



UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

AUTÓNOMA

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas a 26 de agosto de 2024
Oficio No. SA/DIP/0598/2024
Asunto: Autorización de Impresión de Tesis

C. Yibril Massip Veloso

CVU: 833085

Candidato al Grado de Doctor en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales

Instituto de Ciencias Biológicas

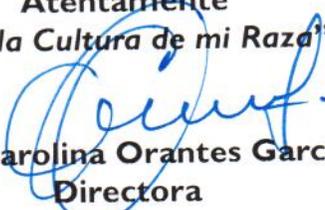
UNICACH

Presente

Con fundamento en la opinión favorable emitida por escrito por la Comisión Revisora que analizó el trabajo terminal presentado por usted, denominado **Biogeografía y macroecología de la fauna de peces dulceacuícolas y marinos del Gran Caribe** cuyo Director de tesis es el Dr. Wilfredo Antonio Matamoros Ortega (CVU: 665651) y Co-Director Dr. Caleb MacMahan quienes avalan el cumplimiento de los criterios metodológicos y de contenido; esta Dirección a mi cargo autoriza la impresión del documento en cita, para la defensa oral del mismo, en el examen que habrá de sustentar para obtener el Grado de Doctor en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales.

Es imprescindible observar las características normativas que debe guardar el documento impreso, así como realizar la entrega en esta Dirección de un ejemplar empastado.

Atentamente
"Por la Cultura de mi Raza"


Dra. Carolina Orantes García
Directora



C.c.p. Dra. Alma Gabriela Verdugo Valdez, Directora del Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento.
Dr. Miguel Ángel Peralta Meixueiro, Coordinador del Posgrado, Instituto de Ciencias Biológicas, UNICACH. Para su conocimiento
Archivo/minutario.

RJAG/COG/hyb/igp/gtr

2024 Año de Felipe Carrillo Puerto
BENEMÉRITO DEL PROLETARIADO,
REVOLUCIONARIO Y DEFENSOR DEL MAYAB.



Secretaría Académica

Dirección de Investigación y Posgrado
Libramiento Norte Poniente No. 1150
Colonia Lajas Maciel C.P. 29039
Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México
Tel:(961)6170440 EXT.4360
investigacionyposgrado@unicach.mx

**UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES
DE CHIAPAS**

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

**“Biogeografía y macroecología de la fauna de
peces dulceacuícolas y marinos del Gran
Caribe”**

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

**DOCTOR EN CIENCIAS EN BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN DE
ECOSISTEMAS TROPICALES**

PRESENTA

MSc. YIBRIL MASSIP-VELOSO



TUXTLA GUTIÉRREZ, CHIAPAS

SEPTIEMBRE, 2024

UNIVERSIDAD DE CIENCIAS Y ARTES DE CHIAPAS

INSTITUTO DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

TESIS

“Biogeografía y macroecología de la fauna de peces dulceacuícolas y
marinos del Gran Caribe”

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

**Doctor en Ciencias en Biodiversidad y
Conservación de Ecosistemas Tropicales**

PRESENTA

MSc. Yibril Massip-Veloso

DIRECTOR

DR. Wilfredo Antonio Matamoros Ortega

Instituto de Ciencias Biológicas
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

ASESORES

DR. Caleb D. McMahan

Colección de Peces
Field Museum of Chicago

DR. Esteban Pineda Diez de Bonilla

Instituto de Ciencias Biológicas
Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas

Tuxtla Gutiérrez, Chiapas

septiembre 2024



DEDICATORIA

A mi madre Liliam Caridad Veloso Guzmán, mi orgullo y mi guía. A mi esposa Andrea Verónica Núñez Rosales por su amor y lealtad. Al pueblo de México que me acogió en cada sitio que visité en todos estos años con los brazos abiertos y con tantas enseñanzas, que no caben en las palabras.

A mi familia cubana, sin importar las distancias ni el tiempo. A los biólogos cubanos, que a pesar de las serias dificultades económicas siguen amando profundamente la naturaleza de nuestro país y demuestran a diario sus esfuerzos por conservar nuestra riqueza natural. A mi familia mexicana, que ha regado en mí la semilla del esfuerzo diario por ser mejor.

A mi padre Pablo Massip Ginestá, que me mostró el camino de la Biología.

A Danill, Jorge, Maylín, Carlos David, Rodrigo, Nahara y Marco Aurelio, que han estado conmigo cada segundo. A mi papá Manuel, por su ejemplo. A mis madres Ileana y Maricela, por sus energías inagotables dedicadas a mi formación como persona de bien. A mis abuelas Luz María, Caridad, Nuria y mis abuelos Félix, Calviño, José y Enrique Ignacio, a quienes llevo en mi corazón.

A Felipe Poey y Aloy, que señaló el camino.

Al pueblo de Cuba.

AGRADECIMIENTOS

Al pueblo mexicano que, con su trabajo diario y el pago de sus impuestos, posibilitó la existencia de mi beca de posgrado. A Doña Rosa y Don Luis, que me apoyaron económicamente con su trabajo arduo en los momentos en los que mi situación financiera fue precaria. A mis amigos que me acompañaron en este proceso: Claudia, Sergio, José, Dulce, Merayz y Citlalli por sus consejos, ayuda y afecto. A Doña Carmen, Don Joel, Keren, Lupe, Abigail y George por tanto cariño y acompañamiento durante la pandemia de la COVID 19, sin su incondicional sostén, la pasantía durante esta difícil etapa no hubiera sido tan llevadera. A mis profesores, colegas y amigos cubanos que me apoyaron durante la estancia de investigación en Cuba. A mi esposa, novia y amiga Andrea Verónica por todo este tiempo a mi lado desde que comenzó el proyecto y por la familia que tenemos. A mis profesores de la Licenciatura RAB y ASR, por su ética profesional, ante todo. A Fabricio Villalobos por sus inagotables enseñanzas y por la paciencia. A mis asesores Dr. Caleb McMahan y Dr. Esteban Pineda Diez de Bonilla por la constancia y el esfuerzo en su labor. A mi profesor, amigo y colega Dr. Wilfredo Antonio Matamoros Ortega por su increíble capacidad intelectual y científica, por creer en mí para poder llevar a cabo este proyecto; por la paciencia y las enseñanzas. Además, de ser el artífice para la creación de un Laboratorio de estudio de la Biogeografía y la Ecología desde Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. Por su labor educativa para con sus alumnos, sin condiciones. Por su Latinoamericanismo.

Muchas gracias, profesor.

Agradecimiento especial al Consejo Nacional de Humanidades, Ciencia y Tecnologías (CONHACYT) por su apoyo, otorgado a través de la Beca en el Programa Nacional de Posgrados de Calidad (PNPC) ciclo escolar 2019–2023, para realizar el Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales de la Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH).

ÍNDICE TEMÁTICO

INTRODUCCIÓN GENERAL ¡Error! Marcador no definido.

CAPÍTULO I 8

**Biogeografía de los peces de agua dulce de las Antillas
Mayores, con una revisión de las hipótesis en competencia 9**

CAPÍTULO II 40

**Patrón geográfico de la riqueza de especies de peces marinos
en el Gran Caribe 41**

Introducción 41

Materiales y Métodos 45

Resultados 50

Discusión 60

Conclusiones 72

Referencias bibliográficas 73

Anexos 83

ÍNDICE DE TABLAS

Páginas

Capítulo I. Biogeografía de los peces de agua dulce de las Antillas Mayores, con una revisión de las hipótesis en competencia.

Tabla 1. Sumario de la mejor información disponible para las migraciones hacia las Antillas Mayores de los peces de agua dulce desde las áreas adyacentes.....18

Tabla 2. Resultados del coeficiente de dispersión direccional desde el continente a las Antillas Mayores.....25

Capítulo II. Patrón geográfico de la riqueza de especies de peces marinos en el Gran Caribe.

Tabla 3. Matriz de correlaciones entre las variables oceánicas.....56

Tabla 4. Nombre de capas y unidades de datos de predictores medioambientales, agrupados por reino marino (superficie del mar o bentónico) a su profundidad media.....58

Tabla 5. Importancia de ocho predictores ambientales no colineales de la riqueza de especies de peces marinos del Gran Caribe.....58

ÍNDICE DE FIGURAS

Páginas

Capítulo I. Biogeografía de los peces de agua dulce de las Antillas Mayores, con una revisión de las hipótesis en competencia.

Figura 1. UPGMA usando medias aritméticas y la medida de diversidad beta de las cuencas del Golfo de México y el Caribe.....22

Figura 2. Proporción de las especies de peces por biorregión.....23

Figura 3. Regionalización de las 96 cuencas del área del Golfo de México y el Mar Caribe.....24

Figura 4. Número máximo de eventos de migración por cada isla de las Antillas Mayores.....25

Figura 5. Análisis de áreas ancestrales de la familia Poeciliidae.....26

Figura 6. Estimados de migración para los géneros presentes en las Antillas mayores.....27

Figura 7. Análisis de áreas ancestrales de la familia Cichlidae.....28

Figura 8. Reconstrucción de las corrientes oceánicas y de la migración hacia las Antillas Mayores.....30

Figura 9. Análisis de áreas ancestrales de las familias Fundulidae y Rivulidae.....30

Figura 10. Análisis de áreas ancestrales de las familias Lepisosteidae y Cyprinodontidae.....31

Figura 11. Reconstrucción de las corrientes oceánicas y de la migración hacia las Antillas Mayores.....32

Figura 12. Reconstrucción de las corrientes oceánicas y de la migración hacia las Antillas Mayores.....33

Capítulo II. Patrón geográfico de la riqueza de especies de peces marinos en el Gran Caribe.

Figura 13. Registros por especies de peces marinos en el Gran Caribe.....51

Figura 14. Provincias biogeográficas en el Gran Caribe.....51

Figura 15. Cuadrícula con 2,991 celdas que definen el área de estudio.....52

Figura 16. Número de registros, riqueza observada de especies de peces marinos y riqueza de especies promedio en el Gran Caribe.....53

Figura 17. Completitud del inventario, riqueza estimada de especies, y riqueza estimada promedio en el Gran Caribe.....55

RESUMEN

Con una historia geológica única, el Mar Caribe es un importante punto caliente de biodiversidad marina. Tradicionalmente, el Gran Caribe comprende el Golfo de México, la costa este de Florida, las costas atlánticas de América Central y del Sur, las Antillas Mayores y Menores, las Bahamas y las islas Bermudas. Las Antillas Mayores son un grupo de grandes islas situadas en el Mar Caribe, y, con frecuencia, objeto de diversos estudios por parte de biogeógrafos, paleogeólogos y ecologistas. Junto con las Islas Lucayas y las Antillas Menores, estas masas de tierra insulares constituyen los principales archipiélagos tropicales del Nuevo Mundo. Además, forman la frontera marítima entre los reinos biogeográficos neotropical y neártico en el Mar Caribe. El conocimiento del Océano y la diversidad de especies de peces marinos que allí habitan se ve determinado por factores históricos, económicos y sociales. El medio marino en esta región del Planeta determina la dispersión de organismos no adaptados a las condiciones fisiológicas que impone la salinidad, como los peces de agua dulce, mientras que constituye por su extensión y diversidad topográfico-ambiental un paisaje donde la riqueza de especies de peces marinos resulta llamativamente variable, en dependencia de la latitud y algunas variables ambientales predictoras. En este documento se analizan dos problemáticas de importancia biogeográfica y ecológica en el Gran Caribe: el origen continental de la fauna de peces de agua dulce de las Antillas Mayores y la descripción del patrón de riqueza de especies de peces marinos y su variación latitudinal, en el primer y segundo capítulo respectivamente. Además, se responden preguntas secundarias a las principales que ayudan a la comprensión de los diversos procesos migratorios, evolutivos y ecológicos de faunas de organismos similares entre sí, pero con marcadas diferencias biológicas, profundizando la importancia de ambas investigaciones. En el primer capítulo correspondiente a la fauna de peces dulceacuícolas se analiza la importancia de las Antillas Mayores para la comprensión de los procesos biogeográficos que han dado forma a los patrones contemporáneos de las poblaciones de peces de agua dulce. En el segundo capítulo, se investiga como el conocimiento del número de especies y su distribución sigue siendo uno de los factores limitantes para explicar la variación geográfica de las especies en su hábitat.

Las interrogantes sobre los orígenes de los peces de agua dulce de las Antillas Mayores no se han resuelto, así como tampoco los tiempos de llegada de la principal biota de peces de agua dulce que habita estas islas. Al estar aisladas durante la mayor parte de su historia

geológica de las masas de tierra continentales, pretendemos investigar el origen y los procesos de dispersión de la fauna de peces de agua dulce de las Antillas Mayores y describir los múltiples eventos de dispersión transoceánica y terrestre hacia las Antillas Mayores desde tierra firme. Para responder a nuestras preguntas, utilizamos un conjunto de datos distribucionales de peces de agua dulce de 96 cuencas fluviales situadas en la costa del Caribe, el Golfo de México y las Antillas Mayores. Primero se realizó un análisis para regionalizar el área de estudio. Después se aplicó un procedimiento de Coeficiente de Dirección de Dispersión para determinar los principales pulsos de dispersión hacia las Antillas Mayores. Luego, se realizó una reconstrucción de la distribución de los ancestros comunes más recientes utilizando datos de distribución de las familias más importantes de peces de agua dulce presentes en las Antillas Mayores, con el fin de comprender la ubicación geográfica de los organismos que dieron origen a estos clados en las Antillas Mayores. Dichas islas están habitadas por 65 especies de seis familias de peces secundarios de agua dulce. El análisis de agrupamiento recuperó 11 biorregiones en las cuencas del Golfo de México y el Caribe. Se detectaron importantes pulsos de dispersión desde el norte del Golfo de México, el Bloque Maya y Sudamérica. Se detectó dispersión desde el continente a partir de estas regiones. La fauna de peces de agua dulce de las Antillas Mayores está más relacionada con las biorregiones neárticas que con las comunidades de Centro y Sudamérica, sin embargo, muestra múltiples orígenes.

Aunque los peces son organismos bien conocidos por su importancia como recurso alimentario y su papel generador de servicios ecosistémicos, el gradiente de riqueza de especies de peces en la zona sigue sin estar claro. Utilizando un conjunto de datos que contiene 1700 especies de 170 familias en 828,464 registros de peces marinos, en este estudio describimos su patrón biogeográfico de distribución y estimar la riqueza de especies en zonas con escasa evaluación de inventarios. También intentamos evaluar la completitud del inventario y la riqueza de especies observada de los peces del Gran Caribe. Dado que los patrones de riqueza de especies suelen estar asociados a variables ambientales, mantuvimos 8 predictores ambientales de hábitats superficiales y bentónicos tras reducir la multicolinealidad para realizar un modelo de Regresión-Krigging, teniendo en cuenta la variación geográfica. Posteriormente, realizamos un Análisis de Regresión Lineal con los predictores ambientales no colineales y filtros. Nuestros resultados muestran que la riqueza observada de especies y el esfuerzo de muestreo se concentran en las aguas de la plataforma continental de EE. UU. El gradiente geográfico de la riqueza observada de especies de peces no se asemeja al clásico patrón latitudinal que muestran los vertebrados

terrestres y las plantas continentales, sino que es bimodal con un máximo en latitudes bajas. En su lugar, al aplicar nuestro modelo se cambia dicho comportamiento, y se invierte el máximo del patrón estimado de la riqueza de especies a latitudes más altas en EE. UU. y disminuye hacia el sur sobre las zonas costeras desde el Golfo de México hasta América del Sur, con varios puntos calientes cerca de las Antillas que muestran mayor riqueza de especies que las zonas de mar abierto. Las variables predictoras más importantes para la riqueza de especies de peces marinos en la región son la salinidad, la concentración de oxígeno, la presencia de luz en la columna de agua, la temperatura y la concentración de silicatos.

Palabras clave: dispersión, biogeografía, Antillas Mayores, patrón de riqueza de especies, peces marinos, predictores ambientales, vicarianza, Mar Caribe.

ABSTRACT

The Greater Antilles are a group of large islands located in the Caribbean Sea and are often the subject of diverse studies by biogeographers, paleogeologists and ecologists. Together with the Lucayan Islands and the Lesser Antilles, these island land masses constitute the major tropical archipelagos of the New World. They also form the maritime boundary between the Neotropical and Nearctic biogeographic realms in the Caribbean Sea. Despite the great importance of the Greater Antilles for understanding the biogeographic processes that have shaped the contemporary patterns of freshwater fish populations, questions about the origins of freshwater fish populations have not been resolved; questions about the origins and arrival times of the main freshwater fish biota inhabiting these islands remain uncertain. In this study, we aim to investigate the continental origin and subsequent dispersal processes of the freshwater fish fauna of the Greater Antilles and to describe the multiple transoceanic and terrestrial dispersal events of the Greater Antilles from the mainland. To answer our questions, we used a distributional dataset of freshwater fish distributions from 96 river basins of the Caribbean coast, Gulf of Mexico, and Greater Antilles. We first performed a clustering analysis to regionalize the study area. Next, a Dispersal Direction Coefficient procedure was applied to determine the main pulses of dispersal to the Greater Antilles. An Ancestral Distributional Reconstruction was then performed using distributional data from the most important freshwater fish families present in the Greater Antilles, to understand the ancestral distribution of the most common recent ancestor of these clades. The Greater Antilles is inhabited by 65 species from six families of secondary freshwater fishes. Clustering analysis recovered 11 bioregions. Significant dispersal pulses were detected from the northern Gulf of Mexico, the Maya Block and South America. Dispersal from the mainland was also detected from these regions. The freshwater fish fauna of the MAs is statistically more closely related to Nearctic bioregions than to Central and South American communities, however, it shows multiple origins.

With a unique geological history, the Caribbean Sea is an important marine biodiversity hotspot. Traditionally, the Wider Caribbean comprises the Gulf of Mexico, the east coast of Florida, the Atlantic coasts of Central and South America, the Greater and Lesser Antilles, the Bahamas, and the Bermuda Islands. Knowledge of the number of species and their distribution remains one of the limiting factors in explaining the geographic variation of species in their habitat. Although fish are well-known organisms for their importance as a food resource and their role in generating ecosystem services, the gradient of fish species

richness in the area remains unclear. Using a dataset containing 1700 species from 170 families in 828464 marine fish records, in this study we aim to describe their biogeographic pattern of distribution and estimate species richness in areas with poor inventory assessment. We also attempt to assess the inventory completeness and observed species richness of Greater Caribbean fishes. Since species richness patterns are often associated with environmental variables, we kept 8 environmental predictors of surface and benthic habitats after reducing multicollinearity to perform a Regression-Kriging model, accounting for geographic variation. Subsequently, we performed a Linear Regression Analysis with non-collinear environmental predictors and filters. Our results show that observed species richness and sampling effort are concentrated in the continental shelf waters of the U.S. The geographic gradient of fish observed species richness does not resemble the classic latitudinal pattern shown by terrestrial vertebrates and inland plants. Instead, the pattern has its maximum estimated species richness at higher latitudes in the USA and decreases southward over coastal areas from Gulf of México to South America with several hotspots near the West Indies showing higher species richness than open ocean areas.

Key words: dispersal, biogeography, Greater Antilles, species richness pattern, marine fishes, environmental predictors, vicariance, Caribbean Se

INTRODUCCIÓN GENERAL

La teoría del equilibrio de la biogeografía de Islas propuesta por (MacArthur & Wilson, 1967), explica que la riqueza de especies fluctúa a través del tiempo ecológico dentro de los archipiélagos, en dependencia de factores abióticos como el aislamiento de estos y el área de las islas (MacArthur & Wilson, 1967). Los procesos de migración y extinción varían con esos dos factores, independientemente del grupo de especies y su habilidad diferencial para colonizar y lograr que una población pionera se establezca. Al migrar hacia estos parajes, los organismos son “filtrados” homogéneamente por las restricciones ambientales y solo los individuos capaces de resistir las condiciones impuestas por los paisajes terrestres y marinos logran alcanzar las islas/ archipiélagos (MacArthur & Wilson, 1967b). La dispersión juega un papel fundamental en la dinámica de los ensamblajes de especies que determina la riqueza específica. Radiaciones adaptativas de grandes dimensiones son observadas frecuentemente en algunas islas, como es el caso de las Indias Occidentales (Fabre et al., 2014; Hrbek, Seckinger & Meyer, 2007; Losos & Ricklefs, 2009).

Las Antillas Mayores (AM) conforman un grupo de grandes islas localizadas en el Mar Caribe que han sido objeto de estudios frecuentemente por parte de biogeógrafos, paleogeólogos y ecólogos (Alonso et al., 2012; Hedges, 1996b, 2006; Macphee & Iturralde-Vinent, 2000; Myers, 1951). Junto a las Islas Lucayas y las Antillas Menores (AMes), constituyen el archipiélago tropical de mayor tamaño del Nuevo Mundo (Berman, 2008). En conjunto, conforman el puente entre los reinos biogeográficos Neotropical y Neártico en el Mar Caribe (Trejo-Torres & Ackerman, 2001). Estas islas son consideradas como uno de los puntos calientes de la biodiversidad en el planeta (Hedges, 1996b; Myers, Mittermeyer & Da Fonseca, 2000; Myers, 2003), albergando una notable biodiversidad terrestre y marina, por lo que el endemismo puede alcanzar hasta el 90% en algunos grupos (Hedges, 1996; Myers et al., 2000). Algunos autores consideran este archipiélago como un laboratorio natural donde se pueden estudiar diferentes procesos evolutivos (Ricklefs & Bermingham, 2005) en muchos grupos de plantas (Santiago-Valentín &

Francisco-Ortega, 2008) y animales (Ali, 2012; Alonso et al., 2012; Rodríguez-Silva & Schlupp, 2021a; Rodríguez-Silva & Weaver, 2020; Rodríguez et al., 2017).

El origen geológico de las Indias Occidentales implica muchas cuestiones de corte evolutivo, ecológico y geológico para los estudios biogeográficos llevados a cabo en el pasado y en el presente debido a su complejidad histórica. El Mar Caribe descansa sobre una mezcla enmarañada de placas y plataformas con desigual origen en el tiempo (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). Tres diferentes archipiélagos forman las Indias Occidentales: Las Lucayas (Las Bahamas y las Islas Turcas y Caicos); las AM y AMes, los cuales tienen origen geológico heterogéneo. Las Bahamas están más relacionadas con la Placa de Norteamérica (Buchan, 2000), se formaron por la combinación de sedimentos calcáreos y la acción de cuatro eventos glaciales de importancia en el Periodo Pleistoceno (Sealey, 1994). Las masas de tierra que formaron las AM se han mantenido mayoritariamente sobre el nivel del mar a lo largo de su historia antigua y reciente (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999) con variaciones notorias en su silueta actual, emergiendo, sumergiéndose, moviéndose y uniéndose entre ellas, mientras mantuvieron un movimiento hacia el Este (Iturralde-Vinent, 2006; Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999).

Varias condiciones climatológicas y geológicas como las variaciones en el nivel del mar, las inundaciones y los movimientos continuos de la placa del Caribe a través del tiempo geológico, han moldeado las AM (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). Por último, el arco volcánico de las AMes formado recientemente (<10 millones de años) por la subducción de la vieja corteza Atlántica bajo la Placa del Caribe (Kopp et al., 2011; Macphee & Iturralde-Vinent, 2000), nunca ha estado conectado a las AM (Cornée et al., 2021) o a Suramérica (Ricklefs & Bermingham, 2008) de manera directa. En su conjunto, constituyen un enorme archipiélago de 4000 km de largo que, de hecho, no ha estado continuamente sobre el nivel del mar en su conjunto durante los últimos 65 ma (Iturralde-Vinent, 2006). Múltiples hipótesis y modelos han sido propuestos para intentar explicar cuándo y cómo la fauna terrestre y acuática de las AM alcanzó estas islas, y cómo la biodiversidad allí encontrada

evolució (Rodríguez-Silva & Schlupp, 2021b). Las características intrínsecas de las AM como, el hecho de ser el grupo de islas de mayor tamaño en el trópico americano, con diferentes áreas geográficas y distancias cambiantes hasta las fuentes continentales desde donde la dispersión ocurriría, hace que las AM sean un sitio adecuado para probar las hipótesis y modelos biogeográficos (Ricklefs & Bermingham, 2008). En las AM habitan hasta nueve familias (Hedges, 1996a) de peces secundarios que ocupan los cuerpos de agua dulce (e.g. Briggs, 1986; Hrbek et al., 2007; Murphy et al., 1999; Reznick et al., 2017; Rodgers et al., 2018; Weaver et al., 2016) con 79 especies, incluyendo la de las islas Bahamas y Caimán (Froese & Pauly, 2019). Sin embargo ¿cómo los peces de agua dulce se dispersaron y lograron establecerse en las Antillas Mayores? Myers (1938) fue el primero en cuestionarse este tema. Aunque hay investigaciones históricas tratando de responder esta interrogante (e.g, Briggs, 1984; Rivas, 1986; Rivas, 1958; Rosen & Bailey, 1963), aún no hay consenso al respecto. Es por ello, que en el primer capítulo (Massip-Veloso, Hoagstrom, McMahan, & Matamoros, 2024), nos dimos a la tarea de compendiar lo publicado sobre estos procesos y las migraciones de los peces de agua dulce hacia estas islas.

Por otra parte, la investigación del Capítulo II se enfoca en la fauna de peces marinos de esta región. Geográficamente, la región del Gran Caribe es muy compleja debido el carácter sinuoso de la costa continental y la gran cantidad de islas de tamaños muy variables. Esta zona se extiende por el norte hasta el Cabo Hatteras (35°N) y tan al sur como Guyana (7°N). El hábitat disponible para los peces costeros está determinado por la variación en el tamaño de las plataformas continentales e insulares de poca profundidad (< 200 mbnm). Hay grandes extensiones de estas plataformas entre Nicaragua y Jamaica, en todo el Golfo de México, y también en la región caribeña se encuentra un gran sistema de plataforma insular del archipiélago de las Bahamas, del archipiélago cubano y las demás Antillas mayores y menores. La región incluye las costas de 10 países continentales y varias naciones estado isleñas, con una historia cultural y económica heterogénea. Los límites continentales del norte y sur de esta región no están bien definidos porque las corrientes oceánicas cálidas entran desde el sur y salen por la costa

sureste de EE. UU. y llevan peces tropicales hacia el norte, conectando la fauna del Gran Caribe con la de Brasil. La región presenta una variedad de ecosistemas marinos entre los que se destacan los arrecifes de coral, los bosques de manglar, las costas blandas de sustratos arenosos y fangosos, las costas rocosas, los pastos marinos y la desembocadura de grandes ríos que aportan variabilidad al ambiente marino que determinan la riqueza de especies y la distribución de la ictiofauna. Por ejemplo, entre la fauna de peces costeros del Gran Caribe, de 1700 especies, 46% vive en los fondos de fango y arena, 39% son peces arrecifales, y el 18% son especies pelágicas (Chollett & Robertson, 2020; Robertson & Van Tassel, 2019; Robertson & Cramer, 2014). Varios esfuerzos se han realizado para determinar las biorregiones marinas dentro del Gran Caribe, un área dominada por las especies tropicales.

En el análisis más completo de la zona Robertson & Cramer, (2014) encontraron una subdivisión en tres provincias: la provincia Norte que comprende la totalidad del Golfo continental de México y Florida, la provincia Central que incluye América Central (México hasta Panamá) y todas las islas oceánicas (las Bermudas, las Bahamas, las Antillas y los atolones e islas del Caribe Occidental) y una provincia del sur que comprende toda la costa continental del norte de América del Sur. Aunque cada provincia cuenta con una fauna distintiva, las amplias distribuciones de la mayoría de las especies unen esas áreas entre sí para formar el Gran Caribe: al menos el 85 % de las especies en cada provincia se encuentra en una o ambas de las otras dos provincias. El estudio macroecológico del patrón latitudinal de riqueza de especies de esta zona no se ha realizado con anterioridad, por lo que empleando el mayor set de datos existente para la región con ~800,000 registros y 1700 especies, nos proponemos la descripción de dicho patrón y la estimación de la riqueza de especies de peces marinos utilizando un método de regresión con variables ambientales que tenga en cuenta la variación espacial de la zona, además de la ubicación de las áreas con mejor inventario faunístico de la región. Este estudio, realizado con una alta resolución espacial nos facilitará un mejor entendimiento de los procesos que promueven la riqueza de especies de peces marinos en esta región.

Referencias bibliográficas

- Ali, J. R. (2012). Colonizing the Caribbean: Is the GAARlandia land-bridge hypothesis gaining a foothold? *Journal of Biogeography*, 39(3), 431–433. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02674.x>
- Allen, A. P., Brown, J. H., & Gillooly, J. F. (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297(5586), 1545–1548. Retrieved from <https://doi.org/10.1126/science.1072380>
- Allen, G. R., & Robertson, D. R. (1994). *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. (Crawford House Press). Bathurst, Australia.
- Alonso, R., Crawford, A. J., & Bermingham, E. (2012a). Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography*, 39(3), 434–451. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x>
- Alonso, R., Crawford, A. J., & Bermingham, E. (2012b). Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography*, 39(3), 434–451. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x>
- Alvera-Azcárate, A., Barth, A., & Weisberg, R. H. (2009). The surface circulation of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico as inferred from satellite altimetry. *Journal of Physical Oceanography*, 39(3), 640–657. Retrieved from <https://doi.org/10.1175/2008JPO3765.1>
- Alves, D. M. C. C., Diniz-Filho, J. A. F., da Silva e Souza, K., Gouveia, S. F., & Villalobos, F. (2018). Geographic variation in the relationship between large-scale environmental determinants and bat species richness. *Basic and Applied Ecology*, 27, 1–8. Retrieved 28 September 2021 from <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2017.12.002>
- Alves, D. M. C. C., Eduardo, A. A., da Silva Oliveira, E. V., Villalobos, F., Dobrovolski, R., Pereira, T. C., ... Gouveia, S. F. (2020). Unveiling geographical gradients of species richness from scant occurrence data. *Global Ecology and Biogeography*, 29(4), 748–759. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.13055>
- Anadón-Irizarry, V., Wege, D. C., Upgren, A., Young, R., Boom, B., León, Y. M., ... Moore, P. (2012). Sites for priority biodiversity conservation in the Caribbean Islands Biodiversity Hotspot. *Journal of Threatened Taxa*, 04(08), 2806–2844. Retrieved from <https://doi.org/10.11609/jott.o2996.2806-44>
- Ángeles, m. E., Gonzalez, J. E., Etickson, D. J., & Hernández, J. L. (2007). Predictions of future climate change in the caribbean region using global general circulation models. *International Journal of Climatology*, 27, 555–569. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/joc>
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95–99.
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, E. A., & De Clerck, O. (2018). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 277–284. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.12693>
- Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Nagel, P., & Kitching, I. J. (2013). Online solutions and the 'Wallacean shortfall': What does GBIF contribute to our knowledge of species' ranges? *Diversity and Distributions*, 19(8), 1043–1050. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/ddi.12083>
- Benoiston, A. S., Ibarbalz, F. M., Bittner, L., Guidi, L., Jahn, O., Dutkiewicz, S., & Bowler, C. (2017, September 5). The evolution of diatoms and their biogeochemical functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society Publishing. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0397>
- Berman, M. J. (2008). AMERICAS, CARIBBEAN | The Greater Antilles and Bahamas. *Encyclopedia of Archaeology*, 132–142. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/B978-012373962-9.00391-5>
- Briggs, J. C. (1986). Introduction to the zoogeography of north American fishes. *Zoogeography of North American Freshwater Fishes*.
- Briggs, J. C. (1995). *Global biogeography*. : Elsevier. (J. C. Briggs, Ed.). Amsterdam: Elsevier.

- Briggs, John C. (1984). Freshwater fishes and biogeography of central america and the antilles. *Systematic Biology*, 33(4), 428–435. Retrieved from <https://doi.org/10.1093/sysbio/33.4.428>
- Brinton, E. (1962). The distribution of Pacific Euphausiids. *BULLETIN OF THE SCRIPPS INSTITUTION OF OCEANOGRAPHY*, 8(2), 21–270.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. Chicago, Illinois, USA: The University of Chicago Press.
- Brown, J. H., & Maurer, B. A. (1989). Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243, 1145–1150.
- Brown, James H, Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology* (Vol. 85).
- Buchan, K. C. (2000). The Bahamas. *Seas at the Millennium - an Environmental Evaluation - Volume 1*, 41(00), 415–433. Retrieved from <https://doi.org/10.5089/9781498323307.002>
- Camacho, R. A., Martin, J. L., Watson, B., Paul, M. J., Zheng, L., & Stribling, J. B. (2015). Modeling the Factors Controlling Phytoplankton in the St. Louis Bay Estuary, Mississippi and Evaluating Estuarine Responses to Nutrient Load Modifications. *Journal of Environmental Engineering*, 141(3). Retrieved from [https://doi.org/10.1061/\(asce\)ee.1943-7870.0000892](https://doi.org/10.1061/(asce)ee.1943-7870.0000892)
- Carney, R. S. (2005). Zonation of deep biota on continental margins. *Oceanography and Marine Biology*. Taylor and Francis Ltd. Retrieved from <https://doi.org/10.1201/9781420037449.ch6>
- Chaudhary, C., Saeedi, H., & Costello, M. J. (2016, September 1). Bimodality of Latitudinal Gradients in Marine Species Richness. *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.001>
- Chaudhary, C., Saeedi, H., & Costello, M. J. (2017). Marine Species Richness Is Bimodal with Latitude: A Reply to Fernandez and Marques. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j>
- Chollett, I., Müller-Karger, F. E., Heron, S. F., Skirving, W., & Mumby, P. J. (2012). Seasonal and spatial heterogeneity of recent sea surface temperature trends in the Caribbean Sea and southeast Gulf of Mexico. *Marine Pollution Bulletin*, 64(5), 956–965. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.02.016>
- Chollett, I., & Robertson, D. R. (2020). Comparing biodiversity databases: Greater Caribbean reef fishes as a case study. *Fish and Fisheries*, 21(6), 1195–1212. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/faf.12497>
- Clarke, A. (2009). Temperature and Marine Macroecology. In J. D. Witman & R. Kaustuv (Eds.), *Marine Macroecology* (pp. 250–278). Chicago, Illinois, USA: The University of Chicago Press.
- Claro, R., Lindeman, K. C., & Parenti, L. R. (2014). *Ecology of the marine fishes of Cuba*. (R. Claro, K.C. Lindeman, & L.R. Parenti,Eds.). Smithsonian Institution.
- Claro, R., & Robertson, D. R. (2010). Los peces de Cuba. *Instituto de Ecología, CITMA*. La Habana: CITMA.
- Connolly, S. R., Bellwood, D. R., & Hughes, T. P. (2003). INDO-PACIFIC BIODIVERSITY OF CORAL REEFS: DEVIATIONS FROM A MID-DOMAIN MODEL. *Ecology*, 84(8), 2178–2190.
- Cornée, J. J., Münch, P., Philippon, M., BouDagher-Fadel, M., Quillévéré, F., Melinte-Dobrinescu, M., ... Marivaux, L. (2021). Lost islands in the northern Lesser Antilles: possible milestones in the Cenozoic dispersal of terrestrial organisms between South-America and the Greater Antilles. *Earth-Science Reviews*, 217. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103617>
- Costello, M. J., & Chaudhary, C. (2017a, June 5). Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation. *Current Biology*. Cell Press. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.060>
- Costello, M. J., & Chaudhary, C. (2017b, June 5). Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation. *Current Biology*. Cell Press. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.060>
- Craig, J. F. (Ed.). (2015). *Freshwater Fisheries Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *American Naturalist*, 137, 27–49.

- Delhomme, J. P. (1974). La cartographie d'une grandeur physique à partir de données de différentes qualités. In *Proceedings of of IAH Congress* (pp. 185–194).
- Díaz, R., & Rosenberg, R. (1995). *Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural response of benthic macrofauna. Annual Review* (Vol. 33). Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/236628341>
- Elith, J., Leathwick, J. R., & Hastie, T. (2008, July). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x>
- Fabre, P. H., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Sarkissian, C. Der, Willerslev, E., Douzery, E. J. P., & Orlando, L. (2014). Rodents of the Caribbean: Origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. *Biology Letters*, 10(7). Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0266>
- Fraser, R. H., & Currie, D. J. (1996). The species richness- energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: Coral reefs. *The American Naturalist*, 148, 138–59.
- Fraser, R. H., & Currie, D. J. (1997). Marine biodiversity in its global context. Marine Biodiversity: Patterns and Processes. In R.F.G. Ormond, J.D. Gage, & M.V. Angel (Eds.), *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*. (pp. 1–17). Cambridge: Cambridge University Press.
- Friedman, J. H. (2001). GREEDY FUNCTION APPROXIMATION: A GRADIENT BOOSTING MACHINE. *The Annals of Statistics*, 29(5), 1189–1232.
- Froese, R., & Pauly, D. (2019). FishBase. World Wide Web electronic publication. Retrieved 8 February 2019, from www.fishbase.org
- García Molinos, J., Halpern, B. S., Schoeman, D. S., Brown, C. J., Kiessling, W., Moore, P. J., ... Burrows, M. T. (2016). Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change*, 6(1), 83–88. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/nclimate2769>
- Gonzalez, G., Lobo, J. M., & Castor, M. (2023). *Title Discriminating Well Surveyed Spatial Units from Exhaustive Biodiversity Databases*. Retrieved from <https://www.openstreetmap.org>.
- Gräler, B., Pebesma, E., & Heuvelink, G. (2016). Spatio-Temporal Interpolation using gstat. <https://journal-project.org/archive/2016/RJ-2016-014/index.html>. *The R Journal*, 8, 204–218.
- Gray, J. S., Wu, R. S., & Or, Y. Y. (2020). Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series*, 238, 249–279.
- Guisande-González, C., & Lobo, J. M. (2019). Package 'KnowBR'.
- Harrison, T. D., & Whitfield, A. K. (2006). Estuarine typology and the structuring of fish communities in South Africa. *Environmental Biology of Fishes*, 75(3), 269–293. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s10641-006-0028-y>
- Harvey, B. P., Agostini, S., Kon, K., Wada, S., & Hall-Spencer, J. M. (2019). Diatoms dominate and alter marine food-webs when CO₂ rises. *Diversity*, 11(12). Retrieved from <https://doi.org/10.3390/D11120242>
- Hedges, S. B. (1996a). Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 163–196. Retrieved from <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.163>
- Hedges, S. B. (1996b). Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica*, 52(3), 466–473.
- Hedges, S. B. (1996c). Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica*, 52(3), 466–473.
- Hedges, S. B. (2006). Paleogeography of the Antilles and Origin of West Indian Terrestrial Vertebrates 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(2), 231–244. Retrieved from [https://doi.org/10.3417/0026-6493\(2006\)93\[231:potaa0\]2.0.co;2](https://doi.org/10.3417/0026-6493(2006)93[231:potaa0]2.0.co;2)
- Helfman, G., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. (2nd edn.). Oxford, UK: Wiley & Sons.
- Herreid, C. F. I. (1980). Hypoxia in invertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 67A, 311–320.

- Hipfner, J. M. (2009). Euphausiids in the diet of a North Pacific seabird: Annual and seasonal variation and the role of ocean climate. *Marine Ecology Progress Series*, 390, 277–289. Retrieved from <https://doi.org/10.3354/meps08209>
- Horn, M. H., & Allen, L. G. (1978). *A Distributional Analysis of California Coastal marine fishes*. Source: *Journal of Biogeography* (Vol. 5).
- Hortal, J., Lobo, J. M., & Jiménez-Valverde, A. (2007). Limitations of biodiversity databases: Case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21(3), 853–863. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00686.x>
- Hrbek, T., Seckinger, J., & Meyer, A. (2007). A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), 986–998. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.009>
- Hughes, R. M. (2015). Recreational fisheries in the USA: economics, management strategies, and ecological threats. *Fisheries Science*, 81, 1–9.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93, 145–159.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2011). How many species are there? We need to know.
- Itoh, T., Kemps, H., & Totterdell, J. (2011). Diet of young southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* in the southwestern coastal waters of Australia in summer. *Fisheries Science*, 77(3), 337–344. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s12562-011-0340-0>
- Iturralde-Vinent, M. (2006). Meso-Cenozoic Caribbean paleogeography: Implications for the historical biogeography of the region. *International Geology Review*, 48(9), 791–827. Retrieved from <https://doi.org/10.2747/0020-6814.48.9.791>
- Iturralde-Vinent, M. A., & MacPhee, R. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: Implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (238), 1–95.
- Iturralde-Vinent, M., & MacPhee, R. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: Implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (238).
- Jennings, S., Melin, F., Blanchard, J. L., Forster, R. M., Dulvy, N. K., & Wilson, R. W. (2008). Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 1375–1383.
- Jetz, W., McPherson, J. M., & Guralnick, R. P. (2012, March). Integrating biodiversity distribution knowledge: Toward a global map of life. *Trends in Ecology and Evolution*. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.007>
- Jones, B., & Hunter, I. G. (1990). Pleistocene paleogeography and sea levels on the Cayman Islands, British West Indies. *Coral Reefs*, 9, 81–91.
- Kawamura, A. (2011). A review of food of balaenopterid whales. *Fish Science*, 77, 337–344.
- Kohn, A. J. (2010). Why are coral reef communities so diverse? *Marine Biodiversity*, 201–215. Retrieved from <https://doi.org/10.1017/cbo9780511752360.010>
- Kopp, H., Weinzierl, W., Becel, A., Charvis, P., Evain, M., Flueh, E. R., ... Roux, E. (2011). Deep structure of the central Lesser Antilles Island Arc: Relevance for the formation of continental crust. *Earth and Planetary Science Letters*, 304(1–2), 121–134. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2011.01.024>
- Kump, L. R. (2008, January 17). The rise of atmospheric oxygen. *Nature*. Nature Publishing Group. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/nature06587>
- Leidy, R. A., & Moyle, P. B. (1997). Conservation status of the world's fish fauna: an overview. In P. L. Fiedler & P. M. Kareiva (Eds.), *Conservation Biology: For the Coming Decade* (2nd edn, pp. 187–227). New York, USA.: Chapman and Hall.

- Lessios, H. A., & Robertson, D. R. (2006). Crossing the impassable: Genetic connections in 20 reef fishes across the eastern Pacific barrier. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1598), 2201–2208. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3543>
- Levin, L. A., Etter, R. J., Rex, M. A., Gooday, A. J., Smith, C. R., Pineda, J., ... Pawson, D. (2001). Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Retrieved from <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114002>
- Levin, Lisa A., & Dayton, P. K. (2009, November). Ecological theory and continental margins: where shallow meets deep. *Trends in Ecology and Evolution*. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.012>
- Liu, H., & Dagg, M. (2003). Interactions between nutrients, phytoplankton growth, and micro- and mesozooplankton grazing in the plume of the Mississippi River. *Marine Ecology Progress Series*, 258, 31–42.
- Lobo, J. M., & Martín-Piera, F. (2002). *Searching for a Predictive Model for Species Richness of Iberian Dung Beetle Based on Spatial and Environmental Variables*. *Conservation Biology* (Vol. 16).
- Lomolino, M. V. (2020). Wallace at the Foundations of Biogeography and the Frontiers of Conservation Biology. In *An Alfred Russel Wallace Companion* (pp. 341–356). University of Chicago Press.
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457(7231), 830–836. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/NATURE07893>
- Lucifora, L. O., García, V. B., & Worm, B. (2011). Global diversity hotspots and conservation priorities for sharks. *PLoS ONE*, 6(5). Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019356>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967a). *The theory of island biogeography*. (Princeton). New Jersey.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967b). *The theory of island biogeography*. (Princeton). New Jersey.
- Macphee, R. D. E., & Iturralde-Vinent, M. A. (2000). A Short History of Greater Antillean Land Mammals: Biogeography, Paleogeography, Radiations, and Extinctions. *Tropics*, 10(1), 145–154. Retrieved from <https://doi.org/10.3759/tropics.10.145>
- Margules, C., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Massip-Veloso, Y., Hoagstrom, C. W., McMahan, C. D., & Matamoros, W. A. (2024). Biogeography of Greater Antillean freshwater fishes, with a review of competing hypotheses. *Biological Reviews*. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/brv.13050>
- McCloskey, L. R., & Muscatine, L. (2016). Production and respiration in the Red Sea coral *Stylophora pistillata* as a function of Depth. *Proceedings of the Royal Society of London . Series B , Biological Sciences* , 222(1227), 215–230.
- McCook, S. (2020). Greater Caribbean: Mexico, Central America, and the West Indies. In *The Cambridge History of Science* (pp. 782–798). Cambridge University Press. Retrieved from <https://doi.org/10.1017/9781139044301.040>
- Medina-Valmaseda, A. E., Rodríguez-Martínez, R. E., Alvarez-Filip, L., Jordan-Dahlgren, E., & Blanchon, P. (2020). The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef. *PeerJ*, 8, 1–23. Retrieved from <https://doi.org/10.7717/peerj.10103>
- Menegotto, A., & Rangel, T. F. (2018). Mapping knowledge gaps in marine diversity reveals a latitudinal gradient of missing species richness. *Nature Communications*, 9(1). Retrieved from <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07217-7>
- Meyer, C., Kreft, H., Guralnick, R., & Jetz, W. (2015). Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications*, 6. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/ncomms9221>
- Murphy, W. J., Thomerson, J. E., & Collier, G. E. (1999). Phylogeny of the Neotropical Killifish Family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13(2), 289–301. Retrieved from <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0656>
- Myers, G. S. (1951). Freshwater fishes and East Indian zoogeography. *Stanford Ichthyolo.Bull.*, 4, 11–21. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/BF03050971>

- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *NATURE*, 403, 853–858. Retrieved from www.nature.com
- Myers, N., Mittermeler, R. A., Mittermeler, C.G., Da Fonseca, A. B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Myers, Norman. (2003). Biodiversity Hotspots Revisited. *BioScience*, 53(10), 916–917. Retrieved from [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0916:bhr\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0916:bhr]2.0.co;2)
- Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H., ... Uriarte, A. (2010). Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(1), 137–147. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.006i>
- Oliveira, E. V. S., Alves, D. M. C., Landim, M. F., & Gouveia, S. F. (2021). Sampling effort and the drivers of plant species richness in the Brazilian coastal regions. *Oecologia*, 195(1), 163–171. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04805-7>
- Palacio, F. J. (1982). Revisión Zoogeográfica Marina Del Sur Del Brasil. *Boletim Do Instituto Oceanografico*. S. Paulo, Brazil.
- Parravicini, V., Kulbicki, M., Bellwood, D. R., Friedlander, A. M., Arias-Gonzalez, J. E., Chabanet, P., ... Mouillot, D. (2013). Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness. *Ecography*, 36(12), 1254–1262. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00291.x>
- Pease, B. C. (1999). *A spatially oriented analysis of estuaries and their associated commercial fisheries in New South Wales, Australia*.
- Polanco F., A., Fopp, F., Albouy, C., Brun, P., Boschman, L., & Pellissier, L. (2020). Marine fish diversity in Tropical America associated with both past and present environmental conditions. *Journal of Biogeography*, 47(12), 2597–2610. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/jbi.13985>
- Ragueneau, O., Schultes, S., Bidle, K., Claquin, P., & Moriceau, B. (2006). Si and C interactions in the world ocean: Importance of ecological processes and implications for the role of diatoms in the biological pump. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(4). Retrieved from <https://doi.org/10.1029/2006GB002688>
- Rahbek, C. (2005, February). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Rangel, T. F. L. V. B., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. (2010). SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33, 46–50.
- Ratkowski, D. A. (1990). *Handbook of nonlinear regression models*. (M. Dekker, Ed.) (1st ed.). New York.
- Reynolds, J. D., Dulvy, N. K., Goodwin, N. B., & Hutchings, J. A. (2005, November 22). Biology of extinction risk in marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3281>
- Reznick, D. N., Furness, A. I., Meredith, R. W., & Springer, M. S. (2017). The origin and biogeographic diversification of fishes in the family Poeciliidae. *PLoS ONE*, 12(3), 1–20. Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172546>
- Richards, F. A. (1957). *Oxygen in the Ocean* (Vol. 11).
- Ricklefs, R., & Bermingham, E. (n.d.). The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2068>
- Ricklefs, R., & Bermingham, E. (2008). The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1502), 2393–2413. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2068>
- Rivas, Luis R. (1986). Comments on briggs (1984): Freshwater fishes and biogeography of central america and the antilles. *Systematic Zoology*, 35(4), 633–639. Retrieved from <https://doi.org/10.2307/2413123>
- Rivas, Luis Rene. (1958). *The Origin , Evolution , Dispersal , and Geographical Distribution of the Cuban Poeciliid Fishes of the Tribe Girardinini* Author (s): Luis Rene Rivas Published by : American

Philosophical Society Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/985577> . THE ORI. *Society*, 102(3), 281–320.

- Robertson, D. R., & Van Tassel, J. (2019). Shorefishes of the Greater Caribbean: online information system. Version 2.0, Balboa, Panamá. Retrieved from <https://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/en/pages>
- Robertson, D. Ross, & Cramer, K. L. (2014). Defining and dividing the Greater Caribbean: Insights from the biogeography of shorefishes. *PLoS ONE*, 9(7). Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102918>
- Rodgers, R., Roach, J. L., Reid, N. M., Whitehead, A., & Duvernell, D. D. (2018). Phylogenomic analysis of Fundulidae (Teleostei: Cyprinodontiformes) using RNA-sequencing data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 121(November 2017), 150–157. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.12.030>
- RODRÍGUEZ, A., DUGO-COTA, Á., MONTERO-MENDIETA, S., GONZALEZ-VOYER, A., BOSCH, R. A., VENCES, M., & VILÀ, C. (2017). Cryptic within cryptic: genetics, morphometrics, and bioacoustics delimitate a new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) from Eastern Cuba. *Zootaxa*. Retrieved from <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4221.5.1>
- Rodriguez-Silva, R., & Schlupp, I. (2021a). Biogeography of the West Indies: A complex scenario for species radiations in terrestrial and aquatic habitats. *Ecology and Evolution*, 11(6), 2416–2430. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/ece3.7236>
- Rodriguez-Silva, R., & Schlupp, I. (2021b). Biogeography of the West Indies: A complex scenario for species radiations in terrestrial and aquatic habitats. *Ecology and Evolution*, 11(6), 2416–2430. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/ECE3.7236>
- Rodriguez-Silva, R., & Weaver, P. F. (2020). A new livebearing fish of the genus *Limia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) from Lake Miragoane, Haiti. *Journal of Fish Biology*, 96(6), 1360–1369. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/jfb.14301>
- Rogers, A. D. (2000). *The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. Deep-Sea Research II* (Vol. 47).
- Romero Gómez, A. (2016). Caribbean economies: Recent evolution and short term perspectives. *Revista Cubana de Economía Internacional*, 2, 57–74. Retrieved from <http://www.rcei.uh.cu>
- Rosen, D. E., & Bailey, R. M. (1963). The Poeciliid Fishes (Cyrinodontiformes), Their Structure, Zoogeography and Systematics. *Copeia*, 123(1), 117. Retrieved from <https://doi.org/10.2307/1441257>
- Rosenberg, R., Hellman, B., & Johansson, B. (1991). Hypoxic tolerance of marine benthic fauna. *Marine Ecology Progress Series*, 79(1–2), 127–131. Retrieved from <https://doi.org/10.3354/meps079127>
- Sandin, S. A., Vermeij, M. J. A., & Hurlbert, A. H. (2008). Island biogeography of Caribbean coral reef fish. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6), 770–777. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00418.x>
- Santiago-Valentín, E., & Francisco-Ortega, J. (2008). Plant evolution and biodiversity in the Caribbean Islands—perspectives from molecular markers. *Botanical Review*, 74(1), 1–4. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s12229-008-9001-0>
- Sealey, N. E. (1994). Bahamian landscapes : an introduction to the physical geography of the Bahamas, 36(1), 128.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., ... Robertson, J. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7), 573–583. Retrieved from <https://doi.org/10.1641/b570707>
- Stevens, G. C. (1989). *The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. Nat* (Vol. 133). Retrieved from <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., & Mohrholz, V. (2008). Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science*, 320(5876), 655–658. Retrieved from <https://doi.org/10.1126/science.1153847>

- Stropp, J., Ladle, R. J., Ana, A. C., Hortal, J., Gaffuri, J., H. Temperley, W., ... Mayaux, P. (2016). Mapping ignorance: 300 years of collecting flowering plants in Africa. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1085–1096. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.12468>
- Sutton, A. L., & Beckley, L. E. (2017). Species richness, taxonomic distinctness and environmental influences on euphausiid zoogeography in the Indian ocean. *Diversity*, 9(2). Retrieved from <https://doi.org/10.3390/d9020023>
- Team, R. C. (2021). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Telesh, I., Schubert, H., & Skarlato, S. (2013, December 20). Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.013>
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, b., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Amount, O., ... Pondaven, P. (2018). Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nature Geoscience*, 11(1), 17–37.
- Trejo-Torres, J. C., & Ackerman, J. D. (2001). Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography*, 28(6), 775–794. Retrieved from <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00576.x>
- Trew, B. T., & Maclean, I. M. D. (2021). Vulnerability of global biodiversity hotspots to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 30(4), 768–783. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.13272>
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., & De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: A global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 272–281.
- Ugland, K. I., Gray, J. S., & Ellingsen, K. E. (2003, September). The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*. Retrieved from <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00748.x>
- Valentine, J. W. (2009). Overview of marine biodiversity. In J. D. Witman & R. Kaustuv (Eds.), *Marine Macroecology* (pp. 3–28). Chicago, Illinois: The University of Chicago.
- Weaver, P. F., Cruz, A., Johnson, S., Dupin, J., & Weaver, K. F. (2016). Colonizing the Caribbean: biogeography and evolution of livebearing fishes of the genus *Limia* (Poeciliidae). *Journal of Biogeography*, 43(9), 1808–1819. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/jbi.12798>
- Witman, J. D., & Kaustuv, R. (2009). *Marine Macroecology*. (Joy D. Witman & Roy. Kaustuv,Eds.) (1st ed.). Chicago and London: The University of Chicago Press.
- Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H. K., & Myers, R. A. (2005). Global Patterns of Predator Diversity in the Open Oceans. *Science*, 309(5739), 1365–1369.
- WoRMS Editorial Board. (2024). World register of marine species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2024-03-08.

