

ASPECTOS FILOGENÉTICOS Y BIOGEOGRÁFICOS DEL GÉNERO *Bagre*
(OSTARIOPHYSI: SILURIFORMES: ARIIDAE) BASADOS EN UN ANÁLISIS
MORFOMÉTRICO.

JOSÉ JULIÁN TAVERA

ARTURO ACERO P., M.Sc.
DIRECTOR

JAVIER O. REYES F., M.Sc.
CODIRECTOR

FUNDACIÓN UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO.
FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA.
BOGOTÁ, JULIO DE 2002.

ASPECTOS FILOGENÉTICOS Y BIOGEOGRÁFICOS DEL GÉNERO *Bagre*
(OSTARIOPHYSI: SILURIFORMES: ARIIDAE) BASADOS EN UN ANÁLISIS
MORFOMÉTRICO.

JOSÉ JULIÁN TAVERA

ARTURO ACERO P., M.Sc.
DIRECTOR

JAVIER O. REYES F., M.Sc.
CODIRECTOR

TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO DE BIÓLOGO MARINO.

FUNDACIÓN UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO.
FACULTAD DE BIOLOGÍA MARINA.
BOGOTÁ, JULIO DE 2002.

A la naturaleza, que de ser posible
nos contará una mentira.

CHARLES DARWIN.

AGRADECIMIENTOS.

Primero que todo quiero agradecerle a mi padre José Antonio Tavera que, aunque todavía no entiende nada de lo que le digo al respecto del tema, me apoyó siempre a su manera. A Ivonne Almanza porque su amor se convirtió en el apoyo vital en todas las cosas que hago. A Azul Díaz, la única personita que me apoyo con magia. A todos mis amigos en general, que compartieron conmigo el tiempo libre y de esta forma nunca se volvió monótono ni aburridor trabajar en esta tesis.

También quiero agradecerle a las personas que participaron directamente en este proyecto en alguna de sus fases, ellas son: el profesor Alfredo Gómez que además de su gran hospitalidad, fue parte vital en la consecución del material en Isla de Margarita y nos permitió acceder a sus laboratorios para el tratamiento de los especímenes. A Jorge Augusto Angulo por alojarnos en su casa en Buenaventura y además colaborarnos en los procesos de conservación y transporte del material biológico durante nuestra estadía en el Pacífico colombiano. A los diferentes pescadores de los sitios donde se recolectaron las muestras, por que siempre nos colaboraron, aun cuando las especies necesarias fueran escasas y se hiciera necesario guardarlas hasta que se pudieran recoger. Al profesor Arturo Acero, autor intelectual de este proyecto, amigo y gran ayuda en todos los aspectos durante la elaboración del mismo. A Javier Reyes que con su gran ayuda y conocimiento del tema hizo que este trabajo finalizara con buenos resultados. Por último quiero agradecerle a Maria Adelaida Uribe que estuvo presente en toda la etapa dura del trabajo y siempre me ayudo con la mejor de las voluntades.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización de los hitos anatómicos (puntos rojos) sobre la especie *B. marinus*
Pag. 14

Figura 2. Grilla de deformación de una especie de pez a otra. Mostrando una transformación afín o uniforme. Tomada y modificada de Dryden y Mardia (1997)
Pag. 16

Figura 3. (a). Grilla original ubicada sobre un cráneo humano sin ningún tipo de deformación. (b). Grilla deformada para ajustar el cráneo humano al de un chimpancé. Tomada y modificada de Dryden y Mardia (1997)
Pag. 17

Figura 4. Proyecciones de tres puntos en el espacio de forma de Kendall (h) en dos posibles líneas tangentes. La línea tangente A a través del punto central da una representación menos distorsionada de las posiciones relativas de los puntos proyectados (O) que los de la línea B. Tomado y modificado de Rohlf (1998 a).
Pag. 18

Figura 5. Configuración consenso obtenida para los 104 especímenes con el programa Tpsrelw, el cual emplea el algoritmo de la superposición linealizada de Procrustes (GLS). Los puntos de color rojo corresponden a los hitos anatómicos y las líneas de color gris representan, cada una, un vector de cambio del hito para cada espécimen en particular.
Pag. 23

Figura 6. Ordenación PCA de los 104 especímenes en los tres primeros ejes de deformación relativa, obtenidos con el programa Tpsrelw. a) Primer (eje x con 57.14 % de la varianza) y segundo (eje y con 14.62 % de la varianza) eje de deformación relativa b) Primer (eje x con 57.14 % de la varianza) y tercer (eje y con 8.72 % de la varianza) eje de deformación relativa.
Pag. 24

Figura 7. Esquema de la variación de la configuración de hitos sobre el primer componente de forma (PCA1) en uno de los dos extremos de la distribución (a) y sobre el otro extremo de la distribución (b). Los puntos rojos corresponden a la forma central y las líneas corresponden a la magnitud del cambio en cada uno de los hitos.
Pag. 26

Figura 8. Esquema de la variación de la configuración de hitos sobre el segundo componente de forma (PCA2) en uno de los dos extremos de la distribución (a) y sobre el otro extremo (b). Los puntos rojos corresponden a la forma central y los vectores corresponden a la magnitud del cambio en cada uno de los hitos.
Pag. 28

Figura 9. Esquema de la variación de la configuración de hitos sobre el tercer componente de forma (PCA3) en uno de los dos extremos de la distribución (a) y sobre el otro extremo (b). Los puntos rojos corresponden a la forma central y los vectores corresponden a la magnitud del cambio en cada uno de los hitos. **Pag. 29**

Figura 10. Correlación entre las distancias tangentes y las de Procrustes. En azul se observan los puntos que representan los individuos. **Pag. 30**

Figura 11. Gráfico de cajas realizado para la totalidad de los especímenes indicando la talla centroide y su respectiva desviación para cada una de las especies. **Pag. 32**

Figura 12. a) Gráfica de las dos primeras funciones canónicas procesadas en SYSTAT, utilizando la especie como la variable de agrupamiento. b) Ordenación de los especímenes con respecto a la primera y tercera funciones canónicas. **Pag. 35**

Figura 13. Árbol aditivo obtenido con Phylip mediante la rutina de máxima verosimilitud (maximum likelihood) para caracteres continuos, método no enraizado y 100 repeticiones. En rojo se observa la escala relativa de distancias existentes entre las configuraciones de hitos en el espacio de forma. **Pag. 36**

Figura 14. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *A. platypogon*, con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia (*B. marinus*) y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación de Darcy-Thompson. **Pag. 37**

Figura 15. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *A. seemani*, con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación de Darcy-Thompson. **Pag. 39**

Figura 16. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *B. panamensis* con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación de Darcy-Thompson. **Pag. 41**

Figura 17. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *B. bagre* con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación de Darcy-Thompson. **Pag. 42**

Figura 18. Árbol (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *B. pinnimaculatus* con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia (consenso) y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación de Darcy-Thompson. **Pag. 44**

Figura 19. Cladograma obtenido con Phylip mediante la rutina de máxima verosimilitud (maximun likelihood) con caracteres continuos, método no enraizado y 100 repeticiones. **Pag. 46**

Figura 20. Árbol de consenso estricto para algunos representantes de la familia Ariidae basándose en caracteres osteológicos, obtenido por Betancur y Mejía 2000. **Pag. 57**

Figura 21. Evolución paleoceanográfica y paleogeográfica del noroccidente suramericano. Formación total del istmo de Panamá **Pag. 60**

Figura 22. Cladograma obtenido con Phylip mediante la rutina de máxima verosimilitud (maximun likelihood) con caracteres continuos, método no enraizado y 100 repeticiones. Cada rama con su respectivo color representa un diferente paso de especiación. **Pag. 62**

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los hitos anatómicos para la totalidad de ejemplares analizados.
Pag.14

Tabla 2. Porcentaje de la varianza explicado en cada uno de los seis primeros ejes de deformación relativa.
Pag. 22

Tabla 3. Valores de las distancias máximas, mínimas y medias de los dos tipos de distancias (Procustes y tangentes).
Pag. 30

Tabla 4. Valores estadísticos para la comprobación de medias de las tallas centroides de cada una de las especies.
Pag. 31

Tabla 5. Clasificación para los individuos muestreados, luego de realizar el análisis discriminante con el procedimiento del Jackknife de SYSTAT. Las filas corresponden a las especies y la columna % de asignación corresponde a la proporción de individuos correctamente asignados al respectivo taxón.
Pag. 33

Tabla 6. Porcentaje acumulado de la varianza en las cinco funciones canónicas.
Pag. 34

Tabla 7. Valor de los estadísticos para el análisis discriminante.
Pag. 36

Tabla 8. Asignación del sentido de variación de los diferentes hitos en cada una de las especies. El signo + indica un desplazamiento postero-anterior y el signo – indica lo contrario. El 0 representa un desplazamiento nulo. Como la especie *B. marinus* fue usada como referencia todos sus valores de desplazamiento son 0.
Pag. 52

Tabla 9. Ámbito de los radios anales de los géneros y algunas especies de ariidos del Nuevo Mundo. Se indica si el taxón existe en el Atlántico occidental (A) o en el Pacífico oriental (P) y el número de especies que aparecen en cada uno de esos océanos.
Pag. 56

RESUMEN.

Palabras clave: Género *Bagre*, hitos anatómicos, matriz ponderada, ejes de deformación parcial, consenso y árbol aditivo.

Los Siluriformes marinos del género *Bagre* incluyen cuatro especies neotropicales. Un estudio morfométrico preliminar fue llevado a cabo con 17 hitos en 104 especímenes de las dos costas suramericanas. Las especies fueron las cuatro pertenecientes a *Bagre* y dos más usadas como referencia. Los 17 hitos anatómicos fueron ubicados principalmente en el área de la cabeza y en el origen y fin de las aletas. Con esto se obtuvo una matriz ponderada de ejes parciales de deformación la cual fue empleada para realizar un análisis discriminante y una comparación por pares con el fin de establecer si existían diferencias entre las especies. Posteriormente se obtuvo otra matriz ponderada de ejes de deformación parcial pero esta vez se realizó con el consenso de cada especie (6 imágenes promediadas a partir de los 104 especímenes). Con esto se obtuvo un árbol aditivo usando la rutina de máxima verosimilitud con caracteres continuos (CONTML) del paquete PHYLIP. Los cambios de forma fueron descritos sobre los árboles usando el programa TPS tree. Al parecer *Bagre marinus* del Atlántico Occidental es la especie más basal dentro del género. Las especies que mostraron una mayor variación en la forma fueron *B. pinnimaculatus* del Pacífico Oriental y *B. bagre* del Atlántico Occidental. Estas dos especies aparentemente están más relacionadas entre sí, que con cualquiera de las otras dos especies de *Bagre*.

ABSTRACT.

Key words: Genus *Bagre*, Landmarks, weighted matrix, partial warp, consensus and additive tree.

The sea catfish genus *Bagre* includes four neotropical species. A preliminary morphometric study based on 17 landmarks was carried out based on 104 specimens from both South American coasts, the four *Bagre* species and two reference species. The landmarks were mainly located on the head and at the origin and end of fins. The partial warps weighted matrix was used to perform the discriminant analysis and the species pair-wise comparisons in order to establish if there were differences between the species. Thereafter, a partial-warps weighted matrix was generated with the average species consensus (6 images averaged from 104 specimens). Using PHYLIP's maximum likelihood routine (CONTML), an additive tree was obtained. Shape changes were described over the tree using TPS tree (square change parsimony). *Bagre marinus* (western Atlantic) seems to be the most basal species of the genus. The species showing the larger shape changes are *B. pinnimaculatus* (eastern Pacific) and *B. bagre* (western Atlantic). Those two species are apparently more closely related to each other than to the other two species of *Bagre*.

TABLA DE CONTENIDO

1. <u>INTRODUCCIÓN</u>	1
2. <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	11
2.1 <u>ÁREA DE ESTUDIO</u>	11
2.2 <u>METODOLOGÍA</u>	12
2.2.1 <u>DIGITALIZACIÓN DE LAS IMÁGENES</u>	13
2.2.2 <u>UBICACIÓN DE LOS HITOS</u>	13
2.3 <u>ORDENACIÓN Y ANÁLISIS DE LOS EJES DE DEFORMACIÓN</u>	
<u>RELATIVA</u>	15
2.4 <u>CORRELACIÓN ENTRE LAS DISTANCIAS TANGENTES Y LAS DE</u>	
<u>PROCUSTES</u>	19
2.5 <u>ANÁLISIS DE TALLA</u>	19
2.6 <u>ANÁLISIS DISCRIMINANTE</u>	20
2.7 <u>IMAGEN CENTROIDE</u>	20
2.8 <u>ÁRBOLES ADITIVOS Y CLADOGRAMAS</u>	21
3. <u>RESULTADOS</u>	22
3.1 <u>EJES DE DEFORMACIÓN RELATIVA</u>	22
3.2 <u>DISTANCIAS TANGENTES VS. DISTANCIAS DE PROCUSTES</u>	30
3.3 <u>ANÁLISIS DE TALLAS</u>	31
3.4 <u>REGRESIÓN ENTRE LA TALLA Y LAS VARIABLES DE FORMA</u>	32
3.5 <u>ANÁLISIS DISCRIMINANTE</u>	33

3.6	<u>ÁRBOLES ADITIVOS Y CAMBIOS DE FORMA</u>	36
3.7	<u>HIPÓTESIS FILOGENÉTICA</u>	46
4.	<u>DISCUSIÓN DE RESULTADOS</u>	48
5.	<u>CONCLUSIONES</u>	66
6.	<u>BIBLIOGRAFÍA</u>	70

1. INTRODUCCIÓN

La base de una disciplina taxonómicamente orientada como es la ictiología consiste en un sistema jerárquico organizado de nombres e hipótesis evolutivas asociadas con esos nombres. Esta estructura, que provee las bases para identificar y discriminar entre especies y para entender las relaciones entre estas y taxa superiores, es generalmente conocida como sistemática, término que puede ser confundido con taxonomía, la cual trata la teoría y la práctica de la descripción de la biodiversidad (incluyendo el nombramiento de especies no descritas), disponiendo esta diversidad dentro de sistemas de clasificación, y creando claves de identificación (Helfman *et al.*, 1997).

Actualmente tres filosofías generales de clasificación dominan el pensamiento científico en el área de la sistemática; la fenética o taxonomía numérica; la sistemática evolutiva; y la cladística o sistemática filogenética, siendo esta última la escuela que ha adquirido mayor fuerza (Helfman *et al.*, 1997). Caillet *et al.* (1986) define la clasificación filogenética como una hipótesis evolutiva, la cual sugiere que las especies o grupos de especies clasificados y dispuestos juntos en un taxón o en un gráfico (árbol o cladograma), están más cercanamente relacionados genealógicamente entre ellos que con cualquier otra taxa.

La sistemática filogenética se basa en los siguientes principios: la evolución ocurre; existe solamente una filogenia de vida y es el resultado de la descendencia genealógica; los

distintos caracteres son pasados de generación en generación siendo o no modificados durante la genealogía (Wiley,1981). Se puede observar el énfasis en las relaciones genealógicas, sin embargo estas muchas veces no son evidentes a simple vista sino que deben ser inferidas mediante caracteres de diversos tipos que sí son observables (Brooks *et al.*,1984).

Para la sistemática filogenética es importante el concepto de homología, el cual hace referencia a la noción primitiva de correspondencia entre dos formas biológicas (Bookstein, 1991). Los evolucionistas definen la homología como la misma estructura heredada de un ancestro común (Kitching *et al.*,1998). Hennig (1966) define la homología como aquellos caracteres derivados que son compartidos y que indican relaciones filogenéticas. Además de estas relaciones existen fenómenos biológicos adaptativos que conllevan a caracteres compartidos pero que no pueden ser atribuidos a la filogenia, esto se conoce como homoplasia.

Los caracteres pueden ser divididos en dos categorías: aquellos que permiten inferir relaciones genealógicas (homólogos) y aquellos que no lo permiten (no homólogos) (Brooks *et al.*,1984). Dos tipos de caracteres homólogos son reconocidos en los análisis cladísticos. Los apomórficos (los más recientemente desarrollados, derivados o caracteres avanzados) y plesiomórficos (más ancestrales, primitivos, o caracteres generalizados). La meta es encontrar sinapomorfías (caracteres derivados compartidos) que definan grupos

monofiléticos o clades (Helfman *et al.*,1997). Aquellos caracteres que incurran en homoplasia, que no aporten información o simplemente caracteres primitivos o generalizados que se encuentren en todos los grupos, no sirven para inferir relaciones filogenéticas.

En un sistema filogenético, todas las taxa del grupo interno deben ser monofiléticas. Monofilia indica que todos los miembros de un taxón son descendientes de un mismo paso de especiación y que a su vez pertenecen a este (G.J. Nelson, 1994). Un taxón monofilético es un grupo natural y la meta de la sistemática filogenética es la identificación de dichos taxa.

La homología no es usualmente discutida en el contexto de la biogeografía, la cual relaciona la sistemática con patrones geográficos e históricos de interés. Nelson y Platnick (1981) sugieren que en la biogeografía cladística las homologías son distribuciones geográficas congruentes de las taxa, así como en la sistemática filogenética lo son los caracteres derivados.

