



# **Biodiversidad y vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur**

Aportaciones de estudiantes de grado, posgrado y posdoctorado 2008-2012

.....

Editores: Mónica Pérez-Ramírez y Salvador E. Lluch-Cota





# **Biodiversidad y vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur**

Aportaciones de estudiantes de grado, posgrado y posdoctorado  
2008-2012

*Mónica Pérez-Ramírez y Salvador E. Lluch-Cota*

Editores



CENTRO DE INVESTIGACIONES  
BIOLÓGICAS DEL NOROESTE, S.C.

*Diseño gráfico*  
Liliana Ramírez B.

*Diseño editorial*  
Mónica Pérez-Ramírez

*Edición de textos en inglés*  
Diana Leticia Dorantes Salas

**Biodiversidad y vulnerabilidad de ecosistemas costeros en Baja California Sur.  
Aportaciones de estudiantes de grado, posgrado y posdoctorado 2008-2012.**  
Editado por Mónica Pérez-Ramírez y Salvador E. Lluch-Cota.

Primera edición 2012  
D.R.© Publicación de divulgación del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.  
Instituto Politécnico Nacional No. 195, Col. Playa Palo de Santa Rita Sur. La Paz, Baja  
California Sur, México, 23096

ISBN 978-607-7634-07-2

Hecho en México

“Las opiniones expresadas por los autores (textos, figuras y fotos) no necesariamente reflejan la postura de la institución editora de la publicación”

---

# Contenido

Agradecimientos

Presentación

Tutores participantes

## Primera Parte

### MIDIENDO LA BIODIVERSIDAD

	<b>Capítulo 1</b>	
Desarrollo y evaluación de métodos moleculares para la detección e identificación de dinoflagelados tóxicos y nocivos en las costas de Baja California Sur		1
	Angélica Herrera-Sepúlveda	
	<b>Capítulo 2</b>	
Efecto de <i>Gymnodinium catenatum</i> (Graham, 1943) productor de toxinas paralizantes (PSP) sobre la expresión genética del ostión del Pacífico		25
	<i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793)	
	Norma García-Lagunas	
	<b>Capítulo 3</b>	
Respuesta del ostión del Pacífico <i>Crassostrea gigas</i> (Thunberg, 1793) a la exposición aguda y sub-crónica a <i>Prorocentrum lima</i> (Ehrenberg, 1860) Stein 1975, productor de toxinas diarreas, mediante el seguimiento de la expresión de genes específicos		51
	Reyna Romero	
	<b>Capítulo 4</b>	
Asincronía en la especiación asociada con el levantamiento del Istmo de Panamá: el caso de los haemúlidos		76
	Jose Tavera	

	<b>Capítulo 5</b>	
Ecomorfología y evolución de la familia Pomacentridae (Perciformes: Labroidi) en el Pacífico Oriental		94
	Rosalía Aguilar-Medrano	
	<b>Capítulo 6</b>	
Composición temporal del fitoplancton en ambiente de arrecife costero en el sureste de la Península de Baja California		122
	Alejandra Torres-Ariño	
	<b>Capítulo 7</b>	
Variabilidad temporal de los ensamblajes de macroalgas en arrecifes rocosos de Bahía de Loreto		145
	Alejandra Mazariegos-Villarreal	
	<b>Capítulo 8</b>	
Macroalgas en bancos abuloneros de la costa occidental de Baja California Sur		165
	Alma Rosa Rivera-Camacho	
	<b>Capítulo 9</b>	
Variación espacio-temporal de la densidad de <i>Acanthaster planci</i> (Echinodermata: Asteroidea) en el Golfo de California		183
	Daniela A. Murillo-Cisneros	
	<b>Capítulo 10</b>	
Estructura comunitaria de asteroideos (Echinodermata: Asteroidea) en Bahía de Loreto		199
	Fabián Cervantes-Gutiérrez	
	<b>Capítulo 11</b>	
Variación estacional, contenido energético y biomarcadores lipídicos –ácidos grasos- de la comunidad planctónica de Balandra, Baja California Sur en un ciclo anual		218
	Nayeli Pedroza-Martínez	

	<b>Capítulo 12</b>	
Variación espacial de la estructura de las comunidades de peces de arrecife en la costa oeste del Golfo de California		230
	Alejandro Aldana-Moreno	

	<b>Capítulo 13</b>	
Señales isotópicas del $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de <i>Megastraea undosa</i> (Wood, 1828), <i>Megathura crenulata</i> (Sowerby, 1825) y algunas de sus fuentes de alimento		245
	M. Magali Gómez-Valdez	

	<b>Capítulo 14</b>	
Dieta natural de <i>Megathura crenulata</i> (Sowerby, 1825) en arrecifes rocosos de la costa Pacífico de Baja California Sur		256
	Fatima Aguilar-Mora	

	<b>Capítulo 15</b>	
Condición fisiológica de la almeja generosa, <i>Panopea globosa</i> , en Bahía Magdalena, BCS		269
	Laura Margarita Cruz-Gómez	

	<b>Capítulo 16</b>	
Relación trófica entre los peces de arrecife y manglar en La Paz, BCS		284
	Samuel Calderón-Liévanos	

## Segunda Parte

### RELACIONANDO LA BIODIVERSIDAD CON LA VULNERABILIDAD DE LOS ECOSISTEMAS

	<b>Capítulo 17</b>	
Macroalgas en el arrecife del Canal de San Lorenzo BCS después del impacto del buque Lázaro Cárdenas II y el huracán Juliette		296
	Tonatiuh Chávez-Sánchez	

	<b>Capítulo 18</b>	
Revisión del conocimiento actual sobre florecimientos macroalgales en lagunas costeras del Golfo de California		310
	Alejandra Piñón-Gimate	

	<b>Capítulo 19</b>	
Reclutamiento coralino en un arrecife restaurado en La Paz, BCS		330
	Rafael Andrés Cabral-Tena	
	<b>Capítulo 20</b>	
Elementos de dinámica poblacional para el manejo de peces damisela del Golfo de California		346
	Julio Ayala-Aguilar	
	<b>Capítulo 21</b>	
Análisis de la comunidad íctica posterior a un evento de perturbación antropogénica en arrecife de San Lorenzo, Bahía de la Paz, BCS		359
	Briseida Mejía-Torres	
	<b>Capítulo 22</b>	
Estructura de la comunidad íctica de manglar en tres sistemas (Balandra, Enfermería y Zacatecas) y dos periodos (1980 y 2010) en relación con el grado de influencia antrópica		375
	Francisco J. López-Rasgado	
	<b>Capítulo 23</b>	
Pesca incidental en la pesquería de pelágicos menores en el noroeste de México		399
	Sergio Macías-Mejía	
	<b>Capítulo 24</b>	
Índice de fragilidad ecológica de los ecosistemas bentónicos ante el impacto de la pesca de arrastre		412
	Pablo Vega-García	
	<b>Capítulo 25</b>	
Certificación pesquera en países en desarrollo: tópicos recientes y perspectivas de implementación		428
	Mónica Pérez-Ramírez	



---

## *Agradecimientos*

Agradecemos a CONACYT, ya que su apoyo fue primordial para la realización de este libro. Por un lado, la mayoría de los autores fueron beneficiados con becas de posgrado. Por otra parte, el proyecto SEP-CONACYT 83339 *Biodiversidad y vulnerabilidad en ecosistemas marinos costeros* otorgó el financiamiento que permitió realizar parte de los estudios aquí presentados, y su integración. Otras fuentes importantes de subvención fueron: 1) proyecto SEP-CONACYT 83442 *Identificación molecular y estudio de la regulación de la expresión diferencial de genes, en el ostión del Pacífico Crassostrea gigas, en respuesta a exposición a toxinas marinas*; 2) proyecto CONACYT 50589 *Disponibilidad y aprovechamiento de macroalgas y pastos marinos en ecosistemas altamente productivos*; 3) proyecto CONABIO CT001 *Programa de monitoreo de la restauración de arrecife coralino afectado por el Buque Tanque Lázaro Cárdenas II, y de las comunidades arrecifales de la región del Parque de Loreto, Baja California Sur*; 4) proyecto CONACYT 126574 *Recursos pesqueros masivos de México ante el cambio climático*; 5) proyecto SIP 20121034 *Desempeño productivo de captura y económico-financiero de la pesca deportivo-recreativa de la zona de Los Cabos, B.C.S., México*; 6) proyecto COBI *Uso y manejo de especies de peces e invertebrados de ornato en el Parque Nacional Marino Bahía de Loreto* y 7) proyectos CONANP *Estudio técnico: Desarrollo microregional dentro del marco del área natural protegida Cabo San Lucas* y *Estudio técnico: Análisis y perspectivas para el desarrollo económico y diversificación de actividades dentro del marco del área natural protegida Cabo Pulmo*.

Expresamos nuestro agradecimiento a las instituciones donde los autores estudian y llevan a cabo sus investigaciones: Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), Universidad Autónoma de Baja California Sur (UABCS), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Universidad

del Mar (UMAR) y Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Así como a las instituciones nacionales y en el extranjero que se vinculan a este proyecto proveyendo expertos en diferentes disciplinas para la conformación de comités tutoriales: Centro de Investigación en Alimentación y Desarrollo (CIAD) unidades Mazatlán y Guaymas, Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas del IPN (CICIMAR), Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada (CICESE), Instituto de Ecología (INECOL), Curtin University, Marine Biological Association (MBA), Universidad Nacional de Colombia, University of California, Université de Liège, UPMC Banyuls y SCRIPPS Institution of Oceanography (SIO).

No podemos dejar de reconocer las aportaciones que han brindado todos y cada uno de los integrantes de los comités tutoriales en CIBNOR: Bertha O. Arredondo Vega, José Alfredo Arreola Lizárraga, Felipe Ascencio Valle, Eduardo F. Balart Páez, Luis Felipe Beltrán Morales, Thelma Castellanos Cervantes, Pedro Cruz Hernández, Juan Antonio de Anda Montañez, Norma Y. Hernández Saavedra, Ana María Ibarra Humphries, Alfonso Maeda Martínez, Enrique Morales Bojórquez, Lourdes Morquecho Escamilla, Gopal Murugan, Alejandra Piñón Gimete, Elisa Serviere Zaragoza, María Teresa Sicard González y Dariel Tovar Ramírez.

Gracias a las personalidades que participan en los comités desde otras instituciones en México: Reyna Alvarado Jiménez, Francisco Becerril Bobadilla, Francisco Benítez Villalobos, Rolando Cardeña López, Gerardo Ceballos Corona, José de la Cruz Agüero, Efraín de Luna, Pablo del Monte Luna, Lloyd Findley, Alma Lilia Fuentes Farías, Silvia Alejandra García Gasca, Gustavo Hernández Carmona, Luis Hernández Moreno, Liliana Hernández Olalde, Eduardo Herrera Galindo, Sharon Herzka Llona, Volker Koch, Antonio López Serrano, Juan Manuel López Vivaz, Daniel Lluch Belda, Marco Antonio Medina,

Germán Ponce Díaz, Héctor Reyes Bonilla, Rafael Riosmena Rodríguez y Oscar Trujillo Millán. En el extranjero: Arturo Acero Pizarro (Colombia), Giacomo Bernardi (Estados Unidos), Jixin Chen (Reino Unido), Bruno Frédéricich (Bélgica), Philip A. Hastings (Estados Unidos), Linda Medlin (Francia), Bruce Phillips (Australia) y Declan Schroeder (Reino Unido).

