma *et al.* 2010). Estos cambios incluyen variaciones en el nivel del mar, salinidad, temperatura y patrones de corrientes oceánicas (Schmidt 2007, Leigh *et al.* 2013). Tal es el caso de la Corriente de Lazo, flujo que une la corriente de Yucatán (que fluye hacia el Golfo de México a través del canal de Yucatán) con la Corriente de Florida (la cual sale del Golfo de México por el estrecho de Florida); para después conformar la Corriente del Golfo, que es la más caudalosa del océano Atlántico norte (Coats 1992). La Corriente de Lazo juega un papel importante como barrera entre el Golfo de México y el Caribe (McMahan *et al.* 2013, Galván-Quesada *et al.* 2016) y puede haber causado el

aislamiento de las poblaciones de *Gobiomorus* en el Golfo de México. Aunado a que las corrientes a lo largo del Golfo de México son débiles, dando baja probabilidad de dispersión a los organismos hacia afuera de esta zona durante etapas larvianas marinas.

Adicionalmente, la Península de Yucatán por su parte pudo impedir la dispersión de los organismos (McMahan *et al.* 2013), una vez que emergió completamente en el Plioceno (5.3- 1.75 Ma), tras haber estado casi completamente sumergida (López 1975, Miller *et al.* 2005). Lo que, aunado a la falta de sistemas fluviales superficiales en esta región (Miller *et al.* 2005) y por ende a una baja disponibilidad de hábitat para peces dulceacuicolas, la Península por sí misma pudo constituir una barrera para la dispersión de los organismos costeros entre las cuencas del Golfo de México y las del Caribe (McMahan *et al.* 2013, Galván-Quesada *et al.* 2016).

Eventos climáticos recientes también han tenido una marcada influencia en la distribución de taxa dentro del Atlántico (Avise 1992, Avise 2000). Por ejemplo, durante los ciclos glaciares del Pleistoceno, el nivel del mar era más bajo que en la actualidad, lo que mantenía a los organismos en un grado de aislamiento mayor que el actual (Bowen y Avise 1990). De manera simultánea con la datación aquí estimada para la divergencia de los clados Golfo de México vs. Caribe de *Gobiomorus*, se ha registrado que hace ~0.9 Ma ocurrió un decremento significativo en el nivel del mar (~70 m; O’Dea *et al.* 2016). En este escenario, el Golfo de México representó un refugio para poblaciones de especies estuarinas, lo que pudo ocasionar su diferenciación genética (Bowen y Avise 1990).

Del mismo modo, la divergencia observada en *Gobiomorus* entre los clados del Atlántico es consistente con la delimitación del Golfo de México y el Caribe como regiones biogeográficas independientes dentro del Gran Caribe, clasificación realizada con base en la distribución de peces costeros (Robertson y Cramer 2014). Además de ser coincidente con la diferenciación genética de las poblaciones del Golfo de México reportada en varios taxa marinos de preferencias costeras y de

arrecife (Bowen y Avise 1990, Palumbi 1994, Avise 2000, Muss et al. 2001, Soltis et al. 2006).

Esta separación entre las cuencas del Golfo de México y el Caribe no la presentan varias especies marinas, las cuales cuentan con capacidades de dispersión mayores (Bowen y Avise 1990, Soltis et al. 2006). De donde se deduce que los escenarios vicariantes por sí solos no explican esta diferenciación entre el Golfo de México y el Caribe. Por lo que los patrones filogenéticos exhibidos por *Gobiomorus* y por las mencionadas especies diádromas, parecen más bien ser el resultado de una interacción entre una historia paleo-climática compartida y las características de historia de vida propias de cada especie (Bowen y Avise 1990, Avise 2000, Soltis et al. 2006).

4) Implicaciones taxonómicas

El género *Gobiomorus* fue establecido por Lacépède en 1800, quien lo llamó así por su gran parecido con los peces de la familia Gobiidae y describió la especie *G. dormitor* después de haberla identificado a través de una figura y un manuscrito realizados por Charles Plumier, en donde se reporta que es un pez dulceacuícola de la América Meridional, en La Martinica. Fue denominada *dormitor* por su poca vivacidad y por la poca frecuencia de sus movimientos (Lacépède 1800). De forma independiente, Bloch (1801) reconoce a la especie a partir de los mismos diseños de Plumier y la describe con el nombre de *Platycephalus dormitor*. Posteriormente, Cuvier (1816) realiza una revisión del género *Eleotris* y describe la especie *Eleotris dormitatrix*, sobre la base de los mismos peces reconocidos por Lacépède (1800) y por Bloch (1801), caracterizados por la separación de sus aletas pélvicas, y la reporta con una distribución en las colonias francesas en América.

Por su parte, Valenciennes (1837) describe a la especie en cuestión como *Philypnus dormitator* de acuerdo a la presencia de dientes en las mandíbulas

(además de la separación de las aletas pélvicas), con base en especímenes de La Martinica y Puerto Rico (señala su presencia también en Santo Domingo), (Fig. 5).

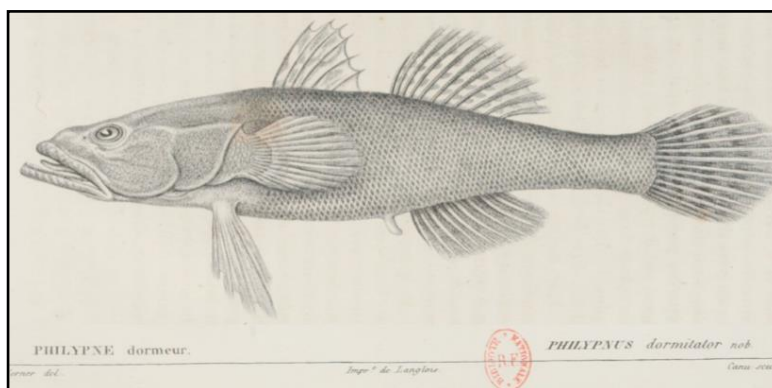


Figura 5. *Philypnus dormitator*, tomado de Valenciennes (1837).

Posteriormente, Girard (1859) describe la especie *Alvarius lateralis*, a partir de un ejemplar procedente del Río Bravo (Texas), con características que son consistentes con los peces de la especie en cuestión. Por su parte, Gill (1860) respalda el nombre propuesto por Valenciennes (1837) y reporta su presencia en el Río Bravo de México y en la isla de Trinidad. En seguida, una nueva especie, *Eleotris longiceps* es descrita por Günther (1864), con la localidad tipo en el Lago Nicaragua, a partir de un ejemplar de ocho pulgadas de longitud, al que distingue de las demás especies de *Eleotris* por una cabeza más larga. Posteriormente, *Philypnus dormitator* es mantenida por varios autores: Jordan y Gilbert (1882) con una distribución desde Texas hacia el sur de la costa atlántica, Jordan y Evermann (1898) con un rango de distribución más extenso que incluye Las Antillas y las costas atlánticas de Centroamérica, México y Surinam (describen especímenes de Cuba), y Meek (1904) distribuida en América tropical desde Tamaulipas y Sonora hasta Panamá, en ambas vertientes oceánicas.

Después de las mencionadas sinonimias, actualmente se reconoce a *Gobiomorus dormitor* Lacépède, 1800 como la única especie del género en la vertiente atlántica de América, la cual presenta una amplia distribución desde la península de Florida hasta Surinam, incluyendo Las Antillas (Bussing 1998, Castro-

Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005, Froese y Pauly 2016, Eschmeyer *et al.* 2016).

En cuanto a la vertiente del Pacífico, Günther (1859) describió a estos peces con el nombre científico de *Lembus maculatus*, con localidad tipo en los Andes de Ecuador, caracterizado por la presencia de mandíbulas armadas con una banda de dientes viliformes, con banda vomeriana estrecha en forma angular y hueso palatino liso. Posteriormente se describe la especie *Philypnus lateralis* (Gill 1860), que se distingue de su congénere principalmente por sus proporciones corporales, por una banda de dientes vomerianos más pequeña y por diferencias en la coloración corporal, con distribución en Cabo San Lucas en Baja California Sur, México. Enseguida, Günther (1891) incluyó a *Lembus maculatus* en el género *Eleotris*, como *Eleotris lembus* y diferencia a esta especie de *Eleotris dormitatrix* por tener una morfología más robusta y escamas más grandes en la nuca. Señala también que el género *Lembus* es idéntico al *Philypnus* de Valenciennes. Según Günther (1891), realizó el cambio de género porque *Lembus maculatus* y *Sciaena maculata* Bloch, 1792 se referían al mismo género. Finalmente se ha reconocido el nombre de *Gobiomorus maculatus* (Günther 1859) para designar a los peces del género que se distribuyen en la vertiente pacífica de América, con distribución a lo largo de toda la costa desde Sonora hasta Perú (Bussing 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005, Froese y Pauly 2016, Eschmeyer *et al.* 2016).

El género permanece sin estudiarse durante casi un siglo, hasta que se describe una nueva especie, *Gobiomorus polylepis* Ginsburg, 1953, con localidad tipo en Colima, México. La especie *G. polylepis* se diferencia de las otras dos especies del género por el número de escamas longitudinales, así como por el número de radios en las aletas anal y pectoral. Se reporta que *G. polylepis* presenta más similitudes con *G. dormitor* que con *G. maculatus*, con la que comparte parte de su rango de distribución en la vertiente Pacífica. Al autor le parece extraño que a pesar de las marcadas diferencias de *G. polylepis* con sus congéneres, y de su talla grande (~300mm) no haya sido identificado antes.

Más tarde, Miller (1959) realiza una revisión de *G. polylepis* y amplía su rango de distribución en las costas del Pacífico (Nayarit, Jalisco, Colima, Guerrero y Oaxaca). El autor realiza una comparación de las tres especies de *Gobiomorus* a través de varios caracteres merísticos (Fig. 6) y encuentra similitudes entre *G. polylepis* y *G. dormitor*, pero no con *G. maculatus*, la especie con la que habita en simpatría. En general las características compartidas residen en la coloración corporal y en caracteres merísticos tales como el número de escamas longitudinales y los radios de las aletas (pectoral, anal y caudal); aunque *G. polylepis* presenta escamas más pequeñas y un cuerpo más robusto que *G. dormitor*.

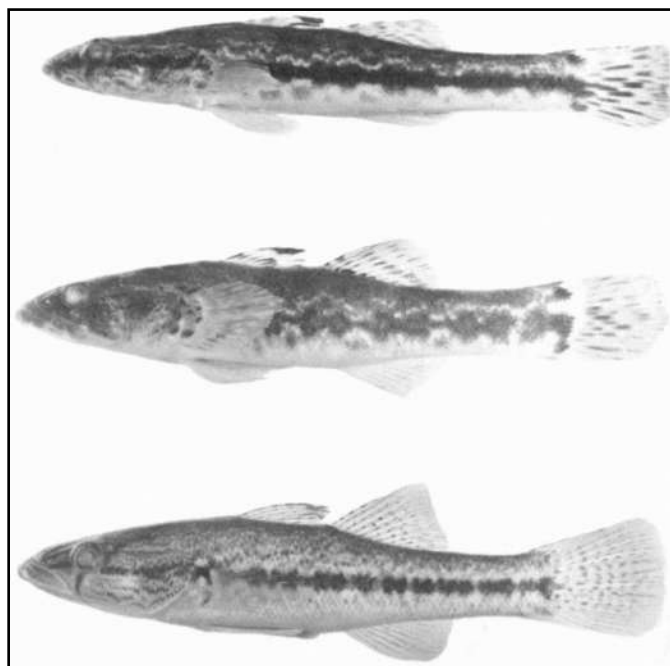


Figura 6. Juveniles de las tres especies de *Gobiomorus* colectadas en México. Arriba: *G. dormitor* de Veracruz. En medio: *G. polylepis* de Río Armería en Colima. Abajo: *G. maculatus* de Nayarit (Miller 1959).

Gobiomorus polylepis Ginsburg 1953 actualmente es una especie válida y se sabe que su distribución está restringida a las aguas costeras de México y Costa Rica (Bussing 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005, Froese y Pauly 2016, Eschmeyer *et al.* 2016). En el presente trabajo, se confirma su presencia solo en México y Costa Rica, sin haberse reportado en el resto de localidades de muestreo en las costas continentales del Pacífico.

Los resultados aquí reportados, con información molecular tanto mitocondrial como nuclear, dan respaldo a las especies ya descritas dentro del género *Gobiomorus* y actualmente válidas. Tal es el caso de la existencia de las dos especies reportadas en simpatría en las costas continentales del Pacífico: *G. maculatus* y *G. polylepis*, las cuales se encuentran diferenciadas del linaje del Atlántico. Sin embargo, estos resultados también revelan la existencia de linajes genéticos adicionales a los identificados anteriormente con información morfológica.

Los niveles de diferenciación genética (>2% *Cytb*) entre los linajes identificados en las filogenias aquí reportadas sugieren la presencia de especies no reconocidas (Grant y Bowen 1998, John y Avise 1998). Por lo que estos datos indican que el arreglo taxonómico actual puede no reflejar las relaciones evolutivas dentro del género *Gobiomorus*.

La identificación de potenciales especies crípticas dentro de *Gobiomorus*, aunque es un hallazgo nuevo, era de esperarse dada la incertidumbre taxonómica alrededor de sus especies con varias sinonimias reportadas (Bussing 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005, Froese y Pauly 2016, Eschmeyer *et al.* 2016) y el amplio rango de distribución del género (Miller *et al.* 2005).

En la vertiente del Pacífico se ha reportado que la especie *G. maculatus* además de estar presente a lo largo de toda la costa continental del Pacífico Oriental Tropical, también se distribuye en las Islas Galápagos. No obstante, los ejemplares del archipiélago aquí analizados conforman un clado independiente, bien diferenciado de las poblaciones continentales ($\bar{D}p = 2.1\%$ *Cytb*, $\bar{D}p = 1.1\%$ *Rho* y $\bar{D}p = 1.3\%$ β actin). Indicando, hasta el momento la presencia de una entidad específica distinta a lo existente en las costas continentales del Pacífico, que no se había reportado antes en la literatura.

Del mismo modo, aunque actualmente se maneja la presencia de una sola especie del género en toda su zona de distribución dentro del Atlántico, *G. dormitor*, los resultados de la presente investigación develan una diversidad críptica dentro de esta vertiente, ubicando al menos dos linajes evolutivos bien diferenciados, uno en el Golfo de México y otro en el Caribe, lo que sugiere la posible existencia de al menos una especie más en esta vertiente atlántica. Por lo tanto, es evidente la necesidad de una revisión taxonómica dentro de las especies de *Gobiomorus*, que permita renombrar o describir las posibles especies aquí identificadas.

CONCLUSIONES

Este estudio es el primero en abordar la historia evolutiva de las especies dentro del género *Gobiomorus* a través de sus relaciones filogenéticas moleculares, relacionando información geológica, oceanográfica y climática histórica de su zona de distribución con características particulares de historia de vida de sus especies. Lo que ha permitido proponer hipótesis espacio-temporales para entender la separación entre los linajes encontrados y sus patrones de distribución geográfica, así como dilucidar los eventos biogeográficos ocurridos en Mesoamérica relacionados con la historia evolutiva de las especies.

Los resultados de las reconstrucciones filogenéticas con información mitocondrial y nuclear muestran la formación de cinco clados genéticamente diferenciados dentro de *Gobiomorus*. La estructura genética de estos clados manifiesta cierta relación con el territorio geográfico y es en gran medida congruente con eventos geológicos vicariantes ocurridos en su zona de distribución. Tales como las últimas etapas de la formación del Istmo de Panamá hasta su establecimiento, así como la serie de cambios ambientales ocurridos como consecuencia del cierre del paso marino Centroamericano. Asimismo, aunado a las características anfídromas de las especies, la disponibilidad de hábitats adecuados y los patrones de las corrientes marinas han jugado un papel importante en la formación de los diferentes linajes. Lo cual, ha permitido en algunos casos el aislamiento de las

poblaciones, limitando el flujo de genes y favoreciendo la diferenciación genética (Atlántico); y por otro la dispersión a grandes distancias de las poblaciones (Pacífico continental), manteniendo una homogeneidad genética.

A pesar de la capacidad de dispersión de las especies anfídomas de *Gobiomorus*, esta característica no siempre fue determinante en la estructuración de sus linajes; en su lugar, procesos geográficos vicariantes parecen tener un efecto importante. Como por ejemplo la separación de los linajes geminados del Pacífico y del Atlántico tras el cierre del Istmo de Panamá, y el aislamiento de los clados del Golfo de México y del Caribe relacionado con factores geológicos, climáticos y oceanográficos. El patrón de diferenciación del linaje del Atlántico también ha sido observado en especies primarias dulceacuícolas y marinas. Por el contrario, en la vertiente Pacífica, se presenta cierta homogeneidad genética a lo largo de toda la costa, relacionada con el potencial de dispersión de *Gobiomorus* y con los patrones de corrientes marinas. En esta vertiente oceánica resalta la identificación de un linaje evolutivo en las Islas Galápagos diferenciado de la costa continental.

Resulta relevante el conocimiento de los patrones de distribución y de relaciones filogenéticas mostrados por las especies de *Gobiomorus*, en el entendimiento de la diversificación de este tipo de especies y en la importancia relativa de los ambientes costeros en donde habita, ya que como especies anfídomas, se encuentran en estrecha relación con los sistemas fluviales dulceacuícolas de Mesoamérica. Además, se ha develado a nivel molecular la existencia de diversidad críptica en los linajes de *Gobiomorus* y por lo tanto, la necesidad de una revisión taxonómica dentro del género.