CAPÍTULO I

Biogeografía de los peces de agua dulce de las Antillas Mayores, con una revisión de las hipótesis en competencia

Artículo publicado en la revista *Biological Reviews* de la Cambridge Philosophical Society el 11 de enero del 2024.

Cita: Massip-Veloso, Y., Hoagstrom, C. W., McMahan, C. D., & Matamoros, W. A. (2024). Biogeography of Greater Antillean freshwater fishes, with a review of competing hypotheses. *Biological Reviews*, 99 (3), 901-927.

<https://doi.org/10.1111/brv.13050>

Este artículo fue seleccionado ganador del premio anual “Felipe Poey y Aloy” en la categoría Menor de 35 años, otorgado por la Sociedad Cubana de Zoología el día 25 de mayo del 2024, en ceremonia oficial realizada en el Museo Felipe Poey y Aloy, de la Facultad de Biología de la Universidad de La Habana.

Biogeography of Greater Antillean freshwater fishes, with a review of competing hypotheses

Yibril Massip-Veloso^{1,*} , Christopher W. Hoagstrom², Caleb D. McMahan³ and Wilfredo A. Matamoros^{1,3,4} 

¹*Programa de Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Mexico*

²*Department of Zoology, Weber State University, Ogden, UT 84408, USA*

³*Field Museum of Natural History, Chicago, IL 60605, USA*

⁴*Laboratorio de Diversidad Acuática y Biogeografía, Instituto de Ciencias Biológicas, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Libramiento Norte Poniente 1150, C.P. 29039, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, Mexico*

ABSTRACT

In biogeography, vicariance and long-distance dispersal are often characterised as competing scenarios. However, they are related concepts, both relying on collective geological, ecological, and phylogenetic evidence. This is illustrated by freshwater fishes, which may immigrate to islands either when freshwater connections are temporarily present and later severed (vicariance), or by unusual means when ocean gaps are crossed (long-distance dispersal). Marine barriers have a strong filtering effect on freshwater fishes, limiting immigrants to those most capable of oceanic dispersal. The roles of vicariance and dispersal are debated for freshwater fishes of the Greater Antilles. We review three active hypotheses [Cretaceous vicariance, Greater Antilles–Aves Ridge (GAARlandia), long-distance dispersal] and propose long-distance dispersal to be an appropriate model due to limited support for freshwater fish use of landmasses. Greater Antillean freshwater fishes have six potential source bioregions (defined from faunal similarity): Northern Gulf of México, Western Gulf of México, Maya Terrane, Chortís Block, Eastern Panamá, and Northern South America. Faunas of the Greater Antilles are composed of taxa immigrating from many of these bioregions, but there is strong compositional disharmony between island and mainland fish faunas (>90% of Antillean species are cyprinodontiforms, compared to <10% in Northern Gulf of México and Northern South America, and ≤50% elsewhere), consistent with a hypothesis of long-distance dispersal. Ancestral-area reconstruction analysis indicates there were 16 or 17 immigration events over the last 51 million years, 14 or 15 of these by cyprinodontiforms. Published divergence estimates and evidence available for each immigration event suggests they occurred at different times and by different pathways, possibly with rafts of vegetation discharged from rivers or washed to sea during storms. If so, ocean currents likely provide crucial pathways for immigration when flowing from one landmass to another. On the other hand, currents create dispersal barriers when flowing perpendicularly between landmasses. In addition to high salinity tolerance, cyprinodontiforms collectively display a variety of adaptations that could enhance their ability to live with rafts (small body size, viviparity, low metabolism, amphibiousness, diapause, self-fertilisation). These adaptations likely also helped immigrants establish island populations after arrival and to persist long term thereafter. Cichlids may have used a pseudo bridge (Nicaragua Rise) to reach the Greater Antilles. Gars (Lepisosteidae) may have crossed the Straits of Florida to Cuba, a relatively short crossing that is not a barrier to gene flow for several cyprinodontiform immigrants. Indeed, widespread distributions of Quaternary migrants (*Cyprinodon*, *Gambusia*, *Kryptolebias*), within the Greater Antilles and among neighbouring bioregions, imply that long-distance dispersal is not necessarily inhibitory for well-adapted species, even though it appears to be virtually impossible for all other freshwater fishes.

Key words: Cichlidae, Cyprinodontiformes, compositional disharmony, dispersal filtering, long-distance dispersal, GAARlandia, Poeciliidae, vicariance.

* Author for correspondence (Tel.: +525526727961; E-mail: yibrilmassip@gmail.com).

CONTENTS

I. Introduction	2
(1) Intersection of vicariance and island biogeographies	2
(2) Freshwater fishes on marine islands	3
(3) Freshwater fishes in the Greater Antilles	4
II. Hypotheses of greater antillean immigrations	4
(1) Cretaceous vicariance hypothesis	4
(2) GAARlandia hypothesis	6
(3) Long-distance dispersal model for Antillean freshwater fishes	6
(4) Considering ocean currents	7
III. Synthetic analyses	7
(1) Clustering analysis and bioregions	7
(2) Dispersal directions and minimum-spanning tree	8
(3) Ancestral-areas reconstruction	10
(4) Immigration narrative	11
(a) Paleogene (66.0–23.0 Ma)	11
(i) <i>Girardinus</i> Quintana	11
(ii) <i>Nandopsis</i>	12
(iii) <i>Limia</i> + <i>Hispaniolan</i> Poecilia	14
(iv) <i>Rivulus</i>	15
(v) <i>Cubanichthys</i>	15
(b) Neogene (23.0–2.6 Ma)	16
(i) <i>Gambusia</i>	16
(ii) <i>Atractosteus</i>	18
(c) Quaternary (2.6 Ma to present)	19
(i) <i>Cyprinodon</i>	19
(ii) <i>Kryptolebias</i>	20
(iii) <i>Fundulus</i>	20
(d) Summary discussion	20
IV. Conclusions	21
V. Acknowledgements	22
VI. References	22
VII. Supporting information	27

I. INTRODUCTION

(1) Intersection of vicariance and island biogeographies

Among biogeographers, the mechanisms and processes of how animals populate islands are controversial (Masters *et al.*, 2021; Ali & Hedges 2022). For the Caribbean Gulf of México region, there is long-standing debate (Ricklefs & Bermingham, 2008; Ali & Hedges, 2021). The history of this dispute is extensive, and several thorough reviews are available, including edited volumes by Liebherr (1988), Woods (1989), and Woods & Sergile (2001). This review focuses on three non-exclusive hypotheses that are presently debated (Řičan *et al.*, 2013; Roncal *et al.*, 2020): (i) Cretaceous vicariance landspan; (ii) Greater Antilles Aves Ridge (GAARlandia) landspan; and (iii) overseas dispersal. Distinguishing among these alternatives should be straightforward. Use of a temporary landspan requires specific timing and geography because severance of a landspan subdivides formerly contiguous populations on either side of a new barrier. This creates a pattern of vicariance that includes replicate

divergence events jointly caused by barrier formation (Platnick & Nelson, 1978; Wiley & Lieberman, 2011). Vicariant faunas that used former landspans should include species incapable of overseas dispersal. By contrast dispersalist faunas that disperse overseas should include only species with exceptional dispersal abilities (Simpson, 1940, 1965). Hence, a pattern of long-distance dispersal, called compositional disharmony, results from dispersal filtering of possible immigrants (Carlquist, 1974). Multi-way filtering occurs where immigrants originate from multiple source areas (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007) and this is considered good evidence for dispersal (Platnick & Nelson, 1978).

Vicariance biogeography seeks agreement between phylogenetic and geological evidence (Rosen, 1978). A vicariant pattern is supported when it corresponds in place and time with formation of a dispersal barrier (Platnick & Nelson, 1978; Wiley & Lieberman, 2011). Long-distance dispersal is invoked when divergence occurred across a pre-existing barrier and when cases of dispersal occurred independently by taxon, rather than congruently among taxa (Platnick & Nelson, 1978). Notably, barriers play roles both in vicariance and long-distance dispersal. Barrier formation

causes vicariance, barrier persistence sets the stage for long-distance dispersal.

(2) Freshwater fishes on marine islands

As a group, freshwater fishes are very poor dispersers to marine islands. Distances up to the gap between North America and Vancouver Island appear to be the dispersal limit for this group (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). In this case, one primary freshwater fish (Cypriniformes, *Mylocheilus caurinus*) reached Vancouver Island, likely by virtue of moderate salinity tolerance and facilitated by proglacial flooding from the Fraser River (Clark & McInerney, 1974; McPhail, 2007). Freshwater fish dispersal along ocean coasts is rare and, as a result, each drainage discharging to the ocean is a veritable freshwater island (Hugueny, 1989). This dispersal limitation limits species richness in coastal drainages compared to similarly sized drainages that are tributaries to larger rivers (Oberdorff, Hugueny & Guégan, 1997). For typical freshwater fishes, inter-drainage dispersal occurs *via* freshwater connections across drainage divides or *via* stream captures rather than along coastlines or across ocean gaps (Bianco & Nordlie, 2008; Waters, Burrige & Craw, 2020). Lands extending from continents to islands provide dispersal routes for freshwater fishes only when mainland and island streams connect. That is, when islands are fully oceanic, with no freshwater connections, only fishes capable of oceanic dispersal can immigrate (Changeux, 1998; Pietsch *et al.*, 2001).

For freshwater fishes, efforts to understand oceanic dispersal have focused on salt tolerance. Myers (1938) and Darlington (1957) classified families largely restricted to freshwater as 'primary' freshwater fishes. Families of 'secondary' freshwater fishes include taxa often found in brackish water that are more tolerant of sea water. Some secondary freshwater families (e.g. Cyprinodontiformes) are adapted to extreme environments while others (e.g. Cichlidae) are more commonly restricted to brackish waters (Bianco & Nordlie, 2008). Families dominated by diadromous fishes are classified separately from freshwater fishes. Comparisons between primary and secondary divisions show that secondary freshwater fishes (as a group) are more broadly dispersed, presumably because they are more prevalent in estuaries (García *et al.*, 2003) and can disperse along coastlines (Matamoros *et al.*, 2015, 2016; Cano-Barbacid, Radinger & García-Berthou, 2022). However, this classification has been criticised, partly due to the fact that understanding the evolution of salinity tolerance relies on accurate phylogenetic reconstructions (Sparks & Smith, 2005). Progress in this area has revealed that speciation between salt water and fresh water is common (Seehausen & Wagner, 2014) and can occur repeatedly in secondary freshwater fishes (Ghedotti & Davis, 2013), indicating that coastal dispersals can broaden freshwater distributions.

Similarly, biologists working in estuaries recognise fish guilds based on patterns of estuary use (Potter *et al.*, 2015; Whitfield *et al.*, 2022). This includes an estuarine freshwater

guild (species that form populations in either habitat) and a freshwater estuarine opportunist guild (species that populate estuaries under fortuitous conditions). Freshwater fishes that sporadically occur in estuaries, usually in limited numbers, are freshwater stragglers. These guilds further illustrate that only a subset of freshwater fishes can maintain populations in coastal habitats, including secondary freshwater fishes like Cichlidae and Cyprinodontiformes (Whitfield, 2015).

Families classified as primary freshwater fishes include some species with substantial salt tolerance and marine distribution (Sparks & Smith, 2005). For this reason, salt tolerance may not entirely explain why secondary freshwater fishes are more prevalent on islands. Based on a wide range of organisms (not including fishes), Thiel & Gutov (2005) noted that organisms rafting through the ocean are often asexual or have internal fertilisation, with internal incubation of embryos or deposition of eggs on vegetation, and small body size. Accordingly, within Cyprinodontiformes, selfing representatives of Rivulidae (a family of secondary freshwater fishes) are widespread throughout the Antilles (Tatarenkov *et al.*, 2017), as are live-bearing representatives of Poeciliidae (another family of secondary freshwater fishes; Reznick *et al.*, 2017).

Excellent examples of immigration by primary freshwater fishes *via* continent island drainage connections have been documented on the eastern coasts of Asia, where there are extensive continental shelves that allow for river-drainage connections between the continent and islands during periods of low sea-level (Voris, 2000). For instance, streams draining the islands of Hainan and Taiwan integrated with mainland drainages during Pleistocene sea-level low stands and freshwater fishes populating both islands are a random subset of fishes available from mainland source pools (Lin *et al.*, 2023). This includes primary freshwater fishes, notably Cypriniformes (Chiang *et al.*, 2013; Ju *et al.*, 2018; Wang *et al.*, 2022; Chen & Jang-Liaw, 2023). Similarly, Late Miocene Early Pliocene drainage connections allowed cypriniform fishes to populate the Japanese archipelago (Tominaga, Nakajima & Watanabe, 2016; Jang-Liaw *et al.*, 2019; Taniguchi *et al.*, 2021).

Elsewhere, lowered sea levels resulted in drainage integration between the Indian Peninsula and Sri Lanka (Ramasamy & Saravanavel, 2019), allowing cypriniform fishes to populate (Sudasinghe *et al.*, 2020, 2021*a,b*). During the Last Glacial Maximum, the Rhine River extended through the exposed English Channel, integrating streams of unglaciated Great Britain (Hijma *et al.*, 2012). Cypriniform fishes populated these streams, but not unconnected ones further north and west (Wheeler, 1977). Lower sea levels in the Ionian Sea allowed integration of tributaries to the Gulf of Patras (Perissoratis & Conispoliatis, 2003), which facilitated immigration of cypriniform fishes to western rivers on the Peloponnese Peninsula (Durand *et al.*, 1999; Buj *et al.*, 2019). Lowered levels in the Adriatic Sea allowed seaward expansion of the Po River, integrating drainages isolated at higher sea levels (Monegato *et al.*, 2015). This enabled cypriniform fishes to disperse broadly (Ketmaier *et al.*, 2004) and populate Pag Island (Vucic *et al.*, 2023).

(3) Freshwater fishes in the Greater Antilles

Myers (1938) noted that all native freshwater fishes in the Greater Antilles are secondary freshwater fishes, mostly within Cyprinodontiformes (Poeciliidae, Rivulidae, Cubanichthyidae, Cyprinodontidae, Fundulidae). The only exceptions are one lineage each from Cichlidae and Lepisosteidae (Table 1). As a group, Cyprinodontiformes includes many taxa with adaptations to withstand harsh environments: (i) amphibiousness (Turko & Wright, 2015); (ii) tolerance of elevated hydrogen sulphide levels (Greenway *et al.*, 2020); (iii) viviparity, placentotrophy, and superfetation (Pollux *et al.*, 2009; Helmstetter *et al.*, 2016); and (iv) self-fertilisation (Avisé & Tatarenkov, 2015). Numerous species exhibit high tolerance for extremes and fluctuations in temperature, dissolved oxygen levels, and salinity (Nordlie, 2006). Cyprinodontiformes also have low metabolic rates (Nordlie, 2014) and can lower their metabolism in stressful conditions [e.g. *Limia melanonotata* (Poeciliidae) of Hispaniola; Haney & Walsh, 2003]. Island populations of cyprinodontiformes appear to have slower metabolic rates than their continental relatives (Nordlie, 2014), possibly because a lower metabolism was an aid in oceanic dispersal. Thus, inherent capacities to tolerate harsh, fluctuating environments and adapt to environmental conditions that are marginal for other freshwater fishes could account for the unrivalled success of Cyprinodontiformes in populating the Greater Antilles.

As an alternative to long-distance dispersal, researchers have proposed that prehistoric landspans explain immigrations of freshwater fishes to the Greater Antilles. Rivas (1958) argued for a Yucatán Cuba landspan to explain *Girardinus* (Poeciliidae) in Cuba because this genus is restricted to freshwater habitats. Ultimately, geological evidence indicated that Cuba was drifting away from Yucatán by 56 million years ago (Ma) (Pindell *et al.*, 2005) and the Cuban lineage *Girardinus Quintana* is not that old (Reznick *et al.*, 2017; Table 1), discrediting this hypothesis. Further, salinity tolerance is widespread throughout Poeciliidae, with many inland populations retaining substantial tolerance (Rosen & Bailey, 1963; Meffe & Snelson, 1989). Most Antillean poeciliids inhabit a range of habitats with varied salinities (Burgess & Franz, 1989; Haney & Walsh, 2003; García-Machado *et al.*, 2020). Further, within Poeciliidae, offspring from the same parents may vary in salinity tolerance, which provides potential for rapid adaptation from fresh water to a marine environment, or *vice versa* (Shikano & Fujio, 1997). This collective evidence demonstrates that a freshwater distribution may be insufficient, without additional evidence, to infer either salinity tolerance or biogeographic history within Poeciliidae.

Other landspan hypotheses (see Section II.3) are primarily supported as relevant for freshwater fishes by timing of estimated divergence in individual clades (e.g. Hrbek, Seckinger & Meyer, 2007; Říčan *et al.*, 2013; Weaver *et al.*, 2016a). However, given that vicariance scenarios require the presence of replicate divergence events among

unrelated taxa (Rosen, 1975; Platnick & Nelson, 1978), a synthesis of phylogenetic evidence among groups is needed to investigate collective patterns. Here, we explore the biogeography of immigration events to the Greater Antilles with a literature review and synthesis of phylogenetic data for the entire freshwater fish fauna. First, we summarise evidence for the three competing hypotheses of faunal assembly. Second, we conduct a regionalization of the fish fauna to delineate bioregions based on faunal similarity, providing the context for biogeographical analysis. Third, we analyse possible patterns of immigration into the Greater Antilles bioregion, using the coefficient of dispersal direction and a minimum-spanning tree. Fourth, we conduct an ancestral-area reconstruction for each family including immigrants to the Greater Antilles. Fifth, for each immigrant lineage, we assess evidence for whether a land connection or oceanic dispersal has most support. Where available, we summarise divergence-time estimates in relation to competing scenarios. This includes a collective summary of all dated immigrations. Regarding terminology, we follow Crews & Esposito (2020) and reject the term ‘colonisation’ due to its imperial connotations. In addition to the term ‘dispersal’ (which has numerous and inconsistent usages; Wiley & Lieberman, 2011), we use the terms ‘immigration’, ‘establishment’, and ‘populate’.

II. HYPOTHESES OF GREATER ANTILLEAN IMMIGRATIONS

(1) Cretaceous vicariance hypothesis

The Cretaceous vicariance hypothesis postulates that landmasses in the Great Arc of the Caribbean (i.e. proto-Antilles) received immigrants from South America during tectonic collision, dated 100–90 Ma (Boschman *et al.*, 2014; Stanek *et al.*, 2019). However, evidence for intraplate collision does not guarantee there were land connections (Perfit & Williams, 1989), and sea levels in the Cretaceous were higher than at present (Haq, 2014), decreasing potential for land connections. As an example, the Great Arc later collided with the Bahamas Platform (Eocene; Boschman *et al.*, 2014), but land connections did not arise between the Greater Antilles and North America (Iturralde-Vinent, 2006), even though Cuba was transferred onto the North American block (Stanek, Maresch & Pindell, 2009). It is also uncertain how much land (if any) in the Greater Antilles was continuously emergent in the years between the Cretaceous collision with South America and Eocene uplift in the Greater Antilles (Iturralde-Vinent, 2006; Roncal *et al.*, 2020).

Early formulations of the Cretaceous vicariance hypothesis (Rosen, 1975; Burgess & Franz, 1989) preceded evidence that an asteroid collided with Earth on the Yucatán Peninsula, contributing to worldwide Cretaceous/Tertiary extinctions (Hildebrand *et al.*, 1991). Well-established evidence for asteroid impact at Chicxulub ~65.5 Ma now compromises the Cretaceous vicariance hypothesis because if any

Table 1. Summary of best available information for freshwater fish immigrations to the Greater Antilles from adjacent areas. Taxa are listed in tentative chronological order for timing of immigration, based on available divergence estimates (origin, references provided in text). Dispersal hypotheses are favoured in the absence of geological evidence for vicariance. When evidence for a vicariant event exists, either vicariance or dispersal hypotheses are plausible. Ancestral areas (see Fig. 1): NSA, Northern South America & Lesser Antilles; MT, Maya Terrane; NGM, Northern Gulf of México; CB, Chortis block; WGM, Western Gulf of México; EP, Eastern Panamá. Underlined areas were not resolved in the ancestral area analysis but are indicated by evidence from the literature. Distribution of taxa among islands of the Greater Antilles is given. Alternative scenarios for the *Limia*–Hispaniolan *Poecilia* clade (Poeciliidae) are provided (shaded rows). Cub = Cuba, Hsp = Hispaniola, Jam = Jamaica, PR = Puerto Rico, CI = Cayman Islands, BI = Bahamas Islands. Ma, million years ago.

Taxon	Origin (Ma) ¹	Dispersal or vicariance ²	Ancestral areas	Cub	Hsp	Jam	PR	CI	BI
Paleogene (66.0–23.0 Ma)									
<i>Quintana-Górvardius</i> (Poeciliidae)	50.7–22.3	Either	NSA, EP, MT, WGM	X					
<i>Nandopsis</i> (Cichlidae)	29.4–23.2	Dispersal	NSA, CB	X	X				
<i>Limia</i> + Hispaniolan <i>Poecilia</i> (Poeciliidae) – SINGLE IMMIGRATION SCENARIO	32.1–12.3	Dispersal	NSA	X	X	X		X	
Hispaniolan <i>Poecilia</i> (Poeciliidae) – SEQUENTIAL IMMIGRATION SCENARIO	32.1–12.3	Dispersal	NSA		X				
<i>Limia</i> (Poeciliidae) – SEQUENTIAL IMMIGRATION SCENARIO	22.8–16.2	Dispersal	NSA	X	X	X		X	
<i>Rivulus berovidesi</i> – <i>R. cylindraceus</i> (Rivulidae)	?	?	NSA	X					
<i>Rivulus roloffi</i> (Rivulidae)	?	?	NSA		X				
<i>Cubanichthys</i> (Cubanichthyidae)	25–18.4	Dispersal	NGM	X		X			
Neogene (23.0–2.6 Ma)									
<i>Gambusia melapleura</i> – <i>G. wrayi</i> – <i>G.</i> <i>hispaniolae</i> (Poeciliidae)	~10.5	Either	MT, WGM		X	X			
<i>Gambusia rhizophorae</i> – <i>G. punctata</i> – <i>G. beebéi</i> – <i>G. pseudopunctata</i> – <i>G.</i> <i>xanthosoma</i> ? ³ (Poeciliidae)	~8.7	Dispersal	WGM	X	X			X	
<i>Atractosteus tristoechus</i> (Lepisosteidae)	?	Dispersal	NGM		X				
<i>Gambusia manni</i> – <i>G. hubbsi</i> (Poeciliidae)	8.5–2.8	Dispersal	MT						X
<i>Gambusia punctulata</i> – <i>G. ceymanensis</i> – <i>G. oligosticta</i> (Poeciliidae)	5.4–1.7	Dispersal	MT	X		X		X	X
Quaternary (2.6 Ma–present)									
<i>Cyprinodon bondi</i> – <i>C. nicholli</i> – <i>C. sp.</i> Lake Enriqueillo–(<i>C. laciniatus</i> ? ⁴) (Cyprinodontidae)	2.2–1.7	Dispersal	WGM, <u>NGM</u>		X				X(?)
<i>Cyprinodon variegatus</i> (Cyprinodontidae)	0.8–0.4	Dispersal	WGM, NSA, <u>NGM</u>	X	X	X		X	X
<i>Kryptolebias marmoratus</i> (Rivulidae)	0.6–0.2	Dispersal	NSA, EP	X				X	X
<i>Kryptolebias hemaphysalis</i> central clade (Rivulidae)	0.5–0.1	Dispersal	NSA, EP	X	X		X		X
<i>Fundulus grandis</i> (Fundulidae)	Recent	Dispersal	NGM	X					

¹A question mark (?) indicates no divergence estimate available.

²A question mark (?) indicates insufficient information (details in text).

³Based on morphology, *G. xanthosoma* (Cayman Islands), *G. beebéi*, and *G. pseudopunctata* (both from Hispaniola) are closely related to *G. rhizophorae* of Cuba and Florida (Rivas, 1969).

⁴Phylogenetic placement is unknown for *C. laciniatus* (Bahamas), distinctive morphology (Richards & Martin, 2017) suggests it could represent an older immigration.

emergent land existed in the Greater Antilles when the collision occurred, proximate impacts (tsunami, wildfire) were likely catastrophic (Morgan *et al.*, 2022; Santa Catharina *et al.*, 2022). Substantial ejecta deposition extended >4000 km from the impact site (Morgan *et al.*, 2022), far enough to affect all Greater Antillean islands in their present positions. However, at 65.5 Ma, lands now forming Jamaica, Hispaniola, and Puerto Rico were west of their present

positions, closer to Cuba and Yucatán (Boschman *et al.*, 2014). Lands <500 km from the impact site, including areas in present-day Haiti (Hispaniola), were blanketed by dozens of metres of ejecta-rich deposits [Beloc formation (Hildebrand & Boynton, 1990; Schulte *et al.*, 2010)]. Given that longer-range impacts ravaged distant terrestrial biotas (e.g. Lyson *et al.*, 2019), faunas of the proto-Antilles were presumably devastated.

(2) GAARlandia hypothesis

The GAARlandia (Greater Antilles-Aves Ridge) hypothesis proposes that 35–33 Ma, a peninsula, chain of islands, or a combination of these extended from northern South America, along the Aves Ridge, to Puerto Rico, Hispaniola, east-central Cuba, and possibly eastern Jamaica (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999; Iturralde-Vinent, 2006). This hypothesis relies on evidence for Late Eocene uplift of the Aves Ridge, concurrent with sea-level fall (MacPhee & Iturralde-Vinent, 2005). The Great Arc did experience Late Eocene uplift, creating the Greater Antilles–Northern Lesser Antilles (GrANoLA) landmass (Philippon *et al.*, 2020). However, Late Eocene uplift of the Aves Ridge is still uncertain and subject to debate (Garroq *et al.*, 2021; Iturralde-Vinent & MacPhee, 2023). Remaining physical evidence for GAARlandia is a two-step sea-level fall at ~33.9 Ma (Eocene–Oligocene Transition 1, EOT-1) and ~33.7 Ma (Oligocene 1, O1), totalling ~75 m [dates and notations follow Miller *et al.* (2020a), acronyms indicate $\delta^{18}\text{O}$ (a measure of the ratio of stable isotopes oxygen-18) maxima, i.e. glacial periods] along with a suite of geological observations consistent with a hypothesis of uplift and subaerial exposure (Iturralde-Vinent & MacPhee, 2023). There is evidence that submerged islands maintained coral reefs where coral growth kept pace with subsidence (Garroq *et al.*, 2021).

Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) devised the GAARlandia hypothesis with evidence from mammals, but subsequent analysis has diminished this support (Dávalos & Turvey, 2012; Woods *et al.*, 2018, 2021). Primary supporting evidence now comes from fossils of Caribbean sloths (Delsuc *et al.*, 2019) and caviomorph rodents (Marivaux *et al.*, 2020), both of which also dispersed overseas. Sloths populated Central America prior to closure of the Isthmus of Panamá (Woodburne, 2010) and caviomorph rodents dispersed among Antillean islands (Woods *et al.*, 2021). Iturralde-Vinent & MacPhee (1999) proposed that evidence for vicariant speciation in mammals among Antillean islands supports the GAARlandia hypothesis, but vicariance among islands could also occur for lineages established *via* overseas dispersal.

Considering non-mammals, relatives of anurans that potentially used GAARlandia (Alonso, Crawford & Bermingham, 2012) also dispersed overseas (Heimicke, Duellman & Hedges, 2007). Several studies of terrestrial arthropods also have implied support for GAARlandia. Nevertheless, in a rare comparative study, Crews & Esposito (2020) found dispersal ability to be the best predictor of immigration to islands. Of 31 mainland-to-island dispersals, two (6.5%) were potentially associated with GAARlandia. One of these was later overturned (*Micrathena* spiders; Shapiro, Binford & Agnarsson, 2022) and the remaining lineage (*Calisto* butterflies) only supported GAARlandia in one of two possible phylogenetic arrangements (Crews & Esposito, 2020). In other studies, *Deinopis* spiders potentially used GAARlandia, but at other times dispersed overseas (Chamberland *et al.*, 2018). Three of five immigrations by

Euophryinae spiders in the study of Zhang & Maddison (2013) possibly used GAARlandia, but one of these was subsequently revised with a younger date, incompatible with GAARlandia (Cala-Riquelme *et al.*, 2022). For huntsmen (Sparassidae, Araneae), two immigrations potentially corresponded with GAARlandia, but two others occurred later, overseas (Tong *et al.*, 2019).

Importantly, the GAARlandia hypothesis is presently interpreted as a filter barrier, unsuitable for poorly dispersing organisms (Iturralde-Vinent, 2006; Iturralde-Vinent & MacPhee, 2023). This distinction is relevant for freshwater fishes, which are particularly poor at oceanic dispersal among islands (see Section 1). If the GAARlandia landspan is treated as an archipelago rather than a landspan, then expectations are more similar (if not identical) to expectations from a hypothesis of overseas dispersal. Similarly, some authors have proposed that GAARlandia served as a dispersal route between South and Central America (Peña, Nylin & Wahlberg, 2011; Řičan *et al.*, 2013; Murillo-Ramos *et al.*, 2021). GAARlandia could not have had a land connection to Central America (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999, 2023; Iturralde-Vinent, 2006). Hence, any scenario of dispersal from GAARlandia to North America implies the animals involved conducted overseas dispersal and were not reliant on landspans.

(3) Long-distance dispersal model for Antillean freshwater fishes

In the studies reviewed above, indicating support for GAARlandia, there is an issue of parsimony because multiple mechanisms of immigration are inferred where one is sufficient. A simpler interpretation is that long-distance dispersal is the general mode of immigration to the Greater Antilles (Roncal *et al.*, 2020). Another way to state this is that, without independent data for a landspan, and given evidence that the lineages in question can immigrate overseas, long-distance dispersal is an appropriate null hypothesis (Dávalos & Turvey, 2012). For instance, immigration timing was potentially congruent with GAARlandia for one lineage of amphibiaenids, but the preferred model for immigration in this group supports overseas dispersal, and the history of Amphibiaenia includes two other overseas dispersals into the Caribbean (Graboski *et al.*, 2022). For *Heraclides* swallowtails, although divergence estimates overlapped with the GAARlandia timeframe, Lewis *et al.* (2015) documented two subsequent mainland island immigrations and preferred a hypothesis of overseas dispersal. Further, studies document overseas immigration as the primary (or sole) mode for various Caribbean land mammals (Woods *et al.*, 2018, 2021), lizards (Pinto-Sánchez *et al.*, 2015; Tucker *et al.*, 2017; Schools, Kasprovicz & Hedges, 2022), ants (Price *et al.*, 2022), weevils (Zhang *et al.*, 2017), praying mantises (Svenson & Rodrigues, 2017), wasps (Ceccarelli & Zaldívar-Riverón, 2013; Rodríguez, Pitts & von Dohlen, 2015), spiders (Agnarsson *et al.*, 2016; Čandek *et al.*, 2019, 2021), and land snails (Uit de Weerd, Robinson & Rosenberg, 2016).

Given uncertainties associated with Cretaceous vicariance and GAARlandia, we believe it most parsimonious to consider dispersal hypotheses for immigrations by freshwater fishes to the Greater Antilles, consistent with the absence of primary freshwater fishes there. Researchers invoking land-span hypotheses for freshwater fishes of the Greater Antilles rarely address the need for freshwater connections, but Weaver *et al.* (2016a) noted that if freshwater connections existed along GAARlandia, primary freshwater fishes should have reached the Greater Antilles. Notably, the Aves Ridge narrows to ~30 km in width adjacent to South America (Garroq *et al.*, 2021). Even if this narrow isthmus emerged as part of GAARlandia, there might still have been an ocean gap between South America and wider portions of the Aves Ridge, further north. Freshwater connections are often limited on narrow peninsulas or isthmuses. For instance, Caribbean rivers of Costa Rica and Panamá are steep and short (Sosa Gonzalez *et al.*, 2016), discharging onto a narrow continental shelf, and suggesting little potential for interconnection during sea-level falls (Bagley, Hickerson, Johnson, 2018). Accordingly, secondary freshwater fishes dominate the Central American fish fauna (Matamoros *et al.*, 2015) because the narrow Isthmus of Panamá restricted dispersal by primary freshwater fishes (Smith & Bermingham, 2005).

Additional examples are available. The Baja California Peninsula has existed for >6 Ma (Umhoefer *et al.*, 2018), twice as long as proposed for GAARlandia, but harbours no primary freshwater species (Miller, Minckley & Norris, 2005; Rico *et al.*, 2022). This is partly attributable to aridity, but also reflects limited riverine connectivity along the peninsula and across the narrow continental shelf (Dolby *et al.*, 2018). The Florida and Yucatán peninsulas have broad continental shelves, but were subjected to Quaternary marine inundations. This, combined with low freshwater connectivity, produced depauperate freshwater fish faunas, with few primary freshwater fishes (Gilbert, 1987; Miller *et al.*, 2005; Elfas *et al.*, 2020). Thus, immigration along an isthmus or peninsula lacking direct freshwater connections appears to be restricted to the same taxa best suited for oceanic dispersal. This suggests that even if the Great Arc of the Caribbean or GAARlandia provided land bridges, without freshwater connections they may not have facilitated immigration of freshwater fishes any more than an ocean gap would.

(4) Considering ocean currents

Due to an historical emphasis on vicariance, syntheses of biogeography in Caribbean freshwater fishes often focus on changing land connections (Rosen, 1975; Burgess & Franz, 1989; Chakrabarty & Albert, 2011). However, if oceanic dispersal is an important mode of immigration, studies should also consider the historical geography of ocean currents. For instance, phylogeography of *Kryptolebias* in the Antilles, a presumed oceanic disperser, corresponds with the geography of contemporary currents

(Tatarenkov *et al.*, 2017). The dominant current system in the study region is the Caribbean Loop Current System (see Fig. 3A), flowing east to west across the Caribbean Sea, northwest through the Pedro and Yucatán channels to the Gulf of México, where it turns clockwise, southeast to the Straits of Florida, east through those straits, and then north along the Atlantic Coast of North America (Kirillova *et al.*, 2019; Xu *et al.*, 2022). This current system is an important route for intermittent rafting of flotsam and associated organisms (Thiel & Haye, 2006).

Important Cenozoic events affecting the Caribbean Loop Current began with closure of the Georgia Channel in the Early Oligocene (Missimer, 2002; Missimer & Maliva, 2017). This directed outflow from the Gulf of México to the Straits of Florida (Guertin, Missimer & McNeill, 2000) and, combined with narrowing of the Central American seaway [Late Oligocene (Montes *et al.*, 2012; McGirr, Seton & Williams, 2021)], to establish the Caribbean Loop Current System (Hübscher *et al.*, 2023). This system served as a dispersal avenue from northern South America to the Bahamas, with Central America, North America, and Cuba as points in between (Gaspar, Candela & Shillinger, 2022). Also in the Oligocene, uplift of the Andes Mountains created a continental, subAndean river system that discharged into the Caribbean from north-western South America (Hoom *et al.*, 2010; Wesselingh & Hoom, 2011). Sediments from this river extend across the Grenada Basin (Garroq *et al.*, 2021), suggesting this river discharged flotsam into the Caribbean Current.

Subsequent (Middle Miocene) narrowing of the Central American Seaway (Montes *et al.*, 2015; McGirr *et al.*, 2021) intensified the Caribbean Loop Current (Hübscher *et al.*, 2023) and connected it with the Mississippi Tennessee delta in the northern Gulf of México (Xu *et al.*, 2022). This suggests potential delivery of flotsam from these rivers into the Loop Current as it turned towards Cuba. However, for a time at the start of the Late Miocene (11.5–9.5 Ma), strong inflows from the Pacific Ocean into the Central American Seaway blocked the Caribbean Current from reaching the Gulf of México (Kirillova *et al.*, 2019). Thereafter, progressive shoaling of the Central American Seaway (Late Miocene) eventually re-integrated and strengthened the Caribbean Loop Current System (Kirillova *et al.*, 2019; Prabhat *et al.*, 2022).

III. SYNTHETIC ANALYSES

(1) Clustering analysis and bioregions

Our study area included all coastal drainages from the Florida Peninsula to Venezuela, the Lesser Antilles, Greater Antilles, Bahamas (excluding Bermuda), and Cayman Islands. Our sampling unit was level-6 HydroBASINS (Linke *et al.*, 2019). Data sources for fish distributions were

Greenfield & Thomerson (1997), Miller *et al.* (2005), Smith & Bermingham (2005), Kihn-Pineda, Cano & Morales (2006), Maldonado-Ocampo, Vari & Usma (2008), Rodríguez-Olarte, Taphorn & Lobón-Cervía (2009), Matamoros, Schaefer & Kreiser (2009), Matamoros, Kreiser & Schaefer (2012), Matamoros *et al.* (2015, 2016), and DoNascimento *et al.* (2017). Data were also extracted from Fishbase (Froese & Pauly, 2019). Nomenclature followed Eschmeyer, Fricke & van der Laan (2022).

To delineate bioregions, we constructed a presence/absence matrix of 1237 species (466 genera, 56 families), distributed among 96 level-6 HydroBASINS, and calculated a distance matrix of Jaccard pairwise dissimilarities ('beta.jtu' command, 'beta.pair' function, R package *betapart*; Baselga *et al.*, 2020). This method measures proportional replacement of species between assemblages, uninfluenced by species richness (Hattab *et al.*, 2015). To produce a dendrogram of faunal similarity among hydrobasins, we used an unweighted paired-group method with arithmetic mean (UPGMA; 'hclust' function, R package *stats*; R Core Team, 2021). To test how well the dendrogram maintained pairwise distances in the matrix, we calculated a cophenetic correlation [Farris, 1969; R package *Vegan* (Oksanen *et al.*, 2019)]. This measure ranges from 0 to 1, with values >0.9 denoting excellent fit (Farris, 1969). The resulting dendrogram (Fig. 1) was an excellent fit to the data matrix (cophenetic correlation coefficient = 0.922).

We applied the Kelley Gardner Sutcliffe penalty function (KGS; 'kgs' function, R package *maffree*; White & Gramacy, 2015) to derive a minimum KGS value indicating the optimal number of clusters to maximise cohesiveness within branches (Kelley, Gardner & Sutcliffe, 1996). The KGS function indicated 11 as the optimal number of clusters on the UPGMA dendrogram. However, the tree had nine distinct branches, with five forks jointly positioned at the next level of branching (Fig. 1) forcing us to choose between 14 and nine clusters. The 14-cluster scenario appeared to over-split the tree into small regions and even the nine-cluster scenario included two clusters with three or fewer HydroBASINS. One of these (upper-middle Grijalva) is a faunally distinct subdrainage (Eliás *et al.*, 2020), geographically nested within its sister branch, so we recognised this entire set of branches as the Maya Terrane bioregion (Fig. 1). In the other case, three HydroBASINS in western Panamá (Guariviara, Sixaola, Changuinola) formed a distinct branch sister to an adjacent region to the north. Rather than treat these western Panamanian HydroBASINS as a separate bioregion, we grouped them with their geographically contiguous sister branch as the Chortís Block bioregion (Fig. 1). From these considerations, we identified seven bioregions: (i) Northern Gulf of México (NGM); (ii) Western Gulf of México (WGM); (iii) Maya Terrane (MT); (iv) Chortís Block (CB); (v) Eastern Panamá (EP); (vi) Northern South America (NSA, includes Lesser Antilles); and (vii) Greater Antilles (GA; includes Bahamas and Cayman Islands, Fig. 1). To assess statistical validity, we investigated faunal similarity within and among branches using one-way analysis of

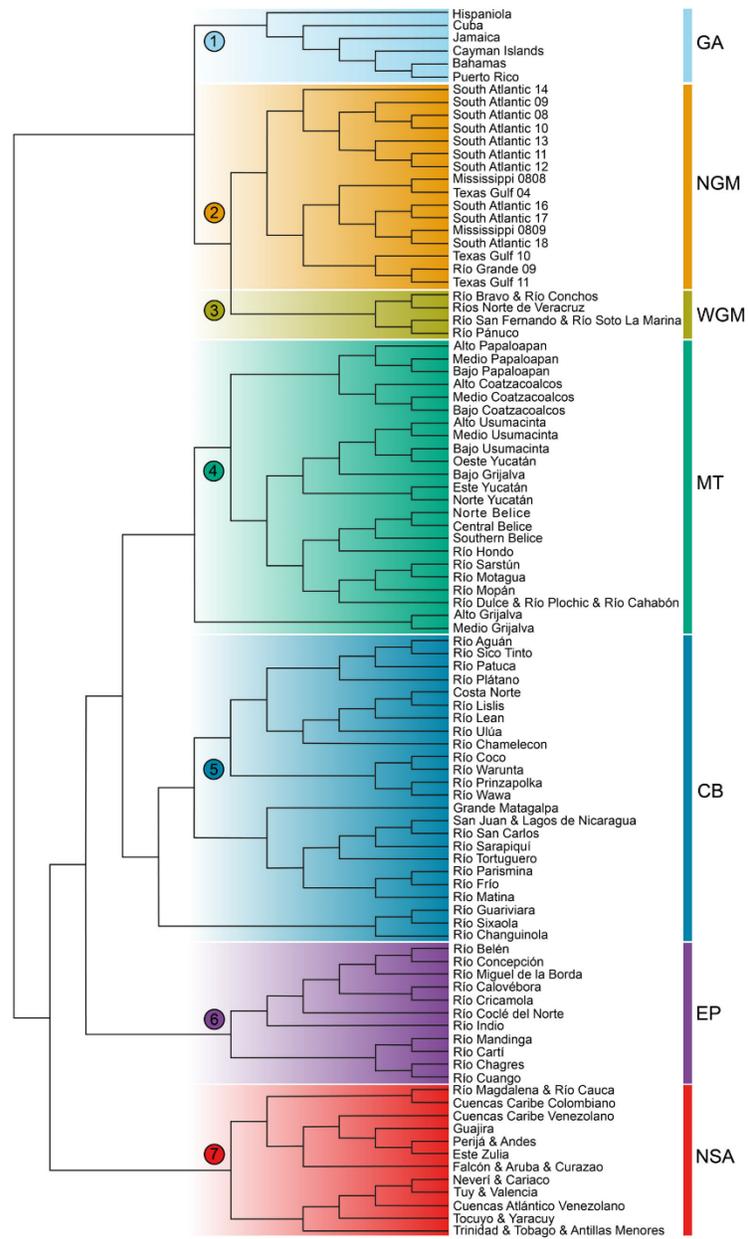
similarity (ANOSIM, 'anosim' function, *vegan* package in R; Oksanen *et al.*, 2019). The resulting R test statistic ranges from 0 to 1 [$R = 0$, hydrobasins are similar among and within clusters; $R = 1$, hydrobasins within clusters are distinct from those in other clusters (Clarke & Warwick, 1994)]. ANOSIM results indicated the seven bioregion clusters were well differentiated ($R = 0.78$) and statistically different from each other ($P < 0.001$).

We documented 65 freshwater fish species (six families) in the GA bioregion (see online Supporting Information, Appendix S1). Given that cyprinodontiforms dominated the freshwater fish fauna in the GA (>90% of freshwater fish species, see Fig. 2), we summarised the proportion of species from this family of secondary freshwater fishes that are present in each bioregion as a measure of compositional dissimilarity. If immigration to the GA was random for freshwater fishes, we would expect compositional similarity in proportions among bioregions. The pattern present (Fig. 2) indicates that the NSA and NGM bioregions each have <10% cyprinodontiforms, with proportions increasing further away from either continent, reaching 50% in the MT bioregion. Non-cyprinodontiform families from North America are diminished in the WGM and MT bioregions because deserts and mountains limit southward immigrations (Miller *et al.*, 2005; Rico *et al.*, 2022). Non-cyprinodontiform families from South America are diminished in the CB and MT bioregions due to barrier effects of the Isthmus of Panamá and former Central American Seaway (Matamoros *et al.*, 2015; Bagley *et al.*, 2018). Increased prevalence of cyprinodontiforms in the WGM, MT, and CB bioregions illustrates their superior dispersal ability. As biotic and environmental filtering can also block immigrants from becoming established after an island is reached (Schrader *et al.*, 2021), cyprinodontiform adaptations may not only increase dispersal potential, but also facilitate establishment and persistence.

In comparison to a notable 50% cyprinodontiforms in the MT bioregion, the freshwater fauna of the GA bioregion exceeds 90% cyprinodontiforms (Fig. 2). This illustrates that the GA bioregion was even more difficult to reach and populate than the MT bioregion. Even Cichlidae, a prominent family of secondary freshwater fishes in Middle America (Matamoros *et al.*, 2015), evidently had limited capacity to reach, persist, and diversify in the GA. Hence, the freshwater fish fauna of the GA bioregion has exceptionally high compositional dissimilarity, in agreement with a hypothesis of long-distance dispersal.

(2) Dispersal directions and minimum-spanning tree

To identify possible routes to the GA, we used the coefficient of dispersal direction (DD₂; Legendre & Legendre, 1984). The procedure makes four assumptions (Bachraty, Legendre & Desbruyere, 2009): (i) past dispersals leave traces in modern fish assemblages; (ii) dispersal is probable; (iii) dispersals occur only between neighbouring areas; and



(Figure 1 legend continues on next page.)

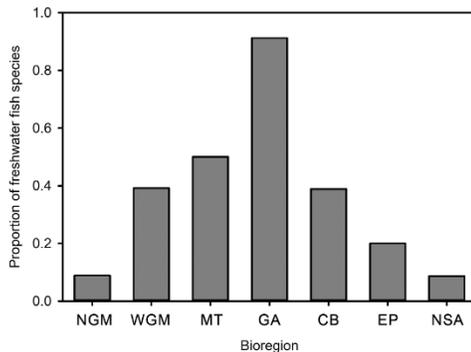


Fig. 2. Proportion of fish species by bioregion that is within the order Cyprinodontiformes. Species numbers by bioregion are: 281, Northern Gulf of México (NGM); 125, Western Gulf of México (WGM); 138, Maya Terrane (MT); 68, Greater Antilles (GA); 95 Chortís Block (CB); 65, Eastern Panamá (EP); 572, Northern South America and Lesser Antilles (NSA).

(iv) dispersals follow asymmetries, from areas with higher richness to areas with lower richness. We applied DD_2 ,

$$DD_2(A1 \rightarrow A2) = \frac{2a}{2a+b+c} \frac{(b-c)}{a+b+c},$$

where a is the number of genera shared between two regions; b is the number of genera present in area 1 (A1) but not in area 2 (A2), and c is the number of genera in A2 but not in A1 (we used the generic level to overcome the effect of local endemism in the GA bioregion). The DD_2 coefficient determines similarity between neighbouring faunas (first term in equation, Sørensen index). Only faunas with taxa in common can be linked by dispersal. The coefficient also determines the direction of asymmetry (second term in equation). In our analysis, if a genus immigrated from a mainland bioregion (A1) to the GA (A2), the DD_2 value would be positive, whereas if immigration occurred in the reverse direction (from A2 to A1), the DD_2 value would be negative. For each DD_2 , we calculated the McNemar probability to verify asymmetry between bioregions (Bachraty *et al.*, 2009; 'bgdispersal' function, R package *vegan*; Oksanen *et al.*, 2019). This analysis indicated richness asymmetry was present between the GA and surrounding bioregions (Fig. 3B).

We used the Holm–Bonferroni sequential procedure to determine statistical significance of dispersal directions

(Bachraty *et al.*, 2009). We used an alpha of 0.01 to identify bioregions with significant asymmetries because at the genus level, the GA bioregion has high faunal similarity to other bioregions. We also generated a minimum-spanning tree (MST) based on Jaccard similarity (Legendre & Legendre, 1998). Results were combined with information from the DD_2 analysis to delineate faunal connections among bioregions. Based on strength of asymmetry (Table 2), the NGM, WGM, MT, CB, and NSA bioregions were likely source bioregions (Fig. 3B).

(3) Ancestral-areas reconstruction

To reconstruct ancestral areas, we used published phylogenies when available. The Lepisosteidae phylogeny was based on a coalescent analysis of mitochondrial and nuclear genes (Wright, David & Near, 2012). The Fundulidae phylogeny was generated from a 152-gene matrix constructed from RNA-sequence data for 16 species, combined with nuclear *RAG1* and *glt* gene sequences for 32 species (Rodgers *et al.*, 2018). For Cichlidae, we used two topologies from Ives, Torti & López-Fernández (2018), which showed different positions for *Nandopsis* of the GA, based on 415 exons for 139 species. Ives *et al.* (2018) and Alda *et al.* (2021) recommended use of both topologies. The phylogeny for Poeciliidae was based on Reznick *et al.* (2017), which used nuclear and mitochondrial loci for 293 taxa. However, because Reznick *et al.* (2017) did not include Hispaniolan *Poecilia*, we also conducted an analysis for *Limia* and Hispaniolan *Poecilia* based on Weaver *et al.* (2016a).

Due to lack of published phylogenies for Cyprinodontidae and Rivulidae, we obtained *cytb* sequences from GenBank for 24 species of Rivulidae and 21 species of Cyprinodontidae. These were aligned using the software *Mega* v.10.2 (Tamura *et al.*, 2013). Ambiguities were coded as missing data. Bayesian inference analyses were performed using *MrBayes* 3.2.7 on the alignments for each family (Ronquist & Huelsenbeck, 2003). Markov chain Monte Carlo was run for one million generations for two independent runs. We inspected the output for convergence and measured the average standard deviation of these runs until that value was <0.005, indicating the chains reached convergence.

We used ancestral-character-state reconstruction (Cunningham, Omland & Oakley, 1998) to determine likely ancestral areas of taxa in each phylogenetic tree (Piric *et al.*, 2012). Each species was coded for its presence by bioregion and the procedure calculated possible ancestral areas for each node using parsimony in *Mesquite* 3.7, with minimum area change for seven areas (Piric *et al.*, 2012; Reznick *et al.*, 2017). Ancestral-areas reconstructions indicated that

(Figure legend continued from previous page.)

Fig. 1. Colour-coded beta diversity unweighted pair-group method using arithmetic averages (UPGMA) dendrogram of the Caribbean Sea and Gulf of México basins depicting seven ichthyological bioregions (1) Greater Antilles (GA), (2) Northern Gulf of México (NGM), (3) Western Gulf of México (WGM), (4) Maya Terrane (MT), (5) Chortís Block (CB), (6) Eastern Panamá (EP), (7) Northern South America and Lesser Antilles (NSA).