El trabajo en campo, en laboratorio y en las colecciones fue apoyado por el personal técnico del CIBNOR: Jorge Angulo Calvillo (capítulos 11, 15, 22), Jesús Bautista Romero (15, 22, 23, 24), Horacio Bervera León (7, 15, 17, 19), Noemí Bocanegra Castillo (12, 21), Enrique Calvillo Espinoza (11, 22), Lucía Campos Dávila (4, 5, 12, 21), Laura Carreón Palau (11), Mario Cota Castro (7, 17, 19, 21), Roberto Hernández Herrera (15), Alejandra Mazariegos Villareal (8, 13, 14, 17), Carlos Pacheco Ayub (15, 22, 23, 24), Juan José Ramírez Rosas (7, 8, 13, 19, 21), Delia Irene Rojas Posadas (1, 2, 3, 6) y Arturo Sierra Beltrán (2, 3, 6). Asistencia en otras colecciones biológicas: José de la Cruz Agüero y Víctor Cota Gómez (CICIMAR), Rick Feeney (Los Angeles County Museum), Sandra J. Raredon (Museum of Natural History Smithsonian Institution) y H. J. Walker (SIO). Los autores también agradecen a los compañeros y amigos que participaron directa o indirectamente en los 25 estudios comprendidos en esta obra.

---

## *Presentación*

Diversos foros mundiales han resaltado la necesidad de conciliar la biodiversidad (entendida como la variedad de organismos y ecosistemas) con el factor humano puesto que la biodiversidad representa beneficios ecológicos y socioeconómicos para las generaciones actuales y futuras. Este libro es presentado por el Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR) y financiado por la Secretaría de Educación Pública (SEP) y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) a través del proyecto SEP-CONACYT 83339 *Biodiversidad y vulnerabilidad en ecosistemas marinos costeros*. La obra compila una serie de tesis recientes que examinan la biodiversidad en los ambientes costeros de Baja California Sur y el Golfo de California. La importancia de estas contribuciones radica en generar dos vertientes de conocimiento para la región: por un lado, mediciones de biodiversidad, que abarcan desde número y composición de especies hasta identificación genética y dominios tróficos. Por otra parte, la relación entre biodiversidad y vulnerabilidad de los ecosistemas en el entendido que los factores ambientales y las actividades humanas provocan impactos y cambios en los ecosistemas y las especies que en ellos habitan.

La historia geológica y evolutiva, la interacción de condiciones ambientales y la diversidad de ecosistemas costeros hacen de Baja California Sur lugar de residencia estacional o permanente para un elevado número de especies acuáticas; algunas de ellas endémicas de la región, esto es, que no se encuentran en ninguna otra parte del mundo. Esta diversidad de ecosistemas costeros se debe a características geográficas, climáticas y topográficas propias de la región. Por ello la marcada diferencia entre ambientes de alta energía situados en el Océano Pacífico y ambientes protegidos en el Golfo de California. Unido a esto consideremos un grado todavía moderado de explotación humana y tendremos

modelos excepcionales de estudio: ecosistemas arrecifales coralinos y rocosos, sistemas submareales rocosos asociados a bosques de macroalgas, lagunas costeras y manglares, que han sido escenarios para la recolección o censos de organismos, el registro de parámetros físico-químicos (temperatura, salinidad, clorofila, nutrientes) y ensayos *in situ* con organismos móviles.

Contar con información que permita mejorar el entendimiento de la relación entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas es importante para analizar procesos naturales, determinar beneficios y costos ambientales, y pronosticar la respuesta de los ecosistemas ante variaciones climáticas y presión antropogénica. Esta información biológica al interactuar con otras disciplinas (*p. ej.* administración, economía), debe funcionar como marco de referencia para proponer medidas de manejo en materia de biodiversidad tal y como lo sugieren distintos instrumentos y convenios internacionales. En nuestro país, múltiples dependencias federales y estatales, organizaciones no gubernamentales, universidades y centros públicos de investigación llevan a cabo estudios sobre biodiversidad.

Es así como el CIBNOR, en su carácter de centro público CONACYT, produce e integra conocimientos científicos sobre impactos ambientales y antropogénicos y prepara recursos humanos especializados en manejo y conservación de recursos naturales. El proyecto SEP-CONACYT 83339, así como otros proyectos asociados a la Línea Estratégica CIBNOR EP3 *Variabilidad y vulnerabilidad de ecosistemas marinos del noroeste mexicano*, apoyaron la generación de recursos humanos para alcanzar diferentes grados académicos. Sus aportaciones, que exhiben la frescura y energía de jóvenes comprometidos con su investigación, se vieron enriquecidas con la experiencia de sus comités tutoriales conformados por científicos nacionales e internacionales, fortaleciendo las redes de cooperación y la línea de investigación en CIBNOR.

El presente libro, resultado y muestra de lo arriba expuesto, está constituido por veinticinco capítulos organizados en dos partes que en conjunto ofrecen conocimiento científico y teórico sobre la diversidad de especies y su vulnerabilidad ante algunos eventos ambientales e impactos antropogénicos. En la primera parte, se exploran mediciones de biodiversidad en sistemas costeros empleando técnicas moleculares (genética) y métodos tradicionales (taxonomía, índices de variación y relaciones tróficas). Las técnicas moleculares aquí presentadas sirven para monitorear mareas rojas (proliferación de microalgas tóxicas) y sus efectos en mariscos dirigidos a consumo humano y con importancia económica para la región. También se utilizaron técnicas moleculares para estudiar las relaciones de parentesco entre especies de peces, bajo el fundamento de que este ensamblaje de especies es un modelo que aporta pistas sobre la evolución de la vida.

Ante la necesidad de cuantificar la biodiversidad y compararla temporal (épocas del año) y espacialmente (tipos de ecosistema), los Capítulos 6, 7 y 8 abordan la composición y la estructura de comunidades productoras primarias, es decir, productoras de oxígeno: el fitoplancton y las macroalgas mientras que los Capítulos 9 y 10 tratan sobre organismos depredadores de arrecifes de coral. Estos estudios permiten conocer qué especies están presentes, qué patrones exhiben y qué factores influyen en su distribución (temperatura, nutrientes, etc.). Para comprender como es la circulación de nutrientes y energía en algunos sistemas acuáticos, se realizaron análisis tróficos con moluscos y peces.

La segunda parte del libro trata sobre la comprensión del rol de la biodiversidad en el funcionamiento de diversos ecosistemas costeros y su vulnerabilidad considerando la influencia ambiental y/o antropogénica. Así, tenemos como agentes de cambio: el encallamiento de un buque, el paso del huracán Juliette, los florecimientos algales, la instauración de arrecifes artificiales, la extracción de peces de ornato y la pesca comercial. Los Capítulos 17, 18, 19 y 21 tocan

temas como la situación específica de algunos recursos en arrecifes rocosos y coralinos tras el impacto del huracán; la relación entre productores de oxígeno y nutrientes generados por actividad humana en las costas y las necesidades futuras de investigación. También se ha integrado un estudio de caso para examinar los cambios en la comunidad de peces a través de comparaciones espaciales y temporales en tres sitios con diferente grado de impacto humano (Capítulo 22).

En los últimos años, la explotación de recursos se ha intensificado incidiendo en la biodiversidad de los ecosistemas. Los dos capítulos finales presentan algunas aplicaciones que ya integran conocimientos previos en materia de biodiversidad e impactos, en este caso, producidos por la actividad pesquera. En primera instancia, se propone un índice que expresa la fragilidad ecológica de los ecosistemas bentónicos ante la pesca de arrastre. A continuación, la certificación, una herramienta de manejo pesquero reconocida internacionalmente cuyo objetivo es fomentar la pesca sustentable y el menor daño ambiental.

Suele aceptarse que sin investigación científica sobre la diversidad, que sin generar el conocimiento que permita comprender mejor la vulnerabilidad de los ecosistemas y, por ende, articular aproximaciones adecuadas e integrales a los mismos, toda explotación sustentable y la conservación misma serían inviables en el corto o mediano plazo. Es por ello que un libro como el presente, que comunica la investigación recientemente generada en el CIBNOR sobre esta temática, contribuirá a elucidar la respuesta de ecosistemas particulares ante el creciente aumento de la presión generada por las variaciones climáticas y el desarrollo humano.

Consideramos, pues, que el libro ha de ser de interés para todo aquél preocupado —y ocupado— en conocer, aprovechar y conservar la elevada biodiversidad costera de Baja California Sur.

---

## *Tutores participantes*

Línea estratégica EP.3 CIBNOR y Proyecto SEP-CONACYT 83339

### **Bertha O. Arredondo Vega**

Investigador Titular A del CIBNOR, trabaja el tema de metabolismo de ácidos grasos en fitoplancton marino y el papel que desempeñan como biomarcadores de cadena trófica (FATM, por sus siglas en inglés) en ecosistemas marinos costeros.  
[kitty04@cibnor.mx](mailto:kitty04@cibnor.mx)

### **Eduardo F. Balart Páez**

Es biólogo por la Universidad Católica de Valparaíso, Maestro por la Universidad de Kyoto, y Doctor en Ciencias por la Universidad Autónoma de Nuevo León. Su interés se ha centrado en el estudio de la biodiversidad, sistemática y ecología de los peces asociados a manglares, arrecifes, plataforma y talud continental; evaluación y biología de recursos pesqueros potenciales; así como en la ecología y restauración de arrecifes. Es autor de 60 publicaciones y en total ha dirigido 26 tesis de licenciatura hasta doctorado. Actualmente es Investigador Titular en el Programa de Ecología Pesquera, Curador de la Colección Ictiológica, y responsable del Laboratorio de Necton y Ecología de Arrecifes del CIBNOR. Es miembro del SNI Nivel I.  
[ebalart04@cibnor.mx](mailto:ebalart04@cibnor.mx)

### **Liliana Hernández Olalde**

Es Bióloga Marina (UABCS-2000), con Maestría en Manejo de Recursos Marinos (2003) y Doctorado en Ciencias Marinas (2008) otorgados por el CICIMAR-IPN; Estancia Posdoctoral CIBNOR (2011). Es candidata del SNI. Su investigación se enfoca en la reproducción de animales marinos, especialmente peces: determinación del sexo, maduración gonádica, comportamiento reproductivo y cuidado parental. Ha participado en diversos proyectos de investigación, publicado artículos en revistas especializadas y presentado trabajos en congresos nacionales e internacionales. Ha dirigido y participado en tesis de licenciatura y posgrado. En el programa de licenciatura (Biología Marina-UABCS) ha impartido cursos sobre biología celular y reproducción.  
[lilianah@uabcs.mx](mailto:lilianah@uabcs.mx)



**Norma Y. Hernández Saavedra**

Es Bióloga egresada de la FES Iztacala (UNAM). Estudio la Maestría en Ecología Marina en el CICIMAR (IPN) y el Doctorado en uso, manejo y preservación de los recursos naturales, con especialidad en Biotecnología, en el CIBNOR. Ha realizado estancias de investigación en Universidad de Oviedo, España y en el IGBMC (Université Louis Pasteur), en Francia. Es miembro del SNI Nivel II e Investigador Titular en el CIBNOR, donde imparte cátedra en Microbiología, Biología Molecular y Celular e Ingeniería Genética. Sus intereses de investigación son la biotecnología y la aplicación de técnicas moleculares para el aprovechamiento y manejo de recursos naturales. Sus proyectos han sido financiados por diversas fuentes, resultando en la publicación de artículos en revistas internacionales indexadas y en la formación de recursos humanos de nivel licenciatura, maestría y doctorado.