REFERENCIAS

1. Agorreta A, San Mauro D, Schlieven U, Van Tassell JL, Kovačić M, Zardoya R, *et al.* 2013. Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies. *Mol Phylogenet Evol.* 69: 619-633. doi: 10.1016/j.ympev.2013.07.017.

2. Akihito A. Iwata, T. Kobayashi, K. Ikeo, T. Imanishi, H. Ono, Y. Umehara, C. Hamamatsu, K. Sugiyama, Y. Ikeda, K. Sakamoto, A. Fumihito, S. Ohno y T. Gojobori. 2000. Evolutionary aspects of gobioid fishes based upon a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome b genes. *Gene* 259, 5–15.
3. Alva-Campbell Y., S. R. Floeter, D.R. Robertson, D. R. Bellwood and G. Bernardi. 2010. Molecular phylogenetics and evolution of *Holacanthus* angelfishes (Pomacanthidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 456-461.
4. Ancieta D. F. y A. Landa. 1977. Reseña taxonómica y biológica de los peces cultivados en el área andina incluyendo la costa del Perú. *FAO Inf. Pesca*, 2(159):106-113.
5. Avise J. C. 1992. Population structure and biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos*. 63: 62–76. doi: 10.2307/3545516
6. Avise J. C. 2000. *Phylogeography, the history and formation of species*, Harvard University Press, 447 pp.
7. Bacon CD, Silvestro D, Jaramillo C, Smith BT, Chakrabarty P, Antonelli A. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the isthmus of Panama. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015;112: 6110-6115. doi: 10.1073/pnas.1423853112.
8. Bagley J.C. y J. B. Johnson. 2014. Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics diversification between two continents and between two seas. *Biological Reviews*. 89 (4):767–790. doi: 10.1111/brv.12076
9. Bernardi G., M. Ramon, Y. Alva-Campbell, J. McCosker, G. Bucciarelli. L. Garske, B. Victor y N. L. Crane. 2014. Darwin's fishes: Phylogeography of Galapagos Islands reef fishes. *Bull. Mar. Sci.* 90 (1):533-549.
10. Bermingham E. y J.C. Avise. 1986. Molecular zoogeography of freshwater fishes in the Southeastern United States. *Genetics* 113: 939-965.
11. Bermingham E. y H.A. Lessios. 1993. Rate variation of protein and mtDNA evolutions revealed by sea urchins separated by the Isthmus of Panama. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90, 2734-2738.
12. Bermingham E, S. S. McCafferty, A. P. Martin. 1997. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. In *Molecular Systematics of Fishes*, ed. TD Kocher, CA Stepien, pp. 113–28. San Diego: Academic.

13. Bermingham E. y A. P. Martín. 1998. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: Testing share history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology*. 7: 499-517.
14. Bloch M.E. y J.G. Schneider. 1801. *Systemae Ichthyologiae iconibus ex illustratum*. Berolini. pp. 1-584.
15. Bloom D.D. y N. R. Lovejoy. 2014. The evolutionary origins of diadromy inferred from a time-calibrated phylogeny for Clupeiformes (herring and allies). *Proc. R. Soc. B*. 281: 20132081.
16. Bowen B. W. y J. C. Avise. 1990. Genetic structure of Atlantic and Gulf of Mexico populations of sea bass, menhaden, and sturgeon: influence of zoogeographic factors and life-history patterns. *Mar Biol*. 107: 371–381. doi: 10.1007/BF01313418.
17. Bussing, W. 1998. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
18. Castro-Aguirre J.L., Schmitter-Soto J.J. y H.S. Espinoza P. 1999. Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México. CICIMAR-IPN. Limusa Noriega editores. México, D. F. 705 pp.
19. Cerón-Souza I., E.G. González, A.E. Schwarzbach, D.E. Salas-Leiva, E. Rivera-Ocasio, N. Toro-Perea, *et al.* 2015. Contrasting demographic history and gene flow patterns of two mangrove species on either side of the Central American isthmus. *Ecol Evol*. 5: 3486–3499. doi: 10.1002/ece3.1569. pmid:26380680
20. Chen WJ, Bonillo C, Lecointre G. Repeatability of clades as a criterion of reliability: a case study for molecular phylogeny of Acanthomorpha (Teleostei) with larger number of taxa. *Mol Phylogenet Evol*. 2003;26: 262–288. doi: 10.1016/S1055-7903(02)00371-8. pmid:12565036
21. Chubb AL, Zink RM, Fitzsimons JM. 1998. Patterns of mtDNA variation in Hawaiian freshwater fishes: the phylogeographic consequences of amphidromy. *J Hered*. 89: 8-16. doi: 10.1093/jhered/89.1.
22. Coates, A.G., Obando, J.A., 1996. The geologic evolution of the Central America Isthmus. In: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., Coates, A.G. (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*. Chicago University Press, Chicago, pp. 21–56.
23. Coates A.G., D. F. McNeill, M. P. Aubry, W. A. Berggren y L.S. Collins. 2005. An introduction to the geology of the Bocas del Toro archipelago, Panama. *Carib J Sci*. 41: 374–391.

24. Coats D. A. 1992. The Loop Current. The physical oceanography of the U.S. Atlantic and Eastern Gulf of Mexico (ed. by J.D. Milliman and E. Imamura), pp. 1–45. United States Department of the Interior, Mineral Management Service, Atlantic OCS Region, Herndon, VA.
25. Cook B. D., S. Bernays, C. M. Pringle y J. M. Hughes. 2009. Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes. *J North American Benthol Soc.* 28: 709-718. doi: 10.1899/09-008.1.
26. Coppard S. E., K. S. Zigler, H. A. Lessios. 2013. Phylogeography of the sand dollar genus *Mellita*: Cryptic speciation along the coasts of the Americas. *Mol. Phylogenet. Evol.* 69, 1033–1042.
27. Craig M. T., P.A. Hastings y D. J. Pondella II. 2004. Speciation in the Central American Seaway: the importance of taxon sampling in identification of trans isthmian geminate pairs. *Journal of Biogeography* 31, 1085-1091.
28. Cronin T.M. y H. J. Dowsett. 1996. Biotic and oceanographic response to the Pliocene closing of the Central American isthmus. In: Jackson JBC, Budd AF, Coates AG, editors. *Evolution and environment in tropical America*. Chicago, IL: Chicago University Press. pp. 76–104
29. Chakrabarty P. 2006. Systematics and historical biogeography of Greater Antillean Cichlidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39:619-627.
30. Cuvier G. 1816. *Le Règne Animal*. Vol. II. France.
31. Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nat Methods*. 2012;9: 772. doi: 10.1038/nmeth.2109.
32. Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A. Bayesian phylogenetics with BEAUTi and the BEAST 1.7. *Mol Biol Evol.* 2012;29: 1969–1973. doi: 10.1093/molbev/mss075. pmid:22367748
33. Drummond A. J., S. Y. W. Ho, M. J. Phillips y A. Rambaut. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol.* 4:5.
34. Durham J. W., A.R.V. Arellano y J. H. Peck. 1955. Evidence for no Cenozoic Isthmus of Tehuantepec seaways. *GSA Bulletin* 66 (8): 977-992.
35. Eschmeyer W.N., R. Fricke y R. van derLaan (eds). 2016. *Catalog of fishes*. California Academy of Sciences; 2015. Dirección electrónica: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Versión electrónica del 09 de julio de 2016.

36. Follett W. I. 1960. The Fresh-Water Fishes-Their Origins and Affinities. *Sistematic Zoology*, Vol. 9, No. 3/4 : 212-232.
37. Freitas R., O. J. Luiz, P.N. Silva, S.R. Floeter, G. Bernardi y C.E.L. Ferreira. 2014. The occurrence of *Sparisoma frondosum* (Teleostei:Labridae) in the Cape Verde Archipiélago, with summary of expatriated brazilian endemic reef fishes. *Mar. Biodiv.* 44:173-179.
38. Froese R, Pauly D, editors. 2016. FishBase. Dirección electrónica: www.fishbase.org. Versión electrónica del 09 de julio de 2016.
39. Galván-Quesada S., I. Doadrio, F. Alda, A. Perdices, R. G. Reina, M. García V., N. Hernández, A. Campos M., E. Bermingham y O. Domínguez-Domínguez. 2016. Molecular phylogeny and Biogeography of the amphidromous fish genus *Dormitator* Gill 1861 (Teleostei:Eleotridae). *PLoS ONE* 11(4): e0153538. doi:10.1371/journal.pone.0153538
40. Gaston K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. Review article. *Nature* 405, 220-227. doi:10.1038/35012228
41. Gill. 1860. Monograph of the Philypni. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Vol. 12:120-126.
42. Ginsburg I. 1953. Ten new American gobioid fishes in the United States National Museum, including addition to a revision of *Gobionellus*. *J. Wash. Acad. Sci.* 43(1):18-26.
43. Girard C. F. 1859. Ichthyological notices. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. Vo. 11:100-104.
44. González E. G. 2007. Population genetics of two marine pelagic fishes: European sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) and bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe, 1839). Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. España.
45. Grant W. S. y B. W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *The Journal of Heredity of the American Genetic Association* 89 (5):415-426.
46. Grehan J. R. 2001. Islas Galápagos: Biogeografía, Tectónica y Evolución en un Archipiélago Oceánico. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos* (Llorente-Bousquets J. y J. J. Morrone eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. Pp. 153-160.

47. Grove y Lavenberg. 1997. Fishes of the Galapagos Islands. Stanford University Press.
48. Günther A. 1859. Catalogue of fishes in the British Museum. Vol. 1:1-524. London, Taylor and Francis.
49. Günther A. 1861. Catalogue of fishes in the British Museum. Vol.3:1-586. London, Taylor and Francis.
50. Günther A. 1864. Catalogue of fishes in the British Museum :151 London, Taylor and Francis.
51. Hall T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment Editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symp Ser. 41: 95–98.
52. Hastings P. A. 2000. Biogeography of the Tropical Eastern Pacific: distribution and phylogeny of chaenopsid fishes. Zoological Journal of the Linnean Society 128: 319-335.
53. Humboldt A. 1826. Viaje a las regions equinociales del Nuevo Continente hecho en 1799-1804. Tomo primero. Paris, Francia.
54. Hurt C., A. Anker, and N. Knowlton. 2008. A multilocus test of simultaneous divergence across the Isthmus of Panama using snapping shrimp in the genus *Alpheus*. Evolution 63, 514–530.
55. Jackson J. B. C .y A. O’Dea. 2013. Timing of the oceanographic and biological isolation of the Caribbean Sea from the Tropical Eastern Pacific Ocean. Bull. Mar. Sci. 89, 779–800.
56. Johns G.C. y J.A. Avise. 1998. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. Mol Biol Evol. 1998; 15: 1481–1490. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025875 PMID: 12572611
57. Johnson M. P. y P. M. Raven. 1973. Species number and endemism: The Galapagos archipelago revisited. Science. 179: 893-895.
58. Jordan D.S. y CH. H. Gilbert. 1882. Synopsis of the fishes of North America. Bull. U.S. Nat.Mus.Vol. 16:1-1018.
59. Jordan D.S. y B.W. Evermann. 1898. The Fishes of North and Middle America. Bull. U.S. Nat. Mus. Vol. 47. pp. 2195.
60. Jordan D. S. 1908. The law of geminate species. The American Naturalist, 42(494), 73-80.

61. Kesler W. S. 2006. The circulation of the eastern tropical Pacific: a review. *Progress in Oceanography*. 335 69: 181-217.
62. Knowlton N. y L.A. Weigt. 1998. New dates and new rates for divergence across the isthmus of Panama. *Proc R Soc London Ser B*. 265: 2257–2263. doi: 10.1098/rspb.1998.0568.
63. Kullander S. O. 2003. Gobiidae (Gobies). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ Jr, editors. Checklist of the freshwater fishes of South and Central America. Porto Alegre, Brasil: EDIPUCRS. pp. 657-665.
64. Lacépède B.G.E. 1800. *Histoire Naturelle des Poissons*. Vol. 2. Paris, France.
65. Lanteri A. A. 2001. Biogeografía de las Islas Galápagos: Principales aportes de los estudios filogenéticos. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos* (Llorente-Bousquets J. y J. J. Morrone eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. Pp. 141-151.
66. Leathwick JR, Elith J, Chadderton WL, Rowe D, Hastie T. 2008. Dispersal, disturbance and the contrasting biogeographies of New Zealand's diadromous and non-diadromous fish species. *J Biogeogr*. 35: 1481–1497. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01887.x.
67. Leigh E. G., A. O'Dea, G. J. Vermeij. 2013. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc*. 89, 148–172.
68. Lessios H. A. 1981. Divergence in allopatry: Molecular and morphological differentiation between sea urchins separated by the Isthmus of Panama. *Evolution* 35 (49) :618-634.
69. Lessios H. A. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms after the Rise of the Central American Isthmus. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst*. 39: 63–91.
70. Llorente J., N. Papavero y A. Bueno. 2001. Síntesis histórica de la Biogeografía. En: *Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos* (Llorente-Bousquets J. y J. J. Morrone eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. Pp. 1-14.
71. López Ramos E. 1975. Geological summary of the Yucatan Peninsula. The ocean basins and margins, Vol. 3 (ed. By A.E.M. Narin and F.G. Stehli), pp. 257–282. Plenum Press, London.
72. Lunt D., P. J. Valdes, A. Haywood, I. C. Rutt. 2008. Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: Implications for climate and Northern Hemisphere glaciation. *Clim. Dyn*. 30, 1–18.

73. Lyell C. 1832. Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by references to causes now in operation. Volumen 2. John Murray. Londres.
74. Marko P. B. 2002. Fossil calibration of molecular clocks and the divergence times of geminate species pairs separated by the Isthmus of Panama. *Mol. Biol. Evol.* 19, 5–21.
75. Mayr E. 1946. History of the North American Bird Fauna. *Wilson Bull.* 58:3-41.
76. McCosker JE. 1987. The fishes of the Galápagos Islands. *Oceanus.* 30 (2):28–32.
77. McDowall R. M. 1988. Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments. London, UK: Croom Helm.
78. McDowall R. M. 1999. Diadromy and genetic diversity in Nearctic and Palearctic fishes. *Mol Ecol.* 8: 527-528. doi: 10.1046/j.1365-294x.1999.00560.x.
79. McDowall R. M. 2001. Diadromy, diversity and divergence: implications for speciation processes in fishes. *Fish and Fisheries* 2: 278-285. doi: 10.1046/j.1467-2960.2001.00050.x.
80. McDowall R. M. 2004. Ancestry and amphidromy in island freshwater faunas. *Fish and Fisheries*, 5, 75–85.
81. McDowall R. M. 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and Fisheries*, 8, 1–13
82. McMahan C. D., M. P. Davis, O. Domínguez-Domínguez, F. J. García de León, I. Doadrio y K. Piller. 2013. From the mountains to the sea: phylogeography and cryptic diversity within the mountain mullet, *Agonostomus monticola* (Teleostei: Mugilidae). *Journal of Biogeography* 40:894-904. doi: 10.1111/jbi.12036.
83. Meek, S.E. 1904. Fresh-water Fishes of Mexico North of the Isthmus of Tehuantepec. *Field. Columb. Mus. Chicago, Zool. ser.* 5:1-252.
84. Miura O., M. E. Torchin y E. Bermingham. 2010. Molecular phylogenetics reveals different divergence of coastal snails separated by the Isthmus of Panama. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 40-48.
85. Miller R. R. 1959. Variation, distribution and relationships of the Mexican eleotrid fish *Gobiomorus polylepis*. *Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan, USA.* No. 607:1-11.