Las técnicas cladísticas y las buenas clasificaciones basadas en estas técnicas han probado su utilidad, en particular dentro de los análisis de distribución geográfica tanto de plantas como de animales en un proceso llamado vicarianza biogeográfica (Helfman *et al.* 1997). La hipótesis de la vicarianza supone que las áreas de endemismo se forman a partir de las áreas de distribución ancestral que al aparecer una barrera intermedia, ya sea por eventos

tectónicos o paleoclimáticos, separa poblaciones de una especie, cuyos constituyentes tienen distintas capacidades dispersoras y colonizadoras. Cada población posteriormente diverge durante el aislamiento (alopatría) a través del tiempo, hasta formar especies nuevas. Por lo tanto, las historias de distribución de muchas especies deben ser congruentes y, además, debe existir una correlación estrecha entre la historia de la tierra y la de su biota. Si este principio es correcto, una predicción que se deriva inmediatamente de él es que las relaciones genealógicas que se puedan establecer entre las especies deben revelar también relaciones genealógicas entre las áreas y viceversa. Un evento vicariante puede resultar en: (a) especiación, (b) variación geográfica intraespecífica, o (c) ningún impacto aparente en las poblaciones subdivididas. Lo primero lleva a un árbol filogenético de especies; lo segundo y lo tercero a un árbol filogenético de poblaciones dentro de una especie (Espinosa y Llorente, 1993).

Existen muchos problemas en el conocimiento de la historia filogenética y de la diversidad específica en la ictiofauna de Sur y Centro América que deben ser resueltos, pues para muchos grupos de peces neotropicales y para otros linajes no hay información disponible actualmente (Vari y Malabarba, 1998). Teniendo en cuenta que los Siluriformes (bagres) son uno de los dos componentes dominantes en la ictiofauna tropical, con más de 30 familias, aproximadamente 412 géneros y más de 2400 especies (J.S. Nelson, 1994), se considera de mucha importancia abordar el tema desde una visión mucho más detallada.

De Pinna (1998) realiza un estudio filogenético e histórico / evolutivo de los Siluriformes de todo el mundo, encontrando ocho grupos monofiléticos mayores. Uno de los cuales es conocido como los doradoideos, conformado por las familias suramericanas Doradidae, Auchenipteridae y Ageneiosidae, las africanas Mochokidae y Malapteruridae, la asiática Pangasiidae y la circuntropical Ariidae. En general, este grupo se caracteriza por la posesión de un aparato elástico que produce sonido, modificación de la rama de Müller del complejo de Weber, la cual es una de las sinapomorfías que definen a este grupo como un taxón natural. Todos los ocho grupos mayores mencionados anteriormente están estrechamente relacionados con otros grupos o, al menos, con especies no encontradas en el neotrópico. Esta heterogeneidad significa que el problema de las relaciones debe ser abordado desde una perspectiva mucho más amplia que la del neotrópico. De hecho, considerando lo anterior y teniendo en cuenta formas tanto vivientes como fósiles, es posible concluir que una gran porción de la diversificación de los bagres precede a la separación de Sur América de los otros continentes. Esto implica también que el estudio de las relaciones de los bagres neotropicales provee información comparativa para taxa de otros continentes (De Pinna, 1998). Además, se confirma la importancia de abordar no sólo la sistemática sino también la historia y la zoogeografía del grupo, la cual es muy valiosa para comprender mejor como ha ocurrido la evolución dentro del orden.

Basándose en estudios paleontológicos de las relaciones existentes entre el grupo hermano africano Mochokidae y los doradoideos neotropicales endémicos, estos últimos pueden ser

tan viejos como el evento vicariante de la separación final entre los continentes África y Sur América hace cerca de 112 millones de años (Lundberg, 1998). Gayet y Meunier (1998) registran espinas pectorales fósiles de la familia Doradidae del Cretácico. A su vez, un sinnúmero de espinas de las aletas y fragmentos de cráneo del Mioceno han sido registrados solamente como taxa indeterminadas, pero pertenecientes a este grupo (doradoideos) (Lundberg, 1997). Por su parte, los fósiles más antiguos de la familia Ariidae se encontraron en Norte América y datan del período tardío del Cretácico (83-65 millones de años antes del presente, M.A) (Frizell, 1965; Nolf y Dockery, 1990), mientras que en Sur América el fósil más viejo encontrado es del Mioceno y su forma es muy similar a aquella de los organismos actualmente vivientes (Aguilera, 1994).

El cuadro general de la fauna íctica neotropical en el Mioceno tardío (15-10 Ma), es considerado esencialmente moderno en un sentido tanto taxonómico como ecológico y, aunque la mayoría de peces de agua dulce son mucho más antiguos, su evolución ha sido considerada conservativa comparada con la dinámica historia de los mamíferos neotropicales en el Neógeno (Marshall y Sempere, 1993). Lo que sí es muy claro es que en los periodos Plioceno y en el Pleistoceno, los eventos geológicos no han tenido una influencia considerable en la diversificación los peces neotropicales a niveles taxonómicos de familia y género (Lundberg, 1998). Esto no desvirtúa la especiación de los peces neotropicales durante el Cenozoico. Seguramente una amplia variedad de procesos y eventos únicos crearon nuevos hábitats y fragmentaron los existentes, creando

oportunidades para la divergencia alopatrica, además de la actividad tectónica en los Andes que sin duda resulto en eventos vicariantes (Lundberg, 1998).

El levantamiento del istmo de Panamá ha sido un extenso y complejo proceso ocurrido en los últimos 15 millones de años, con consecuencias fundamentales sobre la circulación global, patrones climáticos, biogeografía, ecología y evolución tanto de la fauna terrestre como de la marina (Stehli y Webb, 1985). En el Pacífico americano, antes del Mioceno medio, imperaron condiciones oceánicas profundas bien aireadas, asociadas con una circulación libre y activa a lo largo de los márgenes continentales del noroccidente suramericano. Durante el Mioceno temprano a medio tuvo lugar el primer levantamiento del istmo de Panamá, como consecuencia de perturbaciones tectónicas que originaron cambios regionales en la circulación de fondo, cambios microfaunísticos del océano, así como en los fenómenos sedimentarios de las costas pacíficas y caribeñas del noroccidente suramericano. Posteriormente durante el Mioceno medio (12.9-11.8 Ma) ocurre otro gran levantamiento del istmo, del orden de los 1000 m, creando una barrera circulatoria entre el Pacífico y el Caribe, producto de la intensificación de la corriente fría de California. Durante el Mioceno superior (7-6.3 Ma) se restableció nuevamente la circulación cálida superficial del Caribe hacia el Pacífico y desapareció la influencia fría de la corriente de California, lo que a su vez llevó a la colmatación rápida y a un descenso progresivo de las profundidades de las cuencas costeras. Inmediatamente después del Plioceno temprano, el Istmo de Panamá emergió completamente (Duque-Caro, 1990). Esta emergencia completa

fue la culminación de una extensa historia geológica que involucro el crecimiento y migración del arco volcánico centroamericano, en la unión de las placas del Caribe y la del Pacifico, y su coalición con Sur América (Coates y Obando,1996).

Este levantamiento no fue un simple evento físico, sino que causo muchos efectos biológicos sobre los organismos marinos los cuales se han dispersado durante los últimos millones de años. También ocurrieron cambios en las corrientes oceánicas, la distribución de los nutrientes, la temperatura y la salinidad lo cual llevó a que los hábitats fueran modificados. Todos estos efectos fueron probablemente diferentes para las diferentes taxa de acuerdo con su ecología y con las características de su historia de vida (Coates y Obando,1996).

A pesar que el grupo de los bagres marinos es ampliamente distribuido y conocido a nivel mundial, no se han realizado estudios basados en las relaciones filogenéticas existentes entre sus miembros. Entre los pocos trabajos se encuentra el de Betancur y Mejía (2000), los cuales realizaron un análisis preliminar de la sistemática de la familia Ariidae en Colombia, donde comparan algunos caracteres osteológicos y sus respectivos estados en 19 especies tropicales, incluyendo una especie africana y tres dulceacuícolas. La hipótesis filogenética resultante es un cladograma donde se demuestran claras inconsistencias en la clasificación actual de dicha familia.

El género *Bagre* cuenta con tan solo cuatro especies en todo el mundo, dos en el Atlántico Occidental [*Bagre bagre* (Linnaeus, 1766) y *B. marinus* (Mitchill, 1815)] y dos en el Pacífico Oriental [*B. panamensis* (Gill, 1863) y *B. pinnimaculatus* (Steindachner, 1876)], tiene una distribución tropical, aunque existen poblaciones que habitan aguas de latitudes medias con temperaturas relativamente bajas. Las especies de *Bagre* en general habitan aguas someras y cercanas a la costa, aunque algunas penetran en aguas un poco más oceánicas. Betancur y Mejía (2000), quienes trabajaron con tres de las cuatro especies del género, no pudieron dilucidar las relaciones existentes entre los integrantes de *Bagre*, empleando el método cladístico con caracteres osteológicos. De este modo, se optó por realizar un estudio morfométrico empleando las cuatro especies del género.

El uso de procedimientos morfométricos simples dentro de los estudios sistemáticos y taxonómicos ha sido bien establecido y aplicado desde el siglo XIX, siendo empleados con mayor frecuencia desde la década de 1970-1980 hasta la actualidad, debido al desarrollo de métodos más elaborados (Chapman *et al.*, 1997). Los análisis de forma, la morfometría y la estadística se convierten en herramientas disponibles para los investigadores aportando rigurosidad a los temas de investigación (Chapman, 1990a).

Rohlf (1990), por su parte, define la morfometría como la descripción cuantitativa, análisis e interpretación de la forma y su variación en la biología; él determina que las técnicas de descripción y comparación de formas de estructuras son necesarias en cualquier estudio

sistemático (ya sea fenético o cladístico) que esté basado en la morfología de los organismos. Además, explica detalladamente los pasos que se deben seguir para realizar un análisis morfométrico, haciendo énfasis en la adquisición de los datos, la determinación de las variables, la selección de los hitos y los diferentes métodos para desarrollar el análisis estadístico. Chapman (1990b) discute los métodos convencionales que permiten el análisis morfológico, utilizando la superposición de una imagen sobre otra basándose en una configuración determinada de puntos homólogos, comparando dos formas tradicionales de llevar a cabo dichos análisis.

La morfometría constituye un aspecto muy importante para cualquier análisis sistemático, más aun cuando se dispone de un grupo natural y de relativamente pocas especies como es el género *Bagre*. El presente trabajo pretende aportar conocimiento acerca de la sistemática de las especies de dicho género, aplicando la técnica morfométrica de las distancias entre puntos homólogos o hitos; así mismo, busca contribuir a la biogeografía del grupo, detallando como cambió la forma durante los diferentes pasos de la especiación, el tiempo aproximado y los posibles eventos que facilitaron dicho proceso.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Para este estudio las especies de interés son todas las pertenecientes al género *Bagre* (*B. bagre*, *B. marinus*, *B. panamensis* y *B. pinnimaculatus*), y como referencia se usaron *Arius platypogon* Günther, 1864 y *Ariopsis seemanni* Günther, 1864. Los ejemplares del Caribe fueron capturados en los departamentos de la Guajira y del Magdalena, además de isla Margarita en Venezuela. Por su parte, los ejemplares del Pacífico se capturaron en Buenaventura (Valle del Cauca). Según Brooks *et al.*(1984), idealmente la comparación entre caracteres se debe realizar con la o las especies pertenecientes al grupo hermano del grupo interno, en este caso *A. platypogon* es aparentemente esa especie (Fig. 20) (Betancur y Mejía, 2000). *A. seemanni* fue tomada en cuenta por su gran abundancia y por pertenecer al mismo grupo supragénico de bagres marinos (Betancur y Mejía, 2000).

2.1 Área de estudio.

La costa Caribe colombiana tiene 1560 km comprendidos entre Cabo Tiburón, que marca la frontera con Panamá, y la desembocadura del Río Sillamana en la frontera con Venezuela (Márquez, 1992). Esta área está subdividida en cuatro subregiones. Para efectos de este estudio los muestreos fueron realizados en la subregión I, comprendida entre la Guajira y Santa Marta, y en la subregión II, que es el área de influencia de la desembocadura del Río Magdalena, la cual contiene a la Ciénaga Grande de Santa Marta (Márquez y Pérez, 1992).

Además del Caribe colombiano, se recolectaron organismos en Venezuela, más específicamente en Isla Margarita, debido a la abundancia y la disponibilidad de ciertas especies en dicha zona. Esta isla está localizada al noreste de Venezuela a 24 km de la costa continental; tiene un perímetro de 247 km ubicados entre Cabo Negro al Norte y Punta de Mangle al Sur y entre Punta Ballena al Este y Punta Arenas de Macanao al Oeste (Gómez, 1999). Las muestras fueron colectadas en la ensenada de La Guardia (11°N, 64°01'30''W). El Pacífico colombiano se extiende 1300 km desde el sur en el Río Mira en los límites con Ecuador hasta la Bahía Aguacate en los límites con Panamá al norte (IGAC, 1967). Las especies de interés fueron colectadas en Buenaventura (3°55'N, 77°05'W).

2.2 Metodología.

Los ejemplares colectados fueron identificados taxonómicamente y posteriormente seleccionados, descartando aquellos organismos que presentaron daños debido a la manipulación, los métodos de captura o que hubieran sido previamente eviscerados. La cantidad de los ejemplares fluctuó entre 6 y 28 individuos por especie. Los organismos fueron depositados en neveras de icopor o plásticas con hielo para su preservación y transporte. Posteriormente los organismos fueron colocados en bandejas hondas y largas con formol, durante aproximadamente 2 a 5 días para su fijación, con el fin de preservar horizontales los especímenes, para de esta manera facilitar la toma de datos.

2.2.1 Digitalización de las imágenes.

Los especímenes se digitalizaron mediante un escáner Epson con referencia ES-1200C de cama plana, empleando la técnica de Reyes y Navas (1999). Los organismos fueron colocados siempre en posición lateral con el costado derecho del ejemplar sobre el panel del escáner revisando que no se enmascaren puntos o estructuras importantes. Una vez digitalizadas las imágenes estas fueron editadas usando el programa Adobe Photoshop versión 3.0 para Windows.

2.2.2 Ubicación de los hitos.

Para el análisis de la forma se empleó la serie de programas TPS desarrollada por Rohlf (1998a), donde las imágenes fueron introducidas en la aplicación TPS Dig (digitalizador), la cual permite marcar los hitos y dejarlos en un formato que debe ser usado como entrada a los otros programas de la misma serie. Se escogieron un total de 17 hitos anatómicos ubicados a lo largo del cuerpo del ejemplar como se indica en la tabla 1 (Figura 1).

Tabla 1. Descripción de los hitos anatómicos para la totalidad de ejemplares analizados.

Conjunto de puntos	Descripción
1	Extremo anterior del rostro
2	Inserción anterior del barbillón maxilar
3 y 4	Diámetro del ojo
5	Borde dorso-posterior del opérculo
6 y 7	Bordes anterior y posterior de la aleta dorsal
8 y 9	Bordes anterior y posterior de la aleta adiposa.
10 y 12	Altura del pedúnculo caudal.
11	Extremo distal del complejo hipural.
13 y 14	Bordes anterior y posterior de la aleta anal
15	Inserción dorso-posterior de la aleta pélvica.
16 y 17	Bordes dorsal y ventral de la aleta pectoral.

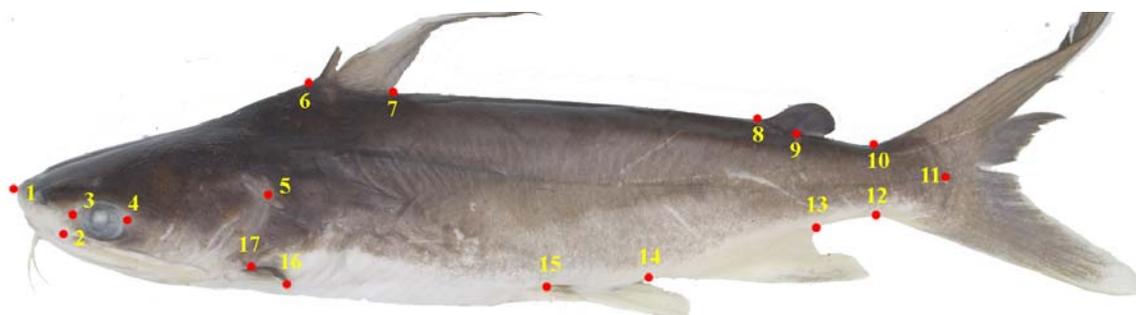


Figura 1. Localización de los hitos anatómicos (puntos rojos) sobre la especie *B. marinus*

2.3 Ordenación y análisis de los ejes de deformación relativa.

Una vez digitalizados los hitos se empleó el programa TPSrelw (análisis de deformación relativa) desarrollado por Rohlf (1998a), el cual genera una matriz de coordenadas con dichos hitos. El método de los ejes relativos de deformación produce una ordenación sobre la cual se distribuyen la totalidad de los ejemplares en los diferentes componentes de forma. El número de componentes o variables de forma se basa en la fórmula propuesta por Kendall (1981; 1984) $k(p-k-1)/2$ donde k = número de dimensiones y p = número de hitos. Como resultado, para los casos de dos dimensiones, la ecuación es $p-4$ (Rohlf, 2000).

El método de los ejes de deformación relativa es una técnica desarrollada por Bookstein (1989, 1991) para el análisis de la variación morfológica, basándose en los datos originados a partir de los hitos seleccionados, y consiste en ajustar a una función (grillas de deformación) un sistema de coordenadas x - y de hitos para cada espécimen dentro de una muestra. La variación entre los especímenes dentro de la muestra es luego descrita en términos de varianza en los parámetros de las funciones. Esto es expresado en una matriz de energía de doblamiento basada en las coordenadas de los hitos de la configuración consenso. Este consenso es usualmente conocido como centroide, el cual no es más que la configuración media de hitos después de algunos alineamientos apropiados de los especímenes, y se obtiene seleccionando arbitrariamente el primer espécimen como

referencia y superponiendo todos los demás a este. Los ejes de deformación relativa son simplemente vectores de componentes principales en el espacio y son usados para describir las mayores tendencias de la variación de la forma entre los especímenes a manera de deformación (variación de forma no uniforme) (Rohlf, 1999a).