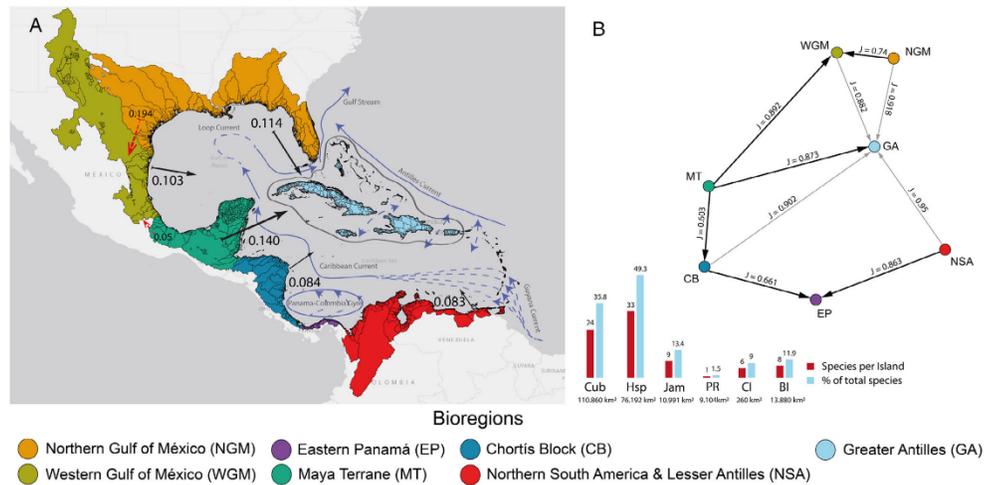


Fig. 3. (A) Regionalization of 96 level-6 HydroBASINs of the Gulf of México and Caribbean Sea in a model with seven bioregions (see Fig. 1). Arrows indicate direction and magnitude (arrow size) of coefficients of dispersal direction (DD_2) from mainland to the Greater Antilles (solid black lines) and among continental bioregions (dashed red lines). Blue arrows indicate the marine currents that flow through the region. (B) Minimum-spanning tree (MST, black arrows) among bioregions computed from Jaccard's similarity coefficients using genera. Significant DD_2 vectors (see Table 2) that are not MST links are also shown (grey arrows). Jaccard's values (J) for generic similarity are provided. Species richness and percentage of total species richness in Greater Antilles, with island areas provided in the histogram at the bottom: Cub, Cuba; Hsp, Hispaniola; BI, Bahamas Islands; Jam, Jamaica; PR, Puerto Rico; CI, Cayman Islands.

freshwater fishes of the GA descend from 16 or 17 immigrations (see Section III.4). All adjacent bioregions potentially contributed immigrants to the GA and each island group within the GA bioregion harbours taxa from multiple ancestral areas, except for Puerto Rico, which supports only one species of freshwater fish (Table 1).

Evidence from the UPGMA tree (Fig. 1) and MST (Fig. 3B) indicated that the fish faunas are differentiated among three meta-regions: North America (NGM, WGM), Central America (MT, CB), and South America (EP, NSA). For an assessment of faunal filtering, we plotted the maximum number of immigrations from each meta-region to each island group of the GA (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007). Each meta-region contributed immigrants to each island group (except Puerto Rico). This pattern (Fig. 4) is counter to expectations of vicariance (Platnick & Nelson, 1978) and reveals a multi-way filtering effect, characteristic of island faunas assembled through long-distance dispersal (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).

(4) Immigration narrative

We reviewed phylogenetic, geological, and climatic literature, to interpret the succession of immigrations while assessing agreement with analytical findings. Methods of interpretation vary, so it is important to clarify our approach.

We consider divergence estimates (i.e. nodes) to document timing of geographical separation between sister lineages (e.g. Weaver *et al.*, 2016a). Some studies have used inter-node branch lengths to estimate separation timing (e.g. Reznick *et al.*, 2017), but this implies that divergence preceded geographical separation, in contrast to the assumption of vicariance biogeography that geographical separation causes divergence (Rosen, 1975; Platnick & Nelson, 1978). To support a vicariance scenario, confidence limits of a divergence estimate should overlap with the timing of barrier formation (e.g. Alonso *et al.*, 2012; Delsuc *et al.*, 2019). Some studies appear to dismiss confidence limits in favour of a landspan hypothesis, despite incongruent timing (Řičan *et al.*, 2013; Deler-Hernández *et al.*, 2018; Cala-Riquelme *et al.*, 2022), but we used a stricter approach. For any reference cited, we use reported divergence estimates, not inter-node lengths. If a confidence estimate did not overlap in time with timing of land separation, we concluded that a relation of phylogenetic divergence with landspan disruption was improbable. Immigrations are narrated below in chronological order. For undated immigrations, the order is tentative based on available information.

(a) *Paleogene (66.0–23.0 Ma)*

(i) *Girardinus–Quintana*. The ancestral area for *Girardinus–Quintana* (Poeciliidae) is ambiguous and could be the WGM,

Table 2. Results of coefficient of dispersal direction (DD_2) from mainland to the Greater Antilles bioregions. M = McNemar value. P = McNemar probability adjusted with the Holm correction (**** $P < 0.0001$).

Bioregions	DD_2	M	P
Northern Gulf of México (NGM)	0.114	70	****
Western Gulf of México (WGM)	0.103	14	0.0001
Maya Terrane (MT)	0.140	30	****
Chortís Block (CB)	0.084	13	0.0003
Eastern Panamá (EP)	0.000	8	0.0042
Northern South America & Lesser Antilles (NSA)	0.083	178	****

MT, EP, or NSA bioregions (Fig. 5). Although *Girardinus–Quintana* has the oldest divergence estimate available for freshwater fishes of the GA (Table 1), and the 95% credibility intervals are broad (50.7–22.3 Ma) and provisional (Reznick *et al.*, 2017), the divergence estimate greatly post-dates the 100–90 Ma Cretaceous vicariance scenario, in disagreement with Doadrio *et al.* (2009). The credibility intervals do overlap with the Oil glaciation, which technically supports the GAARlandia hypothesis, in agreement with Irbek *et al.* (2007) and Reznick *et al.* (2017). However, the intervals also overlap with other sea-level rises and falls (Fig. 6). The point estimate most closely aligns with the Middle Eocene Climatic Optimum, a time of sea-level rise. Without further information, this immigration remains mysterious.

(ii) *Nandopsis*. *Nandopsis* (Cichlidae) represents one of only two immigrations to the GA by non-cyprinodontiforms. A recent divergence estimate (Řičan *et al.*, 2013) is too young for Cretaceous vicariance, in disagreement with Chakrabarty (2006) and Chakrabarty & Albert (2011). It is also at least 4.0 Ma younger than the Oil glaciation (GAARlandia), in disagreement with Řičan *et al.* (2013). At the latest, post-glacial sea-level rise at 32.0 Ma (Miller *et al.*, 2020a) would have disrupted GAARlandia (if it existed), and this occurred at least 2.5 Ma before the estimated divergence of *Nandopsis* (Fig. 6).

High salinity tolerances in Central American cichlids and their presence in coastal and marine waters (Oldfield, 2007), along with discovery of a Late Miocene cichlid fossil in marine sediments of Costa Rica (Lucas *et al.*, 2017), suggest potential for oceanic dispersal, in agreement with classifications of cichlids as secondary freshwater fishes (Myers, 1938; Bianco & Nordlie, 2008) and freshwater estuarine opportunists (Potter *et al.*, 2015; Whitfield, 2015). Further, a Cichlidae–*Pholidichthys* sister relationship (Eytan *et al.*, 2015) suggests the most recent common ancestor (MRCA) of Cichlidae was marine (Matschiner *et al.*, 2020). Divergence estimates and ancestral-area reconstructions suggest that the MRCA of New World cichlids reached South America from Africa, across the open ocean (Lavoué, 2020). Thus, New World cichlids likely descend from an ocean-crossing ancestor.

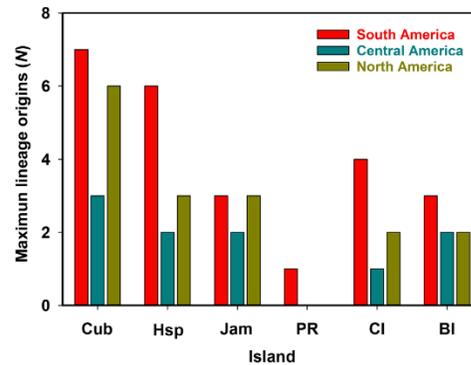


Fig. 4. Maximum number of immigration events from each meta-region for each lineage of freshwater fish on each island group of the Greater Antilles bioregion. Meta-regions: South America (NSA, EP), Central America (CB, MT), North America (WGM, NGM). Taxa with multiple possible ancestral areas were counted for each continent that was a possible ancestral area (i.e. taxa could be counted multiple times). Bioregions: GA, Greater Antilles; NGM, Northern Gulf of México; WGM, Western Gulf of México; MT, Maya Terrane; CB, Chortís Block; EP, Eastern Panamá; NSA, Northern South America (includes Lesser Antilles). Cub, Cuba; Hsp, Hispaniola; Jam, Jamaica; PR, Puerto Rico; CI, Cayman Islands; BI, Bahamas Islands.

The phylogenetic position of *Nandopsis* is uncertain (Ilves *et al.*, 2018) and trees used in this analysis (Fig. 7) indicate different placements than in Řičan *et al.* (2013). Thus, the applicability of the available divergence estimate is unclear. Based on Řičan *et al.* (2013), we infer the Central American cichlid lineages diverged no more than 35 Ma. Following the Astral-II topology (Ilves *et al.*, 2018), *Nandopsis* is the earliest diverging lineage from a clade that populated the CB, suggesting the MRCA was distributed among the NSA, CB, and GA bioregions (Fig. 7). If the MRCA inhabited the subAndean river, rafts of vegetation discharged into the Central American Seaway may have been carried, perhaps within a plume of brackish water (Tagliacollo *et al.*, 2017), into the Central American Seaway. In the Oligocene, the seaway current flowed westward (Fraass *et al.*, 2019) (Fig. 8A). This would have transported the subAndean-river plume towards the Pacific Ocean, but Late Eocene narrowing of the seaway as the Panamá Arc collided with South America (Montes *et al.*, 2012; McGirr *et al.*, 2021) could have increased the potential for landfall *en route* (Fig. 8A). Once established, the MRCA of CB cichlids potentially dispersed along the Nicaragua Rise, which hosted continuous carbonate banks and barrier reefs extending to Jamaica (Roth, Droxler & Kamco, 2000; Mutti, Droxler & Cunningham, 2005). Previous studies suggest cichlids used this route in one direction or another (Chakrabarty & Albert, 2011;

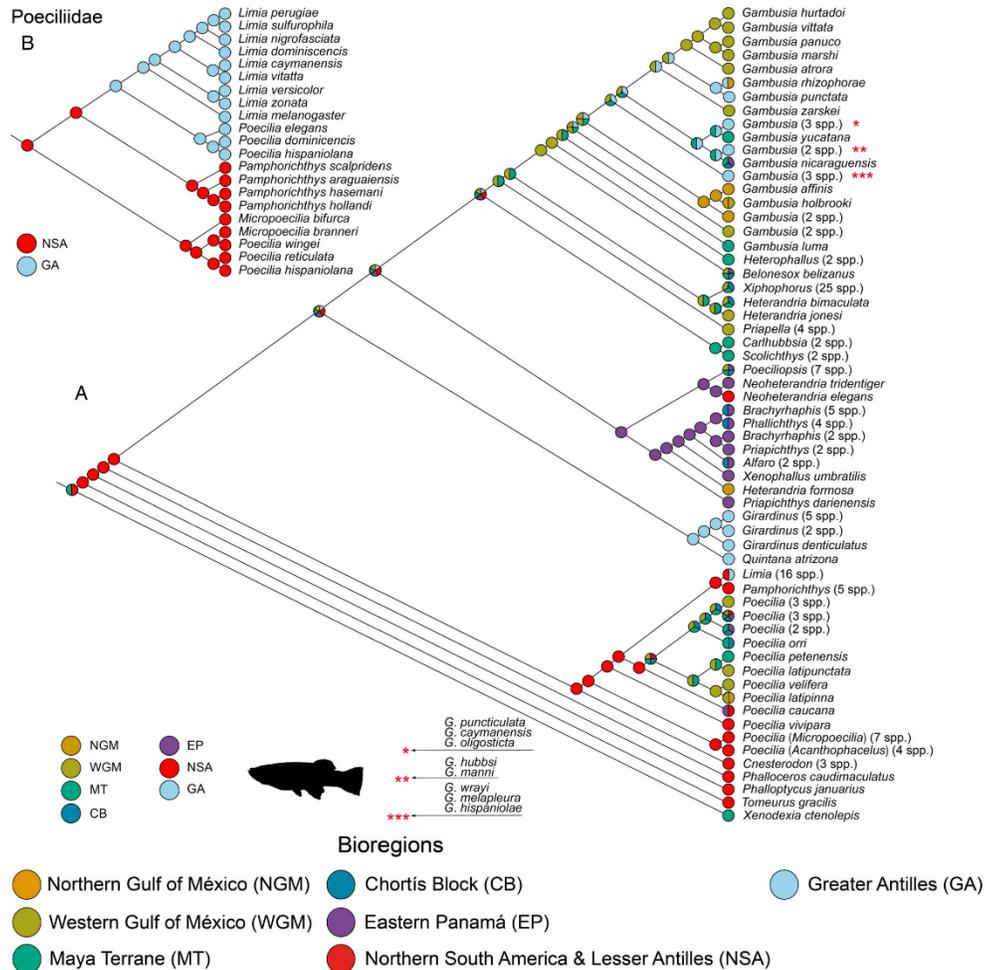


Fig. 5. Final ancestral areas analysis redrafted from Reznick *et al.* (2017) for Poeciliidae (A). This tree is missing Hispaniolan Poecilia, so an analysis redrafted from Weaver *et al.* (2016a) is provided for Antillean *Limia* and *Poecilia* (B). Not all distributions of South American freshwater fish species represented in the reconstruction are found in the NSA bioregion.

Řičan *et al.*, 2013, 2016). In the Oligocene, most of Jamaica was submerged (Gold *et al.*, 2018), but Hispaniola and Cuba (where *Nandopsis* occurs) were adjacent to the rise and partly emergent (Iturralde-Vinent, 2006), suggesting availability to cichlids (Fig. 8A). The carbonate banks on the Nicaragua Rise began to founder (i.e. sink, collapse) in the Late Oligocene, allowing the Caribbean Current to bisect the Nicaragua Rise ~27 Ma (Mutti *et al.*, 2005), potentially

isolating Antillean populations from those on the CB, congruent with the available divergence estimate for *Nandopsis* (Fig. 6).

In comparison, following the STAR topology (Fig. 7), *Nandopsis* is nested within South American cichlids, suggesting direct immigration to Hispaniola or Cuba from South America. The present *Nandopsis* divergence estimate precedes a period of current reversal in the Central American Seaway

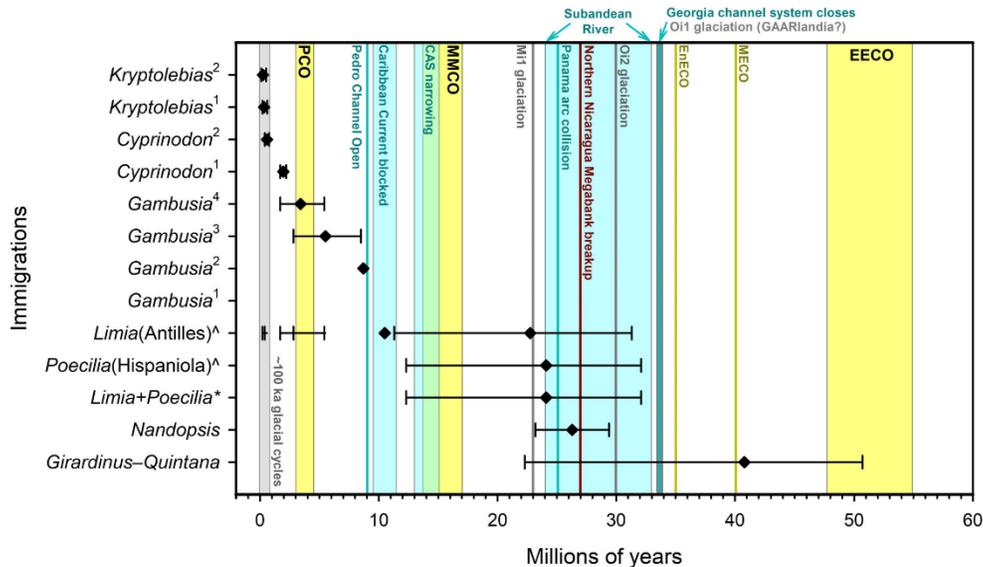


Fig. 6. Estimates of immigration timing (Table 1) plotted on a timeline showing major oceanographic events (Miller *et al.*, 2020a,b). Immigrant lineages (see Table 1 for more detail): *Quintana-Girardinus* = common ancestor; *Nandopsis* = common ancestor; two possible scenarios are given for *Limia* & Hispaniolan *Poecilia* – as combined (asterisk) or separate (caret) immigrations (see Section III.4.a.iii); *Gambusia*¹ = common ancestor of *Gambusia melaleuca*–*G. wrayi*–*G. hispaniolae*; *Gambusia*² = common ancestor of *Gambusia rhizophorae*–*G. punctata*; *Gambusia*³ = common ancestor of *Gambusia manni*–*G. hubbsi*; *Gambusia*⁴ = common ancestor of *Gambusia punctulata*–*G. caymanensis*–*G. oligosticta*; *Cyprinodon*¹ = common ancestor of *Cyprinodon bondi*–*C. nicholssi*–*C. sp.* Lake Enriqueillo; *Cyprinodon*² = *Cyprinodon variegatus*; *Kryptolebias*¹ = *K. marmoratus*; *Kryptolebias*² = *K. hermaphroditus*. For certain *Gambusia*, lineages 1 and 2, only point estimates are available (Reznick *et al.*, 2017). Other estimates include error bars indicating measures of uncertainty provided in references (Haney *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017; Tatarenkov *et al.*, 2017; Pérez-Miranda *et al.*, 2020). Warm periods with elevated sea levels are shown in yellow: EECO = Early Eocene climatic optimum (55.0–47.9 Ma); MEEO = Middle Eocene climatic optimum (40.1 Ma); EnECO = End Eocene climatic optimum (35.0 Ma); MMCO = Middle Miocene climatic optimum (17.0–13.8 Ma); PCO = Pliocene climatic optimum (4.5–3.0 Ma). Glacial periods with exceptionally low sea levels are shown in grey: Oligocene 1 (O1) 33.9–33.7 Ma; Oligocene 2 (O2) 30.0 Ma; Miocene 1 (Mi1) 23.0 Ma; Middle–Late Pleistocene 100 ka glacial cycles. Note that O1 glaciations correspond in time with the GAARlandia hypothesis. Reorganisation of ocean currents is shown in blue: closure of the Georgia channel system (33.7 Ma; Missimer, 2002); discharge of subAndean river into the Granada Basin (33.0–24.0 Ma; Wesseligh & Hoorn, 2011); collision of Panamá arc with South America (25.0 Ma; Montes *et al.*, 2012); Central American Seaway (CAS) narrowing (15.0–13.0 Ma; Montes *et al.*, 2015), note overlap in time with the MMCO; break in the Caribbean Current due to Pacific Water inflow (11.5–9.5 Ma; Kirillova *et al.*, 2019), and establishment of the Caribbean Current through the Pedro Channel (9.0 Ma; Kirillova *et al.*, 2019). Foundering of the Nicaragua Rise ~27 Ma (Mutti *et al.*, 2005) is shown in red.

that temporarily allowed Pacific inflow into the Caribbean, ~23 Ma (Fraass *et al.*, 2019). This could have facilitated northward transport of rafts from the subAndean river and aligns in time with the Mi1 sea-level fall (Miller *et al.*, 2020a), which could have shortened distances from South America to Hispaniola and Cuba. If future phylogenies support the STAR topology, this scenario may deserve further consideration, but will also require a younger divergence estimate for strong support.

(iii) *Limia* + Hispaniolan *Poecilia*. *Limia* (Poeciliidae), with all but one species in the GA, is sister to three Hispaniolan

species of *Poecilia* [*P. dominicensis*, *P. hispaniolana*, *P. elegans* (Palacios *et al.*, 2016; Weaver *et al.*, 2016a)]. Our ancestral-area reconstructions indicate South America as the ancestral area for this entire group (Fig. 5), implying direct immigration to the GA. This agrees with persistence of saltwater tolerance among *Limia* (Burgess & Franz, 1989; Haney & Walsh, 2003; Weaver *et al.*, 2016b). Although Weaver *et al.* (2016a) found congruent timing of *Limia* divergence with GAARlandia, other studies produced younger estimates (Hrbek *et al.*, 2007; Reznick *et al.*, 2017). The estimate used here is provisional (Reznick *et al.*, 2017), but suggests

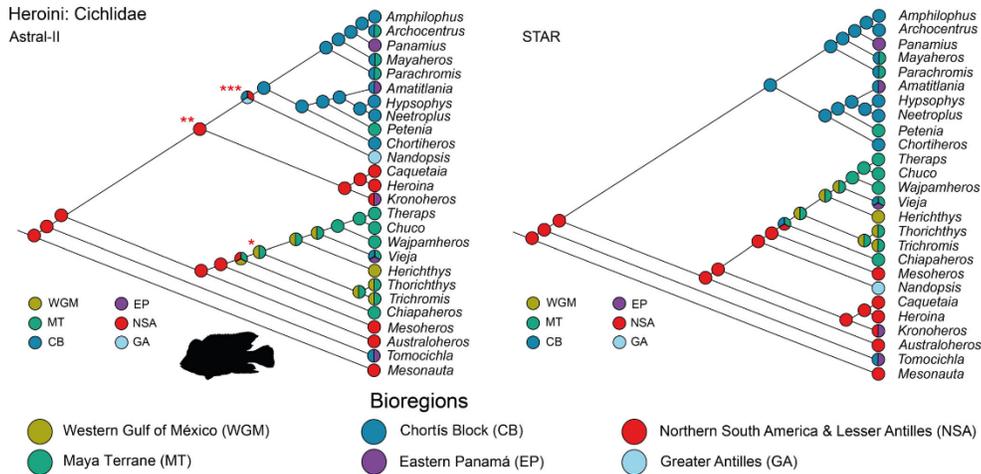


Fig. 7. Final ancestral area analysis redrafted from Ilves *et al.* (2018) for the Heroini tribe, Cichlidae. Trees were obtained using ASTRAL-II (left) and STAR (right) species trees methods with multi-locus bootstrapping. The position of Antillean *Nandopsis* changes radically depending on method. Asterisks denote weakly supported relationships. Not all distributions of South American freshwater fish species represented in the reconstruction are found in the NSA bioregion.

Oligo-Miocene oceanic immigration. Environmental factors that could have enhanced immigration (Fig. 8B) include: (i) Oligocene discharge from the subAndean river; (ii) collision of the Panamá Arc with South America, invigorating the Caribbean Current; and (iii) Mi1 sea-level fall, shortening travel distance (Fig. 6). In addition, viviparity in *Limia* (Helmstetter *et al.*, 2016) could increase rafting potential (Thiel & Gutow, 2005).

It is uncertain whether *L. heterandria* of Venezuela arose before or after establishment of *Limia* in the Antilles. Either hypothesis requires two immigrations. If the MRCA for the entire *Limia*–Hispaniolan *Poecilia* clade immigrated to the Antilles, ancestral *L. heterandria* descends from an immigrant back to South America. Alternatively, if Hispaniolan *Poecilia* immigrated first, *Limia* in South America possibly diverged from Hispaniolan *Poecilia in situ* and later immigrated to the GA, leaving *L. heterandria* behind. An ancestral-areas analysis based on a phylogeny that includes all taxa in this group may help resolve this uncertainty.

(iv) *Rivulus*. Murphy & Collier (1996) inferred, without formal divergence estimates, that Antillean *Rivulus* (Rivulidae) descend from immigrations occurring 80–70 Ma, leading them to favour Cretaceous vicariance. This is questionable because not only was the dating method informal but also Late Cretaceous immigration implies that Antillean *Rivulus* survived in proximity to the bolide impact (see Section II.1). There is also phylogenetic uncertainty as some reconstructions resolve *R. berovidesi*–*R. cylindraceus* (Cuba) and *R. rolffi*

(Hispaniola) as sister taxa, but others resolve them as independent branches (Murphy, Thomerson & Collier, 1999). Our analysis agrees with the latter scenario (Fig. 9), suggesting separate immigrations to each island from NSA. *Rivulus hartii* can undergo oceanic dispersal (Walter *et al.*, 2011) and exhibit egg diapause under harsh environmental conditions (Furness, 2016). If ancestors of Antillean *Rivulus* shared similar adaptations, this could have increased chances of oceanic immigration. Based on the phylogenetic positions of Antillean *Rivulus* (Fig. 9), we speculate that both immigrations occurred in the Paleogene (Table 1).

(v) *Cubanichthys*. *Cubanichthys cubensis* (Cuba) and *C. pengelleyi* (Jamaica) are highly divergent (Lara *et al.*, 2010), and *Cubanichthys* (Cubanichthyidae) may be paraphyletic (Piller *et al.*, 2022). Further, the phylogenetic position of *Cubanichthys* varies among studies (Helmstetter *et al.*, 2016) and the poorly known *Tssolebias martae* – a single specimen from the Río Magdalena delta, Colombia – may be related (Huber, 2015). These uncertainties preclude detailed biogeographical assessment. The origins of *Cubanichthys* are undated, but as the basal split within Cyprinodontidae was 23.8–18.4 Ma (Echelle *et al.*, 2005), *C. cubensis* and *C. pengelleyi* presumably pre-date this. However, Jamaica was not emergent until 25 Ma or later (James-Williamson, Mitchell & Ramsook, 2014), suggesting that *C. pengelleyi* is younger than 25 Ma but older than 18.4 Ma, leading us to speculate a Late Oligocene–Early Miocene origin (Table 1). Ancestral area reconstruction indicates that *C. cubensis* immigrated from the NGM bioregion (Fig. 10),

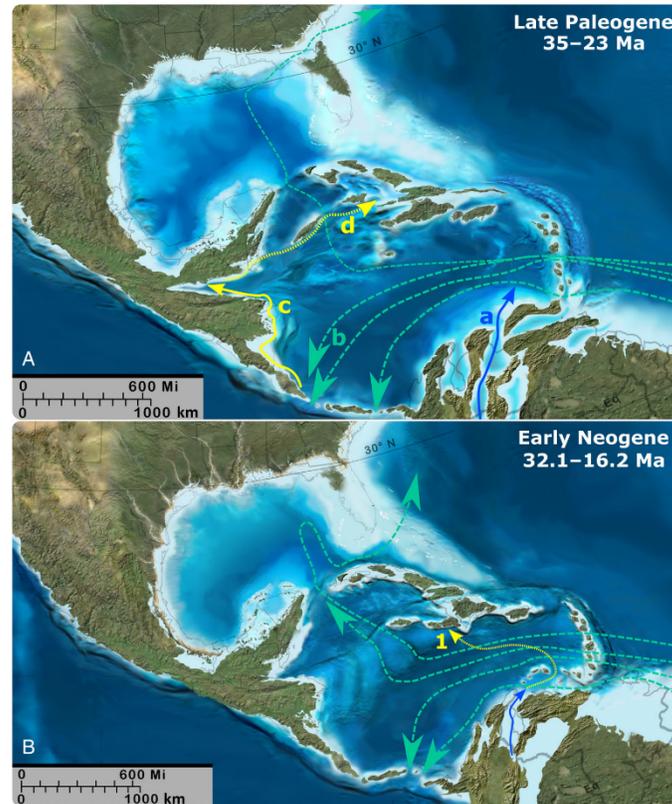


Fig. 8. Reconstructions of ocean currents (dashed green arrows) and immigrations to the Greater Antilles. (A) Late Paleogene immigration for *Nandopsis* (Cichlidae) 29.4–23.2 Ma in four steps (a–d): a, sub-Andean river discharges flotsam into Grenada Basin (blue arrow); b, flotsam transported west on Caribbean Current facilitating establishment in Central America; c, northward range expansion along Caribbean coast (solid yellow arrow); d, oceanic dispersal along northern Nicaragua Rise to Greater Antilles (dotted yellow arrow). Base map reconstructs the region 36–33 Ma (Ron Blakey, Deep Time Maps). (B) Inferred immigration route (1, dotted yellow arrow) for *Limia* + Hispaniolan *Poecilia* (Poeciliidae) 32.1–12.3 Ma, from northern South America to Hispaniola. It is possible only *Poecilia* made the first immigration and *Limia* made a second immigration 22.8–16.2 Ma. Base map reconstructs the region 22–19 Ma (Ron Blakey, Deep Time Maps). See Section III.4.a.ii and iii for details.

but this result is tentative given uncertain phylogenetic placement.

(b) *Neogene* (23.0–2.6 Ma)

(i) *Gambusia*. Reznick *et al.* (2017) identified four instances of *Gambusia* (Poeciliidae) reaching Caribbean islands. Viviparity likely provided an advantage for raft immigrations. The earliest immigration established *G. melapleura*–*G. wrayi*–*G. hispaniolae* of Jamaica and Hispaniola. Ancestral areas for this lineage could be the WGM or MT bioregions (Fig. 5).

From 11.5–9.5 Ma, a window of time congruent with divergence of this lineage (Fig. 6), inflow from the Pacific Ocean blocked the Caribbean Current, and offshore currents from the MT bioregion were directed toward the GA (Kirillova *et al.*, 2019). The MRCAs potentially reached Jamaica in step-wise fashion along the northern Nicaragua Rise (Fig. 11A), where remnant carbonate banks and barrier reefs persisted (Roth *et al.*, 2000; Mutti *et al.*, 2005).

Flow of the Caribbean–Loop Current resumed through the Pedro and Yucatán channels ~9.0 Ma (Kirillova *et al.*, 2019) and at ~8.7 Ma the *G. punctata* species group is

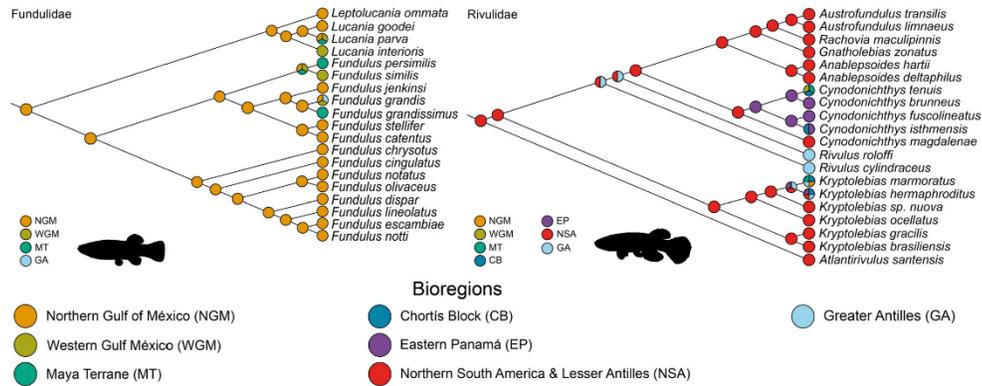


Fig. 9. Final ancestral area state analysis redrafted from the phylogeny of Ghedoti & Davis (2017) for Fundulidae (left) and our constructed phylogeny for Rivulidae (right). Not all distributions of South American freshwater fish species represented in the reconstruction are found in the NSA bioregion.

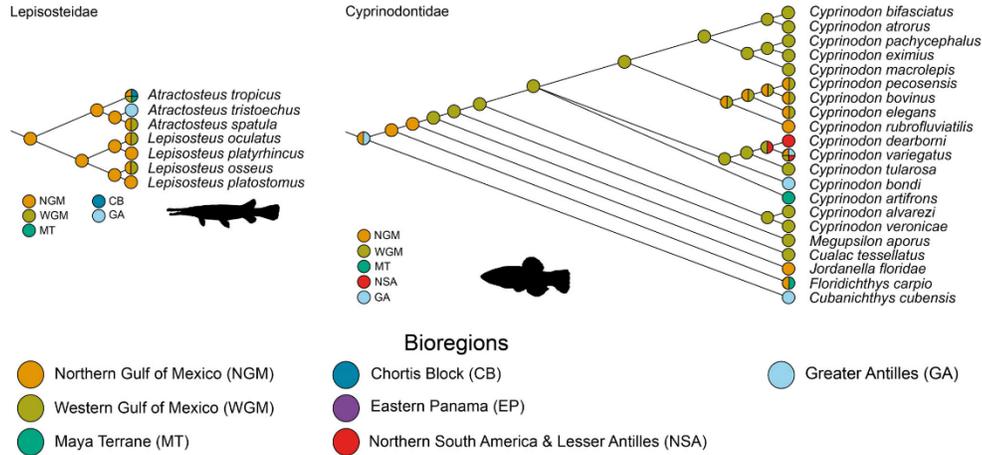


Fig. 10. Final ancestral area state analysis based on the topology of Wright *et al.* (2012) for Lepisosteidae (left) and our constructed phylogeny for Cyprinodontidae (right).

estimated to have populated Cuba from the WGM bioregion (Figs 5 and 6). At this time, the ancestral ríos Grande and San Fernando extended to the Sierra Madre Oriental (Snedden & Galloway, 2019), which hosted tropical deciduous forests (Pound *et al.*, 2011). These rivers potentially discharged rafts of vegetation into an offshore current, which joined the Loop Current where it turned towards Cuba (Sanvicente-Añorve *et al.*, 2014; Xu *et al.*, 2022) (Fig. 11B). Recent immigration of *G. thizophorae* – a member of this group – from Cuba to

Florida (García-Machado *et al.*, 2020) is consistent with a history of oceanic dispersal.

Subsequently, the MRCA of *Gambusia mami*–*G. hubbsi* populated the Bahamas 8.5–2.8 Ma (Reznick *et al.*, 2017). Our analysis identifies the MT bioregion as the ancestral area (Fig. 5) theoretically *via* the Loop Current (Fig. 12A). Later still, the *G. punctulata*–*G. caymanensis*–*G. oligosticta* lineage populated the GA 5.4–1.7 Ma (Reznick *et al.*, 2017), likely also from the MT bioregion (Fig. 5). This lineage inhabits Cuba, Jamaica, and the Cayman Islands, suggesting

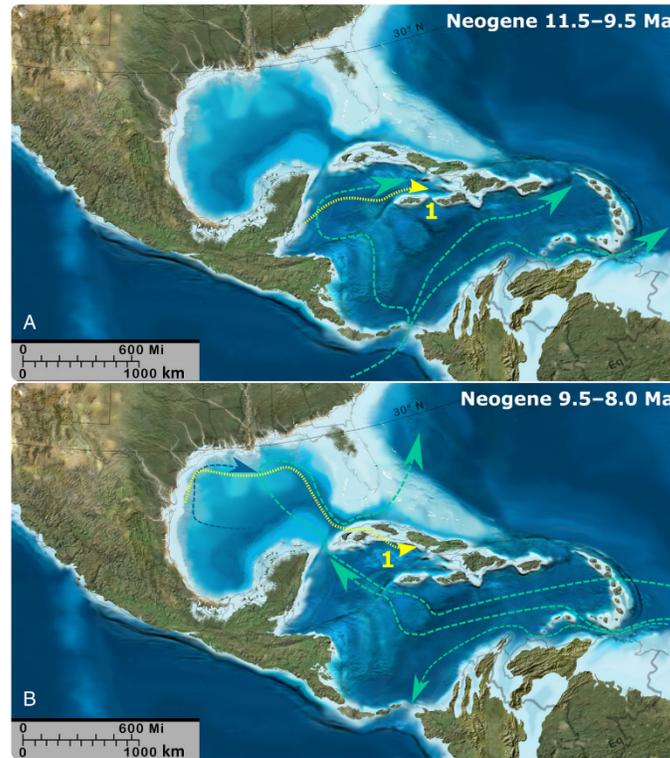


Fig. 11. Reconstructions of ocean currents (dashed green arrows) and immigrations to the Greater Antilles. (A) Common ancestor of *Gambusia melapleura*–*G. wrayi*–*G. hispaniolae* (Poeciliidae) immigrates from the Maya Terrane to the Greater Antilles ~10.5 Ma (1, dotted yellow arrow) when currents from the Pacific Ocean flowed in this direction. (B) Inferred immigration route (1, dotted yellow arrow) for *Gambusia punctata* species group (Poeciliidae) ~8.7 Ma, from the western Gulf Coast to Cuba after the Loop Current re-established. Both base maps reconstruct the region 12–8 Ma (Ron Blakey, Deep Time Maps). See Section III.4.b.i for details.

immigration through the Caribbean Sea as proposed for *G. melapleura*–*G. wrayi*–*G. hispaniolae*. However, divergence timing corresponds with the Pliocene Climatic Optimum (Fig. 6), a period of high sea level (Miller *et al.*, 2020a), and post-dates establishment of the Caribbean–Loop Current through the Pedro Channel (Kirillova *et al.*, 2019), suggesting instead that immigration was *via* the Loop Current (Fig. 12A).

(ii) *Atractosteus*. *Atractosteus spatula* (sister to Cuban *A. tristoechus*, Lepisosteidae) is salt tolerant (Grande, 2010; Echelle & Grande, 2014), sometimes found on the ocean side of barrier islands (Suttkus, 1963) or in the open ocean (Gunter, 1942). Although *Atractosteus* attaches eggs to vegetation, larvae and small juveniles have low salt tolerance (Echelle & Grande, 2014), suggesting that larger juveniles

or adults immigrated to Cuba. There is no divergence estimate for *A. tristoechus*. Wiley (1976) hypothesised that a shared biogeographical pattern with *Gambusia* suggested shared timing. Our analysis identified the NGM bioregion as the ancestral area for *A. tristoechus* (Fig. 10), which contrasts with *Gambusia* that immigrated from further west. Fossil evidence of *Atractosteus* on the Florida Peninsula in the Pleistocene (Hay, 1919; Grande, 2010) opens the possibility that the genus dispersed across the Straits of Florida and persisted in Cuba while disappearing from southern Florida. If *Atractosteus* inhabited the Florida Peninsula in the Late Miocene–Pliocene, the Great Floridian River, which discharged into the Straits of Florida (Missimer & Maliva, 2017), might have facilitated immigration, as hypothesised for *Trachemys* turtles (Hoagstrom *et al.*, 2022).

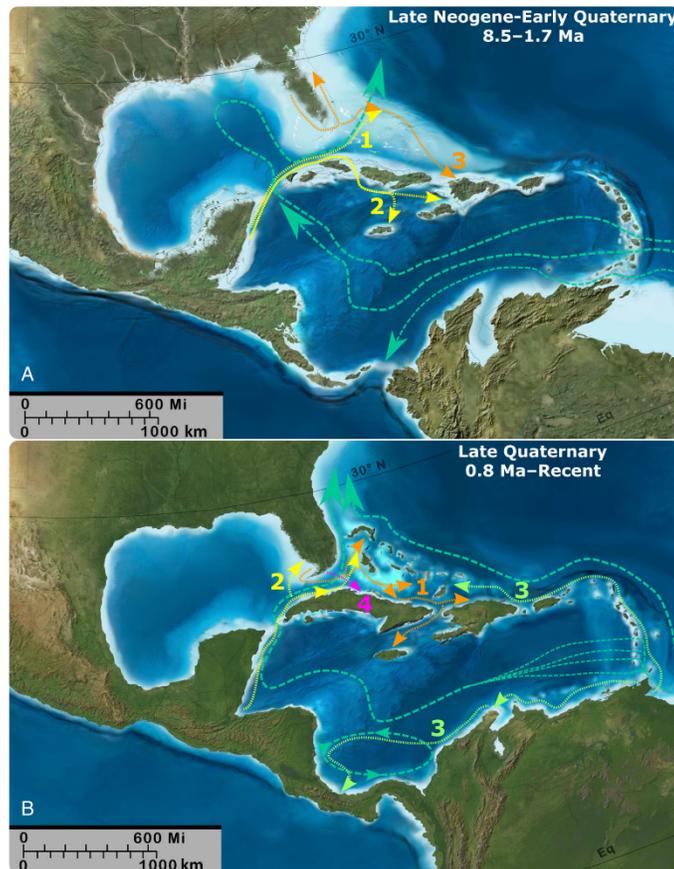


Fig. 12. Reconstructions of ocean currents (dashed green arrows) and immigrations to the Greater Antilles. (A) (1) Common ancestor of *Gambusia manni*–*G. hubbsi* (Poeciliidae) immigrates from Maya Terrane to Bahamas 8.5–2.8 Ma (dotted yellow arrow). (2) Common ancestor of *Gambusia punctulata*–*G. caymanensis*–*G. oligosticta* (Poeciliidae) immigrates to Greater Antilles from Maya Terrane 5.4–1.7 Ma (dotted yellow arrow). (3) Common ancestor of Antillean *Cyprinodon* (Cyprinodontidae) immigrates from Gulf of México to the East Coast of North America, Bahamas, and Hispaniola 2.2–1.7 Ma (dotted orange arrows). Base map reconstructs the region 6–4 Ma (Ron Blakey, Deep Time Maps). (B) (1) *Cyprinodon variegatus* species complex (Cyprinodontidae) immigrates from Florida Peninsula throughout Bahamas and Greater Antilles 0.8–0.4 Ma (dotted orange arrows). (2) *Kryptolebias marmoratus* (Rivulidae) immigrates from Maya Terrane to Cuba, Florida Peninsula, and Bahamas 0.6–0.2 Ma (dotted yellow arrows). (3) *Kryptolebias hermaphroditus* (Rivulidae) immigrates along Lesser Antilles to the Greater Antilles and Bahamas as well as along the South American coast to the Isthmus of Panamá 0.6–0.2 Ma (dotted light green arrows). (4) *Fundulus grandis* (Fundulidae) immigrates from Florida Peninsula to Cuba, via Cay Sal Bank, during the Last Glacial Maximum (dotted red arrow). Base map reconstructs the region at the Last Glacial Maximum 15–12 ka (Ron Blakey, Deep Time Maps). See Section III.4.c for details.

(c) *Quaternary* (2.6 Ma to present)

(i) *Cyprinodon*. Hispaniolan *Cyprinodon bondi*–*C. nicholssi*–*C. sp. Lake Enriqueillo* separated from North American relatives in the Early Pleistocene (Haney *et al.*, 2007). Echelle *et al.*

(2006) hypothesised immigration occurred during sea-level falls, several of which occurred in this period (Miller *et al.*, 2020a). Hispaniolan pupfish belong to a maritime clade that ranges throughout the NGM, WGM, NSA, and GA

bioregions (Echelle *et al.*, 2005, 2006). Our reconstruction identifies the WGM as the ancestral area (Fig. 10), but phylogeography indicates Atlantic Coast populations are the closest relatives to Hispaniolan endemics (Echelle *et al.*, 2006). This discrepancy reveals a limitation of ancestral-areas analysis. The maritime clade includes several disjunct peripheral isolates (Lozano-Vilano & Contreras-Balderas, 1999; Echelle *et al.*, 2006; Haney, Turner & Rand, 2009; Brix & Grosell, 2013): *C. tularosa* (WGM Chihuahuan Desert), *C. bobmilleri* (WGM Coastal Plain), *C. dearborni* (NSA), *C. bondi*, *C. nicholsi* *C. sp.* Lake Enriquillo (Hispaniola), and *C. variegatus hubbsi* (NGM Florida Peninsula). Peripheral isolates diverge separately from the widespread stem lineage, not from each other, confounding ancestral-areas analysis. Based on phylogeography, we infer the ancestor of Hispaniolan *Cyprinodon* emigrated from the Florida Peninsula (Fig. 12A).

Cyprinodon variegatus is a widespread, euryhaline species, inhabiting the NGM, WGM, NSA, and GA bioregions (Fig. 10). It is widespread among Caribbean Islands (Smith, Rodriguez & Lydeard, 1990) and may include *C. higuery* of Hispaniola (Echelle *et al.*, 2006; Haney *et al.*, 2007). Initial immigration to the GA at 0.8–0.4 Ma was likely associated with sea-level falls (Echelle *et al.*, 2006; Haney *et al.*, 2007). Phylogeographic evidence indicates there has been widespread gene flow throughout the GA and Florida Peninsula (Echelle *et al.*, 2006; Richards *et al.*, 2021) and the lineage is now widespread (Fig. 12B). Dramatic sea-level falls of the Middle-Late Pleistocene may have facilitated immigrations (Fig. 6).

(ii) *Kryptolebias*. Two species of *Kryptolebias* (Rivulidae) inhabit the GA (Berbel-Filho *et al.*, 2022) (Fig. 9). Cuban and Bahaman *K. marmoratus* belong to a lineage also present on the Florida Peninsula and Florida Keys. Genetic evidence indicates *K. marmoratus* conducts oceanic dispersal (Tatarenkov *et al.*, 2012, 2015). Potential for adhesive embryos to survive ocean salinity attached to flotsam and the ability of a single selfing individual to found a new population likely enhance potential for oceanic dispersal (Tatarenkov *et al.*, 2017). Ability of juveniles and adults to survive out of water may also be advantageous (Turko & Wright, 2015). In any case, the Florida–Cuba–Bahamas lineage of *K. marmoratus* diverged from MT–CB populations 0.6–0.2 Ma (Tatarenkov *et al.*, 2017), a time of intense, periodic glaciation and attendant sea-level fluctuation (Fig. 6). The Loop Current is truncated during glacial periods, flowing more directly from the Yucatán Channel into the Straits of Florida (Arellano-Torres, Amezcua-Montiel & Casas-Ortiz, 2023), which could have complemented sea-level falls in reducing travel distance (Fig. 12B).

Kryptolebias hermaphroditus inhabits the GA, NSA, EP, and CB bioregions (Fig. 9). Island immigration is dated to 0.5–0.1 Ma (Tatarenkov *et al.*, 2017). This species has a unique distribution pattern including the Lesser Antilles and Puerto Rico (Berbel-Filho *et al.*, 2022), suggesting dispersal *via* the Antilles Current (Fig. 12B), as observed in juvenile leatherback turtles *Dermochelys coriacea* (Gaspar *et al.*, 2022). However, a population of *K. hermaphroditus* in

EP–CB bioregions indicates the species also either dispersed *via* the Caribbean Current to the Panamá–Columbia Gyre or along the northern coast of South America (Fig. 12B).

(iii) *Fundulus*. *Fundulus grandis* (Fundulidae) inhabits the WGM, NGM, and GA bioregions (Fig. 9). Southern Florida and Cuban populations are described as *F. grandis saguanus* (Rivas, 1948; Relyea, 1983), but molecular evidence refutes this hypothesis for Floridian populations (Duggins, Relyea & Karlin, 1989), casting doubt on the status of Cuban populations. Glaciations pushed *F. grandis* south into disjunct climatic refugia, one in the WGM bioregion and another on the Florida Peninsula (Williams, Brown & Crawford, 2008). Ancestral-area reconstruction indicates either lineage could have immigrated to Cuba (Fig. 9). Nevertheless, proximity and morphology imply *F. grandis* reached Cuba from Florida (Relyea, 1983; Rivas, 1986). Rivas (1948) suggested Cay Sal Bank could have been a stepping stone (Fig. 12B). Consistent with this hypothesis, the 6000 km² bank was 99% exposed 11 ka (Purkis *et al.*, 2014). Like *C. variegatus*, *F. grandis* speciated *via* peripheral isolation (García-Ramírez, Contreras-Balderas & Lozano-Vilano, 2006; García-Ramírez, Lozano-Vilano & de la Maza Benignos, 2021). Phylogeographic study is needed to determine the taxonomy and ancestral area of Cuban *F. grandis*.

(d) Summary discussion

Cyprinodontiformes dominates the GA freshwater fish fauna in immigration events (15 out of 17 possible) and species richness (Fig. 2). Evidence indicates Cyprinodontiformes immigrated sequentially (albeit rarely) and from various bioregions. This fits the dispersal paradigm, that organisms better adapted for the challenges of oceanic dispersal, population establishment, and population persistence are most likely to accomplish it. We document a maximum of 15 cyprinodontiform immigrations within the last 51 million years, one immigration every 3.4 million years on average (although widespread species with evidence of gene flow across the GA and among neighbouring bioregions may have made more frequent immigrations). During this 51-million-year period, cichlids accomplished one immigration, possibly aided by the Nicaragua Rise before it foundered. Gars (Lepisosteidae) also appear to have accomplished just one immigration, possibly across the relatively narrow Straits of Florida. If any other group of fishes ever accomplished an immigration, descendants were evidently extirpated. This pattern is diametrically opposed to that expected in vicariant speciation (Platnick & Nelson, 1978).

Due to the fact that readers may conclude we are biased defenders of long-distance dispersal, we feel the need to state that this is untrue. In this study, immigrations by cichlids and *G. melapleura*, *G. wrayi*, *G. hispaniolae* could be classified as a sort of vicariance if progenitors had contiguous distributions along the northern Nicaragua Rise when the Caribbean Loop current was absent. In each case, establishment of the current across the Nicaragua Rise may have subdivided populations between Central America and the GA. In any

case, we view dispersal and vicariance as complementary. Vicariance occurs as barriers form, cross-barrier dispersal is required after barriers are formed. The longer a barrier exists, the more time there is for cross-barrier dispersal to happen and, at the same time, any original, vicariant assemblage may disintegrate *via* extinction or shifting distributions. The antiquity of dispersal barriers surrounding the GA creates a scenario potentially skewed toward long-distance dispersal, even if there were Late Cretaceous and Early Oligocene freshwater connections.

Several authors have argued that rafts of vegetation discharged from large tropical rivers can facilitate overseas dispersal (Hedges, 2006; O'Dea *et al.*, 2016; Ali, Fritz & Vargas-Ramirez, 2021). Large rafts occur episodically and their dispersal may require strong winds or currents (Thiel & Haye, 2006). Although rare, favourable conditions appear sometimes to align along potential dispersal routes (Measey *et al.*, 2007; Balaguera-Reina *et al.*, 2021). Relevant examples in the Caribbean include freshwater turtles, snakes, and crocodylians (Charles, 2013; Brown *et al.*, 2021). There appears to have been little (if any) observation of freshwater fishes associated with rafts in the ocean (Thiel & Gutow, 2005), yet within fresh waters, diverse fish assemblages disperse with rafts (Schiesari *et al.*, 2003; Bulla *et al.*, 2011; Dias *et al.*, 2011). It seems likely that rafts discharged to the sea sometimes retain freshwater fishes or their propagules. If so, species that tolerate saltwater and harsh conditions should be most likely to persist. If a raft makes landfall, associated fishes could disperse along shore rather than being beached with the raft. If present when a raft is discovered, small-bodied fishes might be inconspicuous to observers or presumed native. Seagrass beds, salt marshes, macroalgal belts, and mangroves produce floating substrata that promote frequent rafting (Thiel & Haye, 2006). Freshwater fishes that occur broadly across the GA and adjacent bioregions (*C. variegatus*, *F. grandis*, *G. rhizophorae*, *K. marmoratus*, *K. hermaphroditus*) occupy these habitats (Nordlie, 2006; Taylor, 2012; Lozano-Vilano & de la Maza-Benignos, 2017), which could help account for their broad distributions and documented gene flow across ocean gaps. This area is ripe for future research.

Rivas (1986) argued that a comprehensive explanation for the biogeography of Antillean freshwater fishes should account for the depauperate freshwater fish fauna on Puerto Rico. Furness, Reznick & Avise (2016) delineated a cut-off in island size (4728 km²), below which extinction dominates community dynamics. Puerto Rico at 8896 km² is well above their threshold and is integral within the hypothesised GAARlandia landspan (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999, 2023; Iturralde-Vinent, 2006) and GrAnoLA land mass (Philippon *et al.*, 2020), implying these hypotheses are irrelevant for freshwater fishes. Studies to explain the lack of freshwater fishes on Puerto Rico could be informative for understanding freshwater fish immigration. One possibility is that Puerto Rico is relatively remote from other bioregions except NSA and is isolated from that bioregion by the Caribbean Current, which flows westward, away from Puerto

Rico. The one species inhabiting Puerto Rico, *K. hermaphroditus*, also inhabits the Lesser Antilles (Berbel-Filho *et al.*, 2022), suggesting it dispersed along the Antillean Current from north-eastern South America, a pattern seen in juvenile sea turtles (Gaspar *et al.*, 2022), but not in other freshwater fishes.

IV. CONCLUSIONS

- (1) Collectively, strong compositional disharmony, multi-way filtering of immigrants from diverse ancestral areas, and correspondence between phylogenetic and geological evidence support dispersal (not vicariance) as the mode of immigration for freshwater fishes of the Greater Antilles. Although not all immigrations are well understood due to limited information, several align with conditions that could have facilitated oceanic dispersal and only one (*Girardinus Quintana*) tentatively aligns with a landspan (GAARlandia), but the ancestral area of this group is uncertain. Of undated immigrations, only those for Cuban and Hispaniolan *Rivulus* are likely to bear on landspan hypotheses, because *Rivulus* is the only undated group with South America as its ancestral area. Thus, although we expect future research to revise these findings, it seems unlikely that a distinct pattern of landspan dispersal will emerge.
- (2) The GAARlandia hypothesis was proposed for terrestrial mammals (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999). Without evidence for freshwater connections along the proposed landspan and following the conclusion that this landspan (if present) was a filter barrier, open to organisms with relatively strong dispersal ability (Iturralde-Vinent & MacPhee, 2023), this hypothesis has limited implications for freshwater fishes, which disperse poorly across ocean gaps (Whittaker & Fernández-Palacios, 2007).
- (3) Physical and biological phenomena are integrative and interactive. As an example, we propose oceanic dispersal by freshwater fishes to the Greater Antilles relied on physical processes such as those producing rafts of vegetation (storms, floods) and delivering rafts to islands (ocean currents) along with biological factors (salinity tolerance, viviparity) to establish island populations. This is not a rejection of geology as important within biogeography, but a recognition that physical processes are more diverse than just plate tectonics and living things are not entirely passive (they struggle to exist).
- (4) Despite a conclusion that dispersal is the mostly likely mode of immigration for Antillean freshwater fishes, this does not imply that oceanic dispersal is common or even likely. All evidence is consistent with its rarity over millions of years, even for better-adapted fishes under relatively favourable conditions. Nonetheless, hypotheses of dispersal need not be more ambiguous than those of vicariance. Reasoned predictions can be made regarding which taxa are most likely to disperse successfully, based on biological evidence. Physical conditions likely to favour dispersal can also be predicted and investigated. Studies in phylogeography can be

particularly useful in this regard, when paired with biogeographic scenarios based on physical evidence. Studies of dispersal patterns in widespread taxa (which are increasingly plausible given emerging technologies) could also be highly informative.