[nhernan04@cibnor.mx](mailto:nhernan04@cibnor.mx)

**Salvador E. Lluch-Cota**

Es Biólogo Marino por la UABCS, Maestro en Ciencias por el CICIMAR-IPN y Doctor en Ciencias por el CIBNOR. Se ha desempeñado como coordinador de varios proyectos de investigación en las áreas de variabilidad climática y sus efectos en recursos marinos. Cuenta con más de 25 publicaciones científicas internacionales, diversos capítulos de libro e informes técnicos. Ha dirigido cinco tesis de Licenciatura, cuatro de Maestría y cuatro de Doctorado. En 2007 fue acreedor del Premio Nacional de Ciencia en la categoría Científico Joven. Es miembro fundador de la Sociedad Mexicana de Pesquerías e integrante del SNI Nivel II.

[slluch@cibnor.mx](mailto:slluch@cibnor.mx)

**Alejandra Piñón Gimete**

Realizó estudios de posgrado en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, UNAM. Durante el doctorado trabajó con florecimientos macroalgales y su relación con nutrientes de tipo antropogénico en lagunas costeras del estado de Sinaloa. Ha participado en varios proyectos y comités tutoriales como investigador asociado en el CIBNOR. Actualmente, se encuentra en el segundo año de estancia posdoctoral en el mismo centro, bajo la dirección de la Dra. Elisa Serviere, desarrollando investigación sobre florecimientos macroalgales de la Bahía de La Paz. Es Candidata del SNI.

[apinon@cibnor.mx](mailto:apinon@cibnor.mx)

**Elisa Serviere Zaragoza**

Realizó estudios de licenciatura, maestría y doctorado en la Facultad de Ciencias de la UNAM, en la línea de Botánica Marina. Trabajó como Profesor Asociado en el Laboratorio de Ficología de la Facultad de Ciencias, UNAM, y actualmente es Investigador Titular del CIBNOR y miembro del SNI Nivel II. Sus líneas de investigación son Ecología Marina y Ecología Trófica. Cuenta con 48 publicaciones, 7 capítulos de libro y un Catálogo Onomástico (Nomenclátor) de las algas bentónicas marinas de México. Ha participado en la formación de alumnos de licenciatura (12) y de posgrado (14). Desde 2009, es Directora de Estudios de Posgrado y Formación de Recursos Humanos del CIBNOR.  
[serviere04@cibnor.mx](mailto:serviere04@cibnor.mx)



---

De izquierda a derecha: Eduardo F. Balart Páez, Elisa Serviere Zaragoza, Norma Y. Hernández Saavedra, Salvador E. Lluch-Cota y Liliana Hernández Olalde

Formación de recursos humanos.

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	
Capítulo	D	D	D	D	D	D	M	L	L	L	L	M	L	L	M	L	L	P	M	L	L	D	M	M	D	
Grado	c	c	c	c	t	c	t	t	t	t	c	t	t	t	c	c	t	c	t	c	c	c	c	t	t	t
Estatus																										
Bertha O. Arredondo Vega											d															
Eduardo F. Balart Páez				d	d			d	d	d	d						a		d		d	a				
Liliana Hernández Olalde*																d										
Norma Y. Hernández Saavedra			d	d	d																					
Salvador E. Lluch Cota						a				a					d	a				a		d	d	d	d	d
Alejandra Piñón Gimate*												a					a									
Elisa Serviere Zaragoza								d	d				d	d	a		d	d			a					
Tutores en CIBNOR**	3	3	4	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	1
Tutores externos	1	1	3	4	1	2	1	2	1	2	1	1	1	3	0	1	0	0	1	1	0	2	2	1	3	

\* = Investigadores posdoctorantes del proyecto; \*\* = no incluye a los investigadores del proyecto; L = licenciatura; M = maestría; D = doctorado; P = posdoctorado; c = tesis en curso; t = tesis terminada; d = director de tesis; a = asesor de tesis.



# Capítulo 5

---

Ecomorfología y  
evolución de la familia  
Pomacentridae  
(Perciformes: Labroidei) en  
el Pacífico Oriental

---

**Rosalía**  
Aguilar-Medrano

---

CIBNOR  
Becaria CONACYT 165644

## Resumen

El análisis de la radiación adaptativa es útil para el entendimiento del proceso de formación de especies. La diversidad biológica producto de este fenómeno, envuelve múltiples eventos cladogénicos que al ser comparados entre especies emparentadas permiten identificar los factores comunes que influenciaron el proceso de especiación. La familia Pomacentridae es un grupo de peces marinos abundantes en los arrecifes rocosos y de coral de aguas tropicales y templadas. Agrupa 29 géneros, de los cuales se han reportado 24 especies para el Pacífico Oriental, todas endémicas de esta región. Muestran una diversidad extraordinaria de preferencia de hábitat, alimentación y comportamiento. Mediante estudios morfométricos, ecológicos, filogenéticos, ecomorfológicos y biogeográficos se analizó el proceso de radiación evolutiva de la familia Pomacentridae en el Pacífico Oriental. Los resultados muestran que la familia Pomacentridae presenta un amplio rango de variación morfológica y ecológica. Sin embargo, estos patrones no son altamente específicos, por lo que un patrón morfológico puede adaptarse a diferentes ambientes y una preferencia alimenticia puede adecuarse a los recursos presentes. Así, la conquista del Pacífico Oriental por las damiselas fue altamente favorecida por la amplitud ecológica (alimento, temperatura del agua, ambientes, comportamiento, etc.), lo que favoreció su éxito evolutivo. Los análisis desarrollados demuestran que los patrones morfológicos y ecológicos evolucionaron a la par. Finalmente, en el proceso de radiación de la familia Pomacentridae, el Istmo de Panamá separó a las especies del Pacífico Oriental y el Atlántico mientras que la barrera del Pacífico Oriental separó a las especies del Pacífico Este de las del Indo-Pacífico. Dentro el Pacífico Oriental la radiación evolutiva de las damiselas se atribuye principalmente a la dispersión. Las poblaciones periféricas se adaptaron y se dio la especiación peripátrica.

**Palabras clave:** Pomacentridae, ecomorfología, evolución, peces, Pacífico Oriental

## *Ecomorphology and evolution of the family Pomacentridae (Perciformes: Labroidae) in the Eastern Pacific*

### *Abstract*

*The adaptive radiation analysis is useful for understanding the speciation process. The biological diversity product of this phenomenon involves multiple cladogenetic events that can identify common factors that influence the speciation process when they are compared between related species. The family Pomacentridae is a group of marine fish, abundant in rocky and coral reefs in tropical and temperate waters. The family groups 29 genera, of which 24 species have been reported for the Eastern Pacific, all endemic to this region. They show an extraordinary diversity of habitat preference, feeding, and behavior. Through morphometric, ecological, ecomorphological, phylogenetic, and biogeographic studies it was analyzed the evolutionary radiation process of the family in the Eastern Pacific. The results show that Pomacentridae presents a wide range of morphological and ecological variation. Although the morphology patterns are varied, they are not highly specific, so a morphological pattern can be adapted to different environments, and food preference can be adequate to the available resources. Thus, the conquest of the Eastern Pacific by the damselfishes was highly favored by the ecological amplitude (food, water temperature, environment, behavior, etc.), which contributed to their evolutionary success. The analyses show how the morphological and ecological patterns evolved together in the damselfish' evolutionary process. Finally, in the radiation process of the family Pomacentridae in the Eastern Pacific, the species in both Eastern Pacific and Indo-Pacific regions are separated by the Eastern Pacific barrier and the Eastern Pacific and Atlantic species through the Isthmus of Panama. In the Eastern Pacific damselfish evolutionary radiation was mainly by dispersion. The peripheral populations were adapted and peripatric speciation began.*

**Keywords:** Pomacentridae, ecomorphology, evolution, fishes, Eastern Pacific

## Introducción

El análisis de la radiación adaptativa es útil para el entendimiento del proceso de formación de especies. La extraordinaria diversidad biológica producto de este fenómeno, envuelve múltiples eventos cladogénicos que al ser comparados entre especies emparentadas permiten identificar los factores comunes que influenciaron el proceso de especiación (Danley & Kocher, 2001). En ambientes heterogéneos la diversificación se encuentra fuertemente influenciada por el reparto de los recursos. Un claro ejemplo es la radiación adaptativa de los peces cíclidos africanos, en los que la historia filética sugiere tres fases: la ocupación de diferentes microhábitats, seguido por el proceso de modificación de las estructuras relacionadas con el mecanismo de obtención y procesamiento de alimento y finalmente, la diversificación del colorido, presumiblemente bajo la acción de la selección sexual (Albertson *et al.*, 2003). Los arrecifes de coral son zonas con alta riqueza de especies (Rocha *et al.*, 2005) debido a la gran heterogeneidad de microhábitats que presentan. La explicación tradicional para la alta diversidad de especies es la división del nicho a una escala muy fina por especialistas en cada recurso (Dobzhansky, 1950). En sistemas con alta diversidad se esperaría ver evidencia fenotípica de que las especies iniciaron una adaptación morfológica a nichos específicos (Schluter, 2000), así, una de las metas clásicas de la ecología es explicar cómo ciertos ambientes soportan un alto número de especies (Hutchinson, 1959).

Los peces de arrecifes son grupos complejos que comprenden numerosos linajes con características distintivas de su ciclo de vida (Choat, 1991). Los patrones biogeográfico y de especiación observados en los arrecifes, son el resultado de una larga y compleja historia evolutiva, la cuál puede ser el resultado de numerosos eventos de vicarianza, extinción, dispersión y diferenciación ecológica en poblaciones geográficamente coincidentes (Duffy, 1996; Bellwood & Wainwright, 2002). Si especies hermanas comparten caracteres ecológicos y morfológicos, pueden, con el paso del tiempo desarrollar modificaciones en dichos caracteres debido a la competencia por el recurso, por lo que las diferencias morfológicas



y ecológicas pueden haber contribuido al proceso de especiación (Losos, 1990). Por lo tanto, el análisis de caracteres morfológicos ligados a patrones ecológicos puede revelar divergencia histórica y ecológica cuando se analizan en un contexto filogenético (Orr & Smith, 1998).

La familia Pomacentridae es un grupo de peces marinos que se encuentra en aguas tropicales y templadas. Son uno de los grupos más abundantes en arrecifes rocosos y de coral. Agrupa 28 géneros, de los cuales se han reportado 24 especies para el Pacífico Oriental, todas endémicas a esta región. Muestran una diversidad extraordinaria de preferencia de hábitat, alimentación y comportamiento. La coloración es muy variable, desde matices parduscos, gris y negro hasta combinaciones brillantes de color naranja, amarillo y azul neón (Allen & Robertson, 1998). La mayoría presentan comportamiento territorial, especialmente los machos adultos y particularmente las especies que se alimentan de algas, como las del género *Stegastes*, las cuales defienden celosamente su territorio contra todos los intrusos (Robertson & Allen, 2008). Se alimentan de una gran variedad de vegetales y/o animales. Generalmente, las especies con colores opacos como adultos se alimentan principalmente de algas, mientras que muchas formas con colores brillantes (*p. ej.* varias especies del género *Chromis*), obtienen su alimento del plancton.