D'Arcy Thompson en 1917 consideró las deformaciones entre una especie y otra con el fin de explicar las diferencias de tamaño y forma. Un patrón regular de grillas cuadradas es dibujado sobre un espécimen, y luego es deformado para que encaje sobre otro diferente. Las estructuras son localizadas de tal forma que correspondan siempre a la misma ubicación dentro de las grillas (Dryden y Mardia, 1997). El cambio más simple de tamaño y forma es aquel denominado afin o uniforme. En este caso la grilla es deformada uniformemente hasta convertirse en un paralelogramo de la primera (Figura 2). Mientras que los cambios o deformaciones no uniformes son aquellos en los cuales la grilla no se deforma de manera uniforme (Figura 3).

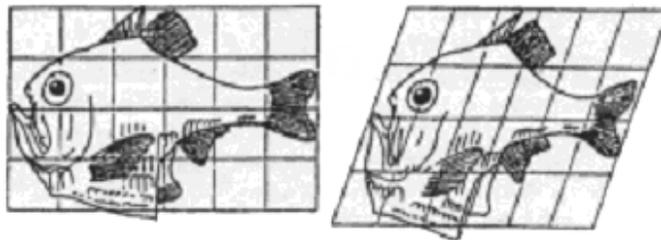


Figura 2. Grilla de deformación de una especie de pez a otra. La transformación es afín o uniforme. Tomada y modificada de Dryden y Mardia (1997)

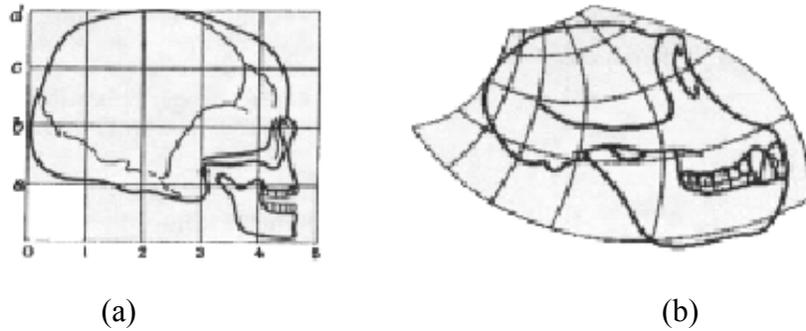


Figura 3. (a). Grilla original ubicada sobre un cráneo humano sin ningún tipo de deformación. (b). Grilla deformada para ajustar el cráneo humano al de un chimpancé. Tomada y modificada de Dryden y Mardia (1997)

La aplicación de los ejes relativos de deformación es empleada para explorar la variación de las formas dentro del espacio de forma de Kendall, exhibiendo un estimado de la forma en diferentes locaciones en dicho espacio.

Los métodos de puntos anatómicos están basados en su mayoría en la definición de espacio de forma desarrollada por Kendall (1984). Donde las formas (como son concebidas por la configuración de los hitos digitalizados) pueden ser consideradas como puntos en un espacio multidimensional. Las distancias entre puntos en este espacio son invariables, aunque existan diferencias en la locación, orientación y escalamiento del sistema de coordenadas empleado en la digitalización de los especímenes. Aunque la geometría del espacio de forma de Kendall es complicada, esta puede ser visualizado como un esfera multidimensional, donde las distancias apropiadas entre los puntos son llamadas distancias de Procrustes las cuales son geodésicas y usualmente son medidas en radianes. El poder de este método geométrico consiste en que captura todas las posibles variaciones de forma que

puedan existir en la configuración de los hitos, excluyendo la información que aporta la variación en translación, rotación y tamaño (que en muchas ocasiones no ocasiona más que ruido en los datos) (Rohlf, 1999b). Debido a que el espacio de forma de Kendall es una superficie curva, este tiene una geometría no Euclidiana, como resultado los métodos estadísticos lineales convencionales no son apropiados. Sin embargo, cuando la variación en la forma no es muy grande, es posible aproximar las relaciones de distancia entre puntos a un espacio lineal tangente a la esfera. En morfometría geométrica, el punto tangente es llamado “referencia”. (Rohlf, 1998b) (Figura 4).



Figura 4. Proyecciones de tres puntos en el espacio de forma de Kendall (h) en dos posibles líneas tangentes. La línea tangente A, a través del punto central da una representación menos distorsionada de las posiciones relativas de los puntos proyectados (O) que los de la línea B. Tomado y modificado de Rohlf (1998a).

Esta aproximación es mejor cuando la referencia está cercana a todos los puntos que están siendo proyectados. La referencia es simplemente la forma que define el espacio tangente para que así puedan ser aplicados los métodos de estadística lineal.

2.4 Correlación entre las distancias tangentes y las de Procrustes.

Con el fin de corroborar que tan acertada es la referencia con respecto al espacio de forma multidimensional de Kendall, se utiliza el programa Tpsmall (Rohlf,1999a) con el cual se realiza un ploteo entre las distancias del espacio tangente y las de Procrustes. Para esto se tiene en cuenta tanto la pendiente de mínimos cuadrados como la correlación para medir la desviación de la relación lineal. Esta aplicación produce una gráfica la cual, entre más se aproxime a una línea recta implica una mejor correlación de los datos que se tienen.

2.5 Análisis de talla.

Para saber que tan influenciados están los datos por el componente de la talla, se siguió la metodología empleada por Corti y Fadda (1996), donde se obtiene la talla centroide para cada una de las especies y luego se realiza un análisis de varianza (ANOVA) a una cola y con modelo estimado, utilizando como pruebas estadísticas el test de Bonferroni y el de Tukey. Las diferencias se muestran mediante un gráfico de cajas donde se observa la talla centroide en milímetros y su respectiva desviación para cada una de las especies.

Por último, se realiza una regresión entre la talla centroide y las variables de forma para de esta manera conocer que porcentaje de la variación puede ser atribuido a esta variable.

2.6 Análisis discriminante.

La matriz de los ejes de deformación parcial (matriz de magnitud de los vectores de deformación), obtenida con la técnica de superposición del programa TPSrelw para las especies, se examinó con el paquete estadístico SYSTAT v.9.0. donde se realizó el análisis discriminante. Este análisis busca la separación o discriminación de grupos, además de la predicción o asignación de un objeto en uno de varios grupos previamente definidos, con base en los valores de las variables que lo identifican.

El análisis discriminante se realizó con las variables canónicas de grupos definidos *a priori* (especies), con el fin de corroborar si los especímenes habían sido asignados correctamente a estos grupos. El método empleado se basó en la técnica paso a paso, procedimiento de inclusión / exclusión de organismos por medio del Jackknife. Para esto se empleó la matriz ponderada, generada con el programa Tpsrelw de superposición.

2.7 Imagen centroide.

Cuando se estableció que existían diferencias significativas entre las especies en el análisis discriminante, se procedió con el programa TPSsuper (Rohlf, 1998a), a generar la imagen

centroide de cada una de ellas, como valor para estimar después una matriz de especies y volver a correr el programa TPSrelw (Rohlf, 1998a), de donde se obtuvo la matriz ponderada de los ejes de deformación parcial para el valor medio de la configuración de hitos para cada especie.

2.8 Árboles aditivos y cladogramas.

Con la matriz ponderada obtenida en el procedimiento anterior, se estimó un árbol, usando el procedimiento de máxima verosimilitud de Felsenstein en el programa PHYLIP mediante la rutina CONT (variables continuas, árbol no enraizado, orden aleatorio de las muestras y 100 replicas). El árbol obtenido con el software Phylip, se introduce en el programa Tpstree (Rohlf, 1999a) el cual permite observar la representación gráfica de la forma en el punto escogido, sobre el cual se analiza la variación de posición de los hitos en el espacio de forma sobre cada uno de los nodos del árbol. La configuración de los hitos se presenta en forma de grillas de deformación acompañada de los respectivos vectores de cambio. Las comparaciones de la variación de la forma fueron realizadas usando a la especie *B. marinus* como referencia, debido a su posición basal en el cladograma. Esta posición indica que su forma puede ser la más primitiva o generalizada dentro del género, motivo por el cual es considerada como la especie adecuada para realizar dichas comparaciones.

3. RESULTADOS

3.1 Ejes de deformación relativa

La superposición del conjunto de hitos de cada uno de los 104 especímenes, muestra que un 90.36% de la varianza total (2.2064) se agrupa en los seis primeros componentes principales (PCA) o ejes relativos de deformación (relative warps) (ver tabla 2). Debido a que la mayor cantidad de varianza se acumula en los tres primeros componentes (80.5%), a continuación se describe el cambio de forma en cada uno de dichos ejes. En la figura 5 se observa la configuración consenso obtenida con los respectivos desplazamientos en dirección y magnitud de cada uno de los hitos anatómicos, para la totalidad de especímenes muestreados.

Tabla 2. Porcentaje de la varianza explicado en cada uno de los seis primeros ejes de deformación relativa.

Componente principal	% de la variación	% acumulado de la variación
1	57.17	57.17
2	14.62	71.79
3	8.71	80.5
4	5.21	85.71
5	2.66	88.37
6	1.99	90.36

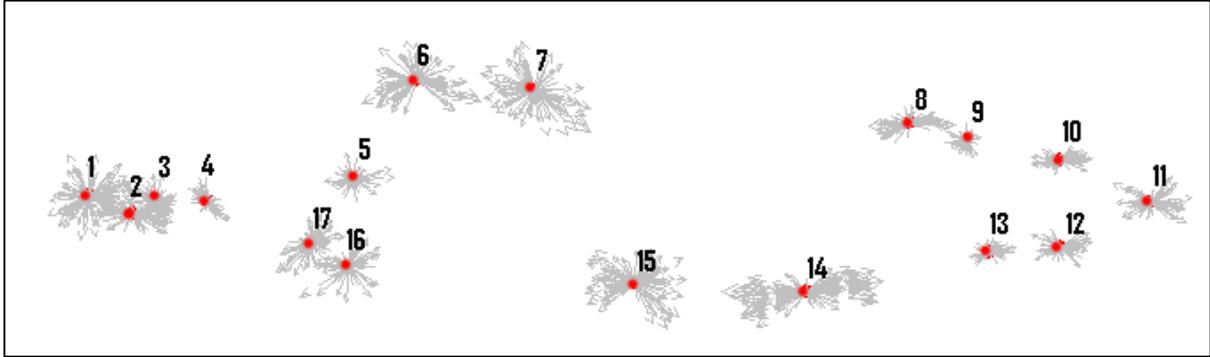


Figura 5. Configuración consenso obtenida para los 104 especímenes con el programa Tpsrelw, el cual emplea el algoritmo de la superposición linealizada de Procrustes (GLS). Los puntos de color rojo corresponden a los hitos anatómicos y las líneas de color gris representan, cada una, un vector de cambio del hito para cada espécimen en particular.

En la figura 6a se observa como se agrupan los especímenes con respecto a los dos primeros componentes de forma. Claramente se separa un grupo al lado derecho de la ordenación donde se superponen organismos correspondientes a las especies *B. bagre* (puntos del 35 al 51) y *B. pinnimaculatus* (puntos del 88 al 104), lo cual indica que estas dos especies comparten un espacio de forma muy similar y definitivamente alejado de las otras cuatro especies estudiadas. En la figura 6b se observa la ordenación para el primer y el tercer componente de forma donde se mantienen juntas las dos especies mencionadas anteriormente, aunque ya no tan claramente separadas, mientras que *A. seemani* (puntos del 7 al 34) y *A. platypogon* (puntos del 1 al 6), se agrupan formando un grupo bien definido y separado de los miembros del género *Bagre*.

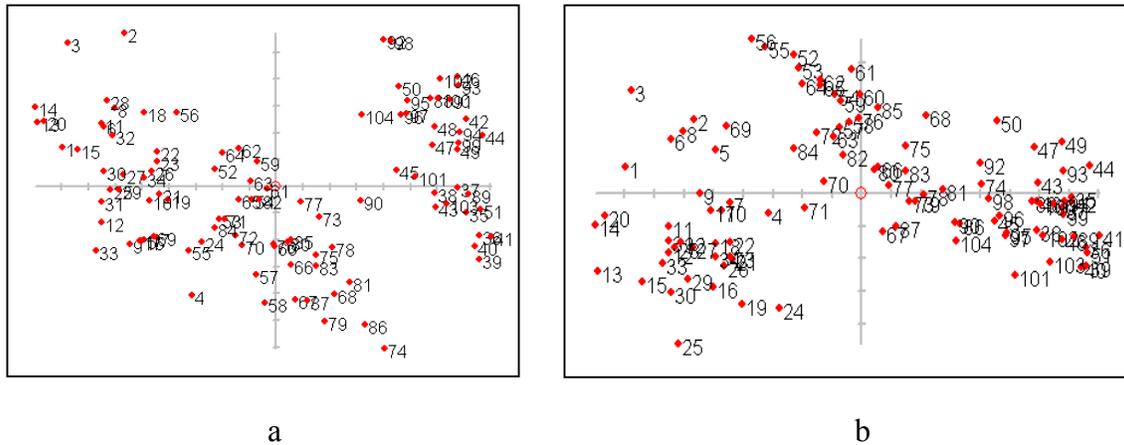


Figura 6. Ordenación PCA de los 104 especímenes en los tres primeros ejes de deformación relativa, obtenidos con el programa Tpsrelw. a) Primer (eje x con 57.14 % de la varianza) y segundo (eje y con 14.62 % de la varianza) ejes de deformación relativa b) Primer (eje x con 57.14 % de la varianza) y tercer (eje y con 8.72 % de la varianza) ejes de deformación relativa.

En el primer eje de deformación relativa la variación en el espacio de forma se concentra principalmente en el área anterior de la cabeza (hitos 1, 2 y 3), posición de la aleta dorsal (h. 6 y 7), tamaño de la aleta anal (h. 13 y 14), inserción anterior dorsal de la aleta pectoral (h.17) e inserción de la aleta pélvica (h. 15), además de un fuerte desplazamiento de toda la región posterior del pez (pedúnculo caudal y parte distal del complejo hipural, h. 10, 11 y 12).

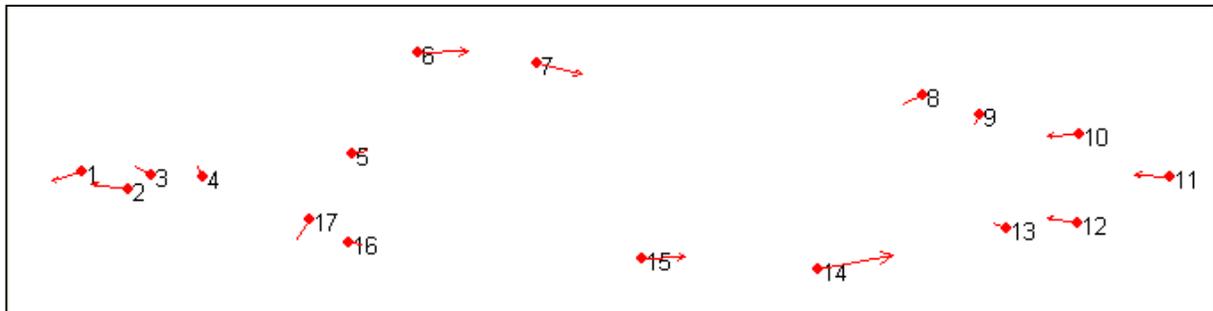
La variación en la cabeza ocurre principalmente en el tamaño de la misma; sin embargo, ya que el borde posterior del opérculo se mantiene invariante (h. 5), lo que se desplaza hacia adelante es el extremo anterior del rostro (h. 1). A este cambio lo acompaña un movimiento en la misma dirección de la inserción del barbillón maxilar (h. 2) y del borde

anterior del ojo (h. 3); este último hace que aumente o disminuya el diámetro del ojo. El movimiento del extremo posterior del ojo es mucho más leve (h. 4) (Figura 7).

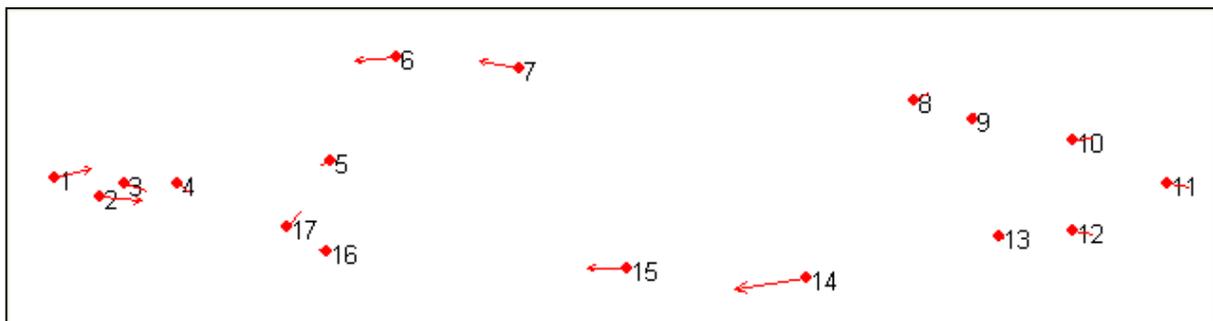
La aleta dorsal (Ad) no sufre ninguna alteración notoria en la amplitud de su base, pero si cambia de posición con respecto a la totalidad del cuerpo (h. 6 y 7). Esto afecta de forma evidente la longitud predorsal (h.1 y 6), ya que esta depende directamente tanto del tamaño de la cabeza como de la posición de la aleta. También ocurre un pequeño cambio en el ángulo de enfrentamiento de las inserciones, haciendo que a medida que se desplazan hacia atrás, el borde más posterior (h. 7) descienda con respecto al borde anterior (h. 6), de este modo la Ad queda un poco más inclinada en el mismo sentido (Figura 7).