86. Miller R.R. 1966. Geographical distribution of Central American freshwater fishes. *Copeia* 1966, 773–802.
87. Miller R. R., W. L. Minckley y S. M. Norris. 2005. *Freshwater Fishes of México*. The University of Chicago Press. 490 pp.
88. Muss A., D. R. Robertson, C.A. Stepien, P. Wirtz y B.W. Bowen. 2001. Phylogeography of *Ophioblennius*: the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution*. 55: 561–572. doi: 10.1554/0014-3820(2001)055[0561:POOTRO]2.0.CO;2. pmid:11327163
89. Myers, G.S., 1966. Derivation of the freshwater fish fauna of Central America. *Copeia*, 766–773.
90. Murphy, W.J., Collier, G.E., 1996. Phylogenetic relationships within the Aplocheiloid fish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes, Rivulidae): Implications for Caribbean and Central American biogeography. *Mol. Biol. Evol.* 13, 642–649.
91. Nelson J.S., T. C. Grande, y M. V. H. Wilson. 2016. *Fishes of the world*. 5th Edition. John Wiley and Sons. New Jersey.
92. O’Dea A. y I.S. Collins. 2013. Environmental, ecological, and evolutionary change in seas across the Isthmus of Panama. *Bulletin of Marine Science*, 89(4):769-777.
93. O’Dea A., J. B. C. Jackson, H. Fortunato, J. T. Smith, L. D’Croz, K. G. Johnson, and J. A. Todd. 2007. Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 104, 5501–5506.
94. O’Dea A., Lessios H. A., Coates A. G., Eytan R. I., Restrepo-Moreno S. A., Cione A. L., ... & Stallard R. F. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2(8), e1600883.
95. Ornelas-García C. P., O. Domínguez Domínguez e I. Doadrio. 2008. Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evolutionary Biology*, 8:340.
96. Palumbi S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu Rev Ecol Syst.* 25: 547–572. doi: 10.1146/annurev.es.25.110194.002555.
97. Palumbi S.R. 1996. Nucleic acids II: The polymerase chain reaction. In: Hillis DM, Moritz C, Mable BK, editors. *Molecular systematics*. 2nd ed. Sunderland MA: Sinauer Associates. pp. 205–247

98. Paz A., Ibáñez R, Lips KR, Crawford AJ. 2015. Testing the role of ecology and life history in structuring genetic variation across a landscape: a trait-based phylogeographic approach. *Mol Ecol* 24: 3723-3737. doi: 10.1111/mec.13275.
99. Perdices, A., E. Bermingham, A. Montilla e I. Doadrio. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 172–189.
100. Perdices A., I Doadrio y E. Bermingham, 2005. Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37 : 460–473.
101. Picq S., F. Alda, R. Krahe, E. Bermingham. 2014. Miocene and Pliocene colonization of the Central American isthmus by the weakly electric fish *Brachyhypopomus occidentalis* (Hypopomidae, Gymnotiformes). *J Biogeogr.* 41: 1520–1532. doi: 10.1111/jbi.12309.
102. Rambaut A., M.A. Suchard, D. Xie y A. J. Drummond. 2014. Tracer v 1.6. Available:<http://beast.bio.ed.ac.uk/Tracer>.
103. Reeves R. G y E. Bermingham. 2006. Colonization, population expansion, and lineage turnover: phylogeography of Mesoamerican characiform fish. *Biol J Linn Soc.* 88: 235–255. doi: 10.1111/j.1095-8312.2006.00619.x.
104. Reid D. G., P. Dyal, S. T. Williams. 2010. Global diversification of mangrove fauna: A molecular phylogeny of *Littoraria* (Gastropoda: Littorinidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 55, 185–201.
105. Robalo J.I., C. Sousa Santos, A. Levy y V.C. Almada. 2006. Molecular insights on the taxonomic position of the paternal ancestor of the *Squalius alburnoides* hybridogenetic complex. *Mol Phylogenet Evol.* 39: 276–281. doi: 10.1016/j.ympev.2005.08.009. pmid:16213165
106. Robinson G.R. 1987. Negative effects of the 1982-83 El Niño on Galápagos marine life. *Oceanus.* 30 (2):42-48.
107. Robertson D. R. y K. L. Cramer. 2014. Defining and dividing the greater Caribbean: insights from the biogeography of shorefishes. *PLOS ONE* 9: e102918. doi: 10.1371/journal.pone.0102918. pmid:25054225
108. Ronquist F, Teslenko M, van der Mark P, Ayres DL, Darling A, Höhna S, et al. 2012. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol.* 61: 539–542. doi: 10.1093/sysbio/sys029. pmid:22357727

109. Saarma N. P., K. D. Louie y H. Hamilton. 2010. Genetic differentiation across eastern Pacific oceanographic barriers in the threatened seahorse *Hippocampus ingens*. *Conserv. Genet.* 11:1989–2000.
110. Sambrook J., E.F. Fritsch y T. Maniatis. 1989. In: Harbor, C.S. (Ed.), *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Spring Harbor Laboratory, New York. 296pp.
111. Sambrook J. y D. Russell. 2001. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. 3ra ed. Cold Spring Harbor Laboratory, New York.
112. Schmidt D. N. 2007. The closure history of the Central American seaway: evidence from isotopes and fossils to models and molecules. In: William M, Haywood AM, Gregory FJ, Schmidt DN, editors. *Deep-time perspectives on climatic change: marrying the signal from computer models and biological proxies*. London, UK: Geological Society Publishing House. pp. 427–442.
113. Shulman M.J. y E. Bermingham. 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution* 49: 897-910. doi: 10.2307/2410412.
114. Smith S. A. y E. Bermingham. 2005. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *J Biogeogr.* 32: 1835–1854. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01317.x.
115. Soltis D.E, A. B. Morris, J. S. McLachlan, P. S. Manos y P. S. Soltis. 2006. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Mol Ecol.* 15: 4261–4293. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03061.x. pmid:17107465
116. Sun X., X. Li, Y. Luo, and X. Chen. 2000. The vegetation and climate at the last glaciation on the emerged continental shelf of the South China Sea. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.* 160, 301–316.
117. Taillebois L, Castelin M, Ovenden JR, Bonillo C, Keith P. 2013. Contrasting genetic structure among populations of two amphidromous fish species (Sicydiinae) in the Central West Pacific. *PLOS ONE.* 2013;8: e75465. doi: 10.1371/journal.pone.0075465.
118. Tamura K., G. Stecher, D. Peterson, A. Filipski y S. Kumar. 2013. MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Mol Biol Evol.* 30: 2725–2729. doi: 10.1093/molbev/mst197. pmid:24132122
119. Thacker C. y M. A. Hardman. 2005. Molecular phylogeny of basal Gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:858–871.

120. Tirado-Sánchez N., McCosker J., Ruiz D., Chiriboga A. y Banks S. 2014. CDF Checklist of Galapagos Fish. In: Bungartz, F., Herrera, H., Jaramillo, P., Tirado, N., Jiménez-Uzcátegui, G., Ruiz, D., Guézou, A. & Ziemmeck, F. (eds.). Charles Darwin Foundation Galapagos Species Checklists Darwin. Charles Darwin Foundation. Puerto Ayora, Galapagos: <http://darwinfoundation.org/datazone/checklists/vertebrates/pisces/> Last updated 23 Jan 2014.
121. Tringali M. D., T. M. Bert, S. Seyoum, E. Bermingham y D. Bartolacci. 1999. Molecular phylogenetics and ecological diversification of the transisthmian fish genus *Centropomus* (Perciformes: Centropomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13(1), 193-207.
122. Valenciennes A. 1937. Des Éléotris. En Cuvier G. y A. Valenciennes. *Histoire Naturelle des Poissons*. Paris. Vol. XII.
123. Vermeij G. J. 1993. The biological history of a seaway. *Science*, new series, 260 (5114), 1603-1604.
124. Woodroffe, C.D. and J. Grindrod. 1991. Mangrove biogeography: the role of Quaternary environmental and sea-level change. *J. Biogeogr.* 18, 479–492.
125. Zardoya, R., R. Castilho, C. Grande, L. Favre-Krey, S. Caetano, S. Marcato, G. Krey and T. Patarnello. 2004. Differential population structuring of two closely related fish species, the mackerel (*Scomber scombrus*) and the chub mackerel (*Scomber japonicus*), in the Mediterranean Sea. *Mol. Ecol.* 13: 1785-1798.

III. DISCUSIÓN GENERAL

A través de análisis moleculares (ADN mitocondrial y nuclear) de individuos de las especies de *Dormitator* y *Gobiomorus*, integrando características intrínsecas de los organismos y la dinámica de los procesos históricos de la Tierra, fue posible obtener información en el tiempo y en el espacio, sobre los eventos filogenéticos entre los linajes de ambos géneros. Se logró contestar a las preguntas planteadas en la presente investigación y por consiguiente, se contribuyó al entendimiento de la historia evolutiva y de los patrones de distribución geográfica de las especies anfídomas. Asimismo, de manera general el modelo de estudio fue útil para lograr una mejor comprensión de la biogeografía histórica de la región.

3.1. Patrones biogeográficos

Se han tratado de identificar patrones generales sobre la estructuración geográfica de los linajes genéticos y las características de historia de vida de las diferentes especies de peces co-distribuidas en la región neotropical (Bowen y Avise 1990). No obstante, la aplicación de las mismas hipótesis a todos los grupos de peces presentes en la zona no siempre ha sido posible. Y se ha propuesto que los mismos eventos geológicos y climáticos no han tenido el mismo efecto en la historia evolutiva de todos los organismos (Bermingham y Martin 1988).

Por ejemplo, las especies dulceacuícolas primarias tienden a permanecer físicamente confinadas en cuerpos de agua particulares, mientras que sus poblaciones comúnmente exhiben una marcada estructura geográfica que refleja patrones históricos de aislamiento de sus cuencas (Bermingham y Avise 1986, Avise *et al.* 1987, Perdices *et al.* 2002, Ornelas-García *et al.* 2008). En contraste, varias especies oceánicas muestran una capacidad de dispersión mayor, ya sea durante sus etapas larvarias o adultas, y de manera general muestran bajos niveles de estructuración genética entre sus poblaciones ampliamente distribuidas (Bowen y Avise 1990, González 2007). Por ello, las especies anfídomas, que habitan entre los ambientes salinos y dulceacuícolas, y que muestran preferencias costeras, deberían

presentar patrones biogeográficos distintos, posiblemente intermedios entre los dos grupos de especies, marinos y de agua dulce.

La presente investigación partió de la hipótesis de que dadas las características de anfidromía de las especies de *Dormitator* y *Gobiomorus*, éstas presentarían patrones de divergencia y de distribución distintos a los mostrados por especies no anfidromas o estrictamente dulceacuícolas (Tringali *et al.* 1999, Craig *et al.* 2004, McMahan *et al.* 2013). Sin embargo, este planteamiento no siempre se cumplió, porque, aunque en ciertas circunstancias la anfidromía sí tuvo cierto efecto en la estructuración genética de sus poblaciones, también se identificaron otros factores abióticos (geológicos, oceanográficos, climáticos, disponibilidad de hábitat) que fueron determinantes en la distribución geográfica de sus linajes.

Asimismo, los linajes de ambos géneros no siempre compartieron los mismos patrones de estructuración geográfica en las regiones en donde se co-distribuyen, ni fueron igual entre las dos vertientes oceánicas, Pacífico y Atlántico. Revelándose de manera general una homogeneidad genética a lo largo de la costa continental pacífica, que contrasta con una marcada estructuración genética dentro del Atlántico.

Del mismo modo, en ambos géneros se identificó la interrupción del flujo genético entre las poblaciones del Pacífico y del Atlántico, que pudo darse como consecuencia del establecimiento del Istmo de Panamá (ocurrido hace 2.8 Ma, Coates *et al.* 2005, O'Dea *et al.* 2016). La datación de este evento vicariante aquí estimada (~1.5 Ma) se encuentra entre las fechas más recientes reportadas (O'Dea *et al.* 2016), sugiriendo que la conexión entre los dos océanos se mantuvo hasta la última etapa de la formación del estrecho en Centroamérica en el Pleistoceno. Del mismo modo, se detectó un efecto importante de los cambios ambientales ocurridos como consecuencia del evento geológico centroamericano en la historia evolutiva y en los patrones de distribución de las especies analizadas (O'Dea y Collins 2013, Bagley y Johnson 2014).

Los factores determinantes identificados, pudieron influir ya sea de manera independiente o en interacción en la configuración de los patrones de diferenciación genética y geográfica de los eleótridos estudiados. Entre ellos se encuentran componentes climáticos históricos (fluctuaciones del nivel del mar), geológicos (barreras vicariantes), oceanográficos (corrientes marinas), de disponibilidad de hábitat, además de características de historia de vida de las especies (anfídromía); los cuales se señalan de manera integrada a lo largo de la presente discusión.

3.2. Diferenciación de los linajes de *Dormitator* y *Gobiomorus* en las vertientes del Pacífico y Atlántico

Dentro de los dos géneros de peces aquí estudiados, *Dormitator* y *Gobiomorus*, se identificó que el surgimiento del Istmo de Panamá, fue un factor geológico determinante en la historia evolutiva de sus especies. Observándose un evento cladogenético que diferenció eventualmente a los organismos en las dos vertientes oceánicas americanas, con una divergencia estimada entre ambos linajes geminados ocurrida hace 1.5 Ma (95% HPD=0.3-3.1 Ma) y 1.59 Ma (95% HPD=0.7-3.2 Ma) para *Dormitator* y *Gobiomorus*, respectivamente, con base en las secuencias del gen mitocondrial *Cytb*. El tiempo al ancestro común más reciente de ambos linajes geminados es coincidente en los dos géneros anfídromos de eleótridos. Los intervalos de estas dataciones (95% HPD=0.3-3.1 Ma en *Dormitator* y 95% HPD=0.7-3.2 en *Gobiomorus*) son consistentes con la etapa final del cierre del paso Centroamericano durante el Plioceno tardío, estimado en 2.8 Ma (Coates *et al.* 2005, O'Dea *et al.* 2016).

Esta diferenciación transistmica fue recuperada tanto con la información mitocondrial como por la nuclear, en donde el gen *Cytb* mostró una divergencia genética mayor entre ambos linajes de *Dormitator* y *Gobiomorus* ($\bar{D}p = 8.8$ y 13.2%) comparada con las distancias nucleares ($\bar{D}p = 0.8$ y 1.1% y $\bar{D}p = 1.1$ y 1.6% Rho y β -actin, respectivamente). La alta divergencia detectada indica una interrupción del

flujo génico entre las poblaciones de las especies de ambos océanos a partir de su separación. Los resultados aquí reportados respaldan la existencia de linajes geminados transístmicos en los dos géneros estudiados, uno en cada lado del continente americano, y que detuvieron su flujo génico entre ambas vertientes marinas con el surgimiento de la barrera vicariante. Tiempo desde el cual, se han diversificado de manera independiente, siguiendo patrones que son congruentes con los procesos ocurridos tras el cierre del Istmo: fluctuaciones del nivel del mar, cambios en la salinidad, en la temperatura, en los patrones de corrientes oceánicas, así como en la disponibilidad de hábitat (Lessios 2008, Leigh *et al.* 2013, O'Dea y Collins 2013, Coates y Stallard 2013, Bagley y Johnson 2014, Bacon *et al.* 2015).

Dada la diversidad de historias de vida presentes en cada una de las especies distribuidas en Mesoamérica, es de esperarse que el tiempo de aislamiento de los pares geminados no haya sido simultáneo (Vawter *et al.* 1980). Es así que comparaciones de tiempos de divergencia entre pares de especies geminadas no sustentan un tiempo de divergencia único para todos los taxa analizados (Bermingham *et al.* 1997, Lessios 2008, O'Dea *et al.* 2016). Y aunque hay reportes de divergencias previas a la fecha estimada del surgimiento del Istmo de Panamá (2.8 Ma Coates *et al.* 2005, O'Dea *et al.* 2016), como por ejemplo los mostrados por especies residentes de hábitats marinos profundos (~10 Ma Tringali *et al.* 1999, Fréderich *et al.* 2013; ~18 Ma Knowlton y Weigt 1998, Hurt *et al.* 2009), varios estudios de especies trans-ístmicas marinas, de preferencias costeras o de hábitats someros, han concluido que las divergencias han tenido lugar alrededor de ~3 Ma; tanto en peces (Craig *et al.* 2004), en moluscos (Miura *et al.* 2010), así como en equinodermos (Coppard *et al.* 2013).

Sin embargo, las dataciones de los linajes geminados de *Dormitator* y *Gobiomorus* reportan un tiempo de divergencia aún más reciente, ~1.5 Ma. Dataciones que son coincidentes con la identificación de una disminución significativa en las tasas de migración de organismos marinos entre las dos

vertientes oceánicas de Centroamérica, ocurrida hace aproximadamente 2 Ma (1.03-4.35 Ma), (Bacon *et al.* 2015).

Por lo que, los resultados aquí reportados respaldan el hecho de que los organismos habitantes de manglares o de ambientes costeros fueron los últimos en ser separados por el cierre del Istmo de Panamá (Knowlton *et al.* 1993, Knowlton y Wiegert 1998, Hurt *et al.* 2009). Por lo tanto, estas especies costeras pudieron mantener cierto flujo génico entre ambas vertientes hasta las etapas finales del establecimiento de la barrera vicariante en Centroamérica, en el Plioceno tardío-Pleistoceno; siendo estos los últimos eventos de conectividad entre los dos océanos (Reid *et al.* 2010). Dando soporte a la hipótesis de que el surgimiento de Istmo de Panamá hasta su establecimiento final fue un evento prolongado más que puntual (Lessios 2008, Coates y Stallard 2013), que afectó de diferentes maneras a la historia evolutiva de las diversas especies habitantes de la región (Hurt *et al.* 2009, Reid *et al.* 2010, Cowman y Bellwood 2013).

Es así que, se sugiere que las diferencias en las dataciones de los diversos taxa geminados pueden ser explicadas tanto por factores intrínsecos de las especies, tales como los requerimientos ambientales y las características de historia de vida; así como por factores extrínsecos, tales como la formación y disponibilidad de hábitat adecuados para el establecimiento de las diferentes especies aisladas en los nuevos ambientes cambiantes de ambas vertientes oceánicas, como consecuencia del desarrollo geológico y ambiental de la región (Hurt *et al.* 2009, Reid *et al.* 2010, Coates y Stallard 2013, Bacon *et al.* 2015).

Una vez aislados, los linajes del Pacífico y del Atlántico, estuvieron expuestos a los cambios ambientales severos ocurridos como consecuencia del cierre del Istmo de Panamá (O’Dea y Collins 2013). Los resultados de las reconstrucciones filogenéticas de los dos géneros de peces estudiados presentan la formación de varios clados monofiléticos dentro de cada vertiente oceánica, todos ellos con divergencias genéticas superiores a $\bar{D}p = 2\%$ con el gen mitocondrial *Cytb*; distancia

genética mínima estimada para diferenciar especies hermanas de vertebrados (Avice 2000). De manera general, estos clados se encuentran estructurados geográficamente dentro del rango de distribución de las especies.