Los análisis de la radiación adaptativa de un grupo permiten plantear hipótesis del proceso de colonización del mismo en una zona específica. La presencia de grupos endémicos de la familia Pomacentridae en aguas del Pacífico Oriental plantea interrogantes sobre su proceso evolutivo. Nuestras preguntas de investigación fueron: ¿Cuáles son los patrones de divergencia filogenética de este grupo en los arrecifes coralino/rocosos del Pacífico Oriental? y ¿Qué caracteres permiten la coexistencia de estos taxa? Para resolver las interrogantes, se analizaron patrones de divergencia morfológica y funcional asociados a patrones ecológicos y filogenéticos de la familia Pomacentridae en el Pacífico Oriental.

## Material y métodos

### Morfometría geométrica

En este análisis se incluyeron las 24 especies pertenecientes a los siete géneros de la familia Pomacentridae presentes en el Pacífico Oriental: *Abudefduf* (3 especies), *Azurina* (2), *Chromis* (7), *Hypsypops* (1), *Microspathodon* (2), *Nexilosus* (1) y *Stegastes* (8) y como grupo hermano se consideró *Zalembius rosaceus* (Jordan & Gilbert, 1880) perteneciente a la familia Embiotocidae, única familia reconocida como hermana de la familia Pomacentridae (Streelman & Karl, 1997), esta especie se distribuye dentro del rango de distribución analizado en el presente trabajo.

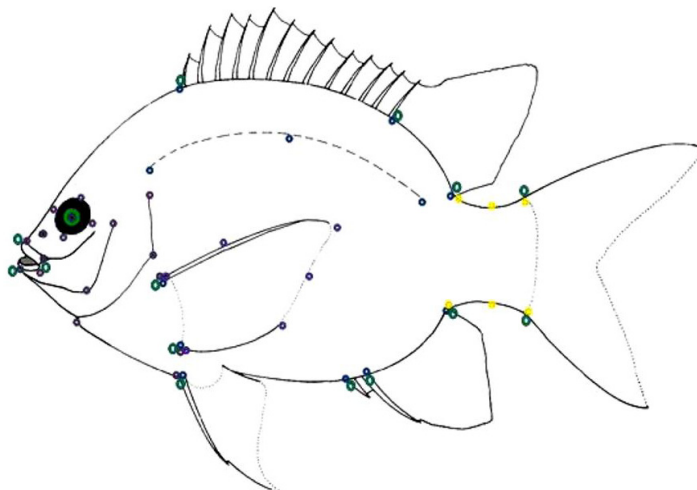
Se tomó una muestra de 25 individuos en promedio (dependiendo de la disponibilidad) de cada especie, todos adultos dado que a lo largo del desarrollo ontogénico de esta familia se registran cambios ecológicos y morfológicos complejos (Ciardelli, 1967; Frédérich *et al.*, 2006, 2008). Los organismos disponibles se tomaron de las siguientes colecciones: 1) Colección de Peces del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste (CIBNOR), La Paz, BCS, México; 2) Colección Ictiológica del Centro Interdisciplinario de Ciencias Marina (CICIMAR-CI), La Paz, BCS, México; 3) Colección de Vertebrados Marinos del Instituto de Oceanografía Scripps de la Universidad de California, San Diego, EUA; 5) Museo de Historia Natural del Condado de Los Angeles, California, EUA; así como colecta de organismos frescos en campo (lista de material disponible bajo solicitud al autor). Después de identificar cada uno de los organismos mediante las claves de FAO para el Pacífico Centro-Oriental (Fisher *et al.*, 1995) y Robertson & Allen (2008), entre otros, de cada ejemplar se obtuvieron registros fotográficos para conformar la colección fotográfica que se utilizó para el análisis de morfometría geométrica.

En cada fotografía se digitalizaron las cotas anatómicas (*landmarks*), es decir, puntos definidos de manera natural en el organismo, como el inicio de una aleta, estableciendo una estructura de puntos en función a las estructuras que se analizaron. El análisis de morfometría geométrica comprendió cinco regiones:

región cefálica: 18 marcas; tronco: 12 marcas; pedúnculo caudal: 6 marcas; aleta pectoral: 6 marcas; organismo completo: 15 marcas (Figura 1). Mediante el Análisis Generalizado de Procrustes (AGP) las formas son superpuestas de manera tal que la suma de las distancias al cuadrado entre puntos de anclaje correspondientes de las formas, sean mínimas. De cada especie se obtuvo la forma consenso (promedio) que se usó como referencia, así como el promedio de todas las formas incluidas en cada análisis.

Una vez que las formas son superpuestas, las diferencias se describen a partir de análisis multivariados de las distancias Procrustes (Bookstein, 1996). El Análisis de componentes principales (ACP) se usó con el fin de explorar los principales ejes de variación morfológica, observar las tendencias de variación entre y dentro de las muestras, y reducir la dimensionalidad de los datos. A partir de los valores del ACP, se llevaron a cabo dos análisis discriminantes, el Análisis de variables canónicas (AVC) diseñado para maximizar la separación entre grupos. El AVC usualmente se computa a partir de los valores del ACP y no sobre las coordenadas superpuestas, ya que así se reduce el número de variables analizadas (Manly, 1994), sin embargo, debido a que son análisis diferentes es conveniente correr el AVC con todas las variables para comparar los resultados (Aguilar-Medrano *et al.*, 2011). Además, se calculó la distancia entre los grupos obtenidos y el grado de significancia de la diferencia entre grupos mediante el cálculo de ANOVA, Tukey-Kramer y MANOVA. A partir del AVC se obtuvieron los valores que describen patrones específicos de deformación respecto a la forma de referencia llamados valores de deformación parcial (*partial warp scores*), que se usaron en programas puramente estadísticos.

Los análisis morfométricos se llevaron a cabo en los paquetes: TPS diseñados por F. J. Rohlf (<http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) e IMP creado por H. D. Sheets (<http://www2.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>); los análisis multivariados (ANOVA, MANOVA, PCA, CVA) se llevaron a cabo en los paquetes estadísticos: PAST, versión 2.08b (Hammer *et al.*, 2001; <http://folk.uio.no/ahammer/past>), Statistica, versión 8.0 (<http://www.StartSoft.com>) y JMP, versión 8.0 (SAS Institute Inc.).



**Figura 1.** Puntos de anclaje utilizados para el análisis de morfometría geométrica. Región cefálica = círculo rosa; aleta pectoral = círculo morado; tronco = círculo azul; pedúnculo caudal = círculo amarillo; todo el organismo = círculo verde.

### **Análisis ecológico**

El análisis ecológico se centró en la caracterización de tres conjuntos de variables: (1) distribución local y geográfica (*p. ej.* insular, continental, posición en la columna de agua, sustrato); (2) comportamiento social (*p. ej.*, especies territoriales: solitarias o forman grupos) y (3) comportamiento alimentario (*p. ej.* zonas de alimentación, artículos alimentarios). La caracterización se llevó a cabo mediante análisis bibliográfico, observaciones directas en buceo y grabaciones subacuáticas. Los sitios para las observaciones y filmación subacuáticas (OS) corresponden a tres arrecifes del Golfo de California, BCS, México, donde se pueden observar 14 especies (Tabla 1): (1) Parque Marino Nacional de Loreto, (2) Bahía de La Paz y (3) Parque Marino Nacional de Cabo Pulmo.

El Parque Marino Nacional de Loreto se localiza a los 26° 07' – 25° 43' N y 111° 21' – 111° 13' O. Las islas Coronado, Carmen y Danzante delimitan el área, en la que la composición del sustrato varía de arenas finas, requeríos y rocas grandes (Campos-Dávila *et al.*, 2005). La Bahía de La Paz se localiza a los 24° 07' – 24° 21' N y 110° 17' – 110° 40' O, el arrecife presenta arenas finas, grandes

roqueríos y paredes (15 m), así como arrecifes rocosos (Aburto-Oropeza & Balart, 2001). El Parque Marino Nacional de Cabo Pulmo es el arrecife más norteño del Pacífico Oriental y se localiza cerca de la entrada al Golfo de California en la zona de transición entre el Pacífico tropical y templado a los 23° 50' N y 109° 25' O (Alvarez-Filip *et al.*, 2006). Este parque presenta una laguna y un arrecife de barrera compuesto por pequeños roqueríos con áreas de arenas finas. Las OS se llevaron a cabo durante cinco campañas de campo: enero, mayo y agosto de 2008, y enero y marzo de 2009 mediante buceo (SCUBA) y snorkel. Las observaciones de especies territoriales se desarrollaron en aproximadamente 2 min por organismos; en peces que se encuentran en constante movimiento (*p. ej.* planctívoros) se dedicó un máximo de 10 min por organismo. Las observaciones se llevaron a cabo en 20 a 100 individuos por especie, dependiendo de la disponibilidad.

**Tabla 1.** Localidades de observación subacuática de los miembros de la familia Pomacentridae en el Golfo de California, México.

Especie	Bahía de Loreto	Bahía de La Paz	Cabo Pulmo
<i>Abudefduf declivifrons</i>	X	X	X
<i>A. troschélii</i>	X	X	X
<i>Chromis alta</i>	X	X	X
<i>C. atrilobata</i>	X	X	X
<i>C. limbaughi</i>	X		X
<i>C. punctipinnis</i>			X
<i>Hypsypops rubicundus</i>			X
<i>Microspathodon bairdii</i>	X	X	X
<i>M. dorsalis</i>	X	X	X
<i>Stegastes acapulcoensis</i>		X	X
<i>S. flavilatus</i>	X	X	
<i>S. leucorus</i>	X	X	X
<i>S. rectifraenum</i>	X	X	X
<i>S. redemptus</i>			X

### Análisis biogeográfico

La búsqueda de las relaciones entre especies y áreas se desarrolló mediante dos tipos de análisis: (A) un análisis de agrupación basado en método de Ward de varianza mínima y (B) el análisis de parsimonia de endemismo (PAE, por sus siglas en inglés *Parsimony Analyses of Endemicity*). Para ambos análisis se utilizó la misma matriz. El análisis de agrupación basado en el método de Ward de varianza mínima, es uno de los más utilizados debido a que posee las ventajas del método de la media y suele ser más discriminativo en la determinación de los niveles de

agrupación. Este método es capaz de acertar mejor con la clasificación óptima que otros métodos (mínimo, máximo, media y centroide) (Kuiper & Fisher, 1975; Mojena, 1977). De acuerdo a este método, la distancia entre dos grupos se calcula como la suma de cuadrados entre grupos en el análisis de varianza sumando para todas las variables (Glynn & Ault, 2000). Se utilizó el coeficiente de correlación cofenética como una medida del grado de buena clasificación (Sokal & Rohlf, 1962). El PAE consiste en la búsqueda del arreglo más parsimonioso (Morrone & Crisci, 1995). Este análisis no considera las especies presentes en una sola área o en todas, debido a que no son útiles para agrupar (Aguilar-Aguilar *et al.*, 2003). El índice de consistencia (CI) y el índice de retención (RI) se usaron para determinar qué tan buena es la clasificación encontrada. Dado que se propone que las damiselas del Pacífico Oriental son el resultado del arribo de algunas especies del Indo-Pacífico o el Atlántico, se probaron las dos posibilidades utilizaron como grupo hermano las Islas Galápagos y Panamá.