Los cambios en la aleta anal (Aa) (h. 13 y 14) son en el mismo sentido de aquellos de la Ad, pero en este caso el borde posterior (h.13) se mantiene constante mientras que el borde anterior de la Aa (h.14) se desplaza fuertemente, haciendo que la longitud de la misma sea sustancialmente diferente. Esta variación está ligada a la posición de la inserción de la aleta pélvica (Apv) (h. 15), es decir entre más reducida sea la Aa más atrás estará localizada la Apv (h. 15) (Figura 7). El pedúnculo caudal (h. 10 y 12) y el extremo distal del complejo hipural (h. 11) varían a la inversa que el resto de las aletas anteriormente mencionadas. Mientras que las aletas se desplazan hacia delante, los hitos de esta región se deslizan hacia atrás y viceversa (Figura 7).

Por último, la variación en la aleta pectoral (Apc) (h. 16 y 17) ocurre en sentido dorso-ventral y no antero-posterior como el resto de los cambios descritos anteriormente. La inserción dorsal de esta aleta (h.17) varía de posición haciendo que todo el complejo se haga más ventral quedando esta extremidad alineada paralelamente con el eje longitudinal del pez (Figura 7).



a



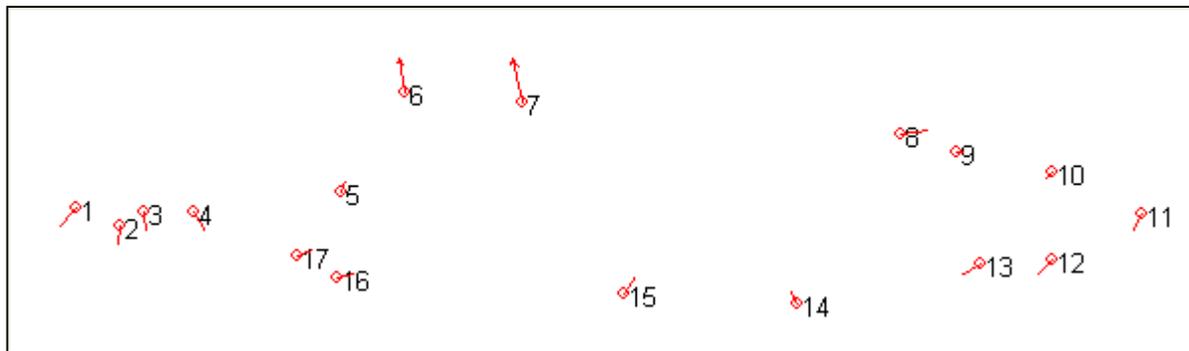
b

Figura 7. Esquema de la variación de la configuración de hitos sobre el primer componente de forma (PCA1) en uno de los dos extremos de la distribución (a) y sobre el otro extremo de la distribución (b). Los puntos rojos corresponden a la forma central y las líneas corresponden a la magnitud del cambio en cada uno de los hitos.

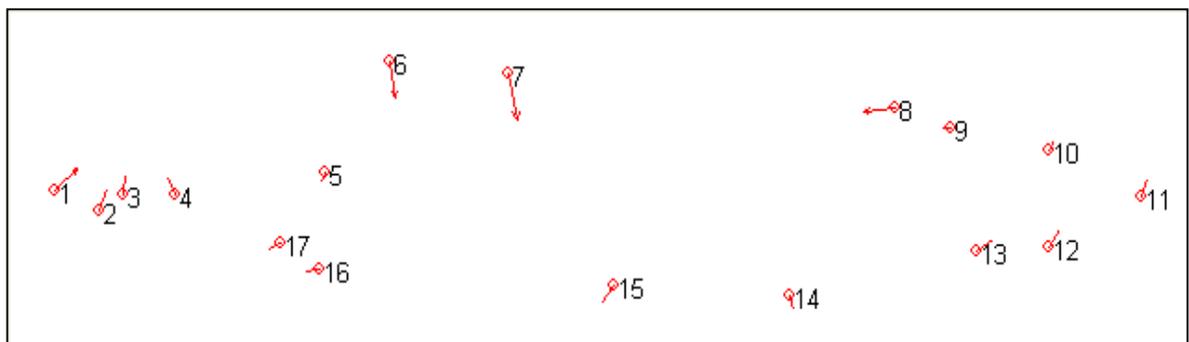
Para el segundo componente, el cual agrupa un 14.62% de la variación, los cambios son los siguientes: en la región de la cabeza los hitos (2, 3 y 4) se desplazan en sentido vertical pero de manera relativamente uniforme. El rostro (h. 1) se desplaza tanto vertical como horizontalmente y el límite posterior del opérculo (h.5) se mantiene constante, lo que indica que la longitud de la cabeza (Lc) está variando. También se puede observar que cuando la Lc (h. 1 y 5) disminuye, el diámetro ocular (h. 3 y 4) también lo hace. Estos cambios están relacionados con la posición de la Ad en el cuerpo. Si la configuración de hitos de la cabeza (h. 1, 2, 3 y 4) se desplaza hacia arriba, la Ad (h. 6 y 7) baja, indicando que el espacio de forma se está aplanando ventralmente. Por el contrario, si la Ad (h. 6 y 7) sube, la forma se está comprimiendo y los puntos de la cabeza (h. 1, 2, 3 y 4) bajan (Figura 8).

Cuando el espacio de forma se deprime, la Aa se hace más grande, desplazando su extremo posterior (h.13) hacia atrás, la aleta adiposa (Aad) (h. 8 y 9) varía un poco en el tamaño de su base, haciéndose más grande, deslizando únicamente el borde anterior (h. 8) hacia adelante. Todo lo contrario ocurre si la forma se comprime (Figura 8).

Por su parte, las demás aletas no sufren alteraciones sustanciales. Si la forma se deprime, ellas descienden; si la forma se comprime, su posición asciende con respecto al espacio total de forma (Figura 8).



a



b

Figura 8. Esquema de la variación de la configuración de hitos sobre el segundo componente de forma (PCA2) en uno de los dos extremos de la distribución (a) y sobre el otro extremo (b). Los puntos rojos corresponden a la forma central y los vectores corresponden a la magnitud del cambio en cada uno de los hitos.

En el tercer eje de deformación relativa los cambios son mucho menos notorios que en los dos anteriores componentes, destacándose únicamente la ubicación de la Apv (h. 15), la cual se desplaza hacia arriba y hacia abajo. Además existe una variación en la posición

del punto posterior de inserción de la Apc (h. 16). El desplazamiento de estos dos puntos es similar en dirección pero inverso en sentido, es decir, los dos se desplazan o hacia el vientre o hacia el dorso, pero mientras uno se dirige hacia la parte anterior el otro va hacia la parte posterior del espécimen. Otro punto que varía en este componente de forma es el extremo anterior del rostro (h. 1) (Figura 9).

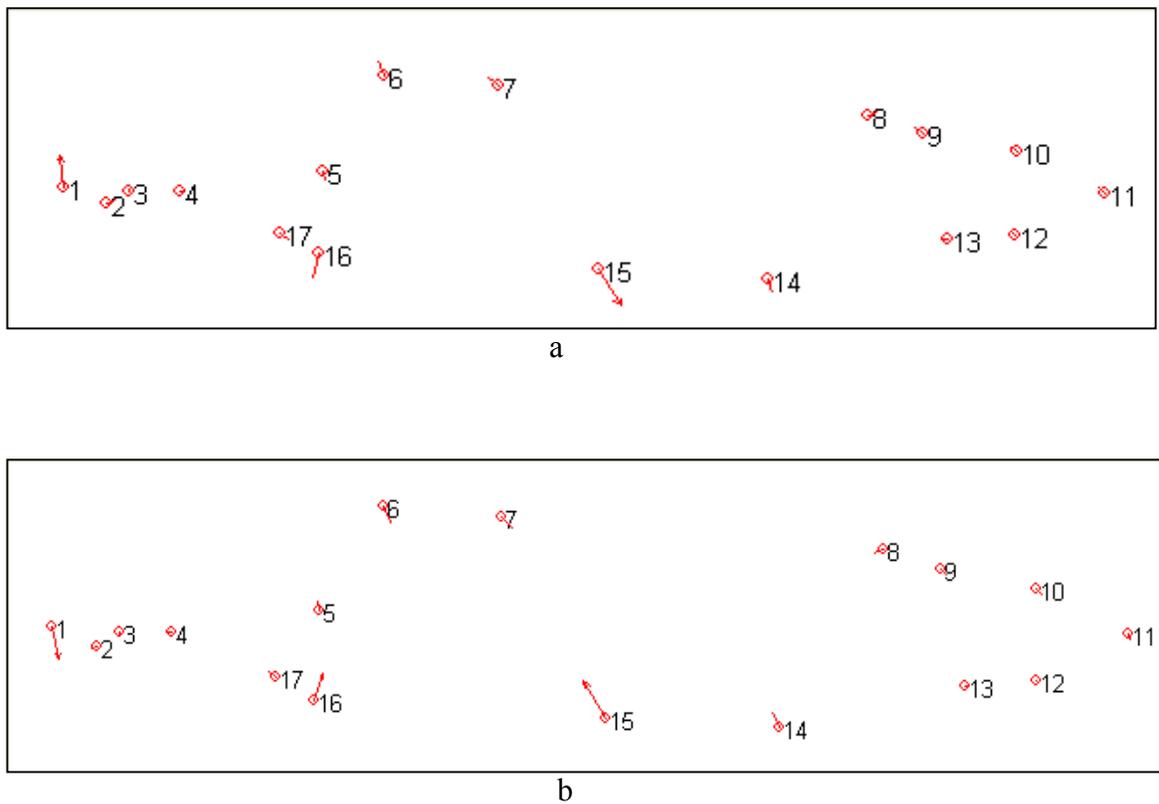


Figura 9. Esquema de la variación de la configuración de hitos sobre el tercer componente de forma (PCA3) en uno de los dos extremos de la distribución (a) y sobre el otro extremo (b). Los puntos rojos corresponden a la forma central y los vectores corresponden a la magnitud del cambio en cada uno de los hitos.

3.2 Distancias tangentes vs distancias de Proustes.

En la tabla 3 se observan los valores mínimos, máximos y medios tanto en las distancias tangentes como en las de Proustes. Se nota la gran similitud entre estos valores en los dos tipos de distancias. Además, en la figura 10 se observa la relación entre los dos tipos de distancias y se ve claramente como se sobrelapan las dos líneas.

Tabla 3. Valores de las distancias máximas, mínimas y medias de los dos tipos de distancias (Proustes y tangentes).

	Distancia de Proustes	Distancias tangentes
Mínimas	0.022922	0.022908
Máximas	0.186963	0.186690
Medias	0.089733	0.089690

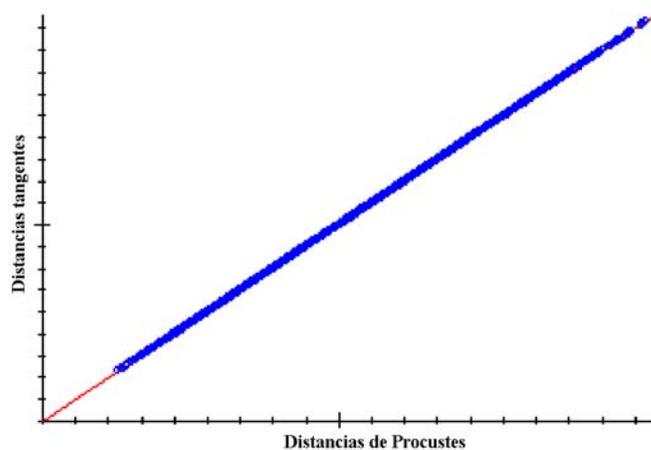


Figura 10. Correlación entre las distancias tangentes y las de Proustes.

En azul se observan los puntos que representan los individuos.

La pendiente para la figura 10 es de 0.999439 y la correlación es de 1.0.

3.3 Análisis de tallas

Para el análisis de varianza de las tallas centroides, el r^2 fue de 0.564, por lo tanto el 56.4% de la variación es explicado por la especie. En la tabla 4 se pueden ver los valores para la prueba. La probabilidad que las medias sean iguales es cero; por lo tanto es claro que existen diferencias entre las tallas centroides de las especies. En el anexo a se observa el valor de la probabilidad para cada uno de los pares de comparaciones posibles, indicando en cuales de ellas existen diferencias estadísticamente significativas entre las tallas centroides, con el estadístico de Tukey.

Tabla 4. Valores estadísticos para la comprobación de medias

	Media ²	Valor de F	P valor
Especie	67242.279	25.326	0
Error	2655.097		

En la figura 11 se observa el gráfico de cajas realizado para todas las especies, donde se observa la talla centroide además de su desviación. La tabla de valores de cada una de las medias de las tallas centroides acompañadas de su respectiva desviación se puede observar en el anexo b.

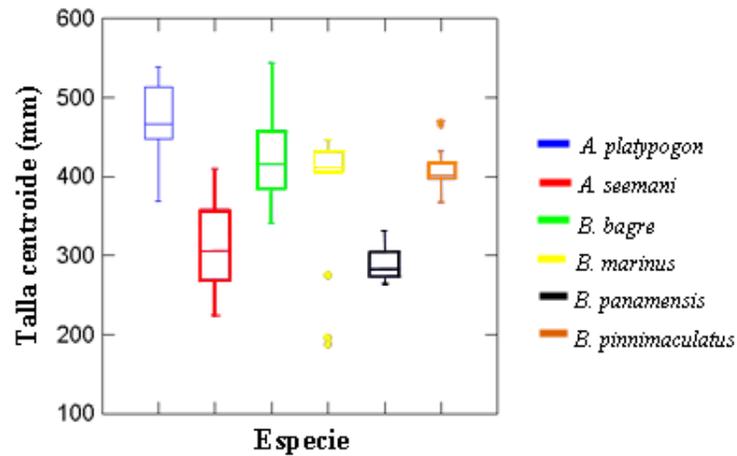


Figura 11. Gráfico de cajas realizado para la totalidad de los especímenes indicando la talla centroide y su respectiva desviación para cada una de las especies.

3.4 Regresión entre la talla centroide y las variables de forma

La regresión entre la talla centroide y las variables de forma indica que aunque la talla es significativa esta sólo explica menos del 8% de la variación total de la muestra, es decir que el porcentaje no explicado por la talla (92.6075%), debe ser atribuido simplemente a cambios de la forma en sí. El valor del estadístico para esta prueba fue 8.1647 con un valor F de 30.306 y una probabilidad de 0.0000



3.5 Análisis discriminante

En la clasificación con las distancia de Mahalanobis todos los especímenes se encontraban correctamente asignados a su grupo; sin embargo, luego de realizar el procedimiento del Jackknife un individuo fue reasignado a un grupo diferente (tabla 5).

Tabla 5. Clasificación para los individuos muestreados, luego de realizar el análisis discriminante con el procedimiento del Jackknife de SYSTAT. Las filas corresponden a las especies y la columna % de asignación corresponde a la proporción de individuos correctamente asignados al respectivo taxón.

Especie	<i>A. platypogon</i>	<i>A. seemani</i>	<i>B. bagre</i>	<i>B. marinus</i>	<i>B. panamensis</i>	<i>B. pinnimaculatus</i>	% de asignación
<i>A. platypogon</i>	6	0	0	0	0	0	100
<i>A. seemani</i>	0	28	0	0	0	0	100
<i>B. bagre</i>	0	0	17	0	0	0	100
<i>B. marinus</i>	0	0	0	14	0	0	100
<i>B. panamensis</i>	0	0	0	0	22	0	100
<i>B. pinnimaculatus</i>	0	0	1	0	0	16	94
Total	6	28	18	14	22	16	99

La tabla 5 muestra la cantidad de organismos correctamente clasificados; aquellos que no lo están los reasigna a su nuevo taxón. El 99 % de los organismos fue debidamente situado, sólo un espécimen de la especie *B. pinnimaculatus* presentó problemas en su ubicación y fue reasignado a *B. bagre*.

Tabla 6. Porcentaje acumulado de la varianza en las cinco funciones canónicas.

Función canónica	% acumulado de la variación
1	71.77
2	85.66
3	93.57
4	98.36
5	99.99

En la tabla 6 se exponen los valores acumulados de la variación para cada uno de los factores canónicos. Además, en la figura 12 se puede observar la ordenación en los tres primeros factores para la totalidad de las especies.

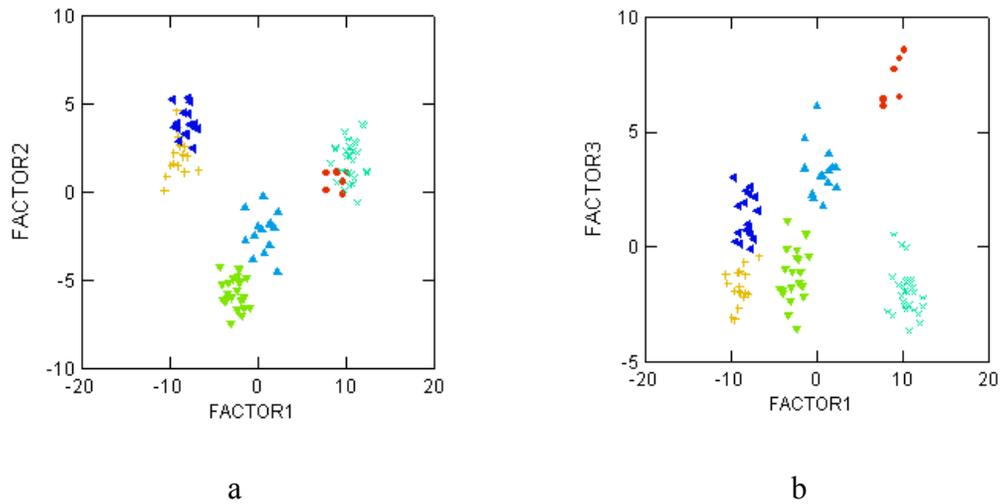


Figura 12. a) Gráfica de las dos primeras funciones canónicas procesadas en SYSTAT, utilizando la especie como la variable de agrupamiento. b) Ordenación de los especímenes con respecto a la primera y tercera funciones canónicas ◆ *A. platypogon* × *A. seemanni*

+ *B. bagre* ▲ *B. marinus* ▼ *B. panamensis*
■ *B. pinnimaculatus*.