3.3. Homogeneidad genética dentro del Pacífico

3.3.1. Costa continental

De manera general, en el Pacífico las especies de eleótridos no presentaron estructuración geográfica en sus poblaciones, y a lo largo de esta costa continental se muestra una falta de diferenciación genética en los análisis filogenéticos realizados. En el caso de *Dormitator* se observa una sola especie distribuida en todo el gradiente latitudinal de la costa pacífica, desde el norte de México hasta Ecuador (*D. latifrons*), con base en evidencia mitocondrial y nuclear. Por su parte, las poblaciones pacíficas continentales de *Gobiomorus* tampoco mostraron un patrón geográfico estructurado, aunque este género presenta dos especies distribuidas de manera simpátrica en esta costa, *G. maculatus*, encontrada desde el norte de México hasta Costa Rica (Pacífico A) y *G. polylepis* colectada en el centro de México y en Costa Rica (Pacífico B).

El tiempo al ancestro común más reciente entre ambas especies, *G. maculatus* (clados Pacífico A y Galápagos) y *G. polylepis* (clados Pacífico B, más Golfo de México y Caribe), se estimó en 2.5 Ma. Evento cladogenético previo a la separación definitiva de las especies de *Gobiomorus* en ambas vertientes oceánicas por el surgimiento del Istmo de Panamá. A pesar de que las tres especies de *Gobiomorus* son de origen marino, en este escenario se distingue a *G. maculatus* por una mayor tolerancia al agua marina (0-45‰) comparada con *G. polylepis* (0-15‰), lo que podría permitir a la primera especie un rango de distribución más extendido (Castro-Aguirre *et al.* 1999). Del mismo modo, se han identificado diferencias en las preferencias de hábitat entre las dos especies (Miller 1959), lo que explica que

algunas de las localidades de muestreo hayan sido compartidas por ambas especies simpátricas en las costas pacíficas.

La configuración de los clados de los eleótridos en el Pacífico demuestra la existencia de flujo génico entre sus poblaciones, por lo que los eventos de dispersión parecen ser comunes (Bermingham y Martin 1998, Picq *et al.* 2014). Particularidades de la historia de vida de los eleótridos, tales como su potencial de dispersión en ambientes salinos, pueden estar facilitando el movimiento de migrantes y por consiguiente influyendo en la falta de estructuración geográfica en el Pacífico continental (Castro-Aguirre *et al.* 1999, Saarma *et al.* 2010). Así como por dinámicas oceanográficas ocurridas en la costa pacífica americana, la cual es caracterizada por procesos estocásticos que facilitan las dispersiones de los organismos a través de las corrientes marinas (Saarma *et al.* 2010).

3.3.2. Galápagos

De manera adicional, en el caso de *Gobiomorus*, los ejemplares de Galápagos presentaron una diferenciación con distancias genéticas considerables respecto a su grupo hermano continental (Pacífico A) ($\bar{D}p = 2.1\%$, 1.1% y 1.3% para *Cytb*, *Rho* y β actin, respectivamente). La datación estimada para esta divergencia (Galápagos vs. Pacífico A, *Cytb*) fue de 0.61 Ma (95% HPD=0.21-1.3 Ma) dentro del Pleistoceno, siendo el evento cladogenético más reciente reportado para los eleótridos dentro del Pacífico. Datación que coincide con un aumento del nivel del mar ocurrido hace ~0.6 Ma, con el establecimiento de un periodo interglacial (O'Dea *et al.* 2016), que permitió cierta estabilidad en las condiciones climáticas y oceanográficas. Lo cual pudo favorecer que *Gobiomorus* se dispersara hacia Galápagos a través de la Corriente de Panamá (Fig. 1), que pudo acarrear individuos de estos peces anfídromos (con alta tolerancia en aguas oceánicas) hasta estas islas desde las costas continentales de América (Ronbinson 1987, McCosker 1987). Por lo que el aislamiento de *Gobiomorus* dentro del archipiélago de las Galápagos pudo estar propiciado por factores oceanográficos, así como de historia de vida de sus

individuos (Bernardi *et al.* 2014). Dentro de un escenario cambiante tras las recurrentes oscilaciones climáticas del Pleistoceno, en un entorno de presión selectiva que aceleró su divergencia con respecto a su ancestro continental (Lanteri 2001). Su establecimiento pudo darse en tiempos recientes una vez que la disponibilidad de hábitat adecuado lo permitió, llegando a la Isla San Cristóbal, la más antigua y la más próxima al continente (Fig. 2), y la única que cuenta con ambientes dulceacuícolas (Grove y Lavenberg 1997, Lanteri 2001).

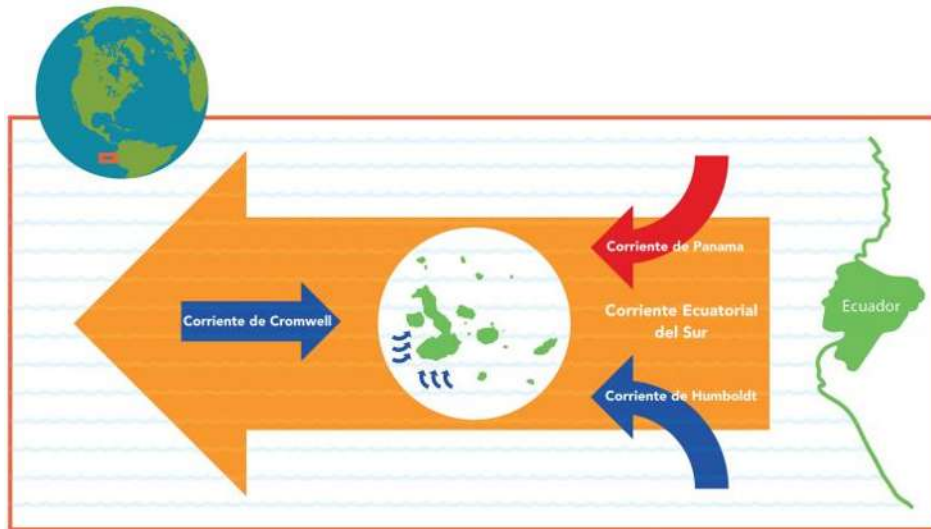


Figura 1. Diagrama de las corrientes marinas que afectan a las Islas Galápagos (©Lisa Brown)

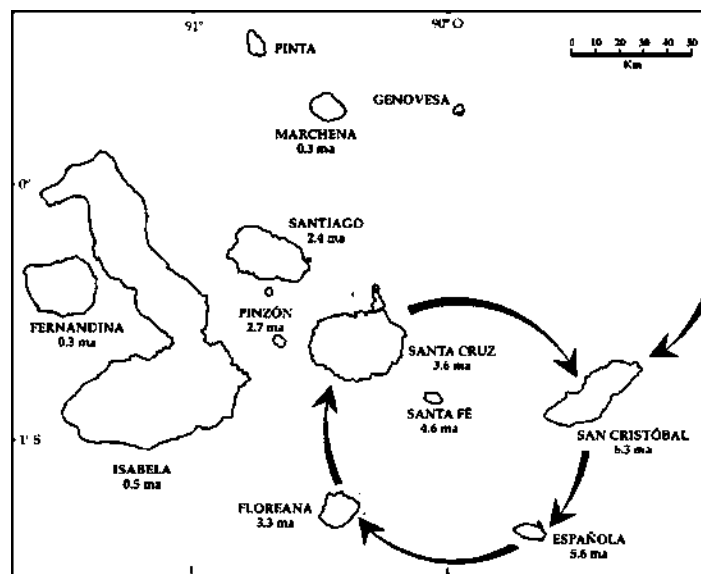


Figura 2. Archipiélago de las Islas Galápagos. Las flechas entre las islas representan un ciclo de colonización probable desde Sudamérica (modificado de Lanteri 2001).

3.4. Estructuración genética dentro del Atlántico

3.4.1. Golfo de México y Caribe

En la vertiente Atlántica, los peces eleótridos estudiados muestran una marcada estructuración genética que es coincidente con su distribución geográfica. Ambos géneros comparten la presencia de un clado en el Golfo de México y otro en el Caribe. La distancia genética (*Cytb*) entre estos dos clados hermanos es de $\bar{D}p = 4.8\%$ y $\bar{D}p = 11\%$ para *Dormitator* y *Gobiomorus*, respectivamente. Los intervalos de tiempo estimados para la divergencia (*Cytb*) entre estos dos clados es coincidente en ambos géneros: de 0.8 Ma en *Dormitator* y de 0.99 Ma en *Gobiomorus*. Dataciones que corresponden al periodo Pleistoceno (2.58 – 0-0117 Ma), posterior a la formación del Istmo de Panamá y coincidentes con los procesos ocurridos tras el establecimiento de esta barrera geológica (Leigh *et al.* 2013, Bagley y Johnson 2014).

Los altos niveles de diferenciación genética entre ambos clados son indicativos de que las poblaciones del Golfo de México de ambos géneros han sufrido un aislamiento histórico durante un tiempo considerable, lo que ha ocasionado un limitado o nulo flujo génico con el resto de poblaciones de la costa atlántica que les ha permitido diferenciarse genéticamente (Muss *et al.* 2001).

La diferenciación de los dos clados dentro del Atlántico mostrada por *Dormitator* y *Gobiomorus*, es coincidente con la delimitación del Golfo de México y el Caribe como regiones biogeográficas independientes dentro del “Gran Caribe”, clasificación realizada con base en la distribución de peces costeros (Robertson y Cramer 2014). Además, la diferenciación en los eleótridos del Golfo de México como un clado evolutivo independiente, es coincidente con lo observado en especies co-distribuidas de varios taxa, tanto especies diádromas (McMahan *et al.* 2013) como especies marinas (Bowen y Avise 1990, Palumbi 1994, Avise 2000, Muss *et al.* 2001, Soltis *et al.* 2006). Entre las cuales se encuentran especies de peces marinos de preferencias costeras, como *Centropristis striata* (Bowen y Avise 1990). Sin embargo,

varias especies marinas pelágicas, caracterizadas por ser nadadoras activas con movimientos a gran escala, no han mostrado esta diferenciación en el Golfo de México (Reeb y Avise 1990, Avise and Ball 1990). Este contraste en los patrones biogeográficos entre las especies mencionadas puede ser atribuido a las diferencias que presentan en su potencial de dispersión (Bowen y Avise 1990).

En cuanto a factores abióticos, el aislamiento de *Dormitator* y *Gobiomorus* pudo haberse originado por barreras que impidieron la dispersión fuera del Golfo de México, a pesar del elevado potencial de estos eleótridos para dispersarse en ambientes salinos. Entre esas barreras se encuentran las de origen oceanográfico, como por ejemplo, la Corriente de Lazo (Fig. 3), que actúa como barrera entre las aguas del Golfo de México y las del Caribe (Coats 1992, McMahan *et al.* 2013), y que pudo haber favorecido que las poblaciones se encuentren restringidas a esta zona geográfica, aisladas del resto de poblaciones atlánticas. Otro factor de aislamiento importante lo constituye la discontinuidad de hábitat en la Península de Yucatán, debido a que la carencia de sistemas fluviales superficiales ha limitado el desarrollo de las poblaciones de peces costeros en esta zona por la falta de ambientes adecuados para su establecimiento (Miller *et al.* 2005, McMahan *et al.* 2013).



Figura 3. Corriente de Lazo en la zona del Golfo de México y el Caribe. Modificado de McMahan *et al.* 2013.

Las variaciones climáticas históricas pueden representar otro factor determinante en la estructuración genética dentro de *Dormitator* y *Gobiomorus* en el Atlántico. Las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno, afectaron la estructura genética de la mayoría de los organismos, provocando modificaciones en su distribución y en su historia evolutiva, que incluyen eventos de diferenciación y homogenización genética (Hewitt 2000). Durante los Máximos Glaciares se sucedieron cambios repetidos en el nivel del mar, con oscilaciones de ~120m por debajo del nivel actual (Bracco *et al.* 2010, Fig. 4). Ocasionándose así cambios recurrentes en la conectividad de las poblaciones que pueden verse actualmente reflejados en su estructuración genética (Muss *et al.* 2001). En este sentido, se tiene registro de un descenso significativo en el nivel del mar (~70 m) ocurrido hace ~0.9 Ma (O’Dea *et al.* 2016), lo cual coincide con la datación de los eventos divergentes entre los clados Golfo de México y Caribe de los eleótridos aquí estudiados. Este tipo de eventos climáticos recientes ha tenido influencia en la distribución de varios taxa dentro del Atlántico (Avice, 1992, Avice 2000), ya que en los periodos glaciares, la regresión marina confinó a varias especies en la parte más occidental del Golfo de México, en donde encontraron refugio varias especies, sobre todo las de preferencia costera (Bowen y Avice 1990). Este patrón pudo afectar a las poblaciones de los eleótridos estudiados, los cuales muestran un registro de este aislamiento histórico en su genoma.

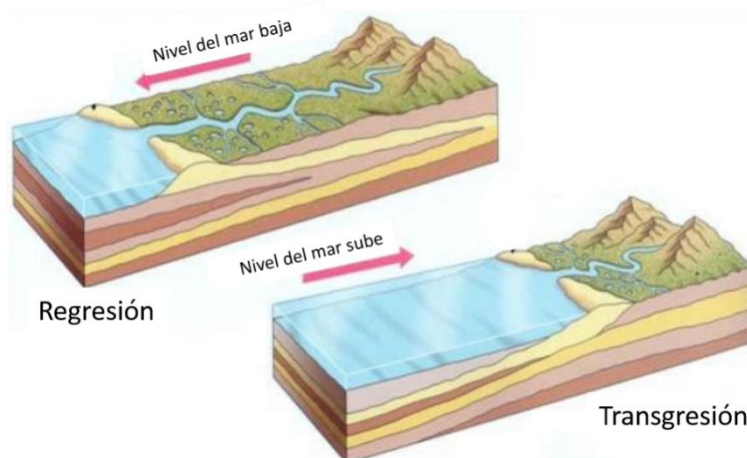


Figura 4. Esquematación de las variaciones del nivel del mar durante las regresiones (nivel del mar bajo) y transgresiones (nivel del mar alto) ocurridas durante el Pleistoceno.

Modificado de <http://pt.slideshare.net/pibidgeografia/aula-capitulo-10>

Se ha postulado que una marcada estructuración geográfica puede ser el resultado de restricciones en el flujo génico entre poblaciones, tanto históricos como contemporáneos, a causa de factores geográficos o ecológicos que actúen como barrera para la dispersión; pero también de la capacidad intrínseca de las especies para dispersarse (Avice 2000). En este sentido, las estructuraciones geográficas exhibidas por los eleótridos parecen ser el resultado de una interacción entre una historia paleo-climática compartida (patrones de corrientes marinas, variaciones en el nivel del mar y disponibilidad de hábitat) y las características de historia de vida propias de sus especies (Bowen y Avice 1990, Avice 2000, McMahan *et al.* 2013).

De manera adicional a la diferenciación del Golfo de México y del Caribe de los eleótridos aquí estudiados, el género *Dormitator* presentó la formación de dos clados más dentro del linaje Atlántico que se abordan a continuación: Camerún y Oeste de Cuba.

3.4.2. Camerún

El clado de Camerún corresponde a la especie *Dormitator lebretonis* y se estimó que el tiempo al ancestro común más reciente con el resto del linaje Atlántico ocurrió entre los 0.28 y 0.63 Ma. La diferenciación de Camerún dentro del Atlántico es recuperada con los datos mitocondriales y concatenados (Cytb+Rho+ β actin), pero no con la información nuclear analizada de manera independiente. Lo cual puede deberse al corto tiempo desde su separación, así como a la retención de polimorfismos ancestrales o a un flujo génico trans-Atlántico reciente (Lessios 2008, Taillebois *et al.* 2013). La distancia genética entre Camerún y el resto del Atlántico es de $\bar{D}p = 6.3\%$ (Cytb). De manera similar, en dos especies de ciprínidos, *Squalius pyrenaicus* y *S. carolitertii*, se ha reportado una alta divergencia mitocondrial ($\bar{D}p = 6.3\%$, Cytb) y una falta de diferenciación con β actin, en donde incluso ambas especies comparten el mismo haplotipo, por lo que se propone que el sorteo de linajes en este gen nuclear está aún incompleto (Robalo *et al.* 2006). No obstante, estos resultados deben ser interpretados con cautela, ya que únicamente fue posible

la inclusión de un ejemplar africano, por lo que para reforzar los resultados aquí reportados es necesario un análisis con un tamaño de muestra mayor.

Sin embargo, la separación de los linajes atlánticos de *Dormitator*, que divide las costas americanas de las africanas como grupos hermanos, permite rechazar la hipótesis vicariante de un origen Gondwanico de este grupo de eleótridos. Y fecha con una diferencia de al menos 20 Ma la hipótesis generalizada de Rosen (1985), que propone una vía de dispersión con dirección Atlántico este/Atlántico oeste, planteando que las especies hermanas distribuidas a lo largo las regiones del Atlántico se originaron como resultado de una propagación entre las cuencas atlánticas en el Cenozoico (65-20 Ma). Varios grupos de peces comparten esta distribución anfi-atlántica (Haug y Tiedemann 1998, Muss *et al.* 2001, Rocha *et al.* 2002, Carlin *et al.* 2003, Floeter *et al.* 2008, Freitas *et al.* 2014), y a pesar de la diferenciación genética entre organismos de las costas atlánticas, algunos autores han considerado que la Dorsal Mesoatlántica (cordillera submarina de origen tectónico y volcánico ubicada en medio del Atlántico a más de 3500Km de profundidad) actúa en cierta manera como barrera para las especies marinas (Floeter *et al.* 2008).