V. ACKNOWLEDGEMENTS

This paper is part of the requirements of Y. M-V. for obtaining a Doctoral degree at the Doctorado en Ciencias en Biodiversidad y Conservación de Ecosistemas Tropicales, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas (UNICACH) and received fellowship No. 833085 from Consejo Nacional de Humanidades, Ciencias, y Tecnologías (CONAHCYT). This project was partially supported by CONAHCYT grant CB-747-268.

VI. REFERENCES

- AGNARSSON, I., LEQUIER, S. M., KUNTNER, M., CHENG, R. C., CODDINGTON, J. A. & BINFORD, G. (2016). Phylogeography of a good Caribbean disperser: *Argiope argentiata* (Araneae, Araneidae) and a new 'cryptic' species from Cuba. *ZooKeys* 625, 25–44.
- ALDA, F., LUDT, W. B., ELÍAS, D. J., McMAHAN, C. D. & CHAKRABARTY, P. (2021). Comparing ultraconserved elements and exons for phylogenomic analyses of middle American cichlids: when data agree to disagree. *Genome Biology and Evolution* 13(8), evab161.
- ALI, J., FREITZ, U. & VARGAS-RAMÍREZ, M. (2021). Monkeys on a free-floating island in a Colombian river: further support for over-water colonization. *Biogeographia* 36, a005.
- ALI, J. R. & HEDGES, S. B. (2021). Colonizing the Caribbean: new geological data and an updated land-vertebrate colonization record challenge the GAARlandia land-bridge hypothesis. *Journal of Biogeography* 48(11), 2699–2707.
- ALI, J. R. & HEDGES, S. B. (2022). A review of geological evidence bearing on proposed Cenozoic land connections between Madagascar and Africa and its relevance to biogeography. *Earth-Science Reviews* 232, 104103.
- ALONSO, R., CRAWFORD, A. J. & BERMINGHAM, E. (2012). Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: *Peltophryne*) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography* 39(3), 434–451.
- ARELLANO-TORRES, E., AMEZCUA-MONTEIL, A. & CASAS-ORTIZ, A. (2023). The loop current circulation over the MIS 9 to MIS 5 based on planktonic foraminifera assemblages from the Gulf of Mexico. *Paleoceanography and Paleoclimatology* 38(3), e2022PA004568.
- AVISE, J. C. & TATARENKOV, A. (2015). Population genetics and evolution of the mangrove rivulus *Kryptolebias marmoratus*, the world's only self-fertilizing hemiprotandric vertebrate. *Journal of Fish Biology* 87(3), 519–538.
- BACHRATY, C., LEGENDE, P. & DESBRUYE, D. (2009). Biogeographic relationships among deep-sea hydrothermal vent faunas at global scale. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 56, 1371–1378.
- BAGLEY, J. C., HICKERSON, M. J. & JOHNSON, J. B. (2018). Testing hypotheses of diversification in Panamanian frogs and freshwater fishes using hierarchical approximate Bayesian computation with model averaging. *Diversity* 10(4), 120.
- BALAGUERA-REINA, S. A., KONVALDINA, J. D., MOHAMMED, R. S., GROSS, B., VAZQUEZ, R., MONCADA, J. F., ALI, S., HOFFMAN, E. A. & DENSMORE, L. D. III (2021). From the river to the ocean: mitochondrial DNA analyses provide evidence of spectacled caimans (*Caiman crocodilus* Linnaeus 1758) mainland insular dispersal. *Biological Journal of the Linnean Society* 134(2), 486–497.
- BASELGA, A., ORME, D., VILLEGAS, S., DE BORTOLI, J., LEPIEUR, F., LOGEZ, M. & HENRIQUEZ-SILVA, R. (2020). betapart: Partitioning Beta Diversity into Turnover and Nestedness Components (1.5.2) [accessed 2022 May 24]. <https://CRAN.R-project.org/package=betapart>. Accessed 24.05.2022.
- BERBEL-FILHO, W. M., PACHECO, G., TATARENKOV, A., LIRA, M. G., DE LEANIZ, C. G., LÓPEZ, C. M. R., LIMA, S. M. Q. & CONSUEGRA, S. (2022). Phylogenomics reveals extensive introgression and a case of Mito-nuclear discordance in the killifish genus *Kryptolebias*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 177, 107617.
- BIANCO, P. G. & NORDLIE, F. (2008). The salinity tolerance of *Pseudophoxinus stymphalicus* (Cyprinidae) and *Valencia leuornasa* (Valenciidae) from western Greece suggests a revision of the ecological categories of freshwater fishes. *Italian Journal of Zoology* 75(3), 285–293.
- BOSCHMAN, L. M., VAN HINSBERGEN, D. J., TORSVIK, T. H., SPAKMAN, W. & PINDELL, J. L. (2014). Kinematic reconstruction of the Caribbean region since the early Jurassic. *Earth-Science Reviews* 138, 102–136.
- BRIN, K. V. & GROSELL, M. (2013). Evaluation of pre- and post-zygotic mating barriers, hybrid fitness and phylogenetic relationship between *Cyprinodon variegatus variegatus* and *Cyprinodon variegatus hubbsi* (Cyprinodontiformes, Teleostei). *Journal of Evolutionary Biology* 26(4), 854–866.
- BROWN, T. W., AUGUSTINUS, E., IZAGUIRRE, A. & SOLÍS, J. M. (2021). Central American snapping turtle (Chelydridae, *Chelydra rossignoni*) on Utila Island, Honduras, demonstrates hurricanes are a likely past and future oversea dispersal pathway for species introduction in the Caribbean. *Caribbean Journal of Science* 51(1), 30–36.
- BUJ, I., SANDA, R., ZOGARIS, S., FREYHOF, J., GEIGER, M. F. & VUKIĆ, J. (2019). Cryptic diversity in *Telestes pleurobipunctatus* (Actinopterygii; Leuciscidae) as a consequence of historical biogeography in the Ionian freshwater ecoregion (Greece, Albania). *Hydrobiologia* 835, 147–163.
- BULLA, C. K., GOMES, L. C., MIRANDA, L. E. & AGOSTINHO, A. A. (2011). The ichthyofauna of drifting macrophyte mats in the Ivinhema River, upper Paraná River basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology* 9, 403–409.
- BURGESS, G. H. & FRANZ, R. (1989). Zoogeography of the Antillean freshwater fish fauna. Biogeography of the West Indies past, present, and future. In *Biogeography of the West Indies, Past, Present, and Future* (ed. C. A. Woods), pp. 263–304. Sandhill Crane Press, Gainesville, FL.
- CALA-RIQUELME, F., WIENCKE, P., FLOREZ-DAZA, E., BINFORD, G. J. & AGNARSSON, I. (2022). Island-to-island vicariance, founder-events and within-area speciation: the biogeographic history of the *Athillatus* clade (Salticidae: Euophryini). *Diversity* 14(3), 224.
- CANDEK, K., AGNARSSON, I., BINFORD, G. J. & KUNTNER, M. (2019). Biogeography of the Caribbean *Cyrtogatha* spiders. *Scientific Reports* 9(1), 1–14.
- CANDEK, K., AGNARSSON, I., BINFORD, G. J. & KUNTNER, M. (2021). Biogeography of long-jawed spiders reveals multiple colonization of the Caribbean. *Diversity* 13(12), 622.
- CANO-BARBACIL, C., RADINGER, J. & GARCÍA-BERTHO, E. (2022). The importance of seawater tolerance and native status in mediating the distribution of inland fishes. *Journal of Biogeography* 49(11), 2037–2049.
- CARLQUIST, S. J. (1974). *Island Biology*. Columbia University Press, New York.
- CECCARELLI, F. S. & ZALDÍVAR-RIVERÓN, A. (2013). Broad polyphyly and historical biogeography of the neotropical wasp genus *Notostathus* (Braconidae: Doryctinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69(1), 142–152.
- CHAKRABARTY, P. (2006). Systematics and historical biogeography of Greater Antillean Cichlidae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39(3), 619–627.
- CHAKRABARTY, P. & ALBERT, J. S. (2011). Not so fast, a new take on the Great American Biotic Interchange. In *Historical Biogeography of Neotropical Fishes* (eds J. S. Albert and R. E. Reis), pp. 293–305. University of California Press, Berkeley.
- CHAMBERLAND, L., MCHUGH, A., KECEJIAN, S., BINFORD, G. J., BOND, J. E., CODDINGTON, J., DOLMAN, G., HAMILTON, C. A., HARVEY, M. S., KUNTER, M. & AGNARSSON, I. (2018). From Gondwana to GAARlandia: evolutionary history and biogeography of ogre-faced spiders (*Deinopis*). *Journal of Biogeography* 45(11), 2442–2457.
- CHANGEUX, T. (1998). Insular characteristics of freshwater fish communities in the Island of Corsica, comparison with French continental coastal rivers. *Italian Journal of Zoology* 65(S1), 305–311.
- CHARLES, S. P. (2013). An interesting reptile dispersal event from continental South America to Trinidad, Trinidad and Tobago. *Living World, Journal of the Trinidad and Tobago Field Naturalists' Club*, 2013, 63.
- CHEN, J. S. & JANG-LIAW, N. H. (2023). Phylogeography of *Aphyocypris normalis* Nichols and pope, 1927 at Hainan Island and adjacent areas based on mitochondrial DNA data. *PLoS One* 18(2), e0282460.
- CHIANG, T. Y., LIN, H. D., ZHAO, J., KUO, P. H., LEE, T. W. & HSU, K. G. (2013). Diverse processes shape deep phylogeographical divergence in *Cobitis sinensis* (Teleostei: Cobitidae) in East Asia. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 51(4), 316–326.
- CLARK, D. W. & MCINERNEY, J. E. (1974). Emigration of the peamouth chub, *Mylocheilus caurinus*, across a dilute seawater bridge: an experimental zoogeographic study. *Canadian Journal of Zoology* 52(4), 457–469.
- CLARKE, K. C. & WARWICK, R. M. (1994). *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Natural Environment Research Council, Plymouth.
- CREWS, S. C. & ESPOSITO, L. A. (2020). Towards a synthesis of the Caribbean biogeography of terrestrial arthropods. *BMC Evolutionary Biology* 20, 1–27.
- CUNNINGHAM, C. W., OMLAND, K. E. & OAKLEY, T. H. (1998). Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. *Trends in Ecology and Evolution* 13(9), 361–366.

- DARLINGTON, P. J. JR. (1957). *Zoogeography: The Geographical Distribution of Animals*. John Wiley & Sons, New York.
- DÁVALOS, L. M. & TURVEY, S. T. (2012). West Indian mammals: the old, the new, and the recently extinct. In *Bones, Clones, and Biomes: The History and Geography of Recent Neotropical Mammals* (eds B. D. PATTERSON and L. P. COSTA), pp. 157–202. University of Chicago Press, Chicago, IL.
- DELER-HERNÁNDEZ, A., ŠYKORA, V., SEIDEL, M., CALA-RIQUELME, F. & FIKÁČEK, M. (2018). Multiple origins of the *Phaenostoma* beetles in the Greater Antilles (Coleoptera: Hydrophilidae): phylogeny, biogeography and systematics. *Zoological Journal of the Linnean Society* 183(1), 97–120.
- DELSUC, F., KUCH, M., GIBB, G. C., KARPINSKI, E., HACKENBERGER, D., SZPAK, P., MARTÍNEZ, J. G., MEAD, J. I., McDONALD, H. G., MACPHEE, R. D. E., BILLET, G., HAUTIER, H. N. & POINAR, H. N. (2019). Ancient mitogenomes reveal the evolutionary history and biogeography of sloths. *Current Biology* 29(12), 2031–2042.
- DIAS, M. S., DE TOLEDO, J. J., JARDIM, M. M., DE FIGUEIREDO, F. O. G., DE OLIVEIRA CORDEIRO, C. L., GOMES, A. C. S. & ZUANON, J. (2011). Congruence between fish and plant assemblages in drifting macrophyte rafts in Central Amazonia. *Hydrobiologia* 661, 457–461.
- DOADRIO, I., PEREA, S., ALCARAZ, L. & HERNANDEZ, N. (2009). Molecular phylogeny and biogeography of the Cuban genus *Girardinus* Poey, 1854 and relationships within the tribe Girardinini (Actinopterygii, Poeciliidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50(1), 16–30.
- DOLBY, G. A., ELLINGSON, R. A., FINDLEY, L. T. & JACOBS, D. K. (2018). How sea level change mediates genetic divergence in coastal species across regions with varying tectonic and sediment processes. *Molecular Ecology* 27(4), 994–1011.
- DONASCIMENTO, C., HERRERA-COLLAZO, E. E., HERRERA-R. G. A., ORTEGA-LARA, A., VILLA-NAVARRO, F. A., OVIEDO, J. S. U. & MALDONADO-OCAMPO, J. A. (2017). Checklist of the freshwater fishes of Colombia: a Darwin core alternative to the updating problem. *ZooKeys* 2017(708), 25–138.
- DOUGGINS, C. F. JR., RELYEA, K. G. & KARLIN, A. A. (1989). Biochemical systematics in southeastern populations of *Fundulus heteroclitus* and *Fundulus grandis*. *Gulf of Mexico Science* 10(2), 95–102.
- DURAND, J. D., TEMPLETON, A. R., GUINAND, B., IMSIRIDOU, A. & BOUVET, Y. (1999). Nested clade and phylogeographic analyses of the chub, *Leuciscus ophialis* (Teleostei, Cyprinidae), in Greece: implications for Balkan Peninsula biogeography. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13(3), 566–580.
- ECHELLE, A. A., CARSON, E. W., ECHELLE, A. F., VAN DEN BUSSCHE, R. A., DOWLING, T. E. & MEYER, A. (2005). Historical biogeography of the new-world pupfish genus *Cyprinodon* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia* 2005(2), 320–339.
- ECHELLE, A. A., FUSELIER, L., VAN DEN BUSSCHE, R. A., RODRIGUEZ, C. M. L. & SMITH, M. L. (2006). Molecular systematics of Hispaniolan pupfishes (Cyprinodontidae: *Cyprinodon*): implications for the biogeography of insular Caribbean fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 39(3), 855–864.
- ECHELLE, A. A. & GRANDE, L. (2014). Lepisosteidae: gars. In *Freshwater Fishes of North America, Pterygonotidae to Catostomidae* (eds M. L. WARREN and B. M. BURR), pp. 243–278. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- ELÍAS, D. J., McMAHAN, C. D., MATAMOROS, W. A., GÓMEZ-GONZÁLEZ, A. E., PILLER, K. R. & CHAKRABARTY, P. (2020). Scale(s) matter: deconstructing an area of endemism for middle American freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 47(11), 2483–2501.
- ESCHMEYER, W. N., FRICKE, R. & VAN DER LAAN, R. (2022). *Catalog of Fishes: Genera, Species, References*. Electronic version. Accessed 10.05.2023.
- EYTAN, R. I., EVANS, B. R., DORNBERG, A., LEMMON, A. R., LEMMON, E. M., WAINWRIGHT, P. C. & NEAR, T. J. (2015). Are 100 enough? Inferring acanthomorph teleost phylogeny using anchored hybrid enrichment. *BMC Evolutionary Biology* 15(1), 1–20.
- FARRIS, J. S. (1969). On the cophenetic correlation coefficient. *Systematic Biology* 18, 279–285.
- FRAASS, A. J., LECKIE, R. M., LOWERY, C. M. & DECONTO, R. (2019). Precision in biostatigraphy: evidence for a temporary flow reversal in the central American seaway during or after the Oligocene-Miocene transition. *Journal of Foraminiferal Research* 49(4), 357–366.
- FROESE, R. & PAULY, D. (2019). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Accessed 30.01.2023.
- FURNESS, A. I. (2016). The evolution of an annual life cycle in killifish: adaptation to ephemeral aquatic environments through embryonic diapause. *Biological Reviews* 91(3), 796–812.
- FURNESS, A. I., REZNICK, D. N. & AVISE, J. C. (2016). Ecological, evolutionary and human-mediated determinants of poeciliid species richness on Caribbean islands. *Journal of Biogeography* 43(7), 1349–1359.
- GARCÍA, A. M., RASEIRA, M. B., VIEIRA, J. P., WINEMILLER, K. O. & GRIMM, A. M. (2003). Spatiotemporal variation in shallow-water freshwater fish distribution and abundance in a large subtropical coastal lagoon. *Environmental Biology of Fishes* 68, 215–228.
- GARCÍA-MACHADO, E., PONCE DE LEÓN, J. L., GUTIÉRREZ-COSTA, M. A., MICHEL-SALZAT, A., GERMON, I. & CASANE, D. (2020). Phylogeographic evidence that the distribution of cryptic euryhaline species in the *Gambusia punctata* species group in Cuba was shaped by the archipelago geological history. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 144, 1067–12.
- GARCÍA-RAMÍREZ, M. E., CONTRERAS-BALDERAS, S. & LOZANO-VILANO, M. L. (2006). *Fundulus philpisteri* sp. nov. (Teleostei: Fundulidae) from the Río San Fernando Basin, Nuevo León, México. In *Studies of North American Desert Fishes in Honor of E.P. (Phil) Pister Conservationist* (eds M. L. LOZANO-VILANO and A. J. CONTRERAS-BALDERAS), pp. 13–19. Universidad Autónoma de Nuevo León, Monterrey.
- GARCÍA-RAMÍREZ, M. E., LOZANO-VILANO, M. D. L. & DE LA MAZA BENIGNOS, M. (2021). *Fundulus herminiamatildae* a new species of killifish (Teleostei: Fundulidae) from the upper Río Soto La Marina basin, Nuevo León, México. *American International Journal of Biology* 9(2), 9–23.
- GARROCO, C., LALLEMAND, S., MARCAILLON, B., LEBRUN, J.-F., PADRON, C., KLINGELHOEFER, F., LAIGLE, M., MÜNCH, P., GAY, A., SCHENINI, L., BESLER, M.-O., CORNÉE, J.-J., MERCIER DE LÉPINAY, B., QUILLÉVÉRÉ, F. & BOUDAGHER-FADEL, M. (2021). Genetic relations between the Aves ridge and the Grenada back-arc basin, East Caribbean Sea. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth* 126, e2020JB020466.
- GASPAR, P., CANDELA, T. & SHILLINGER, G. L. (2022). Dispersal of juvenile leatherback turtles from different Caribbean nesting beaches: a model study. *Frontiers in Marine Science* 9, 959366.
- GHEDETTI, M. J. & DAVIS, M. P. (2013). Phylogeny, classification, and evolution of salinity tolerance of the north American topminnows and killifishes, family Fundulidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). *Florida Life and Earth Sciences* 2013(7), 1–65.
- GHEDETTI, M. J. & DAVIS, M. P. (2017). The taxonomic placement of three fossil *Fundulus* species and the timing of divergence within the north American topminnows (Teleostei: Fundulidae). *Zootaxa* 4250(6), 577–586.
- GILBERT, C. R. (1987). Zoogeography of the freshwater fish fauna of southern Georgia and peninsular Florida. *Brimleyana* 13, 5–54.
- GOLD, D. P., FENTON, J. P., CASAS-GALLEGO, M., NOVAK, V., PÉREZ-RODRÍGUEZ, I., CETAN, C., PRICE, R., NEMBARD, H. & THOMPSON, H. (2018). The biostratigraphic record of cretaceous to Paleogene tectono-eustatic relative sea-level change in Jamaica. *Journal of South American Earth Sciences* 86, 140–161.
- GRABOSKI, R., GRAZZIOTTI, F. C., MOTT, T. & RODRIGUES, M. T. (2022). The phylogenetic position of ridley's worm lizard reveals the complex biogeographic history of New World insular amphisbaenids. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 173, 1075–18.
- GRANDE, L. (2010). An empirical synthetic pattern study of gars (Lepisosteiformes) and closely related species, based mostly on skeletal anatomy. The resurrection of Holoste. *Ichthyology & Herpetology* 10(2A), 1–871.
- GREENFIELD, D. W. & THOMERSON, J. E. (1997). *Fishes of the Continental Waters of Belize*. University of Florida Press, Gainesville.
- GREENWAY, R., BARTS, N., HENPITA, C., BROWN, A. P., ARIAS RODRIGUEZ, L., RODRÍGUEZ PEÑA, C. M., ARNDT, S., LAU, G. Y., MURPHY, M. P., WU, L., LIN, D., SHAW, J. H., KELLEY, J. L. & TOBLER, M. (2020). Convergent evolution of conserved mitochondrial pathways underlies repeated adaptation to extreme environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117(28), 16424–16430.
- GUERTIN, L. A., MISSIMER, T. M. & McNEILL, D. F. (2000). Hiatal duration of correlative sequence boundaries from Oligocene Pliocene mixed carbonate/siliciclastic sediments of the South Florida platform. *Sedimentary Geology* 134(1–2), 1–26.
- GUNTER, G. (1942). A list of the fishes of the mainland of north and middle America recorded from both freshwater and sea water. *American Midland Naturalist* 28, 305–326.
- HANEY, D. C. & WALSH, S. J. (2003). Influence of salinity and temperature on the physiology of *Limia melanonotata* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae): a search for abiotic factors limiting insular distribution in Hispaniola. *Caribbean Journal of Science* 39(3), 327–337.
- HANEY, R. A., SILLIMAN, B. R., FRY, A. J., LAYMAN, C. A. & RAND, D. M. (2007). The Pleistocene history of the sheephead minnow (*Cyprinodon variegatus*): non-equilibrium evolutionary dynamics within a diversifying species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43(3), 743–754.
- HANEY, R. A., TURNER, B. J. & RAND, D. M. (2009). A cryptic lineage within the pupfish *Cyprinodon darwini* suggests multiple colonizations of South America. *Journal of Fish Biology* 75(5), 1108–1114.
- HAQ, B. U. (2014). Cretaceous eustasy revisited. *Global and Planetary Change* 113, 44–58.
- HATTAB, T., ALBOUY, C., LASRAM, F. B. R., LE LOC'H, F., GUILHAUMON, F. & LEPRIEUR, F. (2015). A biogeographical regionalization of coastal Mediterranean fishes. *Journal of Biogeography* 42(7), 1336–1348.
- HAY, O. P. (1919). Descriptions of some mammalian and fish remains from Florida of probably Pleistocene age. *Proceedings of the United States National Museum* 56, 103–112.
- HEDGES, S. B. (2006). Paleogeography of the Antilles and origin of west Indian terrestrial vertebrates. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 93(2), 231–244.

- HEINICKE, M. P., DUELLMAN, W. E. & HEDGES, S. B. (2007). Major Caribbean and central American frog faunas originated by ancient oceanic dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104(24), 10092–10097.
- HELMSTETTER, A. J., PAFADOPULOS, A. S., IGEA, J., VAN DOOREN, T. J., LEROI, A. M. & SAVOLAINEN, V. (2016). Viviparity stimulates diversification in an order of fish. *Nature Communications* 7(1), 1–7.
- HIJMA, M. P., COHEN, K. M., ROEBROEKS, W., WESTERHOFF, W. E. & BUSSCHERS, F. S. (2012). Pleistocene Rhine Thames landscapes: geological background for hominin occupation of the southern North Sea region. *Journal of Quaternary Science* 27(1), 17–39.
- HILDEBRAND, A. R. & BOYNTON, W. V. (1990). Proximal cretaceous-tertiary boundary impact deposits in the Caribbean. *Science* 248(4957), 843–847.
- HILDEBRAND, A. R., PENFIELD, G. T., KRING, D. A., PILKINGTON, M., CAMARGO, Z. A., JACOBSEN, S. B. & BOYNTON, W. V. (1991). Chicxulub crater: a possible cretaceous/tertiary boundary impact crater on the Yucatan Peninsula, Mexico. *Geology* 19(9), 867–871.
- HOAGSTROM, C. W., UNG, V., SWEAT, S. C., MATAMOROS, W. A. & ENNEN, J. R. (2022). Comparative biogeography of north American turtle faunas: Neogene regionalization. *Frontiers of Biogeography* 14(4), e57618.
- HOORN, C., WESSELMING, F. P., TER STEEGE, H., BERMUDEZ, M. A., MORA, A., SEVINK, J., SANMARTÍN, I., SANCHEZ-MESEGUER, A., ANDERSON, C. L., FIGUEROA, J. P., JARAMILLO, C., RIFF, D., NEGRI, F. R., HOOGHEMSTRA, H., LUNDBERG, J., ET AL. (2010). Amazonia through time: Andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. *Science* 330(6006), 927–931.
- HREEK, T., SECHINGER, J. & MEYER, A. (2007). A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 43(3), 986–998.
- HUBER, J. H. (2015). A morphological rediagnosis of *Ysobilias* within cyprinodontoids (Cyprinodontiformes) following the detailed osteological analysis by Costa based on a new radiograph of the single type of *Cyprinodon mactae* Steindachner. *Kill-Data Series* 2015, 4–16.
- HÜBSCHER, C., HÄCKER, T., BETZLER, C., KALVELAGE, C. & WEISS, B. (2023). Reading the sediment archive of the eastern Campeche Bank (southern Gulf of Mexico): from the aftermath of the Chicxulub impact to loop current variability. *Marine Geophysical Research* 44(2), 6.
- HUGUENY, B. (1989). West African rivers as biogeographic islands: species richness of fish communities. *Oecologia* 79, 236–243.
- ILVES, K. L., TORTI, D. & LÓPEZ-FERNÁNDEZ, H. (2018). Exon-based phylogenomics strengthens the phylogeny of Neotropical cichlids and identifies remaining conflicting clades (Cichliformes: Cichlidae: Cichlinae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 118(2017), 232–243.
- ITURRALDE-VINENT, M. A. (2006). Meso-Cenozoic Caribbean paleogeography: implications for the historical biogeography of the region. *International Geology Review* 48(9), 791–827.
- ITURRALDE-VINENT, M. A. & MACPHEE, R. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: implications for Cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 238, 1–95.
- ITURRALDE-VINENT, M. A. & MACPHEE, R. (2023). New evidence for late Eocene-early Oligocene uplift of Aves ridge and paleogeography of GAARlandia. *Geologica Actica* 21(5), 1–10.
- JAMES-WILLIAMSON, S. A., MITCHELL, S. F. & RAMSOOK, R. (2014). Tectono-stratigraphic development of the coastal group of South-Eastern Jamaica. *Journal of South American Earth Sciences* 50, 40–47.
- JANG-LIAW, N. H., TOMINAGA, K., ZHANG, C., ZHAO, Y., NAKAJIMA, J., ONIKURA, N. & WATANABE, K. (2019). Phylogeography of the Chinese false gudgeon, *Abbottina rivularis*, in East Asia, with special reference to the origin and artificial disturbance of Japanese populations. *Icthyological Research* 66, 460–478.
- JU, Y. M., HSU, K. C., YANG, J. Q., WU, J. H., LI, S., WANG, W. K., DING, F., LI, J. & LIN, H. D. (2018). Mitochondrial diversity and phylogeography of *Aerostichilus paradoxus* (Teleostei: Cyprinidae). *Mitochondrial DNA Part A DNA Mapping, Sequencing, and Analysis* 29(3), 1194–1202.
- KELLEY, L. A., GARDNER, S. P. & SUTCLIFFE, M. J. (1996). An automated approach for clustering an ensemble of NMR-derived protein structures into conformationally related subfamilies. *Protein Engineering* 9(11), 1063–1065.
- KETMAIER, V., BIANCO, P. G., COBOLLI, M., KRIVOKAPIC, M., CANIGLIA, R. & DE MATTHAEIS, E. (2004). Molecular phylogeny of two lineages of Leuciscinae cyprinids (*Telestes* and *Scardinus*) from the peri-Mediterranean area based on cytochrome b data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 32(3), 1061–1071.
- KIHN-PINEDA, P. H., CANO, E. B. & MORALES, A. (2006). Peces de las aguas interiores de Guatemala. In *Biodiversidad de Guatemala, Volumen I* (ed. E. B. Cano), pp. 457–486. Universidad del Valle de Guatemala, Guatemala.
- KIRILLOVA, V., OSBORNE, A. H., STÖRLING, T. & FRANK, M. (2019). Miocene restriction of the Pacific-North Atlantic throughflow strengthened Atlantic overturning circulation. *Nature Communications* 10(1), 1–7.
- LARA, A., PONCE DE LEÓN, J. L., RODRIGUEZ-SILVA, R., CASANE, D., COTE, G., BERTNANGHEZ, L. & GARCÍA-MACHADO, E. (2010). DNA barcoding of Cuban freshwater fishes: evidence for cryptic species and taxonomic conflicts. *Molecular Ecology Resources* 10, 421–430.
- LAYOULÉ, S. (2020). Origins of Afrotropical freshwater fishes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 188(2), 345–411.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (1998). *Numerical Ecology*. Elsevier Scientific, Amsterdam.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, V. (1984). Postglacial dispersal of freshwater fishes in the Quebec peninsula. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41(12), 1781–1802.
- LEWIS, D. S., SPERLING, F. A., NAKAHARA, S., COTTON, A. M., KAWAHARA, A. Y. & CONDAMINE, F. L. (2015). Role of Caribbean Islands in the diversification and biogeography of Neotropical *Heracles* swallowtails. *Cladistics* 31(3), 291–314.
- LIEBHERR, J. K. (1988). *Zoogeography of Caribbean Insects*. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- LIN, H., DAI, C., YU, H., TU, J., YU, J., HE, J. & JIANG, H. (2023). Historical connectivity and environmental filtering jointly determine the freshwater fish assemblages on Taiwan and Hainan Islands of China. *Current Zoology* 69(1), 12–20.
- LINKE, S., LEHNER, B., OUELLET DALLAIRE, C., ARIWI, J., GRILL, G., ANAND, M., BEAMES, P., BURCHARD-LEVINE, V., MAXWELL, S., MOIDU, H., TAN, F. & THIEME, M. (2019). Global hydro-environmental sub-basin and river reach characteristics at high spatial resolution. *Scientific Data* 6, 1–15.
- LOZANO-VILANO, M. L. & CONTRERAS-BALDERAS, S. (1999). Cyprinodon bobmilleri: new species of pupfish from Nuevo Leon, Mexico (Pisces: Cyprinodontidae). *Copeia* 1999(2), 382–387.
- LOZANO-VILANO, M. L. & DE LA MAZA-BENIGNOS, M. (2017). Diversity and status of Mexican killifishes. *Journal of Fish Biology* 90(1), 3–38.
- LUCAS, S. G., LIGHTIG, A. J., PÉREZ, K. & ALVARADO, G. E. (2017). Fossils of cichlid fishes from the Miocene and Pleistocene of Costa Rica. *Revista Geológica de América Central* 57, 45–53.
- LYSON, T. R., MILLER, I. M., BERGOVICI, A. D., WEISSBURGER, K., FUENTES, A. J., CLYDE, W. C., HAGADORN, J. W., BUTRIM, M. J., JOHNSON, K. R., FLEMING, R. F., BARCLAY, R. S., MACCRACKEN, S. A., LLOYD, B., WILSON, G. P., KRAUSE, D. W. & CHESTER, S. G. B. (2019). Exceptional continental record of biotic recovery after the cretaceous Paleogene mass extinction. *Science* 366(6468), 977–983.
- MACPHEE, R. D. & ITURRALDE-VINENT, M. A. (2005). The interpretation of Caribbean paleogeography: reply to Hedges. In *Insular Vertebrate Evolution: The Palaeontological Approach* (eds J. A. Alcover and P. Bover), pp. 175–184. Societat d'Història Natural de les Balears, Illes Balears, Spain.
- MALDONADO-OCAMPO, J. A., VARI, R. P. & USMA, J. S. (2008). Checklist of the freshwater fishes of Colombia. *Biota Colombiana* 9(2), 143–237.
- MARIVAUX, L., VÉLEZ-JUARBE, J., MERZERAUD, G., PUJOS, F., VIÑOLA LÓPEZ, L. W., BOVIN, M., SANTOS-MERCADO, H., CRUZ, E. J., GRAJALES, A., PADILLA, J., VÉLEZ-ROSADO, K. I., PHILIPPON, M., LÉTICÉE, J., MÜNCH, P. & ANTOINE, P. O. (2020). Early Oligocene chinchillid caviomorphs from Puerto Rico and the initial rodent colonization of the West Indies. *Proceedings of the Royal Society B* 287(1920), 20192806.
- MASTERS, J. C., GÉNIN, F., ZHANG, Y., PELLEN, R., HUCK, T., MAZZA, P. P., RABINEAU, M., DOUCOURÉ, M. & ASLANIAN, D. (2021). Biogeographic mechanisms involved in the colonization of Madagascar by African vertebrates: rafting, rafting and runways. *Journal of Biogeography* 48(3), 492–510.
- MATAMOROS, W. A., HOAGSTROM, C. W., SCHAEFER, J. F. & KREISER, B. R. (2016). Fish faunal provinces of the conterminous United States of America reflect historical geography and familial composition. *Biological Reviews* 91(3), 813–832.
- MATAMOROS, W. A., KREISER, B. R. & SCHAEFER, J. F. (2012). A delineation of nuclear middle America biogeographical provinces based on river basin faunistic similarities. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 22(1), 351–365.
- MATAMOROS, W. A., McMAHAN, C. D., CHAKRABARTY, P., ALBERT, J. S. & SCHAEFER, J. F. (2015). Derivation of the freshwater fish fauna of Central America revisited: Myers's hypothesis in the twenty-first century. *Cladistics* 31(2), 177–188.
- MATAMOROS, W. A., SCHAEFER, J. F. & KREISER, B. R. (2009). Annotated checklist of the freshwater fishes of continental and insular Honduras. *Zootaxa* 2307(1), 1–38.
- MATSCHEINER, M., BÖHNE, A., RONCO, F. & SALZBURGER, W. (2020). The genomic timeline of cichlid fish diversification across continents. *Nature Communications* 11(1), 1–8.
- MCGIRR, R., SETON, M. & WILLIAMS, S. (2021). Kinematic and geodynamic evolution of the isthmus of Panama region: implications for central American seaway closure. *GSA Bulletin* 133(3–4), 867–884.
- MCPHAIL, J. D. (2007). *The Freshwater Fishes of British Columbia*. The University of Alberta Press, Edmonton.
- MEASEY, G. J., VENCES, M., DREWES, R. C., CHIARI, Y., MELO, M. & BOURLES, B. (2007). Freshwater paths across the ocean: molecular phylogeny of the frog *Psychodroma newtoni* gives insights into amphibian colonization of oceanic islands. *Journal of Biogeography* 34(1), 7–20.

- MEFFE, G. K. & SNELSON, F. F. JR. (1989). An ecological overview of poeciliid fishes. In *Ecology & Evolution of Livebearing Fishes (Poeciliidae)* (eds G. K. MEFFE and F. F. SNELSON JR.), pp. 13–31. Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- MILLER, K. G., BROWNING, J. V., SCHMELZ, W. J., KOPF, R. E., MOUNTAIN, G. S. & WRIGHT, J. D. (2020a). Cenozoic Sea-level and cryospheric evolution from deep-sea geochemical and continental margin records. *Science Advances* 6(20), eaar1346.
- MILLER, K. G., SCHMELZ, W. J., BROWNING, J. V., KOPF, R. E., MOUNTAIN, G. S. & WRIGHT, J. D. (2020b). Ancient sea level. *Oceanography* 33(2), 32–41.
- MILLER, R. R., MINGKLEY, W. L. & NORRIS, S. M. (2005). *Freshwater Fishes of Mexico*. University of Chicago Press, Chicago.
- MISSIMER, T. M. (2002). Late Oligocene to Pliocene evolution of the central portion of the South Florida platform: mixing of siliciclastic and carbonate sediments. *Florida Geological Survey Bulletin* 65, 1–184.
- MISSIMER, T. M. & MALIVA, R. G. (2017). Late Miocene fluvial sediment transport from the southern Appalachian Mountains to southern Florida: an example of an old mountain belt sediment production surge. *Sedimentology* 64(7), 1846–1870.
- MONGATO, G., RAVAZZI, C., CULBERG, M., PINI, R., BAYEG, M., CALDERONI, G., JEZ, J. & PEREGO, R. (2015). Sedimentary evolution and persistence of open forests between the south-eastern alpine fringe and the northern Dinarides during the last glacial maximum. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 436, 23–40.
- MONTES, C., BAYONA, G., CARDONA, A., BUCHS, D. M., SILVA, C. A., MORÓN, S., HOYOS, N., RAMÍREZ, D. A., JARAMILLO, C. A. & VALENCIA, V. (2012). Arc-continent collision and oroclinal formation: closing of the central American seaway. *Journal of Geophysical Research: Solid Earth* 117(B4), 1–25.
- MONTES, C., CARDONA, A., JARAMILLO, C., PARDO, A., SILVA, J. C., VALENCIA, V., AYALA, C., PÉREZ-ÁNGEL, L. C., RODRIGUEZ-PARRA, L. A., RAMÍREZ, V. & NIÑO, H. (2015). Middle Miocene closure of the central American seaway. *Science* 348(6231), 226–229.
- MORGAN, J. V., BRALOWER, T. J., BRUGGER, J. & WÜNNEMANN, K. (2022). The Chicxulub impact and its environmental consequences. *Nature Reviews Earth & Environment* 3(5), 338–354.
- MURILLO-RAMOS, L., CHAZOT, N., SIHVONEN, P., ÖUNAP, E., JIANG, N., HAN, H., CLARKE, J. T., DAVIS, R. B., TAMMARU, T. & WAHLBERG, N. (2021). Molecular phylogeny, classification, biogeography and diversification patterns of a diverse group of moths (Geometridae: Boarmiini). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 162, 107198.
- MURPHY, W. J. & COLLIER, G. E. (1996). Phylogenetic relationships within the aplocheiloid fish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes, Rivulidae): implications for Caribbean and central American biogeography. *Molecular Biology and Evolution* 13(5), 642–649.
- MURPHY, W. J., THOMERSON, J. E. & COLLIER, G. E. (1999). Phylogeny of the Neotropical killifish family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidae) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 13(2), 289–301.
- MUTTI, M., DROKLER, A. W. & CUNNINGHAM, A. D. (2005). Evolution of the northern Nicaragua rise during the Oligocene-Miocene: drowning by environmental factors. *Sedimentary Geology* 175(1–4), 237–258.
- MYERS, G. S. (1938). Fresh water fishes and west Indian zoogeography. In *Smithsonian Report for 1937*, pp. 339–364. United States Government Printing Office, Washington, DC.
- NORDLIE, F. G. (2006). Physicochemical environments and tolerances of cyprinodontoid fishes found in estuaries and salt marshes of eastern North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16, 51–106.
- NORDLIE, F. G. (2014). Influences of body mass, temperature, oxygen tension, and salinity on respiratory oxygen consumption of cyprinodontoid fishes of three families. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24, 269–315.
- OVERDORFF, T., HUGUENY, B. & GUÉGAN, J. F. (1997). Is there an influence of historical events on contemporary fish species richness in rivers? Comparisons between Western Europe and North America. *Journal of Biogeography* 24(4), 461–467.
- O'DEA, A., LESSIOS, H. A., COATES, A. G., EYTAN, R. I., RESTREPO-MORENO, S. A., CRONE, A. L., COLLINS, L. S., DE QUIROZ, A., FARRIS, D. W., NORRIS, R. D., STALLARD, R. F., WOODBURN, M. O., AGUILERA, O., AUBRY, M., BERGGREN, W. A., ET AL. (2016). Formation of the isthmus of Panama. *Science Advances* 2(8), e1600883.
- OKSANEN, A. J., BLANCHET, F. G., FRIENDLY, M., KINDT, R., LEGENDRE, P., MCGILN, D., MINCHIN, P. R., HARA, R. B. O., SIMPSON, G. L., SOLYMOS, P., STEVENS, M. H. H. & SZOECIS, E. (2019). Package 'vegan'. Community ecology package, version 2(9). Accessed 05.01.2023.
- OLDFIELD, R. G. (2007). Saltwater cichlids. Knowledge of salinity tolerance and preference may allow new species combinations and improved husbandry in aquaria. *Freshwater and Marine Aquarium* 27(8), 98–104.
- PALACIOS, M., VOELKER, G., RODRIGUEZ, L. A. & MATEOS, M. (2016). Phylogenetic analyses of the subgenus *Mollinera* (Poecilia, Poeciliidae, Teleostei) reveal taxonomic inconsistencies, cryptic biodiversity, and spatio-temporal aspects of diversification in Middle America. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 103, 230–244.
- PEÑA, C., NYLIN, S. & WAHLBERG, N. (2011). The radiation of Satyrini butterflies (Nymphalidae: Satyrinae): a challenge for phylogenetic methods. *Zoological Journal of the Linnean Society* 161(1), 64–87.
- PÉREZ-MIRANDA, F., MEJIA, O., LÓPEZ, B. & RÍCAN, O. (2020). Molecular clocks, biogeography and species diversity in *Herichthys* with evaluation of the role of Punta del Morro as a vicariant brake along the Mexican transition zone in the context of local and global time frame of cichlid diversification. *Pearl* 7, e8818.
- PERFIT, M. R. & WILLIAMS, E. E. (1989). Geological constraints and biological retrodictions in the evolution of the Caribbean Sea and its islands. Biogeography of the West Indies: past, present, and future. In *Biogeography of the West Indies, Past, Present, and Future* (ed. C. A. WOODS), pp. 47–102. Sandhill Crane Press, Gainesville.
- PERISSORATIS, C. & CONISPOLIATIS, N. (2003). The impacts of sea-level changes during latest Pleistocene and Holocene times on the morphology of the Ionian and Aegean seas (SE alpine Europe). *Marine Geology* 196(3–4), 145–156.
- PHILIPPON, M., CORNÉE, J. J., MÜNCH, P., VAN HINSBERGEN, D. J. J., BOUDAGHER-FADEL, M., GALLER, L., BOSCHMAN, L. M., QUILLÈVERE, F. R., MONTHEIL, L., GAY, A., LEBRUN, J. F. R., LALLEMAND, S., MARIVAUX, L. & ANTOINE, P. O. (2020). Eocene intra-plate shortening responsible for the rise of a faunal pathway in the northeastern Caribbean realm. *PLoS One* 15(10), e0241000.
- PIETSCH, T. W., AMAOKA, K., STEVENSON, D. E., MACDONALD, E. L., URBAIN, B. K. & LOPEZ, J. A. (2001). Freshwater fishes of the Kuril Islands and adjacent regions. *Species Diversity* 6(2), 133–164.
- PILLER, K. R., PARKER, E., LEMMON, A. R. & LEMMON, E. M. (2022). Investigating the utility of anchored hybrid enrichment data to investigate the relationships among the killifishes (Actinopterygii: Cyprinodontiformes), a globally distributed group of fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 173, 107482.
- PINDELL, J., KENNAN, L., MARESC, W. V., STANEK, K., DRAPER, G. & HIGGS, R. (2005). Plate-kinematics and crustal dynamics of circum-Caribbean arc-continent interactions: tectonic controls on basin development in Proto-Caribbean margins. *Special Papers-Geological Society of America* 394, 7.
- PINTO-SÁNCHEZ, N. R., CALDERÓN-ESPINOSA, M. L., MIRALLES, A., CRAWFORD, A. J. & RAMÍREZ-PINILLA, M. P. (2015). Molecular phylogenetics and biogeography of the Neotropical skink genus *Mabuya* Fitzinger (Squamata: Scincidae) with emphasis on Colombian populations. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 93, 188–211.
- PIRIE, M. D., HUMPHREYS, A. M., ANTONELLI, A., GALLEY, C. & PETER LINDER, H. (2012). Model uncertainty in ancestral area reconstruction: a parsimonious solution? *Taxon* 61(3), 652–664.
- PLATNICK, N. I. & NELSON, G. (1978). A method of analysis for historical biogeography. *Systematic Zoology* 27(1), 1–16.
- POLLUX, B. J. A., PIRES, M. N., BANET, A. I. & REZNICK, D. N. (2009). Evolution of placenta in the fish family Poeciliidae: an empirical study of macroevolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40, 271–289.
- POTTER, I. C., TWEEDLEY, J. R., ELLIOTT, M. & WHITFIELD, A. K. (2015). The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. *Fish and Fisheries* 16(2), 230–239.
- POUND, M. J., HAYWOOD, A. M., SALZMANN, U., RIDING, J. B., LUNT, D. J. & HUNTER, S. J. (2011). A Tortonian (late Miocene, 11.61–7.25 ma) global vegetation reconstruction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 300(1–4), 29–45.
- PRABHAT, P., RAHAMAN, W., LATHIKA, N., TARIQUE, M., MISHRA, R. & THAMBAN, M. (2022). Modern-like deep water circulation in Indian Ocean caused by Central American Seaway closure. *Nature Communications* 13(1), 7561.
- PRICE, S. L., BLANCHARD, B. D., POWELL, S., BLAIMER, B. B. & MOREAU, C. S. (2022). Phylogenomics and fossil data inform the systematics and geographic range evolution of a diverse neotropical ant lineage. *Insect Systematics and Diversity* 6(1), 9.
- PURKIS, S., KERR, J., DEMPSEY, A., CALHOUN, A., METSAMAA, L., RIEGL, B., KOURAFALOU, V., BRUCKNER, A. & RENAUD, P. (2014). Large-scale carbonate platform development of Cay Sal Bank, Bahamas, and implications for associated reef geomorphology. *Geomorphology* 222, 25–38.
- R CORE TEAM (2021). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>. Accessed 05.09.2022.
- RAMASAMY, S. M. & SARAVANAVEL, J. (2019). Drowned valleys of Vaigai and Tamiraparani rivers in the Gulf of Mannar region, India. *Current Science* 116(12), 1958–1960.
- RELYEA, K. (1983). A systematic study of two species complexes of the genus *Fundulus* (Pisces: Cyprinodontidae). *Bulletin of the Florida State Museum, Biological Sciences* 29(1), 1–64.
- REZNICK, D. N., FURNESS, A. I., MEREDITH, R. W. & SPRINGER, M. S. (2017). The origin and biogeographic diversification of fishes in the family Poeciliidae. *PLoS One* 12(3), e0172546.
- RÍCAN, O., PTÁLEK, L., DRAGOVÁ, K. & NOVÁK, J. (2016). Diversity and evolution of the middle American cichlid fishes (Teleostei: Cichlidae) with revised classification. *Vertebrate Zoology* 66(1), 3–102.

- RÍČAN, O., PÍÁLEK, L., ZARDOYA, R., DOADRIO, I. & ŽRZAVÝ, J. (2013). Biogeography of the Mesoamerican Cichlidae (Teleostei: Heroini): colonization through the GAARLANDIA land bridge and early diversification. *Journal of Biogeography* **40**(3), 579–592.
- RICHARDS, E. J. & MARTIN, C. H. (2017). Adaptive introgression from distant Caribbean islands contributed to the diversification of a microendemic adaptive radiation of trophic specialist pupfishes. *PLoS Genetics* **13**(8), e1006919.
- RICHARDS, E. J., MCGIRR, J. A., WANG, J. R., ST. JOHN, M. E., POELSTRA, J. W., SOLANO, M. J., O'CONNELL, D. C., TURNER, B. J. & MARTIN, C. H. (2021). A vertebrate adaptive radiation is assembled from an ancient and disjunct spatiotemporal landscape. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **118**(20), e2011811118.
- RICKLEFS, R. & BERMINGHAM, E. (2008). The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **363**(1502), 2393–2413.
- RICO, C. N., HOAGSTROM, C. W., ELÍAS, D. J., MCMAHAN, C. D. & MATAMOROS, W. A. (2022). Biotic regionalization of freshwater fishes in northern middle America highlights high beta diversity created by prominent biogeographic barriers. *Frontiers of Biogeography* **14**(4), e58095.
- RIVAS, L. R. (1948). Cyprinodont fishes of the genus *Fundulus* in the West Indies, with description of a new subspecies from Cuba. *Proceedings of the United States National Museum* **98**(3229), 215–222.
- RIVAS, L. R. (1958). The origin, evolution, dispersal, and geographical distribution of the Cuban Poeciliid fishes of the tribe Girardinini. *Proceedings of the American Philosophical Society* **102**(3), 281–320.
- RIVAS, L. R. (1969). A revision of the poeciliid fishes of the *Gambusia punctata* species group, with descriptions of two new species. *Copeia* **1969**, 778–795.
- RIVAS, L. R. (1986). Comments on Briggs (1984) freshwater fishes and biogeography of Central America and the Antilles. *Systematic Zoology* **35**(4), 633–639.
- RODGERS, R., ROACH, J. L., REID, N. M., WHITEHEAD, A. & DUVERNELL, D. D. (2018). Phylogenomic analysis of Fundulidae (Teleostei: Cyprinodontiformes) using RNA-sequencing data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **121**, 150–157.
- RODRIGUEZ, J., PITTS, J. P. & VON DOHLEN, C. D. (2015). Historical biogeography of the widespread spider wasp tribe Aporini (hymenoptera: Pompilidae). *Journal of Biogeography* **42**(3), 495–506.
- RODRÍGUEZ-OLARTE, D., TAPHORN, D. C. & LOBÓN-CERVILÁ, J. (2009). Patterns of freshwater fishes of the Caribbean versant of Venezuela. *International Review of Hydrobiology* **94**(1), 67–90.
- RONCAL, J., NIETO-BLÁZQUEZ, M. E., CARDONA, A. & BACON, C. D. (2020). Historical biogeography of Caribbean plants revises regional paleogeography. In *Neotropical Diversification: Patterns and Processes* (eds V. RULL and A. C. CARNAVAL), pp. 521–546. Springer Nature, Cham.
- RONQUIST, F. & HUELSENBECK, J. P. (2003). *MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models*. (3.2.7; pp. 1572–1574). *Bioinformatics* **19**, 1572–1574.
- ROSEN, D. E. (1975). A vicariance model of Caribbean biogeography. *Systematic Biology* **24**(4), 431–464.
- ROSEN, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Systematic Zoology* **27**(2), 159–188.
- ROSEN, D. E. & BAILEY, R. M. (1963). The Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes), their structure, zoogeography and systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History* **126**(1), 1–176.
- ROTH, J. M., DROXLER, A. W. & KAMEO, K. (2000). The Caribbean carbonate crash at the middle to late Miocene transition: linkage to the establishment of the modern global ocean conveyor. *Proceedings of the Ocean Drilling Program, Scientific Results* **165**, 249–273.
- SANTA CATHARINA, A., KNELLER, B. C., MARQUES, J. C., MCARTHUR, A. D., CEVALLOS-FERRIZ, S. R. S., THEURER, T., KAN, I. A. & MUIRHEAD, D. (2022). Timing and causes of forest fire at the K–Pg boundary. *Scientific Reports* **12**(1), 13006.
- SANVICENTE-ANORVE, L., ZAVALA-HIDALGO, J., ALLENDE-ARANDÍA, M. E. & HERMOSO-SALAZAR, M. (2014). Connectivity patterns among coral reef systems in the southern Gulf of Mexico. *Marine Ecology Progress Series* **498**, 27–41.
- SCHIESARI, L., ZUANON, J., AZEVEDO-RAMOS, C., GARCIA, M., GORDO, M., MESSIAS, M. & VEIRA, E. M. (2003). Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the lower Solimões River, Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology* **19**(3), 333–336.
- SCHOOLS, M., KASPROWICZ, A. & HEDGES, S. B. (2022). Phylogenomic data resolve the historical biogeography and ecomorphs of Neotropical forest lizards (Squamata, Diploglossidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **175**, 107577.
- SCHRADER, J., WRIGHT, I. J., KRETT, H. & WESTOBY, M. (2021). A roadmap to plant functional island biogeography. *Biological Reviews* **96**(6), 2851–2870.
- SCHULTE, P., ALEGRET, L., ARENILLAS, I., ARZ, J. A., BARTON, P. J., BOWN, P. R., BRALOWER, T. J., CHRISTESON, G. L., CLAEYS, P., COCKELL, C. S., COLINS, G. S., DEUTSCH, A., GOLDIN, T. J., GOTO, K., GRAJALES-NISHIMURA, J. M., ET AL. (2010). The Chicxulub asteroid impact and mass extinction at the Cretaceous–Paleogene boundary. *Science* **327**(5970), 1214–1218.
- SEEHAUSEN, O. & WÄGNER, C. E. (2014). Speciation in freshwater fishes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **45**, 621–651.
- SHAPIRO, L., BINFORD, G. J. & AGNARSSON, I. (2022). Single-island endemism despite repeated dispersal in Caribbean *Micrathena* (Araneae: Araneidae): an updated phylogeographic analysis. *Diversity* **14**(2), 128.
- SHIKANO, T. & FUJIO, Y. (1997). Successful propagation in seawater of the guppy *Poecilia reticulata* with reference to high salinity tolerance at birth. *Fisheries Science* **63**(4), 573–575.
- SIMPSON, G. G. (1940). Mammals and land bridges. *Journal of the Washington Academy of Sciences* **30**(4), 137–163.
- SIMPSON, G. G. (1965). *The Geography of Evolution*. Chilton Books, Philadelphia.
- SMITH, M. L., RODRIGUEZ, C. M. L. & LYDEARD, C. (1990). Systematics of *Cyprinodon inguay* n. sp. and *Cyprinodon jamaicensis* fowler from the Greater Antilles (Teleostei: Cyprinodontiformes). *American Museum Novitates* **2990**, 1–10.
- SMITH, S. A. & BERMINGHAM, E. (2005). The biogeography of lower Mesoamerican freshwater fishes. *Journal of Biogeography* **32**(10), 1835–1854.
- SNEDDEN, J. W. & GALLOWAY, W. E. (2019). *The Gulf of Mexico Sedimentary Basin: Depositional Evolution and Petroleum Applications*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- SOSA GONZALEZ, V., BIEMAN, P. R., NICHOLS, K. K. & ROOD, D. H. (2016). Long-term erosion rates of Panamanian drainage basins determined using in situ ¹⁰Be. *Geomorphology* **275**, 1–15.
- SPARKS, J. S. & SMITH, W. L. (2005). Freshwater fishes, dispersal ability, and nonvidence: 'Gondwana life rafts' to the rescue. *Systematic Biology* **54**(1), 158–165.
- STANEK, K. P., MARESCH, W. V. & PINDELL, J. L. (2009). The geotectonic story of the northwestern branch of the Caribbean Arc: implications from structural and geochronological data of Cuba. *Geological Society, London, Special Publications* **328**(1), 361–398.
- STANEK, K. P., MARESCH, W. V., SCHERER, E., KREBS, M., BERNDT, J., SERGEEV, S. S., ROKIONOV, N., FRÄNDER, J. & HAMES, W. E. (2019). Born in the Pacific and raised in the Caribbean: construction of the Escambray nappe stack, Central Cuba. A review. *European Journal of Mineralogy* **31**(1), 5–34.
- SUDASINGHE, H., DAHANUKAR, N., RAGHAVAN, R., SENAVIRATHNA, T., SHEWALE, D. J., PAINGANKAR, M. S., AMARASINGHE, A., PETHYAGODA, R., RÜBER, L. & MEEGASKUMBURA, M. (2021a). Island colonization by a 'rheophilic' fish: the phylogeography of *Garra opilonensis* (Teleostei: Cyprinidae) in Sri Lanka. *Biological Journal of the Linnean Society* **132**(4), 872–893.
- SUDASINGHE, H., PETHYAGODA, R., RAGHAVAN, R., DAHANUKAR, N., RUEBER, L. & MEEGASKUMBURA, M. (2020). Diversity, phylogeny and biogeography of *Systemus* (Teleostei, Cyprinidae) in Sri Lanka. *Zoologica Scripta* **49**(6), 710–731.
- SUDASINGHE, H., RAGHAVAN, R., DAHANUKAR, N., PETHYAGODA, R., RÜBER, L. & MEEGASKUMBURA, M. (2021b). Diversification and biogeography of *Dankania* (Teleostei: Cyprinidae) in the Western Ghats Sri Lanka biodiversity hotspot. *Organisms Diversity & Evolution* **21**(4), 795–820.
- SUTTKUS, R. D. (1963). Order Lepisosteii. Fishes of the western North Atlantic, part 3. *Memoir Sears Foundation of Marine Research* **1**(3), 61–88.
- SVENSON, G. J. & RODRIGUES, H. M. (2017). A cretaceous-aged Palaeotropical dispersal established an endemic lineage of Caribbean praying mantises. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **284**(1863), 20171280.
- TAGLIACOLLO, V. A., DUKE-SYLVESTER, S. M., MATAMOROS, W. A., CHAKRABARTY, P. & ALBERT, J. S. (2017). Coordinated dispersal and pre-histmanian assembly of the central American ichthyofauna. *Systematic Biology* **66**(2), 183–196.
- TAMURA, K., STECHER, G., PETERSON, D., FILIPSKI, A., KUMAR, S. & ARABIA, S. (2013). MBE brief communication MEGA6: molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* **197**, 1–12.
- TANIGUCHI, S., BERTL, J., FUTSCHIK, A., KISHINO, H. & OKAZAKI, T. (2021). Waves out of the Korean peninsula and inter- and intra-species replacements in freshwater fishes in Japan. *Genes* **12**(2), 303.
- TATARENKOV, A., EARLEY, R. L., PERLMAN, B. M., SCOTT TAYLOR, D., TURNER, B. J. & AVISE, J. C. (2015). Genetic subdivision and variation in selfing rates among central American populations of the mangrove rivulus, *Kryptolebias marmoratus*. *Journal of Heredity* **106**(3), 276–284.
- TATARENKOV, A., EARLEY, R. L., TAYLOR, D. S. & AVISE, J. C. (2012). Microevolutionary distribution of isogenicity in a self-fertilizing fish (*Kryptolebias marmoratus*) in the Florida keys. *Integrative and Comparative Biology* **52**(6), 743–752.
- TATARENKOV, A., LIMA, S. M., EARLEY, R. L., BERBEL-FILHO, W. M., VERMEULEN, F. B., TAYLOR, D. S., MARSON, K., TURNER, B. J. & AVISE, J. C. (2017). Deep and concordant subdivisions in the self-fertilizing mangrove killifishes (*Kryptolebias*) revealed by nuclear and mtDNA markers. *Biological Journal of the Linnean Society* **122**(3), 558–578.
- TAYLOR, D. S. (2012). Twenty-four years in the mud: what have we learned about the natural history and ecology of the mangrove rivulus, *Kryptolebias marmoratus*? *Integrative and Comparative Biology* **52**(6), 724–736.