En la Fig. 12 se puede observar como las especies *B. bagre* y *B. pinnimaculatus* algunas veces se sobreponen, indicando una fuerte similitud en sus espacios de forma. Esto se relaciona con la asignación errónea en el análisis discriminante. Por otro lado, *B. panamensis* es más parecida a *B. marinus*; las dos especies que no pertenecen al género *Bagre* (*A. platypogon* y *A. seemani*) se localizan en el otro extremo de la ordenación revelando su separación morfológica con respecto a *Bagre*. Los valores de los estadísticos para el análisis discriminante confirman que existen diferencias significativas entre los espacios de forma (especies) (Tabla 7).

Tabla 7. Valor de los estadísticos para el análisis discriminante.

Estadístico	Valor	Valor de F	Probabilidad
Lambda de Wilkis	0	42.14	0
Pillai's trace	4.19	24.436	0

3.6 Árboles aditivos y cambios de forma

En la figura 13 se observa el árbol aditivo obtenido con el software Phylip, sobre el cual se analizó la variación de posición de los hitos en el espacio de forma sobre cada uno de los nodos del árbol.

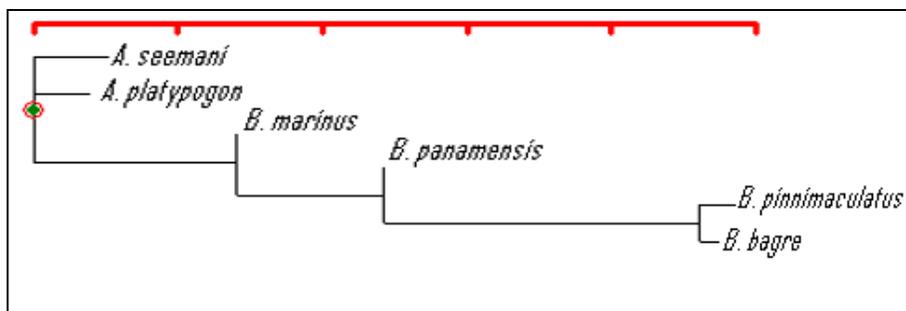
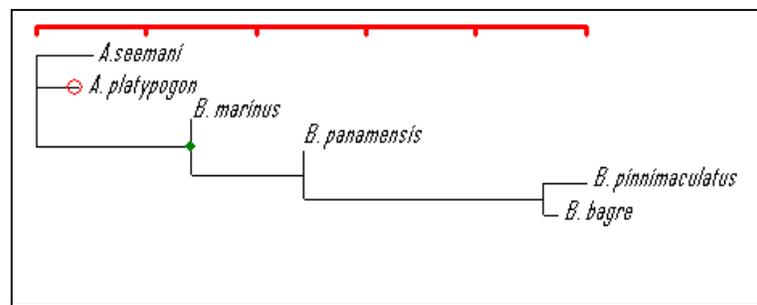


Figura 13. Árbol aditivo obtenido con Phylip mediante la rutina de máxima verosimilitud (maximum likelihood) para caracteres continuos, método no enraizado y 100 repeticiones. En rojo se observa la escala relativa de distancias existentes entre las configuraciones de

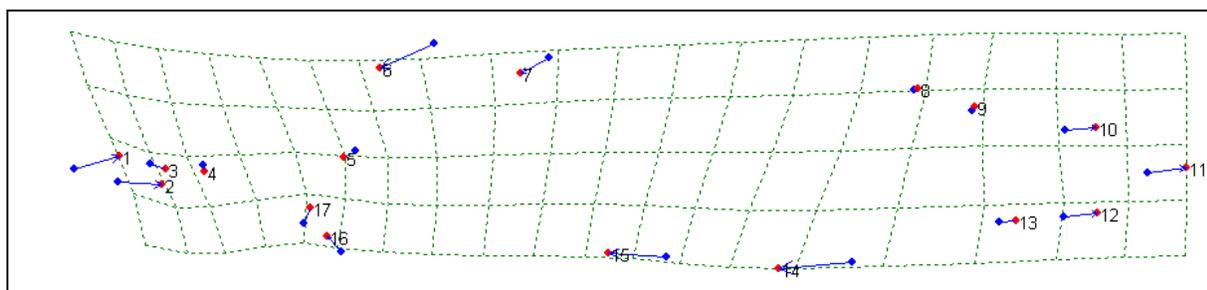
hitos en el espacio de forma.

Si se analiza la escala de distancias de la figura anterior, se puede observar la gran separación existente entre las especies *B. pinnimaculatus* y *B. bagre* de las demás especies del género. Además, se observa que la configuración de hitos de la especie *B. marinus* es

la más generalizada o primitiva dentro del género, lo cual la convierte en la más adecuada para realizar las comparaciones de forma.



a



b

Figura 14. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *A. platypogon*, con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia (*B. marinus*) y las flechas

representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación.

En la figura 14a se observa un punto verde en el nodo tomado como referencia, que corresponde a *B. marinus*, especie sobre la cual se hacen todas las comparaciones de forma. Si se avanza un poco, en la primera rama donde se encuentra *A. platypogon* se

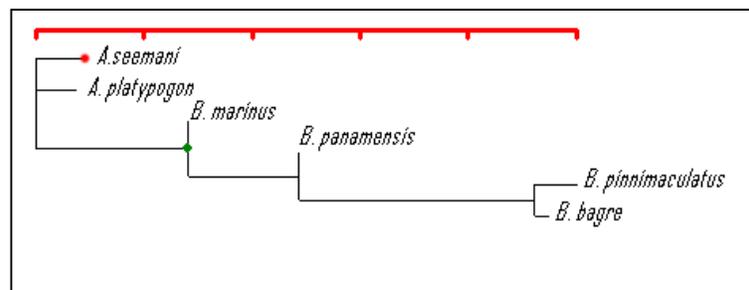
puede ver un círculo de color rojo, punto sobre el cual se describen los cambios en el espacio de forma (figura 14b).

En la figura 14b se observa como en *A. platypogon* el rostro se corre hacia atrás y el extremo posterior del opérculo sufre una pequeña modificación moviéndose hacia delante, indicando una disminución en la longitud total de la cabeza. Esta disminución está acompañada de un desplazamiento de la inserción del barbillón maxilar en dirección postero-inferior. Por su parte, el ojo se ubica más ventralmente, sufriendo una reducción en su diámetro. Con respecto a la Ad, esta aumenta un poco la longitud de su base, además se desliza hacia delante y hacia abajo. El movimiento hacia la parte anterior causa que disminuya la longitud predorsal y el movimiento hacia abajo ocasiona que la forma sufra un aplanamiento dorsoventral.

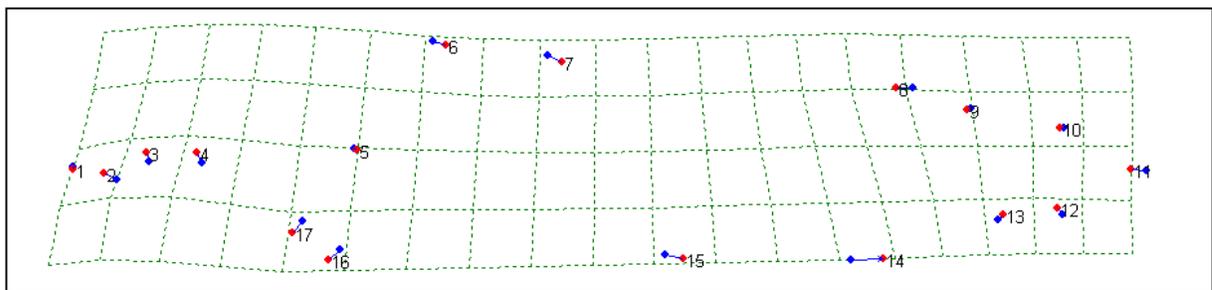
La Aad no experimenta ninguna alteración notable. Los hitos 10 y 12 sufren un desplazamiento antero-posterior acompañado de un pequeño aumento en la altura. El extremo distal del complejo hipural, junto con los dos hitos anteriormente mencionados,

se desliza hacia atrás, aumentando así la longitud del pedúnculo caudal. La inserción posterior de la Aa se mueve hacia delante aumentando la distancia entre esta y la aleta caudal; la inserción anterior de la misma migra notoriamente hacia delante causando un aumento significativo en el tamaño de dicha aleta (Aa). Por su parte, la Apv también se desplaza hacia la parte anterior, pero con menor fuerza que la Aa, lo que hace que la distancia entre estas dos aletas se reduzca. Por último, la Apc se corre hacia la parte dorsal

y la inserción dorsal de esta se mueve un poco hacia atrás, haciendo que toda la aleta quede en una posición casi perpendicular al eje longitudinal del animal (Figura 14).



a



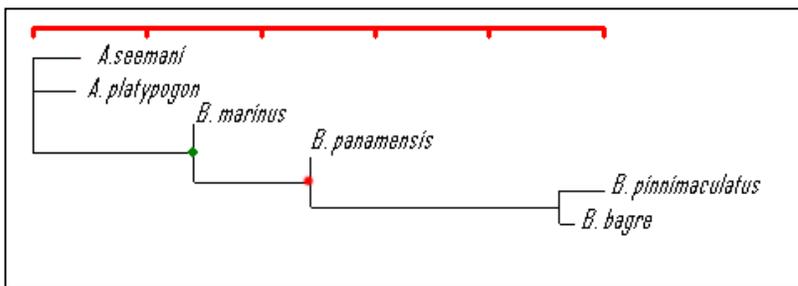
b

Figura 15. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *A. seemani*, con respecto a *B. marinus*. Los puntos de

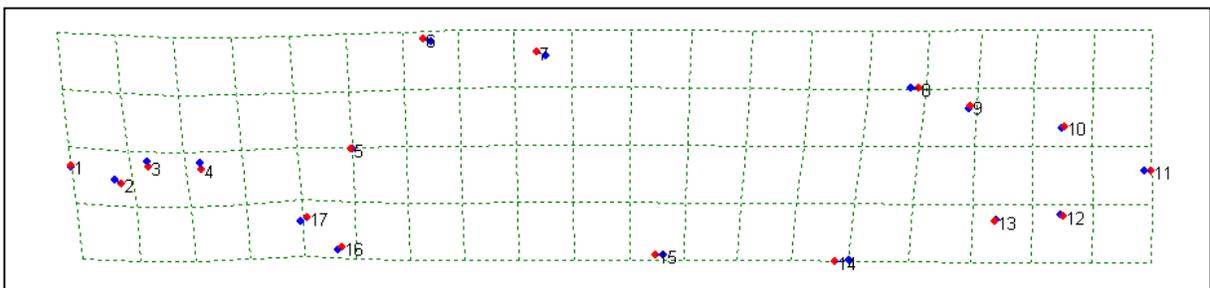
color azul son los hitos de la configuración referencia y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación.

La Figura 15 muestra los cambios en el espacio de forma de *A. seemani* con respecto a *B. marinus*. En *A. seemani* el rostro se mantiene al igual que el borde del opérculo, haciendo que la longitud de la cabeza permanezca estable. La inserción del barbillón maxilar migra

levemente hacia arriba y hacia delante. El ojo se ubica más dorsal y su diámetro disminuye ligeramente. La Ad se mueve hacia atrás aumentando la longitud predorsal, la aleta en conjunto (h.6 y h.7) desciende indicando que la forma se deprime (la altura del pez disminuye). La Aad aumenta su longitud basal al desplazarse su inserción anterior hacia delante (h.8). La posición de la foseta caudal se mantiene aunque se hace ligeramente más delgada. El extremo distal del complejo hipural se mueve hacia delante indicando la disminución del tamaño del pedúnculo caudal. Una variación en sentido posterior muy marcada es la que sufre el borde anterior de la Aa, haciendo que disminuya evidentemente la longitud de la misma. La inserción de la Apv también sufre esta variación situándose de manera bien posterior y un poco más ventral con respecto a la Apv de la referencia. De otro modo la Apc migra hacia la parte ventral y anterior manteniendo la relación entre las posiciones de sus inserciones (Figura 15).



a



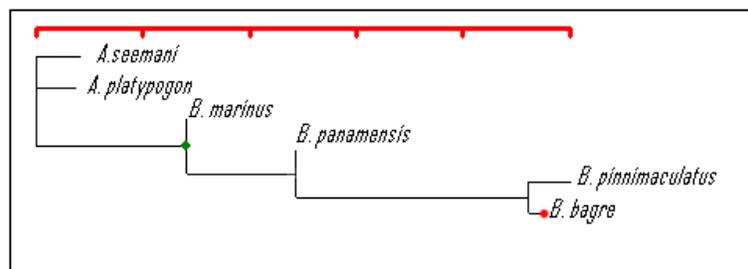
b

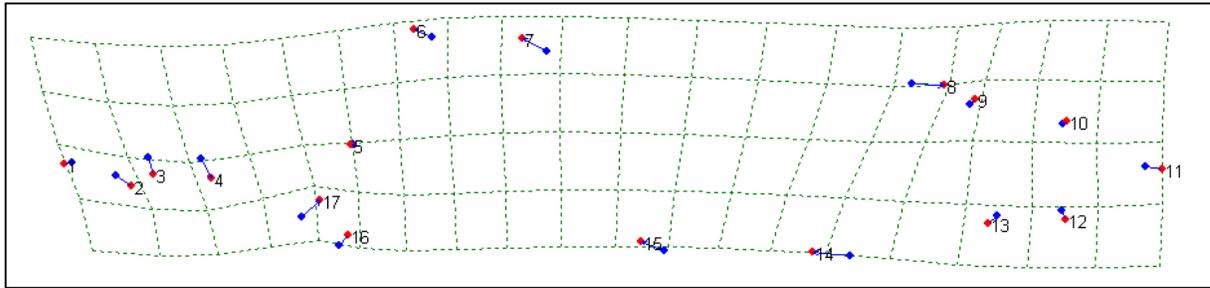
Figura 16. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *B. panamensis* con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia y las flechas representan los

vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación.

Los cambios de forma para el nodo *B. panamensis* con respecto a *B. marinus* son: el rostro (h.1) se mantiene constante al igual que el borde del opérculo (h.5). La distancia existente entre el rostro (h.1) y la inserción del barbillón maxilar (h.2) cambia ligeramente haciéndose un poco mayor, dicha inserción se corre hacia atrás y hacia abajo. El diámetro del ojo aumenta levemente y todo el ojo se desplaza dorsalmente.

La longitud de la cabeza no varía. La longitud predorsal disminuye un poco, ya que el borde anterior de la Ad (h.6) se desplaza hacia adelante. La base de la Ad aumenta sutilmente, desplazándose anterodorsalmente, incrementando la altura del pez. La Aad disminuye ligeramente de tamaño. La distancia existente entre la Aad y el pedúnculo caudal se hace menor. La Aa aumenta su tamaño principalmente debido al desplazamiento en sentido anterior que sufre la inserción anterior de la misma (h.14). La Apv también sufre un desplazamiento hacia la parte anterior manteniendo la proporción con el extremo anterior de la Aa. Por último, la Apc se vuelve un poco más dorsal y posterior (Figura 16).





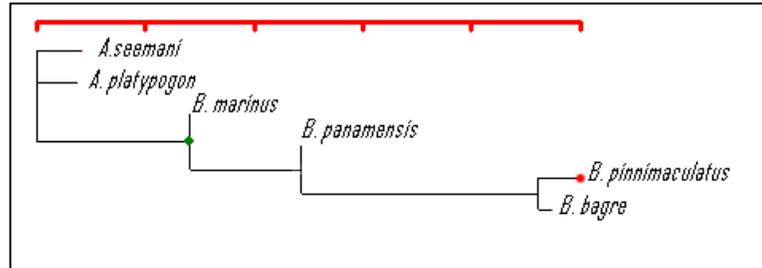
a

b

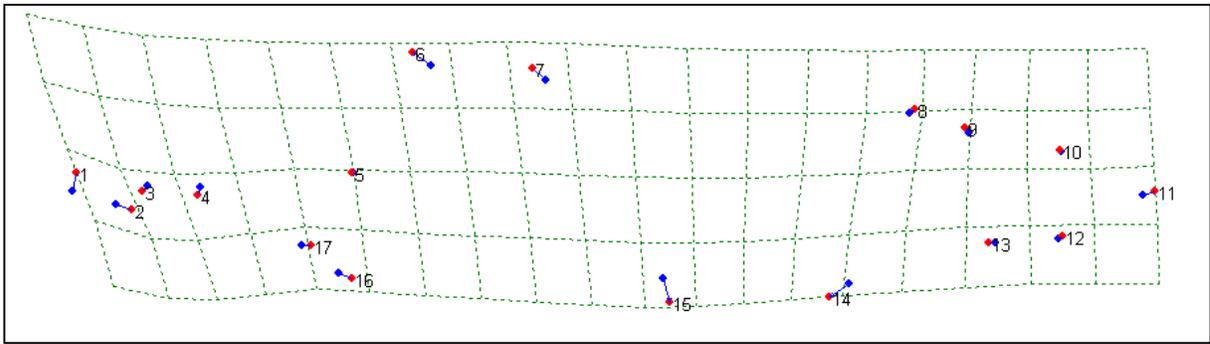
Figura 17. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *B. bagre* con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas.