Por otro lado, se han detectado patrones de mayor similitud entre taxa de ambas costas del Atlántico que entre organismos transístmicos (Pacífico/Atlántico). Tal es el caso del pez *Sparisoma frondosum*, que se creía endémico de las costas de Brasil y fue registrado recientemente en las Isas Cabo Verde (Freitas *et al.* 2014) y de los peces del género *Ophioblennius* (Muss *et al.* 2001). Un patrón similar lo mostraron las especies de mangle *Avicennia germinans* y *Rhizophora mangle*, que mantienen un flujo genético entre sus poblaciones trans-atlánticas (Cerón-Souza *et al.* 2015). En ambos casos, su presencia en las costas africanas estuvo mediada por las corrientes marinas contemporáneas. En el océano Atlántico, los patrones de las principales corrientes marinas fueron establecidos como consecuencia del rompimiento del oeste de Gondwana (Fig. 5) y han mantenido la misma dirección conectando el continente americano con el oeste de África desde el cierre final del

Istmo de Panamá (Richardson y Walsh 1986, Parrish 1993, Stramma y Schott 1999, Muss *et al.* 2001, Renner 2004). Entre dichas corrientes, la Contra Corriente Nor-eccuatorial, que fluye en dirección oeste-este, pudo favorecer una dispersión desde América hacia el este de África de las mencionadas especies. Dadas las afinidades ecológicas y biogeográficas entre las especies de mangle y *Dormitator*, tal parece que, tanto en estas especies como en otras de peces anfidromos o estuarinos (ej. *Eleotris*), procesos similares han permitido una dispersión trans-atlántica a larga distancia, favorecida por factores oceanográficos.

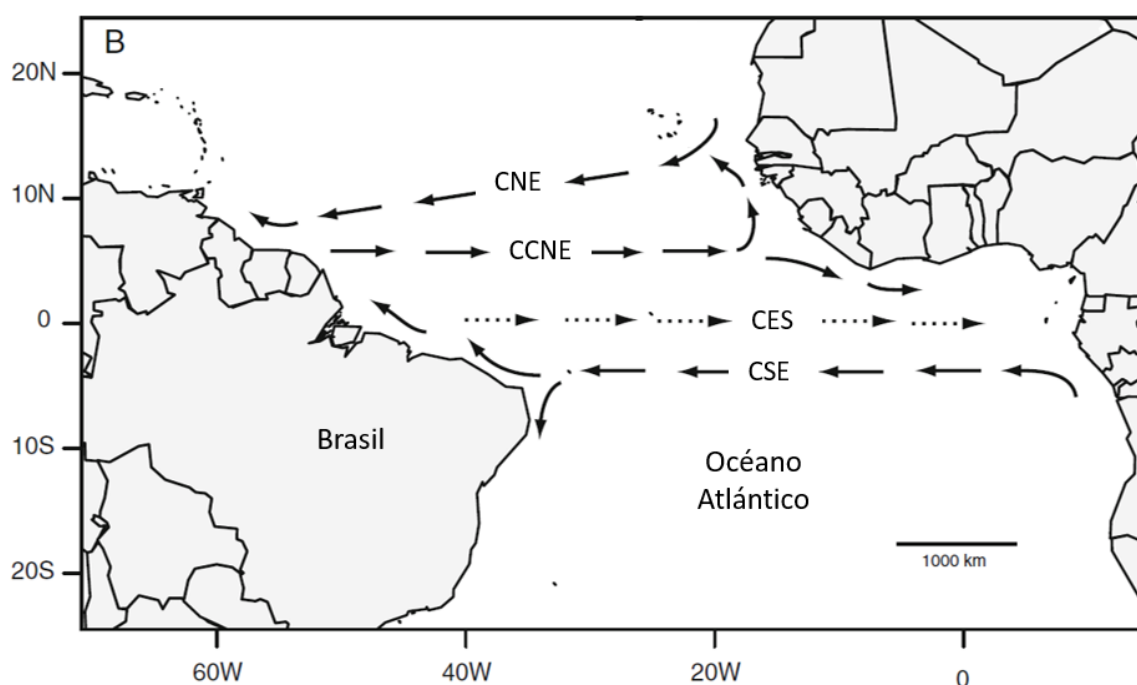


Figura 5. Patrones de las corrientes oceánicas que han sido relacionadas con eventos de dispersión entre las costas del Atlántico. CNE= Corriente Norecuatorial, CCNE= Contra corriente Nor-Ecuatorial, CES= Corriente Ecuatorial Submarina, CSE= Corriente Sur-Ecuatorial. Modificado de Freitas *et al.* 2014.

3.4.3. Oeste de Cuba

Por otra parte, en la isla de Cuba se identificó la presencia de dos clados dentro del género *Dormitator*, sin traslape en sus distribuciones. Por un lado, los organismos de la región este de Cuba quedaron incluidos en el clado Caribe anteriormente descrito, (junto con el resto de muestras caribeñas de *Dormitator* procedentes de República Dominicana, Honduras, Nicaragua, Panamá y Venezuela).

Y por otro lado, los individuos de la provincia cubana de Pinar del Río y de la Isla de la Juventud conformaron el clado aquí denominado Oeste de Cuba, que coincide con la distribución de *D. cubanus* (Ginsburg 1953).

La diferenciación del Oeste de Cuba en esta reducida escala geográfica es remarcable (Fig. 6). Este clado presentó una distancia genética mitocondrial de $\bar{D}p = 3.8\%$ con respecto al resto del Atlántico y de $\bar{D}p = 2.8\%$ con respecto al clado Caribe, su grupo hermano en la reconstrucción filogenética de *Cytb*. Además, el Oeste de Cuba fue el único clado identificado como distinto en toda la costa Atlántica por las reconstrucciones filogenéticas con los dos genes nucleares, con distancias genéticas con respecto al resto del Atlántico de $\bar{D}p = 0.4\%$ (Rho) y $\bar{D}p = 0.5\%$ (β actin). Lo que sugiere un proceso demográfico o selectivo a través del cual los alelos nucleares evolucionaron o fueron sorteados más rápido (Robalo *et al.* 2006). Propiciado posiblemente por la acción de la deriva génica en una población con un tamaño efectivo poblacional reducido, después del aislamiento del oeste de Cuba como resultado de las fluctuaciones climáticas, cambio en los patrones de corrientes y variaciones en el nivel del mar (Taylor y Hellberg 2003).



Figura 6. Ubicación actual de Cuba y de la Isla de la Juventud
(<https://commons.wikimedia.org/w/index.php>)

Los patrones de divergencia espacial y temporal (0.25-0.45 Ma) del clado Oeste de Cuba concuerdan con estudios biogeográficos previos de peces y anfibios,

que soportan la hipótesis de que la Isla de la Juventud había estado aislada de Cuba al menos desde el Oligoceno y más recientemente desde el Pleistoceno (Fig. 7, Rosen 1985, Rauchenberger 1988, Iturralde-Vinent y McPhee 1999, Iturralde-Vinent 2006, Doadrio *et al.* 2009, Alonso *et al.* 2012). Se ha registrado que la Isla de la Juventud y la región de Pinar del Río (Península de Guanahacabibes) conformaron una unidad geológica diferenciada y aislada del resto del área Cubana desde las etapas tempranas de la formación del mar Caribe (Fig. 8, Iturralde-Vinent 2004). Por lo que, se propone que este evento geológico vicariante entre Cuba y la Isla de la Juventud junto con la Península de Guanahacabibes (en Pinar del Río) ha promovido la especiación en este grupo de peces anfidromos así como de otras especies de peces primarias. Y que además, ha propiciado la presencia de varias especies endémicas en el oeste de Cuba, como los poecílidos *Girardinus rivasi* y *Glaridichthys falcatus* (Doadrio *et al.* 2009). Esta última especie, por ejemplo, muestra divergencias genéticas con respecto a sus linajes más cercanos ($\bar{D}p = 1.7-2.4\%$ para *Cytb*) similares a las observadas entre *D. cubanus* y *D. maculatus* ($\bar{D}p = 2.8 \pm 0.4\%$), datos que refieren eventos cladogenéticos contemporáneos. El mismo patrón ha sido reportado en los anfibios *Peltophryne empusa* y *Peltophryne fustiger*, aunque con divergencias genéticas más recientes y con fechamientos que sugieren una separación reciente entre la Isla de la Juventud y Cuba en el Pleistoceno-Holoceno (Alonso *et al.* 2012).

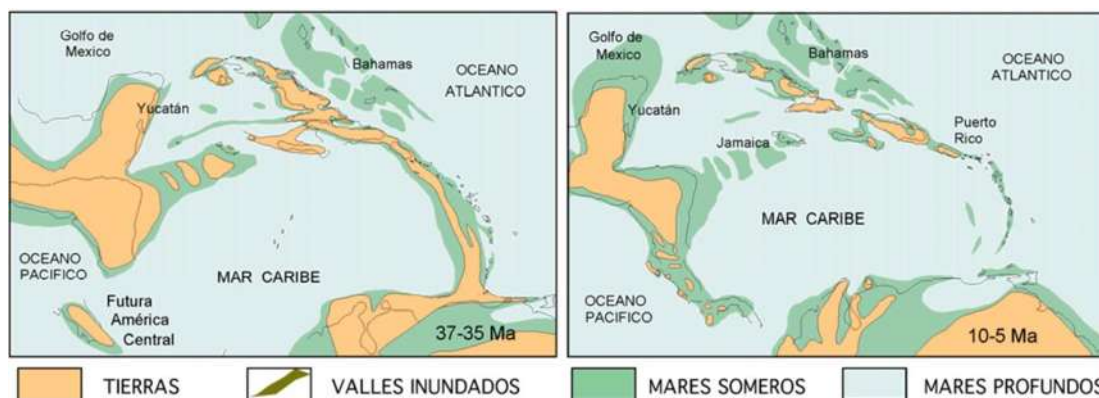


Figura 7. Representación paleogeográfica desde el Eoceno (izquierda) al Mioceno tardío (derecha) donde se muestra el distanciamiento entre la región del oeste de Cuba. Como referencia se ilustran los contornos de las líneas de costa actuales (modificado de Iturralde-Vinent 2006).

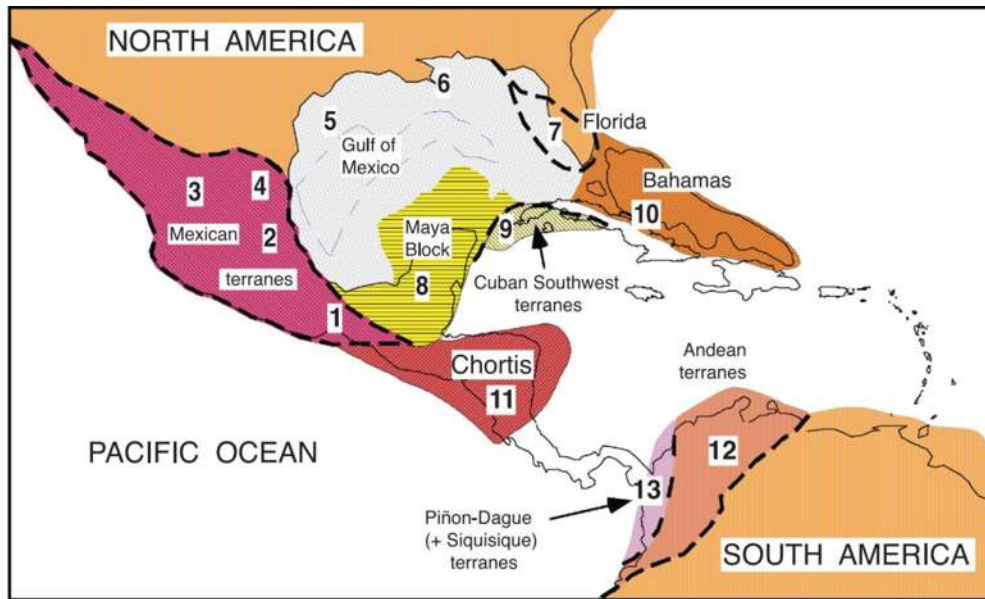


Figura 8. Representación de las unidades geológicas (continentes, bloques y terrenos tectonostratigráficos) que estuvieron activos durante la formación del Caribe (Triásico tardío-Jurásico tardío). Modificado de Iturralde-Vinent 2004.

De manera general, la diferenciación y delimitación geográfica de los clados presentes en el Atlántico en los eleótridos aquí analizados, sugieren que la estructura filogenética mostrada responde a eventos de vicarianza históricos y a barreras para la dispersión entre las cuencas atlánticas. Tal patrón es de esperarse dado el mayor aislamiento histórico que han sufrido las costas en el Atlántico, comparado con lo encontrado en las cuencas del Pacífico americano (Bermingham y Martin 1998, Muss *et al.* 2001, Smith y Bermingham 2005, Iturralde-Vinent 2006, Picq *et al.* 2014).

3.5. Implicaciones taxonómicas

En la clasificación taxonómica de los eleótridos estudiados se han usado tradicionalmente caracteres morfológicos para la delimitación de sus especies. Sin embargo, su arreglo taxonómico ha sido controversial dadas las numerosas sinonimias reportadas (Bussing 1998, Castro-Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005, Froese y Pauly 2016, Eschmeyer *et al.* 2016). Los resultados de la

presente investigación, pueden dar respaldo, con base en información molecular tanto mitocondrial como nuclear, a algunas de las especies actualmente válidas.

Los peces de los géneros analizados exhiben rangos amplios de distribución, lo que puede observarse en la presencia de especies trans-ístmicas y también trans-atlánticas, por lo cual, es de esperarse que dentro de las especies actualmente reconocidas se encontraran linajes crípticos (Muss *et al.* 2001). De este modo, los resultados reportados identificaron varios linajes genéticos independientes, todos ellos diferenciados filogenéticamente con niveles elevados y que sobrepasan el $\bar{D}p = 2\%$ de divergencia, generalmente aceptado como valor promedio de distancia genética en el gen *Cytb* para diferenciar especies hermanas de vertebrados (Grant y Bowen 1998, Johns y Avise 1998). Por lo cual, se muestra la necesidad de una revisión del arreglo taxonómico previamente propuesto así como de sus sinonimias, que tome en cuenta las relaciones filogenéticas que existen dentro de *Dormitator* y *Gobiomorus*.

Para el género *Dormitator*, en la vertiente del Pacífico se corrobora la existencia de una sola especie, *D. latifrons*, a lo largo de toda la costa desde México hasta Ecuador. Sin encontrarse evidencia molecular que pudiera respaldar su diferenciación en dos subespecies como lo había propuesto Ginsburg (1956).

Se asumía que la especie *D. maculatus* se encontraba distribuida en toda la costa atlántica de América, desde Estados Unidos hasta Brasil. Sin embargo, los resultados indican una marcada estructuración genética con la formación de tres clados geográficamente delimitados dentro de esta vertiente. Por lo que al menos tres entidades evolutivas independientes podrían ser consideradas como diferentes especies. Una en el Golfo de México, otra en el Caribe y otra en el Oeste de Cuba.

Existe discusión en la literatura especializada que pone en entredicho la validez de *D. cubanus* (Ginsburg 1953), considerando la existencia exclusiva de *D. maculatus* en todo el territorio cubano (Vergara 1992, Lara *et al.* 2010). Sin embargo,

aquí se muestra la ocurrencia de dos especies del género en Cuba: *D. cubanus* y *D. maculatus*. Así mismo, se respalda con datos moleculares la validez de *D. cubanus*, cuya distribución aquí reportada es consistente con la de la descripción original (Ginsburg 1953) en Pinar del Río, y además, con los registros aquí reportados se extiende su rango de distribución a la Isla de la Juventud, ya que fue descrita con una distribución únicamente en la provincia de Pinar de Río (oeste de la isla principal de Cuba).

Cabe señalar, que aunque se respalda molecularmente la especie africana *D. lebretonis* (Steindachner 1870), es necesaria la incorporación de más muestras que fortalezcan esta afirmación. Así como de ejemplares de *D. lophocephalus* (Hoedeman 1951), la especie más meridional descrita para el género dentro del continente americano y que no fue posible incluir en esta investigación.

Para el género *Gobiomorus*, de manera similar con *Dormitator*, en toda la costa americana del Atlántico era asumida la distribución de una única especie, *G. dormitor* (Castro-Aguirre *et al.* 1999, Kullander 2003, Miller *et al.* 2005). Sin embargo, los presentes resultados develan una diversidad críptica dentro de esta vertiente, ubicando al menos dos linajes evolutivos bien diferenciados genética y geográficamente en el Golfo de México y el Caribe.

En cuanto a la vertiente del Pacífico, los resultados aquí mostrados, validan la existencia de las dos especies descritas dentro del género, *G. maculatus* y *G. polylepis* con valores de divergencia genética elevados, distribuidas en simpatria en la costa del Pacífico continental, aunque la primera con un rango de distribución más extendido latitudinalmente.