- THIEL, M. & GUTOW, L. (2005). The ecology of rafting in the marine environment. II. The rafting organisms and community. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **43**, 279–418.
- THIEL, M. & HAYE, P. A. (2006). The ecology of rafting in the marine environment. III. Biogeographical and evolutionary consequences. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **44**, 323–429.
- TOMINAGA, K., NAKAJIMA, J. & WATANABE, K. (2016). Cryptic divergence and phylogeography of the pike gudgeon *Pseudogobio esocinus* (Teleostei: Cyprinidae): a comprehensive case of freshwater phylogeography in Japan. *Ichthyological Research* **63**, 79–93.
- TONG, Y., BINFORD, G., RHEIMS, C. A., KUNTNER, M., LIU, J. & AGNARSSON, I. (2019). Huntsmen of the Caribbean: multiple tests of the GAARlandia hypothesis. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **130**, 259–268.
- TUCKER, D. B., HEDGES, S. B., COLLI, G. R., PYRON, R. A. & SITES, J. W. JR. (2017). Genomic timetree and historical biogeography of Caribbean Island anole lizards (*Pholiscolus*: Teiidae). *Ecology and Evolution* **7**(17), 7080–7090.
- TURKO, A. J. & WRIGHT, P. A. (2015). Evolution, ecology and physiology of amphibious killifishes (Cyprinodontiformes). *Journal of Fish Biology* **87**(4), 815–835.
- UIT DE WEERD, D. R., ROBINSON, D. G. & ROSENBERG, G. (2016). Evolutionary and biogeographical history of the land snail family Urocoptidae (Gastropoda: Pulmonata) across the Caribbean region. *Journal of Biogeography* **43**(4), 763–777.
- UMHOEFER, P. J., DARIN, M. H., BENNETT, S. E., SKINNER, L. A., DORSEY, R. J. & OSKIN, M. E. (2018). Breaching of strike-slip faults and successive flooding of pull-apart basins to form the Gulf of California seaway from ca. 8–6 ma. *Geology* **46**(8), 695–698.
- VORIS, H. K. (2000). Maps of Pleistocene Sea levels in Southeast Asia: shorelines, river systems and time durations. *Journal of Biogeography* **27**(5), 1153–1167.
- VUČIĆ, M., HAMA, F. L., JELIĆ, D., BAČIĆ, M., KLOBUČAR, G., DMITROVIĆ, B. A. & BOGUTSKAYA, N. (2023). First record of north Italian roach, *Leuciscus* (Bonaparte, 1841) on the Pag Island, Croatia – relic of the last glacial maximum? *Organisms Diversity & Evolution* **23**, 543–553.
- WALTER, R. P., BLUM, M. J., SNIDER, S. B., PATERSON, I. G., BENTZEN, P., LAMPHERE, B. A. & GILLIAM, J. F. (2011). Isolation and differentiation of *Rivulus hartii* across Trinidad and neighboring islands. *Molecular Ecology* **20**(3), 601–618.
- WANG, J., ZHANG, W., WU, J., LI, C., JU, Y. M., LIN, H. D. & ZHAO, J. (2022). Multilocus phylogeography and population genetic analyses of *Opsarichthys hainanensis* reveal Pleistocene isolation followed by high gene flow around the Gulf of Tonkin. *Genes* **13**(10), 1908.
- WATERS, J. M., BURRIDGE, C. P. & CRAW, D. (2020). River capture and freshwater biological evolution: a review of galaxiid fish vicariance. *Diversity* **12**(6), 216.
- WEAVER, P. F., CRUZ, A., JOHNSON, S., DUPIN, J. & WEAVER, K. F. (2016a). Colonizing the Caribbean: biogeography and evolution of livebearing fishes of the genus *Limia* (Poeciliidae). *Journal of Biogeography* **43**(9), 1808–1819.
- WEAVER, P. F., TELLO, O., KRIEGER, J., MARMOLEJO, A., WEAVER, K. F., GARCIA, J. V. & CRUZ, A. (2016b). Hypersalinity drives physiological and morphological changes in *Limia peruviana* (Poeciliidae). *Biology Open* **5**(8), 1093–1101.
- WESSELINGH, F. P. & HOORN, C. (2011). Geological development of Amazon and Orinoco basins. In *Historical Biogeography of Neotropical Fishes* (eds J. S. ALBERT and R. E. REIS), pp. 59–67. University of California Press, Berkeley.
- WHEELER, A. (1977). The origin and distribution of the freshwater fishes of the British Isles. *Journal of Biogeography* **4**, 1–24.
- WHITE, D. & GRAMACY, R. B. (2015). Package 'maptree' mapping, pruning, and graphing tree models. <https://cran.r-project.org/web/packages/maptree/maptree.pdf>. Accessed 18.09.2022.
- WHITFIELD, A. K. (2015). Why are there so few freshwater fish species in most estuaries? *Journal of Fish Biology* **86**(4), 1227–1250.
- WHITFIELD, A. K., ABLE, K. W., BLABER, S. J., ELLIOTT, M., FRANCO, A., HARRISON, T. D., POTTER, I. C. & TWEEDLEY, J. R. (2022). Fish assemblages and functional groups. In *Fish and Fisheries in Estuaries: A Global Perspective* (Volume 1, eds A. K. WHITFIELD, K. W. ABLE, S. J. M. BLABER and M. ELLIOTT), pp. 16–59. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.
- WHITTAKER, R. J. & FERNÁNDEZ-PALACIOS, J. M. (2007). *Island Biogeography: Ecology, Evolution, and Conservation*, Second Edition. Oxford University Press, New York.
- WILEY, E. O. (1976). *The phylogeny and biogeography of fossil and recent gars (Actinopterygii: Lepisosteidae)*. Vol. **64**, pp. 1–111. Miscellaneous Publications of the Museum of Natural History, University of Kansas.
- WILEY, E. O. & LIEBERMAN, B. S. (2011). *Phylogenetics: Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, Hoboken, NJ.
- WILLIAMS, D. A., BROWN, S. D. & CRAWFORD, D. L. (2008). Contemporary and historical influences on the genetic structure of the estuarine-dependent Gulf killifish *Fundulus grandis*. *Marine Ecology Progress Series* **373**, 111–121.
- WOODBURNE, M. O. (2010). The Great American Biotic Interchange: dispersals, tectonics, climate, sea level and holding pens. *Journal of Mammalian Evolution* **17**, 245–264.
- WOODS, C. A. (1989). *Biogeography of the West Indies: Past, Present, and Future*. Sandhill Crane Press, Gainesville, FL.
- WOODS, C. A. & SERGILE, F. E. (2001). *Biogeography of the West Indies: Patterns and Perspectives*. CRC Press, Boca Raton, FL.
- WOODS, R., BARNES, I., BRACE, S. & TURVEY, S. T. (2021). Ancient DNA suggests single colonization and within-archipelago diversification of Caribbean caviomorph rodents. *Molecular Biology and Evolution* **38**(1), 84–95.
- WOODS, R., TURVEY, S. T., BRACE, S., MACPHEE, R. D. & BARNES, I. (2018). Ancient DNA of the extinct Jamaican monkey *Xenothrix* reveals extreme insular change within a morphologically conservative radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **115**(50), 12769–12774.
- WRIGHT, J. J., DAVID, S. R. & NEAR, T. J. (2012). Gene trees, species trees, and morphology converge on a similar phylogeny of living gars (Actinopterygii: Holosteii: Lepisosteidae), an ancient clade of ray-finned fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **63**(3), 848–856.
- XU, J., SNEDDEN, J. W., FULTHORPE, C. S., STOCKLI, D. F., GALLOWAY, W. E. & SICKMANN, Z. T. (2022). Quantifying the relative contributions of Miocene rivers to the deep Gulf of Mexico using detrital zircon geochronology: implications for the evolution of Gulf Basin circulation and regional drainage. *Basin Research* **34**(3), 1143–1163.
- ZHANG, G., BASHARAT, U., MATZKE, N. & FRANZ, N. M. (2017). Model selection in statistical historical biogeography of Neotropical insects – the *Exopthalmus* genus complex (Curculionidae: Entiminae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **109**, 226–239.
- ZHANG, J. X. & MADDISON, W. P. (2013). Molecular phylogeny, divergence times and biogeography of spiders of the subfamily Euophryinae (Araneae: Salticidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **68**(1), 81–92.

VII. SUPPORTING INFORMATION

Additional supporting information may be found online in the Supporting Information section at the end of the article.

Appendix S1. Freshwater fish taxa per island, area, species richness per island and percentage of total species richness.

(Received 29 May 2023; revised 19 December 2023; accepted 21 December 2023)

CAPÍTULO II

Patrones geográficos de la riqueza de especies de peces marinos en el Gran Caribe

Introducción

La pregunta sobre el número real de especies vivas en el Planeta ha intrigado a los científicos por más de dos siglos (IUCN, 2011), pero sigue sin respuesta hasta nuestros días. Los patrones de la diversidad biológica varían en el tiempo y el espacio, pero esta no se distribuye de manera aleatoria en la Tierra (Witman & Kaustuv, 2009). Un rasgo aparentemente general, en muchos taxones, es la tendencia a aumentar la riqueza de especies desde los polos hacia el Ecuador. La mayor biodiversidad se encuentra en las regiones tropicales a lo largo del Planeta (Myers, Mittermeier, Da Fonseca, & Kent, 2000; Trew & Maclean, 2021). El patrón latitudinal de riqueza de especies constituye quizás la más antigua observación de la biodiversidad, y ha sido documentado por los ecólogos desde hace dos siglos (Lomolino, 2020; J. D. Witman & Kaustuv, 2009). El patrón latitudinal de riqueza de especies depende de la escala espacial a la que se analice (Arrhenius, 1921; Rahbek, 2005), en tanto no es conocido para amplios grupos biológicos en la actualidad, incluyendo vertebrados y plantas (Jetz, McPherson, & Guralnick, 2012; Oliveira, Alves, Landim, & Gouveia, 2021; Stropp et al., 2016). Dos de los principales problemas que existen para poder comprender la variación geográfica de la riqueza de especies se encuentran definidos como: (i)- el déficit de conocimiento de tipo Linneano (la dificultad de conocer la cantidad de especies no descritas que habitan un área determinada), y (ii)- el déficit de conocimiento de tipo Wallaceano (la dificultad para conocer la distribución geográfica de las especies) (Lomolino, 2020; J. D. Witman & Kaustuv, 2009).

Los océanos representan hasta el 71% de la superficie terrestre (Costello & Chaudhary, 2017) y albergan una biodiversidad excepcional (Fraser & Currie, 1997); sin embargo, sólo el 16% del total de especies actualmente descritas se encuentran en ellos (Costello & Chaudhary, 2017), hecho que demuestra lo poco conocidas que

son las especies de este medio. En los océanos, los patrones de riqueza de especies han sido relacionados con algunas de las variables que, coincidentemente, inciden en los patrones de riqueza de especies en el dominio terrestre, siendo la temperatura promedio una de las más frecuentes (Currie, 1991; Fraser & Currie, 1996, 1997). Esto bajo el entendido de que la riqueza de especies de una región es función de la cantidad de energía promedio disponible (Currie, 1991; Hutchinson, 1959). En el medio acuático salino, las barreras físicas a la dispersión de los organismos son débiles o casi inexistentes, lo que ocasiona una continuidad de hábitats a lo largo de enormes distancias, a diferencia del medio terrestre (Briggs, 1995). Por otra parte, muchos organismos acuáticos presentan etapas larvales con características que les permiten dispersarse por hábitats pelágicos, diferentes a los hábitats de su etapa adulta (Briggs, 1995; Claro, Lindeman, & Parenti, 2014; Witman & Kaustuv, 2009). Además, existen corrientes marinas transoceánicas y los fenómenos climatológicos que inciden en las anteriores influyen en la enorme variación temporal y espacial de los patrones de riqueza de especies marinas (Lessios & Robertson, 2006; J. D. Witman & Kaustuv, 2009).

Los peces marinos presentan una gran diversidad (Costello & Chaudhary, 2017) con unas 19,973 especies reconocidas (WoRMS Editorial Board, 2024). Existen mayor cantidad de especies de peces marinos que de cualquier otro grupo de vertebrados (Reynolds, Dulvy, Goodwin, & Hutchings, 2005). Los peces marinos son suficientemente diversos en cuanto a morfología, fisiología, hábitat, dieta y estrategias de reproducción (Helfman, Collette, Facey, & Bowen, 2009). La mayor diversidad puede ser encontrada a lo largo de las plataformas continentales y en arrecifes coralinos (Leidy & Moyle, 1997). Constituyen una fracción importante de la biomasa de los ecosistemas marinos (Jennings et al., 2008) y, su contribución al funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, así como a la complacencia humana como recurso comestible, resultan imprescindibles para el bienestar económico y social de millones de habitantes de las zonas costeras del Planeta (Craig, 2015; Hughes, 2015).

La macroecología es una rama de la Ecología relativamente nueva que favorece el análisis a grandes escalas espaciales de los patrones de riqueza de especies. Esto permite descomponer las lagunas de conocimiento en carencias linneanas y wallaceanas. Los acercamientos macroecológicos a los patrones de diversidad de organismos marinos son poco frecuentes comparados con los que se enfocan en el ambiente terrestre (Witman & Kaustuv, 2009b) debido tal vez, a su definición como una perspectiva basada en análisis a escala continental de la biota terrestre (Brown, 1995; Brown & Maurer, 1989). Sin embargo, varios trabajos con diferentes taxones han sido publicados en los últimos años, develando una muy necesaria tendencia en la descripción de patrones macroecológicos en el dominio oceánico (Chaudhary, Saeedi, & Costello, 2016, 2017; Menegotto & Rangel, 2018).

Los patrones de riqueza de especies pueden presentar autocorrelación espacial debido a los procesos de dispersión de las poblaciones ya que la distribución de las distintas especies se extiende por sitios adyacentes, lo que hace que las zonas cercanas sean más parecidas entre sí en cuanto a composición y riqueza de especies de lo que cabría esperar por azar (Alves et al., 2020). A menudo dichos patrones se encuentran correlacionados con variables ambientales, que también presentan su porcentaje de autocorrelación espacial (Alves et al., 2020; Alves, Diniz-Filho, da Silva e Souza, Gouveia, & Villalobos, 2018; Oliveira et al., 2021).

Los primeros acercamientos a la relación entre los patrones de riqueza de especies y el ambiente se basaron en técnicas de regresión como mínimos cuadrados ordinarios (OLS), sin embargo, nuevas técnicas que tienen en cuenta la autocorrelación espacial y la selección del modelo que mejor se ajusta, han sido incorporadas. Estos enfoques basados en la regresión están diseñados para evaluar el poder predictivo de un modelo, más que su poder explicativo. O sea, se eligen variables (o modelos) que se espera que predigan mejor la riqueza de especies en lugares no muestreados dentro de la región analizada (Clarke, 2009; Witman & Kaustuv, 2009b).

El patrón latitudinal de la riqueza de especies de peces marinos en el Gran Caribe y su relación con las variables ambientales permanece como una incógnita. Existe

una clara necesidad de realizar este tipo de análisis, ya que comprender el papel del ambiente en la determinación de los límites de distribución de las especies marinas o del número de especies, no sólo es importante para entender las causas del gradiente de diversidad latitudinal, sino también para predecir cómo volverán a responder estas especies al cambio climático (Witman & Kaustuv, 2009b).

Además, a pesar del enorme interés comercial, lúdico y alimenticio que ostentan los peces marinos, amplias zonas del Gran Caribe presentan serias lagunas de información de tipo Linneana y Wallaceana, por lo que la descripción del patrón de riqueza de especies de peces marinos ayudaría a predecir valores de riqueza en zonas con poca información y a entender procesos poblacionales locales y de migración de dichos peces. Igualmente, aportaría datos necesarios de la distribución de estas especies arrojando luces sobre la incidencia de las variables ambientales sobre la diversidad gamma de peces marinos. Asimismo, ayudaría a reforzar la conservación de áreas prioritarias por su diversidad (Margules & Pressey, 2000) como los arrecifes de coral y las zonas de manglar, con la posibilidad de la localización de nuevas zonas de importancia conservacionista.

No existe un estudio macroecológico sobre el patrón de la riqueza latitudinal de especies de peces marinos enfocados únicamente en la región del Gran Caribe. Esta área constituye una región biogeográfica marina que abarca la plataforma continental desde la costa centro oriental de la península de la Florida ($\sim 29^\circ\text{N}$), el Golfo de México, la costa atlántica de América Central y el norte de América del Sur, las Antillas Mayores y Menores, las islas oceánicas del Caribe, las Bahamas y las Bermudas (Robertson & Van Tassel, 2019). Es, además, una zona con multiplicidad cultural y de pueblos; con una historia marcada por la colonización, la extracción de recursos, el subdesarrollo económico (McCook, 2020), con una enorme biodiversidad biológica (Anadón-Irizarry et al., 2012) en la que no se conocen estudios sobre la distribución de la riqueza de especies de peces marinos, por lo que nuestro objetivo principal es la descripción de dicho patrón de riqueza de especies en el Gran Caribe y la estimación de la riqueza de especies usando un modelo Regression-Krigging que toma en cuenta la autocorrelación espacial de los

datos, delimitando además, el conjunto de variables ambientales que determinan este proceso ecológico.

Materiales y Métodos

Área de estudio y set de datos

La región del Gran Caribe incluye áreas con desigual historia geológica, origen (M. A. Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999) y diversas características tanto climatológicas como ambientales (Ángeles, Gonzalez, Etickson, & Hernández, 2007). Incluye el Mar Caribe dentro de las Antillas Mayores y Menores, las aguas marítimas de Guyana, Las Bahamas y las Islas Turcas & Caicos, el Golfo de México, la costa Atlántica de las Carolinas y la isla de Bermuda en el Océano Atlántico en su extremo nororiental. La biota de los arrecifes tropicales y las temperaturas de la superficie del mar más cálidas, dominan el Mar Caribe (Spalding et al., 2007) y contrastan con las del Golfo de México con temperaturas de la superficie del mar más frías en invierno y un predominio de especies de peces marinos de aguas templadas (Alvera-Azcárate, Barth, & Weisberg, 2009; Chollett, Müller-Karger, Heron, Skirving, & Mumby, 2012). Como referencia en cuanto a porciones y áreas sobre las aguas marítimas, seguimos la definición de tres provincias principales realizada por Robertson & Cramer (2014), que son: la Provincia Norte (Golfo de México, Península de Florida y costa atlántica de EE. UU. hasta los 33 °N), la Provincia Central (Antillas Mayores y Menores, Bermudas, Islas Lucayas, costa centroamericana desde el extremo oriental de la Península de Yucatán hasta la frontera entre Panamá y Colombia e islas costeras sudamericanas) y, la Provincia Sur (línea costera desde Colombia hasta Guyana) (Robertson & Cramer, 2014).

Para completar nuestro objetivo de estimar la riqueza de especies de peces marinos, construimos una cuadrícula de 2,991 celdas con una resolución de 0.5° × 0.5° de latitud-longitud en el Ecuador (55 x 55 Km) con el software S.A.M v4.0 (Rangel, Diniz-Filho, & Bini, 2010). Una celda es un espacio geográfico sobre la superficie marina que puede o no incluir parte de la superficie terrestre (cuando su situación espacial roza el litoral de las masas terrestres continentales o isleñas) con

forma cuadrada y con una superficie de 3,025 Km². Los registros georreferenciados para cada una de las especies de peces marinos son los que definen la extensión hacia el este y el norte de la cuadrícula, delimitando así el área donde se realizarán nuestros análisis. El resto de la zona de estudio está definida propiamente por el espacio marino que circunda el archipiélago de las Antillas Mayores y Menores, y la costa continental del continente americano.

Nuestro conjunto de datos se obtuvo de la base de datos del Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales (<https://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/en/pages>) (STRI) (Robertson & Van Tassel, 2019). Construida a partir de diversas fuentes de datos como datos de colecciones de museos, bases de datos en línea, servicios nacionales de información de México, Costa Rica, Colombia y 1700 publicaciones revisadas por pares a lo largo de 20 años de trabajo en el Laboratorio Marino Naos del STRI, en Panamá. Se considera el conjunto de datos más completo y curado de la región (Chollett & Robertson, 2020), después de la exhaustiva revisión de descripciones de especies, la integración de la información taxonómica disponible para familias, géneros y especies en el Gran Caribe.

Al ser tan extenso en registros colectados, el set de datos fue filtrado para un uso óptimo de estos. La base de datos se procesó de la siguiente manera para poder utilizar solo los puntos georeferenciados de especies estrictamente marinas: (i)- La base de datos con las familias, especies, datos de latitud y longitud se revisó mediante filtrado en Excel. Se seleccionaron las familias de peces que son dulceacuícolas y se eliminaron. El proceso continuó luego al nivel de especies hasta depurar la base de datos. (ii)- Los puntos georeferenciados se cargaron en R Core Team v 4.2.0, (2021) y fueron cortados usando como plantilla el archivo "shape" de los países del área de estudio, eliminando los puntos que se encontraron más allá de las desembocaduras de los ríos en la vertiente atlántica (tierra adentro). Aunque estos registros son la prueba de que algunas especies diádromas están presentes en la zona de estudio, al tener estos hábitats dulceacuícolas características ambientales diferentes en comparación al medio marino, decidimos eliminarlos de nuestros datos. Conservamos sólo los registros que sin duda se encuentran en el

medio marino/estuarino y corresponden a especies del océano. Aunque algunos trabajos que analizan los patrones de riqueza de especies solo usan fauna perteneciente a algún gremio o la agrupan por su hábitat (Connolly, Bellwood, & Hughes, 2003; Polanco et al., 2020), no hicimos ninguna discriminación para congregarse en el conjunto de datos a especies en todo lo largo de la columna de agua (bentónicas, pelágicas, de la superficie del mar) con el objetivo de poder contener un set de datos que englobe toda la riqueza de especies del área de estudio. Nuestra base de datos incluye los registros de todos los ecosistemas marino-costeros, exceptuando en algunos casos los que se encuentran en las lagunas costeras que abundan en la región de estudio. Dichos registros fueron descartados (en algunos casos) debido a la resolución espacial del archivo “shape” con que se realizó el corte. (iii)- Tampoco eliminamos unos pocos registros de especies con estatus taxonómico sin determinar debido a que, aunque no son especies descritas, son válidas en cuanto a la contribución a la riqueza de especies de la región. Las mencionadas especies son poco abundantes y corresponden a los géneros *Bathyanthias* (una especie; siete registros), *Elacatinus* (dos especies; dos y un registro, respectivamente), *Lythrypnus* (una especie; un registro), *Mobula* (una especie; 22 registros), *Ogilbia* (dos especies; dos registros), *Plectranthias* (dos especies; cinco especies) y *Starksia* (dos especies; uno y tres registros, respectivamente) (Anexos, Tabla A1). Al congregarse tantas especies de peces, intentamos obtener un resultado lo más real posible, aunque con una familia taxonómica de peces o un gremio, el modelo podría tener mejor ajuste.

Variables ambientales

Obtuvimos 25 variables ambientales y bióticas para la superficie marina y los hábitats epibentónicos de Bio-Oracle v.2.2 (Assis et al., 2018), un conjunto de GIS ráster que proporciona capas de datos geofísicos, ambientales y bióticos que abarcan un período de 14 años (2000-2014) (Assis et al., 2018; Tyberghein et al., 2012). Las variables descargadas se agrupan en tres grupos. Las variables del fondo marino: Clorofila, Velocidad de la corriente, Oxígeno disuelto, Concentración de Hierro, Luz, Concentración de Nitratos, Concentración de fósforo, Concentración

de fitoplancton, Productividad bentónica, Salinidad bentónica, Silicatos disueltos, Temperatura. El segundo grupo consta de una sola variable: Heterogeneidad del medio marino (entendida como la profundidad). El tercer y último grupo contiene las variables de la superficie del océano: Sales de Calcio disueltas, Clorofila disuelta, Corriente superficial, Atenuación lumínica, Oxígeno disuelto, hierro disuelto, Nitratos disueltos, Radiación fotosintéticamente activa, pH, Fosfatos disueltos, Fitoplancton, Productividad primaria, Salinidad, Silicatos disueltos, Temperatura. Las definiciones de los reinos marinos de la superficie y el fondo/ bentos fueron descritas por Tyberghein et al., (2012). Debido a que la extensión del bentos contiene un amplio rango de valores de profundidad, seleccionamos las capas correspondientes a las profundidades medias. Todas las capas que fueron descargadas pasaron por el proceso de corte con la cuadrícula para conservar solo los valores contenidos en la extensión de nuestra área de estudio usando R Core Team v 4.2.0, (2021).

Para determinar la importancia de las variables ambientales predictoras eliminamos la multicolinealidad entre las variables seleccionadas según su importancia, a partir de una matriz de correlación bivariada. Cada par de correlaciones con $R \geq 0.7$ no se consideraron para su posterior regresión con la riqueza de especies observada. Utilizando la metodología descrita por Alves et al., (2020) calculamos para cada una de las 2,991 cuadrículas el número de registros, la completitud del inventario y la riqueza observada. Hicimos uso del paquete **KnowBr** (Guisande-González & Lobo, 2019) de R Core Team v 4.2.0 (2021) tratando cada celda de la cuadrícula como una unidad de muestreo independiente a la otra. La completitud del inventario de cada celda se calculó dividiendo la riqueza observada y la predicha, como un porcentaje (Alves et al., 2020), este procedimiento nos permite obtener un estado del arte de las áreas mejor muestreadas en el Gran Caribe (el porcentaje de especies conocidas en comparación con la riqueza total de especies).

La evaluación de la calidad de los datos en cualquier estudio de biodiversidad, suele ser un paso costoso en tiempo y a menudo es descuidado por los ecólogos ya que se debe de repetir en cada unidad de muestreo analizada ((Gonzalez, Lobo, & Castor, 2023; Hortal, Lobo, & Jiménez-Valverde, 2007; Lobo & Martín-Piera, 2002)).

El paquete KnowBR, estima la cobertura de los inventarios de especies en un número ilimitado de unidades territoriales o sitios simultáneamente, sin importar su número (Guisande-González & Lobo, 2019). Este, calcula la cobertura de estudio por unidad espacial como la pendiente final de la relación entre el número de especies observada y el número de registros de la base de datos, que se utiliza como sustituto del esfuerzo de estudio. Para ello, KnowBR estima la curva de acumulación (el incremento acumulado en el número de especies con la adición de registros de la base de datos) para cada una de las unidades espaciales según el estimador exacto de (Ugland, Gray, & Ellingsen, 2003), además de realizar cerca de 200 permutaciones de los datos observados (estimador aleatorio) para obtener una curva de acumulación suavizada. Esta curva se ajusta posteriormente a cuatro funciones diferentes, y el valor asintótico extrapolado obtenido se utiliza para obtener un porcentaje de exhaustividad (el porcentaje que representa el número de especies observado frente al previsto) que también puede utilizarse para estimar las unidades territoriales con inventarios fiables probables. La curva que utilizamos en nuestro análisis fue la función racional (Ratkowski, 1990) que puede utilizarse cuando no hay un criterio claro sobre qué modelo hay que utilizar.

Seleccionamos celdas con un nivel de completitud $\geq 70\%$ y celdas con un número de registros superior o igual a la media de registros por celda (277 registros/celda). Algunos autores sostienen que ambas condiciones son suficientes para obtener un inventario con elevado nivel de completitud (Alves et al., 2020; Oliveira et al., 2021). Se realizó un proceso de corte de las capas de predictores ambientales con la cuadrícula, para obtener solo los valores para cada celda de cada una de las 25 variables. Luego se completó un proceso de conversión de archivo tipo "ráster" a tipo "marco de datos" para las variables, permitiendo realizar el proceso de disminución de la colinealidad con una regresión lineal múltiple usando solo los valores de las celdas mejor muestreadas. Este proceso nos ayudó a determinar las variables ambientales a utilizar en nuestro modelo.

Posteriormente, completamos una regresión por mínimos cuadrados ordinarios con las variables ambientales no colineales y la riqueza de especies de peces marinos

del Gran Caribe como variable de respuesta (Fraser & Currie, 1996). Tras ello, mantuvimos los predictores con efecto significativo y ejecutamos un análisis de regresión parcial usando la riqueza de especies observada como variable respuesta, las capas ambientales como variables predictoras para dividir la varianza según su pertenencia a dominios superficiales o bentónicos y comprobamos la presencia de autocorrelación espacial con correlogramas espaciales del índice I de Moran (Legendre y Legendre 2012) con el software SAM (Rangel et al. 2010). Por último, ejecutamos un análisis Regression-Kriggin (RK) (Delhomme, 1974) con la función **krige** del paquete **gstats** (Gräler, Pebesma, & Heuvelink, 2016) de R Core Team v 4.2.0, (2021) para lograr la estimación de la riqueza de especies en nuestra área de estudio.

Resultados

Patrón de riqueza y lagunas de conocimiento

La base de datos depurada resultó contener 828,464 registros de 1,700 especies de peces marinos en nuestra área de estudio (Figura 1; Anexos, Tabla A1). Nuestra cuadrícula de celdas representa ~9,1044,750 Km² de superficie marina (Figura 2). La concentración de celdas con mayor número de registros se encuentra en la Provincia Norte (Figura 2). Las celdas con un número superior de registros (12,201 a 16,268 registros) se concentran en el litoral de la ciudad de Corpus Christi, Texas, Estados Unidos. Otra importante concentración de celdas con alto número de registros (6,101 a 10,168) se localiza en el litoral de la ciudad de Nueva Orleans, al sur y al este de esta. La máxima agregación de registros se localizó en la porción sur de la plataforma continental de EE. UU (Figura 4, A) y a ambos lados de la península de Florida. Otra concentración importante de registros se localiza en las provincias centrales y meridionales del Gran Caribe, particularmente en las aguas circundantes de la isla de Puerto Rico, las Islas Vírgenes, las costas caribeñas de Colombia, el Paso de los Vientos, los estrechos de Yucatán y Florida y el banco de las Bahamas (Figura 4, A).

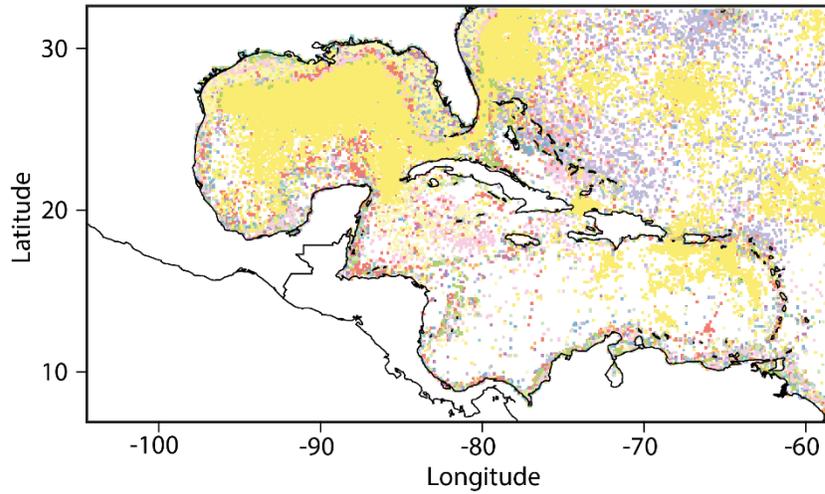


Figura 1. Distribución en el Gran Caribe de los 828,464 registros para las 1,700 especies de peces marinos. Cada una de las 1700 especies aparece con un color diferente (la superposición de los registros y la resolución de la imagen hacen imposible que se observen todas).

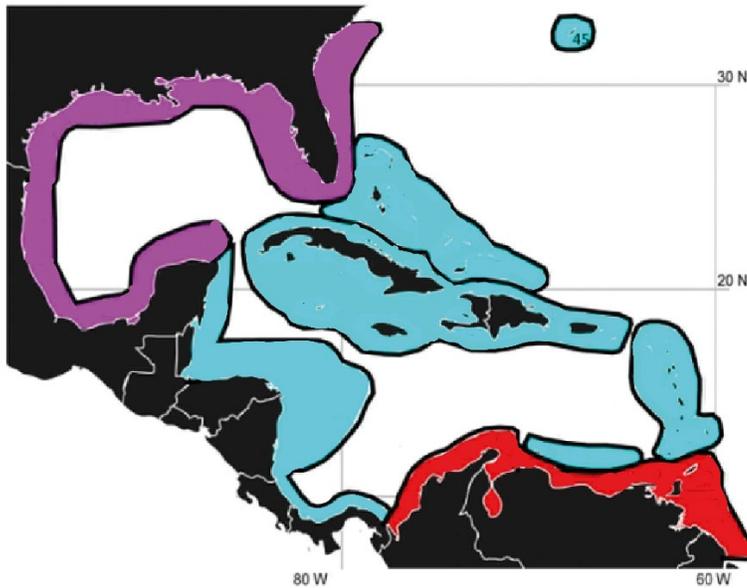


Figura 2. Las provincias biogeográficas del Gran Caribe determinadas por Robertson & Cramer (2014). En color púrpura, la Provincia Norte, en azul claro, la Provincia Central y en color rojo, la Provincia Sur. Modificado de Robertson & Cramer (2014).

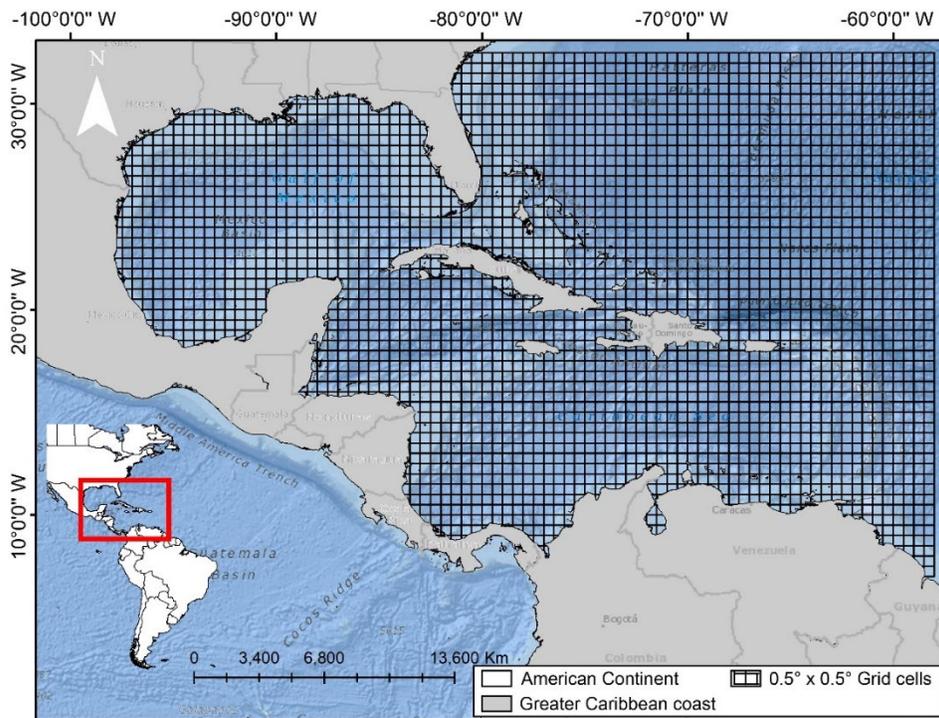


Figura 3. Delimitación de la zona de estudio marítima con la cuadrícula con 2,991 celdas de resolución 0.5° x 0.5° utilizada para la estimación de la riqueza de especies en la región del Gran Caribe y los valores de las variables ambientales.

Aunque un total de 2,991 celdas de la cuadrícula contienen una media de 277 registros por celda, encontramos hasta 280 celdas vacías, la mayoría localizadas en aguas del Mar Caribe (Figura 4, A), lo que denota grandes áreas sin registros. Hasta 1,704 celdas tienen ≤ 20 registros (56.95% del total de celdas), denotando un fuerte sesgo de submuestreo de $\sim 5,1151,575 \text{ Km}^2$ de superficie marina comparado con 211 celdas que tienen 555,873 registros (67.1% del total de registros) en una superficie de $\sim 638,275 \text{ Km}^2$. El conjunto de datos analizado tiene un gran número de familias con pocas especies o raras, mientras que unas pocas familias de peces presentan pocas especies, siendo muy frecuentes y logrando integrar 1,700 especies de peces marinos de diferentes hábitats y ecosistemas. La familia más especiosa es Gobiidae con 148 especies, seguida de las familias Serranidae y Labrisomidae con 99 y 59 especies respectivamente (Anexos, Figura A2). El resto de las 167 familias oscilan entre 30 y una especie (Anexos, Figura A3). Tres especies representan el 14% del total de registros: El 5.6% corresponde a *Xiphias*

gladius Linnaeus, 1,758 (Xiphiidae, 46,431 registros) siendo la especie predominante, seguida del rabil *Thunnus albacares* Bonnaterre, 1,788 (Scombridae, 43,534 registros) con un 5.25% y, por último, el dorado común *Coryphaena hippurus*, Linnaeus 1758 (Coryphaenidae, 28,439 registros).

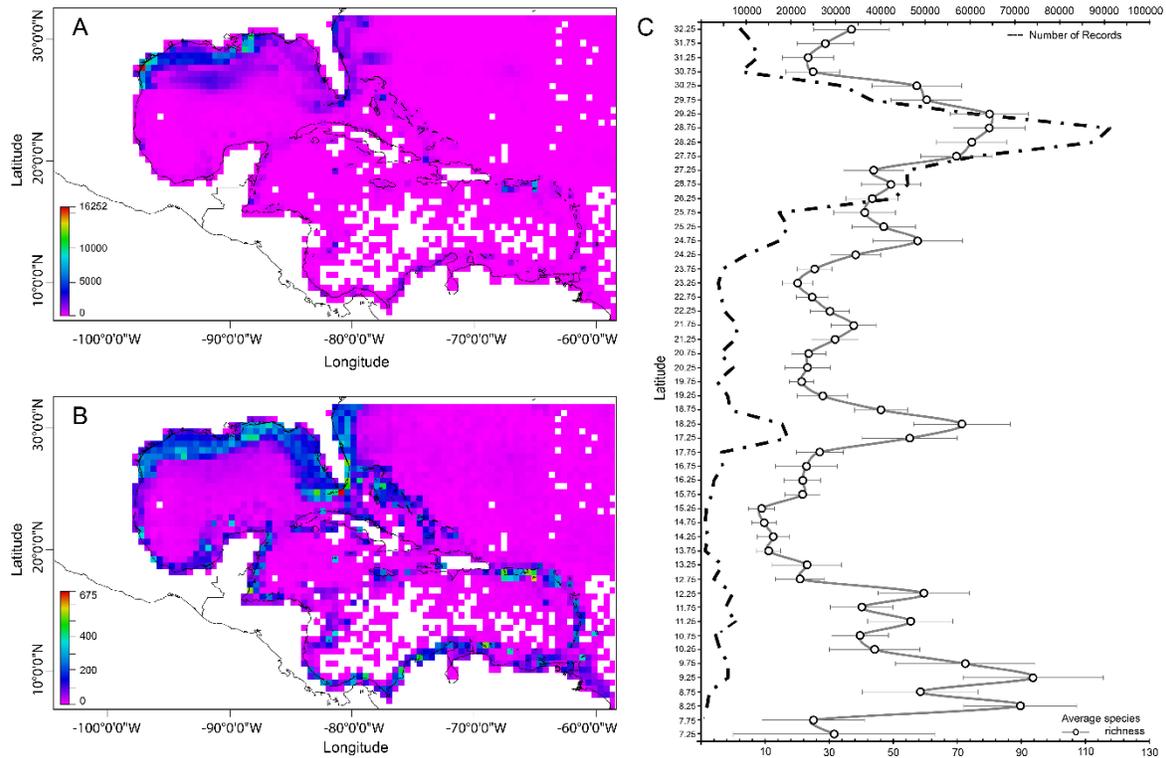


Figura 4. Número de registros (A) y riqueza observada de especies de peces marinos (OSR) en el Gran Caribe (B). Riqueza promedio de especies (\pm error estándar) ($n=1700$) (línea continua con puntos y bigotes) y número de registros totales ($n=828464$) por bandas latitudinales de 0.5° (línea oscura discontinua) (C).

El patrón de registros tiene un impresionante tope cerca de los 28° de latitud norte (91,137 registros), con el segundo punto más importante en los 17° de latitud norte (19,345 registros) y un mínimo de registros en los 7° de latitud norte (143 registros). Esto último contrasta con los patrones mostrados por la OSR promedio que presenta tres cúspides importantes, uno cercano a los 29° de latitud norte (80 OSR \pm 12.27 error estándar), un segundo pico cerca de los 18° de latitud norte (71 OSR \pm 15.15 error estándar) y un tercer máximo importante a los 9° de latitud norte (94 OSR \pm 21.9 error estándar). En esta latitud sólo se encuentran 5,958 registros en

total (Figura 4, C). El patrón de riqueza de especies observada (OSR) (Figura 4, B) tiene su máximo en las aguas circundantes de Cayo Maratón, en el extremo de la Península de Florida, con 675 especies. la ubicación general de las celdas con un alto número de registros. La mayoría de las celdas con mayores sumas de OSR se localizan en Puerto Rico, Curazao e Islas Vírgenes, Miami y Port Saint Lucie en la Península de Florida, aguas del Parque Nacional de Dry Tortuga (EE. UU.) e Isla Placencia (BLZ). Las celdas con valores medios de OSR se sitúan mayoritariamente en las aguas de la plataforma continental de la vertiente atlántica de la Península de Florida y la porción septentrional del Golfo de México. El resto se encuentran en las Bahamas, las costas caribeñas de la Península de Yucatán, Colombia, Panamá y las costas caribeñas de Costa Rica y algunas de las Antillas Menores del Mar Caribe Oriental.

De un total de 2,990 solo 231 celdas presentaron un nivel de completitud de inventario por encima del 70% y número de registros \geq a 277 (5.45% del total de celdas) (Figura 5, A). Unas 2,488 celdas presentaron valores de completitud por debajo del 50% mientras que 356 presentaron valores de completitud entre el 50% y el 70%, las que no fueron tomadas en consideración para el análisis posterior. Conservamos esas celdas para el análisis de RK. La localización de las celdas mejor muestreadas coincide, sin sorpresas, con la zona con mayor cantidad de esfuerzo de muestreo. Tras la correlación cruzada entre las 25 variables (Tabla 1), retuvimos ocho de estas como mejor modelo ambiental (Anexos, Figura A1). Los predictores medioambientales elegidos y sus unidades se presentan en la Tabla 2. Las tres primeras corresponden al dominio de la superficie marina, el resto al dominio del fondo del océano, además de la heterogeneidad del área de estudio, medida como la profundidad. Los predictores más importantes son la salinidad del fondo, el oxígeno disuelto superficial, la heterogeneidad del ambiente y la cantidad de luz que llega al fondo del océano ($R^2 = 0.41$, $p < 0.001$; Tabla 3).

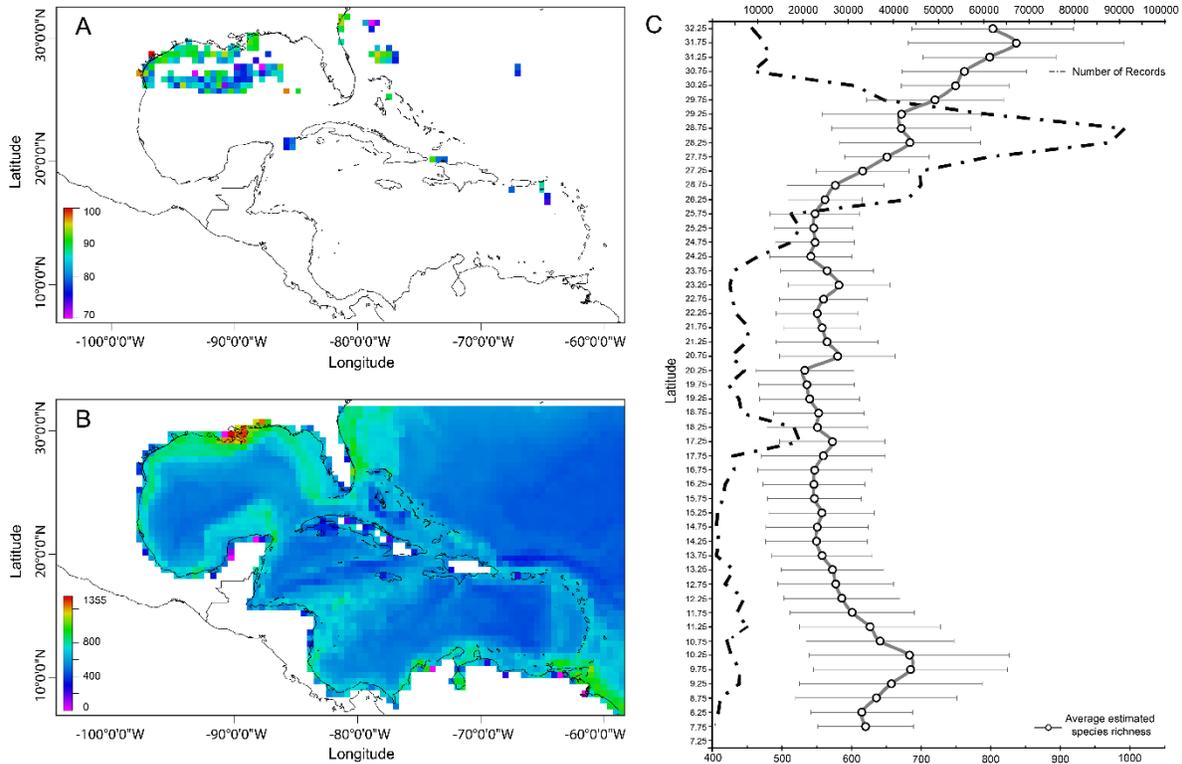


Figura 5. Completitud del inventario (A) y riqueza estimada de especies de peces marinos (ESR) en el Gran Caribe producto del modelo RK con variables predictoras (B). Riqueza estimada promedio de especies (\pm error estándar) ($n=1355$) (línea continua con puntos y bigotes) y número de registros totales ($n=828464$) por bandas latitudinales de 0.5° (línea oscura discontinua) (C).

La partición de la varianza por grupos de predictores arrojó que las variables del bentos explican un mayor porcentaje de la varianza total (varianza parcial de 0.3%) seguido de las variables de la superficie del océano (varianza parcial de 0.25%) mientras que la profundidad presentó la menor varianza (varianza parcial de 0.03%). Encontramos un bajo nivel de solapamiento de la contribución de todas las variables (0.023%) mientras que los residuales presentan un 0.59% de la varianza total. La regresión lineal de 8 predictores ambientales y la OSR reveló autocorrelación espacial moderada para los residuos en las primeras clases de distancias (Anexos, Figura A5) lo que justificó el uso del modelo RK que tiene en cuenta la estructura del espacio geográfico para interpolar el gradiente de riqueza predicho. El variograma que mejor se ajustó al patrón de riqueza de especies de las celdas mejor

muestreadas fue el modelo Matern con la parametrización de Stein ($\psi_{sill} = 3,045.5$; $\text{range} = 6.04$; $\text{kappa} = 6.3$) (Figura 5, B).