La variación en la forma para la configuración de hitos de *B. bagre* con respecto a *B. marinus* es la siguiente: el rostro se desplaza en sentido anterior, la inserción del barbillón se hace claramente más ventral y posterior, haciendo que aumente la distancia existente entre esta y el rostro. El diámetro ocular aumenta y la totalidad del ojo migra en dirección ventral. La longitud de la cabeza aumenta tenuemente. La longitud predorsal disminuye a pesar del desplazamiento anterior del rostro (h.1), ya que el desplazamiento hacia adelante del borde anterior de la Ad (h.6) es mucho mayor en magnitud que el del rostro. La base de la Ad disminuye evidentemente, sobre todo por la migración hacia delante de la inserción posterior de la misma. También ocurre un desplazamiento vertical de esta aleta causando un aumento notable en la altura. La longitud de la base de la Aad se hace evidentemente menor, desplazando posteriormente la inserción anterior, causando también un aumento en

la distancia entre la Ad y la Aad. El pedúnculo caudal se hace más alto. La totalidad de la Aa se desplaza hacia delante y aumenta así mismo de tamaño. La Apv se desplaza hacia delante aunque en menor magnitud que la Aa, disminuyendo la distancia existente entre ellas. La Apv también se desplaza hacia arriba. La Apc se hace más posterior y claramente más dorsal, aumentando así mismo el tamaño de su base y poniéndose en posición más perpendicular con respecto al eje longitudinal del pez (Figura 17).



a



b

Figura 18. Árbol aditivo (a) acompañado de la representación gráfica (b) del cambio en el espacio de forma para la especie *B. pinnimaculatus* con respecto a *B. marinus*. Los puntos de color azul son los hitos de la configuración referencia (consenso) y las flechas representan los vectores de cambio para cada uno de ellos. Los puntos de color rojo constituyen la configuración de hitos resultante. En color verde se observan las grillas de deformación.

En la figura 18 se observa como, con respecto a *B. marinus*, en *B. pinnimaculatus* la longitud de la cabeza disminuye sutilmente. La porción anterior del rostro se desplaza dorsalmente y la inserción del barbillón maxilar se ubica ligeramente hacia abajo y hacia atrás. El diámetro ocular disminuye gracias a que el extremo anterior se corre hacia atrás, aumentando también así la longitud preorbital, en general el ojo se ubica más dorsal. La base de la Ad se hace un poco más corta y se desplaza verticalmente aumentando la altura del pez notablemente. El borde anterior de esta se desplaza hacia delante causando una disminución de la longitud predorsal. La base de la Aad disminuye su tamaño gracias tanto al movimiento posterior de la inserción anterior como al desplazamiento anterior del

borde posterior. Las fosetas del pedúnculo caudal no sufren modificaciones notorias, variando, en cambio, el punto distal del complejo hipural (h.11), el cual se desplaza hacia atrás, aumentando el largo del pedúnculo caudal. Por su parte la Aa sigue aumentando su tamaño gracias principalmente al desplazamiento anteroventral de su borde anterior. La Apv se mueve relativamente poco en sentido posterior, pero mucho ventralmente. Por último, la Apc se desplaza posteriormente, sufriendo un cambio notorio en la posición gracias al desplazamiento ventral que sufre el borde posterior de la misma (h. 16); estos movimientos están además acompañados de un ligero aumento en la longitud de su base (Figura 18).

3.7 Hipótesis filogenética.

En la Figura 19 se observa el resultado final, el cual es un cladograma indicando las relaciones existentes entre los miembros del género *Bagre* y los dos representantes del grupo externo.



Figura 19. Cladograma obtenido con Phylip mediante la rutina de máxima verosimilitud (maximun likelihood) con caracteres continuos, método no enraizado y 100 repeticiones.

En la Figura 19 se observa como la base del árbol es una tricotomía, donde dos de las tres ramas son las especies *A. platypogon* y *A. seemani* y la otra el género *Bagre*. La tricotomía indica que la evidencia aportada por los caracteres morfológicos no es suficiente para determinar cual de las dos configuraciones de hitos ajenas al género *Bagre*, se encuentra más estrechamente relacionada con el mismo.

Mediante este gráfico se corrobora la proximidad entre las especies *B. bagre* y *B. pinnimaculatus*, cercanía mencionada en análisis anteriores. La forma que comparte más características morfológicas con las dos especies anteriores es la de *B. panamensis*; por

último, se encuentra a *B. marinus* como la forma más generalizada y basal con respecto a los otros miembros del género.

4. DISCUSIÓN DE RESULTADOS

El uso de técnicas morfométricas con el fin de establecer límites entre especies, poblaciones y stocks (no necesariamente de peces) es bien conocido y se cuenta con un sinnúmero de estudios al respecto (Stracahan y Kell, 1995; Cadrin y Friedland, 1999; Littmann *et al.*, 2000). Estos trabajos, a su vez, son de vital importancia y sirven como base para inferir la distribución biogeográfica, además de sus posibles causas evolutivas (Loy y Corti, 1996). Sin embargo, la reconstrucción de la historia evolutiva de las especies siguiendo estos métodos (morfometría geométrica) es un tema ampliamente discutido en todo el mundo (Adams y Rosemberg, 1998; Rohlf, 1998b; Swiderski *et al.*, 1998; Zelditch *et al.*, 1998; Monteiro, 2000; Roth y Mercer, 2000).

Debido a la escasez de trabajos en filogenia de peces utilizando morfometría geométrica, las comparaciones pertinentes se harán con estudios realizados en otros taxa. Reyes (2001) realizó un análisis morfométrico y cladístico de 13 especies de corales ahermatípicos del género *Deltocyathus* (familia Caryophyllidae), presente tanto en el Atlántico occidental como en el Indo-Pacífico. En el análisis de la variación en la forma entre las especies, el porcentaje de varianza para el primer componente fue de 33.47%, alcanzando 78.02% tras la sumatoria de los primeros ocho componentes. Por su parte,

Rohlf *et al.* (1996) realizaron un análisis morfométrico entre siete especies repartidas en tres géneros de la familia Talpidae (Mammalia: Insectivora), donde el 79.17% de la variación se alcanza en los tres primeros componentes de forma, siendo el valor del primero 41.50%. Finalmente,

el trabajo realizado por Corti y Fadda (1996) en el cráneo de cinco especies del género *Arvicanthis* (Rodentia: Muridae) muestra que la variación en la parte dorsal del mismo para el primer y segundo componentes de forma es 47.51% y 22.22%, respectivamente, y en la parte ventral es de 42.40% y 36.20%, respectivamente.

Para el presente trabajo dichos porcentajes son 57.17% en el primer componente de forma, 14.62% en el segundo, alcanzándose el 90.36% de la varianza total tras la sumatoria de los seis primeros ejes de deformación. Si se comparan los valores, se puede observar que este estudio presenta el valor más alto dentro de los mencionados en su primer componente, lo cual indica que la mayoría de la variación en la forma de los especímenes puede ser atribuida a los cambios dentro de este eje. Que los primeros componentes capturen rápidamente un alto valor de la variabilidad total indica que existe una fuerte dependencia entre los hitos seleccionados (Dryden y Mardia, 1997) y que, a su vez, las especies tienen un espacio de forma bien definido, lo cual hace que los grupos sean consistentes y por lo tanto pueden ser fácilmente separados y caracterizados (J. Reyes, com. pers. 2002).

Si se observa la configuración de hitos para los valores positivos del primer componente de deformación (Fig.7b) y se confronta con los cambios en los espacios de forma de las especies *A. platypogon* (Fig.14b), *A. seemani* (Fig. 15b) y *B. panamensis* (Fig. 16b), con respecto a la especie referencia (*B. marinus*), se puede notar como dichos cambios están

muy bien representados en ese componente, siendo la primera especie mencionada la que más se ve reflejada dentro de ese eje. A su vez, las formas de las especies *B. bagre* (Fig.

17b) y *B. pinnimaculatus* (Fig.18b) se encuentran explicadas por los valores negativos del primer componente (Fig. 7a). En este componente la mayoría de los cambios ocurren horizontalmente, es decir los hitos se desplazan en sentido antero-posterior y viceversa. Para el segundo componente o eje de deformación las configuraciones de hitos de las especies se distribuyen de igual manera, pero con la diferencia de que en este eje la variación ocurre dorsoventralmente y no de atrás hacia delante como en el componente anterior. A pesar de eso las especies se agrupan de igual manera que en el caso anterior. En el caso del tercer componente la variación guarda cierta relación con la configuración de hitos, principalmente de las especies *B. bagre* (Fig.17b) y *B. pinnimaculatus* (Fig. 18b), siendo la primera relacionada con los valores negativos de este componente (Fig.9b) y la segunda con los positivos (Fig. 9a). En este componente la variación también ocurre perpendicular al eje longitudinal de las especies.

Al comparar la relación existente entre las distancias tangentes (euclidianas) y las de Procrustes (Fig. 10) para todos los especímenes, se puede observar que la relación es casi completamente lineal con un valor en la pendiente de 0.999439 y una correlación de 1. Estos valores son ligeramente superiores a aquellos obtenidos por Marcus et al. (2000) en su estudio morfométrico de cráneos de representantes de los órdenes de mamíferos vivientes; ellos realizan esta aproximación entre las distancias y obtienen una pendiente de

0.9947 y una correlación de 0.9997. Cuando la variación en la forma es lo suficientemente pequeña, es posible realizar una aproximación lineal al espacio de forma para luego poder emplear los métodos estándares de estadística multivariable. Una relación aproximadamente lineal con una pendiente cercana a la unidad implica que se puede emplear satisfactoriamente el espacio tangente para aproximar el espacio de forma a los datos (Rohlf, 1999c) sin incurrir en ningún error al manejar la estadística tradicional, a pesar de que los datos hayan sido obtenidos de un espacio multidimensional.

De la talla se puede decir que claramente se puede ver que existen diferencias significativas en las tallas centroides de los adultos de algunas de las especies, sin embargo hay que aclarar que se usaron ejemplares dentro de las especies de tamaños similares, y que el porcentaje de la variación de la forma atribuido por esta a los datos es de menos del 8%. Así, su influencia en cuanto a los análisis morfométricos, aunque existe, es mínima.

La tabla 8 es un resumen del sentido del desplazamiento para cada uno de los diferentes hitos en cada una de las especies.

Tabla 8. Asignación del sentido de variación de los diferentes hitos en cada una de las especies. El signo + indica un desplazamiento postero-anterior y el signo – indica lo contrario. El 0 representa un desplazamiento nulo. Como la especie *B. marinus* fue usada como referencia todos sus valores de desplazamiento son 0.

Especie	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
<i>A. seemani</i>	0	+	0	+	-	-	-	+	0	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>A. platypogon</i>	-	-	-	0	+	+	+	-	0	-	-	-	-	+	+	+	-
<i>Bagre bagre</i>	+	-	-	-	0	+	+	-	-	-	-	-	+	+	+	-	-
<i>B. marinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>B. panamensis</i>	0	-	0	0	0	+	+	-	0	-	-	-	0	+	+	-	-
<i>B. pinnimaculatus</i>	-	-	+	+	0	+	+	-	+	0	-	-	+	+	-	-	-

En cuanto al análisis discriminante, los especímenes estuvieron en su mayoría (99%) bien asignados a sus especies, con excepción de un ejemplar de *B. pinnimaculatus* que fue asignado a *B. bagre*, indicando que la forma es tan similar que al sobreponerse en el análisis es posible que se presente confusión. En el trabajo de Reyes (2001) sobre corales este porcentaje de asignaciones correctas es menor (90%), lo que puede deberse a la plasticidad ecofenotípica de los corales (Foster, 1980 en: Reyes, 2001).

Para las funciones canónicas el porcentaje de la variación acumulada para el primer y segundo factores es de 85.66%, observándose como las especies se agrupan en tres grupos bien definidos. Hacia la parte derecha de la figura 12a se ubican *A. platypogon* y *A. seemani*, las cuales se encuentran bien separadas de las demás, pero sobrelapándose. Hacia la parte media se encuentran *B. marinus* y *B. panamensis*; la primera refleja su condición de especie más generalizada dentro del género *Bagre*, ubicándose como la especie morfológicamente menos alejada de las especies no pertenecientes a dicho género. Por su lado, *B. panamensis*, también ubicada en el centro de la figura (12a), aparece situándose más cerca de *B. pinnimaculatus* y *B. bagre*. Por último, se encuentran *B. pinnimaculatus* y *B. bagre*, estrechamente relacionadas entre sí, sobrelapándose casi completamente y demostrando su condición como las especies más derivadas o alejadas de aquellas no pertenecientes al género *Bagre*, empleadas como out-group en este trabajo (*A. platypogon* y *A. seemani*).

En la figura de la primera y tercera función (12b), se diferencian los mismos grupos para el componente uno, pero para el tres las especies se distancian un poco más. En la esquina superior derecha se encuentra *A. platypogon* bien separada de *A. seemani*, que se ubica en la esquina inferior derecha, pero aun conforman ese grupo más alejado con valores positivos en el primer factor canónico. Un poco más al centro, con valores positivos en los dos factores, se encuentra *B. marinus* que, aunque se asocia con *B. panamensis*, no pierde su posición como la especie del género más cercana en su espacio de forma al out-group.

Por su lado también en el centro, pero con valores débilmente positivos, neutros y negativos,

aparece *B. panamensis* que, aunque se asemeja parcialmente a *B. marinus*, muestra también tendencia hacia las especies *B. pinnimaculatus* y *B. bagre*. Estas dos últimas se mantienen cercanas, indicando su similitud morfológica y demostrando su amplia separación de aquellas especies externas al género *Bagre*. Como las funciones canónicas lo que buscan es realizar una mejor separación entre grupos, no es extraño que en pocos ejes se acumule la mayoría de la variación, además al contarse con solo seis especies las diferencias se expresaran sobre tan solo cinco ejes, pues de esta manera se describe la separación entre cada una de ellas.

Para la filogenia del género *Bagre*, toda la evidencia de la morfometría geométrica [ejes de deformación relativa (PCA), análisis discriminante, árboles aditivos] apunta hacia la gran similitud existente entre las especies *B. bagre* y *B. pinnimaculatus*. Además, las ubica como las especies más derivadas dentro del género, lo cual apoya la hipótesis sistemática de la cercanía entre ellas. Así mismo, como es aparente, *B. marinus* y *B. panamensis* son las especies más generalizadas, siendo *B. marinus* la más basal del género. Por lo tanto, al ser considerada su forma como la más primitiva, se convierte hipotéticamente en la especie más antigua dentro del género.

Otro punto que va de la mano con la hipótesis surgida a través de este estudio, es la evolución del número de radios anales. Es evidente que, de ser cierta la hipótesis filogenética planteada en este trabajo, el número de radios anales en las especies del género

Bagre ha ido incrementándose evolutivamente. Así, la especie más basal sería *B. marinus* con un ámbito entre 22 y 28 radios anales, seguida por *B. panamensis* con 25 a 30, luego *B. pinnimaculatus* con 27 a 32 y, por último, *B. bagre* con 29 a 37. Las otras especies de ariidos del Atlántico occidental y el Pacífico americano tienen entre 15 y 25 radios anales (excepto *Arius lentiginosus* con 23-28 y dos especies de *Cathorops* con 24-28) (Cervigón, 1991; Allen y Robertson, 1994; Kailola y Bussing, 1995; Marceniuk, 1997; Acero, en prensa; Acero y Betancur, en prensa) (Tabla 9). Es aparente, entonces, que los procesos de especiación ligados a la evolución del género *Bagre* han estado acompañados de un aumento del número de radios de la aleta anal. Es interesante ver que dentro de la rama *Ariopsis-Arius platypogon-Bagre-Selenaspis*, considerada un grupo natural por Betancur y Mejía (2000), las especies de *Bagre* son las que más radios anales tienen (Tabla 9), de modo que es posible que el origen de *Bagre* haya estado acompañado de un aumento de radios anales (*B. marinus* tiene 22 o más contra un máximo de 21 en las especies de los otros géneros miembros de la rama en mención). Cada evento de especiación habría así conllevado un aumento sucesivo del número de radios anales (*B. panamensis* tiene mínimo 25, *B. pinnimaculatus* mínimo 27 y *B. bagre* mínimo 29). Por supuesto, no hay explicación sencilla para esta progresión, pero parece cumplirse cabalmente.

Tabla 9. Ámbito de los radios anales de los géneros y algunas especies de ariidos del Nuevo Mundo. Se indica si el taxón existe en el Atlántico occidental (A) o en el Pacífico oriental (P) y el número de especies que aparecen en cada uno de esos océanos.

Especie o género	Radios anales	A	P
<i>Ariopsis</i>	17-20	3	2
<i>Arius</i>	17-23	6	4
<i>A. lentiginosus</i>	23-28	-	1
<i>A. platypogon</i>	18-20	-	1
<i>Bagre bagre</i>	29-37	1	-
<i>B. marinus</i>	22-28	1	-
<i>B. panamensis</i>	25-30	-	1
<i>B. pinnimaculatus</i>	27-32	-	1
<i>Cathorops</i>	19-25	9	4
<i>C. multiradiatus</i>	24-28	-	1
<i>Cathorops sp. 9</i> [Marceniuk (1997)]	21-24	-	1
<i>Galeichthys</i>	15-18	-	1
<i>Selenaspis</i>	17-21	3	1

Betancur y Mejía (2000) propusieron la existencia de un grupo monofilético conformado por los géneros *Ariopsis*, *Bagre*, *A. platypogon* y *Selenaspis* (ver Fig. 20), pero no pudieron

resolver el problema de las relaciones dentro de la rama, por lo cual plantearon una tricotomía (*Ariopsis*, *Bagre* + *A. platypogon*, *Selenaspis*).