Es de resaltar que, aunque *D. latifrons* y *G. maculatus* han sido reportadas en Galápagos, en la Isla Isabela y en la Isla Santa Cruz, respectivamente, la presencia de ambas especies en estas islas no pudo ser constatada a pesar del esfuerzo de muestreo realizado. Sin embargo, *Gobiomorus* sí fue encontrado en la Isla San

Cristóbal, y estos ejemplares conformaron un clado independiente dentro del Pacífico, adicional a los clados continentales de *G. maculatus* y *G. polylepis*. Este clado Galápagos presenta altos niveles de distancia genética con respecto a su grupo hermano del continente, $\bar{D}p = 2.1\%$ (*Cytb*). Por lo que este linaje constituiría una entidad evolutiva distinta a las ya descritas para el Pacífico. Además de que se aumenta el rango de distribución del género *Gobiomorus* dentro del archipiélago de las Galápagos con este nuevo registro en la Isla San Cristóbal.

IV. CONCLUSIONES GENERALES

1. La presente investigación es la primera en analizar la historia evolutiva de las especies anfíromas de dos géneros de la familia Eleotridae: *Dormitator* y *Gobiomorus*, con base en información molecular.
2. El potencial de dispersión no siempre fue determinante en los patrones de estructuración de sus linajes genéticos.
3. Se identificaron factores abióticos que mostraron una influencia en la estructuración genética y geográfica de los linajes de los eleótridos estudiados, tales como eventos geológicos, climáticos y oceanográficos. Los cuales propiciaron en algunos casos eventos de conexión y en otros de aislamiento en las poblaciones.
4. Dentro de ambos géneros, los linajes que fueron identificados se encuentran bien diferenciados genéticamente ($>\bar{D}p = 2\%$, *Cytb*) y con cierta relación con el territorio geográfico.
5. El Istmo de Panamá mostró ser el evento geológico más importante en la historia evolutiva de los eleótridos. Primero generando eventos de vicarianza entre las dos vertientes oceánicas y después, de dispersión y aislamiento dentro de cada vertiente, tras la serie de cambios ambientales que se desencadenaron como consecuencia de su establecimiento en el centro de América. Tales como la aparición de barreras vicariantes, fluctuaciones en el nivel mar y cambios en los patrones de corrientes marinas.
6. En ambos géneros se identificó la existencia de linajes geminados, que divergieron como consecuencia de la barrera geológica del Istmo de Panamá. La divergencia entre los linajes del Pacífico y del Atlántico de estos eleótridos ocurrió hace aproximadamente ~ 1.5 Ma, lo que representa la datación más reciente reportada para linajes trans-ístmicos. Los intervalos de tiempo (95% HPD) de estas dataciones van desde los 0.3 hasta los 3.2 Ma, dentro del Plioceno tardío e inicios de Pleistoceno, y concuerdan con lo reportado para

otras especies de animales de preferencias costeras, representando los últimos eventos de conexión entre las dos vertientes oceánicas.

7. Los patrones evolutivos mostrados por los eleótridos en cada una de las vertientes oceánicas, Pacífico y Atlántico, fueron contrastantes.
8. En la vertiente del Pacífico, en ambos géneros, de manera general se observó una homogeneidad genética a lo largo de toda la costa continental, la cual pudo ser favorecida por la anfídromía de sus especies, que les ha permitido ocupar amplios rangos de distribución. *Dormitator* mostró un solo linaje (*D. latifrons*) a lo largo de toda la costa continental pacífica. *Gobiomorus* presentó la ocurrencia simpátrica de las dos especies continentales (*G. maculatus* y *G. polylepis*). A excepción de la diferenciación de *Gobiomorus* en Galápagos, ocurrida tras un evento de aislamiento favorecido por la dispersión de individuos continentales a través de la Corriente de Panamá.
9. Por el contrario, y a pesar de su elevado potencial de dispersión a través de ambientes marinos, en la vertiente atlántica ambos géneros mostraron una marcada estructuración genética, con distintos clados delimitados genética y geográficamente: Golfo de México y Caribe para *Dormitator* y *Gobiomorus*, además de Oeste de Cuba y Camerún, en el caso de *Dormitator*. Al parecer como resultado del efecto de factores abióticos históricos (geológicos, climáticos y oceanográficos), que generaron eventos vicariantes y barreras para la dispersión entre las cuencas del Atlántico, así como de factores ecológicos de disponibilidad de hábitat.
10. En cuanto a las implicaciones taxonómicas, los resultados dieron respaldo molecular a las especies anteriormente descritas de *Dormitator* y *Gobiomorus*. Pero además, aportaron evidencia de posibles especies crípticas en los linajes de ambos géneros en el Golfo de México y el Caribe, así como de *Gobiomorus* en las Islas Galápagos. Por lo que se evidencia la necesidad de una revisión taxonómica dentro de los géneros.

11. La identificación de entidades evolutivas adicionales, que podrían representar especies nuevas desconocidas hasta el momento, subraya la importancia de la conservación de los ambientes costeros en donde habitan las especies de los géneros estudiados

12. Finalmente se registra un aumento en el rango de distribución de la especie *D. cubanus* en la Isla de la Juventud. Así como del género *Gobiomorus* en la Isla San Cristóbal en Galápagos.

V. PERSPECTIVAS Y/O RECOMENDACIONES

- Con el estudio comparativo de los dos géneros de eleótridos aquí abordado, se logró un avance significativo en el entendimiento de los patrones evolutivos y de distribución de las especies de peces anfídromas hasta ahora dejadas de lado.
- Las hipótesis biogeográficas aquí propuestas ayudarán a un mejor entendimiento de la biogeografía histórica de la región de Mesoamérica y de la historia evolutiva de las especies de peces neotropicales.
- Se evidenció la necesidad de una investigación a fondo de la biología de las diferentes especies aquí abordadas.
- Se reveló la existencia de linajes evolutivos independientes hasta entonces no identificados, que hacen necesaria una revisión taxonómica de las especies de ambos géneros, que incorpore análisis morfológicos de los especímenes, que corroboren las diferencias moleculares encontradas.
- En el caso de los linajes del Golfo de México y del Caribe, tanto para *Dormitator* como para *Gobiomorus*, es necesario identificar a qué especie de las ya descritas anteriormente pertenecen los linajes genéticos independientes aquí encontrados.
- En su caso, realizar la descripción de las nuevas especies aquí detectadas, tanto para *Dormitator* como *Gobiomorus* en las cuencas del Atlántico, así como en Galápagos en el caso de *Gobiomorus*.
- Es esencial que en análisis futuros se incorpore la especie más sureña de *Dormitator* en Surinam, *D. lophocephalus*, ya que ayudará a determinar la validez de las especies del género dentro de la vertiente Atlántica, así como la delimitación de su rango de distribución.
- Asimismo, para *Gobiomorus* es necesaria la incorporación de una mayor cantidad de muestras que representen mejor los clados del Pacífico, así como

de ejemplares caribeños de Las Antillas, que ayudarán a dilucidar con mayor precisión las relaciones filogenéticas de sus especies.

- Estudios comparativos con otros peces que compartan la misma distribución geográfica con los eleótridos proveerán de mayor información sobre el relativo efecto de factores bióticos y abióticos en la historia evolutiva y los patrones biogeográficos de los peces anfídomos neotropicales.
- La delimitación de linajes genéticos discretos y de una mayor cantidad de especies dentro de los eleótridos estudiados puede ser de utilidad en la conservación tanto de las especies como de los hábitats en donde se encuentran distribuidas.
- La estrecha relación entre los eleótridos estudiados y los ecosistemas dulceacuícolas costeros son indicativos de la importancia de la conservación de los ambientes habitados por las especies, que permitan mantener la variación genética de sus poblaciones.
- Por ejemplo, dado que existen especies con rangos más restringidos, como en el Oeste de Cuba, en Galápagos y en Michoacán y Costa Rica (*Gobiomorus polylepis*), su identificación es determinante en el planteamiento de estrategias de conservación y de manejo, tanto de las especies como de los ambientes en donde habitan. Ya que los ecosistemas costeros son altamente vulnerables ante el impacto humano, incluyendo contaminación de los cuerpos de agua, pérdida de vegetación acuática, alteraciones de los flujos naturales de agua, etc.
- Aunque algunas de las especies de eleótridos son comúnmente abundantes en sus ambientes naturales y se encuentran catalogadas como de preocupación menor (IUCN), se ha documentado un declive en sus poblaciones relacionado con alteraciones antropogénicas ocasionadas en su hábitat.

VI. BIBLIOGRAFÍA GENERAL

1. Agorreta A, San Mauro D, Schliewen U, Van Tassell JL, Kovačić M, Zardoya R, *et al.* 2013. Molecular phylogenetics of Gobioidae and phylogenetic placement of European gobies. *Mol Phylogenet Evol.* 69: 619-633. doi: 10.1016/j.ympev.2013.07.017.
2. Aguadé M. 2000. Evolución molecular: el reloj de la vida. Método No. 28. 76 pp. Departamento de Genética, Universidad de Barcelona.
3. Akihito A. Iwata, T. Kobayashi, K. Ikeo, T. Imanishi, H. Ono, Y. Umehara, C. Hamamatsu, K. Sugiyama, Y. Ikeda, K. Sakamoto, A. Fumihito, S. Ohno y T. Gojobori. 2000. Evolutionary aspects of gobioid fishes based upon a phylogenetic analysis of mitochondrial cytochrome b genes. *Gene* 259, 5–15.
4. Alda F., R. G. Reina, I. Doadrio y E. Bermingham. 2013. Phylogeny and biogeography of the *Poecilia sphenops* species complex (Actinopterygii, Poeciliidae) in Central America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 66:1011–1026
5. Alonso R., A.J. Crawford y E. Bermingham. 2012. Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae:*Peltophryne*) based on mitochondrial and nuclear genes. *J Biogeogr.* 39: 434–451. doi: 10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x.
6. Alva-Campbell Y., S. R. Floeter, D.R. Robertson, D. R. Bellwood and G. Bernardi. 2010. Molecular phylogenetics and evolution of *Holacanthus* angelfishes (Pomacanthidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56: 456-461.
7. Ancieta D. F. y A. Landa. 1977. Reseña taxonómica y biológica de los peces cultivados en el área andina incluyendo la costa del Perú. *FAO Inf. Pesca*, 2(159):106-113.
8. Avise J. C. 1992. Population structure and biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos*. 63: 62–76. doi: 10.2307/3545516
9. Avise J. C. 1994. Molecular markers, natural history, and evolution. Chapman & Hall, New York.
10. Avise J. C. 2000. Phylogeography, the history and formation of species, Harvard University Press, 447 pp.
11. Avise J.C. y R.M. Ball Jr. 1990. Principles of genealogical concordance in species concepts and biological taxonomy. *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* 7:45-67.

12. Avise J.C., J. Arnold, R.M. Ball, Jr., E. Bermingham, T. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb y N.C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:489-522.
13. Bacon CD, Silvestro D, Jaramillo C, Smith BT, Chakrabarty P, Antonelli A. 2015. Biological evidence supports an early and complex emergence of the isthmus of Panama. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2015;112: 6110-6115. doi: 10.1073/pnas.1423853112
14. Bagley J.C. y J. B. Johnson. 2014. Phylogeography and biogeography of the lower Central American Neotropics diversification between two continents and between two seas. *Biological reviews*. 89 (4):767–790. doi: 10.1111/brv.12076
15. Bartoli G., M. Sarnthein, M. Weinelt, H. Erlenkeuser, D. Garbe-Schönberg, D. W. Lea. 2005. Final closure of Panama and the onset of northern hemisphere glaciation. *Earth Planet. Sci. Lett.* 237, 33–44.
16. Bellwood D. R., S. Klanten, P. F. Cowman, M. S. Pratchett, N. Konow, and L. Van Herwerden. 2010. Evolutionary history of the butterflyfishes (f: Chaetodontidae) and the rise of coral feeding fishes. *J. Evol. Biol.* 23, 335–349.
17. Bernardi G., M. Ramon, Y. Alva-Campbell, J. McCosker, G. Bucciarelli. L. Garske, B. Victor y N. L. Crane. 2014. Darwin's fishes: Phylogeography of Galapagos Islands reef fishes. *Bull. Mar. Sci.* 90 (1):533-549.
18. Bermingham E. y H.A. Lessios. 1993. Rate variation of protein and mtDNA evolutions revealed by sea urchins separated by the Isthmus of Panama. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 90, 2734-2738.
19. Bermingham, E. and J.C. Avise. 1986. Molecular zoogeography of freshwater fishes in the southeastern United States. *Genetics* 113:939-965.
20. Bermingham E, S. S. McCafferty, A. P. Martin. 1997. Fish biogeography and molecular clocks: perspectives from the Panamanian Isthmus. In *Molecular Systematics of Fishes*, ed. TD Kocher, CA Stepien, pp. 113–28. San Diego: Academic.
21. Bermingham E. y Martín, A. P. 1998. Comparative mtDNA phylogeography of neotropical freshwater fishes: Testing share history to infer the evolutionary landscape of lower Central America. *Molecular Ecology*. 7: 499-517.

22. Bowen B. W. y J. C. Avise. 1990. Genetic structure of Atlantic and Gulf of Mexico populations of sea bass, menhaden, and sturgeon: influence of zoogeographic factors and life-history patterns. *Mar Biol.* 107: 371–381. doi: 10.1007/BF01313418.
23. Bracco R., F. García-Rodríguez, H. Inda, L. del Puerto, C. Castiñeira y D. Panario. 2010. Niveles relativos del mar durante el Pleistoceno final-Holoceno en la costa de Uruguay. En: *El Holoceno en la zona costera de Uruguay*. Comisión Sectorial de Investigación Científica - UDeLaR. Departamento de Publicaciones, UCUR, Montevideo. Ed: Felipe García-Rodríguez. pp.65-90.
24. Buchs D. M., R. J. Arculus, P. O. Baumgartner, C. Baumgartner-Mora, A. Ulianov. 2010. Late Cretaceous arc development on the SW margin of the Caribbean Plate: Insights from the Golfito, Costa Rica, and Azuero, Panama, complexes. *Geochem. Geophys. Geosyst.* 11, Q07S24.
25. Burton, K. W., H.F. Ling and R. K. O’Nions. 1997. Closure of the Central American Isthmus and its effect on deep-water formation in the North Atlantic. *Nature* 386:382–385.
26. Bussing, W. 1998. *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.
27. Carlin J.L., D.R. Robertson y B.W. Bowen. 2003. Ancient divergences and recent connections in two tropical Atlantic reef fishes *Epinephelus adscensionis* and *Rypticus saponaceus* (Percoidae: Serranidae). *Mar Biol.* 143: 1057–1069. doi: 10.1007/s00227-003-1151-3.
28. Castro-Aguirre J.L., Schmitter-Soto J.J. y H.S. Espinoza P. 1999. *Ictiofauna estuarino-lagunar y vicaria de México*. CICIMAR-IPN. Limusa Noriega editores. México, D. F. 705 pp.
29. Castro R. R., G. Aguilar B. y J. de la Paz Hernández G. 2005. Conversión alimenticia en engordas puras y mixtas de popoyote *Dormitator latifrons* Richardson en estanques de cemento. *Universidad de Zaragoza, España. AquaTIC* 023-45:52.
30. Cerón-Souza I., E.G. González, A.E. Schwarzbach, D.E. Salas-Leiva, E. Rivera-Ocasio, N. Toro-Perea, *et al.* 2015. Contrasting demographic history and gene flow patterns of two mangrove species on either side of the Central American isthmus. *Ecol Evol.*5: 3486–3499. doi: 10.1002/ece3.1569. pmid:26380680
31. Chaisson W. P., A. C. Ravelo. 2000. Pliocene development of the east-west hydrographic gradient in the equatorial Pacific. *Paleoceanography* 15, 497–505.

32. Chubb AL, Zink RM, Fitzsimons JM. 1998. Patterns of mtDNA variation in Hawaiian freshwater fishes: the phylogeographic consequences of amphidromy. *J Hered.* 89: 8-16. doi: 10.1093/jhered/89.1.8.
33. Clive L. M. A., P. Bimbao, J. P.T. Dalsgaard y R. S. V. Pullin. 1995. Acuicultura y sustentabilidad a través del manejo de los recursos integrados. *Aquaculture and Sustainability through Integrated Resources Management. Outlook on Agricultural* 22(3):143-150.
34. Coates, A.G. y Obando, J.A., 1996. The geologic evolution of the Central America Isthmus. In: Jackson, J.B.C., Budd, A.F., Coates, A.G. (Eds.), *Evolution and Environment in Tropical America*. Chicago University Press, Chicago, pp. 21–56.
35. Coates A. G. y R. F. Stallard. 2013. How old is the Isthmus of Panama? *Bull. Mar. Sci.* 89, 801–813.
36. Coates, A.G., Jackson, J.B.C., Collins, L.S., Cronin, T.M., Dowsett, H.J., Bybell, L.M., Jung, P., and Obando, J. 1992. Closure of the Isthmus of Panama: The nearshore marine record of Costa Rica and western Panama: *Geological Society of America Bulletin*, v. 104, p. 814–828.
37. Coates A. G., M.-P. Aubry, W. A. Berggren, L. S. Collins, y M. Kunk. 2003. Early neogene history of the Central American arc from Bocas del Toro, western Panama. *Geol. Soc. Am. Bull.* 115, 271–287.
38. Coates A.G., D. F. McNeill, M. P. Aubry, W. A. Berggren y L.S. Collins. 2005. An introduction to the geology of the Bocas del Toro archipelago, Panama. *Carib J Sci.* 41: 374–391.
39. Coats D. A. 1992. The Loop Current. *The physical oceanography of the U.S. Atlantic and Eastern Gulf of Mexico* (ed. by J.D. Milliman and E. Imamura), pp. 1–45. United States Department of the Interior, Mineral Management Service, Atlantic OCS Region, Herndon, VA.
40. Contreras M. R., I. Luna V. y J.J. Morrone. 2001. Conceptos biogeográficos. *Elementos* 41:33-37.
41. Cook BD, Bernays S, Pringle CM, Hughes JM. 2009. Marine dispersal determines the genetic population structure of migratory stream fauna of Puerto Rico: evidence for island-scale population recovery processes. *J North American Benthol Soc.* 28: 709-718. doi: 10.1899/09-008.1.
42. Coppard S. E., K. S. Zigler, H. A. Lessios. 2013. Phylogeography of the sand dollar genus *Mellita*: Cryptic speciation along the coasts of the Americas. *Mol. Phylogenet. Evol.* 69, 1033–1042.