### **Ecomorfología evolutiva**

El análisis ecomorfológico se basó en la búsqueda de relación entre el análisis morfológico y los resultados ecológicos, considerando: (A) talla, distribución geográfica y temperatura; (B) región cefálica y dieta; (C) aleta pectoral, distribución local y comportamiento. Para seleccionar las estructuras y variables a analizar se tomaron en cuenta los antecedentes, se buscó la relación lógica y se llevaron a cabo análisis exploratorios para determinar la existencia de relación. Con el fin de no solo determinar la relación entre la morfología y las variables ecológicas, sino además, determinar si dichas relaciones presentan algún patrón filogenético (B y C) o biogeográfico (A), en todos los análisis ecomorfológicos se utilizaron los métodos filogenéticos comparativos (PCMs *Phylogenetic Comparative Methods*), específicamente el contraste filogenético independiente. Aunque la base de este análisis es la filogenia del grupo en estudio, este no producen filogenias, se usa cualquier topología arbitrariamente, es decir, se puede usar una filogenia basada en datos moleculares para analizar datos ecológicos o morfológicos.

En nuestro caso, debido a que la filogenia disponible es poco confiable (no utiliza las especies del Pacífico Oriental, solo están representados los géneros y no hay distancia de las ramas) construimos un árbol basado en nuestros datos

(morfología B y C, distribución A) y usamos ambas filogenias. El método reconoce la filogenia como un algoritmo que implementa al llevar a cabo el análisis de regresión filogenética. La lógica del método es utilizar la información filogenética (y supone un movimiento Browniano como modelo de evolución de rasgos) para transformar los datos originales (valores promedio para un conjunto de especies) en valores que son estadísticamente independientes e idénticamente distribuidos. El algoritmo consiste en calcular los valores en los nodos internos como un paso intermedio, pero no se utilizan generalmente para las inferencias por sí mismos. Se produce una excepción de la parte basal (raíz) del nodo, que puede ser interpretada como una estimación del valor ancestral de todo el árbol o como una estimación filogenéticamente ponderada de los media para el conjunto de los taxones terminales. Así, esta metodología se usó para analizar la relación entre variables mediante regresiones filogenéticas. Los análisis se llevaron a cabo en el módulo PDAP para Mesquite (Midford *et al.*, 2010).

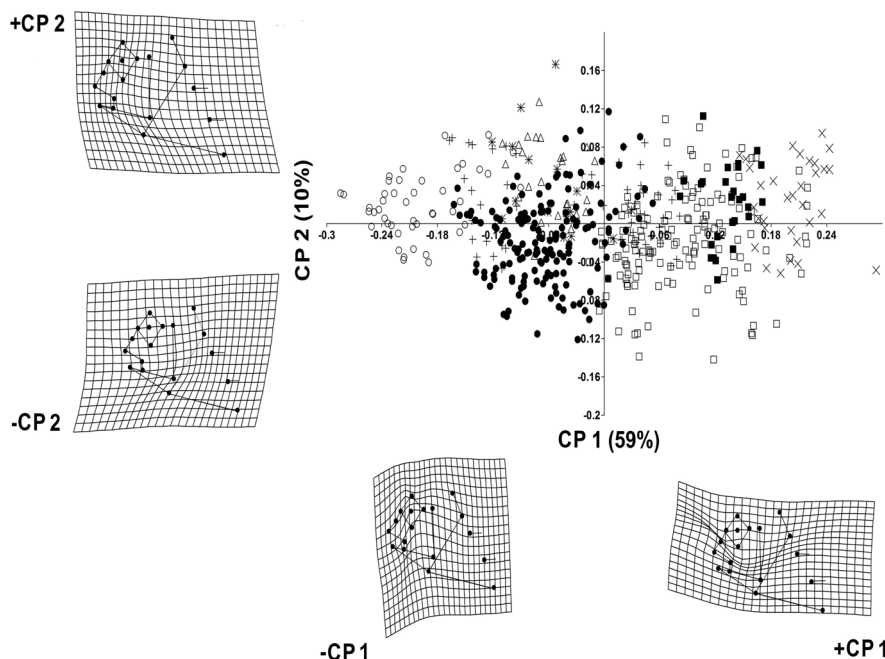
## Resultados

A continuación se expone una parte de los resultados de la investigación doctoral, que corresponde al análisis de los patrones de evolución morfológica de la región cefálica y su relación con la dieta de las damiselas en el Pacífico Oriental.

### Morfometría geométrica

*Región cefálica.* La mayor parte de la variación morfológica puede ser examinada por la distribución de las especies a través de los componentes principales. Los primeros dos componentes principales suman el 70% del total de la variación morfológica (CP1 = 58.41% y CP2 = 10.32%). El gráfico del ACP muestra cuatro grupos relativamente bien diferenciados (Figura 2). Se observa una distribución fraccionada del género *Abudefduf*, en el cuál *A. concolor* y *A. declivifrons* forman una unidad operativa y *A. troschellii* otra. El resto de los géneros mantuvieron cohesión genérica. El ANOVA y prueba de Tukey-Kramer apoyan la formación de cuatro grupos (Tabla 2). El MANOVA muestra diferencias significativas entre los cuatro grupos (WILKS = 0.0000263,  $F = 41.23$ ,  $gl = 265$ ,  $p < 0.001$ ). Así, AVC muestra cuatro grupos bien diferenciados (Figura 3) en dos ejes

discriminantes, este resultado es apoyado por el ANOVA y la prueba de Tukey-Kramer, que muestran diferencias significativas entre todos los grupos ( $p < 0.05$ ).

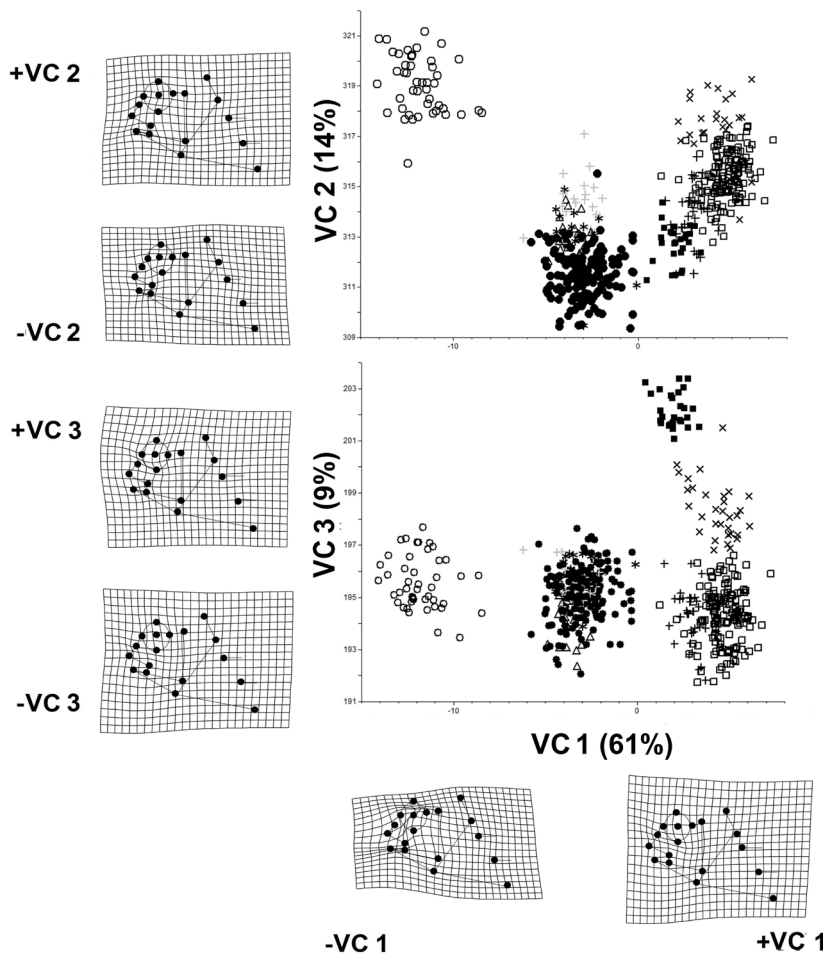


**Figura 2.** Análisis de componentes principales de la familia Pomacentridae y el grupo hermano. Cruz = *Abudefduf* spp.; equis = *Azurina* spp.; cuadro = *Chromis* spp.; triángulo = *H. rubicundus*; círculo = *Microspathodon* spp.; asterisco = *N. latifrons*; círculo negro = *Stegastes* spp.; cuadro negro = *Z. rosaceus*.

### Análisis ecológico

**Dieta.** Los componentes de la dieta de las damiselas del Pacífico Oriental se dividieron en dos principales grupos: Bentónicos y Pelágicos, se agregó a la categoría “otros” para integrar detritus y ectoparásitos (Tabla 3). Los componentes de la dieta bentónica son ocho, sin embargo la categoría B integra cuatro artículos alimenticios (macroalgas, microalgas, crustáceos y lombrices sésiles) agrupados mediante el análisis de correlación de Kendall en una categoría. Los componentes de la dieta pelágica son tres. En general, los valores altos del índice TROPH indican organismos principalmente pelágicos zooplanctónicos y los valores bajos se relacionan a organismos bentónicos algívoros.





**Figura 3.** Análisis de variables canónicas de la familia Pomacentridae y el grupo hermano. Cruz = *Abudefduf* spp.; equis = *Azurina* spp.; cuadro = *Chromis* spp.; triángulo = *H. rubicundus*; círculo = *Microspathodon* spp.; asterisco = *N. latifrons*; círculo negro = *Stegastes* spp.; cuadro negro = *Z. rosaceus*.

Las especies *Chromis limbaughi*, *C. punctipinnis*, *Hypsypops rubicundus* y *Stegastes redemptus* únicamente se observaron en una localidad (Tabla 1), mientras que el comportamiento alimentario del resto de las especies observadas se conservó entre los diferentes sitios de observación. Desafortunadamente,

*C. alta* nunca fue observada debido a sus preferencia por zonas profundas (hasta 150 m de acuerdo a Allen, 1991). Generalmente, las observaciones subacuáticas corroboraron los datos obtenidos de la literatura consultada. Sin embargo, se pudieron registrar algunos datos no citados anteriormente; por ejemplo, *Stegastes rectifraenum* fue observada consumiendo heces de peces zooplanctívoros (p. ej. *Abudefduf troschelii*) directamente de la columna de agua.

El comportamiento trófico parece ser un carácter constante entre los géneros, excepto en *Abudefduf*, donde *A. troschelii* se alimenta principalmente de presas del plancton en la columna de agua, mientras que *A. concolor* y *A. declivifrons* primordialmente de algas y algunos pequeños animales sésiles que se encuentran en las rocas. Las especies pertenecientes al género *Stegastes*, *Microspathodon* así como *N. latifrons* y *H. rubicundus* se alimentan en el bentos, consumiendo algas y pequeños invertebrados. Basados en la revisión de datos publicados y las observaciones subacuáticas desarrolladas en el presente estudio se determinaron cuatro artículos alimentarios específicos: esponjas, *H. rubicundus*; detritus: *S. rectifraenum*; gasterópodos: *Z. rosaceus*; ectoparásitos: *A. troschelii*. De las 24 especies de damiselas analizadas *A. troschelii* presenta la dieta más amplia, alimentándose tanto en el bentos como en las zonas pelágicas. Las siete especies del género *Chromis* y las dos especies del género *Azurina* se alimentan principalmente de zooplancton. *Zalembeus rosaceus* se considera un carnívoro bentónico, se alimenta principalmente de pequeños crustáceos (camarones, pequeños cangrejos), lombrices, gasterópodos y bivalvos.