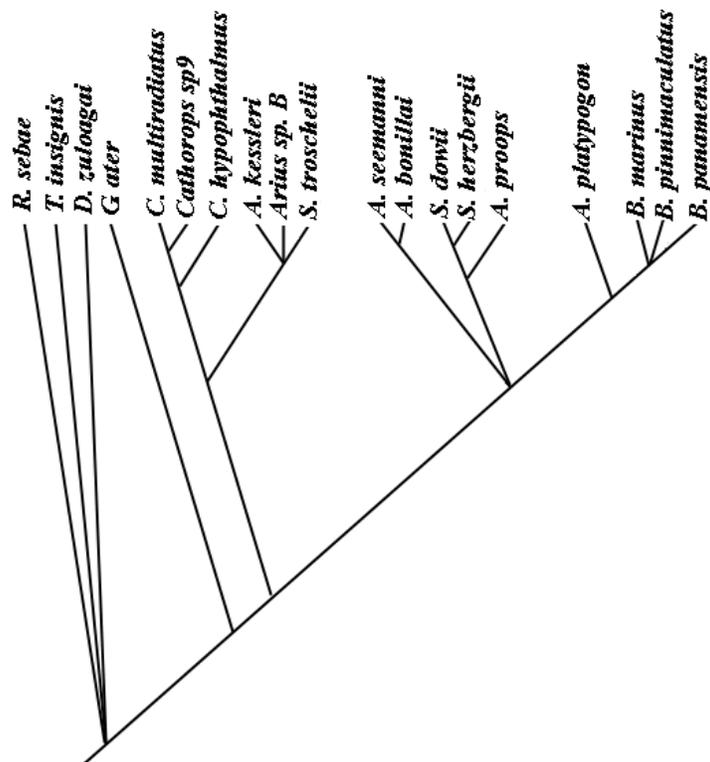


Figura 20. Árbol de consenso estricto para algunos miembros de la familia Ariidae; basado en caracteres osteológicos. Tomado y modificado de Betancur y Mejía (2000).

Nolf (1976), en su trabajo sobre otolitos fósiles de la isla de Trinidad, registra la presencia de una especie afín a *Arius felis* [considerada por Acero (en prensa) un miembro del género *Ariopsis*] del límite entre el Mioceno y el Pleistoceno (formación Springvale) y de *Selenaspis herzbergii* del Mioceno medio (formación Manzanilla). Esto implica que tales

taxa existen al menos desde hace 12 millones de años como mínimo (pero así mismo quizá desde hace más de 15 Ma). Siguiendo el paradigma de la cladística (Lundberg, 1993), que la edad mínima de un taxón es la de su grupo hermano, el género *Bagre* (más *A. platypogon*)

tiene también por lo menos 12 Ma, probablemente más, es decir su existencia se remonta al menos al Mioceno medio, pudiendo ser antiguo como el Oligoceno.

Duque-Caro (1990) plantea un modelo sobre la evolución paleoceanográfica y paleobiogeográfica del istmo de Panamá basado en evidencias estratigráficas y bioestratigráficas de foraminíferos (Fig. 21) Según ese autor, antes del Mioceno medio aproximadamente 16 Ma, las condiciones imperantes a lo largo de los márgenes continentales del noroccidente suramericano fueron oceánicas abiertas y profundas, con una circulación libre y activa y aguas bien aireadas. Durante el Hiato Mioceno NH2 (16.1 a 15.1 Ma) y como consecuencia de las perturbaciones tectónicas que causaron el levantamiento inicial del istmo de Panamá, ocurrieron cambios regionales en la circulación de fondo y en la sedimentación, reconocibles en las costas pacíficas y caribes del norte suramericano. Las condiciones resultantes, tales como aguas ricas en nutrientes orgánicos y bajas en oxígeno, calentamiento general de las aguas de superficie ecuatoriales, continuaron durante la mayor parte del Mioceno medio. Aun durante el Mioceno medio (15.1 a 12.9 Ma) existía una conexión abierta de aguas intermedias a someras entre el Atlántico occidental y el Pacífico oriental. Las faunas bentónicas eran comunes y existía un aislamiento total entre las faunas de vertebrados terrestres entre Norteamérica y

Sudamérica. Posteriormente entre 12.9 a 11.8 millones de años, todavía Mioceno medio, ocurre la primera emergencia parcial del istmo panameño y sobreviene la primera interrupción parcial del flujo Atlántico-Pacífico. Además, se clausura la conexión de aguas intermedias y se inicia la fuerte arremetida de la corriente fría de California, a su vez, desciende el nivel del mar.

Según Duque-Caro (1990), hacia el Mioceno medio a tardío (11.8 a 7 Ma) se reabre la conexión somera pero sigue fuertemente interrumpida por la presencia de la corriente fría de California. Los fondos son de condiciones anóxicas con caídas y subidas del nivel del mar. Las afinidades faunísticas californianas empiezan a ocurrir y por primera vez hay intercambio de faunas terrestres entre 9.3 a 8 Ma. En el Mioceno tardío (7 a 6.3 Ma), sucede un levantamiento a profundidades de más de 150 m y se restringe la conexión de aguas someras. También se restableció el intercambio de aguas cálidas del Caribe hacia el Pacífico, cesando así la influencia de la corriente fría de California. Entre el Mioceno tardío al Plioceno temprano (6.3 a 3.7 Ma) ocurre una restricción del pasaje somero Atlántico-Pacífico, con fondos anóxicos y de nuevo un aumento en el nivel del mar. Por último, durante el Plioceno temprano (3.7 a 3.1 Ma) es cuando el levantamiento y emergencia del Istmo de Panamá se completa cerrando totalmente el pasaje de aguas someras entre el Atlántico occidental y el Pacífico oriental. De este modo el episodio marino se reemplaza por uno continental, favoreciendo así el intercambio de faunas terrestres entre Norte y Sudamérica (Fig. 21).

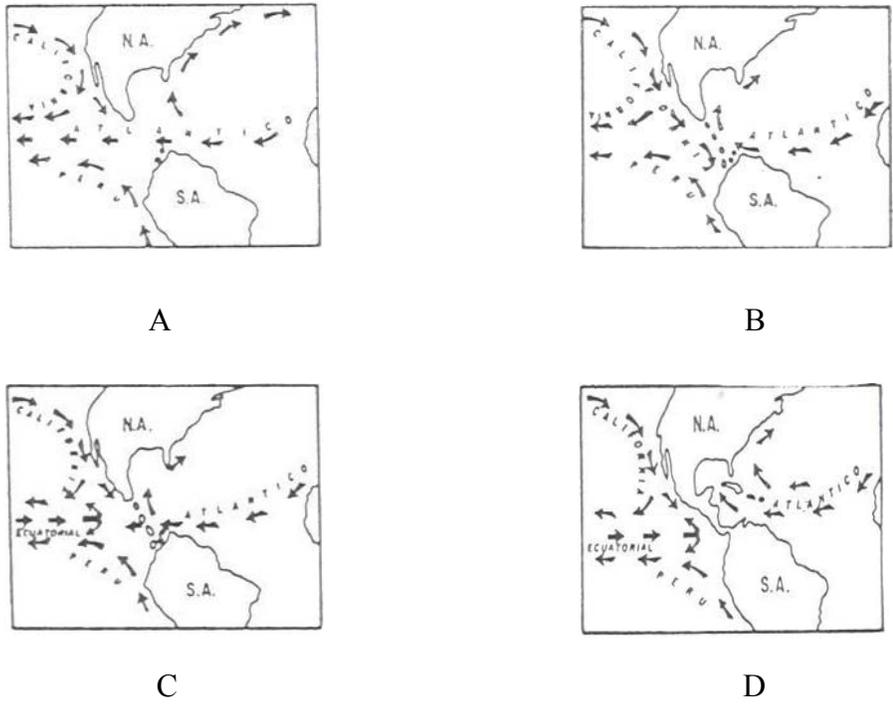


Figura 21. Evolución paleoceanográfica y paleogeográfica del noroccidente suramericano.

Circulación hipotética resultante de la interrupción del flujo caliente caribeño y de la intensificación de la corriente fría de California. A. Mioceno medio (15.1 a 12.9 M.A) Conexión abierta de aguas intermedias a someras Atlántico Occidental a Pacifico Oriental. B. Mioceno medio a tardío (11.8 a 7.0 M.A) Conexión somera abierta pero interrumpida por la corriente fría de California. Fondos anóxicos con caídas y subidas en el nivel del mar. C. Mioceno tardío (7.0 a 6.3 M.A) Levantamiento a profundidades <150 m y restricción de la conexión de aguas someras. Final de la corriente fría de California y restablecimiento del flujo somero Atlántico Occidental - Pacifico Oriental. D. Plioceno

temprano (3.7 a 3.1 M.A) Levantamiento y emergencia completa del istmo de Panameño.

Tomado y modificado de Duque-Caro, 1990.

La hipótesis filogenética planteada en este trabajo (Fig. 22) puede encajarse con la hipótesis paleoceanográfica y paleobiogeográfica de Duque-Caro (1990) (Fig. 21). Si la primera especie que puede adscribirse al género *Bagre* existió hace más de 12 Ma, es posible que ella hubiese ocupado un ámbito de distribución muy amplio, incluyendo ambas costas de América del Sur. De acuerdo con los resultados de este trabajo, *B. marinus* es la especie viviente del género que ha experimentado menos cambios de forma, por lo cual podría ser más cercana morfológicamente a esa primera especie hipotética de *Bagre*, enormemente distribuida.

Hoy en día *B. marinus* es el ariido más ampliamente extendido en el Atlántico occidental (y en el Nuevo Mundo), yendo desde la costa atlántica de Estados Unidos (Cape Cod) hasta el sureste de Brasil, incluyendo el Golfo de México, Cuba y toda la costa continental del Caribe (Acero, en prensa). Igualmente, es la única especie común entre el norte del Caribe y aguas más septentrionales y el sur del Caribe y aguas más meridionales; esta extensa distribución podría estar relacionada a que la existencia de *B. marinus* quizá se remonta al menos hasta el Mioceno medio (Fig. 22).

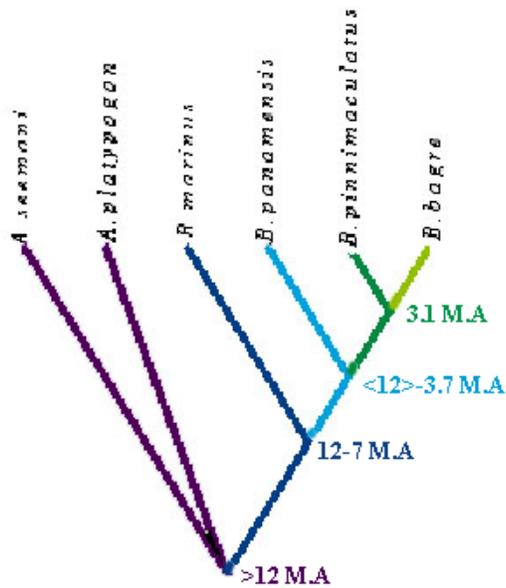


Figura 22. Cladograma obtenido con Phylip mediante la rutina de máxima verosimilitud (maximum likelihood) con caracteres continuos, método no enraizado y 100 repeticiones.

Cada rama con su respectivo color representa un diferente paso de especiación.

Por otro lado, es posible que la separación evolutiva de esa primera especie hipotética de *Bagre* en *B. marinus* (como rama plesiomórfica) y la rama que incluye a *B. panamensis*, *B. bagre* y *B. pinnimaculatus* (como rama apomórfica) se haya producido por un evento vicariante, la emergencia parcial del istmo panameño que, según Duque-Caro (1990),

ocurrió hacia finales del Mioceno, entre 12 y 7 Ma. Aunque dicho evento no aisló totalmente las dos costas americanas, sí interrumpió notoriamente el flujo Atlántico-Pacífico; además, se hipotetiza que en ese período el puente de tierra estuvo vigente hasta el

punto de permitir un intercambio incipiente de fauna terrestre (Duque-Caro, 1990; Marshall, 1993). De ese modo, ese primer evento de especiación dentro del género *Bagre* ha podido ser alopátrico, haciendo que la especie generalizada (*B. marinus*) quedara confinada a las costas atlánticas de América, y la otra rama permaneciera en el costado Pacífico del continente (Fig. 22).

Esa rama pacífica del género pudo haber quedado expuesta a fuertes cambios ambientales, asociados con la invasión de las costas occidentales de América tropical por la Corriente Fría de California (Duque-Caro, 1990). Esas condiciones pudieron haber llevado a una especiación simpátrica, con una especie plesiomórfica, *B. panamensis*, y una derivada, el ancestro de *B. pinnimaculatus* y *B. bagre* (Fig. 22). Habiendo aparecido gracias a los eventos evolutivos inducidos por una variación en las condiciones ambientales, en un medio dominado por aguas de baja temperatura, es factible que esa nueva rama derivada hubiese experimentado un aumento en su talla. Esto explicaría, al menos parcialmente, que *B. pinnimaculatus*, la especie representante de la rama en el Pacífico oriental, sea claramente más grande que su congénere en el Pacífico, alcanzando hasta 70 cm contra sólo 40 cm de *B. panamensis* (Allen y Robertson, 1994). Es conocido que en peces las poblaciones de una especie que viven en aguas relativamente frías alcanzan tallas mayores que aquellas que ocupan aguas más cálidas (Lindsey, 1966; Acero, 1984b). Considerando

que se está hipotetizando que este evento de especiación fue simpátrico, es mucho más difícil tratar de ubicarlo temporalmente.

La rama derivada pudo haberse dispersado desde las costas occidentales hasta las orientales de América del Sur tras el restablecimiento de la comunicación entre el Atlántico y el Pacífico americanos, ocurrido desde el Mioceno tardío hasta el Plioceno temprano, entre 7 y 3.7 Ma. Finalmente, el evento vicariante del levantamiento y emergencia total del istmo panameño, ocurrido hace al menos 3.1 Ma en el Plioceno temprano, produjo una especiación alopátrica adicional, la separación entre *B. pinnimaculatus* y *B. bagre* (Fig. 22). A pesar de que esta última especie quedó aislada en el Caribe sur y aguas más meridionales, hasta el Brasil, no ha podido dispersarse hacia el norte del Caribe. Las condiciones oceanográficas predominantes en los sitios anteriormente mencionados son, al menos parcialmente, similares a las del Pacífico americano en el Mioceno medio, con una dominancia de aguas relativamente frías y turbias. Debido a la dificultad para conseguir ejemplares de *B. bagre* en aguas colombianas, donde la especie es relativamente escasa, el material de estudio fue traído de la isla de Margarita (Venezuela), donde ese pez es frecuente. Las condiciones marinas del oriente venezolano (región que incluye a Margarita) están dominadas por la surgencia más fuerte del Caribe, con temperaturas que bajan normalmente entre 20 y 24° C de enero a mayo e incluso llegan a 18° C (Gómez, 1999). En cambio, el ambiente del Caribe norte es claramente diferente, dominado por condiciones típicamente tropicales, con predominancia de aguas claras, sedimentos carbonatados y estacionalmente estables (Sheppard, 2000).

Varios autores (Petuch, 1980; Acero, 1984a; Amaya et al., 2002) han discutido extensamente el hecho de que muchas especies confinadas al Caribe sur y aguas adyacentes (algunas veces expandidas hacia el norte y otras hacia el suroriente) tienen sus parientes vivientes más cercanos en el Pacífico americano y no en el norte del Caribe. En peces caribeños existen ejemplos notorios en familias de hábitos completamente disímiles, como Carcharhinidae (*Sphyrna media*), Narcinidae (*Diplobatis pictus*), Urolophidae (*Urotrygon venezuelae*), Albulidae (*Albula nemoptera*), Engraulidae (*Anchoa spinifer*), Pristigasteridae, Batrachoididae (subfamilia Thalassophryinae), Atherinidae (*Atherinella beani*), Serranidae (*Paralabrax dewegeri*), Haemulidae (*Haemulon steindachneri*), Sciaenidae (*Isopisthus*, *Nebris*, *Ophioscion*, *Paralonchurus*), Chaenopsidae (*Acanthemblemaria betinensis*, *A. rivasi*, *Ekemblemaria nigra* y *Protemblemaria punctata*), Microdesmidae (*Microdesmus carri*) y Scombridae (*Scomberomorus brasiliensis*) (A. Acero, com. pers. 2002). Es claro que el caso de *B. bagre*, conocida desde Colombia hasta el Brasil, se asimila perfectamente a este esquema, en razón de que su especie hermana, *B. pinnimaculatus*, existe en el Pacífico americano, mientras que su congénere atlántico, *B. marinus*, tiene una relación filogenética más distante.

5. CONCLUSIONES

La configuración seleccionada de 17 hitos anatómicos fue suficiente para delimitar y separar exitosamente cada uno de los espacios de forma de las seis especies estudiadas, cuatro del género *Bagre* y dos de otros géneros (*Ariopsis seemani* y *Arius platypogon*).

El componente de la talla, aunque existe, no es determinante en la separación y la posterior clasificación de las especies.

El espacio de forma de cada una de las especies del género *Bagre*, se encuentra bien definido, aunque existe mucha similitud entre las especies *B. bagre* y *B. pinnimaculatus*, como lo demuestra el análisis discriminante.

Bagre marinus, al tener la forma más generalizada del género, fue considerada para los análisis la especie más basal dentro del árbol aditivo encontrado.