Tabla 1. Matriz de correlaciones entre variables oceánicas con la R de Pearson entre cada par de predictores analizados. Se consideró colinealidad cuando $R \geq 0,7$ entre predictores dentro de cada par de correlaciones de variables ambientales. Variables: bc= Clorofila media bentónica; bcu= Velocidad de la corriente bentónica; bo= Profundidad media bentónica Oxígeno disuelto; bi= Hierro bentónico disuelto; bli= Luz bentónica a profundidad media; bn= Nitrato bentónico a profundidad media; bf= Fosforo bentónico a profundidad media; bfit= Fitoplancton a profundidad media; bp= Productividad bentónica a profundidad media; bs= Salinidad bentónica a profundidad media; bsil= Silicatos disueltos a profundidad media; bt= Temperatura bentónica a profundidad media; baty= Profundidad o heterogeneidad del ambiente marino; cal= Calcita disuelta en la superficie; cl= Clorofila disuelta en la superficie; cu= Corriente superficial; ate= Atenuación de la luz en la superficie; ox= Oxígeno disuelto superficial; i= Hierro superficial disuelto; nit= Nitrato superficial disuelto; par=Radiación fotosintéticamente activa en la superficie; pH= Ph de la superficie; fos= Fosfatos superficiales disueltos; fito= Fitoplancton superficial; prod= Productividad primaria superficial; sal= Salinidad superficial; sili= Silicato superficial disuelto; temp= Temperatura superficial.

	bc	bcu	bo	bi	bl	bn	bf	bfi	bp	bs	bsil	bt	baty	cal	cl	cu	ate	ox	i	nit	par	pH	fos	fito	prod	Sal	temp
bc	1																										
bcu	0.20	1																									
bo	-0.14	-0.16	1																								
bi	-0.14	-0.16	-0.18	1																							
bl	0.42	0.32	0.11	-0.70	1																						
bn	-0.58	-0.36	0.14	-0.73	0.98	1																					
bf	-0.66	-0.33	-0.15	0.59	-0.67	-0.76	1																				
bfi	0.96	0.22	-0.08	0.45	-0.47	-0.55	0.93	1																			
bp	0.92	0.16	-0.26	0.07	-0.47	-0.31	-0.12	0.93	1																		
bs	-0.10	0.23	0.62	-0.47	0.66	0.69	-0.46	-0.12	-0.25	1																	
bsil	-0.42	-0.25	-0.41	0.74	-0.93	-0.95	0.74	-0.46	-0.31	-0.39	1																
bt	0.65	0.37	-0.66	0.52	-0.67	-0.71	0.54	0.74	0.54	0.37	-0.77	1															
baty	0.48	0.29	-0.07	-0.21	0.23	0.24	-0.21	0.54	0.38	0.32	-0.95	0.82	1														
cal	-0.17	0.10	-0.11	0.32	-0.33	-0.41	0.71	-0.21	-0.13	-0.03	0.07	-0.21	-0.09	1													
cl	0.70	0.21	-0.11	0.32	-0.33	-0.41	0.71	0.71	0.76	-0.22	-0.29	0.41	0.35	0.01	1												
cu	0.70	0.21	-0.11	0.32	-0.33	-0.41	0.71	0.71	0.76	-0.22	-0.29	0.41	0.35	0.01	1.00	1											
ate	0.70	0.21	0.29	0.08	-0.10	-0.17	0.38	0.71	0.76	-0.22	-0.29	0.41	0.35	0.01	1.00	1.00	1										
ox	0.38	0.04	-0.24	0.57	-0.55	-0.66	0.71	0.38	0.35	-0.40	0.16	0.07	-0.07	0.01	0.47	0.47	0.47	1									
i	0.60	0.05	-0.06	0.25	-0.16	-0.33	0.61	0.71	0.61	-0.17	-0.48	0.67	0.56	-0.24	0.51	0.51	0.51	0.23	1								
nit	0.57	-0.02	-0.15	-0.03	0.04	0.06	-0.08	0.61	0.56	-0.59	-0.16	0.31	0.27	-0.13	0.53	0.53	0.53	0.61	0.70	1							
par	-0.08	-0.19	-0.07	-0.21	0.23	0.24	-0.21	-0.08	-0.03	0.14	-0.08	-0.01	0.04	-0.52	-0.12	-0.12	-0.12	-0.63	-0.03	-0.24	1						
pH	-0.17	0.10	-0.11	0.05	-0.08	-0.05	0.16	-0.21	-0.13	-0.03	0.07	-0.21	-0.09	1.00	0.01	0.01	0.01	0.01	-0.24	-0.13	-0.52	1					
fos	0.19	0.06	-0.15	0.37	-0.38	-0.45	0.74	0.16	0.23	0.03	-0.13	0.10	0.13	-0.09	0.36	0.36	0.36	0.03	-0.02	-0.04	0.30	-0.09	1				
fito	0.72	0.18	-0.13	0.35	-0.36	-0.42	0.71	0.74	0.78	-0.21	-0.34	0.46	0.40	-0.05	0.98	0.98	0.98	0.41	0.56	0.54	0.00	-0.05	0.40	1			
prod	0.69	0.18	0.17	-0.27	0.19	0.33	-0.59	0.71	0.79	-0.15	-0.29	0.44	0.35	-0.03	0.95	0.95	0.95	0.31	0.52	0.44	0.04	-0.03	0.38	0.95	1		
sal	-0.54	0.03	-0.33	0.39	-0.34	-0.47	0.61	-0.59	-0.61	0.45	0.27	-0.34	-0.35	0.15	-0.56	-0.56	-0.56	-0.24	-0.70	-0.77	-0.15	0.15	-0.17	-0.63	-0.57		
sili	0.53	0.02	-0.31	-0.04	0.10	0.12	-0.24	0.61	0.55	-0.28	-0.43	0.52	0.52	-0.10	0.48	0.48	0.48	0.14	0.77	0.73	0.09	-0.10	0.02	0.54	0.50	85	
temp	-0.24	-0.07	-0.18	-0.70	0.98	-0.76	0.93	-0.24	-0.18	0.22	-0.21	-0.02	0.14	-0.07	-0.28	-0.28	-0.28	-0.92	-0.06	-0.37	0.74	-0.07	0.07	-0.20	-0.10	1.08	0.1

Tabla 2. Nombre de capas y unidades de datos de los predictores medioambientales, agrupados por dominio marino (superficie del mar, bentónico, heterogeneidad) a su profundidad media.

Dominio			
Superficie	unidades	Benthos*	unidades
Temperatura	°C	Salinidad	PSS**
Salinidad	PSS**	Luz en el fondo	-
Oxígeno molec. diss.***	mol.m ⁻³	Silicatos	mol.m ⁻³
Profundidad	m****	Oxígeno molec. diss.	mol.m ⁻³

* Profundidad promedio; **Escala de Salinidad Práctica; *** Oxígeno molecular disuelto; **** debajo del nivel del Mar.

Tabla 3. Importancia de las ocho predictores ambientales no colineales de la riqueza de especies de peces marinos del Gran Caribe por dominios (**** P < 0.001; βc= coeficiente beta, AIC= Criterio de Información de Akaike).

Grupo de Variables	Predictor	βc	P value	AIC
Superficie	sOx	82.854	***	33025.125
	sT	-80.695	***	
	sSal	-173.345	***	
Profundidad	Bt	0.151	***	
Fondo	bSal	194.691	***	
	bLuz	0.244	***	
	bSili	-11.399	***	
	bOx	-12.245	***	

sOx= Oxígeno disuelto en superficie; sSal= Salinidad en la superficie; T= Temperatura en superficie; Bt= Batimetría; bLuz= cantidad de luz en el fondo; bOx= Oxígeno disuelto en profundidad media bentónica; bSal= Salinidad bentónica a profundidad media y bSili: Silicatos disueltos en profundidad media

El uso del modelo RK para predecir la riqueza de especies (ESR) de peces marinos en el Gran Caribe indica un patrón que no coincide con el típico gradiente latitudinal unimodal encontrado en numerosos grupos de vertebrados terrestres (Alves et al., 2020; Alves, Diniz-Filho, da Silva e Souza, Gouveia, & Villalobos, 2018). En su lugar, la ESR de los peces marinos se distribuye a lo largo de la plataforma continental de toda la zona de estudio con máximos en los extremos norte y sur de la distribución de los registros. Se prevé que se establezcan núcleos de ESR en las vertientes

atlántica y del Golfo de México de la península de Florida, la zona marítima próxima a Nueva Orleans (Luisiana); las aguas circundantes del Parque Nacional del Arrecife Alacranes, la ciudad de Cancún y la isla de Cozumel (al norte y al este de la península de Yucatán) y las islas de Trinidad y Tobago. El elevamiento nicaragüense (una zona de baja profundidad donde la plataforma continental se extiende hacia el mar Caribe) y el Banco de Pedro (suroeste de Jamaica) conforman una zona marítima semicontinua que engloba la agrupación de ESR más significativa del mar Caribe central, seguida de una línea costera que parte del municipio de Cereté (Colombia), abarca toda la plataforma continental de la parte septentrional de Sudamérica y llega hasta Isla Margarita (Venezuela). Aquí, el patrón de ESR diverge hacia el norte, hasta el arco de las Antillas Menores, y hacia el sur hasta el norte de Guyana donde se localiza otro importante cúmulo de ESR.

En la región de las Antillas Mayores, las celdas con las cifras de ESR más elevadas se concentran en la región que comienza en el este de la isla de Puerto Rico y se desplaza hacia el oeste y el norte en dirección a La Española y Las Bahamas. Estas celdas se concentran en la bahía de Puerto Príncipe, la isla de Gonave y Cabo Haitiano (Haití); las bahías de Monte Cristi y Samaná (parte septentrional de la República Dominicana) y la zona costera de Baní (sur de la República Dominicana). La isla de Jamaica tiene pocas celdas con estimaciones importantes: líneas costeras de Savanna-La-Mar y Log Bay (porción suroeste de la isla). Por su parte, tanto la costa sur como la norte de Cuba presentan también zonas nucleares de la ESR en la costa oriental, central y occidental tanto en las vertientes norte y sur, Isla de La Juventud y los archipiélagos menores de Cayos de San Felipe (oeste), Archipiélago de Los Canarreos (este), concluyendo en Cayo Largo del Sur las aguas circundantes y Bahía de Cochinos y Cienfuegos. Al este, se estima que el Golfo de Guanacayabo y el archipiélago de Jardines de la Reina presentan cifras elevadas de ESR. En la porción norte y central de Cuba, otra región principal de ESR se mezcla con la zona del Banco de las Bahamas conectada con el este de la Península de Florida hasta Georgia (Figura 5, B). El patrón bimodal de ESR promedio tiene su máximo en latitudes cercanas a los 32° N (836 ESR \pm 156 error estándar) y, va disminuyendo hacia los 19°N (536 ESR \pm 69 error estándar); luego

presenta otro punto importante en los 10°N con 685 ESR \pm (140 error estándar) (Figura 5, C), representando así un patrón bimodal similar al mostrado por la OSR, pero con la peculiaridad de que la mayor riqueza de especies que se aprecia está ubicada a altas latitudes, invirtiendo el patrón observado antes de la aplicación de nuestro modelo de estimación.

Discusión

A pesar de la importancia del Gran Caribe como hábitat de una diversa fauna de peces marinos y lo extenso de los registros de nuestro set de datos, enormes extensiones de superficie marina presentaron niveles muy bajos de completitud, mostrando que un grupo de suma importancia económica y social como los peces marinos presentan carencias en el conocimiento de sus zonas de distribución. Solo el 4.88% (146) de las celdas presentaron niveles de inventario con completitud por encima del 70% y de estas, 65 tienen un nivel de completitud mayor al 85%. Aunque muchas de las celdas sin registros se encuentran en el Mar Caribe central, los valores de riqueza de especies observada no son tan bajos como cabría de esperarse, con un número mucho menor de registros en esta zona. Sin embargo, las aguas territoriales de las Antillas Mayores muestran subregistros a la riqueza de especies descrita para estas zonas marinas (Claro et al., 2014; Claro & Robertson, 2010). Una parte importante de los registros y de la OSR se encuentra en las zonas costeras y sobre la plataforma continental e insular del área de estudio (Figura 1; Figura 3, A), un resultado esperado debido a la accesibilidad de estas zonas marinas por pescadores locales y colectores en general.

Sin embargo, nuestro set de datos siendo el más completo en taxones y registros para la región (Chollett & Robertson, 2020), y presenta subregistros para zonas con riqueza alta de especies registradas. Hasta un total de 1,120 especies se registran para aguas cubanas, mientras que para aguas costarricenses hasta 625 especies de peces marinos (Allen & Robertson, 1994; Claro & Robertson, 2010). Este par de ejemplos llaman la atención sobre las diferencias entre listas de especies publicadas para países caribeños y el subregistro de su presencia en sus correspondientes aguas (Meyer, Kreft, Guralnick, & Jetz, 2015). El manejo y registro de la biota en

países subdesarrollados presenta desventajas al compararse con economías desarrolladas, producto de sus características históricas y sociales, y los países en vías de desarrollo de la cuenca del Caribe no escapan a esta dinámica (Meyer et al., 2015; Romero Gómez, 2016). Además, el desconocimiento de la riqueza de especies entre regiones está relacionado con la disponibilidad de infraestructuras de investigación, accesibilidad y el atractivo paisajístico (Beck, Ballesteros-Mejia, Nagel, & Kitching, 2013; Meyer et al., 2015), estos factores que limitan la información sobre biodiversidad en varias fuentes de datos y su incorporación a sistemas de información online como GBIF y FishBase. La inclusión de colecciones privadas y la publicación de estos datos sobre taxones y regiones poco muestreadas en bases de datos online, igualmente fuentes no tradicionales de datos científicos como encuestas a pescadores, podrían ayudar a suplir el desconocimiento de las especies no catalogadas y su distribución (Beck et al., 2013) en regiones con bajos niveles de completitud, como el Caribe central.

Las variables predictoras de la riqueza de especies de peces marinos en el Gran Caribe se encuentran agrupadas en dos de los dominios del ambiente marino: la superficie y el fondo del mar. Ambos ambientes, se encuentran unidos por la heterogeneidad topográfica del medio marino mediante un gradiente de profundidad. La heterogeneidad del hábitat está relacionada con la abundancia y la diversidad de los organismos en ambientes acuáticos y terrestres (Levin & Dayton, 2009). La clina que existe desde la superficie marina (0 mnm) hasta las llanuras abisales (>4,000 mnm) se caracteriza por una elevada heterogeneidad topográfica que incluye pendientes con diferentes grados, tipos de sedimentos variables abióticas y determina los valores de variables ambientales del medio marino. En general, a medida que aumenta la profundidad dentro de un margen continental bien oxigenado, disminuyen la variabilidad del sustrato, el tamaño del grano, la corriente del fondo, el suministro de alimentos y el tamaño de la fauna epibentónica (Carney, 2005; Levin et al., 2001; Levin & Dayton, 2009). La topografía cambiante del fondo marino puede afectar de forma positiva la riqueza de especies. Densas agregaciones de consumidores de orden superior, incluidos peces demersales, rayas, calamares, rayas, calamares, camarones, ofiuroides se pueden encontrar

en puntos topográficos elevados donde se incrementa el flujo de partículas, o en puntos del fondo que son depósitos de materia orgánica donde la confluencia de corrientes y topografía crean puntos calientes de flujo orgánico (Levin & Dayton, 2009). El Gran Caribe presenta un área significativa correspondiente a las plataformas continentales e insulares y es en estas zonas donde la RSE presenta una distribución estable que disminuye en las dos importantes zonas abisales en el Golfo de México y en el mar Caribe central. Aquí, la caída abrupta del relieve marino estaría afectando la riqueza de especies de peces marinos de forma negativa (Figura 3, B) debido a que otras variables también se verían afectadas en mayor o menor medida con el aumento de la profundidad, como la concentración de O₂.

En los dominios superficial y bentónico, el O₂ es un recurso determinante para la riqueza de especies predicha (Witman & Kaustuv, 2009) (Tabla 3). Aunque pudiera parecer contraintuitivo, ambas variables predictoras están débilmente correlacionadas entre sí (R= 0.29, Anexos, Tabla A1). En la superficie marina la variable predictiva con mayor importancia es el oxígeno disuelto (dO₂). El origen del O₂ en la atmósfera del Planeta todavía sigue en discusión (J. D. Witman & Kaustuv, 2009), pero la fuente más probable son las cianobacterias primitivas y algunos microbios que convirtieron la atmósfera terrestre a una de tipo oxidativa hace unos 3200 mya (Kump, 2008). Un pequeño porcentaje del dO₂ proviene del proceso de aireación producto del oleaje y de la interacción del agua del mar con el oxígeno atmosférico. El dO₂ en el agua es consumido por los organismos aerobios que habitan los océanos, tanto plantas como animales. En este intercambio físico entre la atmósfera y el agua se establecen dos tipos de dinámicas, la mezcla horizontal y la vertical, siendo la última la más importante de las dos, inversamente proporcional a la estabilidad de la columna de agua y la densidad de esta (Richards, 1957). Los macroorganismos vágiles sufren estrés o mueren en condiciones de hipoxia ([O₂] por debajo de ~60 a 120 mmol kg⁻¹) (Gray, Wu, & Or, 2020) y el umbral hipóxico varía entre especies (Stramma, Johnson, Sprintall, & Mohrholz, 2008).

Las zonas de mínimo oxígeno (ZMO) son capas en la columna de agua que varían desde los 300 m bnm hasta los 700 m bnm (Stramma et al., 2008), que también

ocurren en los niveles más profundos de la columna de agua. La existencia de capas hipóxicas a profundidad intermedia es un proceso común a nivel global que amenaza con expandirse debido al cambio climático (Stramma et al., 2008). En el Gran Caribe existe una ZMO que abarca una parte importante del área de estudio, y que se extiende desde el Atlántico Norte incluyendo la costa Este de USA, las Bahamas, la porción occidental de Cuba, la región al norte del mar Caribe Central, Jamaica, La Española y Puerto Rico (Stramma et al., 2008). La presencia de esta capa en la columna de agua podría estar afectando de forma negativa la riqueza de especies de peces marinos, ya que limita la movilidad de estos organismos en la columna de agua y los procesos ecológicos que desarrollan y coincidiendo esto con las zonas de menor riqueza de especies que encontramos en nuestros resultados (Figura 3, B). La mayor $[O_2]$ en nuestra área de estudio se localiza en la desembocadura del río Mississippi y es producto de la enorme productividad de estas aguas. Los ambientes estuarinos se caracterizan por una baja riqueza de especies, pero son zonas con alta productividad primaria, cuya fuente principal son el fitoplancton y el fitobentos (Claro et al., 2014). Es probable que el influjo de nutrientes producto de las descargas del mayor río de la zona de estudio, saturadas de nutrientes que son arrastrados de las zonas agrícolas tierra adentro, propicien un ambiente estable para que el fitoplancton aumente sus poblaciones en la pluma del río Mississippi (Camacho et al., 2015; Liu & Dagg, 2003). Esta mayor densidad de organismos productores de oxígeno son la causa principal de las altas $[O_2]$ ($250 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-3}$) y probablemente estén determinando la mayor riqueza de especies estimadas en nuestro modelo (Figura 4, B).

Debido a que las características y los procesos físicos y biológicos que son los responsables de la producción de los elevados niveles de O_2 se encuentran limitados a las capas más superficiales de la columna de agua, son los procesos de advección y difusión los que permiten que el gas se transporte a zonas más profundas. Se establece así un gradiente de concentración que tiene sus valores mínimos en la zona batial del océano, aunque hay excepciones. En el fondo marino, las enormes cantidades de materia orgánica que son depositados por gravedad y las corrientes marinas, se procesan fundamentalmente por bacterias en la columna

de agua y en el fondo del mar, un proceso que consume oxígeno (Gray et al., 2020). Las ZMO pueden ocurrir cercanas a la superficie, pero también en las zonas profundales del océano. Donde inciden en los márgenes continentales, las ZMO se dan con o por encima de las regiones donde se espera la máxima diversidad de especies a lo largo del gradiente de profundidad. En nuestra área de estudio, las zonas con menor [O₂] se localizan en la zona batial del Golfo de México y el talud continental que rodea la plataforma continental de los continentes de América del Norte y del Sur donde se presentan niveles medios de [O₂] a lo largo de las plataformas continental e insular (Anexos, Figura A1).

Las ZMO han influenciado la evolución de la fauna del bentos, posibilitando la existencia de especies que pueden tolerar mejor las condiciones de hipoxia y anoxia (Herreid, 1980; Rogers, 2000; Rosenberg, Hellman, & Johansson, 1991). La respuesta de la fauna bentónica a la existencia de ZMOs puede variar desde un incremento de la actividad respiratoria, la disminución del metabolismo o la migración fuera de estas áreas (Rogers, 2000). Aunque existen especies que pueden permanecer algún tiempo en zonas de hipoxia, estas no llegan a completar su ciclo de vida allí por ello no habitan de forma persistente en estas áreas (Díaz & Rosenberg, 1995). Por tanto, la existencia de estas zonas limita la penetración de algunas especies que no pueden tolerar condiciones de hipoxia, limitando así la capacidad de estas para competir por recursos alimenticios en ambientes estresantes (Rogers, 2000). Las especies adaptadas a estas condiciones pueden encontrar refugio para depredadores que no toleran estos ambientes. Por último, resulta interesante como el bOx como variable predictora de la riqueza de especies de peces marinos en el Gran Caribe confina la distribución de especies en zonas donde los niveles de oxígeno no son tan elevados, limitando un recurso vital para la vida y la distribución de peces que habitan a diferente profundidad en la columna de agua.

La salinidad del fondo marino (bSal) constituye la variable con mayor influencia en el pronóstico del patrón de riqueza de especies predicho. Es posible que la salinidad esté relacionada con patrones de riqueza de especies en escalas espaciales

grandes. En un medio homogéneamente salinizado como las grandes extensiones oceánicas, la influencia de la salinidad en la riqueza de especies debe estar en las zonas donde existan extremos en su concentración. En las zonas costeras, el aumento del caudal de los ríos en la temporada de lluvias puede reducir la idoneidad del hábitat estuarino para las especies marinas y, por consiguiente, la riqueza de especies (Whitfield y Harrison, 2003), mientras que las zonas hiperhalinas de los estuarios también presentan una menor riqueza de especies (Whitfield et al., 2012). La riqueza de especies en los estuarios suele estar dominada por especies marinas (Whitfield, 1999; Franco et al. 2008) y, por lo tanto, los procesos de colonización y aislamiento pueden influir de forma positiva en la riqueza de especies. En nuestro patrón de riqueza de especies predicho, dos de las zonas con valores elevados se encuentran en áreas donde descargan los ríos Mississippi y Orinoco (Figura 3, B).

Se ha demostrado que la riqueza de especies es mayor en aquellos estuarios que están permanentemente abiertos al medio marino (Harrison & Whitfield, 2006; Pease, 1999) y que tienen una mayor área de desembocadura (Nicolas et al., 2010). La bSal, presenta valores mínimos en dichas desembocaduras, mientras que, en las zonas profundas del área de estudio, sus valores son menores a los que se encuentran en la plataforma insular y continental del Gran Caribe (Anexos, Figura 2). Como describen Telesh, Schubert, & Skarlato (2013), los patrones de riqueza de especies en los estuarios a lo largo de grandes extensiones espaciales están relacionados con la conectividad entre las desembocaduras y el ecosistema marino. Es posible que la salinidad del fondo esté influyendo de forma positiva en la riqueza de especies en las desembocaduras de los ríos y en las zonas profundas que constituyen un área mucho mayor en comparación al área del fondo ocupada por la plataforma, donde operaría, también, de forma positiva sobre el patrón de riqueza de especies. La salinidad tanto de la superficie como del fondo marino podría estar delimitando la distribución, abundancia y riqueza de especies de microorganismos que son presas de los peces marinos. Dicha variable se ha encontrado correlacionada positivamente con la riqueza de especies de crustáceos de la Familia Euphausiidae, mayormente conocidos como krill. Los eufásidos son crustáceos pelágicos holoplanctónicos que habitan los océanos del mundo desde las aguas

superficiales hasta más allá del reino batipelágico (Brinton, 1962). Con dos subfamilias y 86 especies conocidas, se distribuyen a nivel global y desempeñan un papel importante en la red trófica pelágica al ser depredadores de otras especies de plancton y ser una fuente de alimento para consumidores de orden superior, como peces, aves marinas y ballenas (Hipfner, 2009; Itoh, Kemps, & Totterdell, 2011; Kawamura, 2011). Según Sutton & Beckley (2017) el patrón de riqueza de estas especies de crustáceos en el océano Índico, se relaciona con la salinidad, la temperatura y la concentración de Clorofila α , sugiriendo la posibilidad de que el factor salino afecta positivamente en las zonas pelágicas y costeras con una mayor riqueza de especies de peces marinos allí donde las poblaciones de krill son influenciadas por la salinidad y abundan. Tal vez, la salinidad superficial en dichas zonas promueva (junto con la influencia de otras variables ambientales como la luz y la disponibilidad de nutrientes) los procesos de reproducción óptimos del krill como conjunto de especies. Posiblemente los micro y macroorganismos que conforman el krill están adaptados fisiológicamente a un rango de salinidad en el que es posible la ocurrencia de explosiones de los números poblacionales de dichas especies en varias etapas del año, posibilitando que una mayor riqueza de especies de peces marinos se concentre en las zonas donde estos procesos ocurren. Una disminución en los valores de salinidad superficial, podrían afectar negativamente la abundancia del krill.

La mayoría de las hipótesis sobre los principales patrones de biodiversidad en los océanos tienen que ver con la temperatura, la heterogeneidad ambiental, los recursos tróficos y las interacciones bióticas (Valentine, 2009). Tanto la sT como la $bLuz$ son variables que nos dan una medida aproximada de la cantidad de energía que reciben las aguas del área de estudio. El rol de la temperatura sobre la diversidad de especies marinas ha sido largamente discutido (Valentine, 2009). La temperatura de la superficie de los océanos muestra, a su vez, un claro patrón latitudinal con temperaturas cercanas a $0^{\circ}C$ en los polos y un rango de 25° - 30° en los trópicos (Clarke, 2009). Esta variable puede imponer límites a la riqueza de especies a través de sus efectos en el metabolismo (Allen, Brown, & Gillooly, 2002; Brown, Allen, Savage, & West, 2004). Tiene efectos sobre el tamaño de las áreas

de distribución de las especies marinas, así como en la productividad en la columna de agua (Witman & Kaustuv, 2009b). El contacto de la parte superior de la columna de agua con la luz solar posibilita una estratificación vertical de esta asociada al gradiente de temperaturas, lo que influye en la distribución de los organismos productores primarios en esta. Pero los efectos de la temperatura sobre la diversidad de especies marinas no siempre están correlacionados de forma universal en el Planeta (Clarke, 2009) y, no siempre regula la diversidad de forma directa. La riqueza de especies en los océanos podría estar relacionada con la estacionalidad de la temperatura según Stevens (1989). Este autor indicó que las especies que habitan a altas latitudes deberían ser capaces de tener una fisiología más generalista, debido a la fuerte variación climatológica estacional, sugiriendo rangos de distribución más amplios en los ambientes terrestres. Pero en los océanos la variabilidad estacional de la temperatura del mar es poca a altas latitudes, y la mayor estacionalidad es observada a latitudes medias. Por lo que la hipótesis de la variabilidad climática predeciría, por tanto, que las mayores diversidades marinas se encontrarían en las latitudes templadas (Clarke, 2009; Stevens, 1989). Una clase alternativa de hipótesis implica efectos indirectos, por los que la temperatura influye en algún factor que, a su vez, regula la diversidad como los procesos de especiación y extinción (Chaudhary et al., 2016, 2017). Varios estudios en diferentes taxones marinos respaldan la hipótesis de que estos evolucionaron por adaptación a la temperatura en los bordes de los Trópicos (García Molinos et al., 2016). En tanto, las distribuciones de las nuevas especies y sus ancestros se solapan en latitudes medias por lo que condiciones fisiológicas, la alimentación, la competencia o la hibridación, pueden explicar la disminución de la riqueza de especies marinas en latitudes cercanas al Ecuador y aumentaría en latitudes medias (Chaudhary et al., 2016).

Los arrecifes coralinos son ecosistemas únicos que albergan una enorme diversidad de peces marinos en los océanos tropicales del planeta (Allen & Robertson, 1994; Claro & Robertson, 2010; Lessios & Robertson, 2006; Robertson & Cramer, 2014; Spalding et al., 2007). Las especies de coral dependen de la temperatura y la luz para poder crecer y generar las estructuras sólidas que son la base de los

ecosistemas coralinos (Fraser & Currie, 1996; Kohn, 2010; McCloskey & Muscatine, 2016; Medina-Valmaseda, Rodríguez-Martínez, Alvarez-Filip, Jordan-Dahlgren, & Blanchon, 2020; Sandin, Vermeij, & Hurlbert, 2008). Una importante área del Gran Caribe se encuentra a poca profundidad bajo las aguas (Anexos, Figura 2), donde los arrecifes coralinos se muestran en su mayor densidad. La distribución de estos ecosistemas sigue la plataforma continental e insular de la región caribeña (sensu lato), las porciones más sureñas del Golfo de México, las Bahamas y los cayos y aguas cercanas a la Península de La Florida (Jones & Hunter, 1990). Parravicini et al. (2013) demostraron que la riqueza de especies de peces marinos se correlaciona positivamente con el área de los arrecifes coralinos, la conectividad entre estos, la longitud de la costa, y la estacionalidad de la temperatura. Altas intensidades de luz son responsables del incremento de la productividad en los ceibadales que rodean la plataforma insular y continental en las lagunas arrecifales del Caribe (Claro et al., 2014). La luz estaría incidiendo de forma positiva en los valores de riqueza de especies de peces marinos al promover la productividad de los arrecifes coralinos y los diversos ensamblajes de peces que allí se encuentran.

Por último, la concentración de silicatos en el fondo marino también constituye una variable predictora de peces. La sílice biogénica es producida por organismos silíceos en la capa fótica. Parte de este flujo se recicla directamente en el océano superficial y otra parte se exporta al océano profundo. Son las diatomeas, las principales generadoras de silicatos en el mar (Ragueneau, Schultes, Bidle, Claquin, & Moriceau, 2006), y son parte importante de la cadena alimentaria en estos ecosistemas (Harvey, Agostini, Kon, Wada, & Hall-Spencer, 2019). Debido a su pesada pared celular de silíceo, las diatomeas planctónicas tienden a hundirse por la columna de agua, transportando carbono orgánico a las zonas profundas del océano. Allí, se utiliza como alimento para los organismos de aguas profundas, remineralizándose de nuevo en CO₂, alimentando la bomba de carbono del océano, o se convierte en carbonatos y se incorpora a los sedimentos profundos (Tréguer et al., 2018). La productividad de las diatomeas es, por tanto, una fuente clave de carbono para las redes tróficas marinas, costeras y estuarinas que sustenta una

serie de poblaciones animales que incluye desde pequeños crustáceos hasta peces de valor comercial, aves y mamíferos marinos (Benoiston et al., 2017).

De todas las variables predictoras, las correspondientes al dominio del bentos tuvieron una mayor importancia relativa en nuestro modelo y explicaron un mayor % de la varianza. Esto puede deberse a que nuestro set de datos contiene muchas más familias y especies bentónicas que de cualquier otro ambiente, por lo que al parecer el RK es capaz de tomar en cuenta estas diferencias y estaría prediciendo un mayor número de especies bentónicas no descritas. Los peces son un grupo conspicuo de organismos por su importancia económica y comercial, por lo que son bien conocidos, sin embargo, este conocimiento podría estar enfocado mayoritariamente a las especies que habitan la zona fótica de la columna de agua. Cabe destacar que, para varias especies marinas, el patrón latitudinal de riqueza de especies presenta un comportamiento bimodal (Chaudhary et al., 2016, 2017). Nuestros resultados arrojan una predicción de la existencia de un patrón bimodal en nuestra área de estudio, con un máximo a latitudes cercanas a los 30°N. Quizás, estamos en presencia del límite inferior del gradiente de riqueza latitudinal del hemisferio norte. Aunque el esfuerzo de muestreo es una variable a considerar por su influencia en el patrón latitudinal de riqueza de especies, creemos que nuestro set de datos presenta áreas con un esfuerzo de muestreo que no resulta bajo, debido a que la zona más tropical de nuestra área de estudio encuentra bien representada la riqueza observada de especies. Una causa del aumento de la riqueza de especies marinas en latitudes alejadas del Ecuador es el encuentro entre aguas tropicales más cálidas con aguas más frías, lo que de alguna forma podría mezclar faunas y elevar los niveles locales de riqueza de especies (Palacio, 1982). Este fenómeno tiene su máximo en el estrecho de la Florida donde la corriente del Caribe entra en contacto con la corriente Atlántica en la costa oriental de dicha península. Aquí nuestro modelo predice una elevada riqueza de especies (Figura 3, B).

Varios estudios han demostrado que, en dependencia del grupo de peces que se analicen, el gradiente latitudinal de riqueza de especies cambia, en lo que influye

también la escala espacial que se considere (Costello & Chaudhary, 2017a). Los peces costeros de California muestran un pico de riqueza de especies en los 32°N, con un patrón general asimétrico (Horn & Allen, 1978). En la región indo-pacífica Connolly et al. (2003) estudiaron el patrón latitudinal de riqueza de especies de 1766 especies de peces entre los 40°N y los 40°S, encontrando un patrón unimodal dentro de esta región. Similar resultado al de la investigación de Connolly et al. (2003) en la misma región, pero con 10° de latitud sur menos (40°N-30°S) y 1970 especies de peces de arrecifes coralinos que muestran un patrón unimodal. Los atunes y otros peces pelágicos, así como rayas y tiburones, (todos depredadores) presentan un patrón bimodal en una escala global (Worm, Sandow, Oschlies, Lotze, & Myers, 2005). Por último, el patrón latitudinal de riqueza de especies mostrado por los tiburones a nivel global es también bimodal (Lucifora, García, & Worm, 2011). Nuestro set de datos incluye 1,700 especies de peces marinos de todos los hábitats y ecosistemas de la región del Gran Caribe entre los que destacan: los arrecifes de coral, la plataforma continental, las costas y las zonas pelágicas y bentónica de la columna de agua, en 170 familias. Para nuestro conocimiento, no existe un estudio de este tipo que incluya tantos grupos taxonómicos en la región de estudio.

El uso de unidades de muestreo de 0.5° x 0.5° nos brinda la posibilidad de observar a una resolución alta, el comportamiento de la riqueza de especies observada y la predicha en nuestro modelo RK, algo que distingue nuestro estudio del resto en los que se describe este patrón latitudinal de riqueza de especies en otras partes del Planeta donde la resolución espacial es mayor (1°-5°) (Chaudhary et al., 2016). El modelo RK solo explica la mitad de la varianza de nuestros datos. Siendo un enfoque geoestadístico que combina una regresión lineal con un modelo de interpolación espacial, es capaz en nuestro caso de predecir un patrón latitudinal de riqueza de especies con altas zonas sin disponibilidad de datos, por lo que aun sin lograr explicar una parte mayor de la variación de la riqueza de especies, creemos cumple su objetivo. Sin embargo, el modelo RK subestima la riqueza de especies en zonas con mayor riqueza observada (ej: aguas territoriales cubanas) y esta diferencia en la estimación puede estar determinada no por las variables

ambientales, sino por factores de corte histórico (Alves et al., 2020) como la migración, la colonización o la extinción en estas áreas.

Si asumimos que las relaciones entre las variables ambientales y la riqueza de especies son lineales y que son estacionarias en el espacio y el tiempo, podríamos estar cometiendo un error tipo I. La muestra más fehaciente en nuestro modelo es la baja varianza que logramos explicar, por lo que tal vez, al ser nuestras variables predictoras proxys de la riqueza de especies de peces marinos, y tener una influencia notable en la riqueza y distribución de muchas de las presas de estos organismos, su relación con la variable respuesta no siga un comportamiento lineal, sino compleja. También, la selección de las variables predictoras puede estar sesgada por el conocimiento previo de su influencia sobre la variable respuesta, no fue así en nuestro caso. Aunque el número de variables predictoras podría reducirse al oxígeno, la salinidad, la temperatura, la luz que llega al fondo y la concentración de silicatos en el agua marina, llama la atención que muchas de estas variables, sino todas, también se han encontrado como importantes predictores del patrón latitudinal de riqueza de especies marinas a lo largo del planeta (Chaudhary et al., 2017; Costello & Chaudhary, 2017a; Witman & Kaustuv, 2009b) y lo mismo ocurre para muchas de sus presas. Por último, el modelo RK logra recuperar información del patrón latitudinal de riqueza de especies para zonas con nada de información previa y, utilizando un número ínfimo de celdas bien muestreadas y no distribuidas de forma heterogénea por el área de estudio. La distribución de estas celdas también es un artefacto directo del sesgo de muestreo y la fuerte carga de datos que existen en el golfo de México para nuestro set de datos.

También es destacable que el gran número de taxones usados en nuestro estudio podría estar sesgando la relación entre la riqueza de especies y las variables predictoras, diluyendo su importancia debido a que diferentes grupos de peces presentan afinidad por los disímiles hábitats que se encuentran en el Gran Caribe. Es de suponer que el uso exclusivo del modelo RK en gremios específicos podría aumentar la varianza explicada en nuestro modelo y mejorar el patrón de riqueza de especies predicho. El uso de otros modelos predictores de la riqueza de especies

como los Boosted regression trees (BRT) podría ayudar a encontrar un valor de riqueza de especies estimada más cercano a la realidad (Parravicini et al., 2013). Los BRT se diferencian de los métodos de regresión tradicionales que producen un único "mejor" modelo en que combinan un gran número de árboles simples para optimizar el rendimiento predictivo (Friedman, 2001) (Elith et al. 2008). Estos modelos pueden manejar relaciones e interacciones complejas entre variables predictoras que se esperaba que surgieran a escala global y son consideradas técnicas robustas que pueden manejar valores atípicos y la existencia de no linealidad (Elith, Leathwick, & Hastie, 2008; Friedman, 2001), pero no son capaces de mostrar el patrón de riqueza de especies de la forma en la que el RK lo hace.

Conclusiones

El patrón de riqueza promedio por banda latitudinal de especies observado presenta un comportamiento multimodal en el Gran Caribe, con tres picos ubicados en los 9°, 18° y 29°, teniendo valores similares en los extremos de la distribución latitudinal, mientras que la riqueza de especies observada alcanza 675 especies al sur de la Península de la Florida. El mejor set de datos que existe para la región de estudio presenta áreas con baja información disponible en cuanto a la riqueza de especies de peces marinos y al número de registros. Estas zonas se distribuyen mayoritariamente en la región del Mar Caribe. Muchas de las celdas con mejor estado de inventario se concentran en la zona norte del Golfo de México, el segundo grupo de estas celdas se ubica en la costa este en la costa oriental de la Península de La Florida, mientras que la minoría de dichas celdas se encuentra distribuida a lo largo del arco de las Antillas Mayores y Menores desde el canal de Yucatán, el Paso de los Vientos, Puerto Rico y las Islas Vírgenes inglesas y norteamericanas. No existen celdas con nivel de completitud de inventario elevado en el mar Caribe, donde encontramos la materia de las celdas sin registros de especies. La distribución del patrón de riqueza estimada promedio de especies por banda latitudinal cambia al aplicar el modelo RK a nuestros datos. El comportamiento de la distribución se modifica a bimodal, con un pico máximo de riqueza (840 especies) sobre los 32° de latitud norte, mientras que, en el sur, este pico alcanza unas 680 especies sobre los 9° de latitud norte. Solo ocho variables predictoras ambientales

resultaron ser no colineales, de las 25 evaluadas para el área de estudio. El oxígeno superficial y del fondo, la salinidad superficial y del fondo, la concentración de silicatos disueltos en el fondo y la cantidad de luz que alcanza el fondo marino más la heterogeneidad ambiental, resultaron ser las variables predictoras más importantes de la riqueza de especies de peces marinos en el área de estudio. El modelo predictivo RK logra explicar la mitad de la varianza total, alcanzando a recuperar valores de riqueza de especies en las zonas donde no había información previa o esta era escasa. Sin embargo, no consigue predecir valores de riqueza de especies similares a los registrados en aguas territoriales de algunos países de la región.

Referencias bibliográficas

- Ali, J. R. (2012). Colonizing the Caribbean: Is the GAARlandia land-bridge hypothesis gaining a foothold? *Journal of Biogeography*, 39(3), 431–433. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02674.x>
- Allen, A. P., Brown, J. H., & Gillooly, J. F. (2002). Global biodiversity, biochemical kinetics, and the energetic-equivalence rule. *Science*, 297(5586), 1545–1548. Retrieved from <https://doi.org/10.1126/science.1072380>
- Allen, G. R., & Robertson, D. R. (1994). *Fishes of the Tropical Eastern Pacific*. (Crawford House Press). Bathurst, Australia.
- Alonso, R., Crawford, A. J., & Bermingham, E. (2012a). Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography*, 39(3), 434–451. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x>
- Alonso, R., Crawford, A. J., & Bermingham, E. (2012b). Molecular phylogeny of an endemic radiation of Cuban toads (Bufonidae: Peltophryne) based on mitochondrial and nuclear genes. *Journal of Biogeography*, 39(3), 434–451. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02594.x>
- Alvera-Azcárate, A., Barth, A., & Weisberg, R. H. (2009). The surface circulation of the Caribbean Sea and the Gulf of Mexico as inferred from satellite altimetry. *Journal of Physical Oceanography*, 39(3), 640–657. Retrieved from <https://doi.org/10.1175/2008JPO3765.1>
- Alves, D. M. C. C., Diniz-Filho, J. A. F., da Silva e Souza, K., Gouveia, S. F., & Villalobos, F. (2018). Geographic variation in the relationship between large-scale environmental determinants and bat species richness. *Basic and Applied Ecology*, 27, 1–8. Retrieved 28 September 2021 from <https://doi.org/10.1016/J.BAAE.2017.12.002>
- Alves, D. M. C. C., Eduardo, A. A., da Silva Oliveira, E. V., Villalobos, F., Dobrovolski, R., Pereira, T. C., ... Gouveia, S. F. (2020). Unveiling geographical gradients of species richness from scant occurrence data. *Global Ecology and Biogeography*, 29(4), 748–759. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.13055>
- Anadón-Irizarry, V., Wege, D. C., Upgren, A., Young, R., Boom, B., León, Y. M., ... Moore, P. (2012). Sites for priority biodiversity conservation in the Caribbean Islands Biodiversity Hotspot. *Journal*

of *Threatened Taxa*, 04(08), 2806–2844. Retrieved from <https://doi.org/10.11609/jott.o2996.2806-44>

- Ángeles, m. E., Gonzalez, J. E., Etickson, D. J., & Hernández, J. L. (2007). Predictions of future climate change in the caribbean region using global general circulation models. *International Journal of Climatology*, 27, 555–569. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/joc>
- Arrhenius, O. (1921). Species and area. *Journal of Ecology*, 9, 95–99.
- Assis, J., Tyberghein, L., Bosch, S., Verbruggen, H., Serrão, E. A., & De Clerck, O. (2018). Bio-ORACLE v2.0: Extending marine data layers for bioclimatic modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 27, 277–284. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.12693>
- Beck, J., Ballesteros-Mejia, L., Nagel, P., & Kitching, I. J. (2013). Online solutions and the ‘Wallacean shortfall’: What does GBIF contribute to our knowledge of species’ ranges? *Diversity and Distributions*, 19(8), 1043–1050. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/ddi.12083>
- Benoiston, A. S., Ibarbalz, F. M., Bittner, L., Guidi, L., Jahn, O., Dutkiewicz, S., & Bowler, C. (2017, September 5). The evolution of diatoms and their biogeochemical functions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society Publishing. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0397>
- Berman, M. J. (2008). AMERICAS, CARIBBEAN | The Greater Antilles and Bahamas. *Encyclopedia of Archaeology*, 132–142. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/B978-012373962-9.00391-5>
- Briggs, J. C. (1986). Introduction to the zoogeography of north American fishes. *Zoogeography of North American Freshwater Fishes*.
- Briggs, J. C. (1995). *Global biogeography*. : Elsevier. (J. C. Briggs,Ed.). Amsterdam: Elsevier.
- Briggs, John C. (1984). Freshwater fishes and biogeography of central america and the antilles. *Systematic Biology*, 33(4), 428–435. Retrieved from <https://doi.org/10.1093/sysbio/33.4.428>
- Brinton, E. (1962). The distribution of Pacific Euphausiids. *BULLETIN OF THE SCRIPPS INSTITUTION OF OCEANOGRAPHY*, 8(2), 21–270.
- Brown, J. H. (1995). *Macroecology*. Chicago, Illinois, USA: The University of Chicago Press.
- Brown, J. H., & Maurer, B. A. (1989). Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243, 1145–1150.
- Brown, James H, Gillooly, J. F., Allen, A. P., Savage, V. M., & West, G. B. (2004). *TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY*. *Ecology* (Vol. 85).
- Buchan, K. C. (2000). The Bahamas. *Seas at the Millennium - an Environmental Evaluation - Volume 1*, 41(00), 415–433. Retrieved from <https://doi.org/10.5089/9781498323307.002>
- Camacho, R. A., Martin, J. L., Watson, B., Paul, M. J., Zheng, L., & Stribling, J. B. (2015). Modeling the Factors Controlling Phytoplankton in the St. Louis Bay Estuary, Mississippi and Evaluating Estuarine Responses to Nutrient Load Modifications. *Journal of Environmental Engineering*, 141(3). Retrieved from [https://doi.org/10.1061/\(asce\)ee.1943-7870.0000892](https://doi.org/10.1061/(asce)ee.1943-7870.0000892)
- Carney, R. S. (2005). Zonation of deep biota on continental margins. *Oceanography and Marine Biology*. Taylor and Francis Ltd. Retrieved from <https://doi.org/10.1201/9781420037449.ch6>
- Chaudhary, C., Saeedi, H., & Costello, M. J. (2016, September 1). Bimodality of Latitudinal Gradients in Marine Species Richness. *Trends in Ecology and Evolution*. Elsevier Ltd. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.tree.2016.06.001>
- Chaudhary, C., Saeedi, H., & Costello, M. J. (2017). Marine Species Richness Is Bimodal with Latitude: A Reply to Fernandez and Marques. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j>

- Chollett, I., Müller-Karger, F. E., Heron, S. F., Skirving, W., & Mumby, P. J. (2012). Seasonal and spatial heterogeneity of recent sea surface temperature trends in the Caribbean Sea and southeast Gulf of Mexico. *Marine Pollution Bulletin*, 64(5), 956–965. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.02.016>
- Chollett, I., & Robertson, D. R. (2020). Comparing biodiversity databases: Greater Caribbean reef fishes as a case study. *Fish and Fisheries*, 21(6), 1195–1212. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/faf.12497>
- Clarke, A. (2009). Temperature and Marine Macroecology. In J. D. Witman & R. Kaustuv (Eds.), *Marine Macroecology* (pp. 250–278). Chicago, Illinois, USA: The University of Chicago Press.
- Claro, R., Lindeman, K. C., & Parenti, L. R. (2014). *Ecology of the marine fishes of Cuba*. (R. Claro, K.C. Lindeman, & L.R. Parenti, Eds.). Smithsonian Institution.
- Claro, R., & Robertson, D. R. (2010). Los peces de Cuba. *Instituto de Ecología, CITMA*. La Habana: CITMA.
- Connolly, S. R., Bellwood, D. R., & Hughes, T. P. (2003). Indo-Pacific biodiversity of coral reefs: Deviations from a mid-domain model. *Ecology*, 84(8), 2178–2190.
- Cornée, J. J., Münch, P., Philippon, M., BouDagher-Fadel, M., Quillévéré, F., Melinte-Dobrinescu, M., ... Marivaux, L. (2021). Lost islands in the northern Lesser Antilles: possible milestones in the Cenozoic dispersal of terrestrial organisms between South-America and the Greater Antilles. *Earth-Science Reviews*, 217. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2021.103617>
- Costello, M. J., & Chaudhary, C. (2017a, June 5). Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation. *Current Biology*. Cell Press. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.060>
- Costello, M. J., & Chaudhary, C. (2017b, June 5). Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation. *Current Biology*. Cell Press. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.060>
- Craig, J. F. (Ed.). (2015). *Freshwater Fisheries Ecology*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Currie, D. J. (1991). Energy and large-scale patterns of animal and plant-species richness. *American Naturalist*, 137, 27–49.
- Delhomme, J. P. (1974). La cartographie d'une grandeur physique à partir de données de différentes qualités. In *Proceedings of of IAH Congress* (pp. 185–194).
- Díaz, R., & Rosenberg, R. (1995). *Marine benthic hypoxia: A review of its ecological effects and the behavioural response of benthic macrofauna*. *Annual Review* (Vol. 33). Retrieved from <https://www.researchgate.net/publication/236628341>
- Elith, J., Leathwick, J. R., & Hastie, T. (2008, July). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01390.x>
- Fabre, P. H., Vilstrup, J. T., Raghavan, M., Sarkissian, C. Der, Willerslev, E., Douzery, E. J. P., & Orlando, L. (2014). Rodents of the Caribbean: Origin and diversification of hutias unravelled by next-generation museomics. *Biology Letters*, 10(7). Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rsbl.2014.0266>
- Fraser, R. H., & Currie, D. J. (1996). The species richness- energy hypothesis in a system where historical factors are thought to prevail: Coral reefs. *The American Naturalist*, 148, 138–59.
- Fraser, R. H., & Currie, D. J. (1997). Marine biodiversity in its global context. Marine Biodiversity: Patterns and Processes. In R.F.G. Ormond, J.D. Gage, & M.V. Angel (Eds.), *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*. (pp. 1–17). Cambridge: Cambridge University Press.