Se probaron dos metodologías para obtener el análisis de agrupación, el método Ward y UPGMA, los valores del coeficiente de correlación cofenética fueron mucho más altos en la agrupación de acuerdo a UPGMA, por lo que se utilizó este método con la distancia Euclidiana como medida de la distancia entre especies. El coeficiente de correlación cofenética es muy alto: 0.928, lo que indica que la topología presentada se encuentra fuertemente soportada por la mayoría de los datos. Este fenograma nos presenta cuatro grupos principales: algívoros, zooplanctívoros, carnívoros bentónicos y *A. troschelii* que presenta la dieta más amplia, es una especie principalmente zooplanctívora, sin embargo, la amplitud de su dieta y los componentes de la misma nos indican que es altamente oportunista.

**Tabla 2.** ANOVA sobre el primer eje discriminante de la familia Pomacentridae y el grupo hermano. Grupos: A = *A. concolor*, *A. declivifrons*, *Hypsypops*, *Nexilosus* y *Stegastes*; B = *A. troschelii*, *Azurina* y *Chromis*; C = *Microspathodon*; D = *Z. rosaceus*. Sobre la diagonal valores de F, bajo la diagonal valores de p.

	<i>Abudefduf</i>	<i>Azurina</i>	<i>Chromis</i>	<i>H. rubicundus</i>	<i>Microspathodon</i>	<i>N. latifrons</i>	<i>Stegastes</i>	<i>Z. rosaceus</i>
<i>Abudefduf</i>		121.13	291.65	313.03	1792.68	83.83	418.52	14.69
<i>Azurina</i>	<.0001		2.94	1450.55	3499.81	439.3	1140.08	64.7
<i>Chromis</i>	<.0001	0.088		2016.28	7574.44	725.59	3345.11	83.23
<i>Hypsypops</i>	<.0001	<.0001	<.0001		597.14	39.2	55.2	991.54
<i>Microspathodon</i>	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		524.79	1594.39	2465.86
<i>Nexilosus</i>	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		0.07	230.37
<i>Stegastes</i>	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.7917		498.22
<i>Z. rosaceus</i>	0.0002	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	
Grupos	A	B	C	D				
A		5434.79	2290.14	515.77				
B	<.0001		10207.21	150.06				
C	<.0001	<.0001		2887.93				
D	<.0001	<.0001	<.0001					

**Tabla 3.** Dieta e índice trófico (TROPH) de todas las damiselas del Pacífico Oriental. Dieta bentónica = A: esponjas; B = macroalgas, microalgas, crustáceos y lombrices sésiles; C = moluscos sésiles; D = crustáceos móviles; E = lombrices móviles; F = anémonas; G = gasterópodos; H = huevos de pez. Dieta pelágica = I: zooplancton; J = crustáceos; K = larvas de pez. Otros: L = detritus; M = ectoparásitos. e.e = error estándar. OS = observaciones subacuáticas; a = Robertson & Allen, 2008; b = Hobson, 1965; c = Grove & Lavenberg, 1997; d = Petersen & Marchetti, 1989; e = Espinoza & Salas, 2005; f = Nuñez & Vazquez, 1987; g = Angel & Ojeda, 2001; h = Greenfield & Woods, 1980; i = Rothans & Miller, 1991; j = Bray, *et al.* 1988; k = Hixon, 1981.

Especies	Dieta													Índice trófico (TROPH)			Autor
	Bentónica						Pelágica							Media	e.e.		
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M				
<i>Abudefduf concolor</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.38		a
<i>A. declivifrons</i>	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.6	0.52	OS; a	
<i>A. troschelii</i>	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	3.9	0.61	OS; b; c; d	
<i>Azurina eupalama</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	4	0.66	a	
<i>A. hirundo</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	3.8	0.58	a	
<i>Chromis alta</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	4	0.65	a	
<i>C. atrilobata</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3.9	0.61	OS; a; b; e	
<i>C. crusma</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	4	0.65	f; g	
<i>C. intercrusma</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	4	0.65	a	
<i>C. limbaughi</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3	0.38	OS; a	
<i>C. meridiana</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3	0.38	h	
<i>C. punctipinnis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	3.4	0.45	i; j	
<i>Hypsypops rubicundus</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.6	0.21	a; k	
<i>Microspathodon bairdii</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2.8	0.36	OS; a	
<i>M. dorsalis</i>	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2.8	0.36	OS; a; e	
<i>Nexilosus latifrons</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2.9	0.32	a; c; g	
<i>Stegastes acapulcoensis</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.40	OS; a; e	
<i>S. arcifrons</i>	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	3.1	0.38	a; c	
<i>S. baldwini</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.40	a	
<i>S. beebei</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.2	0.38	a; c	
<i>S. flavilatus</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3	0.38	OS; a; d; e	
<i>S. leucurus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.40	OS; a	
<i>S. rectifraenum</i>	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	2.9	0.34	OS; a; b; d	
<i>S. redemptus</i>	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0.40	a	
<i>Zalembius rosaceus</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	3.3	0.47	a	

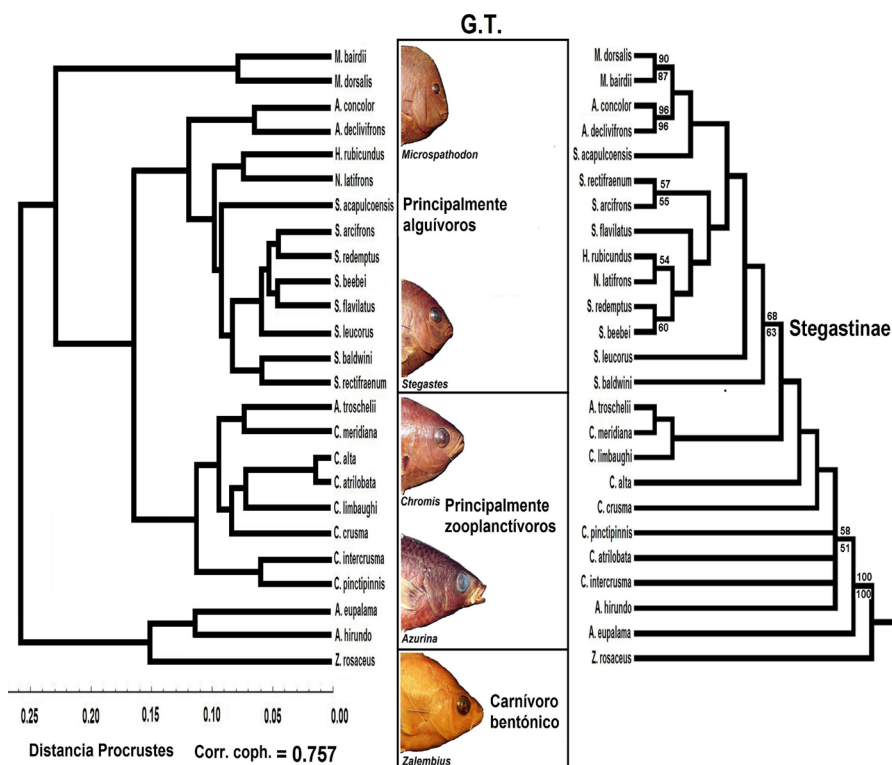
### Ecormorfología evolutiva

*Región cefálica y dieta.* Para analizar la relación evolutiva de la morfología cefálica y la dieta, es necesario considerar una hipótesis filogenética que nos indique la dirección del proceso evolutivo. Así, se consideró la hipótesis filogenética de Cooper *et al.* (2009). De esta hipótesis se pueden rescatar las relaciones de los géneros y las subfamilias, sin embargo, dado que en ese trabajo no se usaron las especies del presente trabajo, no están resueltas las relaciones de las especies y no tenemos longitud de ramas. Debido a lo anteriormente citado, fue necesario desarrollar una hipótesis filogenética a partir de los datos morfológicos para, así, tener las relaciones de las especies resueltas y la longitud de las ramas. Se desarrolló una búsqueda mediante el método de Parsimonia, en el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008) que permite analizar las relaciones filogenéticas a partir de landmarks.

El árbol obtenido presenta poca resolución, pocas ramas presentan más del 50% de soporte, se presenta una politomía cerca de la base entre especies del género *Chromis* y *Azurina*. Los miembros del género *Abudefduf* se segregan en dos grupos, *A. troscheli* se agrupa a *Chromis*, mientras que *A. concolor* y *A. declivifrons* a *Microspathodon*. Sin embargo, se rescata la estrecha relación entre las especies del género *H. rubicundus*, *N. latifrons*, y como un grupo adjunto ambas especies del género *Microspathodon*, todos miembros de la subfamilia *Stegastinae*, así como la relación entre *Chromis* y *Azurina*. Además, se buscó la relación entre las especies mediante un análisis de agrupación (UPGMA). Mediante este análisis se observaron patrones similares a los encontrados mediante el análisis filogenético. Al analizar la relación de estos dos análisis y los tres grupos tróficos principales, se observa que los clados encontrados presentan una relación estrecha con los grupos tróficos (Figura 4). Haciendo uso de esta hipótesis filogenética basada en morfología y la hipótesis de Cooper *et al.* (2009) se analizaron las relaciones entre la forma y el nicho trófico. La relación entre la forma y la talla es baja. Los resultados de la regresión filogenética entre los valores del índice TROPH y las variables morfológicas muestran una relación positiva al usar ambas filogenias (Tabla 4).

**Tabla 4.** Análisis de regresión filogenética para examinar la alometría y la relación entre la morfología cefálica y la dieta. Las pruebas emplean 23 grados de libertad. TC = tamaño del centroide; LS = longitud estándar.