La especie *B. panamensis* constituye el espacio de forma intermedio entre *B. marinus* y la rama conformada por *B. bagre* y *B. pinnimaculatus*

La cercanía mostrada por los espacios de forma de las especies *B. bagre* y *B. pinnimaculatus* a lo largo de todos los análisis realizados, así como la considerable separación de la rama que las incluye a ambas de las otras especies estudiadas, da pie para concluir que estas dos especies pueden ser hermanas y que juntas constituyen la rama derivada del género.

El origen del género *Bagre* y los eventos de especiación intragenéricos han estado acompañados por un aumento progresivo en el número de radios anales.

Al ser el género *Bagre* endémico del nuevo mundo y habitante de los océanos Pacífico Oriental y Atlántico Occidental, la hipótesis filogenética planteada a partir de este trabajo, produce una hipótesis biogeográfica coherente basada en la hipótesis paleoceanográfica y paleobiogeográfica del levantamiento del Istmo de Panamá.

Según diferentes evidencias paleontológicas, el origen del género *Bagre* puede remontarse al menos hasta el Mioceno, hace doce millones de años. Se hipotetiza que *B. marinus* es la más generalizada y por ende la más antigua de las especies del género.

Se hipotetiza que el primer evento de especiación dentro del género *Bagre* fue alopátrico y pudo haber ocurrido en el Mioceno tardío, hace 12 a 7 millones de años. Dicho evento de especiación pudo haber dado origen a una rama atlántica del género (*B. marinus*) y una rama originalmente confinada al Pacífico, que incluye a *B. panamensis*, *B. pinnimaculatus* y *B. bagre*.

El siguiente evento de especiación pudo haber sido simpátrico, ligado a los profundos cambios ambientales ocurridos en el Pacífico americano en el Mioceno tardío. Producto de ese evento se habrían separado *B. panamensis* (como especie plesiomórfica) y la rama que incluye a *B. pinnimaculatus* y *B. bagre*.

Miembros de la rama derivada integrada por el ancestro de *B. pinnimaculatus* y *B. bagre* pudieron haber usado el restablecimiento de la comunicación entre el Caribe sur y el Pacífico americano, ocurrido hace 7 a 3.7 millones de años, para dispersarse hacia aguas atlánticas. Luego, al producirse el levantamiento definitivo del Istmo de Panamá, hace 3.7 a 3.1 millones de años (Plioceno), pudo haberse producido un último evento alopátrico de especiación, el cual habría aislado en el Caribe sur a *B. bagre* de su especie hermana *B. pinnimaculatus*. Esta última quedó, a su vez, confinada al Pacífico americano.

Las técnicas de geometría morfométrica se constituyen como una herramienta potente para los estudios en la variación de la forma y la posterior aplicación en otros campos como la evolución, ecología e historia natural de los seres vivos.

6. BIBLIOGRAFÍA

ACERO P., A. 1984a. The chaenopsine blennies of the southwestern Caribbean (Pisces: Clinidae: Chaenopsinae) I. Systematic analysis and zoogeography. An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín 14: 29-46.

_____ 1984b. The chaenopsine blennies of the southwestern Caribbean (Pisces: Clinidae: Chaenopsinae) II. The genera *Acanthemblemaria*, *Ekemblemaria* and *Lucayablennius*. Rev. Biol. Trop. 32 (1): 35-44.

_____ En prensa. Family Ariidae. En: K.E. Carpenter (Ed.), Fishes of the Western Central Atlantic (FAO fishing area 31). FAO, Roma.

ACERO P., A. y R. BETANCUR-R. En prensa. *Arius cookei*, a new species of ariid catfish from the tropical American Pacific. *Acqua* 5 (3).

ADAMS, D.C. y M.S. ROSENBERG. 1998. Partial warps, phylogeny, and ontogeny: a comment on Fink and Zelditch (1995). *Syst. Biol.* 47(1): 168-173.

AGUILERA, O. 1994. Ictiofauna neógena del noreste de Venezuela y su relación con el paleo-Caribe. Disertación doctoral, Universidad Central de Venezuela, Caracas, 136 p.

ALLEN, G.R. y D.R. ROBERTSON. 1994. Fishes of the tropical eastern Pacific. University of Hawaii Press, Honolulu, 332 p.

AMAYA, F., A. ACERO P. y M.M. CRIALES. 2002. Taxonomy and zoogeography of *Microdesmus carri* Gilbert (Microdesmidae). Bull. Mar. Sci. 70 (1) : en prensa.

BETANCUR-R., R y L.M. MEJÍA-LADINO. 2000. Análisis preliminar de la sistemática filogenética de algunas especies de bagres marinos (Siluriformes: Ariidae) de Colombia y aguas tropicales adyacentes. Trabajo de grado, Biólogo Marino. Universidad Jorge Tadeo Lozano, Santa Marta, 185 p.

BOOKSTEIN, F.L. 1989. Principal warps: thin-plate splines and the decomposition of deformations. IEEE Transact. Pat. Anal. Mach. Intell. 11: 567- 585.

_____ 1991. Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge University Press, Cambridge, Inglaterra, 435p

BROOKS, D.R., J.N. CAIRA, T.R. PLATT y M.R. PRITCHARD. 1984. Principles and methods of phylogenetic systematics: a cladistics workbook. University of Kansas, Museum of Natural History Spec. Publ. 12, 92 p.

CADRIN, S.X. y K.D. FRIEDLAND. 1999. The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification. *Fish. Res.* 43: 129-139.

CAILLET, G.M., M.S. LOVE y A.W. EBELING. 1986. *Fishes. A field and laboratory manual on their structure, identification, and natural history.* Wadsworth Publishing, Belmont, EE. UU., 194 p.

CERVIGÓN, F. 1991. *Los peces marinos de Venezuela. Vol I. Seg. Ed.* Fundación Científica Los Roques, Caracas, 423 p.

CHAPMAN, R.E. 1990a. Shape analysis in the study of dinosaur morphology, p. 21-42. En: K. Carpenter y P.J. Currie (Eds.), *Dinosaur Systematics: Perspectives and Approaches.* Cambridge University Press. Cambridge, New York.

_____ 1990b. Conventional procrustes approaches, p. 251-267. En: F.J. Rohlf y F.L. Bookstein (Eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop.* Univ. Michigan Mus. Zool., Spec. Publ. 2.

_____ y D.B. WEISHAMPEL, G. HUNT y D. RASSKIN-GUTMAN. 1997. On using the shapes of dinosaurs. *Dinofest Int. Proc.* 3: 31-37.

COATES, A.G. y J.A. OBANDO. 1996. The geologic evolution of the Central American isthmus, p. 21-56 En: J.B.C. Jackson, A.F. Budd y A.G. Coates (Eds.), Evolution and environment in tropical America. Univ. Chicago Press, Chicago, 425 p.

CORTI, M. y C. FADDA. 1996. Systematics of *Arvicanthis* (Rodentia, Muridae) from the horn of Africa: a geometric morphometrics evaluation. It. J. Zool. 63: 185-192.

DE PINNA, M. 1998. Phylogenetic relationships of neotropical Siluriformes (Teleostei: Ostariophysi): historical overview and synthesis of hypotheses, p. 279-330. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena y C.A.S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil, 603 p.

DRYDEN, I.L. y K.V. MARDIA. 1997. Statistical shape analysis. John Wiley. New York. 346 p.

DUQUE-CARO, H. 1990. Estratigrafía, paleoceanografía y paleobiogeografía de la Cuenca del Atrato y la evolución del Istmo de Panamá. Bol. Geol. 31 (1): 5-45.

ESPINOSA, D. y J. LLORENTE. 1993. Fundamentos de biogeografía filogenética. Universidad Nacional Autónoma de México, CONABIO, México, 215 p.

FRIZZELL, D.L. 1965. Otoliths of new fish (*Vorhisia vulpes*, n. gen., n. sp., Siluroidei?) from Upper Cretaceous of South Dakota. *Copeia* 1965: 178-181.

GAYET, M. y F.J. MEUNIER. 1998. Maastrichtian to early late Paleocene freshwater Osteichthyes of Bolivia: additions and comments, p. 85-110. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena y C.A.S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, Brasil, 603 p.

GÓMEZ G., A. 1999. Los recursos marinos renovables del Estado Nueva Esparta Venezuela. *Biología y pesca de las especies comerciales Tomo I*. Organización Gráficas Capriles, Caracas, 208 p.

HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press. Urbana, EE. UU., 263 p.

HELFMAN, G.S., B.B. COLLETTE y D.E. FACEY. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science, Malden, EE. UU., 528 p.

IGAC. 1967. *Atlas de Colombia*. 1967. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, 203 p.

KAILOLA, P.J. y W.A. BUSSING. 1995. Ariidae, bagres marinos, p. 860-886. En: Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter y V.H. Niem. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca. Pacífico centro-oriental. Vol. II. Vertebrados. Parte 1. Roma, FAO.

KENDALL, D.G. 1984. Shape manifolds, Procrustean metrics and complex projective spaces. Bull. London Math. Soc. 16: 81-121.

KITCHING, I.J., P.L. FOREY, C.J. HUMPHRIES y D.M. WILLIAMS. 1998. Cladistics the theory and practice of parsimony analysis. Seg. Ed. Oxford Univ. Press, Oxford, 228 p.

LINDSEY, C.C. 1966. Body sizes of poikilotherm vertebrates at different latitudes. Evolution 20 (4): 456-465.

LITTMANN, M.W., M.B. BROOKS y P. NASS. 2000. *Sorubium cuspicaudus*, a new long-whiskered catfish from northwestern South America (Siluriformes: Pimelodidae). Proc. Biol. Soc. Wash. 113 (4): 900-917.

LOY, A. y M. CORTI. 1996. Distribution of *Talpa europea* (Mammalia, Insectivora, Talpidae) in Europe: a biogeographic hipotesis based on morphometric data. It. J. Zool. 63: 277-284.

LUNDBERG, J.G. 1993. African-South American freshwater fish clades and continental drift: problem with a paradigm, p. 156-199. En P. Goldblatt (Ed.) Biological relationships between Africa and South America. Yale Univ. Press, New Haven (EE. UU.).

_____ 1997. Fishes of the La Venta fauna: additional taxa, biotic and paleoenvironmental implications, p. 67-91. En: R.F. Kay, R.L. Madden, R.L. Cifelli y J.J. Flynn. Vertebrate paleontology in the Neotropics: the Miocene fauna of La Venta Colombia. Smithsonian Inst. Press, Washington.

_____ 1998. The temporal context for the diversification of neotropical fishes, p. 49-68. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena y C.A.S. Lucena (eds), Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603 p.

LUNDBERG, J.G., L.G. MARSHALL, J. GUERRERO, MB. HORTON, M.C.S.L. MALABARBA y F. WESSELINGH. 1998. The stage for neotropical fish diversification: a history of tropical South American rivers, p. 13-48. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena y C.A.S. Lucena (eds), Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603 p.

MARCENIUK, A.P. 1997. Revisão sistemática do gênero *Cathorops* (Osteichthyes; Siluriformes, Ariidae). Tesis de maestría Ciencias, Zoología, Universidade de São Paulo, 315 p.

MARCUS, L.F., E. HINGST-ZAHER y H. ZAHER. 2000. Application of landmark morphometrics to skulls representing the orders of living mammals. *Hystrix* 11(1): 27-47.

MÁRQUEZ, G. 1992. Deterioro ambiental y desarrollo sostenible en la Ciénaga Grande de Santa Marta, p.183-194. En: G. Márquez y E. González (Eds.), Desarrollo sostenible de la zona costera del Caribe colombiano: Aproximaciones al tema. O.E.A.–COLCIENCIAS-IDEA Univ. Nal. Colombia, Bogotá. 204 p.

MÁRQUEZ, G. y M.E. PÉREZ. 1992. Reseña sobre los recursos naturales de la zona costera del Caribe colombiano, p.12-19. G. Márquez y E. González (Eds.), Desarrollo sostenible de la zona costera del Caribe colombiano: Aproximaciones al tema. O.E.A.–COLCIENCIAS- IDEA Univ. Nal Colombia, Bogotá, 204 p.

MARSHALL, L.G. y T. SEMPERE. 1993. Evolution of Neotropical Cenozoic land Mammal fauna in its geochronologic, stratigraphic, and tectonic context, p. 329-392. En: Goldblatt, P. Biological relationships between Africa and South America. Yale University Press. New Haven.

MONTEIRO, R.L. 2000. Why morphometrics is special: the problem with using partial warps as characters for phylogenetic inference. *Syst. Biol.* 49 (4): 796-800.



NELSON, G.J. 1994. Homology and systematics, p. 101-196. En: B.K. Hall (Ed.) *Homology the hierarchical basis of comparative biology*. Academic Press, EE. UU., 475 p.

NELSON, G. J y N. PLATNICK. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York, 567 p.



NELSON, J.S. 1994. *Fishes of the world*. Seg. Ed. Wiley-Interscience Publications, Nueva York, 523 p.

NOLF, D. 1976. Les otolithes des Téléostéens néogènes de Trinidad. *Eclogae geol. Helv.* 69 (3): 703-742.

NOLF, D. y D.T. DOCKERY. 1990. Fish otoliths from the Coffe Sand (Campanian) of northeastern Mississippi. *Miss. Geol.* 10(3): 1-14.

PETUCH, E.J. 1980. A re-analysis of Neogene Caribbean provinciality with reference to the discovery of a relict caenogastropod fauna off northern South America. *Disertación Ph.D.*, University of Miami, Coral Gables, EE. UU., 163 p.

REYES, J. 2001. Morfología, morfometría y sistemática del Género *Deltocyathus* (Scleractinia: Caryophyllidae) en el Caribe, con anotaciones biogeográficas de las poblaciones de *D. calcar* Pourtalès. Tesis de Magister Scientiae en Biología, Biología Marina, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, 95 p.

REYES, J. y G. NAVAS. 1999. El escáner convencional una herramienta útil para la catalogación de peces, p. En: S. Duque, I. Mojica, A. Acero y N. Luque. Res. V Simp. Col. Ictiol., Ed. Com. Reg. Cienc. Tecn., Bogotá, 53 p.

ROHLF, F.J. 1990. Morphometrics. An. Rev. Ecol. Syst. 21: 299-316.

_____ 1998a. TPS versión 1.18. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, EE. UU.

_____ 1998b. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny. Syst. Biol. 47(1): 147-158.

_____ 1999a. TPS versión 1.18. Department of Ecology and Evolution, State University of New York, Stony Brook, EE. UU.

_____ 1999b. On the use of spaces to compare morphometrics methods. *Hystrix*, 11 (1): 1-17.

_____ 1999c. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *J. Clas.* 16: 197-223.

_____ 2000. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am. J. Phys. Anthr.* 111: 463-478.

ROHLF, F.J., A. LOY y M. CORTI. 1996. Morphometrics analysis of old world Talpidae (Mammalia, Insectivora) using partial-warp scores. *Syst. Biol.* 45(3): 344-362.

ROTH, V.L. y J.M. MERCER. 2000. Morphometrics in development and evolution. *Am. Zool.* 40: 801-810.

SHEPPARD, C.R.C. (Ed.) 2000. Seas at the millennium: an environmental evaluation. Vol. I Regional chapters: Europe, the Americas and West Africa. Pergamon, Amsterdam, 934 p.

STEHLI, F.E. y S.D. WEBB (Eds.) 1985. The great American biotic interchange. Plenum Press. Nueva York, 367 p.

STRACAHAN, N.J. y L. KELL. 1995. A potential method for the differentiation between haddock fish stocks by computer vision using canonical discriminant analysis. ICES. J. Mar. Sci. 5: 146-150.

SWIDERSKI, D.L., M.L. ZELDITCH y W.L. FINK. 1998. Why morphometrics is not special: coding quantitative data for phylogenetic analysis. Syst. Biol. 47(3): 508-519.

VARI, R.P. y L.R. MALABARBA. 1998. Neotropical ichthyology: An overview, p. 1-11. Phylogeny and classification of neotropical fishes. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena y C.A.S. Lucena (Eds.), Phylogeny and classification of neotropical fishes. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603 p.

WILEY, E.O. 1981. Phylogenetics the theory and practice of phylogenetic systematics. Wiley-Interscience Publication, Nueva York, 439 p.

ZELDITCH, M.L., W.L. FINK, D.L. SWIDERSKI y B.L. LUNDRIGAN. 1998. On applications of geometric morphometrics to studies of ontogeny and phylogeny: a reply to Rohlf. Syst. Biol. 47(1): 159-167.

ANEXOS.

Anexo a. Valor de la probabilidad para cada uno de los pares de comparaciones posibles, indicando en cuales de ellas existen diferencias estadísticamente significativas entre las tallas centroides, con el estadístico de Tukey.

Lista de especies.

1. *A. platypogon*
2. *A. seemani*
3. *B. bagre*
4. *B. marinus*
5. *B. panamensis*
6. *B. pinnimaculatus*

Comparaciones múltiples empleando el estadístico de Tukey.

Matriz de probabilidad entre pares de especies.

Especies	1	2	3	4	5	6
1	1.000000000					
2	0.000003219	1.000000000				
3	0.463243008	0.000003159	1.000000000			
4	0.009450197	0.003612697	0.194460809	1.000000000		
5	0.000003159	0.529538304	0.000003159	0.000033498	1.000000000	
6	0.127669990	0.000005484	0.921960227	0.733637214	0.000003159	1.000000000

Anexo b. Valor medio de la talla centroide en milímetros de cada una de las especies acompañado de su respectiva desviación estándar.

Espece	Media (mm)	Desviación	N
A. Platypogon	466.966	21.036	6
<i>A. seemani</i>	315.715	9.738	28
<i>B. bagre</i>	422.641	12.497	17
<i>B. marinus</i>	379.421	13.771	14
<i>B. panamensis</i>	290.633	10.986	22
<i>B. pinnimaculatus</i>	405.247	12.497	17