- Friedman, J. H. (2001). Greedy function approximation: a gradient boosting machine. *The Annals of Statistics*, 29(5), 1189–1232.
- Froese, R., & Pauly, D. (2019). FishBase. World Wide Web electronic publication. Retrieved 8 February 2019, from www.fishbase.org
- García Molinos, J., Halpern, B. S., Schoeman, D. S., Brown, C. J., Kiessling, W., Moore, P. J., ... Burrows, M. T. (2016). Climate velocity and the future global redistribution of marine biodiversity. *Nature Climate Change*, 6(1), 83–88. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/nclimate2769>
- Gonzalez, G., Lobo, J. M., & Castor, M. (2023). *Title Discriminating Well Surveyed Spatial Units from Exhaustive Biodiversity Databases*. Retrieved from <https://www.openstreetmap.org>.
- Gräler, B., Pebesma, E., & Heuvelink, G. (2016). Spatio-Temporal Interpolation using gstat. <https://journal.r-project.org/archive/2016/RJ-2016-014/index.html>. *The R Journal*, 8, 204–218.
- Gray, J. S., Wu, R. S., & Or, Y. Y. (2020). Effects of hypoxia and organic enrichment on the coastal marine environment. *Marine Ecology Progress Series*, 238, 249–279.
- Guisande-González, C., & Lobo, J. M. (2019). Package ‘ KnowBR ’.
- Harrison, T. D., & Whitfield, A. K. (2006). Estuarine typology and the structuring of fish communities in South Africa. *Environmental Biology of Fishes*, 75(3), 269–293. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s10641-006-0028-y>
- Harvey, B. P., Agostini, S., Kon, K., Wada, S., & Hall-Spencer, J. M. (2019). Diatoms dominate and alter marine food-webs when Co2 rises. *Diversity*, 11(12). Retrieved from <https://doi.org/10.3390/D11120242>
- Hedges, S. B. (1996a). Historical biogeography of West Indian vertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 163–196. Retrieved from <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.27.1.163>
- Hedges, S. B. (1996b). Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica*, 52(3), 466–473.
- Hedges, S. B. (1996c). Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica*, 52(3), 466–473.
- Hedges, S. B. (2006). Paleogeography of the Antilles and Origin of West Indian Terrestrial Vertebrates 1. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 93(2), 231–244. Retrieved from [https://doi.org/10.3417/0026-6493\(2006\)93\[231:potaa0\]2.0.co;2](https://doi.org/10.3417/0026-6493(2006)93[231:potaa0]2.0.co;2)
- Helfman, G., Collette, B. B., Facey, D. E., & Bowen, B. W. (2009). *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. (2nd edn.). Oxford, UK.: Wiley & Sons.
- Herreid, C. F. I. (1980). Hypoxia in invertebrates. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 67A, 311–320.
- Hipfner, J. M. (2009). Euphausiids in the diet of a North Pacific seabird: Annual and seasonal variation and the role of ocean climate. *Marine Ecology Progress Series*, 390, 277–289. Retrieved from <https://doi.org/10.3354/meps08209>
- Horn, M. H., & Allen, L. G. (1978). *A Distributional Analysis of California Coastal marine fishes*. Source: *Journal of Biogeography* (Vol. 5).
- Hortal, J., Lobo, J. M., & Jiménez-Valverde, A. (2007). Limitations of biodiversity databases: Case study on seed-plant diversity in Tenerife, Canary Islands. *Conservation Biology*, 21(3), 853–863. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00686.x>

- Hrbek, T., Seckinger, J., & Meyer, A. (2007). A phylogenetic and biogeographic perspective on the evolution of poeciliid fishes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 43(3), 986–998. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2006.06.009>
- Hughes, R. M. (2015). Recreational fisheries in the USA: economics, management strategies, and ecological threats. *Fisheries Science*, 81, 1–9.
- Hutchinson, G. E. (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist*, 93, 145–159.
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). (2011). How many species are there? We need to know.
- Itoh, T., Kemps, H., & Totterdell, J. (2011). Diet of young southern bluefin tuna *Thunnus maccoyii* in the southwestern coastal waters of Australia in summer. *Fisheries Science*, 77(3), 337–344. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s12562-011-0340-0>
- Iturralde-Vinent, M. (2006). Meso-Cenozoic Caribbean paleogeography: Implications for the historical biogeography of the region. *International Geology Review*, 48(9), 791–827. Retrieved from <https://doi.org/10.2747/0020-6814.48.9.791>
- Iturralde-Vinent, M. A., & MacPhee, R. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: Implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (238), 1–95.
- Iturralde-Vinent, M., & MacPhee, R. (1999). Paleogeography of the Caribbean region: Implications for cenozoic biogeography. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, (238).
- Jennings, S., Melin, F., Blanchard, J. L., Forster, R. M., Dulvy, N. K., & Wilson, R. W. (2008). Global-scale predictions of community and ecosystem properties from simple ecological theory. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 1375–1383.
- Jetz, W., McPherson, J. M., & Guralnick, R. P. (2012, March). Integrating biodiversity distribution knowledge: Toward a global map of life. *Trends in Ecology and Evolution*. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.09.007>
- Jones, B., & Hunter, I. G. (1990). Pleistocene paleogeography and sea levels on the Cayman Islands, British West Indies. *Coral Reefs*, 9, 81–91.
- Kawamura, A. (2011). A review of food of balaenopterid whales. *Fish Science*, 77, 337–344.
- Kohn, A. J. (2010). Why are coral reef communities so diverse? *Marine Biodiversity*, 201–215. Retrieved from <https://doi.org/10.1017/cbo9780511752360.010>
- Kopp, H., Weinzierl, W., Becel, A., Charvis, P., Evain, M., Flueh, E. R., ... Roux, E. (2011). Deep structure of the central Lesser Antilles Island Arc: Relevance for the formation of continental crust. *Earth and Planetary Science Letters*, 304(1–2), 121–134. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2011.01.024>
- Kump, L. R. (2008, January 17). The rise of atmospheric oxygen. *Nature*. Nature Publishing Group. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/nature06587>
- Leidy, R. A., & Moyle, P. B. (1997). Conservation status of the world's fish fauna: an overview. In P. L. Fiedler & P. M. Kareiva (Eds.), *Conservation Biology: For the Coming Decade* (2nd edn, pp. 187–227). New York, USA.: Chapman and Hall.
- Lessios, H. A., & Robertson, D. R. (2006). Crossing the impassable: Genetic connections in 20 reef fishes across the eastern Pacific barrier. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1598), 2201–2208. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3543>

- Levin, L. A., Etter, R. J., Rex, M. A., Gooday, A. J., Smith, C. R., Pineda, J., ... Pawson, D. (2001). Environmental influences on regional deep-sea species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. Retrieved from <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.32.081501.114002>
- Levin, Lisa A., & Dayton, P. K. (2009, November). Ecological theory and continental margins: where shallow meets deep. *Trends in Ecology and Evolution*. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.012>
- Liu, H., & Dagg, M. (2003). Interactions between nutrients, phytoplankton growth, and micro- and mesozooplankton grazing in the plume of the Mississippi River. *Marine Ecology Progress Series*, 258, 31–42.
- Lobo, J. M., & Martín-Piera, F. (2002). *Searching for a Predictive Model for Species Richness of Iberian Dung Beetle Based on Spatial and Environmental Variables*. *Conservation Biology* (Vol. 16).
- Lomolino, M. V. (2020). Wallace at the Foundations of Biogeography and the Frontiers of Conservation Biology. In *An Alfred Russel Wallace Companion* (pp. 341–356). University of Chicago Press.
- Losos, J. B., & Ricklefs, R. E. (2009). Adaptation and diversification on islands. *Nature*, 457(7231), 830–836. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/NATURE07893>
- Lucifora, L. O., García, V. B., & Worm, B. (2011). Global diversity hotspots and conservation priorities for sharks. *PLoS ONE*, 6(5). Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019356>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967a). *The theory of island biogeography*. (Princeton). New Jersey.
- Macphee, R. D. E., & Iturralde-Vinent, M. A. (2000). A Short History of Greater Antillean Land Mammals: Biogeography, Paleogeography, Radiations, and Extinctions. *Tropics*, 10(1), 145–154. Retrieved from <https://doi.org/10.3759/tropics.10.145>
- Margules, C., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243–253.
- Massip-Veloso, Y., Hoagstrom, C. W., McMahan, C. D., & Matamoros, W. A. (2024). Biogeography of Greater Antillean freshwater fishes, with a review of competing hypotheses. *Biological Reviews*. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/brv.13050>
- McCloskey, L. R., & Muscatine, L. (2016). Production and respiration in the Red Sea coral *Stylophora pistillata* as a function of Depth. *Proceedings of the Royal Society of London . Series B , Biological Sciences* , 222(1227), 215–230.
- McCook, S. (2020). Greater Caribbean: Mexico, Central America, and the West Indies. In *The Cambridge History of Science* (pp. 782–798). Cambridge University Press. Retrieved from <https://doi.org/10.1017/9781139044301.040>
- Medina-Valmaseda, A. E., Rodríguez-Martínez, R. E., Alvarez-Filip, L., Jordan-Dahlgren, E., & Blanchon, P. (2020). The role of geomorphic zonation in long-term changes in coral-community structure on a Caribbean fringing reef. *PeerJ*, 8, 1–23. Retrieved from <https://doi.org/10.7717/peerj.10103>
- Menegotto, A., & Rangel, T. F. (2018). Mapping knowledge gaps in marine diversity reveals a latitudinal gradient of missing species richness. *Nature Communications*, 9(1). Retrieved from <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07217-7>
- Meyer, C., Kreft, H., Guralnick, R., & Jetz, W. (2015). Global priorities for an effective information basis of biodiversity distributions. *Nature Communications*, 6. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/ncomms9221>

- Murphy, W. J., Thomerson, J. E., & Collier, G. E. (1999). Phylogeny of the Neotropical Killifish Family Rivulidae (Cyprinodontiformes, Aplocheiloidei) Inferred from Mitochondrial DNA Sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 13(2), 289–301. Retrieved from <https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0656>
- Myers, G. S. (1951). Freshwater fishes and East Indian zoogeography. *Stanford Ichthyolo.Bull.*, 4, 11–21. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/BF03050971>
- Myers, N., Mittermeyer, R. A., Mittermeyer, C.G., Da Fonseca, A. B., Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772), 853–858. Retrieved from <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Myers, Norman. (2003). Biodiversity Hotspots Revisited. *BioScience*, 53(10), 916–917. Retrieved from [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0916:bhr\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0916:bhr]2.0.co;2)
- Nicolas, D., Lobry, J., Lepage, M., Sautour, B., Le Pape, O., Cabral, H., ... Uriarte, A. (2010). Fish under influence: a macroecological analysis of relations between fish species richness and environmental gradients among European tidal estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(1), 137–147. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.11.006i>
- Oliveira, E. V. S., Alves, D. M. C., Landim, M. F., & Gouveia, S. F. (2021). Sampling effort and the drivers of plant species richness in the Brazilian coastal regions. *Oecologia*, 195(1), 163–171. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04805-7>
- Palacio, F. J. (1982). Revisión Zoogeográfica Marina Del Sur Del Brasil. *Boletim Do Instituto Oceanografico*. S. Paulo, Brazil.
- Parravicini, V., Kulbicki, M., Bellwood, D. R., Friedlander, A. M., Arias-Gonzalez, J. E., Chabanet, P., ... Mouillot, D. (2013). Global patterns and predictors of tropical reef fish species richness. *Ecography*, 36(12), 1254–1262. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00291.x>
- Pease, B. C. (1999). *A spatially oriented analysis of estuaries and their associated commercial fisheries in New South Wales, Australia*.
- Polanco F., A., Fopp, F., Albouy, C., Brun, P., Boschman, L., & Pellissier, L. (2020). Marine fish diversity in Tropical America associated with both past and present environmental conditions. *Journal of Biogeography*, 47(12), 2597–2610. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/jbi.13985>
- Ragueneau, O., Schultes, S., Bidle, K., Claquin, P., & Moriceau, B. (2006). Si and C interactions in the world ocean: Importance of ecological processes and implications for the role of diatoms in the biological pump. *Global Biogeochemical Cycles*, 20(4). Retrieved from <https://doi.org/10.1029/2006GB002688>
- Rahbek, C. (2005, February). The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns. *Ecology Letters*. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00701.x>
- Rangel, T. F. L. V. B., Diniz-Filho, J. A. F., & Bini, L. M. (2010). SAM: a comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33, 46–50.
- Ratkowski, D. A. (1990). *Handbook of nonlinear regression models*. (M. Dekker,Ed.) (1st ed.). New York.
- Reynolds, J. D., Dulvy, N. K., Goodwin, N. B., & Hutchings, J. A. (2005, November 22). Biology of extinction risk in marine fishes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. Royal Society. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rspb.2005.3281>
- Reznick, D. N., Furness, A. I., Meredith, R. W., & Springer, M. S. (2017). The origin and biogeographic diversification of fishes in the family Poeciliidae. *PLoS ONE*, 12(3), 1–20. Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0172546>

- Richards, F. A. (1957). *Oxygen in the Ocean* (Vol. 11).
- Ricklefs, R., & Bermingham, E. (n.d.). The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2068>
- Ricklefs, R., & Bermingham, E. (2008). The West Indies as a laboratory of biogeography and evolution. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1502), 2393–2413. Retrieved from <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2068>
- Rivas, Luis R. (1986). Comments on briggs (1984): Freshwater fishes and biogeography of central america and the antilles. *Systematic Zoology*, 35(4), 633–639. Retrieved from <https://doi.org/10.2307/2413123>
- Rivas, Luis Rene. (1958). The Origin , Evolution , Dispersal , and Geographical Distribution of the Cuban Poeciliid Fishes of the Tribe Girardinini Author (s): Luis Rene Rivas Published by : American Philosophical Society Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/985577> . THE ORI. *Society*, 102(3), 281–320.
- Robertson, D. R., & Van Tassel, J. (2019). Shorefishes of the Greater Caribbean: online information system. Version 2.0, Balboa, Panamá. Retrieved from <https://biogeodb.stri.si.edu/caribbean/en/pages>
- Robertson, D. Ross, & Cramer, K. L. (2014). Defining and dividing the Greater Caribbean: Insights from the biogeography of shorefishes. *PLoS ONE*, 9(7). Retrieved from <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102918>
- Rodgers, R., Roach, J. L., Reid, N. M., Whitehead, A., & Duvernell, D. D. (2018). Phylogenomic analysis of Fundulidae (Teleostei: Cyprinodontiformes) using RNA-sequencing data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 121(November 2017), 150–157. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2017.12.030>
- Rodríguez, A., Dugo-Cota, Á., Montero-Mendieta, S., Gonzalez-Voyer, A., Bosch, R. A., Vences, M., & Vilà, C. (2017). Cryptic within cryptic: genetics, morphometrics, and bioacoustics delimitate a new species of *Eleutherodactylus* (Anura: Eleutherodactylidae) from Eastern Cuba. *Zootaxa*. Retrieved from <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4221.5.1>
- Rodriguez-Silva, R., & Schlupp, I. (2021a). Biogeography of the West Indies: A complex scenario for species radiations in terrestrial and aquatic habitats. *Ecology and Evolution*, 11(6), 2416–2430. Retrieved from <https://doi.org/10.1002/ece3.7236>
- Rodriguez-Silva, R., & Weaver, P. F. (2020). A new livebearing fish of the genus *Limia* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) from Lake Miragoane, Haiti. *Journal of Fish Biology*, 96(6), 1360–1369. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/jfb.14301>
- Rogers, A. D. (2000). *The role of the oceanic oxygen minima in generating biodiversity in the deep sea. Deep-Sea Research II* (Vol. 47).
- Romero Gómez, A. (2016). Caribbean economies: Recent evolution and short-term perspectives. *Revista Cubana de Economía Internacional*, 2, 57–74. Retrieved from <http://www.rcei.uh.cu>
- Rosen, D. E., & Bailey, R. M. (1963). The Poeciliid Fishes (Cyrinodontiformes), Their Structure, Zoogeography and Systematics. *Copeia*, 123(1), 117. Retrieved from <https://doi.org/10.2307/1441257>
- Rosenberg, R., Hellman, B., & Johansson, B. (1991). Hypoxic tolerance of marine benthic fauna. *Marine Ecology Progress Series*, 79(1–2), 127–131. Retrieved from <https://doi.org/10.3354/meps079127>
- Sandin, S. A., Vermeij, M. J. A., & Hurlbert, A. H. (2008). Island biogeography of Caribbean coral reef fish. *Global Ecology and Biogeography*, 17(6), 770–777. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2008.00418.x>

- Santiago-Valentín, E., & Francisco-Ortega, J. (2008). Plant evolution and biodiversity in the Caribbean Islands-perspectives from molecular markers. *Botanical Review*, 74(1), 1–4. Retrieved from <https://doi.org/10.1007/s12229-008-9001-0>
- Sealey, N. E. (1994). Bahamian landscapes: an introduction to the physical geography of the Bahamas, 36(1), 128.
- Spalding, M. D., Fox, H. E., Allen, G. R., Davidson, N., Ferdaña, Z. A., Finlayson, M., ... Robertson, J. (2007). Marine Ecoregions of the World: A Bioregionalization of Coastal and Shelf Areas. *BioScience*, 57(7), 573–583. Retrieved from <https://doi.org/10.1641/b570707>
- Stevens, G. C. (1989). *The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics*. *Nat* (Vol. 133). Retrieved from <http://www.journals.uchicago.edu/t-and-c>
- Stramma, L., Johnson, G. C., Sprintall, J., & Mohrholz, V. (2008). Expanding oxygen-minimum zones in the tropical oceans. *Science*, 320(5876), 655–658. Retrieved from <https://doi.org/10.1126/science.1153847>
- Stropp, J., Ladle, R. J., Ana, A. C., Hortal, J., Gaffuri, J., H. Temperley, W., ... Mayaux, P. (2016). Mapping ignorance: 300 years of collecting flowering plants in Africa. *Global Ecology and Biogeography*, 25(9), 1085–1096. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.12468>
- Sutton, A. L., & Beckley, L. E. (2017). Species richness, taxonomic distinctness and environmental influences on euphausiid zoogeography in the Indian ocean. *Diversity*, 9(2). Retrieved from <https://doi.org/10.3390/d9020023>
- Team, R. C. (2021). R: a language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.
- Telesh, I., Schubert, H., & Skarlato, S. (2013, December 20). Life in the salinity gradient: Discovering mechanisms behind a new biodiversity pattern. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. Retrieved from <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.013>
- Tréguer, P., Bowler, C., Moriceau, b., Dutkiewicz, S., Gehlen, M., Amount, O., ... Pondaven, P. (2018). Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. *Nature Geoscience*, 11(1), 17–37.
- Trejo-Torres, J. C., & Ackerman, J. D. (2001). Biogeography of the Antilles based on a parsimony analysis of orchid distributions. *Journal of Biogeography*, 28(6), 775–794. Retrieved from <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00576.x>
- Trew, B. T., & Maclean, I. M. D. (2021). Vulnerability of global biodiversity hotspots to climate change. *Global Ecology and Biogeography*, 30(4), 768–783. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/geb.13272>
- Tyberghein, L., Verbruggen, H., Pauly, K., Troupin, C., Mineur, F., & De Clerck, O. (2012). Bio-ORACLE: A global environmental dataset for marine species distribution modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 272–281.
- Ugland, K. I., Gray, J. S., & Ellingsen, K. E. (2003, September). The species-accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology*. Retrieved from <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00748.x>
- Valentine, J. W. (2009). Overview of marine biodiversity. In J. D. Witman & R. Kaustuv (Eds.), *Marine Macroecology* (pp. 3–28). Chicago, Illinois: The University of Chicago.
- Weaver, P. F., Cruz, A., Johnson, S., Dupin, J., & Weaver, K. F. (2016). Colonizing the Caribbean: biogeography and evolution of livebearing fishes of the genus *Limia* (Poeciliidae). *Journal of Biogeography*, 43(9), 1808–1819. Retrieved from <https://doi.org/10.1111/jbi.12798>

Witman, J. D., & Kaustuv, R. (2009). *Marine Macroecology*. (Joy D. Witman & Roy. Kaustuv,Eds.) (1st ed.). Chicago and London: The University of Chicago Press.

Worm, B., Sandow, M., Oschlies, A., Lotze, H. K., & Myers, R. A. (2005). Global Patterns of Predator Diversity in the Open Oceans. *Science*, 309(5739), 1365–1369.

WoRMS Editorial Board. (2024). World register of marine species. Available from <https://www.marinespecies.org> at VLIZ. Accessed 2024-03-08.

Anexos

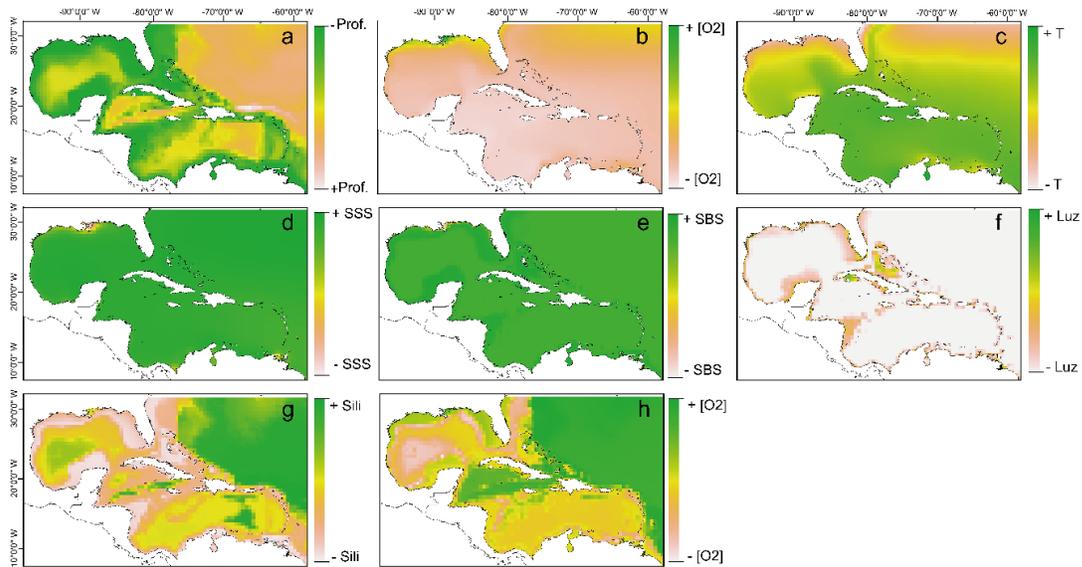


Figura A1. Las 8 variables marinas no colineales utilizadas para estimar la riqueza de especies predicha en nuestro modelo RK: a) Batimetría; b) Oxígeno disuelto superficial; c) Temperatura superficial; d) Salinidad superficial; e) Salinidad bentónica a profundidad media; f) Luz bentónica en profundidad media; g) Silicato disuelto bentónico a profundidad media; h) Oxígeno disuelto bentónico en profundidad media.

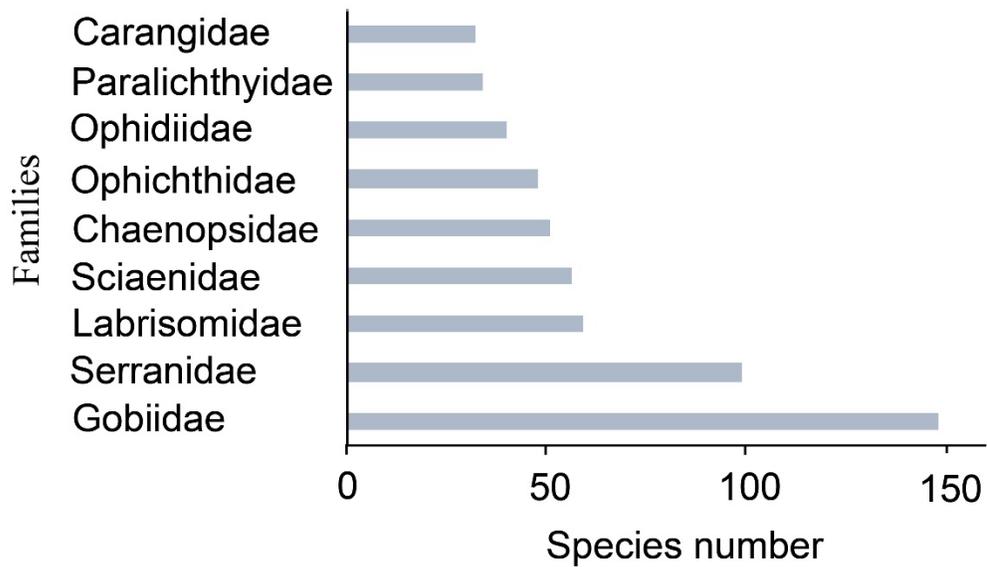


Figura A2. Las familias de peces marinos con mayor número de especies en la región del Gran Caribe.

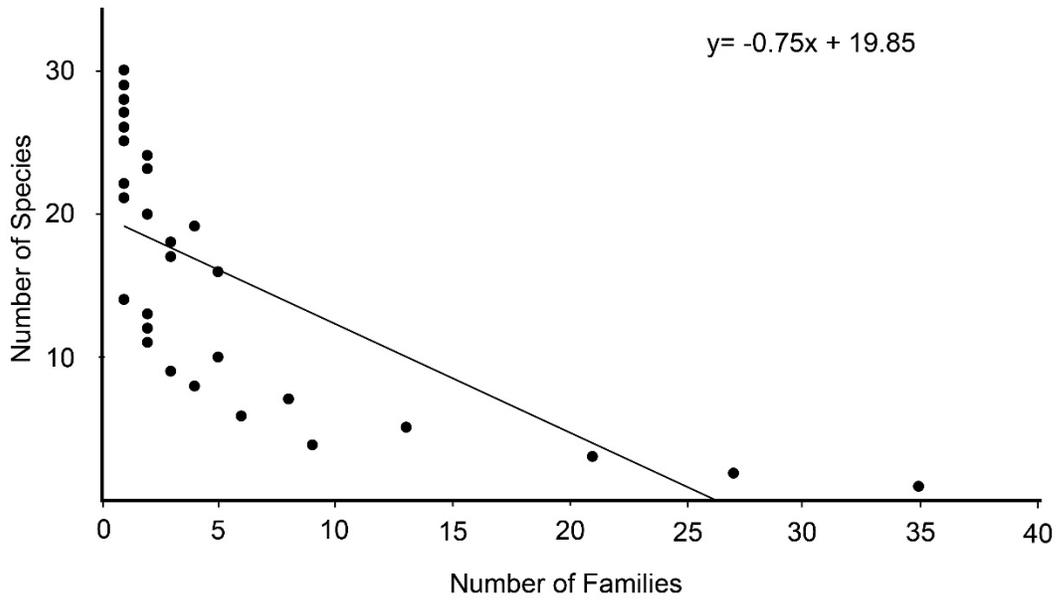


Figura A3. Relación entre el número de familias y el número de especies por familia en la región del Gran Caribe.

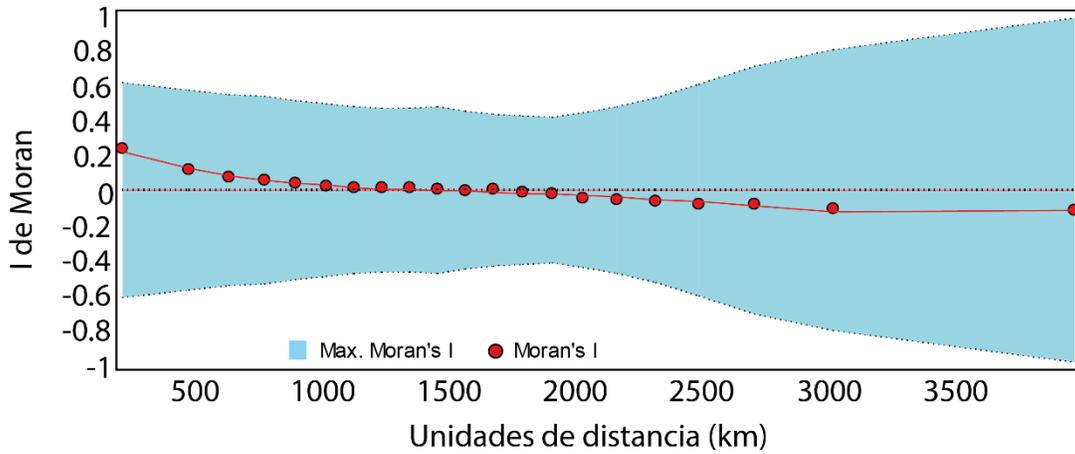


Figura. A4. Correlograma espacial del índice I de Moran para los residuos de los análisis de regresión de los nueve predictores ambientales en el Gran Caribe con la riqueza de especies. ($I = 0.29$, 1era clase de distancias).

Tabla A1. Listado de las 1700 especies de peces marinos en el Gran Caribe registradas en nuestro set de datos. Se incluyen especies con estado taxonómico dudoso (diez especies).

Familia	Especies		
			<i>Springeria folirostris</i>
Acanthuridae	<i>Acanthurus chirurgus</i>		<i>Springeria longirostris</i>
	<i>Acanthurus coeruleus</i>	Anguillidae	<i>Anguilla rostrata</i>
	<i>Acanthurus tractus</i>	Anomalopidae	<i>Kryptophanaron alfredi</i>
	<i>Acentronura dendritica</i>	Antennariidae	<i>Antennarius multicephalus</i>
Achiridae	<i>Achirus achirus</i>		<i>Antennarius pauciradiatus</i>
	<i>Achirus declivis</i>		<i>Antennarius scaber</i>
	<i>Achirus lineatus</i>		<i>Antennatus bermudensis</i>
	<i>Apionichthys dumerili</i>		<i>Fowlerichthys ocellatus</i>
	<i>Gymnachirus melas</i>		<i>Fowlerichthys radius</i>
	<i>Gymnachirus nudus</i>	Apogonidae	<i>Histrio histrio</i>
	<i>Gymnachirus texae</i>		<i>Apogon aurolineatus</i>
	<i>Trinectes inscriptus</i>		<i>Apogon binotatus</i>
	<i>Trinectes maculatus</i>		<i>Apogon gouldi</i>
	<i>Trinectes paulistanus</i>		<i>Apogon lachneri</i>
Acipenseridae	<i>Acipenser oxyrinchus</i>		<i>Apogon leptocaulus</i>
	<i>Acyrtops amplicirrus</i>		<i>Apogon maculatus</i>
	<i>Acyrtops beryllinus</i>		<i>Apogon mosavi</i>
	<i>Acyrtus artius</i>		<i>Apogon phenax</i>
	<i>Acyrtus lanthanum</i>		<i>Apogon pillionatus</i>
	<i>Acyrtus rubiginosus</i>		<i>Apogon planifrons</i>
Acropomatidae	<i>Synagrops bellus</i>		<i>Apogon pseudomaculatus</i>
	<i>Synagrops pseudomicrolepis</i>		<i>Apogon quadrisquamatus</i>
	<i>Synagrops spinosus</i>		<i>Apogon robbyi</i>
	<i>Synagrops trispinosus</i>		<i>Apogon robinsi</i>
	<i>Verilus sordidus</i>		<i>Apogon townsendi</i>
Aetobatidae	<i>Aetobatus narinari</i>		<i>Astrapogon alutus</i>
	<i>Agonostomus monticola</i>		<i>Astrapogon puncticulatus</i>
	<i>Ahlia egmontis</i>		<i>Astrapogon stellatus</i>
	<i>Akko dionaea</i>		<i>Paroncheilus affinis</i>
Albulidae	<i>Albula goreensis</i>		<i>Phaeoptyx conklini</i>
	<i>Albula nemoptera</i>		<i>Phaeoptyx pigmentaria</i>
	<i>Albula vulpes</i>		<i>Phaeoptyx xenus</i>
Alopiidae	<i>Alopias superciliosus</i>		<i>Zapogon evermanni</i>
	<i>Alopias vulpinus</i>	Argentinidae	<i>Argentina striata</i>
Ammodytidae	<i>Protammodytes sarisa</i>		<i>Glossanodon pygmaeus</i>
Anacanthobatidae	<i>Schroederobatis americana</i>	Arhynchobatidae	<i>Pseudoraja fischeri</i>

Ariidae	<i>Ariopsis assimilis</i>		<i>Opsanus tau</i>
	<i>Ariopsis canteri</i>		<i>Porichthys bathoiketes</i>
	<i>Ariopsis felis</i>		<i>Porichthys oculo frenum</i>
	<i>Bagre bagre</i>		<i>Porichthys pauciradiatus</i>
	<i>Bagre marinus</i>		<i>Porichthys plectrodon</i>
	<i>Cathorops aguadulce</i>		<i>Sanopus astrifer</i>
	<i>Cathorops arenatus</i>		<i>Sanopus barbatus</i>
	<i>Cathorops belizensis</i>		<i>Sanopus greenfieldorum</i>
	<i>Cathorops nuchalis</i>		<i>Sanopus johnsoni</i>
	<i>Cathorops wayuu</i>		<i>Sanopus reticulatus</i>
	<i>Notarius grandicassis</i>		<i>Sanopus splendidus</i>
	<i>Notarius neogranatensis</i>		<i>Thalassoma bifasciatum</i>
	<i>Notarius phrygiatus</i>		<i>Thalassophryne maculosa</i>
	<i>Notarius quadriscutis</i>		<i>Thalassophryne megalops</i>
	<i>Notarius rugispinis</i>		<i>Thalassophryne nattereri</i>
	<i>Sciades couma</i>		<i>Vladichthys gloverensis</i>
	<i>Sciades herzbergii</i>	Belonidae	<i>Ablennes hians</i>
	<i>Sciades passany</i>		<i>Platybelone argalus argalus</i>
	<i>Sciades proops</i>		<i>Strongylura marina</i>
	Ariommatidae		<i>Ariomma bondi</i>
<i>Ariomma melanum</i>			<i>Strongylura timucu</i>
<i>Ariomma regulus</i>			<i>Tylosurus acus acus</i>
Aspredinidae	<i>Aspredinichthys filamentosus</i>		<i>Tylosurus crocodilus crocodilus</i>
	<i>Aspredo aspredo</i>		Berycidae
	<i>Platystacus cotylephorus</i>		
Atherinidae	<i>Atherina harringtonensis</i>		Blenniidae
	<i>Atherinomorus stipes</i>		
Aulopidae	<i>Aulopus filamentosus</i>		<i>Chasmodes bosquianus</i>
Aulostomidae	<i>Aulostomus maculatus</i>		<i>Chasmodes longimaxilla</i>
	<i>Balistes capriscus</i>		<i>Chasmodes saburrae</i>
	<i>Balistes vetula</i>		<i>Entomacrodus nigricans</i>
	<i>Canthidermis maculata</i>		<i>Hypoleurochilus bermudensis</i>
	<i>Canthidermis sufflamen</i>		<i>Hypoleurochilus caudovittatus</i>
	<i>Melichthys niger</i>		<i>Hypoleurochilus geminatus</i>
	<i>Xanthichthys ringens</i>		<i>Hypoleurochilus multifilis</i>
	Batrachoididae		<i>Amphichthys cryptocentrus</i>
		<i>Batrachoides gilberti</i>	<i>Hypoleurochilus springeri</i>
		<i>Batrachoides manglae</i>	<i>Hypsoblennius hentz</i>
		<i>Batrachoides surinamensis</i>	<i>Hypsoblennius invemar</i>
		<i>Opsanus beta</i>	<i>Hypsoblennius ionthas</i>
<i>Opsanus dichrostomus</i>		<i>Lupinoblennius nicholsi</i>	
<i>Opsanus pardus</i>		<i>Lupinoblennius vincus</i>	
<i>Opsanus phobetrone</i>		<i>Ophioblennius macclurei</i>	
		<i>Parablennius marmoreus</i>	
		<i>Scartella cristata</i>	

Bothidae	<i>Bothus lunatus</i>	Carcharhinidae	<i>Caranx lugubris</i>
	<i>Bothus maculiferus</i>		<i>Caranx ruber</i>
	<i>Bothus ocellatus</i>		<i>Chloroscombrus chrysurus</i>
	<i>Bothus robinsi</i>		<i>Decapterus macarellus</i>
	<i>Chascanopsetta danae</i>		<i>Decapterus punctatus</i>
	<i>Chascanopsetta lugubris</i>		<i>Decapterus tabl</i>
	<i>Engyophrys senta</i>		<i>Elagatis bipinnulata</i>
	<i>Monolene atrimana</i>		<i>Hemicaranx amblyrhynchus</i>
	<i>Monolene megalepis</i>		<i>Naucrates ductor</i>
	<i>Monolene sessilicauda</i>		<i>Oligoplites palometa</i>
	<i>Trichopsetta caribbaea</i>		<i>Oligoplites saliens</i>
	<i>Trichopsetta melasma</i>		<i>Oligoplites saurus saurus</i>
	<i>Trichopsetta orbisulcus</i>		<i>Pseudocaranx dentex</i>
	<i>Trichopsetta ventralis</i>		<i>Selar crumenophthalmus</i>
	Bramidae		<i>Brama brama</i>
<i>Brama caribbea</i>		<i>Selene setapinnis</i>	
<i>Brama dussumieri</i>		<i>Selene vomer</i>	
<i>Eumegistus brevorti</i>		<i>Seriola dumerili</i>	
<i>Pteraclis carolinus</i>		<i>Seriola fasciata</i>	
<i>Pterycombus brama</i>		<i>Seriola rivoliana</i>	
<i>Taractichthys longipinnis</i>		<i>Seriola zonata</i>	
Bregmacerotidae	<i>Bregmaceros atlanticus</i>	<i>Trachinocephalus myops</i>	
	<i>Bregmaceros cantori</i>	<i>Trachinotus carolinus</i>	
	<i>Bregmaceros houdei</i>	<i>Trachinotus cayennensis</i>	
Bythitidae	<i>Calamopteryx goslinei</i>	<i>Trachinotus falcatus</i>	
	<i>Calamopteryx robinsorum</i>	<i>Trachinotus goodei</i>	
	<i>Grammonus claudei</i>	<i>Trachurus lathami</i>	
	<i>Lucifuga lucayana</i>	<i>Uraspis secunda</i>	
	<i>Lucifuga spelaeotes</i>	<i>Carapus bermudensis</i>	
	<i>Stygnobrotula latebricola</i>	<i>Echiodon dawsoni</i>	
Callionymidae	<i>Callionymus bairdi</i>	<i>Carcharhinus acronotus</i>	
	<i>Diplogrammus pauciradiatus</i>	<i>Carcharhinus altimus</i>	
	<i>Foetorepus agassizii</i>	<i>Carcharhinus brevipinna</i>	
	<i>Foetorepus dagmarae</i>	<i>Carcharhinus falciformis</i>	
	<i>Foetorepus goodenbeani</i>	<i>Carcharhinus galapagensis</i>	
	<i>Foetorepus goodenbeani</i>	<i>Carcharhinus isodon</i>	
Caproidae	<i>Antigonia capros</i>	<i>Carcharhinus leucas</i>	
	<i>Antigonia combatia</i>	<i>Carcharhinus limbatus</i>	
Carangidae	<i>Alectis ciliaris</i>	<i>Carcharhinus longimanus</i>	
	<i>Caranx bartholomaei</i>	<i>Carcharhinus obscurus</i>	
	<i>Caranx crysos</i>	<i>Carcharhinus perezii</i>	
	<i>Caranx hippos</i>	<i>Carcharhinus plumbeus</i>	
	<i>Caranx latus</i>	<i>Carcharhinus porosus</i>	

	<i>Carcharhinus signatus</i>	<i>Chaenopsis resh</i>
	<i>Carcharias taurus</i>	<i>Chaenopsis roseola</i>
	<i>Carcharodon carcharias</i>	<i>Chaenopsis stephensi</i>
	<i>Galeocerdo cuvier</i>	<i>Coralliozetes cardonae</i>
	<i>Isogomphodon oxyrhynchus</i>	<i>Ekemblemaria nigra</i>
	<i>Negaprion brevirostris</i>	<i>Emblemaria atlantica</i>
	<i>Prionace glauca</i>	<i>Emblemaria australis</i>
	<i>Rhizoprionodon lalandii</i>	<i>Emblemaria biocellata</i>
	<i>Rhizoprionodon porosus</i>	<i>Emblemaria caldwelli</i>
	<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	<i>Emblemaria caycedoi</i>
Centriscidae	<i>Macroramphosus gracilis</i>	<i>Emblemaria culmenis</i>
	<i>Macroramphosus scolopax</i>	<i>Emblemaria diphyodontis</i>
Centrophoridae	<i>Centrophorus granulatus</i>	<i>Emblemaria hyltoni</i>
	<i>Centrophorus squamosus</i>	<i>Emblemaria pandionis</i>
	<i>Centrophorus tessellatus</i>	<i>Emblemaria piratula</i>
	<i>Deania calcea</i>	<i>Emblemaria vitta</i>
	<i>Deania profundorum</i>	<i>Emblemariopsis arawak</i>
	<i>Hyperoglyphe bythites</i>	<i>Emblemariopsis bahamensis</i>
	<i>Hyperoglyphe perciformis</i>	<i>Emblemariopsis bottomei</i>
	<i>Centropomus ensiferus</i>	<i>Emblemariopsis carib</i>
	<i>Centropomus mexicanus</i>	<i>Emblemariopsis diana</i>
	<i>Centropomus parallelus</i>	<i>Emblemariopsis diaphana</i>
	<i>Centropomus pectinatus</i>	<i>Emblemariopsis leptocirris</i>
	<i>Centropomus poeyi</i>	<i>Emblemariopsis occidentalis</i>
	<i>Centropomus undecimalis</i>	<i>Emblemariopsis pricei</i>
Chaenopsidae	<i>Acanthemblemaria aspera</i>	<i>Emblemariopsis ramirezi</i>
	<i>Acanthemblemaria betinensis</i>	<i>Emblemariopsis randalli</i>
	<i>Acanthemblemaria chaplini</i>	<i>Emblemariopsis ruetzleri</i>
	<i>Acanthemblemaria greenfieldi</i>	<i>Emblemariopsis tayrona</i>
	<i>Acanthemblemaria harpeza</i>	<i>Emmelichthyops atlanticus</i>
	<i>Acanthemblemaria johnsoni</i>	<i>Emmelichthys ruber</i>
	<i>Acanthemblemaria maria</i>	<i>Hemiblemaria simulus</i>
	<i>Acanthemblemaria medusa</i>	<i>Lucayablennius zingaro</i>
	<i>Acanthemblemaria paula</i>	<i>Protemblemaria punctata</i>
	<i>Acanthemblemaria rivasi</i>	<i>Stathmonotus gymnodermis</i>
	<i>Acanthemblemaria species A</i>	<i>Stathmonotus hemphillii</i>
	<i>Acanthemblemaria spinosa</i>	<i>Stathmonotus stahli</i>
	<i>Acanthocybium solandri</i>	<i>Stathmonotus tekla</i>
	<i>Acanthostracion polygonius</i>	Chaetodontidae
	<i>Acanthostracion quadricornis</i>	<i>Chaetodipterus faber</i>
	<i>Chaenopsis limbaughii</i>	<i>Chaetodon capistratus</i>
	<i>Chaenopsis megalops</i>	<i>Chaetodon ocellatus</i>
	<i>Chaenopsis ocellata</i>	<i>Chaetodon sedentarius</i>
		<i>Chaetodon striatus</i>

	<i>Prognathodes aculeatus</i>		<i>Ariosoma selenops</i>
	<i>Prognathodes aya</i>		<i>Bathycongrus bullisi</i>
	<i>Prognathodes guyanensis</i>		<i>Bathycongrus dubius</i>
Chaunacidae	<i>Chaunacops roseus</i>		<i>Bathycongrus polyporus</i>
	<i>Chaunax pictus</i>		<i>Bathycongrus thysanochilus</i>
	<i>Chaunax stigmaeus</i>		<i>Bathycongrus vicinalis</i>
	<i>Chaunax suttkusi</i>		<i>Bathyroconger vicinus</i>
	<i>Chimaera bahamaensis</i>		<i>Conger esculentus</i>
	<i>Chimaera cubana</i>		<i>Conger oceanicus</i>
	<i>Hydrolagus alberti</i>		<i>Conger triporiceps</i>
	<i>Hydrolagus mirabilis</i>		<i>Gnathophis bathytopos</i>
Chlamydoselachidae	<i>Chlamydoselachus anguineus</i>		<i>Gnathophis bracheatopos</i>
Chlopsidae	<i>Catesbya pseudomuraena</i>		<i>Heteroconger camelopardalis</i>
	<i>Chilorhinus suensonii</i>		<i>Heteroconger longissimus</i>
	<i>Chlopsis bicolor</i>		<i>Heteroconger luteolus</i>
	<i>Chlopsis dentatus</i>		<i>Japonoconger caribbeus</i>
	<i>Kaupichthys hyoprорoides</i>		<i>Neoconger mucronatus</i>
	<i>Kaupichthys nuchalis</i>		<i>Paraconger caudilimbatus</i>
	<i>Robinsia catherinae</i>		<i>Pseudophichthys splendens</i>
Chlorophthalmidae	<i>Chlorophthalmus agassizi</i>		<i>Rhynchoconger flavus</i>
	<i>Chlorophthalmus brasiliensis</i>		<i>Rhynchoconger gracillior</i>
	<i>Parasudis truculenta</i>		<i>Rhynchoconger guppyi</i>
Cirrhitidae	<i>Amblycirrhitus pinos</i>		<i>Uroconger syringinus</i>
Clupeidae	<i>Alosa alabamae</i>	Coryphaenidae	<i>Coryphaena equiselis</i>
	<i>Alosa chrysochloris</i>		<i>Coryphaena hippurus</i>
	<i>Brevoortia gunteri</i>	Coryphaenidae	<i>Coryphopterus alloides</i>
	<i>Brevoortia patronus</i>	Crurirajidae	<i>Cruriraja atlantis</i>
	<i>Brevoortia smithi</i>		<i>Cruriraja cadenati</i>
	<i>Dorosoma cepedianum</i>		<i>Cruriraja poeyi</i>
	<i>Dorosoma petenense</i>		<i>Cruriraja rugosa</i>
	<i>Etrumeus sadina</i>	Cynoglossidae	<i>Symphurus arawak</i>
	<i>Harengula clupeola</i>		<i>Symphurus billykrietei</i>
	<i>Harengula humeralis</i>		<i>Symphurus caribbeanus</i>
	<i>Harengula jaguana</i>		<i>Symphurus civitatum</i>
	<i>Jenkinsia lamprotaenia</i>		<i>Symphurus diomedeanus</i>
	<i>Jenkinsia majua</i>		<i>Symphurus hernandezii</i>
	<i>Jenkinsia parvula</i>		<i>Symphurus marginatus</i>
	<i>Jenkinsia stolifera</i>		<i>Symphurus minor</i>
	<i>Opisthonema oglinum</i>		<i>Symphurus nebulosus</i>
	<i>Rhinosardinia amazonica</i>		<i>Symphurus ommaspilus</i>
	<i>Sardinella aurita</i>		<i>Symphurus parvus</i>
Congridae	<i>Ariosoma anale</i>		<i>Symphurus pelicanus</i>
	<i>Ariosoma balearicum</i>		<i>Symphurus piger</i>

	<i>Symphurus plagiusa</i>		<i>Gunterichthys longipenis</i>
	<i>Symphurus plagusia</i>		<i>Ogilbia boehlkei</i>
	<i>Symphurus pusillus</i>		<i>Ogilbia cayorum</i>
	<i>Symphurus rhytisma</i>		<i>Ogilbia jeffwilliamsi</i>
	<i>Symphurus stigmosus</i>		<i>Ogilbia mccoskeri</i>
	<i>Symphurus tessellatus</i>		<i>Ogilbia sabaji</i>
	<i>Symphurus urospilus</i>		<i>Ogilbia species B</i>
	<i>Symphysanodon berryi</i>		<i>Ogilbia suarezae</i>
	<i>Symphysanodon mona</i>		<i>Ogilbia tyleri</i>
	<i>Symphysanodon octoactinus</i>		<i>Ogilbichthys ferocis</i>
Cyprinodontidae	<i>Cubanichthys cubensis</i>		<i>Ogilbichthys haitiensis</i>
Dactyloscopidae	<i>Dactylagnus peratikos</i>		<i>Ogilbichthys kakuki</i>
	<i>Dactylobatus armatus</i>		<i>Ogilbichthys longimanus</i>
	<i>Dactylobatus clarkii</i>		<i>Ogilbichthys microphthalmus</i>
	<i>Dactylopterus volitans</i>		<i>Ogilbichthys puertoricoensis</i>
	<i>Dactyloscopus boehlkei</i>		<i>Ogilbichthys tobagoensis</i>
	<i>Dactyloscopus comptus</i>		<i>Pseudogilbia sanblasensis</i>
	<i>Dactyloscopus crossotus</i>	Diodontidae	<i>Chilomycterus antennatus</i>
	<i>Dactyloscopus foraminosus</i>		<i>Chilomycterus antillarum</i>
	<i>Dactyloscopus moorei</i>		<i>Chilomycterus reticulatus</i>
	<i>Dactyloscopus poeyi</i>	Diodontidae	<i>Chilomycterus schoepfii</i>
	<i>Dactyloscopus tridigitatus</i>		<i>Diodon eydouxii</i>
	<i>Gillellus greyae</i>		<i>Diodon holocanthus</i>
	<i>Gillellus healae</i>		<i>Diodon hystrix</i>
	<i>Gillellus inescatus</i>	Draconettidae	<i>Centrodraco acanthopoma</i>
	<i>Gillellus jacksoni</i>	Echeneidae	<i>Echeneis naucrates</i>
	<i>Gillellus uranidea</i>		<i>Echeneis neucratoides</i>
	<i>Leurochilus acon</i>		<i>Phtheichthys lineatus</i>
	<i>Myxodagnus belone</i>		<i>Remora albescens</i>
	<i>Platygillellus rubrocinctus</i>		<i>Remora australis</i>
	<i>Platygillellus smithi</i>		<i>Remora brachyptera</i>
Dalatiidae	<i>Dalatias licha</i>		<i>Remora osteochir</i>
	<i>Isistius brasiliensis</i>		<i>Remora remora</i>
	<i>Isistius plutodus</i>	Echinorhinidae	<i>Echinorhinus brucus</i>
	<i>Mollisquama species A</i>	Eleotridae	<i>Dormitator maculatus</i>
	<i>Squaliolus laticaudus</i>		<i>Eleotris amblyopsis</i>
Dasyatidae	<i>Bathytoshia centroura</i>		<i>Eleotris perniger</i>
	<i>Fontitrygon geijskesi</i>		<i>Eleotris pisonis</i>
	<i>Hypanus americanus</i>		<i>Erotelis smaragdus</i>
	<i>Hypanus guttatus</i>		<i>Gobiomorus dormitor</i>
	<i>Hypanus sabinus</i>		<i>Guavina guavina</i>
	<i>Hypanus say</i>		<i>Leptophilypnus fluviatilis</i>
Dinematichthyidae	<i>Alionematichthys minyomma</i>	Elopidae	<i>Elops saurus</i>

	<i>Elops smithi</i>		<i>Etmopterus perryi</i>
Emmelichthyidae	<i>Erythrocles monodi</i>		<i>Etmopterus pusillus</i>
Engraulidae	<i>Anchoa cayorum</i>		<i>Etmopterus robinsi</i>
	<i>Anchoa choerostoma</i>		<i>Etmopterus schultzi</i>
	<i>Anchoa colonensis</i>		<i>Etmopterus virens</i>
	<i>Anchoa cubana</i>	Exocoetidae	<i>Cheilopogon cyanopterus</i>
	<i>Anchoa filifera</i>		<i>Cheilopogon exsiliens</i>
	<i>Anchoa hepsetus</i>		<i>Cheilopogon furcatus</i>
	<i>Anchoa januarina</i>		<i>Cheilopogon melanurus</i>
	<i>Anchoa lamprotaenia</i>		<i>Cypselurus comatus</i>
	<i>Anchoa lyolepis</i>		<i>Exocoetus obtusirostris</i>
	<i>Anchoa mitchilli</i>		<i>Exocoetus volitans</i>
	<i>Anchoa parva</i>		<i>Hirundichthys affinis</i>
	<i>Anchoa spinifer</i>		<i>Hirundichthys rondeletii</i>
	<i>Anchoa trinitatis</i>		<i>Hirundichthys speculiger</i>
	<i>Anchovia clupeoides</i>		<i>Parexocoetus hillianus</i>
	<i>Anchovia surinamensis</i>		<i>Prognichthys glaphyrae</i>
	<i>Anchoviella blackburni</i>	Exocoetidae	<i>Prognichthys occidentalis</i>
	<i>Anchoviella brevirostris</i>	Fistulariidae	<i>Fistularia petimba</i>
	<i>Anchoviella elongata</i>		<i>Fistularia tabacaria</i>
	<i>Anchoviella guianensis</i>	Fundulidae	<i>Lucania parva</i>
	<i>Anchoviella lepidentostole</i>	Gadidae	<i>Enchelyopus cimbrius</i>
	<i>Anchoviella perfasciata</i>		<i>Urophycis cirrata</i>
	<i>Cetengraulis edentulus</i>		<i>Urophycis earllii</i>
	<i>Engraulis eurystole</i>		<i>Urophycis floridana</i>
	<i>Lycengraulis batesii</i>		<i>Urophycis regia</i>
	<i>Lycengraulis grossidens</i>	Gempylidae	<i>Diplospinus multistriatus</i>
	<i>Lycengraulis limnichthys</i>		<i>Epinnula magistralis</i>
	<i>Lythrypnus crocodilus</i>		<i>Gempylus serpens</i>
	<i>Lythrypnus elasson</i>		<i>Lepidocybium flavobrunneum</i>
	<i>Lythrypnus heterochroma</i>		<i>Nealotus tripes</i>
	<i>Lythrypnus minimus</i>		<i>Neoepinnula americana</i>
	<i>Lythrypnus mowbrayi</i>		<i>Nesiarchus nasutus</i>
	<i>Lythrypnus nesiotus</i>		<i>Promethichthys prometheus</i>
	<i>Lythrypnus okapia</i>		<i>Ruvettus pretiosus</i>
	<i>Lythrypnus phorellus</i>	Gerreidae	<i>Diapterus auratus</i>
	<i>Lythrypnus species 3</i>		<i>Diapterus rhombeus</i>
	<i>Lythrypnus spilus</i>		<i>Eucinostomus argenteus</i>
Etmopteridae	<i>Etmopterus bigelowi</i>		<i>Eucinostomus gula</i>
	<i>Etmopterus bullisi</i>		<i>Eucinostomus harengulus</i>
	<i>Etmopterus carteri</i>		<i>Eucinostomus havana</i>
	<i>Etmopterus gracilispinis</i>		<i>Eucinostomus jonesii</i>
	<i>Etmopterus hillianus</i>		<i>Eucinostomus lefroyi</i>