Variable	$r^2$	F	P
TC vs. variables morfométricas (filogenia molecular y morfológica)	0.41	16.32	0.0005
LS vs. variables morfométricas (filogenia molecular y morfológica)	0.17	4.64	0.042
Índice TROPH vs. variables morfométricas (filogenia molecular)	0.51	23.16	< 0.0001
Índice TROPH vs. variables morfométricas (filogenia morfológica)	0.51	23.16	< 0.0001



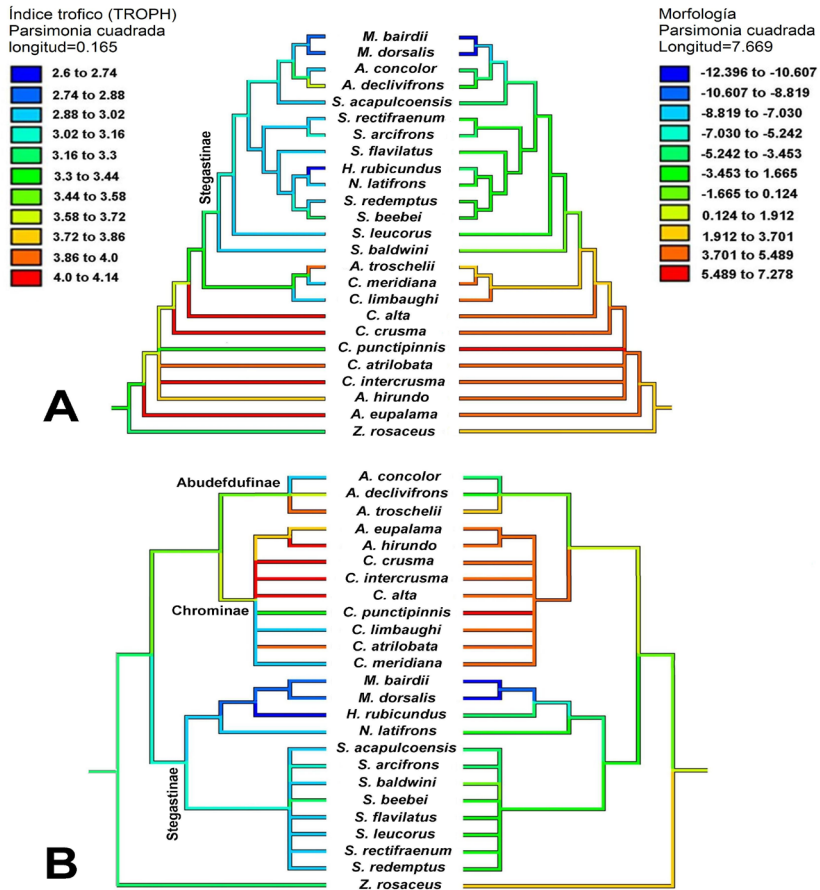
**Figura 4.** Comparación de dos modelos jerárquicos fenograma (izq.) y filogenia morfométrica (der.). Centro = Principales dietas de las damiselas estudiadas. G.T. = grupos tróficos. Las fotografías de algunas especies se adicionan para ayudar a visualizar el patrón de variación cefálica con relación a los grupos tróficos. En la filogenia el numero en las ramas representa los valores de soporte (1000 réplicas Jackknife, cortando 50,  $p = 36$ ).

El análisis de árboles en espejo claramente demuestra que los grupos obtenidos presentan una fuerte relación con los hábitos alimenticios (Figura 5). La morfología cefálica se relaciona más con los niveles tróficos que con la filogenia. Los datos tróficos agrupan a las 24 damiselas en tres grupos: (1) principalmente algívoras, (2) principalmente zooplantívoras y (3) un grupo intermedio que se alimenta principalmente de pequeñas presas pelágicas y bentónicas. Así, los análisis morfométricos permiten discriminar tres grupos principales e incluso muestran un claro grado de variación hacia los extremos morfológicos (*Azurina* y *Microspathodon*). Por otro lado, la hipótesis filogenética morfológica muestra únicamente dos grupos: (1) la subfamilia Stegastinae, de principalmente especies algívoras con la convergencia de *A. concolor* y *A. declivifrons*, y (2) un grupo compuesto por las especies zooplantívoras *A. troschellii*, *C. meridiana* y *C. limbaughi*.

La optimización de los valores del índice TROPH y la morfología en la hipótesis molecular muestran que las especies del género *Stegastes* y *N. latifrons* son muy similares en ambos caracteres. La subfamilia Stegastinae presenta alta correlación entre la morfología y la dieta. La hipótesis filogenética morfológica exhibe patrones de convergencia de los miembros del género *Abudefduf*. Las especies *A. concolor* y *A. declivifrons* son morfológicamente similares a las especies del género *Microspathodon*, la dieta de *A. concolor* es similar a la de *Stegastes*, mientras que *A. declivifrons* presenta una dieta muy específica, similar a la de *C. punctipinnis* y *Z. rosaceus*. Por su parte, *A. troschellii* presenta un patrón de convergencia trófica con el género *Chromis*, y morfología similar a la de *Z. rosaceus*. Las especies *H. rubicundus* y *N. latifrons* son morfológicamente similares, sin embargo la dieta de *H. rubicundus* es más similar a la de *Microspathodon*. La morfología de la región cefálica es un carácter conservado en la subfamilia Stegastinae a través de ambas filogenias.

De acuerdo a los valores del índice TROPH, la subfamilia Chrominae presenta cinco categorías distribuidas entre los valores medios y altos. No obstante, el rango de variación morfológica de esta subfamilia es reducido, dos categorías. La subfamilia Abudefdufinae es altamente diversa, presenta dos categorías

morfológicas, una presente en los miembros de la subfamilia Stegastinae y la segunda única para la familia Pomacentridae ya que se relaciona más con el grupo hermano (*Z. rosaceus*). En lo referente a la dieta, esta subfamilia presenta tres categorías, un patrón trófico registrado en Stegastinae, otro registrado en Chrominae y el tercero único para la familia Pomacentridae.



**Figura 5.** Árboles en espejo. Optimización de los valores del índice TROPH (izq.) y morfología (der.) en la filogenia: A = hipótesis morfológica; B = hipótesis molecular. Cuadros de colores = categorización de las variables, forma e índice trófico.



## Discusión

La cavidad bucofaríngea de los peces ha sido modelada como un cono truncado, la base es una abertura circular la cual se alarga hasta la parte posterior de la canasta branquial al nivel del opérculo (Alexander, 1967; Lauder, 1980; Lauder & Lanyon, 1980; Liem, 1993). La eficiencia de este cono depende de varios factores como la morfología del esqueleto (Liem, 1980). Hay tres modelos básicos de comportamiento alimenticio de acuerdo al grado de acortamiento del cono (Liem, 1980, 1993): succionar, ramonear y morder. Sin embargo, un modelo no excluye a otro, muchos teleósteos son capaces de modular su modo de alimentarse y moverse entre estas categorías básicas (Liem, 1980, 1993; Ferry-Graham *et al.*, 2002). La región cefálica de las damiselas nos permite considerar que son buenos succionadores (Emery, 1973; Frédérich *et al.*, 2008; Cooper & Westneat, 2009; presente estudio), los análisis de morfometría geométrica permitieron profundizar en el entendimiento de las diferentes formas de alimentación de las damiselas y su relación con los patrones funcionales.

La principal diferencia entre los grupos morfológicos aquí estudiados es el grado de agudeza de la región cefálica, la cual va de perfiles cefálicos alargados y angulares como el de *Z. rosaceus*, ambas especies del género *Azurina*, *A. troscheli* y todas las especies del género *Chromis*, seguidas por perfiles angulares y cortos como los de *A. concolor*, *A. declivifrons*, *H. rubicundus*, *N. latifrons* y todas las especies del género *Stegastes*, a finalmente un perfil cefálico casi plano presente en las dos especies del género *Microspathodon*. El carnívoro bentónico *Z. rosaceus* se alimenta principalmente de gasterópodos, crustáceo y gusanos móviles. Como se observó en algunos cíclidos (Liem, 1993), un perfil cefálico angular puede facilitar la obtención de este tipo de presas.

Un perfil parecido lo presentan las especies del género *Chromis* y *Azurina*, aunque esta última es más alargada, sin embargo *Z. rosaceus* muestra gran diferencia morfo-funcional con las especies zooplanctívoras, esta diferencia no se observó mediante nuestro análisis morfométrico debido a que solo se observa cuando el hocico es totalmente extendido. Cuando *Z. rosaceus* está comiendo, extiende su hocico y la protrusión de este se orienta ventralmente, optimizando

la captura de presas del bentos. En el caso de *Azurina* y *Chromis* el hocico se extiende menos y rostralmente lo que les permite alimentarse del zooplancton de la columna de agua. Estudios posteriores podrían analizar las diferencias en el grado de protrusión de los huesos premaxilares durante la alimentación de *Azurina* y *Chromis*.

Especies zooplanctívoras como *Azurina* y *Chromis* pueden describirse como organismos que particularmente se alimentan de plancton que seleccionan visualmente y que atacan individualmente. La posesión de ojos relativamente grandes puede incrementar su habilidad de encontrar presas en el plancton, tal como fue ejemplificado en cíclidos (Barel, 1983). Así, su perfil cefálico alargado facilita la captura de organismos usando la estrategia de ramoneo y succión (Coughlin & Strickler, 1990). Consideramos que hacen falta análisis detallados del proceso de protrusión en estas especies ya que puede ser determinante en el desempeño de cada grupo. Por ejemplo, el grado de contribución por ramoneo y/o por succión durante el proceso alimentario puede variar entre estos dos géneros (Wainwright *et al.*, 2001).

*Abudefduf troschelii* es una especie omnívora que se alimenta principalmente de zooplancton (Grove *et al.*, 1986; presente estudio). Robertson & Allen (2008) consideran esta especie dentro de dos grupos tróficos: omnívoro y zooplanctívoro. Esta especie presenta un perfil cefálico similar a las especies exclusivamente zooplanctívoras de los géneros *Chromis* y *Azurina*. De igual manera, *A. troschelii* es un habitante de los arrecifes rocosos y coralinos, se observa en aguas poco profundas buscando zooplancton en grupos. En contraste, *A. concolor*, *A. declivifrons*, *H. rubicundus*, *N. latifrons*, las especies del género *Stegastes* y ambas especies del género *Microspathodon* se alimentan principalmente de algas que crecen sobre rocas. Dentro de este grupo trófico, las especies del género *Microspathodon* presentan diferencias importantes en la manera de atacar la presa.

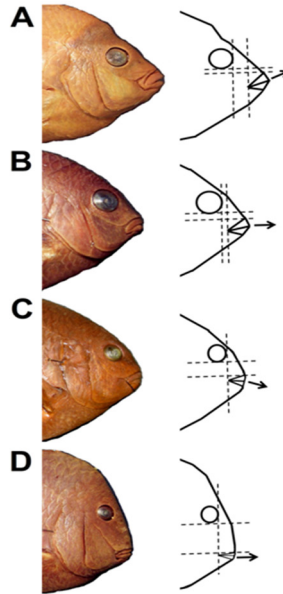
Las observaciones subacuáticas y el análisis de las piezas óseas permitieron diferenciar entre las especies, como *Stegastes*, que ramonean algas y desprenden pequeños invertebrados de rocas pequeñas, principalmente horizontales y las especies del género *Microspathodon* que al separar el alga de la superficie en la

que se encuentra, raspan las paredes de las rocas, que son principalmente rocas grandes con altas paredes verticales. Esta técnica de alimentación probablemente se facilita gracias al perfil casi plano de las especies del género *Microspathodon*. Aunado a esto, los huesos premaxilares muestran en su región anterior tejido conectivo donde los dientes se están produciendo continuamente (Ciardelli, 1967). Cada que el organismo raspa las paredes de las rocas, los dientes se desgastan y consecuentemente necesita producirlos constantemente (Trapani, 2001). Además, este tejido conectivo que soporta y nutre los dientes puede actuar como un buffer entre los dientes y la premaxila, absorbiendo el movimiento de los dientes en las rocas. Así, aun que el contenido de la dieta sea el mismo, si la manera de obtenerlo difiere, el patrón morfológico puede divergir.

Los resultados indican que las damiselas del Pacífico Oriental muestran diferencias fuertes en el perfil cefálico y que estas diferencias se relacionan al grado de agudeza del perfil y la posición del ojo y el hocico (Figura 6). Se encontró un fuerte patrón de relación entre la morfología cefálica y la dieta en las damiselas del Pacífico Oriental al igual que en previos análisis (Frédérich *et al.*, 2006, 2008; Cooper & Westneat, 2009). Sin embargo, la relación entre la morfología cefálica y los hábitos alimenticios encontrados en el presente trabajo van un paso adelante ya que en el presente trabajo se observó que, si bien la morfología puede estar altamente relacionada al tipo de alimentación de cada organismo, además responde a la manera en la que se extraen los recursos del medio.