43. Cowman P.F., and D.R. Bellwood. 2013. Vicariance across major marine biogeographic barriers: temporal concordance and the relative intensity of hard versus soft barriers. *Proc R Soc B* 280: 20131541. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2013.1541>
44. Craig M. T., P.A. Hastings y D. J. Pondella II. 2004. Speciation in the Central American Seaway: the importance of taxon sampling in identification of trans isthmian geminate pairs. *Journal of Biogeography* 31, 1085-1091.
45. Cronin T. M., y H. J. Dowsett. 1996. in *Evolution and Environment in Tropical America*, J. B. C. Jackson, A. F. Budd, A. G. Coates, Eds. (University of Chicago Press, Chicago, pp. 76–104.
46. Darwin C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray. Londres.
47. De la Lanza Espino G., M. A. Ortiz Pérez y J. L. Carbajal Pérez. 2012. Diferenciación hidrogeomorfológica de los ambientes costeros del Pacífico, del Golfo de México y del Mar Caribe. *Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*. México, D.F. <http://www.revistas.unam.mx/index.php/rig/article/view/33375/41994>
48. Doadrio I. y O. Domínguez D. 2004. Phylogenetics relationships whitin the fish family Goodeidae based on cytochrome b sequense data. *31*: 416-430.
49. Doadrio I., S. Perea, L. Alcaraz y N. Hernández. 2009. Molecular phylogeny and biogeography of the Cuban genus *Girardinus* Poey, 1854 and relationships within the tribe Girardinini (Actinopterygii, Poeciliidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50: 16-30.
50. Domínguez–Domínguez O. y E. Vázquez–Domínguez. 2009. Filogeografía: aplicaciones en taxonomía y conservación. *Animal Biodiversity and Conservation*, 32.1: 59–70.
51. Drummond AJ, Ho SYW, Phillips MJ, y Rambaut A. 2006. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. *PLoS Biol* 4:e88.
52. Durand J.D., H. Persat and Y. Bouvet. 1999. Phylogeograpy and postglacial dispersion of the chub (*Leuciscus cephalus*) in Europe. *Molecular Ecology* 8:989-997.
53. Eschmeyer W.N., R. Fricke y R. van derLaan (eds). 2016. *Catalog of fishes*. California Academy of Sciences. Dirección electrónica: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>. Versión electrónica del 09 de julio de 2016.

54. Felsenstein J. 1978. The number of evolutionary trees. *Syst Zool* 27:27-33.
55. Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *Am Nat* 125:1-15
56. Felsenstein J. 2015. Theoretical evolutionary genetics. Department of Genome Sciences and Department of Biology, University of Washington. Seattle, Washington. USA.
57. Floeter S. R., L.A. Rocha, D. R. Robertson, J.C. Joyeux, W.F. Smith-Vaniz, P. Wirtz, *et al.* 2008. Atlantic reef fish biogeography and evolution. *J Biogeogr.* 35: 22–47. doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01790.x.
58. Follett W. I. 1960. The Fresh-Water Fishes-Their Origins and Affinities. *Sistematic Zoology*, Vol. 9, No. 3/4 : 212-232.
59. Frédérich B., L. Sorenson, F. Santini, G. J. Slater, M. E. Alfaro. 2013. Iterative ecological radiation and convergence during the evolutionary history of damselfishes (Pomacentridae). *Am. Nat.* 181, 94–113.
60. Freitas R., O. J. Luiz, P.N. Silva, S.R. Floeter, G. Bernardi y C.E.L. Ferreira. 2014. The occurrence of *Sparisoma frondosum* (Teleostei:Labridae) in the Cape Verde Archipelago, with summary of expatriated brazilian endemic reef fishes. *Mar. Biodiv.* 44:173-179.
61. Froese R, Pauly D, editors. 2016. FishBase. Dirección electrónica: www.fishbase.org. Versión electrónica del 09 de julio de 2016.
62. Gagnon, M. C. and B. Angers. 2006. The determinant role of temporary proglacial drainages on the genetic structure of fishes. *Mol. Ecol.* 15: 1051-1065.
63. Gaston K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. Review article. *Nature* 405, 220-227. doi:10.1038/35012228.
64. Ginsburg I. 1953. Ten new American gobioid fishes in the United States National Museum, including additions to a revision of *Gobionellus*. *Jour. Washington Acad. Sci.*, 43:18-26.
65. González E. G. 2007. Population genetics of two marine pelagic fishes: European sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) and bigeye tuna, *Thunnus obesus* (Lowe, 1839). Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. España.

66. Grant W. S. y B. W. Bowen. 1998. Shallow population histories in deep evolutionary lineages of marine fishes: Insights from sardines and anchovies and lessons for conservation. *The Journal of Heredity of the American Genetic Association* 89 (5):415-426.
67. Grove y Lavenberg. 1997. *Fishes of the Galapagos Islands*. Stanford University Press.
68. Günther A. 1867. On the fishes of the states of Central America, founded upon specimens collected in fresh and marine waters of various parts of that country by Messrs. Salvin and Godman and Capt. J. M. Dow. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 1866, 600–604.
69. Harrison J. y P. Miller. 1992. Eleotridae. En Lévêque *et al.* Eds.1992. *Faune des poissons d'eaux douces et saumâtres d'Afrique de l'Ouest*. Tomo 2. ORSTOM Editions. Paris, France. 902pp.
70. Haug G. H., R. Tiedemann, R. Zahn, A. C. Ravelo. 2001. Role of Panama uplift on oceanic freshwater balance. *Geology* 29, 207–210.
71. Haug G. H. y R. Tiedemann. 1998. Effect of the formation of the Isthmus of Panama on Atlantic Ocean thermohaline circulation. *Nature*; 393: 673–676.
72. Hedges S.B. y Kumar S. 2004. Precision of molecular time estimates. *Trends Genet* 202:242-247.
73. Hendrickx M. E., J. Salgado-Barragán y M.A. Meda-Martínez. 1996. Abundance and diversity of macrofauna (fish and decapod crustaceans) in *Peneaus vannamei* cultura ponds in western Mexico. *Aquaculture* 143:61-73.
74. Hennig, W. 1965. Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.
75. Hewitt G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405(6789):907-13.
76. Hey J. y C.A. Machado. 2003. The study of structured populations-new hope for a difficult and divided science. *Nature*. 4: 535-543.
77. Hickerson M. J., Carstens, B. C., Cavender-Bares, J., Crandall, K. A., Graham, C. H., Johnson, J. B., Rissler, L., Victoriano, P. F. & Yoder, A. D. 2010. Phylogeography's past, present, and future: 10 years after Avise, 2000. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54, 291–301.
78. Hillis D. M. 1987. Molecular versus morphological approaches to systematics. *Annu Rev Ecol Syst* 18:23-42.

79. Hillis D. M. y J. J. Bull. 1993. An empirical test of bootstrapping as a method for assessing confidence in phylogenetic analysis. *Systematic biology*, 42(2), 182-192.
80. Ho S.Y.W. y M.J. Phillips. 2009. Accounting for calibration uncertainty in phylogenetic estimation of evolutionary divergence times. *Sist. Biol.* 58 (3): 367-380.
81. Ho S.Y.W. y S. Duchêne. 2014. Molecular-clock methods for estimating evolutionary rates and timescales. *Molecular Ecology* 23: 5947-5965.
82. Ho S.Y.W., K.J. Tong, C.S.P. Foster, A.M. Ritchie, N. Lo, and M. D. Crisp. 2015. Biogeographic calibrations for the molecular clock. *Biol. Lett.* 11:20150194. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2015.0194>
83. Hrbek T., J. Seckinger y A. Meyer. 2007. A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43:986-998.
84. Humboldt A. 1826. Viaje a las regiones equinociales del Nuevo Continente hecho en 1799-1804. Tomo primero. Paris, Francia.
85. Hurt C., A. Anker, and N. Knowlton. 2008. A multilocus test of simultaneous divergence across the Isthmus of Panama using snapping shrimp in the genus *Alpheus*. *Evolution* 63, 514–530.
86. Irisarri A.,I. 2012. Molecular phylogeny of frogs (Amphibia: Anura) based on complete mitochondrial genomes and partial nuclear genes. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. España.
87. Iturralde-Vinent M.A. y R.D.E. Macphee. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 238, 1–95.
88. Iturralde-Vinent M.A. 2004. The conflicting paleontologic vs stratigraphic record of the formation of the Caribbean seaway. *AAPG Memoire* 79, Chapter 3:75-88.
89. Iturralde-Vinent M.A. 2006. Origen de la biota y los ecosistemas marinos de Cuba. En R. Claro (Ed). *La Biodiversidad Marina de Cuba*. Instituto de Oceanología, CD-ROM, CITMA.
90. Jackson J. B. C., P. Jung, A. G. Coates, y L. S. Collins. 1993. Diversity and extinction of Tropical American mollusks and emergence of the Isthmus of Panama. *Science* 260, 1624–1626.

91. Jackson J. B. C. y L. D'Croz. 1999. The ocean divided in Central America. In: Coates, A.G. (Ed.) *A Natural and Cultural History*. Yale University Press, New Haven, pp. 38–71.
92. Jackson J. B. C. y A. O'Dea. 2013. Timing of the oceanographic and biological isolation of the Caribbean Sea from the Tropical Eastern Pacific Ocean. *Bull. Mar. Sci.* 89, 779–800.
93. Johns G.C. y J.A. Avise. 1998. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates from the mitochondrial cytochrome b gene. *Mol Biol Evol.* 1998; 15: 1481–1490. doi: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a025875 PMID: 12572611
94. Johnson K. G., J. B. C. Jackson, y A. F. Budd. 2008. Caribbean reef development was independent of coral diversity over 28 million years. *Science* 319, 1521–1523.
95. Jordan D. S. 1908. The law of geminate species. *The American Naturalist*, 42(494), 73-80.
96. Kimura M. 1968. Evolutionary rate at molecular level. *Nature (London)* 217:624-626.
97. Kirby M. X. y J. B. C. Jackson. 2004. Extinction of a fast-growing oyster and changing ocean circulation in Pliocene tropical America. *Geology* 32, 1025–1028.
98. Knowles L. L. 2009. Statistical phylogeography. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 593–612.
99. Knowlton N. y L. A. Weigt. 1998. New dates and new rates for divergence across the Isthmus of Panama. *Proc. R. Soc. Lond. B* 265, 2257-2263.
100. Knowlton N., L. A. Weigt, L. A. Solorzano, D. K. Mills, and E. Bermingham. 1993. Divergence in proteins, mitochondrial DNA, and reproductive compatibility across the Isthmus of Panama. *Science* 260:1629–1632.
101. Kullander S. O. 2003. Gobiidae (Gobies). In: Reis RE, Kullander SO, Ferraris CJ Jr, editors. *Checklist of the freshwater fishes of South and Central America*. Porto Alegre, Brasil: EDIPUCRS. pp. 657-665.
102. Kumar S, Filipowski AJ, Battistuzzi FU, Kosakovsky Pond SL, y Tamura K. 2012. Statistics and truth in phylogenomics. *Mol Biol Evol* 29:457-472.
103. Lacépède B.G.E. 1800. *Histoire Naturelle des Poissons*. Vol. 2. Paris, France.

104. Lanteri A.A. 2001. Biogeografía de las Islas Galápagos: Principales aportes de los estudios filogenéticos. En: Introducción a la biogeografía en Latinoamérica: teorías, conceptos, métodos (Llorente-Bousquets J. y J. J. Morrone eds.). Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM. México, D. F. Pp. 141-151.
105. Lanteri A.A. y V. Confalonieri. 2003. Filogeografía: Objetivos, métodos y ejemplos. En: Morrone, J. & J. Llorente (eds). Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía. CONABIO, México D. F. 185-194.
106. Lara A, Ponce de León JL, Rodríguez R, Casane D, Côté G, Bernatchez L, *et al.* DNA barcoding of Cuban freshwater fishes: evidence for cryptic species and taxonomic conflicts. *Mol Ecol Resour.* 2010;10: 421–430. doi: 10.1111/j.1755-0998.2009.02785.x. pmid:21565041
107. Lear C. H., Y. Rosenthal and J. D. Wright. 2003. The closing of a seaway: Ocean water masses and global climate change. *Earth and Planetary Science Letters* 210:425–436.
108. Leathwick JR, Elith J, Chadderton WL, Rowe D, Hastie T. 2008. Dispersal, disturbance and the contrasting biogeographies of New Zealand's diadromous and non-diadromous fish species. *J Biogeogr.* 35: 1481–1497. doi: 10.1111/j.1365-2699.2008.01887.x.
109. Leigh E. G., A. O'Dea, G. J. Vermeij. 2013. Historical biogeography of the Isthmus of Panama. *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* 89, 148–172.
110. Lessios H. A. 2008. The Great American Schism: Divergence of Marine Organisms after the Rise of the Central American Isthmus. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 39: 63–91.
111. Luiz O.J., J. S. Mandin, D. R. Robertson, L. A. Rocha, P. Wirtz, S.R. Floeter. 2012. Ecological traits influencing range expansion across large oceanic dispersal barriers: insights from tropical Atlantic reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1033-1040.
112. Lunt D., P. J. Valdes, A. Haywood, I. C. Rutt. 2008. Closure of the Panama Seaway during the Pliocene: Implications for climate and Northern Hemisphere glaciation. *Clim. Dyn.* 30, 1–18.
113. Lyell C. 1832. Principles of geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by references to causes now in operation. Volumen 2. John Murray. Londres.

114. Maldonado-Monroy M. C., M. Uribe-Alcocer, J. Arreguín-Espinosa y A. Castro-Pérez. 1985. Karyotypical studies on *Dormitator maculatus* Bloch and *Gobiomorus dormitor*. Lacepède (Gobiidae:Perciformes). *Cytologia* 50:15-21.
115. Marko P. B. 2002. Fossil calibration of molecular clocks and the divergence times of geminate species pairs separated by the Isthmus of Panama. *Mol. Biol. Evol.* 19, 5–21.
116. Marshall L. G. 1988. Land mammals and the Great American Interchange. *American Scientist* 76:380–388.
117. Martin, A.P. y E. Bermingham. 1998. Systematics and evolution of lower Central American cichlids inferred from analysis of cytochrome b gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9: 192-203.
118. Massay S. y R. Mosquera. 1992. Presence of chame *Dormitator latifrons* (Richardson, 1844) (Pisces: Eleotridae), in the Galapagos Islands. *J. Fish Biol.* 40 (5):815-816
119. McCosker JE. 1987. The fishes of the Galápagos Islands. *Oceanus.* 30 (2):28–32.
120. McDowall R. M. 1988. Diadromy in fishes: migrations between freshwater and marine environments. London, UK: Croom Helm.
121. McDowall R. M. 1999. Diadromy and genetic diversity in Nearctic and Palearctic fishes. *Mol Ecol.* 8: 527-528. doi: 10.1046/j.1365-294x.1999.00560.x.
122. McDowall R. M. 2001. Diadromy, diversity and divergence: implications for speciation processes in fishes. *Fish. and Fisheries* 2: 278-285. doi: 10.1046/j.1467-2960.2001.00050.x.
123. McDowall R. M. 2004. Ancestry and amphidromy in island freshwater faunas. *Fish and Fisheries*, 5, 75–85.
124. McDowall R. M. 2007. On amphidromy, a distinct form of diadromy in aquatic organisms. *Fish and Fisheries*, 8, 1–13
125. McMahan C. D., M. P. Davis, O. Domínguez-Domínguez, F. J. García de León, I. Doadrio y K. Piller. 2013. From the mountains to the sea: phylogeography and cryptic diversity within the mountain mullet, *Agonostomus monticola* (Teleostei: Mugilidae). *Journal of Biogeography* 40:894-904. doi: 10.1111/jbi.12036.