	<i>Eucinostomus melanopterus</i>		<i>Bollmannia litura</i>
	<i>Eugerres awlae</i>		<i>Carrigobius amblyrhynchus</i>
	<i>Eugerres brasilianus</i>		<i>Chriolepis fisheri</i>
	<i>Eugerres plumieri</i>		<i>Chriolepis roosevelti</i>
	<i>Euleptorhamphus velox</i>		<i>Coryphopterus curasub</i>
	<i>Gerres cinereus</i>		<i>Coryphopterus dicrus</i>
Ginglymostomatidae	<i>Ginglymostoma cirratum</i>		<i>Coryphopterus eidolon</i>
Gobiesocidae	<i>Arcos nudus</i>		<i>Coryphopterus glaucofraenum</i>
	<i>Derilissus altifrons</i>		<i>Coryphopterus hyalinus</i>
	<i>Derilissus kremnobates</i>		<i>Coryphopterus kuna</i>
	<i>Derilissus lombardii</i>		<i>Coryphopterus lipernes</i>
	<i>Derilissus nanus</i>		<i>Coryphopterus personatus</i>
	<i>Derilissus vittiger</i>		<i>Coryphopterus punctipectophorus</i>
	<i>Gobiesox barbatulus</i>	Gobiidae	<i>Coryphopterus thrix</i>
	<i>Gobiesox cephalus</i>		<i>Coryphopterus tortugae</i>
	<i>Gobiesox lucayanus</i>		<i>Coryphopterus venezuelae</i>
	<i>Gobiesox nigripinnis</i>		<i>Cryptopsilotris batrachodes</i>
	<i>Gobiesox punctulatus</i>		<i>Ctenogobius boleosoma</i>
	<i>Gobiesox strumosus</i>		<i>Ctenogobius claytonii</i>
	<i>Gymnoscyphus ascitus</i>		<i>Ctenogobius fasciatus</i>
	<i>Tomicodon briggsi</i>		<i>Ctenogobius phenacus</i>
	<i>Tomicodon clarkei</i>		<i>Ctenogobius pseudofasciatus</i>
	<i>Tomicodon cryptus</i>		<i>Ctenogobius saepepallens</i>
	<i>Tomicodon fasciatus</i>		<i>Ctenogobius shufeldti</i>
	<i>Tomicodon lavettsmithi</i>		<i>Ctenogobius smaragdus</i>
	<i>Tomicodon leurodiscus</i>		<i>Ctenogobius stigmaticus</i>
	<i>Tomicodon reitzae</i>		<i>Ctenogobius stigmaturus</i>
	<i>Tomicodon rhabdotus</i>		<i>Elacatinus atronasus</i>
	<i>Tomicodon rupestris</i>		<i>Elacatinus cayman</i>
Gobiidae	<i>Antilligobius nikkiae</i>		<i>Elacatinus centralis</i>
	<i>Awaous banana</i>		<i>Elacatinus chancei</i>
	<i>Awaous flavus</i>		<i>Elacatinus colini</i>
	<i>Barbulifer antennatus</i>		<i>Elacatinus evelynae</i>
	<i>Barbulifer ceuthoecus</i>		<i>Elacatinus genie</i>
	<i>Bathygobius antilliensis</i>		<i>Elacatinus horsti</i>
	<i>Bathygobius curacao</i>		<i>Elacatinus illecebrosus</i>
	<i>Bathygobius geminatus</i>		<i>Elacatinus jarocho</i>
	<i>Bathygobius lacertus</i>		<i>Elacatinus lobeli</i>
	<i>Bathygobius mystacium</i>		<i>Elacatinus lori</i>
	<i>Bathygobius soporator</i>		<i>Elacatinus louisae</i>
	<i>Bollmannia boqueronensis</i>		<i>Elacatinus oceanops</i>
	<i>Bollmannia communis</i>		<i>Elacatinus prochilos</i>
	<i>Bollmannia eigenmanni</i>		<i>Elacatinus randalli</i>

<i>Elacatinus serranilla</i>		<i>Pinnichthys aimoriensis</i>
<i>Elacatinus species N</i>		<i>Pinnichthys bilix</i>
<i>Elacatinus species P</i>		<i>Pinnichthys prolata</i>
<i>Elacatinus tenox</i>		<i>Pinnichthys saurimimica</i>
<i>Elacatinus xanthiprora</i>		<i>Priolepis dawsoni</i>
<i>Evermannichthys bicolor</i>		<i>Priolepis hipoliti</i>
<i>Evermannichthys convictor</i>		<i>Priolepis robinsi</i>
<i>Evermannichthys metzelaari</i>		<i>Psilotris alepis</i>
<i>Evermannichthys silus</i>		<i>Psilotris boehlkei</i>
<i>Evermannichthys spongicola</i>		<i>Psilotris celsus</i>
<i>Evorthodus lyricus</i>		<i>Psilotris kaufmani</i>
<i>Ginsburgellus novemlineatus</i>		<i>Psilotris laetarii</i>
<i>Gnatholepis thompsoni</i>		<i>Psilotris laurae</i>
<i>Gobioides broussonnetii</i>		<i>Risor ruber</i>
<i>Gobionellus oceanicus</i>		<i>Robinsichthys arrowsmithensis</i>
<i>Gobiosoma bosc</i>		<i>Sicydium buscki</i>
<i>Gobiosoma ginsburgi</i>		<i>Tigrigobius dilepis</i>
<i>Gobiosoma grosvenori</i>		<i>Tigrigobius gemmatus</i>
<i>Gobiosoma hildebrandi</i>		<i>Tigrigobius macrodon</i>
<i>Gobiosoma longipala</i>		<i>Tigrigobius multifasciatus</i>
<i>Gobiosoma robustum</i>		<i>Tigrigobius pallens</i>
<i>Gobiosoma schultzi</i>		<i>Tigrigobius panamensis</i>
<i>Gobiosoma spes</i>		<i>Tigrigobius redimiculus</i>
<i>Gobiosoma spilotum</i>		<i>Tigrigobius rubrigenis</i>
<i>Gobiosoma yucatanum</i>		<i>Tigrigobius saucrus</i>
<i>Gobulus myersi</i>		<i>Tigrigobius zebrellus</i>
<i>Lophogobius cyprinoides</i>		<i>Varicus adamsi</i>
<i>Lopholatilus chamaeleonticeps</i>		<i>Varicus benthonis</i>
<i>Microgobius carri</i>		<i>Varicus bucca</i>
<i>Microgobius gulosus</i>		<i>Varicus cephalocellatus</i>
<i>Microgobius meeki</i>		<i>Varicus decorum</i>
<i>Microgobius microlepis</i>		<i>Varicus lacerta</i>
<i>Microgobius signatus</i>		<i>Varicus marilynae</i>
<i>Microgobius thalassinus</i>		<i>Varicus nigrinus</i>
<i>Microphis lineatus</i>		<i>Varicus veliguttatus</i>
<i>Nes longus</i>		<i>Varicus vespa</i>
<i>Oxyurichthys stigmalocephalus</i>		<i>Vomerogobius flavus</i>
<i>Paedovaricus imswe</i>	Grammatidae	<i>Gamma dejongi</i>
<i>Palatogobius grandoculus</i>		<i>Gamma linki</i>
<i>Palatogobius incendiarius</i>		<i>Gamma loreto</i>
<i>Palatogobius paradoxus</i>		<i>Gamma melacara</i>
<i>Pariah scotius</i>	Grammicolepididae	<i>Grammicolepis brachiusculus</i>
<i>Parrella macropteryx</i>		<i>Xenolepidichthys dalgleishi</i>

Gymnuridae	<i>Gymnura altavela</i>		<i>Holocentrus adscensionis</i>
	<i>Gymnura lessae</i>		<i>Holocentrus rufus</i>
	<i>Gymnura micrura</i>		<i>Myripristis jacobus</i>
Haemulidae	<i>Anisotremus surinamensis</i>		<i>Neoniphon coruscum</i>
	<i>Anisotremus virginicus</i>		<i>Neoniphon vexillarium</i>
	<i>Brachygenys chrysargyreum</i>	Holocentridae	<i>Ostichthys trachypoma</i>
	<i>Conodon nobilis</i>		<i>Plectrypops retrospinis</i>
	<i>Genyatremus cavifrons</i>		<i>Sargocentron bullisi</i>
	<i>Haemulon album</i>		<i>Sargocentron poco</i>
	<i>Haemulon aurolineatum</i>	Istiophoridae	<i>Istiophorus platypterus</i>
	<i>Haemulon bonariense</i>		<i>Kajikia albida</i>
	<i>Haemulon boschmae</i>		<i>Makaira nigricans</i>
	<i>Haemulon carbonarium</i>		<i>Tetrapturus georgii</i>
	<i>Haemulon cf. steindachneri</i>		<i>Tetrapturus pfluegeri</i>
	<i>Haemulon flavolineatum</i>	Kyphosidae	<i>Kyphosus bigibbus</i>
	<i>Haemulon macrostomum</i>		<i>Kyphosus cinerascens</i>
	<i>Haemulon melanurum</i>		<i>Kyphosus sectatrix</i>
	<i>Haemulon parra</i>		<i>Kyphosus vaigiensis</i>
	<i>Haemulon plumierii</i>	Labridae	<i>Bodianus pulchellus</i>
	<i>Haemulon sciurus</i>		<i>Bodianus rufus</i>
	<i>Haemulon striatum</i>		<i>Clepticus parrae</i>
	<i>Haemulon vittatum</i>		<i>Decodon puellaris</i>
	<i>Haemulopsis corvinaeformis</i>		<i>Doratonotus megalepis</i>
	<i>Orthopristis chrysoptera</i>		<i>Halichoeres bathyphilus</i>
	<i>Orthopristis ruber</i>		<i>Halichoeres bivittatus</i>
	<i>Paranisotremus moricandi</i>		<i>Halichoeres burekae</i>
	<i>Rhonciscus crocro</i>		<i>Halichoeres caudalis</i>
	<i>Steindachneria argentea</i>		<i>Halichoeres cyanocephalus</i>
Hemiramphidae	<i>Chriodorus atherinoides</i>		<i>Halichoeres garnoti</i>
	<i>Hemiramphus balao</i>		<i>Halichoeres maculipinna</i>
	<i>Hemiramphus bermudensis</i>		<i>Halichoeres pictus</i>
	<i>Hemiramphus brasiliensis</i>		<i>Halichoeres poeyi</i>
	<i>Hyporhamphus collettei</i>		<i>Halichoeres radiatus</i>
	<i>Hyporhamphus meeki</i>		<i>Halichoeres socialis</i>
	<i>Hyporhamphus roberti</i>		<i>Lachnolaimus maximus</i>
	<i>Hyporhamphus unifasciatus</i>		<i>Polylepion species A</i>
	<i>Oxyporhamphus similis</i>		<i>Xyrichtys martinicensis</i>
Heterenchelyidae	<i>Pythonichthys sanguineus</i>		<i>Xyrichtys novacula</i>
Hexanchidae	<i>Heptranchias perlo</i>		<i>Xyrichtys splendens</i>
	<i>Hexanchus griseus</i>	Labrisomidae	<i>Brockius albigenys</i>
	<i>Hexanchus vitulus</i>		<i>Brockius nigricinctus</i>
Holocentridae	<i>Corniger spinosus</i>		<i>Gobioclinus bucciferus</i>
	<i>Flammeo marianus</i>		<i>Gobioclinus filamentosus</i>

<i>Gobioclinus gobio</i>		<i>Starksia sella</i>
<i>Gobioclinus guppyi</i>	Labrisomidae	<i>Starksia sluiteri</i>
<i>Gobioclinus haitiensis</i>		<i>Starksia smithvanizi</i>
<i>Gobioclinus kalisherae</i>		<i>Starksia species A</i>
<i>Haptoclinus apectolophus</i>		<i>Starksia species B</i>
<i>Haptoclinus dropi</i>		<i>Starksia splendens</i>
<i>Labrisomus conditus</i>		<i>Starksia springeri</i>
<i>Labrisomus cricota</i>		<i>Starksia starcki</i>
<i>Labrisomus nuchipinnis</i>		<i>Starksia weigti</i>
<i>Malacoctenus aurolineatus</i>		<i>Starksia williamsi</i>
<i>Malacoctenus boehlkei</i>		<i>Starksia y-lineata</i>
<i>Malacoctenus delalandii</i>	Lamnidae	<i>Isurus oxyrinchus</i>
<i>Malacoctenus erdmani</i>		<i>Isurus paucus</i>
<i>Malacoctenus gilli</i>	Lepisosteidae	<i>Atractosteus spatula</i>
<i>Malacoctenus macropus</i>		<i>Atractosteus tristoechus</i>
<i>Malacoctenus triangulatus</i>	Lobotidae	<i>Lobotes surinamensis</i>
<i>Malacoctenus versicolor</i>	Lophiidae	<i>Lophiodes beroe</i>
<i>Nemaclinus atelestos</i>		<i>Lophiodes monodi</i>
<i>Paraclinus barbatus</i>		<i>Lophiodes reticulatus</i>
<i>Paraclinus cingulatus</i>		<i>Lophius gastrophysus</i>
<i>Paraclinus fasciatus</i>		<i>Sladenia shaeferi</i>
<i>Paraclinus grandicomis</i>	Lutjanidae	<i>Apsilus dentatus</i>
<i>Paraclinus infrons</i>		<i>Etelis oculatus</i>
<i>Paraclinus marmoratus</i>		<i>Lutjanus analis</i>
<i>Paraclinus naeorhegmis</i>		<i>Lutjanus apodus</i>
<i>Paraclinus nigripinnis</i>		<i>Lutjanus buccanella</i>
<i>Starksia atlantica</i>		<i>Lutjanus campechanus</i>
<i>Starksia culebrae</i>		<i>Lutjanus cyanopterus</i>
<i>Starksia elongata</i>		<i>Lutjanus griseus</i>
<i>Starksia fasciata</i>		<i>Lutjanus jocu</i>
<i>Starksia greenfieldi</i>		<i>Lutjanus mahogoni</i>
<i>Starksia guttata</i>		<i>Lutjanus purpureus</i>
<i>Starksia hassi</i>		<i>Lutjanus synagris</i>
<i>Starksia langi</i>		<i>Lutjanus vivanus</i>
<i>Starksia lepicoelia</i>		<i>Ocyurus chrysurus</i>
<i>Starksia leucovitta</i>		<i>Pristipomoides aquilonaris</i>
<i>Starksia melasma</i>		<i>Pristipomoides freemani</i>
<i>Starksia nanodes</i>		<i>Pristipomoides macrophthalmus</i>
<i>Starksia occidentalis</i>		<i>Rhomboplites aurorubens</i>
<i>Starksia ocellata</i>	Luvaridae	<i>Luvarus imperialis</i>
<i>Starksia rava</i>	Malacanthidae	<i>Caulolatilus bermudensis</i>
<i>Starksia robertsoni</i>		<i>Caulolatilus chrysops</i>
<i>Starksia sangreyae</i>	Malacanthidae	<i>Caulolatilus cyanops</i>

	<i>Caulolatilus dooleyi</i>		<i>Cynoponticus savanna</i>
	<i>Caulolatilus intermedius</i>	Muraenidae	<i>Anarchias similis</i>
	<i>Caulolatilus microps</i>		<i>Uropterygius macularius</i>
	<i>Caulolatilus williamsi</i>		<i>Echidna catenata</i>
	<i>Malacanthus plumieri</i>		<i>Enchelycore carychroa</i>
Megalopidae	<i>Megalops atlanticus</i>		<i>Enchelycore nigricans</i>
Merlucciidae	<i>Merluccius albidus</i>		<i>Gymnothorax conspersus</i>
Microdesmidae	<i>Cerdale floridana</i>		<i>Gymnothorax funebris</i>
Mitsukurinidae	<i>Mitsukurina owstoni</i>		<i>Gymnothorax hubbsi</i>
Mobulidae	<i>Mobula birostris</i>		<i>Gymnothorax kolpos</i>
	<i>Mobula hypostoma</i>		<i>Gymnothorax maderensis</i>
	<i>Mobula species A</i>		<i>Gymnothorax miliaris</i>
	<i>Mobula tarapacana</i>		<i>Gymnothorax moringa</i>
Molidae	<i>Masturus lanceolatus</i>		<i>Gymnothorax nigromarginatus</i>
	<i>Mola mola</i>		<i>Gymnothorax ocellatus</i>
	<i>Ranzania laevis</i>		<i>Gymnothorax polygonius</i>
Monacanthidae	<i>Aluterus heudelotii</i>		<i>Gymnothorax saxicola</i>
	<i>Aluterus monoceros</i>		<i>Gymnothorax vicinus</i>
	<i>Aluterus schoepfii</i>		<i>Monopenchelys acuta</i>
	<i>Aluterus scriptus</i>		<i>Muraena retifera</i>
	<i>Cantherhines macrocerus</i>	Myliobatidae	<i>Myliobatis freminwillii</i>
	<i>Cantherhines pullus</i>		<i>Myliobatis goodei</i>
	<i>Monacanthus ciliatus</i>	Narcinidae	<i>Benthobatis marcida</i>
	<i>Monacanthus tuckeri</i>		<i>Diplectrum radiale</i>
	<i>Stephanolepis hispidus</i>		<i>Diplobatis colombiensis</i>
	<i>Stephanolepis setifer</i>		<i>Diplobatis guamachensis</i>
Moridae	<i>Laemonema barbatulum</i>		<i>Diplobatis pictus</i>
	<i>Physiculus fulvus</i>		<i>Narcine bancroftii</i>
Moringuidae	<i>Moringua edwardsi</i>	Nettastomatidae	<i>Hoplunnis diomediana</i>
Mugilidae	<i>Joturus pichardi</i>		<i>Hoplunnis macrura</i>
	<i>Mugil cephalus</i>		<i>Hoplunnis megista</i>
	<i>Mugil curema</i>		<i>Hoplunnis similis</i>
	<i>Mugil incilis</i>		<i>Hoplunnis tenuis</i>
	<i>Mugil liza</i>		<i>Nettastoma melanurum</i>
	<i>Mugil longicauda</i>		<i>Nettastoma syntresis</i>
	<i>Mugil margaritae</i>		<i>Nettenchelys exoria</i>
	<i>Mugil rubrioculus</i>		<i>Nettenchelys inion</i>
	<i>Mugil trichodon</i>		<i>Nettenchelys pygmaea</i>
Mullidae	<i>Mulloidichthys martinicus</i>		<i>Saurenchelys cognita</i>
	<i>Mullus auratus</i>		<i>Venefica procera</i>
Mullidae	<i>Pseudupeneus maculatus</i>	Nomeidae	<i>Cubiceps gracilis</i>
	<i>Upeneus parvus</i>	Nomeidae	<i>Cubiceps pauciradiatus</i>
Muraenesocidae	<i>Channomuraena vittata</i>		<i>Nomeus groenovii</i>

	<i>Psenes arafurensis</i>	<i>Letharchus velifer</i>
	<i>Psenes cyanophrys</i>	<i>Lethogoleos andersoni</i>
	<i>Psenes pellucidus</i>	<i>Lile piquitinga</i>
Odontaspidae	<i>Odontaspis ferox</i>	<i>Mixomyrophis pusillipinna</i>
	<i>Odontaspis noronhai</i>	<i>Myrichthys breviceps</i>
	<i>Dibranchus atlanticus</i>	<i>Myrichthys ocellatus</i>
	<i>Halieutichthys aculeatus</i>	<i>Myrophis anterodorsalis</i>
	<i>Halieutichthys bispinosus</i>	<i>Myrophis platyrhynchus</i>
	<i>Halieutichthys caribbaeus</i>	<i>Myrophis plumbeus</i>
	<i>Halieutichthys intermedius</i>	<i>Myrophis punctatus</i>
	<i>Malthopsis gnoma</i>	<i>Ophichthus cruentifer</i>
	<i>Ogcocephalus corniger</i>	<i>Ophichthus cylindroideus</i>
	<i>Ogcocephalus cubifrons</i>	<i>Ophichthus gomesii</i>
	<i>Ogcocephalus declivirostris</i>	<i>Ophichthus hyposagmatus</i>
	<i>Ogcocephalus nasutus</i>	<i>Ophichthus melanoporus</i>
	<i>Ogcocephalus notatus</i>	<i>Ophichthus menezesi</i>
	<i>Ogcocephalus pantostictus</i>	<i>Ophichthus omorgmus</i>
	<i>Ogcocephalus parvus</i>	<i>Ophichthus ophis</i>
	<i>Ogcocephalus pumilus</i>	<i>Ophichthus puncticeps</i>
	<i>Ogcocephalus rostellum</i>	<i>Ophichthus rex</i>
	<i>Zalieutes mcgintyi</i>	<i>Ophichthus spinicauda</i>
Ophichthidae	<i>Aplatophis chauliodus</i>	<i>Phaenomonas longissima</i>
	<i>Aprognathodon platyventris</i>	<i>Pseudomyrophis frio</i>
	<i>Apterichtus ansp</i>	<i>Pseudomyrophis fugesae</i>
	<i>Apterichtus kendalli</i>	<i>Pseudomyrophis nimius</i>
	<i>Bascanichthys bascanium</i>	<i>Quassiremus ascensionis</i>
	<i>Bascanichthys inopinatus</i>	Ophidiidae
	<i>Bascanichthys scuticaris</i>	<i>Lepophidium aporrhox</i>
	<i>Brotula barbata</i>	<i>Lepophidium brevibarbe</i>
	<i>Callechelys bilinearis</i>	<i>Lepophidium collettei</i>
	<i>Callechelys guineensis</i>	<i>Lepophidium crossotum</i>
	<i>Callechelys muraena</i>	<i>Lepophidium cultratum</i>
	<i>Callechelys springeri</i>	<i>Lepophidium entomelan</i>
	<i>Caralophia loxochila</i>	<i>Lepophidium gilmorei</i>
	<i>Echiopsis intertinctus</i>	<i>Lepophidium jeannae</i>
	<i>Echiopsis punctifer</i>	<i>Lepophidium kallion</i>
Ophichthidae	<i>Ethadophis akkistikos</i>	<i>Lepophidium marmoratum</i>
	<i>Gordiichthys ergodes</i>	<i>Lepophidium pheromystax</i>
	<i>Gordiichthys irretitus</i>	<i>Lepophidium profundorum</i>
	<i>Gordiichthys leiby</i>	<i>Lepophidium robustum</i>
	<i>Gordiichthys randalli</i>	<i>Lepophidium staurophor</i>
	<i>Hyphalophis devius</i>	<i>Lepophidium wileyi</i>
	<i>Ichthyapus ophioneus</i>	Ophidiidae
		<i>Lepophidium zophochir</i>
		<i>Monomitopus agassizii</i>

	<i>Neobythites elongatus</i>	Oxynotidae	<i>Oxynotus caribbaeus</i>
	<i>Neobythites gilli</i>	Paralichthyidae	<i>Ancylopsetta antillarum</i>
	<i>Neobythites marginatus</i>		<i>Ancylopsetta cycloidea</i>
	<i>Neobythites monocellatus</i>		<i>Ancylopsetta dilecta</i>
	<i>Neobythites multidigitatus</i>		<i>Ancylopsetta kumperae</i>
	<i>Neobythites multiocellatus</i>		<i>Ancylopsetta microctenus</i>
	<i>Neobythites unicolor</i>		<i>Ancylopsetta ommatus</i>
	<i>Ophidion antipholus</i>		<i>Citharichthys abbotti</i>
	<i>Ophidion dromio</i>		<i>Citharichthys amblybregmatus</i>
	<i>Ophidion grayi</i>		<i>Citharichthys arctifrons</i>
	<i>Ophidion guianense</i>		<i>Citharichthys arenaceus</i>
	<i>Ophidion holbrookii</i>		<i>Citharichthys cornutus</i>
	<i>Ophidion josephi</i>		<i>Citharichthys dinoceros</i>
	<i>Ophidion lagochila</i>		<i>Citharichthys gymnorhinus</i>
	<i>Ophidion marginatum</i>		<i>Citharichthys macrops</i>
	<i>Ophidion nocomis</i>		<i>Citharichthys minutus</i>
	<i>Ophidion selenops</i>		<i>Citharichthys spilopterus</i>
	<i>Otophidium chickcharney</i>		<i>Citharichthys uhleri</i>
	<i>Otophidium dormitator</i>		<i>Citharichthys valdezi</i>
	<i>Otophidium omostigma</i>		<i>Cyclopsetta chittendeni</i>
	<i>Parophidion schmidti</i>		<i>Cyclopsetta fimbriata</i>
	<i>Petrotyx sanguineus</i>		<i>Etropus crossotus</i>
Opistognathidae	<i>Anoptoplacus pygmaeus</i>		<i>Etropus cyclosquamus</i>
	<i>Lonchopisthus ancistrus</i>		<i>Etropus rimosus</i>
	<i>Lonchopisthus higmani</i>		<i>Gastropsetta frontalis</i>
	<i>Lonchopisthus lemur</i>		<i>Paralichthys albigutta</i>
	<i>Lonchopisthus micrognathus</i>		<i>Paralichthys dentatus</i>
	<i>Opistognathus aurifrons</i>		<i>Paralichthys lethostigma</i>
	<i>Opistognathus gilberti</i>		<i>Paralichthys oblongus</i>
	<i>Opistognathus leprocarus</i>		<i>Paralichthys squamilentus</i>
	<i>Opistognathus lonchurus</i>		<i>Paralichthys tropicus</i>
	<i>Opistognathus macrognathus</i>		<i>Syacium gunteri</i>
Opistognathidae	<i>Opistognathus maxillosus</i>		<i>Syacium micrurum</i>
	<i>Opistognathus megalepis</i>		<i>Syacium papillosum</i>
	<i>Opistognathus melachasme</i>	Parazenidae	<i>Cyttopsis rosea</i>
	<i>Opistognathus nothus</i>		<i>Parazen pacificus</i>
	<i>Opistognathus robinsi</i>	Pempheridae	<i>Pempheris poeyi</i>
	<i>Opistognathus schrieri</i>		<i>Pempheris schomburgkii</i>
	<i>Opistognathus signatus</i>	Percophidae	<i>Bembrops anatirostris</i>
	<i>Opistognathus whitehursti</i>		<i>Bembrops gobioides</i>
Ostraciidae	<i>Lactophrys bicaudalis</i>		<i>Bembrops macromma</i>
	<i>Lactophrys trigonus</i>		<i>Bembrops magnisquamis</i>
	<i>Lactophrys triqueter</i>		<i>Bembrops ocellatus</i>

	<i>Bembrops quadrisella</i>		<i>Stegastes planifrons</i>
	<i>Bembrops raneyi</i>		<i>Stegastes xanthurus</i>
	<i>Chrionema squamentum</i>	Pomatomidae	<i>Pomatomus saltatrix</i>
Peristediidae	<i>Peristedion antillarum</i>	Potamotrygonidae	<i>Styracura schmardae</i>
	<i>Peristedion brevirostre</i>	Priacanthidae	<i>Cookeolus japonicus</i>
	<i>Peristedion ecuadorensis</i>		<i>Heteropriacanthus cruentatus</i>
	<i>Peristedion gracile</i>		<i>Priacanthus arenatus</i>
	<i>Peristedion greyae</i>		<i>Pseudopriacanthus alta</i>
	<i>Peristedion imberbe</i>	Pristidae	<i>Pristis pectinata</i>
	<i>Peristedion longispatha</i>		<i>Pristis pristis</i>
	<i>Peristedion miniatum</i>	Pristigasteridae	<i>Chirocentrodon bleekermanus</i>
	<i>Peristedion thompsoni</i>		<i>Neopisthopterus cubanus</i>
	<i>Peristedion truncatum</i>		<i>Odontognathus compressus</i>
	<i>Peristedion unicuspis</i>		<i>Odontognathus mucronatus</i>
Pleuronectidae	<i>Poecilopsetta beanii</i>		<i>Pellona harroweri</i>
	<i>Poecilopsetta inermis</i>		<i>Pristiophorus schroederi</i>
Polymixiidae	<i>Polymixia lowei</i>	Proscylliidae	<i>Eridacnis barbouri</i>
	<i>Polymixia nobilis</i>	Pseudocarchariidae	<i>Pseudocarcharias kamoharai</i>
	<i>Polydactylus octonemus</i>	Pseudotriakidae	<i>Pseudotriakis microdon</i>
	<i>Polydactylus oligodon</i>	Ptereleotridae	<i>Ptereleotris calliura</i>
Polynemidae	<i>Polydactylus virginicus</i>		<i>Ptereleotris helenae</i>
Pomacanthidae	<i>Centropyge argi</i>		<i>Ptereleotris randalli</i>
	<i>Centropyge aurantonotus</i>		<i>Pteroplatytrygon violacea</i>
	<i>Holacanthus bermudensis</i>	Rachycentridae	<i>Rachycentron canadum</i>
	<i>Holacanthus ciliaris</i>	Rajidae	<i>Breviraja claramaculata</i>
	<i>Holacanthus tricolor</i>		<i>Breviraja colesi</i>
	<i>Pomacanthus arcuatus</i>		<i>Breviraja mouldi</i>
	<i>Pomacanthus paru</i>		<i>Breviraja nigriventralis</i>
Pomacentridae	<i>Abudefduf saxatilis</i>		<i>Breviraja spinosa</i>
	<i>Abudefduf taurus</i>		<i>Dipturus bullisi</i>
	<i>Chromis bermudae</i>		<i>Dipturus garricki</i>
	<i>Chromis cf. enchrysur</i>		<i>Dipturus olseni</i>
	<i>Chromis cyanea</i>		<i>Dipturus oregoni</i>
	<i>Chromis enchrysur</i>		<i>Dipturus teevani</i>
	<i>Chromis insolata</i>		<i>Fenestraja atripinna</i>
	<i>Chromis multilineata</i>		<i>Fenestraja cubensis</i>
	<i>Chromis scotti</i>		<i>Fenestraja ishiyamai</i>
	<i>Microspathodon chrysurus</i>		<i>Fenestraja plutonia</i>
	<i>Stegastes adustus</i>		<i>Fenestraja sinuomexicanus</i>
	<i>Stegastes diencaeus</i>		<i>Gurgesiella atlantica</i>
	<i>Stegastes leucostictus</i>		<i>Leucoraja garmani</i>
	<i>Stegastes otophorus</i>	Rajidae	<i>Leucoraja lentiginosa</i>
	<i>Stegastes partitus</i>		<i>Leucoraja yucatanensis</i>

	<i>Neoraja carolinensis</i>	<i>Stellifer species A</i>
	<i>Rajella bigelowi</i>	<i>Stellifer stellifer</i>
	<i>Rajella fuliginea</i>	<i>Stellifer venezuelae</i>
	<i>Rajella purpuriventralis</i>	<i>Corvula batabana</i>
	<i>Rostroraja ackleyi</i>	<i>Corvula sanctaelucia</i>
	<i>Rostroraja bahamensis</i>	<i>Ctenosciaena gracilicirrus</i>
	<i>Rostroraja cervigoni</i>	<i>Cynoscion acoupa</i>
	<i>Rostroraja eglanteria</i>	<i>Cynoscion arenarius</i>
	<i>Rostroraja texana</i>	<i>Cynoscion jamaicensis</i>
Rhincodontidae	<i>Rhincodon typus</i>	<i>Cynoscion leiarchus</i>
Rhinobatidae	<i>Pseudobatos lentiginosus</i>	<i>Cynoscion microlepidotus</i>
	<i>Pseudobatos percellens</i>	<i>Cynoscion nebulosus</i>
Rhinochimaeridae	<i>Harriotta raleighana</i>	<i>Cynoscion nothus</i>
	<i>Neoharriotta carri</i>	<i>Cynoscion regalis</i>
	<i>Rhinochimaera atlantica</i>	<i>Cynoscion similis</i>
Rhinopterae	<i>Rhinoptera bonasus</i>	<i>Cynoscion virescens</i>
	<i>Rhinoptera brasiliensis</i>	<i>Equetus lanceolatus</i>
Scaridae	<i>Cryptotomus roseus</i>	<i>Equetus punctatus</i>
	<i>Nicholsina usta</i>	<i>Isopisthus parvipinnis</i>
	<i>Scarus coelestinus</i>	<i>Larimus breviceps</i>
	<i>Scarus coeruleus</i>	<i>Larimus fasciatus</i>
	<i>Scarus guacamaia</i>	<i>Leiostomus xanthurus</i>
	<i>Scarus iseri</i>	<i>Lonchurus elegans</i>
	<i>Scarus taeniopterus</i>	<i>Lonchurus lanceolatus</i>
Scaridae	<i>Scarus vetula</i>	<i>Macrodon ancylodon</i>
	<i>Sparisoma atomarium</i>	<i>Menticirrus americanus</i>
	<i>Sparisoma aurofrenatum</i>	<i>Menticirrus littoralis</i>
	<i>Sparisoma axillare</i>	<i>Menticirrus saxatilis</i>
	<i>Sparisoma chrysopterygum</i>	<i>Microdesmus bahianus</i>
	<i>Sparisoma griseorubrum</i>	<i>Microdesmus carri</i>
	<i>Sparisoma radians</i>	<i>Microdesmus lanceolatus</i>
	<i>Sparisoma rubripinne</i>	<i>Microdesmus longipinnis</i>
	<i>Sparisoma viride</i>	<i>Microdesmus luscus</i>
Sciaenidae	<i>Bairdiella chrysoura</i>	<i>Micropogonias furnieri</i>
	<i>Bairdiella ronchus</i>	<i>Micropogonias undulatus</i>
	<i>Stellifer chaoi</i>	<i>Nebris microps</i>
	<i>Stellifer colonensis</i>	<i>Odontoscion dentex</i>
	<i>Stellifer griseus</i>	<i>Ophioscion gomezi</i>
	<i>Stellifer lanceolatus</i>	<i>Ophioscion panamensis</i>
	<i>Stellifer magoi</i>	<i>Ophioscion punctatissimus</i>
	<i>Stellifer microps</i>	<i>Paralonchurus brasiliensis</i>
	<i>Stellifer naso</i>	<i>Pareques acuminatus</i>
	<i>Stellifer rastrifer</i>	<i>Pareques iwamotoi</i>
		Sciaenidae

	<i>Pareques umbrosus</i>		<i>Scorpaena elachys</i>
	<i>Pogonias cromis</i>		<i>Scorpaena grandicornis</i>
	<i>Protosciaena bathytatos</i>		<i>Scorpaena inermis</i>
	<i>Protosciaena trewavasae</i>		<i>Scorpaena isthmensis</i>
	<i>Sciaenops ocellatus</i>		<i>Scorpaena plumieri</i>
	<i>Umbrina broussonnetii</i>		<i>Scorpaenodes barrybrowni</i>
	<i>Umbrina coroides</i>		<i>Scorpaenodes caribbaeus</i>
	<i>Umbrina milliae</i>		<i>Scorpaenodes tredecimspinosus</i>
Scomberesocidae	<i>Scomberesox saurus saurus</i>		<i>Setarches guentheri</i>
Scombridae	<i>Auxis rochei rochei</i>		<i>Trachyscorpia cristulata</i>
	<i>Auxis thazard thazard</i>	Scyliorhinidae	<i>Apristurus canutus</i>
	<i>Euthynnus alletteratus</i>		<i>Apristurus laurussonii</i>
	<i>Katsuwonus pelamis</i>		<i>Apristurus parvipinnis</i>
	<i>Sarda sarda</i>		<i>Apristurus riveri</i>
	<i>Scomber colias</i>		<i>Galeus antillensis</i>
	<i>Scomberomorus brasiliensis</i>		<i>Galeus arae</i>
	<i>Scomberomorus cavalla</i>		<i>Galeus cadenati</i>
	<i>Scomberomorus maculatus</i>		<i>Galeus springeri</i>
	<i>Scomberomorus regalis</i>		<i>Parmaturus campechiensis</i>
Scombridae	<i>Thunnus alalunga</i>		<i>Schroederichthys maculatus</i>
	<i>Thunnus albacares</i>		<i>Scyliorhinus boa</i>
	<i>Thunnus atlanticus</i>		<i>Scyliorhinus haeckelii</i>
	<i>Thunnus obesus</i>		<i>Scyliorhinus hesperius</i>
	<i>Thunnus thynnus</i>		<i>Scyliorhinus meadi</i>
Scombropidae	<i>Scombrops ocellatus</i>		<i>Scyliorhinus retifer</i>
Scorpaenidae	<i>Ectreposebastes imus</i>		<i>Scyliorhinus torrei</i>
	<i>Helicolenus dactylopterus</i>	Serranidae	<i>Alphestes afer</i>
	<i>Idiastion kyphos</i>		<i>Anthias asperilinguis</i>
	<i>Neomerinthe beanorum</i>		<i>Anthias hensleyi</i>
	<i>Neomerinthe hemingwayi</i>		<i>Anthias nicholsi</i>
	<i>Phenacoscorpius nebris</i>		<i>Anthias woodsi</i>
	<i>Pontinus castor</i>		<i>Baldwinella aureorubens</i>
	<i>Pontinus helena</i>		<i>Baldwinella vivanus</i>
	<i>Pontinus longispinis</i>		<i>Bathyanthias cubensis</i>
	<i>Pontinus nematophthalmus</i>		<i>Bathyanthias mexicanus</i>
	<i>Pontinus rathbuni</i>		<i>Bathyanthias species A</i>
	<i>Scorpaena agassizii</i>		<i>Bullisichthys caribbaeus</i>
	<i>Scorpaena albifimbria</i>		<i>Centropristis ocyurus</i>
	<i>Scorpaena bergii</i>		<i>Centropristis philadelphica</i>
	<i>Scorpaena brachyptera</i>		<i>Centropristis striata</i>
	<i>Scorpaena brasiliensis</i>	Serranidae	<i>Cephalopholis cruentata</i>
	<i>Scorpaena calcarata</i>		<i>Cephalopholis fulva</i>
	<i>Scorpaena dispar</i>		<i>Cephalopholis furcifer</i>

<i>Choranthias tenuis</i>	<i>Lipogramma barrettorum</i>
<i>Dermatolepis inermis</i>	<i>Lipogramma evides</i>
<i>Diplectrum bivittatum</i>	<i>Lipogramma flavescens</i>
<i>Diplectrum formosum</i>	<i>Lipogramma haberorum</i>
<i>Epinephelus adscensionis</i>	<i>Lipogramma klayi</i>
<i>Epinephelus guttatus</i>	<i>Lipogramma levinsoni</i>
<i>Epinephelus itajara</i>	<i>Lipogramma regia</i>
<i>Epinephelus morio</i>	<i>Lipogramma robinsi</i>
<i>Epinephelus striatus</i>	<i>Lipogramma rosea</i>
<i>Gonioplectrus hispanus</i>	<i>Lipogramma schrieri</i>
<i>Hemanthias leptus</i>	<i>Lipogramma species A</i>
<i>Hypoplectrus aberrans</i>	<i>Lipogramma trilineata</i>
<i>Hypoplectrus atlahua</i>	<i>Mycteroperca acutirostris</i>
<i>Hypoplectrus castroaguirrei</i>	<i>Mycteroperca bonaci</i>
<i>Hypoplectrus chlorurus</i>	<i>Mycteroperca cidi</i>
<i>Hypoplectrus ecosur</i>	<i>Mycteroperca interstitialis</i>
<i>Hypoplectrus floridae</i>	<i>Mycteroperca microlepis</i>
<i>Hypoplectrus gemma</i>	<i>Mycteroperca phenax</i>
<i>Hypoplectrus gummigutta</i>	<i>Mycteroperca tigris</i>
<i>Hypoplectrus guttavarius</i>	<i>Mycteroperca venenosa</i>
<i>Hypoplectrus indigo</i>	<i>Paralabrax dewegeri</i>
<i>Hypoplectrus maculiferus</i>	<i>Parasphyraenops atrimanus</i>
<i>Hypoplectrus maya</i>	<i>Parasphyraenops incisus</i>
<i>Hypoplectrus nigricans</i>	<i>Plectranthias garrupellus</i>
<i>Hypoplectrus providencianus</i>	<i>Pronotogrammus martinicensis</i>
<i>Hypoplectrus puella</i>	<i>Pseudogramma gregoryi</i>
<i>Hypoplectrus randallorum</i>	<i>Rypticus bistrispinus</i>
<i>Hypoplectrus species 1</i>	<i>Rypticus bornoii</i>
<i>Hypoplectrus unicolor</i>	<i>Rypticus carpenteri</i>
<i>Hyporthodus drummondhayi</i>	<i>Rypticus maculatus</i>
<i>Hyporthodus flavolimbatus</i>	<i>Rypticus randalli</i>
<i>Hyporthodus mystacinus</i>	<i>Rypticus saponaceus</i>
<i>Hyporthodus nigrinus</i>	<i>Rypticus subbifrenatus</i>
<i>Hyporthodus niveatus</i>	<i>Schultzea beta</i>
<i>Jeboehlkia gladifer</i>	<i>Serraniculus pumilio</i>
<i>Liopropoma aberrans</i>	<i>Serranus annularis</i>
<i>Liopropoma carmabi</i>	<i>Serranus atrobranchus</i>
<i>Liopropoma eukrines</i>	<i>Serranus baldwini</i>
<i>Liopropoma mowbrayi</i>	<i>Serranus chionaraia</i>
<i>Liopropoma olneyi</i>	<i>Serranus flaviventris</i>
<i>Liopropoma rubre</i>	<i>Serranus fuscus</i>
<i>Liopropoma santi</i>	<i>Serranus luciopercanus</i>
<i>Lipogramma anabantooides</i>	<i>Serranus maytagi</i>

Serranidae

	<i>Serranus notospilus</i>	Squatinae	<i>Squatina david</i>
	<i>Serranus phoebe</i>		<i>Squatina dumeril</i>
	<i>Serranus subligarius</i>	Stromateidae	<i>Peprilus burti</i>
	<i>Serranus tabacarius</i>		<i>Peprilus paru</i>
	<i>Serranus tigrinus</i>		<i>Peprilus triacanthus</i>
	<i>Serranus tortugarum</i>	Synphobranchidae	<i>Dysomma anguillare</i>
Somniosidae	<i>Centroscymnus coelolepis</i>		<i>Linkenchelys multipora</i>
	<i>Centroscymnus owstonii</i>	Syngnathidae	<i>Anarchopterus criniger</i>
	<i>Somniosus microcephalus</i>		<i>Anarchopterus tectus</i>
	<i>Zameus squamulosus</i>		<i>Bryx dunckeri</i>
Sparidae	<i>Archosargus probatocephalus</i>		<i>Bryx randalli</i>
	<i>Archosargus rhomboidalis</i>		<i>Cosmocampus albirostris</i>
Sparidae	<i>Calamus arctifrons</i>		<i>Cosmocampus brachycephalus</i>
	<i>Calamus bajonado</i>		<i>Cosmocampus elucens</i>
	<i>Calamus calamus</i>		<i>Cosmocampus hildebrandi</i>
	<i>Calamus campechanus</i>		<i>Cosmocampus profundus</i>
	<i>Calamus cervigoni</i>		<i>Halicampus crinitus</i>
	<i>Calamus leucosteus</i>		<i>Hippocampus erectus</i>
	<i>Calamus nodosus</i>		<i>Hippocampus reidi</i>
	<i>Calamus penna</i>		<i>Hippocampus zosterae</i>
	<i>Calamus pennatula</i>		<i>Micrognathus erugatus</i>
	<i>Calamus proridens</i>		<i>Minyichthys inusitatus</i>
	<i>Diplodus argenteus caudimacula</i>		<i>Penetopteryx nanus</i>
	<i>Diplodus bermudensis</i>		<i>Pseudophallus mindii</i>
	<i>Diplodus holbrookii</i>		<i>Syngnathus caribbaeus</i>
	<i>Lagodon rhomboides</i>		<i>Syngnathus dawsoni</i>
	<i>Lampris megalopsis</i>		<i>Syngnathus floridae</i>
	<i>Pagrus pagrus</i>		<i>Syngnathus fuscus</i>
	<i>Stenotomus caprinus</i>		<i>Syngnathus louisianae</i>
	<i>Stenotomus chrysops</i>		<i>Syngnathus makaxi</i>
Sphyraenidae	<i>Sphyraena barracuda</i>		<i>Syngnathus pelagicus</i>
	<i>Sphyraena borealis</i>		<i>Syngnathus scovelli</i>
	<i>Sphyraena guachancho</i>		<i>Syngnathus springeri</i>
Sphyrnidae	<i>Sphyrna lewini</i>		<i>Syngnathus texanus</i>
	<i>Sphyrna media</i>		<i>Saurida brasiliensis</i>
	<i>Sphyrna mokarran</i>		<i>Saurida caribbaea</i>
	<i>Sphyrna tiburo</i>		<i>Saurida normani</i>
	<i>Sphyrna tudes</i>		<i>Saurida suspicio</i>
	<i>Sphyrna zygaena</i>	Syngnathidae	<i>Synodus bondi</i>
Squalidae	<i>Cirrhigaleus asper</i>		<i>Synodus foetens</i>
	<i>Squalus acanthias</i>		<i>Synodus intermedius</i>
	<i>Squalus clarkae</i>		<i>Synodus macrostigmus</i>
	<i>Squalus cubensis</i>		<i>Synodus poeyi</i>

	<i>Synodus saurus</i>	Triglidae	<i>Bellator brachychir</i>
	<i>Synodus synodus</i>		<i>Bellator egretta</i>
Tetraodontidae	<i>Canthigaster figueiredoi</i>		<i>Bellator militaris</i>
	<i>Canthigaster jamestyeri</i>		<i>Bellator ribeiroi</i>
	<i>Canthigaster rostrata</i>		<i>Prionotus alatus</i>
	<i>Colomesus psittacus</i>		<i>Prionotus beanii</i>
	<i>Lagocephalus laevigatus</i>		<i>Prionotus evolans</i>
	<i>Lagocephalus lagocephalus</i>		<i>Prionotus longispinosus</i>
	<i>Sphoeroides dorsalis</i>		<i>Prionotus martis</i>
	<i>Sphoeroides georgemilleri</i>		<i>Prionotus murielae</i>
	<i>Sphoeroides greeleyi</i>		<i>Prionotus ophryas</i>
	<i>Sphoeroides nephelus</i>		<i>Prionotus paralatus</i>
	<i>Sphoeroides pachygaster</i>		<i>Prionotus punctatus</i>
	<i>Sphoeroides parvus</i>		<i>Prionotus roseus</i>
	<i>Sphoeroides spengleri</i>		<i>Prionotus rubio</i>
	<i>Sphoeroides testudineus</i>		<i>Prionotus scitulus</i>
	<i>Sphoeroides tyleri</i>		<i>Prionotus stearnsi</i>
	<i>Sphoeroides yergeri</i>		<i>Prionotus tribulus</i>
Torpedinidae	<i>Tetronarce occidentalis</i>	Tripterygiidae	<i>Enneanectes altivelis</i>
	<i>Torpedo andersoni</i>		<i>Enneanectes atorus</i>
Trachichthyidae	<i>Gephyroberyx darwinii</i>		<i>Enneanectes boehlkei</i>
	<i>Hoplostethus mediterraneus</i>		<i>Enneanectes deloachorum</i>
	<i>Hoplostethus occidentalis</i>		<i>Enneanectes jordani</i>
	<i>Hollardia hollardi</i>		<i>Enneanectes matador</i>
	<i>Hollardia meadi</i>		<i>Enneanectes quadra</i>
Triacanthodidae	<i>Johnsonina eriomma</i>		<i>Enneanectes species F</i>
	<i>Parahollardia lineata</i>		<i>Enneanectes wilki</i>
	<i>Parahollardia schmidti</i>	Uranoscopidae	<i>Astroscopus guttatus</i>
Triakidae	<i>Mustelus canis</i>		<i>Astroscopus y-graecum</i>
	<i>Mustelus higmani</i>		<i>Kathetostoma albigutta</i>
	<i>Mustelus minicanis</i>		<i>Kathetostoma cubana</i>
	<i>Mustelus norrisi</i>		<i>Xenocephalus egregius</i>
	<i>Mustelus sinusmexicanus</i>	Urotrygonidae	<i>Urobatis jamaicensis</i>
Trichiuridae	<i>Aphanopus intermedius</i>		<i>Urotrygon microphthalmum</i>
	<i>Benthodesmus simonyi</i>		<i>Urotrygon venezuelae</i>
	<i>Benthodesmus tenuis</i>	Xiphiidae	<i>Xiphias gladius</i>
	<i>Evoxymetopon taeniatus</i>	Zeidae	<i>Zenopsis conchifera</i>
	<i>Lepidopus altifrons</i>	Zenionidae	<i>Zenion hololepis</i>
	<i>Trichiurus lepturus</i>		

Tabla A2. Valores de completitud de inventario de las celdas mejor muestreadas en el área de estudio. Código por regiones: Sin marcas: celdas del Golfo de México; con *: celdas del Estrecho de Yucatán; con **: Celdas del Paso de los vientos y norte de Haití; con ***: celdas al sureste y suroeste de la isla de Puerto Rico; con -: celda ubicada en las Islas Bahamas; con †: celdas de la costa este de la Península de La Florida y el océano Atlántico.

Valor de Completitud del Inventario (%)	Centroide de la celda		88.51	-95.79	28.66
	Longitud	Latitud			
			88.48	-93.74	28.71
			88.42	-92.23	25.75
98.10	-96.58	28.63	88.39	-91.26	26.75
95.57*	-85.77	25.75	88.13--	-77.31	25.12
95.21	-97.61	27.30	88.01	-81.29	30.78
93.98 †	-78.26	28.72	87.95	-93.25	29.24
92.89	-94.23	26.25	87.92	-93.76	29.22
92.88	-90.75	28.71	88.39	-91.26	26.75
92.45 †	-81.24	31.21	88.13	-77.31	25.12
92.04	-91.74	28.74	88.01 †	-81.29	30.78
91.88	-97.31	27.29	87.95	-93.25	29.24
91.72 †	-78.25	28.34	87.92	-93.76	29.22
91.68 †	-81.06	31.64	87.85 †	-78.74	28.73
91.36	-86.27	27.74	87.73	-88.75	29.26
90.75 †	-77.77	28.72	87.57	-90.75	27.23
90.68	-88.72	29.75	87.12	-97.21	26.22
90.62	-91.27	26.23	86.56	-92.27	29.16
90.59	-95.75	28.23	86.56	-93.26	28.23
90.19	-92.26	27.20	86.49	-88.73	30.21
90.18**	-73.77	20.27	86.49	-94.25	28.74
90.10	-90.27	25.76	86.45	-90.25	28.76
90.05 †	-77.25	28.73	86.42***	-64.74	18.32
89.79	-88.22	30.19	86.42 †	-77.77	28.33
89.30	-88.26	29.77	86.38	-94.26	29.27
89.18	-96.79	27.79	86.36	-89.77	29.17
89.14	-91.24	27.23	86.15	-95.79	26.71
89.11	-93.23	28.72	86.13	-95.25	27.25
89.09	-89.27	25.75	86.08 †	-81.19	29.77
88.98 †	-80.80	31.79	85.73	-86.77	27.25
88.86	-94.75	28.75	85.71	-88.75	26.25
88.77	-96.31	28.32	85.55	-86.27	26.78
88.77	-88.24	29.27	85.48	-94.75	26.73
88.72	-95.25	28.74	85.41	-93.25	26.25
88.54	-84.75	25.74	85.25	-91.25	28.72
88.54	-92.25	28.76			

85.21	-87.79	26.77	80.06	-91.77	26.75
85.17	-88.27	27.25	79.77	-89.77	26.26
84.96	-90.27	28.29	79.70**	-73.26	20.24
84.83	-95.25	28.24	79.65	-96.75	27.26
84.71***	-89.22	26.23	79.50	-97.30	26.70
84.71	-64.64	17.77	79.48	-95.25	26.74
84.60	-95.27	26.23	79.20	-89.75	28.80
84.49	-92.25	26.74	79.18*	-85.25	21.72
84.33	-86.26	27.25	79.00**	-90.26	26.26
84.32	-92.75	26.27	78.86	-72.78	20.27
83.99	-94.73	29.27	78.76***	-67.08	17.92
83.85	-96.76	26.24	78.72	-89.76	27.25
83.67	-90.18	29.11	78.65 ^y	-66.78	27.72
83.31 ^y	-77.26	28.31	78.33	-92.24	26.28
83.18	-93.78	29.64	78.30 ^y	-77.24	29.25
83.00	-96.76	26.75	78.30	-92.76	25.76
82.99	-91.76	26.24	77.64 ^y	-76.75	28.75
82.89 ^y	-78.27	29.23	77.38	-91.26	25.75
82.86	-90.24	26.74	77.38	-88.76	26.74
82.76	-93.78	26.24	77.34	-94.74	26.25
82.71	-94.74	28.23	77.15	-87.26	28.76
82.63	-94.24	26.74	76.77 ^y	-66.75	27.29
82.46	-87.27	27.74	76.75	-92.76	26.74
82.18	-92.75	28.74	76.64	-89.25	27.27
81.98	-91.25	28.28	76.62	-89.24	26.77
81.84	-89.77	25.75	76.55	-89.25	27.74
81.83	-90.74	25.77	76.48*	-85.74	21.73
81.66 ^y	-79.22	31.24	76.43	-89.77	26.75
81.62	-91.75	27.25	76.43 ^y	-78.73	30.77
81.19	-91.74	25.76	76.18 ^y	-76.77	28.29
81.17	-93.26	26.75	76.03***	-64.24	17.24
81.17	-96.77	28.22	75.93	-85.75	21.26
81.15	-93.76	26.73	74.75	-88.26	28.24
80.84	-92.72	28.24	74.42	-87.78	27.26
80.73	-97.22	27.75	74.16***	-64.27	16.74
80.65	-86.76	27.75	73.61	-89.74	27.73
80.62	-90.75	28.29	73.23 ^y	-78.27	31.26
80.61	-90.75	26.76	72.84	-90.76	26.24
80.38	-88.76	27.74	70.83	-93.23	27.25
80.19	-87.25	27.26	70.52	-87.73	27.73
80.15*	-85.30	21.28	70.41 ^y	-78.75	31.26
80.07	-88.77	27.24			

FIN