## Referencias

- Aburto-Oropeza, O. & E.F. Balart. 2001. Community structure of reef fish in several habitats of a rocky reef in the Gulf of California. *Mar. Ecol.*, 22: 283–305.
- Aguilar-Aguilar, R., R. Contreras-Medina & G. Salgado-Maldonado. 2003. Parsimony analysis of endemism (PAE) of Mexican hydrological basins based on helminth parasites of freshwater fishes. *J. Biogeogr.*, 30: 1861–1872.
- Aguilar-Medrano, R., B. Frédérich, E. De Luna & E.F. Balart. 2011. Patterns of morphological evolution of the cephalic region in damselfishes (Perciformes,



**Figura 6.** Esquemización de la variación relacionada a la posición del hocico y del ojo en el perfil cefálico de: A = *Hypsypops rubicundus*, B = *Stegastes flavilatus*, C = *Nexilosus latifrons* y D = *Microspathodon dorsalis*.

- Pomacentridae) of the eastern Pacific. *Biol. J. Linn. Soc.*, 102: 593–613.
- Albertson, R.C., J.T. Strelman & T.D. Kocher. 2003. Directional selection has shaped the oral jaws of Lake Malawi cichlid fishes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100: 5252–5257.
- Alexander, R.M. 1967. The functions and mechanisms of the protrusible upper jaws of some acanthopterygian fish. *J. Zool.*, 151: 43–64.
- Allen, G.R. 1991. *Damselfishes of the World*. Mergus Publ. Hans A. Baensch, Melle, Germany, 271 p.
- Allen, G.R. & D.R. Robertson. 1998. *Peces del Pacífico Oriental Tropical*. CONABIO, Agrupación Sierra Madre y CEMEX, México, D.F., 327 p.
- Alvarez-Filip, L., H. Reyes-Bonilla & L.E. Calderon-Aguilera. 2006. Community structure of fishes in Cabo Pulmo Reef, Gulf of California. *Mar. Ecol.*, 27: 253–262.

- Angel, A. & F.P. Ojeda. 2001. Structure and trophic organization of subtidal fish assemblages on the northern Chilean coast: The effect of habitat complexity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 217: 81–91.
- Barel, C.D.N. 1983. Towards a constructional morphology of cichlid fishes (Teleostei, Perciformes). *Netherlands J. Zool.*, 33: 357–424.
- Bellwood, D.R. & P.C. Wainwright. 2002. The history and biogeography of fishes on coral reefs, 5–32. En: Sale, P.F. (Ed.) *Coral Reef Fishes. Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Academic Press, San Diego, 549 p.
- Bookstein, F.L. 1996. Biometrics, biomathematics and the morphometric synthesis. *Bull. Math. Biol.*, 58: 313–365.
- Bray, R.N., A.C. Miller, S. Johnson, P.R. Krause, D.L. Robertson & A.M. Westcott. 1988. Ammonium excretion by macroinvertebrates and fishes on a subtidal rocky reef in southern California. *Mar. Biol.*, 100: 21–30.
- Campos-Dávila, L., V.H. Cruz-Escalona, F. Galván-Magaña, L.A. Abitia-Cárdenas, F.J. Gutiérrez-Sánchez & E.F. Balart. 2005. Fish assemblages in a Gulf of California Marine Reserve. *Bull. Mar. Sci.*, 77: 347–362.
- Choat, J.H. 1991. The biology of herbivorous fishes on coral reefs, 120–155. En: Sale, P.F. (Ed.) *The Ecology of Fishes on Coral Reefs*. Academic Press, San Diego.
- Ciardelli, A. 1967. The anatomy of the feeding mechanism and the food habits of *Microspathodon chrysurus* (Pisces: Pomacentridae). *Bull. Mar. Sci.*, 17: 843–883.
- Cooper, W.J. & M.W. Westneat. 2009. Form and function of damselfish skull: rapid and repeated evolution into a limited number of trophic niches. *BMC Evol. Biol.*, 9: 24.
- Cooper, W.J., L.L. Smith & M.W. Westneat. 2009. Exploring the radiation of a diverse reef fish family: phylogenetics of the damselfishes (Pomacentridae), with new classifications based on molecular analyses of all genera. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 52: 1–16.
- Coughlin, D.J. & J.R. Strickler. 1990. Zooplankton capture by a coral reef fish: An adaptative response to evasive prey. *Environ. Biol. Fish.*, 29: 35–42.
- Danley, P.D. & T.D. Kocher. 2001. Speciation in rapidly diverging systems: Lessons from Lake Malawi. *Mol. Ecol.*, 10: 1075–1086.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the tropics. *Am. Sci.*, 38: 209–221.

- Duffy, J.E. 1996. Species boundaries, specialization, and the radiation of sponge-dwelling alpheid shrimp. *Biol. J. Linn. Soc.*, 58: 307–324.
- Emery, A.R. 1973. Comparative ecology and functional osteology of fourteen species of damselfish (Pisces: Pomacentridae) at Alligator Reef, Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.*, 23: 649–770.
- Espinoza, M. & E. Salas. 2005. Estructura de las comunidades de peces de arrecife en las Islas Catalinas y Playa Ocotol, Pacífico Norte de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 53(3–4): 523–536.
- Ferry-Graham, L.A., P.C. Wainwright, M.W. Westneat & D.R. Bellwood. 2002. Mechanisms of benthic prey capture in wrasses (Labridae). *Mar. Biol.*, 141: 819–830.
- Fisher, W., F. Krupp, V. Schneider, C. Sommer, K.E. Carpenter & V.H. Niem. 1995. *Guía FAO para la Identificación de Peces para los Fines de la Pesca. Pacífico Centro-Oriental*. FAO, Roma, Vol. II: 648–1200.
- Frédérich, B., E. Parmentier & P. Vandewalle. 2006. A preliminary study of development of the buccal apparatus in Pomacentridae (Teleostei, Perciformes). *An. Biol.*, 56: 351–372.
- Frédérich, B., A. Pilet, E. Parmentier & P. Vandewalle. 2008. Comparative trophic morphology in eight species of damselfishes (Pomacentridae). *J. Morphol.*, 269: 175–188.
- Glynn, P.W. & J.S. Ault. 2000. A biogeographic analysis and review of the far eastern Pacific coral reef region. *Coral Reefs*, 19: 1–23.
- Goloboff, P.A., J.S. Farris & K.C. Nixon. 2008. T.N.T. Free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, 24: 774–786.
- Greenfield, D.W. & L.P. Woods. 1980. Review of the deep-bodied species of *Chromis* (Pisces: Pomacentridae) from the Eastern Pacific, with descriptions of three new species. *Copeia*, 1980(4): 626–641.
- Grove, J.S., D. Gerzon, M.D. Saa & C. Straing. 1986. Distribución y ecología de la familia Pomacentridae (Pisces) en las Islas Galápagos. *Rev. Biol. Trop.*, 34: 127–140.
- Grove, J.S. & R.J. Lavenberg. 1997. *The Fishes of the Galápagos Islands*. Stanford University Press, Stanford, 863 p.
- Hammer, Ø., D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeo-Electronica*, 4: 1–9.

- Hixon, M.A. 1981. An experimental analysis of territoriality in the California reef fish *Embiotoca jacksoni* (Embiotocidae). *Copeia*, 1981(3): 653–665.
- Hobson, E.S. 1965. Diurnal-nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California. *Copeia*, 1965(3): 291–302.
- Hutchinson, G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, 93: 245–249.
- Jordan, D.S. & C.H. Gilbert. 1880. Description of a new flounder (*Platysomachichthys stomias*), from the coast of California. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 3: 301–303.
- Kuiper, F.K. & L. Fisher. 1975. A Monte Carlo comparison of six clustering procedures. *Biometrics*, 31: 777–783.
- Lauder, G.V. 1980. The suction feeding mechanism in sunfishes (*Lepomis*): an experimental analysis. *J. Exp. Biol.*, 88: 49–72.
- Lauder, G.V. & L.E., Lanyon. 1980. Functional anatomy of feeding in the Bluegill sunfish *Lepomis macrochirus*: *in vivo* measurement of bone strain. *J. Exp. Biol.*, 84: 33–55.
- Liem, K.F. 1980. Adaptive significance of intra- and interspecific differences in the feeding repertoires of cichlid fishes. *Amer. Zool.*, 20: 295–314.
- Liem, K.F. 1993. Ecomorphology of the Teleostean skull, 422–452. En: Hanken, J. & B.K. Hall (Eds.) *The Skull: Functional and Evolutionary Mechanisms*. The University of Chicago Press, Chicago, 460 p.
- Losos, J.B. 1990. A phylogenetic analysis of character displacement in Caribbean *Anolis lizards*. *Evolution*, 44: 558–569.
- Manly, B.F.J. 1994. *Multivariate Statistical Methods: A Primer*. Chapman & Hall, Londres, 232 p.
- Midford, P.E., J.T. Garland & W.P. Maddison. 2010. PDAP:PDTREE Package for mesquite, 2.73. Disponible en: [http://mesquiteproject.org/pdap\\_mesquite/](http://mesquiteproject.org/pdap_mesquite/)
- Mojena, R. 1977. Hierarchical grouping methods and stopping rules: an evaluation. *Comp. J.*, 20: 359–363.
- Morrone, J.J. & J.V. Crisci. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373–401.
- Núñez, L. & J. Vásquez. 1987. Observaciones tróficas y de distribución espacial de peces asociados a un bosque submareal de *Lessonia trabeculata*. *Est. Ocean.*, 6: 79–85.

- Orr, M.R. & T.B. Smith. 1998. Ecology and speciation. *Trends Ecol. Evol.*, 13: 502–506.
- Petersen, C.W. & K. Marchetti. 1989. Filial cannibalism in the Cortez damselfish *Stegastes rectifraenum*. *Evolution*, 43: 58–168.
- Robertson, D.R. & G.R. Allen. 2008. *Shorefishes of the Tropical Eastern Pacific online information system*, Version 1.0. Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Panamá. Disponible en: <http://biogeodb.stri.si.edu/sftep/>
- Rocha, L.A., D.R. Robertson, C.R. Rocha, J.L. Van Tassell, M.T. Craig & B.W. Bowen. 2005. Recent invasion of the tropical Atlantic by an Indo-Pacific coral reef fish. *Mol. Ecol.*, 14: 3921–3928.
- Rothans, T.C. & A.C. Miller. 1991. A link between biologically imported particulate organic nutrients and the detritus food web in reef communities. *Mar. Biol.*, 110: 145–150.
- Schluter, D. 2000. Ecological character displacement in adaptive radiation. *Amer. Nat.*, 156 (Supplement): 4–16.
- Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1962. The comparisons of dendrograms by objective methods. *Taxon*, 11: 33–40.
- Streelman, J.T. & S.A. Karl. 1997. Reconstructing labroid evolution using simple-copy nuclear DNA. *Proc. Royal Soc. London ser. B, Biol. Sci.*, 264: 1011–1020.
- Trapani, J. 2001. Position of developing replacement teeth in teleost. *Copeia*, 2001: 35–51.
- Wainwright, P.C., L.A. Ferry-Graham, T.B. Waltzek, A.M. Carroll, C.D. Hulsey & J.R. Grubich. 2001. Evaluating the use of ram and suction during prey capture by cichlid fishes. *J. Exp. Biol.*, 204: 3039–3051.