126. Miller R. R. 1959. Variation, distribution and relationships of the Mexican eleotrid fish *Gobiomorus polylepis*. Occasional papers of the Museum of Zoology, University of Michigan, USA. No. 607:1-11.
127. Miller R. R., W. L. Minckley y S. M. Norris. 2005. Freshwater Fishes of México. The University of Chicago Press. 490 pp.
128. Miura O., M. E. Torchin y E. Bermingham. 2010. Molecular phylogenetics reveals different divergence of coastal snails separated by the Isthmus of Panama. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56, 40-48.
129. Montes C., Bayona, G., Cardona, A., Buchs, D. M., Silva, C. A., Morón, S., Hoyos, N., Ramirez, D. A., Jaramillo, C. A. & Valencia, V. 2012a. Arc-continent collision and orocline formation: closing of the Central American seaway. *Journal of Geophysical Research* 117, B04105 (doi: 10.1029/2011JB008959).
130. Montes C., Cardona, A., McFadden, R., Morón, S. E., Silva, C. A., Restrepo-Moreno, S., Ramirez, D. A., Hoyos, N., Wilson, J., Farris, D., Bayona, G. A., Jaramillo, C. A., Valencia, V., Bryan, J. & Flores, J. A. 2012b. Evidence for middle Eocene and younger land emergence in central Panama: implications for Isthmus closure. *Geological Society of America Bulletin* 124, 780–799.
131. Moore W. S. 1995. Inferring phylogenies from mtDNA variation: mitochondrial-gene trees versus nuclear-gene trees. *Evolution* 49:718–726.
132. Mora C. y P. F. Sale. 2002. Are population of coral reef fish open or closed? *Trends in Ecology & Evolution* 17: 422-428.
133. Muss A., D. R. Robertson, C.A. Stepien, P. Wirtz y B.W. Bowen. 2001. Phylogeography of *Ophioblennius*: the role of ocean currents and geography in reef fish evolution. *Evolution*. 55: 561–572. doi: 10.1554/0014-3820(2001)055[0561:POOTRO]2.0.CO;2. pmid:11327163
134. Myers GS. 1949. Usage of anadromous, catadromous, and allied terms for migratory fishes. *Copeia*. 1949;2: 89-97. doi: 10.2307/1438482.
135. Nelson J. S. 1994. *Fishes of the world*. 2nd Edition. John Wiley and Sons. New York. 532 pp.
136. Nelson J. S. 2006. *Fishes of the world*. 4th Edition. John Wiley and Sons. New York. 601 pp.
137. Nelson J.S., T. C. Grande, y M. V. H. Wilson. 2016. *Fishes of the world*. 5th Edition. John Wiley and Sons. New Jersey.
138. Nordlie F. G. y D. C. Haney. 1993. Euryhaline adaptations in the fat sleeper *Dormitator maculatus*. *Journal of Fish Biology* 43, 433-439.

139. O'Dea A., J. B. C. Jackson, H. Fortunato, J. T. Smith, L. D'Croz, K.G. Johnson, and J. A. Todd. 2007. Environmental change preceded Caribbean extinction by 2 million years. *PNAS* 104 (13):5501-5506.
140. O'Dea A., y J. Jackson. 2009. Environmental change drove macroevolution in cupuladriid bryozoans. *Proc. Biol. Sci.* 276, 3629–3634.
141. O'Dea A. y I.S. Collins. 2013. Environmental, ecological, and evolutionary change in seas across the Isthmus of Panama. *Bulletin of Marine Science*, 89(4):769-777.
142. O'Dea A., H. A. Lessios, A. G. Coates, R. I. Eytan, S. A. Restrepo-Moreno, A. L. Cione, L. S. Collins, A. de Queiroz, D. W. Farris, R. D. Norris, R. F. Stallard, M. O. Woodburne, O. Aguilera, M.-P. Aubry, W. A. Berggren, A. F. Budd, M. A. Cozzuol, S. E. Coppard, H. Duque-Caro, S. Finnegan, G. M. Gasparini, E. L. Grossman, K. G. Johnson, L. D. Keigwin, N. Knowlton, E. G. Leigh, J. S. Leonard-Pingel, P. B. Marko, N. D. Pyenson, P. G. Rachello-Dolmen, E. Soibelzon, L. Soibelzon, J. A. Todd, G. J. Vermeij, J. B. C. Jackson. 2016. Formation of the Isthmus of Panama. *Science Advances* 2(8), e1600883.
143. Ornelas-García C. P., O. Domínguez Domínguez e I. Doadrio. 2008. Evolutionary history of the fish genus *Astyanax* Baird & Girard (1854) (Actinopterygii, Characidae) in Mesoamerica reveals multiple morphological homoplasies. *BMC Evolutionary Biology*, 8:340.
144. Palumbi S.R. 1994. Genetic divergence, reproductive isolation, and marine speciation. *Annu Rev Ecol Syst.* 25: 547–572. doi: 10.1146/annurev.es.25.110194.002555.
145. Palumbi S., A. Martin, S. Romano, W.O. McMillan, L. Stice, and G. Grabowski. 1991. The simple fool's guide to PCR. Department of Zoology, Kewalo Marine Laboratory, University of Hawaii.
146. Parrish JT. 1993. The paleogeography of the opening south Atlantic. In: Georgeand W, Lavocat R, editors. *The Africa-South America connection*. Oxford: Clarendon Press. pp. 8–41.
147. Pelc R. A., R. R. Warner y S. D. Gaines. 2009. Geographical patterns of genetic structure in marinespecies with contrasting life histories. *Journal of Biogeography* 36: 1881-1890.
148. Perdices, A., E. Bermingham, A. Montilla e I. Doadrio. 2002. Evolutionary history of the genus *Rhamdia* (Teleostei: Pimelodidae) in Central America. *Mol. Phylogenet. Evol.* 25, 172–189.

149. Perdices A., I Doadrio y E. Bermingham. 2005. Evolutionary history of the synbranchid eels (Teleostei: Synbranchidae) in Central America and the Caribbean islands inferred from their molecular phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 460–473.
150. Picq S. 2012. Phylogeography and signal evolution in one species of Neotropical weakly electric fish, *Brachyhypopomus occidentalis* (Hypopomidae, Gymnotiformes). Master Sciences in Biology Thesis. University of McGill. Montreal, Canadá.
151. Picq S., F. Alda, R. Krahe, E. Bermingham. 2014. Miocene and Pliocene colonization of the Central American isthmus by the weakly electric fish *Brachyhypopomus occidentalis* (Hypopomidae, Gymnotiformes). *J. Biogeogr.* 41: 1520–1532. doi: 10.1111/jbi.12309.
152. Posada D. 2009. Selecting models of evolution. In: Lemey P., M. Salemi y A. M. Vandamme (eds). *The phylogenetic handbook. A practical approach to phylogenetic analysis and hypothesis testing*. Cambridge University Press, New York. Pp. 345-361.
153. Rauchenberger M. 1988. Historical biogeography of Poeciliid fishes in the Caribbean. *Syst Biol.* 1988;37: 356-365. doi: 10.1093/sysbio/37.4.356.
154. Richardson P. L. y D. Walsh. 1986. Mapping climatological seasonal variations of surface currents in the tropical Atlantic using ship drifts. *J Geophys Res.*91: 10537–10550. doi: 10.1029/JC091iC09p10537.
155. Reeb C. A. y J.C. Avise. 1990. A genetic discontinuity in a continuously distributed species: mitochondrial DNA in the American oyster, *Crassostrea virginica*. *Genetics*, Austin, Tex. 124: 397-406.
156. Reeves R. G y E. Bermingham. 2006. Colonization, population expansion, and lineage turnover: phylogeography of Mesoamerican characiform fish. *Biol J Linn Soc.* 88: 235–255. doi: 10.1111/j.1095-8312.2006.00619.x.
157. Reid D. G., P. Dyal, S. T. Williams. 2010. Global diversification of mangrove fauna: A molecular phylogeny of *Littoraria* (Gastropoda: Littorinidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 55, 185–201.
158. Renner S.S. 2004. Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. *Int J Plant Sci.*16S: S23–S33. doi: 10.1086/383334
159. Riddle B. R., Dawson, M. N., Hadly, E. A., Hafner, D. J., Hickerson, M. J., Mantooth, S. J. y Yoder, A.D. 2008. The role of molecular genetics in sculpting the future of integrative biogeography. *Progress in Physical Geography* 32, 173–202.

160. Robalo J.I., C. Sousa Santos, A. Levy y V.C. Almada. 2006. Molecular insights on the taxonomic position of the paternal ancestor of the *Sualius alburnoides* hybridogenetic complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39:276–281.
161. Robertson D. R. y K. L. Cramer. 2014. Defining and dividing the greater Caribbean: insights from the biogeography of shorefishes. *PLOS ONE* 9: e102918. doi: 10.1371/journal.pone.0102918. pmid:25054225
162. Robinson G.R. 1987. Negative effects of the 1982-83 El Niño on Galápagos marine life. *Oceanus*. 30 (2):42-48.
163. Rocha L.A. 2003. Patterns of distribution and processes of speciation in Brazilian reef fishes. *Journal of Biogeography* 30: 1161-1171
164. Rocha L.A., A.L. Bass, D.R. Robertson, and B. Bowen. 2002. Adult habitat preferences, larval dispersal, and phylogeography of three Atlantic surgeonfishes (Teleostei: Acanthuridae). *Molecular Ecology*, 11, 243–252.
165. Rocha L. A., D. R. Robertson, J. Roman y B. W. Bowen. 2005. Ecological speciation in tropical reef fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 272: 573-579.
166. Rokas A. y S. B. Carroll. 2005. More genes or more taxa? the relative contribution of gene number and taxon number to phylogenetic accuracy. *Mol Biol Evol* 22:1337-1344.
167. Rosen D.E. 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Ann Mo Bot Gard*. 72: 636–659. doi: 10.2307/2399218
168. San Mauro D., D. J. Gower, T. Massingham, M. Wilkinson, R. Zardoya y J.A. Cotton. 2009. Experimental design in caecilian systematics: Phylogenetic information of mitochondrial genomes and nuclear rag1. *Syst Biol* 58:425-438.
169. Saarma N. P., K. D. Louie y H. Hamilton. 2010. Genetic differentiation across eastern Pacific oceanographic barriers in the threatened seahorse *Hippocampus ingens*. *Conserv Genet* 11:1989–2000.
170. Shulman MJ, Bermingham E. 1995. Early life histories, ocean currents, and the population genetics of Caribbean reef fishes. *Evolution* 49: 897-910. doi: 10.2307/2410412.
171. Smith S. A. y E. Bermingham. 2005. The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *J Biogeogr.* 32: 1835–1854. doi: 10.1111/j.1365-2699.2005.01317.x.

172. Smith W. E. y T. J. Kwak 2014. Otolith microchemistry of tropical diadromous fishes: Spatial and migratory dynamics. *Journal of Fish Biology* 84:4. Doi:: 10.1111/jfb.12317.
173. Soltis D.E, A. B. Morris, J. S. McLachlan, P. S. Manos y P. S. Soltis. 2006. Comparative phylogeography of unglaciated eastern North America. *Mol Ecol.* 15: 4261–4293. doi: 10.1111/j.1365-294X.2006.03061.x. pmid:17107465
174. Staton J. L. 2000. Homology in Character Evolution. In: *Encyclopedia of Life Science*, London: Nature Publishing Group. Available: <http://www.els.net>, 2000.
175. Stramma L. y F. Schott. 1999. The mean flow field of the tropical Atlantic Ocean. *Deep Sea Res Part II Topical Stud Oceanogr.* 46: 279–303. doi: 10.1016/S0967-0645(98)00109-X.
176. Susko E. 2010. First-order correct bootstrap support adjustments for splits that allow hypothesis testing when using maximum likelihood estimation. *Mol Biol Evol* 27:1621-1629
177. Swofford D.L., G.J. Olsen, P.J. Waddell y D.M. Hillis. 1996. Phylogenetic inference. Pp. 407-514. In Hillis DM, Moritz C, and Mable BK, editors. *Molecular systematics*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
178. Taillebois L., M. Castelin, J.R. Ovenden, C. Bonillo y P. Keith. 2013. Contrasting genetic structure among populations of two amphidromous fish species (Sicydiinae) in the Central West Pacific. *PLOS ONE*. 2013;8: e75465. doi: 10.1371/journal.pone.0075465.
179. Taylor M.S. y M.E. Hellberg. 2003. Genetic evidence for local retention of pelagic larvae in a Caribbean reef fish. *Science*. 299: 107–109. doi: 10.1126/science.1079365. pmid:12511651
180. Taylor M.S. y M. E. Hellberg. 2006. Comparative phylogeography in a genus of coral reef fishes: biogeographic and genetic concordance in the Caribbean. *Molecular Ecology* 15: 695-707.
181. Thacker C. y M. A. Hardman. 2005. Molecular phylogeny of basal Gobioid fishes: Rhyacichthyidae, Odontobutidae, Xenisthmidae, Eleotridae (Teleostei: Perciformes: Gobioidi). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37:858–871
182. Tringali M. D., T. M. Bert, S. Seyoum, E. Bermingham y D. Bartolacci. 1999. Molecular phylogenetics and ecological diversification of the transisthmian fish genus *Centropomus* (Perciformes: Centropomidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13(1), 193-207.

183. Uribe-Alcocer M., J. Arreguín E., A. Torres P. y A. Castro P. 1983. Los cromosomas de *Dormitator latifrons* (Pisces: Gobiidae). An. Inst. Cienc. Del Mar y Limnol. UNAM, 10 (1):23-30.
184. Valiela, I., Bowen, J.L., York, J.K., 2001. Mangrove forests: one of the world's threatened major tropical environments. BioScience 51, 807–815.
185. Vawter T., R. Rosenblatt y G. C. Gorman. 1980. Genetic divergence among fishes of the Eastern Pacific and the Caribbean: Support for the Molecular Clock. Evolution 34:705-711.
186. Vázquez-Domínguez E., S. Castañeda-Rico, T. Garrido-Garduño y T. A. Gutiérrez-García. 2009. Avances metodológicos para el estudio conjunto de la información genética, genealógica y geográfica en análisis evolutivos y de distribución. Revista Chilena de Historia Natural. 82: 277-297.
187. Vergara R. R. 1992. Principales características de la ictiofauna dulceacuícola cubana. La Habana, Cuba: Editorial Academia.
188. Vermeij G. J. 1993. The biological history of a seaway. Science, new series, 260 (5114), 1603-1604.
189. Violante-González J., A. Rojas-Herrera y Ma. L. Aguirre-Macedo. 2008. Seasonal patterns in metazoan parasite community of the “Fat Sleeper” *Dormitator latifrons* (Pisces: Eleotridae) from Tres Palos Lagoon, Guerrero, México. Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol. ISSN-0034-7744) Vol. 56 (3): 1419-1427.
190. Wallace A. R. 1876. The geographical distribution of animals. Macmillan and Company. Londres. pp. 503 (vol.I), 607 (vol. II).
191. Winemiller K. O. y B. J. Ponwith. 1998. Comparative ecology of eleotrid fishes in Central American coastal streams. Environmental Biology of fishes 53:373-384. DOI: 10.1023/A:1007422821071.
192. Yang Z. y B. Rannala. 1997. Bayesian phylogenetic inference using DNA sequences: a Markov chain Monte Carlo method. Mol Biol Evol 14:717-724.
193. Yang Z. y B. Rannala. 2012. Molecular phylogenetics: principles and practice. Nat Rev Genet 13:303-314.
194. Yáñez-Arancibia A. y G. Díaz González. 1977 Ecología trofodinámica de *Dormitator latifrons* (Richardson) en nueve lagunas costeras del pacífico de México (Pisces: Eleothidae). Centro de ciencia de Mar y Limnología. UNAM, 4(1):125-140.

195. Zardoya R., R. Castilho, C. Grande, L. Favre-Krey, S. Caetano, S. Marcato, G. Krey y T. Patarnello. 2004. Differential population structuring of two closely related fish species, the mackerel (*Scomber scombrus*) and the chub mackerel (*Scomber japonicus*), in the Mediterranean Sea. *Mol. Ecol.* 13: 1785-1798.
196. Zuckerkandl E. y L. B. Pauling. 1965. Molecules as documents of evolutionary history. *J Theor Biol* 8:357–366.

VII. INFORMACIÓN ADICIONAL

Los resultados de la investigación realizada en esta tesis doctoral han sido presentados en varios eventos académicos, regionales, nacionales e internacionales (en dos de ellos las presentaciones fueron premiadas):

- Workshop on the Biogeography and Phylogeography of Atlantic Fishes. Lisboa, Portugal. Noviembre 2011. Premio al mejor póster.
- 1er Congreso Iberoamericano de Sistemática Animal, Universidad Autónoma de Madrid. Madrid, España. Enero 2012. Premio a la mejor presentación.
- Fellows and Interns Symposium, en el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales. Panamá, Panamá. Abril 2012.
- XIII Congreso Nacional de Ictiología. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Octubre-noviembre 2012.
- 1er Simposio Latinoamericano de Ictiología. San Cristóbal de Las Casas, Chiapas. Octubre-noviembre 2012.
- 2° Simposio Latinoamericano de Ictiología. Antigua, Guatemala. Noviembre de 2013.
- 2° Foro Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Mayo 2011.
- Symposium of Genomics and Biodiversity of the American Genetic Association. Guanajuato e Irapuato, Guanajuato. Julio 2011.
- 4° Foro Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas y Agropecuarias. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán. Diciembre 2013.

Durante el desarrollo de la presente tesis doctoral se contó con las siguientes becas:

- Beca para estudios de doctorado CONACYT
- Beca mixta CONACYT para estancia de investigación en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid, España. Octubre 2011-septiembre 2012.
- Beca del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales para estancia de investigación en Panamá. 2012.
- Beca de la American Genetic Association para asistir al Symposium of Genomics and Biodiversity. Julio 2011.